



Funkcionalna prilagodba lišća hrasta kitnjaka i obične bukve na različite stanišne prilike

Antonia Vukmirović, Krunoslav Sever, Daniel Krstonošić, Ida Katičić Bogdan, Dinka Kunac, Željko Škvorc

Nacrtač – Abstract

Važno je znati kako će klimatske promjene utjecati na pojedine šumske vrste, a pritom je jednako važno istraživati i mjeriti značajke biljaka koje je relativno lako kvantificirati, a koje su snažno povezane s cjelokupnim funkcioniranjem biljke. Iz toga je razloga provedeno istraživanje funkcionalnih značajki lišća na petogodišnjim sadnicama obične bukve (*Fagus sylvatica* L.) i hrasta kitnjaka (*Quercus petraea* /Matt./ Liebl.) porijeklom iz dviju provenijencija čija se staništa odlikuju sličnim orografskim i edafskim, a različitim klimatskim značajkama, što je posebno izraženo u količini oborine. Prema tomu, jedna je provenijencija s područja Slavonskoga Broda koja raste na staništu s manjom količinom oborine (suha provenijencija), a druga s područja Karlovca koja uspijeva na staništu s većom količinom oborine (vlažna provenijencija). Na lišću biljaka iz tih provenijencija mjerena je površina lišća (LA), gustoća puči (SD), lisna masa izražena po površini (LMA) i sadržaj suhe tvari u lišću (LDMC). Provedeno istraživanje funkcionalnih značajki lišća potvrdilo je da je hrast kitnjak u odnosu na običnu bukvu bolje prilagođen na sušne stanišne uvjete pa se može pretpostaviti da će pod utjecajem globalnih klimatskih promjena biti kompetitivniji u odnosu na običnu bukvu. Međutim, obična je bukva pokazala veću fenotipsku plastičnost koja joj može omogućiti bolju prilagodbu na buduće suše stanišne uvjete. Nadalje, utvrđeni obrazac diferencijacije sušnije i vlažnije provenijencije, uzimajući u obzir obje vrste, pokazuje njihovu ekotipsku diferencijaciju. Pri razmatranju utjecaja klimatskih promjena na prirodne populacije tih dviju vrsta treba uzeti u obzir njihovu fenotipsku plastičnost, ali i uočenu funkcionalnu ekotipsku diferencijaciju.

Ključne riječi: *Fagus sylvatica*, *Quercus petraea*, morfologija lista, provenijencija, LDMC, LMA, puči

1. Uvod – Introduction

Obična bukva (*Fagus sylvatica* L.) i hrast kitnjak (*Quercus petraea* /Matt./ Liebl.) među gospodarski i ekološki najvažnijim su vrstama drveća u Europi, pa tako i u Republici Hrvatskoj. Gospodarski su važne zbog velike količine vrijedna drva koje se koristi za različite namjene, a ekološki zato što su ključne vrste za cijeli niz šumskih zajednica.

Rasprostranjenost tih dviju vrsta počela je dobivati današnje obrise nakon završetka zadnjega ledenoga doba kada se europski listopadni hrast počeo brzo širiti iz svoga pribežišta na jugu Europe prema sjeveru. Svoj su današnji areal dostigle već između

5000. i 4000. godine prije Krista, a u to su vrijeme obje šumske vrste bile dominantne u srednjoj Europi. Obična bukva širila se puno sporije te u to doba nije zauzimala više od 50 % površine Europe na kojoj danas potencijalno može doći. Svoj je maksimum dosegla upravo na početku znatnijega čovjekova utjecaja na šumu (Brewer i dr. 2002, Giesecke i dr. 2017). Naime, razvojem civilizacije čovjek počinje sve više utjecati na rasprostranjenost šumskih vrsta, najprije krčenjem šuma, a poslije različitim načinima gospodarenja.

Kao posljedica svega navedenoga današnja rasprostranjenost šuma obične bukve i hrasta kitnjaka rezultat je interakcije različitih prirodnih (makro-

klima, mikrostanišni uvjeti) i antropogenih utjecaja. Fiziološki optimum pridolaska hrasta kitnjaka i obične bukve prilično je sličan – najbolje uspijevaju na plodnim tlima koja su dobro opskrbljena vodom u umjerenim klimatskim uvjetima. Međutim, njihov se ekološki optimum znatno razlikuje i njihove su ekološke niše gotovo komplementarne. U većem dijelu Europe bukva je kompetitivnija što joj omogućuje da prevladava u različitim šumskim zajednicama duž ekoloških gradijenata vlažnosti, temperature, matične podloge i reakcije tla (Leuschner 1998, Pretzsch i dr. 2013). Posljedica je toga da je hrast kitnjak konkurencijom bukve ograničen uglavnom na suha i kisela staništa brežuljkasta pojasa (Ellenberg i Leuschner 2009). Mješovite sastojine hrasta kitnjaka i bukve prirodno se javljaju na mjestima gdje utjecaj suše i topline ograničava konkurentski potencijal bukve do te mjere da se hrast kitnjak može uspješno natjecati (Pretzsch i dr. 2013) ili gdje se uzgojnim postupcima favorizira hrast kitnjak (Mette i dr. 2013).

U Hrvatskoj je čovjek mnogo više utjecao na rasprostranjenost šuma hrasta kitnjaka u odnosu na bukove šume jer kitnjakove šume dolaze u brežuljkastom pojasu koji je najpogodniji za život i gospodarsku aktivnost čovjeka (Vukelić 2012). Također i glavninu mješovitih sastojina obične bukve i hrasta kitnjaka susrećemo u brežuljkastom vegetacijskom pojasu na staništima koja se odlikuju različitom godišnjom količinom oborine od oko 700 mm na području istočne Hrvatske do oko 1200 mm u sjeverozapadnoj Hrvatskoj (Seletković i Katušin 1992, Vukelić 2012).

Porast temperature i promjene oborinskoga režima, u kombinaciji sa svojstvima tla, uvelike utječu na rasprostranjenost biljnih vrsta koje čine šumske zajednice, njihovu dinamiku i cjelokupno funkcioniranje šumskih ekosustava. Antropogene klimatske promjene već su prilično u tijeku, što pokazuje prosječno povećanje temperature na globalnoj razini $>1,0$ °C u prošlom stoljeću i velike promjene u oborinskom režimu (Lin i dr. 2021). Shodno tomu može se očekivati da će se narušiti postojeća kompetitivna ravnoteža hrasta kitnjaka i obične bukve. Predviđa se kako će porasti temperatura i smanjiti se količina oborine tijekom vegetacijske sezone, a ti će novonastali uvjeti favorizirati hrast kitnjak jer je obična bukva poznata kao vrsta vrlo osjetljiva na sušu. Naime, hrast kitnjak svojim funkcionalnim obilježjima, ali i različitim fiziološkim mehanizmima prilagođen je tako da bolje podnosi sušu te se brže oporavlja nakon pretrpljenoga sušnoga stresa, pa tako on ima sklerofilnije lišće, a pri istoj razini sušnoga stresa ranije zatvara puči, smanjuje inten-

zitet fotosinteze i time smanjuje opasnost od kavitacije u provodnom sustavu (Leuschner i dr. 2001, Raftoyannis i Radoglou 2002, Breda i dr. 2006).

Posljednjih godina velika se pozornost pridaje mjerenju funkcionalnih značajki lišća prilikom istraživanja ekofizioloških značajki biljaka. To su uglavnom jednostavno mjerljive značajke koje su važne za odvijanje temeljnih fizioloških procesa kao što su fotosinteza i transpiracija i koje tako utječu na cjelokupnu produktivnost i vitalnost biljaka (Ackerly i dr. 2000, Wright i dr. 2004). Njihova velika varijabilnost omogućuje biljkama prilagodbe na različite uvjete u okolišu pa se istraživanjem funkcionalnih značajki lišća dobivaju važne informacije o interakciji biljaka i okoliša (Chai i dr. 2015). Velika funkcionalna varijabilnost (koja je osobito prisutna kod rodova *Quercus* i *Fagus*, usp. Gil-Pelegrín i dr. 2017) odražava veliku fenotipsku plastičnost koja se definira kao sposobnost pojedinih jedinki i populacija da prilagode svoj fenotip kroz morfološke i/ili fiziološke modifikacije radi prilagodbe promjenama okolišnih uvjeta (Sultan 2000). Iako je fenotipska plastičnost uvjetovana okolišem, ona može imati i genetsku podlogu kroz lokalnu adaptaciju na ustaljene okolišne uvjete. Prema tomu, lokalna adaptacija prirodnom selekcijom dovodi do genetskih promjena kod pojedinih vrsta ili njihovih provenijencija (De Jong 2005). Iz toga izlazi da razlike između funkcionalnih značajki različitih vrsta ili njihovih provenijencija mogu biti rezultat genetskih razlika ili okolišno uvjetovane fenotipske plastičnosti, a često je rezultat kombinacije obaju čimbenika.

Povezanost funkcionalnih značajki biljaka s prilagodbom na različite uvjete staništa najbolje pokazuje teorija o ekonomskom spektru biljaka (*leaf economic spectrum* – LES) koja opisuje kompromis između maksimalne stope fotosinteze i životnoga vijeka lišća, odnosno kompromis između dviju osnovnih funkcionalnih strategija biljaka – strategije stjecanja resursa koja se odnosi na sposobnost veće fotosinteze i bržega rasta s jedne strane i strategije očuvanja resursa koja se odnosi na sposobnost pohranjivanja resursa i suočavanja s okruženjem koje se odlikuje niskom razinom resursa (Westoby i dr. 2002, Wright i dr. 2004). Dvije lako mjerljive značajke lišća preko kojih se najčešće određuje i ekonomski spektar biljke jesu masa lista izražena po jedinici površine lista (*leaf mass per area* – LMA) i sadržaj suhe tvari u listu (*leaf dry matter content* – LDMC) (Hodgson i dr. 2011). LMA je kod različitih vrsta negativno povezan sa stopama fotosinteze i staničnoga disanja te koncentracijom dušika u listu iskazanoga po jedinici mase lista i pozitivno povezan sa životnim vijekom lista

(John i dr. 2017). Lišće onih jedinki, provenijencija ili vrsta koje više naginju strategiji očuvanja resursa ima veće LMA i LDMC, manju površinu, veću gustoću tkiva i deblje je. Osim toga ima manju koncentraciju dušika, veći sadržaj fenola i tanina, niži fotosintetski kapacitet i sl. (Masarovičová i dr. 2018).

U kontekstu navedenoga važno je znati kako će na pojedine vrste i njihove provenijencije utjecati klimatske promjene, a pritom je jednako važno istraživati i mjeriti značajke biljaka koje je relativno lako kvantificirati, a koje su snažno povezane s cjelokupnim funkcioniranjem biljke. Iz toga je razloga provedeno istraživanje funkcionalnih značajki lišća na mladim biljkama obične bukve i hrasta kitnjaka porijeklom iz dviju provenijencija s ciljem:

- ⇒ procjene kako bi klimatske promjene mogle utjecati na promjenu kompetitivne ravnoteže između obične bukve i hrasta kitnjaka u mješovitim sastojinama te
- ⇒ utvrđivanja diferencijacije između dviju provenijencija (mješovitih sastojina hrasta kitnjaka i obične bukve) koje se međusobno razlikuju s obzirom na klimatske prilike.

2. Materijal i metode – *Material and methods*

Istraživani pomladak porijeklom je iz dviju zrelih mješovitih sastojina (provenijencija). Jedna se nalazi u blizini Karlovca, a druga na Dilju u blizini Slavenskoga Broda (slika 1). Istraživane sastojine pripadaju istoj biljnoj zajednici (*Epimedio-Carpinetum betuli* /Horvat 1938/ Borhidi 1963) te se odlikuju sličnim orografskim i edafskim prilikama (kemijskim sastavom i mehaničkom strukturom tla). Prema Köppenovoj klasifikaciji klime obje provenijencije pridolaze u području umjereno tople kišne klime, bez suhoga razdoblja s jednoliko raspoređenim oborinama tijekom cijele godine, gdje najsuši dio godine pada u hladno godišnje doba. Razlikuju se po godišnjoj količini oborine: u Slavenskom Brodu ona iznosi oko 770 mm (sušna provenijencija), a u Karlovcu oko 1112 mm (vlažna provenijencija) (Sever i dr. 2022).

Istraživanje je provedeno na petogodišnjim biljkama (pomlatku) hrasta kitnjaka i obične bukve koje su rasle u pokusnom nasadu osnovanom u rasadniku Fakulteta šumarstva i drvne tehnologije u Zagrebu (slika 2). Presadnja pomlatka iz obiju provenijencija u pokusni nasad obavljena je početkom ožujka 2021. godine na površini približne veličine 1 ha ispod 50 majčinskih stabala (Sever i dr. 2022). U skladu s tim pokusni je nasad osnovan u proljeće

2021. godine, a biljke su posađene u supstrat Klasmann-Deilmann TS 3 (pH 6.0).



Slika 1. Zemljopisni položaj provenijencija Karlovac i Slavonski Brod iz kojih potječe istraživani pomladak

Fig. 1 Location of areas of Karlovac and Slavonski Brod from which the studied saplings originate

Početkom lipnja 2022. godine s biljaka iz pokusnoga nasada uzorkovano je po 20 listova s 24 biljke: 12 biljaka obične bukve i 12 biljaka hrasta kitnjaka, kod svake vrste polovica biljaka iz provenijencije Karlovac, a polovica iz provenijencije Slavonski Brod.

Nakon uzorkovanja na pokusnom nasadu lišće je stavljeno u destiliranu vodu u hladnjak na 24 sata kako bi se rehidratiziralo, a potom je obrađeno u laboratoriju. Svakomu je listu izmjerena masa u svježem stanju te je skeniran, a površina skeniranoga lišća (LA) izračunata je pomoću programskoga paketa WinFOLIA (Regent Instruments INC., Quebec City, Canada). Lišće za određivanje LMA i LDMC potom je osušeno u sušioniku na 60 °C tijekom 48 sati, a nakon sušenja utvrđena mu je masa u suhom stanju.

Za određivanje gustoće puči uzorkovana su po tri lista sa svake biljke obične bukve i hrasta kitnjaka. Sa svakoga je lista odmah nakon uzorkovanja napravljen otisak donje epiderme lista pomoću pro-

zirnoga laka za nokte i prozirne ljepljive trake. Otisci su napravljeni u srednjem dijelu plojke između dviju bočnih žila. Otisak puči prenesen je na predmetno stakalce te su tako napravljeni mikroskopski preparati.

Mikroskopski preparati promatrani su na mikroskopu OLYMPUS BX41 pod povećanjem 100 puta. Za svaki mikroskopski preparat napravljeno je pet mikroskopskih fotografija na različitim mjestima pomoću kamere Optikam PRO 3 u programskom paketu Optika Vision Pro 3.01. Puči su brojene na površini $0,25 \times 0,25$ mm pomoću programa ImageJ 1.53k te je dobiveni broj umnožen sa 16 kako bi se dobila gustoća puči (SD), odnosno broj puči na površini od 1 mm^2 .

LMA (mg/cm^2) izračunat je pomoću formule: suha masa lista (mg) / jednostrana površina lista (cm^2), a LDMC (mg/g) formulom: suha masa lista (mg) / masa rehidratiziranoga lista (g).

Na prikupljenim podacima provedena je deskriptivna statistička analiza. Značajnost razlika testirana je analizom varijance. Pri tome su analizirani faktori: vrsta, provenijencija i jedinka (ugniježđena unutar vrste i provenijencije). Sve su statističke analize provedene u programskom paketu Statistica (v. 14.0.0.15, TIBCO Software Inc.).



Slika 2. Pokusni nasad u rasadniku Fakulteta šumarstva i drvne tehnologije

Fig. 2 Field trial in the nursery of Faculty of Forestry and Wood Technology

3. Rezultati i rasprava – Results and discussion

Izmjerene vrijednosti svih funkcionalnih značajki lišća hrasta kitnjaka i obične bukve kreću se unutar prosječnih vrijednosti ranijih istraživanja provedenih na provenijencijama hrasta kitnjaka i obične bukve u srednjoj i jugoistočnoj Europi (usp. Bussoti i dr. 2005, Bruschi 2010, Bresson i dr. 2011, Stojnić i dr. 2015, Forey i dr. 2016).

Analizom varijance utvrđena je statistički značajna razlika ($p < 0,001$) između obične bukve i hrasta kitnjaka za sve analizirane funkcionalne značajke lista (usp. tablice 1, 2). Tako obična bukva u prosjeku ima manju površinu lišća ($16,4 \pm 0,9 \text{ cm}^2$), manji LMA ($3,6 \pm 0,06 \text{ mg}/\text{cm}^2$), manji LDMC ($344,8 \pm 3,5 \text{ mg}/\text{g}$) i manju gustoću puči ($221,6 \pm 10,2$) u odnosu na površinu lišća ($24,2 \pm 1,1 \text{ cm}^2$), LMA ($5,4 \pm 0,05 \text{ mg}/\text{cm}^2$), LDMC ($379,3 \pm 2,4 \text{ mg}/\text{g}$) i gustoću puči ($381,7 \pm 13,5$) hrasta kitnjaka. Takav obrazac funkcionalnih razlika lišća između obične bukve i hrasta kitnjaka ustanovljen je u brojnim istraživanjima i može se objasniti potpuno drugačijom funkcionalnom strategijom i anatomskom građom lišća koje su nastale kombinacijom prilagodbi na različite ekološke čimbenike, što je u skladu s činjenicom da obična bukva dobro podnosi zasjenu, a hrast kitnjak sušu, odnosno nižu relativnu vlažnost zraka i tla. Zbog toga obična bukva ima manje lišće, ali veću ukupnu lisnu površinu (promatrajući cijelu biljku). S druge strane, lišće je hrasta kitnjaka deblje, više sklerenhimatizirano, s većim sadržajem suhe tvari i većom masom po jedinici površine te većom gustoćom (usp. Valladares i dr. 2002, Bresson i dr. 2011, Forrester 2017). Zahvaljujući tomu obična bukva proizvodi veliku lisnu površinu s »jeftinim« lišćem u smislu troška ugljika i drugih resursa. Zbog toga je vrlo učinkovita u apsorpciji sunčeva zračenja, što je presudno za proizvodnju ugljikohidrata i daje joj veliku kompetitivnu snagu (strategija stjecanja resursa). Međutim, nema razvijene morfološke prilagodbe na sušu pa to može dovesti do povremenoga ograničenja njezine produktivnosti zbog suše. Uzimajući u obzir sve dostupne informacije čini se da taj nedostatak nije toliko kritičan da bi smanjio njezinu veliku kompetitivnost u odnosu na ostale vrste šumskoga drveća uključujući i hrast kitnjak (Backes i Leuschner 2000).

Tablica 1. Deskriptivne statističke značajke mjerenih funkcionalnih značajki listova. LA – površina lišća, LMA – masa lišća izražena po površini, LDMC – sadržaj suhe tvari, SD – gustoća puči

Table 1 Descriptive statistical parameters of measured leaf functional traits. LA – leaf area, LMA – leaf mass per area, LDMC – leaf dry matter content, SD – stomata density

Funkcionalna značajka Functional trait	<i>Fagus sylvatica</i>		<i>Quercus petraea</i>		
	Karlovac	Slavonski Brod	Karlovac	Slavonski Brod	
LA	A	16,62	16,19	24,88	23,57
	SD	6,76	7,97	9,71	9,76
	CV	0,41	0,49	0,39	0,41
LMA	A	3,64	3,60	5,37	5,43
	SD	1,04	0,83	0,81	0,82
	CV	0,29	0,23	0,15	0,15
LDMC	A	335,54	354,08	374,44	384,13
	SD	48,46	58,39	38,87	35,27
	CV	0,14	0,16	0,10	0,09
SD	A	244,81	198,41	421,18	342,48
	SD	71,71	38,29	77,71	54,50
	CV	0,29	0,19	0,18	0,16

^a A – aritmetička sredina/arithmetic mean, SD – standardna devijacija/standard deviation, CV – koeficijent varijabilnosti/coefficient of variation

Provedena analiza utvrdila je statistički značajnu razliku između mjerenih jedinki unutar provenijencija obiju vrsta za sve analizirane funkcionalne značajke (usp. tablicu 2). To može ukazivati na veliku varijabilnost unutar provenijencija, odnosno na njihovu veliku fenotipsku plastičnost. Osim toga utvrđeno je da je kod obične bukve prisutna veća varijabilnost svih mjerenih funkcionalnih značajki, što upućuje na njezinu veću fenotipsku plastičnost (usp. tablicu 1).

Visoka fenotipska plastičnost općenito se smatra pozitivnom značajkom biljaka pod utjecajem globalnih klimatskih promjena. Naime, populacije s većom fenotipskom plastičnošću lakše se mogu prilagoditi većoj varijabilnosti okoliša i tako smanjiti rizik od smrtnosti (Petrik i dr. 2020). Iako je hrast kitnjak bolje prilagođen na sušu i pretpostavlja se da će zbog klimatskih promjena sve više pridolaziti na staništima koja trenutačno zauzima obična bukva, bukvu odlikuje visoka fenotipska plastičnost koja će joj u određenoj mjeri omogućiti prilagodbu na buduće suše stanišne uvjete. Posljednjih nekoliko godina sve je više istraživanja koja se bave upravo fenotipskom plastičnošću šumskoga drveća u Europi. U skladu s tim, kako smatraju Petrik i dr. (2020), različite provenijencije obične bukve pokazuju visok stupanj prilagodbe i aklimatizacije nakon presadnje

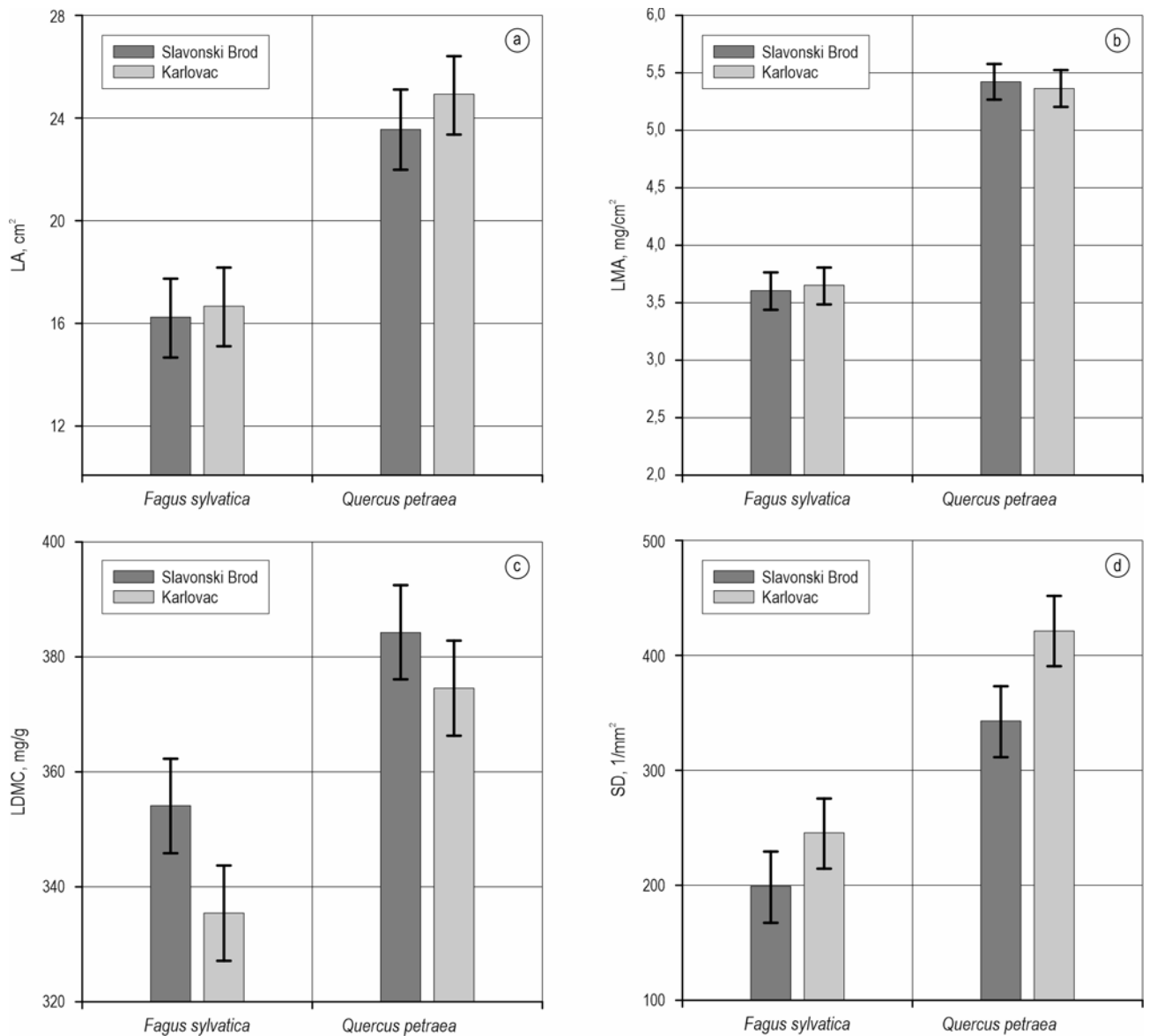
u novu sredinu s različitim klimatskim uvjetima u usporedbi s provenijencijama u kojima su rasle. Međutim, veća fenotipska plastičnost bila je povezana s većom smrtnošću kad su te biljke bile izložene suboptimalnim uvjetima, ali ne i kad su bile izložene optimalnim uvjetima pri opskrbi vodom. Kako bismo mogli bolje predvidjeti odgovor obične bukve, hrasta kitnjaka i ostalih vrsta šumskoga drveća na klimatske promjene, daljnjim istraživanjima potrebno je utvrditi u kojoj su mjeri varijacije u stomatalnim, anatomskim i morfološkim svojstvima lista povezane s okolišnim čimbenicima.

Tablica 2. Rezultati analize varijance za funkcionalne značajke lista obične bukve i hrasta kitnjaka. Podebljane su statistički značajne razlike ($p < 0,001$). LA – površina lišća, LMA – masa lišća izražena po površini, LDMC – sadržaj suhe tvari, SD – gustoća puči

Table 2 Results of analysis of variance for functional leaf traits of common beech and sessile oak. Statistically significant differences ($p < 0,001$) are in bold. LA – leaf area, LMA – leaf mass per area, LDMC – leaf dry matter content, SD – stomata density

Funkcionalna značajka Functional trait	Vrsta Species		Provenijencija Provenance		Biljka Plant	
	F	p	F	p	F	p
LA	98,3	< 0,001	1,2	0,269	9,1	< 0,001
LMA	1126,8	< 0,001	0,1	0,900	31,1	< 0,001
LDMC	106,1	< 0,001	17,8	< 0,001	14,3	< 0,001
SD	109,8	< 0,001	16,7	< 0,001	12,4	< 0,001

U velikom broju dosadašnjih istraživanja utvrđene su razlike između provenijencija iste vrste drveća u funkcionalnim značajkama lišća s obzirom na klimatske uvjete na njihovu prirodnom staništu (Wright i dr. 2004, Bresson i dr. 2011). Prema takvim istraživanjima smanjenjem prosječne godišnje količine oborina na nekom staništu (odnosno povećanjem suhoće staništa) smanjuje se površina lišća (Peppe i dr. 2011), odnosno povećava se sklerofilnost lišća izražena većim LDMC i LMA (Lamont i dr. 2002, Wright i dr. 2004). Drugim riječima, povećanjem suhoće staništa provenijencije više naginju strategiji pohranjivanja resursa (Masarovičová i dr. 2018). U ovom je istraživanju utvrđena statistički značajna razlika između provenijencija Slavonski Brod i Karlovac s obzirom na LDMC i SD kod obiju istraživanih vrsta (usp. tablicu 2), što ukazuje na funkcionalno-morfološku prilagodbu tih provenijencija na specifične uvjete staništa s kojih potječu, pa tako biljke porijeklom sa sušega staništa (provenijencija Slavonski Brod) imaju veći LDMC i manju gustoću puči (SD, slika 3–5).

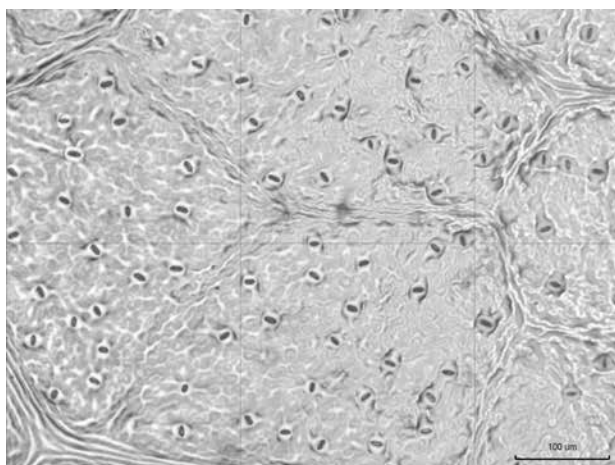


Slika 3. Srednje vrijednosti i intervali pouzdanosti za mjerene funkcionalne značajke listova kod dviju provenijencija hrasta kitnjaka i obične bukve. LA – površina lišća, LMA – masa lišća izražena po površini, LDMC – sadržaj suhe tvari, SD – gustoća puči

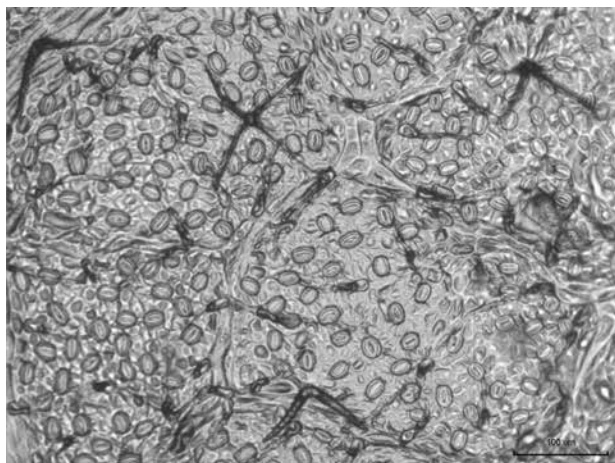
Fig. 3 Mean values and confidence intervals for measured leaf functional traits of two proveniences of common beech and sessile oak. LA – leaf area, LMA – leaf mass per area, LDMC – leaf dry matter content, SD – stomata density

Takve razlike u funkcionalnim značajkama lišća utvrđene su na biljkama koje su rasle u istim uvjetima, što pokazuje da je diferencijacija provenijencija kod obične bukve i hrasta kitnjaka barem djelomično rezultat genetske prilagodbe na lokalne stanišne uvjete. Naime, iako se funkcionalna diferencijacija provenijencija iste vrste drveća ponekad zadržava i

kod biljaka uzgajanim u istim uvjetima (usp. Škvorc i dr. 2021), ona je uglavnom mnogo manje izražena u odnosu na biljke koje rastu u izvornim sastojinama (usp. Bresson i dr. 2011). Kako bi se dobio jasniji uvid u ekotipsku diferencijaciju obične bukve i hrasta kitnjaka u jugoistočnoj Europi, potrebno je provesti istraživanja na većem broju provenijencija te pratiti veći broj funkcionalnih i drugih značajki.



Slika 4. Mikroskopska fotografija puči obične bukve
Fig. 4 Microscopic photograph of common beech stomata



Slika 5. Mikroskopska fotografija puči hrasta kitnjaka
Fig. 5 Microscopic photograph of sessile oak stomata

4. Zaključci – Conclusions

Provedeno istraživanje funkcionalnih značajki lišća potvrdilo je da je hrast kitnjak u odnosu na običnu bukvu bolje prilagođen na sušne uvjete staništa pa se može pretpostaviti da će zbog globalnih klimatskih promjena biti kompetitivniji, osobito u mješovitim sastojinama hrasta kitnjaka i obične bukve. Međutim, obična je bukva pokazala veću fenotipsku plastičnost koja joj može omogućiti bolju prilagodbu na sve suše buduće stanišne prilike pa bi za bolji uvid u kompetitivne odnose tih dviju vrsta trebalo nastaviti istraživanja, uključujući i druge funkcionalne i ekofiziološke značajke.

Utvrđeni obrazac diferencijacije sušnije (Slavonski Brod) i vlažnije (Karlovac) provenijencije uzimajući u obzir obje vrste zajedno pokazuje njihovu

ekotipsku diferencijaciju. Prema tomu, hrast kitnjak i obična bukva mogli bi imati značajnu mogućnost funkcionalne prilagodbe na različite klimatske uvjete te bi pri razmatranju utjecaja klimatskih promjena na prirodne populacije u obzir trebalo uzeti njihovu fenotipsku plastičnost, ali i uočenu funkcionalnu ekotipsku diferencijaciju.

Zahvala – Acknowledgements

Ovo je istraživanje provedeno u sklopu istraživačkoga projekta »IP-2020-02-5204 Fenotipski odgovor provenijencija obične bukve i hrasta kitnjaka na dugotrajnu sušu u interakciji s različitom koncentracijom fosfora u tlu« koji financira Hrvatska zaklada za znanost, a koji se od 1. siječnja 2021. godine provodi na Fakultetu šumarstva i drvne tehnologije Sveučilišta u Zagrebu.

5. Literatura – References

- Ackerly, D. D., S. A. Dudley, S. E. Sultan, J. Schmitt, J. S. Coleman, C. R. Linder, ... M. J. Lechowicz, 2000: The evolution of plant ecophysiological traits: recent advances and future directions: new research addresses natural selection, genetic constraints, and the adaptive evolution of plant ecophysiological traits. *Bioscience*, 50(11): 979–995. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2000\)050\[0979:TEO-PET\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2000)050[0979:TEO-PET]2.0.CO;2)
- Backes, K., C. Leuschner, 2000: Leaf water relations of competitive *Fagus sylvatica* and *Quercus petraea* trees during 4 years differing in soil drought. *Canadian Journal of Forest Research*, 30(3): 335–346. <https://doi.org/10.1139/x99-205>
- Bréda, N., R. Huc, A. Granier, E. Dreyer, 2006: Temperate forest trees and stands under severe drought: A review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Annals of Forest Science*, 63(6): 625–644. <https://doi.org/10.1051/forest:2006042>
- Bresson, C. C., Y. Vitasse, A. Kremer, S. Delzon, 2011: To what extent is altitudinal variation of functional traits driven by genetic adaptation in European oak and beech? *Tree physiology*, 31(11): 1164–1174. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpr084>
- Brewer, S., R. Cheddadi, J. L. de Beaulieu, M. Reille, 2002: The spread of deciduous *Quercus* throughout Europe since the last glacial period. *Forest ecology and management*, 156(1–3): 27–48. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00646-6](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00646-6)
- Bruschi, P., 2010: Geographical variation in morphology of *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. as related to drought stress. *Plant Biosystems*, 144(2): 298–307. <https://doi.org/10.1080/11263501003672462>
- Bussotti, F., M. Prancrazi, G. Matteucci, G., Gerosa, 2005: Leaf morphology and chemistry in *Fagus sylvatica* (beech)

- trees as affected by site factors and ozone: results from CONECOFOR permanent monitoring plots in Italy. *Tree Physiology*, 25(2): 211–219. <https://doi.org/10.1093/treephys/25.2.211>
- Chai, Y., X. Zhang, M. Yue, X. Liu, Q. Li, H. Shang, Q. Meng, R. Zhang, 2015: Leaf traits suggest different ecological strategies for two *Quercus* species along an altitudinal gradient in the Qinling Mountains. *Journal of forest research*, 20(6): 501–513. <https://doi.org/10.1007/s10310-015-0496-z>
- De Jong, G., 2005: Evolution of phenotypic plasticity: patterns of plasticity and the emergence of ecotypes. *New Phytologist*, 166(1): 101–117. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01322.x>
- Ellenberg, H., Ch. Leuschner, 2009: Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart, 1334 str.
- Forey, E., E. Langlois, G. Lapa, N. Korboulewsky, T. M. Robson, M. Aubert, 2016: Tree species richness induces strong intraspecific variability of beech (*Fagus sylvatica*) leaf traits and alleviates edaphic stress. *European Journal of Forest Research*, 135(4): 707–717. <https://doi.org/10.1007/s10342-016-0966-7>
- Forrester, D. I., I. H. H. Tachauer, P. Annighoefer, I. Barbeito, H. Pretzsch, R. Ruiz-Peinado, ..., G. W. Sileshi, 2017: Generalized biomass and leaf area allometric equations for European tree species incorporating stand structure, tree age and climate. *Forest Ecology and Management*, 396: 160–175. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.04.011>
- Giesecke, T., S. Brewer, W. Finsinger, M. Leydet, R. H. Bradshaw, 2017: Patterns and dynamics of European vegetation change over the last 15,000 years. *Journal of Biogeography*, 44(7): 1441–1456. <https://doi.org/10.1111/jbi.12974>
- Gil-Pelegrín, E., M. Á. Saz, J. M. Cuadrat, J. J. Peguero-Pina, D. Sancho-Knapik (ur.), 2017: Oaks physiological ecology. Exploring the functional diversity of genus *Quercus* L., Springer, Cham, 137–193.
- Hodgson, J. G., G. Montserrat-Marti, M. Charles, G. Jones, P. Wilson, B. Shipley, M. Sharafi, M., B. E. L. Cerabolini, J. H. C. Cornelissen, S. R. Band, A. Bogard, P. Castro-Diez, J. Guerrero-Campo, C. Palmer, M. C. Perez-Rontome, G. Carter, A. Hynd, A., Romo-Diez, L. de Torres Espunyand, F. Royo Pla, 2011: Is leaf dry matter content a better predictor of soil fertility than specific leaf area? *Annals of Botany*, 108(7): 1337–1345. <https://doi.org/10.1093/aob/mcr225>
- John, G. P., C. Scoffoni, T. N. Buckley, R. Villar, H. Poorter, L. Sack, 2017: The anatomical and compositional basis of leaf mass per area. *Ecology Letters*, 20(4): 412–425. <https://doi.org/10.1111/ele.12739>
- Lamont, B. B., P. K. Groom, R. M. Cowling, 2002: High leaf mass per area of related species assemblages may reflect low rainfall and carbon isotope discrimination rather than low phosphorus and nitrogen concentrations. *Functional Ecology*, 16(3): 403–412. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00631.x>
- Leuschner, C., 1998: Mechanismen der Konkurrenzüberlegenheit der Rotbuche. *Ber Reinh Tüxen Ges*, 10: 5–18.
- Leuschner, C., K. Backes, D. Hertel, F. Schipka, U. Schmitt, O. Terborg, M. Runge, 2001: Drought responses at leaf, stem and fine root levels of competitive *Fagus sylvatica* L. and *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. trees in dry and wet years. *Forest Ecology and Management*, 149(1–3): 33–46. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00543-0](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00543-0)
- Lin, Y., L. Kuang, S. Tang, Z. Mou, O. L. Phillips, H. Lambers, Z. Liu, J. Sardans, J., Penuelas, Y. Lai, M. Lin, D. Chen, Y. Kuang, 2021: Leaf traits from stomata to morphology are associated with climatic and edaphic variables for dominant tropical forest evergreen oaks. *Journal of Plant Ecology*, 14(6): 1115–1127. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtab060>
- Masarovičová, E., M. Májeková, I. Vykouková, 2018: Functional Traits and Plasticity of Plants. U: M. Pessaraki (ur.). Handbook of photosynthesis, CRC press.
- Mette, T., K. Dolos, C. Meinardus, A. Brauning, R. Reineking, M. Blaschke, H. Pretzsch, C. Beierkuhnlein, A. Gohlke, C. Wellstein, 2013: Climatic turning point for beech and oak under climate change in Central Europe. *Ecosphere*, 4(12): 1–19. <https://doi.org/10.1890/ES13-00115.1>
- Peppe, D. J., D. L. Royer, B. Cariglino, S. Y. Oliver, S. Newman, E. Leight, G. Enikolopov, M. Fernandez-Burgos, F. Herrera, J. M. Adams, 2011: Sensitivity of leaf size and shape to climate: global patterns and paleoclimatic applications. *New Phytologist*, 190(3): 724–739. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03615.x>
- Petrik, P., A. Petek, A., Konopkova, M. Bosela, P. Fleischer, J. Frydl, D. Kurjak, 2020: Stomatal and Leaf Morphology Response of European Beech (*Fagus sylvatica* L.) Provenances Transferred to Contrasting Climatic Conditions. *Forests*, 11: 1359. <https://doi.org/10.3390/f11121359>
- Pretzsch, H., K. Bielak, J. Block, A. Bruchwald, J. Dieler, H. P. Ehrhart, ... A. Zingg, 2013: Productivity of mixed versus pure stands of oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl. and *Quercus robur* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) along an ecological gradient. *European Journal of Forest Research*, 132(2): 263–280. <https://doi.org/10.1007/s10342-012-0673-y>
- Raftoyannis, Y., K. Radoglou, 2002: Physiological responses of beech and sessile oak in a natural mixed stand during a dry summer. *Annals of Botany*, 89(6): 723–730. <https://doi.org/10.1093/aob/mcf133>
- Seletković, Z., Z. Katušin, 1992: Klima Hrvatske. U: Šume u Hrvatskoj, Đ. Rauš (ur.), Šumarski fakultet Sveučilišta u Zagrebu – Hrvatske šume, Zagreb.
- Stojnić, S., S. Orlović, B. Trudić, U. Živković, G. von Wuehlisch, D. Miljković, 2015: Phenotypic plasticity of Eu-

ropean beech (*Fagus sylvatica* L.) stomatal features under water deficit assessed in provenance trial. *Dendrobiology*, 73: 163–173. <http://dx.doi.org/10.12657/denbio.073.017>

Sever, K., A. Vukmirović, L. Hodak, S. Bogdan, I. Katičić Bogdan, D. Krstonošić, T. Karažija, J. Franjić, Ž. Škvorc, 2022: Funkcionalna prilagodba prirodnog pomlatka hrasta kitnjaka i obične bukve na različite stanišne prilike. *Šumarski list*, 147(7–8): 293–308. <https://doi.org/10.31298/sl.146.7-8.2>

Sultan, S. E., 2000: Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in Plant Science*, 5(12): 537–542. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(00\)01797-0](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(00)01797-0)

Škvorc, Ž., I. Lisica, V. Zorić, M. Bačurin, K. Sever, 2021: Funkcionalna diferencijacija provenijencija hrasta crnike na istočnoj obali Jadranskoga mora. *Šumarski list*, 145(9–10): 415–420. <https://doi.org/10.31298/sl.145.9-10.1>

Valladares, F., J. Chico, I. Aranda, L. Balaguer, P. Dizen-gremel, E. Manrique, E., Dreyer, 2002: The greater seedling high-light tolerance of *Quercus robur* over *Fagus sylvatica* is linked to a greater physiological plasticity. *Trees*, 16(6): 395–403. <https://doi.org/10.1007/s00468-002-0184-4>

Vukelić, J., 2012: Šumska vegetacija Hrvatske. Sveučilište u Zagrebu, Šumarski fakultet – Državni zavod za zaštitu prirode, Zagreb, 403 str.

Westoby, M., D. S. Falster, A. T. Moles, P. A. Vesk, I. J. Wright, 2002: Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33: 125–159. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150452>

Wright, I. J., P. B. Reich, M. Westoby, D. D. Ackerly, Z. Baruch, F. Bongers, ..., R. Villar, 2004: The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428: 821–827. <https://doi.org/10.1038/nature02403>

Abstract

Functional Adaptation of Sessile Oak and Common Beech Leaves on Different Habitat Conditions

*It is important to know how certain species will be affected by climate change, and it is equally important to measure plant traits that are relatively easy to quantify and that are strongly related to the overall functioning of the plant. For this reason, we studied leaf functional traits on five-year-old common beech (*Fagus sylvatica* L.) and sessile oak (*Quercus petraea* /Matt./ Liebl.) saplings originating from two mature mixed beech-oak provenances with similar orographic and edaphic conditions, but different climate, especially precipitation. One provenance is the area of Slavonski Brod (dry provenance) and the other is the area of Karlovac (wet provenance). We measured leaf area (LA), stomatal density (SD), leaf mass per area (LMA) and leaf dry matter content (LDMC). The research confirmed that, compared to common beech, sessile oak is better adapted to the drier habitat conditions, so it can be assumed that it will be more competitive due to global climate changes. However, common beech showed greater phenotypic plasticity that may allow it to better adapt to future drier habitat conditions. Furthermore, the established pattern of differentiation of drier and wetter provenance of both species indicates their ecotypic differentiation. When considering the impact of climate change on natural populations of these two species, their phenotypic plasticity, but also the observed functional ecotypic differentiation, should be considered.*

Keywords: *Fagus sylvatica, Quercus petraea, leaf morphology, provenances, LDMC, LMA, stomata*

Adrese autorâ – *Authors' addresses:*

Antonia Vukmirović, mag. ing. silv.*

e-pošta: avukmiro@sumfak.hr

Doc. dr. sc. Krunoslav Sever

e-pošta: ksever@sumfak.hr

Izv. prof. dr. sc. Daniel Krstonošić

e-pošta: dkrstonosic@sumfak.hr

Doc. dr. sc. Ida Katičić Bogdan

e-pošta: ikaticic@sumfak.hr

Dinka Kunac, univ. bacc. ing. silv.

e-pošta: dinkakunac@gmail.com

Prof. dr. sc. Željko Škvorc

e-pošta: zskvorc@sumfak.hr

Sveučilište u Zagrebu

Fakultet šumarstva i drvne tehnologije

Svetošimunska cesta 23

10000 Zagreb

HRVATSKA

Primljeno (*Received*): 27. 9. 2022.

Prihvaćeno (*Accepted*): 16. 10. 2022.

* Glavni autor – *Corresponding author*