

GDK: 165.5+176.1 *Quercus robur* L.+176.1 *Quercus petraea* (Matt.)(Liebl.):
164.4/.5+181.8:(497.12)(043.2)

Prispelo/Received: September/September 1998
Sprejeto/Accepted: October/October 1998

Izvirni znanstveni članek
Original scientific paper

MORFOLOŠKA IN FENOLOŠKA VARIABILNOST DOBA (*QUERCUS ROBUR* L.) IN GRADNA (*QUERCUS PETRAEA* (MATT.) LIEBL.) NA ROBNIH OBMOČJIH NJUNIH NARAVNIH RASTIŠČ V SV SLOVENIJI

Andrej BREZNIKAR* , Sonja HORVAT-MAROLT**

Izvleček

Raziskava predstavlja ovrednotenje morfološke in fenološke variabilnosti doba (*Quercus robur* L.) in gradna (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) na dveh lokacijah v SV Sloveniji, kjer se pojavljata v mešanih sestojih. Morfološka variabilnost je bila analizirana na nivoju posameznih dreves in na nivoju subpopulacij s pomočjo skupno 19 znakov na listih, deblu in krošnji drevesa. Uporabljene so bile univariatne in multivariatne statistične metode izvedenja rezultatov. Rezultati potrjujejo hipotezo o spontanem pojavu križancev doba in gradna na območjih mešanja obeh vrst. Vzorec variabilnosti je lahko zvezen ali diskreten in je v močni povezavi s spremembami rastiščnih pogojev. Odsotnost fenoloških barier med dobom in gradnom omogoča njuno hibridizacijo in introgresijo v naravi.

Ključne besede: dob, graden, morfologija, fenologija, naravna hibridizacija, ekološki gradient

MORFOLOGICAL AND PHENOLOGICAL VARIABILITY OF PEDUNCULATE (*QUERCUS ROBUR* L.) AND SESSILE OAK (*QUERCUS PETRAEA* (MATT.) LIEBL.) ON MARGINAL AREAS OF THEIR NATURAL SITES IN NE SLOVENIA

Abstract

The study gives an evaluation of morphological and phenological variability of pedunculate oak (*Quercus robur* L.) and sessile oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) on two locations in NE Slovenia, where they occur in mixed stands. Morphological variability was analysed on individual and on population level, based together upon 19 characteristics of leaves, stem and tree crown. Univariate and multivariate statistical methods were used to evaluate the results. The findings are confirming the hypothesis of spontaneous occurrence of oak hybrids in mixed stands of both species. A variation pattern, continuous or discontinuous, is in strong correlation with site factors. A lack of phenological barriers between pedunculate oak and sessile oak leads to hybridization and introgression of both species.

Key words: pedunculate oak, sessile oak, morphology, phenology, natural hybridization, ecological gradient

* mag., Zavod za gozdove Slovenije, Tyrševa 15, 2000 Maribor, SLO

** dr. gozd. zn., izred. prof., Biotehniška fakulteta oddelek za gozdarstvo in obnovljive gozdne vire, Večna pot 83, 1000, Ljubljana, SLO

**VSEBINA
CONTENTS**

1	UVOD	
	INTRODUCTION.....	61
2	ORIS VARIABILNOSTI V NARAVNIH POPULACIJAH DOBA IN GRADNA	
	DESCRIPTION OF VARIABILITY IN NATURAL PEDUNCULATE AND SESSILE OAK POPULATIONS.....	62
3	CILJ RAZISKAVE IN DELOVNE HIPOTEZE	
	AIM OF STUDY AND WORKING HYPOTHESIS.....	65
4	MATERIAL IN METODE DE LA	
	MATERIAL AND METHODS	66
5	REZULTATI IN RAZPRAVA	
	RESULTS AND DISCUSSION.....	70
6	ZAKLJUČEK	
	CONCLUSION	86
7	POVZETEK.....	88
	SUMMARY.....	89
	VIRI	
	REFERENCES.....	90

1 UVOD INTRODUCTION

Dob (*Quercus robur* L.) in graden (*Quercus petraea* Matt. Liebl.) sta naši najpogostejši vrsti iz rodu hrastov (*Quercus*).

Populacije doba in gradna pri nas označuje velika morfološka pestrost. Spremenljivost in raznolikost na vseh nivojih biološke organizacije je temeljna značilnost naravnih populacij živih organizmov, ki se spolno razmnožujejo in je odgovor na preteklo in trenutno pestrost v njihovem življenjskem okolju ter na nedoločenost prihodnjih stanj.

Poleg pestrosti naravnega okolja, v katerem živi določena rastlinska ali živalska vrsta, vplivajo na njeno raznolikost tudi pretekli evolucijski dogodki in njen genetski sistem. Genetski sistem so vse lastnosti določene vrste, ki urejajo prenos in uporabo genetske informacije v procesu evolucije (STERN/ROCHE 1974).

Genetska pestrost neke vrste je torej širok pojem, ki vključuje pestrost genetskih informacij in pestrost mehanizmov za njihov nastanek, ohranjanje in prenos v prostoru in času.

Vrednotenje fenotipske raznolikosti doba in gradna je prvi korak k poznavanju njunega genetskega sistema. Temelji na analizah:

- morfološke raznolikosti (npr. iglic, listov, habitusa, skorje, lesa...)
- fenološke raznolikosti (npr. olistanje, cvetenje, razbarvanje listov v jeseni...)
- fiziološke raznolikosti (npr. svetlobne zahteve, odpornost na pozebo, odpornost na bolezni in škodljivce...)
- raznolikosti na molekularno-biokemičnem nivoju (npr. vsebnost proteinov (izoencimov))

Celostna ocena genetske raznolikosti je povezana z raznolikostjo ekoloških dejavnikov, v katerih določena populacija uspeva, s prilagoditvenimi strategijami vrste (razmnoževalni sistem) ter nenazadnje, z preteklimi evolucijskimi dogajanji v okviru vrste.

2 ORIS VARIABILNOSTI V NARAVNIH POPULACIJAH DOBA IN GRADNA

DESCRIPTION OF VARIABILITY IN NATURAL PEDUNCULATE AND SESSILE OAK POPULATIONS

2.1 PESTROST VRST RODU *QUERCUS*

INTERSPECIFIC VARIABILITY IN GENUS *QUERCUS*

Rod hrastov (*Quercus* L.) poseljuje velik del severne poloble. Sestavlja ga od 200 do 600 listopadnih in zimzelenih vrst - njihovo število v strokovni literaturi zelo varira (KRAHL-URBAN 1959, KLEINSCHMIT 1993, HEGI 1957, JOVANOVIĆ/TUCOVIĆ 1975, itd.). Razlike v opisanem številu vrst so posledica nedoslednega upoštevanja pravil taksonomskega uvrščanja in težav pri določanju posameznih hrastovih vrst (KLEINSCHMIT 1993). Le-te nastajajo zaradi križanja in introgresije genov ene vrste v drugo pri simpatričnih hrastovih vrstah in zaradi nejasnih taksonomskih mej med njimi (AAS 1988, TRINAJSTIĆ 1996).

Dob in graden sta v sistematskem smislu dve taksonomski enoti (taksona), brez močnih reproduktivnih barrier, s spontanimi pojavi križanja in pretokom genov v naravi. Pomembna razloga za današnjo visoko variabilnost populacij doba in gradna sta heterogenost njihovega naravnega okolja in pestrost evlucijskih procesov.

V okviru evlucijskih dogajanj je pomemben tudi človekov vpliv na razvoj hrastovih populacij, saj sta dob in graden zanesljivo antropogeno najbolj spremenjeni gozdni drevesni vrsti.

2.2 GLAVNE ZNAČILNOSTI EKOLOŠKIH NIŠ DOBA IN GRADNA MAIN CHARACTERISTICS OF PEDUNCULATE AND SESSILE OAK ECOLOGICAL NICHES

Naravna areala doba in gradna v velikem delu sovpadata in obsegata pretežni del Evrope (KRAHL-URBAN 1959, LEIBUNDGUT 1991). Dob gre v Skandinaviji severneje kot graden in na vzhodu dalj v rusko stepo.

V Sloveniji so največje površine dobovih sestojev v nižinah porečja Drave in Mure, v spodnjem delu savske doline (Krakovski gozd), na Koroškem v dolinah Mislinje in Meže,

v Savinjski dolini, na Sorškem polju in delno tudi na kraških poljih na Notranjskem in Vipavskem.

Graden je razširjen po vsej Sloveniji. Drži se gričevij in hribovitih predelov in manjka povsod tam, kjer ga izrine konkurenčno močnejša bukev - npr. dinarsko-snežniški masiv, Trnovska planota, alpski in predalpski svet in gornji deli Pohorja.

Optimalno dobovo in gradnovo rastišče v Sloveniji se razlikujeta predvsem v vlažnosti. Vлага je odločujoč faktor pri razporeditvi doba in gradna v prostoru.

Vlažnost tal je neposredno odvisna od tipa tal in matične kamenine. Dob poseljuje vlažna, včasih oglejena, z minerali bogata in slabo prezračena tla nižin in rečnih dolin. Tla gradnovih rastišč so bolj suha, včasih kislja, revna na mineralnih substancah in dobro prezračena.

Dob in graden spadata med vrste, ki poseljujejo zelo širok areal s pestrimi talnimi in klimatskimi razmerami, vendar imata zaradi visoke genetske pestrosti v lokalnem pogledu zelo ozko ekološko nišo.

Močno izoblikovanje lokalnih ras glede rastiščnih zahtev se kaže tudi v velikem številu gozdnih združb, v katerih sta zastopana dob in graden. Dob je prisoten v 24 gozdnih rastlinskih združbah, graden pa v 38 (LEIBUNDGUT 1991). V Sloveniji se tako dob in graden pojavljata v 54% vseh gozdnih združb (AZAROV 1992).

2.3 DOLOČANJE DOBA IN GRADNA NA OSNOVI MORFOLOŠKIH ZNAKOV

IDENTIFICATION OF PEDUNCULATE AND SESSILE OAK ON THE BASIS OF MORFOLOGICAL CHARACTERISTICS

S pomočjo taksonomske opredelitve posameznih populacij v kompleksu dob-graden ugotavljamo stopnjo hibridizacije, obseg in smer pretoka genov v okviru in med populacijami doba in gradna, vpliv ekoloških dejavnikov na raznolikost in prilagoditveno strategijo populacij.

Razlikovanje različnih taksonov doba in gradna od vrste, ras, ekotipov, varietet, form do hibridov temelji še vedno pretežno na morfoloških znakih. Jasno razlikovanje ni možno

na osnovi zgolj enega znaka, ampak le z uporabo več znakov in multivariatnih statističnih tehnik za njihovo izrednotenje, kot so faktorska in diskriminativna analiza ter uporaba metod klasifikacije na osnovi kopičenja (clusterska analiza). Vse številčne taksonomske metode naletijo na problem določitve referenčnih vrednosti za posamezne morfološke znake in za posamezne taksonomske skupine. Taksonomski opisi doba in gradna v dostopni dendrološki literaturi predstavljajo sicer solidno osnovo za ovrednotenje raznolikosti in spremenljivosti v konkretni populaciji, vendar imajo svoje pomanjkljivosti. Sestavljeni so na osnovi globalnih povprečij znakov za dob in gradna in so za lokalne primerjave variabilnosti populacij omejeno uporabni.

Problem prepoznavanja križancev doba in gradna še vedno ostaja odprt. Po mnenju nekaterih raziskovalcev hibridi doba in gradna kažejo vmesne značilnosti preučevanih znakov glede na starše, zato je morfološka vmesnost glavni kriterij za določanje hibridov (KLEINSCHMIT et al. 1995).

2.4 PRETOK GENOV MED POPULACIJAMI DOBA IN GRADNA GENE FLOW BETWEEN PEDUNCULATE AND SESSILE OAK POPULATIONS

Pretok genov med populacijami doba in gradna je eden od glavnih vzrokov za visoko genetsko variabilnost obeh vrst. Pretok genov med simpatričnimi vrstami, kot je to primer pri dobu in gradnu, imenujemo introgresija ali introgresivna hibridizacija in je posledica možnosti križanja obeh vrst. Med dobom in gradnom namreč ne obstajajo fenološke ali fiziološke reproduktivne bariere, ki bi izključevale križanje. Obstaja fiziološka kompatibilnost reproduktivnega materiala doba in gradna, ki je potrjena v mnogih umetno kontroliranih križanjih obeh vrst (STEINHOFF 1993, AAS 1988, JOVANOVIĆ et al. 1973, SCHÜTE 1995).

Hibridizacija obeh vrst je najpogostejša na prehodnih rastiščih med dobovimi vlažnimi in z mineralnimi substancami bogatimi in gradnovimi sušnejšimi in mineralno revnimi rastišči (KLEINSCHMIT 1993). Introgresija temelji na ekoloških dejavnikih. Selekcijski pritisk okolja bodisi pospešuje bodisi zavira introgresijo in deluje kot regulator.

Stopnja introgresije genov ene vrste v drugo je v naravnih populacijah doba in gradna težko meriti, saj je nemogoče ločiti variabilnost v okviru ene vrste od variabilnosti, ki je posledica vnosa genov druge vrste. F₁ hibridi doba in gradna so fertilni, s povratnim

križanjem nastalo potomstvo postaja vse bolj podobno staršem, delež genov prve vrste v genomu druge pa se zmanjšuje (AAS 1988).

Možnosti pretoka genov med populacijami doba in gradna ocenjujemo na podlagi razdalje širjenja peloda in semena od mesta izvora, kar predstavlja potencialni pretok genov. Glede na težo plodu spadajo hrasti med nizko mobilne vrste, kar je značilno za predstavnike klimaksnih in subklimaksnih vrst, vendar so razvili nekatere strategije, ki zagotavljajo širjenje želoda tudi na večjih razdaljah. S pomočjo živali, predvsem šoj, se premer razširjanja dobovega in gradnovega želoda močno poveča. Šoje skladiščijo želod tudi do 5 km od mesta nastanka. Posamezni plodovi so razširjeni individualno z nekaj metri razmaka in vselej pokriti s humusom ali s prstjo, saj si šoje delajo zalogo za zimo. To povečuje razvojne možnosti želoda in doba in gradna zagotavlja naselitev novih predelov. Šoje in hrasti so razvili nekakšen obojestansko koristen simbiotski odnos (DUCOUSSO et al. 1993).

3 CILJ RAZISKAVE IN DELOVNE HIPOTEZE **AIM OF STUDY AND WORKING HYPOTHESIS**

Cilj naloge je bila potrditev domneve o pojavu hibridov med dobom in gradnom oziroma o obstoju introgresije na nekaterih rastiščih v severovzhodni Sloveniji. Vzorčna rastišča so predstavljala prekrivajoče se robove habitatov obeh vrst in niso optimalna s stališča ekoloških pogojev za eno ali drugo vrsto hrasta. Analizirali smo vzorce morfološke variabilnosti v populacijah doba in gradna na lokalnem nivoju. V raziskavo smo vključili tiste morfološke znake, ki zagotavljajo enostavno taksonomsko determinacijo doba in gradna ter poiskali povezavo med taksonomskim statusom hrastovih osebkov na obravnavanih raziskovalnih ploskvah in gradientom ekoloških dejavnikov.

S fenološkimi opazovanji smo preverili obstoj reproduktivnih ovir v preučevanih populacijah doba in gradna, ki bi lahko omejevale pretok genov med obema vrstama.

Zastavili smo si dve delovni hipotezi:

- Na prehodnih rastiščih med naravnimi rastišči doba in gradna prihaja do introgresije in hibridizacije doba in gradna, kar se kaže v klinalnem vzorcu njune morfološke spremenljivosti vzdolž ekološkega gradienta,
- fenološke ovire, ki bi preprečevale introgresivno hibridizacijo doba in gradna v preučevanih populacijah, ne obstajajo.

4 MATERIAL IN METODE DELA **MATERIAL AND METHODS**

4.1 OBMOČJE RAZISKAVE **STUDY AREA**

Analize, ki bi potrdile ali ovrgle delovni hipotezi smo zastavili v severovzhodni Sloveniji, torej v subpanonskem fitogeografskem območju, ki predstavlja optimum za dob in graden v Sloveniji. Stična območja med populacijami doba in gradna so na tem območju pogosta in so nam bila osnovno vodilo pri postavitvi raziskovalnih ploskev.

Možna območja mešanih sestojev obeh vrst so običajno ob vznožju pobočij na prehodu iz večjih rečnih nižin v gričevje. Tu se običajno nehajo mineralno bogata in dokaj vlažna tla ravnin in počasi prehajajo v suha in bolj revna tla v gričevju.

Večina pedološko in geomorfološko ustreznih lokacij za našo raziskavo v SV Sloveniji je danes v kmetijski rabi, ali pa jih poraščajo z gospodarjenjem vrstno močno spremenjeni gozdni sestoji.

S terenskimi ogledi smo kot ustreznega raziskovalna objekta izločili območji Zgornjega loga pri Slovenski Bistrici in Hrastovca pri Lenartu. Na teh dveh lokacijah smo postavili po tri raziskovalne ploskve velikosti 1 ha in sicer vzporedno z padnico pobočja, ki predstavlja višinski gradient ekoloških dejavnikov: prvo ploskev v dobov sestoj na ravnini, drugo v sestoj na pobočju, kjer pride do mešanja doba in gradna in tretjo v gradnov sestoj na hrbtu hriba. Trojica ploskev nam predstavlja transekt čez stično območje med populacijama doba in gradna. Vse ploskve so v odraslih, naravnih, mešanih sestojih doba ali gradna s preostalimi drevesnimi vrstami, približno enake starosti in s približno enakim deležem doba ali gradna v skupni lesni zalogi sestoja. Spodnji ploskvi, ki smo ju označili z ZGL1 na Zgornjem logu in HRA1 v Hrastovcu nam predstavljata optimalno dobovo rastišče. Zgornji ploskvi (glede na nadmorsko višino) z oznakama ZGL3 na Zgornjem logu in HRA3 v Hrastovcu ležita na optimalnih gradnovih rastiščih. Srednji ploskvi, ki smo ju poimenovali z ZGL2 na Zgornjem logu in HRA2 v Hrastovcu pa predstavljata prehod med dobovimi in gradnovimi rastišči.

Položaj posameznih osebkov doba ali gradna na raziskovalnih ploskvah smo določili z elektronskim teodolitom, ki omogoča hitro in natančno določanje točk in neposredno shranjevanje podatkov na elektronski medij. Tako dobimo za vsak osebek koordinate x in y in višinsko razliko glede na izhodiščno oglišče ploskve.

Da bi lahko korektno izvajali vse nadaljnje analize variabilnosti doba in gradna v preučevanih populacijah, je bilo potrebno vse hrastove osebke okularno grobo taksonomsko opredeliti.

Dejanski taksonomski status hrastovih dreves (čisti dob, čisti graden ali križanci) je možno določiti le z vzorčenjem, meritvami in statističnimi analizami več morfoloških znakov na drevesu. Po mnenju Duponey-a (DUPONEY 1994) lahko gozdar z izkušnjami na področju metričnih analiz morfološke variabilnosti doba in gradna doseže visoko stopnjo (do 85%) zanesljivosti pri določanju taksonomskega statusa posameznih hrastovih osebkov. Izkušnje, podkrepjene z raziskovalnim delom, so torej odločilnega pomena.

4.2 METODE DELA METHODS

Analiza rastiščnih razmer na raziskovalnih ploskvah je bila izvedena s fitocenološkimi popisi po standardni srednjeevropski metodi (Braun-Blanquet). Zanimale so nas predvsem rastiščne razlike v okviru obeh transektov, ki bi potrdile, da raziskovalne ploskve predstavljajo ekološki gradient od vlažnih in mineralno bogatih tal dobovih rastišč do suhih, prezračenih in mineralno revnejših tal rastišč gradna. Floristični popisi so nam bili osnova za izrednotenje rastiščnih dejavnikov po Ellenbergovi metodi (ELLENBERG et al. 1991).

Vsem hrastovim osebkom na raziskovalnih ploskvah smo določili njihov socialni status po IUFRO klasifikaciji. V naših analizah smo upoštevali le hrastove osebke s socialnim položajem 1 ali 2. S tem smo izločili vpliv socialnega položaja na variabilnost morfoloških znakov pri posameznih osebkih.

Skupine hrastovih osebkov smo oblikovali glede na lokacijo (Zgornji log ali Hrastovec), ploskev (1, 2 ali 3) in vrsto hrasta (dob ali graden). Šifra skupine hrastovih osebkov (glej preglednico št. 1) je sestavljena iz oznake lokacije (Z ali H), oznake ploskve na kateri rastejo hrastovi osebki (1, 1+2, 2, 2+3, ...) in oznake vrste hrasta (DOB ali GRA).

Preglednica 1: Pregled oblikovanih skupin za ovrednotenje morfološke in fenološke variabilnost na nivoju subpopulacij doba in gradna

Table 1: An overview of groups formed for the evaluation of morphological and phenological variability on the level of pedunculate and sessile oak subpopulations

Šifra skupine <i>Group code</i>	Ploskev <i>Plot</i>	Vrsta hrasta <i>Oak species</i>	Št. dreves <i>No. of trees</i>	Opredeleitev skupine <i>Group description</i>
ZGORNJI LOG				
Z1/DOB	ZGL1	Q. robur	89	Dobovi osebki na optimalnem dobovem rastišču
Z2+3/DOB	ZGL2 ZGL3	Q. robur	49	Dobovi osebki na robnem delu dobovih naravnih rastišč
Z1+2/GRA	ZGL1 ZGL2	Q. petraea	38	Gradnovi osebki na robnem delu gradnovih naravnih rastišč
Z3/GRA	ZGL3	Q. petraea	71	Gradnovi osebki na optimalnem gradnovem rastišču
HRASTOVEC				
H1/DOB	HRA1	Q. robur	70	Dobovi osebki na optimalnem dobovem rastišču
H2+3/DOB	HRA2 HRA3	Q. robur	59	Dobovi osebki na robnem delu dobovih naravnih rastišč
H1+2/GRA	HRA1 HRA2	Q. petraea	13	Gradnovi osebki na robnem delu gradnovih naravnih rastišč
H3/GRA	HRA3	Q. petraea	67	Gradnovi osebki na optimalnem gradnovem rastišču

Analize morfoloških znakov smo razdelili na morfometrijsko analizo listov, analizo morfologije debla in krošnje in analizo fiziološko pogojenih morfoloških znakov.

Za potrebe morfometrijske analize listov smo na vsaki od raziskovalnih ploskev iz populacije vseh hrastovih dreves socialnega položaja 1 ali 2, slučajnostno izbrali po pet hrastovih osebkov. S teh osebkov je bilo v septembru 1995 nabranih po cca. 100 listov. Listi so bili nabrani iz zgornjega, dobro osvetljenega dela krošnje s kratkih letošnjih poganjkov.

Nabrane liste smo herbarizirali na Katedri za aplikativno botaniko Biotehniške fakultete v Ljubljani. Herbarizirani listi so bili izmerjeni z natančnostjo 0,1 mm. Dlakavost listov smo ugotavljali s stereomikroskopom pod 50-kratno povečavo.

Merjeni oziroma ocenjeni so bili naslednji znaki:

- dolžina listne ploskve (DL),
- širina listne ploskve (SL),
- dolžina peclja (DP),
- globina sinusnih zajed med listnimi krpami (GS),
- število interkalarnih žil (IZ),
- število listnih krp - leva in desna stran lista (KL, KD),
- dlakavost listnih delov na zgornji in spodnji ploskvi lista,
- oblika listnega dna (srčasto, asimetrično z ušesci, asimetrično brez ušesc ali klinasto).

Število izmerjenih listov na posamezno vzorčeno drevo varira od 58 do 100.

Da bi dobili realno sliko o razlikah med posameznimi drevesi v morfoloških značilnostih listov, smo izpeljali multivariatno analizo na osnovi diskriminativne funkcije (Fisherjeva diskriminativna analiza).

Referenčni populaciji listov smo določili za vsako od analiziranih lokacij posebej, in sicer na osnovi že oblikovanih diskriminativnih funkcij v prejšnjih analizah (BREZNIKAR 1997).

Morfološke znake, ki opisujejo obliko debla in krošnje, smo opredelili s pomočjo botaničnih opisov doba in gradna (HEGI 1957, KRAHL-URBAN 1959, KLEINSCHMIT 1993). Tako smo vsem vzorčenim hrastovim osebkom na raziskovalnih ploskvah (glej preglednico št. 1) v okviru analize variabilnosti oblike debla in krošnje določili njihovo višino, kot med deblom in vejami ter monoosnost habitusa.

S skupino fiziološko pogojenih morfoloških znakov smo skušali opredeliti ekofiziološko raznolikost doba in gradna na preučevanih lokacijah. Analizo smo izvedli na hrastovih osebkih socialnega položaja 1 in 2 (glej preglednico št. 1). V avgustu 1996 so bili na vsakem hrastovem osebku ocenjeni ali izmerjeni naslednji morfološki znaki: prisotnost epikormskih poganjkov na deblu in na vejah, prisotnost kresnih poganjkov, pogostnost in način pojavljanja mraznih razpok, število podstojnih dreves pod projekcijo krošnje opazovanega hrastovega osebka in prisotnost suhih vej.

Prisotnost kresnih poganjkov smo opazovali konec julija in v začetku avgusta 1996 z daljnogledom Bressler s 15/45-kratno povečavo. Kresni ali poletni poganjki se od pomladanskih ločijo po dolžini (daljši) in barvi (pogosto svetlo do temno rdeči).

Osnovna naloga spremljanja fenološkega razvoja posameznih dreves je bila registracija začetka in konca cvetenja moških cvetov. Cvetenje smo spremljali v letu 1996 na sistematičnem vzorcu hrastovih osebkov (cca. 30 na ploskev). Izbrana so bila samo normalno razvita drevesa z nezasenčeno krošnjo.

Opazovanja pojavljanja fenofaze cvetenja pri posameznih osebkih so se opravljala vsake 3-5 dni. Tako smo prvo terensko opazovanje opravili 108. dan v letu (17.4.1996), ko so popki na vejicah bili že napeti, nikjer pa še ni prišlo do razvoja fenofaze "pojav prvih listov". Za opazovanje smo uporabljali teleskopski daljnogled Bressler s 15-45 -kratno povečavo.

5 REZULTATI IN RAZPRAVA RESULTS AND DISCUSSION

5.1 ANALIZA EKOLOŠKIH DEJAVNIKOV ECOLOGICAL FACTORS ANALYSIS

Stanje ekoloških dejavnikov po raziskovalnih ploskvah je ponazorjeno v preglednici št. 2 in je bilo določeno s pomočjo fitocenoloških popisov in Ellenbergovih indikacijskih vrednosti za posamezne rastlinske vrste.

Preglednica 2: Srednje vrednosti rastiščnih dejavnikov na ploskvah, po Ellenbergu
Table 2: Mean values of site factors, according to Ellenberg

Pl./Plot	Rastiščni dejavnik / Site factor									
	Svetloba Light		Toplota Heat		Talna vlaga Soil moisture		Reakcija tal Soil reaction		Dušik v tleh Soil nitrogen	
	M	Me	M	Me	M	Me	M	Me	M	Me
ZGL1 (dob)	5,0 (5,4)	5,0 (6,0)	5,0 (4,8)	5,0 (5,0)	6,0 (6,2)	6,0 (6,0)	5,6 (5,6)	6,5 (7,0)	5,1 (5,4)	6,0 (6,0)
ZGL2 (dob/gra)	4,8 (4,9)	5,0 (5,0)	5,2 (5,2)	5,0 (5,0)	5,3 (5,3)	5,0 (5,0)	6,4 (6,3)	7,0 (7,0)	5,1 (5,2)	5,0 (5,0)
ZGL3 (graden)	4,6 (4,6)	4,0 (4,0)	5,1 (5,3)	5,0 (5,0)	5,4 (5,4)	5,0 (5,0)	4,2 (4,1)	4,0 (3,0)	4,4 (4,2)	4,0 (4,0)
HRA1 (dob)	4,8 (4,7)	5,0 (4,0)	5,2 (5,3)	5,0 (6,0)	6,1 (6,0)	6,0 (6,0)	5,2 (5,0)	6,0 (5,0)	5,7 (5,5)	6,0 (6,0)
HRA2 (dob/gra)	4,5 (4,6)	4,0 (4,0)	5,5 (5,4)	5,0 (5,0)	5,6 (5,5)	5,5 (5,0)	5,6 (5,4)	7,0 (5,5)	6,3 (6,5)	7,0 (7,0)
HRA3 (graden)	4,5 (4,4)	4,0 (4,0)	5,1 (5,1)	5,0 (5,0)	5,1 (5,1)	5,0 (5,0)	6,2 (6,4)	7,0 (7,0)	5,1 (5,3)	5,0 (5,5)

* vrednosti, navedene v oklepaju, so ponderirane po Van der Maarel-u.

* values in parenthesis are modified according to Van der Maarel

Aritmetično sredino navajamo kljub njeni statistični nekorektnosti glede na tip podatkov. Mediana je namreč zaradi majhnih razlik med vrednostmi ekoloških dejavnikov na ploskvah dokaj grob kazalec.

Svetlobne in toplotne razmere na vseh ploskvah so približno izenačene. Prevladujejo polsenčne vrste in vrste zmerne toplote.

Razlike v vlažnosti tal so večje in predstavljajo gradient od vlažnih tal na spodnjih dobovih ploskvah (obe ploskvi št. 1) do bolj suhih na zgornjih gradnovih ploskvah (ploskvi št. 3). Srednja ploskev (ZGL2) na Zgornjem logu je glede vlažnosti tal podobna gradnovi ploskvi na tej lokaciji, v Hrastovcu pa ima stopnja vlažnosti tal na mešani ploskvi doba in gradna (HRA2) srednjo vrednost.

Srednje vrednosti za dušik v tleh so nekoliko večje na čistih dobovih ploskvah kot na čistih gradnovih.

Podatke o matični podlagi in tipih tal na posameznih raziskovalnih ploskvah povzemamo po veljavnih gozdnogospodarskih načrtih za GE Slov. Bistrica in GE Lenart. Ploskev ZGL1 leži na namočenem amfigleju, ploskev ZGL2 na pobočnem psevdogleju na mešanem produ in ploskev ZGL3 na evtričnih rjavih tleh. V Hrastovcu najdemo na ploskvi HRA1 srednje močan, ilovnato glinasti glej, na ploskvah HRA2 in HRA3 pa rendzine na terciarnih apnencih.

Apnenec (ploskvi HRA2 in HRA3) je v Slovenskih goricah redek in se pojavlja le v obliki manjših vložkov.

5.2 MORFOLOŠKA VARIABILNOST V ANALIZIRANIH POPULACIJAH DOBA IN GRADNA

MORFOLOGICAL VARIABILITY IN ANALYSED PEDUNCULATE AND SESSILE OAK POPULATIONS

5.2.1 Morfometrijska analiza znakov na listih

Morfometric leaf analysis

Morfometrijska analiza listov predstavlja zaenkrat najpomembnejše orodje za taksonomsko določanje doba in gradna, uporabljeno v mnogih analizah raznolikosti teh dveh vrst (DUPONEY 1994, DUPONEY/BADEAU 1993, AAS 1988, 1993,

KLEINSCHMIT 1989, 1993, ELSNER 1993, SPETHMANN 1993, BATIČ et al. 1995a, 1995b, SMOLE/BATIČ 1992, itd.) Morfološki znaki na listih so namreč pod močno genetsko kontrolo.

Morfološke znake na listih smo iz vrednotili na individualnem nivoju (drevo) in na nivoju preučevanih skupin osebkov.

Za splošen pregled morfoloških razlik na populacijskem nivoju so v preglednici 3 ponazorjene srednje vrednosti za širino in dolžino listne ploskve, dolžino listnega peclja in globino sinusov ter mediana števila listnih krp na obodu lista po preučevanih skupinah hrastovih osebkov.

Razlike med srednjimi vrednostmi po posameznih skupinah v okviru vsake od lokacij, ki so bile preverjene z neparametrično analizo variance po Kruskal-Wallis, so statistično značilne.

Dolžina listnega peclja je najboljši razlikovalni znak med dobom in gradnom, kar potrjujejo skoraj vse evropske morfometrijske analize listov doba in gradna (pregled glej DUPONEY/BADEAU 1993, ELSNER 1993).

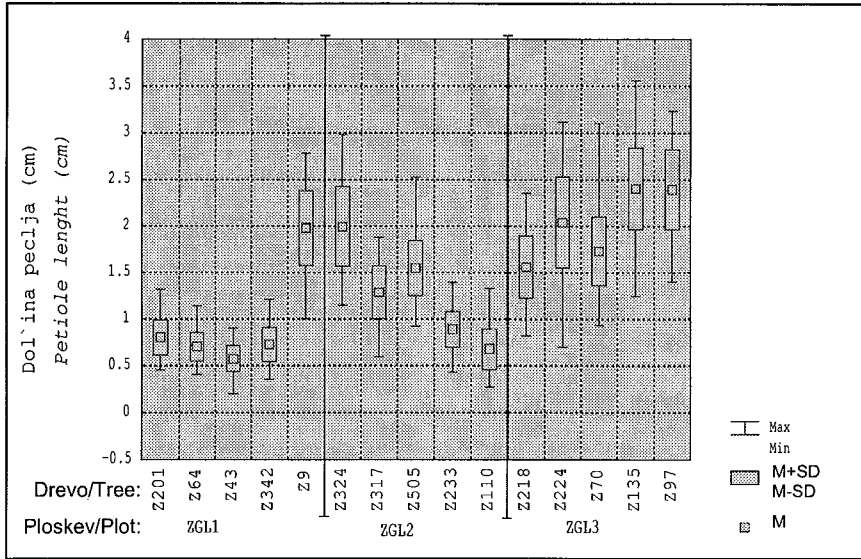
Pri dobovi skupini na robu dobovih naravnih rastišč na Zgornjem logu (Z2+3/DOB) je srednja dolžina listnega peclja na robu variacijskega intervala za dob (2-7 mm), kar je znak hibridnosti teh osebkov. Gradnovi osebki na gradnovem rastiščnem robu na Zgornjem logu (Z1+2/GRA) imajo krajši peclj kot graden na optimalnem rastišču, vendar še vedno v okviru variacijske širine za graden. V Hrastovcu so jasno izražene razlike med dobom in gradnom v dolžini listnega peclja, neglede na to, iz katere subpopulacije izhaja osebek.

Razlike v dolžini listnega peclja pri posameznih drevesih so ponazorjene na grafikonih št. 1 za Zgornji log in št. 2 za Hrastovec. Dolžina peclja pri dobu na optimalnem rastišču (ZGL1) je blizu zgornje meje za dob, pri dobovih drevesih na ploskvi ZGL2 pa nad njo. Tako dobova kot gradnova drevesa na ploskvi ZGL2 imajo v splošnem vmesne vrednosti za dolžino listnega peclja.

Preglednica 3: Srednje vrednosti za merjene znake na listih, po preučevanih skupinah dreves
 Table 3: Mean values for measured characters on leaves, for groups of trees studied

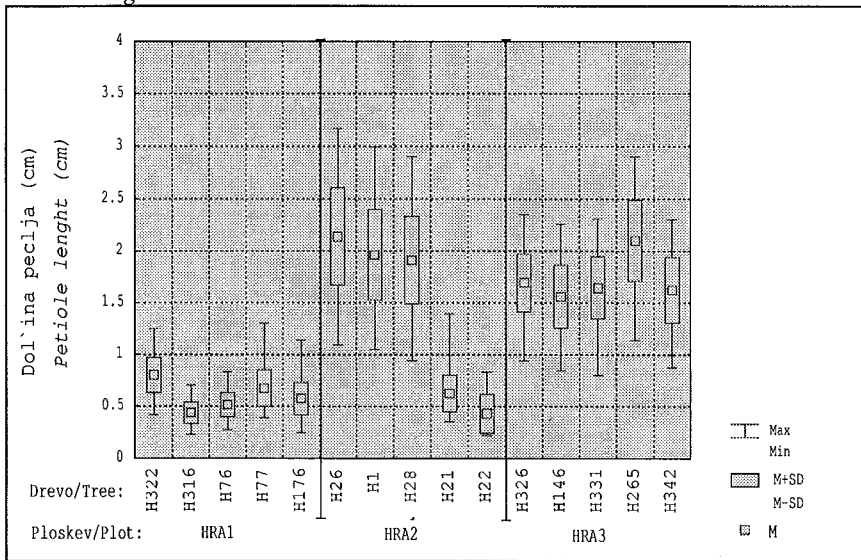
ZGORNJI LOG					
Znak/Character	Skupine dreves/Groups of trees:				K-W test
	Z1/DOB (338 listov) (338 leaves)	Z2+3/DOB (200 listov) (200 leaves)	Z1+2/GRA (359 listov) (359 leaves)	Z3/GRA (435 listov) (435 leaves)	
Dolžina peclja <i>Petiole length</i>	0,70 cm	0,78 cm	1,67 cm	2,05 cm	***
Dolžina lista <i>Leaf length</i>	9,96 cm	8,99 cm	9,89 cm	9,48 cm	***
Širina lista <i>Leaf width</i>	7,31 cm	6,32 cm	6,87 cm	6,54 cm	***
Globina sinusov <i>Depth of sinuses</i>	2,35 cm	1,68 cm	1,88 cm	1,48 cm	***
Število list. krp <i>No. of lobes</i>	9	11	12	12	***
HRASTOVEC					
Znak/Character	Skupine dreves/Groups of trees:				K-W test
	H1/DOB (414 listov) (414 leaves)	H2+3/DOB (112 listov) (112 leaves)	H1+2/GRA (194 listov) (194 leaves)	H3/GRA (427 listov) (427 leaves)	
Dolžina peclja <i>Petiole length</i>	0,59 cm	0,59 cm	2,00 cm	1,70 cm	***
Dolžina lista <i>Leaf length</i>	9,10 cm	7,98 cm	9,42 cm	9,42 cm	***
Širina lista <i>Leaf width</i>	6,10 cm	5,64 cm	6,05 cm	6,82 cm	***
Globina sinusov <i>Depth of sinuses</i>	2,00 cm	1,79 cm	1,38 cm	1,76 cm	***
Število list. krp <i>No. of lobes</i>	10	9	112	12	***

V Hrastovcu so razlike med posameznimi drevesi v dolžini listnega peclja bolj izražene. Liste z netipično dolžino listnega peclja za dob zasledimo pri dobovih osebkih H322, H77 in H176 na ploskvi HRA1, velik interval vrednosti (min-max) za dolžino listnega peclja pa je opazen pri dobu H21 na ploskvi HRA2. Na osnovi dolžine listnega peclja je možna detekcija hibridizacije doba in gradna za posamezne osebkke in populacije. Pogostnost dreves z netipično dolžino peclja za vrsto hrasta ali z veliko variabilnostjo tega znaka je pogostejša na stičnih področjih med dobom in gradnom (ploskev ZGL2), odklone v dolžini peclja od variacijskih razponov za posamezno vrsto hrasta (predvsem za dob) pa najdemo tudi na njegovih optimalnih rastiščih.



Grafikon 1: Srednje vrednosti, standardni odklon in variacijski razmak za dolžino listnega peclja po analiziranih drevesih na Zgornjem logu

Figure 1: Mean values, standard deviation and range of a petiole length, for trees on Zgornji log



Grafikon 2: Srednje vrednosti, standardni odklon in variacijski razmak za dolžino listnega peclja po analiziranih drevesih v Hrastovcu

Figure 2: Mean values, standard deviation and range of a petiole length, for trees in Hrastovec

Na osnovi **širine in dolžine lista** težko ločimo dob in graden, saj so razlike zelo majhne. Dolžina in širina listne ploskve je odvisna predvsem od dejavnikov okolja, kar potrjujejo tudi študije drugih avtorjev (FRANJIC 1996). Dob na Zgornjem logu ima daljše in širše liste kot graden, v Hrastovcu pa je situacija obrnjena.

Globina sinusnih zajed je dober taksonomski znak in je večja pri dobu kot pri gradnu, kar potrjujejo tudi naši izsledki, tako na populacijskem kot na individualnem nivoju. Dobovi osebki na vmesnih ploskvah (ZGL2 in HRA2) so v globini zajed bolj podobni gradnu kot dobu. Variabilnost globine sinusnih zajed je večja kot pri ostalih merjenih znakih, tako na Zgornjem logu kot v Hrastovcu.

Skupno število listnih krp oziroma parov listnih krp je večje pri gradnu kot pri dobu. Dobovi osebki na rastiščno prehodni ploskvi ZGL2 so v številu parov listnih krp bolj podobni gradnu kot dobu, na ploskvi HRA2 pa se dobovi in gradnovi osebki jasno razlikujejo v številu parov listnih krp. Na ploskvah na Zgornjem logu je opaziti klinalno variabilnost tega znaka s pogostejšimi intermediarnimi osebki za ta znak, v Hrastovcu pa diskontinuirano variabilnost.

Listne žile, ki potekajo v listne zajede (interkalarne žile) so po mnenju mnogih avtorjev (AAS 1988) zelo tehten razlikovalni znak med dobom in gradnom. V našem primeru najdemo izrazite razlike med dobom in gradnom v pogostnosti interkalarne žil na njihovih optimalnih rastiščih. Na rastiščno prehodni ploskvi ZGL2 imata gradnovi drevesi Z317 in Z505 na svojih listih pogoste interkalarne žile, pravtako graden Z9 na ploskvi ZGL1. V Hrastovcu so interkalarne žile v manjšem obsegu prisotne pri vseh gradnovih drevesih, pogoste interkalarne žile pa zasledimo pri gradnih H146 in H331 na ploskvi HRA3, kar glede na botanične opise za graden ni značilno. Dobova drevesa imajo na vseh rastiščih pogoste interkalarne žile, čeprav njihova frekvenca, ko gredo proti robu dobovih rastišč, upada. Ta trend je izrazitejši na seriji raziskovalnih ploskev na Zgornjem logu.

Oblika listnega dna je po taksonomski literaturi pri dobu v glavnem srčasta, z ušesci in pri gradnu klinasta. Večina preučevanih dobovih in gradnovih dreves na Zgornjem logu in v Hrastovcu ima liste s srčastim ali klinastim dnom, poleg tega pa še liste z obema vmesnima oblikama listnega dna - asimetrično z ušesci in asimetrično brez ušesc.

Delež srčastega dna z ušesci je večji pri dobovih drevesih na optimalnem dobovem rastišču, pri gradnu na njegovem rastišču najdemo pretežno liste s klinastim in

asimetričnim dnom brez ušesc. Na obeh rastiščno prehodnih ploskvah (ZGL2 in HRA2) imajo hrastova drevesa neglede na to, ali gre za dob ali graden, liste z vsemi kategorijami oblike listnega dna.

Dlakavost listnih delov je bila ovrednotena na spodnji listni ploskvi. Dob ima zelo redko liste z enostavnimi dlačicami, večinoma pa je brez njih. Gradnovi listi so gosto dlakavi (AAS 1988, 1995, BATIČ et al. 1995). Pomen dlakavosti za taksonomsko determinacijo hrastov je zelo velik, kljub temu, da najdemo redke dlačice tudi na 10-20 % dobovih osebkih (AAS et al. 1993).

Naše analize so pokazale, da je dlakavost spodnje strani lista zelo gosta pri vseh analiziranih gradnovih osebkih na ploskvah ZGL3, HRA3 in HRA2.

Nekoliko je redkejša pri gradnu na vmesni ploskvi ZGL2. Dob je pri vseh analiziranih drevesih zelo redko dlakav, z izjemo drevesa Z64.

Morfometrija listov nudi dobre možnosti za taksonomsko determinacijo doba in gradna ter njunih križancev, pri tem pa je pomen posameznih znakov na listih za razlikovanje med dobom in gradnom zelo različen. Dolžina listnega peclja, globina sinusnih zajed, število listnih krp, interkalarne žile in dlakavost listov zelo dobro taksonomsko opredeljujejo dob in graden, nekoliko manj oblika listnega dna, dolžina in širina lista pa sploh ne.

Odkloni od tipičnih znakov vrste so pogostejši pri hrastovih osebkih, ki smo jih preliminarno določili kot dob. Na osnovi posameznih znakov ne moremo zanesljivo določiti hibridov doba in gradna, predvsem zaradi visoke variabilnosti morfoloških znakov pri t. i. "čistih" dobovih ali gradnovih populacijah. Dejstvo pa je, da so znaki, netipični za vrsto oziroma vmesne vrednosti med dobom in gradnom za nekatere parametre pogostejši na vmesnih rastiščih in s tem na robovih naravnih rastišč doba in gradna.

Variabilnostni vzorec morfologije listov kaže, da je introgresija pogostejša na Zgornjem logu, kot v Hrastovcu. Vmesne vrednosti za posamezne znake, glede na dobovo ali gradnovo povprečje so na ploskvah v Hrastovcu zelo redke, na tej osnovi pa lahko sklepamo, da so tudi hibridni osebki doba in gradna na tem območju redki.

Te ugotovitve smo skušali potrditi še z diskriminativno analizo. Multivariatne analize so edini način zanesljivega določanja vrstne pripadnosti obeh hrastovih vrst in detekcije hibridizacije.

Pri diskriminativni analizi poteka klasifikacija na temelju referenčnih skupin listov za dob na eni in graden na drugi strani, ki naj bi predstavljale tipične vrednosti morfoloških znakov za eno ali drugo vrsto. Referenčne skupine smo oblikovali na temelju že opravljenih analiz morfoloških znakov na listih hrastovih dreves (BREZNIKAR 1997).

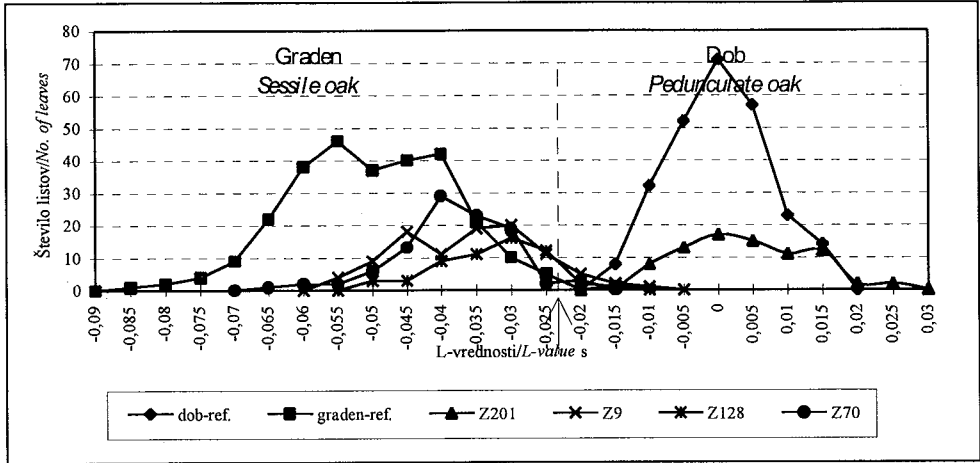
Referenčne skupine listov so bile pri našem preučevanju določene ločeno za Zgornji log in Hrastovec, s čimer smo izločili iz analize lokalno pogojene razlike v posameznih morfoloških znakih na listih. Referenčni skupini na Zgornjem logu sestavlja vzorec listov z dreves Z64, Z43 in Z342 (ploskev ZGL1) za dob, Z224, Z135 in Z97 (ploskev ZGL3) za graden, v Hrastovcu pa H316, H76 in H77 (ploskev HRA1) za dob ter H326, H331 in H324 (ploskev HRA3) za graden.

Prispevek posameznih znakov k pojasnjevanju razlik med referenčnima skupinama smo preverili z regresijsko analizo. Na Zgornjem logu imajo statistično značilen prispevek vse spremenljivke, v Hrastovcu pa samo dolžina peclja, globina sinusov, število listnih krp in dolžina listne ploskve.

S pomočjo diskriminativne funkcije smo klasificirali vse liste s preučevanih hrastovih osebkov na podlagi izračunanih L vrednosti. Frekvenčne porazdelitve L-vrednosti za liste s posameznih dreves in preučevanih lokacij so ponazorjene na grafikonih št. 3 do 6.

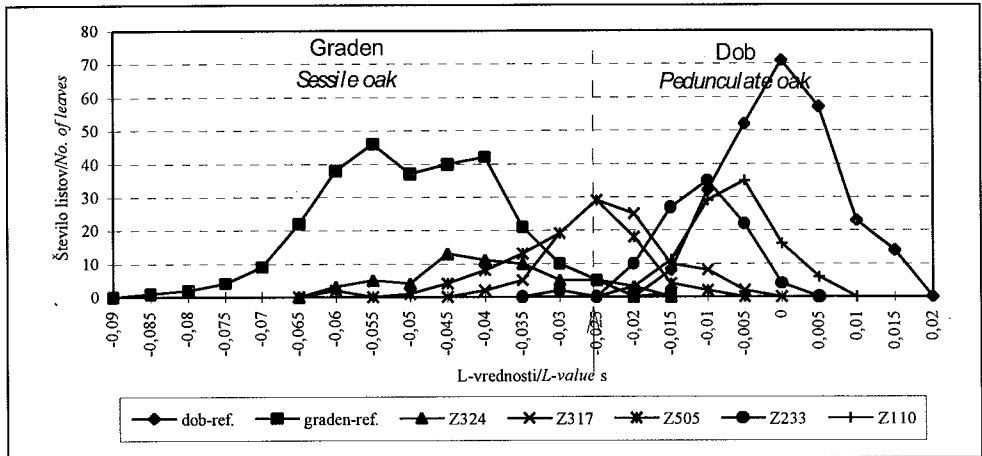
Pri interpretaciji izračunanih frekvenčnih porazdelitev L-vrednosti za vzorec listov s posameznih dreves je potrebno upoštevati naslednje:

- hrastove osebkke, ki imajo podobne porazdelitve kot dobova ali gradnova referenčna populacija lahko opredelimo kot tipične predstavnike ene ali druge vrste na podlagi upoštevanih morfoloških znakov na listih;
- čim bliže je frekvenčna porazdelitev nekega hrastovega osebka točki ločevanja (na grafikonih je ponazorjena s puščico) obeh referenčnih populacij, tem večja je introgresija genov ene vrste hrasta v drugo;
- hrastovi osebki, ki imajo del L-vrednosti v gradnovem območju, del pa v dobovem območju L-vrednosti, so križanci obeh vrst z morfološko intermediarnim fenotipom.



Grafikon 3: Frekvenčna porazdelitev L-vrednosti za drevesi Z201 in Z9 na ploskvi ZGL1 ter drevesi Z128 in Z70 na ploskvi ZGL3

Figure 3: Frequency distribution of L-values for trees Z201 and Z9 on plot ZGL1 and trees Z128 and Z70 on plot ZGL3



Grafikon 4: Frekvenčna porazdelitev L-vrednosti za drevesa Z324, Z317, Z505, Z233 in Z110 na ploskvi ZGL2

Figure 4: Frequency distribution of L-values for trees Z324, Z317, Z505, Z233 and Z110 on plot ZGL2

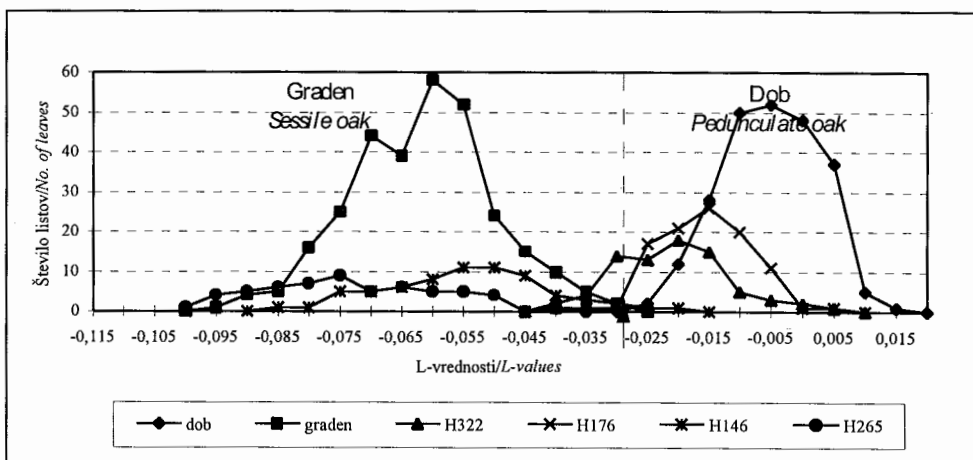
Tako lahko na osnovi diskriminativne analize zanesljivo taksonomsko opredelimo vsa preučevana drevesa. Na Zgornjem logu na dobovi ploskvi ZGL1 predstavlja drevo Z201 "čisti" dob, drevo Z9 pa graden z močno introgresijo doba. Drevesi Z218 in Z70 na

gradnovi ploskvi ZGL3 na isti lokaciji lahko determiniramo kot graden s šibko introgresijo doba.

Na prehodnem rastišču ploskve ZGL2 je več morfološko intermediarnih dreves: Drevesi Z317 in Z505 sta zanesljivo križanca doba in gradna, z distribucijo L-vrednosti okoli točke ločevanja obeh referenčnih populacij. Pri drevesu Z233 je zaznati močno introgresijo gradna v genom doba, Z110 je tipični predstavnik dobovega, Z324 pa gradnovega taksona.

Na raziskovalnih ploskvah v Hrastovcu morfološka intermediarnost hrastovih osebkov ni pogosta. Le na ploskvi HRA1 najdemo dobova osebka H322 in H176, pri katerih je zaznavna introgresija gradna v eni od starševskih generacij. Na ploskvi HRA3 sta analizirana osebka H146 in H265 "čista" gradna.

Med tipične predstavnike vrste sodita tudi doba H21 in H22 na ploskvi HRA2 ter gradnovi osebki H26, H1 in H28. Zanimivo je, da lahko vse liste na tej ploskvi opredelimo kot tipično dobove ali tipično gradnove

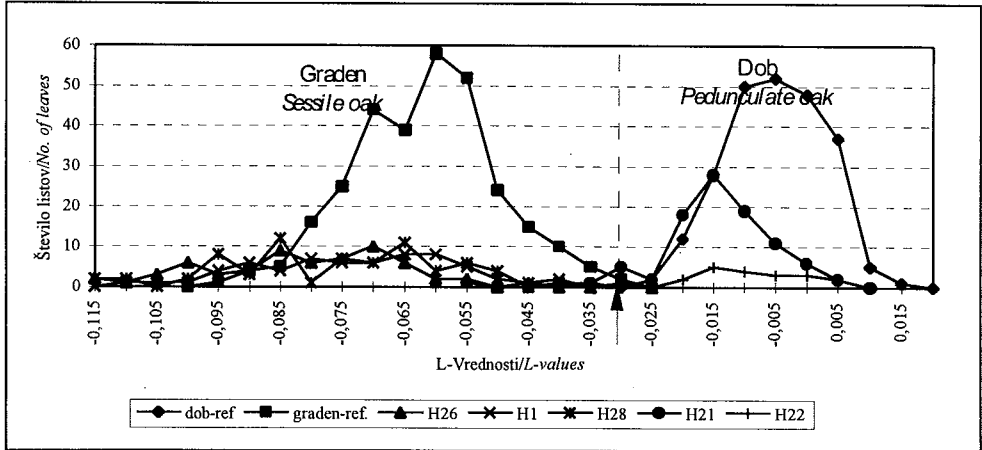


Grafiikon 5: Frekvenčna porazdelitev L-vrednosti za drevesa H322 in H176 na ploskvi HRA1 ter drevesi H146 in H265 na ploskvi HRA3

Figure 5: Frequency distribution of L-values for trees H322 and H176 on plot HRA1 and trees H146 and H265 on plot HRA3

Pojav introgresije in hibridov doba in gradna je na raziskovalnih ploskvah Zgornjega loga pogostejši na prehodnih rastiščih med dobovim in gradnovim optimumom, kar potrjuje prvo delovno hipotezo. Na robu rastiščnih arealov doba in gradna se torej pojavijo med

“čistimi” predstavniki ene ali druge hrastove vrste tudi osebkami z določenim deležem genov ene ali druge vrste.



Grafikon 6: Frekvenčna porazdelitev L-vrednosti za drevesa H26, H1, H28, H21 in H22 na ploskvi HRA2

Figure 6: Frequency distribution of L-values for trees H26, H1, H28, H21 and H22 on plot HRA2

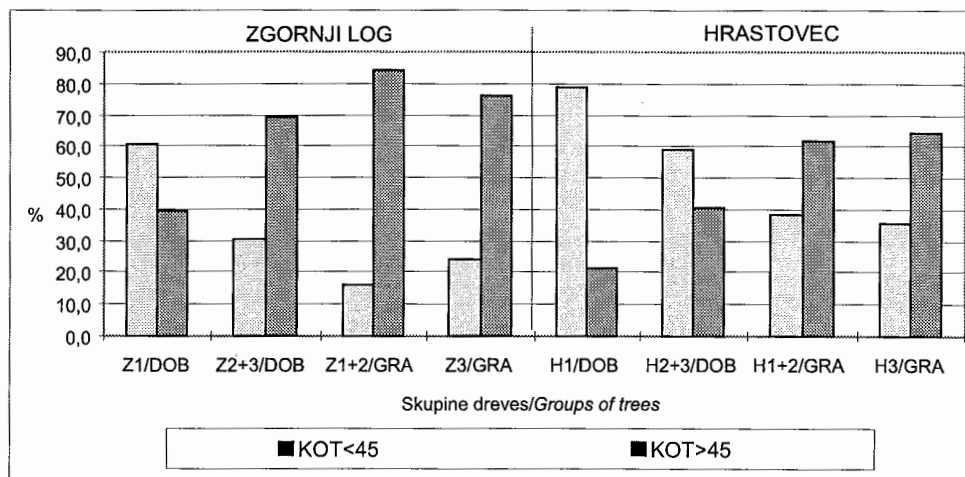
Odsotnost introgresije v mešanem sestoju doba in gradna na ploskvi HRA2 v Hrastovcu kaže na to, da mešanost obeh vrst v skupnem sestoju še ni dovolj za vzpostavitev pretoka genov med njima.

5.2.2 Analiza morfoloških znakov na deblu, krošnji in vejah

Analysis of morphological characteristics on trunk, crown and branches

Morfološki znaki, ki so povezani z obliko debla in krošnje, so redki predmet taksonomskih raziskav, ker so pod močnim vplivom okolja in zato neprimerni za širše ovrednotenje genetske variabilnosti populacij gozdnih drevesnih vrst.

Pri dobu in gradnu obstajajo vrstno pogojene razlike v obliki debla in arhitekturi krošnje. Dobo drevesa imajo v splošnem pogostje bolj ostri ($0-45^\circ$), gradnova pa bolj pravi kot ($45-90^\circ$) med deblom in vejami, kar je razvidno iz grafikona št. 7.



Grafikon 7: Kot med deblom in vejami po skupinah hrastovih dreves

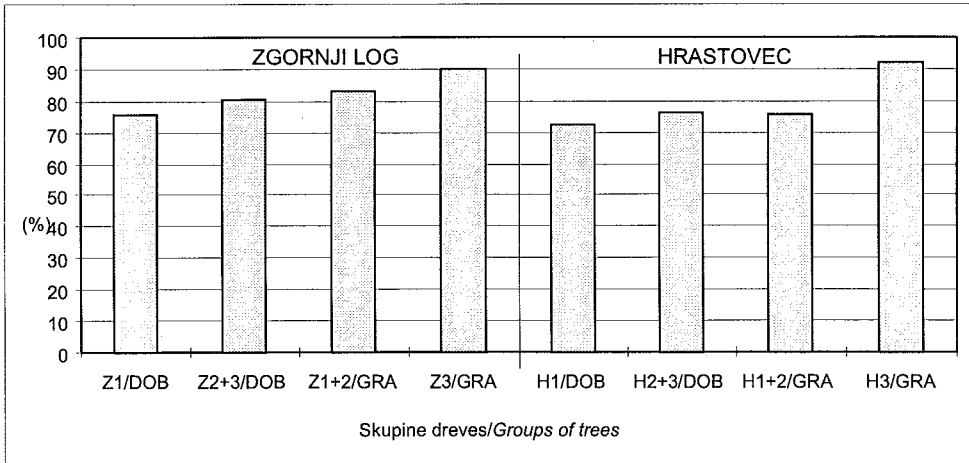
Figure 7: The angle between trunk and branches for groups of oak trees

Dobova skupina na dobovem rastiščnem robu (Z2+3/DOB) je glede na kot med deblom in vejami bolj podobna gradnu kot dobu, skupina s podobnim statusom H2+3/DOB v Hrastovcu pa ne kaže tovrstnega odklona od povprečja za dob. Gradnove skupine na vseh ploskvah so si zelo podobne v deležu osebkov z bolj ostrim ali bolj pravim kotom med deblom in vejami.

Razlike med skupinami v okviru vsake od obeh lokacij so bile statistično preverjene z χ^2 testom razlik med atributivnimi znaki z več nivoji vrednosti. Na Zgornjem logu je kriterialna vrednost za χ^2 34,682***, v Hrastovcu pa 27,494***. Razlike med skupinami v prevladujočem kotu med deblom in vejami so torej statistično visoko značilne.

Podobno sliko dobimo, če analiziramo **monoosnost habitusa**, ki ga ponazarjamo z relativnim deležem dolžine vidne osi drevesa proti njegovi celotni višini. Debla doba se v krošnji prej razvejijo na enakovredne veje, pri gradnu pa lahko deblo v osi drevesa spremljamo mnogokrat do vrha (monoosnost=100%).

Kot je razvidno iz grafikona št. 8, je naraščanje monoosnosti zelo enakomerno na obeh lokacijah, in sicer je povprečen delež osi proti celotni višini drevesa najmanjši v dobovi skupini osebkov na optimalnem rastišču in največji v gradnovi skupini na njegovem optimumu. Robne skupine osebkov tako doba kot gradna imajo vmesne vrednosti za monoosnost habitusa. Gre torej za izrazito klinalno variiranje tega znaka vzdolž rastiščnega gradienta.



Grafikon 8: Monoosnost dreves po skupinah hrastovih osebkov, v % višine osebkov
 Figure 8: Monoaxiality of trees for groups of oak trees, in % of total tree height

Razlike med srednjimi vrednostmi za monoosnost habitusa po posameznih skupinah smo statistično preverili z neparametričnim U-testom. Statistično značilne so razlike med dobom in gradnom na obeh lokacijah. Dob in graden na prehodnih rastiščih se v tem znaku ne razlikujeta.

Kot med deblom in vejami in monoosnost habitusa sta s stališča doba in gradna na populacijskem nivoju vrstno specifična znaka. Lahko ju uporabljamo pri taksonomski determinaciji doba in gradna. Pri tem pa moramo upoštevati sestojne razmere, saj dejavniki okolja močno modificirajo habitus osebkov.

5.2.3 Analiza ekofiziološke variabilnosti

Analysis of ecophysiological variability

Ekofiziološka variabilnost doba in gradna se manifestira v različnih rastiščnih zahtevah, v vitalnosti osebkov in odpornosti na stres, tvorbi epikormskih in kresnih poganjkov, nagnjenosti k določenim boleznim itd.

V okviru tovrstnih analiz smo na podlagi popisa vseh hrastovih osebkov na raziskovalnih površinah ovrednotili naslednje morfološke znake: prisotnost epikormskih poganjkov na deblu in vejah, nagnjenost k tvorbi kresnih poganjkov ter pogostnost in način pojavljanja

t.i. mraznih razpok. Kot dopolnilo smo popisali še število podstojnih dreves na površini projekcije krošnje osebka in obseg suhih vej v krošnji drevesa.

Adventivni ali epikormski poganjki na deblu in vejah poženejo iz spečih popkov v drevesni skorji in tvorijo sekundarno krošnjo. Glavni vzrok za pojav adventivnih poganjkov je nesorazmerje med potencialom korenin in listnega aparata drevesa oziroma t.i. nezadostnost primarne krošnje v primerjavi s koreninskim potencialom. Ta se lahko pojavi zaradi sestojnih razmer (utesnjenost), napada škodljivcev ali osutosti primarne krošnje, povzročene s stresom (KRAHL-URBAN 1959). Ob povečanem dotoku svetlobe (sprostitvev osebkov z redčenjem, redka primarna krošnja) se aktivirajo speči popki, s čimer skuša drevo nadomestiti pomanjkanje listne mase.

Nagnjenost k tvorbi nadomestnih poganjkov naj bi bila dedno in vrstno pogojena (KRAHL-URBAN 1959). Dob tvori epikormske poganjke pogosteje kot graden.

Na hrastovih osebkih na naših preučevanih lokacijah nismo odkrili razlik med dobom in gradnom v pogostnosti adventivnih poganjkov na deblu in vejah.

Preglednica 4: Odvisnost pojavljanja adventivnih poganjkov od nekaterih dejavnikov
Table 4: Correlation between presence of epicormic shoots and some other factors

Znak 1 Character 1	Znak 2 Character 2				Adventivni poganjki na deblu Epicormic shoots on trunk				Adventivni poganjki na vejah Epicormic shoots on branches			
	χ^2	m	p	+/-	χ^2	m	p	+/-				
Prisotnost suhih vej Presence of dead branches	6,63	5	/		18,77	5	*	+				
Kresni poganjki Lammas shoots	2,82	1	/		0,20	1	/					
Socialni položaj Social status	1,56	2	/		1,75	2	/					
Št. podstojnih dreves No. of trees beneath crown	38,82	5	***	-	1,31	5	/					

Opombe: m=stopinje prostosti; p=tveganje pri zavrnitvi ničelne hipoteze; +=smer odvisnosti.

Note: m=degrees of freedom, p=degree of uncertainty; +=direction of correlation

Z namenom, da se preuči povezanost pojava adventivnih poganjkov z različnimi dejavniki, so bili izvedeni χ^2 testi odvisnosti med atributivnimi znaki (preglednica št. 4).

Podlaga za analizo so bili vsi hrastovi osebki na raziskovalnih ploskvah na Zgornjem logu in v Hrastovcu.

Pogostnost adventivnih poganjkov je negativno korelirana s številom podstojnih osebkov. Podstojna drevesa pod projekcijo hrastove krošnje so učinkovita zaščita debla pred pojavom adventivnih poganjkov in zaradi tega zelo pomembna za dvig kvalitete lesne mase pri gozdarjenju z gozdom.

Tvorba **kresnih poganjkov** je pri hrastih bolj pogosta kot pri drugih listnatih gozdnih drevesnih vrstah. Ponovno odganjanje v poletnem času velja za fenotavizem tropskega ravnega ritma prednikov hrasta (KRAHL-URBAN 1959). Dob tvori v splošnem kresne poganjke pogosteje kot graden, čeprav obstajajo tudi rasno pogojene razlike. Od dejavnikov okolja imajo najmočnejši vpliv na tvorbo kresnih poganjkov vremenske razmere v času rasti.

Opazovanje poletnega odganjanja hrastov je bilo opravljeno na raziskovalnih ploskvah konec julija in v začetku avgusta 1996, torej v času, ko je to odganjanje že zaključeno. Pri dobi je odgnalo 25 do 30% osebkov, pri gradnu pa le okoli 10%. Hladno in vlažno poletje je verjetno glavni vzrok za v splošnem manjši delež osebkov, ki so poleti še enkrat odgnali.

Razlike med dobom in gradnom na obeh lokacijah so bile tudi statistično potrjene s pomočjo χ^2 -testa (Zgornji log $\rightarrow \chi^2=22,37^{**}$, $m=3$; Hrastovec $\rightarrow \chi^2=8,37^*$, $m=3$). Razlike med skupino dobovih osebkov na rastiščno optimalni in na rastiščno robni ploskvi, na Zgornjem logu in v Hrastovcu niso statistično potrjene. Enako velja za obe gradnovi skupini v Hrastovcu.

Razpoke na spodnjem delu hrastovega debla imenujemo tudi mrazne razpoke, saj naj bi bile nizke zimske temperature glavni vzrok za njihov nastanek (KRAHL-URBAN 1959). Graden ima v splošnem pogosteje mrazne razpoke kot dob, čeprav obstajajo velike razlike v njihovi pogostnosti tudi med posameznimi populacijami iste vrste.

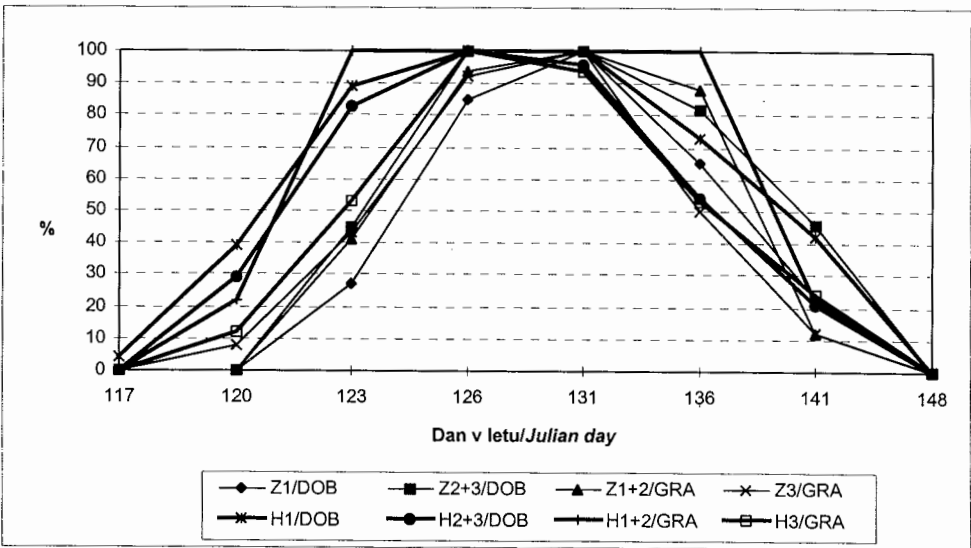
Mrazne razpoke so po rezultatih analiz hrastovih osebkov na naših raziskovalnih ploskvah na Zgornjem logu pogostejše pri gradnu ($\chi^2=63,54^{***}$, $m=18$), v Hrastovcu pa ni razlik med dobom in gradnom, kakor tudi med deli populacij iste vrste ($\chi^2=11,27$ -ni stat. znač., $m=12$).

5.3 FENOLOGIJA CVETENJA V ANALIZIRANIH POPULACIJAH FLORAL PHENOLOGY IN ANALYSED POPULATIONS

Moški cvetovi se pri dobi in gradnu pojavijo sočasno s prvimi listi, cvetenje pa se začne nekaj dni kasneje. Moška socvetja (mačice) se razpnejo in začne se izpadanje peloda iz pelodnih vrečk. Koncentracija peloda v okolici cvetočih dreves je največja kmalu po začetku cvetenja, potem pa počasi pojema.

Obdobje cvetenja hrastovih dreves na Zgornjem logu in v Hrastovcu smo spremljali v tri- in pet-dnevni intervalih. Vsakemu osebkku, ki je bil izbran v vzorec za fenološka preučevanja, smo določili dan začetka in konca cvetenja moških socvetij. Cvetenje ženskih cvetov se pojavi v enakomernem razmaku 5-6 dni za moškim, zato lahko na podlagi opazovanja razvoja moških cvetov dokaj zanesljivo opišemo tudi razvoj ženskih (BACILIERI et al. 1995). Časovni zamik cvetenja ženskih cvetov je prilagoditev vrste, s katero se zmanjšuje možnost samoopraševanja.

Obdobje cvetenja hrastovih osebkov po preučevanih subpopulacijah doba in gradna je ponazorjeno na grafikonu št 9.



Grafikon 9: Delež cvetočih osebkov (moški cvetovi) glede na dan v letu 1996

Figure 9: Percentage of flowering trees (male flowers), according to the day in 1996

Cvetenje moških socvetij na preučevanih osebkih je sočasno neglede na vrsto hrasta. V Hrastovcu se je v letu 1996 cvetenje moških cvetov začelo nekoliko prej, končalo pa v približno istem času kot na Zgornjem logu.

Na obeh analiziranih lokacijah obstaja sočasnost cvetenja doba in gradna, kar omogoča pretok genov med obema hrastovima vrstama. Fenološke bariere introgresije in hibridizacije doba in gradna torej na obravnavem področju ne obstajajo.

6 ZAKLJUČEK **CONCLUSION**

Obstajajo velike razlike v uporabnosti posameznih morfoloških znakov za vrstno določanje osebkov doba in gradna. Največjo razlikovalno moč imajo dolžina listnega peclja, število interkalarnih žil, dlakavost spodnje strani listov in globina sinusnih zajed na listih.

Glavni kriterij za taksonomsko determinacijo križancev doba in gradna je vmesna vrednost več morfoloških znakov glede na njihove tipične vrednosti za dob in za graden (AAS 1988, RUSHTON 1993). Kombinacija več morfoloških znakov v okviru diskriminativne analize omogoča jasno prepoznavanje hibridnih osebkov in stopnje introgresije genov druge vrste.

Ugotavljanje hibridnosti s pomočjo morfoloških znakov je za posamezna drevesa možno le na podlagi znakov na listih. Za populacijske analize introgresije in hibridizacije pa je možna tudi uporaba vrstno specifičnih značilnosti habitusa (monoosnost, kot vej, kresni poganjki).

Na raziskovalnih ploskvah na Zgornjem logu so hibridni osebki doba in gradna pogostejši na robu njunih naravnih rastišč. Hrastovi osebki na ploskvah, ki naj bi predstavljale optimalna dobova ali gradnova rastišča, so v glavnem tipični predstavniki svoje vrste, čeprav v nekaterih primerih šibka introgresija ni izključena.

V Hrastovcu pravih križancev doba in gradna ni, introgresija pa je veliko bolj redka kot na Zgornjem logu.

Vzorca morfološke variabilnosti na Zgornjem logu in v Hrastovcu sta različna. Na Zgornjem logu gre za zvezno variranje morfoloških znakov vzdolž vlažnostnega gradienta, ki ga predstavljajo raziskovalne ploskve. Dob preide v graden prek morfološko intermediarnih hibridnih osebkov. To potrjujejo tudi analize razločevalnih znakov habitusa dreves na populacijskem nivoju. Kot vej, monoosnost in število kresnih poganjkov zavzamejo pri dobovih ali gradnovih osebkih na prehodnem rastišču vmesno vrednost glede na obe "optimalni" populaciji.

V Hrastovcu je vzorec morfološke variabilnosti diskreten. Na stičnem območju med dobom in gradnom ne najdemo morfološko intermediarnih osebkov, ampak zgolj tipične predstavnike ene ali druge vrste, grupirane v večje skupine.

Omenjena vzorca morfološke variabilnosti na stičnih območjih doba in gradna sta znana tudi iz strokovne literature. Duponey (1994) je prepoznal dva tipa mešanja doba in gradna:

- "krpasto" razmestitev, kjer sta dob in graden razporejena v obliki manjših skupin ene ali druge čiste vrste,
- "zvezno" razmestitev, kjer v mešanici doba in gradna ena vrsta progresivno zamenjuje drugo.

Prva je prisotna v Hrastovcu, druga pa na Zgornjem logu. To dejstvo je brez dvoma razvidno tudi iz vzorca razmestitve dobovih in gradnovih dreves na ploskvah ZGL2 in HRA2. V obeh primerih je razmestitev doba in gradna tesno povezana s rastiščnimi pogoji, v glavnem z lastnostmi tal. Zvezno ali diskretno spreminjanje le-teh se zrcali v podobni distribuciji doba in gradna, prisotnost rastiščno prehodnih con pa favorizira procese hibridizacije in introgresije doba in gradna.

Reproduktivna izolacija, ki temelji na različnih ritmi in časovnih obdobjih cvetenja doba in gradna, na raziskovanem področju ne obstaja.

Pretok genov med dobom in gradnom omejuje zgolj ekološka izolacija, ki temelji na različnih rastiščnih optimumih obeh vrst. Seleksijski pritisk okolja ohranja na danem rastišču zgolj optimalno prilagojen del populacije. Hibridni osebki doba in gradna so s svojimi intermediarnimi rastiščnimi zahtevami konkurenčno uspešnejši od staršev le na prehodnih rastiščih.

Današnji obseg dobovih in gradnovih populacij v preučevanem prostoru je močno skrčen. Robne populacije doba in gradna so zaradi procesov introgresije vir hibridnih genotipov doba in gradna, zato je njihova ohranitev zelo pomembna za prihodnji evolucijski razvoj hrastovih vrst.

7 POVZETEK

Dob (*Quercus robur* L.) in graden (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) sta simpatrični drevesni vrsti. Njuna velika morfološka variabilnost je posledica variabilnosti njenega naravnega okolja in nepopolnih reproduktivnih barier med njima. Do spontane hibridizacije in introgresije genov prihaja na stičnih območjih njune naravne razširjenosti.

V hrastove sestoje na Zgornjem logu in v Hrastovcu v SV Sloveniji so bile postavljene po tri raziskovalne ploskve: prva v dobov sestoj ob vznožju pobočja, druga v mešan dobovo - gradnov sestoj na pobočju in tretja v gradnov sestoj v vrhnjem delu pobočja. Ploskve predstavljajo pobočni ekološki gradient vlažnosti tal.

Morfološko variabilnost smo preučevali na posameznih hrastovih osebkih in na populacijah doba in gradna.

Na vzorcu 5 dreves na ploskev smo izvedli morfometrijsko analizo listov. V listni vzorec smo zajeli po 100 listov z vrhnjega dela krošnje drevesa. Izmerjeni oziroma ocenjeni so bili naslednji morfološki znaki na listih: dolžina listnega peclja, širina in dolžina listne ploskve, globina sinusnih zajed, število listnih krp, število interkalarnih žil, oblika listnega dna in dlakavost listov. Zbrani podatki so bili ovrednoteni s pomočjo primerjav posameznih znakov in z multivariatno analizo na osnovi diskriminativne funkcije.

Najboljšo osnovo za razlikovanje doba in gradna nudijo dolžina listnega peclja, globina sinusnih zajed, število interkalarnih žil in dlakavost listov. Hibridi doba in gradna oziroma osebki z izraženo introgresijo genov druge vrste so pogostejši na Zgornjem logu na rastiščno prehodni ploskvi med optimumoma doba in gradna. V Hrastovcu je introgresija redkejša in se pojavi le pri dobovih osebkih na dobovem optimalnem rastišču.

Analiza morfoloških znakov na deblu in v krošnji kaže na to, da ima dob ostrejši kot med deblom in glavnimi vejami, manj izraženo monoosnost, več kresnih poganjkov in manjšo pogostnost mraznih razpok kot graden. Delež epikormskih poganjkov je odvisen

predvsem od rastiščnih dejavnikov in ne od vrste hrasta. Tudi s temi morfološki znaki je bila potrjena morfološka vmesnost in s tem prisotnost introgresije v subpopulacijah doba in gradna na prehodnem rastišču na Zgornjem logu, v Hrastovcu pa ne.

S fenološkimi analizami smo potrdili sočasnost cvetenja v delih populacij doba in gradna. Fenološke bariere, ki bi preprečevale hibridizacijo doba in gradna na preučevanih področjih, ne obstajajo. Pretok genov med dobom in gradnom omejuje ekološka izolacija, ki je posledica različnih optimalnih pogojev, v katerih uspevata.

Ugotovljena vzorca morfološke variabilnosti na mešanih območjih doba in gradna sta v močni povezavi z variranjem ekoloških dejavnikov. Na Zgornjem logu je izražena zvezna variabilnost morfoloških znakov pri dobu in gradnu, ki sledi ekološkemu gradientu, v Hrastovcu pa nezvezna, brez morfološko intermediarnih osebkov. Diskreten vzorec morfološke variabilnosti v Hrastovcu je verjetno posledica istovrstnega variranja rastiščnih dejavnikov.

SUMMARY

Pedunculate oak (*Quercus robur* L.) and sessile oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) are sympatric tree species. Great morphological variability of these two oaks is caused by great variability of their natural sites and by absence of breeding barriers. Spontaneous hybridization and introgression of genes may occur at the intersection area of the two natural sites.

Morphological and phenological studies of pedunculate oak and sessile oak were carried out on specimens from Zgornji log and Hrastovec in NE Slovenia. Each location had three research plots: the first is within the pedunculate oak stand, the second is within the mixed pedunculate/sessile oak stand, and the third plot is within the sessile oak stand. Plots represent a regular slope ecological gradient for soil moisture.

Morphological variability was evaluated on an individual tree level and on a subpopulation level.

The morphometric leaf analysis was carried out on a 5-tree per plot sample. Up to one hundred leaves of each tree taken from the upper part of a crown were sampled. The following characteristics of leaves were measured or estimated: petiole length, lamina

length and width, number of lobes, depth of sinuses, number of intercalary veins, basal shape and pubescence of leaves. Collected data were analysed with the help of univariate and multivariate statistics on discriminant function basis.

The best differentiation characteristics between pedunculate oak and sessile oak are petiole length, depth of sinuses, number of intercalary veins and pubescence. The pedunculate/sessile oak hybrids are more common on Zgornji log and on ecologically intermediate plots. In Hrastovec introgression occurs less frequently and was detected only on the pedunculate oak optimum plot.

Morphological characteristics of stems and tree crowns were evaluated on all oak trees within research plots. The analysis of these characteristics shows, that pedunculate oak has a smaller stem/branch angle, lower monoaxiality of habitus, more lammas shoots, and lower number of frost cracks. Presence of epicormic shoots is in strong correlation with site conditions.

Those morphological characteristics also show, that intermediacy and introgression of pedunculate oak and sessile oak populations are present on intermediate site of Zgornji log.

The flowering of oak subpopulations were synchronous during 1996 and this means that there is no phenological barrier among oaks. Gene flow among this two oak species is limited only by ecological isolation, which is a consequence of different ecological requirements. Patterns of morphological variation are strongly correlated with variation of site factors. On Zgornji log continuous variation between pedunculate oak and sessile oak is established, but in Hrastovec is discontinuous.

VIRI REFERENCES

- AAS, G., 1993. Taxonomical impact of morphological variation in *Quercus robur* and *Q. petraea*: a contribution to the hybrid controversy.- *Ann Sci For*, 50, Suppl 1, s. 107-113.
- AAS, G., 1988. Untersuchungen zur Trennung und Kreuzbarkeit von Stiel- und Traubeneiche (*Quercus robur* L. und *Q. petraea* (Matt.) Liebl.).- Dissertation. München, Forstwissenschaftliche Fakultät der Ludwig-Maximilians Universität, 159 s.
- AAS, G., FRIEDRICH, K., 1991. Untersuchungen zur morphologischen Unterscheidung von Stiel- und Traubeneichen.- *Forstw. Cbl.* 110, s. 349-357.

- AZAROV, E. 1992. Bedeutung und Verbreitung der Eichen in Slowenien.- V: Forschung der Waldökosysteme und der forstlichen Umwelt. Ljubljana, IGLG, s. 131-139.
- BACILIERI, R., DUCOUSSO, A., KREMER, A., 1995. Genetic, Morphological, Ecological and Phenological Differentiation between *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. and *Quercus robur* L. in a Mixed Stand of Northwest of France.- *Silvae Genetica* 44, 1, s. 1-12.
- BATIČ, F., MAVSAR, R., SINKOVIČ, T., KRALJ, T., 1995. Morfološka variabilnost populacij doba (*Quercus robur* L.) v Sloveniji.- *Tipkopis*, 16 s.
- BATIČ, F., SINKOVIČ, T., JAVORNIK, B., 1995. Morfological and genetic variability of *Quercus robur* L. populations in Slovenija.- *Zbornik gozd. in les.* 46, s. 75-96.
- BREZNIKAR, A., 1997. Taksonomska determinacija petih hrastovih dreves z Mislinjske dobrane na osnovi morfologije listov.- *Seminarsko delo*. Ljubljana, BF, Odd. za gozdarstvo, 16 s.
- DUCOUSO, A., MICHAUD, H., LUMARET, R., 1993. Reproduction and gene flow in the genus *Quercus* L.- *Ann Sci For* 50, Suppl 1, s. 91-106.
- DUPONEY, J.L., 1994. Morfological variability of oaks.- *Tipkopis*, 2 s.
- DUPONEY, J.L., BADEAU, V., 1993. Morfological variability of oaks (*Quercus robur* L., *Quercus petraea* (Matt.) Liebl., *Quercus pubescens* Willd.) in northeastern France: preliminary results.- *Ann Sci For* 50, Suppl 1, s. 35-40.
- ELLENBERG, H., WEBER, E.H., DÜLL, R., WIRTH, V., WERNER, W., PAULISSEN, D., 1991. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa.- *Scripta Geobotanica* 18, Erich Goltz, Göttingen, 248 s.
- ELSNER, G., 1993. Morfological variability of oak stands (*Quercus petraea* and *Quercus robur*) in northern Germany. - Paris, *Ann. Sci. For* 50, s. 228 - 232.
- FRANJIC, J., 1996. Multivarijatna analiza posavskih i podravskih populacija hrasta lužnjaka (*Quercus robur* L., Fagaceae) u Hrvatskoj.- Zagreb, Doktorska disert., Vseučilišče, Naravoslovno-matematična fakulteta, 181 s.
- HEGI, G., 1957. *Illustrierte Flora von Mittel - Europa III. / I.- München*, Carl Hanser Verlag, s. 232 - 241.
- HOČEVAR, A., ILIČ - ŠEGULA, A., KAJFEŽ - BOGATAJ, L., 1990. Značilnosti fenološkega razvoja nekaterih listopadnih drevesnih vrst v Sloveniji.- *Zbornik Biotehniške fakultete Univerze v Ljubljani* 55, s. 15-31.
- HORVAT-MAROLT, S., 1996. Strokovno izrazoslovje za področje žlahtnenja gozdnega drevja.- Učni pripomoček za študente gozdarstva. Ljubljana, BF - Odd. za gozdarstvo, 17 s.
- JOVANOVIĆ, M., TUCOVIĆ, A., 1975. Genetics of common and sessile oak (*Quercus robur* L. I *Q. petraea* Liebl.).- *Ann For* 7/2, s. 23-48.
- JOVANOVIĆ, M., TUCOVIĆ, A., VULETIĆ, D., 1973. Kontrolisana unutarvrstna i mejuvrstna hibridizacija hrastova.- *Šumarstvo* 25, 9-10, s. 3-14.
- KLEINSCHMIT, J., 1989. Eichenblattbonituren (Eichen-Arten Verteilungs-muster).- *Tipkopis*, Escherode, Niedersächsische Forstliche Versuchsanstalt - Abt. Forstpflanzenzüchtung, 18 s.
- KLEINSCHMIT, J., 1993. Intraspecific variation of growth and adaptive traits in European oak species.- *Ann Sci For* 50, Suppl 1, s. 166-185.
- KLEINSCHMIT, J.R.G., 1995. Vergleich morfologischer und genetischer Unterscheidungsmerkmale bei Stieleiche (*Quercus robur* L.) und Traubeneiche (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.).- *Mitteilungen aus der Forstlichen Versuchsanstalt Rheinland-Pfalz*, 34, s. 327-349.

- KLEINSCHMIT, J.R.G., BACILIERI R. KREMER, A. ROLOFF, A., 1995. Comparison of Morphological and Genetic Traits of Pedunculate Oak (*Q. robur* L.) and Sessile Oak (*Q. petraea* (Matt.) Liebl.). *Silvae genetica* 44, 5-6, s. 256-268.
- KRAHL-URBAN, J., 1959. Die Eichen. Forstliche Monographie der Traubeneiche und der Stieleiche.- Hamburg, Berlin, Verlag Paul Parey, 288 s.
- KUTNAR, L., 1995. Rastlina - rezultat rastiščnih dejavnikov.- *GozdV* 53, 7-8, s. 322-330.
- LEIBUNDGUT, H., 1991. Unsere Waldbäume.- Bern, Stuttgart, Verlag Paul Haupt, 172 s.
- SCHÜTE, G., 1995. Kontrollierte Kreuzungen und Entwicklung der Hybriden von Stiel- und Traubeneiche (*Quercus robur* L. and *Q. petraea* (Matt.) Liebl.).- *Mitteilungen aus der Forstlichen Versuchsanstalt Rheinland-Pfalz*, 34/95, s. 38-49.
- SMOLE, I., BATIČ, F., 1992. Pomen morfoloških znakov pri določanju hrastovih vrst. Ljubljana, *Zbornik gozd. in les.* 39, s. 133 - 172.
- SPETHMANN, W., 1993. Artbestimmung von zugelassenen Eichen-beständen durch Untersuchung von Eichenblättern und Fruchtständen.- *Tipkopis*, 17 s.
- STEINHOFF, S., 1993. Results of species hybridization with *Quercus robur* L. and *Q. petraea* (Matt.) Liebl.- *Ann Sci For* 50, Suppl 1, s. 137-143.
- STERN, K., ROCHE, L., 1974. Genetics of Forest Ecosystems.- Berlin, Springer-Verlag, 330 s.
- TRINAJSTIĆ, I., 1996: Taksonomska problematika hrasta lužnjaka u Hrvatskoj.- *Hrast lužnjak (Quercus robur L.) u Hrvatskoj*, *Zbornik. Zagreb, Hrvatska akademija znanost i umjetnosti*, s. 96-101.
- VESELIČ, Ž. 1991. Olistanje bukve na snežniško javorniškem masivu. *GozdV* 49, 1, s. 2-23.