

Sever K., Škvorc Ž., Krstonošić D., Ostrogović M. Z., Franjić J. 2013. Koji ekofiziološki čimbenici...  
Radovi (Hrvat. šumar. inst.) 45 (2): 175–194

Pregledni članak  
Review article

Prispjelo - Received: 15. 09. 2013.  
Prihvaćeno - Accepted: 22. 11. 2013.

Krunoslav Sever<sup>1</sup>✉, Željko Škvorc<sup>1</sup>, Daniel Krstonošić<sup>1</sup>,  
Maša Zorana Ostrogović<sup>2</sup>, Jozo Franjić<sup>1</sup>

## KOJI EKOFIZIOLOŠKI ČIMBENICI UTJEČU NA REPRODUKCIJU ŠUMSKOGA DRVEĆA I DA LI JE ONO U PROŠLOSTI RAĐALO SJEMENOM ČEŠĆE I OBILNIJE?

*WHICH ECOPHYSIOLOGICAL FACTORS INFLUENCE  
REPRODUCTION OF FOREST TREES AND WHETHER TREES  
PRODUCED SEED MORE FREQUANTLY AND ABUNDANTLY  
IN THE PAST?*

### SAŽETAK

U radu je raspravljeno o problematici definiranja i upotrebe termina „puni“ ili „obilan urod“ na temelju usporedbe strane i domaće literature. Predstavljene su dosadašnje spoznaje o plodonošenju šumskoga drveća u Hrvatskoj. Prikazan je utjecaj nekih ekofizioloških čimbenika na razvoj rasplodnih organa (cvjetova i plodova) šumskoga drveća i predstavljene su dosadašnje spoznaje o mogućem utjecaju klimatskih promjena (npr. sve učestalija sušna razdoblja i povećanje količine CO<sub>2</sub> u atmosferi) na rasplodni ciklus šumskoga drveća. Naposljetku, obilan urod predstavljen je kao određena evolucijska prednost koja je pojedinim vrstama osigurala opstanak sve do današnjih dana.

**Ključne riječi:** šumsko drveće, plodonošenje, obilan urod žira, masting, fiziološki čimbenici, klimatski čimbenici.

### UVOD

#### INTRODUCTION

Podataka o ekološkim čimbenicima koji pokreću fiziološke procese odgovorne za uspješan razvoj rasplodnih organa (cvjetova i plodova) šumskoga drveća te poja-

<sup>1</sup> Zavod za šumarsku genetiku, dendrologiju i botaniku, Sveučilište u Zagrebu-Šumarski fakultet, Svetošimunska 23, HR-10000 Zagreb, Hrvatska.

<sup>2</sup> Zavod za uređivanje šuma i šumarsku ekonomiku, Hrvatski šumarski institut, Cvjetno naselje 41, HR-10450 Jastrebarsko, Hrvatska.

✉ Dopisni autor/Corresponding author: [ksever@sumfak.hr](mailto:ksever@sumfak.hr)

vu punoga uroda u šumskim sastojinama u domaćoj literaturi gotovo da uopće nema. Izuzetak predstavljaju istraživanja koja su proveli Belamarić (2011) o utjecaju stanišnih čimbenika na urod hrasta crnike i Sever (2012) o utjecaju ekofizioloških čimbenika na razvoj rasplodnih organa hrasta lužnjaka. Većina provedenih istraživanja i rasprava o problematici plodonošenja šumskoga drveća od strane domaćih istraživača i stručnjaka odnosi se na posljedice izostanka uroda u kontekstu otežane prirodne obnove šumskih sastojina (Kozarac 1886, 1887, Petračić 1926, Panov 1950, Cvitić 1972, Matić 1994, Mikloš 1991, Matić i dr. 1996, Perić 1999, Krejči i Dubravac 2004, Posarić 2008, Anić i Oršanić 2009, Ostrogović i dr. 2010, Oršanić i dr. 2011).

Iz tog razloga smatramo da je važno raspraviti o problematici reproduktivnog razvoja šumskoga drveća s ekofiziološkog stanovišta i puni urod predstaviti kao određenu evolucijsku prednost koja je osigurala opstanak upravo onim vrstama koje se njime odlikuju sve do današnjih dana.

## PROBLEM DEFINIRANJA TERMINA PUNI UROD

### PROBLEM OF DEFINING THE TERM OF MAST SEEDING

Punim ili obilnim urodom naziva se obilna i ujednačena produkcija velike količine plodova u nepravilnim vremenskim intervalima na nekom većem geografskom području. U pravilu, to se događa samo jednom u nekoliko godina (tri ili više godina). U ostalim godinama, produkcija plodova je mala ili potpuno izostaje. Ovakav način plodonošenja svojstven je većini vrsta šumskoga drveća koje tvori sastojine umjerenoga i borealnoga vegetacijskog područja, a pripada rodovima: *Fagus*, *Quercus*, *Fraxinus*, *Abies*, *Picea*, *Pinus*, *Pseudotsuga* i dr. (Kelly 1994, Kelly i dr. 2001, Kelly i Sork 2002, Thomas i Packham 2007).

Vidaković (1983) navodi da od našega šumskoga drveća samo manji broj vrsta plodonosi svake godine, a kod većine ostalih vrsta postoji periodičnost ili vremenski turnus u plodonošenju. Taj turnus nije stalna veličina i većinom se kreće unutar određenih granica, a ovisi o biološkim značajkama vrste i uvjetima sredine u kojoj se šuma nalazi. Prema Vidakoviću (1983) vremenski turnus punoga uroda naših najvažnijih vrsta šumskoga drveća je sljedeći: 1 godina – vrbe, topole, bagrem, lipe; 1-2 godine – jaseni, brijestovi, javori i breza; 2-3 godine – borovi, jela i crna joha; 3-5 godina – obična smreka i hrast kitnjak; 5-10 godina – bukva i hrast lužnjak.

U stranoj literaturi za ovakav način plodonošenja upotrebljava se termin „masting“ ili „mast seeding“, prema engleskoj riječi „mast“ što znači žir ili bukvice. Korijen riječi „mast“ potječe od staronjemačke riječi „maest“ kojom se nekada nazivala velika količina plodova nakupljenih na tlu ispod stabala uzraslih na pašnjacima ili uz rub šume, a služila je kao hrana domaćim životinjama (Kelly i Sork 2002).

U domaćoj literaturi s kraja 19. i početka 20. stoljeća učestalo se upotrebljava termin „žirovina“ (Radošević 1888, 1889, 1895a) što je izravan prijevod stranoga termina „masting“. Tome svjedoči Radošević (1900) kada prevodi članak o šumskoj žirovini i žiropaši kojega je 1885. godine napisao nadšumar Pavao Stöger na njemačkom jeziku u časopisu što ga izdaje Kranjsko-primorsko šumarsko društvo.

Isto tako, termin „žirna“ ili „žirovna godina“ kojega spominje Petračić (1906) kada piše o šumskom sjemenju vjerojatno je istoznačnica stranoga termina „mast year“ kojim se označava godina u kojoj se pojavio obilan urod.

U domaćoj literaturi novijega datuma, najčešće susrećemo termin „puni“ ili „obilan urod“ kojim se opisuje obilna produkcija sjemena. Terminima „puni urod“ ili „obilan urod“ osim Vidakovića (1983) služe se Matić i dr. (1996, 2001, 2003) prilikom rasprave o dinamici plodonošenja naših glavnih gospodarskih vrsta (hrast lužnjak, obična jela i obična bukva). Iz tog razloga, prilikom prijevoda stranih citata u svrhu pisanja ovoga članka termini „masting“ i „mast seeding“ prevedeni su kao „puni urod“.

## DOSADAŠNJE SPOZNAJE O PUNOM URODU ŠUMSKOGA DRVEĆA U HRVATSKOJ

### *PREVIOUS KNOWLEDGE ON THE MAST SEEDING OF FOREST TREES IN CROATIA*

Najznačajnije vrste šumskoga drveća koje tvore gospodarski važne sastojine u Hrvatskoj pripadaju već ranije navedenim rodovima koji se odlikuju pojavom punoga uroda (Vidaković 1983). To dodatno potvrđuje Perušić (1917) svrstavši hrast lužnjak u skupinu vrsta koje rode svake treće do pete godine. Za običnu bukvu Matić i dr. (2003) prema Šmelkovej (1996) navode da se puni urod bukve javlja u različitim intervalima, svake četvrte, šeste, osme, pa i desete godine. Za običnu jelu Matić i dr. (2001) spominju pojavu punoga uroda svake treće do osme godine.

Prema nekim autorima, izostanak punoga uroda kod hrasta lužnjaka postao je veliki problem tek u posljednjih nekoliko desetljeća (Matić i dr. 1996a, 1996b, Vidaković 1996). Međutim, o tom problemu i njegovim posljedicama postoje rasprave koje datiraju iz vremena samih početaka organiziranoga šumarstva u Hrvatskoj (Radošević 1885, 1888, 1890, Kozarac 1886, 1887, Perušić 1917, Petračić 1926).

U novije vrijeme objavljena je nekolicina radova na temu plodonošenja i kvalitete žira i to uglavnom hrasta lužnjaka (Starčević 1990, Mikloš 1991, Harapin 1993, Harapin i dr. 1996, Matić i dr. 1996a, 1996b, Crnković 2004, Gradečki-Poštenjaki dr. 2011). Jedan rad vezan je uz problematiku plodonošenja hrasta crnike (Belamarić 2011), dok za ostale vrste dostupnih podataka vjerojatno niti nema. Međutim, postojeća istraživanja nisu provedena kroz dovoljno dugi niz godina što bi omogućilo pravi uvid u vremenski turnus pojave punoga uroda hrasta lužnjaka. Primjerice, u stranim istraživanjima kada se raspravlja o pojavi punoga uroda u obzir se uzimaju razdoblja od 1888. do 1988. (Piovesan i Adams 2001), od 1800. do 2001. (Hilton i Packham 2003), od 1948. do 2004. (Askeyev i dr. 2005), od 1687. do 2006. (Övergaard i dr. 2007). Panov (1950) upozorava kako je u bivšoj Jugoslaviji pa tako i u Hrvatskoj nužno uspostaviti monitoringa fruktifikacije šumskoga drveća po uzoru na Njemačku i Rusiju. S obzirom da je u domaćoj literaturi gotovo nemoguće pronaći podatke o urodu šumskoga drveća kroz duži niz godina, monitoring fruktifikacije šumskoga drveća u Hrvatskoj vjerojatno nikada nije niti uspostavljen ili prikupljeni podaci nikada nisu objavljeni.

Matić i dr. (1996a, 1996b) raspravljaju o periodicitetu i količini uroda hrasta lužnjaka praćenoga od 1976. do 1995. odnosno, od 1969. do 1994. godine. To predstavlja dosad najduže razdoblje u kojemu je praćen urod hrasta lužnjaka u Hrvatskoj. Rezultati i zaključci tih istraživanja ukazuju da je u novije vrijeme, u odnosu na nekada, urod hrasta lužnjaka slabiji i rjeđi. Međutim, te rezultate i zaključke treba uzeti s „rezervom“. Razlog tome krije se u činjenici da su količina i periodicitet uroda u navedenim istraživanjima za razdoblje od 1969. do 1994. godine utvrđeni na temelju količine otkupljenoga žira od strane šumarija, šumskih gospodarstava i/ili uprava šuma podružnica. Taj žir vjerojatno je sakupljalo lokalno stanovništvo mimo neke od standardnih znanstvenoistraživačkih metoda. Problem donošenja zaključaka na temelju tako prikupljenih podataka ogleda se u sljedećem citatu, kojega donosi Mikloš (1991): „Događa se ipak da u rodnim godinama znatan dio žira ostaje u šumi. Koliko će se pojedinih godina sakupiti, to ovisi i o raznim drugim okolnostima. Tako npr. čitamo u listu „Slavonska šuma“, br. 256 od 26. siječnja 1990. da je u sjemenskim sastojinama Jasenovača, Ključevac i Zverinjak, na području OOUR-a uzgoja i zaštite šuma Podravska Slatina, u jesen 1989. godine sakupljeno 13,5 tona žira i da bi količine bile vjerojatno i veće da je cijena bila na vrijeme utvrđena. Ili drugi primjer: prema usmenom saopćenju ing. Jureše, na području Šumskog gospodarstva „Hrast“ Vinkovci, sakupljeno je u jesen 1990. god. oko 20 vagona žira, a otprilike polovica te količine ostala je u šumi, jer nije bilo potrebe za daljnjim sakupljanjem“.

U vrijeme samih početaka organiziranoga šumarstva u Hrvatskoj problematika izostanka uroda šumskoga drveća, a posebno hrasta lužnjaka, nije bila aktualna samo sa stanovišta problematike pomlađivanja lužnjakovih sastojina (Kozarac 1886, Radošević 1890, Petračić 1906, 1926) već i sa stanovišta svinjogojstva



Slika 1. Fenotipski izgled stabala uzraslih uz rub napuštenoga pašnjaka koji otprilike odgovara opisu stabala uzraslih u sastojini u kojoj je Perušić (1917) proveo svoje istraživanje (prikaz A). Fenotipski izgled stabala uzraslih u gospodarskoj sastojini staroj oko 120 godina koji vjerojatno odgovara izgledu stabala u sastojini u kojoj su Matić i dr. (1996a, 1996b) proveli svoje istraživanje (prikaz B).

Figure 1 Phenotype of trees that grow along the edge of an abandoned pasture, which roughly corresponds to the description of the trees in the stand investigated by Perušić (1917) (Figure A). Phenotype of trees that grow in the managed forest stand in the age of 120 years, likely correspond to trees in the stand where Matić i dr. (1996a, 1996b) conducted their research (Figure B)

(žirenja svinja) i ubiranja naknade za žirovinu od lokalnoga stanovništva (Radošević 1885, 1886, 1888, 1889, 1895b, 1900, Perušić 1917). S obzirom da se u ono vrijeme punom urodu pridavala podjednaka pažnja, kako zbog obnove šumskih sastojina tako i zbog prihoda od naknade za žirovinu, važno je uzeti u obzir kontekst u kojemu se tada pisalo o urodu hrasta lužnjaka.

S obzirom na sve što je do sada navedeno, u daljnjem tekstu ukazujemo na rizik mogućega donošenja krivih zaključaka o plodonošenju šumskoga drveća na temelju usporedbe podataka o količini i periodicitetu uroda nekada i danas. Primjerice, Matić i dr. (1996a, 1996b) uspoređuju vlastite podatke o količini uroda i kakvoći žira prikupljane od 1976. do 1995. godine u gospodarskoj sastojini hrasta lužnjaka staroj 147 godina s podacima koje su iznijeli Radošević (1888) i Perušić (1917). Pri tom je zanemarena činjenica da je Perušić (1917) svoje istraživanje proveo u šumi „žirovnjači“ vrlo rijetkoga i isprekidanoga sklopa, koja je obrasla stablima hrasta lužnjaka „poljskoga tipa“. Ta stabla odlikuju se kratkim deblom i velikom krošnjom (slika 1). Sastojine obrasle takvim stablima u Perušićevo vrijeme služile su za ispašu



Slika 2. Fotografija stabla na osami u neposrednoj blizini „nove“ zgrade Šumarskog fakulteta snimljena krajem rujna 2009. godine (prikaz A). Tlo prekriveno žirom ispod istoga stabla (prikaz B) ukazuje kako je ono 2009. godine urodilo velikom količinom žira. Iste godine u gospodarskim sastojinama urod je bio izuzetno slab. Primjerice, na području Spačve 2009. godine hrast lužnjak je urodio sa svega 4,5 kg žira po ha (neobjavljeni podaci).

*Figure 2 Photo of the solitary tree near the „new building of the Faculty of forestry photographed at the end of September 2009. The ground covered with acorn under the same tree indicate that a massive production of acorns in the year 2009. In the same year, the managed stands produced extremely small amount of acorns. For example, oak stands in Spačva produced only 4,5 kg of acorns per ha in the year 2009 (unpublished data)*

i žirovanje domaćih životinja, upravo iz razloga jer su se odlikovale obilnijim i češćim urodima u odnosu na sklopljene sastojine.

S obzirom na različito stanje sklopa u sastojinama koje su uspoređivali Matić i dr. (1996a, 1996b) zasigurno je bilo razlike u ekološkim uvjetima. Upravo ekološki uvjeti imaju važnu ulogu u razvoju rasplodnih organa (cvjetova i plodova) hrasta lužnjaka. Iz tog razloga usporedba uroda nekada i danas koju su proveli Matić i dr. (1996a, 1996b) na temelju čega je zaključeno da je hrast lužnjak nekada češće i obilnije rađao žirom vjerojatno nije opravdana. Štoviše, Petračić (1926) u članku pod naslovom „Pomlađivanje naših hrastovih šuma je u opasnosti“ navodi sljedeće: „*Starih hrastovih šuma koje češće rode žirom, nestaje brzo i mi ih danas imamo već vrlo malo, jer ih nemilosrdno siječemo uslijed zahtjeva raznih interesenata. Mladih približno dozrelih šuma imademo malo, no te jer su SKLOPLJENE, rode žirom slabo ili rijetko, n. pr. potpuno urod u petrinjskoj šumi Kotar nije bio od godine 1912., dakle već punih 13 godina*“. Ovaj citat ukazuje da je problem izostanka uroda u sastojinama kojima se u ono vrijeme gospodarilo (početkom prošlog stoljeća) s ciljem pridobivanja kvalitetnih trupaca također bio itekako prisutan. S druge strane, danas, promatrajući stabla na osami (tj. solitere) koja su udaljena svega nekoliko desetaka ili stotina metara od gospodarskih „sklopljenih“ sastojina možemo jasno uočiti da takva stabla češće i obilnije plodonose u odnosu na ona koja su uzrasla u sastojini.

Prema svemu sudeći, danas kao i nekada događa se gotovo isto, stabla uzrasla u sklopljenim gospodarskim sastojinama plodonose rjeđe, a ona uzrasla u sastojinama rjeđega sklopa kao i stabla uzrasla na osami češće i obilnije (slika2). Tome u prilog idu i članci starijega datuma koje su pisali Radošević (1888), Perušić (1917) i Petračić (1926).

## EKOFIZIOLOŠKI ČIMBENICI I REPRODUKTIVNI RAZVOJ ŠUMSKOGA DRVEĆA

### ECOPHYSIOLOGICAL FACTORS AND REPRODUCTIVE DEVELOPMENT OF FOREST TREES

Radi lakšega razumijevanja ekofizioloških procesa pod čijom se kontrolom odvija razvoj rasplodnih organa šumskoga drveća sistematski se navodi njihov slijed i faze razvoja:

1. zametanje cvjetova,
2. diferencijacija cvjetnih struktura,
  - a) u meristemskom staničju unutar pupa neposredno nakon zametanja cvjetnih struktura,
  - b) nakon otvaranja pupova i pojave cvjetova što se odvija u krošnji stabla,
3. oprašivanje i oplodnja,
4. razvoj i dozrijevanje plodova.

Svaka od navedenih faza odvija se pod utjecajem specifične interakcije fizioloških procesa unutar biljnoga organizma koje pokreću, i u određenoj mjeri kon-



Proljeće 4. – 5. mjesec <i>Spring 4. – 5. month</i>	Ljeto 6. – 8. mjesec <i>Spring 6. – 8. month</i>	Jesen 9. – 10. mjesec <i>Autumn 9. – 10. month</i>
--	---	---

Polinacija  
*Pollination*

Razvoj plodova  
*Development of fruit*

Pojava cvjetova  
*Appearance of the flowers*

Oplodnja  
*Fertilisation*

Zametanje i diferencijacija cvjetnih pupova  
*Initiation and differentiation of flower buds*

Dozrijevanje i otpadanje plodova  
*Fruit ripening and falling*

Slika 3. Vremenski slijed razvoja rasplodnih organa hrasta lužnjaka  
*Figure 3 Temporal development of reproductive organs in Pedunculate oak*

troliraju, klimatski čimbenici (Boavida i dr. 1999, Kelly i Sork 2002, Zhang i Fernando 2005, Prewein i dr. 2006). Osnovni fiziološki procesi koji su uključeni u razvoj rasplodnih organa šumskoga drveća su hormonalna kontrola, mineralna ishrana i metabolizam ugljikohidrata (Singh i Kumar 1986, Hoch 2005, Wlcroft 2004, Prewein i dr. 2006, Han i dr. 2008).

Točan mehanizam interaktivnoga djelovanja fizioloških procesa i vremenskih prilika na zametanje i diferencijaciju cvjetova još uvijek nije sasvim razjašnjen (Owens 1995, Cecich 1997, Kelly i Sork 2002). Osnovno ograničenje intenzivnijega proučavanja i boljega razumijevanja te interakcije predstavlja činjenica kako se zametanje i diferencijacija cvjetnih struktura unutar pupova odvija znatno ranije nego što se pojave cvjetovi. Iz tog razloga proučavanje procesa zametanja i diferencijacije cvjetnih pupova moguće je provesti samo praćenjem anatomskih promjena u meristemu pupova. Takva istraživanja dodatno su ograničena činjenicom kako se fiziološke i biokemijske promjene odgovorne za zametanje cvjetnih struktura unu-

tar pupa odvijaju prije nego anatomske promjene postanu vidljive (Owens i Blake 1985). Međutim, u većini slučajeva zametanje i diferencijacija cvjetnih pupova odvija se istovremeno kada i izduživanje izbojaka te razvoj vegetativnih pupova (slika 3). To u određenoj mjeri olakšava proučavanje interaktivnoga utjecaja fizioloških procesa i vremenskih prilika na zametanje i diferencijaciju cvjetnih pupova (Harison i Slee 1991, Ashton i dr. 1988). Unatoč navedenim ograničenjima pretpostavlja se kako na zametanje i diferencijaciju cvjetnih pupova utječu niske noćne temperature zraka tijekom proljetnih mjeseci (Kon i Noda 2007), istovremeni utjecaj visokih temperatura zraka i male količine oborina tijekom ljetnih mjeseci (Piovesan i Adams 2001) i/ili samo povišene temperature zraka, bez obzira na količinu oborina (Drobyshev i dr. 2010). Od fizioloških procesa na zametanje cvjetnih pupova uvelike utječe hormonalna kontrola (Singh i Kumar 1986) i konkurentski odnos prema dušičnim hranivima između plodova u fazi razvoja i pupova u čijem se meristemu za to vrijeme odvija zametanje i diferencijacija cvjetnih struktura (Han i dr. 2008).

Trenutak kada započinje otvaranje pupova i pojava cvjetova (cvjetanje) kod šumskoga drveća u prvom je redu posljedica selekcijskoga pritiska uvjetovanoga ekološkim čimbenicima. Na primjeru hrasta lužnjaka Askeyev i dr. (2005) raspravljaju o činjenici kako je početak listanja hrasta lužnjaka u različitim dijelovima njegova areala posljedica selekcijskoga pritiska uvjetovanoga pojavom kasnih proljetnih mrazeva. Pri tome spominju i snažnu genetsku kontrolu prilikom odgovora hrasta lužnjaka na optimalne temperature koje su okidač za pokretanje mehanizma otvaranja pupova. U posljednje vrijeme sve je više rasprava o utjecaju porasta temperature zraka na listanje i cvjetanje šumskoga drveća (Chuine 2000, Kramer i dr. 2000, Vitasse i dr. 2009). Prema Vitasse i dr. (2009) danas u odnosu na razdoblje od prije 40-ak godina dolazi do ranijega listanja i cvjetanja šumskoga drveća u umjerenom vegetacijskom području što povećava rizik od nepovoljnoga utjecaja kasnih proljetnih mrazeva. To potvrđuju istraživanja koja su proveli Garcia-Mozo i dr. (2001) gdje su utvrdili potpuno propadanje cvjetova i izostanak polinacije hrasta plutnjaka uslijed pojave mraza u godini preuranjenoga cvjetanja. U pupovima ranolistajućih i kasnolistajućih provenijencija običnoga jasena za vrijeme otvaranja pupova utvrđena je značajna razlika u koncentraciji određenih metabolita, što se povezuje s fiziološkim prilagodbama odgovornima za početak otvaranja pupova (Jouve i dr. 2007).

Fiziološki i biokemijski čimbenici koji imaju presudan utjecaj na uspjeh oprašivanja šumskoga drveća uglavnom su ograničeni na razdoblje razvoja muškoga i ženskoga gametofita. Primjerice, kod hrasta lužnjaka mejoza se kao sastavni dio mikrosporogeneze odvija za vrijeme otvaranja cvjetnih pupova (Jovanović i Tucović 1975), (slika 4). Fiziološki procesi koji se u tom trenutku odvijaju u polenovnicama muških cvjetova od izuzetnoga su značenja za uspjeh polinacije i oplodnje. To su u prvom redu sinteza lipidnih supstanci koje štite polen od isušivanja nakon što napusti polenovnice i sinteza proteina neophodnih za uspješno klijanje polena i rast polenove mješine nakon prianjanja polena na njušku tučka ženskoga cvijeta (Schrauwen i dr. 1996). Navedeni procesi mogu biti negativno utjecani sušnim i temperaturnim stresom što u konačnici rezultira produkcijom potpuno sterilnoga





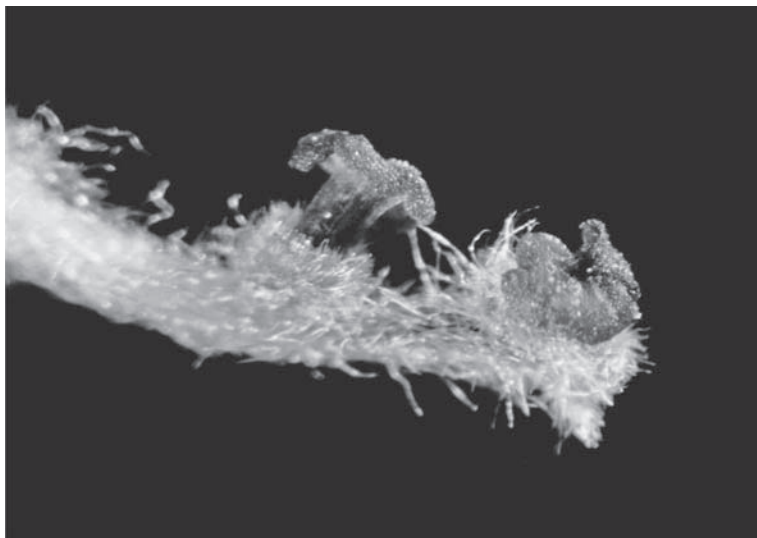
Slika 4. Trenutak kada nastupa mejoza majčinskih stanica polena predstavlja završnu fazu razvoja polenovih zrnaca što se kod hrasta lužnjaka odvija za vrijeme otvaranja pupova i početka izduživanja muških resa.

*Figure 4 The moment of the onset of meiosis of pollen mother cells is the final phase of pollen grains development which in the Pedunculata oak takes place during the opening of buds and beginning of male catkins elongation*

polena ili polena s vrlo lošim postotkom klijanja (Sever 2012). Prema Schüller i dr. (2005) izlaganje lužnjakova polena sunčevom zračenju nakon što napusti polenovnice izaziva drastičan pad njegove vijabilnosti, što u konačnici može negativno utjecati na uspjeh oplodnje.

Tučak ženskoga cvijeta predstavlja staničje koje pruža zaštitu i osigurava ishranu ženskom gametofitu tijekom njegova razvoja te muškom gametofitu (polenu) nakon njegova priranja na njušku tučka, klijanja i proraštanja polenove mješine prema jajnoj stanici. Iz tog razloga, uspjeh polinacije i oplodnje uvelike ovisi i o značajkama ženskoga cvijeta. Receptivnost ženskoga cvijeta podrazumijeva sposobnost sakupljanja polena na njušci tučka u određenom vremenskom razdoblju koji ondje može neometano započeti s klijanjem i proraštanjem polenove mješine kroz vrat tučka. Dužina trajanja receptivnosti uvelike ovisi o meteorološkim prilikama (Franjić i dr. 2011) (slika 5). Prema Hedhly i dr. (2003) receptivnost ženskih cvjetova trajat će duže pod utjecajem nižih (oko 10 °C) nego viših (oko 20 °C) temperatura zraka. Visoke temperature zraka negativno utječu na izlučivanje eksudata zbog čega dolazi do prekomjernog isušivanja površinskog dijela njuške tučka. Na taj način se skraćuje vremensko razdoblje u kojem se polen ondje može sakupljati (Srinivasan i dr. 1999).

Kada govorimo o procesu oplodnje kod šumskoga drveća bitno je napomenuti kako se većina listopadnoga šumskoga drveća umjerenoga vegetacijskog područja odlikuje odgođenom oplodnjom. To znači da se proces oplodnje odvija nakon po-



Slika 5. Ženski cvat hrasta lužnjaka nakon prekida receptivnosti usljed nepovoljnoga djelovanja visoke temperature i niske relativne vlažnosti zraka.

Figure 5 Female flower of *Pedunculata oak* after termination of receptivity due to the negative effects of high air temperatures and low relative humidity

linacije u razdoblju od četiri dana do jedne godine. To je davno utvrđeno za veliki broj vrsta iz reda *Fagales* (Benson 1894) kamo pripada i dobar dio listopadnih vrsta naših šuma (svi hrastovi i obična bukva). Kod navedenih vrsta za vrijeme polinacije ženski cvijet još uvijek nije potpuno funkcionalan, razvijeni su samo njuška tučka na kojoj se sakuplja polen i vrat kroz koji prorašta polenova mješinica nakon klijanja. Plodnica se razvija nakon što polen dospije na njušku tučka, proklije i polenovom mješinicom proraste kroz vrat tučka do mjesta gdje se vrat spaja s budućom plodnicom. O načinu i dinamici proraštanja polenove mješinice kroz vrat tučka na primjeru hrasta plutnjaka i japanske bukve pišu Boavida i dr. (1999) te Sogo i Tobe (2006). Kod hrasta lužnjaka polenove mješinice nakon proraštanja kroz vrat tučka do mjesta gdje se vrat spaja s plodnicom miruju oko šest do sedam tjedana, sve dok se plodnica ne formira, odnosno dok jajna stanica ne bude spremna za oplodnju (Jovanović i Tucović 1975).

Izravan utjecaj okolišnih čimbenika na sam proces oplodnje kod šumskoga drveća koje se odlikuje odgođenom oplodnjom prilično je slabo istražen. Mogući razlog slabe istraženosti vjerojatno leži u činjenici kako je teško razlučiti utjecaj okolišnih čimbenika na pojedine segmente oplodnje (klijanje polena, rast polenove mješinice, interakcija polen-stanične tučka i dr.) koji se odvijaju nakon prijanjanja polena na njušku tučka. Vrlo je malo podataka u literaturi koji ukazuju na izravan utjecaj okolišnih čimbenika na sam proces oplodnje (spajanje muškoga i ženskoga gametofita). Međutim, kod kultiviranih entomofilnih vrsta kao što su jabuke, kruške, breskve, marelice i dr. moguće je primijeniti tzv. koncept „efektivnoga razdoblja polinacije” (engl. *Effective pollination period*) pomoću kojega se postižu

dobri predikcijski rezultati s obzirom na količinu uroda. To je moguće, zahvaljujući preciznom bilježenju vanjskih čimbenika (vremenske prilike ili prisutnost oprašivača) za vrijeme polinacije i oplodnje (Sanzol i Herrero 2001). U suprotnom, uspoređujući posebno okolišne čimbenike za vrijeme polinacije, a posebno za vrijeme oplodnje teško je utvrditi vezu s količinom uroda u bilo kojem slučaju (Sanzol i Herrero 2001). Na žalost, uspješna primjena ovoga koncepta moguća je samo kod vrsta čija se oplodnja odvija svega nekoliko dana nakon polinacije (uglavnom entomofilne vrste). Kod vrsta koje se odlikuju odgođenom oplodnjom gdje se plodnica razvija tijekom sljedećih mjesec dana ili čak godinu dana nakon oprašivanja ovaj je koncept vjerojatno ne primjenjiv.

U starijoj literaturi navodi se kako je razvoj ženskih cvjetova manje podložan utjecaju okolišnoga stresa u odnosu na muške cvjetove. Primjerice, Minina (1954) navodi kako niske temperature zraka ne utječu negativno na cvjetanje hrasta lužnjaka, već samo usporavaju i odgađaju razvoj ženskih cvjetova, ali ne utječu na smanjenje njihova broja. Međutim, novija istraživanja ukazuju na suprotno. Primjerice Henthly (2011) navodi dokaze kako temperaturni stres izazvan bilo visokim ili niskim temperaturama može izazvati nepravilnosti prilikom razvoja plodnice što u konačnici umanjuje količinu uroda.

Glavni fiziološki procesi tijekom razvoja i dozrijevanja plodova ogledaju se u opskrbljivanju plodova s prijeko potrebnim ugljikohidratima. Hoch (2005) piše o uspjehu dozrijevanja plodova običnoga graba, velelisne lipe i obične bukve ovisno o izvoru ugljikohidrata (npr. trenutna fotosintetska aktivnost ili uskladištena hraniva u obliku škroba). Prema Hoch (2005) nema sasvim jasnoga odgovora na pitanje: Iz kojih se izvora crpe hraniva prilikom razvoja plodova? U slučaju moguće pojave okolišnoga stresa koji izaziva djelomičnu ili potpunu defolijaciju, što umanjuje intenzitet fotosinteze, dolazi do normalnoga razvoja plodova zahvaljujući njihovom snabdijevanju s rezervnim hranivima. Isto tako, ako iz nekoga razloga dođe do nemogućnosti korištenja rezervnoga hraniva plodovi normalno završavaju svoj razvoj zahvaljujući hranivima proizvedenim trenutnom fotosintetskom aktivnošću. Wlcroft (2004) dolazi do sličnih rezultata gdje je utvrdio kako su izbojci na kojima se razvijaju plodovi vjerojatno potpuno autonomni s obzirom na hraniva potrebna za uspješan razvoj plodova samo u slučaju kada biljka nije pod utjecajem stresa. U tom slučaju plodovi se snabdijevaju isključivo ugljikohidratima proizvedenim fotosintezom u lišću koje se nalazi u blizini plodova. U stresnim uvjetima hraniva proizvedena u listovima izbojaka koji ne nose plodove bivaju premještena u izbojke s plodovima i na taj način doprinose njihovu neometanom razvoju. Kod mediteranskih hrastova (*Quercus ilex*, *Quercus faginea*) također je utvrđeno kako se plodovi u fazi razvoja i dozrijevanja snabdijevaju ugljikohidratima proizvedenim uglavnom fotosintetskom aktivnošću. Kod istih vrsta utvrđeno je i značajno premještanje dušika iz listova u plodove prilikom njihova dozrijevanja, što nije utvrđeno za škrob, nestrukturane ugljikohidrate i otopljene šećere (Alla i dr. 2011).

Prewein i dr. (2006) istražuju dinamiku fitohormona i koncentraciju ugljikohidrata u žiru hrasta lužnjaka tijekom razvoja, pri čemu je utvrđeno kako razvoj embrija uvelike ovisi o razini fitohormona (auksina i apscizinske kiseline) i vodnom statusu koji se značajno mijenjaju s obzirom na razvojni stadij ploda.

Od klimatskih prilika koje negativno utječu na razvoj plodova i njihovo dozrijevanje ističemo jedino ekstremno visoke temperature i ekstremnu sušu te pojavu tuče tijekom ljetnih mjeseci (Cecich 1997).

## OKOLIŠNI ČIMBENICI I PUNI UROD

### ENVIRONMENTAL FACTORS AND MAST SEEDING

Rezultati istraživanja provedenoga na vrstama iz roda *Fagus* na području Europe (*Fagus sylvatica* L.) i Sjeverne Amerike (*Fagus grandifolia* Ehrh.), ukazuju da puni urod uvelike ovisi o meteorološkim prilikama u godinama koje mu prethode (Piovesan i Adams 2001, Övergaard i dr. 2007, Drobyshev i dr. 2010).

Godini u kojoj dolazi do punoga uroda obične bukve prethodi godina s visokim ljetnim temperaturama zraka i malom količinom oborina (sušna godina), a toj godini prethodi godina s ljetnim temperaturama ispod višegodišnjega prosjeka te iznadprosječnom količinom oborina (vlažna godina), (Piovesan i Adams 2001).

U vlažnim godinama dolazi do intenziviranja fotosintetske aktivnosti i produkcije velikih količina hraniva, koja se tada za vegetativni rast troše u manjoj mjeri nego obično. To se događa zahvaljujući smanjenoj evapotranspiraciji što pogoduje razvoju korjenova sustava i održavanju strukture sitnoga korjenja (u vlažnim godinama nema potrebe za dodatnim ulaganjem hraniva nužnoga za održavanje vitalnosti korijenovoga sustava) (Drobyshev i dr. 2010). U tom slučaju većina prizvedenog hraniva pohranjuje se u parenhimska staničja korijena, debla, starijih grana i izbojaka. Uz to, vlažnije i hladnije vremenske prilike kod obične bukve povoljno djeluju na formiranje većega broja vršnih meristema (Gruber 2001). Ukoliko sljedeće godine tijekom ljetnih mjeseci (godinu dana prije pojave obilnoga uroda) dođe do sušnoga stresa izazvanoga nedostatkom oborina i visokim temperaturama zraka velika količina uskladištenih hraniva iz prethodne godine ostaje neutrošena. U tom slučaju, unutar stabla dolazi do pokretanja biokemijskih, fizioloških i morfoloških procesa koji su uključeni u proces zametanja i diferencijacije cvjetova (Owens 1995, Kon i Noda 2007). Takva interakcija spomenutih procesa unutar biljke i slijed meteoroloških prilika rezultira pojavom velikoga broja cvjetova u proljetnim mjesecima sljedeće godine. A ako uz to i oplodnja uspješno protekne, puni urod sasvim je izvjestan.

Na sličan način mogu se interpretirati rezultati istraživanja punoga uroda kod obične bukve do kojih su došli Matthews (1955) te Hilton i Packham (1997). Sličan odnos između punoga uroda i klimatskih prilika utvrđen je za hrast lužnjak (Askeyev i dr. 2005) te za nekoliko vrsta sjevernoameričkih hrastova (Sork i Bramble 1993, Koenig i dr. 2010).

U prilog pozitivnom uzajamnom odnosu sušnoga stresa i pojave punoga uroda kod obične bukve idu i rezultati istraživanja koje su proveli Övergaard i dr. (2007). Prema njihovim rezultatima u posljednjih 30-ak godina razdoblje između pojave dvaju punih uroda se smanjilo u odnosu na razdoblje od 1687. do 1964. godine. U posljednjih 30 godina puni urod obične bukve u prosjeku se pojavljuje svake 2,5 godine dok se ranije u prosjeku pojavljivao svake pete godine. Do sličnih rezultata

došli su mnogi europski istraživači koji su utvrdili kako se interval između dvaju punih uroda obične bukve u posljednjih 100 godina smanjio s 5 na 4,3 godine na području Danske (Jenni 1987), sa 5,8 godina između 1953. i 1976. na 3,2 godine između 1990. i 2006. u Engleskoj (Perrins 1966, Gurnel 1993, Packham i Hilton 2002, Hilton i Packham 1993), sa 3,8 godina između 1940. i 1970. na 2,6 godina između 1974. i 1995. u Nizozemskoj (La Bastide i Van Vredenbruck 1970, Hilton i Packham 1993) te sa 8 godina između 1869. i 1909. na 2,8 godina između 1987. i 2004. u sjevernoj Njemačkoj (Hase 1985, Jenni 1987, Lange 1995, Schmidt 2006).

Moguće objašnjenje sve češćega i obilnijega uroda obične bukve u posljednjih nekoliko desetljeća na području Europe ogleda se u promjeni klimatskih prilika tj. sve učestalijim pojavama sušnoga stresa tijekom ljetnih mjeseci i povećanim depozicijama dušika (Westling prema Drobyshev i dr. 2010). U prilog sve češćoj pojavi punoga uroda obične bukve u posljednje vrijeme ide i činjenica kako se u posljednjih 70-ak godina koncentracija CO<sub>2</sub> u atmosferi konstantno povećava što ujedno povećava i neto produktivnost šumskih ekosustava (Brown 2002) što pozitivno utječe na rast sitnoga korijenja kod šumskoga drveća (Norby i dr. 2004). Prema tome, povećana koncentracija atmosferskoga ugljika prema svemu sudeći ublažava negativan utjecaj sušnoga stresa te olakšava održavanje strukture sitnoga korijenja, a samim time omogućava šumskom drveću ulaganje veće količine hraniva za potrebe reproduktivnoga razvoja.

## EVOLUCIJSKA EKOLOGIJA I PUNI UROD

### EVOLUTIONARY ECOLOGY AND MAST SEEDING

Piovesan i Adams (2005) na primjeru vrsta iz porodice *Fagaceae* (rodovi *Fagus* i *Nothofagus*) pokušavaju razjasniti pojavu punoga uroda kod vrsta iz umjerenoga vegetacijskog područja u svjetlu evolucijske ekologije. Cilj rada bio je predstaviti hipotezu „okolišne predvidljivosti“ (engl. *environmental prediction hypothesis*) kao posljednicu selekcijskoga pritiska uvjetovanoga okolišnim čimbenicima tijekom evolucije šumskoga drveća što je čvrsto povezano s dinamikom šumskih sastojina (regeneracija, odumiranje i dr.). Navedena hipoteza potvrđena je na primjeru tropskih šumskih ekosustava gdje tropske oluje i/ili šumski požari koji se pojavljuju u više-manje pravilnim vremenskim intervalima koincidiraju sa zametanjem i diferencijacijom velikoga broja cvjetova te ujedno osiguravaju optimalne uvjete na tlu i u tlu za klijanje sjemena nakon njegova dozrijevanja i opadanja na tlo (Curran i dr. 1999, Wright i dr. 1999). Primjenjivost ove hipoteze na šumske ekosustave umjerenoga vegetacijskog područja zasad je potrebno potvrditi rezultatima terenskih istraživanja te primjenom odgovarajućih modela. Hipoteza „okolišne predvidljivosti“ u sastojinama umjerenoga vegetacijskog područja oslanja se na to da na sušni stres (ili drugi suboptimalni uvjeti za vegetativni rast) koji se pojavi jedne godine stabla sljedeće godine odgovaraju punim urodom. Uslijed pojave suše dolazi i do propadanja određenoga broja stabala te stvaranja povoljnijih okolišnih uvjeta u pri-

zemnom sloju (više svjetla na šumskom tlu) za klijanje sjemena i razvoj pomlatka onih stabala koja su preživjela stresno razdoblje. Na taj način pojavom punoga uroda u najpovoljnijem trenutku šumsko drveće neposredno utječe na sudbinu svoga potomstva. To se ogleda u većem stupnju preživljavanja i boljoj vitalnosti pomlatka tijekom prvih godina života (Thomas i Packham 2007). Stoga, istraživanje pojave punoga uroda prema navedenim autorima zahtjeva multidisciplinarni pristup. To uključuje istraživanje ekofizioloških značajki stabala i razvoja reproduktivnih organa, štetnika šumskoga sjemena, ekoloških prilika u progalama šumskih sastojina i prirodne obnove šumskih sastojina.

Dosadašnje rasprave o punom urodu, sa stanovišta reproduktivne strategije šumskoga drveća (Thomas i Packham 2007) te evolucijske ekologije i selekcijskoga pritiska (Kelly i Sork 2002, Piovesan i Adams 2005) ukazuju na činjenicu da su pojedine vrste opstale sve do današnjih dana zahvaljujući upravo punom urodu. Opstanak je bio zajamčen samo onim jedinkama kod kojih se zametanje i diferencijacija cvjetova odvijala pod izrazitom interaktivnom kontrolom klimatskih čimbenika i rezervnoga hraniva koje je stablo u danom trenutku imalo na raspolaganju (Janzen 1971, Isagi i dr. 1997, Kelly i Sork 2002, Satake i Iwasa 2000). Prema Chapin i dr. (1990) puni urod kao specifična reproduktivna strategija pojedinih vrsta šumskoga drveća može se poistovjetiti s ekonomskim terminom „ekonomija razmjera ili obujma“. Taj termin opisuje teoriju pojave punoga uroda koja se temelji na ulaganju veće količine resursa (rezervnih hraniva) u skladu s najpovoljnijim uvjetima na tržištu (u okolišu).

U konačnici, pojava punoga uroda pokazala se kao određena prednost u odnosu na uzastopnu pojavu manjih uroda svake godine. Ta prednost ogleda se u povećanom uspjehu polinacije, smanjenju brojnosti populacija štetnika rasplodnih organa šumskoga drveća (cvjetovi i plodovi) te raznošenju određene količine sjemena na veće udaljenosti od matičnih stabala (Kelly i Sork 2002, Piovesan i Adams 2005, Thomas i Packham 2007).

*Povećani uspjeh polinacije* – većina šumskoga drveća koje se odlikuje punim urodom tijekom svoga filogenetskog razvoja zadržalo je anemofilni način oprašivanja, koji je dodatno poboljšan istaknutim položajem muških i ženskih cvjetova koji se nalaze na vršcima grana. Teškoća da se polen pomoću vjetera prenese točno na njušku tučku ženskoga cvijeta kompenzira se njegovom masovnom produkcijom (Mägdefrau i Ehrendorfer 1988), što se ne događa svake godine već samo u godini punoga uroda. Masovna produkcija polena posljedica je zametanja velikoga broja muških cvjetova što uvelike povećava broj oplodjenih jajnih stanica u ženskim cvjetovima, te na posljetku pozitivno utječe na broj dozrelih plodova (Schüler 2005).

*Smanjenje brojnosti populacija štetnika reproduktivnih organa šumskoga drveća* izostankom ili vrlo oskudnim urodom u godinama između dvaju punih uroda, divljač, glodavci i ptice ostaju uskraćeni za prijeko potrebnu hranu što im otežava preživljavanje zimskih mjeseci. U tom slučaju dolazi do smanjenja brojnosti pojedinih vrsta krupne i sitne divljači, glodavaca, ptica i ostalih vrsta koje predstavljaju konzumente šumskoga sjemena (Kelly i Sork 2002, prema Boucher 1981, Crawley i Long 1995, Wolff 1996, Forget i dr. 1999, Van der Wall 2001, Theimer 2001) te štetnih kukaca (Kelly i Sork 2002 prema McQuilkin i Musbach 1977, Sork 1983,

Schupp 1990, Crawley i Long 1995). Primjerice, štetnim kukcima uslijed izostanka uroda onemogućeno je odvijanje cjelokupnoga životnoga ciklusa, što utječe na smanjenje njihove brojnosti. Stoga je brojnost štetnika šumskoga sjemena i plodova u godinama pojave punoga uroda znatno manja u odnosu na godine između dvaju punih uroda (Den Ouden 2005).

*Raznošenje sjemena na veće udaljenosti od matičnih stabala* – u godinama kada se pojavi puni urod konzumenti plodova se vrlo brzo njima zasite te ih nakon toga raznose i pohranjuju u velikim količinama kao rezervne zalihe za zimske mjeseci, često puta na većim udaljenostima od matičnih stabala. Na tako pohranjene plodove ptice, vjeverice i glodavci često puta zaborave, te na taj način doprinose njihovu rasprostiranju (Van der Wall 1997). Utjecaj ptica i sitnih glodavaca na rasprostiranje plodova i sjemena posebno je izraženo u godinama punoga uroda za razliku od onih godina kada je urod slab. Primjerice, poznato je kako su upravo ptice imale presudan utjecaj na brzinu i dinamiku postglacijalne kolonizacije pojedinih vrsta šumskoga drveća, a posebice onih koje su se odlikovale pojavom punoga uroda (Johnsson i Webb 1989).

## LITERATURA

### REFERENCES

- Alla, Q. A., Camarero, J. J., Maestro-Martinez, M., Montserrat-Marti, G. 2011. Acorn production is linked to secondary growth but not to declining carbohydrate concentrations in current-year shoots of two oak species. *Trees* 26(3): 841-850.
- Anić, I., Oršanić, M. 2009. Prirodno pomladivnje hrasta lužnjaka (*Quercus robur* L.) na malim površinama. U: S. Matić, I. Anić (ur.), Zbornik radova sa znanstvenog skupa „Šume hrasta lužnjaka u promijenjenim stanišnim i gospodarskim uvjetima. Zagreb: Hrvatska akademija znanosti i umjetnosti, str. 39-52.
- Ashton, P. S. 1988. Dipterocarp biology as a window to the understanding of tropical forest structure. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 19: 347-370.
- Askeyev, O. V., Tischin, D., Sparks, H., Askeyev, I.V. 2005. The effect of climate on the phenology, acorn crop and radial increment of Pedunculate oak (*Quercus robur*) in the middle Volga region, Tatarstan, Russia. *Int. J. Biometeorol.* 49(4): 262-266.
- Belamarić, B. 2011. Utjecaj stanišnih čimbenika na urod hrasta crnike (*Quercus ilex* L.). Magistarski rad. Zagreb: Šumarski fakultet Sveučilišta u Zagrebu, str. 112.
- Benson, M. 1894. Contribution to the embryology of the Amentiferae. Part I. Transactions of the Linnean Society of London, 2<sup>nd</sup> series, Botany 3: 409-424.
- Boavida, L.C., Varela, M. C., Feijo, J. A. 1999. Sexual reproduction in the cork oak (*Quercus suber* L.). I. The proamic phase. *Sex. Plant. Reprod.* 11(6): 347-353.
- Brown, S. 2002. Measuring carbon in forests: current status and future challenges. *Environ. Pollut.* 116(3): 363-372.
- Cecich, R. A. 1997. The continuum between flowers and acorns. In: K. C. Steiner (ed.), Diversity and Adaptation in Oak Species. Pennsylvania: Pennsylvania State University, College of Agricultural Sciences, p. 220-234.
- Chapin, F. S., Schulze, E. D., Money, H. A. 1990. The ecology and economics of storage in plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 21: 423-447.
- Chaine, I. 2000. A unified model for budburst of trees. *J. Theor. Biol.* 207(3): 337-347.

- Crawley, M. J., Long, C. R. 1995. Alternate bearing, predator satiation and seedling recruitment in *Quercus robur* L. *J. Ecol.* 83(4): 683-696.
- Crnković, S. 2004. Kvantitativne i kvalitativne osobine žira hrasta lužnjaka (*Quercus robur* L.) u sastojinama sliva rijeke Česme. *Šumar. list* 128(7-8): 413-430.
- Curran, L. M., Caniago, I., Paoli, I., Astianti, D., Kusneti, M., Leighton, M., Nirarita, C. E., Haeruman, H. 1999. Impact of El Niño and logging on canopy tree recruitment in Borneo. *Science* 10 286(5447): 2184-2188.
- Cvitić, M. 1972. Obnova nizinskih šuma hrasta. *Šumar. list* 96(7-8): 278-281.
- Den Ouden, J., Jansen, P. A., Smith, R. 2005. Jays, Mice and oaks: Predation and Dispersal of *Quercus robur* and *Q. petraea* in North-western Europe. In: P.-M. Forget, J. E. Lambert, P. E. Hulme, S. B. Vander Wall (ed.), *Seed fate: Predation, dispersal and Seedling Establishment*, Oxford, Massachusetts: CABI Publishing, p. 223-239.
- Drobyshev, I., Öwergaard, R., Saygin, I., Niklasson, M., Hickler, T., Karlsson, M., Sykles, M. T. 2010. Masting behaviour and dendrochronology of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in southern Sweden. *Forest. Ecol. Manag.* 259(11): 2160-2171.
- Forget, P. M., Monuz, E., Leigh, E. G. 1999. Predation by rodents and bruchid beetles on seeds of Scheelea palms on Barro-Colorado Island, Panama. *Biotropica* 26: 420-426.
- Franjić, J., Sever, K., Bogdan, S., Škvorc, Ž., Krstonošić, D., Alešković, I. 2011. Fenološka nejednačenost kao ograničavajući čimbenik uspješnoga oprašivanja u klonskim sjemenskim plantažama hrasta lužnjaka (*Quercus robur* L.). *Croat. J. For. Eng.* 32(1): 141–156.
- García-Mozo, H., Hildago, P. J., Galan, C., Gomes-Casero, M. T., Dominguez E. 2001. Catkin frost damage in Mediterranean cork-oak (*Quercus suber* L.). *Israel J. Plant Sci.* 49(1): 41-47.
- Gradečki-Poštenjak, M., Novak-Agbaba, S., Licht, R., Posarić, D. 2011. Dinamika plodonošenja i kvaliteta uroda sjemena hrasta lužnjaka (*Quercus robur* L.) u narušenim ekološkim uvjetima. *Šumar. list* 135 (Posebni broj): 169-181.
- Gruber, F. 2001. Wipfelwachstum von Altbuchen (*Fagus sylvatica* L.) auf einem Kalkstandort (Göttingen/Södderich) in Abhängigkeit von der Witterung. I. Grundlegende Zuwachsmuster. (Top growth of adult beech trees (*Fagus sylvatica* L.) on a limestone site (Göttingen/Söd-derich) in dependence on climate factors. I. Basic increment patterns). *Allg. Forst Jagdztg.* 172(10): 183-189.
- Gurnell, J. 1993. Tree seed production and food conditions for rodents in an oak wood in southern England. *Forestry* 66(3): 291-315.
- Han, Q., Kabeya, D., Iio, A., Kakubari, Y. 2008. Masting in *Fagus crenata* and its influence on the nitrogen content and dry mass of winter buds. *Tree Physiol.* 28(8):1269-1276.
- Harapin, M., Halambek, M., Liović, B., Novak-Agbaba, S., Matošević, D. 1996. Uzroci izostanka uroda žira u Hrvatskoj u razdoblju 1991.-1995. godine. U: B. Mayer (ur.), *Unapređenje proizvodnje biomase šumskih ekosustava 2*, Zagreb: Šumarski fakultet Sveučilišta u Zagrebu, str. 75-80.
- Harapin, M., 1993. Istraživanje nekih činilaca koji utječu na urod žira hrasta lužnjaka (*Quercus robur* L.). *Rad.- Šumar. inst. Jastrebar.* 28(1-2): 185-191.
- Harison, D. L. S., Slee, M. U. 1991. Gibberellin A<sub>1/7</sub> enhanced flowering in *Pinus caribaea* var. *hondurensis*. *Can. J. Forest. Res.* 21(6): 788-793.
- Hase, W. 1985. Die buche in Schloswig-Holstein. *Forstarchiv* 56(1): 22-31.
- Hedhly, A. 2011. Sensitivity of flowering plant gametophytes to temperature fluctuations. *Environ. Exp. Bot.* 74(1): 9-16.
- Hedhly, A., Hormaza, J. I., Herrero, M. 2003. The effect of temperature on stigmatic receptivity in sweet cherry (*Prunus avium* L.). *Plant. Cell. Environ.* 26(10): 1673-1680.
- Hilton, G.H., Packham, J. R. 1997. A sixteen-year record of regional and temporal variation in the fruting of beech (*Fagus sylvatica* L.) in England (1980-1995). *Forestry* 70(1): 7-16.
- Hilton, G.H., Packham, J. R. 2003. Variation in the masting of common beech (*Fagus sylvatica* L.) in northern Europe over two centuries (1800-2001). *Forestry* 76(3): 319-328.



- Hoch, G. 2005. Fruit-bearing branchlets are carbon autonomous in mature broad-leaved temperate forest trees. *Plant. Cell. Environ.* 28(5): 651-659.
- Isagi, Y., Sugimura, K., Sumida, A., Ito, H. 1997. How does masting happen and synchronize? *J. Theor. Biol.* 187(2): 231-239.
- Janzen, D. H. 1971. Seed predation by animals. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 2: 465-492.
- Jenni, L. 1987. Mass concentrations of bramblings *Fringilla montifringilla* in Europe 1900-1983: their dependence upon beech mast and the effort of snow cover. *Ornis. Scand.* 18(2): 84-94.
- Johnston, W. C., Webb, T. 1989. The role of blue jays (*Cyanocitta cristata* L.) in the postglacial dispersal of fagaceous trees in eastern North America. *J. Biogeogr.* 16(6): 561-571.
- Jouve, L., Jacques, D., Douglas, G. C., Hoffman, L., Hausman, J. F. 2007. Biochemical characterization of early and late flushing in common ash (*Fraxinus excelsior* L.). *Plant. Sci.* 172(5): 962-969.
- Jovanović, M., Tucović, A. 1975. Genetics of common and sessile oak (*Quercus robur* L. and *Quercus petraea* Liebl.). *Ann. Forest.* 7(2): 23-53.
- Kelly, D. 1994. The evolutionary ecology of mast seeding. *Trends Ecol. Evol.* 9(12): 465-470.
- Kelly, D., Hart, D. E., Allen, R. B. 2001. Evaluating the wind-pollination benefits of mast seeding. *Ecology* 82(1): 117-126.
- Kelly, D., Sork, V. L. 2002. Mast seeding in perennial plants: why, how, where? *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33: 427-447.
- Koenig, W. D., Knops, M. H. J., Carmen, W. J. 2010. Testing the environmental prediction hypothesis for mast-seeding in California oaks. *Can. J. Forest. Res.* 40(11): 2115-2122.
- Kon, H., Noda, T. 2007. Experimental investigation on weather cues for mast seeding of *Fagus crenata*. *Ecol. Res.* 22(5): 802-806.
- Kozarac, J. 1886. K pitanju pomlađivanja posavskih hrastika. *Šumar. list* 10(2): 50-57.
- Kozarac, J. 1887. Crne točke u šumarenju slavonskih hrastika. Saobćuje u „Oesterr. Forstzeitung“. *Šumar. list* 11(1): 22-29.
- Kramer, K., Leinonen, I., Loustau, D. 2000. The importance of phenology for the evaluation of impact of climate change on growth of boreal, temperate and Mediterranean forests ecosystems: an overview. *Int. J. Biometeorol.* 44(2): 67-75.
- Krejić, V., Dubravac, T. 2004. Problemi obnove šuma hrasta lužnjaka (*Quercus robur* L.) vlažnog tipa tijekom oplodnih siječa. *Šumar. list* 128(3-4): 119-126.
- La Bastide, J.G.A., Van Vredenbruck, C. L. H. 1970. The influence of weather conditions on seed production of some forest trees in the Netherlands. *Mededelingen landbouwhogeschool Wageningen* 102: 1-2.
- Lange, V. 1995. Die fruktifikation der Buche in verschiedenen Höhenlagen des Harzes. *Göttingen: University of Göttingen*, p. 65.
- Mägdefrau, K., Ehrendorfer, F. 1988. *Sistematika, evolucija i geobotanika*. Zagreb: Školska knjiga, str. 441.
- Matić, S. 1994. Prilog poznavanju broja biljaka i količine sjemena za kvalitetno pomlađivanje i pošumljavanje. *Šumar. list* 118(3-4): 71-79.
- Matić, S., Orlić, S., Harapin, M. 1996a. Sjeme hrasta lužnjaka kao temeljni uvjet nastanka i opstanka lužnjakovih šuma. U: D. Klepac (ur.), *Hrast lužnjak (Quercus robur L.) u Hrvatskoj*. Zagreb-Vinkovci: Hrvatska akademija znanosti i umjetnosti, Centar za znanstveni rad u Vinkovcima i Hrvatske šume, str. 145-157.
- Matić, S., M. Oršanić, I. Anić, 1996b. Urod žira u prirodnim sastojinama hrasta lužnjaka u Hrvatskoj. U: B. Mayer (ur.), *Unapređenje proizvodnje biomase šumskih ekosustava 1*. Zagreb: Šumarski fakultet Sveučilišta u Zagrebu, str. 105-111.
- Matić, S., Oršanić, M., Orlić, S., Anić, I. 2001. Sjemenarstvo, rasadnička proizvodnja i šumske kulture obične jele (*Abies alba* Mill.). U: B. Prpić (ur.), *Obična jela (Abies alba Mill.) u Hrvatskoj*. Zagreb: Akademija šumarskih znanosti, Hrvatske šume d.o.o., str. 375-393.

- Matić, S., Oršanić, M., Anić, I. 2003. Osnivanje šuma obične bukve U: S. Matić (ur.), Obična bukva (*Fagus sylvatica* L.) u Hrvatskoj. Zagreb: Akademija šumarskih znanosti, Hrvatske šume d.o.o., Grad Zagreb, Gradski ured za poljoprivredu i šumarstvo, str. 307-325.
- Matthews, J. D. 1955. The influence of weather on the frequency of beech mast years in England. *Forestry* 28(2): 107-116.
- Mikloš, I. 1991. Onečišćenje zraka i urod žira u našim šumama hrasta lužnjaka. *Šumar. list* 115(3-5): 151-162.
- Minina, E. G. 1954. Biological bases of flowering and fruit-bearing in oak. *Trudy Instituta Lesa Akademija Nauk SSSR* 17(1): 5-97.
- Norby, R. J., Ledford, J., Reilly, C. D., Miller, N. E., O'Neill, E. G. 2004. Fine-root production dominates response of a deciduous forest to atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment. *P. Natl. Acad. Sci.- Biol.* 101(26): 9689-9693.
- Oršanić, M., Drvodelić, D., Matić, S. 2011. Sjemenarstvo važnijih vrsta šumskoga drveća i grmlja hrvatskoga Sredozemlja. U: S. Matić (ur.), Šume hrvatskoga Sredozemlja. Zagreb: Šumarski fakultet Sveučilišta u Zagrebu, str. 427-464.
- Ostrogović, M.Z., Sever, K., Anić, I. 2010. Utjecaj svjetla na prirodno pomlađivanje hrasta lužnjaka (*Quercus robur* L.) u Park-šumi Maksimir u Zagrebu. *Šumar. list* 135(3-4): 115-123.
- Owens, J. N. 1995. Constrains to seed production: temperate and tropical trees. *Tree Physiol.* 15(7-8): 477-484.
- Owens, J.N., Blake, M. D. 1985. Forest tree seed production. Chalk River: Canadian Forestry Service, Petawawa National Forestry Institute, Information Report PI-X-53, p. 161.
- Övergaard, R., Gemmel, P., Karlsson, M. 2007. Effects of weather conditions on mast year frequency in beech (*Fagus sylvatica* L.) in Sweden. *Forestry* 80(5): 555-565.
- Packham, J.R., Hilton, G. H. 2002. Inter- and intra- site variation in the fruiting of common beech (*Fagus sylvatica* L.) in England over a twenty-two year period (1980-2001). *Arbor. J.* 26(1): 1-22.
- Panov, A. 1950. Načelna razmatranja o fruktifikaciji šumskog drveća. *Šumar. list* 74(9-10): 334-345.
- Perić, S. 1998. Istraživanje sastojine hrasta lužnjaka (*Q. robur*) u fazi pomlatka u pokupskom bazenu. *Rad.- Šumar. Inst. Jastrebar.* 33(2): 19-29.
- Perrins, C. M. 1966. The effect of beech crops on great tit populations and movements. *Brit. Birds* 59(10): 419-432.
- Perušić, A. 1917. Posavske hrastove šume kao žirovnjače. *Šumar. list* 41(9-10): 330-347.
- Petračić, A. 1906. Šumsko sjemenje. *Šumar. list* 30(7): 249-254.
- Petračić, A. 1926. Pomlađivanje naših hrastovih šuma je u opasnosti. *Šumar. list* 50(8-9): 467-469.
- Piovesan, G., Adams, J. M. 2001. Masting behaviour in beech: linking reproduction and climatic variation. *Can. J. Bot.* 79(9): 1039-1047.
- Piovesan, G., Adams, J. M. 2005. The evolutionary ecology of masting: does the environmental prediction hypothesis also have a role in mesic temperate forests? *Ecol. Res.* 20(6): 739-743.
- Posarić, D. 2008. Obnova spačvanskih šuma hrasta lužnjaka (*Quercus robur* L.) oplodnim sječama – mogućnosti poboljšanja postojećeg načina rada. *Šumar. list* 132(1-2): 53-63.
- Prewin, C., Endemann, M., Reinöhl, V., Salaj, J., Sanderlikova, V., Wilhelm, E. 2006. Physiological and morphological characteristic during development of Pedunculate oak (*Quercus robur* L.) zygotic embryos. *Trees* 20(1): 53-60.
- Radošević, M. 1885a. Procjena šumskoga ploda. *Šumar. list* 9(1-2): 347-359.
- Radošević, M. 1885b. Nuzgredni užitci i njihova važnost. *Šumar. list* 9(3): 109-116.
- Radošević, M. 1886. Još jedna o plodomjeru. *Šumar. list* 10(2): 57-59.
- Radošević, M. 1888. Nješto o procjeni žira. *Šumar. list* 12(11): 473-478.
- Radošević, M. 1889. Žirovina i prodaja svinja u god.1889/90. *Šumar. list* 13(8): 349-351.
- Radošević, M. 1890. Šumska sjetva. *Šumar. list* 14 (9-10): 349-357.

- Radošević, M. 1895. Procjena šumskog ploda. Šumar. list 19(8-9): 347-359.
- Radošević, M. 1900. Šumska žirovina i žiropaša (rov). Šumar. list 24(8): 466-480.
- Sanzol, J., Herrero, M. 2001. The "effective pollination period" in fruit trees. Sci. Hortic.-Amsterdam 90(1-2): 1-17.
- Satake, A., Iwasa, Y. 2000. Pollen coupling of forest trees: forming synchronized and periodic reproduction out of chaos. J. Theor. Biol. 203(2): 63–84
- Schmidt, W. 2006. Temporal variation in beech masting (*Fagus sylvatica* L.) in a limestone beech forest (1981-2004). Allg. Forst Jagdtztg. 177(1): 9-19.
- Schrauwen, J. A. M., Mettrn Meyer, T., Croes, A. F., Wullems, G. J. 1996. Tapetum-specific genes: what role do they play in male gametophyte development? Acta Bot. Neerl. 45(1): 1-15.
- Schüeler, S. 2005. Pollen-mediated gene flow trees in the temperate zone. Dissertation. Hamburg: Universität Hamburg, p.151.
- Schüler, S., Schlünzen, K. H., Scholz, F. 2005. Viability and sunlight sensitivity of oak pollen and its implications for pollen-mediated gene flow. Trees 19(2): 154-161.
- Schupp, E. W. 1990. Annual variation in seedfall, postdispersal predation, and recruitment of a neotropical tree. Ecology 71(2): 504-514.
- Sever, K. 2012. Utjecaj ekofizioloških čimbenika na razvoj rasplodnih organa hrasta lužnjaka (*Quercus robur* L.). Doktorski rad. Zagreb: Šumarski fakultet Sveučilišta u Zagrebu, str. 134.
- Singh, K., Kumar, S. 1986. Manipulation of flowering in wood plants by the use of gibberellin. Indian J. For. 9: 331-336.
- Sogo, A., Tobe, H. 2006. Delayed fertilization and pollen-tube growth in pistils of *Fagus japonica* (Fagaceae). Am. J. Bot. 93(12): 1748-1756.
- Sork, V. L., Bramble, J. E. 1993. Prediction of acorn crops in three species of North American oaks: *Quercus alba*, *Q. rubra* and *Q. velutina*. Ann. Sci. For. 50(suppl 1): 128-136.
- Srinivasan, A., Saxena, N. P. Johansen, N. P. 1999. Cold tolerance during early reproductive growth of chickpea (*Cicer arietinum* L.): genetic variation in gamete development and function. Field Crop. Res. 60(3): 209-222.
- Starčević, T. 1990. Prirodna obnova lužnjakovih sastojina u uvjetima slabog i neredovitog uroda sjemenom. Glas. šum. pokuse 26: 351-359.
- Theimer, T. C. 2001. Seed scatter-hoarding by white-tailed rats: consequences for seedling recruitment by an Australian rain forest tree. J. Trop. Ecol. 17(2): 177-189.
- Thomas, P. A., Packham, J. R. 2007. Reproductive strategies of forest plants. In: P. Thomas, J. R. Packham (ed.), Ecology of woodlands and forests: Description, Dynamics and Diversity. Cambridge: Cambridge University Press, p. 144-186.
- Van der Wall, S. B. 1997. Dispersal of singleleaf piñon pine (*Pinus monophylla*) by seed-caching rodents. J. Mammal. 78(1): 181-191.
- Vander Wall, S. B. 2001. The evolutionary ecology of nut dispersal. Bot. Rev. 67(1): 74-117.
- Vidaković, M. 1983. Plod. Period stvaranja sjemenki. U: Šumarska enciklopedija. 2. izd., Zagreb: Jugoslavenski leksikografski zavod, Miroslav Krleža, sv. 3., str. 728-729.
- Vidaković, M. 1996. Oplemenjivanje hrasta lužnjaka u Hrvatskoj. U: D. Klepac (ur.), Hrast lužnjak (*Quercus robur* L.) u Hrvatskoj, Zagreb-Vinkovci: Hrvatska akademija znanosti i umjetnosti, Centar za znanstveni rad u Vinkovcima, Hrvatske šume d.o.o., str. 95-143.
- Vitasse, Y., Delzon, S., Dufrêne, E., Pontailleur, J. Y., Louvet, J. M., Kremer, A., Michalet, R. 2009. Leaf phenology sensitivity to temperature in European trees: do within-species populations exhibit similar responses? Agr. Forest Meteorol. 149(5): 735-744.
- Walcroft, A. S., Lescouret, F., Genard, M., Sinouquet, H., Leroux, X., Dones, N. 2004. Does variability in shoot carbon assimilation within the tree crown explain variability in peach fruit growth? Tree Physiol. 24(3): 313-322.
- Wolff, J. O. 1996. Population fluctuations of mast-eating rodents are correlated with production of acorns. J. Mammal. 77: 850-856.

- Wolgast, L. J. 1972. Mast production in scrub oak (*Quercus ilicifolia*) on the coastal plain in New Jersey. Dissertation. New Brunswick, NJ: Rutgers University, p. 137.
- Wright, S. J., Carrasco, C., Calderón, O., Paton, S. 1999. The El Niño southern oscillation, variable fruit production, and famine in a tropical forest. *Ecology* 80(5): 1632-1647.
- Zhang, S., Fernando, D. D. 2005. Structural, histochemical, and protein analysis of male reproductive development in willow. *Sex. Plant. Reprod.* 18(1): 37-46.

## WHICH ECOPHYSIOLOGICAL FACTORS INFLUENCE REPRODUCTION OF FOREST TREES AND WHETHER TREES PRODUCED SEED MORE FREQUANTLY AND ABUNDANTLY IN THE PAST?

### SUMMARY

*Masting, or an abundant fruiting of forest trees in intermittent intervals in a broader geographical area, represents an evolutionary advantage which has ensured survival of certain forest tree species up till today. Due to the selection pressure, surviving individuals are the ones which underwent initiation and differentiation of flowers under the influence of strong interactive control of climatic factors and nutrients which a particular individual tree had at its disposal. In other words, initiation and differentiation of a large number of flowers occurs only under the influence of both, sufficient amount of nutrients and favourable climatic conditions, which is also a basic requirement for the occurrence of masting. The advantage of masting occurrence is reflected in an increased success of pollination, decreased populations of pests affecting reproductive organs of forest trees, and dissemination of particular amounts of seed to greater distances from parent trees.*

*Particular phases of forest tree fruit development take place under the influence of a specific interaction of physiological processes within the plant organism (hormonal control, mineral nutrition and carbohydrate metabolism) which are stimulated, and to a certain degree controlled, by the climatic factors (air temperature, amount of precipitation, relative humidity of air, etc.). Under favourable climatic conditions, a portion of nutrients which forest trees have at their disposal gets used in fruit development, which is reflected in great amount of initiated and differentiated flowers. The amount of nutrients which would be invested in fruit development depends greatly on the site quality. Trees grown in high quality environment, as opposed to those grown in lower site quality, replenish their nutrient reserves more rapidly despite having identical climatic growth conditions, thanks to a more intensive photosynthetic activity, which in turn results in an increased seed production.*

*Key words: forest trees, fruiting, masting, physiological factors, climatic factors*