

Procjena genetskih parametara u testovima polusrodnika hrasta lužnjaka (*Quercus robur* L.) iz sjemenskih zona Posavine, Podravine i Podunavlja

Davorin Kajba, Ida Katičić, Saša Bogdan

Nacrtač – Abstract

Tri testa familija dobivenih slobodnim oprašivanjem plus stabala hrasta lužnjaka iz dviju sjemenskih zona (Posavine, Podravine i Podunavlja) istraživana su radi procjene genetskih parametara juvenilnoga rasta.

Analizirana je varijanca i izračunati su genetski parametri i dobit od selekcije pomoću triju metoda:

⇒ ostvarena dobit,

⇒ očekivana dobit od individualne selekcije za prvu generaciju plus stabala unutar provenijencije kod iste dobi kao u testu,

⇒ očekivana genetska dobit od povratne selekcije unutar prve generacije plus stabala.

Nasljednosti za visinski rast u istraživanom razdoblju varirale su između testova od najnižih 0,02 do visokih 0,98. Najniže procjene nasljednosti zbog veze s prosječnim preživljavanjem biljaka u pojedinom testu dobivene su u testu s najnižim preživljavanjem. Aditivni koeficijenti varijabilnosti (u rasponu od 12,7 do 44,1 %) u dvama testovima upućuju na dobar potencijal prilagodbe lužnjaka na promjene okoliša. Pokazalo se da se najveća procijenjena dobit očekuje metodom povratne selekcije u plantaži nakon testiranja selekcioniranih familija (17,2 do 26,3 %).

U jednom su testu dobiveni niski aditivni koeficijenti varijabilnosti (6,6 do 15,3 %), niske procjene nasljednosti i genetske dobiti (-0,2 do 5,3 %), što upućuje na smanjenu adaptabilnost istraživanih plus stabala iz pripadajuće regije. Rezultati su različiti s obzirom na sjemenske regije iz kojih potječu plus stabla. Rezultati dvaju testova pokazuju da je rast uglavnom pod snažnim genetskim utjecajem, da postoji značajna aditivna genetska varijabilnost te visok potencijal za genetsku dobit i sposobnost prilagodbe promjenama okoliša, dok rezultati u jednom testu upućuju na nisku adaptivnu varijabilnost plus stabala iz pripadajuće regije te manje mogućnosti oplemenjivanja na rast.

Ključne riječi: *Quercus robur* L., test polusrodnika selekcioniranih plus stabala, genetska varijabilnost, genetski parametri, selekcija

1. Uvod – Introduction

U Republici Hrvatskoj hrast lužnjak (*Quercus robur* L.) zauzima znatne površine, a ekološki i gospodarski jedna je od najvažnijih i najvrjednijih vrsta šumskoga drveća. Sredinom 50-ih godina prošloga stoljeća započeti su radovi na oplemenjivanju ove vrste u Hrvatskoj. Obavljena je evaluacija prirodnih

sastojina prema proizvodnosti i kakvoći drveta, te je prema dobivenim rezultatima i dodatnim istraživanjima provedena razdjelba šuma hrasta lužnjaka na sjemenske zone i regije. Šume hrasta lužnjaka podijeljene su u tri sjemenske zone i sedam sjemenskih regija (Gračan i dr. 1995, NN 107/08). Posljednjih desetljeća periodičnost uroda sjemena hrasta lužnjaka nije pravilna, što je znatno otežalo obnovu

sastojina i popunjavanje djelomično obnovljenih površina ove vrste. Da bi se taj problem umanjio, te kako bi se podignula razina kontrole periodičnosti uroda i genetske kakvoće sjemena, započeli su radovi na osnivanju klonskih sjemenskih plantaža (Vidaković 1996).

Usprkos važnosti ove vrste relativno je malo bila zastupljena u programima oplemenjivanja šumskoga drveća. Razlozi tomu leže u dugoj ophodnji, nepravilnoj periodičnosti uroda, nemogućnosti čuvanja sjemena u dužem razdoblju, poteškoćama u vegetativnom razmnožavanju i dr. Poznavanje je veličine i tipa genetske varijabilnosti hrasta lužnjaka ograničeno, a testovi su potomstava postavljeni relativno nedavno (Enescu 1993, Savill i Kanowski 1993, Jensen i dr. 1997, Vidaković i dr. 2000, Bogdan i dr. 2004, Schüller i Weissenbacher 2010). Važnost poznavanja genetske varijabilnosti vrsta i njihovih svojstava u različitim i promjenjivim uvjetima okoliša te proizvodnja dobro adaptiranoga šumskoga reproduktivnog materijala osobito dobiva na važnosti u kontekstu klimatskih promjena, koje su vrlo aktualna tema u znanstvenim krugovima (Kajba i dr. 2006a, Kajba i Hrašovec 2009). Za sjemenske zone Posavine (sjemenske regije gornje Posavine, donje Posavine i Pokuplja) te sjemenske zone Podravine i Podunavlja (sjemenske regije srednje Podravine) selekcionirana su plus stabala s obzirom na deset ocjenjivanih svojstava, a nakon heterovegetativnoga razmnožavanja osnovane su proizvodne klonske sjemenske plantaže na području uprava šuma podružnica Vinkovci, Čazma i Našice.

Oplemenjivanje šumskoga drveća temelji se na selekciji jedinki koje pokazuju superiorna obilježja gospodarskih svojstava te na uporabi sjemena s takvih stabala, bilo izravno iz prirodnih sastojina ili iz osnovanih klonskih sjemenskih plantaža. Ocjena superiornosti svojstava selekcioniranih stabala temelji se na odabiru njihova fenotipa (selekcija po fenotipu). Budući da je fenotip rezultanta djelovanja gena koji utječu na promatrano svojstvo i okoliša u kojem jedinka živi, bitno je razlučiti ta dva skupa čimbenika i utvrditi genetsku vrijednost majčinskih stabala (selekcija po genotipu).

Genetsku vrijednost moguće je procijeniti genetičkim testovima selekcioniranih stabala, tj. testovima njihova potomstva u zajedničkim okolišnim uvjetima. Isto tako važno je radi povećanja genetske dobiti, a zbog dugoga životnoga vijeka šumskoga drveća, utvrditi genetsku vrijednost selekcioniranih stabala što je moguće ranije. Smatra se da je kakvoća svojstava u ranijoj dobi pokazatelj kakvoće i u kasnijoj fazi razvoja, kako su to prikazali Lambeth i dr. (1983). Uspjeh rane selekcije ovisi o nasljednosti promatranoga svojstva u juvenilnom i odraslom stadiju te

o genetskoj povezanosti svojstava u različitim fazama razvoja. Determinacija trendova varijanci i genetskih parametara tijekom godina važna je za utvrđivanje optimalne dobi rane selekcije (Kusnandar i dr. 1998). Obujam je, sa stajališta šumarstva, važno svojstvo i jedan od ciljeva uzgojnih radova i oplemenjivačkih programa, a uvelike je određen visinom stabala i njihovim promjerom. Visina stabla uobičajeno se koristi kao selekcijski kriterij za obujam zbog manje osjetljivosti na kompeticiju (Kremer 1992).

U literaturi se mogu naći rezultati istraživanja genetskih parametara u sukcesivnom razvoju stabala i uspjeha rane selekcije na različitim vrstama šumskoga drveća, najviše na četinjačama. Međutim, znanje o genetskim parametrima procijenjenim u testovima srodnika ili klonova hrasta ograničeno je na svojstva kakvoće drveta (Nepveu 1984).

Uzimajući u obzir biološko-ekološka obilježja hrasta lužnjaka, evolucijsko-adaptacijske čimbenike koji uvjetuju oblikovanje genetske strukture populacija te dosadašnja istraživanja genetske varijabilnosti hrasta lužnjaka u Hrvatskoj (Perić i dr. 2000, Bogdan i dr. 2004, 2009, Kajba i dr. 2006, Ballian i dr. 2010), može se pretpostaviti da je kod hrasta lužnjaka dominantan udio u ukupnoj genetskoj varijabilnosti u unutarpopulacijskoj, odnosno individualnoj varijabilnosti. Takav obrazac genetske varijabilnosti za ekonomski važna svojstva pokazuju značajne genetske razlike između jedinki unutar svake populacije, koje rezultiraju visokim aditivnim genetskim varijancama i značajnim mogućnostima za oplemenjivanje individualnom selekcijom (Zobel i Talbert 1984, Falconer i Mackay 1996). Na istom su tragu i rezultati dobiveni analizom DNK biljega (jezgrenih mikrosatelita) plus stabala iz triju spomenutih proizvodnih plantaža (Katičić i dr. 2010). Pomoću tih molekularnih biljega ustanovljeno je da ne postoji značajna diferencijacija između istraživanih populacija i da je većina varijabilnosti na unutarpopulacijskoj razini.

Cilj istraživanja prikazanih u ovom radu bio je odrediti trend genetskih parametara, nasljednosti i genetske dobiti za visinu i promjer hrasta lužnjaka u testovima familija dobivenih slobodnim oprašivanjem plus stabala. Potrebno je napomenuti da rezultati ovakva tipa genetičkoga testa vrijede isključivo za istraživane familije, odnosno za njihova majčinska plus stabla, i to za podjednake okolišne uvjete kakvi su bili u testu (Falconer i Mackay 1996). To znači da postoji realna mogućnost drugačijih rezultata i zaključaka u slučaju da je test postavljen u drugim okolišnim uvjetima. Međutim, vrijednost ovakvih istraživanja leži upravo u tome da se testira sposobnost prilagodbe potomstva na uvjete izvan njihova prirodnoga staništa.

2. Materijal i metode – *Material and methods*

2.1 Područje istraživanja, materijal i izmjere *Research area, material and measurements*

2.1.1 Test familija polusrodnika, dobivenih slobodnim oprašivanjem plus stabala hrasta lužnjaka Vukojevački Šikar, Šumarija Našice (TP1) – *Open pollinated progeny trial of Pedunculate oak plus trees of Vukojevački Šikar, Forest Office Našice*

Od ukupno 40 selekcioniranih plus stabala, iz sjemenske regije srednje Podravine, 1989. godine skupljen je žir s 21 stabla koja su urodila dovoljnom količinom sjemena. Test uzgojenoga potomstva postavljen je u proljeće 1992. godine kod dvogodišnjih sadnica. U pokusu su, osim 21 familije dobivene slobodnim oprašivanjem plus stabala, zastupljene i biljke iz rasadničke proizvodnje porijeklom iz triju prirodnih populacija iste sjemenske regije (Koška, Podravska Slatina i Donji Miholjac) koje su poslužile kao kontrola te potomstvo jednoga minus stabla koje je pokazivalo izrazito nepovoljne značajke po većini kriterija po kojima su birana plus stabla (iz populacije Podravska Slatina). Pokus je postavljen prema dizajnu slučajnoga rasporeda u pet ponavljanja, a u svakom su ponavljanju familije dobivene slobodnim oprašivanjem plus stabala posađene u plohicama od po četiri biljke. Razmak sadnje je 2×2 m.

Visina nadzemnoga dijela stabala mjerena je u dobi biljaka od 2 + 3, 2 + 5, 2 + 7, 2 + 8, 2 + 9, 2 + 11, 2 + 15 i 2 + 18 godina (označeno sa H5, H7, H9, H10, H11, H13, H17 i H20). Prsni su promjeri stabala izmjereni u dobi od 2 + 9, 2 + 11, a opseg u prsnoj visini u dobi od 2 + 15 i 2 + 18 godina (D11, D13, C17 i C20).

2.1.2 Test familija polusrodnika dobivenih slobodnim oprašivanjem plus stabala hrasta lužnjaka Čazma, Šumarija Čazma (TP2) *Open pollinated progeny trial of Pedunculate oak plus trees of Čazma, Forest Office Čazma*

Na području sjemenske regije gornje Posavine i Pokuplja s 24 selekcionirana plus stabala, koja su uključena u klonsku sjemensku plantažu na području Šumarije Čazma, tijekom proljeća 2003. godine osnovan je test familija polusrodnika, uz jednu familiju iz lokalne populacije koja je poslužila kao kontrola. Pokus je postavljen prema dizajnu potpunoga blok-sustava sa slučajnim rasporedom, a sastoji se od pet blokova u kojima su selekcionirane familije i kontrolne biljke posađene u plohicama od po šest biljaka, na razmaku sadnje od 2×2 m.

Visina je izmjerena u dobi biljaka od 2 + 3, 2 + 4 i 2 + 7 godina (H5, H6 i H9).

2.1.3 Test familija polusrodnika dobivenih slobodnim oprašivanjem plus stabala hrasta lužnjaka Kunjevci, Šumarija Vinkovci (TP3) *Open pollinated progeny trial of Pedunculate oak plus trees of Kunjevci, Forest office Vinkovci*

S 25 selekcioniranih plus stabala iz sjemenske regije donja Posavina, koja se nalaze i vegetativno razmnožena u klonskoj sjemenskoj plantaži Petkovac, na području Šumarije Otok, u proljeće 2003. godine osnovan je test familija polusrodnika. Pokus je postavljen prema dizajnu potpunoga blok-sustava sa slučajnim rasporedom, sastoji se od pet blokova u kojima su selekcionirane familije posađene u plohicama od po šest biljaka, uključujući i kontrolu (familiju iz lokalne populacije). Razmak je sadnje iznosio 2×2 m.

Visina je izmjerena u dobi biljaka od 2 + 3, 2 + 4 i 2 + 7 godina (H5, H6 i H9).

2.2 Statističke metode – *Statistical methods*

2.2.1 Deskriptivna statistička analiza *Descriptive statistical analysis*

Deskriptivna je statistička analiza visine stabala (sva tri testa) te promjera odnosno opsega stabala (TP1) provedena odvojeno po godinama. Utvrđene su srednje vrijednosti, standardne devijacije, standardne greške i koeficijenti varijabilnosti.

2.2.2 Analiza varijance – *Variance analysis*

Analiza varijance provedena je GLM procedurom prema linearnomu modelu (1) za TP1 (ponavljanja nisu raspoređena po blokovima) i prema linearnomu modelu (2) za TP2 i TP3:

$$y_{ij} = \mu + f_i + \varepsilon_{ij} \quad (1)$$

$$y_{ijk} = \mu + f_i + b_j + fb_{ji} + \varepsilon_{ijk} \quad (2)$$

Gdje je:

- y_{ijk} pojedinačno promatrano stablo,
- μ ukupna sredina,
- f_i efekt i-te familije dobivene slobodnim oprašivanjem plus stabala,
- b_j efekt j-toga randomiziranoga bloka,
- fb_{ji} interakcija blok \times familija,
- ε_{ijk} slučajni efekt pogreške.

Svi su efekti smatrani slučajnim.

Metodom REML procedure MIXED izračunate su komponente varijanci svih efekata. Sve su statističke analize obavljene pomoću programa SAS za Windows 8.0 (SAS/STAT® software; SAS Institute). Aditivne i fenotipske varijance izračunate su prema uobičajenim formulama (Wright 1976, Falconer i Mackay

1996) – (3) za sva tri testa, (4) za TP1, (5) za TP2 i TP3 i (6) za sva tri testa:

aditivna genetska varijanca

$$\sigma_A^2 = 4\sigma_f^2 \quad (3)$$

okolišna varijanca (TP1):

$$\sigma_E^2 = \sigma_e^2 - 3\sigma_f^2 \quad (4)$$

okolišna varijanca (TP2, TP3):

$$\sigma_E^2 = \sigma_e^2 - 3\sigma_f^2 + \sigma_{fb}^2 \quad (5)$$

aditivni genetski koeficijent varijabilnosti:

$$CV_A = \frac{\sqrt{4\sigma_f^2}}{X} \times 100 \quad (6)$$

2.2.3 Nasljednost u užem smislu – *Narrow-sense heritabilities*

Nasljednost u užem smislu izračunata je na temelju individualnih vrijednosti stabala (h_i^2) i srednjih vrijednosti familija (h_F^2) na način koji su detaljnije opisali Coterill i Zed (1980) – (7) i (8) za TP1 (9) i (10) za TP2 i TP3:

$$h_i^2 = \frac{4\sigma_f^2}{\sigma_f^2 + \sigma_e^2} \quad (7)$$

$$h_F^2 = \frac{\sigma_f^2}{\sigma_f^2 + \frac{\sigma_e^2}{k_1}} \quad (8)$$

$$h_i^2 = \frac{4\sigma_f^2}{\sigma_f^2 + \sigma_{fb}^2 + \sigma_e^2} \quad (9)$$

$$h_F^2 = \frac{\sigma_f^2}{\sigma_f^2 + \frac{k_2\sigma_{fb}^2}{k_1} + \frac{\sigma_e^2}{k_1}} \quad (10)$$

2.2.4 Genetska dobit od selekcije – *Genetic gains from selection*

Ostvarena dobit (R) za mjerena svojstva u testu familija polusrodnika i procjene očekivane genetske dobiti ($\Delta G_1, \Delta G_2$), dobivene pomoću dviju metoda selekcije, izračunate su pomoću triju modela:

⇒ Ostvarena dobit (R) izračunata je kao razlika između sredina potomstava izabranih plus stabala (\bar{x}_F) i sredina neselekcionirane kontrole (\bar{x}_C) pomnožena s individualnom nasljednošću u užem smislu.

$$R = (\bar{x}_F - \bar{x}_C) \times h_i^2 \quad (11)$$

⇒ Očekivana genetska dobit od individualne selekcije za prvu generaciju plus stabala unutar provenijencije kod iste dobi kao one zastupljene u

istraživanom pokusu. Primijenjena je formula prema Jensenu i dr. (1997).

$$\Delta G_1 = i \times \sigma_p \times h_i^2 \quad (12)$$

gdje je:

σ_p i h_i^2 odnose se na jedinke u pokusima veličine i okoliša usporediva s analiziranim testom, i standardizirani intenzitet selekcije.

⇒ Očekivana genetska dobit od povratne selekcije, unutar prve generacije plus stabala (poboljšana klonska sjemenska plantaža). Model pretpostavlja da su plus stabla uvrštena u klonsku sjemensku plantažu i da će se nakon testiranja potomstva, dobivena slobodnim oprašivanjem, provesti genetički utemeljene prorede. Primijenjena je formula prema Jensenu i dr. (1997).

$$\Delta G_2 = 2(i \times \sigma_p \times h_f^2) \quad (13)$$

gdje je:

σ_p i h_f^2 odnose se na familije u pokusima veličine i okoliša usporediva s analiziranim testom, i standardizirani intenzitet selekcije.

3. Rezultati – *Results*

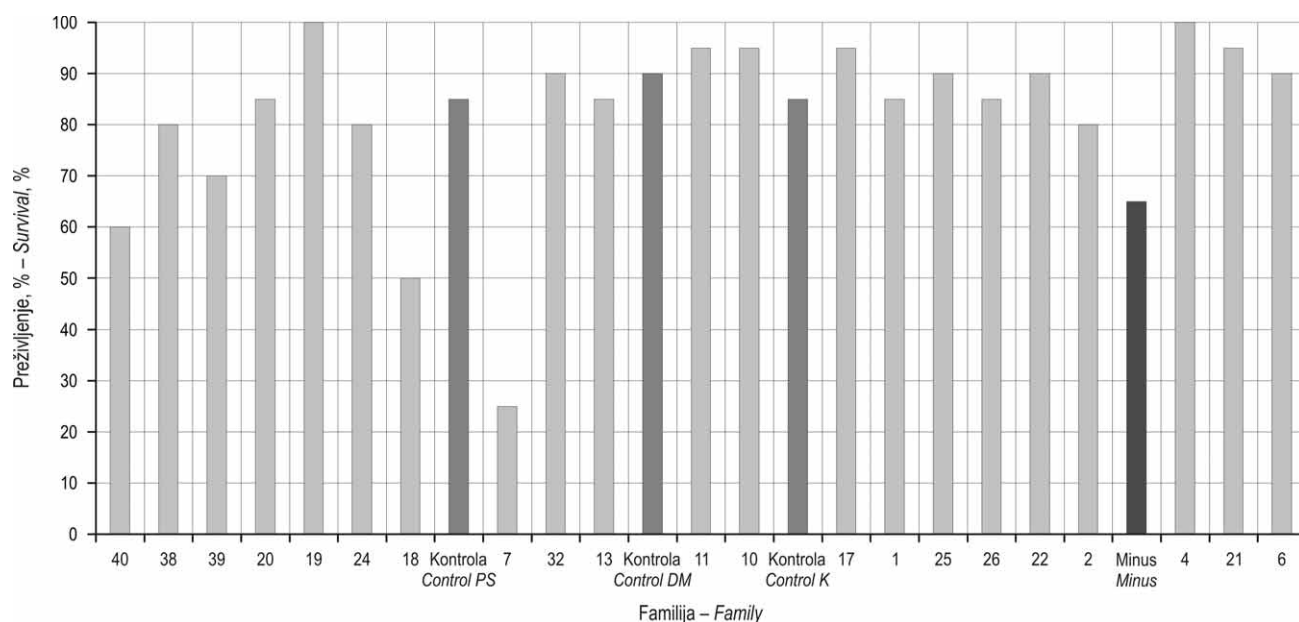
3.1 Deskriptivna statistika – *Descriptive statistics*

3.1.1 Test potomstva 1 (Vukojevački Šikar) *Progeny test 1 (Vukojevački Šikar)*

U dvadesetoj godini (2 + 18 godina) preživjelo je 82 % od ukupnoga broja posađenih biljaka. Preživljavanje se po familijama kretalo od 25 % (familija 7) do 100 % (familije 4 i 19) (slika 1). Kao što navode i Bogdan i dr. (2008), familije s najnižim postotkom preživljavanja uglavnom su se odlikovale i ispodprosječnim visinama i opsezima debela. Povezanost rasta i preživljavanja nije uočena kod familije fenotipski lošega stabla (tzv. minus stabla oznake PS-), koja je usprkos slabom preživljavanju iskazala visoke vrijednosti rasta.

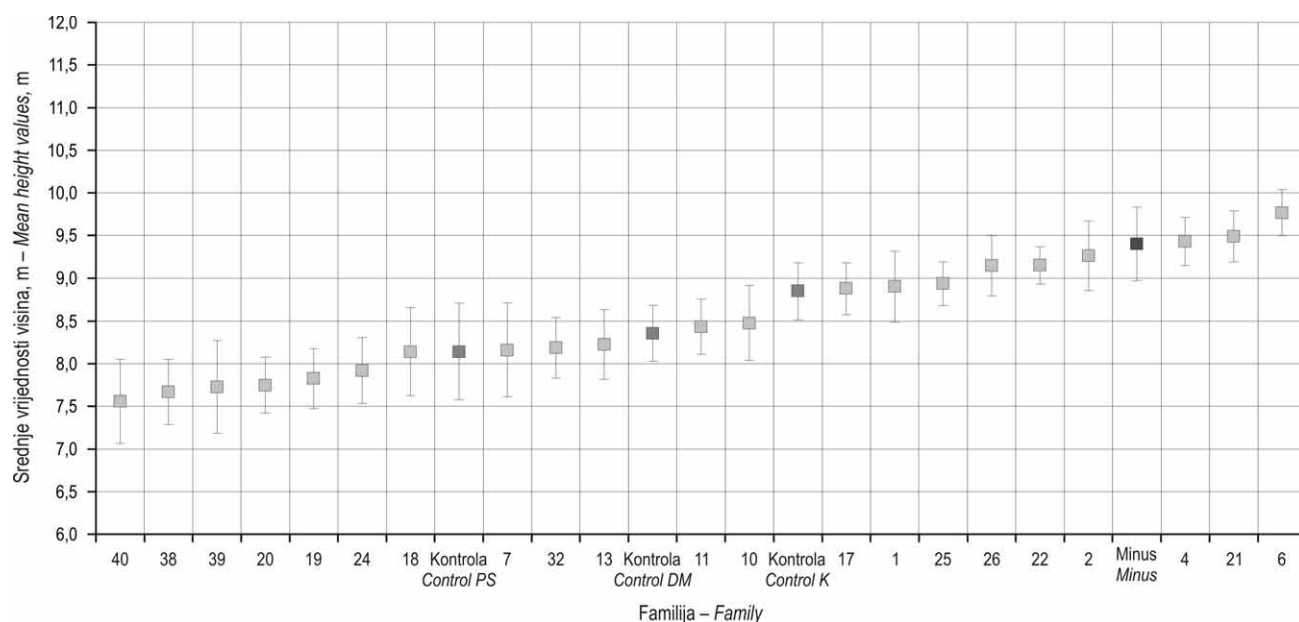
Prosječna visina selekcioniranih familija iznosila je 8,52 m, dok je prosječna visina kontrolnih biljaka (biljaka uzgojenih iz smjese sjemena prikupljena u populacijama – DM, K i PS) iznosila 8,45 m. Srednje vrijednosti visine familija kretale su se od 7,56 m (familija 40) do 9,77 m (familija 6), kako je prikazano na slici 2. Uočljivo je da prosječnom visinom dominiraju familije 6, 21 i 4, ali je zanimljivo primijetiti da je familija biljaka koje potječu od minus stabla imala natprosječno visoku vrijednost u analiziranoj dobi (slika 2).

Srednja vrijednost opsega selekcioniranih familija na prsnoj visini iznosila je 44,90 cm, dok je sredina



Slika 1. Preživljavanje familija dobivenih slobodnim oprašivanjem plus stabala hrasta lužnjaka, uključujući i kontrolu iz triju populacija i minus stablo, u testu Vukojevački Šikar, u dobi od 2 + 18 godina

Fig. 1 Survival rates of open pollinated families of pedunculata oak plus trees, control plants from three populations and a minus tree in the test Vukojevački Šikar, at the age of 2+18



Slika 2. Srednje vrijednosti visina familija dobivenih slobodnim oprašivanjem plus stabala hrasta lužnjaka i kontrolnih biljaka u testu Vukojevački Šikar u dobi od 2 + 18, sa standardnim greškama

Fig. 2 Mean height values of open pollinated families of pedunculata oak plus trees and control plants in progeny trial Vukojevački Šikar, at the plantation age of 2+18, with standard errors

kontrole iznosila 46,18 cm. Kod toga su svojstva najbolje srednje vrijednosti imale selekcionirane familije 6, 22 i 4, a familija minus stabla zauzela je visoko treće mjesto (slika 3).

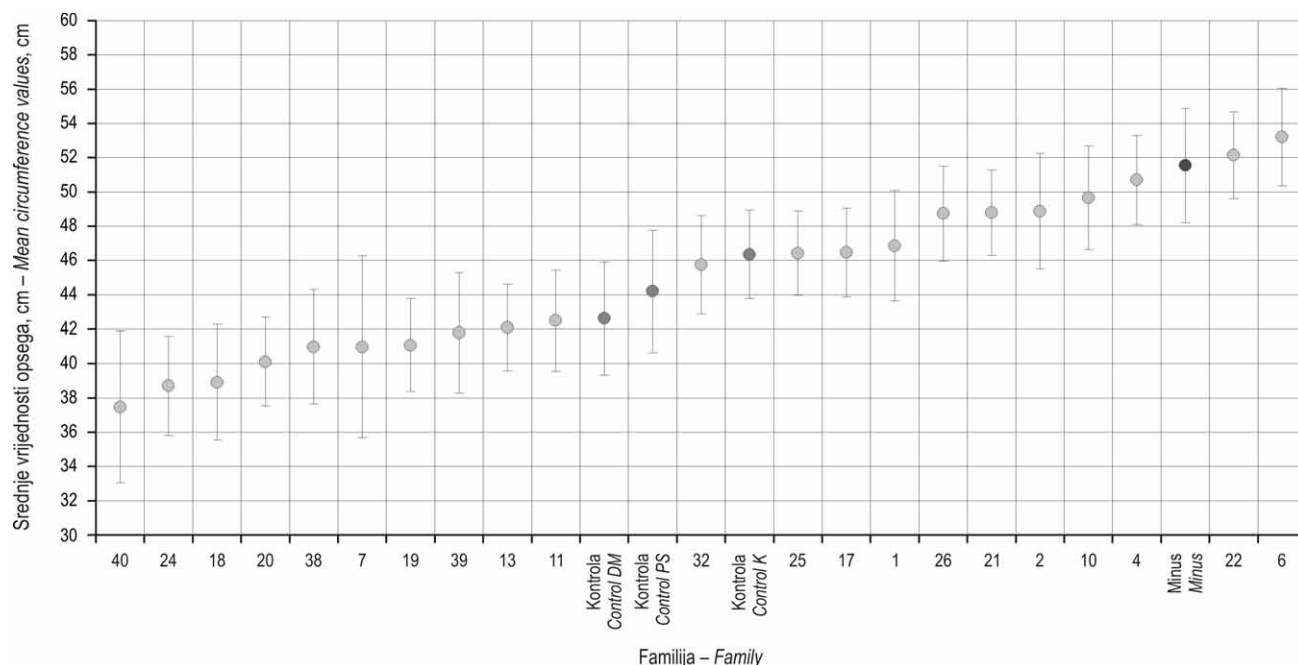
3.1.2 Test potomstva 2 (Čazma) – Progeny test 2 (Čazma)

U devetoj godini (2 + 7 godina) preživjelo je 80 % od ukupnoga broja posađenih biljaka u testu. Pre-

življavanje se po familijama kretalo od 47 % (familija 15) do 97 % (familija 27) (slika 4).

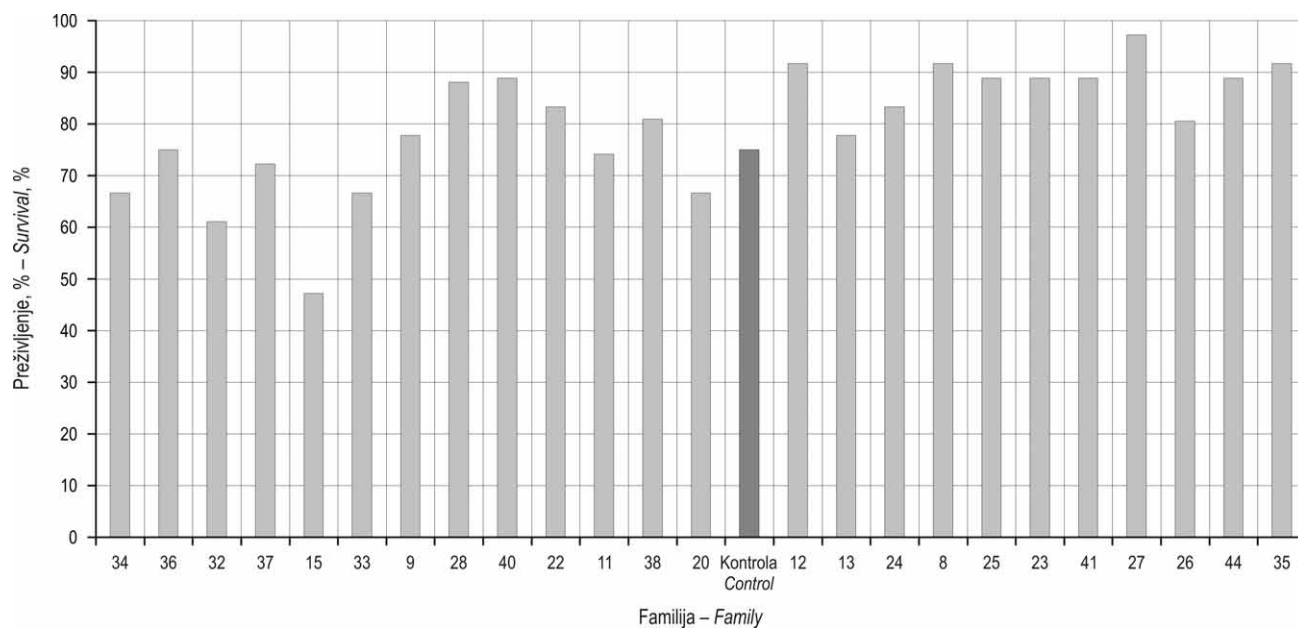
Prosječna visina selekcioniranih familija iznosila je 306,8 cm, dok je aritmetička sredina kontrolnih

biljaka nadmašila srednju visinu selekcioniranih biljaka i iznosila je 310,4 cm. Aritmetičke sredine visine familija kretale su se od 237,7 cm (familija 34) do 364,0 cm (familija 35). Prosječnom



Slika 3. Srednje vrijednosti opsega familija dobivenih slobodnim oprašivanjem plus stabala hrasta lužnjaka i kontrolnih biljaka u testu Vukojevački Šikar u dobi od 2 + 18, sa standardnim greškama

Fig. 3 Mean circumference values of open pollinated families of pedunculate oak plus trees and control plants in progeny trial Vukojevački Šikar, at the plantation age of 2+18, with standard errors



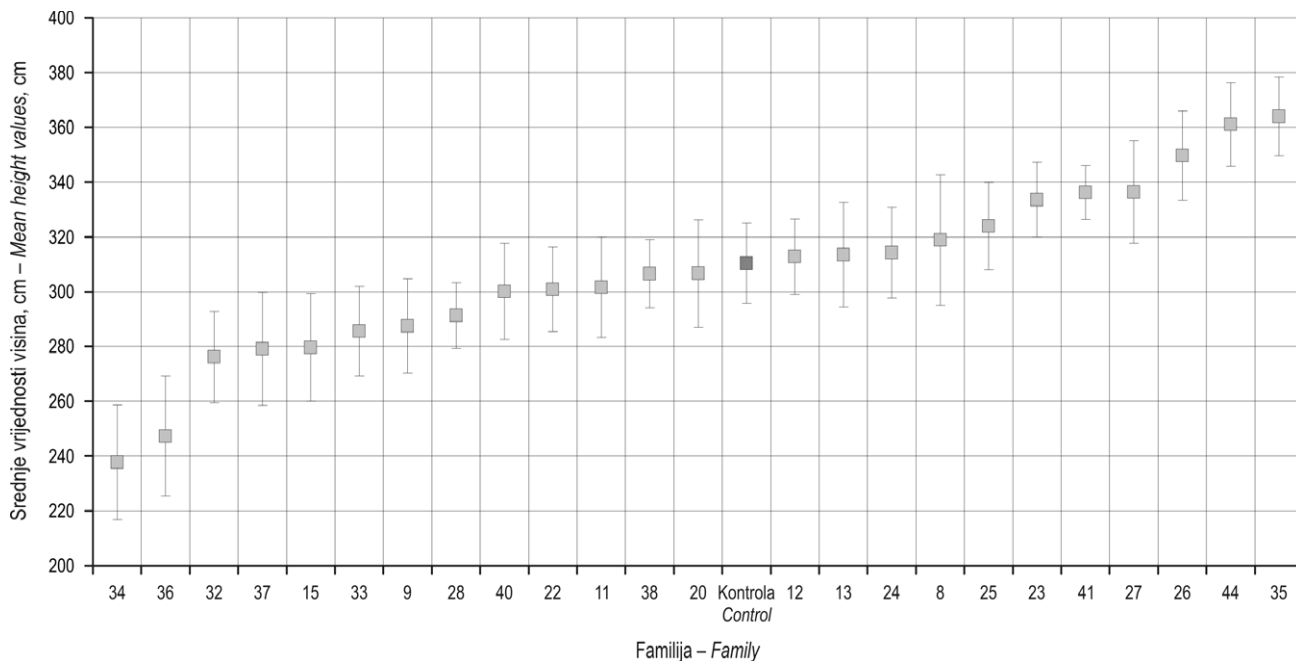
Slika 4. Preživljavanje familija dobivenih slobodnim oprašivanjem plus stabala/a hrasta lužnjaka, uključujući i kontrolu, u testu Čazma, u dobi od 2 + 7

Fig. 4 Survival rates of open pollinated families of pedunculate oak plus trees and control plants in the test Čazma, at the age of 2+7

visinom dominiraju familije 35 i 44, ali je i kontrolna familija iz lokalne populacije također imala natprosječno visoku vrijednost u analiziranoj dobi (slika 5).

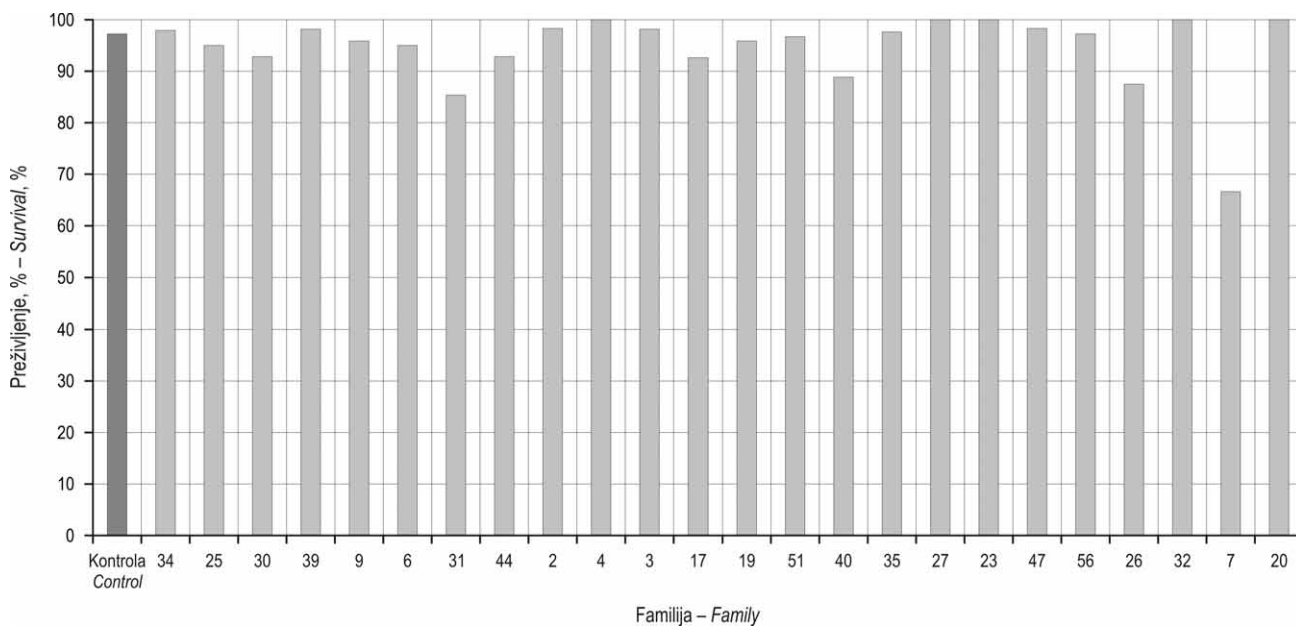
3.1.3 Test potomstva 3 (Kunjevci) – Progeny test 3 (Kunjevci)

U devetoj godini (2 + 7 godina) preživjelo je 94 % od ukupnoga broja posađenih biljaka u testu. Preži-



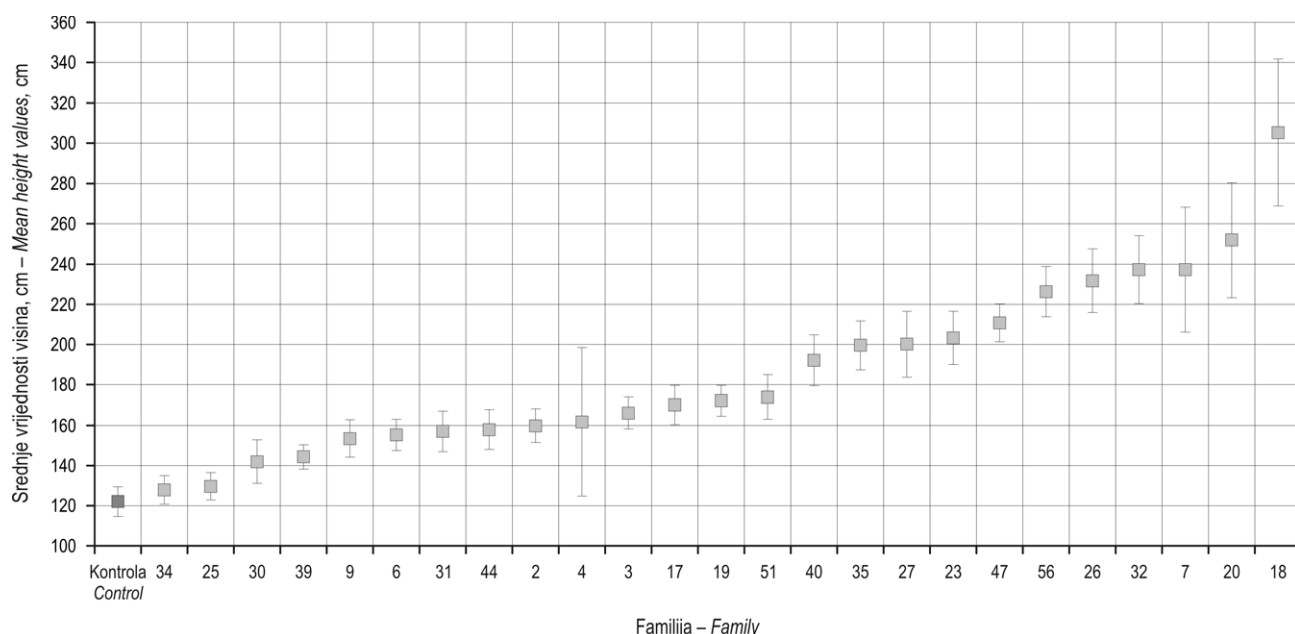
Slika 5. Srednje vrijednosti visina familija dobivenih slobodnim oprašivanjem plus stabala hrasta lužnjaka i kontrolnih biljaka u testu Čazma (TP1) u dobi od 2 + 7, sa standardnim greškama

Fig. 5 Mean height values of open pollinated families of pedunculate oak plus trees and control plants in progeny trial Čazma, at the plantation age of 2+7, with standard errors



Slika 6. Preživljavanje familija dobivenih slobodnim oprašivanjem plus stabala hrasta lužnjaka, uključujući i kontrolu, u testu Kunjevci, u dobi od 2 + 7

Fig. 6 Survival rates of open pollinated families of pedunculate oak plus trees and control plants in the progeny trial Kunjevci, at the age of 2+7



Slika 7. Srednje vrijednosti visina familija dobivenih slobodnim oprašivanjem plus stabala hrasta lužnjaka i kontrolnih biljaka u testu Kunjevci (TP1) u dobi od 2 + 7, sa standardnim greškama

Fig. 7 Mean height values of open pollinated families of pedunculata oak plus trees and control plants in progeny trial Kunjevci, at the plantation age of 2+7, with standard errors

vljavanje se po familijama kretalo od 67 % (familija 7) do 100 posto (familije 4, 20, 23, 27 i 32) (slika 6).

Prosječna visina selekcioniranih familija iznosila je 186,7 cm, dok je kod najlošije rangiranih kontrolnih biljaka iznosila 122,0 cm. Aritmetičke sredine visine familija kretale su se od 127,9 cm (familija 34) do 305,2 cm (familija 18). Prosječnom visinom predvođe familije 18 i 20, a u slučaju ovoga testa kontrolna je familija značajno ispod prosjeka (slika 7).

3.2 Komponente varijance – Variance components

Rezultati provedene analize varijance prikazani su u tablici 1. Komponenta varijance uzrokovana efektom familija za svojstvo visine bila je statistički značajna u testovima TP1 i TP3, dok u testu TP2 nije. Najviše vrijednosti zabilježene su u TP1 do 13. godine, nakon koje se primjećuje opadanje ove komponente, te je pri posljednjoj izmjeri 2010. godine njezina najviša vrijednost zabilježena u TP3. Komponenta varijance uzrokovane efektom interakcije blokova i familija bila je statistički značajna u oba testa koja sadrže blokove (TP2 i TP3), a najviše je vrijednosti imala u TP2. Fiksni efekt blokova bio je statistički značajan samo u TP3.

Komponenta aditivne varijance bila je visoka (iznad 70 %) do 13. godine u TP1, ali se već od 9. godine zamjećuje smanjivanje pa je u 20. godini pala na 44,1 %. U TP2 aditivna varijanca uvijek zadržava ni-

ske vrijednosti (ispod 15 %), dok je u TP3 imala od početka značajan udio, s velikim porastom u posljednjoj godini izmjere u dobi od 9 godina (77 %). Sukladno tomu i komponente su okolišne varijance bile najviše u TP2, nešto niže, s velikim smanjivanjem u TP3, te uglavnom najniže u TP1, ali s tendencijom porasta u kasnijim izmjerama.

Promjer/opseg u TP1 pokazuje visoke udjele okolišne komponente pri posljednjoj izmjeri (72,5 %), a s obzirom na pad komponente familija u većini istraživana razdoblja pada dalje aditivna varijanca.

3.3 Genetski parametri i dobit od selekcije Genetic parameters and genetic gains

U tablici 3 prikazane su prosječne vrijednosti visine za selekcionirane familije i kontrolne biljke, prosječno preživljavanje u testovima te procijenjeni genetski parametri visine u različitoj dobi. Visoke vrijednosti nasljednosti dobivene su u TP1 do 13. godine, dok su u posljednje dvije izmjere te vrijednosti bile dosta niže. Procijenjena je ostvarena dobit relativno niska u cijelom razdoblju i ima smjer smanjivanja. Najviše vrijednosti genetske dobiti procijenjene su za metodu povratne selekcije klonova u sjemenskoj plantaži nakon testiranja potomstva (G2), ali ne puno više od očekivane genetske dobiti metodom individualne selekcije najboljih jedinki u istraživanom testu. Aditivni koeficijent varijance bio je u ovom testu

Tablica 1. Komponente varijance pojedinačnih slučajnih učinaka iskazane u postotku ukupne slučajne varijance, značajnost fiksnoga učinka, genetske i okolišne komponente varijance iskazane u postotku ukupne fenotipske varijance visine i prsnoga promjera/opsega

Table 1 Variance components for random effects as a percentage of the total random variation, significance of fixed effect, genetic and environmental components as a percentage of the phenotypic variation for the traits of height and diameter/circumference at breast height

Svojsvo <i>Trait</i>	Komponente varijance slučajnih učinaka, % <i>Variance components of random effects, %</i>		Značajnost fiksnoga efekta <i>Significance of fixed effect</i>	Genetske i okolišne komponente fenotipske varijance, % <i>Genetic and environmental components in phenotypic variance, %</i>	
	σ^2_f	σ^2_{bf}	Blok - Block	σ^2_A	σ^2_E
Test potomstva 1 (Vukojevački Šikar) - Progeny test 1 (Vukojevački Šikar)					
H5	19,4 ± 8,7*	-	-	77,7	22,3
H7	17,9 ± 7,8*	-	-	71,4	28,6
H9	24,4 ± 9,9**	-	-	97,6	2,4
H10	22,4 ± 9,1**	-	-	89,7	10,3
H11	20,2 ± 8,5**	-	-	80,6	19,4
H13	18,0 ± 8,1*	-	-	72,1	27,9
H17	10,5 ± 4,8*	-	-	-	-
H20	11,0 ± 4,8*	-	-	44,1	55,9
D11	2,2 ^{ns}	-	-	-	-
D13	8,7**	-	-	-	-
C17	7,8 ± 4,1*	-	-	-	-
C20	6,9 ± 3,7*	-	-	27,5	72,5
Test potomstva 2 (Čazma) - Progeny test 2 (Čazma)					
H5	3,4 ± 3,0 ^{ns}	24,5 ± 5,1***	ns	13,6	86,4
H6	0,6 ± 2,8 ^{ns}	35,4 ± 6,4***	ns	2,5	97,5
H9	1,5 ± 3,2 ^{ns}	39,0 ± 6,9***	ns	6,0	94,0
Test potomstva 3 (Kunjevci) - Progeny test 3 (Kunjevci)					
H5	7,7 ± 4,4*	14,2 ± 4,1**	***	30,7	69,3
H6	6,9 ± 4,0*	14,2 ± 4,1**	***	27,7	72,3
H9	19,2 ± 7,3**	10,4 ± 3,1**	***	76,8	23,2

σ^2_f i σ^2_{bf} : komponente varijance za familije, odnosno interakciju blok × familija, blok: značajnost fiksnoga učinka bloka. σ^2_A i σ^2_E : aditivna genetska odnosno okolišna komponenta varijance. Stupanj značajnosti: *0,05 > p < 0,01, **0,01 > p < 0,001, ***p < 0,0001, ^{ns}nije značajan

σ^2_f and σ^2_{bf} : variance components for family and block×family interaction, respectively. Block: significance of block fixed effect. σ^2_A and σ^2_E : additive genetic and environmental variance, respectively. Level of significance: *0.05 > p < 0.01, **0.01 > p < 0.001, ***p < 0.0001, ^{ns} non significant

Dio podataka preuzet iz Bogdan i dr. 2004, Kajba i dr. 2006b, Bogdan i dr. 2008.

Part of the results taken from Bogdan et al. 2004, Kajba et al. 2006b, Bogdan et al. 2008

značajno visok također do 13. godine, a u kasnijim izmjerama zapaža se pad.

U TP2 rezultati su pokazali niske vrijednosti nasljednosti te nisku procijenjenu genetsku dobit za sve tipove selekcije. Koeficijent aditivne varijabilnosti također je u ovom testu vrlo nizak, pogotovo u posljednje dvije izmjere.

Vrijednosti nasljednosti (h^2) u TP3 tijekom prvih dviju promatranih godina bile su, u usporedbi s TP1, osrednje. Međutim, pri posljednjoj izmjeri naglo su porasle. Tijekom cijeloga istraživanoga razdoblja uočava se visoka ostvarena genetska dobit te relativno visoke vrijednosti očekivane genetske do-

biti, što se posebno ističe pri posljednjoj izmjeri. Aditivni koeficijenti varijabilnosti u ovom su testu bili vrlo visoki.

Što se tiče promjera/opsega mjerenih u TP1 (tablica 2), vrijednosti nasljednosti bile su uglavnom srednje, a ostvarena dobit niska, a pri posljednjoj izmjeri čak i negativna. Najveća se dobit očekuje za metodu povratne selekcije klonova u sjemenskoj plantaži nakon testiranja potomstva (G2). Bogdan i dr. (2008) navode kako statistički značajna korelacija između visine i opsega debla u testu TP1 upućuje na veliku vjerojatnost pozitivnoga učinka selekcije na oba svojstva.

Tablica 2. Srednje vrijednosti familija dobivenih slobodnim oprašivanjem plus stabala i kontrolnih biljaka, u različitoj dobi, sa standardnim greškama i prosječnim preživljavanjem u testu. Nasljednost sa standardnim greškama, dobit od različitih metoda selekcije, iskazana u postotku aritmetičkih sredina kontrole i aditivni genetski koeficijenti varijabilnosti visine i prsnoga promjera/opsega

Table 2 Mean values for the plus tree OP families and control plants at different ages with standard errors, average survival in the tests. Heritabilities with standard errors, genetic gains by different selection methods expressed in percentage of control mean heights and additive genetic coefficients of variation for the traits of height and diameter/circumference at breast height

Svojstvo Trait	Sredina selekcioniranih familija, cm OP family means, cm	Sredina kontrole, cm Control means, cm	Prosječno preživljavanje, % Average survival, %	h^2	h^2	R, %	G1, %	G2, %	CV _A , %
Test potomstva 1 (Vukojevački Šikar) – Progeny test 1 (Vukojevački Šikar)									
H5	98,3 ± 4,4	96,7 ± 27,5	97,6	0,78 ± 0,11	0,75 ± 0,13	1,1	22,2	23,4	31,2
H7	196,0 ± 60,0	187,0 ± 57,5	96,6	0,71 ± 0,09	0,77 ± 0,12	3,3	19,6	20,6	26,7
H9	284,0 ± 89,9	274,0 ± 84,0	96,6	0,98 ± 0,13	0,83 ± 0,12	2,4	26,3	26,7	32,2
H10	351,0 ± 103,0	339,0 ± 96,9	95,5	0,90 ± 0,12	0,82 ± 0,12	2,4	22,7	23,1	28,1
H11	360,0 ± 106,0	349,0 ± 97,9	95,2	0,81 ± 0,10	0,80 ± 0,12	2,0	20,7	21,5	26,8
H13	470,0 ± 126,0	464,0 ± 108,0	94,5	0,72 ± 0,09	0,75 ± 0,13	0,5	16,6	17,4	23,1
H17	711,0	695,0	83,0	0,43 ± 0,04	0,67 ± 0,11	1,5	9,1	9,8	14,7
H20	852,0	845,0	82,0	0,44 ± 0,03	0,67 ± 0,10	0,7	8,0	8,5	12,7
D11	4,8	4,6	95,2	0,09	0,28	3,2	7,2	6,8	-
D13	6,6	6,5	94,5	0,46	0,65	1,3	12,0	12,9	-
C17	36	35,7	83,0	0,32 ± 0,03	0,59 ± 0,13	0,4	9,3	10,1	17,1
C20	44,9	46,18	82,0	0,28 ± 0,02	0,55 ± 0,12	-1,9	7,6	8,2	14,9
Test potomstva 2 (Čazma) – Progeny test 2 (Čazma)									
H5	106,0 ± 40,2	96,7 ± 44,8	91,6	0,14 ± 0,01	0,35 ± 0,22	3,2	4,8	5,3	15,3
H6	129,0 ± 48,9	117,0 ± 53,4	90,2	0,02 ± 0,01	0,07 ± 1,39	0,7	0,8	0,5	6,6
H9	306,8	310,4	80,0	0,06 ± 0,02	0,14 ± 0,57	-0,2	1,4	1,0	7,6
Test potomstva 3 (Kunjevci) – Progeny test 3 (Kunjevci)									
H5	66,7 ± 31,6	46,7 ± 18,0	94,9	0,31 ± 0,03	0,58 ± 0,15	31,9	17,5	20,8	35,7
H6	90,8 ± 40,0	62,4 ± 25,1	93,7	0,28 ± 0,02	0,56 ± 0,15	31,6	14,4	17,2	30,9
H9	186,7	122,0	94,0	0,77 ± 0,07	0,80 ± 0,10	42,6	32,5	35,4	44,1

Dio podataka preuzet iz Bogdan i dr. 2004, Kajba i dr. 2006b, Bogdan i dr. 2008.
Part of the results taken from Bogdan et al. 2004, Kajba et al. 2006b, Bogdan et al 2008

4. Rasprava – Discussion

4.1 Komponente varijance i koeficijent aditivne varijabilnosti – Variance components and additive coefficient of variation

Različiti su rezultati dobiveni u trima istraživačnim testovima s familijama polusrodnika iz triju područja provenijencija hrasta lužnjaka. U dvama od triju istraživanih testova (TP1 i TP3) efekt familija za svojstvo visina bio je statistički značajan tijekom istraživanoga razdoblja, iako je njegov udio u ukupnoj varijabilnosti varirao (tablica 1). Relativno visoke udjele (17,9 – 24,4 %) imao je u TP1 do 13. godine,

nakon čega se zamjećuje njihov pad na 10,5 % u 17. odnosno 11 % u 20. godini. Nešto niže vrijednosti zabilježene su u TP3 u 5. i 6. godini (6,9 – 7,7 %), s velikim porastom na 19,2 % u 9. godini. Efekt familija nije bio statistički značajan u TP2, što upućuje na smanjenu individualnu varijabilnost plus stabala pripadajuće regije.

Na aditivnu varijabilnost adaptivnih svojstava utječu raznovrsni čimbenici. Unutarpopulacijsku varijabilnost povećavaju migracije gena i odsutnost stabilizirajuće selekcije (Houle 1992, Eriksson 2001, 2005). Plus stabla od kojih potječu istraživane familije smještene su na širokom području (oko 20 000 – 40 000 ha) i familije se ne mogu kategorizirati u populacije da

bismo mogli govoriti o unutarpopulacijskoj varijabilnosti. Ipak, dobiveni rezultati pokazuju značajnu individualnu genetsku varijabilnost u dvjema od triju promatranih zona provenijencija. U litvanskim testovima polusrodnika plus stabala (Baliuckas i Pliura 2003) autori navode korelaciju između visine i fenologije listanja, a i u testu hrvatskih provenijencija lužnjaka (Perić i dr. 2000) utvrđena je pozitivna korelacija fenologije listanja i visina. Na temelju toga može se pretpostavljati da je visoka aditivna varijabilnost za visine u *TP1* i *TP3* rezultat individualne varijabilnosti selekcioniranih plus stabala u fenologiji i ekotipske diferencijacije njihovih populacija, uzrokovane činjenicom da se nalaze na širokom području u kojem djeluju različiti selekcijski pritisci. Međutim, sličnim istraživanjima upravo na testu *TP1* (Bogdan i dr. 2009) nije utvrđena statistički značajna povezanost između fenologije listanja i rasta i preživljavanja. Zanimljivo je napomenuti da pomoću DNK analize jezgrenih mikrosatelita i fenoloških motrenja, na uzorku plus stabala iz proizvodnih plantaža hrasta lužnjaka nije ustanovljeno da su razlike u fenologiji bilo kako uvjetovale genetsku strukturu istraživanih populacija (Katičić i dr. 2010). Sličnim istraživanjem provedenim na običnoj bukvi (*Fagus sylvatica*) pokazalo se da su ranolistajuće forme zbog štetnoga utjecaja proljetnoga mraza imale užu unutarpopulacijsku varijabilnost od kasnijih formi (Kraj i Sztorc 2009).

Može se pretpostaviti da će fenologija listanja biti korelirana s visinskim rastom u uvjetima u kojima ranije ili kasnije listanje predstavlja prednost (npr. pod utjecajem kasnoga proljetnoga mraza ili kompeticije s korovnim vrstama). U uvjetima testa *TP1* mraz nije prouzročio bolju kompetitivnost biljaka s kasnijim listanjem, a održavanje testa vjerojatno je uklonilo potrebu kompeticije s korovom, što bi pak pogodovalo biljkama ranijega listanja. Pretpostavlja se da su u danim uvjetima drugi fiziološki procesi uvjetovali visinsku diferencijaciju familija, vjerojatno oni vezani uz vodozračni i hranidbeni status. Ovdje je potrebno naglasiti da rezultati ovoga tipa genetičkih testova vrijede isključivo za istraživane familije u podjednakim uvjetima u kojima su rasle, što znači da bi rezultati mogli biti značajno različiti da je test postavljen u drugim uvjetima (Bogdan i dr. 2009).

Zadržimo li pretpostavku da je visina korelirana s fenologijom, onda bi rezultati u *TP2* pokazivali veći stupanj fenološke ujednačenosti plus stabala iz pripadajuće sjemenske regije. Takva bi situacija mogla biti posljedica odsutnosti ekotipske diferencijacije populacija u tom području. Međutim, visok udio okolišne varijance u *TP2* (tablica 1) upućuje na vrlo jak utjecaj okolišnih čimbenika na visinu biljaka. Prosječno preživljavanje biljaka u ovom testu manje je

nego u ostalima (tablica 2), a primijećeno je i da je određen broj preživjelih biljaka pretrpio oštećenja uzrokovana štetnim djelovanjem mišolikih glodavaca i kompeticijom s korovom. Biljke s takvim oštećenjima reagirale su ponovnim tjeranjem izbojaka ispod mjesta oštećivanja te se odlikuju smanjenim visinskim rastom. Visoki postotci interakcije blok \times familija (tablica 1) također ukazuju na spomenuti negativni utjecaj. To bi moglo biti objašnjenje razlika u rangiranju familija u različitim blokovima, odnosno visokih vrijednosti efekta interakcije. Iz toga se može pretpostaviti da je aditivna varijanca u *TP2* zbog visokoga udjela varijance uzrokovane interakcijom blok \times familija podcijenjena.

Relativno visoke vrijednosti aditivnih koeficijenta varijabilnosti dobivene u *TP1* i *TP3* pokazuju široku genetsku varijabilnost ishodnih plus stabala iz pripadajućih sjemenskih zona i dobru mogućnost prilagodbe njihova potomstva na promjene okolišnih uvjeta. Slični su rezultati dobiveni istraživanjem testova potomstava švedskih populacija hrasta lužnjaka (Baliuckas i dr. 2001). Budući da je jedan od glavnih ciljeva očuvanja genofonda očuvanje potencijala prilagodbe na promjenu okoliša (Eriksson 2001, 2005), rezultati u tim dvama testovima obećavaju.

Ako pretpostavimo da su aditivni koeficijenti varijabilnosti bolji parametri usporedbe različitih populacija od nasljednosti (Houle 1992), onda je procijenjena sposobnost prilagodbe selekcioniranih familija na promjene okoliša iz tih dviju sjemenskih regija podjednako visoka. Može se samo nagađati jesu li kontrolne biljke nepristran predstavnik prirodnih populacija i u kojoj su mjeri procijenjeni aditivni koeficijenti varijabilnosti pouzdani. Pretpostavlja se da su aditivni koeficijenti pouzdano procijenjeni u *TP1* i *TP2* zbog malih razlika između prosječnih vrijednosti visina selekcioniranih familija i kontrole (tablica 2). Iako postoji mogućnost da su aditivni koeficijenti varijabilnosti u *TP3* precijenjeni zbog mnogo nižih prosječnih vrijednosti visina kontrole u odnosu na prosjeke familija, njihova bi procjena bila zadovoljavajuća i da su kao nazivnik korišteni prosjeci familija. Niske vrijednosti aditivnih koeficijenta varijabilnosti dobivene u *TP2* znak su smanjene mogućnosti prilagodbe potomstva plus stabala u toj regiji na promjene okolišnih uvjeta usprkos relativno malomu broju istraživanih familija koje možda nisu dovoljno nepristran predstavnik svih selekcioniranih stabala iz te regije, što treba imati na umu pri planiranju programa očuvanja, kao i daljnega oplemenjivanja.

4.2 Nasljednost – *Heritabilities*

Visoke procijenjene vrijednosti nasljednosti u *TP1* do 13. godine (tablica 2) rezultat su visokoga

udjela varijance familija (tablica 1), s kojom, sukladno, u posljednje dvije izmjere opadaju. Biljke su u ovom testu dobro preživljavale i nije bilo značajnoga pada također do 13. godine (tablica 2). To pokazuje dobro održavanje pokusa u prvim godinama, što je rezultiralo homogenijim okolišnim uvjetima i smanjenjem okolišne varijance. Međutim, između 13. i 17. godine palo je preživljavanje za više od 10 % i može se zamijetiti porast okolišne komponente varijance. Prosječno preživljavanje biljaka u TP3 bilo je na početku niže nego u TP1 zbog veće kompeticije s korovnom vegetacijom te je dovelo do smanjenih procjena nasljednosti. U posljednje tri godine nije bilo daljnega odumiranja biljaka. Dapače, primjećuje se porast preživljavanja u odnosu na posljednju izmjeru, što je vjerojatno rezultat ponovnoga tjeranja izbojaka iz prividno odumrlih biljaka. Visoke vrijednosti nasljednosti uvjetovane su visokim udjelom efekta familija pri posljednjoj izmjeri i velikim padom udjela okolišne komponente. Naprotiv, niske procijenjene nasljednosti za visine u TP2 odraz su malih udjela efekta familija u ukupnoj varijabilnosti, a vjerojatno su uzrokovane negativnim utjecajem glodavaca i korova. U tom se testu primjećuje i velik pad preživljavanja u posljednje tri godine. Slične rezultate utjecaja uspjeha preživljavanja na procjenu genetskih parametara rasta objavili su Stener i Jansson (2005) u testovima familija polusrodnika plus stabala obične breze.

4.3 Dobit od selekcije – *Genetic gain*

Najveća genetska dobit u TP1 procijenjena je za metodu povratne selekcije u klonskoj sjemenskoj plantaži (G2 – tablica 2), a vrijednosti su ostvarene dobiti male i naginju padu (R, tablica 2). Niska ostvarena dobit može se objasniti malim razlikama između prosječnih vrijednosti familija i kontrole. Male razlike između potomstva plus stabala i neselekcioniranih biljaka mogu biti posljedica toga što su selekcionirane familije nastale oplodnjom plus stabala u prirodnim populacijama pri čemu su oprašivači mogli biti i stabla slabije genetske kakvoće. Drugi je mogući razlog činjenica da zbog maloga broja kontrolne biljke nisu nepristrani predstavnik prirodnih populacija te regije.

U usporedbi s TP1 efekt familija u TP3 imao je u prve dvije izmjere manji udio u ukupnoj varijabilnosti, što je rezultiralo osrednjom vrijednošću procijenjene nasljednosti (tablica 2), ali je primijećen njegov značajan porast pri posljednjoj izmjeri. U TP1 se naprotiv primjećuje opći negativni trend. U TP3 su u cijelom istraživanom razdoblju bile značajne razlike između prosječnih visina selekcioniranih familija i kontrole, a to je dalo visoke vrijednosti ostvarene dobiti, što je osobito izraženo pri posljednjoj izmjeri.

Procijenjena očekivana genetska dobit metodom povratne selekcije također je imala relativno visoke vrijednosti. Uspoređujući TP1 i TP3 može se primijetiti da su pri izmjerama H5 – H13 u prvom te H5 – H6 u drugom testu dobivene slične vrijednosti očekivane genetske dobiti metodom povratne selekcije usprkos razlikama u nasljednosti (koje su bile mnogo više u TP1). Ta se pojava također može objasniti višim razlikama između prosječnih visina selekcioniranih familija i kontrole u TP3. Iz istoga se razloga primjećuje da je porastom nasljednosti, pri posljednjoj izmjeri u TP3, očekivana genetska dobit poprimila vrlo visoke vrijednosti.

Male vrijednosti ostvarene dobiti (čak i negativne pri posljednjoj izmjeri) i procijenjene genetske dobiti za dva tipa selekcije (R, G1 i G2 – tablica 2) u TP2 mogu se objasniti rezultantom malih vrijednosti nasljednosti i razlika prosječnih vrijednosti za selekcionirane familije i kontrolu.

4.4 Fenotipska plastičnost – *Phenotypic plasticity*

Marshall i Jain (1968) istaknuli su fenotipsku plastičnost kao alternativnu strategiju prilagodbe biljaka na okolišnu heterogenost. Visoko statistički značajan efekt blokova u TP3 (tablica 1) pokazuje veliku fenotipsku plastičnost potomstva izabranih plus stabala i njihovu sposobnost odgovora na okolišne promjene, ali je teško zaključiti da li smanjen visinski rast u nepovoljnim uvjetima povećava ili smanjuje prilagođenost (Baliuckas i Pliura 2003). Međutim, visok udio i statistička značajnost efekta interakcije familija i blokova (tablica 1) upućuje na različito rangiranje familija u različitim blokovima, što je vjerojatno uzrokovano negativnim utjecajem kompeticije s korovnom vegetacijom i djelovanja glodavaca na visinu biljaka u ranoj fazi testiranja. Nedostatak statističke značajnosti efekta blokova u TP2 naprotiv pokazuje usku fenotipsku plastičnost selekcioniranih familija, no visoko značajan efekt interakcije blok × familija upućuje na izrazit utjecaj okolišnih prilika na rezultate istraživanja.

5. Zaključci – *Conclusions*

Istraživanja genetske varijabilnosti i genetski parametri visine u trima testovima sa selekcioniranim familijama dobivenim slobodnim oprašivanjem plus stabala hrasta lužnjaka pokazala su različite rezultate s obzirom na sjemenske regije iz kojih potječu plus stabla. Rezultati u dvama testovima (TP1 i TP3) uglavnom pokazuju da je rast pod snažnim genetskim utjecajem, da postoji značajna aditivna genetska varijabilnost te visok potencijal za genetsku dobit i sposobnost prilagodbe promjenama okoliša,

premda se u *TP1* pokazuju negativni trendovi. Nasuprot tomu, rezultati u jednom testu (*TP2*) upozoravaju na nisku adaptivnu varijabilnost plus stabala iz pripadajuće sjemenske zone te mnogo manje mogućnosti oplemenjivanja na rast. Budućim istraživanjima potrebno je potvrditi nizak stupanj adaptivne genetske varijabilnosti plus stabala iz toga područja s obzirom na mogućnost da je ona podcijenjena zbog djelovanja štetnika i korova u ranoj fazi testiranja. Što se tiče svojstva promjera/opsega u prvom testu (*TP1*), primjećuje se da je pod manjim genetskim utjecajem i da ga značajnije oblikuju okolišne prilike, a njegova aditivna genetska varijabilnost nije osobito visokih vrijednosti, ali visoka koreliranost s visinom navodi na veliku vjerojatnost pozitivnoga učinka selekcije na oba svojstva.

6. Literatura – References

- Baliuckas, V., T. Lagerström, G. Eriksson, 2001: Within population variation in juvenile growth rhythm and growth in *Quercus robur* L. and *Fagus sylvatica* L. *Forest Genetics*, 8 (4):259–269.
- Baliuckas, V., A. Pliura, 2003: Genetic Variation and Phenotypic Plasticity of *Quercus robur* Populations and Open-pollinated Families in Lithuania. *Scand. J. For. Res.*, 18 (4): 305–319.
- Ballian, D., M. Memišević, F. Bogunić, N. Bašić, M. Marković, D. Kajba, 2010: Morfološka varijabilnost hrasta lužnjaka (*Quercus robur* L.) na području Hrvatske i zapadnog Balkana (Morphological variability of pedunculate oak (*Quercus robur* L.) in the region of Croatia and Western Balkans). *Šumarski list*, 134 (7–8): 371–386.
- Bogdan, S., D. Bedeniković, M. Ivanković, 2008: Rezultati genetičkog testa s familijama dobivenim slobodnim oprašivanjem plus stabala hrasta lužnjaka (*Quercus robur* L.) iz sjemenske regije Srednja Podravina (*Results of the field trial with open-pollinated families from pedunculate oak /Quercus robur L./ plus trees originating from the seed region »Srednja Podravina«*), *Rad. – Šumar. inst. Jastrebar*, 43 (2): 93–114.
- Bogdan, S., D. Kajba, I. Katičić, 2004: Genetic Variation in Growth Traits in a *Quercus robur* L. Open-Pollinated Progeny Test of the Slavonian Provenance. *Silvae Genetica*, 53 (5–6): 198–201.
- Cotterill, P. P., P. G. Zed, 1980: Estimates of genetic parameters for growth and form traits in four *Pinus radiata* D. Don progeny tests in South Australia. *Aust. For. Res.*, 10 (2): 155–167.
- Enescu, V., 1993: A test of half-sib progenies of grayish oak *Quercus pedunculiflora* K Koch. *Ann. Sci. For.*, 50 (1): 439–443.
- Eriksson, G., I. Ekberg 2001: An Introduction to Forest Genetics. SLU, Uppsala. Chapter 6: 60–61.
- Eriksson, G., 2005: Evolution and evolutionary factors, adaptation and adaptability. U: Th. Geburek, J. Turok (ur.), Conservation and Management of Forest Genetic Resources in Europe. Arbona, Zvolen, str. 199–211.
- Falconer, D. S., T. F. C. Mackay, 1996: Introduction to Quantitative Genetics. Longman Group Ltd., 464 str.
- Gračan, J., A. Krstinić, S. Matić, Đ. Rauš, Z. Seletković, 1995: Šumski sjemenski rajoni u Hrvatskoj (*Forest seed zones in Croatia*). »Hrvatske šume« Zagreb, 111 str.
- Houle, D., 1992: Comparing Evolvability and Variability of Quantitative Traits. *Genetics*, 130 (1): 195–204.
- Jensen, J. S., H. Wellendorf, K. Jager, S. M. G. de Vries, V. Jensen, 1997: Analysis of a 17-year Old Dutch Open-Pollinated Progeny Trial With *Quercus robur* L. *Forest Genetics*, 4 (3): 139–147.
- Kajba, D., S. Bogdan, I. Katičić, 2006b: Procjena genetskog poboljšanja bujnosti rasta putem klonskih sjemenskih plantaža hrasta lužnjaka (*Quercus robur* L.). (*Estimation of genetic gain for vigorous growth by clonal seed orchards of pedunculate oak /Quercus robur L./*). Glas. šum. pokuse, pos. izd., 5: 251–260.
- Kajba D., B. Hrašovec, 2009: Klonske sjemenske plantaže hrasta lužnjaka (*Quercus robur* L.) i njihova uloga u očuvanju genofonda u uvjetima klimatskih promjena i povećanih rizika od napada šumskih kukaca (*Clonal seed orchards of pedunculate oak /Quercus robur L./ and their role in the conservation of forest genetic resources under changing climate and increased risk of forest insect attacks*). U: S. Matić, I. Anić (ur.), Book of abstracts, Scientific conference »Pedunculate oak forests in changing environmental and management conditions«, HAZU, str. 143–152.
- Kajba, D., J. Gračan, M. Ivanković, S. Bogdan, M. Gradečki-Poštenjak, T. Littvay, I. Katičić, 2006a: Očuvanje genofonda šumskih vrsta drveća u Hrvatskoj (*Conservation of genetic resources of forest trees in Croatia*). Glas. šum. pokuse, pos. izd., 5: 235–249.
- Katičić, I., S. Bogdan, K. Sever, Z. Šatović, D. Kajba, 2010: Genetic structure and variability of phenological forms of pedunculate oak (*Quercus robur* L.) from clonal seed orchards in Croatia. U: B. Vinceti, P. Neate (ur.), Conference on »Forest ecosystem genomics and adaptation«. San Lorenzo de El Escorial (Madrid), Spain, 9–11 June. Book of Abstracts. Bioersivity International (Rome, Italy) and INIA (Madrid, Spain), 181 str.
- Kraj, W., A. Sztorc, 2009: Genetic structure and variability of phenological forms in the European beech (*Fagus sylvatica* L.). *Ann. For. Sci.*, 66 (2): 203–209.
- Kremer, A., 1992: Predictions of age-age correlations of total height based on serial correlations between height increments in Maritime pine (*Pinus pinaster* AIT.). *Theor. Appl. Genet.*, 85 (2–3): 152–158.
- Kusnandar, D., N. W. Galwey, G. L. Hertzler, T. B. Butcher, 1998: Age trends in variances and heritabilities for diameter and height in Maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) in western Australia. *Silvae Genetica*, 47 (2–3): 136–141.
- Lambeth, C. C., J. P. van Buijtenen, S. D. Duke, R. B. McCullough, 1983: Early selection is effective in 20-year-

old genetic test of loblolly pine. *Silvae Genetica*, 32 (5–6): 210–215.

Nepveu, G., 1984: Contrôle héréditaire de la densité et de la rétractibilité du bois de trois espèces de Chêne (*Quercus petraea*, *Quercus robur* et *Quercus rubra*). *Silvae Genetica*, 33 (4–5): 110–115.

Pravilnik o područjima provenijencija svojti šumskog drveća od gospodarskog značaja (*Regulative on provenance areas of economically important forest tree species*). Narodne novine, 107/08.

SAS 2000. SAS Institute Inc. SAS OnlineDoc®, Version 8. <http://v8doc.sas.com/sashtml>

Marshall, D. R., S. K. Jain, 1968: Phenotypic plasticity of *Avena fatua* and *A. barbata*. *Am. Nat.*, 102: 457–467.

Perić, S., J. Gračan, B. Dalbelo-Bašić, 2000: Flushing variability of pedunculate oak (*Quercus robur* L.) in provenance experiment in Croatia. *Glas. šum. pokuse*, 37: 395–412.

Savill, P. S., P. J. Kanowski, 1993: Tree improvement programs for European oaks: goals and strategies. *Ann. Sci. For.*, 50 (1): 368–383.

Schüler S., L. Weissenbacher, 2010: Provenance trials with seed sources of pedunculate and sessile oak originating

from Austria and neighbouring countries. BFW-Dokumentation 13/2010, Bundesforschung und Ausbildungszentrum für Wald, Naturgefahren und Landschaft (BFW), Vienna.

Stener, L. G., G. Jansson, 2005: Improvement of *Betula pendula* by clonal and progeny testing of phenotypically selected trees. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 20 (4): 292–303.

Vidaković, M., D. Kajba, S. Bogdan, V. Podnar, J. Bećarević 2000: Estimation of genetic gain in a progeny trial of pedunculate oak (*Quercus robur* L.). *Glas. šum. pokuse*, 37: 375–381.

Vidaković, M., I. Trinajstić, A. Krstinić, Ž. Borzan, J. Gračan, 1996: Oplemenjivanje hrasta lužnjaka u Hrvatskoj (*Improvement of pedunculate oak in Croatia*). U: D. Klepac (ur.), Hrast lužnjak (*Quercus robur* L.) u Hrvatskoj, HAZU i »Hrvatske šume« p.o., Vinkovci – Zagreb, str. 409–417.

Wright, J. W., 1976: Introduction to Forest Genetics. Academic Press, Inc. New York, 463 str.

Zobel, B., J. Talbert, 1984: Applied forest tree improvement. New York. John Wiley & Sons, 505 str.

Abstract

Estimation of Genetic Parameters in Open Pollinated Progeny Trials from Plus Trees of Pedunculate Oak (*Quercus robur* L.) Selected in Posavina and Podravina and Podunavlje Seed Zones

Pedunculate oak (Quercus robur L.) is one of the most important species in Croatia, both ecologically and economically. In the 1950's natural oak stands in Croatia were evaluated in terms of wood productivity and quality. The results and additional ecological studies delineated three seed zones and seven seed regions (NN 107/08). Over the past decades, the periodicity of seed crops has not been regular, which has limited natural regeneration and artificial planting in partial naturally regenerated stands. In order to increase genetic quality and reduce seed periodicity, it was decided to establish clonal seed orchards (Vidaković 1996).

Plus trees have been selected in three seed regions, based on ten evaluated traits, and three clonal seed orchards have been established in the areas of Forest Municipality Vinkovci, Našice and Čazma.

Potential for genetic gain by selected plus trees can be evaluated by progeny trials in common environmental conditions and because of long lifespan of forest trees, it is crucial to evaluate it as early as possible.

Considering biological and ecological characteristics of pedunculate oak, evolutionary factors shaping the genetic structure of its populations and existing research on its genetic variability in Croatia (Perić et al. 2000, Bogdan et al. 2004, 2008, Kajba et al. 2006, Katičić et al. 2010), it can be assumed that most of its genetic variability lies on the intrapopulation, namely individual level. Such a pattern of variability points to considerable possibilities of genetic improvement by individual selection.

The aim of this research is to estimate the trends of genetic parameters, heritability and genetic gains for height and diameter growth of pedunculate oak in some Croatian provenance regions.

Research area, material and measurements

Three open pollinated progeny trials of pedunculate oak plus trees have been established, representing three seed regions:

- ⇒ Progeny trial Vukojevački Šikar (TP1), age 2+18 years, established with 21 OP families of selected plus trees from the seed region »srednja Podravina«, control plants from three local populations and one minus tree family.
- ⇒ Progeny trial Čazma (TP2), age 2+7 years, established with 25 OP families of plus trees from the seed region »Donja Posavina« and control plants from local populations.
- ⇒ Progeny trial Kunjevci (TP3), age 2+7 years, established with 24 OP families of plus trees from the seed region »Gornja Posavina i Pokuplje« and control plants from local populations.

The experimental design in TP1 is completely randomized, with five repetitions and in TP2 and TP3 randomized complete block design is applied, with five blocks. In all the trials, families are planted in groups of six, with 2×2 spacing.

In TP1 height was measured at the age of 2+3, 2+5, 2+7, 2+8, 2+9, 2+11, 2+15 and 2+18 (H5, H7, H9, H10, H11, H13, H17 and H20). Diameter at breast height was measured at the age of 2+9, 2+11, and circumference at breast height at the age of 2+15 and 2+18 (D11, D13, C17 and C20). In other two trials heights were measured at the age of 2+3, 2+4 and 2+7 (H5, H6 i H9).

Mean values of selected families and control heights for all three trials and for circumference in TP1 were calculated for each year of measurements, as well as standard deviations, standard errors and coefficients of variation.

Variance analysis was done by GLM procedure using linear models (1) for TP1 and (2) for TP2 and TP3. Additive and environmental variance components and additive coefficient of variation were calculated using REML method of MIXED procedure in SAS for Windows 8.0, using Equation (3), (4), (5) and (6).

Narrow-sense heritabilities were calculated on the basis of individual tree values (h_i^2) and family means (h_f^2) using equation (7), (8) for TP1 and (9), (10) for TP2 and TP3.

The realized gain from the test and expected genetic gains by two possible methods of height selection were calculated by three methods, including the following:

- ⇒ Realized gain (R) was calculated as the difference between means of selected plus tree progenies and means of unselected control plants, (Equation 11)
- ⇒ Expected genetic gain by individual within provenance mass selection of first generation plus trees at the same age as those represented in the studied trial, (Equation 12)
- ⇒ Expected genetic gain by backward selection among first generation plus trees. (Equation 13)

Results

At the age of 2+18, the average survival in TP1 was 82%. In TP2 and TP3 at the age of 2+9, survival rates were 80% and 94%, respectively. Survival rates per individual families are shown in Fig. 1 (TP1), 4 (TP2) and 6 (TP3).

Mean height of selected OP families in TP1 was 8.52 m, and average of control plants was 8.45 m (Fig. 2, Table 2). In TP2, OP families had the average height of 306.8 cm, while control plants reached higher average – 310.4 m (Fig. 5, Table 2). In TP3, control plants with the average height of 122.0 m were significantly lower than the selected OP families, whose mean height was 187.6 cm. (Fig. 7, Table 2).

Variance analysis results are shown in Table 1. Variance component caused by family effect for height was statistically significant in trials TP1 and TP3, and non significant in TP2. Variance component from family × block interaction was significant in both trials with RCB design and had the highest values in TP2. Fixed block effect was only significant in TP3.

Additive variance component had high values throughout most of the researched period in TP1 and TP3, while in TP2 they were low. The opposite stands for environmental variance component. Variance analysis for the trait of circumference in TP1 also showed high values for environmental variance component.

Mean height, diameter and circumference values for selected OP families and control plants, as well as estimated genetic parameters for those traits are shown in Table 2

Discussion

In TP1 and TP3, the family effect for height was statistically significant for the entire period, showing decreasing trend in TP1 and rising in TP3 (Table 1). The family effect was never significant in TP2, pointing to narrowed individual variability of plus trees in that seed region.

The results suggest significant individual genetic variability in two out of three seed regions. Some authors report correlation between flushing phenology and height growth (Baliuckas and Pliura 2003, Perić et al. 2000).

Based on that assumption it could be speculated that high additive variability for heights in TP1 and TP2 results from significant individual variabilities for flushing traits in selected plus trees and ecotypic differentiation of their original populations. However, similar research in TP1 showed no correlation between flushing phenology and height growth (Bogdan et al. 2009). Presumably, late frosts in this trial did not cause better competitiveness of the later-flushing plants and trial management in the early years removed competition from weeds, which would put the early-flushers forward. If we keep the assumption of height-flushing phenology correlation, then the results in TP2 point to greater uniformity in flushing of selected plus trees from the corresponding seed region and lack of ecotypic differentiation of its populations. However, high values of environmental variance components and family × block interactions suggest strong environmental influences in that particular trial, which could have led to underestimation of additive variance.

High values of additive coefficients of variation in TP1 and TP3 suggest wide genetic variability of selected plus trees and good adaptability of their progeny to changing environmental conditions.

Heritabilities

High estimated heritabilities in TP1, until the age of 13, result from high component of family effect (Table 1 and 2). Average survival was, in the first years, slightly lower than in TP1, suggesting stronger competition with weeds and negative effect of rodents. Low estimated heritability values for height in TP2 reflect the low family effect variance component, probably caused by negative environmental influences.

Genetic gains from selection

In all the trials the estimated expected genetic gains by backward selection among first generation plus trees after open-pollinated progeny testing (G2) showed the highest values (Table 2). Realized gains were not very high during the entire period in TP1, showing the decreasing trend in recent years. In TP3 realized gain is improving, due to higher heritabilities and greater differences between selected and control families. Opposite to that, low heritabilities, non significant family variance component and small differences between selected and control families resulted in little, even negative realized gains in TP2.

Keywords: Quercus robur, open-pollinated plus trees progeny trial, genetic variability, genetic parameters, selection.

Adresa autorâ – Authors' address:

Prof. dr. sc. Davorin Kajba
e-pošta: dkajba@sumfak.hr
Doc. dr. sc. Saša Bogdan
e-pošta: sasa.bogdan@zg.htnet.hr
Ida Katičić, dipl. inž. šum.
e-pošta: ikaticic@sumfak.hr
Šumarski fakultet Sveučilišta u Zagrebu
Zavod za šumarsku genetiku, dendrologiju i
botaniku
Svetošimunska 25
HR-10 000 Zagreb
HRVATSKA