

UNIVERZITET U BEOGRADU
ŠUMARSKI FAKULTET

Dijana R. Čortan

**PROCENA VARIJABILNOSTI
PRIRODNIH POPULACIJA
CRNE TOPOLE (*Populus nigra* L.)
NA PODRUČJU VOJVODINE PRIMENOM
GENETIČKIH MARKERA**

Doktorska disertacija

Beograd, 2015.

UNIVERSITY OF BELGRADE
FACULTY OF FORESTRY

Dijana R. Čortan

**GENETIC DIVERSITY OF
BLACK POPLAR (*Populus nigra* L.)
NATURAL POPULATIONS IN THE AREA
OF VOJVODINA ASSESSED BY
GENETIC MARKERS**

Doctoral Dissertation

Belgrade, 2015.

Mentor: Dr Mirjana Šijačić-Nikolić, redovni profesor
Univerzitet u Beogradu
Šumarski fakultet

Članovi komisije: Dr Dragica Vilotić, redovni profesor
Univerzitet u Beogradu
Šumarski fakultet

Dr Milan Knežević, redovni profesor
Univerzitet u Beogradu
Šumarski fakultet

Dr Vladan Ivetić, docent
Univerzitet u Beogradu
Šumarski fakultet

Dr Saša Orlović, naučni savetnik
Univerzitet u Novom Sadu
Institut za nizijsko šumarstvo i životnu sredinu

Datum odbrane:

Doktorat posvećujem svojoj porodici.

Zahvalnica

Najiskrenije zahvaljujem mentorki prof. dr Mirjani Šijačić-Nikolić za veliku pomoć u izradi doktorske disertacije, za pruženo znanje, ukazano poverenje, razumevanje i divnu saradnju.

Veliko *hvala* i članovima komisije prof. dr Dragici Vilotić, prof. dr Milanu Kneževiću, doc. dr Vladanu Ivetiću i prof. dr Saši Orloviću na korisnim primedbama i sugestijama u toku izrade ovog rada.

Thünen institutu za šumarsku genetiku u Grosshansdorfu (*The Johann Heinrich von Thünen Institute - Institute of Forest Genetics, Grosshansdorf, Hamburg, Germany*), pre svega dr Matthias Fladungu, dr Hilke Schröder i laborantkinji Katrin Groppe zahvaljujem na velikoj pomoći i uloženom trudu prilikom izvođenja molekularnog dela istraživanja, na interpretaciji i tumačenju dobijenih rezultata, kao i celom timu ovog instituta na dobronamernosti, podršci, korisnim savetima i prijateljskoj atmosferi. Ovaj deo istraživanja obavljen je u okviru kratkoročne naučničke misije (Short Term Scientific Mission) kao deo *COST Action FP0905: Biosafety of forest transgenic trees: improving the scientific basis for safe tree development and implementation of EU policy directives*, kojima zahvaljujem na ukazanom poverenju.

Zahvaljujem timu laboratorije za anatomiju i morfologiju biljaka, Departmana za biologiju i ekologiju Prirodno-matematičkog fakulteta Univerziteta u Novom Sadu, kao i katedre Zaštite šuma Šumarskog fakulteta Univerziteta u Beogradu što su mi izašli u susret prilikom izvođenja anatomskog dela istraživanja.

Posebno zahvaljujem dr Zoranu Tomoviću na ukazanom poverenju, stručnoj pomoći, sugestijama i prijateljskim savetima koji su mi pomogli da rešim brojne nedoumice sa kojima sam se susretala tokom istraživanja.

Hvala mojim dragim kolegama sa studija, iz JP Vojvodinašuma, sa Instituta za nizijsko šumarstvo i životnu sredinu u Novom Sadu i Instituta za biološka istraživanja „Siniša Stanković“ u Beogradu i svim divnim prijateljima koji su doprineli realizaciji ovog rada.

Najveću zahvalnost dugujem mojoj porodici na безусловnoj ljubavi, razumevanju i podršci, što su verovali u mene i pomogli mi da istrajem.

Autor

PROCENA VARIJABILNOSTI PRIRODNIH POPULACIJA CRNE TOPOLE (*Populus nigra* L.) NA PODRUČJU VOJVODINE PRIMENOM GENETIČKIH MARKERA

Rezime

Crna topola (*Populus nigra* L.) predstavlja jednu od najznačajnijih, ali potpuno marginalizovanih vrsta šumskog drveća aluvijalnih staništa u Evropi. Poslednjih decenija suočena je s ozbiljnim pretnjama po pitanju opstanka, pre svega zbog gubitka svojih staništa i nemogućnosti prirodne obnove, te se stoga ubraja u najugroženije drvenaste vrste Evrope.

Sprovedena istraživanja imala su za cilj upoznavanje genetičkog diverziteta unutar i između četiri prirodne populacije crne topole, koje se nalaze uz tokove tri najveće reke u Vojvodini: Dunava (gornji i donji tok), Save i Tise. Odabrane populacije predstavljaju ostatke nekadašnjih prirodnih populacija u kojima je još uvek prisutan određeni genofond ove vrste, sveden na pretežno stara stabla, uz nedostatak prirodnog obnavljanja.

Genetička varijabilnost unutar i između analiziranih populacija procenjena je primenom tri tipa genetičkih markera: morfoloških, anatomskih i molekularnih (SSR). Analize na nivou morfoloških markera obuhvatile su devet osnovnih (dužina i širina lista, dužina peteljke, ugao između prvog nerva i horizontale, širina lista na 1cm od samog vrha lista, rastojanje između osnove lista i najšireg dela lista, dužina celog lista, broj nerava sa leve strane lista, broj nerava sa desne strane lista) i tri izvedene karakteristike listova (odnosi širine i dužine lista, širine vrha i dužine lista, udaljenost baze do najšireg dela lista i dužina lista). Primenom anatomskih markera analizirano je pet osnovnih (gustina stoma, dimenzije stoma – dužina i širina ćelija zatvaračica i stomatalnog otvora) i tri izvedene karakteristike stoma lista (koeficijent oblika stoma, potencijalni indeks propustljivosti stoma, odnos gustine stoma lica i naličja), dok je molekularnim markerima urađena analiza dvanaest mikrosatelitnih markera (SSR) u cilju procene neutralne varijabilnosti.

Dobijeni rezultati ukazuju na značajnu varijabilnost unutarpopulacija i malu varijabilnost međupopulacijama. AMOVA je razdvojila nivoe varijabilnosti kako bi se

uvideo koji je njihov udeo u sveukupnoj varijabilnosti, pri čemu je varijabilnost između istraživanih populacija bila svega 4.31%. PCoA analiza na individualnom nivou jasno pokazuje genetičku sličnost populacije B – Tise sa ostalim populacijama, dok se populacije A – gornjeg toka Dunava, C – Save i D – donjeg toka Dunava međusobno samo graniče. Klaster analiza urađena posebno na osnovu analize Nei genetičkih distanci, morfoloških i anatomskih karakteristika, identično grupiše istraživane populacije. Populacije B – Tise i D – donjeg toka Dunava grupisane su u jedan klaster, njima najbliža genetički, a i prostorno je populacija C – Save, dok se populacija A – gornjeg toka Dunava jasno diferencira u odnosu na druge populacije kao najudaljenija i prostorno i genetički. Mantelov test, koji dovodi u korelaciju genetičke i prostorne distance, pokazuje pozitivnu korelaciju koja nije statistički značajna ($r = 0.5590$; $p > 0.05$), što znači da prostorna udaljenost između istraživanih populacija nije faktor koji utiče na njihovu genetičku diferenciranost.

Upoznavanje genetičke strukture analiziranih populacija crne topole predstavlja značajan doprinos u očuvanju i obnovi populacija ove vrste na istraživanom području. Strategiju obnove treba voditi u pravcu zamene zasada euroameričke topole domaćom crnom topolom, u skladu sa opštim osnovama gazdovanja šumama. Obnovljene i sačuvane autohtone populacije predstavljaju važan prilog u očuvanju složenosti ekosistema ritskih šuma.

Ključne reči: *Populus nigra* L., prirodne populacije, varijabilnost, populaciona genetika, morfološki, anatomski i molekularni (SSR) markeri

Naučna oblast: Šumarstvo

Uža naučna oblast: Semenarstvo, rasadničarstvo i pošumljavanje

UDK: 630*165.3:582.681.81(497.113)(043.3)

GENETIC DIVERSITY OF BLACK POPLAR (*Populus nigra* L.) NATURAL POPULATIONS IN THE AREA OF VOJVODINA ASSESSED BY GENETIC MARKERS

Summary

Black poplar (*Populus nigra* L.) is one of the most important, but nonetheless most marginalized forest tree species in alluvial habitats of Europe. In recent decades it has faced serious threats pertaining to its survival, primarily due to the loss of the natural habitat and the lack of natural regeneration. Therefore it is considered to be one of the most endangered tree species in Europe.

The aim of the conducted research was to explore the genetic diversity of within and between black poplar natural populations, growing in the area between the three largest rivers in the region of Vojvodina: the Danube (the upper and lower stream), Sava and Tisa. Selected populations are remnants of the former natural riparian populations which still show presence of a specific gene pool of the species, primarily with old trees and with the lack of natural regeneration.

Genetic variability within populations and between the studied populations was estimated by using three types of genetic markers: morphological, anatomical and molecular (SSR). The analysis with morphological markers included the nine basic (leaf length and width, stem length, the angle between the first vein and horizontal, leaf width at 1cm from the top of the leaf, the distance between the base and the widest part of the leaf, the entire length of the leaf, the number of veins at the left side of leaf, the number of veins at the right side of the leaf) and three derived characteristics of leaves (ratio of leaf width and length, peak width and length of the leaf, the distance to the widest part of the base and leaf length). By using anatomical markers five basic (stomatal density, stomatal dimensions - length and width of guard cells and stomatal aperture) and three derived features of leaf stomata (stomatal shape coefficient, potential conductance index, the ratio of adaxial and abaxial stomata density) were analyzed, while the molecular marker analysis was performed with twelve microsatellite markers (SSR) in order to estimate the neutral variability.

The results indicate significant variability within single populations and low variability between different populations. AMOVA splits levels of variability to provide insight into their share in the overall variability, where the variation between studied populations was only 4.31%. PCoA analysis at the individual level clearly shows genetic similarity between populations B – Tisa with other populations, while population A – upper Danube, C – Sava and D – Lower Danube only border each other. Cluster analysis is performed separately on the basis of analysis of the Nei genetic distances, morphological and anatomical characteristics, which groups populations in an identical manner. Populations B – Tisa and D – Lower Danube are grouped into one cluster, the population C – Sava is closest to them in genetic and geographical terms, while the population A – Upper Danube is clearly differentiated from other populations as the most remote both spatially and genetically. Mantel's test, which brings into correlation genetic and geographical distances, shows a positive correlation that was not statistically significant ($r = 0.5590$; $p = 0.2540$), which means that the geographical distances between the populations are not a factor that influences their genetic differentiation.

Exploring genetic structure of the studied black poplar populations represents a significant contribution to the conservation and restoration of these species' populations in this area. A renewal strategy should be oriented towards replacing Euro-American poplar plantations with autochthonous black poplar, in accordance with the forest management plans. Restored and preserved autochthonous populations represent an important contribution to the conservation of the complexity of this riparian forest ecosystem.

Keywords: *Populus nigra* L., natural populations, variability, population genetics, morphological, anatomical and molecular (SSR) markers

Scientific field: Forestry

Narrow scientific field: Seed science, nursery production and afforestation

UDK: 630*165.3:582.681.81(497.113)(043.3)

SADRŽAJ

1. UVOD.....	1
1.1. Osnovne karakteristike roda <i>Populus L.</i>	5
1.2. Sistematika vrste.....	6
1.3. Rasprostranjenost vrste.....	9
1.4. Osnovne karakteristike crne topole (<i>Populus nigra L.</i>).....	10
1.5. Pregled dosadašnjih istraživanja.....	14
1.5.1. Istraživanja morfoloških karakteristika listova.....	14
1.5.2. Istraživanja anatomskih karakteristika listova.....	21
1.5.3. Istraživanja primenom molekularnih markera.....	30
2. PREDMET ISTRAŽIVANJA	44
3. CILJ I OSNOVNE HIPOTEZE ISTRAŽIVANJA	46
4. MATERIJAL I METOD RADA	48
4.1. Ekološki uslovi istraživanih populacija.....	49
4.2. Analiza morfoloških karakteristika listova.....	59
4.3. Analiza anatomskih karakteristika listova.....	61
4.4. Analiza varijabilnosti SSR markera.....	65
4.5. Statistička obrada podataka	72
5. REZULTATI ISTRAŽIVANJA	75
5.1. Varijabilnost morfometrijskih karakteristika listova.....	75
5.1.1. Unutarpopulaciona varijabilnost.....	75
5.1.2. Međupopulaciona varijabilnost	84
5.2. Varijabilnost anatomskih karakteristika listova.....	95
5.2.1. Gustina stoma.....	95

5.2.1.1. Unutarpopulaciona varijabilnost.....	95
5.2.1.2. Međupopulaciona varijabilnost	103
5.2.2. Dimenzije stoma i koeficijent oblika	108
5.2.2.1. Unutarpopulaciona varijabilnost.....	108
5.2.2.2. Međupopulaciona varijabilnost	128
5.3. Varijabilnost na osnovu mikrosatelitnih - SSR markera	140
5.3.1. Unutarpopulaciona varijabilnost.....	140
5.3.2. Međupopulaciona varijabilnost	149
6. DISKUSIJA	154
7. ZAKLJUČCI	177
8. LITERATURA	182
9. PRILOZI	204

1. UVOD

Savremen čovek, svojim različitim delatnostima, neprestano uništava i menja prirodu što dovodi do nepovratnog gubitka biološke raznovrsnosti kroz isčezavanje velikog broja organskih vrsta ili smanjenje njihovih populacija do kritične granice. Smanjenje prirodnih populacija uslovljava gubitak varijabilnosti koji predstavlja ključni faktor u prilagođavanju i opstanku vrsta u promenljivim uslovima životne sredine. Procena stepena varijabilnosti unutar i između populacija predstavlja polaznu osnovu za procese konzervacije raspoloživog genofonda i daljeg oplemenjivanja vrste. (Stevanović i Vasić 1995; prema Šijačić-Nikolić *et al.* 2014).

Crna topola (*Populus nigra* L.) predstavlja jednu od najznačajnijih, ali potpuno marginalizovanih vrsta šumskog drveća aluvijalnih staništa u Evropi. Poslednjih godina suočena je sa ozbiljnim pretnjama po pitanju svog opstanka, zbog čega se ubraja u najugroženije drvenaste vrste Evrope.

U proteklih 30 godina, sprovedena su mnoga istraživanja koja su imala za cilj utvrđivanje faktora koji ugrožavaju opstanak crne topole na području Evrope (Alba *et al.* 2001, Brus *et al.* 2010, Kajba *et al.* 2001, 2005, Krstinić *et al.* 1997, Orlović *et al.* 2005, Lefevre *et al.* 1999, 1998, Gebhardt *et al.* 2001, Pospiškova *et al.* 2004). U okviru projekata EUROPOP finansiranog od Evropske unije i EUFORGEN – *Populus nigra Network* u kojima je učestvovao veliki broj evropskih zemalja, došlo se do značajnih rezultata. U izveštajima sa sastanaka EUFORGEN – *Populus nigra Network* za mnoge zemlje navodi se različito stanje. U nekima je evidentirano značajno smanjenje prirodnih populacija ili potpuni nestanak crne topole, prisustvo pojedinačnih starih stabala bez potomstva, promenjeni uslovi prirodnih staništa i prevelika zastupljenost plantaža hibridnih topola. Zemlje poput Bugarske, Poljske, Rumunije i Hrvatske navode da raspolažu sačuvanim, izolovanim populacijama na dobro očuvanim prirodnim staništima, gde reke i dalje redovno plave (Brus *et al.* 2010).

Kao osnovne pretnje opstanku prirodnih populacija crne topole, Lefevre *et al.* (1998) navode tri faktora. Prvi je nestanak vlažnih staništa usled ljudske aktivnosti, koja predstavljaju osnovna staništa ove vrste. Pod pritiskom poljoprivrednih aktivnosti, ali i urbanizacije koja zahteva sve više prostora, prirodna staništa polako nestaju. Zatim

regulacija rečnih tokova dovodi do poremećaja prirodne regeneracije mekih lišćara i podstiče njenu zamenu populacijama tvrdih lišćara. Drugi važan ugrožavajući faktor jeste preterana eksploatacija autohtonih vrsta topola početkom XX veka i podizanje brzorastućih zasada hibridnih topola u cilju zadovoljenja ljudske potrebe za drvetom mekih lišćara. Međutim, i samo unošenje klonova i hibrida topola potencijalna je pretnja prirodnim populacijama zbog moguće introgresije gena u postojeći genofond, što predstavlja treći ugrožavajući faktor. Pored egzotičnih hibrida topola, koji predstavljaju pretnju po genofond i održivost prirodnih populacija, različiti varijeteti crne topole koji su prisutni u čitavoj Evropi mogu isto ugroziti opstanak prirodnih populacija domaće crne topole. Pored svega pomenutog, konstatovano je da evropska crna topola (*Populus nigra* L.) polako nestaje i zbog svoje osetljivosti na rak kore (*Dothichiza populea*) i na lisna oboljenja (*Melampsora spp.* i *Marssonina brunnea*) (Orlović *et al.* 2005).

U našoj zemlji situacija je vrlo slična. Nekada široko rasprostranjena područja ritskih šuma u dolinama naših reka, čiji je glavni indikator bila crna topola, trenutno su uglavnom ograničena na prostor između rečnih korita i nasipa. Regulacija tokova koja je započeta krajem XIX veka, postepeno je presećala meandre velikih reka, dok su izgradnja nasipa i zaštita obala uticali da tokovi većine reka ostanu ukroćeni u stalnim koritima. Regulisanje vodenih tokova i sprečavanje plavljenja dovelo je do značajnih promena i u hidrološkom režimu staništa ritskih šuma, što je uslovalo fragmentaciju ritskih staništa, a time i izumiranje autohtonih vrsta topola i vrba. Herpka 1979. godine pominje kako „nekada prostrana područja poplavnih šuma autohtonih topola i vrba u polojima naših reka koja su zauzimala stotine hiljada hektara, sada su sužena na veoma ograničen pojas zemljišta između vodotoka i podignutih nasipa“. Regulacijom vodnih tokova su potpuno izmenjeni uslovi za nekada učestalo formiranje prostranih sprudova, pri čemu je izostala prirodna obnova ovih šuma i pri čemu je formiranje malata postalo samo mestimična pojava. Sve ove okolnosti su presudno uticale na dalji tok obnove prirodnih šuma autohtonih topola i vrba. Nove prirodne šume su se sve manje pojavljivale, dok su odrasle sastojine sve više starile. Ovako usporen i prekinut tok obnove autohtonih šuma postepeno dovodi do njihovog starenja i do njihove potpune degradacije. Prirodna obnova ovih šuma postaje mestimična, dok se na najvećem delu

površina nekadašnjih prirodnih šuma u polojima reka osnivaju zasadi sa selekcionisanim klonovima topola i vrba (Herpka 1986).

Prvi melioracioni radovi na području Vojvodine započeli su još na početku nove ere, za vreme vladavine rimskog cara Probusa (276 – 282. god.). Tada su izvođeni radovi na odbrani od površinskih voda šire okoline tadašnjeg grada Sirmijum, a današnje Sremske Mitrovice. U tu svrhu su iskopana dva kanala koji su imala za zadatak da tu vodu što kraćim putem odvedu u reku Savu. Ovi kanali i danas postoje i rekonstruisani imaju istu namenu (Petrović 1979; prema Dragović *et al.* 2005). Naseljavanje stanovništva i razvoj poljoprivrede, kao i drugih poljoprivrednih grana, na području Vojvodine počinje u prvoj polovini XVII veka. Do tada je oko 50% površine Vojvodine bilo ugroženo vodom, od poplava reka koje pripadaju slivovima reka Dunava, Save i Tise, do unutrašnjih voda i visokih podzemnih voda. Do XVIII veka, na području Vojvodine odvodnjavanje u cilju uređenja vodnog režima zemljišta, bilo je sporadično i delimično. Zbog ugroženosti vodama, korišćene su samo površine na višim terenima i gredama, dok je preko 50% površine bilo pod vodom, barama i močvarama. U drugoj polovini XVIII i tokom XIX veka izvođeni su prvenstveno regulacioni radovi na rekama, pa su tako određene površine oslobođene suvišne vode. Za početak melioracionih radova u Vojvodini, prema dostupnim dokumentima, uzima se 1718. godina, kada je počelo kopanje kanala, odnosno veštačkog korita reke Begej u Banatu. Pedesetak godina kasnije počinje i izgradnja Velikog Bačkog kanala koji spaja Dunav (kod Bačkog Monoštora) i Tisu (kod Bačkog Gradišta) po projektu Jožefa Kiša (Dragović *et al.* 2005).

Tokom XVIII i početkom XIX veka, uporedo sa izvođenjem hidromelioracionih radova, intenzivno se grade nasipi na obalama reka iz kojih se voda često izlivala i plavila okolne terene. Izgradnjom odbrambenih nasipa nameće se potreba i obaveza prikupljanja i odvođenja suvišnih unutrašnjih voda, tako da se u drugoj polovini XIX veka počinje sa izgradnjom sistema za odvodnjavanje i isušivanje, u cilju uređenja vodnog režima zemljišta. Krajem XIX i početkom XX veka građeni su odbrambeni nasipi pored svih reka u Vojvodini, kojima su od poplavnih voda štićene površine od oko 1 735 000 ha, koje su postepeno osposobljavane za poljoprivrednu proizvodnju.

Danas se u Vojvodini za potrebe poljoprivrede koristi oko 2 miliona ha, odnosno 92% ukupne teritorije (Dragović *et al.* 2005).

Američka crna topola (*Populus deltoides* L.) prvi put je doneta u Francusku iz Amerike u XVII veku (Niggerman 2009). Ova vrsta se slobodno ukrštala sa domaćom crnom topolom, a potomstvo je okarakterisano brzim rastom, dobrom formom i uspešnim vegetativnim razmnožavanjem reznicama. Na naše područje prve evroameričke topole unete su krajem XIX veka iz zapadne Evrope (Herpka 1979) kada značaj autohtonih vrsta topola počinje da se smanjuje. Veliko interesovanje za hibridnim topolama počelo je posle I svetskog rata zbog nestašice četinaru u šumama Karpata, Češke i Austrije. Posle 1918. godine potrošači ovog područja su upućeni na postojeće izvore Jugoslavije, prevashodno na ritske šume topola i vrba. Prve kulture topola osnovane su uglavnom jednogodišnjim sadnicama iz reznica uzetih uglavnom sa okolnih stabala domaće crne topole ili odomaćenih evroameričkih kultivara, tako da je postojeći genofond tada još uvek delimično ugroženih populacija crne topole očuvan u još jednoj generaciji. Masovno osnivanje zasada hibrida počinje posle II svetskog rata, kada je kod nas do 1950. bilo osnovano preko 10 000 ha zasada evroameričkih topola. U periodu od 1961. do 1965. bilo je podignuto blizu čak 52 000 ha zasada topola. Do kraja 80ih godina XX veka ukupno je bilo podignuto preko 180 000 ha zasada evroameričkih topola (Marković 1986).

Pored toga što je interesovanje za evroameričkim topolama godinama raslo i time fizički istiskivalo postojeće populacije domaćih topola, evroameričke topole su predstavile i pretnju po pitanju moguće introgresije gena u postojeći genofond crne topole. Unošenje gena s biološke tačke gledišta ima pozitivan i negativan efekat (Kajba *et al.* 2005). U pozitivnom smislu može povećati genetički diverzitet, ali može promeniti i lokalnu adaptibilnost vrsta. Međutim intenzivna izmena gena i smanjenje efektivne veličine populacije vodi ka gubitku diverziteta i povećanju nivoa inbreedinga (Kajba *et al.* 2005). Vanden Broeck (2004) u svom istraživanju dolazi do zaključka da sistem oprašivanja kod topola nije slučajan, i da samo mali broj oprašivača može da učestvuje u oprašivanju ženskih individua. Prilikom kontrolisanog oprašivanja sa mešavinom polena (*P. euramericana* i *P. nigra*) polen evropske crne topole pokazao je veću efektivnost u oprašivanju ženskih individua iste vrste od polena evroameričkih

hibrida (Benetka *et al.* 2002, Vanden Broeck *et al.* 2003). Međutim, potrebno je imati na umu i mogućnost oprašivanja hibrida polenom domaće crne topole, gde nije utvrđeno postojanje nikakvih barijera koje bi to otežale (Niggermann 2009). Fenologija cvetanja kanadske i domaće crne topole može biti jedna od barijera u protoku gena između ovih vrsta. Evroameričke topole ranije cvetaju od domaće crne topole, pri čemu se muški cvetovi pojavljuju ranije od ženskih kod obe vrste. Ovakav obrazac cvetanja upućuje na veću verovatnoću da će polen domaće crne topole oprašiti evroameričku (Bialozyt 2012). Međutim, u zavisnosti od klimatskih uslova početak cvetanja može varirati, tako da vreme cvetanja ovih vrsta može i da se preklapa (Niggermann 2009). Ovo se većinom dešava kada posle duge i hladne zime dođe proleće sa izuzetno visokim temperaturama, što se trenutno retko dešava, ali usled klimatskih promena može postati redovna pojava.

1.1. Osnovne karakteristike roda *Populus* L.

Vrste roda *Populus* L. pripadaju familiji *Salicaceae* Lindl. Rasprostranjene su u severnom delu zemljine hemisfere, mogu da se nađu u hladnijim, umerenim i u subtropskim zonama (Ekenwalder 1996, Farmer 1996, Dickmann 2001). Paleobotanička istraživanja su pokazala da je rod *Populus* L. bio rasprostranjen u dolinama reka i u kasnoj kredi i tercijaru, sa oko 125 vrsta topola, a od toga je najveći broj bio zastupljen u severnoj Americi (Ballian i Mekić 2008).

Topole se u našoj zemlji javljaju od prirode, samonikle, u biljnim zajednicama koje se nalaze uglavnom u nizinama. One uglavnom rastu na vlažnim poplavnim područjima uz reke i potoke i na rečnim adama. Na brežuljcima i brdskim terenima dolaze do 600 m nadmorske visine, gde se javljaju kao manje populacije ili češće kao usamljena stabla (Jovanović 2000). Spadaju u izrazito heliofitne vrste, koje kao pionirske vrste naseljavaju isključivo neobrasle površine (Romanić 2000).

Retko mogu doživeti preko 100 godina, ali su izuzetno brzorastuće vrste, koje dostižu velike dimenzije (Slavov i Zhelev 2010). Listovi su krupni i stoje na grančicama spiralno raspoređeni, peteljka je dugačka i bočno spljoštena, tako da je lišće lako pokretno (Jovanović 2000). Veličinu, oblik i nazubljenost lista odlikuje velika

varijabilnost između vrsta, ali i unutar vrste kao i u okviru jednog stabla (Slavov i Zhelev 2010).

Topole su dvodome vrste (izuzetak *Populus lasiocarpa* Oliv.), kod kojih je postoji međusobno ukrštanje unutar određenih sekcija i između određenih sekcija. Cvetaju pre listanja u vidu resa na prošlogodišnjim grančicama, i oprašuju se pomoću vetra. Plod je višesemena čaura, koja je zrela krajem proleća ili početkom leta. Seme je u čauri brojno (2–50), sa dlačicama na sebi, koje u povoljnim uslovima klija posle 24 sata. Smatra se da je mehanizam disperzije polena i semena topola efikasniji nego kod drugih vrsta (Imbert i Lefevre 2003). Izuzetno dobro se vegetativno razmnožavaju, što se često koristi u praksi (Jovanović 2000). Brz rast i lako vegetativno razmnožavanje su osnovna svojstva koja su omogućila postizanje velikih efekata u klonskoj selekciji, a ti klonovi su bili prvi oblici upotrebe selekcionisanog materijala u praktičnom šumarstvu (Ballian i Mekić 2008).

1.2. Sistematika vrste

Prema Romaniću (2000) Karl Line 1952. godine u delu „*Genera Planetarum*“ daje tačne morfološke karakteristike roda *Populus* L. gde posebnu pažnju obraća na građu muških i ženskih cvetova, ali ne daje opis po vrstama. Kasnije u „*Species Planetarum*“ iz 1953. godine opisuje pet vrsta topola, gde opisima evroazijskih topola (*P. alba* L., *P. nigra* L. i *P. tremula* L.) dodaje i dve američke topole (*P. balsamifera* L. i *P. heterophylla* L.), a potom su usledeli brojni opisi prirodnih i kultiviranih varijeteta i formi. Do vremena Linea poznavanje topola je bilo slabo, ali zato od XVIII veka zbog čestih istraživačkih ekspedicija u Aziju i Severnu Ameriku znanje o topolama se produbljuje. Duby 1828. godine prvi deli topole na dve sekcije i to na *Leuce* i *Aigeiros*, dok 1877. Westmael deli topole na tri sekcije i to *Leuce* Duby, *Aigeiros* Duby i *Tacamachaca* Spach. Dode je 1905. godine uneo veliku pometnju među tadašnje botaničare opisavši veliki broj novih vrsta topola. On samo za *P. nigra* navodi 22 različite vrste, koje su već sve sinonimi za opisane podvrste i kultivare crne topole.

U klasifikaciji roda topola najveći nesklad predstavlja broj vrsta jer se pominje od 22 do 85 vrsta (Eckenwalder 1996). S obzirom na to da su mnogi prirodni hibridi F1

generacije tretirani kao vrste, različito shvatanje definicije vrsta predstavlja razlog velike disproporcije broja vrsta ovog roda. Uzrok ovom je velika fenotipska varijabilnost topola uzrokovana njihovim velikim arealom kao i postojanje velikog broja hibrida, gde ne može da se povuče jasna granica. Iako prirodni hibridi F1 generacije mogu imati doslednu morfologiju i geografsku distribuciju kao njihovi roditelji reda vrste, njihova ravnoteža nestaje seksualnim razmnožavanjem u narednim generacijama (Eckenwalder 1996), tako da ne mogu biti tretirani kao vrste nego kao hibridi. Veruje se da je mogućnost prirodne hibridizacije unutar i između sekcija topola, imala izuzetno važnu ulogu u evoluciji danas postojećih vrsta topola (Eckenwalder 1996, Cervera *et al.* 2005, Hamzes *et al.* 2006, Slavov i Zhelev 2010).

Prema Eckenwalder-ovoj (1996) klasifikaciji topola koja se najčešće koristi, rod *Populus* ima ukupno 29 vrsta podeljenih u 6 sekcija (tabela 1), koje su grupisane na osnovu morfoloških sličnosti i mogućnosti ukrštanja.

Sistematsko mesto:

Carstvo *Plantae*

Odeljak *Spermatophyta*

Pododeljak *Magnoliophytina*

Razred *Magnoliopsida*

Red *Salicales*

Familija *Salicaceae* Lindl.

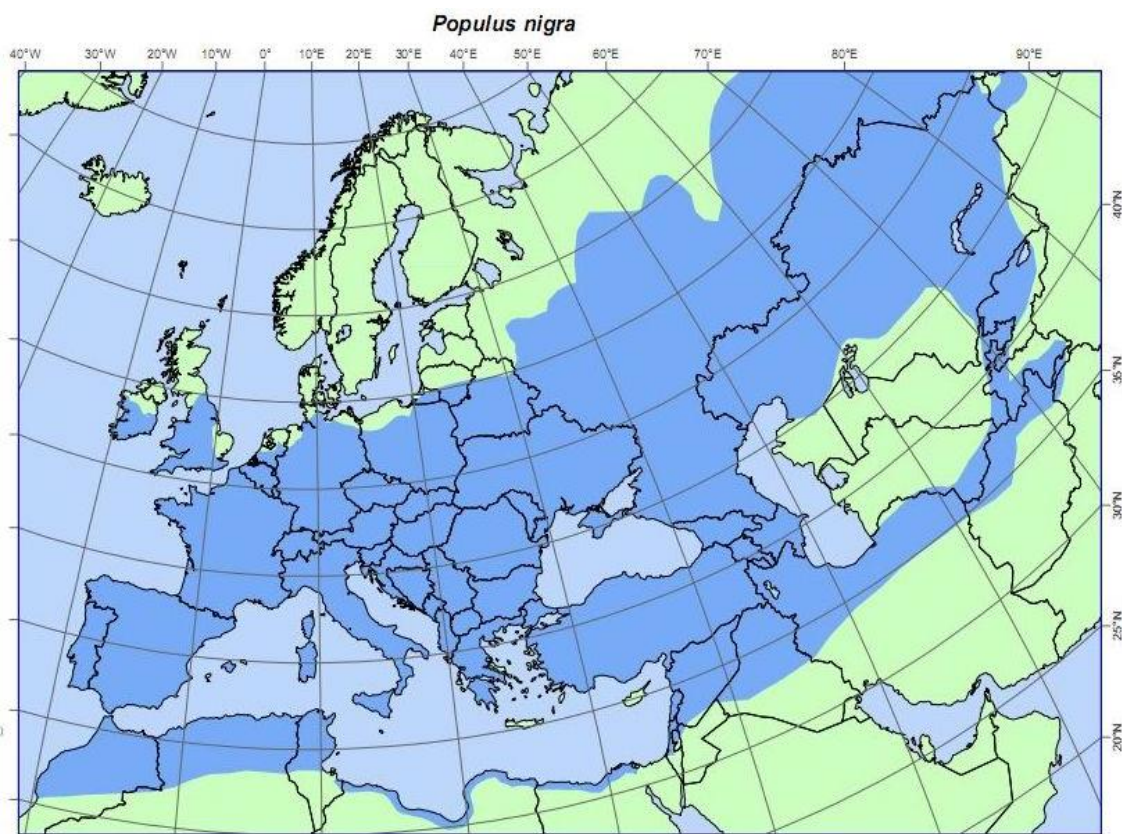
Rod *Populus* L.

Tabela 1 - Klasifikacija topola prema Eckenwalder (1996)

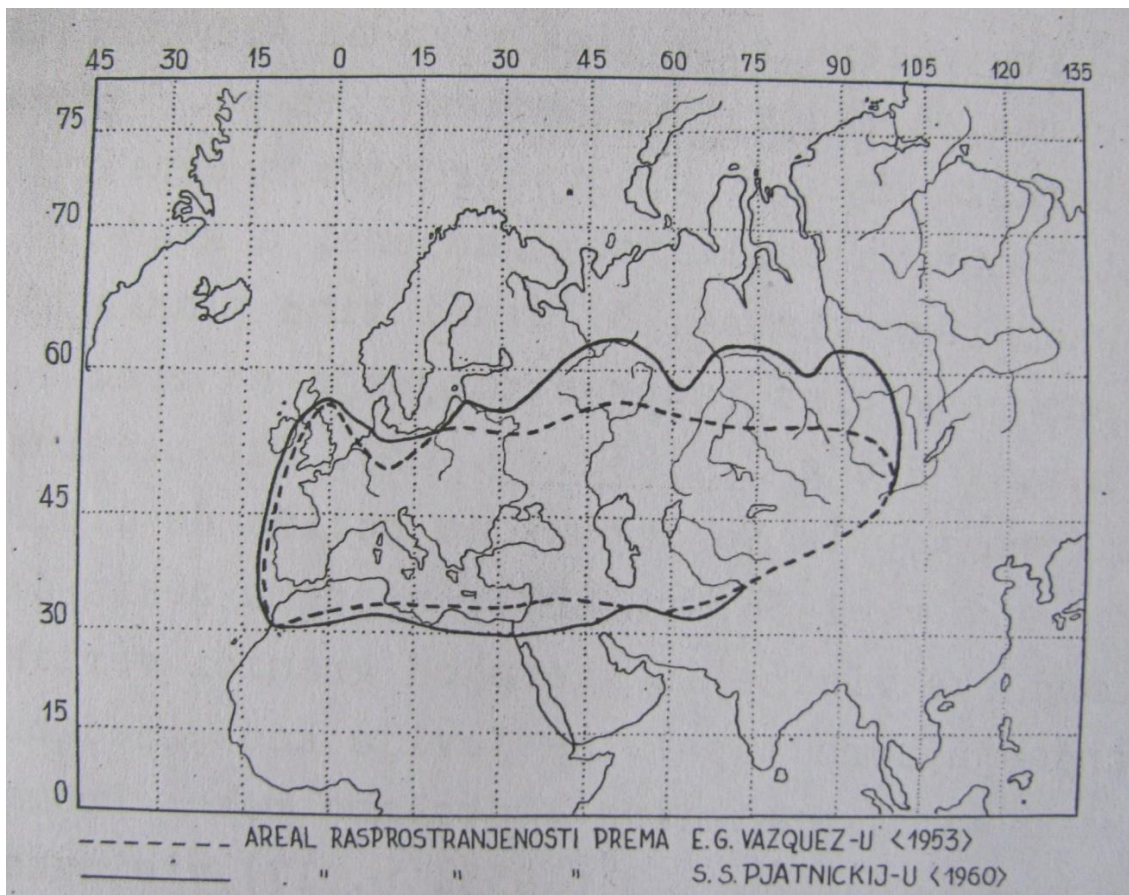
Sekcija	Vrsta	Rasprostranjenje
<i>Abaso</i> Eckenwalder	<i>Populus mexicana</i> Wesmael	Meksiko
<i>Turanga</i> Bunge	<i>P. euhratica</i> Olivier	SI Amerika, Azija
	<i>P. ilicifolia</i> (Engler) Rouleau	Istočna Afrika
	<i>P. pruinosa</i> Schrenk	Azija
<i>Leucoides</i> Spach	<i>P. glauca</i> Haines	Kina
	<i>P. heterophylla</i> L.	SAD
	<i>P. lasiocarpa</i> Olivier	Kina
<i>Aigeiros</i> Duby	<i>P. deltoides</i> Bartr. ex Marsh.	Severna Amerika
	<i>P. fermentii</i> S. Watson	SAD
	<u>P. nigra</u> L.	Evroazija, Severna Amerika
<i>Tacamahaca</i> Spach	<i>P. angustifolia</i> James	Severna Amerika
	<i>P. balsamifera</i> L.	Severna Amerika
	<i>P. ciliata</i> Royle	Himalaji
	<i>P. laurifolia</i> Ledebour	Evroazija
	<i>P. simonii</i> Carrière	Istočna Azija
	<i>P. suaveolens</i> Fischer	SI Kina, Japan
	<i>P. szechuanica</i> Schneider	Istočna Evroazija
	<i>P. trichocarpa</i> Torrey & Gray	Severna Amerika
	<i>P. yunnanensis</i> Dode	Evroazija
<i>Populus (Leuce)</i> Duby)	<i>P. adenopoda</i> Maximowicz	Kina
	<i>P. alba</i> L.	Evropa, Severna Afrika, centralna Azija
	<i>P. gamblei</i> Haines	Istočna Evroazija
	<i>P. grandidentata</i> Vazques & Cuevas	Meksiko
	<i>P. monticola</i> Brandege	Meksiko
	<i>P. sieboldii</i> Miquel	Japan
	<i>P. simaroa</i> Miquele	Japan
	<i>P. simaroa</i> Rzedowski	Meksiko
	<i>P. tremula</i> L.	Evropa, Severna Afrika, SI Azija
	<i>P. tremuloides</i> Michaux	Severna Amerika

1.3. Rasprostranjenost vrste

Područje rasprostranjenja crne topole je izuzetno veliko, nalazi se u centralnoj i južnoj Evropi, na severu Afrike i u centralnom i zapadnom delu Azije (Vanden Broeck 2004). Uglavnom se nalazi u poplavnim dolinama velikih reka umerenog klimatskog područja, a ređe na brežuljkastom terenu (Romanić 2010). Severna granica areala proteže se do Velike Britanije, Danske, Poljske i Baltičkog mora, na sever i istok širi se dolinama velikih reka Dnjeper, Don, Volga i Ural, zatim rekama Ob i Jenisej do 64° severne geografske širine, gde prodire u stepsku oblast. Na istoku areal seže do Kazahstana i centralne Kine, gde se spusta ka severozapadnom delu Indije, severu Pakistana, Avganistana i zauzima veliki deo Irana. Bliskim istokom i severom Afrike, kao južnom granicom areala, proteže se ka Portugaliji, Španiji i Francuskoj na zapad (Tucović 1965, Zhuffa 1974, Romanić 2000, Vanden Broeck 2004).



Karta 1. Areal Crne topole prema EUFORGENu (Vanden Broeck 2003)



Karta 2. Areal Crne topole prema Vazquez (1953) i Pjatnickij (1960) (Tucović 1965).

1.4. Osnovne karakteristike crne topole (*Populus nigra* L.)

Crna topola (*Populus nigra* L.) poznata je u narodu kao janj, jagnjed, jagnjila, čičkan, mazer. Ona je jedini član sekcije *Aigeiros* koji je autohton u Evropi (Vanden Broeck 2005). Njeno rasprostranjenje je direktno vezano za režim plavljenja, podzemnih voda i rasprostranjenja šljunkovitih, peskovitih i peskovito ilovastih aluvijalnih nanosa na kojima crna topola skoro nema konkurenta (Orlović *et al.* 2005). Kao pionirska vrsta plavnih ekosistema, jednog od najugroženijih ekosistema u Evropi i šire, može da se nađe kao izolovano stablo, u manjim grupama ili kao deo mešovityh sastojina topole i vrbe.

Crna topola je u svim svojim životnim fazama pod direktnim uticajem hidrološkog režima reka, od koga najviše zavisi njena regeneracija, ali anoksični uslovi mogu biti fatalni (Barsoum 2001). To su dvodome vrste koje cvetaju u rano proleće 2–3 nedelje pre listanja, neposredno pred prolećne poplave i oprašuju se vetrom.

Istovremeno sa fazom listanja sazreva i seme, koje se raznosi vetrom ili vodom. Za uspešnu regeneraciju potrebno je da se vremenski podudare trenutak oslobadjanja semena sa periodom neposredno posle poplave kada su oformljeni sveži aluvijalni nanosi. Pri opadanju vode seme se zadržava na svakoj neravnini novonastalih aluvijanih nanosa. Seme zadržava vitalnost do 4 nedelje i čim se nađe u povoljnim uslovima počinje da klija već posle 10–24 sati (Jovanović 2000). Za nekoliko dana nići će ponik gust kao četka u kome će se pored crne topole nalaziti i biljčice bele topole i bele vrbe. U prve dve godine u malatu se može naći i do milion biljčica po hektaru, dok do četvrte godine od tog broja ostane svega 100 000–150 000 biljčica. Od prvobitnog ponika vremenom ostaje svega 0.5–1.0%, a u zrelim sastojinama još manje (Jovanović 1967, prema Romaniću 2000). Prema nekim zapažanjima stabla generativnog porekla su većinom otpornija prema raznim oboljenjima od stabala vegetativnog porekla (Jovanović 2000). Podmlađenje pod sklopom je otežano ili nemoguće.

Crna topola je sposobna i za vegetativno razmnožavanje kao alternativa regeneraciji iz semena. Ovakav oblik razmnožavanja se javlja u slučaju dugog perioda poplave i/ili usled mehaničkih oštećenja roditeljskih stabala, uspavanih korenskih primordija i pupoljaka koji su stimulisani da proizvode nove izbojke i korenje (Barsoum 1998). Vegetativno razmnožavanje se odvija iz izbojaka i iz izdanaka na mestima gde je došlo do mehaničkih povreda drveta ili je deo biljke delimično zatrpan zemljom, ili uzimanjem dela biljke (reznice) (Legionnet *et al.* 1997). Među svim ovim mogućnostima bespolnog razmnožavanja razmnožavanje reznicama predstavlja najčešći oblik razmnožavanja u plavnom okruženju (Barsoum 2001). Ovakvim načinom razmnožavanja jedan genotip može da se održi na istom mestu mnogo duže od životnog ciklusa jednog stabla (Strauss 1999, prema Vanden Broeck 2004).

Tabela 2. Pregled morfoloških karakteristika crne topole (*Populus nigra* L.) (Tucović 1954, Vilotić 2000, Jovanović 2010, Romanić 2010)

Deo stabla	Karakteristike
Korenov sistem	Površinsko – srcast, sa nekoliko dubokih žila. Površinsko korenje se pruža radijalno od stabla i do 25 m, a u dubinu i preko 3 m.
Stablo	Drvo prvog reda, naraste do 40–45 m visine i prečnika do oko 3 m.
Kora	U početku je glatka, pepeljasto siva, zatim tamnosiva, duboko ispucala i karakteristično izbrazdana. Često se na donjem delu stabla stvara tzv. ikričavost, koja nastaje od uraslih spavajućih pupoljaka.
Drvo	Jedričava, difuzno-porozna vrsta. Beljika žućkasto bele boje, dok je srčevina sivkasta do zeleno-sivkasta, u blizini srži često crvenkasta. Drvo je meko, grubo, slabog sjaja i bez mirisa.
Krošnja	Razvijena, široka i vrlo granata, ali dosta retka.
Grančica	Okrugle, bez rebara na kori. Mlade grančice lepljive.
Pupoljak	Kupasto zašiljeni, sa sjajnom smolastom prevlakom.
List	Mlado lišće rombično, odraslo dugo 5–10 cm, široko 2,5–6 cm; sa dugačkom bočno spljoštenom peteljkom. Lišće izdanaka bude i 13–16 cm dugo i široko. Lišće je pri osnovi klinasto, a po obodu nazubljeno. Lista u aprilu-maju posle cvetanja. Period listanja traje 10–20 dana i poklapa se sa sazrevanjem semena. Pri osnovi lista nema žlezda.
Cvet	Cveta pre listanja, krajem marta. Dvodomna vrsta, sa cvetovima u visećim resama. Muški cvetovi su 4–6 cm dugi, tamno crvene boje. Ženski cvetovi su 8–10 cm dugi, zelenkasto-žućkaste boje. Razvijaju se na prošlogodišnjim izbojcima.
Plod	Plodonosi obilno svake godine u maju-junu. Plod je čaura u kom se nalazi veliki broj semenki. Veliki deo semena raznosi se vetrom i vodom na velike udaljenosti. Seme, kada se nađe u povoljnim uslovima, počinje da klija već posle 10–24 sata.
Životni vek	Pod povoljnim uslovima može da živi i preko 100 godina, na nepovoljnim staništima ne živi duže od 50 do 60 godina.



Slika 1. Evropska crna topola (*Populus nigra* L.) (Original book source: Prof. Dr. Otto Wilhelm Thomé Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz 1885, Gera, Germany, [wikipedia.org/wikipedia/](https://www.wikipedia.org/)).

1.5. Pregled dosadašnjih istraživanja

Analizom varijabilnosti unutar i između populacija crne topole, primenom morfoloških, anatomskih i molekularnih markera bavili su se brojni istraživači. Pred procene i analize varijabilnosti, ciljevi tih istraživanja su se odnosili na utvrđivanje adaptabilnih svojstava zasnovanih na ovim parametrima, stvaranje brzorastućih sorti, identifikaciju superiornih genotipova i ispitivanje varijabilnosti pomenutih svojstava između različitih klonova, odnosno genotipova, populacija i provenijencija (Stojnić 2013). Pregled pojedinih istraživanja u daljem tekstu prikazan je po oblastima koja su obuhvatila istraživanja vezana za morfologiju lista, anatomiju lista i primenu molekularnih markera u cilju utvrđivanja genetičke varijabilnosti.

1.5.1. Istraživanja morfoloških karakteristika listova

Morfološke karakteristike lista su značajne karakteristike vrste, koje su delimično pod genetičkom kontrolom, tako da su određene karakteristike nepromenljive, dok su neke pod manjim ili većim uticajem ekoloških faktora sredine. Determinacija biljnih vrsta na osnovu morfometrijskih karakteristika lista je bila predmet brojnih istraživanja međupopulacione i unutarpopulacione varijabilnosti drvenastih vrsta (*Populus nigra* L., Krstinić *et al.* 1997, Kajba i Romanić 2002, Alba *et al.* 2002, Brus *et al.* 2010, Maksimović i Šijačić-Nikolić 2013, Čortan *et al.* 2013, 2014, Kovačević 2014; *Alnus incana* L. i *Alnus glutinosa* L., Poljak *et al.* 2014; *Quercus trojana* Webb., Ballian *et al.* 2014; *Prunus avium* L., Ballian *et al.* 2012, Nonić *et al.* 2013; *Quercus robur* L., Bašić *et al.* 2007, Ballian *et al.* 2010; *Ulmus minor* Mill., Zebec *et al.* 2010; *Fagus sylvatica* L., Šijačić-Nikolić *et al.* 2012, 2013; *Betula pendula* Roth., Kajba 1996; *Ulmus effusa* Willd., Devetaković i Šijačić-Nikolić 2013; *Aesculus hippocastanum* L., Ocokoljić *et al.* 2013; *Acer platanoides* L., Simonović *et al.* 2013. i mnoga druga)

Morfološka varijabilnost listova topola kao i drugih drvenastih vrsta je velika. Velika varijabilnost listova može da se primeti u zavisnosti od toga u kom delu krošnje se nalazi, da li je to list grančice dugorasta ili kratorasta, na kom delu grančice se nalazi, da li je u pitanju list biljke u juvenilnoj i adultnoj fazi razvoja, da li se razvio u proleće

ili na leto (preformed i neoformed leaves – Eckenwalder 1996, Tucović 1965, Dickmann 2001). Tucović (1965), sprovodeći sistematska i bioekološka istraživanja crne topole u Srbiji, lisni polimorfizam u okviru jednog stabla dovodi u vezu sa različitim ekološkim uslovima koji postoje oko tog stabla. On na grančicama dugorasta i kratkorasta uočava bazalno, srednje i gornje lišće, koje se razvija pod uticajem određenih genetičkih i spoljašnjih faktora. Analizirajući ovo lišće autor uočava značajnu razliku koja ukazuje da je list plastičan organ na stablu crne topole. Potpuno formirani listovi duž grančice dugorasta mnogo se razlikuju po veličini i obliku, međutim u procesu formiranja dugorasta najmanje se menjaju bazalni listovi koji su veoma slični listovima kratkorasta. Listovi sa vrha grančice su znatno manjih dimenzija, često zakržljali jer se razvijaju u nepovoljnim uslovima za njihov potpun razvoj. Autor ističe kako su po obliku i dimenzijama na dugorastu, posebno izdvajaju jedino listovi srednjeg dela grančice. Između formiranih listova duž grančice kratkorasta isto se uočavaju značajne razlike, među kojima su listovi srednjeg dela po veličini i dimenzijama najkarakterističniji i potpuno formirani. Autor izdvaja listove srednjeg dela grančica kao najvažnije za karakterisanje pojedinih sistematskih kategorija. Uočenu zakonomernost u rasporedu listova duž grančica autor je primetio u celoj kruni. Poredeći listove srednjeg dela grančica dugorasta i kratkorasta, zabeležio je veće dimenzije listova dugorasta koji se odlikuju lučnom osnovom, dok su listovi kratkorasta manji i sa klinastom osnovom. Samardžić je (1996), proučavajući morfologiju lista, primetila statistički značajne razlike između grančica kratkorasta i dugorasta i to za četiri svojstva: dužina lista, širina lista, dužina peteljke i prvog nerva i horizontale. Iste oblike osnove lista potvrđuju i drugi literaturni podaci (Rehder 1940, prema Zhuffa 1974), koji za listove dugorasta kažu da su rombično ovalni, ušiljena vrha, fino nazubljenog ruba, dok su listovi kratkorasta manji, širi i često zaobljene baze. Postoje razlike i između lista juvenilnih i odraslih stabala topola (Slavov i Zhelev 2010), koje se ogledaju u veličini, obliku i nazubljenosti. Eckenwalder (1996) opisuje razlike između potpuno formiranog lista i još uvek potpuno neformiranog lista, koje se ogledaju u teksturi, obliku i nazubljenosti lista.

Slične razlike primećene su i kod drugih vrsta drveća, tako Trinajstić i Franjić (1996) na osnovu analize lista hrasta lužnjaka ukazuju na postojanje razlika između listova grančice kratkorasta i dugorasta. Razlike između lista grančice kratkorasta i dugorasta primećene su i kod breze (Trinajstić et al. 2001, Kovačić i Simić 2001,

Kovačić i Nikolić 2005). Mark *et al.* (1998) razlike anatomskih i morfoloških osobina lista breze dovodi u vezu sa položajem u kruni, sa starošću stabla kao i sa uslovima sredine. Razlike su primećene i kod juvenilnih i adultnih stabala kitnjaka i lužnjaka (Kleinschmit *et al.* 1995), što je karakteristično kod mnogih vrsta da su listovi juvenilnih stabala manji od adultnih (Givnish 1987), dok je kod topole obrnuto. Kod *Populus euphratica* Oliv. pominju se razlike u veličini i obliku lista u zavisnosti od vegetacionog perioda, izloženosti suncu i vetru, nivoa podzemne vode i temperature (Zhuang *et al.* 2011). Kod *Fraxinus angustifolia* Vahl. Jarni *et al.* (2011) isto ističe uticaj svetlosti tako da su listovi senke mnogo veći nego oni koji su izloženi punoj svetlosti. Uticaj svetlosti na veličinu lista pominje i Perović (2014), on navodi da kada su listovi u senci, površina lista se povećava, kao „kompenzujući mehanizam“ usled pojave sniženja intenziteta fotosinteze. Opšte je poznato da je veličina lista u korelaciji i sa dostupnom vodom (Taiz i Zeiger 2002), vrste koje rastu u području sa većom količinom padavina imaju duže listove (Membrives *et al.* 2003). Tu je i nadmorska visina kao jedan od faktora, povećanjem nadmorske visine površina lista se smanjuje, što je uslovljeno manjim temperaturama vazduha i koncentracijom CO₂ (Kao i Chang 2001). Generalno, posmatrajući šumski sklop, lišće većih dimenzija će se naći unutar sklopa gde su vlažniji uslovi i gde je lišće u zaseni, dok je lišće svetlosti, koje se nalazi u gornjem delu sklopa i koje je izloženo suvljim uslovima, sitnije (Givnish i Vermeij 1976). Listovi biljaka su, za razliku od drugih biljnih organa, najviše izloženi uticaju spoljašnje sredine, pa se varijabilnost njihovih svojstava povezuje sa adaptacijom na specifične stanišne uslove; biljke koje rastu u izuzetno toplim, aridnim krajevima ili u izuzetno hladnim krajevima i krajevima gde duvaju jaki vetrovi, imaju manje lišće.

Veliki doprinos poznavanju varijabilnosti crne topole u Evropi dali su Van Dam *et al.* (2002) u okviru EUROPOP projekta (van Dam i Bordacs 2002). Projekat je obuhvatio ukupno 9 zemalja i 8 rečnih sistema (Dunav, Drome, Ebro, Rajna, Ticino i Usk), sa ukupno 23 populacije. Istraživanje je sprovedeno u okviru prirodnih populacija i u okviru postojećih banki gena svake zemlje učesnice. Istraživanje je bazirano na nivou nekoliko genetičkih markera (morfološki, izoenzimi, AFLP, cpDNA i SSR), kombinujući tradicionalne i moderne tehnike. Na nivou svih markera utvrđena je velika varijabilnost na unutarpopulacionom, na međupopulacionom nivou kao i između rečnih sistema. Oglad za proučavanje varijabilnosti morfometrijskih karakteristika lista

postavljen je u svakoj zemlji članici ovog projekta. Reznice sakupljene sa stabala u prirodnim populacijama i iz banki gena su pikirane u rasadniku. Kao kontrolni podaci su korišćeni uzorci iz EUFORGEN-ove kolekcije. Sakupljano je lišće sa vrha sadnica na kome je analizirano sedam kvantitativnih karakteristika (dužina lista, širina lista, odnos dužine i širine, dužina peteljke i odnos dužine peteljke i lista, ukupna dužina lista sa peteljkom, odnos dužine i širine lista) i pet kvalitativnih karakteristika (oblik osnove, oblik mesta spajanja peteljke i lista, oblik vrha lista, dlakavost i stepen dlakavosti). Ove karakteristike su korištene u okviru EUFORGEN *Populus nigra network* za utvrđivanje razlika između raznih vrsta topola (Van Slycken 1996). Lefevre *et al.* (2002) su zabeležili veliku varijabilnost ispitivanih morfoloških svojstava lista, pri čemu su primetili da su uzorci sa juga Francuske bili manjih dimenzija od onih uzoraka sakupljenih na većim nadmorskim visinama na Alpima i od uzoraka jugozapadnog regiona Francuske. Smanjenje lisne površine sa nadmorskom visinom zabeležio je i Tucović (1965) idući od nizijskih ka brdskim krajevima. Kao karakteristike koje se najviše razlikuju između vrsta Gebhardt *et al.* (2002) izdvaja dužinu lista (dužinu glavnog nerva) i dužinu peteljke. Alba *et al.* (2002) posebno izdvaja kvantitativna i kvalitativna morfološka svojstva lista u populacijama Španije. U prirodnim populacijama listovi su bili izduženiji (dužina lista je bila veća od širine), gde je najveću varijabilnost pokazala dužina peteljke sa koeficijentom varijabilnosti od 32.3%. Zabeležene su statistički značajne razlike unutar populacija za sve karakteristike, dok je razlika između populacija zabeležena samo za dužinu peteljke. Različiti oblici oblika osnove, oblika vrha lista i mesta spajanja peteljke sa listom prisutni su u populacijama, a sam oblik lista između populacija je bio sličan. Poredeći list stabala koja nisu reproduktivno zrela sa zrelim stablima, primetili su da stabla koja još uvek nisu reproduktivno zrela imaju veći list i veću peteljku, dok su kvalitativne osobine slične. Poredeći uzorke iz banke gena, primetili su da veličina lista i peteljke opada u pravcu sever-jug, tako da su listovi u populaciji reke Ebro bili značajno manji od populacija Duero i Taho. Bez obzira na poreklo, listovi su imali sličan oblik osnove i vrha lista. Ovaj projekat je obuhvatio i istraživanje nekoliko populacija iz regiona, gde su Kajba i Romanić (2002) ispitivali sličnosti između pet prirodnih populacija crne topole duž reke Drave u Hrvatskoj na osnovu diskriminantne analize. Za analizu su sakupljeni uzorci lista grančice kratkorasta sa stabala starosti 3–5 godina. Za kontrolu su uzeti uzorci

klonova iz rasadnika i uzorci sa odraslih stabala evropske i američke crne topole i njihovih hibrida. Na osnovu rezultata analize sedam morfoloških svojstava lista utvrđeno je postojanje statistički značajnih razlika između populacija za svojstva: dužina i širina liske, udaljenost baze od najšireg dela lista, i za širinu lista na 1 cm od samog vrha lista, dok su ostala svojstva nisu pokazala koja su pod većom genetičkom kontrolom nisu pokazala značajnu međupopulacijsku varijabilnost (dužina peteljke, broj zubaca na dužini od 3 cm lisnog ruba i ugao između glavnog nerva i prvog bočnog nerva). Autori izdvajaju svojstva koja su pod snažnom genetičkom kontrolom kao ključne u proceni unutarpopulacione i međupopulacione varijabilnosti, kao i za procenu introgresije gena u genom domaće crne topole. U okviru istraživanih populacija nije utvrđeno da postoje jedinke koje bi po svojim svojstvima mogle biti svrstane u američke crne topole što ukazuje da ne postoji introgresija gena američke crne topole u genom domaće crne topole.

Jedno od većih istraživanja varijabilnosti populacija crne topole na području Evrope, bazirano na analizi morfometrijskih svojstava lista odraslih stabala, obuhvatilo je 12 populacija duž reke Dunav (Kovačević 2014), od izvora u Nemačkoj pa do ušća u Crno more u Rumuniji. Autor je na osnovu koeficijenta varijacije utvrdio da najveći doprinos diferencijaciji između i unutar populacija doprinose sledeći parametri: širina liske na 1 cm od samog vrha liske, rastojanje između najšireg dela liske i baze liske, i odnos rastojanja između najšireg dela liske i baze liske i širine liske. Parametri koji su pokazali najveću stabilnost su bili broj nerava sa leve i desne strane i odnos rastojanja između najšireg dela liske i baze liske i dužine liske. Korišćenjem analize grupisanja i analize glavnih komponenata uočeno je da su najbližije populacije bile populacije koje su i geografski najbliže, a to su populacija iz Nacionalnog parka Dunav-Drava iz Mađarske, Nacionalnog parka Kopački rit iz Hrvatske i Specijalnog rezervata prirode Gornje Podunavlje. Veliko iznenađenje bile su populacije Rezervat biosfere Delta Dunava iz Rumunije i Nacionalni park Lonsko polje iz Hrvatske, koje su grupisane u jedan klaster. Autor je ovo objasnio na osnovu molekularne analize ovih populacija (Jelić *et al.* 2014), gde kaže da je populacija Lonsko polje verovatno u skorije vreme prošla kroz značajno smanjenje populacije i smanjenje varijabilnosti.

Kajba *et al.* (1999) proučavali su varijabilnost lista crne topole u sedam mladih populacija duž reka Drave i Save u Hrvatskoj, koja su poređena sa odraslim stablima *Populus deltoides*, *P. Nigra*, *P. Nigra „Italica“* i „I-214“. Analizirano je šest morfometrijskih svojstava kao i kod Krstinić *et al.* (1997), na osnovu kojih je utvrđeno postojanje jedinki koje bi mogle biti američka crna topola međutim potomstvo domaće crne topole preovladava. Razlici između domaće i američke topole najviše je doprineo ugao između prvog bočnog nerva i horizontale. Istraživanje varijabilnosti populacija crne topole isključivo na nivou morfologije lista odraslih stabala sprovedeno je u Sloveniji duž reka Save i Mure (Brus *et al.* 2010). U ovo istraživanje autori su uključili i nekoliko stabala kanadske topole (*Populus × euramericana*), kako bi uvideli koja su to ključna morfološka svojstva lista koja je razlikuju od domaće topole. Varijabilnost unutar istraživanih populacija je bila velika, dok je između populacija bila znatno manja. Poredeći domaću crnu topolu sa kanadskom primećene su signifikantne razlike u obliku vrha lista i dužine peteljke, gde je crna topola imala nešto izduženiji list i kraću peteljku. Autori ističu dužinu peteljke kao značajan identifikacioni parametar između crne topole i kanadske topole i njenih klonova.

Na osnovu morfoloških karakteristika lista domaće crne topole, Krstinić *et al.* (1997) pokušali su da procene stepen introgresije u potomstvu tri prirodne populacije duž Save u Hrvatskoj. Analizirano je šest morfometrijskih svojstava na listovima kratkorasta trogodišnjeg generativnog potomstva, a za kontrolne podatke su koristili listove kratkorasta jedne dvestogodišnje crne topole, jedne *P.nigra var Italica*, *P. Deltoides cl. Lux 618* i *P. × euramericana cl I-214*. Na osnovu rezultata analize posmatranih morfoloških svojstava lista utvrđeno je da u potomstvu preovladavaju fenotipovi koji su najbližiji domaćoj crnoj topoli, što objašnjavaju rekombinacijom, odnosno transgresijom u F₂ generaciji. Neka svojstva koja su karakteristična za američku crnu topolu (*Populus deltoides* Bartr.), kao što su širina lista, dužina peteljke, ugao između prvog bočnog nerva i horizontale, ukazuju na postojanje introgresije gena američke crne topole u genom domaće crne topole. Svojstva koja su pod jakom genetskom kontrolom, pogodna su za utvrđivanje hibridnosti potomstva, a to su: ugao između prvog bočnog nerva i horizontale, udaljenost baze od najšireg dela lista, oblik baze, širina lisice na udaljenosti 1 cm od samog vrha i gustina i oblik zubaca. Poređenjem morfoloških parametara lista Kajba *et al.* (2004) utvrdio je razlike između

dlakave crne topole (*Populus nigra* spp. *caudina* Ten.) koja raste duž Neretve u Bosni i Hercegovini i domaće crne topole duž Dunava, Save i Drave u Hrvatskoj. Evidentna razlika između ove dve vrste bila je u veličini lista, dok su se značajne razlike ogledale u distanci između osnove i najšireg dela liske, širini i dužini liske, uglu između centralnog nerva i prvog bočnog, dok je najmanja razlika utvrđena kod dužine peteljke. Manje dimenzije lista dlakave crne topole ogledaju se u adaptaciji na uslove staništa koji su kseroterniji od staništa domaće crne topole. Populacija dlakave crne topole je imala i manju varijabilnost, koja je objašnjena time što je ova populacija prostorno izolovana i verovarno pod uticajem genetičkog drifta. Distribucija i genetička varijabilnost ove vrste treba detaljnije da se ispita na području Mediterana, kako bi se mogle preduzimati potrebne konzervacione mere za očuvanje ovog genetičkog resursa.

S obzirom na to da su morfometrijska svojstva lista ključna u razlikovanju pojedinih klonova topola, Bisoffi i Cagelli (1992) su pokušali da utvrde koliko bi oblik i veličina lista doprineli u razlikovanju pojedinih klonova topola u sekciji *Aigeiros* Duby. Na listu su izračunali koordinate za 10 karakterističnih tačaka na osnovu kojih su izračunate sve karakteristične udaljenosti na listu. Analiza varijanse je posebno izdvojila dužinu i širinu lista kao i veličinu ureza baze lista, kao osobine koje imaju veliki značaj u razlikovanju pojedinih klonova. Autori ističu da ovakva analiza lista može imati značajnu ulogu ali samo kao pomoćna metoda bazirana na računarskoj obradi podataka. Kovačević *et al.* (2000) u okviru dva rasadnička ogleda sa 20 klonova američke crne topole (*Populus deltoides* Bartr.) primetio visoku heritabilnost (oko 60% i više) kod parametara oblika lista (odnosno raznih merenih dužina i širina liske). Proučavajući populacije *Populus tremuloides* Michx., Barnes i Han (1992) su utvrdili da parametri odnosa dužine i širine lista, rastojanje od baze liske do najšireg dela liske, kao i broj zuba i dlakavost pupova i izbojaka najviše doprinose razlikama između ispitivanih populacija. Morfometrijske parametre lista na jednogodišnjim izbojcima klonova iz sekcije *Leuce* ispitali su Tomović i Orlović (1994), gde su odredili i meru njihove heritabilnosti. Oni su dobili visoke koeficijente heritabilnosti za sve proučavane parametre (preko 85%), dok su parametri razmak od najšireg dela do vrha lista, širina lista i odnos širine lista na polovini dužine glavnog nerva i dužine glavnog nerva imali nešto manje koeficijente (ispod 80%). Jovanović i Tucović (1964) proučavajući

varijabilnost potomstva monoecijskog stabla crne topole u okolini Kosovske Mitrovice utvrđuju da je najvarijabilnije svojstvo dužina peteljke, pa zatim dužina i širina lista.

Batos (2010) pominje kontroverznost brojnih studija o značaju morfometrijske analize lista za determinaciju vrste i nižih kategorija, u nekim slučajevima oni su omogućili identifikaciju vrste ili hibrida, a u nekim slučajevima su potvrdili izrazit uticaj sredinskih faktora, kao što su stanište, godina, sezona i uticaji faktora u okviru individue, kao što je pozicija lista, kao i međusobni uticaj pojedinih faktora. Širina varijabilnosti morfoloških karakteristika upućuje na veliku plastičnost vrste i nivo adaptivnosti, a dobijeni rezultati opravdavaju značaj taksonomskih studija na bazi kvantitativnih osobina na nivou vrste i individue. Što je veća varijabilnost veća je i mogućnost preživljavanja, odnosno adaptacije na promenjene uslove okoline tokom relativno dugog životnog ciklusa drvenastih vrsta (Zebac *et al.* 2010).

1.5.2. Istraživanja anatomskih karakteristika listova

Stome predstavljaju posebne otvore na listu preko kojih se, osim uspostavljanja komunikacije između unutrašnje atmosfere u biljci i spoljašnje atmosfere, reguliše i odavanje vode iz biljke i to u vidu vodene pare (transpiracija) i apsorpcija ugljendioksida (CO₂) potrebnog za fotosintezu. Svojstva stoma (dimenzije i gustina) su karakteristike vrste koje su genetski uslovljene, ali takođe varijabilnost velikim delom može biti uslovljena mikrostanišnim uslovima kao i globalnim promenama ekosistema (Aasama *et al.* 2001, Xu i Zhou 2008, Zhang *et al.* 2012). Pored svetlosti, temperature i vode, koje su primarni faktori uticaja, na osobine stoma veliki uticaj ima i sadržaj CO₂ u atmosferi, na koji one reaguju u smislu prirodne ekofiziološke adaptacije biljke na promenjene uslove sredine (Batos 2010). Iako površina stoma iznosi 1–5% od površine lista kroz njih se transpiracijom izgubi čak oko 2/3 vode koja se nalazi u biljci, što je tridesetak puta više vode nego kroz druge delove lista (Vukadinović 1999). Otvorene stome su elipsastog oblika, prosečne širine otvora 4–12 µm i dužine 10–40 µm (Vukadinović 1999), dok se broj po jedinici površine kreće od 5–1000/mm² (Hetherington i Woodward 2003). Mogu da se nalaze na obe strane lista – amfistomalni tip ili samo na jednoj strani, gornjoj – epistomalni tip, ili češće samo na donjoj strani lista – hipostomalni tip (Camargo i Marengo 2011). Amfistomalni tip se često nalazi u

aridnim uslovima, dok je hipostomalni tip češći kod biljaka u mezofilnim uslovima (Parkhurst 1978, prema Camargo i Marengo 2011); izuzetno redak epistomalni tip se može naći kod vodenih biljaka kao što su lokvanji (Lawson 2009).

Anatomska svojstva biljaka su dobri indikatori kvaliteta staništa, jer ispoljavaju varijabilnost i u odnosu na mikroklimatske uslove (Barber *et al.* 2004). Gustina i veličina stoma smatraju se osnovnim ekofiziološkim faktorima zbog svog zajedničkog delovanja na provodljivost stoma (Holland i Richardson 2009). Još 1931. godine Penford (prema Orlović 1992) je utvrdio da veličina i broj stoma zavise od vlažnosti zemljišta i to tako što se u uslovima nedovoljne vlažnosti broj stoma po jedinici lisne površine povećava. Isto je potvrdio Gindel (1969), analizirajući gustinu i dužinu stoma 32 drvenaste vrste u Izraelu u različitim ekološkim uslovima, sa i bez navodnjavanja. Gustina stoma je bila značajno veća kod stabala koja nisu zalivana nego kod stabala koja su zalivana. Stome su bile prisutne i na licu i na naličju lista kod vrsta koje su se uspešno aklimatizovale na date uslove i na nekim autohtonim vrstama, tako da su ove vrste, za razliku od vrsta kod kojih su stome prisutne samo na naličju, izdvojene kao vrste koje su sposobne da se aklimatizuju na uslove višegodišnjih suša. Veća gustina stoma primećena je i kod stabala jabuke koja nisu zalivana za razliku od zalivanih (Elias 1995). Ispitujući stomatalne karakteristike klonova *Populus trichocarpa* Torr. & Gray na dva lokaliteta, suvljem i vlažnijem, Dunlap i Stettler (2001) su primetili da su klonovi na suvljem staništu imali veću gustinu stoma po jedinici površine lista kao i sitnije stome u poređenju sa klonovima sa vlažnijeg staništa. Negativna korelacija između gustine stoma i vlažnosti zemljišta je primećena i kod *Populus balsamifera* L. (Hamanishi *et al.* 2012), višegodišnje trave *Leymus chinensis* (Trin.) Tzvel. (Xu i Zhou 2008), *Prunus armenicaca* L. (Laajimi *et al.* 2011), *Cinnamomum camphora* (L.) J. Presl. (Zhao *et al.* 2006), *Olea europaea* L. (Ennajeh *et al.* 2010) Hetherington i Woodward (2003) promene u gustini stoma dovode u direktnu vezu sa gubitkom vode u biljci, a i generalno u njenoj sredini. Prisustvo velikog broja stoma manjih dimenzija u sušnijim stanišnim prilikama predstavlja kserotermnu adaptaciju na stanišne uslove.

Brojna istraživanja pokazuju osetljivost stomatalnih karakteristika na svetlost, tačnije gustina stoma se smanjuje smanjenjem intenziteta svetlosti, tako da listovi senke imaju manju gustinu stoma od listova svetlosti (Hovenden i Vanden Schoor 2004, 2006,

Sask *et al.* 2003, 2006, Richardson *et al.* 2000, Givnish 1988, Herrick *et al.* 2003). Listovi svetlosti *Quercus velutina* Lam. imaju značajno više stoma po jedinici površine (prosek = 528/mm²) od listova senke (prosek = 471/mm²) (Osborn i Taylor 1990). Uticaj svetlosti je uticao i na širinu stoma kod *Quercus robur* L., koja je bila značajno veća kod lišća svetlosti (Batos *et al.* 2010a). Lake *et al.* (2001) ističe kako gustina stoma kod *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. raste sa intenzitetom svetlosti. Istražujući rast *Spondias purpurea* L. pod različitim uslovima svetlosti, Barrios i Hernandez (2003) su primetili takođe kako gustina stoma raste sa povećanjem intenziteta svetlosti. Veliku razliku u gustini stoma lista svetlosti i senke Poole *et al.* (2006) su zabeležili kod *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., gde je gustina stoma lista senke bila čak preko 70% manja od lista svetlosti. Kod *Carapa guianensis* Aubl., brzorastuće drvenaste vrste koja raste u amazonskim šumama, gustina stoma lista svetlosti je bila 47% veća od lista senke (Camargo i Marengo 2012). Prema Miyazawa *et al.* (2006) smanjenjem intenziteta svetlosti smanjuje se i gustina ćelija epidermisa. Smanjenje gustine stoma sa smanjenjem intenziteta svetlosti praćeno je porastom veličine stoma što je objašnjeno procesom prilagođavanja stoma date vrsta na dostupnu svetlost duž cele biljke (Eensalu 2008).

Uticaj promene nadmorske visine na gustinu i veličinu stoma Holland i Richardson (2009) su ispitali na dve drvenaste vrste (*Betula papyrifera* var. *Cordifolia* (Reg.) Fernald i *Sorbus americana* Marshall) i dve zeljaste vrste iz prizemnog sprata (*Cornus canadensis* L. i *Dryopteris carthusiana* Vill.). Veličina ćelija zatvaračica se povećavala s nadmorskom visinom kod sve četiri vrste, dok promene gustine stoma nisu primećene ni kod jedne vrste. Istražujući, između ostalog, varijabilnost stoma kod *Picea crassifolia* Com. na različitim nadmorskim visinama planine Qinghai u Kini, Qiang *et al.* (2003) su utvrdili da broj stoma raste sa povećanjem nadmorske visine od 3000 m, dok povećanjem nadmorske visine iznad ove granice broj stoma počinje da opada. Iako koncentracija atmosferskog CO₂ utiče na gustinu stoma, efekti brojnih faktora sredine, kao što su temperatura, svetlost i padavine, mogu da umanje efekat koncentracije CO₂ na gustinu stoma na nadmorskoj visini koja je veća od optimalne za rast date vrste. Isto potvrđuju Li *et al.* (2006) gde kod hrasta *Quercus aquifolioides* Rehder & EH Wilson na Himalajima broj i dužina stoma rastu do 2800 m nadmorske visine, a zatim naglo opadaju. Istražujući vegetaciju planinskog regiona, Körner *et al.* (1989) utvrđuju da je

gustina stoma bila veća na većim nadmorskim visinama. Provodljivost stoma kod *Vaccinium myrtillus* L. na Austrijskim Alpama (Körner *et al.* 1979) je bila manja sa povećanjem nadmorske visine, dok se gustina stoma povećavala sa promenom nadmorske visine (Woodward *et al.* 2002). Hovenden i Vanden Schoor (2004) smatraju da je trend smanjenja dužine lista i povećanja gustine stoma sa nadmorskom visinom kod *Nothofagus cunninghamii* (Hook.) Oerst. rezultat prilagođavanja promenama faktora sredine. Morfologija lista se generalno menja sa nadmorskom visinom kod svih vrsta i to je povezivano sa promenom temperature, međutim Hovenden i Vanden Schoor (2006) povezuju promenu intenziteta svetlosti sa nadmorskom visinom. Istražujući morfologiju *Nothofagus cunninghamii* (Hook.) Oerst. autori su pratili razvoj sadnica u stakleniku, koje potiču sa četiri različite nadmorske visine, u kontrolisanim uslovima intenziteta svetlosti. Rezultati istraživanja pokazuju značajnu interakciju između intenziteta svetlosti i nadmorske visine za dimenzije lista i gustinu stoma, sa kojima su bile u pozitivnoj korelaciji.

Biljke većinom reaguju na povećanje atmosferskog CO₂, a njihove promene se ogledaju u promeni stomatalnog aparata i/ili gustine stoma (Miyazawa *et al.* 2006). Promena broja stoma po jedinici površine u zavisnosti od povećanja koncentracije CO₂ kod mnogih vrsta je bila različita. Tako, u zavisnosti od vrste, gustina stoma se povećanjem koncentracije CO₂ kod nekih vrsta smanjuje, kod nekih povećava, a kod nekih promene nisu zabeležene (Ceulemans *et al.* 1995, Woodward i Kelly 1995, Woodward *et al.* 2002), dok se stomatalna provodljivost u svim slučajevima smanjuje (Medlyn *et al.* 2001, Herrick *et al.* 2004). Ove razlike u reakciji stoma na povećanje CO₂ mogu da zavise i od perioda praćenja, gde su biljke manje osetljive na uticaj CO₂ u kraćem vremenskom periodu (< od 1 godine), nego na dužem periodu (> od 1 godine, Medlyne *et al.* 2001). Starost biljke i lista mogu isto da utiču, gde starija stabla manje reaguju na povećanje CO₂ nego juvenilna (Medlyne *et al.* 2001). Woodward i Kelly (1995) su na uzorku od 100 biljnih vrsta, što drvenastih što zeljastih (*Hammamelidae* i *Rosidae*), uočili smanjenje gustine stoma sa povećanjem CO₂. Kod jednogodišnjih sadnica hrasta lužnjaka Woodward i Bazzaz (1988, prema Berling i Chaloner 1993) primećuju istu situaciju, gde je gustina stoma u uslovima niže koncentracije CO₂ bila veća (900/mm²), dok je povećanjem koncentracije CO₂ došlo do značajnog smanjenja gustine stoma po jedinici površine (400/mm²). Nasuprot ovome, Hirano *et al.* (2012) su,

radeći istraživanje na *Fagus crenata* Blume u Japanu, utvrdili da sa povećanjem koncentracije CO₂ nije dolazilo do značajne promene gustine stoma. Povećanje CO₂ nije uticalo ni na gustinu stoma kod *Liquidambar styraciflua* L. (Herrick *et al.* 2003). Bettarini *et al.* (1998) su posmatrajući uticaj povećanje koncentracije CO₂ na 17 biljnih vrsta primetili da je gustina stoma ostala nepromenjena za većinu vrsta, dok je kod svega tri vrste primećeno smanjenje gustine stoma. Miyazawa *et al.* (2006) navodi istraživanja koja su se bavila uticajem različitih koncentracija CO₂ na različite topole, tako na primer kod topola *Populus trichocarpa* Torr.&Gray, *P. deltoides* Bartr. i *P. trichocarpa* × *P. deltoides* koje su bile izložene na 700 i na 350 ppm CO₂ nisu primećene razlike u gustini stoma (Radaglou i Jarvis, 1990). Potom kod *P. trichocarpa* × *P. deltoides* koja je rasla u uslovima sa 700 ppm CO₂ primećeno je da gustina stoma na mladom lišću sa gornjeg dela biljke opada, dok se kod starijeg lišća razlike nisu primetile (Ceulemans *et al.* 1995).

Wang *et al.* (1998) ističe razlike između stoma lica i naličja lista, gde kao prvu navodi razliku u brojnosti stoma koja je veća kod naličja lista (Willmer i Fricker 1996a, Casson i Gray 2008). Potom navodi značajne morfološke razlike između ćelija zatvaračica i otvora stoma lica i naličja lista, gde su ćelije zatvaračice naličja duže (Willmer i Fricker, 1996b), a otvori stoma veći. Razmena gasova između biljke i atmosfere se većinom odvija preko stoma naličja, dok stome lica igraju značajno manju ulogu u procesu razmene gasova (Lu 1988). Stome naličja su mnogo osetljivije na promene faktora sredine, kao što su intenzitet svetlosti, vlažnost vazduha i zemljišta, koncentracija CO₂ (Lu 1988, Lu *et al.* 1993, Goh *et al.* 1995). Analizirajući karakteristike stoma lica i naličja lista klonova topola iz sekcije *Aigeiros* Duby i *Tacamahaca* Spach, Ceulemans (1984) primećuje kako je broj stoma na naličju lista veći nego na licu, i primećuje korelativan odnos dužine i broja stoma na naličju. Osetljivost stoma naličja lista potvrđuje i Ceulemans (1989) ispitujući reagovanje stoma petogodišnjih sadnica *Populus trichocarpa* × *Populus deltoides* nakon zamračenja i nakon osvetljenja. On primećuje kao su stome lica značajno osetljivije od stoma naličja kada je u pitanju sposobnost otvaranje i zatvaranje stoma. Gustina stoma na naličju lista je bila veća od lica lista i kod *Populus deltoides*. × *P. trichocarpa*, *Populus maximowiczii* × *P. trichocarpa*, *Populus maximowiczii* × *P. incrassata* (Reich 1984). Isti autor pominje kako listovi na gornjem delu stabljike koji su formirani u toku

vegetacionog perioda imaju veću gustinu stoma od listova formiranih početkom vegetacionog perioda, što je potvrđeno i kod hrastova (Batos *et al.* 2006). Al Afas *et al.* (2007), radeći istraživanje na dvanaest genotipova sekcije *Aigeiros* Duby i *Tacamahaca* Spach, takođe je konstatovao veću gustinu stoma na listovima gornjeg dela stabljike nego kod listova sa donjeg dela. Orlović i Đoković (1991) potvrđuju razlike u broju stoma lica i naličja kod klonova sekcije *Aigeiro* Duby, ali utvrđuju i statistički značajne razlike u gustini i veličini stoma datih klonova.

S obzirom na to da stome imaju nezamenljivu ulogu u razmeni gasova u procesu fotosinteze, kao i procesu transpiracije, pretpostavilo se da one mogu da posluže kao jedan od faktora u ranoj selekciji topola na proizvodnju biomase i bujnosti rasta (Ceulemans *et al.* 1984, Orlović 1994, 1996, Orlović *et al.* 1998, 1999, Al Afasa *et al.* 2006, 2007). Ceulemans *et al.* (1984) analizirajući stomatalne i anatomske karakteristike kod klonova topola (6 američkih, 2 evropske i 2 evroameričke) izdvaja gustinu i dužinu stoma sa naličja lista kao parametre koji su u pozitivnoj korelaciji sa biomasom. Kod jednogodišnjih ožiljenica klonova topola (*Populus nigra* L., *Populus* × *euroamericana* i *Populus deltoides* Bartr.) Orlović *et al.* 2003 su dobili visoke koeficijente korelacije između broja stoma lica i proizvedene biomase, kao i intenziteta fotosinteze i površine lista u korelaciji sa biomasom, izdvajajući ove parametre kao mogućnost za korišćenje u ranoj selekciji na bujnost rasta. Isti autori su utvrdili veliku varijabilnost pomenutih parametara i između datih vrsta, navodeći mogućnost korišćenja ovih fizioloških parametara u individualnoj selekciji genotipova kao i za izbor roditeljskih parova pri oplemenjivanju hibridizacijom. Analizirajući broj i veličinu stoma kao i intenzitet transpiracije između američke i domaće crne topole, Orlović (1994) je takođe utvrdio veliku varijabilnost između ispitivanih klonova na nivou analiziranih svojstava. Visok stepen međuklonalne varijabilnosti je zabeležen i u istraživanju koje je obuhvatilo ispitivanje varijabilnosti anatomske i fiziološke karakteristike kao i elementa rasta kod ožiljenica klonova crne topole (četiri klona *Populus* × *euramericana* i četiri klona *Populus deltoides* Bartr. (Orlović *et al.* 1998). S obzirom na to da je ogled postavljen na tri različita tipa zemljišta, utvrđena varijabilnost klonova sa različitim tipovima zemljišta jasan je pokazatelj genetičke kontrole klonova nad posmatranim fiziološkim parametrima. Rezultati ovog istraživanja pokazuju jaku korelaciju između broja stoma, debljine palisadnog tkiva, neto fotosinteze i lisne

površine sa elementima rasta, tako da autori izdvajaju ove parametre kao mogućnost za korišćenje u ranoj selekciji topola na bujnost rasta.

Pozitivnu korelaciju između proizvedene biomase i gustine stoma naličja potvrdili su Al Afasa *et al.* (2006, 2007) kog genotipova sekcije *Aigeiros* Duby i *Tacamahaca* Spach, gde su klonovi sa većom gustinom stoma imali i veću biomasu. Utvrđena je i značajna diferencijacija između genotipova koji su pripadali različitim sekcijama na osnovu posmatrane gustine i dužine stoma. Genotipovi sekcije *Tacamahaca* Spach koje karakteriše veliki list, pokazali su veliku gustinu i dužinu stoma na naličju lista, dok su genotipovi sekcije *Aigeiros* Duby koji imaju mali list pokazali malu gustinu i dužinu stoma na naličju lista. *Populus trichocarpa* Torr.&Gray (sekcija *Tacamahaca* Spach) je poznata kao vrsta koja ima stome samo sa naličja lista, i odlikuje se malim brojem stoma velikih dimenzija, dok *Populus deltoides* Bartr. i *Populus nigra* L. (sekcija *Aigeiros*) imaju stome i na licu i na naličju lista koje se odlikuju manjim dimenzijama i većom gustinom. U okviru sekcije *Aigeiros* sa velikim dimenzijama stoma ističe se *P. nigra* L., čiji se odnos gustine stoma lica i naličja koji se nalazi između *P. trichocarpa* Torr. & Grayi *P. deltoides* Bartr., *P. nigra* L. se jasno izdvajala od ostalih vrsta iz sekcije *Aigeiros* na osnovu analize cpDNK (Rajora i Dancik 1995) i osnovu analize AFLP markerima (Carvera *et al.* 2005), gde Rajora i Dancik (1995) predlažu za *P. nigra* L. novu sekciju *Nigrae*.

Kao bitan faktor za taksonomsku klasifikaciju topola izdvaja se odnos broja stoma naličja i lica, koji je bio veći kod klonova *Populus deltoides* Bartr. nego kod evroameričkih, dok su najmanje vrednosti zabeležene kod *Populus nigra* L. i *Populus nigra* var. *Italica* (Duroi) Moench (Orlović 1996, Orlović *et al.* 1999). Iste vrednosti kasnije potvrđuje Dillen *et al.* (2008) i Al Asaf *et al.* (2007) koji pominje najveću gustinu stoma *P. deltoides* Bartr. koje su približno iste na licu i na naličju lista tako da je i njihov najveći odnos, dok se *P. nigra* L. odlikuje velikom razlikom broja stoma lica i naličja, iz čega proizilazi njihov mali odnos.

Utvrđivanje korelacije između fizioloških parametara i elemenata rasta rađeno je i kod klonova bele vrbe (*Salix alba* L.) (Orlović *et al.* 2006). Rezultati su pokazali postojanje male varijabilnosti kod većine posmatranih parametara i postojanje statistički značajnih razlika između klonova, na osnovu čega je zaključeno da ove karakteristike

odlikuje visok stepen naslednosti. Utvrđena je visoka korelacija između neto fotosinteze i broja stoma na licu i naličju lista, što upućuje da bi se ovi fiziološki parametri mogli koristiti u ranoj selekciji bele vrbe na bujnost rasta.

S obzirom na to da brojna istraživanja pokazuju konstantno opadanje gustine stoma (Woodward 1998, Beerling i Chaloner 1993, Lake i Woodward 2008), sa rapidnim porastom koncentracije atmosferskog CO₂ u poslednja dva veka (Reef i Lovelock 2014), paleoklimatolozi koriste gustinu stoma lišća fosilnih i herbarizovanih biljaka u paleorekonstrukciji CO₂ u atmosferi (Kürschner *et al.* 2008, Miller – Rushing *et al.* 2009). Prve stome su zabeležene na fosilnim ostacima od pre 400 miliona godina i po formi su bile identične današnjim stomama, što ukazuje na njihovu efikasnost i značaj za biljni svet (Edwards *et al.* 1998, Franks and Beerling 2009, Berry *et al.* 2010). Postojanje stoma je ključno za adaptaciju biljke na nove uslove sredine i poznavanje njihove reakcije na uslove sredine je ključno za razumevanje dinamike klimatskih promena. U najranijoj istoriji, nizak nivo CO₂ u atmosferi je korespondirao velikoj frekvenciji stoma. Staništa sa većom vlažnošću bila su bogata papratima s karakterističnim krupnim stomama, koje su većim delom dana bile otvorene. Na suvljim staništima biljke su imale manje stome u većem broju koje su mogle češće i lakše da se otvaraju i zatvaraju i imaju veću provodljivost CO₂. Danas, u uslovima povećane koncentracije CO₂ došlo je do redukcije broja stoma, generalno i do smanjenja njihove provodljivosti (Herington i Woodward 2003, prema Batos 2010). Kod brojnih drvenastih vrsta je utvrđeno da porast koncentracije CO₂ u poslednjih 200 godina utiče na smanjenje gustine stoma i stomatalnog indeksa (McElwain i Chaloner 1995). Analiza frekvencije stoma na listovima *Quercus nigra* L., *Acer rubrum* L., *Myrica cerifera* L., *Ilex cassine* L. i *Osmunda regalis* L., iz depozita treseta i herbarskog materijala sa severa Floride, pokazuje da je u proteklih 60 godina gustina stoma opala sa porastom koncentracije CO₂ sa 310 ppmv na 370 ppmv (Wagner *et al.* 2004). Negativna korelacija gustine stoma i CO₂ primećena je u istraživanju 74 herbarizovane vrste iz rodova *Acer*, *Quercus* i *Carpinus*, gde je u posmatranom periodu od 1893. do 2006. koncentracija atmosferskog CO₂ porasla za oko 29% (Miller – Rushing *et al.* 2009). Analiza četiri četinarske vrste u Severnoj Americi (*Tsuga heterophylla* (Raf.) Sarg., *Picea glauca* (Moench) Voss, *Picea mariana* (Mill.) Britton, Sterns & Poggenb. and *Larix laricina* (Du Roi) K. Koch pokazala je značajno smanjenje frekvencije stoma

četinarskih vrsta pri povećanju istorijskog CO₂ sa 290 na 370 ppmv (Kauwenberg *et al.* 2003). Korelacija gustine stoma i koncentracije atmosferskog CO₂ analizirana na herbarizovanom materijalu (1920-1990) pet endemičnih drvenastih vrsta Kine, pokazuje opadanje gustine sa porastom CO₂ kod većine ispitivanih vrsta (Xinqiang *et al.* 1998). Rezultati ovog istraživanja izdvajaju *Eucommia ulmoides* Oliv., *Quercus liaotungensis* Koidz. i *Q. glandulifera* var. *brevipetiolata* (A. DC.) Nakai, kod kojih se gustina stoma značajno smanjila povećanjem CO₂, dok se kod *Cyclocarya paliurus* (Batalin) Iljinsk gustina smanjila neznajno, a kod *Ficus heteromorpha* Hemsley nije bilo promena. Kao što se da videti iz prikazanih literaturnih izvora da su svojstva stoma (dužina i gustina stoma) osetljiva na promene sredinskih uslova, dok je njihova reakcija uslovljena genotipskom varijabilnošću i fenotipskom plastičnošću.

Istraživanja osobina stoma imaju široku primenu, tako da pored toga što se koristi u taksonomiji koristi se i u sagledavanju globalnih ekoloških promena, kako u prošlosti tako i u budućnosti. Za utvrđivanje promena u dalekoj prošlosti koristi se metod inverzionog odnosa frekvencije stoma i sadržaja CO₂. Na osnovu strukture folijarnog epidermisa, debljine kutikule i oblika stoma, može se odrediti geološka starost. Stome se koriste i kao bioindikator za identifikaciju i monitoring efekata polutanata. Istraživanja osobina stoma fosilnog lista iz različitih geoloških perioda imaju primenu u proučavanju adaptivnosti biljaka na globalne promene ekosistema u budućnosti. Anatomska struktura lista važna je i sa aspekta dobijanja biomase zbog čega je sve više istraživanja o ovoj temi na nivou vrste, ali i na nižim nivoima (Batos 2010).

Istraživanja Orlovića (1996) su pokazala da genotipovi crnih topola pokazuju stabilnost anatomskih, fizioloških i morfoloških karakteristika na različitim staništima, što je značajno za dalje oplemenjivanje. Utvrđene signifikantne razlike između klonova i mali koeficijenti varijacije upućuju na zaključak da su ispitivana svojstva u visokom stepenu pod genetskom kontrolom. S obzirom na to da su se svojstva menjala u zavisnosti od ogleda (od tipa zemljišta) u kojem je biljka rasla, zaključuje se da je fenotipska stabilnost ovih karakteristika mala, a da ispitivane klonove karakteriše visoka adaptibilnost, što može biti posledica velikog areala i genetičkog diverziteta crnih topola sekcije *Aigeiros* Duby unutar roda *Populus* L.

1.5.3. Istraživanja primenom molekularnih markera

Procena fenotipske (adaptivne) varijabilnosti se fokusira na ekološke uslove staništa proučavane vrste i na morfološko-anatomske-fenološke karakteristike individua na različitim staništima (Milovanović i Šijačić-Nikolić 2009, Šijačić-Nikolić *et al.* 2009). Neke od tih karakteristika mogu se smatrati "genetičkim", ali samo u slučaju ako se nasleđuju i ne zavise od faktora sredine, što znači da su uslovljene određenom DNK sekvencom. Genotipska (neutralna) varijabilnost se ocenjuje na nivou DNK molekula koji je odgovoran za prenošenje genetičkih informacija i koji isključuje adaptivne razlike između individua. Opšteprihvaćeno je mišljenje da nivo neutralne varijabilnosti ukazuje na nivo adaptivne varijabilnosti vrste (Milovanović i Šijačić-Nikolić 2009, Šijačić-Nikolić *et al.* 2009). Molekularni markeri neposredno otkrivaju genetske promene koje mogu, a ne moraju da se odraze na fenotipske, fiziološke ili biohemijske promene. Oni otkrivaju i analiziraju varijacije na nivou genomske DNK. Molekularni markeri spadaju u tip neutralnih markera, što znači da nisu podložni uticaju faktora spoljašnje sredine i na taj način eliminišu brojne nedoumice koje su posledica uticaja sredine na kvantitativne osobine biljaka, čija ekspresija znatno više podleže uticaju interakcije genetske osnove i promenljivih uslova sredine, čak i u kontrolisanim eksperimentalnim uslovima (Šijačić-Nikolić *et al.* 2008, Milovanović i Šijačić-Nikolić 2009, Šijačić-Nikolić *et al.* 2009, Vilotić *et al.* 2009).

Poslednjih tridesetak godina intenzivno se razvijala molekularna genetika koja je pomoću razvijenih specifičnih tehnika omogućila generisanje genetičkih podataka, koji su izuzetno važni za istraživanje obrazaca genetičke varijabilnosti između populacija i vrsta. Cilj molekularnih metoda je utvrđivanje varijabilnosti na određenom fragmentu DNK lanca, koja nastaje kao posledica mutacije ili greške prilikom replikacije. Mutacije izazivaju promene DNK strukture, obično štetne za organizam, te se zato markeri uglavnom identifikuju u delu DNK koja nema kodirajuću, biološku funkciju (Milovanović i Šijačić-Nikolić 2009). Da bi molekularni marker našao primenu u konzervacionoj genetici, potrebno je da poseduje određen stepen varijabilnosti na marker lokusu.

Razvoj molekularnih markera je uticao na to da se u šumarskoj genetici prevaziđu ograničenja uzrokovana morfološkim i biohemijskim markerima

obezbeđujući moćno oruđe koje omogućuje istraživanje varijabilnosti u kodirajućem, nekodirajućem i visoko varijabilnim regionima nuklearnih genoma kao i genoma organela (hloroplastni i mitohondrijalni) (Galović i Orlović 2007). Od početka primene tehnologije rekombinovane DNK sredinom 1980-ih, u analizama varijabilnosti drvenastih biljaka na individualnom i populacionom nivou broj genetičkih markera je dinamično rastao. Sofisticirane metode zasnovane na korišćenju DNK sekvenci su superiornije u odnosu na proteinske i morfološke markere (Isajev *et al.* 2008). Najvećem napretku u razvoju molekularnih tehnika je doprineo pronalazak mehanizma lančane reakcije polimeraze (PCR), koju je 1983. godine prvi put izveo Karl Mullis. Za ovo otkriće je 1993. godine dobio Nobelovu nagradu za hemiju. PCR (polymerase chain reaction – lančana reakcija polimeraze) je metoda koja se koristi za amplifikaciju specifičnog DNK regiona bez kloniranja, koristeći malu početnu količinu DNK uzorka. Brojni molekularni markeri koji se široko primenjuju u svetu pripadaju takozvanim anonimnim DNK markerima (Galović i Orlović 2007): **RFLP** (Restriction fragment length polymorphism – Polimorfizam dužine restrikcionih fragmenata DNK), **RAPD** (Random amplified polymorphic DNA – Slučajno amplifikovana polimorfna DNK), **AFLP** (Amplified fragment length polymorphism – Polimorfizam dužine amplifikovanih fragmenata), **SNP** (Single nucleotide polymorphism – Polimorfizmi pojedinačnih nukleotida), **SSR** – mikrosatelitni markeri (Simple sequence repeat – Jednostavne ponavljajuće sekvence). Pomenuti markeri su se pokazali kao veoma korisni u filogenetskim analizama, u istraživanjima populacionih struktura, različitih sistema ukrštanja, protoka gena, određivanja parentalnih karakteristika, introgresivne hibridizacije, markerima asistiranoj selekciji i povezanosti gena (Galović i Orlović 2007). Uspešnost primene molekularnih genetičkih markera može se oceniti sa nekoliko važnih parametara – dostupnost, nivo polimorfizma, reproduktivnost, tehnički zahtevi i troškovi (Milovanović i Šijačić-Nikolić 2009).

U poslednjih 20 godina rađena su brojna istraživanja na nivou molekularnih markera u cilju utvrđivanja stepena varijabilnosti preostalih populacija crne topole širom Evrope (Legionnet and Lefevre 1996, Arens *et al.* 1998, EUROPOP research project 1997-2001: van Dam *et al.* 2002, Fossati *et al.* 2003, Smulders *et al.* 2001, 2008, Cottrell *et al.* 2005, Pospíšková and Bartáková 2004, Storme *et al.* 2004, Jelić *et al.* 2014), introgresije gena u prirodne populacije i protoka gena između kultiviranih topola

i domaće crne topole (Cagelli i Lefèvre 1995, Heinze 1998, Imbert and Lefèvre 2003, Fossati *et al.* 2003, Vanden Broeck *et al.* 2002, 2003, 2004, Vanden Broeck 2004, Khasa *et al.* 2005, Rathmacher *et al.* 2009), prilikom analize roditeljstva (Tabbener i Cottrell 2003, Vanden Broeck *et al.* 2006, Pospíšková i Šálková 2006), za identifikaciju različitih genotipova topola (Galović *et al.* 2009, Orlović *et al.* 2009) u cilju konzervacije (Cagelli i Lefèvre 1995, Alomohamadi *et al.* 2012) i oplemenjivanja vrste.

Veliki broj genetičkih markera korišten je za procenu varijabilnosti unutar i između vrsta topola, izozimi (Guzina 1974, 1978, Benetka *et al.* 1999, Benetka *et al.* 2002, Legionet i Lefevre 1996, Braatne *et al.* 2006), AFLP (Cervera *et al.* 2001, Fossati *et al.* 2004, Arens *et al.* 1997, Winfield i Hughes 2002, Orlović *et al.* 2009), mikrosateliti (van Dam i Bordacs 2002, Storme *et al.* 2004, Pospíšková and Bartáková 2004, Smulders *et al.* 2001, 2008, Alomohamadi *et al.* 2012, Rathmacher *et al.* 2009, Tuskan *et al.* 2004, Orlović *et al.* 2009), RAPD (Castiglione *et al.* 1993, Yeh *et al.* 1995, Cottrell *et al.* 1997, Rajora i Rahmen 2003), RFLP (Salvini *et al.* 2001, Heinze 2008), cpDNA (Rajora i Dancik 1995, Heinze 1998, EUROPOP 2002, Cottrell *et al.* 2005, Cui *et al.* 2011). Rezultati brojnih studija upućuju na postojanje velikog diverziteta (Cole 2005, Tuskan *et al.* 2006) i heterozigotnosti (Kelleher *et al.* 2007) kod topola.

Za analizu varijabilnosti primenom molekularno-genetičkih markera u ovom istraživanju upotrebljen je metod analize mikrosatelitnih markera (SSR), kom će biti posvećena veća pažnja u daljem tekstu. Ovaj metod je izabran jer poseduje veliki broj poželjnih karakteristika kao što su visok nivo polimorfizma, kodominantnost, potrebna mala količina izolovane DNK (0,8 µl – u našim reakcijama), preciznost utvrđivanja broja alela do 1 bp, dostupnost velikog broja već razvijenih prajmera i automatizacija. Oni imaju veliku primenu u populacionoj genetici, selekciji, identifikaciji genotipova i dokazivanju srodnosti i očinstva (Pržulj i Perović 2005). Variranje mikrosatelita je uglavnom neutralno i nema fenotipsku ekspresiju. Mikrosatelitnu sekvencu čini motiv od dva do šest baznih parova koji se ponavljaju nekoliko desetina puta čineći DNK sekvencu dugačku nekoliko desetina do stotina nukleotida (Pruša 2011). Broj ponovljenih jedinica u tandemski ponovljenim sekvencama DNK često se razlikuje između jedinki u populaciji i kreće se u određenom opsegu variranja, karakterističnom

za dati lokus i vrstu, poznatom kao polimorfizam dužine sekvence DNK (Savić-Pavićević i Matić 2011). Uglavnom se nalaze na nekodirajućem regionu, a vrlo retko se nađu i na kodirajućem regionu. To su kodominantni markeri kod kojih svaki amplifikovani fragment predstavlja jedan lokus. Veoma su varijabilni zahvaljujući visokom nivou mutacija koje nastaju usled pogrešne replikacije i nejednakog krosing overa tokom mejoze (Pržulj i Perović 2005, Brohele i Ellegren 1999, Richard i Pâques 2000, Li *et al.* 2002). Pogrešna replikacija se smatra osnovnim tipom mutacije kod mikrosatelita. Ona nastaje tokom sinteze zaostajućeg lanca DNK, kada polimeraza izostavlja tj. ne replicira sve ponovke ili replicira neke ponovke više puta. Kao rezultat toga nastaje novi lanac DNK koji ima različit broj ponovaka u odnosu na roditeljski lanac. Drastičnije promene u veličini mikrosatelita su posledice nejednakog krosing overa u kojem jedan hromozom dobija više ponovaka od drugog (Pržulj i Perović 2005). Kao posledica ovih pojava dužina nukleotidnog niza može da se koristi kao visoko informativni karakter u filogenetskoj analizi na unutarvrstnom nivou (Perović 2014, Li *et al.* 2002)

Za razliku od drugih molekularnih markera, prednosti mikrosatelitnih markera se ogledaju u tome što oni imaju veliki broj alela po lokusu, kodominantno nasleđivanje omogućava diskriminaciju homozigotnosti i heterozigotnosti kod diploidnih organizama, pokazuju selektivno neutralno ponašanje, mogu da se koriste kod svih vrsta, često se javljaju i jednako su raspoređeni duž genoma, mogu da se nađu i u okviru hloroplastnog i mitohondrijalnog genoma i vrlo brzo i efikasno mogu da se analiziraju iz samo malog dela tkiva (Lefort *et al.* 1999).

Van der Schoot *et al.* (2000) su, koristeći savremene tehnologije, umnožili i sekvencionirali mikrosatelitne lokuse crne topole i na osnovu toga razvili 12 prajmera (WPMS_1 – WPMS_12) specijalno namenjenih za crnu topolu. Dvanaest parova dinukleotidnih prajmera umnožavaju fragmente, koji su se kod crne topole pokazali visoko polimorfni. Devet markera koji su se najbolje pokazali testirani su na 23 genotipa crne topole koje potiču iz 14 zemalja Evrope i koje predstavljaju deo kolekcije EUFORGEN-ove mreže. Testirani lokusi su pokazali veliki broj alela, gde se heterozigotnost kretala od 57% (WPMS_06) do 96% (WPMS_05). Heterozigotnost je u proseku bila 0.71 (0.25–1.00), gde su se sa najmanjom heterozigotnošću isticale jedna

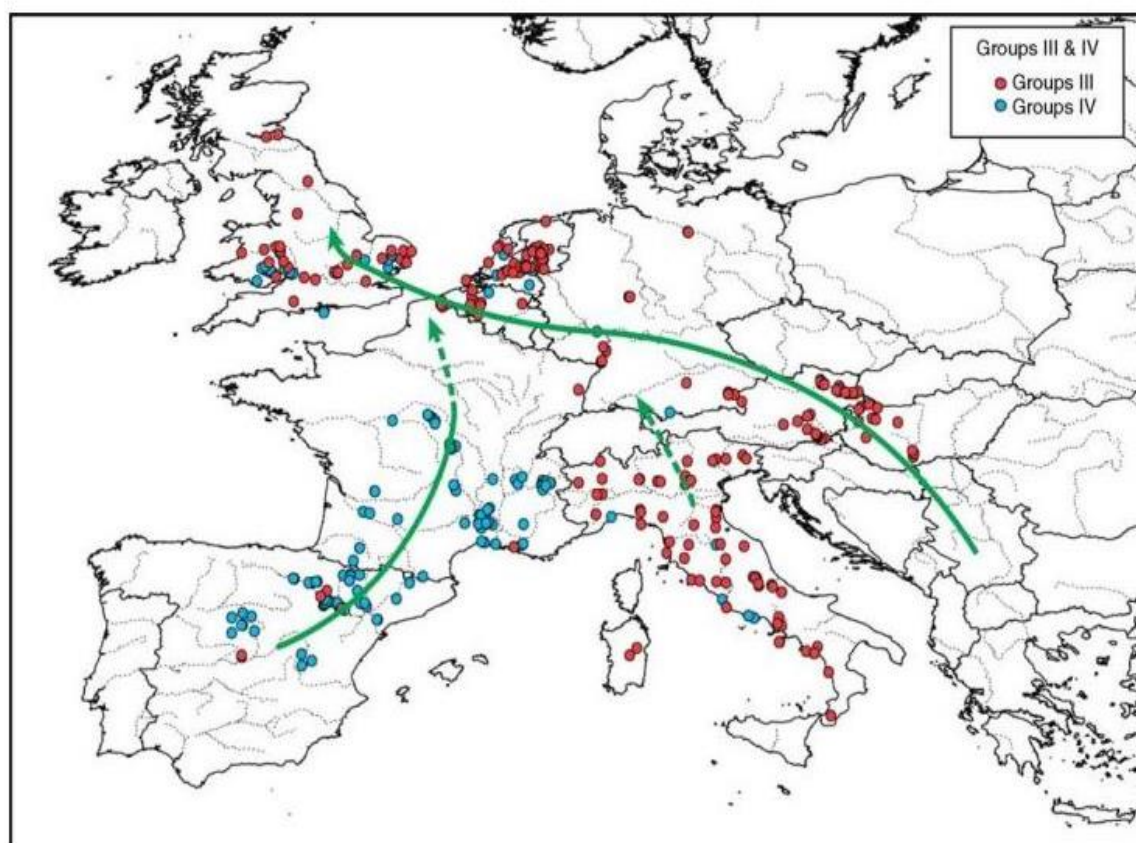
individua iz tadašnje Jugoslavije i jedna iz Slovačke. Smulders *et al.* (2001) nastavljaju istraživanje umnožavanjem mikrosatelitnih ponovaka crne topole i razvijanjem prajmera za mikrosatelitne analize. Deset razvijenih parova većinom trinukleotidnih prajmera (WPMS_13 – WPMS_22) proizvelo je polimorfne fragmente crne topole. Šest markera koji su se najbolje pokazali testirani su na 23 ista genotipa kao i dinukleotidni. Posmatrana heterozigotnost testiranih lokusa je generalno bila visoka (0.57–0.91). Većina pomenutih markera uspešno je amplificirana i kod drugih vrsta topola (*P. deltoides* Bartr., *P. trichocarpa* Torr.&Grey, *P. tremula* L., *P. tremuloides* Michaux., *P. balsamifera* L., *P. lasiocarpa* Olivier), pokazujući fragmente sličnih dužina kao kod crne topole. Ovi markeri su našli primenu u brojnim narednim istraživanjima crne topole na području Evrope, sa njima se često nalazi i PMGC_14 lokus, koji je razvijen za *Populus trichocarpa* Torr.&Gray (PMGC web site - http://www.ornl.gov/sci/ipgc/ssr_resource.htm).

Jedan od velikih projekata EUROPOP (van Dam i Bordacs 2002) dao je značajan doprinos poznavanju genetičke varijabilnosti crne topole u Evropi. Istraživanje je sprovedeno u okviru prirodnih populacija i u okviru postojećih banki gena svake zemlje učesnice. Istraživanje je bazirano na nivou nekoliko genetičkih markera (morfološki, izoenzimi, AFLP, cpDNA i SSR), kombinujući tradicionalne i moderne tehnike, gde je utvrđena velika varijabilnost na unutarpopulacionom, na međupopulacionom nivou kao i između rečnih sistema. Na osnovu rezultata analize izoenzima UPGMA klaster analiza izdvaja populacije Francuske i Španije kao poseban klaster na najvećoj udaljenosti od drugih. Analize hloroplasne DNK (cpDNA) posebno ističu populacije Španije, kod kojih je zabeležena ekstremno visoka varijabilnost što upućuje na mogućnost postojanja refugijuma crne topole na tom području. Mikrosatelitne analize izdvajaju populaciju Velike Britanije kao populaciju sa najmanjim diverzitetom. Cotrell *et al.* (2002) su u okviru svog istraživanja, na osnovu cpDNA, utvrdili da je varijabilnost populacija Britanije mnogo manja u odnosu na Francusku i Španiju. Autori su pretpostavili da je Britanija kolonizovana posle poslednjeg glacijalnog perioda, materijalom koji potiče iz refugijuma zapadne Evrope. S obzirom na to da je veliki diverzitet na osnovu cpDNA zabeležen baš u Španiji, autori pretpostavljaju da je to bio jedan od ključnih refugijuma. U okviru istog projekta Alba *et al.* (2002) posvetili su pažnju diverzitetu crne topole u Španiji. Istraživanje je

obuhvatilo populacije koje su se nalazile u dolinama reka Ebro, Duero i Taho. Analize izoenzima pokazuju malu varijabilnost ovih populacija, a analize na bazi mikrosatelita i cpDNA pokazale veliki diverzitet istraživanih španskih populacija, dok je varijabilnost između populacija bila manja upućujući na neometan protok gena. Rezultati ovog istraživanja otkrivaju prisustvo velikog broja različitih haplotipova u ovim populacijama, čime podržavaju pretpostavku o postojanju glacijalnog refugijuma na ovom području. Pirinejsko poluostrvo je već poznato kao refugijum nekih vrsta hrastova (Jimenez *et al.* 1999, Goicoechea i Agundez 2000) i borova (Salvador *et al.* 2000). U okviru ovog projekta Flush *et al.* (2002), analizirajući cpDNA 35 individua crne topole iz EUFORGENove kolekcije, zapaža manju varijabilnost u centralnoj Evropi od uzoraka iz istočne Evrope i Španije gde je zabeležena najveća varijabilnost. Lefèvre *et al.* (2002) u istom projektu istražuje varijabilnost crne topole u okviru pet regiona u Francuskoj (Pirineji, Alpe, dolina reke Loir, doline istočnih i zapadnih pritoka reke Drome) na nivou nekoliko genetičkih markera (morfološki, AFLP, SSR, cpDNA). Ovo istraživanje pokazuje najveću varijabilnost u jugozapadnom regionu (na Pirinejima), koja opada ka istoku (slivu reke Rone), pa ka severu (ka Alpama). Ovakvu distribuciju varijabilnosti i ovi autori povezuju sa refugijumom na Pirinejskom poluostrvu i sa kolonizacionim rutama. Zabeležena varijabilnost u okviru populacija i u okviru istraživanih regiona je velika, dok je između regiona dosta manja.

Cotrell *et al.* 2005. godine, na osnovu istraživanja varijabilnosti cpDNA crne topole, pokušali su da utvrde tačne lokalitete glacijalnih refugijuma i da utvrde postglacijalne rute rekolonizacije crne topole. Istraživanje je rađeno na 637 uzoraka uzetih iz banki gena devet evropskih zemalja. Na osnovu rezultata najveća varijabilnost je zabeležena u Španiji na jugozapadu i u Austriji i Italiji na jugoistoku što ih navodi na zaključak da su refugijumi postojali na jugozapadu (Pirinejsko poluostrvo) i jugoistoku Evrope (Apeninsko i/ili Balkansko poluostrvo). U Španiji je zabeležen najveći broj haplotipova (45) od kojih je 38 specifično samo za Španiju, a ostalih 7 haplotipova se moglo naći u i centralnom i severnom delu Evrope. S obzirom na to da je zabeležen mali broj zajedničkih haplotipova pretpostavlja se da su Pirineji kao barijera odigrali ključnu ulogu u kolonizaciji. Italija je takođe pokazala veliki diverzitet sa zabeleženih devet haplotipova, od kojih je šest zabeleženo samo u Italiji. Između populacija Italije na nivou nekoliko genetičkih markera, Grassi *et al.* (2002) utvrdio je veliki protok gena

crne topole i samim tim došao do zaključka da Italija sama po sebi predstavlja jednu veliku populaciju. U slučaju Italije, Alpe su predstavljale barijeru u kolonizaciji Evrope. Tri haplotipa koja se posebno izdvajaju iz cele grupe potiču sa juga Mađarske ka granici sa Srbijom, gde su Bordacs *et al.* (2002) utvrdili postojanje velikog diverziteta populacija crne topole. Međutim, kako bi se utvrdila tačna lokacija refugijuma na jugoistoku Evrope, potrebno je sprovesti detaljnija istraživanja na tom području. Hipoteza o postojanju tri refugijuma crne topole je u skladu sa istraživanjima drugih drvenastih vrsta (Taberlet *et al.* 1998, Svenning *et al.* 2008, Bennett *et al.* 1991, Taberlet i Cheddadi 2002, Petit *et al.* 2002a, 2002b). Jelić *et al.* (2014) ističe mogućnost da će regioni u kojima je utvrđen veliki genetički diverzitet, gde su populacije preživele izuzetno nepovoljne uslove, vrlo verovatno biti refugijumi mnogih vrsta i u budućnosti (Leroy i Arpe 2007), tako da ovi regioni moraju biti glavni fokus konzervacionih strategija (Médail i Diadema 2009).



Karta 3. Ruta postglacijalne kolonizacije crne topole (Cottrell *et al.* 2005).

Storme *et al.* (2004) na bazi izoenzima, AFLP i mikrosatelitnih markera ispituju varijabilnost crne topole u okviru i između devet evropskih banki gena (Austrija, Belgija, Francuska, Nemačka, Velika Britanija, Mađarska, Italija, Holandija i Španija). Za analizu je korišćeno 675 individua iz banki gena devet evropskih zemalja. Analizom izoenzima utvrdili su učešće 3% hibrida, dok su AFLP i SSR utvrdili prisustvo 26% klonova koji su isključeni iz dalje analize. AFLP analize su utvrdile postojanje najvećeg broja jedinstvenih genotipova u Francuskoj (103), Austriji (92), Španiji (91) i Italiji (65). Velika Britanija je imala najmanji broj jedinstvenih genotipova (16) pokazujući i daleko najmanju varijabilnost od ostalih, dok su Belgija (18), Mađarska (21), Nemačka (22) i Holandija (37) pokazale nešto veći broj jedinstvenih genotipova. PCA analiza je jasno izdvojila istočne, severne i južne zemlje, gde se Velika Britanija posebno izdvajala. Kao i kod Cotrell *et al.* (2005) najveći genetički diverzitet je utvrđen u južnim zemljama Evrope (Francuska, Italija i Španija) što se objašnjava postojanjem refugijuma u ovom području, dok veliki diverzitet u Austriji objašnjavaju postojanjem refugijuma na Balkanu koji je u direktnoj vezi sa ovom populacijom. Razlike između regiona nisu bile velike. Veliko područje istraživanje pokrivaju i Smulders *et al.* (2008) koji analiziraju strukturu genetičkog diverziteta sedamnaest populacija, koje potiču iz jedanaest rečnih dolina i deo su sedam evropskih rečnih sistema (Dunav, Ebro, Elbe, Po, Rajna, Rona i Usk). Ukupno je uzorkovano 1096 individua analiziranih AFLP i SSR markerima. Najveći procenat varijabilnosti zabeležen je unutar populacija (72.6-90.8%, u zavisnosti od korišćenih markera). Populacije koje su se nalazile u dolini istih reka bile su slične (0.042-0.135 AFLP, 0.002-0.037 SSR). Ukupna diferencijacija populacija različitih rečnih tokova je bila značajna ($F_{st}=0.268$ za AFLP, $F_{st}=0.081$ za SSR). Populacije Dunav i Inn u Austriji genetički su bile sličnije populaciji Vltava (sliv Elbe) u Češkoj nego prostorno udaljenim populacijama duž Tise i Pruta u Ukrajini koje pripadaju slivu Dunava, na osnovu čega autori zaključuju da protok gena postoji i između različitih rečnih sistema koji su prostorno udaljeni. PCA analiza urađena na osnovu AFLP rezultata pokazuje preklapanje populacija. Interesantno je da u okviru dinamičnih rečnih sistema (Ebro, Drome, Tisa i Prut) nisu otkrili duple genotipove, dok je u okviru regulisanih rečnih tokova klonalna duplikacija bila značajna (npr. duž Rajne u Holandiji preko 41% su bili klonovi).

Pospíšková i Bartáková (2004) su obuhvatile relativno malo područje istraživanja gde su analizirale genetičku strukturu četiri populacije crne topole duž reke Morave u Češkoj. Uzorkovano je 112 individua starosti 50–140 godina analiziranih sa 12 mikrosatelitnih markera, koji su se pokazali visoko polimorfni. Velika varijabilnost je zabeležena unutar populacija, dok je između populacija varijabilnost bila mala. Niska F_{st} vrednost (0.052) potvrdila je postojanje protoka gena između populacija, što povezuju sa malom prostornom udaljenošću između istraživanih populacija. Veliku varijabilnost na individualnom nivou autori dovode u vezu sa velikom varijabilnošću mikrosatelitnih markera i sa malim brojem analiziranih individua, s obzirom na to da su utvrdili postojanje osam grupa identičnih genotipova (ukupno 24 stabla), dalje istraživanje su nastavili sa 96 individua. Najveći procenat vegetativno razmnoženih crnih topola u ovom području bio je u blizini naselja gde je ljudski faktor najveći. Veliki diverzitet populacija crne topole duž reke Morave potvrđuju i Pospíšková i Šálková (2006) ($H_e=0.082$).

Jedno od poslednjih velikih istraživanja varijabilnosti crne topole u Evropi sprovedli su Jelić *et al.* (2014) na populacijama duž celog Dunava, od izvora u Nemačkoj pa do ušća u Crno more u Rumuniji, na bazi osam mikrosatelitnih markera. Ovo istraživanje obuhvatilo je osam država (Nemačka, Austrija, Slovačka, Mađarska, Hrvatska, Srbija, Bugarska i Rumunija), ukupno 12 populacija gde je svaka populacija predstavljala jedno zaštićeno područje. Među njima našla se i jedna populacija koja se nalazi na obali Save u Hrvatskoj (Nacionalni park Lonjsko polje). Istraživane populacije pokazuju veliki diverzitet, što je u skladu sa drugim istraživanjima sprovedenim širom Evrope (Imbert i Lefèvre 2003, Pospíšková i Bartáková 2004, Smulders *et al.* 2008, Rathmacher *et al.* 2009, van Dam 2002, van Dam *et al.* 2002), dok su razlike između populacija male ($F_{st}=0.027$) i ukazuju na značajan protok gena između njih. Najveća genetička razlika je primećena između prostorno najudaljenijih populacija, populacije u Nemačkoj koja je najbliža izvoru Dunava i populacije u Rumuniji koja se nalazi na ušću Dunava u Crno more ($F_{st}=0.0694$). Populacije srednjeg toka Dunava (Austrija, Slovačka, Mađarska, Hrvatska i Srbija) pokazale su manje razlike ($F_{st}=0.003–0.0349$). Dok populacije Nacionalnog parka Dunav-Drava iz Mađarske, Nacionalnog parka Kopački Rit iz Hrvatske i Specijalnog rezervata prirode Gornje Podunavlje nisu

pokazale statistički značajne razlike, pri čemu se u obzir mora uzeti da su to populacije koje se nalaze u neposrednoj blizini tj. graniče se jedna sa drugom.

Diverzitet crne topole ispitan je i u Iranu (Alimohamadi *et al.* 2012), u provinciji Kermanshah, na osnovu morfoloških i molekularnih markera (mikrosatelita). U ovom regionu diverzitet crne topole je generalno smanjen, a razlog tome je što su na ovom području podignute brojne plantaže crne topole sadnicama koje su vegetativno razmnožene. Morfološki markeri nisu pokazali signifikantne razlike između populacija, što su potvrdili i mikrosatelitni markeri koji su pokazali polimorfnost lokusa 0%. Na osnovu posmatranog genetičkog identiteta (100%) autori pretpostavljaju da ove plantaže potiču od identičnih klonova, i time se ističe potreba za kontrolom proizvodnje klonova i povećanjem genetičkog diverziteta ovih populacija. Ista situacija je i u Turskoj, gde dominiraju plantaže kultiviranih topola (Toplu 2005).

Generalno, drveće karakteriše veliki genetički diverzitet i nizak nivo diferencijacija u poređenju sa ostalim biljnim grupama (Hamrick *et al.* 1992, Slavov *et al.* 2002). Slavov *et al.* (2002) navodi kako međupopulaciona varijabilnost kod drvenastih vrsta retko prelazi 10–15% što se dovodi u vezu sa efikasnim protokom gena između populacija. Isti autori pominju kako međupopulaciona varijabilnost kod vrsta koje se oprašuju vetrom nije veća od 10%, dok Hamrick *et al.* (1992) navodi prosečnu međupopulacionu varijabilnost kod anemofilnih vrsta od oko 8%. Slavov *et al.* (2010) je na osnovu prethodno sprovedenih istraživanja primetio da kod malih i fragmentiranih populacija međupopulaciona varijabilnost je u opsegu od 15–30% (*Pinus nigra* J.F. Arnold, *P. halepensis* Miller, *P. nigra* L., *Castanea sativa* Mill. - Müller-Starck *et al.* 1992; *Pinus torreyana* Parr. ex Torr, *P. muricata* D. Don – Hamrick *et al.* 1992), dok je kod vrsta sa kontinuirano raspoređenom populacijom međupopulaciona varijabilnost manja od 3% (*Pinus sylvestris* L., *Picea abies* L. (Karst.), *Quercus petraea* (Matt.) Liebl., *Fagus sylvatica* L. - Müller-Starck *et al.* 1992; *Pinus ponderosa* Douglas, *P. contorta* Douglas - El-Kassaby 1991; *Quercus chrysolepis* Liebm. - Montalvo *et al.* 1997).

Mala varijabilnost između populacija je zabeležena i kod drugih vrsta topola. Tako su Du *et al.* (2012) kod *Populus tomentosa* Carr. utvrdili da je međupopulaciona varijabilnost 14.6%, *Populus simonii* Carr. ima 14.2% (Wei *et al.* 2013), *Populus*

trichocarpa Torr.&Gray 6.98% (Ismail 2010), dok *Populus euphratica* Oliv. 5.21% (Wang *et al.* 2011).

Poznavanje genetičkog diverziteta i protoka gena između preostalih prirodnih populacija je ključno za održavanje populacione dinamike (Lowe *et al.* 2005). Protok gena između populacija je jedan od osnovnih faktora koji je zadužen za oblikovanje genetičke strukture populacija (Burezyk *et al.* 2004). Imbert i Lefèvre (2003) su na osnovu šest mikrosatelitnih markera analizirali protok gena između 22 populacije duž reke Drome u Francuskoj (> 100 km). Diverzitet ovih populacija je bio veliki, a razlike između populacija su male, ali statistički značajne, kao što je utvrđeno kod mnogih drugih drvenastih vrsta (Adams 1992, Hamrick *et al.* 1992). Protok gena je bio jači u dolini gornjeg toka (planinski predeo), a manji u dolini donjeg toka (ravničarski predeo). Autori ovo dovode u vezu sa dinamičnošću reke, koja u gornjem toku još uvek formira nove aluvijalne nanose pogodne za regeneraciju crne topole, dok je u donjem toku dinamika reke slaba i nema odgovarajućih staništa za regeneraciju. Akumulacija gena nije primećena ni u nizvodnom ni uzvodnom pravcu, tako da je protok gena bio simetričan. S obzirom na to da je između populacija utvrđen efekat „*isolation by distance*“ i simetrični protok gena, autori zaključuju da se protok gena dešava isključivo zahvaljujući disperziji polena, dok je efektivna disperzija semena ograničena na svega 1–3 km. Vetar je osnovni faktor disperzije, a otežavajući faktor predstavlja neodgovarajuće stanište potrebno za uspešnu regeneraciju i kratka vitalnost semena (Guilloy – Froget *et al.* 2002). Ratchmacher *et al.* (2009) su analizirali protok gena duž reke Eder u Nemačkoj na bazi sedam mikrosatelitnih markera. Oni su utvrdili velike distance disperzije semena i polena, međutim distance efektivne disperzije bile su male. Distance disperzije polena su se kretale od 5 do 8200 m, pri čemu je samo oko 4% prelazilo distancu veću od 2 km. Disperzija semena se kretala od 23 do 6923 m gde je samo oko 1% semena prelazilo distancu veću od 2 km. Autori navode i druga istraživanja gde su distance disperzije polena bile 230–350 m (Tabbener i Cottrell 2003, Pospíšková i Šálková 2006), a semena 370 m (Pospíšková i Šálková 2006). DiFazio (2012) isto pominje veću distancu disperzije polena od 440 m, a manju semena od 220 m. Najveći procenat polena (75%) i semena (86%) se raznese na distanci manjoj od 1 km, dok svega mali procenat pređe 2 km (Bialozyt 2012). S obzirom na ograničenu efektivnu disperziju polena i semena Rathmacher *et al.* (2009) predlažu da se u okviru

granica disperzije potencijalnih roditeljskih individua obezbede nove pogodne površine pogodne za prirodnu regeneraciju crne topole. Imajući u vidu da se seme raznosi na male distance, autori predlažu da potencijalne površine za regeneraciju crne topole budu na maksimalnoj distanci od 500 m od reproduktivnih stabala, kako bi se postojeći i još uvek značajan genetički diverzitet preneo na sledeću generaciju. Najveći deo polena se prenese do udaljenosti od 1 km što treba imati na umu prilikom pravljenja strategije konzervacije crne topole kako bi se omogućio uspešan protok gena između metapopulacija, a time sačuvale i unapredile postojeće populacije.

Poznavanje mogućeg protoka gena bitno je i sa stanovišta introgresije kao jednog od faktora ugroženosti crne topole na području Evrope (Heinze 1997, Chenault *et al.* 2011, Cagelli i Lefèvre 1995, Vanden Broeck *et al.* 2002, Vanden Broeck *et al.* 2003, Vanden Broeck *et al.* 2006). Mogućnost crne topole da se ukršta sa drugim prirodnim vrstama topola i hibridima svakako dovodi do smanjenja genetičkog diverziteta prirodnih populacija, sve zbog uticaja introgresije gena ograničenog broja kultiviranih klonova (Cagelli i Lefèvre 1995). Zbog velikog uticaja introgresije praćene gubitkom prirodnih staništa crne topole, ova vrsta je uključena u listu ugroženih vrsta (Ministarska konferencija o zaštiti šuma Evrope 1990, Rezolucija 2; Lefèvre *et al.* 1998, Winfield *et al.* 1998, Fossati *et al.* 2003). Svakako na umu treba imati da kao pionirska vrsta crna topola zahteva veliki genetički diverzitet kako bi se prilagodila promenama uzrokovanim dinamikom rečnih sistema i preživela konstantne promene svojih prirodnih staništa (Booy *et al.* 2000, Primack 2000, Fossati *et al.* 2003). Brojna istraživanja na bazi genetičkih markera su sprovedena baš na temu ukrštanja i protoka gena između prirodnih topola i hibrida, kako bi se mogle odgovarajuće konzervacione mere sprovoditi u cilju zaštite prirodnih topola i njihovih staništa (Heinze 1997, 2008, Cagelli i Lefèvre 1995, Benetka *et al.* 1999, 2002, Vanden Broeck *et al.* 2002, Fossati *et al.* 2003, Vanden Broeck *et al.* 2003, Khasa *et al.* 2005, Vanden Broeck *et al.* 2006, Chenault *et al.* 2011).

Benetka *et al.* 1999. godine nisu primetili introgresiju gena u pravcu *P. × canadensis* ♂ → *P. nigra* ♀. Ista situacija je primećena u istraživanju Janssen (1998), gde se kaže da je protok gena između *P. nigra* i *P. canadensis* moguć samo u pravcu *P. nigra* ♂ → *P. × canadensis* ♀. Ovo potvrđuju i Melchior i Seitz (1968), Zsuffa (1975) i

Rajora (1986), koji kažu da je za uspešnu hibridizaciju potrebno da *P. nigra* oprašuje *P. × canadensis*. Međutim, 2002. godine Benetka *et al.* sprovode eksperiment gde su posle oprašivanja crne topole smešom polena (*P. nigra* i *P. × canadensis*) dobili 7.14% potomaka hibrida, što pokazuje da je moguća i introgresija u pravcu *P. × canadensis* ♂ → *P. nigra* ♀. Rezultati ovih istraživanja pokazuju da se crna topola primarno oprašuje polenom crne topole i u kontrolisanim i u prirodnim uslovima. *P. × canadensis* može da oprašuje *P. nigra* samo u slučaju da njen polen dominira u oblaku polena koji se u tom trenutku raznosi (Benetka *et al.* 2002, Vanden Broeck *et al.* 2002, Tabbener i Cottrell 2003, Vanden Broeck *et al.* 2004, Vanden Broeck 2005, Ziegenhagen *et al.* 2008). Još uvek nije tačno objašnjen razlog niskog nivoa introgresije u populaciji crne topole (Vanden Broeck 2005), pretpostavlja se da je posredi nesinhronizovano vreme cvetanja crne topole i hibrida (Benetka *et al.* 2002, Bialozyt 2012), smatra se da je plodnost hibrida manja od roditeljskih vrsta i da je vitalnost polena i semena manja u F1 generaciji hibrida (Vanden Broeck *et al.* 2003, Pregitzer i Barnes 1980, Stettlet *et al.* 1996); veliki uticaj imaju i udaljenosti materinskih stabala, pravac i brzina vetra (Vanden Broeck *et al.* 2006). Rezultate ovakvih istraživanja treba imati na umu prilikom pravljenja strategije konzervacije crne topole, kako bi erozija genetičkog materijala crne topole bila što manja. Svakako se očekuje mali nivo introgresije u prirodnim populacijama crne topole i u slučaju kada su muške jedinke u neposrednoj blizini ženskih. Treba biti oprezan kada su izolovane ženske jedinke crne topole sa muškim jedinkama hibrida u neposrednoj blizini, jer oni mogu biti uzrok introgresije (Vanden Broeck *et al.* 2004). S obzirom na to da je zastupljenost površina prirodnih populacija crne topole sve manja i da dominiraju plantaže hibridnih topola u njihovoj neposrednoj blizini uticaj introgresije može biti značajan. Veoma je bitno da se prilikom obnove populacija crne topole uzme u obzir da je broj stabala koji doprinose stvaranju podmlatka sigurno manji od ukupnog broja stabala u datoj populaciji, tako da se moraju preduzeti mere koje će povećati efektivnu veličinu prirodnih populacija crne topole, kako bi se smanjila mogućnost genetičkog drifta, inbridinga i konstantnog smanjenja diverziteta (Vanden Broeck *et al.* 2006).

Generalno, molekularni markeri predstavljaju najnapredniju i najefektivniju tehnologiju koja se primenjuje za razumevanje osnova genetičkog diverziteta. Veliki broj studija, realizovanih proteklih godina, pokazuje značaj i vrednost primene

molekularnih markera u istraživanju na polju konzervacione i populacione genetike šumskog drveća. Razvoj tipova molekularnih markera, kao i njihova sve šira primena u šumarskoj genetici, unapredila je neophodna znanja o (Isajev *et al.* 2008):

- značaju dinamike i smera migracionih tokova u postglacijalnom periodu za oblikovanje sadašnjeg genetičkog i geografskog diverziteta populacija drveća;
- uticaju veličine populacija i selekcionog pritiska na razvoj sposobnosti adaptacije i „pulsiranje“ populacija drveća u prostoru i vremenu;
- modeliranju programa pri aktivnostima na polju konzervacione genetike, pri očuvanju genofonda vrsta drveća, *in situ* i *ex situ*.

2. PREDMET ISTRAŽIVANJA

Na području Vojvodine, prema opštoj osnovi gazdovanja šumama i vanšumskog zelenila AP Vojvodine (Radosavljević 2009), u odnosu na ukupnu površinu šuma u Vojvodinu domaće topole čine 1.9%, a evroameričke 20.5%. U odnosu na ukupnu površinu domaćih topola, crna topola čini svega oko 16%, dok bela čini 84%. Ovaj podatak se mora uzeti sa rezervom s obzirom na to da se izolovana stabla ili male grupe crne topole prilikom inventure u većini slučajeva ne evidentiraju, dok kod mešovitih sastojina nema detaljnih informacija o ovoj vrsti, jer se većinom ubraja u kategoriju OML (ostali meki lišćari), što je slučaj i sa zemljama širom Evrope (Lefevre i Legionnet 1998). Međutim OML kategorija učestvuje sa svega 0,5% u ukupnoj površini šuma Vojvodine (Radosavljević 2009), tako da situacija i dalje ostaje praktično ista.

Monitoring poplavnih autohtonih šumskih ekosistema Vojvodine (Kiš 2011) definiše sledeće osnovne ugrožavajuće faktore biološke raznovrsnosti poplavnih šuma na ovom području:

- uništavanje staništa prevođenjem u monokulture;
- širenje invazivnih vrsta;
- promena hidrološkog režima;
- neusklađenost mera nege i obnove šuma sa potrebama očuvanja biološke raznovrsnosti;
- sektorska zatvorenost u izradi planova korišćenja i zaštite prirode i njihova neusklađenost.

Zaključna razmatranja monitoringa ukazuju na neophodnost favorizovanja generativne obnove autohtonih vrsta drveća i žbunja u cilju prirodne selekcije i adaptacije vrsta na promenljive uslove sredine, pri čemu posebnu pažnju posvećuje crnoj topoli, čija su staništa u nestajanju, a brojnost znatno redukovana, navodeći mere *in situ* i *ex situ* konzervacije ove vrste kao prioritete aktivnosti.

Kao osnova za realizaciju predloženih aktivnosti u cilju očuvanja poplavnih autohtonih šumskih ekosistema Vojvodine, sa posebnim osvrtom na preostali genofond

crne topole, za predmet istraživanja ove doktorske disertacije odabrane su četiri populacije koje se nalaze u slivovima tri najveće reke ovog područja.



Slika 2. Grupa stabala crne topole u fazi „nestajanja“ (Čortan R. 2012).



Slika 3. Malat vrbe i topole na obali Dunava kod Bezdana (Čortan 2013).

3. CILJ I OSNOVNE HIPOTEZE ISTRAŽIVANJA

Genetička varijabilnost (raznovrsnost), kao deo ukupne biološke raznovrsnosti, predstavlja bogatstvo različitih alela odnosno oblika gena, prisutnih u populaciji neke vrste (Konvencija o biološkoj raznovrsnosti Ujedinjenih nacija 1992). Različiti prirodno i antropogeno uslovljeni faktori utiču na genetičku varijabilnost koja vrsti omogućava prilagođavanje na izmenjene uslove životne sredine. Prirodna selekcija, genetički drift, mutacije i migracija gena pripadaju kategoriji tzv. evolutivno-adaptivnih činilaca koji utiču na oblikovanje genetičke strukture vrste i prilagođavanje populacija različitim ekološkim uslovima (Bogdan *et al.* 2011).

Sve intenzivniji negativan uticaj na prirodne ekosisteme i pojedine vrste šumskog drveća, poput degradacije staništa, njihove fragmentacije, delovanja klimatskih promena, dovode u pitanje i sam opstanak vrste. U današnjim ekološkim uslovima koji su sve češće izloženi ekstremnim pojavama koje se dešavaju u relativno kratkom vremenskom roku, adaptivni procesi se ne dešavaju dovoljno brzo da osiguraju opstanak prirodnih populacija i same vrste. Kada je reč o crnoj topoli na području Vojvodine, ugroženosti vrste znatno doprinosi i antropogeni činilac koji je svojim aktivnostima redukovao prirodne populacije, defragmentisao ih, znatno smanjio njihovu površinu i u pojedinim područjima prisustvo vrste sveo na pojedinačne individue visoke starosti uz smanjenu mogućnost prirodnog obnavljanja.

Cilj ove doktorske disertacije definisan je u pravcu procene genetičke varijabilnosti unutar i između četiri prirodne populacije crne topole koje se nalaze uz tokove tri najveće reke u Vojvodini: Dunava (gornji i donji tok), Save i Tise. Ove populacije predstavljaju ostatke nekadašnjih prirodnih populacija ove vrste, na kojima se crna topola još uvek zadržala sa određenim genofondom koji čine pretežno stara stabla, a prirodno obnavljanje gotovo da ne postoji.

Upoznavanje genetičke varijabilnosti ovih populacija, primenom morfoloških, anatomskih i molekularnih markera, predstavlja polaznu osnovu za konzervaciju i usmereno korišćenje raspoloživog genofonda, dalje oplemenjivanje vrste i njenu reintrodukciju.

Osnovne hipoteze na kojima su bazirana istraživanja u okviru ove doktorske disertacije su:

- Na području Vojvodine došlo je do redukcije staništa crne topole (*Populus nigra* L.), što je uslovalo redukciju njenih prirodnih populacija koje su defragmentisane, sa velikim učešćem starijih stabala, slabim prirodnim obnavljanjem i genofondom koji je znatno redukovan;
- Primenom morfoloških, anatomskih i molekularnih markera utvrdiće se sveobuhvatna slika genetičke strukture i varijabilnosti unutar i između analiziranih populacija crne topole (*Populus nigra* L.);
- Postoji značajan stepen unutarpopulacione varijabilnosti crne topole (*Populus nigra* L.) na nivou istraživanih populacija;
- Postoji značajan stepen međupopulacione varijabilnosti analiziranih populacija crne topole (*Populus nigra* L.);
- Da će se analizom varijabilnosti analiziranih populacija crne topole (*Populus nigra* L.) dati značajan doprinos daljem radu na konzervaciji i usmerenom korišćenju raspoloživog genofonda kao i daljem oplemenjivanju date vrste.

4. MATERIJAL I METOD RADA

Procena varijabilnosti morfoloških i anatomskih karakteristika listova kao i analize na nivou molekularnih markera sprovedene su unutar i između četiri odabrane populacije sa područja Vojvodine, koje se nalaze u slivovima tri najveće reke: Dunava (gornji i donji tok), Save i Tise (karta 4).



Karta 4. Rasprostranjenost šuma na području AP Vojvodine, sa obeleženim istraživanim populacijama crne topole. Legenda: Populacija A – gornjeg toka Dunava (lokalitet Bački Monoštor); B – Tise (lokalitet Titel); C – Save (lokalitet Klenak); D – donjeg toka Dunava (lokalitet Kovin) (original Tubić 2013 – mod. Čortan 2014).

4.1. Ekološki uslovi istraživanih populacija

Pregled stanišnih i klimatskih karakteristika prikazan je po istraživanim populacijama. Podaci o stanišnim uslovima preuzeti su iz *Opštih osnova gazdovanja šumama šumskih područja Vojvodine* za aktuelni period na čijem se području nalaze analizirane populacije. Klimatski podaci predstavljaju prosečne vrednosti za period 1981–2010. godine sa sinoptičkih stanica koje se nalaze najbliže proučavanim lokalitetima, podaci su preuzeti sa sajta Hidrometeorološkog zavoda Republike Srbije (2014, www.hidmet.gov.rs/ciril/meteorologija/klimatologija_srednjaci.php).

Populacija A - gornjeg toka Dunava



Slika 4. Grupa stabala crne topole u populaciji gornjeg toka Dunava (Karapandža) (Čortan 2012).

Populacija gornjeg toka Dunava obuhvata deo Severnobačkog šumskog područja. Populacija zauzima površinu na aluvijalnim terenima koja se nalazi neposredno na obali gornjeg toka reke Dunav kroz Srbiju. Reljef je zaravnjen sa minimalnim visinskim razlikama između depresija i greda. Nadmorska visina se kreće od 82 do 87 m, što je uslovalo obrazovanje izraženog mikroreljefa. Izražen mikroreljef je od posebne važnosti

kada je u pitanju uzgoj vrba i topola, jer od toga zavise svojstva zemljišta kao i hidrološki uslovi lokaliteta. Staništa mogu da se podele na staništa za vrbe i topole, gde vrbe zauzimaju niža staništa, a topole viša. U geološkom pogledu ovo područje odlikuje velika homogenost. U priobalnim delovima reka nalazi se aluvijalni nanos peska različite strukture, koji je nastao fizičkim delovanjem reke, tj. taloženjem peska i suspenzije fine i sitne granulacije. U priobalnoj zoni kretanje vode (plavljenje) je najveće zbog čega se u njoj taloži grublji peskoviti materijal, sa ili bez mulja. Na ovim mestima se obično izdižu pešćane grede na kojima se stvaraju recentna aluvijalna dobro drenirana zemljišta koja su inače idealna za regeneraciju domaće crne topole. U normalnim uslovima karakteristični su visoki vodostaji krajem proleća i početkom leta, dok se niski vodostaji javljaju krajem jeseni i početkom zime.

U klimatskom pogledu ovo područje pripada umereno kontinentalnoj klimi sa osobinama panonsko stepske umereno-kontinentalne klime. Kontinentalni karakter klime ogleda se u tome što je jesen toplija od proleća, temperaturni prelaz od zime ka letu nešto je oštiri nego od leta ka zimi i što se uočava tendencija pomeranja temperaturnog minimuma na februar i maksimuma na avgust. Prve hladnoće počinju u oktobru i traju do marta, s tim što su najizraženije u decembru, januaru i februaru (1.1, -0.1 i 1.4°C). Letnja temperatura je visoka i ujednačena, sa najvišim vrednostima u julu i avgustu (21.9 i 21.3°C).

Za prikazivanje klimatskih prilika Severnobačkog šumskog područja, poslužili su podaci meteoroloških merenja, na stalnoj meteorološkoj stanici u Somboru (φ 45°46N, λ 19°09E, nv 88 m), za period od 1981. do 2010. godine.

Tabela 3. Srednje mesečne i godišnja temperatura vazduha (°C).

Temperatura	jan	feb	mar	apr	maj	jun	jul	avg	sep	okt	nov	dec	God.
Srednja													
maksimalna	3.6	6.3	12	17.8	23.3	26.1	28.5	28.5	23.7	18.1	10.2	4.5	16.9
Srednja													
minimalna	-3.4	-2.6	1.2	5.8	10.8	13.8	15.2	14.7	10.7	6.2	1.7	-1.8	6
Normalna													
vrednost	-0.1	1.4	6.2	11.6	17.1	20.2	21.9	21.3	16.5	11.3	5.4	1.1	11.2

Pored temperature, padavine su najznačajniji klimatski faktor jednog kraja. Oblik, visina i raspored padavina tokom godine ukazuje na umereno kontinentalni

karakter klime severne Bačke. Režim padavina ovog područja nosi delom obeležje srednjeevropskog (podunavskog) režima, sa vrlo velikom neravnomernošću raspodele po mesecima. Ekstremne visine padavina javljaju se početkom leta (jun) u vidu maksimuma i sredinom jeseni (oktobar), ili početkom proleća (mart) sa najmanjim mesečnim visinama. Padavine su uglavnom jače tokom vegetacionog perioda što pogoduje razvoju šumske vegetacije. Srednja godišnja suma padavina iznosi 612.4 mm. Dok je relativna vlažnost vazduha najveća u zimskom periodu, a najmanja u prolećnom periodu.

Tabela 4. Srednje mesečne količine padavina (mm/m²).

Padavine	jan	feb	mar	apr	jaj	jun	jul	avg	sep	okt	nov	dec	God.
Sr mesečna suma	37.3	29.9	36.4	45.2	60.0	81.5	66.2	53.1	54.4	47.3	53.7	47.4	612.4

Tabela 5. Srednje mesečne vrednosti relativne vlažnosti vazduha (%).

Relativna vlaga	jan	feb	mar	apr	maj	jun	jul	avg	sep	okt	nov	dec	God.
Prosek	84	78	70	66	64	65	64	66	71	75	82	86	72

Režim vetrova karakterišu osobine vetrova jugoistočnog pravca (košava), severozapadnog i severnog pravca (severac) i jugozapadnog i zapadnog pravca (jugo). Najjači vetar, sa najvećom učestalošću javljanja je košava (ESE), čija je čestina 139‰ i s prosečnom brzinom od 3.3 m/s.

Tabela 6. Relativne čestine vetra po pravcima i tišine u promilima i srednje brzine vetra u m/s.

Pravac vetra	N	NNE	NE	EENE	E	ESE	SE	SSE	S	SSW	SW	WSW	W	WNW	NWN	NNW	C
Relativne čestine (‰)	47	24	22	35	73	139	83	35	19	18	34	76	111	110	79	47	47
Srednje brzine (m/s)	3.0	2.6	2.2	2.2	2.4	3.3	3.2	2.5	2.0	1.8	1.8	2.1	2.4	2.7	3.0	3.0	

Populacija B - Tise



Slika 5. Grupa stabala crne topole na obali reke Tise (Bačko Petrovo Selo) (Čortan 2012).

Populacija Tise obuhvata deo Južnobačkog šumskog područja. Populacija zauzima površine na aluvijalnim terenima koji se nalaze neposredno na obali reke Tise kroz Srbiju. Za najveći deo južne Bačke karakteristična je visinska ujednačenost terena sa blagim depresijama i zaravnima. Nadmorska visina se kreće od 72 do 80 m, što je uslovalo obrazovanje veoma izraženog mikoreljefa. Karakteristike mikoreljefa se ogledaju u naizmeničnom pružanju greda i depresija u pravcu glavnog toka reke, koji je u Podunavlju više izražen nego u Potisju. U zavisnosti od visine terena i uslova ocedivanja inudacionih ravni, uslovljena je i podela staništa na staništa topole i staništa vrbe, gde niža staništa zauzimaju vrbe, a viša topole. U geološkom pogledu južnu Bačku odlikuje velika homogenost. U pretežnom delu ravnice između rečnih tokova, geološku podlogu čini terasni les, u priobalnim delovima reka je aluvijalni nanos peska različite strukture, pri čemu se nanosi Tise odlikuju većim učešćem finih frakcija gline i ilovače. U priobalnoj zoni za vreme plavljenja taloži se grublji peskoviti materijal sa manje ili više mulja. Na ovim mestima se izdižu peščane ograde na kojima se stvaraju recentna aluvijalna dobro drenirana zemljišta. U Potisju visoke vode se javljaju nešto

ranije, brže kulminiraju i opadaju nego u Podunavlju. Proleće i rane letnje mesece (mart–jul) karakteriše visok vodostaj reke Tise, dok jesen i zimu (oktobar–januar) nizak vodostaj.

U klimatskom pogledu ovo područje pripada umereno kontinentalnoj klimi sa osobinama panonsko stepske umereno-kontinentalne klime. Prelazna godišnja doba se odlikuju promenljivošću vremenskih prilika sa toplijom jeseni od proleća, leto karakterišu stabilne vremenske prilike sa povremenim kraćim pljuskovima lokalnog karaktera. Zimi su vremenske prilike pod uticajem ciklonske aktivnosti s Atlanskog okeana i Sredozemnog mora, kao i zimskog tzv. Sibirskog anticiklona, što je karakteristično za celo područje Vojvodine. Najveće hladnoće u ovom području su u decembru, januaru i februaru (1.3, -0.9 i 1.9°C), a najtopliji su jul i avgust (20.9 i 20.5°C), kada su temperature danima visoke i ujednačene.

Za prikazivanje klimatskih prilika Južnobačkog šumskog područja, poslužili su podaci meteoroloških merenja, na stalnoj meteorološkoj stanici u Zrenjaninu (φ 45°22N λ 20°25E, nv 80 m), za period od 1981. do 2010. godine.

Tabela 7. Srednje mesečne i godišnja temperatura vazduha (°C)

Temperatura	jan	feb	mar	apr	maj	jun	jul	avg	sep	okt	nov	dec	God.
Srednja maksimalna	2.4	6	11.6	16.9	22.4	25	27.3	27.1	23.5	17.6	9.6	4.3	16.1
Srednja minimalna	-4.1	-1.6	1.6	5.8	10.7	13.4	14.6	14.3	11.1	6.3	1.8	-1.7	6
Normalna vrednost	-0.9	1.9	6.3	11.2	16.7	19.3	20.9	20.5	16.8	11.4	5.4	1.3	10.9

Oblik, visina i raspored padavina tokom godine ukazuje na umereno kontinentalni karakter klime južne Bačke. Režim padavina ovog područja nosi delom obeležje srednjeevropskog (podunavskog) režima, sa vrlo velikom neravnomernošću raspodele po mesecima, gde se najviše padavina ima početkom leta (jun), u vidu maksimuma i sredinom jeseni (oktobar) ili početkom proleća (mart) sa najmanjim mesečnim visinama. Srednja godišnja suma padavina iznosi 583.2 mm. Relativna vlažnost vazduha je najveća u zimskom periodu, a najmanja u prolećnom periodu.

Tabela 8. Srednje mesečne količine padavina (mm/m²)

Padavine	jan	feb	mar	apr	maj	jun	jul	avg	sep	okt	nov	dec	God.
Sr mesečna suma	35.9	30.0	37.2	43.2	55.4	88.8	60.0	45.4	50.2	43.9	47.8	45.3	583.2

Tabela 9. Srednje mesečne vrednosti relativne vlažnosti vazduha (%)

Relativna vlaga	jan	feb	mar	apr	maj	jun	jul	avg	sep	okt	nov	dec	God.
prosek	85	78	70	66	65	67	66	66	71	74	81	86	73

Režim vetrova karakterišu osobine vetrova jugoistočnog pravca (košava), severozapadnog i severnog pravca (severac) i jugozapadnog i zapadnog pravca (jugo). Najjači vetar, sa najvećom učestalošću javljanja je košava (SE i SSE), čija je čestina 95% i 119 ‰, sa prosečnom brzinom 3.2 i 3.0 m/s.

Tabela 10. Relativne čestine vetra po pravcima i tišine u promilima i srednje brzine vetra u m/s

Pravac vetra	N	NNE	NE	EENE	E	ESE	SE	SSE	S	SSW	SW	WSW	W	WNW	NW	NNW	C
Relativne čestine (‰)	69	25	21	32	32	70	95	119	50	32	28	66	80	89	70	47	77
Srednje brzine (m/s)	2.6	1.4	1.5	1.3	1.6	2.2	3.2	3	2.5	1.9	2	2.1	2.6	2.6	2.8	2.1	

Populacija C - Save



Slika 6. Stablo crne topole na obali reke Save (Grabovci) (Čortan 2013).

Populacija Save obuhvata deo sremskog šumskog područja. Populacija zauzima površine na aluvijalnim terenima koji se nalaze neposredno na obali reke Save kroz Srbiju. Ovo područje karakterišu male visinske razlike između depresija i greda od 1 do 2 m u mikro celinama, pri čemu se grede i depresije smenjuju na vrlo uskom prostoru u pravcu toka reke Save. Nadmorska visina se kreće od oko 76 do 78 m. Geološku podlogu na ovom području predstavljaju aluvijalni nanosi peska različite strukture, nastalog sedimentacijom rečnog nanosa. Ovaj tip geološke podloge je takođe karakterističan za delove šumskog područja koji se nalaze u priobalju Dunava i Tise. U priobalnoj zoni kretanje vode za vreme plavljenja je najveće i zbog toga se u njoj taloži grublji peskoviti materijal. Na ovim mestima se obično izdižu peščane grede, na kojima se stvaraju dobro drenirana recentna aluvijalna zemljišta. Za ovo područje karakteristična je pojava sezonskog plavljenja koje se redovno javlja svake godine u proleće i početkom leta, sa različitim intenzitetom i dužinom trajanja poplavnog perioda. Visoki vodostaji se javljaju i u ostalim delovima godine, ali ipak znatno ređe i slabijeg intenziteta. Najniži vodostaji reke Save se beleže u zimskom periodu (decembar i januar).

Za ovo područje karakteristična je umereno-kontinentalna klima, sa osobinama panonsko-stepske umereno kontinentalne klime, sa jasnim smenjivanjima godišnjih doba. Prve hladnoće i mrazovi počinju u oktobru i traju sve do marta, uz mogućnost iznenadnih ranih i kasnih mrazeva čak i u septembru, odnosno aprilu i početkom maja. Najveće hladnoće su u decembru, januaru i februaru (1.4, 0.1 i 1.6°C), a najtopliji su jul i avgust (21.5 i 21.2°C), kada su temperature danima visoke i ujednačene.

Za prikazivanje klimatskih prilika sremskog šumskog područja, poslužili su podaci meteoroloških merenja, na stalnoj meteorološkoj stanici u Sremskoj Mitrovici (φ 45°06N, λ 19°33E, nv 82 m), za period od 1981. do 2010. godine.

Tabela 11. Srednje mesečne i godišnja temperatura vazduha (°C)

Temperatura	jan	feb	mar	apr	maj	jun	jul	avg	sep	okt	nov	dec	God.
Srednja maksimalna	3.6	6.5	12.5	18	23.4	26.1	28.3	28.4	23.7	18.3	10.5	4.8	17
Srednja minimalna	-3.1	-2.5	1.2	5.9	10.9	13.7	15	14.8	10.9	6.7	2.2	-1.6	6.2
Normalna vrednost	0.1	1.6	6.4	11.8	17.2	19.9	21.5	21.2	16.6	11.7	5.8	1.4	11.3

Prosečna visina padavina po mesecima je dosta ujednačena sa jednim izraženim maksimumom početkom leta (juni i juli). Najmanje padavina ima u februaru i decembru. Srednja godišnja suma padavina iznosi 614.2 mm. Padavine su češće i jačeg intenziteta tokom vegetacionog perioda, što svakako pogoduje razvoju šumske vegetacije. Dok je relativna vlažnost vazduha najveća u zimskom periodu, a najmanja u prolećnom periodu.

Tabela 12. Srednja količina padavina po mesecima (mm/m²)

Padavine	jan	feb	mar	apr	maj	jun	jul	avg	sep	okt	nov	dec	God.
Sr mesečna suma	37.9	29.2	40.4	48.4	56.2	84.4	61.6	52.8	50.3	54.6	52.8	45.6	614.2

Tabela 13. Srednje mesečne vrednosti relativne vlažnosti vazduha (%)

Relativna vlaga	jan	feb	mar	apr	maj	jun	jul	avg	sep	okt	nov	dec	God.
prosek	87	81	73	69	68	71	71	71	75	78	85	88	76

Vetrovi koji ovde duvaju javljaju se najčešće sa istoka, severoistoka, zapada i severozapada. Najjači vetrovi duvaju u proleće i zimu, a tada su i najčešći. Vetrovi iz istočnog pravca (košava) i severoistočnog (severac) su vetrovi sa najvećom učestalošću (128 i 107), čija je prosečna brzina 2.5 i 2.6 m/s. Znatno ređe duvaju vetrovi sa severa, jugoistoka i jugozapada.

Tabela 14. Relativne čestine vetra po pravcima i tišine u promilima i srednje brzine vetra u m/s

Pravac vetra	N	NN	ENE	E	ESE	SE	SSE	S	SSW	WSW	W	WNW	WNW	NNW	C		
Relativne čestine (%)	34	31	54	128	107	67	26	18	19	21	28	69	94	102	59	52	92
Srednje brzine (m/s)	2.6	1.7	1.7	2.5	2.6	2.6	2.3	2	1.8	2	1.8	2	2.3	2.6	2.8	2.9	2.6

Populacija D - donjeg toka Dunava

Populacija donjeg toka Dunava obuhvata deo banatskog šumskog područja. Populacija zauzima površine na aluvijalnim terenima koji se nalaze neposredno na obali donjeg toka reke Dunav kroz Srbiju. Aluvijalne ravni, poznatije kao ritovi, u kojima su reke usekle svoja široka i plitka korita, niže su desetak metara od lesnih terasa – njihova nadmorska visina je od 66 do 82 metara. Ovo područje odlikuje veoma razvijen mikroreljef koji ima presudan uticaj na režim plavljenja i režim podzemnih voda, pri

čemu se javlja zonalnost staništa, od močvarnih do šumskih. Geološku podlogu priobalnog dela čine aluvijalni nanosi koji se sastoje od pretaloženog lesa i većeg učešća frakcija peska. U aluvijalnom nanosu uglavnom prevladavaju peskovite i ilovaste teksture. U normalnim uslovima karakteristični su visoki vodostaji krajem proleća i početkom leta, dok su niski vodostaji karakteristični za kraj jeseni i početak zime.



Slika 7. Grupa stabala na obali Dunava kod Kovina (Čortan 2013).

U klimatskom pogledu ovo područje karakteriše umereno-kontinentalna klima sa izvesnim uticajem istočne kontinentalne, atlanske i ublažene jadranske klime. Zime su umereno duge i hladne, leta duga i topla, a prelazni periodi (proleće i jesen) su umereno topli sa blagim prelazima. Najveće hladnoće su u decembru, januaru i februaru (1.4, 0.1 i 1.5°C), a najtopliji su jul i avgust (21.9 i 21.5°C), kada su temperature danima visoke i ujednačene.

Za prikazivanje klimatskih prilika banatskog šumskog područja, poslužili su podaci meteoroloških merenja na stalnoj meteorološkoj stanici u Velikom Gradište (φ 44°45N, λ 21°31E, nv 82 m), za period od 1981. do 2010. godine.

Tabela 15. Srednje mesečne i godišnja temperatura vazduha (°C)

Temperatura	jan	feb	mart	apr	maj	jun	jul	avg	sep	okt	nov	dec	God.
Srednja maksimalna	3.5	6.1	11.9	18	23.3	26.4	28.9	29	23.8	17.7	10.3	4.6	16.9
Srednja minimalna	-	-	1.4	6.1	11	13.7	15.2	15.1	11.4	7.2	2.4	-	6.4
Normalna vrednost	2.9	2.4	6.2	11.8	17	19.9	21.9	21.5	16.8	11.7	6	1.4	11.3

Oblik, visina i raspored padavina tokom godine ukazuju na umereno-kontinentalni karakter klime ovog područja. Režim padavina ovog područja odlikuje se vrlo velikom neravnomernošću raspodele po mesecima, gde najviše padavina ima početkom leta (jun) u vidu maksimuma i početkom jeseni (septembar) ili početkom proleća (mart) sa najmanjim mesečnim visinama. Srednja godišnja suma padavina iznosi 653.0 mm. Dok je relativna vlažnost vazduha je najveća u zimskom periodu, a najmanja u prolećnom periodu.

Tabela 16. Srednje mesečne količine padavina po mesecima (mm/m²).

Padavine	jan	feb	mar	apr	maj	jun	jul	avg	sep	okt	nov	dec	God.
Sr mesečna suma	45.0	42.2	41.5	57.2	59.8	81.6	61.4	55.9	57.5	51.8	48.4	50.7	653.0

Tabela 17. Srednje mesečne vrednosti relativne vlažnosti vazduha (%).

Relativna vlaga	jan	feb	mar	apr	maj	jun	jul	avg	sep	okt	nov	dec	God.
prosek	83	77	69	67	68	70	68	67	72	74	78	83	73

Režimu vetrova glavno obeležje daje košava (ESE i SE), koja pretežno duva u hladnijim zimskim i prolećnim mesecima i donosi suvo i hladno vreme. Duva sa čestinom 205‰ i 128‰ i sa prosečnom brzinom 3.9 i 3.5 m/s. Obično duva bez prekida nekoliko dana, slapovit je, a dostigne velike brzine. Najveća trenutna brzina košave, do sada zabeležena u ovom području, iznosila je čak 42 m/s.

Tabela 18. Relativne čestine vetra po pravcima i tišine u promilima i srednje brzine vetra u m/s

Pravac vetra	N	NN	ENE	E	ESE	SE	SSE	S	SSW	SW	WSW	W	WNW	WNW	NNW	C	
Relativne čestine (‰)	27	20	22	45	82	205	128	41	14	8	21	58	84	89	61	33	61
Srednje brzine (m/s)	1.7	1.3	1.2	1.3	1.7	3.9	3.5	2.5	1.9	1.2	1.4	1.4	1.9	2.3	2.6	2.1	

4.2. Analiza morfoloških karakteristika listova

Analiza morfoloških karakteristika listova crne topole obavljena je na nivou deset test stabala po svakoj populaciji, u toku 2012. godine. Sa svakog stabla izabrano je po 100 zdravih, neoštećenih listova za ispitivanja varijabilnosti morfometrijskih parametara listova. Sakupljanje uzoraka (listova) na terenu rađeno je metodom slučajnog uzorka i to u delu vegetacionog perioda kada su listovi potpuno razvijeni (avgust – oktobar). Listovi su uzimani sa istog dela krošnje (vanjskog, listovi krošnje, južna strana) i sa približno iste visine (4–6 m), sa grančice dugorasta i to sa srednjeg dela grančice (Tucović 1965). Pri sakupljanju materijala rađena je primarna selekcija kako bi uzorak bio što homogeniji, kako kod uzoraka u okviru jednog stabala tako i kod svih stabala proučavanih populacija.



Slika 8. Grančice dugorasta sa kojih su sakupljeni uzorci za morfometrijsku analizu listova (Čortan 2012).

Sakupljeni materijal je herbarizovan i na tako herbarizovanom materijalu urađena su merenja sa preciznošću do 1mm radi uporednih analiza. Ukupno je herbarizovano 4000 listova sa četiri populacije.

Na sakupljenom herbarizovanom materijalu izvršena je analiza morfometrijskih parametara, merenja su rađena sa preciznošću do 1mm. Na svakom pojedinačnom listu analizirano je ukupno devet parametara što ukupno čini 36000 merenja (9 parametara × 10 listova × 10 stabala × 4 populacije = 36000 merenja).

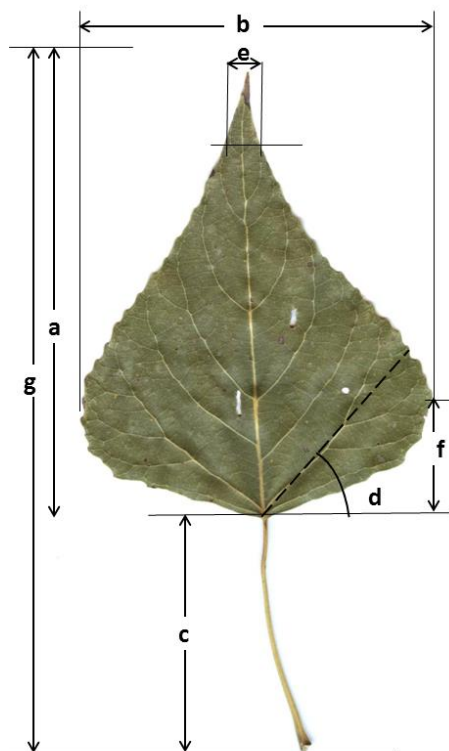
Morfometrijski parametri koji su mereni na sakupljenom uzorku su sledeći:

Osnovni parametri:

- a – dužina lista (mm)
- b – širina lista (mm)
- c – dužina peteljke (mm)
- d – ugao između prvog nerva i horizontale (°)
- e – širina lista na 1cm od samog vrha lista (mm)
- f – rastojanje između osnove lista i najšireg dela liske (mm)
- g – dužina celog lista (lista i peteljke) (mm)
- h – broj nerava sa leve strane lista
- i – broj nerava sa desne strane lista

Izvedeni (sekundarni) parametri:

- ba – širina lista/dužina liske
- ea – širina vrha/dužina liske
- fa – udaljenost baze do najšireg dela lista/dužina liske



Slika 9. Morfometrijski parametri koji su mereni na sakupljenom uzorku (Čortan 2013)

Merenja za procenu genetičke varijabilnosti na nivou morfoloških markera obavljena su u laboratoriji Katedre za semenarstvo, rasadničarstvo i pošumljavanje Šumarskog fakulteta Univerziteta u Beogradu.

4.3. Analiza anatomskih karakteristika listova

Analiza stomatalnih karakteristika listova crne topole obavljena je na nivou 10 test stabala po svakoj populaciji u toku septembra 2013. Uzimanje otisaka stoma rađeno je u podnevnim časovima, u danu bez vetra i padavina, sa prosečnom temperaturom oko 20°C. Sa svakog stabla izabrano je po pet listova svetlosti i po pet listova senke sa grančice kratkorasta sa približno iste visine (4–6m) i iste strane krošnje (južna, jugozapadne). Otisci su uzeti kolodijum metodom sa adaksijalne i abaksijalne strane lista između dva i tri nerva (Orlović 1992). Ukupno je uzeto 400 otisaka sa adaksijalne strane i 400 otisaka sa abaksijalne strane lista.



Slika 10. Listovi grančice kratkorasta sa koje su sakupljeni uzorci za analizu stoma (Čortan 2013).

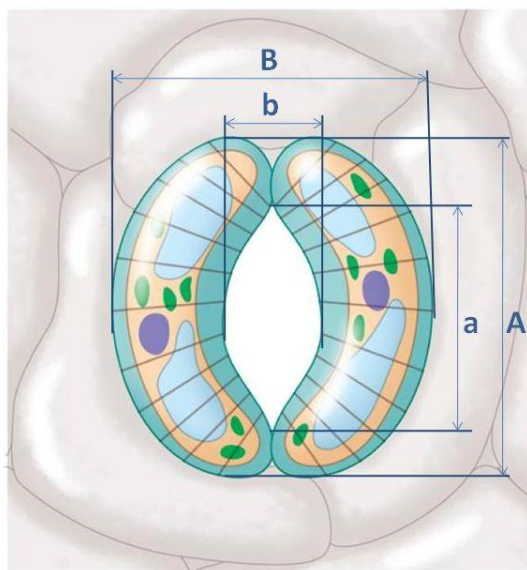
Pripremljeni trajni preparati otiska stoma uzetog kolodijum metodom korišćeni su za analizu anatomske varijabilnosti. Osnovni i izvedeni parametri varijabilnosti stoma korišćeni za analizu su:

Osnovni parametri:

- gustina stoma = broj stoma po jedinici površine (N - broj po mm^2)
- dimenzije stoma (μm):
 - dužina ćelija zatvaračica = dužina stome (A)
 - širina ćelija zatvaračica = širina stome (B)
 - dužina otvora stome (a)
 - širina otvora stome (b)

Izvedeni (sekundarni) parametri:

- KO - koeficijent oblika stome ($\text{KO} = 100 \cdot \text{širina stome} / \text{dužina stome}$)
- PCI indeks - potencijalni indeks propustljivosti stome ($\text{PCI} = \text{dužina ćelija zatvaračica}^2 \cdot \text{gustina stoma} \cdot 10^{-4}$) (Holland and Richardson 2009)
- L/N – odnos gustne stoma lica i naličja



Slika 11. Analizirani parametri stoma: A – dužina ćelije zatvaračice, B – širina ćelije zatvaračice, a – dužina otvora stome, b – širina otvora stome (*Copyright © 2005 Pearson Education, Inc. publishing as Benjamin Cummings, mod. Čortan 2014*)

Grupisanje parametara za analizu je vršeno na osnovu toga da li je analiziran list svetlosti ili senke i da li je analiza stoma rađena na stomama lica ili naličja lista.

Gustina stoma se dobila preračunavanjem broja stoma iz vidnog polja mikroskopa (0.33 mm^2) na jedinicu površine od 1 mm^2 . Gustina je određena na pet vidnih polja po svakom uzetom otisku, koja su izabrana metodom slučajnog uzorka. Ukupno je pregledano 4000 vidnih polja ($5 \text{ vidnih polja} \times 10 \text{ listova} \times 2 \text{ lica lista} \times 10 \text{ stabala} \times 4 \text{ populacije} = 4000 \text{ vidnih polja}$).

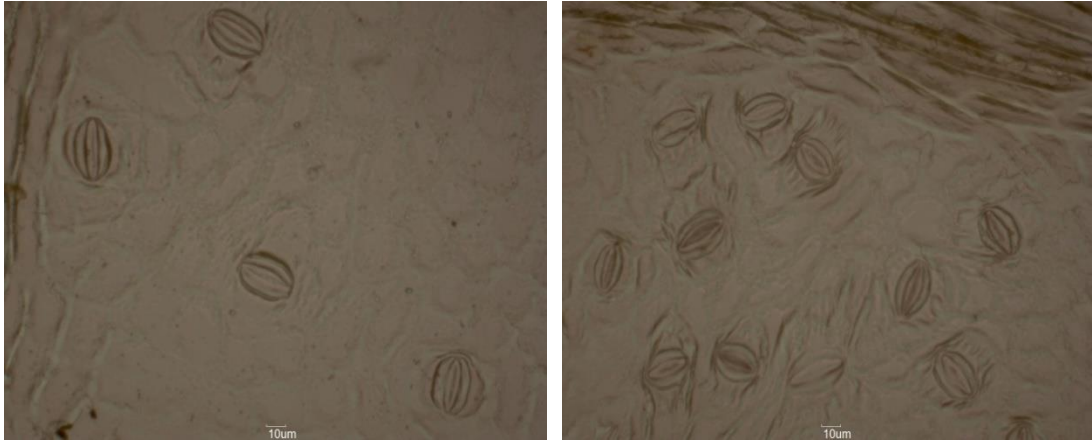
Određivanje gustine stoma obavljeno je u laboratoriji katedre za Zaštitu šuma Šumarskog fakulteta Univerziteta u Beogradu pomoću mikroskopa CETI[®]MAGNUM-T/Trinocular Microscope, UK (uveličanje 100 \times) i kamere Si3000[®] (UK).



Slika 12. CETI®MAGNUM-T/Trinocular Microscope katedre za Zaštitu šuma Šumarskog fakulteta Univerziteta u Beogradu (Čortan 2014).

U okviru dimenzija stoma za svaku stomu merena su četiri pomenuta parametra. Merenje je vršeno na po pet stoma, po tri slučajno izabrana vidna polja na jednom otisku (15 stoma po preparatu). Ukupno je analizirano 12000 stoma što sa merenjem četiri karakteristike čini ukupno 48000 mernih podataka ($5 \text{ stoma} \times 3 \text{ vidna polja} \times 10 \text{ listova} \times 2 \text{ lica lista} \times 10 \text{ stabala} \times 4 \text{ populacije} = 12000 \text{ stoma} \times 4 \text{ parametra} = 48000 \text{ merenja}$).

Ispitivanje stomatalnih karakteristika odrađeno je u laboratoriji za anatomiju i morfologiju biljaka, Departmana za biologiju i ekologiju Prirodno-matematičkog fakulteta Univerziteta u Novom Sadu pomoću ZEISSovog svetlosnog mikroskopa AxioVision Release 4.8.1., na uveličanju $400\times$, dok su analize i merenja stoma izvršeni pomoću softvera za analizu slike Image analyzing System Motic 2000.



Slika 13. Stome lica (a) i stome naličja (b) na uveličanju 400× ZEISSovog svetlosnog mikroskopa AxioVision Release 4.8.1. (Čortan 2014).

4.4. Analiza varijabilnosti SSR markera

Za molekularni deo istraživanja biljni materijal za ekstrakciju DNK je uzet sa 120 individua, 30 individua po populaciji. Uzorci lišća su sakupljeni u oktobru 2013, po sušenju su pakovani u plastične zip kesice sa silika gelom i na taj način transportovani u laboratoriju, a potom čuvani na -22 °C do procesa ekstrakcije DNK.

Proučavanje genetičke varijabilnosti na nivou molekularnih markera rađeno je korišćenjem 12 polimorfnih mikrosatelitnih lokusa (SSR - *Single Sequence Repeats*) (tabela 1) za analizu 120 genotipova. Analize su rađene u laboratoriji Thünen Instituta za šumarsku genetiku, Grosshansdorf, Nemačka.

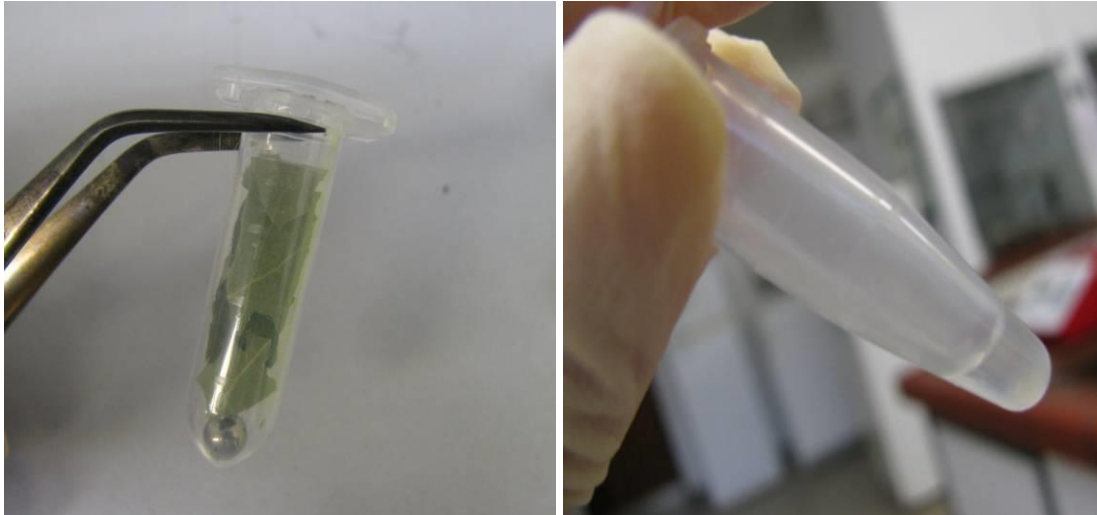
Ekstrakcija DNK.

Genomska DNK je izolovana iz listova crne topole prema modifikovanom protokolu Dumolin *et al.* (1995) na sledeći način:

1. 100 mg ili oko 2 cm² lista staviti u ependorf tube od 2 ml, u svaku tubu stave se po dve kuglice i potom se biljni materijal samelje na Retsch-Mill;
2. 1 ml zagrejanog ekstrakcionog pufera (55°) dodati u tubu i vorteksovati dok se ne dobije homogena smeša;
3. dodati 50 µl 1 M DTT, obavezno ispod digestora;
4. kratko promešati (pokretima gore-dole);

5. inkubirati 1h na 55°C, povremeno ih protresti rukom;
6. pustiti uzorke da se ohlade na sobnoj temperature 10-ak minuta;
7. potom dodati 400 µl dihlorometana i nežno promešati (pokretima gore-dole) 30-ak sekundi dok se ne dobije emulzija;
8. centrifugirati 10 minuta, 13000 rpm, 4°C;
9. pažljivo izdvojiti gornju fazu (oko 800 µl) u nove tube od 1,5 ml;
10. dodati 400 µl hladnog izopropanola, promešati (pokretima gore-dole) dok se DNA ne izdvoji kao talog;
11. centrifugirati 10 min, 13000 rpm, 4°C;
12. pažljivo istresti sadržaj kako bi talog DNK ostao u tubi, ostaviti tube otvorene oko 5 minuta da se osuše;
13. dodati 1 ml 70% etanola kako bi se talog isprao;
14. centrifugirati 10 minuta, 13000 rpm, 4°C;
15. pažljivo istresti sadržaj kako bi talog DNK ostao u tubi, tube sa otvorenim poklopcima staviti da se suše na 37°C u termo bloku;
16. dodati 50 µl (ukoliko je veći talog dodati 100 µl) 1×TE+RNAs kako bi se sjedinio sa talogom;
17. uzorke inkubirati na 4°C preko noći, kako bi se talog potpuno suspendovao;
18. sledećeg dana inkubirati 30 minuta na 37°C (RNase-digestion);
19. koncentraciju DNK izolata izmeriti na spektrofotometru (NanoDrop 1000 spectrometer (PEQLAB Biotechnologie GmbH, Erlangen, Germany)).

Dobijene su koncentracije u rasponu od 1000 do 2800 ng/µl. Nakon određivanja koncentracija sledilo je izjednačavanje koncentracija svih izolovanih rastvora DNK na 100 ng/µl i tako su sačuvani na -22 °C do korišćenja.

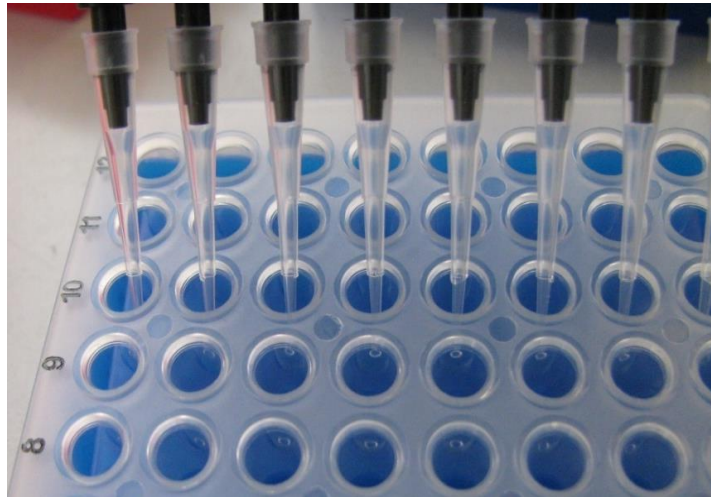


Slika 14. a – Biljni materijal spreman za izolaciju; b – Izolovan rastvor DNK (Čortan 2014).

PCR protokol

PCR amplifikacija je rađena prema protokolu Pakull *et al.* (2009) u totalnom volumenu od 25 μ l, sa 80 ng genomske DNK. Reakciona smeša se sastojala od:

- 0.8 μ l genomske DNA
- 1.0 μ l prajmer Forward i Reverse (5 μ M)
- 2.5 μ l 10 \times PCR pufera
- 1.5 μ l MgCl₂ (25mM)
- 2.0 μ l Cy5 dNTP mix
- 0.5 μ l DMSO (dimetil sulfoksid)
- 0.2 μ l Taq polimeraze (DCSPol, DNA Cloning Service, Hamburg, Germany)
- 16.3 μ l H₂O



Slika 15. Priprema uzoraka za PCR amplifikaciju. U pipeti se nalazi po 0.8 μ l genomske DNA (Čortan 2014).

PCR amplifikacija je rađena na TGradient cycler (Biometra, Göttingen, Germany) prema sledećem programu: 4 minuta inicijalne denaturacije na 94°C, 35 ciklusa denaturacije na 94°C u trajanju 30 s, vezivanje prajmera na 50–70°C u trajanju od 45 s, elongacija na 72°C 1 min, finalna elongacija od 10 minuta na temperaturi od 72°C.

Uspeh amplifikacije fragmenata proveren je na 1% (w/v) agaroznom gelu (Fladung *et al.* 1997) pri čemu je vizuelizovan pomoću reagensa za bojenje nukleinske kiseline, Roty-Safe Gelstain (Carl Roth, Karlsruhe, Germany).



Slika 16. TGradient cycler (Biometra, Göttingen, Germany), PCR Thünen Instituta za šumarsku genetiku, Grosshansdorf, Germany (Čortan 2014).

Informacije o korišćenim nuklearnim mikrosatelitnim markerima (SSR), njihovim sekvencama i amplifikaciji su dostupne u okviru internet baze, sa prefiksom PMGC mogu da se nađu u okviru SSR baze International Populus Genome Consortium IPGR (http://www.ornl.gov./sci/ipgc/ssr_resource.htm), dok su prajmeri sa prefiksom WPMS u *Center for Plant Breeding and Reproduction Research* (van der Schoot *et al.* 2000, Smulders *et al.* 2001).

U ovom istraživanju korišćeno je ukupno 12 SSR lokusa. Detaljne informacije o testiranim lokusima nalaze se u okviru tabele 19.

Tabela 19. Korišćeni SSR markeri i njihove karakteristike

br	Naziv prajmera	Forward-Primer/Left (5'→3')	Reverse-Primer/Right (5'→3')	Temp vezivanja	Prosečna dužina Bp	Motif	referenca
1	PMGC_0014	TTCAGAATGTGCATGATGG	GTGATGATCTCACCGTTTG	50°C	210	CTT	IPGC SSR Resource
2	PMGC_2020	TAAGGCTCTGTTTGTAGTCAG	GAGATCTAATAAAGAAGGTCTTC	55°C	150	GA	IPGC SSR Resource
3	PMGC_2163	CAATCGAAGGTAAGGTTAGTG	CGTTGGACATAGATCACACG	55°C	220	GA	IPGC SSR Resource
4	PMGC_2550	AGGTTACAAACTTTGTTGTAGC	GAACAAACTCTCACTGTGGTC	56°C	118	GA	IPGC SSR Resource
5	PMGC_2607	TTAAAGGGTGGTCTGCAAGC	CTTCTTGACCTCGTTTTGAG	55°C	177	GA	IPGC SSR Resource
6	PMGC_2679	GGAATCCGTTTAGGGATCTG	CGTCTGGAGAACGTGATTAG	58°C	118	GA	IPGC SSR Resource
7	WPMS_09	CTGCTTGCTACCGTGGAACA	AAGCAATTTGGGTCTGAGTATCTG	60°C	275	GT	Van Der Schoot <i>et al.</i> (2000)
8	WPMS_14	CAGCCGCAGCCACTGAGAAATC	GCCTGCTGAGAAGACTGCCTTGAC	50°C	245	CGT	Smulders <i>et al.</i> (2001)
9	WPMS_16	CTCGTACTATTTCCGATGATGACC	AGATTATTAGGTGGGCCAAGGACT	65°C	145	GTC	Smulders <i>et al.</i> (2001)
10	WPMS_17	ACATCCGCCAATGCTTCGGTGTTT	GTGACGGTGGTGGCGGATTTTCTT	55°C	140	CAC	Smulders <i>et al.</i> (2001)
11	WPMS_18	CTTCACATAGGACATAGCAGCATC	CACCAGAGTCATCACCAGTTATTG	55°C	245	GTG	Smulders <i>et al.</i> (2001)
12	WPMS_20	GTGCGCACATCTATGACTATCG	ATCTTGTAATTCTCCGGGCATCT	60°C	252	TTCTGG	Smulders <i>et al.</i> (2001)

Utvrđivanje dužine fragmenata

Amplifikovani produkti su potom pripremljeni za analizu na automatskom sekvenatoru ALFexpress II (GE Healthcare) koji laserski očitava dužinu fragmenata. Uzorci su pripremljeni prema Pakull *et al.* (2009) na sledeći način:

- 7 µl PCR amplifikovanog produkta
- 3 µl pink loading buffer
- 2 µl 1× TE
- 1 µl unutrašnjeg standarda poznate veličine – korišćena su 2 standarda jedan manji i jedan veći od predviđene dužine fragmenata

Ovako pripremljeni uzorci su neposredno pre elektroforeze denaturisani 3 minuta na 92°C, potom ohlađeni na ledu pre aplikacije u bunariće poliakrilamidnog gela. Elektroforeza je rađena na 6% poliakrilamid gelu u 0.5×TBE puferu pri temperaturi od 55°C i voltaži od 1,500 V, u vremenskom periodu od 105–180 minuta u zavisnosti od dužine fragmenata i standarda. Dužine fragmenata praćene su pomoću referentne DNK skale od po 50 bp, u rasponu od 100 do 550 bp. Unutrašnji i spoljašnji standardi se sastoje od specifičnih fragmenata amplifikovanih iz bakterijskog vektora (PGREEN).

6% poliakrilamid gel napravljen je po sledećoj proceduri:

- 14.7 g UREA
- 5.25 ml Acrylamid 40% (Carl Roth, Karlsruhe, Germany)
- 14.875 ml H₂O
- 3.6 ml 10×TBE pufera
- 17.5 µl TEMED (tetrametil etilendiamin)
- 175 µl APS (amonijum persulfat)

Analize dobijenih podataka urađene su na specijalizovanom softveru Fragment Analyser software (version 1.03.01, GE Healthcare).



Slika 17. Automatski sekvenator ALFexpress II (GE Healthcare) za lasersko očitavanje amplifikovanih fragmenata DNK. Thünen Institut za šumarsku genetiku, Grosshansdorf, Germany (Čortan 2014).

4.5. Statistička obrada podataka

Statistička analiza podataka dobijenih analizom morfoloških i anatomskih markera urađena je u programskim paketima **Statistica** version 8.0. (Statsoft Inc, 2007) i **Statgraphics**[®] Centurion×VI version 16.1.11. Analizirani faktori varijabilnosti bili su populacija i stablo, na način da se faktor "stablo" nalazi unutar faktora "populacija".

Unutarpopulaciona varijabilnost je ispitivana na osnovu izmerenih morfoloških parametara lista i anatomskih parametara stoma. Osnovni parametri deskriptivne statistike: minimalna i maksimalna vrednost (min i max), srednja vrednost (\bar{x}), standardna devijacija (SD) i koeficijent varijacije (CV%) su rađeni posebno za svako test stablo unutar svake populacije. Kako bi se procenila statistički značajna razlika između test stabala posebno za svaki izmeren parametar koristila se jednofaktorijalna analiza varijanse – ANOVA. Po utvrđivanju statističke značajnosti neophodno je bilo testirati razlike između test stabala i utvrditi gde se one kao takve javljaju, tj. utvrđivanje pripadnosti određenoj homogenoj grupi, što je urađeno Tukey HSD testom (*Honest Significant Difference*), kao testom razlike aritmetičkih sredina.

Za ispitivanje međupopulacione varijabilnosti kao ulazni podaci korišćene su srednje vrednosti po stablu grupisane po populacijama. Urađeni su osnovni parametri deskriptivne statistike na nivou populacija (minimalna i maksimalna vrednost, srednja vrednost, standardna devijacija i koeficijent varijacije). Jednofaktorijskom analizom varijanse (ANOVA) je procenjena statistička značajnost razlika između ispitivanih populacija za svaki od izmerenih parametara, a potom Tukey HSD testom utvrđene su razlike između pojedinih populacija koje su zaslužne za ukupno statistički značajan rezultat.

Kako bi se što bolje pokazao odnos između populacija korišćene su metode multivarijantne statističke analize, tako da su urađene klaster i diskriminantna analiza. Klaster analizom je utvrđena udaljenost odnosno bliskost između analiziranih populacija *Single linkage* metodom, a diskriminantnom analizom je analiziran odnos među ispitivanim populacijama i ocenjena diskriminaciona moć ispitivanih karaktera.

Prilikom analize varijabilnosti primenom SSR markera, amplifikovani fragmenti su očitani pojedinačno za svaki lokus.

Procena genetičke varijabilnosti je urađena pomoću sledećih specijalizovanih programa: **GDA_NT** (Genetic Data Analysis & Numerical Tests version 2, Bernd Degen, Thünen-Institute of Forest Genetics, Germany), **Arlequin** version 3.5.1.2. (Excoffier i Lischer 2010), **GenALex** version 6.5 (Peakall and Smouse 2005), **PAST** Version 2.17 (PAleontological STatistics, Hammer *et al.*, 2001), **FSTAT** version 2.9.3.2 (Goudet 2002), **IBDWS** (Isolation by Distance, Web Service) version 3.23 (Jansen *et al.* 2005).

Izračunavanje parametara je vršeno pojedinačno za svaki lokus i za svaku populaciju, kao i za prosečnu vrednost svih uzoraka.

Deskriptivna statistika se sastojala od računanja niza jednostavnih statističkih parametara u svrhu analize unutarpopulacione varijabilnosti i varijabilnosti samih lokusa. Procena genetičke varijabilnosti po populaciji i po lokusu je određena na osnovu totalnog broja alela (N_a), broja efektivnih alela (N_e), broja jedinstvenih alela, bogatstva alela (A), opsega alelnog variranja (O). Potom je izračunata heterozigotnost, uočena (H_o) i očekivana

(H_e) (Nei, 1975) i odstupanje od Hardy-Weinbergove ravnoteže koristeći Markovljev lanac pri proceni verovatnoće. Procenjene su vrednosti fiksacionih indeksa (F_{st} , F_{is} , F_{it}) (Weir & Cockerham, 1984) kako bi se utvrdio uzrok postojanja eventualne neravnoteže u populaciji, a protok gena među istraživanim populacijama procenjen je na osnovu vrednosti F_{st} ($N_m = 0.25 * (1 - F_{st}) / F_{st}$, Wright 1931). Kako bi se utvrdio izvor genetičkog variranja između i u okviru populacija urađena je analiza molekularne varijanse (AMOVA). Analiza genetičke distance između populacija urađena je na osnovu procene genetičke distance po Nei-ju (1972, 1978) i poređenjem parova populacija po F_{st} vrednostima. U cilju procene bliskosti, odnosno udaljenosti analiziranih populacija na individualnom nivou urađena je PCoA analiza (**P**ri**n**ci**p**al **C**o**o**r**d**i**n**at**e**s **A**n**a**ly**s**i**s**), a za utvrđivanje udaljenosti/bliskosti na populacionom nivou urađena je klaster analiza, pri čemu je *Single linkage* metod korišćen kao metod aglomeracije tj. grupisanja. S obzirom na to da su naše populacije prostorno blizu, urađen je Mantel test (*Analysis of Isolation by Distance*), kako bi doveo u korelaciju prostorne i genetičke distance istraživanih populacija.

5. REZULTATI ISTRAŽIVANJA

Na osnovu rezultata sprovedenih istraživanja, primenom morfoloških, anatomskih i molekularnih markera utvrđena je unutarpopulaciona i međupopulaciona varijabilnost prirodnih populacija crne topole na području Vojvodine.

Dobijeni rezultati prikazani su posebno na unutarpopulacionom i međupopulacionom nivou.

5.1. Varijabilnost morfometrijskih karakteristika listova

Dobijeni rezultati posmatrani sa aspekta varijabilnosti morfometrijskih karakteristika lista, pokazuju da je većina analiziranih karakteristika veoma izražena, kako između uzoraka listova unutar pojedinačnog stabla, tako i između stabala po populaciji, dok su razlike na nivou populacija minimalne.

5.1.1. Unutarpopulaciona varijabilnost

Populacija A - gornjeg toka Dunava

Prema prosečnim vrednostima na nivou analiziranih test stabala, populacije gornjeg toka Dunava (A), dužina lista (a) je u granicama od 74.1 do 98.2 mm, širina lista (b) od 69.98 do 76.22 mm, dužina peteljke (c) od 41.32 do 62.80 mm. Ugao između prvog nerva i horizontale kretao se (d) u granicama od 32.68 do 45.90°, širina lista na 1 cm od samog vrha lista (e) od 4.02 do 9.36 mm, rastojanje između osnove lista i najšireg dela lista (f) od 19.27 do 25.78 mm, dok je dužina celog lista (g) bila u granicama od 117.58 do 161.00 mm. Broj nerava sa leve strane lista (h) bio je u granicama od 4.02 do 5.56, dok je sa desne strane (i) broj nerava u proseku bio za nijansu veći, 4.53–5.98. Odnos vrednosti širine lista i dužine lista (ba) je u granicama od 0.736 do 1.018, odnos vrednosti širine vrha lista na 1 cm od samog vrha lista i dužine lista (ea) od 0.046 do 0.129, odnos vrednosti udaljenosti baze od najšireg dela lista i dužine lista (fa) od 0.208 do 0.270 (tabela 20).

Prema vrednostima koeficijenta varijacije (CV%) (tabela 20) najveću varijabilnost unutar stabala pokazuje odnos širine vrha lista na udaljenosti od 1 cm od samog vrha i dužine lista (ea) (CV = 31.28%) i širina lista na 1 cm od samog vrha lista (e) (CV = 26.40%), dok najmanju varijabilnost pokazuju širina lista (b) (CV = 7.30%), dužina celog lista (g) (CV = 7.69%) i dužina lista (a) (CV = 7.74%).

Rezultati analize varijanse kod populacije gornjeg toka Dunava (tabela 20) pokazuju statistički značajne razlike između test stabala ($p = 0.0000$) na nivou svih analiziranih parametara. Tukey HSD testom (tabela 1) prikazane su sličnosti/razlike između test stabala grupišući test stabla sličnih karakteristika u istu homogenu grupu posebno za svaki analizirani parametar. Najveći broj homogenih grupa utvrđen je kod dužine lista (a) gde su test stabla grupisana u 7 homogenih grupa. Grupisanja test stabala u 6 homogenih grupa utvrđena su kod sledećih parametara: dužina peteljke (c), ugao između prvog nerva i horizontale (d) i dužina celog lista (g). Grupisanje u pet homogenih grupa utvrđeno je kod parametara: širina lista (b), širina lista na 1 cm od samog vrha lista (e), odnos vrednosti širine lista i dužine lista (ba) i odnos vrednosti udaljenosti baze od najšireg dela lista i dužine lista (fa). Najmanji broj homogenih grupa je 4 i utvrđen je kod sledećih parametara: rastojanje između osnove lista i najšireg dela lista (f), broj nerava sa leve (h) i desne (i) strane lista, odnos vrednosti širine vrha lista na 1 cm od samog vrha lista i dužine lista (ea). Parametri kod kojih je utvrđen najmanji broj homogenih grupa ujedno predstavljaju parametre po kojima se test stabla najmanje međusobno razlikuju.

Tabela 20. Deskriptivni pokazatelji varijabilnosti morfoloških karakteristika listova crne topole u populaciji A - gornjeg toka Dunava. Mala slova u superskriptu srednjih vrednosti označavaju rezultate Tukey HSD testa za nivo značajnosti $p \leq 0.05$.

deskriptivni pokazatelj	stablo	a - dužina lista (mm)	b - širina lista (mm)	c - dužina peteljke (mm)	d - ugao između prvog nerva i horizontale (o)	e - širina lista na 1 cm od samog vrha lista (mm)	f - rastojanje između osnovne lista i najšireg dela lista (mm)	g - dužina celog lista (lista i peteljke) (mm)	h - broj nerava sa leve strane lista	i - broj nerava sa desne strane lista	ba - širina lista/dužina lista	ea - širina vrha/dužina lista	fa - udaljenost baze od najšireg dela lista/dužina lista
\bar{X}	1	74.10^a	75.13 ^{de}	43.48 ^{ab}	32.68 ^a	9.36^c	19.27^a	117.58^a	4.36 ^{ab}	4.53^a	1.018^e	0.129^d	0.261 ^{de}
	2	86.34 ^{bc}	73.64 ^{bcd}	50.06 ^c	45.90^f	5.62 ^d	23.28 ^c	136.40 ^{bc}	5.42 ^{cd}	5.32 ^{bc}	0.856 ^d	0.066 ^c	0.270^e
	3	89.06 ^{cd}	70.02 ^a	46.40 ^b	32.98^a	5.66 ^d	21.10 ^b	135.46 ^{bc}	5.56^d	5.98^d	0.788 ^b	0.064 ^c	0.238 ^{bc}
	4	88.98 ^{cd}	72.54 ^{bc}	53.84 ^d	40.70 ^d	5.20 ^{cd}	22.02 ^b	142.82 ^d	5.14 ^c	5.06 ^b	0.822 ^c	0.060 ^{bc}	0.250 ^{cd}
	5	89.94 ^d	74.26 ^{cde}	50.40 ^c	35.82 ^b	4.44 ^{ab}	21.76 ^b	140.34 ^{cd}	5.46 ^{cd}	5.46 ^c	0.827 ^{cd}	0.049 ^a	0.242 ^{bc}
	6	94.34 ^{ef}	74.02 ^{bcd}	41.32^a	39.04 ^c	4.80 ^{bc}	19.62 ^a	135.66 ^{bc}	5.52 ^d	5.66 ^{cd}	0.787 ^d	0.051 ^{ab}	0.208^a
	7	98.20^f	72.02 ^{abc}	62.80^f	44.24 ^e	4.38 ^{ab}	25.78^d	161.00^f	4.62 ^b	4.62 ^a	0.736^a	0.046 ^a	0.264 ^e
	8	91.34 ^{de}	71.76 ^{ab}	57.62 ^e	41.60 ^d	4.66 ^{abc}	22.00 ^b	148.96 ^e	5.24 ^{cd}	5.48 ^c	0.787 ^b	0.051 ^{ab}	0.241 ^{bc}
	9	94.70 ^f	76.22^e	57.00 ^{de}	37.90 ^c	4.28 ^{ab}	21.82 ^b	151.70 ^e	5.38 ^{cd}	5.54 ^c	0.808 ^{bc}	0.046^a	0.231 ^b
	10	84.84 ^g	69.98^a	50.42 ^c	36.36 ^b	4.02^a	21.08 ^b	135.26 ^b	4.02^a	5.52 ^c	0.827 ^{cd}	0.049 ^a	0.249 ^{cd}
CV (%)	1	8.98	8.16	11.64	15.81	28.23	12.77	7.89	12.84	15.83	8.21	31.81	12.87
	2	6.69	6.25	11.09	14.85	28.81	11.13	5.71	14.41	15.32	7.23	33.25	11.14
	3	6.70	7.65	12.28	10.19	19.32	8.37	6.90	12.08	14.06	9.20	26.21	7.94
	4	11.69	10.16	11.34	12.82	23.19	12.83	8.99	15.65	15.08	12.72	29.76	15.23
	5	6.56	6.60	14.93	15.77	28.33	10.27	6.95	14.36	14.36	5.29	32.91	9.54
	6	7.87	8.40	11.28	11.98	21.35	12.79	7.52	14.67	14.90	10.24	25.33	11.57
	7	8.95	7.57	17.67	7.64	36.68	10.35	10.21	13.68	18.40	8.01	41.22	11.76
	8	6.31	6.10	21.16	11.04	28.16	12.36	10.06	15.13	16.50	6.52	32.53	11.14
	9	7.46	7.61	11.96	11.17	26.17	12.69	6.80	15.80	15.48	9.53	31.81	12.83
	10	6.17	4.51	12.96	12.53	23.71	11.79	5.91	23.71	13.74	5.74	27.97	11.66
prosek		7,74	7.30	13.63	12.38	26.40	11.53	7.69	15.23	15.37	8.27	31.28	11.57
p-vrednosti		0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000

Populacija B - Tise

Prema prosečnim vrednostima na nivou analiziranih test stabala, populacije Tisa (B), dužina lista (a) je u granicama od 82.02 do 108.14 mm, širina lista (b) od 67.34 do 78.34 mm, dužina peteljke (c) od 49.58 do 67.82 mm. Ugao između prvog nerva i horizontale kretao (d) se u granicama od 37.74 do 51.18° , širina lista na 1 cm od samog vrha lista (e) od 3.88 do 6.64 mm, rastojanje između osnove lista i najšireg dela lista (f) od 20.74 do 27.62 mm, dok je dužina celog lista (g) bila u granicama od 135.42 do 152.72 mm. Broj nerava sa leve strane lista (h) bio je u granicama od 4.94 do 6.46, dok je sa desne strane (i) broj nerava u proseku bio za nijansu veći od 5.01 do 6.50. Odnos vrednosti širine lista i dužine lista (ba) je u granicama od 0.726 do 0.831, odnos vrednosti širine vrha lista na 1 cm od samog vrha lista i dužine lista (ea) od 0.038 do 0.082, odnos vrednosti udaljenosti baze od najšireg dela lista i dužine lista (fa) od 0.240 do 0.292 (tabela 21).

Prema vrednostima koeficijenta varijacije (CV%) (tabela 21) najveću varijabilnost unutar stabala pokazuje parametar odnos širine vrha lista na udaljenosti od 1 cm od samog vrha i dužine lista (ea) (CV = 24.93%) i širina lista na 1 cm od samog vrha lista (e) (CV = 20.23%), dok najmanju varijabilnost pokazuju širina lista (b) (CV = 6.09%), dužina lista (a) (CV = 6.75%), odnos vrednosti širine lista i dužine lista (ba) (CV = 6.91%) i dužina celog lista (g) (CV = 7.22%).

Rezultati analize varijanse kod populacije Tise (tabela 21) pokazuju statistički značajne razlike između test stabala ($p = 0.0000$) na nivou svih analiziranih parametara. Tukey HSD testom (tabela 2) su prikazane sličnosti/razlike između test stabala grupišući test stabla sličnih karakteristika u istu homogenu grupu, posebno za svaki analizirani parametar. Najveći broj homogenih grupa je sedam i utvrđen je kod parametra koji pokazuje broj nerava sa desne strane lista (i), pokazujući najveću diferenciranost test stabala po ovom parametru, dok je najmanji broj homogenih grupa četiri, utvrđen je kod rastojanja između osnove lista i najšireg dela lista (f) i odnosa vrednosti širine lista i dužine lista (ba), po kojima se test stabla najmanje međusobno razlikuju.

Tabela 21. Deskriptivni pokazatelji varijabilnosti morfoloških karakteristika listova crne topole u populaciji B - Tise. Mala slova u superskriptu srednjih vrednosti označavaju rezultate Tukey HSD testa za nivo značajnosti $p \leq 0.05$.

deskriptivni pokazatelj	stablo	a - dužina lista (mm)	b - širina lista (mm)	c - dužina peteljke (mm)	d - ugao između prvog nerva i horizontale (o)	e - širina lista na 1 cm od samog vrha lista (mm)	f - rastojanje između osnovne lista i najšireg dela lista (mm)	g - dužina celog lista (lista i peteljke) (mm)	h - broj nerava sa leve strane lista	i - broj nerava sa desne strane lista	ba - širina lista/dužina lista	ea - širina vrha/dužina lista	fa - udaljenost baze od najšireg dela lista/dužina lista
\bar{X}	1	96.74^d	74.46 ^{cd}	46.94 ^a	51.18 ^f	5.12^c	27.10^{cd}	146.68^{bc}	5.18 ^{ab}	5.10^a	0.772^b	0.054^c	0.282 ^{bc}
	2	96.56 ^d	73.50 ^{bcd}	60.40 ^e	48.84^e	5.44 ^c	27.60 ^d	156.96 ^f	5.20 ^{bc}	5.36 ^b	0.763 ^b	0.057 ^{cd}	0.286^c
	3	87.68 ^b	72.62 ^{bc}	67.82 ^f	38.74^a	6.54 ^{de}	21.62 ^{ab}	155.50 ^{ef}	6.42^f	6.50^g	0.831 ^d	0.075 ^f	0.248 ^a
	4	108.14 ^f	78.34 ^f	49.58 ^a	46.96 ^{cd}	3.94 ^a	26.60 ^{cd}	157.72 ^f	6.00 ^e	6.00 ^{de}	0.726 ^a	0.038 ^a	0.247 ^a
	5	102.12 ^e	75.10 ^{de}	49.64 ^a	48.82 ^{de}	4.56 ^b	27.62 ^d	151.76 ^{de}	6.00 ^e	5.92 ^d	0.737 ^a	0.046 ^b	0.271 ^b
	6	92.04 ^c	75.04 ^{de}	56.02^{cd}	45.32 ^c	3.88 ^a	26.58 ^{cd}	148.06 ^{cd}	6.28 ^f	6.24 ^{ef}	0.818 ^{cd}	0.042 ^{ab}	0.288^c
	7	94.02^{cd}	76.61 ^{ef}	52.16^{ab}	47.28 ^{de}	6.12 ^d	22.40^b	146.18^{bc}	4.95 ^a	5.01 ^a	0.818^{cd}	0.066 ^e	0.242 ^a
	8	88.34 ^b	71.80 ^b	53.68 ^{bc}	45.26 ^c	5.42 ^c	25.76 ^c	142.02 ^b	5.56 ^{cd}	5.62 ^c	0.817 ^{cd}	0.062 ^{de}	0.292 ^b
	9	82.02 ^a	67.34^a	53.40 ^{bc}	42.66 ^b	6.64 ^e	22.90 ^b	135.42 ^a	6.46 ^f	6.48 ^{fg}	0.824 ^d	0.082^f	0.279 ^c
	10	86.66 ^b	69.12^a	57.44 ^{de}	40.46 ^a	3.88^a	20.74 ^a	144.10 ^{bc}	5.72^d	5.50 ^{bc}	0.799 ^c	0.045 ^b	0.240 ^a
CV(%)	1	7.70	5.17	12.24	7.14	11.54	10.15	7.77	7.45	5.91	6.05	17.06	9.56
	2	5.84	4.67	11.47	7.11	13.40	11.77	6.01	10.55	10.45	5.58	18.54	10.78
	3	7.13	6.79	12.49	12.49	20.89	9.75	6.96	11.33	10.82	6.77	25.60	9.13
	4	5.53	6.73	16.34	8.18	17.23	9.97	7.49	6.70	6.70	8.69	21.09	9.56
	5	5.70	5.80	14.17	6.91	21.21	15.23	5.81	8.21	8.21	7.68	21.54	15.89
	6	7.11	5.20	15.98	7.83	30.49	16.20	6.90	8.49	8.86	5.74	38.07	12.23
	7	7.44	6.50	11.87	8.09	19.61	12.42	7.15	8.31	8.74	6.90	24.97	10.02
	8	8.75	8.03	15.87	13.31	24.63	12.08	9.05	10.94	10.05	9.59	29.89	12.02
	9	6.28	6.44	14.02	12.48	22.81	12.36	8.06	12.53	11.29	7.72	27.19	10.99
	10	6.06	5.55	11.64	7.10	20.49	11.04	7.04	9.96	9.84	4.40	25.37	10.94
prosek		6.75	6.09	13.61	9.06	20.23	12.10	7.22	9.45	9.09	6.91	24.93	11.11
p-vrednosti		0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000

Populacija C – Save

Prema prosečnim vrednostima na nivou analiziranih test stabala populacije Save (C), dužina lista (a) je u granicama od 77.24 do 103.34 mm, širina lista (b) od 62.04 do 76.22 mm, dužina peteljke (c) od 36.38 do 68.64 mm. Ugao između prvog nerva i horizontale kretao (d) se u granicama od 39.94 do 47.10°, širina lista na 1 cm od samog vrha lista (e) od 3.34 do 7.51 mm, rastojanje između osnove lista i najšireg dela lista (f) od 19.04 do 25.90 mm, dok je dužina celog lista (g) bila u granicama od 115.88 do 169.75 mm. Broj nerava sa leve strane lista (h) bio je u granicama od 5.54 do 6.77, dok je sa desne strane (i) broj nerava u proseku bio za nijansu veći od 5.66 do 6.59. Odnos vrednosti širine lista i dužine lista (ba) je u granicama od 0.656 do 0.878, odnos vrednosti širine vrha lista na 1 cm od samog vrha lista i dužine lista (ea) od 0.0334 do 0.083, odnos vrednosti udaljenosti baze od najšireg dela lista i dužine lista (fa) od 0.233 do 0.328 (tabela 22).

Prema vrednostima koeficijenta varijacije (CV%) (tabela 22) najveću varijabilnost unutar stabala pokazuje odnos širine vrha lista na udaljenosti od 1 cm od samog vrha i dužine lista (ea) (CV = 23.16%) i širina lista na 1 cm od samog vrha lista (e) (CV = 18.95%), dok najmanju varijabilnost pokazuju širina lista (b) (CV = 6.62%) i dužina lista (a) (CV = 7.60%), dužina celog lista (g) (CV = 8.20%) i odnos vrednosti širine lista i dužine lista (ba) (CV = 8.27%).

Rezultati analize varijanse kod populacije Save (tabela 22), pokazuju statistički značajne razlike između test stabala ($p = 0.0000$) na nivou svih analiziranih parametara. Tukey HSD testom (tabela 3) su prikazane sličnosti/razlike između test stabala grupišući test stabla sličnih karakteristika u istu homogenu grupu posebno za svaki analizirani parametar. Najveći broj homogenih grupa je sedam i utvrđen je kod parametara dužine lista (a) i odnosa vrednosti širine lista i dužine lista (ba), pokazujući najveću diferenciranost test stabala po ovim parametrima. Najmanji broj homogenih grupa (4) utvrđen je samo kod parametra koji pokazuje vrednosti rastojanja između osnove lista i najšireg dela lista (f), po kojem se test stabla najmanje međusobno razlikuju.

Tabela 22. Deskriptivni pokazatelji varijabilnosti morfoloških karakteristika listova crne topole u populaciji C - Save. Mala slova u superskriptu srednjih vrednosti označavaju rezultate Tukey HSD testa za nivo značajnosti $p \leq 0.05$.

deskriptivni pokazatelj	stablo	a - dužina lista (mm)	b - širina lista (mm)	c - dužina peteljke (mm)	d - ugao između prvog nerva i horizontale (o)	e - širina lista na 1 cm od samog vrha lista (mm)	f - rastojanje između osnovne lista i najšireg dela lista (mm)	g - dužina celog lista (lista i peteljke) (mm)	h - broj nerava sa leve strane lista	i - broj nerava sa desne strane lista	ba - širina lista/dužina lista	ea - širina vrha/dužina lista	fa - udaljenost baze od najšireg dela lista/dužina lista
\bar{x}	1	77.24 ^a	62.04 ^a	47.52 ^{bc}	41.38 ^c	5.86 ^d	19.04 ^a	124.34 ^b	6.00 ^{bcd}	6.38 ^{cde}	0.805 ^{ef}	0.076 ^{de}	0.247 ^{ab}
	2	84.46 ^c	62.28 ^a	45.32 ^b	40.72 ^c	5.26 ^c	23.62 ^c	130.18 ^c	5.92 ^{bc}	6.22 ^{bcd}	0.738 ^c	0.063 ^c	0.279 ^d
	3	79.91 ^{ab}	65.26 ^b	47.62 ^{bc}	38.84 ^b	6.07 ^d	21.77 ^b	127.44 ^{bc}	5.78 ^{ab}	6.13 ^{bc}	0.812 ^f	0.077 ^{de}	0.273 ^{cd}
	4	87.02 ^{cd}	76.22 ^d	48.84 ^c	45.82 ^e	6.62 ^e	24.90 ^{de}	135.72 ^d	6.20 ^{cde}	6.44 ^{cde}	0.878 ^g	0.077 ^{de}	0.286 ^d
	5	91.44 ^{ef}	72.41 ^c	53.71 ^d	36.94 ^a	7.51 ^f	23.77 ^{cd}	144.97 ^e	6.36 ^e	6.57 ^{de}	0.795 ^{ef}	0.083 ^e	0.260 ^{bc}
	6	88.61 ^{de}	67.27 ^b	57.27 ^e	37.89 ^{ab}	6.09 ^d	20.63 ^b	145.08 ^e	6.77 ^f	6.59 ^e	0.761 ^{cd}	0.070 ^{cd}	0.233 ^a
	7	79.50 ^{ab}	62.56 ^a	36.38 ^a	47.10 ^f	5.78 ^d	25.90 ^e	115.88 ^a	5.54 ^a	5.66 ^a	0.797 ^{ef}	0.075 ^d	0.328 ^e
	8	81.24 ^b	63.09 ^a	54.36 ^{de}	43.57 ^d	5.79 ^d	23.19 ^c	135.88 ^d	5.94 ^{bc}	6.23 ^{bcd}	0.780 ^{de}	0.072 ^d	0.287 ^d
	9	93.60 ^f	65.56 ^b	55.20 ^{de}	46.22 ^{ef}	4.36 ^b	23.34 ^c	148.80 ^e	5.86 ^{abc}	5.74 ^a	0.702 ^b	0.047 ^b	0.250 ^b
	10	103.34 ^g	67.25 ^b	68.64 ^f	45.13 ^e	3.34 ^a	24.17 ^{cd}	169.75 ^f	6.30 ^{de}	5.90 ^{ab}	0.656 ^a	0.034 ^a	0.235 ^a
CV(%)	1	5.75	5.37	9.34	13.38	21.42	13.27	5.41	16.75	14.74	5.85	25.78	13.59
	2	8.20	7.40	12.80	9.82	16.57	14.14	9.58	12.17	12.64	5.84	21.84	10.29
	3	5.61	5.93	10.15	12.23	24.81	10.24	5.62	14.87	17.30	7.86	29.26	9.45
	4	6.99	6.49	11.03	8.03	13.20	14.08	7.53	11.69	12.55	6.90	17.56	13.33
	5	7.74	9.26	20.40	9.78	16.77	11.88	11.10	15.57	12.66	10.36	20.94	10.45
	6	7.43	6.82	11.54	10.45	16.85	8.02	6.73	9.12	10.59	7.15	21.82	10.14
	7	10.22	7.17	12.55	9.03	22.62	12.18	8.94	12.15	11.57	13.60	27.57	13.12
	8	7.94	4.59	14.23	8.61	19.68	10.87	8.99	14.72	15.62	7.94	25.18	12.27
	9	6.99	6.09	11.32	8.09	15.81	10.91	7.23	9.71	10.39	5.19	19.89	10.68
	10	9.10	7.11	9.54	9.89	21.79	9.95	10.86	13.63	13.08	11.96	21.77	13.73
prosek		7,60	6.62	12.29	9.93	18.95	11.55	8.20	13.04	13.11	8.27	23.16	11.71
p-vrednosti		0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000

Populacija D – donjeg toka Dunava

Prema prosečnim vrednostima na nivou analiziranih test stabala, populacije donjeg toka Dunava (D), dužina lista (a) je u granicama od 78.16 do 102.08 mm, širina lista (b) od 61.00 do 75.22 mm, dužina peteljke (c) od 40.64 do 56.74 mm. Ugao između prvog nerva i horizontale kretao (d) se u granicama od 43.42 do 53.45°, širina lista na 1 cm od samog vrha lista (e) od 3.70 do 6.59 mm, rastojanje između osnove lista i najšireg dela lista (f) od 21.86 do 28.78 mm, dok je dužina celog lista (g) bila u granicama od 125.38 do 154.78 mm. Broj nerava sa leve strane lista (h) bio je u granicama od 5.08 do 6.04, dok je sa desne strane (i) broj nerava u proseku bio za nijansu veći od 5.08 do 5.98. Odnos vrednosti širine lista i dužine lista (ba) je u granicama od 0.705 do 0.855, odnos vrednosti širine vrha lista na 1 cm od samog vrha lista i dužine lista (ea) od 0.037 do 0.079, odnos vrednosti udaljenosti baze od najšireg dela lista i dužine lista (fa) od 0.227 do 0.289 (tabela 23).

Prema vrednostima koeficijenta varijacije (CV%) (tabela 23), najveću varijabilnost unutar stabala pokazuje odnos širine vrha lista na udaljenosti od 1 cm od samog vrha i dužine lista (ea) (CV = 22.97%) i širina lista na 1 cm od samog vrha lista (e) (CV = 19.19%), dok najmanju varijabilnost pokazuju širina lista (b) (CV = 5.92%) i dužina lista (a) (CV = 6.38 %) i dužina celog lista (g) (CV = 6.41%).

Rezultati analize varijanse kod populacije donjeg toka Dunava (tabela 23) pokazuju statistički značajne razlike između test stabala ($p = 0.0000$) na nivou svih analiziranih parametara. Tukey HSD testom (tabela 4) su prikazane sličnosti/razlike između test stabala, grupišući test stabla sličnih karakteristika u istu homogenu grupu posebno za svaki analizirani parametar. Najveći broj homogenih grupa je sedam i utvrđen je kod parametara širina lista (b) i odnos vrednosti širine vrha lista na 1 cm od samog vrha lista i dužine lista (ea), pokazujući najveću diferenciranost test stabala na nivou ovih parametara. Najmanji broj homogenih grupa do sada utvrđen u istraživanim populacijama je tri. Grupisanje test stabala u tri homogene grupe utvrđeno je kod parametara koji pokazuju vrednost ugla između prvog nerva i horizontale (d) i broj nerava sa leve strane lista (h), ovo su parametri po kojima se test stabla najmanje međusobno razlikuju.

Tabela 23. Deskriptivni pokazatelji varijabilnosti morfoloških karakteristika listova crne topole u populaciji D - donjeg toka Dunava. Mala slova u superskriptu srednjih vrednosti označavaju rezultate Tukey HSD testa za nivo značajnosti $p \leq 0.05$.

deskriptivni pokazatelj	stablo	a - dužina lista (mm)	b - širina lista (mm)	c - dužina peteljke (mm)	d - ugao između prvog nerva i horizontale (o)	e - širina lista na 1 cm od samog vrha lista (mm)	f - rastojanje između osnovne lista i najšireg dela lista (mm)	g - dužina celog lista (lista i peteljke) (mm)	h - broj nerava sa leve strane lista	i - broj nerava sa desne strane lista	ba - širina lista/dužina lista	ea - širina vrha/dužina lista	fa - udaljenost baze od najšireg dela lista/dužina lista
\bar{x}	1	84.74 ^{bc}	68.35 ^{cd}	40.64 ^a	53.45 ^c	6.59 ^f	23.74 ^{cd}	125.38 ^a	5.85 ^c	5.74 ^c	0.810 ^e	0.079 ^g	0.281 ^d
	2	96.62 ^e	70.98 ^{ef}	56.74 ^e	51.78 ^c	5.56 ^{de}	27.80 ^f	153.36 ^e	6.04 ^c	5.96 ^d	0.737 ^{bc}	0.058 ^{cd}	0.289 ^d
	3	91.76 ^d	69.62 ^d	47.84 ^{bc}	48.82 ^b	4.96 ^c	23.30 ^{bcd}	139.60 ^c	5.56 ^b	5.50 ^b	0.762 ^d	0.054 ^c	0.255 ^{bc}
	4	89.90 ^d	65.44 ^b	49.62 ^{cd}	49.46 ^b	5.54 ^{de}	25.46 ^c	139.52 ^c	5.12 ^a	5.12 ^a	0.732 ^{bc}	0.062 ^{de}	0.285 ^d
	5	83.74 ^b	61.00 ^a	49.39 ^{cd}	48.98 ^b	5.46 ^{de}	24.15 ^d	133.13 ^b	5.08 ^a	5.08 ^a	0.729 ^{ab}	0.066 ^{ef}	0.288 ^d
	6	96.78 ^e	70.88 ^{ef}	51.30 ^d	47.96 ^b	4.38 ^b	21.86 ^a	148.08 ^d	5.90 ^c	5.90 ^{cd}	0.733 ^{bc}	0.045 ^b	0.227 ^a
	7	102.08 ^f	71.80 ^f	50.62 ^{cd}	52.16 ^c	3.70 ^a	24.50 ^{de}	152.74 ^e	5.96 ^c	5.98 ^d	0.705 ^a	0.037 ^a	0.241 ^b
	8	86.44 ^c	67.24 ^{bc}	46.32 ^b	43.60 ^a	5.12 ^{cd}	22.46 ^{abc}	132.76 ^b	5.84 ^c	5.82 ^{cd}	0.780 ^d	0.060 ^{de}	0.260 ^c
	9	78.16 ^a	66.58 ^{bc}	54.40 ^e	43.42 ^a	5.60 ^e	22.28 ^{ab}	132.56 ^b	5.20 ^a	5.26 ^a	0.855 ^f	0.071 ^f	0.285 ^d
	10	99.80 ^f	75.22 ^g	54.98 ^e	51.58 ^c	5.58 ^{de}	28.78 ^f	154.78 ^e	5.26 ^a	5.24 ^a	0.755 ^{cd}	0.056 ^{cd}	0.290 ^d
CV(%)	1	7.85	10.09	15.28	12.90	28.78	12.24	8.25	10.13	10.09	10.68	32.87	11.94
	2	6.65	5.94	11.93	8.98	18.13	13.01	5.49	7.41	8.23	6.81	24.67	12.38
	3	7.11	4.93	9.59	8.48	19.84	14.31	5.85	8.97	9.14	6.72	25.72	14.29
	4	8.22	5.14	10.79	7.52	13.19	11.82	7.36	6.38	6.38	8.77	18.08	13.09
	5	6.18	5.90	10.62	5.03	11.47	10.57	6.78	5.37	5.37	4.09	13.41	8.26
	6	6.13	7.00	11.25	10.54	25.51	10.84	5.94	10.91	11.43	7.14	29.44	12.73
	7	5.17	5.60	9.22	8.32	23.84	12.85	4.31	4.72	4.10	7.28	25.94	13.17
	8	5.92	4.40	8.95	9.23	15.02	11.47	4.92	7.19	7.48	5.25	19.39	9.46
	9	5.86	5.36	20.79	7.79	22.13	10.90	9.34	9.47	9.21	7.02	25.02	9.27
	10	4.67	4.87	11.82	7.28	13.99	10.25	5.83	8.38	8.19	5.47	15.13	9.62
prosek		6.38	5.92	12.03	8.61	19.19	11.83	6.41	7.89	7.96	6.92	22.97	11.42
p-vrednosti		0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000

5.1.2. Međupopulaciona varijabilnost

Upoređujući prosečne vrednosti analiziranih morfometrijskih karakteristika lista između istraživanih populacija (A – gornjeg toka Dunava, B – Tise, C – Save, D – donjeg toka Dunava) utvrđene su najveće vrednosti dužine (a) i širine (b) lista i dužine celog lista (g) kod populacije B – Tise (93.43, 73.39 i 148.44 mm), dok su najmanje vrednost ovih parametara kod populacije C – Save (86.64, 66.39 i 137.80 mm). Peteljka (c) je najduža kod populacije B – Tise (54.71 mm), a najkraća kod populacije D – donjeg toka Dunava (50.19 mm). Ugao između prvog nerva i horizontale (d) najveći je kod populacije D – donjeg toka Dunava (49.12°), a najmanji kod populacije A – gornjeg toka Dunava (37.72°), dok je širina vrha lista na 1 cm od samog vrha (e) najveća kod populacije B – Tise (37.72 mm), a najmanja kod populacije C – Save (5.67 mm). Rastojanje između osnove lista i najšireg dela lista je najveće kod populacije A – gornjeg toka Dunava (21.77 mm), a najmanje kod populacije B – Save (24.89 mm). Broj nerava sa leve (h) i desne (i) strane lista bio je najmanji kod populacije A – gornjeg toka Dunava (5.07 i 5.32), a najveći kod populacije C – Save (6.07 i 6.17).

Kod izvedenih parametara najveća prosečna vrednost odnosa širine i dužine lista (ba) je kod populacije D – donjeg toka Dunava (0.760), a najmanja kod populacije A (0.826), odnos širine vrha lista na udaljenosti od 1 cm od samog vrha i dužine lista (ea) najveći je kod populacije B – Tise (0.057), a najmanji kod populacije C – Save (0.067), dok je odnos vrednosti udaljenosti baze od najšireg dela lista i dužine lista (fa) najveći kod populacije A – gornjeg toka Dunava (0.246) a najmanji kod populacije D – donjeg toka Dunava (0.270).

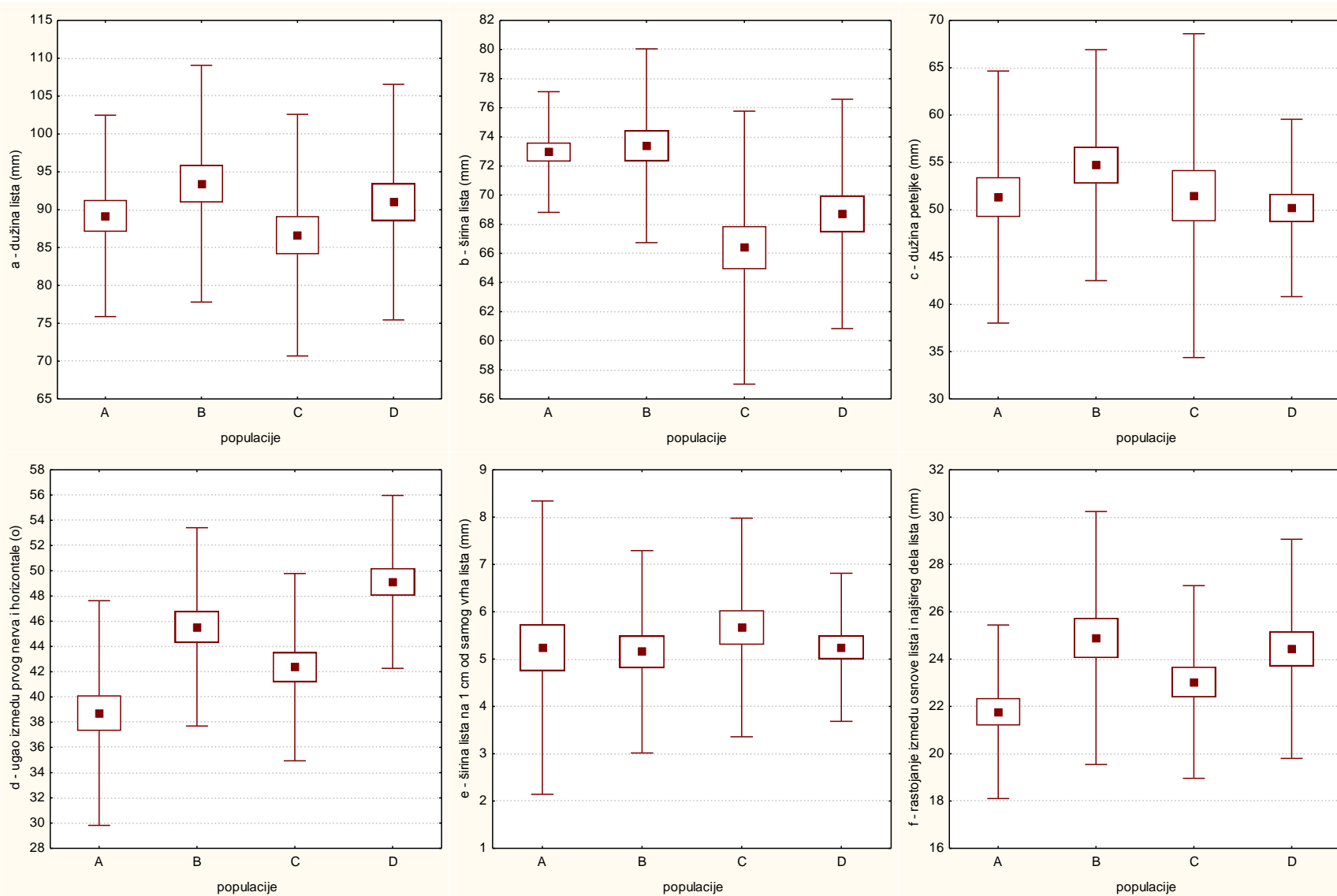
Prema vrednostima koeficijenta varijacije (CV%) (tabela 24), najveću varijabilnost između stabala po populacijama u proseku pokazuje odnos širine vrha lista na udaljenosti od 1 cm od samog vrha i dužine lista (ea) (CV = 27.40%) i širina lista na 1 cm od samog vrha lista (e) (CV = 21.40%), dok najmanju varijabilnost pokazuju širina lista (b) (CV = 5.04%) i odnos širine i dužina lista (ba) (CV = 6.95%).

Tukey HSD testom (tabela 24) su prikazane sličnosti/razlike između istraživanih populacija, grupišući populacije sličnih karakteristika u istu homogenu grupu posebno za svaki analizirani parametar. Na osnovu srednjih vrednosti parametara dužina lista (a), dužina peteljke (c), širina vrha lista na 1 cm od samog vrha (e), dužina celog lista (g) i svih izvedenih parametra (ba, ea, fa), istraživane populacije su Tukey HSD testom grupisane u jednu homogenu grupu pokazujući tako da između populacija na nivou ovih sedam parametara nema statistički značajne razlika. Na osnovu vrednosti parametara širina lista (b), ugao između prvog nerva i horizontale (d), broj nerava sa leve strane lista (h) Tukey HSD test grupiše populacije u tri homogene grupe, pokazujući da se na nivou ova tri parametra populacije najviše razlikuju, dok su na osnovu parametara i (broj nerava sa desne strane lista) i f (rastojanje između osnove i najšireg dela lista) populacije grupisane u dve grupe.

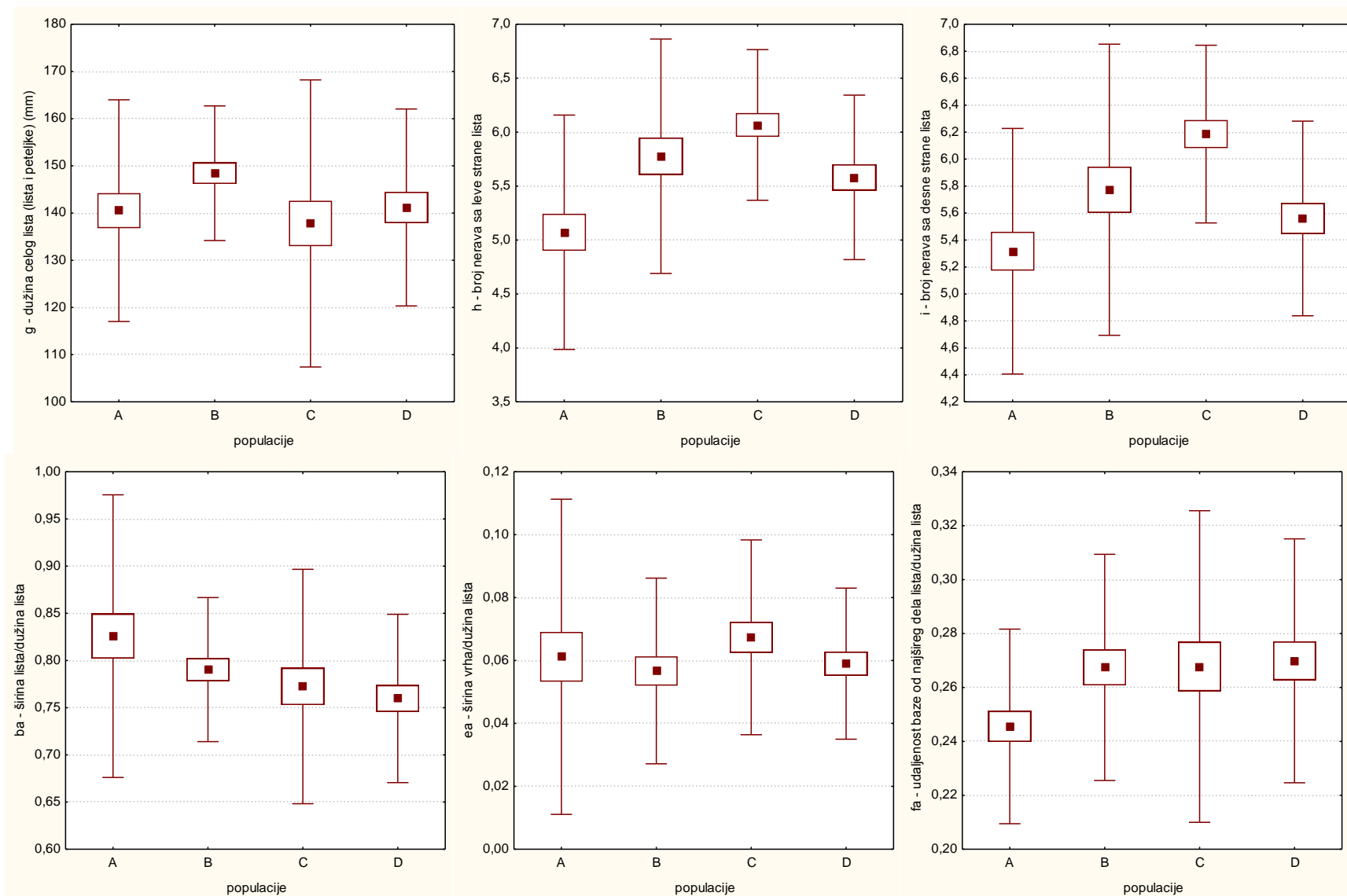
Tabela 24. Deskriptivni pokazatelji varijabilnosti morfoloških karakteristika listova crne topole na području Vojvodine na nivou 4 istraživane populacije. Mala slova u superskriptu srednjih vrednosti označavaju rezultate Tukey HSD testa za nivo značajnosti $p \leq 0.05$.

deskriptivni pokazatelj	populacija	a – dužina lista (mm)		b – širina lista (mm)		c – dužina peteljke (mm)		d – ugao između prvog nerva i horizontale (°)		e – širina lista na 1 cm od samog vrha lista (mm)		f – rastojanje između osnovne lista i najšireg dela lista (mm)		g – dužina celog lista (lista i peteljke) (mm)		h – broj nerava sa leve strane lista		i – broj nerava sa desne strane lista		ba – širina lista/dužina lista		ea – širina vrha / dužina lista		fa – udaljenost baze od najšireg dela lista/dužina lista	
min– max	A	74.1	98.2	70.0	76.2	41.3	62.8	32.7	45.9	4.0	9.4	19.3	25.8	117.6	161.0	4.0	5.6	4.5	6.0	0.74	1.02	0.05	0.13	0.21	0.27
	B	82.0	108.1	67.3	78.3	46.9	67.8	38.7	51.2	3.9	6.6	20.7	27.6	135.4	157.7	5.0	6.5	5.0	6.5	0.73	0.83	0.04	0.08	0.24	0.29
	C	77.2	103.3	62.0	76.2	36.4	68.6	36.9	47.1	3.3	7.5	19.0	25.9	115.9	169.8	5.5	6.8	5.7	6.6	0.66	0.88	0.03	0.08	0.23	0.33
	D	78.2	102.1	61.0	75.2	40.6	56.7	43.4	53.5	3.7	6.6	21.9	28.8	125.4	154.8	5.1	6.0	5.1	6.0	0.71	0.85	0.04	0.08	0.23	0.29
\bar{x}	A	89.18 ^a		72.96 ^{bc}		51.33 ^a		38.72 ^a		5.24 ^a		21.77 ^a		140.52 ^a		5.07 ^a		5.32 ^a		0.826 ^a		0.061 ^a		0.246 ^a	
	B	93.43^a		73.39^c		54.71^a		45.55 ^{bc}		5.15 ^a		24.89 ^b		148.44^a		5.78 ^{bc}		5.77 ^{ab}		0.790 ^a		0.057 ^a		0.267 ^a	
	C	86.64^a		66.39^a		51.49 ^a		42.36 ^{ab}		5.67 ^a		23.03 ^{ab}		137.80^a		6.07 ^c		6.19 ^b		0.772 ^a		0.067 ^a		0.268 ^a	
	D	91.00 ^a		68.71 ^{ab}		50.19^a		49.12 ^c		5.25 ^a		24.43 ^b		141.19 ^a		5.58 ^b		5.56 ^a		0.760 ^a		0.059 ^a		0.270 ^a	
SD	A	6.6505		2.0719		6.6584		4.4525		1.5498		1.8341		11.7430		0.5433		0.4554		0.0749		0.0251		0.0180	
	B	7.8168		3.3272		6.1018		3.9295		1.0692		2.6728		7.1297		0.5432		0.5399		0.0382		0.0148		0.0210	
	C	7.9787		4.6871		8.5544		3.7100		1.1547		2.0363		15.2070		0.3492		0.3294		0.0621		0.0155		0.0289	
	D	7.7785		3.9382		4.6863		3.4262		0.7826		2.3162		10.4321		0.3812		0.3609		0.0446		0.0120		0.0226	
CV (%)	A	7.46		2.84		12.97		11.50		29.56		8.42		8.36		10.71		8.56		9.07		40.95		7.35	
	B	8.37		4.53		11.15		8.63		20.75		10.74		4.80		9.40		9.35		4.83		26.04		7.84	
	C	9.21		7.06		16.62		8.76		20.37		8.84		11.04		5.76		5.32		8.04		22.98		10.79	
	D	8.55		5.73		9.34		6.98		14.91		9.48		7.39		6.83		6.49		5.87		20.35		8.38	
prosek	8.40		5.04		12.52		8.96		21.40		9.37		7.90		8.17		7.43		6.95		27.58		8.59		

Legenda: Populacija A – gornjeg toka Dunava, B – Tise, C – Save, D – donjeg toka Dunava.



Grafikon 1a – Varijabilnost parametara po populacijama: a – dužina lista (mm), b – širina lista (mm), c – dužina peteljke (mm), d – ugao između prvog nerva i horizontale (°), e – širina lista na 1 cm od samog vrha lista (mm), f – rastojanje između osnovne lista i najšireg dela lista (mm). Simboli označavaju: (■) prosečnu vrednost (×), (□) $\times \pm SE$, (I) $\times \pm 2*SD$.



G

Grafikon 1b – Varijabilnost parametara po populacijama: g – dužina celog lista (lista i peteljke) (mm), h – broj nerava sa leve strane lista, i – broj nerava sa desne strane lista, ba – širina lista/dužina lista, ea – širina vrha/dužina lista, fa – udaljenost baze od najšireg dela lista/dužina lista. Simboli označavaju: (■) prosečnu vrednost, (□) $\times \pm SE$, (I) $\times \pm 2*SD$.

Tabela 25. Varijabilnost morfoloških parametara listova crne topole (*Populus nigra* L.) na istraživanim populacijama

populacija	morfološki parametri listova
A	$b < g < a < ba < f < fa < d < c < h < i < e < ea$
B	$b < a < ba < g < d < i < h < fa < f < c < e < ea$
C	$b < a < g < ba < d < f < fa < c < h < i < e < ea$
D	$a < b < g < ba < h < I < d < fa < f < c < e < ea$

LEGENDA: a – dužina lista (mm), b – širina lista (mm), c – dužina peteljke (mm), d – ugao između prvog nerva i horizontale (°), e – širina lista na 1 cm od samog vrha lista (mm), f – rastojanje između osnove lista i najšireg dela lista (mm), g – dužina celog lista (lista i peteljke) (mm), h – broj nerava sa leve strane lista, i – broj nerava sa desne strane lista, ba – širina lista/dužina lista, ea – širina vrha/dužina lista, fa – udaljenost baze od najšireg dela lista/dužina lista. Populacija A – gornjeg toka Dunava, B – Tise, C – Save, D – donjeg toka Dunava.

Koeficijent varijabilnosti je deskriptivni parametar koji je najpogodniji za sagledavanje unutarvrstne varijabilnosti istraživanih svojstava (Bašić *et al.* 2007). Najmanju varijabilnost u svim populacijama pokazuju parametri koji su najpodložniji faktorima životne sredine, a to su širina (b) i dužina lista (a), ukupna dužina lista (g) i odnos dužine i širine lista (ba) (tabela 25).

Tabela 26. pokazuje rezultate analize varijanse (ANOVA) na unutarpopulacionom nivou pokazujući značajnost razlika između pojedinačnih stabala posebno za svaku populaciju i na međupopulacionom nivou pokazujući razlike između populacija. ANOVA pokazuje postojanje statistički značajnih razlika na unutarpopulacionom nivou tj. između stabala posebno u svakoj populaciji na nivou značajnosti $p \leq 0.001$. Razlike između populacija nisu statistički značajne za većinu analiziranih parametara (dužina lista – a, dužina peteljke – c, širina lista na 1 cm od samog vrha, dužina celog lista – g i svi izvedeni parametri – ba, ea, fa, $p \geq 0.05$), dok su razlike između populacija bile statistički značajne za parametre širina lista (b, $p = 0.0002$), ugao između prvog nerva i horizontale (d, $p = 0.0000$) i za broj nerava sa leve (h, $p = 0.0003$) i desne strane (i, $p = 0.0006$) za nivo značajnosti $p \leq 0.001$, a samo parametar rastojanje između osnove lista i najšireg dela lista (f, $p = 0.0148$) za nivo značajnosti $p \leq 0.05$.

Tabela 26. Analiza varijanse (ANOVA) za analizirane morfološke parameter na unutarpopulacionom i međupopulacionom nivou (nivoi značajnosti: $p \leq 0.05$, $p \leq 0.01$, $p \leq 0.001$).

populacija	unutar populacija								između populacija	
	A		B		C		D		F – ratio	P– Value
parametar	F – ratio	P– Value	F – ratio	P– Value	F – ratio	P– Value	F – ratio	P– Value	F – ratio	P– Value
a	88.63	0.0000	152.11	0.0000	139.27	0.0000	177.24	0.0000	1.43	0.2496
b	14.46	0.0000	54.14	0.0000	107.24	0.0000	87.59	0.0000	8.68	0.0002
c	78.40	0.0000	58.42	0.0000	169.37	0.0000	54.34	0.0000	0.85	0.4738
d	83.78	0.0000	88.20	0.0000	77.54	0.0000	61.03	0.0000	12.98	0.0000
e	112.49	0.0000	97.79	0.0000	110.95	0.0000	54.33	0.0000	0.39	0.7628
f	52.96	0.0000	72.03	0.0000	55.97	0.0000	63.13	0.0000	4.00	0.0148
g	109.16	0.0000	44.05	0.0000	162.60	0.0000	131.18	0.0000	1.56	0.2156
h	49.59	0.0000	84.59	0.0000	18.95	0.0000	69.60	0.0000	8.18	0.0003
i	31.21	0.0000	99.11	0.0000	15.99	0.0000	61.04	0.0000	7.37	0.0006
ba	112.78	0.0000	46.75	0.0000	86.38	0.0000	66.25	0.0000	2.55	0.0708
ea	147.77	0.0000	97.80	0.0000	88.93	0.0000	69.33	0.0000	0.69	0.5655
fa	38.88	0.0000	47.34	0.0000	81.78	0.0000	53.25	0.0000	2.48	0.0763

LEGENDA: a – dužina lista (mm), b – širina lista (mm), c – dužina peteljke (mm), d – ugao između prvog nerva i horizontale ($^{\circ}$), e – širina lista na 1 cm od samog vrha lista (mm), f – rastojanje između osnove lista i najšireg dela lista (mm), g – dužina celog lista (lista i peteljke) (mm), h – broj nerava sa leve strane lista, i – broj nerava sa desne strane lista, ba – širina lista/dužina lista, ea – širina vrha/dužina lista, fa – udaljenost baze od najšireg dela lista/dužina lista. Populacija A – gornjeg toka Dunava, B – Tise, C – Save, D – donjeg toka Dunava.

Kanonijska diskriminantna analiza je multivariaciona statistička analiza koja pokazuje značajnost i prirodu razlika između unapred definisanih grupa objekata (populacija), pri čemu se opisuje varijabilnost definisanih grupa na osnovu ispitivanih parametara i pruža mogućnost da se odrede varijable koje imaju najznačajniji uticaj u objašnjavanju razlika između grupa (Perendija 2012). S obzirom na to da je utvrđena velika unutarpopulaciona varijabilnost, a mala međupopulaciona varijabilnost diskriminantna analiza pokazaće postojeća preklapanja ili razdvajanja između populacija.

Rezultati kanonijske diskriminantne analize (CDA) su pokazali da statistički značajno razdvajanje postoji po prvoj osi ($p = 0.000015$), gde se populacija A jasno odvaja

od populacija C i D (tabela 27 i 28). Prva kanonijska osa opisuje 66.74% ukupne varijanse ispitivanih parametara. S obzirom na to da prva kanonijska diskriminantna promenljiva opisuje i najveći deo variranja među populacijama, može se smatrati da parametri koji sa ovom promenljivom imaju najviše standardizovane koeficijente najviše i doprinose razlikama između ispitivanih populacija. Parametri koji najviše doprinose razlikama su: a – dužina lista (3.81569), b – širina lista (3.27833) i ba – odnos dužine i širine lista (3.24556) (Tabela 29).

Tabela 27. χ^2 test značajnosti dobijenih kanonijskih osa za ispitivane morfometrijske karakteristike lista populacija crne topole

Root – removed	Eigen – value	Canonicl – R	Wilks' – Lambda	Chi– Sqr.	df	p – level
0	3.334406	0.877091	0.069099	82.83863	36	0.000015
1	0.948502	0.697700	0.299503	37.37451	22	0.021511
2	0.713552	0.645304	0.583583	16.69562	10	0.081376

Tabela 28. Sredina kanonijskih varijabli po populacijama

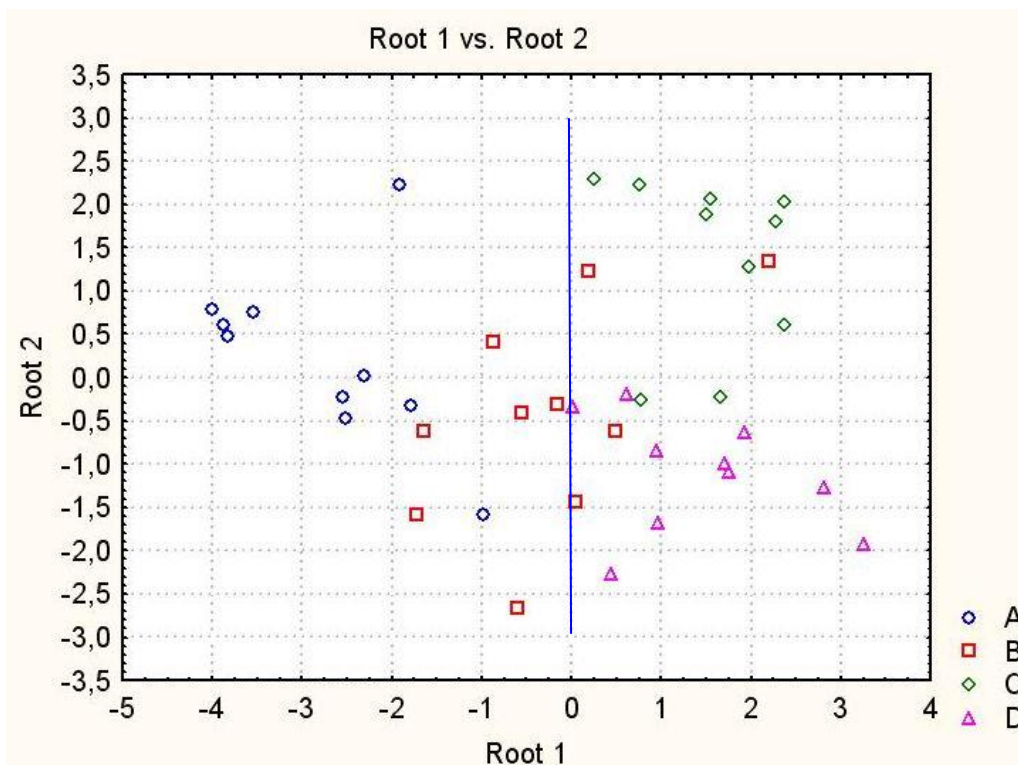
Population	Root 1	Root 2	Root 3
A	- 2.72892	0.22555	- 0.542846
B	- 0.26475	- 0.46538	1.322370
C	1.55022	1.36859	- 0.056884
D	1.44346	- 1.12876	- 0.722640

Legenda: Populacija A – gornjeg toka Dunava, B – Tise, C – Save, D – donjeg toka Dunava.

Tabela 29. Standardizovani koeficijenti izvedenih kanonijskih diskriminantnih promenljivih za analizirane morfometrijske karakteristike lista crne topole

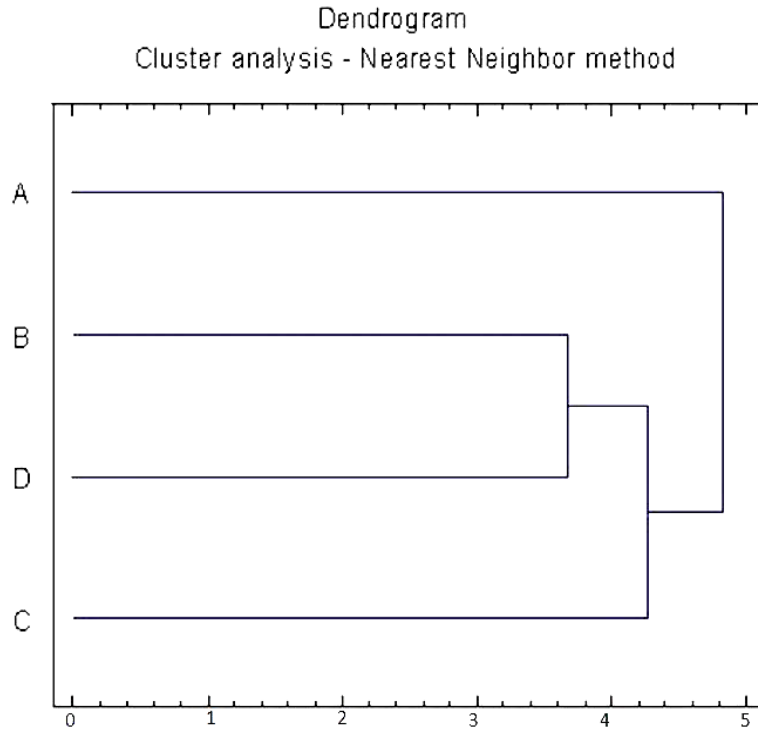
Variable	Root 1	Root 2	Root 3
a	3.81569	3.86098	- 10.8759
b	- 3.27833	1.36822	4.9513
c	0.62528	1.30976	- 5.6081
d	0.89641	- 0.99318	- 0.0959
e	2.35180	- 2.18443	- 5.7588
f	0.44909	- 4.22852	- 1.9041
g	- 1.09348	- 2.24637	11.0133
h	0.22527	- 0.07226	0.5051
i	0.58394	0.44846	0.1435
ba	3.24556	- 2.49545	- 6.0069
ea	- 2.26610	3.08767	7.1325
fa	- 0.40654	4.41683	2.2936
Eigenval	3.33441	0.94850	0.7136
Cum.Prop	0.66735	0.85719	1.0000

LEGENDA: a – dužina lista (mm), b – širina lista (mm), c – dužina peteljke (mm), d – ugao između prvog nerva i horizontale (°), e – širina lista na 1 cm od samog vrha lista (mm), f – rastojanje između osnove lista i najšireg dela lista (mm), g – dužina celog lista (lista i peteljke) (mm), h – broj nerava sa leve strane lista, i – broj nerava sa desne strane lista, ba – širina lista/dužina lista, ea – širina vrha/dužina lista, fa – udaljenost baze od najšireg dela lista/dužina lista



Grafikon 2. Distribucija individua unutar populacija na osnovu vrednosti analiziranih morfometrijskih karakteristika listova crne topole na dve kanonijske ose dobijene kanonijskom diskriminantnom analizom. Populacija A – gornjeg toka Dunava, B – Tise, C – Save, D – donjeg toka Dunava.

U cilju procene bliskosti, odnosno udaljenosti istraživanih populacija, na osnovu analiziranih morfoloških parametara listova urađena je klaster analiza. Klasifikacija se vrši na osnovu karakteristika koje objekti istraživanja imaju prema nekom unapred određenom selekcionom kriterijumu. Dendrogram klaster analize (grafikon 3 – *Single Linkage Method, Euclidean distance*) pokazuje da su populacija Tise (B) i populacija donjeg toka Dunava (D) grupisane u jedan klaster kao nasličnije populacije, dok su populacija gornjeg toka Dunava (A) i populacija Save (C) naknadno vezuju za postojeći klaster i predstavljaju najudaljenije populacije, od kojih se populacija gornjeg toka Dunava (A) najviše ističe. Populacija A se ističe minimalnim vrednostima ugla između prvog nerva i horizontale (d), rastojanja između osnove lista i najšireg dela lista (f) i minimalnim brojem nerava sa leve i desne strane lista (h, i).



Grafikon 3. – Dendrogram klaster analize urađen na osnovu analiziranih morfoloških parametara listova – *Single Linkage Method, Euclidean distance*. Populacija A – gornjeg toka Dunava, B – Tise, C – Save, D – donjeg toka Dunava.

5.2. Varijabilnost anatomskih karakteristika listova

Dobijeni rezultati su posmatrani sa aspekta varijabilnosti anatomskih parametara u odnosu na položaj lista u krunu (list svetlosti ili senke) i da li je analiza stoma rađena na licu ili naličju lista. Rezultati pokazuju da je većina analiziranih karakteristika izražena, kako između uzoraka listova unutar pojedinačnog stabla, tako i između stabala po populaciji, dok su razlike između populacija nisu značajne.

5.2.1. Gustina stoma

5.2.1.1. Unutarpopulaciona varijabilnost

Populacija A – gornjeg toka Dunava

Prema prosečnim vrednostima na nivou analiziranih test stabala, populacije gornjeg toka Dunava (A), prosečna vrednost gustine stoma po mm² kod lista svetlosti kreće se u rasponu 38.54–60.49 na licu lista i 141.58–197.94 na naličju lista. Kod listova senke gustina stoma po mm² lica lista je u granicama 33.46–60.73, a naličja lista 135.39–185.46. Prema vrednostima koeficijenta varijacije (CV%), najveću varijabilnost unutar stabala pokazuje gustina stoma na licu lista svetlosti (17.61%), dok najmanju varijabilnost pokazuje gustina stoma naličja lista senke (13.90%) (tabela 30).

Rezultati analize varijanse kod populacije gornjeg toka Dunava pokazuju statistički značajne razlike između test stabala ($p \leq 0.05$) na nivou svih analiziranih parametara. Tukey HSD testom su prikazane sličnosti/razlike između test stabala grupišući test stabla sličnih karakteristika u istu homogenu grupu posebno za svaki analizirani parametar. Rezultati ovog testa pokazuju postojanje različitih homogenih grupa unutar populacije za različite parametre. Najveći broj homogenih grupa utvrđen je kod gustine stoma lica i naličja lista svetlosti i kod gustine stoma naličja lista senke, gde su test stabla grupisana u pet homogenih grupa, dok su kod gustine stoma lica lista senke stabla grupisana u četiri homogene grupe (tabela 30).

Tabela 30. Deskriptivni pokazatelji varijabilnosti gustine stoma po jedinici lisne površine (mm²) listova crne topole u populaciji gornjeg toka Dunava (A). Mala slova u poljima ispod srednjih vrednosti označavaju rezultate Tukey HSD testa za nivo signifikantnosti $p \leq 0.05$.

stablo	svetlost						senka					
	lice			naličje			lice			naličje		
	\bar{x}	Tukey	CV (%)	\bar{x}	Tukey	CV (%)	\bar{x}	Tukey	CV (%)	\bar{x}	Tukey	CV (%)
1	47.15	bcd	19.03	152.24	ab	17.40	40.36	b	14.97	135.39	a	12.17
2	49.58	cd	9.16	182.18	de	20.49	49.94	c	13.70	170.43	cde	14.46
3	50.67	d	14.81	141.58	a	14.76	42.66	b	17.27	147.39	ab	12.29
4	40.48	ab	19.68	158.30	abc	10.24	33.45	a	13.46	162.67	bcd	14.06
5	45.94	abcd	21.10	176.73	cde	11.53	43.27	bc	12.55	179.52	de	17.99
6	43.76	abcd	19.50	197.94	e	10.66	44.60	bc	18.77	166.18	bcde	19.35
7	42.18	abc	22.24	160.00	abc	10.50	40.97	b	17.50	163.15	bcd	12.61
8	38.54	a	16.13	175.03	cd	19.26	38.91	ab	15.53	185.46	e	13.12
9	38.78	a	14.09	144.24	a	14.03	41.57	b	17.92	140.36	a	9.59
10	60.49	e	20.38	172.73	bcd	12.97	60.73	d	20.95	154.55	abc	13.32
prosek	45.76		17.61	166.10		14.18	43.65		16.26	160.51		13.90
p – vrednosti	0.0000			0.0000			0.0000			0.0000		

Vrednosti potencijalnog indeksa propustljivosti stoma (PCI) listova crne topole je u granicama 24.31–48.32 na licu i 112.13–168.28 na naličju lista svetlosti, dok se kod lista senke vrednosti kreću u rasponima 25.65–42.94 na licu i 99.60–166.15 na naličju. Najveća varijabilnost ovog indeksa je zabeležena kod naličja lista svetlosti koja je bila u proseku 20.20% po stablu, a najmanja kod naličja lista senke sa vrednošću 13.83% (tabela 31).

Rezultati analize varijanse pokazuju statistički značajne razlike između test stabala ($p \leq 0.05$) na nivou potencijalnog indeksa propustljivost stoma (PCI). Tukey HSD pokazuje postojanje različitih homogenih grupa unutar populacije za merene vrednosti PCI na licu i naličju lista svetlosti i senke (tabela 31).

Tabela 31. Deskriptivni pokazatelji varijabilnosti potencijalnog indeksa propustljivosti stoma (PCI) listova crne topole u populaciji gornjeg toka Dunava (A). Mala slova u poljima ispod srednjih vrednosti označavaju rezultate Tukey HSD testa za nivo signifikantnosti $p \leq 0.05$.

stablo	svetlost						senka					
	lice			naličje			lice			naličje		
	\bar{x}	Tukey	CV (%)	\bar{x}	Tukey	CV (%)	\bar{x}	Tukey	CV (%)	\bar{x}	Tukey	CV (%)
1	36.82	abc	19.20	112.13	a	13.31	30.39	ab	8.02	99.60	a	13.60
2	41.64	bc	6.85	148.82	ab	20.02	39.39	bcd	9.01	133.49	bcd	5.17
3	48.32	c	27.62	141.29	ab	17.74	32.19	abc	19.89	133.32	bcd	26.95
4	31.28	ab	17.75	122.44	ab	10.52	25.65	a	16.52	138.99	cd	15.79
5	36.61	abc	27.49	168.28	b	8.58	32.18	abc	15.11	166.15	e	8.54
6	30.18	ab	23.60	162.46	b	15.52	30.00	ab	20.47	134.64	cd	23.15
7	43.19	bc	22.14	148.90	ab	18.40	42.94	d	14.70	149.46	de	16.04
8	34.32	abc	18.99	157.32	ab	20.64	31.95	ab	9.52	151.57	de	10.13
9	24.31	a	19.90	115.24	a	13.88	27.24	a	17.07	107.52	ab	6.02
10	41.90	bc	18.49	130.12	ab	4.58	42.60	cd	13.95	122.77	abc	12.93
prosek	36.86		20.20	140.70		14.32	33.45		14.43	133.75		13.83
p – vrednosti		0.0010			0.0009			0.0000			0.0003	

Populacija B – Tise

Prema prosečnim vrednostima na nivou analiziranih test stabala populacije Tise (B), vrednost gustine stoma po mm^2 lisne površine kod lista svetlosti kreće se u rasponu 39.51–55.03 na licu lista i 121.45–179.15 na naličju lista. Kod listova senke gustina stoma po mm^2 lica lista je u granicama 37.09–56.73, a naličja lista 113.21–187.03. Prema vrednostima koeficijenta varijacije (CV%) najveću varijabilnost unutar stabala pokazuje gustina stoma na licu lista i naličju lista senke (23.54% i 23.92%), dok nešto manju varijabilnost pokazuje gustina stoma lica i naličja lista senke (22.09% i 20.35%) (tabela 32).

Rezultati analize varijanse kod populacije Tise pokazuju statistički značajne razlike između test stabala ($p \leq 0.05$) na nivou analiziranih vrednosti gustine stoma. Tukey HSD test pokazuje postojanje različitih homogenih grupa unutar populacije za različite parametre. Kod gustine stoma lica i naličja lista svetlosti test stabla su grupisana u četiri i

tri homogene grupe, dok su kod gustine stoma lica i naličja lista, senke stabla grupisane u tri i četiri homogene grupe (tabela 32).

Tabela 32. Deskriptivni pokazatelji varijabilnosti gustine stoma po jedinici lisne površine (mm²) crne topole u populaciji Tise (B). Mala slova označavaju rezultate Tukey HSD testa za nivo značajnosti $p \leq 0.05$.

stablo	svetlost						senka					
	lice			naličje			lice			naličje		
	\bar{x}	Tukey	CV (%)	\bar{x}	Tukey	CV (%)	\bar{x}	Tukey	CV (%)	\bar{x}	Tukey	CV (%)
1	52.85	cd	22.03	165.09	bc	15.04	49.45	bc	30.27	167.03	cd	32.91
2	47.51	abcd	20.32	166.67	bc	29.18	56.73	c	16.65	130.67	ab	20.70
3	51.27	cd	23.02	143.76	ab	17.43	50.43	bc	23.21	150.18	bc	21.37
4	48.36	bcd	15.41	142.55	ab	10.17	52.85	c	14.35	169.82	cd	13.32
5	55.03	d	16.95	179.15	c	18.02	52.97	c	14.22	151.03	bc	17.22
6	42.18	ab	18.31	121.45	a	15.81	41.09	a	17.95	113.21	a	18.77
7	39.63	a	25.74	174.18	c	19.56	37.09	a	18.16	165.70	cd	21.75
8	45.57	abc	15.42	167.40	bc	15.50	44.00	ab	10.36	173.82	cd	12.22
9	39.51	a	19.37	169.82	c	12.68	40.00	a	17.64	187.03	d	21.51
10	46.91	abcd	17.21	167.76	bc	12.13	39.03	a	18.12	165.21	cd	12.71
prosek	46.88		19.38	159.78		16.55	46.36		18.09	157.37		19.25
p – vrednosti	0.0000			0.0000			0.0000			0.0000		

Vrednosti potencijalnog indeksa propustljivosti stoma (PCI) listova crne topole je u granicama 33.59–45.98 na licu i 106.97–152.45 na naličju lista svetlosti, dok se kod lista senke vrednosti kreću u rasponima 32.00–51.77 na licu i 105.01–147.24 na naličju lista. Prema vrednostima koeficijenta varijacije (CV%) najveću varijabilnost unutar stabala pokazuje PCI na licu lista i naličju lista senke (16.33% i 16.10%), dok nešto manju varijabilnost pokazuje gustina stoma lica i naličja lista senke (15.96% i 14.48%) (tabela 33).

Rezultati analize varijanse pokazuju statistički značajne razlike između test stabala ($p \leq 0.05$) na nivou potencijalnog indeksa propustljivost stoma (PCI) kod naličja lista svetlosti, lica i naličja lista senke, dok statistički značajne razlike između stabala ne postoje kada je u pitanju PCI lica lista svetlosti. Tukey HSD test pokazuje grupisanje test stabala u dve homogene grupe kod PCI naličja lista svetlosti i lica lista senke, dok su test stabla

grupisana u jednu homogenu grupu kod PCI lica lista svetlosti i naličja lista senke. Sveukupno, Tukey HSD test pokazuje male razlike između test stabala na nivou ovih parametara (tabela 33).

Tabela 33. Deskriptivni pokazatelji varijabilnosti potencijalnog indeksa propustljivosti stoma (PCI) listova crne topole u populaciji Tise (B). Mala slova označavaju rezultate Tukey HSD testa za nivo značajnosti $p \leq 0.05$.

stablo	svetlost					senka						
	lice		naličje			lice		naličje				
	\bar{x}	Tukey CV (%)	\bar{x}	Tukey CV (%)	\bar{x}	Tukey CV (%)	\bar{x}	Tukey CV (%)				
1	42.53	a	20.77	125.85	ab	14.28	45.79	ab	34.48	136.06	a	36.28
2	40.75	a	11.54	123.96	ab	16.12	51.77	b	9.80	105.61	a	15.56
3	45.98	a	24.48	129.20	ab	16.12	38.32	ab	13.36	114.53	a	3.96
4	34.61	a	9.91	106.97	a	13.60	36.27	ab	6.33	124.66	a	13.48
5	45.97	a	17.76	146.77	ab	14.51	46.93	ab	22.33	123.25	a	20.61
6	40.95	a	16.78	121.36	ab	8.72	38.85	ab	19.98	105.01	a	11.44
7	37.48	a	14.51	147.70	ab	17.25	39.60	ab	20.72	140.32	a	20.06
8	38.49	a	6.76	140.43	ab	10.55	34.63	a	4.96	141.67	a	8.89
9	33.59	a	18.66	138.12	ab	18.25	32.00	a	20.58	143.87	a	19.52
10	37.71	a	18.46	152.45	b	15.44	32.89	a	10.73	147.24	a	11.23
prosek	39.81		15.96	133.28		14.48	39.71		16.33	128.22		16.10
p – vrednosti	0.0803		0.0207			0.0028		0.0454				

Populacija C – Save

Prema prosečnim vrednostima na nivou analiziranih test stabala populacije Save (C), vrednost gustine stoma po mm^2 kod lista svetlosti kreće se u rasponu 33.33–55.88 na licu lista i 133.21–200.00 na naličju lista. Kod listova senke gustina stoma po mm^2 lica lista je u granicama 35.15–56.24, a naličja lista 140.12–204.97. Prema vrednostima koeficijenta varijacije (CV%) prosečna varijabilnost gustine stoma je veća na licu lista svetlosti i senke (15.71% i 18.01%), nego kod naličja lista svetlosti i senke (12.24% i 10.50%) (tabela 34).

Rezultati analize varijanse kod populacije Save pokazuju statistički značajne razlike između test stabala ($p \leq 0.05$) na nivou analiziranih vrednosti gustine stoma. Tukey HSD test pokazuje postojanje različitih homogenih grupa unutar populacije za različite

parametre. Kod gustine stoma, naličja lista svetlosti test stabla su grupisana u pet homogenih grupa, dok su kod gustine stoma lica lista svetlosti, lica i naličja lista senke stabla grupisana u četiri homogene grupe (tabela 34).

Tabela 34. Deskriptivni pokazatelji varijabilnosti gustine stoma po jedinici lisne površine (mm²) crne topole u populaciji Save (C). Mala slova označavaju rezultate Tukey HSD testa za nivo značajnosti $p \leq 0.05$.

stablo	svetlost						senka					
	lice			naličje			lice			naličje		
	\bar{x}	Tukey	CV (%)	\bar{x}	Tukey	CV (%)	\bar{x}	Tukey	CV (%)	\bar{x}	Tukey	CV (%)
1	40.97	b	16.83	200.00	e	15.07	43.76	c	20.30	204.97	d	15.09
2	45.45	bc	17.00	182.30	de	10.92	36.24	ab	15.73	154.30	ab	8.75
3	47.64	bc	13.44	146.30	ab	9.69	45.33	c	20.56	140.12	a	7.02
4	55.64	d	12.77	162.67	bc	10.42	44.60	c	16.47	142.79	a	13.03
5	55.88	d	11.93	164.37	bcd	11.04	44.12	c	17.41	143.03	a	9.81
6	49.94	cd	16.54	138.67	a	13.45	56.24	d	15.87	140.60	a	8.46
7	42.91	b	17.86	149.09	ab	15.51	45.82	c	21.38	149.82	ab	12.31
8	44.97	bc	16.48	178.43	cd	10.36	42.54	bc	19.35	160.49	b	13.09
9	54.79	d	18.69	158.18	b	16.41	48.61	c	16.55	162.91	b	9.29
10	33.33	a	15.53	133.21	a	9.53	35.15	a	16.51	143.52	a	8.18
prosek	47.15		15.71	161.32		12.24	44.24		18.01	154.25		10.50
p – vrednosti	0.0000			0.0000			0.0000			0.0000		

Vrednosti potencijalnog indeksa propustljivosti stoma (PCI) listova crne topole je u granicama 28.90 – 48.97 na licu i 111.98–145.09 na naličju lista svetlosti, dok se kod lista senke vrednosti kreću u rasponima 21.84–49.09 na licu i 100.70–136.68 na naličju. Najveća varijabilnost ovog indeksa zabeležena je kod naličja lista svetlosti, koja je bila u proseku 10.42% po stablu, a najmanja kod naličja lista senke sa vrednošću 9.08% (tabela 35).

Rezultati analize varijanse pokazuju statistički značajne razlike između test stabala ($p \leq 0.05$) na nivou potencijalnog indeksa propustljivost stoma (PCI). Tukey HSD pokazuje grupisanje test stabala u četiri homogene grupe za PCI lica lista svetlosti i senke, dok su tri homogene grupe zabeležene kod naličja lista senke i dve kod naličja lista svetlosti (tabela 35).

Tabela 35. Deskriptivni pokazatelji varijabilnosti potencijalnog indeksa propustljivosti stoma (PCI) listova crne topole u populaciji Save (C). Mala slova označavaju rezultate Tukey HSD testa za nivo značajnosti $p \leq 0.05$.

stablo	svetlost						senka					
	lice			naličje			lice			naličje		
	\bar{x}	Tukey	CV (%)	\bar{x}	Tukey	CV (%)	\bar{x}	Tukey	CV (%)	\bar{x}	Tukey	CV (%)
1	36.44	abc	11.30	138.17	ab	13.79	33.11	b	11.80	136.68	c	8.53
2	35.87	abc	10.21	145.09	b	9.95	21.84	a	11.09	122.76	abc	5.12
3	33.83	ab	5.47	111.98	a	9.21	35.30	b	15.88	100.70	a	10.35
4	44.93	cd	9.33	123.29	ab	10.32	34.15	b	9.96	107.60	ab	7.27
5	48.97	d	12.67	131.31	ab	9.35	34.90	b	14.72	109.15	ab	10.47
6	45.29	cd	8.17	122.13	ab	13.09	49.09	d	12.85	116.74	abc	6.60
7	33.23	ab	13.80	114.36	a	7.46	35.35	b	14.49	122.28	abc	8.88
8	33.87	ab	12.84	121.03	ab	8.23	30.57	ab	22.74	117.67	abc	10.89
9	42.66	bcd	20.73	124.78	ab	11.24	33.94	b	8.32	127.98	bc	9.79
10	28.90	a	15.64	112.32	a	11.57	28.69	ab	19.33	121.32	abc	12.93
prosek	38.40		12.02	124.45		10.42	33.69		14.12	118.29		9.08
p – vrednosti	0.0000			0.0036			0.0000			0.0004		

Populacija D – donjeg toka Dunava

Prema prosečnim vrednostima na nivou analiziranih test stabala, populacije donjeg toka Dunava (D), vrednost gustine stoma po mm^2 kod lista svetlosti kreće se u rasponu 34.54–64.85 na licu lista i 135.03–198.30 na naličju lista. Kod listova senke gustina stoma po mm^2 lica lista je u granicama 32.00–57.34, a naličja lista 132.73–192.73. Prema vrednostima koeficijenta varijacije (CV%), prosečna varijabilnost gustine stoma u okviru jednog stabla je veća na licu lista svetlosti i senke (20.34% i 18.42%) nego kod naličja lista svetlosti i senke (12.37% i 12.09%) (tabela 36).

Rezultati analize varijanse kod populacije donjeg toka Dunava pokazuju statistički značajne razlike između test stabala ($p \leq 0.05$) na nivou analiziranih vrednosti gustine stoma. Tukey HSD test pokazuje postojanje različitih homogenih grupa unutar populacije za različite parametre. Kod gustine stoma lica lista svetlosti test stabla su grupisana u pet homogenih grupa, a kod naličja lista svetlosti u četiri, dok su kod gustine stoma lica lista

senke test stabla grupisana u tri homogene grupe, a naličja u čak šest homogenih grupa (tabela 36).

Tabela 36. Deskriptivni pokazatelji varijabilnosti gustine stoma po jedinici lisne površine (mm²) crne topole u populaciji populaciji donjeg toka Dunava (D). Mala slova označavaju rezultate Tukey HSD testa za nivo značajnosti $p \leq 0.05$.

stablo	svetlost						senka					
	lice			naličje			lice			naličje		
	\bar{x}	Tukey	CV (%)	\bar{x}	Tukey	CV (%)	\bar{x}	Tukey	CV (%)	\bar{x}	Tukey	CV (%)
1	49.33	c	21.25	174.30	bc	13.19	41.94	b	17.29	173.34	cde	7.79
2	34.54	a	16.02	151.51	a	18.77	32.00	a	13.41	160.97	bcd	16.93
3	59.52	de	19.93	193.45	cd	12.37	54.91	c	12.88	170.91	cde	17.72
4	64.85	e	12.43	176.00	bc	12.25	57.34	c	22.00	176.37	def	12.48
5	36.97	ab	21.43	188.00	bcd	8.67	32.48	a	19.14	181.21	ef	9.34
6	61.82	e	18.07	198.30	d	10.74	54.18	c	17.04	192.73	f	9.87
7	34.78	ab	15.32	135.03	a	6.48	32.60	a	12.38	132.73	a	7.77
8	51.39	cd	18.14	174.55	bc	12.22	56.00	c	20.44	151.51	ab	16.34
9	42.79	abc	15.21	173.46	b	9.37	43.15	b	25.91	176.85	def	11.65
10	44.12	bc	45.61	153.33	a	19.67	38.18	ab	23.71	156.00	bc	10.98
prosek	48.01		20.34	171.79		12.37	44.28		18.42	167.26		12.09
p – vrednosti	0.0000			0.0000			0.0000			0.0000		

Vrednosti potencijalnog indeksa propustljivosti stoma (PCI) listova crne topole je u granicama 26.02–57.00 na licu i 106.79–156.99 na naličju lista svetlosti, dok se kod lista senke vrednosti kreću u rasponima 23.07–51.38 na licu i 101.53–143.19 na naličju. Prema vrednostima koeficijenta varijacije (CV%) prosečna varijabilnost gustine stoma je veća na licu lista svetlosti i senke (19.19% i 18.28%), nego kod naličja lista svetlosti i senke (10.38% i 10.97%) (tabela 37).

Rezultati analize varijanse pokazuju statistički značajne razlike između test stabala ($p \leq 0.05$) na nivou potencijalnog indeksa propustljivost stoma (PCI). Tukey HSD pokazuje grupisanje test stabala u pet homogenih grupa za PCI lica lista svetlosti, dok su tri homogene grupe zabeležene kod naličja lista svetlosti i lica lista senke, a dve kod naličja lista senke (tabela 37).

Tabela 37. Deskriptivni pokazatelji varijabilnosti potencijalnog indeksa propustljivosti stoma (PCI) listova crne topole u populaciji donjeg toka Dunava(D). Mala slova označavaju rezultate Tukey HSD testa za nivo značajnosti $p \leq 0.05$.

stablo	svetlost						senka					
	lice			naličje			lice			naličje		
	\bar{x}	Tukey	CV (%)	\bar{x}	Tukey	CV (%)	\bar{x}	Tukey	CV (%)	\bar{x}	Tukey	CV (%)
1	42.72	abcde	22.09	147.64	bc	9.65	29.79	a	15.64	138.36	b	13.90
2	31.95	ab	12.20	135.32	abc	16.62	24.45	a	15.54	140.81	b	7.92
3	57.00	e	24.33	156.99	c	15.47	47.31	bc	10.73	139.13	b	17.12
4	52.67	de	17.40	147.09	bc	12.81	47.17	bc	26.29	141.90	b	7.78
5	33.14	abc	17.45	156.48	bc	3.56	28.32	a	16.45	143.19	b	11.24
6	52.14	cde	12.66	156.18	bc	7.36	38.84	abc	18.67	133.81	ab	5.77
7	26.02	a	13.91	106.79	a	6.85	23.07	a	10.77	101.53	a	8.77
8	46.68	bcde	19.30	127.35	abc	10.34	51.38	c	25.92	119.67	ab	12.36
9	36.33	abcd	12.36	146.83	bc	2.56	33.80	ab	23.36	136.32	b	13.13
10	39.27	abcde	40.21	122.73	ab	18.64	34.13	ab	19.49	125.20	ab	11.71
prosek	41.79		19.19	140.34		10.38	35.82		18.28	131.99		10.97
p – vrednosti	0.0000			0.0001			0.0000			0.0020		

5.2.1.2. Međupopulaciona varijabilnost

Posle unutarpopulacionih analiza urađene su međupopulacione analize kojima su se pokušali utvrditi odnosi koji vladaju između populacija istraživanog područja. Upoređujući prosečne vrednosti gustine stoma između istraživanih populacija (A – gornjeg toka Dunava, B – Tise, C – Save, D – donjeg toka Dunava) utvrđene su najveće vrednosti gustine stoma lica i naličja lista svetlosti (48.01 i $171.79/\text{mm}^2$) i naličja lista senke ($167.26/\text{mm}^2$) kod populacije D – donjeg toka Dunava, kod ove populacije je i varijabilnost gustine stoma na licu lista svetlosti i senke bila velika (23.455 i 23.685). Najmanje vrednosti gustine listova senke zabeležene su kod populacije C – Save (44.24 i $154.25/\text{mm}^2$), čija je varijabilnost između stabala bila 13.415 kod lica lista, a 12.725 kod naličja lista. Najmanje vrednosti kod listova svetlosti zabeležene su kod populacije A – gornjeg toka Dunava za gustinu stoma lica lista ($45.76/\text{mm}^2$) i kod populacije B – Tise kada je u pitanju gustina stoma naličja lista

(159.78/mm²). Odnos stoma lica i naličja je u proseku isti i kod lista svetlosti i kod lista senke i iznosi oko 0.29 (tabela 38 i 39).

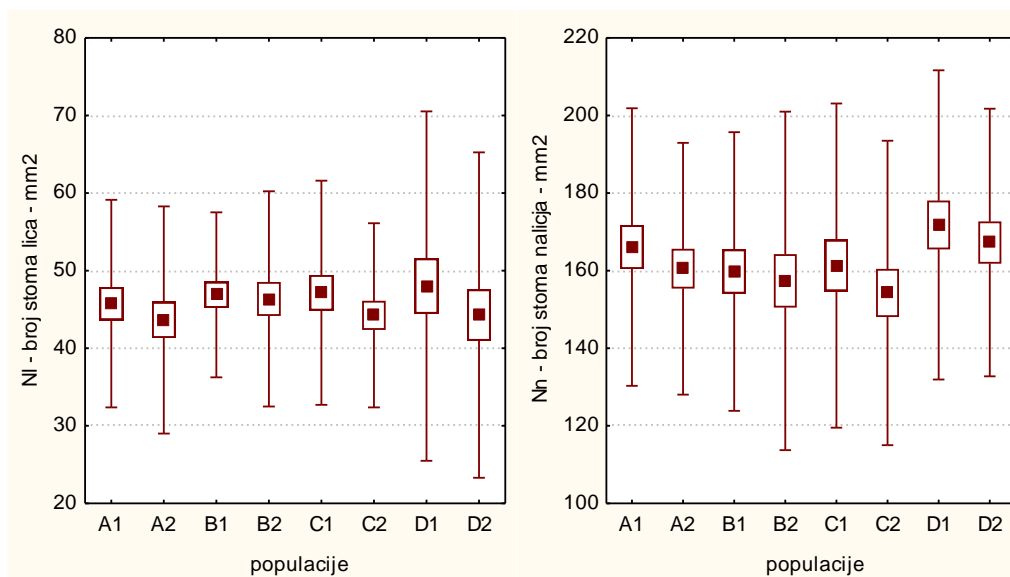
Tukey HSD testom (tabela 38 i 39) su prikazane sličnosti, odnosno razlike između istraživanih populacija, grupišući populacije sličnih karakteristika u istu homogenu grupu posebno za svaki analizirani parametar. Na osnovu srednjih vrednosti ispitivanih parametara, sve populacije su grupisane u istu homogenu grupu, pokazujući tako veliku sličnost ovih populacija.

Tabela 38. Deskriptivni pokazatelji varijabilnosti gustine stoma jedinici površine mm² lista SVETLOSTI crne topole u populacijama Vojvodine. Mala slova u poljima ispod srednjih vrednosti označavaju rezultate Tukey HSD testa za nivo signifikantnosti $p \leq 0.05$.

populacija	lice			naličje			lice /naličje		
	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)
A	45.76	a	14.62	166.10	a	10.77	0.28	a	14.62
B	46.88	a	11.34	159.78	a	11.24	0.30	a	11.34
C	47.15	a	15.32	161.32	a	12.95	0.30	a	15.32
D	48.01	a	23.45	171.79	a	11.60	0.28	a	23.45

Tabela 39. Deskriptivni pokazatelji varijabilnosti gustine stoma jedinici površine mm² lista SENKE crne topole u populacijama Vojvodine. Mala slova u poljima ispod srednjih vrednosti označavaju rezultate Tukey HSD testa za nivo signifikantnosti $p \leq 0.05$.

populacija	lice			naličje			lice /naličje		
	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)
A	43.65	a	16.77	160.51	a	10.11	0.28	a	10.77
B	46.36	a	14.96	157.37	a	13.86	0.30	a	11.24
C	44.24	a	13.41	154.25	a	12.72	0.29	a	12.95
D	44.28	a	23.68	167.26	a	10.31	0.27	a	11.60



Grafikon 4 – Varijabilnost gustine stoma lista svetlosti (1) i senke (2) po populacijama za parametre: NI – gustina stoma lica lista, Nn – gustina stoma naličja lista. Simboli označavaju: (■) prosečnu vrednost, (□) $x \pm SE$, (I) $x \pm 2*SD$. Populacija A – gornjeg toka Dunava, B – Tise, C – Save, D – donjeg toka Dunava.

Tabela 40. pokazuje rezultate analize varijanse na unutarpopulacionom nivou, pokazujući značajnost razlika između pojedinačnih stabala posebno za svaku populaciju i na međupopulacionom nivou pokazujući razlike između populacija. ANOVA pokazuje statistički značajne razlike na unutarpopulacionom nivou tj. između stabala posebno u svakoj populaciji na nivou značajnosti $p < 0.001$. Razlike između populacija nisu statistički značajne za analizirane parametre gustine stome za nivo značajnosti $p < 0.001$ i $p < 0.05$.

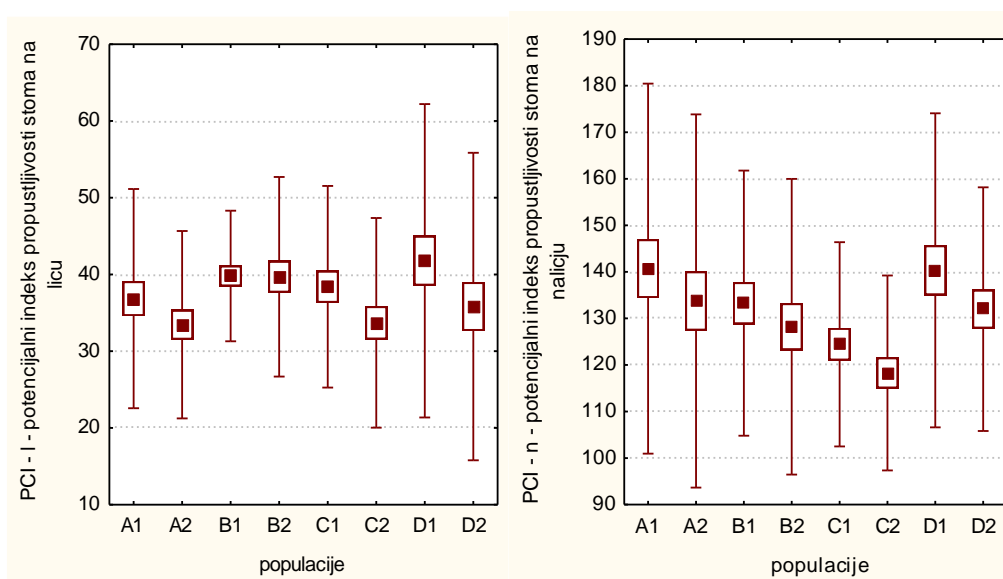
Tabela 40. Analiza varijanse (ANOVA) za gustinu stoma listova crne topole na unutarpopulacionom i međupopulacionom nivou (nivoi značajnosti: $p < 0.05$, $p < 0.01$, $p < 0.001$).

populacija	unutar populacija								između populacija	
	A		B		C		D			
gustina stoma	F– ratio	P – Value	F– ratio	P – Value	F– ratio	P – Value	F– ratio	P – Value	F– ratio	P – Value
SVETLOST										
lice	16.08	0.0000	8.34	0.0000	23.43	0.0000	28.90	0.0000	0.14	0.9370
naličje	13.36	0.0000	10.15	0.0000	26.10	0.0000	20.67	0.0000	0.79	0.5054
SENKA										
lice	23.80	0.0000	15.33	0.0000	13.47	0.0000	36.24	0.0000	0.23	0.8754
naličje	12.13	0.0000	11.63	0.0000	31.37	0.0000	16.84	0.0000	0.87	0.4653

Kod potencijalnog indeksa propustljivosti stoma (PCI) listova crne topole u istraživanim populacijama ne postoje statistički značajne razlike između istraživanih populacija, s obzirom na to da su sve populacije grupisane u jednu homogenu grupu (tabela 41).

Tabela 41. Deskriptivni pokazatelji varijabilnosti potencijalnog indeksa propustljivosti stoma (PCI) listova crne topole u populacijama Vojvodine. Mala slova u poljima ispod srednjih vrednosti označavaju rezultate Tukey HSD testa za nivo signifikantnosti $p \leq 0.05$.

populacija	svetlost						senka					
	lice			naličje			lice			naličje		
	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)
A	36.86	a	19.38	140.70	a	14.12	33.45	a	18.25	133.75	a	14.99
B	39.81	a	10.69	133.28	a	10.68	39.71	a	16.38	128.22	a	12.39
C	38.40	a	17.11	124.45	a	8.82	33.69	a	20.27	118.29	a	8.85
D	41.79	a	24.43	140.34	a	12.02	35.82	a	27.97	131.99	a	9.91



Grafikon 5 – Varijabilnost potencijalnog indeksa propustljivosti stoma (PCI) lista svetlosti (1) i senke (2) po populacijama. Simboli označavaju: (■) prosečnu vrednost, (□) $\bar{x} \pm SE$, (I) $\bar{x} \pm 2*SD$. Populacija A – gornjeg toka Dunava, B – Tise, C – Save, D – donjeg toka Dunava.

Rezultati analize varijanse (ANOVA) na unutarpopulacionom nivou pokazujući značajnost razlika između pojedinačnih stabala posebno za svaku populaciju i na međupopulacionom nivou pokazujući razlike između populacija. ANOVA pokazuje statistički značajne razlike na unutarpopulacionom nivou tj. između stabala posebno u svakoj populaciji na nivou značajnosti $p \leq 0.05$, međutim, jedino je kod populacije B - Tise za PCI lica lista p – vrednost veća, nivoa značajnosti 0.05 (0.0803), pokazujući da statistički značajne razlike između stabala u ovoj populaciji ne postoje. Razlike između populacija su statistički značajne za analizirane parametre gustine stome na nivou značajnosti $p \leq 0.05$ (tabela 42).

Tabela 42. Analiza varijanse (ANOVA) potencijalnog indeksa propustljivost stoma (PCI)listova crne topole na unutarpopulacionom i međupopulacionom nivou (nivoi značajnosti: $p \leq 0.05$, $p \leq 0.01$, $p \leq 0.001$).

populacija	unutar populacija								između populacija	
	A		B		C		D			
PCI	F– ratio	P – value	F– ratio	P – value	F– ratio	P – value	F– ratio	P – value	F– ratio	P – value
SVETLOST										
lice	4.01	0.0010	1.9	0.0803	8.91	0.0000	6.35	0.0000	0.81	0.4948
naličje	4.07	0.0009	2.54	0.0207	3.38	0.0036	5.51	0.0001	2.33	0.091
SENKA										
lice	7.61	0.0000	3.51	0.0028	9.57	0.0000	8.65	0.0000	1.48	0.2368
naličje	4.69	0.0003	2.17	0.0454	4.49	0.0004	3.66	0.0020	2.04	0.1249

Legenda: Populacija A – gornjeg toka Dunava, B – Tise, C – Save, D – donjeg toka Dunava.

5.2.2. Dimenzije stoma i koeficijent oblika

5.2.2.1. Unutarpopulaciona varijabilnost

Populacija A – gornjeg toka Dunava

Prema prosečnim vrednostima dimenzija stoma listova svetlosti na nivou analiziranih test stabala, populacije gornjeg toka Dunava (A) dužina stoma lica (Al) i naličja (An) su u granicama 24.95–31.92 μm i 27.24–31.61 μm , dok je širina stoma lica (Bl) 16.33–21.30 μm , a naličja (Bn) 17.54–21.02 μm . Dužina otvora stoma lica lista (al) kreće se u granicama 16.67–19.79 μm , a naličja (an) 17.31–19.40 μm , dok je širina otvora stoma lica (bl) i naličja (bn) lista 5.83–6.41 i 5.68–6.69 μm . Prema vrednostima koeficijenta varijacije (CV%) najveću varijabilnost unutar stabala pokazuje širina otvora stome lica (bl) i naličja (bn) (15.50% i 15.39%), dok dužina stoma lica (Al) i naličja lista (An) pokazuju najmanju varijabilnost (9.80% i 9.82%) (tabela 43).

Rezultati analize varijanse kod populacije gornjeg toka Dunava pokazuju statistički značajne razlike između test stabala ($p \leq 0.05$) na nivou svih analiziranih parametara. Testom su prikazani rezultati Tukey HSD testa i pokazuju postojanje različitih homogenih grupa unutar populacije za različite parametre. Najveći broj homogenih grupa zabeležen kod dužine stoma lica lista (Al), gde su stabla grupisana u šest homogenih grupa, dok su kod širine otvora stome lica lista (bl) i širine stome naličja (Bn) stabla grupisana u samo dve homogene grupe, pokazujući tako najveću sličnost između test stabala.

Prosečne vrednosti dimenzija stoma lista senke za analizirana test stabla pokazuju da se dužina stoma lica lista (Al) kreće u granicama 25.59–32.35 μm , a naličja (An) 27.12–30.58 μm , dok je širina stoma lica (Bl) i naličja (Bn) lista 16.54–22.05 μm i 17.28–20.50 μm . Dužina otvora stoma lica lista (al) je u granicama 16.39–20.43 μm , naličja (an) 17.27–18.63 μm , a širina otvora stoma lica (bl) je 5.83–6.91 μm , a naličja (bn) 5.69–6.36 μm . Najveću varijabilnost pokazali su širina otvora stome lica i naličja (bl = 15.98% i bn = 14.66%), a najmanju dužina stome obe strane lista (Al = 9.61% i An = 10.11%), isto kao i kod lista svetlosti. Rezultati analize varijanse pokazuju statistički značajne razlike između test stabala ($p \leq 0.05$) na nivou analiziranih parametara. Tukey HSD test pokazuje najveće

razlike između stabala u okviru parametra dužine stome lica lista (Al), gde su stabla grupisana u šest homogenih grupa, grupisanje stabala u svega dve homogene grupe zabeleženo je kod dužine otvora stome naličja lista (an) (tabela 44).

Koeficijent oblika stoma (KO AB) pokazuje izdužene stome lica i naličja lista svetlosti i senke. Koeficijent oblika stoma lica (KO AB l) lista svetlosti bio je u granicama 60.65–71.68%, a senke 63.50–72.59%, dok je kod naličja lista (KO AB n) oblik stoma lista svetlosti bio u granicama 61.49–68.40%, a kod senke 67.16–60.93%. Koeficijent oblika otvora stoma (KO ab) pokazuje jako izdužene otvore stoma, kod lica lista (KO ab l) svetlosti kreće se u granicama 30.26–36.37%, a kod lista senke 32.15–36.80%. Oblik otvora stoma kod naličja lista (KO ab n) svetlosti je 31.83–35.70% i senke 31.97–36.22%. Rezultati analize varijanse pokazuju postojanje statistički značajne razlike između test stabala ($p \leq 0.05$) na nivou koeficijenta oblika. Tukey HSD test pokazuje najveće razlike između test stabala kod koeficijenta oblika stome lica (KO AB l) i naličja (KO AB n) lista svetlosti i otvora stome lica (KO ab l) lista svetlosti gde su test stabla grupisana u pet homogenih grupa. U tri homogene grupe su grupisana stabla kod oblika otvora stome naličja (KO ab n) lista svetlosti i senke i kod koeficijenta oblika stome lica (KO AB l) i naličja (KO AB n) lista senke, dok su kod oblika otvora stome lica (KO ab l) lista senke test stabla grupisana samo u dve grupe (tabela 45).

Tabela 43. Deskriptivni pokazatelji varijabilnosti dimenzija stoma lica i naličja lista svetlosti crne topole u populaciji gornjeg toka Dunava (A). Mala slova označavaju rezultate Tukey HSD testa za nivo značajnosti $p \leq 0.005$.

stablo	AI – dužina stoma lica			BI – širina stoma lica			al – dužina otvora stoma lica			bl – širina otvora stoma lica		
	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)
1	27.91	c	9.59	18.39	b	12.86	18.64	cd	10.93	6.02	ab	12.83
2	28.98	cd	8.47	18.40	b	10.38	19.44	d	11.83	6.41	b	13.46
3	30.60	ef	11.65	18.48	b	14.98	19.64	d	15.48	6.09	ab	18.17
4	27.72	bc	10.41	18.37	b	15.25	17.88	bc	12.86	6.30	ab	15.45
5	28.08	c	11.07	20.06	c	11.44	17.92	bc	14.58	6.41	b	16.86
6	26.13	f	10.71	17.35	ab	11.50	16.67	a	11.12	5.83	a	18.16
7	31.92	f	8.61	21.30	d	13.58	19.57	d	12.85	6.25	ab	14.48
8	29.73	de	8.37	18.51	b	9.28	19.79	d	10.70	5.95	ab	14.79
9	24.95	a	9.60	16.33	a	11.40	17.24	ab	11.57	5.84	a	17.66
10	26.38	ab	9.56	17.97	b	11.57	17.40	ab	10.72	6.21	ab	13.13
prosek	28.24		9.80	18.52		12.22	18.42		12.26	6.13		15.50
p – vrednost	0.0000			0.0000			0.0000			0.0001		
stablo	An – dužina stoma naličja			Bn – širina stoma naličja			an – dužina otvora stome naličja			bn – širina otvora stoma naličja		
	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)
1	27.24	a	8.67	18.14	a	12.51	17.31	a	11.70	5.89	a	14.79
2	28.59	ab	8.65	18.13	a	12.38	17.70	ab	11.53	5.93	a	13.77
3	31.61	d	12.33	20.51	b	15.28	19.40	d	15.04	6.50	bc	15.08
4	27.81	a	10.47	17.55	a	13.54	17.49	ab	14.52	5.72	a	15.05
5	30.85	cd	10.30	21.02	b	11.89	18.95	cd	16.24	6.55	bc	15.55
6	28.60	ab	9.63	17.54	a	12.30	17.98	ab	12.91	5.75	a	13.21
7	30.39	cd	9.54	20.34	b	13.61	19.08	d	14.76	6.69	c	16.56
8	30.00	bc	9.29	18.75	a	15.92	19.31	d	13.35	6.12	ab	15.78
9	28.25	a	10.08	18.15	a	11.13	18.20	bc	10.84	5.97	a	17.18
10	27.51	a	9.28	18.13	a	9.08	17.35	a	9.98	5.68	a	16.88
prosek	29.08		9.82	18.83		12.76	18.28		13.09	6.08		15.39
p – vrednost	0.0000			0.0000			0.0000			0.0001		

Tabela 44. Deskriptivni pokazatelji varijabilnosti dimenzija stoma lica i naličja lista senke crne topole u populaciji gornjeg toka Dunava (A). Mala slova označavaju rezultate Tukey HSD testa za nivo značajnosti $p \leq 0.05$.

stablo	AI – dužina stoma lica			BI – širina stoma lica			al – dužina otvora stoma lica			bl – širina otvora stoma lica		
	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)
1	27.48	cde	8.10	17.40	abc	11.64	18.35	bc	10.69	5.88	ab	14.00
2	28.11	de	8.63	18.39	c	12.09	18.35	bc	12.90	6.55	cd	14.08
3	27.40	cde	12.07	18.31	c	12.88	17.15	ab	13.77	5.83	a	16.96
4	27.61	cde	10.26	17.87	bc	10.20	17.82	b	15.34	6.06	abc	14.25
5	27.21	bcd	9.89	19.61	d	11.09	16.39	a	12.81	5.85	a	14.22
6	25.90	ab	9.61	17.15	ab	10.41	17.43	ab	12.43	6.37	bc	17.85
7	32.35	f	8.02	22.05	e	14.44	20.43	d	12.43	6.91	d	17.95
8	28.63	e	11.09	18.49	c	10.64	19.37	cd	14.91	6.20	abc	16.35
9	25.59	a	7.05	16.54	a	10.23	17.56	ab	12.40	6.15	abc	16.11
10	26.66	abc	11.38	17.67	bc	9.72	18.09	b	12.97	6.38	bc	18.01
prosek	27.69		9.61	18.35		11.33	18.09		13.07	6.22		15.98
p – vrednost	0.0000			0.0000			0.0000			0.0000		
stablo	An – dužina stoma naličja			Bn – širina stoma naličja			an – dužina otvora stome naličja			bn – širina otvora stoma naličja		
	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)
1	27.12	a	9.70	17.72	ab	13.69	17.27	a	14.20	5.69	a	15.94
2	28.07	ab	11.00	18.50	abc	12.64	17.62	ab	11.50	6.33	c	15.22
3	29.86	cd	12.19	19.37	cde	14.22	17.64	ab	16.17	5.84	ab	17.49
4	29.20	bcd	10.01	18.09	ab	10.94	18.40	ab	13.98	6.36	c	12.77
5	30.58	d	11.58	20.50	e	13.70	18.15	ab	16.05	6.17	bc	13.86
6	28.43	abc	8.40	17.28	a	11.24	17.86	ab	12.82	5.99	abc	13.20
7	30.22	d	9.58	19.97	de	12.97	18.63	b	11.77	6.16	bc	13.61
8	28.64	bc	9.86	18.44	abc	12.87	18.20	ab	11.83	5.79	ab	16.67
9	27.70	ab	9.00	17.82	ab	12.21	17.74	ab	10.94	6.00	abc	14.04
10	28.23	ab	9.77	18.85	bcd	12.46	17.72	ab	12.92	6.34	c	13.82
prosek	28.80		10.11	18.65		12.69	17.92		13.22	6.07		14.66
p – vrednost	0.0000			0.0000			0.0171			0.0000		

Tabela 45. Deskriptivni pokazatelji varijabilnosti koeficijenta oblika stoma lica i naličja listova crne topole u populaciji gornjeg toka Dunava (A). Mala slova označavaju rezultate Tukey HSD testa za nivo značajnosti $p \leq 0.05$.

SVETLOST												
stablo	KO AB l – koeficijent oblika stoma lica			KO ab l – koeficijent oblika otvora stoma lica			KO AB n – koeficijent oblika stoma naličja			KO ab n – koeficijent oblika otvora stoma naličja		
	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)
1	66.33	bcd	14.61	32.65	abc	16.05	66.61	cde	9.57	34.33	abc	16.10
2	63.76	abc	10.82	33.17	bcd	12.11	63.68	abcd	12.42	33.79	abc	15.50
3	60.65	a	12.64	31.35	ab	18.16	65.07	bcde	11.66	34.02	abc	18.19
4	66.85	cd	17.38	35.75	de	19.14	63.34	abc	11.07	32.96	abc	12.80
5	71.68	e	8.35	36.37	e	20.42	68.40	e	10.54	35.05	bc	16.63
6	67.02	cd	14.55	35.13	cde	16.32	61.49	a	10.33	32.27	ab	14.08
7	66.83	cd	11.53	32.18	ab	14.12	66.99	de	10.56	35.70	c	20.83
8	62.54	ab	10.44	30.26	a	15.10	62.41	ab	11.53	31.83	a	12.38
9	65.77	bcd	11.45	33.88	bcde	13.48	64.47	abcd	9.44	33.01	abc	16.50
10	68.39	de	10.62	36.01	de	16.07	66.10	cde	8.09	32.89	abc	16.67
prosek	65.98		12.24	33.67		16.10	64.86		10.52	33.58		15.97
p – vrednost	0.0000			0.0000			0.0000			0.0000		
SENKA												
stablo	KO AB l – koeficijent oblika stoma lica			KO ab l – koeficijent oblika otvora stoma lica			KO AB n – koeficijent oblika stoma naličja			KO ab n – koeficijent oblika otvora stoma naličja		
	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)
1	63.50	a	10.71	32.29	a	15.56	65.54	bc	12.33	33.35	ab	16.69
2	65.55	ab	10.47	36.03	b	14.29	66.47	c	15.21	36.22	c	16.84
3	67.40	ab	14.20	34.33	ab	16.50	65.10	bc	11.04	33.36	ab	14.00
4	65.22	ab	12.33	34.49	ab	15.71	62.20	ab	9.65	35.04	bc	15.35
5	72.59	a	13.25	35.92	b	13.76	67.16	c	9.29	34.42	abc	13.75
6	66.60	ab	11.22	36.80	b	18.39	60.93	a	10.01	33.99	abc	16.66
7	68.09	a	11.07	34.03	ab	17.29	66.22	c	11.24	33.43	ab	16.31
8	65.15	ab	12.78	32.15	a	12.11	64.48	abc	10.07	31.97	a	14.81
9	64.86	ab	11.50	35.28	b	16.45	64.48	abc	10.45	34.00	abc	14.08
10	66.91	ab	12.63	35.64	b	19.45	66.93	c	10.90	36.19	c	16.08
prosek	66.59		12.02	34.70		15.95	64.95		11.02	34.20		15.46
p – vrednost	0.0000			0.0000			0.0000			0.0001		

Populacija B – Tise

Prosečne vrednosti dimenzija stoma lista svetlosti za analizirana test stabla populacije Tise (B), pokazuju da se dužina stoma lica lista (Al) kreće u granicama 26.79–29.13 μm , a naličja (An) 27.36–31.71 μm , dok je širina stoma lica (Bl) i naličja (Bn) lista 17.35–20.43 μm i 15.86–20.31 μm . Dužina otvora stoma lica lista (al) je u granicama 18.86–23.94 μm , naličja (an) 17.44–20.43 μm , a širina otvora stoma lica (bl) je 4.69–6.84 μm a naličja (bn) 5.25–6.65 μm . Najveću varijabilnost na nivou stabla su pokazali širina otvora stome lica i naličja ($bl = 20.62\%$ i $bn = 18.01\%$), a najmanju dužina stome obe strane lista ($Al = 10.28\%$ i $An = 11.74\%$). Rezultati analize varijanse pokazuju statistički značajne razlike između test stabala ($p \leq 0.05$) na nivou analiziranih parametara. Tukey HSD test pokazuje najveće razlike između stabala u okviru parametra dužine stome lica lista (Al) i širine stome (Bn) i otvora stome naličja (bn) lista gde su stabla grupisana u pet homogenih grupa, grupisanje stabala u četiri homogene grupe zabeleženo je kod dužine (an) i širine otvora stoma naličja (bn) i kod dužine stome (An) i dužine otvora stome naličja (an) lista. Grupisanje test stabala u tri homogene grupe zabeleženo je kod širine stome lica lista (tabela 46).

Prema prosečnim vrednostima dimenzija stoma listova senke na nivou analiziranih test stabala, dužina stoma lica (Al) i naličja (An) su u granicama 26.27–32.55 μm i 27.08 – 30.65 μm , dok je širina stoma lica (Bl) 17.04–23.07 μm a naličja (Bn) 17.21–19.57 μm . Dužina otvora stoma lica lista (al) kreće se u granicama 17.99–24.45 μm , a naličja (an) 17.64–20.03 μm , dok je širina lica (bl) i naličja (bn) lista 5.49–6.75 i 5.38–6.84 μm . Prema vrednostima koeficijenta varijacije (CV%) najveću varijabilnost unutar stabala pokazuje širina otvora stome lica i naličja ($bl = 18.99\%$ i $Bn = 19.17\%$), dok dužina stoma lica i naličja lista pokazuje najmanju varijabilnost unutar stabla ($Al = 10.77\%$ i $An = 11.25\%$). Analiza varijanse pokazuje postojanje statistički značajne razlike između test stabala ($p \leq 0.05$) za analizirane parametre dimenzija stoma. Rezultati Tukey HSD pokazuju da je najveći broj homogenih grupa zabeležen kod dužine stoma (Al) i dužine otvora stome (al) lica lista, gde su stabla grupisana u pet homogenih grupa, kod širine stoma (Bl) i širine otvora stoma (bl) lica lista i kod dužine stoma naličja (An) lista test stabla su grupisana u

četiri homogene grupe, dok je grupisanje u tri grupe zabeleženo kod širine stoma naličja (Bl) i kod dužine (an) i širine (bn) otvora stoma naličja lista (tabela 47).

Koeficijent oblika stoma pokazuje izdužen oblik stome lica (KO AB l) i naličja (KO AB n) lista svetlosti i senke. Koeficijent oblika stoma lica (KO AB l) lista svetlosti bio je u granicama 61.08–67.61%, a senke 58.74–70.86%, dok je kod naličja (KO AB n) lista koeficijent oblika stoma u granicama 57.74–70.76% a kod senke 60.05–67.44%. Koeficijent oblika otvora stoma (KO ab) pokazuje jako izdužene otvore stoma, kod lica lista svetlosti kreće se u granicama 23.12–33.21%, a kod lista senke 27.11–33.34%. Oblik otvora stoma kod naličja lista (KO ab n) svetlosti je u granicama 26.33–36.30%, a senke 28.97–34.78%. Rezultati analize varijanse pokazuju postojanje statistički značajne razlike između test stabala ($p \leq 0.05$) na nivou koeficijenta oblika. Tukey HSD test pokazuje najveće razlike između test stabala kod koeficijenta oblika stome naličja (KO AB n) lista svetlosti i lica (KO AB l) lista senke gde su stabla grupisana u pet homogenih grupa. U četiri homogene grupe su grupisana stabla kod koeficijenta oblika stome lica (KO AB l) lista svetlosti, oblika otvora stoma lica (KO ab l) i naličja (KO ab n) lista svetlosti, oblika stome (KO AB n) i otvora stome naličja (KO ab n) lista senke, dok su kod oblika otvora stome lica (KO ab l) lista senke stabla grupisana samo u dve grupe (tabela 48).

Tabela 46. Deskriptivni pokazatelji varijabilnosti dimenzija stoma lica i naličja lista svetlosti crne topole u populaciji Tise (**B**). Mala slova označavaju rezultate Tukey HSD testa za nivo značajnosti $p \leq 0.005$.

stablo	AI – dužina stoma lica			BI – širina stoma lica			al – dužina otvora stoma lica			bl – širina otvora stoma lica		
	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)
1	28.38	bc	10.97	17.35	a	12.67	23.94	d	14.38	6.84	d	24.04
2	29.47	bcd	12.27	19.87	c	17.31	20.47	bc	18.05	4.69	a	27.07
3	29.87	cde	13.46	18.48	ab	22.07	20.88	c	18.90	5.57	b	21.16
4	26.79	a	11.79	17.49	a	12.32	19.78	abc	15.93	6.22	cd	20.23
5	28.87	bc	9.17	17.56	a	13.35	19.83	abc	14.07	6.21	bcd	21.29
6	31.20	e	7.94	19.15	bc	12.72	20.46	bc	13.56	6.37	cd	20.60
7	30.88	de	9.65	20.43	c	11.72	19.47	abc	13.68	6.30	cd	19.45
8	29.17	bc	10.37	18.12	ab	10.28	19.13	ab	13.43	6.14	bc	18.08
9	29.13	bc	8.08	19.29	bc	12.82	18.86	a	11.30	6.20	bcd	15.85
10	28.26	ab	9.07	17.75	a	11.19	19.58	abc	11.60	6.33	cd	18.45
prosek	29.20		10.28	18.55		13.65	20.24		14.49	6.09		20.62
p – vrednost	0.0000			0.0000			0.0000			0.0000		
stablo	An – dužina stoma naličja			Bn – širina stoma naličja			an – dužina otvora stome naličja			bn – širina otvora stoma naličja		
	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)
1	27.63	ab	14.15	15.86	a	20.18	20.32	d	19.18	5.25	a	21.79
2	27.67	ab	12.56	19.48	cde	15.93	17.97	ab	17.93	5.61	ab	18.78
3	30.06	cd	14.32	20.31	e	19.33	20.43	d	15.31	6.17	cde	15.87
4	27.36	a	11.90	17.23	ab	12.77	18.63	abc	17.90	5.60	ab	17.79
5	28.84	abc	15.09	18.49	bcd	18.97	18.54	abc	18.13	5.66	abc	21.55
6	31.71	d	8.93	19.12	cde	11.93	20.04	cd	12.89	6.12	bcde	15.94
7	29.19	bc	11.67	19.83	de	14.35	17.44	a	15.04	6.07	bcd	18.25
8	29.06	abc	9.90	18.03	bc	15.64	17.89	ab	12.16	6.09	bcde	18.32
9	28.42	abc	9.28	18.45	bcd	12.24	17.79	ab	13.76	6.40	de	16.41
10	30.13	cd	9.58	18.80	cd	11.02	19.03	bcd	14.59	6.65	e	15.35
prosek	29.01		11.74	18.56		15.24	18.81		15.69	5.96		18.01
p – vrednost	0.0000			0.0000			0.0000			0.0000		

Tabela 47. Deskriptivni pokazatelji varijabilnosti dimenzija stoma lica i naličja lista senke crne topole u populaciji Tise (**B**). Mala slova označavaju rezultate Tukey HSD testa za nivo značajnosti $p \leq 0.05$.

stablo	AI – dužina stoma lica			BI – širina stoma lica			al – dužina otvora stoma lica			bl – širina otvora stoma lica		
	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)
1	30.25	d	12.09	18.33	ab	13.01	24.45	e	14.40	6.75	d	22.45
2	30.30	d	11.09	21.01	c	18.29	20.30	cd	14.11	5.49	a	20.56
3	27.75	ab	13.17	18.32	ab	17.10	18.61	ab	17.52	5.65	ab	18.09
4	26.27	a	11.46	17.59	ab	9.46	18.83	abc	16.61	6.00	abc	17.53
5	29.57	cd	12.00	18.92	b	13.16	20.07	bcd	13.71	6.24	bcd	18.13
6	30.63	d	10.58	21.22	c	15.72	18.79	ab	13.99	6.24	bcd	21.35
7	32.55	e	9.68	23.07	d	18.60	20.60	d	15.49	6.53	cd	19.23
8	28.06	bc	9.02	17.51	ab	14.09	18.21	a	12.46	5.97	abc	17.92
9	28.28	bc	10.96	18.89	b	15.82	17.99	a	13.47	5.76	ab	17.99
10	29.08	bcd	7.67	17.04	a	10.73	20.74	d	11.53	6.74	d	16.68
prosek	29.27		10.77	19.19		14.60	19.86		14.33	6.14		18.99
p – vrednost	0.0000			0.0000			0.0000			0.0000		
stablo	An – dužina stoma naličja			Bn – širina stoma naličja			an – dužina otvora stome naličja			bn – širina otvora stoma naličja		
	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)
1	28.51	abc	10.91	17.61	a	13.09	20.03	a	17.03	6.02	b	24.07
2	28.57	abc	12.23	19.17	bc	15.02	18.73	c	19.19	5.38	a	24.65
3	28.02	ab	16.31	18.27	abc	20.71	19.14	abc	19.92	5.75	ab	20.93
4	27.08	a	11.62	17.48	a	13.44	17.64	abc	18.54	5.74	ab	17.64
5	28.49	abc	11.47	17.21	a	12.82	18.51	abc	16.80	5.71	ab	19.23
6	30.65	d	10.43	18.34	abc	14.43	19.35	bc	13.53	5.90	ab	17.78
7	29.14	bcd	12.74	19.57	c	15.44	18.29	ab	16.26	6.25	bc	17.64
8	28.59	abc	9.73	18.35	abc	13.33	18.38	ab	12.70	6.13	b	17.07
9	27.79	ab	7.50	17.99	ab	12.92	17.75	a	12.68	5.83	ab	15.40
10	29.88	cd	9.55	18.08	ab	10.47	19.77	bc	11.82	6.84	c	17.26
prosek	28.67		11.25	18.21		14.17	18.76		15.85	5.95		19.17
p – vrednost	0.0000			0.0000			0.0000			0.0000		

Tabela 48. Deskriptivni pokazatelji varijabilnosti koeficijenta oblika stoma lica i naličja listova crne topole u populaciji Tise (**B**). Mala slova označavaju rezultate Tukey HSD testa za nivo značajnosti $p \leq 0.05$.

SVETLOST												
stablo	KO AB l – koeficijent oblika stoma lica			KO ab l – koeficijent oblika otvora stoma lica			KO AB n – koeficijent oblika stoma naličja			KO ab n – koeficijent oblika otvora stoma naličja		
	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)
1	61.54	a	12.56	28.83	bc	24.56	57.74	a	18.64	26.33	a	21.84
2	67.61	d	13.42	23.12	a	23.58	70.76	e	13.84	31.89	bc	21.65
3	61.91	ab	16.10	27.03	b	19.15	68.23	de	21.14	30.64	b	18.03
4	65.97	bcd	14.84	31.86	cd	20.75	63.48	bc	13.72	30.55	b	17.80
5	61.08	a	13.49	31.52	cd	19.89	64.22	bcd	11.71	31.05	b	21.91
6	61.46	a	11.26	31.41	cd	20.32	60.56	ab	12.14	30.94	b	17.73
7	66.36	cd	10.26	32.71	d	20.76	68.11	cde	11.01	35.05	d	15.85
8	62.56	abc	11.66	32.44	d	19.25	62.16	ab	13.11	34.33	cd	18.41
9	66.23	cd	9.81	33.21	d	18.27	65.14	bcd	11.55	36.30	d	16.71
10	63.17	abc	12.54	32.58	d	18.77	62.67	b	10.97	35.36	d	17.31
prosek	63.79		12.59	30.47		20.53	64.31		13.78	32.24		18.72
p – vrednost	0.0000			0.0000			0.0000			0.0000		
SENKA												
stablo	KO AB l – koeficijent oblika stoma lica			KO ab l – koeficijent oblika otvora stoma lica			KO AB n – koeficijent oblika stoma naličja			KO ab n – koeficijent oblika otvora stoma naličja		
	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)
1	61.37	ab	17.40	27.91	ab	22.38	62.06	a	11.88	30.30	ab	20.65
2	69.19	e	12.42	27.11	a	16.07	67.29	abc	11.40	28.97	a	20.14
3	66.41	cde	15.05	30.73	bc	17.39	65.23	d	12.62	30.67	abc	21.56
4	67.67	de	13.42	32.37	c	18.66	64.82	cd	11.07	33.07	bcd	16.82
5	64.38	bcd	11.59	31.43	c	20.01	60.65	cd	10.54	31.21	abc	18.52
6	69.31	e	11.60	33.34	c	17.79	60.05	ab	13.33	30.84	abc	19.69
7	70.86	e	15.59	32.11	c	20.51	67.44	d	12.75	34.75	d	19.29
8	62.58	abc	13.13	33.01	c	17.79	64.49	bcd	13.40	33.67	cd	18.05
9	67.01	cde	14.01	32.29	c	18.27	64.99	cd	13.73	33.13	bcd	15.51
10	58.74	a	10.00	32.68	c	16.31	60.76	ab	10.17	34.78	d	16.32
prosek	65.75		13.42	31.30		18.52	63.78		12.09	32.14		18.65
p – vrednost	0.0000			0.0000			0.0000			0.0000		

Populacija C – Save

Prosečne vrednosti dimenzija stoma lista svetlosti za analizirana test stabla populacije Tisa (B), pokazuju da se dužina stoma lica (Al) lista kreće u granicama 26.71–30.20 μm , a naličja (An) 26.05–29.68 μm , dok je širina stoma lica (Bl) i naličja (Bn) lista 16.94–20.11 μm i 17.04–20.02 μm . Dužina otvora stoma lica (al) lista je u granicama 18.29–20.80 μm , naličja (an) 17.15–19.50 μm , a širina otvora stoma lica (bl) je 5.63–6.58 μm , a naličja (bn) 5.61–6.64 μm . Najveću varijabilnost su pokazali širina otvora stome lica i naličja (bl = 13.90% i bn = 14.28%), a najmanju dužina stome obe strane lista (Al = 8.59% i An = 9.24%). Rezultati analize varijanse pokazuju statistički značajne razlike između test stabala ($p \leq 0.05$) na nivou analiziranih parametara. Tukey HSD test pokazuje najveće razlike između stabala u okviru parametra širina stome lica (Bl), širina (bl) i dužina (al) otvora stome lica lista, širina (Bn) i dužina (An) stome naličja i širina otvora stome naličja (bn) lista, gde su stabla grupisana u pet homogenih grupa, grupisanje stabala u četiri homogene grupe zabeleženo je kod dužine stoma lica (Al) i kod dužine otvora stome naličja (an) lista (tabela 49).

Prema prosečnim vrednostima dimenzija stoma listova senke analiziranih test stabala, dužina stoma lica (Al) i naličja (An) su u granicama 24.59–29.55 μm i 25.94–29.03 μm , dok je širina stoma lica (Bl) 16.50–19.75 μm , a naličja (Bn) 17.45–19.53 μm . Dužina otvora stoma lica (al) lista kreće se u granicama 16.74–20.44 μm , a naličja (an) 16.91–19.02 μm , dok je širina otvora stoma lica (bl) i naličja (bn) lista 5.55–6.49 i 5.37–6.43 μm . Prema vrednostima koeficijenta varijacije (CV%) najveću varijabilnost unutar stabala pokazuje širina otvora stome lica i naličja (bl = 14.44% i bn = 13.84%), dok dužina stoma lica i naličja lista pokazuje najmanju varijabilnost unutar stabla (Al = 8.89% i An = 8.47%). Analiza varijanse pokazuje da postoje statistički značajne razlike između test stabala ($p \leq 0.05$) za analizirane parametre. Tukey HSD test pokazuje da je najveći broj homogenih grupa zabeležen kod dužine stoma lica (Al) gde su stabla grupisana u šest homogenih grupa, kod dužine (Al) i širine stoma lica (Bl) lista u pet homogenih grupa, dok kod dužine (a) i širine otvora stoma (b) lica i naličja lista i širina stoma naličja (Bn) test stabla su grupisana u četiri homogene grupe (tabela 50).

Koeficijent oblika stoma pokazuje izdužen oblik stome lica i naličja lista svetlosti i senke. Koeficijent oblika stoma lica lista (KO AB l) svetlosti bio je u granicama 60.95–68.18%, a senke 63.27–69.09%, dok je kod naličja lista (KO AB n) oblik stoma bio kod svetlosti u granicama 63.65–69.00%, a kod senke 63.67–67.93%. Koeficijent oblika otvora stoma pokazuje jako izdužene otvore stoma, kod lica (KO ab l) lista svetlosti kreće se u granicama 29.67–33.68% a kod lista senke 30.80–35.45%. Oblik otvora stoma kod naličja (KO ab n) lista svetlosti je 32.85–35.23% i senke 31.32–34.35%.

Rezultati analize varijanse pokazuju postojanje statistički značajne razlike između test stabala ($p \leq 0.05$) na nivou koeficijenta oblika. Rezultati Tukey HSD testa pokazuju najveće razlike između test stabala kod koeficijenta oblika stome naličja lista (KO AB n) svetlosti, gde su stabla grupisana u pet homogenih grupa, u četiri homogene grupe su grupisana stabla kod oblika stoma (KO AB l) i otvora stoma (KO an l) lica lista svetlosti. Grupisanje stabala u tri homogene grupe zabeleženo je kod koeficijenta oblika otvora stome lica (KO ab l) lista svetlosti i senke, oblika stome lica (KO AB l) i naličja (KO AB n) lista senke, dok su kod oblika otvora stome naličja (KO ab n) lista senke stabla grupisana u samo dve grupe (tabela 51).

Tabela 49. Deskriptivni pokazatelji varijabilnosti dimenzija stoma lica i naličja lista svetlosti crne topole u populaciji Save (C). Mala slova označavaju rezultate Tukey HSD testa za nivo značajnosti $p \leq 0.05$.

stablo	A1 – dužina stoma lica			B1 – širina stoma lica			a1 – dužina otvora stoma lica			b1 – širina otvora stoma lica		
	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)
1	29.88	d	7.15	19.14	de	7.95	19.26	abcd	10.10	5.69	ab	10.30
2	28.07	b	10.76	18.11	bc	11.94	18.52	ab	11.61	5.63	a	12.30
3	26.71	a	7.07	17.36	ab	10.25	18.29	a	11.30	5.78	abc	16.80
4	28.39	bc	9.89	18.18	bcd	9.72	19.43	bcd	12.55	6.10	bcd	13.53
5	29.57	cd	6.13	20.11	e	8.33	20.17	de	9.83	6.13	bcd	12.26
6	30.20	d	9.59	19.98	e	9.28	20.80	e	11.79	6.52	de	15.34
7	27.87	ab	10.14	18.62	cd	9.53	19.04	abcd	11.61	6.18	cde	15.14
8	27.47	ab	8.48	18.59	cd	10.24	18.75	abc	9.50	6.07	abc	14.38
9	27.86	ab	7.68	16.94	a	9.23	19.05	abcd	11.84	5.88	abc	13.57
10	29.38	cd	8.96	19.85	e	12.66	19.68	cde	12.21	6.58	e	15.36
prosek	28.54		8.59	18.69		9.91	19.30		11.23	6.06		13.90
p – vrednost	0.0000			0.0000			0.0000			0.0000		
stablo	An – dužina stoma naličja			Bn – širina stoma naličja			an – dužina otvora stome naličja			bn – širina otvora stoma naličja		
	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)
1	26.31	ab	10.31	18.06	bc	9.17	17.15	a	12.76	5.61	a	16.49
2	28.19	cd	9.18	17.85	ab	8.18	18.28	bc	11.17	5.66	a	11.44
3	27.66	bcd	8.23	17.93	ab	9.36	18.17	abc	10.98	5.76	ab	15.45
4	27.53	bc	12.13	18.44	bcd	10.98	18.15	abc	12.03	5.97	abc	10.11
5	28.26	cd	8.00	18.98	cd	10.19	18.90	cd	9.63	6.27	cd	15.03
6	29.68	e	8.86	20.02	e	10.62	19.50	d	10.58	6.83	e	14.84
7	27.84	cd	13.10	18.30	bc	12.67	18.55	cd	12.86	6.16	bcd	17.72
8	26.05	a	7.37	17.04	a	5.74	17.35	ab	8.17	5.80	ab	12.45
9	28.10	cd	6.97	18.21	bc	10.61	18.72	cd	8.89	6.21	bcd	14.77
10	29.02	de	8.27	19.29	de	10.04	19.42	d	10.24	6.46	de	14.47
prosek	27.86		9.24	18.41		9.76	18.42		10.73	6.07		14.28
p – vrednost	0.0000			0.0000			0.0000			0.0000		

Tabela 50. Deskriptivni pokazatelji varijabilnosti dimenzija stoma lica i naličja lista senke crne topole u populaciji Save (C). Mala slova označavaju rezultate post hoc Tukey HSD testa za nivo značajnosti $p \leq 0.05$.

stablo	A1 – dužina stoma lica			B1 – širina stoma lica			a1 – dužina otvora stoma lica			b1 – širina otvora stoma lica		
	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)
1	27.61	bcd	10.11	18.74	cd	10.36	18.39	bc	10.78	5.99	abc	13.37
2	24.59	a	9.18	16.50	a	7.28	16.74	a	12.76	5.87	ab	13.18
3	28.00	d	9.76	17.60	b	7.71	18.20	bc	11.48	5.55	a	12.75
4	27.73	cd	7.01	17.78	bc	9.61	18.75	bc	9.40	6.04	bcd	14.92
5	28.08	d	8.76	19.18	de	7.25	18.89	bc	12.90	6.49	d	16.74
6	29.55	e	8.31	19.75	e	10.00	20.44	d	11.93	6.38	cd	15.69
7	27.85	cd	9.00	19.21	de	17.82	18.68	bc	12.16	6.02	bc	12.95
8	26.67	bc	9.20	17.94	bc	10.76	17.84	b	9.54	5.85	ab	14.40
9	26.45	b	9.38	16.94	ab	9.67	18.32	bc	10.27	6.03	bc	16.76
10	28.53	de	8.20	19.44	de	10.52	18.95	c	9.24	6.21	bcd	13.64
prosek	27.51		8.89	18.31		10.10	18.52		11.05	6.04		14.44
p – vrednost	0.0000			0.0000			0.0000			0.0000		
stablo	An – dužina stoma naličja			Bn – širina stoma naličja			an – dužina otvora stome naličja			bn – širina otvora stoma naličja		
	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)
1	25.94	a	9.76	17.45	a	8.87	16.91	a	13.71	5.37	a	13.78
2	28.20	cdef	6.89	17.95	abc	10.97	18.81	cd	10.72	5.94	bc	13.31
3	26.78	ab	8.26	17.66	ab	8.51	17.70	ab	10.89	5.78	ab	15.69
4	27.51	bcd	8.61	18.36	abc	11.22	18.25	bcd	10.23	6.02	bcd	15.11
5	27.60	bcde	8.02	18.46	bc	8.78	18.34	bcd	9.53	6.08	bcd	15.19
6	28.81	ef	7.25	19.53	d	8.53	18.92	cd	11.71	6.43	d	12.99
7	28.61	def	9.15	18.66	cd	12.57	18.73	bcd	10.84	6.17	bcd	14.69
8	27.10	abc	7.68	17.73	abc	9.66	17.89	abc	10.37	5.82	bc	10.18
9	28.05	cdef	10.97	18.00	abc	12.67	18.70	bcd	12.60	6.23	cd	14.25
10	29.03	f	8.11	18.67	cd	8.85	19.02	d	10.82	5.93	bc	13.20
prosek	27.76		8.47	18.25		10.06	18.33		11.14	5.98		13.84
p – vrednost	0.0000			0.0000			0.0000			0.0000		

Tabela 51. Deskriptivni pokazatelji varijabilnosti koeficijenta oblika stoma lica i naličja lista crne topole u populaciji Save (C). Mala slova označavaju rezultate Tukey HSD testa za nivo značajnosti $p \leq 0.05$.

SVETLOST												
stablo	KO AB l – koeficijent oblika stoma lica			KO ab l – koeficijent oblika otvora stoma lica			KO AB n – koeficijent oblika stoma naličja			KO ab n – koeficijent oblika otvora stoma naličja		
	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)
1	64.17	ab	6.93	29.67	a	10.49	69.00	c	8.87	32.85	bc	14.20
2	64.75	bcd	10.37	30.58	ab	11.33	63.65	a	9.33	31.25	a	14.14
3	65.12	bcd	9.63	31.70	abc	14.71	64.97	ab	7.90	31.84	ab	14.92
4	64.59	bc	13.93	31.54	abc	11.05	67.51	bc	11.09	33.18	bc	12.35
5	68.18	d	9.22	30.60	ab	14.06	67.23	bc	7.77	33.26	bc	14.14
6	66.52	bcd	10.08	31.53	abc	13.70	67.65	bc	9.83	35.23	d	15.29
7	67.34	bcd	12.99	32.81	bc	18.16	66.26	abc	13.32	33.47	c	16.62
8	67.85	cd	8.97	32.45	bc	13.48	65.70	ab	7.91	33.59	c	13.59
9	60.95	a	8.29	31.16	ab	14.87	64.92	ab	10.05	33.27	bc	14.08
10	67.65	bcd	9.94	33.68	c	15.28	66.50	abc	6.18	33.42	c	14.99
prosek	65.71		10.03	31.57		13.71	66.34		9.22	33.14		14.43
p – vrednost	0.0000			0.0000			0.0000			0.0002		
SENKA												
stablo	KO AB l – koeficijent oblika stoma lica			KO ab l – koeficijent oblika otvora stoma lica			KO AB n – koeficijent oblika stoma naličja			KO ab n – koeficijent oblika otvora stoma naličja		
	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)
1	68.22	c	10.87	32.80	ab	14.31	67.59	c	8.98	32.06	ab	13.88
2	67.62	bc	11.09	35.45	c	14.60	63.67	a	9.31	31.84	ab	15.19
3	63.27	a	9.79	30.80	a	15.51	66.13	abc	7.85	32.79	ab	14.75
4	64.16	ab	8.07	32.32	ab	14.34	66.83	bc	9.38	33.14	ab	14.66
5	68.75	c	10.05	34.66	bc	16.84	67.06	bc	8.43	33.36	ab	16.55
6	67.01	bc	9.40	31.42	a	15.42	67.93	c	8.51	34.35	b	15.86
7	69.09	c	15.13	32.68	ab	17.69	65.27	abc	9.38	33.24	ab	16.83
8	67.46	bc	9.42	32.93	abc	14.27	65.52	abc	7.89	32.84	ab	14.15
9	64.24	ab	8.49	33.04	abc	16.26	64.32	ab	9.69	33.55	ab	13.39
10	68.25	c	8.51	32.92	abc	14.93	64.50	ab	8.59	31.32	a	12.00
prosek	66.81		10.08	32.90		15.42	65.88		8.80	32.85		14.72
p – vrednost	0.0000			0.0000			0.0000			0.0073		

Populacija D – donjeg toka Dunava

Prosečne vrednosti dimenzija stoma lista svetlosti za analizirana test stabla populacije donjeg toka Dunava (D), pokazuju da se dužina stoma lica (Al) lista kreće u granicama 27.36–30.91 μm , a naličja (An) 27.04–30.01 μm , dok je širina stoma lica (Bl) i naličja (Bn) lista 17.90–20.58 μm i 17.87–19.90 μm . Dužina otvora stoma lica (al) lista je u granicama 19.35–20.96 μm , naličja (an) 17.75–19.29 μm , a širina otvora stoma lica (bl) je 5.66–6.49 μm , a naličja (bn) 5.58–6.40 μm . Najveću varijabilnost su pokazali širina otvora stome lica i naličja ($bl = 15.35\%$ i $bn = 15.32\%$), a najmanju dužina stome obe strane lista ($Al = 9.75\%$ i $An = 9.26\%$). Rezultati analize varijanse pokazuju statistički značajne razlike između test stabala ($p \leq 0.05$) na nivou analiziranih parametara. Tukey HSD test pokazuje grupisanje stabala u četiri homogene grupe kod parametara dužine (Al) i širine (Bl) stome lica lista i kod dužine otvora stome lica (al) lista, dok su parametri širine otvora stome lica (bl) lista, dužine (An) i širine (Bn) stome naličja i dužine (an) i širine (bn) otvora stome naličja lista stabla grupisani u tri homogene grupe (tabela 52).

Prema prosečnim vrednostima dimenzija stoma listova senke na nivou analiziranih test stabala, dužina stoma lica (Al) i naličja (An) su u granicama 26.61–30.11 μm i 26.39–29.73 μm , dok je širina (Bl) stoma lica 17.05–20.09 μm , a naličja (Bn) 17.64–18.86 μm . Dužina otvora stoma lica (al) lista kreće se u granicama 17.19–20.21 μm a naličja (an) 17.13–18.91 μm , dok je širina otvora stoma lica (bl) i naličja (bn) lista 5.50–6.58 i 5.57–6.38 μm . Prema vrednostima koeficijenta varijacije (CV%) najveću varijabilnost unutar stabala pokazuje širina otvora stome lica i naličja ($bl = 14.61\%$ i $bn = 14.81\%$), dok dužina stoma lica i naličja lista pokazuje najmanju varijabilnost unutar stabla ($Al = 9.25\%$ i $An = 9.09\%$). Analiza varijanse pokazuje postojanje statistički značajne razlike između test stabala ($p \leq 0.05$) za analizirane parametre dimenzija stoma listova senke. Rezultati Tukey HSD pokazuju da je najveći broj homogenih grupa zabeležen kod dužine stoma lica (Al) lista, gde su stabla grupisana u šest homogenih grupa, kod širine stoma (Bl) i otvora stoma (bl) lica lista test stabla su grupisana u pet homogenih grupa, četiri grupe su zabeležene kod dužine otvora stome lica (al) i širine stoma naličja (Bn) lista, dok kod dužine stome (An),

dužine (an) i širine (bn) otvora stome naličja lista, stabla su grupisana u tri homogene grupe (tabela 53).

Koeficijent oblika stoma pokazuje izdužen oblik stome lica i naličja lista svetlosti i senke. Koeficijent oblika stoma lica lista (KO AB l) svetlosti bio je u granicama 61.68–69.88%, a senke 63.61–71.94%, dok je kod naličja lista (KO AB n) svetlosti u granicama 63.15–68.61%, a kod senke 62.38–67.31%. Koeficijent oblika otvora stoma pokazuje jako izdužene otvore stoma, kod lica lista (KO ab l) svetlosti kreće se u granicama 29.22–32.52%, a kod lista senke 30.95–34.17%. Oblik otvora stoma kod naličja lista (KO ab n) svetlosti je u granicama 30.65–33.88%, a senke 30.64–34.45%. Rezultati analize varijanse pokazuju postojanje statistički značajne razlike između test stabala ($p \leq 0.05$) na nivou koeficijenata oblika. Tukey HSD test pokazuje kod koeficijenta oblika stome lica lista (KO AB l), svetlosti i lica (KO AB l) i naličja (KO AB n) lista senke, grupisanje test stabala u četiri homogene grupe. U tri homogene grupe stabla su grupisana kod oblika otvora stome lica (KO ab l) i naličja (KO ab n) lista svetlosti, oblika stome naličja (KO AB n) lista svetlosti i kod oblika otvora stome naličja (KO ab n) lista senke, dok su kod oblika otvora stome lica (KO ab l) lista senke stabla grupisana u svega dve grupe (tabela 54).

Tabela 52. Deskriptivni pokazatelji varijabilnosti dimenzija stoma lica i naličja lista svetlost crne topole u populaciji donjeg toka Dunava (**D**). Mala slova označavaju rezultate Tukey HSD testa za nivo značajnosti $p \leq 0.05$.

stablo	AI – dužina stoma lica			BI – širina stoma lica			ai – dužina otvora stoma lica			bi – širina otvora stoma lica		
	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)
1	29.33	bc	9.65	18.04	a	13.24	19.26	abc	13.25	5.66	a	17.76
2	30.47	cd	11.40	19.51	bcd	16.80	20.96	d	13.11	6.49	c	14.56
3	30.91	d	11.90	20.58	d	12.49	20.33	cd	14.74	6.22	bc	16.50
4	28.41	ab	10.71	19.38	bc	12.99	18.72	ab	12.32	5.75	ab	17.63
5	29.88	bc	7.67	19.65	bcd	10.93	19.53	bc	11.13	6.17	bc	16.40
6	29.11	bc	8.76	17.90	a	11.22	19.35	abc	12.30	5.91	ab	16.92
7	27.36	a	10.41	17.88	a	10.11	18.06	a	13.38	5.76	ab	13.60
8	30.11	cd	8.54	18.54	ab	10.14	20.37	cd	12.20	5.90	ab	13.43
9	29.11	bc	9.37	20.22	cd	8.82	19.92	bcd	9.94	6.14	abc	12.58
10	30.09	bcd	9.13	18.99	ab	9.02	20.12	cd	14.27	6.44	c	14.13
prosek	29.48		9.75	19.07		11.57	19.66		12.66	6.04		15.35
p – vrednost	0.0000			0.0000			0.0000			0.0000		
stablo	An – dužina stoma naličja			Bn – širina stoma naličja			an – dužina otvora stome naličja			bn – širina otvora stoma naličja		
	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)
1	29.16	bc	9.57	18.67	ab	13.68	17.97	ab	12.47	6.03	abc	16.04
2	30.01	c	10.64	19.21	bc	11.99	19.29	c	12.48	6.40	c	13.13
3	28.45	b	7.91	19.03	bc	13.24	18.14	ab	11.77	6.07	bc	18.91
4	28.90	bc	8.78	19.11	bc	9.65	18.64	abc	12.88	5.99	abc	16.64
5	28.87	bc	8.81	18.16	ab	11.20	18.27	abc	11.32	5.58	a	15.32
6	28.12	ab	9.74	18.93	abc	12.30	17.75	a	13.04	5.82	ab	17.87
7	28.12	ab	8.58	18.81	abc	9.28	18.15	ab	10.40	6.02	abc	13.51
8	27.04	a	9.14	17.87	a	8.90	18.08	ab	7.89	5.64	ab	12.44
9	29.11	bc	8.70	19.90	c	10.67	18.84	abc	11.94	5.80	ab	12.45
10	28.38	ab	10.77	18.89	abc	12.06	18.91	bc	10.97	6.08	bc	16.89
prosek	28.61		9.26	18.86		11.30	18.40		11.52	5.94		15.32
p – vrednost	0.0000			0.0000			0.0001			0.0000		

Tabela 53. Deskriptivni pokazatelji varijabilnosti dimenzija stoma lica i naličja lista senka crne topole u populaciji donjeg toka Dunava (**D**). Mala slova označavaju rezultate Tukey HSD testa za nivo značajnosti $p \leq 0.05$.

stablo	A1 – dužina stoma lica			B1 – širina stoma lica			a1 – dužina otvora stoma lica			b1 – širina otvora stoma lica		
	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)
1	26.64	ab	10.12	17.23	a	9.36	17.87	ab	10.49	5.81	abc	13.75
2	27.58	abc	12.20	18.53	bc	12.39	18.77	bc	13.23	5.72	ab	13.59
3	29.33	def	10.45	19.93	de	12.71	19.44	cd	12.56	6.58	e	13.36
4	28.58	cde	9.22	18.80	c	10.62	19.71	cd	12.66	6.19	bcde	16.19
5	29.50	ef	8.90	19.23	cde	8.81	19.38	cd	9.43	6.12	bcde	18.53
6	26.73	ab	10.50	17.05	a	9.38	17.19	a	13.37	5.50	a	16.55
7	26.61	a	7.64	17.76	ab	7.43	18.18	ab	11.08	6.05	bcd	13.39
8	30.11	f	7.34	19.12	cd	10.39	19.75	cd	11.36	6.21	cde	13.89
9	27.99	bcd	7.70	20.09	e	8.64	18.67	bc	11.99	6.27	cde	10.99
10	29.92	ef	8.43	18.94	c	8.22	20.21	d	11.16	6.28	de	15.84
prosek	28.30		9.25	18.67		9.80	18.92		11.73	6.07		14.61
p – vrednost	0.0000			0.0000			0.0000			0.0000		
stablo	An – dužina stoma naličja			Bn – širina stoma naličja			an – dužina otvora stome naličja			bn – širina otvora stoma naličja		
	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)
1	28.21	b	10.12	17.69	ab	9.73	17.88	abc	14.74	5.75	ab	16.84
2	29.73	c	10.65	18.73	cd	10.90	18.68	bc	11.93	6.38	c	15.02
3	28.55	bc	9.39	17.75	ab	9.40	18.91	c	12.33	5.81	ab	15.45
4	28.41	bc	9.54	18.86	d	7.99	18.89	c	12.22	5.78	ab	14.42
5	28.08	b	8.90	17.92	abc	8.59	17.71	ab	10.34	5.74	ab	15.78
6	26.39	a	9.03	17.64	a	11.53	17.13	a	12.63	5.57	a	14.61
7	27.64	ab	7.99	18.58	bcd	9.12	17.94	abc	11.10	5.99	abc	13.51
8	28.15	b	8.50	17.81	ab	10.62	18.61	bc	10.62	5.65	ab	12.66
9	27.72	b	8.68	18.20	abcd	8.27	17.64	ab	11.82	5.79	ab	16.29
10	28.32	b	8.13	17.88	abc	8.43	18.71	bc	14.00	6.05	bc	13.49
prosek	28.12		9.09	18.11		9.46	18.21		12.17	5.85		14.81
p – vrednost	0.0000			0.0000			0.0000			0.0000		

Tabela 54. Deskriptivni pokazatelji varijabilnosti koeficijent oblika stoma lica i naličja lista crne topole u populaciji donjeg toka Dunava (**D**). Mala slova označavaju rezultate Tukey HSD testa za nivo značajnosti $p \leq 0.05$.

SVETLOST												
stablo	KO AB I – koeficijent oblika stoma lica			KO ab I – koeficijent oblika otvora stoma lica			KO AB n – koeficijent oblika stoma naličja			KO ab n – koeficijent oblika otvora stoma naličja		
	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)
1	61.73	a	12.53	29.63	ab	17.46	64.13	a	10.64	33.88	c	16.93
2	64.26	ab	14.23	31.40	abc	18.01	64.19	ab	9.24	33.45	bc	13.17
3	66.92	bcd	10.58	30.94	abc	16.84	67.02	ab	12.07	33.59	bc	16.62
4	68.60	cd	12.66	31.07	abc	19.44	66.28	bc	8.15	32.61	abc	21.02
5	65.93	bc	10.18	31.84	abc	17.90	63.15	abc	11.09	30.65	a	12.95
6	61.68	a	10.80	30.81	abc	17.83	67.41	bc	9.18	32.94	abc	15.17
7	65.68	bc	9.76	32.24	bc	15.29	67.12	bc	8.91	33.52	bc	16.92
8	61.73	a	8.27	29.22	a	14.64	66.56	abc	11.79	31.38	abc	14.12
9	69.88	d	10.71	30.94	abc	11.94	68.61	c	10.72	31.05	ab	13.73
10	63.32	ab	8.57	32.52	c	17.43	66.85	bc	10.52	32.17	abc	13.75
prosek	64.97		10.83	31.06		16.68	66.13		10.23	32.53		15.44
p – vrednost	0.0000			0.0018			0.0000			0.0001		
SENKA												
stablo	KO AB I – koeficijent oblika stoma lica			KO ab I – koeficijent oblika otvora stoma lica			KO AB n – koeficijent oblika stoma naličja			KO ab n – koeficijent oblika otvora stoma naličja		
	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)
1	65.48	abc	16.80	32.70	ab	14.01	62.93	a	8.21	32.55	abc	18.50
2	67.63	bc	11.92	30.95	a	18.15	63.35	ab	11.07	34.45	c	15.98
3	68.10	c	10.05	34.17	b	15.21	62.38	ab	8.26	31.09	ab	17.28
4	65.92	abc	8.35	31.62	ab	16.68	66.69	cd	8.57	30.85	a	15.16
5	65.43	abc	8.80	31.55	ab	15.30	64.03	abc	8.32	32.51	abc	14.39
6	64.12	ab	9.19	32.26	ab	16.70	67.04	d	10.60	32.79	abc	15.97
7	67.07	abc	9.51	33.57	ab	15.62	67.31	d	7.16	33.68	bc	15.55
8	63.81	a	12.20	31.72	ab	15.82	63.35	ab	8.03	30.64	a	15.49
9	71.94	d	7.96	34.01	b	15.28	65.89	bcd	8.67	33.04	abc	15.80
10	63.61	a	9.74	31.31	a	16.69	63.37	ab	8.93	32.68	abc	14.42
prosek	66.31		10.45	32.39		15.95	64.64		8.78	32.43		15.85
p – vrednost	0.0000			0.0001			0.0000			0.0000		

5.2.2.2. Međupopulaciona varijabilnost

Upoređujući prosečne vrednosti analiziranih karakteristika lista između istraživanih populacija (A – gornjeg toka Dunava, B – Tise, C – Save, D – donjeg toka Dunava), utvrđeno je da su prosečno najduže stome lica lista (Al) svetlosti kod populacije D – donjeg toka Dunava, dok su kod naličja (An) lista najveće dužine stoma zabeležene kod populacije A – gornjeg toka Dunava. Prosečno najšire stome lica (Bl) i naličja (Bn) lista svetlosti su kod populacije D – donjeg toka Dunava. Kod dimenzija otvora stome lica i naličja lista svetlosti najduži otvori (a) su zabeleženi kod populacije B – Tise, a širine (b) kod populacije A – gornjeg toka Dunava. Statistički značajne razlike između populacija za ove parametre su utvrđene samo kod dužine otvora stoma lica lista prema analizi ANOVA ($\alpha, p = 0.0057$), dok Tukey HSD test razdvaja populacije A – gornjeg toka Dunava i B - Tise u posebne homogene grupe, kao populacije koje se najviše međusobno razlikuju (tabela 55, 59, 60).

Tabela 55. Deskriptivni pokazatelji varijabilnosti dimenzija stoma lica i naličja lista svetlosti crne topole u populacijama Vovodine. Mala slova označavaju rezultate Tukey HSD testa za nivo značajnosti $p \leq 0.05$.

populacija	Al – dužina stoma lica			Bl – širina stoma lica			al – dužina otvora stoma lica			bl – širina otvora stoma lica		
	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)
A	28.24	a	7.56	18.52	a	7.33	18.42	a	6.22	6.13	a	3.55
B	29.20	a	4.40	18.55	a	5.85	20.24	b	7.13	6.09	a	9.52
C	28.54	a	4.04	18.69	a	5.83	19.30	ab	3.94	6.06	a	5.32
D	29.48	a	3.56	19.07	a	5.06	19.66	ab	4.37	6.04	a	4.84

populacija	An – dužina stoma naličja			Bn – širina stoma naličja			an – dužina otvora stome naličja			bn – širina otvora stoma naličja		
	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)
A	29.08	a	5.21	18.83	a	6.89	18.28	a	4.58	6.08	a	6.11
B	29.01	a	4.66	18.56	a	7.01	18.81	a	5.89	5.96	a	7.08
C	27.86	a	3.94	18.41	a	4.53	18.42	a	4.21	6.07	a	6.39
D	28.61	a	2.78	18.86	a	2.96	18.40	a	2.66	5.94	a	4.04

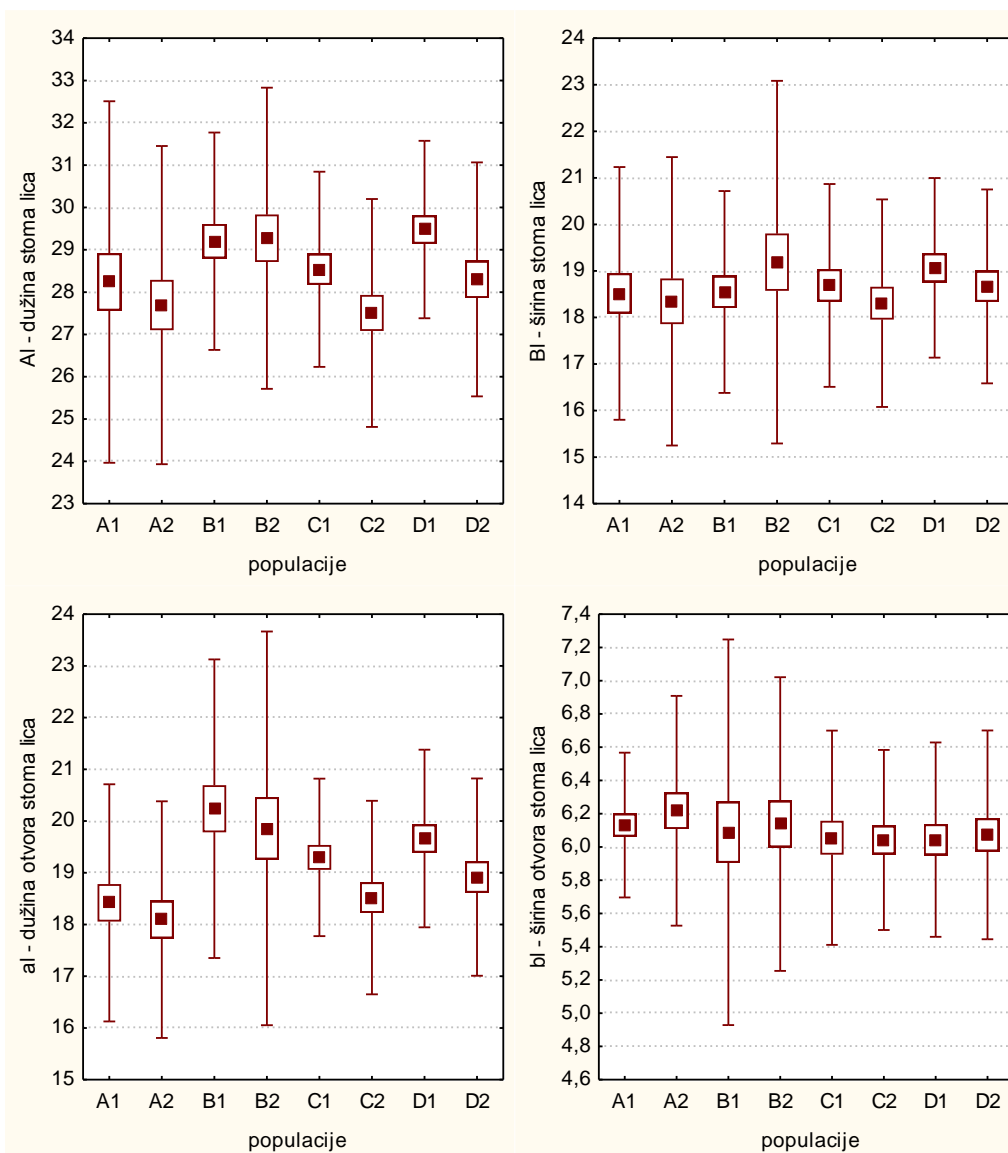
Legenda: Populacija A – gornjeg toka Dunava, B – Tise, C – Save, D – donjeg toka Dunava

Prosečno najveće stome lica lista senke pokazuju stome populacije B – Tise, dok su najmanje kod populacija C – Save. Kod naličja lista najveće stome su kod populacije A – gornjeg toka Dunava, dok je najmanja dužina kod populacije C – Save, a širina kod populacije D – donjeg toka Dunava. Kod dimenzija otvora stome lica i naličja lista senke, najduži otvori zabeleženi su kod populacije B – Tise, a širine kod populacije A – gornjeg toka Dunava. Statistički značajne razlike između populacija za ove parametre su utvrđene samo kod dužine otvora stoma lica i naličja lista prema analizi ANOVA (al, $p = 0.0285$; an, $p = 0.0468$), dok Tukey HSD test za ove parametre razdvaja populacije A – gornjeg toka Dunava i B – Tise u posebne homogene grupe, kao populacije koje se najviše međusobno razlikuju (tabela 56, 59, 60).

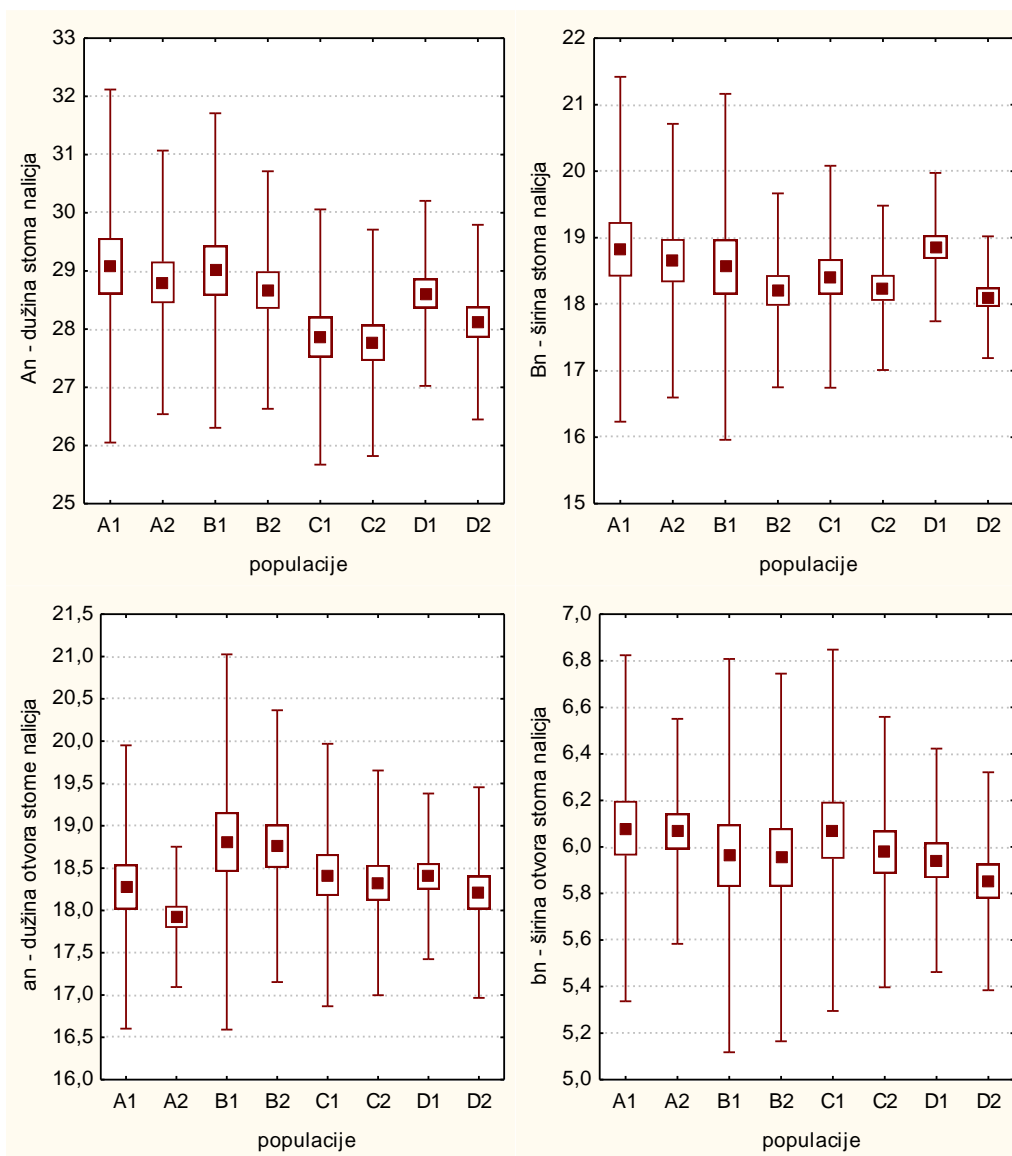
Tabela 56. Deskriptivni pokazatelji varijabilnosti dimenzija stoma lica i naličja lista senke crne topole u populacijama Vovodine. Mala slova označavaju rezultate Tukey HSD testa za nivo značajnosti $p \leq 0.05$.

populacija	AI – dužina stoma lica			BI – širina stoma lica			al – dužina otvora stoma lica			bl – širina otvora stoma lica		
	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)
A	27.69	a	6.79	18.35	a	8.44	18.09	a	6.32	6.22	a	5.56
B	29.27	a	6.08	19.19	a	10.15	19.86	b	9.58	6.14	a	7.20
C	27.51	a	4.90	18.31	a	6.09	18.52	ab	5.05	6.04	a	4.48
D	28.30	a	4.88	18.67	a	5.58	18.92	ab	5.04	6.07	a	5.17
populacija	An – dužina stoma naličja			Bn – širina stoma naličja			an – dužina otvora stome naličja			bn – širina otvora stoma naličja		
	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)
A	28.80	a	3.93	18.65	a	5.52	17.92	a	2.31	6.07	a	3.98
B	28.67	a	3.56	18.21	a	4.00	18.76	b	4.28	5.95	a	6.63
C	27.76	a	3.50	18.25	a	3.38	18.33	ab	3.62	5.98	a	4.86
D	28.12	a	2.97	18.11	a	2.53	18.21	ab	3.42	5.85	a	4.00

Legenda: Populacija A – gornjeg toka Dunava, B – Tise, C – Save, D – donjeg toka Dunava.



Grafikon 6 – Varijabilnost dimenzija stoma lica lista svetlosti (1) i senke (2) po populacijama za parametre: Al – dužina stome lica, Bl – širina stome lica, al – dužina otvora stome lica, bl – širina otvora stome lica. Simboli označavaju: (■) prosečnu vrednost, (□) $x \pm SE$, (I) $x \pm 2*SD$. Populacija A – gornjeg toka Dunava, B – Tise, C – Save, D – donjeg toka Dunava.

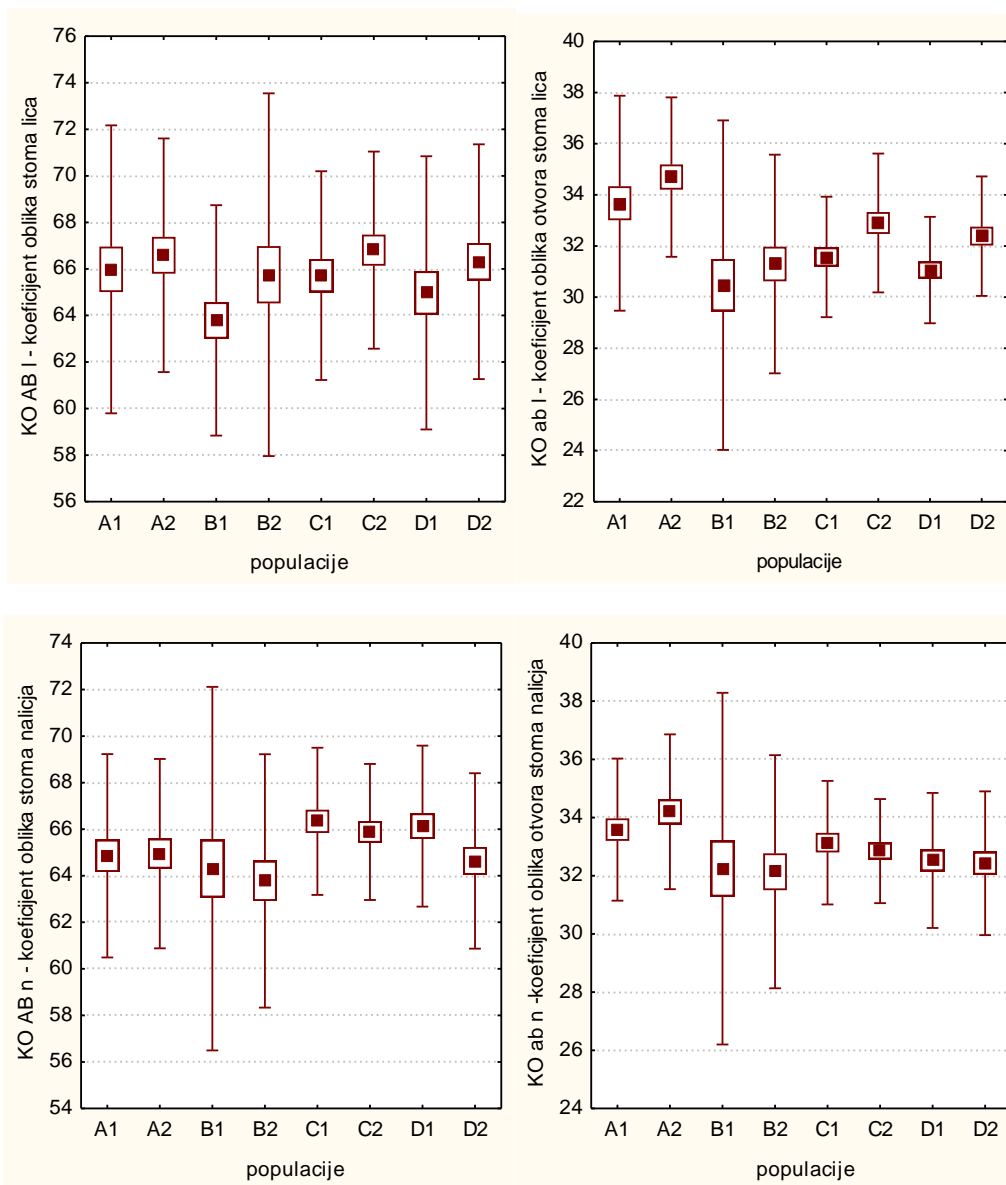


Grafikon 7 – Varijabilnost dimenzija stoma naličja lista svetlosti (1) i senke (2) po populacijama za parametre: An – dužina stome naličja, Bn – širina stome naličja, an – dužina otvora stome naličja, bn – širina otvora stome naličja. Simboli označavaju: (■) prosečnu vrednost, (□) $x \pm SE$, (I) $x \pm 2*SD$. Populacija A – gornjeg toka Dunava, B – Tise, C – Save, D – donjeg toka Dunava.

Koeficijent oblika stome lica i naličja lica lista svetlosti i senke pokazuje da su stome populacije B – Tise najizduženije, međutim prema rezultatima ANOVA i Tukey test ne postoje statistički značajne razlike između istraživanih populacija. Kod koeficijenta oblika otvora stome, populacija B – Tise se ističe najužim otvorom stoma međutim, prema obliku otvora stoma lica lista svetlosti (KO ab l, $p = 0.0087$) i obliku otvora stoma lica i naličja lista senke (KO ab l, $p = 0.0004$; KO ab n, $p = 0.0134$), ovi parametri pokazuju statistički značajne razlike između istraživanih populacija prema analizi varijanse i Tukey testu, dok prema otvoru stoma naličja lista svetlosti statistički značajne razlike između populacija ne postoje (KO ab l, $p = 0.3564$) (tabela 57, 59, 60). Tukey HSD test populaciju A – gornjeg toka Dunava izdvaja u posebnu homogenu grupu, kao populaciju koja se najviše razlikuje od ostalih istraživanih; karakteriše je najmanje izdužen oblik otvora stoma, dok je kod ostalih populacija izduženiji.

Tabela 57. Deskriptivni pokazatelji koeficijenta oblika stoma lica i naličja lista crne topole u populacijama Vovodine. Mala slova označavaju rezultate Tukey HSD testa za nivo značajnosti $p \leq 0.05$.

SVETLOST												
populacij a	KO AB l – koeficijent oblika stoma lica			KO ab l – koeficijent oblika otvora stoma lica			KO AB n – koeficijent oblika stoma naličja			KO ab n – koeficijent oblika otvora stoma naličja		
	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)
A	65.98	a	4.69	33.67	b	6.24	64.86	a	3.37	33.58	a	3.64
B	63.79	a	3.88	30.47	a	10.57	64.31	a	6.07	32.24	a	9.37
C	65.71	a	3.41	31.57	ab	3.73	66.34	a	2.38	33.14	a	3.20
D	64.97	a	4.52	31.06	a	3.35	66.13	a	2.62	32.53	a	3.57
SENKA												
populacij a	KO AB l – koeficijent oblika stoma lica			KO ab l – koeficijent oblika otvora stoma lica			KO AB n – koeficijent oblika stoma naličja			KO ab n – koeficijent oblika otvora stoma naličja		
	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)	\bar{x}	Tukey	CV(%)
A	66.59	a	3.77	34.70	b	4.49	64.95	a	3.13	34.20	b	3.89
B	65.75	a	5.93	31.30	a	6.83	63.78	a	4.27	32.14	a	6.23
C	66.81	a	3.17	32.90	ab	4.13	65.88	a	2.22	32.85	ab	2.73
D	66.31	a	3.80	32.39	a	3.61	64.64	a	2.92	32.43	a	3.81



Grafikon 8 – Varijabilnost koeficijenta oblika stoma lista svetlosti (1) i senke (2) po populacijama za parametre: KO AB 1 – koeficijent oblika stome lica, KO AB n – koeficijent oblika stome naličja, KO ab 1 – koeficijent oblika otvora stome lica, KO ab n – koeficijent oblika otvora stome naličja. Simboli označavaju: (■) prosečnu vrednost, (□) $\bar{x} \pm SE$, (I) $\bar{x} \pm 2*SD$. Populacija A – gornjeg toka Dunava, B – Tise, C – Save, D – donjeg toka Dunava.

Tabela 58. Varijabilnost analiziranih anatomskih parametara listova crne topole (*Populus nigra* L.) na istraživanim populacijama

SVETLOST	
A	bl < an < An < bn < al < Bn < Bl < Al < Nn < Nl
B	Al < An < Bl < an < Bn < bn < al < bl < Nn < Nl
C	An < al < Al < an < Bn < bl < Bl < bn < Nn < Nl
D	an < An < Bn < Al < bn < al < bl < Bl < Nn < Nl
SENKA	
A	an < An < bn < Bn < bl < al < Al < Bl < Nn < Nl
B	An < Bn < an < Al < bn < bl < al < Bl < Nn < Nl
C	Bn < An < an < bl < bn < Al < al < Bl < Nn < Nl
D	Bn < An < an < bn < Al < al < bl < Bl < Nn < Nl

LEGENDA: l – lice, n – naličje, A – dužina stome, B – širina stome, a – dužina otvora stome, b – širina otvora stome, N – gustina stome na 1 mm². Populacija A – gornjeg toka Dunava, B – Tise, C – Save, D – donjeg toka Dunava.

Najveću varijabilnost kod svih populacija pokazuje gustina stoma lica pa zatim naličja i kod listova svetla i kod listova senke. Kod listova senke najmanju varijabilnost pokazuju dužina i širina stoma naličja lista, dok kod lista svetlosti minimalne vrednosti pokazuju dužine stoma lica i naličja, i dužine otvora stoma lica i naličja (tabela 58).

Tabele 59. i 60. pokazuju rezultate analize varijanse (ANOVA) koja prikazuje statistički značajne razlike na unutarpopulacionom nivou, tj. između stabala posebno u svakoj populaciji na nivou značajnosti $p \leq 0.01$ i $p \leq 0.05$. Razlike između populacija nisu statistički značajne za većinu analiziranih parametara, dok se razlike prikazuju kod lista svetlosti za dužinu otvora stoma lica lista (al, $p = 0.0057$) i koeficijent oblika otvora stoma lica lista (KO ab l, $p = 0.0087$). Razlike između populacija kod listova senke pokazuju dužinu otvora stome lica (al, $p = 0.0280$) i naličja (an, $p = 0.0468$) lista, koeficijent oblika otvora stome lica (KO ab l, $p = 0.0004$) i naličja (KO ab n, $p = 0.0134$).

Tabela 59. Analiza varijanse (ANOVA) za dimenzije stoma lista svetlosti crne topole na unutarpopulacionom i međupopulacionom nivou (nivoi značajnosti: $p \leq 0.05$, $p \leq 0.01$, $p \leq 0.001$).

populacija	unutar populacija								između populacija	
	A		B		C		D			
parametar	F– ratio	P– Value	F– ratio	P– Value	F– ratio	P– Value	F– ratio	P– Value	F– ratio	P– Value
Al	44.11	0.0000	13.41	0.0000	16.16	0.0000	9.78	0.0000	1.52	0.2252
Bl	26.02	0.0000	12.85	0.0000	25.39	0.0000	13.7	0.0000	0.49	0.6882
al	18.77	0.0000	17.38	0.0000	9.15	0.0000	8.78	0.0000	4.94	0.0057
bl	3.9	0.0001	15.94	0.0000	10.66	0.0000	7.39	0.0000	0.11	0.9549
KO AB l	10.59	0.0000	6.98	0.0000	8.31	0.0000	12.65	0.0000	1.31	0.2853
KO ab l	10.8	0.0000	19.96	0.0000	5.33	0.0000	2.97	0.0018	4.51	0.0087
An	20.58	0.0000	11.55	0.0000	13.07	0.0000	6.66	0.0000	2.09	0.1186
Bn	21.05	0.0000	15.26	0.0000	15.42	0.0000	5.03	0.0000	0.42	0.7403
an	8.82	0.0000	10.27	0.0000	11.36	0.0000	3.93	0.0001	0.76	0.5212
bn	11.68	0.0000	11.71	0.0000	14.54	0.0000	5.09	0.0000	0.39	0.7589
KO AB n	7.62	0.0000	13.73	0.0000	4.79	0.0000	4.83	0.0000	1.52	0.2255
KO ab n	3.74	0.0001	18.91	0.0000	3.66	0.0002	3.88	0.0001	1.11	0.3564

Tabela 60. Analiza varijanse (ANOVA) za dimenzije stoma lista senke crne topole na unutarpopulacionom i međupopulacionom nivou (nivoi značajnosti: $p \leq 0.05$, $p \leq 0.01$, $p \leq 0.001$).

populacija	unutar populacija								između populacija	
	A		B		C		D			
parametar	F– ratio	P– Value	F– ratio	P– Value	F– ratio	P– Value	F– ratio	P– Value	F– ratio	P– Value
Al	36.57	0.0000	23.5	0.0000	22.61	0.0000	20.54	0.0000	2.43	0.0815
Bl	39.43	0.0000	32.66	0.0000	24.46	0.0000	23.35	0.0000	0.78	0.5142
al	17.32	0.0000	32.94	0.0000	15.43	0.0000	13.73	0.0000	3.38	0.0285
bl	8.86	0.0000	10.57	0.0000	7.06	0.0000	9.25	0.0000	0.5	0.6871
KO AB l	7.25	0.0000	14.19	0.0000	7.05	0.0000	9.47	0.0000	0.26	0.8559
KO ab l	5.79	0.0000	10.12	0.0000	5.34	0.0000	3.84	0.0001	7.88	0.0004
An	11.1	0.0000	7.26	0.0000	12.64	0.0000	7.91	0.0000	2.37	0.0872
Bn	13.9	0.0000	5.74	0.0000	8.28	0.0000	5.30	0.0000	1.07	0.3741
an	2.26	0.0171	5.31	0.0000	7.88	0.0000	5.83	0.0000	2.93	0.0468
bn	5.53	0.0000	8.90	0.0000	9.11	0.0000	5.43	0.0000	0.88	0.4621
KO AB n	5.89	0.0000	9.20	0.0000	4.75	0.0000	8.13	0.0000	1.75	0.1735
KO ab n	4.70	0.0000	8.40	0.0000	2.53	0.0073	4.31	0.0000	4.09	0.0134

LEGENDA: l – lice, n – naličje, A – dužina stome, B – širina stome, a – dužina otvora stome, b – širina otvora stome, N – gustina stome na 1 mm².

S obzirom na to da je utvrđena velika unutarpopulaciona, a mala međupopulaciona varijabilnost, diskriminantna analiza pokazaće postojeća preklapanja ili razdvajanja između populacija. Kanonijska diskriminantna analiza pokazuje značajnost i prirodu razlika između istraživanih populacija, pri čemu je opisana varijabilnost populacija na osnovu ispitivanih parametara i izdvojen parametar koje ima najznačajniji uticaj u objašnjavanju razlika između populacija. Pošto nisu primećene značajne razlike između analiziranih karakteristika lista svetlosti i senke, CDA analiza je urađena za objedinjene podatke svetlosti i senke.

Rezultati kanonijske diskriminantne analize (CDA) su pokazali da statistički značajno razdvajanje postoji po prvoj osi ($p = 0.001922$), gde se populacije A i B jasno razdvajaju od populacija C i D (tabela 61. i 62). Prva kanonijska osa opisuje 54.38 % ukupne varijanse ispitivanih parametara. Parametri koji najviše doprinose razlikama između populacija su Bl – dužina stoma lica (10.2228), bn – dužina otvora stome naličja (-1.7110) i KO ab n – koeficijent oblika otvora stoma naličja lista (10.3233) (tabela 63).

Tabela 61. χ^2 test značajnosti dobijenih kanonijskih osa za ispitivane anatomske karakteristike kod populacija crne topole

Root – removed	Eigen – value	Canonicl – R	Wilks' – Lambda	Chi– Sqr.	df	p – level
0	2.983143	0.865414	0.050454	85.12050	51	0.001922
1	1.556853	0.780317	0.200967	45.73147	32	0.054874
2	0.946116	0.697249	0.513844	18.97632	15	0.214809

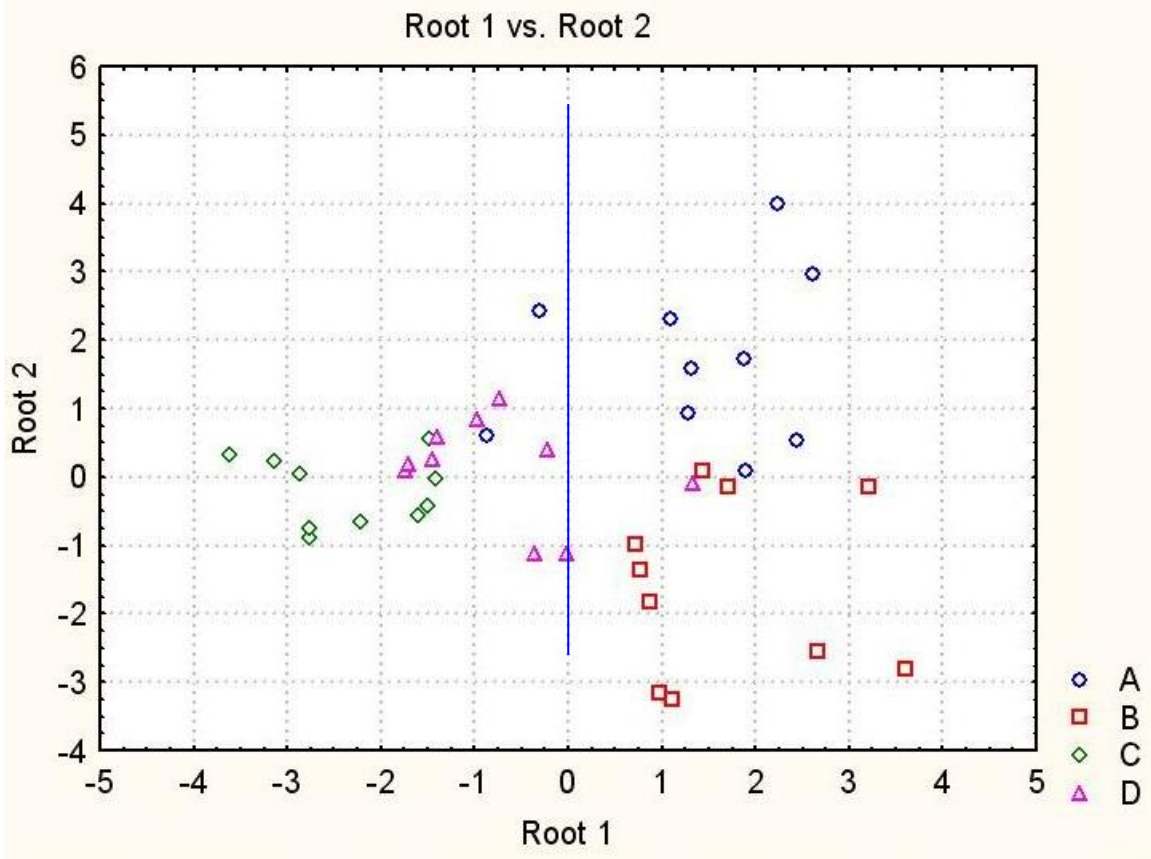
Tabela 62. Sredina kanonijskih varijabli po populacijama

Population	Root 1	Root 2	Root 3
A	1.35883	1.71513	-0.425710
B	1.70390	-1.61377	-0.226035
C	-2.33743	-0.21439	-0.890950
D	-0.72530	0.11303	1.542694

Tabela 63. Standardizovani koeficijenti izvedenih kanonijskih diskriminantnih promjenljivih za analizirane stomatalne karakteristike lista crne topole

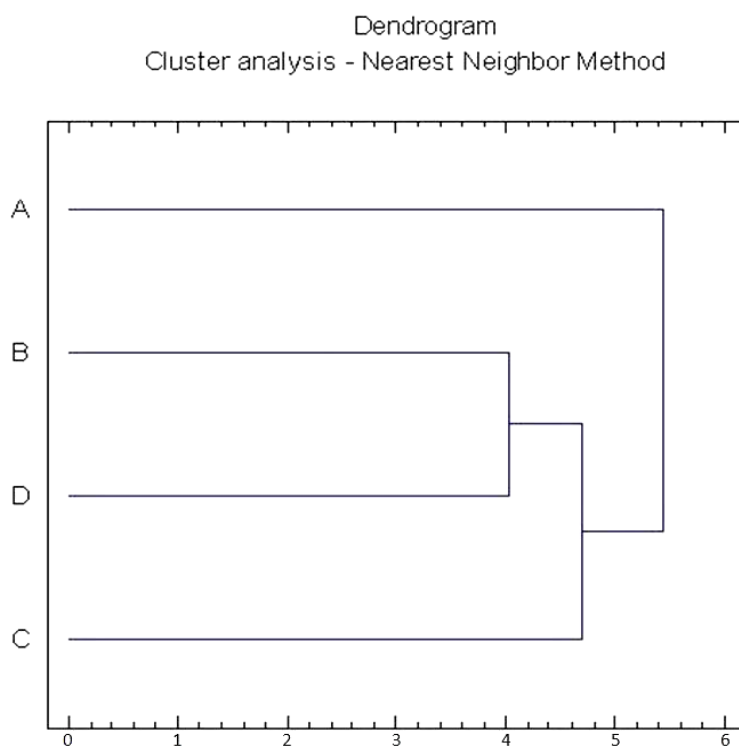
Variable	Root 1	Root 2	Root 3
Al	- 6.9756	0.98855	8.3777
Bl	10.2228	- 3.28775	- 11.4590
al	4.1351	4.22517	- 1.9605
bl	- 3.3521	- 3.42395	2.0269
KO AB l	- 6.2725	1.32274	6.5645
KO ab l	3.3315	4.44651	- 2.2936
An	3.9131	- 6.83052	8.8935
Bn	- 6.4017	9.82962	- 9.2067
an	7.2261	- 5.96202	- 4.2351
bn	- 11.7110	6.08493	4.0856
KO AB n	4.3660	- 6.28849	6.8120
KO ab n	10.3233	- 6.21876	- 4.4830
Nl	0.8183	- 2.65746	8.6576
Nn	- 3.7536	0.16321	- 5.5244
L/N	1.1559	0.69335	- 10.5723
PCI - l	- 2.0553	2.27510	1.0338
PCI - n	4.5293	0.03775	- 0.5924
Eigenval	2.9831	1.55685	0.9461
Cum.Prop	0.5438	0.82754	1.0000

LEGENDA: l – lice, n – naličje, A – dužina stome, B – širina stome, a – dužina otvora stome, b – širina otvora stome, N – gustina stome na 1 mm², PCI - potencijalni indeks propustljivosti stoma, KO AB – koeficijent oblika stome, KO ab – koeficijent oblika otvora stome.



Grafikon 9. Distribucija individua unutar populacija na osnovu vrednosti analiziranih stomatalnih karakteristika crne topole na dve kanonijske ose dobijene kanonijskom diskriminantnom analizom. Populacija A – gornjeg toka Dunava, B – Tise, C – Save, D – donjeg toka Dunava.

U cilju procene bliskosti, odnosno udaljenosti istraživanih populacija, urađena je klaster analiza za sve analizirane anatomske karakteristike (gustinu i dimenziju stoma). S obzirom na to da nisu primećene značajne razlike između analiziranih karakteristika lista svetlosti i senke, klaster analiza je urađena kao i CDA analiza za objedinjene podatke svetlosti i senke. Dendrogram klaster analize (grafikon 10 – *Single Linkage Method, Euclidean distance*) pokazuje grupisanje populacija Tise (B) i populacija donjeg toka Dunava (D) u jedan klaster kao nasličnije populacije, dok se populacija gornjeg toka Dunava (A) i populacija Save (C) naknadno vezuju za postojeći klaster i predstavljaju najudaljenije populacije, od kojih se populacija gornjeg toka Dunava (A) najviše ističe. Populacija A se ističe sa najmanjim dužinama otvora stome i najvećim širinama otvora stoma, kao i koeficijentom oblika otvora stome koji pokazuje da ova populacija ima najmanje izdužene otvore stoma.



Grafikon 10. – Dendrogram klaster analize urađen na osnovu analiziranih stomatalnih karakteristika – *Single Linkage Method, Euclidean distance*. Populacija A – gornjeg toka Dunava, B – Tise, C – Save, D – donjeg toka Dunava.

5.3. Varijabilnost na osnovu mikrosatelitnih - SSR markera

U cilju utvrđivanja genetičke strukture prirodnih populacija crne topole na području Vojvodine izvršena je analiza varijabilnosti 12 mikrosatelitnih lokusa na nivou 4 populacije. Dobijeni rezultati neutralne varijabilnosti crne topole pokazuju veliku varijabilnost između stabala na nivou populacije dok varijabilnost između populacija nije tako izražena.

5.3.1. Unutarpopulaciona varijabilnost

Procena genetičke varijabilnosti posebno po populaciji i po lokusu prvo je urađena na osnovu totalnog broja alela (N_a), broja jedinstvenih alela, broja efektivnih alela (N_e), bogatstva alela (A), opsega alelnog variranja (O).

Tabela 64. prikazuje broj alela (N_a) po populacijama i po mikrosatelitnim lokusima. Sveukupan zabeležen broj alela je 179, u proseku 10.292 alela po lokusu. Lokus sa najvećim brojem alela je WPMS_9 sa ukupno 23 detektovana alela, u proseku 15 alela po populaciji. Najmanje alela ima lokus WPMS_16 i to svega 8 alela, u proseku 6 alela po populaciji. Zabeležene prosečne vrednosti broja alela po lokusima i po populacijama bile su u opsegu 8.667 do 11.417, pri čemu je populacija A pokazala najmanju varijabilnost, a populacija D najveću.

Broj jedinstvenih alela po populaciji prikazan u tabeli 65. predstavlja jednu jednostavnu meru utvrđivanja različitosti populacija. Jedinstveni aleli su oni aleli koji su prisutni samo u jednoj populaciji i zbog toga je čine posebnom. U našim populacijama ukupan zabeležen broj jedinstvenih alela je 40, gde se populacija D odlikuje najvećim brojem (16), dok populacija A najmanim brojem jedinstvenih alela (2) pokazujući time svoju siromašnost.

Tabela 64. Ukupan broj alela (Na) po populacijama i po mikrosatelitnim lokusima, Arlequin version 3.5.1.2. (Excoffier i Lischer 2010)

lokus	populacija				prosek	s.d.	ukupan broj alela po lokusu
	A	B	C	D			
PMGC_14	6	9	8	11	8.5	1.803	12
PMGC_2020	8	15	11	8	10.5	2.872	19
PMGC_2163	15	16	15	18	16	1.225	20
PMGC_2550	5	10	9	10	8.5	2.062	15
PMGC_2607	13	15	13	18	14.75	2.046	22
PMGC_2679	6	8	8	8	7.5	0.866	10
WPMS_9	12	14	19	15	15	2.55	23
WPMS_14	11	11	12	15	12.25	1.639	18
WPMS_16	6	6	5	7	6	0.707	8
WPMS_17	5	7	4	7	5.75	1.299	9
WPMS_18	8	9	7	9	8.25	0.829	12
WPMS_20	9	11	11	11	10.5	0.866	11
prosek	8.667	10.917	10.167	11.417	10.292	1.038	14.917
s.d.	3.223	3.226	4.079	3.904	3.608	0.388	5.057
ukupno	104	131	122	137	–	–	179

Tabela 65. Broj jedinstvenih alela po populacijama i po mikrosatelitnim lokusima, GenAlex Version 6.5 (Peakall i Smouse 2005).

lokus	populacija				ukupno
	A	B	C	D	
PMGC_14	–	1	–	2	3
PMGC_2020	–	4	–	3	7
PMGC_2163	–	1	1	1	3
PMGC_2550	–	–	4	1	5
PMGC_2607	1	1	–	2	4
PMGC_2679	–	1	1	–	2
WPMS_9	–	1	3	1	5
WPMS_14	–	–	1	1	2
WPMS_16	1	–	–	1	2
WPMS_17	–	2	–	2	4
WPMS_18	–	1	–	2	3
WPMS_20	–	–	–	–	–
ukupno	2	12	10	16	40

Legenda: Populacija A – gornjeg toka Dunava, B – Tise, C – Save, D – donjeg toka Dunava.

Broj efektivnih alela (N_e) po populacijama i po mikrosatelitnim lokusima predstavljen je u tabeli 66. Efektivan broj alela se meri po funkciji učestalosti svakog alela na posmatranom lokusu, gde je lokus PMGC_2163 imao najveću vrednost od 10.891, a WPMS_17 najmanju od 2.691. U populaciji B je zabeležen najveći prosečan broj efektivnih alela (6.207), dok u populaciji A (5.480) najmanji.

Tabela 66. Broj efektivnih alela (N_e) po populacijama i po mikrosatelitnim lokusima, GenAlex Version 6.5 (Peakall i Smouse 2005).

lokus	populacija				prosek	s.d.
	A	B	C	D		
PMGC_14	4.523	6.429	4.627	6.122	5.425	0.99
PMGC_2020	3.005	5.788	5.882	3.727	4.600	1.46
PMGC_2163	11.688	10.169	10.169	11.538	10.891	0.84
PMGC_2550	2.442	5.325	5.455	2.956	4.044	1.57
PMGC_2607	8.257	7.059	6.522	8.372	7.552	0.91
PMGC_2679	4.286	4.306	3.130	6.338	4.515	1.33
WPMS_9	10.526	9.542	11.121	6.360	9.387	2.12
WPMS_14	5.751	5.014	4.455	7.287	5.627	1.23
WPMS_16	3.152	4.489	3.629	3.571	3.710	0.56
WPMS_17	3.087	3.125	2.130	2.419	2.691	0.49
WPMS_18	4.306	5.373	4.639	5.696	5.004	0.64
WPMS_20	4.737	7.860	7.258	8.219	7.019	1.57
Prosek	5.480	6.207	5.752	6.051	5.872	0.32
s.d.	3.053	2.121	2.697	2.635	2.418	0.38

Legenda: Populacija A – gornjeg toka Dunava, B – Tise, C – Save, D – donjeg toka Dunava.

Bogatstvo alela (A) po populacijama i po mikrosatelitnim lokusima prikazano je u tabeli 67. Bogatstvo alela predstavlja prosečan broj alela po lokusu nezavisno od veličine uzorka, gde se svi uzorci svode na veličinu najmanjeg uzorka (u ovom slučaju 25 individua). Najveće prosečne vrednosti su zabeležene kod populacije D (10.822), dok je najmanja kod populacije A (8.447). Prosečne vrednosti bogatstva alela po lokusu su se kretale u opsegu od 5.439 (WPMS_17) do 15.258 (PMGC_2020).

Tabela 67. Bogatstvo alela (A) po populacijama i po mikrosatelitnim lokusima, bazirano na minimalnom uzorku (25 diploidnih individua), FSTAT version 2.9.3.2 (Goudet 2002).

lokus	populacija				prosek	s.d.
	A	B	C	D		
PMGC_14	5.975	8.782	7.923	10.304	8.246	1.81
PMGC_2020	7.732	14.155	10.304	7.471	9.916	3.10
PMGC_2163	14.466	15.249	14.422	16.894	15.258	1.16
PMGC_2550	4.833	9.754	8.641	8.833	8.015	2.18
PMGC_2607	12.629	14.127	12.444	16.915	14.029	2.07
PMGC_2679	5.833	7.500	7.496	7.971	7.200	0.94
WPMS_9	11.945	14.000	18.217	14.227	14.597	2.62
WPMS_14	10.749	9.975	10.833	14.528	11.521	2.04
WPMS_16	5.832	5.833	4.833	6.807	5.826	0.81
WPMS_17	4.808	6.641	3.833	6.475	5.439	1.35
WPMS_18	7.641	8.967	6.833	8.779	8.055	1.00
WPMS_20	8.920	10.920	10.935	10.66	10.359	0.97
prosek	8.447	10.492	9.726	10.822	9.872	1.05
s.d.	3.29	3.21	4.06	3.84	3.36	0.75
ukupno	101.36	125.90	116.71	129.86	118.46	20.04

Legenda: Populacija A – gornjeg toka Dunava, B – Tise, C – Save, D – donje toka Dunava.

U tabeli 68. prikazani su opsezi alelskog variranja po populacijama i po mikrosatelitnim lokusima. Ukupno najveći opseg variranja ima lokus PMGC_2607 sa ukupnom vrednošću 36, a najmanji lokus WPMS_16 sa svega 8. Posmatrajući na nivou populacija najveće variranje je zabeleženo kod populacije D (17.667) a najmanje kod populacije A (12.250).

Tabela 68. Veličina opsega (O) alelskog variranja po populacijama i po mikrosatelitnim lokusima, Arlequin version 3.5.1.2. (Excoffier i Lischer 2010)

lokus	populacija				Prosek po populaciji	s.d.	Ukupano po lokusu
	A	B	C	D			
PMGC_14	6	8	8	11	8.25	1.785	11
PMGC_2020	18	19	18	22	19.25	1.639	23
PMGC_2163	16	34	17	32	24.75	8.288	34
PMGC_2550	10	10	18	12	12.50	3.279	18
PMGC_2607	30	34	21	36	30.25	5.761	36
PMGC_2679	6	7	9	7	7.25	1.09	9
WPMS_9	12	16	27	28	20.75	6.906	31
WPMS_14	15	12	19	19	16.25	2.947	19
WPMS_16	6	8	6	8	7.00	1.000	8
WPMS_17	9	10	4	15	9.50	3.905	15
WPMS_18	9	9	6	12	9.00	2.121	12
WPMS_20	10	10	10	10	10.00	0.000	10
prosek	12.250	14.750	13.583	17.667	14.562	1.999	18.833
s.d.	6.572	9.221	6.994	9.357	8.036	1.263	9.599

Legenda: Populacija A – gornjeg toka Dunava, B – Tise, C – Save, D – donjeg toka Dunava.

Uočena i očekivana heterozigotnost su parametri koji se najčešće koriste za procenu unutarpopulacione varijabilnosti (Tabela 69. i Tabela 70). Vrednosti heterozigotnosti se generalno kreću od 0 (ne postoji heterozigotnost) do 1 (za sisteme sa velikim brojem jednako frekventnih alela).

Tabela 69. Uočena heterozigotnost po populacijama i po mikrosatelitnim lokusima, Arlequin version 3.5.1.2. (Excoffier i Lischer 2010).

lokus	populacija				prosek	s.d.
	A	B	C	D		
PMGC_14	0.70000	0.83333	0.70000	0.83333	0.76667	0.07698
PMGC_2020	0.50000	0.66667	0.70000	0.70000	0.64167	0.09574
PMGC_2163	0.86667	0.66667	0.80000	0.76667	0.77500	0.08333
PMGC_2550	0.63333	0.63333	0.50000	0.46667	0.55833	0.08766
PMGC_2607	0.56667	0.70000	0.63333	0.83333	0.68333	0.11385
PMGC_2679	0.56667	0.70000	0.63333	0.70000	0.65000	0.06383
WPMS_9	0.73333	0.80000	0.75000	0.53333	0.70417	0.11736
WPMS_14	0.80000	0.56667	0.86667	0.66667	0.72500	0.13437
WPMS_16	0.60000	0.56667	0.80000	0.70000	0.66667	0.10541
WPMS_17	0.73333	0.80000	0.40000	0.63333	0.64167	0.17507
WPMS_18	0.76667	0.80000	0.80000	0.86667	0.80834	0.04194
WPMS_20	0.73333	0.90000	0.83333	0.80000	0.81667	0.06939
Prosek	0.68333	0.71944	0.70139	0.70833	0.70313	0.09708
s.d.	0.10497	0.10225	0.13445	0.11716	0.07456	0.03395

Tabela 70. Očekivana heterozigotnost po populacijama i po mikrosatelitnim lokusima, Arlequin version 3.5.1.2. (Excoffier i Lischer 2010).

lokus	populacija				prosek	s.d.	Tot.Het.
	A	B	C	D			
PMGC_14	0.79209	0.85876	0.79718	0.85085	0.82472	0.03027	0.84149
PMGC_2020	0.67853	0.84124	0.84407	0.74407	0.77698	0.06965	0.81384
PMGC_2163	0.92994	0.91695	0.91695	0.92881	0.92316	0.00623	0.92873
PMGC_2550	0.60056	0.82599	0.83051	0.67288	0.73249	0.09913	0.82462
PMGC_2607	0.89379	0.87288	0.86102	0.89548	0.88079	0.01448	0.89487
PMGC_2679	0.77966	0.78079	0.69209	0.85650	0.77726	0.05820	0.81342
WPMS_9	0.92034	0.91347	0.92662	0.85706	0.90437	0.02771	0.92724
WPMS_14	0.84011	0.81412	0.78870	0.87740	0.83008	0.03281	0.84236
WPMS_16	0.69435	0.79040	0.73672	0.73220	0.73842	0.03422	0.78912
WPMS_17	0.68757	0.69153	0.53955	0.59661	0.62881	0.06401	0.66259
WPMS_18	0.78079	0.82768	0.79774	0.83842	0.81116	0.02301	0.81994
WPMS_20	0.80226	0.88757	0.87684	0.89322	0.86497	0.03668	0.88176
Prosek	0.78333	0.83511	0.80066	0.81196	0.80777	0.01879	0.83667
s.d.	0.09900	0.06039	0.10240	0.09765	0.08986	0.01710	0.06844

Legenda: Populacija A – gornjeg toka Dunava, B – Tise, C – Save, D – donjeg toka Dunava.

Heterozigotnost u okviru svih istraživanih populacija je prilično visoka što implicira na veliku varijabilnost na nivou populacija. Najviša uočena heterozigotnost zapažena je kod populacije D (0.70883), dok je najniža kod populacije A (0.68333). Najviša očekivana heterozigotnost zapažena je kod populacije B (0.83511), a ona najniža kod populacije A (0.78333). Srednja vrednost uočene heterozigotnosti svih ispitivanih populacija iznosi 0.70313, dok je očekivana heterozigotnost 0.80777. Upoređivanjem ovih heterozigotnosti, na nivou pojedinačnih populacija i na sveukupnom nivou, zapaža se da je uočena heterozigotnost manja od očekivane, čime se može predvideti pozitivna vrednost Fis indeksa ($F_{is} > 0$), a time i uticaj inbridinga.

Rezultati odstupanja od Hardy-Weinbergove ravnoteže u testiranim prirodnim populacijama dati su u tabeli 71. Ovo pravilo važi za populacije koje su u genetičkoj ravnoteži tj. kod kojih učestalost alela, gena i genotipova ostaje nepromenjena u uzastopnim generacijama.

Tabela 71. Rezultati testa odstupanja od Hardy–Weinbergove ravnoteže kod prirodnih populacija *P. nigra*, Arlequin version 3.5.1.2. (Excoffier i Lischer 2010).

lokus	populacija			
	A	B	C	D
PMGC_14	0.30733 ^{ns}	0.11202 ^{ns}	0.10509 ^{ns}	0.46055 ^{ns}
PMGC_2020	0.02503*	0.00000***	0.16445 ^{ns}	0.00466**
PMGC_2163	0.40102 ^{ns}	0.00000***	0.12318 ^{ns}	0.00000***
PMGC_2550	0.98799 ^{ns}	0.00044***	0.00000***	0.00000***
PMGC_2607	0.00000***	0.05035 ^{ns}	0.00397**	0.00264**
PMGC_2679	0.00224***	0.37233 ^{ns}	0.48689 ^{ns}	0.00223**
WPMS_9	0.00020***	0.09413 ^{ns}	0.00456**	0.00000***
WPMS_14	0.01368*	0.00920**	0.47939 ^{ns}	0.00000***
WPMS_16	0.03624*	0.02169*	0.42095 ^{ns}	0.33211 ^{ns}
WPMS_17	0.52990 ^{ns}	0.10911 ^{ns}	0.05621 ^{ns}	0.62270 ^{ns}
WPMS_18	0.64841 ^{ns}	0.14712 ^{ns}	0.47378 ^{ns}	0.53995 ^{ns}
WPMS_20	0.02497*	0.13414 ^{ns}	0.00601**	0.00000***

Statistička značajnost * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$, ns – nije signifikantan.

Broj koraka u Markovljevom lancu bio je 100000, a broj dememorizacionih koraka je bio 1000. Populacija A – gornjeg toka Dunava, B – Tise, C – Save, D – donjeg toka Dunava.

Na odstupanje od ravnoteže u populaciji A ukazuju lokusi PMGC_2020, PMGC_2607, PMGC_2679, WPMS_9, WPMS_14, WPMS_16 i WPMS_17. Kod populaciji B zabeleženo je odstupanje od ravnoteže za lokuse PMGC_2020, PMGC_2163, PMGC_2550, WPMS_14 i WPMS_16, dok je kod populacije C odstupanje od ravnoteže zabeleženo kod lokusa PMGC_2550, PMGC_2607, WPMS_9 i WPMS_16. U slučaju populacije D postoje značajnija odstupanja ravnoteže i to kod lokusa PMGC_2020, PMGC_2163, PMGC_2550, PMGC_2607, PMGC_2679, WPMS_9, WPMS_14 i WPMS_20. U sveukupnom pogledu, populacija C ima najviše lokusa koji pokazuju postojanje ravnoteže, dok populacija D pokazuje najveće odstupanje od ravnoteže.

S obzirom na to da na sveukupnom nivou postoje značajna odstupanja od Hardy–Weinbergove ravnoteže, analizom fiksacionih indeksa (poznatim kao F statistika, Fit, Fst, Fis) pokušali su se ustanoviti uzroci utvrđene neravnoteže.

Kako bi se utvrdilo prosečno odstupanje od Hardy-Weinbergove ravnoteže unutar populacije, čiji je uzrok međusobno ukrštanje – „*inbreeding*“, računao se Fis poznat kao koeficijent inbridinga. Vrednosti ovog koeficijenta se generalno kreću od - 1 (odsustvo homozigotnosti) do 1 (kada je homozigotnost superiorna, čemu je inbriding uzrok). Ako vrednost indeksa bude oko nule to znači da je populacija u ravnoteži, pa je prisutan proces panmiksije u populaciji (Ballian 2006). Vrednosti ovog indeksa posebno za svaku populaciju prikazane su u tabeli 72.

Tabela 72. Vrednosti Fis indeksa po populacijama i po mikrosatelitnim lokusima (apsolutne vrednosti), Arlequin version 3.5.1.2. (Excoffier i Lischer 2010)

lokus	populacija				ukupno
	A	B	C	D	
PMGC_14	0.11803	0.03010	0.123740	0.02093	0.072
PMGC_2020	0.26644	0.21035	0.173120	0.06019	0.177
PMGC_2163	0.06914	0.27636	0.129460	0.17705	0.163
PMGC_2550	-0.05556	0.23631	0.402060	0.31011	0.241
PMGC_2607	0.36997	0.20079	0.267770	0.07051	0.227
PMGC_2679	0.27660	0.10507	0.086240	0.18528	0.166
WPMS_9	0.20597	0.12648	0.193460	0.38175	0.229
WPMS_14	0.04853	0.30758	-0.100730	0.24331	0.128
WPMS_16	0.13790	0.28654	-0.087500	0.04471	0.099
WPMS_17	-0.06778	-0.16000	0.261930	-0.06268	-0.021
WPMS_18	0.01840	0.03400	-0.002880	-0.03429	0.004
WPMS_20	0.08727	-0.01425	0.050430	0.10597	0.057
prosek	0.12291	0.13661	0.12476	0.12524	0.132
p – vrednosti	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000

Legenda: Populacija A – gornjeg toka Dunava, B – Tise, C – Save, D – donjeg toka Dunava.

S obzirom na to da Fis vrednosti u svim populacijama imaju pozitivne vrednosti nezatno veće od nule (u opsegu od 0.12291 do 0.13661; $p = 0.0000$), može se zaključiti da inbriding postoji, ali još uvek nije značajno zastupljen, tako da je varijabilnost na unutarpopulacionom nivou i dalje značajna.

5.3.2. Međupopulaciona varijabilnost

Kako bi se utvrdile genetičke varijabilnosti između istraživanih populacija izračunat je F_{st} indeks poznat kao fiksacioni indeks koji predstavlja varijaciju frekvencije alela između populacija. Vrednosti fiksacionog indeksa generalno se kreću u opsegu od 0 (kada su populacije potpuno iste) do 1 (kada su populacije potpuno različite). Vrednosti F_{st} po lokusu su u velikom rasponu od 0.140 kod lokusa PMGC_2550, do svega 0.005 kod lokusa PMGC_2163, dok je ukupna izračunata vrednost iznosi 0.043. Ova vrednost ukazuje na nizak nivo diferencijacije između populacija, ali svakako statistički značajno različit od nule ($p = 0.0000$) (tabela 73).

Odstupanje od Hardy-Weinbergove ravnoteže na nivou svih populacija utvrđeno je na osnovu vrednosti F_{it} indeksa poznatog kao sveukupni fiksacioni indeks, čija je vrednost u ovom slučaju 0.170 što pokazuje jednu stabilnu populaciju sa zanemarljivim uticajem inbridinga.

Tabela 73. Procena vrednosti Indeksa fiksacije i protoka gena za svaki mikrosatelitni lokus, FSTAT version 2.9.3.2 (Goudet 2002) i Arlequin version 3.5.1.2. (Excoffier i Lischer 2010)

lokus	Fis	Fst	Fit	Nm*
PMGC_14	0.072	0.025	0.095	9.750
PMGC_2020	0.177	0.056	0.223	4.214
PMGC_2163	0.163	0.005	0.167	49.750
PMGC_2550	0.241	0.140	0.347	1.536
PMGC_2607	0.227	0.017	0.240	14.456
PMGC_2679	0.166	0.056	0.212	4.214
WPMS_9	0.229	0.030	0.252	8.083
WPMS_14	0.128	0.017	0.143	14.456
WPMS_16	0.099	0.082	0.173	2.799
WPMS_17	-0.021	0.067	0.047	3.481
WPMS_18	0.004	0.014	0.018	17.607
WPMS_20	0.057	0.024	0.080	10.167
ukupno	0.132	0.043	0.170	5.564
p – vrednost	0.0000	0.0000	0.0000	

Nm=0.25(1- Fst)/Fst; 99% confidence interval (bootstepping over loci): Fit=.104-.236; Fst=.021- .075; Fis=.070- .189

Protok gena između populacija u generaciji izračunat je na osnovu F_{st} vrednosti formulom $Nm=0.25*(1-F_{st})/F_{st}$ (Wright 1931). Dobijene vrednosti nam pokazuju broj migranata u generaciji između populacija, a u ovom slučaju ukupna vrednost je 5.564 (tabela 73). Kako je ova vrednost $Nm > 4$ zaključujemo da protok gena između istraživane četiri populacije crne topole postoji, tako da ove populacije pripadaju jednoj panmiksičnoj populaciji.

Tabela 74. Rezultati analize molekularne varijanse (AMOVA, *average over 12 loci*), Arlequin version 3.5.1.2. (Excoffier i Lischer 2010)

Izvor varijacije	Suma kvadrata	Komponente varijanse	Procenat varijanse	Indeksi fiksacije	p – vrednosti
Između populacija	55.910	0.21981	4.33	Fst: 0.04330	0.0000***
Između individua u okviru populacija	633.879	0.64095	12.62	Fis: 0.13196	0.0000***
U okviru individua	503.500	4.21622	83.05	Fit: 0.16954	0.0000***

Značajnost odstupnja od nule na osnovu 1023 permutacije. * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

Analiza molekularne varijanse (AMOVA) (tabela 74.) korišćena je kako bi se utvrdio procenat genetske varijacije između populacija, između individua u okviru populacija i u okviru individua u celokupnom uzorku. Od ukupnog genetičkog variranja na mikrosatelitnim lokusima najmanji deo od 4.33% potiče od variranja između populacija ($F_{st} = 0.04330$; $p = 0.0000$), 12.62% variranja uzrokovano je variranjem individua u okviru populacija ($F_{is} = 0.13196$; $p = 0.0000$), dok najveći deo variranja potiče (83.05%) od unutarindividualnog variranja ($F_{it} = 0.16954$; $p = 0.0000$).

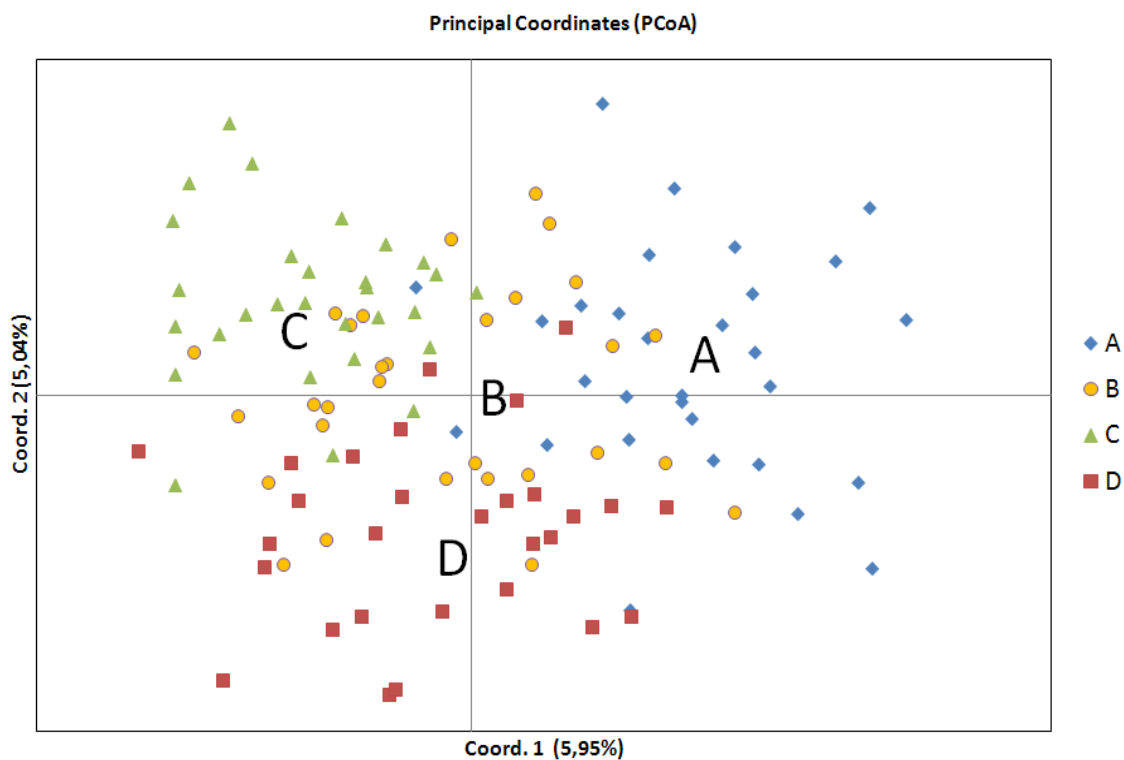
Diferencijacije pojedinačnih populacija na osnovu rezultata Nei genetičke distance (Nei 1972, 1978) i na osnovu vrednosti F_{st} indeksa (Weir i Cockerham 1984) između parova populacija prikazani su u tabeli 75. Oba parametra su dala veoma slične obrasce diferencijacije, po kojima je populacija A genetički najudaljenija od svih populacija, a potom populacija C, dok su se populacije B i D pokazale kao genetički najbliže, gde je uzrok svakako najveća mogućnost inbridinga ($F_{st} (BD) = 0.020$). Statistički značajne razlike su zabeležene za sve poređene parove populacija ($p = 0.0000$).

Tabela 75. Nei genetička distanca (ispod dijagonale) i Fst distanca (iznad dijagonale) između pojedinačnih populacija. GenAlex Version 6.5 (Peakall i Smouse 2005), $p = 0.0000$.

populacije	A	B	C	D
A	0.000	0.028	0.045	0.039
B	0.236	0.000	0.024	0.020
C	0.397	0.224	0.000	0.036
D	0.333	0.188	0.345	0.000

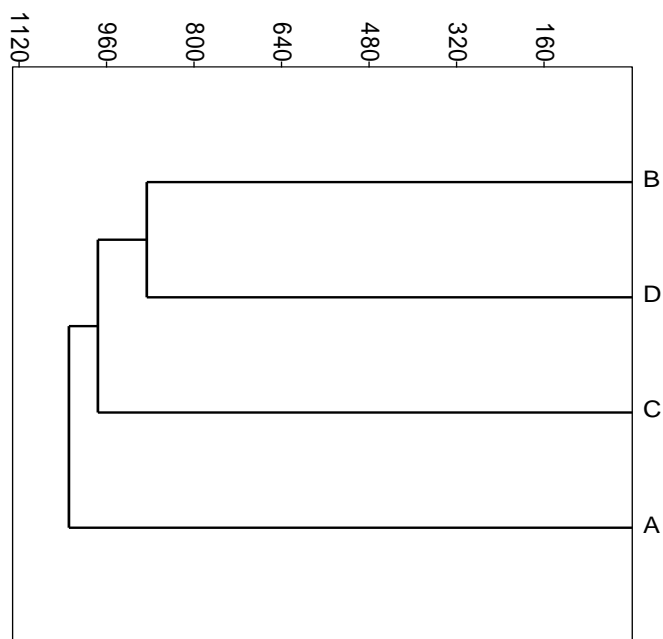
S obzirom na to da je utvrđena velika unutarpopulaciona, a mala međupopulaciona varijabilnost, urađena je PCoA analiza (Principal Coordinate Analysis) na osnovu genetičkih distanci na individualnom nivou, kako bi se videla postojeća preklapanja između populacija.

Rezultati PCoA analize su na grafikonu 11, gde prva osa pokazuje 5.95 %, a druga 5.04 % varijacije. Rezultati ove analize jasno pokazuju da se populacija B poklapa sa drugim populacijama.



Grafikon 11. Rezultati PCoA analiza bazirani su na genetičkim distancama na individualnom nivou (GenAlex Version 6.5, Peakall i Smouse 2005).

Klaster analizom omogućen je prikaz sličnosti i razlika između populacija. Dendrogram klaster analize (grafikon 12) urađen je metodom „*Single linkage*“ i prikazan na osnovu Euklidove distance razdvajanja. Na osnovu dendrograma populacija B i D su grupisane u jedan klaster kao najbližnje populacije, dok su populacija A i C naknadno vezuju za postojeći klaster i predstavljaju najudaljenije populacije. Klaster analiza je u skladu sa prethodno urađenom PCoA analizom.

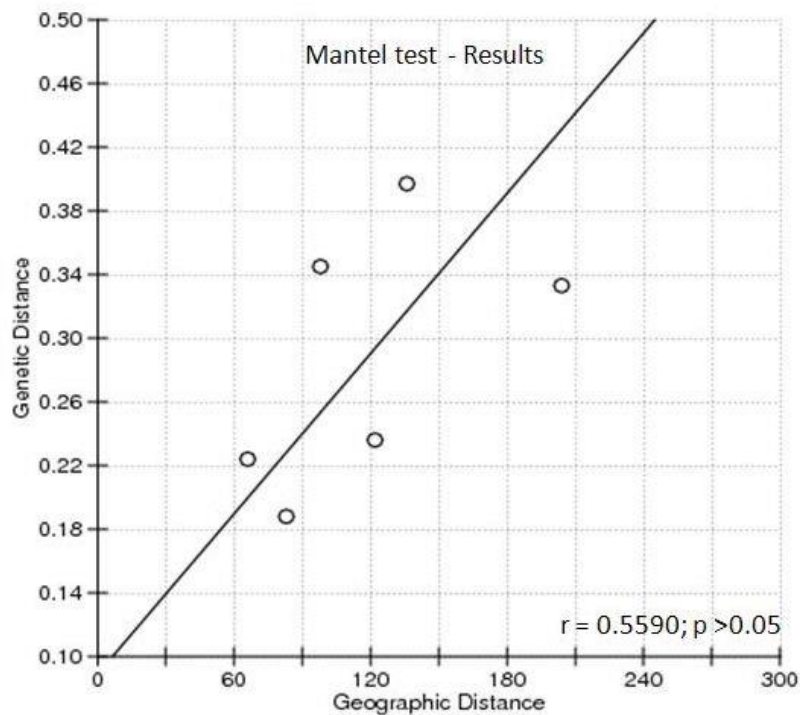


Grafikon 12. Dendrogram klaster analize urađen na osnovu SSR markera *Single linkage* metodom. Euklidova distanca (PAST version 2.17, Hammer *et al.* 2001). Legenda: Populacija A – gornjeg toka Dunava, B – Tise, C – Save, D – donjeg toka Dunava.

Korelacija između prostornog rasporeda istraživanih populacija i njihovih genetičkih distanci, analizirana je pomoću Mantelovog testa (*Isolation By Distance Analysis*, Jensen *et al.* 2005 - <http://ibdws.sdsu.edu/~ibdws/>). Kao polazni podaci korišćene su matrica Nei genetičke distance i matrica geografske distance, izračunate na osnovu koordinata populacija, izražene u kilometrima.

Tabela 76. Nei genetičke distance (ispod dijagonale) i geografske distance (iznad dijagonale - km).

populacije	A	B	C	D
A	0.000	122.02	135.67	204.2
B	0.236	0.000	65.995	83.28
C	0.397	0.224	0.000	97.62
D	0.333	0.188	0.345	0.000



Grafikon 13. Rezultati Mantelovog testa za utvrđivanje korelacije između prostornih (km) i genetičkih distanci (Nei) između parova istraživanih populacija

Rezultati Mantelovog testa pokazuju pozitivnu korelaciju koja nije statistički značajna ($r = 0.5590; p = 0.2540$), što znači da prostorna udaljenost između istraživanih populacija ne utiče na njihovu genetičku diferenciranost.

6. DISKUSIJA

Dobijeni rezultati ukazuju na postojanje značajne varijabilnosti na nivou analiziranih morfoloških parametara lista u prirodnim populacijama crne topole na području Vojvodine. Vrednosti analiziranih parametara nalaze se u opsezima konstatovanim u drugim istraživanjima morfometrijskih karakteristika listova crne topole u regionu (Brus *et al.* 2010, Kajba *et al.* 2004, Krstinić *et al.* 1997, Romanić 2002, Tucović 1965, Jovanović 2002, Kovačević 2014). Prilikom komparacije ovih vrednosti parametara u obzir se mora uzeti i različit metodološki pristup analizi morfometrijskih parametara lista u drugim istraživanjima. U okviru istraživanja u ovoj doktorskoj disertaciji i nekoliko drugih istraživanja (Tucović 1965, Maksimović i Šijačić-Nikolić 2013, Kovačević 2014) prikazane su vrednosti morfometrijske analize listova sa srednjeg dela grančice dugorasta odraslih stabala, dok su kod Brus *et al.* (2010), Romanić (2002), Krstinić *et al.* (1997) i Kajba *et al.* (2004) prikazane vrednosti analize listova sa srednjeg dela grančice kratkorasta odraslih stabala (tabela 77). Poredeći sa vrednostima parametara listova kratkorasta ovde dobijene vrednosti parametara listova dugorasta su veće što je u skladu sa utvrđenim razlikama dimenzija listova kratkorasta i dugorasta (Tucović 1965, Krstinić *et al.* 1997). Krstinić *et al.* (1997) navodi kako se listovi kratkorasta i dugorasta crne topole značajno razlikuju po veličini i obliku, što je dokazano statističkim analizama merenih parametara dužine i širine lista, dužine peteljke i ugla između prvog nerva i horizontale. Listovi dugorasta su bili duži i širi sa dužom peteljkom od listova kratkorasta, i imali su manji ugao između prvog nerva i horizontale. Autori su ovo potvrdili sa podacima iz literature (Rehder 1940, prema Zsuffa 1974) koji kažu da je rombično-ovalan oblik osnove karakterističan za listove dugorasta, a rombičan oblik za listove kratkorasta. Poredeći dobijene vrednosti u ovoj disertaciji sa vrednostima dobijenim analizom morfoloških svojstava lista grančice dugorasta u drugim istraživanjima (Maksimović i Šijačić-Nikolić 2013, Kovačević 2014) primećujemo slične vrednosti, a razlike koje postoje među njima su najverovatnije uzrokovane različitim uslovima sredine u kojima se sve ove populacije nalaze. Gledajući isključivo četiri istraživane populacije Vojvodine, primećeno je da su najveći listovi zabeleženi kod populacije B – Tise, dok su najmanji kod populacije C – Save. Najokruglastiji listovi su

kod populacije A – gornjeg toka Dunava, a najizduženiji kod populacije D – donjeg toka Dunava.

Rezultati urađenih analiza ukazuju na činjenicu da najmanju varijabilnost pokazuju parametri širina (b, CV=5.04%) i dužina lista (a, CV = 8.40%) i dužina celog lista (g, CV = 7.9%) kao i koeficijent oblika lista tj. odnos širine i dužine lista (ba, CV = 6.95%). Oni se pominju kao parametri koji su pod snažnim uticajem faktora životne sredine (van Dam 2002, Krstinić *et al.* 1997), a s obzirom na to da je njihova varijabilnost mala, potvrđuje se mali uticaj stanišnih uslova na njihove vrednosti. Najveću varijabilnost pokazuju parametri e – širina lista na 1 cm od samog vrha lista (CV = 21.40%) i ea – odnos širine lista na 1 cm od samog vrha lista i dužine lista (CV = 27.58%). Širina vrha lista na 1 cm od samog vrha (e), kao i parametri ugao između prvog nerva i horizontale (d), rastojanje između osnove i najšireg dela lista (f) i dužina peteljke (c), koji su analizirani u ovom istraživanju, smatraju se za jedne od parametara koji su pod jakom genetičkom kontrolom i znatno manjim uticajem faktora sredine (Krstinić *et al.* 1997, Romanić 2000, Kajba i Romanić 2002). Krstinić *et al.* (1997) su utvrdili slične koeficijente varijabilnosti kod analiziranih morfoloških parametara lista crne topole; najveću varijabilnost pokazali su parametri širina vrha lista na 1 cm od samog vrha (e) i dužina peteljke (c), dok je najmanja varijabilnost zabeležena kod parametra ugao između prve vene i horizontale (d), dužina (a) i širina (b) lista i rastojanje između osnove i najšireg dela lista (f). Autori su primetili da posmatrana svojstva nisu pod jednakom genetičkom kontrolom, tako su, na primer, svojstva koja karakterišu veličinu lista podložnija promenama pod uticajem faktora sredine, koje su primećene i u okviru jednog stabla i između stabala iste vrste i iste starosti. Kao svojstva koja su pod jakom genetičkom kontrolom i koja mogu da služe za determinaciju potomstva hibrida autori navode: ugao između prvog nerva i horizontale (d), rastojanje između osnove i najšireg dela lista (f), oblik baze, širina vrha na 1 cm od samog vrha lista (e) i broj i oblik zubića. Romanić (2000) kod parametara dužina peteljke (c), ugao između glavnog nerva i prvog donjeg nerva sa strane i broj zubaca na dužini od 3 cm liskog ruba nije utvrdio postojanje statistički značajnih razlika između populacija, na osnovu čega zaključuje da su ovi parametri stabilniji tj. da nisu pod snažnim uticajem promena okoline. Isti autor je na

osnovu vrednosti procene naslednosti svrstao ova svojstva u grupu svojstava koja su pod jakim genetičkom kontrolom.

Uticaoj različitih stanišnih uslova, koji se menjaju sa promenama nadmorske visine, na dimenzije listova crne topole Tucović (1965) je jednostavno objasnio poredeći crnu topolu iz nizijskog područja i iz brdskog područja, gde je primetio da, idući od nizijskog ka brdskom području, list postaje manji tj. dužina lista se skraćuje, širina lista se sužava i dužina peteljke skraćuje. Naime, vrednosti dužine lista grančice dugorasta u nizijskom području su bile u opsegu 90.84–98.97 mm, a u brdskom području 77.13–86.55 mm, širina lista nizijskog područja 106.80–113.91 mm, a brdskog 78.06–96.78 mm, dužina peteljke 52.95–58.74 mm, a brdskog područja 49.32–54.96 mm. Ispitujući uticaj nadmorske visine na morfologiju lista *Norhofagus cunninghamii* (Hook.) Oerst., Hovanden i Vanden Schoor (2004), došli su do rezultata koji pokazuju da genotip ima izuzetan uticaj na morfološke karakteristike listova i da se uticaj nadmorske visine gubi kada se posmatraju individue u istim kontrolisanim uslovima. Isti autori navode kako su dužina i širina lista kao i površina lista karakteristike koje su delimično pod genetičkom kontrolom i kako su te karakteristike lista odlikuju kao karakteristike sa najvećom plastičnošću. Istraživane populacije na području Vojvodine odlikuje izuzetno mala razlika u nadmorskoj visini i stanišnim karakteristikama, tako da značajnije razlike između karakteristika listova ovih populacija koje su pod velikim uticajem stanišnih uslova ne postoje. Interesantan je zaključak do kog je DeWoody (2011) došla u svom istraživanju, gde se kaže da fenotipske razlike nisu isključivo uzrokovane adaptivnim mogućnostima vrste, već veliki uticaj ima i poreklo koje ta populacija vuče još iz glacijalnog perioda. Velike klimatske promene imaju veliki uticaj na genetičku varijabilnost vrste, a samim tim i na budući adaptivni potencijal populacije.

Na osnovu rezultata analize varijanse stabla unutar populacija značajno se razlikuju prema svim analiziranim morfološkim parametrima, dok su populacije međusobno slabo razlikuju. Generalno postojanje veće varijabilnosti na individualnom nivou tj. unutar populacija, a manje varijabilnosti između populacija primećeno je kod drugi populacija crnih topola (Alba *et al.* 2002, Brus *et al.* 2010, Romanić 2000, Kovačević 2014), ali i kod drugih drvenastih vrsta: brekinje (Idžojtić *et al.* 2006), breze (Eriksson i

Jonsson 1986, Kajba 1996), nizijskog bresta (Zebac *et al.* 2010), bele i crne johe (Poljak *et al.* 2014), lužnjaka (Bašić *et al.* 2007, Ballian *et al.* 2010), jele (Ballian i Čabaravdić 2005), munike (Ballian *et al.* 2005) i mnogih drugih. Ovakav obrazac varijabilnosti upućuje na postojanje protoka gena između istraživanih populacija tako da svaka populacija ima približno sličnu kombinaciju genotipova (Poljak *et al.* 2014). Minimalne razlike koje postoje između populacija zavise od preživljavanja individua, koje su uslovljene ekološkim faktorima koji vladaju u datim populacijama, a s obzirom na to da su stanišni uslovi istraživanih populacija Vojvodine ujednačeni, razlike između populacija su skoro minimalne, tj. statistički nisu značajne za većinu parametara. Poznato je da uslovi klime mogu da budu uzrok varijabilnosti dimenzija listova tj. dužine i širine lista i dužine peteljke (van Dam 2002, Broshtilov 2006, Batos 2010, Poljak *et al.* 2014), zbog čega bi istraživanja ovog tipa, bez obzira na ovde zanemarljive uticaje sredine, ipak trebalo sprovoditi sukcesivno nekoliko godina, kako bi se sa sigurnošću izdvojili parametri koji su isključivo pod uticajem faktora sredine, a posebno parametri koji su pod genetičkom kontrolom.

Tabela 77. Uporedni prikaz literaturskih podataka morfološke analize listova crne topole širom Evrope i populacija na području Vojvodine

Referenca	a – dužina lista		b – širina lista		c – dužina peteljke		d – ugao između prvog nerva i horizontale		e – širina lista na 1cm od samog vrha lista		f – rastojanje između osnovne lista i najšireg dela liske		g – dužina celog lista	
	min-max	srvr	min-max	srvr	min-max	srvr	min-max	srvr	min-max	srvr	min-max	srvr	min-max	srvr
Brus <i>et al.</i> 2010.	6.99-8.90	7.98	5.53-7.21	6.54	4.24-5.69	5.03	43.77-35.2	39.84			1.87-2.46	2.18	11.39-14.51	13.01
	7.16-9.95	8.28	5.39-7.39	6.36	4.02-6.86	5.03	53.69-35.3	44.22			1.93-2.64	2.23	11.18-15.09	13.3
Kajba <i>et al</i> 2004		7.3		5.4		3.1		45				3		
Krstinić <i>et al.</i> 1997	4.1-9.4	7.4	2.5-7.2	5.5	2.2-7.5	4.67	42-62	52.3	0.4-1.2	0.6	1.3-2.8	2.11		
Romanić 2000	3.6-10	6.67	2.6-6.5	4.76	1.9-7.8	4.62	28-57	45.82	0.2-1.6	0.43	1.0-2.5	1.65		
Tucović 1965	8.93-9.48		9.87-11.62		4.78-5.53						1.77-2.62			
Jovanović 200	5-10		2.6-6											
Kovačević 2014	6.94-9.04	8.05	5.99-7.45	6.47	4.32-5.5	4.87	37.80-46.87	43.08	0.46-0.96	0.73	1.72-3.48	2.24	10.37-14.44	12.76
Maksimović i Šijačić-Nikolić 2013		8.67		7.19		5.14						2.12		
Čortan 2014	7.41-9.82	8.92	7.0-7.62	4.62	4.13-6.28	5.13	32.7-45.9	38.72	0.4-0.94	0.52	1.93-2.58	2.18	11.76-16.10	14.05
	7.82-10.21	9.1	6.10-7.52	6.87	4.06-5.67	5.02	43.4-53.5	49.12	0.37-0.66	0.53	2.19-2.88	2.44	12.54-15.48	14.12
	8.2-10.81	9.34	6.73-7.83	7.34	4.69-6.78	5.47	38.7-51.2	45.55	0.39-0.66	0.52	2.07-2.76	2.49	13.54-15.77	14.84
	7.72-10.33	8.66	6.20-7.62	6.64	3.64-6.86	5.15	36.9-47.1	42.36	0.33-0.75	0.57	1.90-2.59	2.3	11.59-16.98	13.78

Karakteristike stoma mogu da variraju unutar jednog lista, između listova jedne biljke u zavisnosti od položaja lista, između genotipova jedne vrste; takođe, mogu da variraju pod uticajem faktora životne sredine – svetlosti, temperature, vlažnosti vazduha i zemljišta, dostupnosti vode, kao i u zavisnosti od koncentracije atmosferskog CO₂. Tako se, pored morfometrijskih, i anatomske karakteristike ubrajaju u adaptivne karakteristike biljaka.

Rezultati istraživanja varijabilnosti gustine i dimenzija stoma listova crne topole na području Vojvodine pokazali su da postoje statistički značajne razlike između ispitivanih individua po lokalitetima, dok su statistički značajne razlike između populacija konstatovane na svega par analiziranih parametara, dužina otvora stome i koeficijenta oblika otvora stome, dok se gustina stoma, dužina i širina stome, koeficijent oblika stome, kao i širina stomatalnog otvora nisu statistički razlikovali između populacija. Bayramzadeh (2011) je kod pet populacija *Fagus orientalis* Lipsky., u severnom Iranu konstatovala postojanje statistički značajnih razlika za sve merene karakteristike stoma ($p < 0.05$), gustina i dužina otvora stome. Varijabilnost između populacija objašnjava se različitim stanišnim uslovima u kojima su se istraživane populacije nalazile, s obzirom na to da se karakteristike stoma ubrajaju u adaptivne karakteristike. Istraživanjem razlika 16 populacija *Betula papyrifera* Marsh u Kanadi (Pyakurel i Wang 2014), sprovedenim u kontrolisanim uslovima, u jednom rasadniku utvrđeno je postojanje značajnih razlika između populacija koje su, kako autori tvrde, uzrokovane različitim uslovima sredine iz koje populacije potiču i na koje su se ispitivane karakteristike adaptirale. Koliko klima iz koje populacija potiče utiče na, između ostalog, i stomatalne karakteristike, Bayramzadeh *et al.* (2011) su ispitali kod sadnica *Fagus crenata* Blume, koje potiču iz različitih provenijencija. Rezultati su pokazali da su anatomske karakteristike najviše pod uticajem količine padavina sa područja odakle individua potiče. Batos *et al.* (2010a), kod pet populacija hrasta lužnjaka u Vojvodini, utvrdili su statistički značajne razlike između populacija, ali u pogledu gustine stoma i dužine ćelija zatvaračica, dok se ostali parametri, širina ćelija zatvaračica kao i dužina i širina stomatalnog otvora, nisu značajno razlikovali između populacija. Površina i dimenzije stoma, kao karakteristike koje su pod direktnim uticajem sredine (intenziteta

svetlosti i temperature), pokazale su kod *Quercus robur* L. veliku individualnu varijabilnost na osnovu koeficijenta varijacije (Batos *et al.* 2010b). Gustina stoma je, kao kvantitativna osobina, pod genetičkom kontrolom (Gailing *et al.* 2008), na koju, u toku razvoja biljke, značajno utiču faktori sredine. Naime, kod dužine otvora stoma koja je genetički kontrolisana, od faktora sredine koji utiču na ovu osobinu izdvaja se dostupnost vode (Aasama *et al.* 2001, Beaulieu *et al.* 2008, Zhang *et al.* 2012).

Između parametara koji se koriste u analizi dimenzija stoma smatra se da je dužina stoma osnovni kriterijum na osnovu kog se stiče uvid o njihovoj krupnoći (Batos 2010), koja je u negativnoj korelaciji sa gustinom stoma (Hetherington i Woodward 2003, Dillen *et al.* 2008, Frank i Beerling 2009, Zhang 2012). Negativna korelacija gustine i veličine stoma, koja nije statistički značajna, zapažena je i kod istraživanih populacija crne topole na području Vojvodine. Gustina i veličina stoma se dovodi u vezu sa nadmorskom visinom, gde gustina stoma raste do određene nadmorske visine a potom opada (od 3000 m - *Picea crassifolia* Com, Qiang *et al.* 2003; do 2800 m - *Quercus aquifolioides* Rehder & EH Wilson, Li *et al.* 2006). S obzirom na to da kod istraživanih populacija crne topole u pogledu nadmorske visine i stanišnih uslova nema značajnijih razlika, dobijene razlike između populacija, koje nisu statistički značajne za gustinu stoma, možemo pripisati isključivo genetičkoj diferenciranosti populacija, kao što je slučaj i sa morfološkim karakteristikama lista istraživanih populacija. Međutim, kada je u pitanju dužina otvora stome postoje statistički značajne razlike između istraživanih populacija, gde se populacija A – gornjeg toka Dunava ističe kao populacija sa najmanjom dužinom otvora stoma, dok populacija B – Tise s najvećom, što bi moglo biti uslovljeno i minimalnim razlikama u količini padavina između ovih lokaliteta. Interesantno je da su kod populacije B – Tise zabeleženi i najkrupniji listovi, što se dovodi u pozitivnu korelaciju sa veličinom stoma. Dužina i gustina stoma su osetljive na čitav niz kompleksnih sredinskih uslova, što se objašnjava genotipskom varijabilnošću i sposobnošću adaptacije na promene uslova sredine, te se dobijene razlike moraju sagledati i tumačiti u kontekstu drugih ekoloških uslova (Batos 2010). Najveću varijabilnost unutar test stabala pokazuje širina otvora stome lica i naličja lista, kao i gustina stoma, što je u direktnoj vezi sa mikrostanišnim uslovima,

dok je najmanja varijabilnost konstatovana kod dužine stoma lica i naličja, što nam govori da je ova karakteristika stabilnija tj. da nije pod snažnim uticajem promena okoline.

Razlike u gustini i dimenzijama stoma lista svetlosti i senke crne topole su minimalne, gde list svetlosti pokazuje veću gustinu i dimenzije stoma od lista senke. Isti trend je primećen i kod drugih vrsta kao što su *Quercus velutina* Lam (Osborn i Taylor 1990), *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. (Lake *et al.* 2001), *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. (Poole *et al.* 2006), *Carapa guianensis* Aubl. (Camargo i Marengo 2012). Međutim, nasuprot ovim rezultatima kod *Quercus robur* L. Batos *et al.* (2010a) su konstatovali da je na lokalitetu Sombor gustina stoma bila veća na listu senke, dok je na lokalitetu Vršac bilo suprotno. Ostali lokaliteti nisu pokazali značajne razlike u odnosu na poziciju lista. Isti autori su konstatovali veće dimenzije stoma kod lista svetlosti nego kod lista senke. Isto ovo je potvrđeno kod *Quercus petrea* (Matt.) Liebl. u Italiji (Bruschi *et al.* 2002).

Topole su većinom amfistomalne vrste, izuzetak je primećen kod *Populus trichocarpa* Torr.&Gray i *P. balsamifera* L., koja pripada sekciji *Tacamahaca* Spach (Pearce *et al.* 2005, Al Afasa *et al.* 2007, Dillen *et al.* 2008) koje su hipostomalnog tipa, dok je npr. *P. maximowiczii* Henry, koja pripada istoj sekciji, amfistomalnog tipa. Sekcija *Aigeiros* Duby kojoj pripada *Populus nigra* L. je amfistomalnog tipa. Značajnije razlike se primećuju kod gustine stoma lica i naličja, gde je kod topola gustina stoma lica znatno manja od naličja, što nije generalno pravilo. Gustina stoma lica lista kod istraživanih populacija se u proseku kreće 45.76–48.01/mm² kod lista svetlosti, dok kod lista senke 43.65–46.36/mm², na naličju lista je zabeležena gustina 159.78–171.79/mm² kod lista svetlosti, a kod senke 154.25–167.26/mm². Dobijene vrednosti su nešto manje od vrednosti gustine stoma koje je dobio Orlović (1992) na licu lista (69 i 79 mm²) i naličju lista (184 i 175/mm²) klonova *P. nigra* L., dok su klonovi *P. x euramericana* i *P. deltoides* Bartr. imali znatno veće vrednosti gustine stoma.

Karakteristike stoma i odnos gustine lica i naličja, značajno se razlikuju između genotipova kao i vrsta topola (Ceulemans *et al.* 1984, Al Asaf *et al.* 2007, Pearce *et al.* 2005), i mogu da služe kao taksonomski pokazatelji (Al Asaf *et al.* 2007). Prema Orloviću

(1996), odnos stoma lica i naličja veći je kod klonova *Populus deltoides* Bartr. (0.82-0.91) nego kod evroameričkih (0.61-0.68), dok su najmanje vrednosti kod *Populus nigra* L. i *Populus nigra* var. *Italica* (Duroi) Moench (0.41-0.44), što se i kasnije potvrđuje (Orlović *et al.* 1999). Potom Al Asaf *et al.* (2007) u svom istraživanju opisuje *P. deltoides* Bartr. kao vrstu koju odlikuje veliki broj stoma malih dimenzija i velika vrednost odnosa gustine stoma lica i naličja; *P. nigra* L. ima veliku gustinu stoma na naličju lista dok je odnos stoma lica i naličja mnogo manji od *P. deltoides* Bartr., hibridi *P. deltoides* × *nigra* imaju vrednosti parametara između vrednosti roditelja. *P. trichocarpa* Torr.&Gray ima mali broj stoma velikih dimenzija, ali samo sa naličja lista, dok hibride *P. deltoides* × *trichocarpa* odlikuju osobine koji su ipak sličnije *P. trichocarpa* Torr.&Gray. Male dimenzije i velika gustina stoma kao odlike *P. nigra* L. navodi i Dillen *et al.* (2008). Isti autori pominju i vrednosti pojedinih vrsta, gde *P. nigra* L. ima velike razlike između gustine lica i naličja (69 i 172/mm²), čiji je odnos 0.40, a dužina stoma manja od ostalih vrsta (lica 23 μm i naličja 20.8 μm). *P. deltoides* Bartr. ima približno slične vrednosti gustine lica i naličja (lice 118 i naličje 134), čiji je odnos 0.80, a dimenzije nešto veće od *P. nigra* L. (lice 23.8 μm i naličje 22.2 μm). Hibridi *P. deltoides* × *nigra* pokazuju osobine sličnije *P. deltoides* Bartr., gde je gustina stoma lica 99/mm² i naličja 137/mm². Značajne razlike između različitih vrsta topola u Kanadi dobio je Pearce *et al.* (2005), gde je konstatovano da su gustine stoma (lica i naličja) kod individua starih 21 godinu bile čak 54% manje od gustine merene na listu dvogodišnjih individua topola, dok je dužina stoma bila 12% veća. Pearce *et al.* (2005) navodi da je odnos gustine stoma lica i naličja kod *P. balsamifera* L. bio 0.24, kod *P. angustifolia* James 0.58, *P. acuminata* Rydb. 0.96, dok se kod *P. deltoides* Bartr. se desilo da je gustina stoma lica (194/mm²) bila za nijansu veća od naličja (187/mm²), tako da je odnos ovih gustina u tom slučaju bio čak 1.04. Generalno najveći odnos stoma lica i naličja konstatovan je kod klonova *P. deltoides* Bartr. pa zatim kod *P. euramericana* Guinier, dok su najmanje vrednosti zabeležene kod *P. nigra* L. i kod *P. nigra* var. *Italica* Münchh. (Orlović i Guzina 1994, Orlović *et al.* 1999). Prosečan odnos stoma lica i naličja u istraživanim populacijama crne topole u Vojvodini je oko 0.29 što je nešto manje, ali i dalje u skladu sa pomenutim istraživanjima, međutim mora se imati na umu da su pomenuta

istraživanja sprovedena na topolama u juvenilnoj fazi razvika, dok je ovo istraživanje sprovedeno na odraslim jedinkama.

S obzirom na prisutnost visoke stope *outcrossing*-a u rodu topola, za topole je karakteristično postojanje velike varijabilnosti unutar populacija i na molekularnom nivou. Opšta slika varijabilnosti populacija topola na molekularnom nivou u Evropi i šire slična je dobijenim rezultatima u ovim istraživanjima.

Ukupno zabeležen broj alela na nivou 12 SSR lokusa u ovim istraživanim populacijama je 179, on se kreće u rasponu od 104 (populacija A – gornji tok Dunava) do 137 (populacija D – donjeg toka Dunava). Prosečna vrednost broja alela po lokusu kreće se od 8.667 (populacija A – gornjeg toka Dunava) do 11.417 (populacija D - donjeg toka Dunava), a ukupna prosečna vrednost je 10.292 po lokusu. Slične vrednosti zabeležene su i kod drugih evropskih populacija ($N_a = 8$, van Dam *et al.* 2002a; $N_a = 11.57$, Rathmacher *et al.* 2009; $N_a = 13.4$, Pospíšková i Bartáková 2004; $N_a = 9.24$, Jelić *et al.* 2014; $N_a = 10.0$, Maksimović *et al.* 2014). Kada je u pitanju polimorfizam mikrosatelitnih lokusa najveći broj alela zabeležen je kod WPMS_9 (23), a najmanji kod WPMS_16 (8). Çiftçi (2013) najveći polimorfizam primetio je kod PMGC_2163 gde je zabeležio 19 alela, Rathmacher (2009) je kod WPMS_14 zabeležio maksimalni broj od 17 alela, dok su Smulders *et al.* (2008) kod WPMS_9 i WPMS_14 zabeležili čak 25 alela. Svi ovi lokusi su pokazali veliki polimorfizam i našem istraživanju.

Populacija D – donjeg toka Dunava odlikuje se najvećim bogatstvom alela (10.822), što ukazuje na to da ova populacija ima najveći genetički diverzitet, dok populacija A – gornjeg toka Dunava ima najmanji (8.447). Ovom u prilog govori i to da populacija D – donjeg toka Dunava ima i najveći broj jedinstvenih alela (16), a populacija A – gornjeg toka Dunava ima najmanji (2), dok populacije B – Tise i C – Save imaju po 12 i 10.

Visok nivo polimorfizma je zabeležen kod svih istraživanih populacija, koje se među sobom nisu značajnije razlikovale. Uočena heterozigotnost (H_o) se kreće u rasponu od 0.6833 (populacija A – gornjeg toka Dunava) do 0.70833 (populacija D – donjeg toka Dunava), dok očekivana (H_e) ima vrednosti od 0.78333 (populacija A – gornjeg toka

Dunava) do 0.83511 (populacija B – Tise), gde se opet populacija A – gornjeg toka Dunava ističe najmanjim vrednostima. Ukupne dobijene vrednosti ($H_o = 0.703$ i $H_e = 0.808$) su u skladu sa vrednostima drugih populacija crne topole u Evropi (tabela 78). Visok nivo polimorfizma zabeležen je i kod nekih drugih vrsta topola kao što su *Populus trichocarpa* Torr.&Gray ($H_o = 0.6$ i $H_e = 0.8$, Ismail 2010; $H_o = 0.71$ i $H_e = 0.77$, Slavov *et al.* 2009) i *Populus euphratica* Oliv. ($H_o = 0.932$ i $H_e = 0.787$, Wang *et al.* 2011) (tabela 79). Skoro duplo niži polimorfizam pokazale su *Populus alba* L. ($H_o = 0.38$ i $H_e = 0.39$, Lexer *et al.* 2005; $H_o = 0.37$ i $H_e = 0.38$, van Loo *et al.* 2008), *Populus tremula* L. ($H_o = 0.47$ i $H_e = 0.5$, Lexer *et al.* 2005; $H_o = 0.35$ i $H_e = 0.41$, Suvanto i Latva-Karjanmaan 2005), *Populus tremuloides* Michx. ($H_o = 0.41$ i $H_e = 0.45$, Cole *et al.* 2005; $H_o = 0.47$ i $H_e = 0.67$, Namroud *et al.* 2005) i druge (tabela 79). Slavov i Zhelev (2010), proučavajući genetičke varijacije u rodu topola, dolaze do zaključka su uočena i očekivana heterozigotnost generalno visoke. Pospíšková i Bartáková (2004) veliki diverzitet u okviru populacija objašnjavaju visokim nivoom polimorfizma mikrosatelitnih markera, zatim činjenicom da je topola dvodoma vrsta kod koje je zastupljen *outcrossing* i da polen i seme mogu biti rasuti vetrom ili vodom na daleke distance. Međutim, isti autori pominju i veliki diverzitet kod drugih listopadnih vrsta, na primer Streiff *et al.* (1998) je kod *Quercus robur* L. i *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. zabeležio $H_o = 0.81$ i $H_e = 0.87$, slična situacija je bila i kod *Fraxinus excelsior* L. ($H_e = 0.73$ i 0.898 , Heuertz *et al.* 2001; Morand *et al.* 2002; $H_o = 0.72$ i $H_e = 0.80$, Westergren *et al.* 2012), *Sorbus torminalis* L. ($H_o = 0.77$ i $H_e = 0.78$, Oddou-Muratorio *et al.* 2001) i druge.

Tabela 78. Usporedni prikaz literaturnih podataka varijabilnosti populacija crne topole širom Evrope bazirana na mikrosatelitnim markerima i populacija na području Vojvodine.

vrsta	Nloci	Npop	Ho	He	Fis	Fst	Nm	Referenca
<i>Populus nigra</i> L.	6	22	0.78	0.73	-0.077	0.047	-	Imbert i Lefèvre (2003)
	12	4	0.793	0.829	-0.015	0.052	4.6044	Pospíšková i Bartáková (2004)
	12	-	0.8	0.82	0.03	-	-	Pospíšková i Šálková (2006)
	7	17	0.74	0.76	0.027	0.081	-	Smulders <i>et al.</i> (2008)
	4	3	0.68	0.73	-	0.050	-	van Dam <i>et al.</i> (2002b)
	5	3	-	0.63	-	-	-	Alba <i>et al.</i> (2002)
	5	2	0.791	0.841	-	0.013	19.37	Krystufek <i>et al.</i> (2002)
	4	2	-	-	-	0.053	-	Gebhardt <i>et al.</i> (2002)
	20	23	0.767	0.793	-0.091	0.314	-	van Dam <i>et al.</i> (2002a)
	5	19	-	-	-	0.110	-	Storme <i>et al.</i> (2004)
	7	1	0.7	0.73	0.03	-	-	Rathmacher <i>et al.</i> (2009)
	8	12	0.69	0.79	0.126	0.027	-	Jelić <i>et al.</i> (2014)
	11	1	0.702	0.822	0.143	-	-	Maksimović <i>et al.</i> (2014)
12	4	0.703	0.808	0.132	0.170	5564	Čortan (2014)	

Nloci – broj lokusa, Npop – broj populacija, Ho i He – uočena i očekivana heterozigotnost, Fis – koeficijent inbridinga, Fis - fiksacioni ideks, Nm - protok gena po generaciji

Očekivana heterozigotnost na nivou ispitivanih lokusa i na nivou populacija ima veće vrednosti od uočene heterozigotnosti, što upućuje na to da ove populacije imaju više homozigotnih individua u odnosu na Hardy-Weinbergovu ravnotežu. Izuzeci su lokus WPMS_17, koji kod populacija A – gornjeg toka Dunava, B – Tise i D – donjeg toka Dunava ima veću uočenu heterozigotnost, lokus WPMS_18 kod populacije D – donjeg toka Dunava, WPMS_20 kod populacije B – Tise i PMGC_2550 kod populacije A – gornjeg toka Dunava, koji nisu imali uticaj na sveukupni rezultat. Ovaj višak homozigota direktno je uticao i na vrednost koeficijenta inbridinga (Fis), koja je pozitivna i time upućuje na postojanje inbridinga u okviru proučavanih populacija. Rezultati testiranja Hardy-Weinbergove ravnoteže na nivou 12 lokusa ukazuju na signifikantno odstupanje u ravnoteži

kod većine lokusa u barem jednoj populaciji, dok kod tri lokusa (PMGC_14, WPMS_17 i WPMS_18) nije zabeleženo odstupanje ni u jednoj populaciji. Najveća odstupanja zabeležena su kod populacije D – donjeg toka Dunava (na 8 lokusa) i populacije A – gornjeg toka Dunava (7 lokusa), dok su populacije B – Tise (5 lokusa) i C – Save (4 lokusa) pokazale manja odstupanja. Sve ovo ukazuje na postojanje značajnog odstupanja od Hardy-Weinbergove ravnoteže na sveukupnom nivou istraživanih populacija. Uzroci odstupanja od ravnoteže utvrđeni su F statistikom (Fis, Fst i Fit).

Vrednosti koeficijenta inbridinga (Fis) po lokusima i po populacijama su pozitivne, sa izuzetkom lokusa WPMS_17 koji ima vrednost -0.021 koja nije uticala na sveukupan rezultat. Ukupna pozitivna vrednost (Fis = 0.132) koja se statistički značajno razlikuje od nule ($p = 0.0000$), ukazuje na postojanje viška homozigota od predviđenog u uslovima ravnoteže. Višak homozigota upućuje na postojanje inbridinga koji može biti uzrok uočenog odstupanja od *Hardy-Weinbergove* ravnoteže. Međutim, kao potencijalni uzrok manjka heterozigotnosti je mogućnost prisustva nultih alela, koji nastaju kao posledica mutacija na mestu vezivanja prajmera ili postojanja *Wahlund*-ovog efekta, koji nastaje kao posledica prisustva subpopulacija u okviru proučavanih populacija (Pospíšková i Bartáková 2004).

Postojanje inbridinga je evidentno na osnovu dobijenih Fis vrednosti ($Fis < 0$), koje su pokazale jednako visoke vrednosti na svim lokusima (Pospíšková i Šálková 2006) i viših vrednosti očekivane od uočene heterozigotnosti. Međutim inbriding je još uvek na malom nivou čemu u prilog govore zabeležene visoke vrednosti heterozigotnosti i bogastva alela po populacijama, tako da je unutarpopulaciona varijabilnost i dalje značajna. Slične vrednosti je zabeležio Jelić *et al.* (2014) u 12 populacija crne topole duž Dunavskog regiona (Fis = 0.126). Višak homozigota zabeležili su i Pospíšková i Šálková (2006), Smulders *et al.* (2008) i Rathmacher *et al.* (2009), s tim da su ovde vrednosti koeficijenta inbridinga bile izuzetno male i to u rasponu 0.027–0.030. Nasuprot navedenim podacima, i druga istraživanja na bazi mikrosatelitnih lokusa pokazala su višak heterozigota (Fis = -0.091, van Dam *et al.* 2002a; Fis = -0.077, Imbert i Lefèvre 2003; Fis = -0.015, Pospíšková i Bartáková 2004). Prema navedenim literaturnim podacima (tabela 78) koja pokrivaju

brojne populacije crne topole širom Evrope, može se primetiti sukcesivno smanjenje heterozigotnosti i porast homozigotnosti u protekloj deceniji. Iako su najveće vrednosti koeficijenta inbridinga zabeležene u ovde istraživanim populacijama, unutarpopulaciona varijabilnost je i dalje na značajnom nivou kao i kod drugih populacija, tako da se stabilnost populacija ne dovodi u pitanje.

Postojanje inbridinga je zabeleženo i kod drugih vrsta topola širom sveta: *Populus alba* L. (Fis = 0.39, Lexer *et al.* 2005; Fis = 0.38, van Loo *et al.* 2008), *Populus trichocarpa* Torr.&Gray (Fis = 0.293, Ismail 2010; Fis = 0.058, Slavov *et al.* 2009), *Populus tremula* L. (Fis = 0.055, Lexer *et al.* 2005; Fis = 0.120, Suvanto i Latva-Karjanmaan 2005; Fis = 0.197, Hall *et al.* 2007) i mnogih drugih (tabela 79).

Diferencijacija između istraživanih populacija pokazala se kao mala (ukupno $F_{st} = 0.043$), ali ipak statistički značajno različita od nule ($p = 0.0000$). Približne vrednosti su zabeležene i kod drugih populacija crne topole koje su se prostirale na relativno malim područjima istraživanja. Pospíšková i Bartáková (2004) su u Češkoj u dolini reke Morave ispitivale varijabilnost 4 populacije i zabeležile malu međupopulacionu diferenciranost ($F_{st} = 0.052$). Zatim 2 populacije u donjem toku reke Rajne ($F_{st} = 0.053$, Gebhardt *et al.* 2002) i 3 populacije gornjeg toka Rajne ($F_{st} = 0.50$, van Dam *et al.* 2002b) pokazuju isto malu diferenciranost na međupopulacionom nivou. Imbert i Lefèvre (2003) su ispitali čak 22 populacije duž 106 kilometara reke Drom, ali s obzirom na malo područje istraživanja diferenciranost na međupopulacionom nivou je opet bila mala ($F_{st} = 0.047$). Nasuprot ovome, istraživanja sprovedena na velikim područjima pokazuju znatno veću diferenciranost između populacija. Naime, van Dam *et al.* (2002) su svoje istraživanje sprovedeli na nivou 23 populacije duž 9 zemalja Evrope i 6 rečnih sistema, gde je ukupna vrednost fiksacionog indeksa bila 0.314. Velika genetička diferencijacija se pokazala i između rečnih sistema i između populacija u okviru rečnih sistema. Do signifikantnih razlika između populacije u okviru i između rečnih sistema došli su i Smulders *et al.* (2008), koji su za svoja istraživanja obuhvatili 17 populacija duž 7 rečnih sistema u Evropi. Ovi autori navode da su manje razlike primećene između populacije istog rečnog sistema gde je F_{st} varirao od 0.002 (dve populacije reke Ebro, Španija) do 0.0037 (dve populacije

na Dunavu, Austrija), navodeći neometan protok gena kao razlog. Ukupna vrednost F_{st} bila je 0.081, koja je razdvajala populacije različitih rečnih sistema istraživanog područja. Storme *et al.* (2004) su ispitivali diverzitet crne topole iz devet banki gena (devet evropskih zemalja), pri čemu je materijal podeljen u 19 regiona na osnovu geografskog položaja. Na nivou mikrosatelitnih markera, diferencijacija između populacija bila je 0.110. Nasuprot ovome Jelić *et al.* (2014) koji su obuhvatili veliko područje istraživanja, 12 populacija duž celog toka Dunava dobili su izuzetno malu F_{st} vrednost (0.027), koja je ukazivala na malu diferencijaciju između populacija i koja se objašnjava činjenicom da ove populacije pripadaju istom rečnom toku i da je najveći broj uzorkovanih populacija smešten u srednjem toku Dunava. Međutim, svi ovi rezultati su u saglasnosti sa principom koji kaže da nizak diverzitet između populacija zavisi od efikasnosti protoka gena (Pospíšková i Bartáková 2004). Niska međupopulaciona varijabilnost na nivou molekularnih markera primećena je na primer i kod populacija *Fraxinus excelsior* L. na području Bosne i Hercegovine ($F_{st} = 0.023$, Ballian *et al.* 2008) i populacija *Fagus sylvatica* L. na jugu Evrope ($F_{st} = 0.030$) i u centralnom delu Evrope ($F_{st} = 0.040$, Comps *et al.* 2001). I kod četinarara se pokazala veća varijabilnost na individualnom nivou, a relativno manja između populacija (Edwards i Hamrick 1995; Hamrick i Godt 1996; Nybom i Bartisch 2000; Nybom 2004).

Manja diferencijacija između istraživane četiri populacije Vojvodine svakako se objašnjava postojanjem protoka gena, što je potvrđeno i računanjem broja migranata po generaciji ($N_m = 5.564$; $N_m > 4$), koji nam ukazuje na postojanje panmiktične populacije. Ista situacija je primećena i kod drugih populacija istraživanih na manjim područjima.

Tabela 79. Usporedni prikaz literaturnih podataka varijabilnosti populacija topola širom sveta baziranih na mikrosatelitnim markerima (detaljnije u Slavov i Zhelev 2010, modifikovano Čortan 2014).

Vrsta	#loci	#pop	Ho	He	Fis	Fst	Nm	Referenca
<i>P. deltooides</i>	10	-	0.23	-	-	-	-	Rahman i Rajora (2002)
<i>P. balsamifera</i>	10	-	0.35	-	-	-	-	Rahman i Rajora (2002)
<i>P. trichocarpa</i>	9	47	0.6	0.8	0.293	0.078	-	Ismail <i>et al.</i> (2010)
	10	2	0.71	0.77	0.058	/	-	Slavov <i>et al.</i> (2009)
<i>P. alba</i>	20	2	0.38	0.39	0.021	/	-	Lexer <i>et al.</i> (2005)
	19	1	0.37	0.38	0.027	/	-	van Loo <i>et al.</i> (2008)
<i>P. tremula</i>	20	2	0.47	0.5	0.055	/	-	Lexer <i>et al.</i> (2005)
	9	3	0.35	0.41	0.120	0.117	-	Suvanto i Latva - Karjanmaan (2005)
	25	12	0.5	0.62	0.197	0.015	-	Hall <i>et al.</i> (2007)
<i>P. tremuloides</i>	4	4	0.56	0.72	0.201	0.032	-	Wyman <i>et al.</i> (2003)
	16	11	0.41	0.45	0.093	0.045	-	Cole (2005)
	4	-	0.47	0.67	0.300	/	-	Namroud <i>et al.</i> (2005)
<i>P. davidiana</i>	5	5	-	-	-	0.213	-	Lee <i>et al.</i> (2001)
<i>P. tomentosa</i>	20	9	0.572	0.446	-0.267	0.053	-	Du <i>et al.</i> (2012)
<i>P. simonii</i>	20	16	0.511	0.591	0.265	0.142	-	Wei <i>et al.</i> (2013)
<i>P. euphratica</i>	8	20	0.932	0.787	-0.228	0.093	2.446	Wang <i>et al.</i> (2011)

Nloci – broj lokusa. Npop – broj populacija, Ho i He – uočena i očekivana heterozigotnost, Fis – koeficijent inbridinga, Fis - fiksacioni ideks, Nm - protok gena po generaciji.

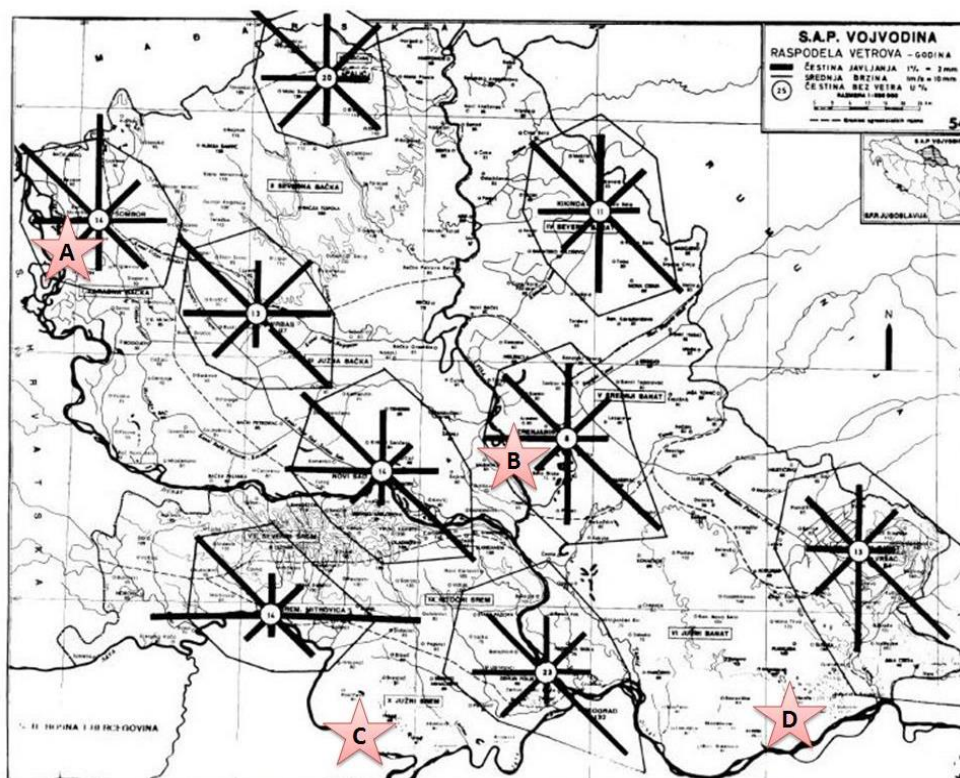
Sva do sada, pomenuta istraživanja populacija crne topole na osnovu izračunatih vrednosti F statistike, pokazala su veliku varijabilnost na unutarpopulacionom nivou, a malu varijabilnost na međupopulacionom nivou, koje su potvrđene i na osnovu analize molekularne varijanse (AMOVA). AMOVA je pomogla da se razdvoje nivoi varijabilnosti kako bi videli koji je njihov udeo u sveukupnoj varijabilnosti. Varijabilnost od svega 4.31% utvrđena je između četiri istraživane populacije Vojvodine, varijabilnost između individua unutar populacija je 12.16%, dok najveća varijabilnost potiče od variranja između individua

na nivou svih istraživanih populacija i iznosi 83.53%. S obzirom na veliki ispitivan broj istraživanih populacija, Smulders *et al.* (2008) su imali malo drugačiju hijerarhijsku podelu sveukupne varijabilnosti, gde je sa 7.95% predstavljena varijabilnost između rečnih slivova, 1.63% varijabilnost između populacija u okviru jednog sliva i najveći procenat varijabilnosti od 90.42% bio je u okviru populacije na individualnom nivou. Slične proporcije su utvrđene i kod nekih drugih vrsta topola, naprimer kod *Populus tomentosa* Carr. varijabilnost između 9 populacija bila je 14.6% (Du *et al.* 2012), varijabilnost između 16 populacija *Populus simonii* Carr. bila je 14.2% (Wei *et al.* 2013), a između 47 populacija *Populus trichocarpa* Torr.&Gray 6.98% (Ismail 2010) i 20 populacija *Populus euphratica* Oliv. 5.21% (Wang *et al.* 2011). Međutim, ova mala diferenciranost između populacija nije samo slučaj kod topola, već i kod drugih vrsta, kada je moguć neometan protok gena.

Poređenjem parova populacija utvrđeno je koji se to parovi najviše, odnosno najmanje međusobno razlikuju. Nei genetičke distance i Fst distance su se po rezultatima poklopile, a rezultati su bili statistički značajno različiti od nule u svim slučajevima poređenja ($p = 0.0000$). Nei genetičke distance su se kretale u proseku od 0.188 do 0.397, a Fst distance od 0.020 do 0.039. Obe su pokazale najveću udaljenost između populacija A – gornjeg toka Dunava i C – Save, a najmanju udaljenost između populacija B – Tise i D – donjeg toka Dunava. Geografske distance, izračunate na osnovu koordinata populacija, kretale su se od 66 do 204 km.

Mantelov test, koji dovodi u korelaciju genetičke i prostorne distance, pokazuje pozitivnu korelaciju koja nije statistički značajna ($r = 0.5590$; $p > 0.05$), što znači da prostorna udaljenost između istraživanih populacija nije faktor koji utiče na njihovu genetičku diferenciranost. Kao geografski faktori koji mogu da utiču na veću genetičku udaljenost populacija navode se struktura rečnog sistema, dominantan vetar, nadmorska visina, postojanje planinskih venaca i druge fizičke barijere koje utiču na protok gena (Storme *et al.* 2004, Imbert and Lefèvre 2003, Legionnet i Lefèvre 1996, Cottrell *et al.* 2005, Du *et al.* 2012, Wei *et al.* 2013, Perović 2014).

S obzirom na to da se svi rečni tokovi spajaju u Dunavu, u pravcu ka populaciji D, može se zaključiti da je deo disperzije semena usmeren u tom pravcu. Međutim, vetar koji preovladava na ovom području je košava čiji je pravac jugoistok-severozapad (suprotan od sliva Dunava), što upućuje na smer disperzije polena i dela semena. Smatra se da je disperzija polena na duge distance efektivniji način protoka gena od disperzije semena (Rathmacher *et al.* 2009, Imbert i Lefèvre 2003, Pospíšková i Šálková 2006), tako se slobodno može pretpostaviti da se primaran protok gena odvija u pravcu jugoistok-severozapad kao vetar. Košava najjače i najčešće duva u jesen, zimu i u rano proleće, što se poklapa sa periodom disperzije polena. Najjače duva u dolini Dunava između Velikog Gradišta i Novog Sada, a idući dalje ka zapadu, u pravcu ove linije, njena brzina se smanjuje (Milosavljević 1990). Jačina i pravac vetra dovedeni u korelaciju sa varijabilnošću istraživanih populacija mogu da nam potvrde pretpostavljeni smer protoka gena iz pravca populacije D – donjeg toka Dunava ka drugim istraživanim populacijama.



Karta 5. Prikaz raspodele vetrova na području Vojvodine i istraživanih populacija (Katić 2008, mod Čortan 2014). Legenda: Populacija A - gornjeg toka Dunava, B - Tise, C - Save, D - donjeg toka Dunava.

Populacija D – donjeg toka Dunava je populacija sa najvećom utvrđenom varijabilnošću, najvećim brojem alela, najvećim alelskim bogastvom, a i sa najvećim brojem jedinstvenih alela i od koje po pretpostavci počinje protok gena u okviru našeg istraživanog područja. Gledajući od populacije D – donjeg toka Dunava primećena su značajna opadanja genetičke bliskosti. S obzirom na to da košava najjače duva u donjem delu Banata, gde najčešće duva iz pravca jug-jugoistok, primećuje se najveća genetička bliskost populacije D – donjeg toka Dunava sa populacijom B – Tise ($F_{st} = 0.020$). Potom slabi u pravcu Srema ka populaciji C – Save, gde duva iz pravca jugoistoka, gde se primećuje značajno opadanje genetičke distance između populacija D – donjeg toka Dunava i C – Save ($F_{st} = 0.036$). Od pravca Novog Sada ka populaciji A – gornjeg toka Dunava, gde košava duva iz pravca jugoistoka, njena brzina još više slabi, tako da je genetička distanca između populacija D – donjeg toka Dunava i A – gornjeg toka Dunava velika ($F_{st} = 0.039$). Ne sme se isključiti ni faktor pravca toka reka, gde se svi rečni tokovi spajaju u Dunavu, u pravcu ka populaciji D – donjeg toka Dunava. Između populacija A – gornjeg toka Dunava i C – Save primećena je najveća genetička distanca od ostalih parova populacija ($F_{st} = 0.045$). Ovo se objašnjava postojanjem prepreka koje ometaju protok gena. Ove dve populacije se nalaze na obalama reka (Dunav i Sava) čiji se tokovi tek nizvodno spajaju što onemogućuje protok gena na ovaj način. Između ovih populacija se nalazi Fruška gora, koja sprečava protok gena vetrom. Slična situacija je uočena u Francuskoj, gde populacije crne topole reke Loara i reke Rona razdvaja planinski venac (Storme *et al.* 2004), čime je uzrokovana njihova velika diferenciranost. Wei *et al.* (2013) navodi planinski venac Funiu u Kini kao razlog međupopulacione diferenciranosti nekoliko populacija *Populus simonii* Carr. Za razliku od populacija A – gornjeg toka Dunava i C – Save, populacije A – gornjeg toka Dunava i B – Tise, koje se isto nalaze na obalama različitih reka i koje se nizvodno spajaju, genetički su mnogo sličnije ($F_{st} = 0.028$). Naime, kod ove dve populacije protok gena se odvija neometano vetrom, koji duva iz pravca jugoistoka ka populaciji A – gornjeg toka Dunava.

Prema istraživanjima koja su se bavila tematikom protoka gena između populacija topola, kao razlog kratke disperzije semena navodi se njegova veličina i težina u poređenju sa polenom, kao i kratak period vitalnosti semena (Di Fazio 2002, Imbert i Lefèvre 2003, Di Fazio *et al* 2004, Pospíšková i Šálková 2006, Rathmacher 2010, Bialozyt 2012). Veličina polena crne topole, koji je u prečniku oko 26 μm (van Blohn *et al.* 2005), nalazi se u donjim granicama vrednosti veličine polena drugih vrsta koje se oprašuju vetrom (17–58 μm , Sousa i Hattemer 2003), dok je veličina semena oko 2 mm (Lefèvre *et al.* 2001, Dowkin *et al* 2014). Imbert i Lefèvre (2003) su u svom istraživanju utvrdili da se protok gena duž populacija reke Drome odvija isključivo polenom i da je distanca disperzije semena ograničena na 1–3 km. Bialozyt (2012) u svom istraživanju dolazi do rezultata koji su utvrdili da se preko 75% efektivnog oprašivanja dešava na distanci manjoj od 1 km, a veoma mali procenat je zabeležen na distanci većoj od 2 km. Tabbener i Cotrell (2003) su konstatovali izuzetno malu distancu oprašivanja od svega 25–350 m, ove rezultate potvrđuju Pospíšková i Šálková (2006) koje su u okviru populacije od 65 odraslih individua i 30 sadnica utvrdile distancu efektivnog oprašivanja od 10–230 m. U istom istraživanju utvrđene su i distance disperzije semena koje su bile u rasponu od 163–370 m. U istraživanju Rathmacher *et al.* (2009) distance efektivnog oprašivanja su bile u rasponu od 5–8200 m, u proseku 582 m, gde se navodi da se najveći procenat efektivnog oprašivanja dogodi na distanci od 1 km, a svega 4% pređe distancu od 2 km. Kada je u pitanju distanca disperzije semena isti autori navode manje distance, u rasponu 23–6923 m, gde se najveći procenat prenese do distance od 1 km, a svega 1% polena pređe distancu od preko 2 km. S obzirom na ograničenu efektivnu disperziju polena i semena, isti autori predlažu da se u okviru granica disperzije potencijalnih roditeljskih individua obezbede nove površine pogodne za regeneraciju crne topole. Budući da se seme raznosi na male distance, autori predlažu da potencijalne površine za regeneraciju crne topole budu na maksimalnoj distanci od 500 m izvora semena, kako bi se postojeći genetički diverzitet preneo na sledeću generaciju. Najveći deo polena se prenese do udaljenosti od 1 km, što treba uzeti u obzir prilikom pravljenja strategija konzervacije, kako bi se omogućio uspešan protok gena između postojećih metapopulacija, čime bi se sačuvale i unapredile postojeće populacije.

Jelić *et al.* (2014) su zabeležili slične genetičke distance između analiziranih populacija duž Dunava. Interesantno je izdvojiti da je u okviru 12 istraživanih populacija duž celog toka Dunava, bila jedna populacija u dolini reke Save u Hrvatskoj, koja se nije značajno izdvajala od dunavskih populacija. Najveća razlika je primećena između prostorno najudaljenijih populacija, populacije u Nemačkoj koja je najbliža izvoru Dunava i populacije u Rumuniji, koja se nalazi na ušću Dunava u Crno more ($F_{st} = 0.0694$). Populacije srednjeg toka Dunava (Austrija, Slovačka, Mađarska, Hrvatska i Srbija) pokazale su manje razlike ($F_{st} = 0.003-0.0349$), dok populacije iz Nacionalnog parka Dunav–Drava iz Mađarske, Nacionalnog parka Kopački Rit iz Hrvatske i Specijalnog rezervata prirode Gornje Podunavlje nisu pokazale statistički značajne razlike, pri čemu se u obzir mora uzeti da su to populacije koje se nalaze u neposrednoj blizini tj. graniče se jedna sa drugom.

S obzirom na to da je utvrđena mala genetička distanca između istraživanih populacija crne topole u Vojvodini PCoA, analiza koja je urađena na individualnom nivou pokazuje jasno preklapanje populacije B – Tise sa ostalim populacijama, dok se populacije A – gornjeg toka Dunava, C – Save i D – donjeg toka Dunava međusobno samo graniče. Klaster analize koje su urađene posebno na osnovu analize Nei genetičkih distanci, morfoloških i anatomskih karakteristika grupišu populacije B – Tise i D – donjeg toka Dunava u jedan klaster, njima najbliža genetički, a i prostorno je populacija C – Save dok se populacija A – gornjeg toka Dunava jasno diferencira u odnosu na druge populacije kao najudaljenija i prostorno i genetički.

Na osnovu dendrograma klaster analiza urađenih na osnovu morfometrijskih svojstava listova, anatomskih karakteristika listova i na osnovu Nei genetičkih distanci, može se konstatovati potpuno identično grupisanje analiziranih populacija. Naime, populacije B, C i D čine jednu homogenu grupu, dok se populacija A jasno izdvaja na svim nivoima istraživanja. Genofond populacije A, koja se nalazi u gornjem toku Dunava kroz Srbiju, odlikuje se najmanjom unutarpopulacionom varijabilnošću, analiziranim morfološkim i anatomskim svojstvima listova, najmanjim brojem efektivnih alela, najmanjim bogastvom alela kao i najmanjim brojem jedinstvenih alela što govori o

relativno siromašnom genofondu ove populacije, čija je erozija evidentna. Sa aspekta konzervacije i usmerenog korišćenja raspoloživog genofonda analiziranih populacija, posebnu pažnju treba usmeriti na populaciju A – gornjeg toka Dunava, koja zahteva definisanje adekvatnih mera *in situ* i *ex situ* konzervacije u cilju očuvanja raspoloživog genofonda. U oplemenjivačke svrhe naročito interesantnom se može smatrati populacija D – donjeg toka Dunava, koja se odlikuje najvećom utvrđenom varijabilnošću, najvećim brojem alela, najvećim alelskim bogastvom kao i najvećim brojem jedinstvenih alela, predstavljajući tako dobru polaznu osnovu za dalje usmereno korišćenje raspoloživog genofonda.

Rezultati sprovedenih analiza generalno upućuju na postojanje još uvek značajnog diverziteta istraživanih populacija na unutarpopulacionom nivou, dok je na međupopulacionom nivou diverzitet relativno mali. Postoji nekoliko faktora koji mogu da utiču na ovakav obrazac genetičke varijabilnosti, koji je karakterističan i za druge drvenaste vrste (Adams 1992, Hamrick *et al.* 1992, Edwards i Hamrick 1995, Nybom and Bartish 2000, Ballian *et al.* 2008 i drugi). Kod vrsta koje se oprašuju vetrom zabeležena je generalno mala prosečna međupopulaciona varijabilnost od oko 8% (Hamrick *et al.* 1992). Kako se istraživane populacije nalaze na relativno malom području istraživanja, protok gena između njih je i više nego moguć. Prema Hedrick (2004) razmena gena između populacija nesumnjivo utiče na povećanje unutarpopulacione varijabilnosti, povećavajući time genofond date populacije, dok se razlike između populacija smanjuju s obzirom na to da se broj zajedničkih gena povećava. Mala genetička diferenciranost između populacija navodi na pretpostavku da je ovo ustvari bila jedna velika populacija koja je pod uticajem ljudskih aktivnosti redukovana u korist evroameričkih topola, ili su potisnute regulacijama rečnih tokova ili stvaranjem vodenih akumulacija (Tucović 1986). Herpka (1979) pominje da su regulacioni radovi počeli još u XIX veku od kada su stanišni uslovi izmenjeni, a time i otežan prirodan tok obnove ritskih šuma. Isti autor navodi da su prve evroameričke topole unete na ovo područje krajem XIX veka iz zapadne Evrope kada značaj autohtonih vrsta počinje da se smanjuje. Posle Prvog svetskog rata, zbog nestašice drveta, Evropa se okreće ka prirodnim resursima naših ritskih šuma, kada počinju intenzivna osnivanja novih zasada

evroameričkih kultivara (Marković 1986). Uzrok male međupopulacione diferenciranosti može biti i starost uzorkovanih individua, procenjene starosti preko 70 godina, koje su zadržale njihov „istorijski“ diverzitet, kada su ove populacije bile povezane u jednu. U prilog ovom mora se pomenuti da su prve kulture posle Prvog svetskog rata bile osnovane od sadnica proizvedenih vegetativnim putem iz reznica uzetih sa okolnih stabala domaće crne topole (Marković 1986), tako da je postojeći genofond tada očuvan u još jednoj generaciji.

Upoznavanje genetičke strukture analiziranih populacija crne topole koje se nalaze u slivovima tri najveće reke na području Vojvodine predstavlja značajan doprinos u očuvanju i obnovi populacija ove vrste. Strategiju obnove treba voditi u pravcu zamene zasada euroameričke topole domaćom crnom topolom, u skladu sa opštim osnovama gazdovanja šumama. Obnovljene i sačuvane autohtone populacije predstavljaju važan prilog u očuvanju složenosti ekosistema ritskih šuma (Kajba *et al.* 2005).

Očuvanje genofonda crne topole na području Vojvodine može se ostvariti ako se osigura optimalna mogućnost prirodnog obnavljanja (pojava malata), spreči gubitak genetskog diverziteta i gubitak individualne sposobnosti opstanka u narednim generacijama kao i identifikovanje i očuvanje lokalnih i regionalnih genetskih baza. Takođe, potrebno je intenzivirati selekciju, razmnožavanje i testiranje klonova domaće crne topole u cilju dobijanja kvalitetnog sadnog materijala za obnovu sastojina ritskih šuma. Neophodna je i selekcija plus varijanti iz mlađih prirodnih populacija, budući da je na ovaj način moguće selekcionisati nove genotipove koji će biti dobro adaptirani na specifična lokalna staništa (Kajba *et al.* 2005).

7. ZAKLJUČCI

- Na osnovu morfometrijskih analiza listova crne topole utvrđeno je da su najveći listovi zabeleženi kod populacije B – Tise, dok su najmanji kod populacije C – Save. Najokruglastiji listovi su kod populacije A – gornjeg toka Dunava, a najizduženiji kod populacije D – donjeg toka Dunava.
- Na nivou analiziranih populacija može se reći da listovi crne topole na području Vojvodine imaju prosečnu dužinu 90.06 mm, širinu 70.36 mm, dužinu peteljke 51.93 mm, ugao između prvog nerva i horizontale 43.93° i dužinu celog lista 141.99 mm.
- Najmanju varijabilnost morfometrijskih parametara lista između test stabala u svim istraživanim populacijama pokazuju parametri koji su najpodložniji faktorima životne sredine, a to su širina (b) i dužina lista (a), ukupna dužina lista (g) i odnos dužine i širine lista (ba), dok najveću varijabilnost pokazuju parametri za koje se smatra da su pod jakom genetičkom kontrolom, a to su širina lista na 1 cm od samog vrha lista (e), dužina peteljke (c), rastojanje između osnove lista i najšireg dela lista (f) kao i ugao između prvog nerva i horizontale (d).
- Rezultati analize varijanse morfometrijskih parametara lista pokazuju postojanje statistički značajnih razlika na unutarpopulacionom nivou, tj. između stabala posebno u svakoj populaciji na nivou značajnosti $p \leq 0.001$. Razlike između populacija nisu statistički značajne za većinu analiziranih parametara (dužina lista – a, dužina peteljke – c, širina lista na 1 cm od samog vrha, dužina celog lista – g i svi izvedeni parametri – ba, ea, fa, $p \geq 0.05$).
- Prema kanonijskoj diskriminantnoj analizi populacija A – gornjeg toka Dunava se jasno razdvaja od populacije C – Save i D – donjeg toka Dunava prema prvoj CDA osi posmatranja, a morfometrijski parametri koji najviše doprinose razlikama između ovih populacija su: dužina lista (a), širina lista (b) i odnos dužine i širine lista (ba).

- Populacija sa prosečno najvećom gustinom stoma je populacija D – donjeg toka Dunava. Populacija B – Tise se izdvaja kao populacija sa najdužim otvorom stoma dok populacija A – gornjeg tok Dunava sa najvećom širinom otvora stome. Po obliku populaciju B – Tise karakteriše najizduženiji oblik stome i otvora stome.
- Najveću varijabilnost unutar test stabala istraživanih populacija pokazuje širina otvora stome lica (bl) i naličja (bn) lista, kao i gustina stoma, što je u direktnoj vezi sa mikrostanišnim uslovima, dok je najmanja varijabilnost konstatovana kod dužine stoma lica (Al) i naličja (An), što ukazuje na to da je ova karakteristika stabilnija tj. da nije pod snažnim uticajem okoline.
- Na nivou analiziranih populacija može se reći da crna topola na području Vojvodine ima gustinu stoma na licu lista svetlosti u proseku $46.95/\text{mm}^2$, a na naličju $164.75/\text{mm}^2$, dok je na listu senke gustina nešto manja gde na licu ima $44.63/\text{mm}^2$, a na naličju $159.85/\text{mm}^2$. Dužina stoma lista svetlosti na licu lista je $28.86\ \mu\text{m}$, a širina $18.71\ \mu\text{m}$, dok je na naličju dužina $28.64\ \mu\text{m}$, a širina $18.66\ \mu\text{m}$. Kod lista senke dužina stoma lica lista je $28.19\ \mu\text{m}$, a naličja 18.63 , dok je na naličju dužina $28.34\ \mu\text{m}$, a širina $18.30\ \mu\text{m}$.
- Gustina stoma na licu lista je bila znatno manja od gustine stoma naličja lista, čiji odnos iznosi u proseku 0.29 , dok su dimenzije stoma lica i naličja sličnih vrednosti. Negativna korelacija gustine i veličine stoma, koja nije statistički značajna, zapažena je kod istraživanih populacija. Razlike u gustini i dimenzijama stoma lista svetlosti i senke crne topole su minimalne, gde list svetlosti u proseku pokazuje neznatno veću gustinu i dimenzije stoma od lista senke.

- Rezultati analize varijanse stomatalnih karakteristika listova crne topole pokazuju postojanje statistički značajnih razlika na unutarpopulacionom nivou tj. između stabala posebno u svakoj populaciji na nivou značajnosti $p \leq 0.001$ i $p \leq 0.05$. Razlike između populacija nisu statistički značajne za većinu analiziranih parametara, dok su statistički značajne razlike između populacije utvrđene kod parametara lista svetlosti za dužinu otvora stoma lica lista (al) i koeficijent oblika otvora stoma lica lista (KO ab l), a kod listova senke za dužinu otvora stome lica (al) i naličja (an) lista, koeficijent oblika otvora stome lica (KO ab l) i naličja (KO ab n).
- Prema kanonijskoj diskriminantnoj analizi gde se populacije A – gornjeg toka Dunava i B – Tise jasno razdvajaju od populacija C – Save i D – donjeg toka Dunava prema prvoj CDA osi posmatranja, a analizirani stomatalni parametri koji najviše doprinose razlikama između ovih populacija su: dužina stoma lica (Bl), dužina otvora stome naličja (bn) i koeficijent oblika otvora stoma naličja lista (KO ab n).
- Analiza genetičke varijabilnosti crne topole na osnovu 12 SSR markera utvrdila je prisustvo 179 alela. Prosečan broj alela po lokusu po populaciji 10.292, pri čemu je populacija A – gornjeg toka Dunava imala najmanje (8.8667), a populacija D – donjeg toka Dunava najviše (11.417) alela po lokusu.
- Ukupno je zabeleženo 40 jedinstvenih alela, pri čemu je populacija D – donjeg toka Dunava imala čak 16, a populacija A – gornjeg toka Dunava svega 2 alela.
- Populacija A – gornjeg toka Dunava se ističe najmanjom zabeleženom varijabilnošću, kao i najmanjim brojem alela, najmanjim brojem efektivnih alela, najmanjim bogastvom alela kao i najmanjim brojem jedinstvenih alela. Nasuprot nje nalazi se populacija D – donjeg toka Dunava koja se odlikuje najvećom utvrđenom varijabilnošću, najvećim brojem alela, najvećim alelskim bogastvom kao i najvećim brojem jedinstvenih alela.

- Heterozigotnost u okviru istraživanih populacija je prilično visoka što implicira na veliku varijabilnost na nivou populacija. Upoređivanjem ovih heterozigotnosti na nivou pojedinačnih populacija i na sveukupnom nivou, zapaža se da je uočena heterozigotnost (0.70313) manja od očekivane (0.80777), što upućuje na pozitivnu vrednost Fis indeksa ($Fis > 0$), a tim i uticaj inbridinga.
- Fis vrednosti u istraživanim populacijama imaju pozitivne vrednosti ($Fis > 0$) koje su neznatno veće od nule (u opsegu od 0.12291 do 0.13661; $p = 0.0000$), na osnovu kojih se može zaključiti da inbriding postoji, ali još uvek nije značajno zastupljen, tako da je varijabilnost na unutarpopulacionom nivou i dalje značajna. Vrednosti Fst po lokusu su u rasponu od 0.140 (PMGC_2550) do 0.005 (PMGC_2163), dok ukupna izračunata vrednost iznosi 0.043. Ova vrednost ukazuje na nizak nivo diferencijacije između populacija ali svakako statistički značajno različit od nule ($p = 0.0000$).
- AMOVA je pokazala da je najmanji deo varijabilnost od svega 4.31% utvrđen između istraživanih populacija, varijabilnost između individua u okviru populacija bila je 12.16%, dok je najveća varijabilnost potiče od unutarindividualnog variranja i iznosi 83.53%.
- Najveće Nei i Fst genetičke distance su zabeležene između populacija A – gornjeg toka Dunava i C – Save (0.397 i 0.045) pokazujući tako najveću diferenciranost između tih populacija, a najmanje distance između populacija B – Tise i D – donjeg toka Dunava (0.188 i 0.020), koje ukazuju na najveću genetičku sličnost između tih populacija.
- Klaster analiza zasnovana posebno na analizi morfometrijskih i stomatalnih parametara lista kao i na SSR analizi pokazuje iste rezultate, pri čemu se populaciju B – Tise i D – donjeg toka Dunava grupiše u jedan klaster kao nasličnije populacije, dok se populacije A – gornjeg toka Dunava i populacija C – Save naknadno vezuju za postojeći klaster i predstavljaju najudaljenije populacije, od kojih se populacija A – gornjeg toka Dunava najviše izdvaja.

- Korelacija između prostornog rasporeda istraživanih populacija i njihovih Nei genetičkih distanci analizirana pomoću Mantelovog testa pokazuje pozitivnu korelaciju koja nije statistički značajna ($r = 0.5590$; $p = 0.2540$), što znači da prostorna udaljenost između istraživanih populacija ne utiče na njihovu genetičku diferenciranost.
- Istraživane populacije crne topole na području Vojvodine nalaze se u istim klimatskim uslovima i sličnim staništima na obalama najvećih reka Vojvodine, tako da se dobijena unutarpopulaciona varijabilnost na svim istraživanim nivoima može biti uzrokovana izrazitom heterogenošću analiziranih genotipova ovih populacija.
- Visoka unutarpopulaciona i niska međupopulaciona varijabilnost može da ukaže i na značajnu razmenu genetskog materijala, čime se ruše razlike između populacija a jača varijabilnost unutar populacija.

8. LITERATURA

1. (1992): *Convention on Biological Diversity*. United Nations, <https://www.cbd.int/doc/legal/cbd-en.pdf> (posećeno 30.12.2014. god)
2. (2014): Normale za sinoptičke stanice, www.hidmet.gov.rs/ciril/meteorologija/klimatologija_srednjaci.php (posećeno: 25.12.2014)
3. Aasamaa K., Sober A., Rahi M. (2001): *Leaf anatomical characteristics associated with shoot hydraulic conductance, stomatal conductance and stomatal sensitivity to changes of leaf water status in temperate deciduous trees*. Australian Journal of Plant Physiology, 28:765–774.
4. Adams, W.T. (1992): *Gene dispersal within forest tree populations*. New Forests, 6: 217-240.
5. Al Afas, N., Marron, N., Ceulemans, R. (2006): *Clonal variation in stomatal characteristics related to biomass production under short rotation coppice culture*. Environmental and Experimental Botany 58: 279-286.
6. Al Afas N., Marron N., Ceulemans R. (2007): *Variability in Populus leaf anatomy and morphology in relation to canopy position, biomass production and varietal taxon*. Annals of Forest Science, Vol 64(5): 521-531.
7. Alba M., Maestro C., Agundez D., Notivol E. (2002): *Advances in the preservation of genetic resources in Populus nigra L. Spain*, In: Genetic diversity in river population of European black poplar implications for riparian eco-system management. (van Dam, B.C., Bordacs, S. Eds.). Proceedings of the International Symposium held in Szekszard, May 16-20, (2001), Hungary (125-136).
8. Alimohamadi A., Asadi F., Aghdai R.T. (2012): *Genetic diversity in Populus nigra L. populations from west Iran*, Annals of Forest Research, 56(1) (165-178).
9. Arens P., Coops H., Jansen J., Vosman B. (1998): *Molecular genetic analysis of black poplar (Populus nigra L.) along Dutch rivers*, Molecular Ecology, 7 (11-18).
10. Ballian D., Čabaravdić A. (2005): *Međupopulacijska varijabilnost nekih morfoloških svojstava obične jele (Albies alba Mill.) iz središnje Bosne*, Radovi šumarskog instituta Jastrebarsko, 40(1) (5-18).
11. Ballian D., Škvorc Ž., Franjić J., Kajba K., Bogdan S., Bogunić F. (2005): *Procjena nekih morfoloških značajki munike (Pinus heldreichii Christ.) u djelu areala*. Šumarski list, 9-10, CXXIX (475-480).
12. Ballian D. (2006): *Biljezi i osnovne mjere genetičke varijabilnosti značajne u molekularno genetičkim istraživanjima*. Šumarski list, br 1-2, CXXX (41-46).
13. Ballian D., Mekić F. (2008): *Klonski arhiv Bosansko-Hercegovaačkih populacija crne topole (Populus nigra L.) u Žepču – podizanje i upotreba klonskog materijala*. Naše šume, 12/13 (16-24).

14. Ballian D., Monteleone I., Ferrazzini D., Kajba D., Belletti, P. (2008): *Genetic characterization of Common ash (Fraxinus excelsior L.) populations in Bosnia and Herzegovina*. Periodicum Biologorum, vol. 110, No 4 (323-328).
15. Ballian D., Memišević M., Bogunić F., Bašić N., Marković M., Kajba D. (2010): *Morfološka varijabilnost hrasta lužnjaka (Quercus robur L.) na području Hrvatske i zapadnog Balkana*. Šumarski list, 7-8, CXXXIV (371-386).
16. Ballian D., Bogunić F., Čabaravdić A., Pekeč S., Franjić J. (2012): *Population differentiation in the wild cherry (Prunus avium L.) in Bosnia and Hercegovina*. Periodicum Biologorum, Vol. 114, No 1 (43-54).
17. Ballian D., Hajrudinović A., Franjić J., Bogunić F. (2014): *Morfološka varijabilnost lista makedonskog hrasta (Quercus trojana Webb.) u Bosni i Hercegovini i Crnoj Gori*. Šumarski list, 3-4 (135-144).
18. Barber J.L., Thomas G.O., Kerstiens G., Jones K. C. (2004): *Current issues and uncertainties in the measurement and modelling of air-vegetation exchange and within - plant processing of POPs*. Environmental Pollution, 128 (99-138).
19. Barnes V.B., Han F. (1992): *Phenotypic variation of chinese aspens and their relationship to similar taxa in Europe and North America*. Canadian Journal of Borany, 71 (799-815).
20. Barrios E.P., Hernández B.C.R. (2003): *Phenology, growth and response to light of ciruelamexicana (Spondia purpurea L., Anacardiaceae)*. Economy Botany. Vol. 4 (481-491).
21. Barsoum N. (2001): *Regeneration - requirements and promotion measures*. In "EUFORGEN Technical Bulletin: In situ conservation of Populus nigra" (F.Lefèvre, N. Barsoum, B. Heinze, D. Kajba, Rotach P., de Vries S.M.G., and J.Turok, Eds.), IPGRI, Rome, Italy (16 – 24).
22. Bašić N., Kapić J., Ballian D. (2007): *Morfometrijska analiza varijabilnosti svojstva lista hrasta lužnjaka (Quercus robur L.) na području sjeverne Bosne*, Radovi šumarskog instituta Jastrebarsko, 42(1) (5-18).
23. Batos B., Bobinac M., Vilotić D. (2006): *Stomatal Variability of Common Oak (Quercus robur L.) Trees with Summer Flowering*. Proceedings. International Scientific Conference in Occasion of 60 Year of Operation of Institute of Forestry Belgrade Serbia Sustainable Use of Forest Ecosystems The Challenge of the 21st Century 8 – 10th November 2006. Donji Milanovac, Serbia (219-224).
24. Batos B. (2010): *Populaciona i individualna varijabilnost hemijskih markera – flavoida i morfo-anatomskih karakteristika hrasta lužnjaka (Quercus robur L.)*, Doktorska disertacija, Poljoprivredni fakultet Univerziteta u Novom Sadu.
25. Batos B., Vilotić D., Orlović S., Miljković D. (2010a): *Inter and intra-population variation of leaf stomatal traits of Quercus robur L. in Northern Serbia*, Archives of Biological Sciences, 62(4) (1125-1136).
26. Batos B., Vilotić D., Orlović S., Miljković D. (2010b): *Inter-population variation of leaf stomatal characteristics of Quercus robur L. leaves in five populations in Serbia*. First

- Serbian Forestry Congress „FUTURE WITH FOREST“, 11-13 November 2010, Belgrade, Serbia (47).
27. Bayramzadeh V. (2011): *Stomatal Characteristics of Fagus orientalis Lipsky in Geographically Separated Locations in the Caspian Forests of Northern Iran*. Research Journal of Environmental Sciences, 5 (836 – 840).
 28. Bayramzadeh V., Attarod P., Ahmadi M.T., Rezaemruabadi S.H.T. Kubo. (2011): *Does the climate of the origin control anatomical characteristics of the vessel elements as well as different foliar traits in Fagus crenata*. Journal of Forest Science, 57 (377–383).
 29. Beaulieu J., Leitch I., Patel S., Pendharkar A., Knight C. (2008): *Genome size is a strong predictor of cell and stomatal density in angiosperms*. New Phytologist, 179 (975 – 986).
 30. Bennett K.D., Tzedakis P.C., Willis K.J. (1991): *Quaternary refugia of north European trees*. J. Biogeography 18 (103–115).
 31. Benetka V., Mottl J., Vacková K., Pospíšková M. and Dubsy M. (1999): *Estimation of the introgression level in Populus nigra L. Populations by means of isozyme gene markers*. Silvae Genetica, 48(5) (218-223).
 32. Benetka V., Vacková K., Bartáková I., Pospíšková M. and Rasl M. (2002): *Introgression in black poplar (Populus nigra L. spp. nigra) and its transmission*. Journal of Forestry science, 48(3) (115-120).
 33. Berling D., Chaloner W. (1993): *The impact of atmospheric CO₂ and temperature change on stomatal density: Observations from Quercus robur lammas leaves*. Annals of Botany, 71 (231-235).
 34. Berry J., Beerling D., Franks P. (2010): *Stomata: key players in the earth system, past and present*. Current Opinion in Plant Biology, Vol. 13(3) (232-239).
 35. Bettarini I., Vaccari F., Miglietta F. (1998): *Elevated CO₂ concentrations and stomatal density: observations from 17 plant species growing in a CO₂ spring in central Italy*. Global change biology, Vol. 4(1) (17-22).
 36. Bialozyt R. (2012): *Gene flow in poplar – experiments. analysis and modelling to prevent transgene outcrossing*. iForest, 5 (147-152).
 37. Bisoffi S., Cagelli L. (1992): *Leaf shape as a tool for the discrimination among poplar clones*, Istituto di Sperimentazione per la Pioppicoltura, Casale Monferrato: 19.
 38. Bogdan S., Kajba D., Ivanković M., Gračan J. (2011): *Očuvanje genetske raznolikosti crnoga bora (Pinus nigra Arnold)*. Šume hrvatskoga Sredozemlja, (352).
 39. Booy G., Hendriks R.J.J., Smulders M.J.M., van Groenendael J.M., Vosman B. (2000): *Genetic diversity and the survival of populations*. Plant Biology, 2 (379–395).
 40. Bordács S., Borovic A. and Bach I. (2002): *Genetic diversity of natural populations and gene bank of Black Poplar in Hungary*. In: Genetic diversity in river population of European black poplar implications for riparian eco-system management. (van Dam, B.C., Bordacs, S. Eds.). Proceedings of the International Symposium held in Szekszard, May 16-20, (2001), Hungary (93-106).

41. Braatne J. H., Brunfeldt S. J., Hipkins V. D., Wilson B. L. (2006): *Naturalization of plains cottonwood (Populus deltoides subsp monilifera) along river drainages west of the Rocky Mountains*. Western North American Naturalist, 66 (310 – 320).
42. Brohele J., Ellegren H. (1999): *Microsatellite evolution: polarity of substitution within repeats and neutrality of flanking sequences*. Proceedings of Royal Society of London B, Biological Sciences, 266 (825-833).
43. Broshtilov K. (2006): *Quercus robur L. leaf variability in Bulgaria*. Plant genetic resources Newsletter 147 (64-71).
44. Brus R., Galien U., Božič G., Jarni K. (2010): *Morfological study of the leaves of two European black poplar (Populus nigra L.) population in Slovenia*. Periodicum Biologorum, Vol.112, No3 (317-325).
45. Bruschi P., Grossoni P., Bussotti F. (2002): *Within- and among-tree variation in leaf morphology of Quercus petraea (Matt.) Liebl. Natural populations*. Trees Springer-Verlag, 17 (164 – 172).
46. Cagelli L., F. Lefèvre (1995): *The conservation of Populus nigra and gene flow with cultivated poplars in Europe*. Forest Genetics 2 (135-144).
47. Cagelli L., Lefevre F. (1997): *The conservation of Populus nigra L. and gene flow with in cultivated poplars in Europe*. Bocconeia 7 (63–75).
48. Camargo M.A.B., Marengo R.A. (2011): *Density, size and distribution of stomata in 35 rainforest tree species in Central Amazonia*. Acta Amazonica, Vol. 41 (2) (205 – 212).
49. Camargo M.A.B., Marengo R.A. (2012): *Growth, leaf and stomatal traits of crabwood (Carapa guianensis Aubl.) in central Amazonia*. Revista Árvore, Vol.36 (1): 07-16.
50. Casson S., Gray J.E. (2008): *Influence of environmental factors on stomatal development*. New Phytologist 178 (9–23).
51. Castiglione S., Wang G., Damiani G., Bandi C., Bisoffi S., Sala F. (1993): *RAPD fingerprints for identification and for taxonomic studies of elite poplar (Populus spp.) clones*. Theoretical and Applied Genetics, 87 (54 -59).
52. Cervera M.T., Storme V., Soto A., Ivens B., Van Montagu M., Rajora, O.P., Boerjan W. (2005): *Intraspecific and interspecific genetic and phylogenetic relationships in the genus Populus based on AFLP markers*. Theoretical and Applied Genetics, 111 (1440-1456).
53. Ceulemans R., Impens I., Steenackers V. (1984): *Stomatal and anatomical leaf characteristics of 10 Poplar clones*. Canadian Journal of Botany, Vol. 62 (3) (513-518).
54. Ceulemans R., Hinnckley T.M., Impens I. (1989): *Stomatal response of hybrid poplars to incident light, sudden darkening and leaf excision*. Physiologia Plantarum 75: 174-182.
55. Ceulemans R., Van Preat L., Jiang X.N. (1995): *Effects of CO2 enrichment, leaf position and clone on stomatal index and epidermal cell density in poplar (Populus)*. New Phytologist 131 (99-107).

56. Çiftçi A. (2013): *Genetic diversity of European Black poplar (Populus nigra) populations from Turkey assessed by microsatellite DNA markers*. Master thesis, Middle East Technical University, Turkey.
57. Chenault N., Arnaud-Haond S., Juteau M., Valade R., Almeida J.L., Villar M., Bastien C., Dowkiw A. (2011): *SSR-based analysis of clonality, spatial genetic structure and introgression from the Lombardy poplar into a natural population of Populus nigra L. along the Loire River*. *Tree genetics & genomes*, 7(6) (1249-1262).
58. Cole C. T. (2005): *Allelic and population variation of microsatellite loci in aspen (Populus tremuloides)*. *New Phytologist*, 167 (155-164).
59. Comps B., Gömöry D., Letouzey J., Thiébaud B., Petit R.J. (2001): *Diverging trends between heterozygosity and allelic richness during postglacial colonization in the European beech*. *Genetics*, 157 (389-397).
60. Čortan D., Šijačić-Nikolić M., Knežević R. (2013): *Varijabilnost morfometrijskih karakteristika listova crne topole (Populus nigra L.) iz dve populacije sa područja Vojvodine*. *Šumarstvo*, vol. 65, br. 3-4 (193-202).
61. Čortan D., Šijačić-Nikolić M., Knežević R. (2014): *Varijabilnost morfometrijskih karakteristika listova crne topole sa područja Vojvodine*. *Glasnik Šumarskog fakulteta*, 109 (63-72).
62. Cottrell J.E., Forrest G.I., White I.M.S. (1997): *The use of RAPD analysis to study diversity in British black poplar (Populus nigra L. subsp. betulifolia (Pursh) W. Wettst. (Salicaceae)) in Great Britain*. *Watsonia* 21. (4) (305-312).
63. Cottrell J.E., Tabbener H.E., Forrest G.I. (2002): *Distribution of variation in British Black Poplar: the role of human management*. In: *Genetic diversity in river population of European black poplar implications for riparian eco-system management*. (van Dam, B.C., Bordacs, S. Eds.). *Proceedings of the International Symposium held in Szekszard, May 16-20, (2001), Hungary* (73-84).
64. Cottrell J.E., Krystufek V., Tabbener H.E., Milner A., Connelly T. Sing L., Fluch S., Burg K., Lefèvre F., Achard P., Bordács S., Gebhardt K., Vornam B., Smulders R., Vanden Broeck A.H., Van Slycken J., Storme V., Boerjan W., Castiglione S. Fossati T., Alba N., Agúndez D., Maestro C., Novitol E., Bovenschen J., van Dam B. (2005): *Postglacial migration of Populus nigra L.: lessons learnt from chloroplast DNA*. *Forest Ecology and Management*, 219 (293-312).
65. Cui B., Xu Z., Jin X., Feng H., Li Y., Du N. (2011): *Polymorphism and heredity of cpDNA and mtDNA in the Section Leuce of Populus*. *For. Stud. China*, 13(3) (218 - 224).
66. Devetaković J., Šijačić-Nikolić M. (2013): *Varijabilnost morfometrijskih karakteristika lista veza sa područja velikog ratnog ostrva*. *Glasnik Šumarskog fakulteta*, 107 (57-69).
67. Dickmann D.I. (2001): *An over view of the genus Populus*. In: *Dickman, D.I., Isebrands, J.G., Eckenwalder, J.E., Richardson, J. (eds) Poplar Culture in North America. Part A*. NRC Research Press, Ottawa, Canada (1-42).

68. DiFazio P.S. (2012): *Measuring and modeling gene flow from hybrid poplar plantations: Implications for transgenic risk assessment*. Ph.D.thesis, Oregon State University.
69. Dillen S., Marron N., Koch B., Ceulemans R. (2008): *Genetic variations of stomatal traits and carbon isotope discrimination in two hybrid poplar families (Populus deltoides 'S9-2' x P.nigra 'Ghoy' and P.deltoides 'S9-2'xP.trichocarpa 'V24')*. Annals of Botany, 102 (399 – 407).
70. Dragović S., Maksimović L., Radojević V., Cicmil M., Pantelić S. (2005): *Istorijski razvoj uređenja vodnog režima zemljišta primenom odvodnjavanja i navodnjavanja u Vojvodini*. Vodoprivreda, 37(4-6) (287-298).
71. Du Q., Wang B., Wei Z., Zhang D. and Li B. (2012): *Genetic diversity and population structure of Chinese white poplar (Populus tomentosa) revealed by SSR markers*. Journal of Heredity, 103(6) (853-862).
72. Dumolin S., Demesure B., Petit R.J. (1995): *Inheritance of chloroplast and mitochondrial genomes in pedunculate oak investigated with an efficient PCR method*. Theoretical and Applied Genetics, 91(8) (1253-1256).
73. Dunlap J.M., Stettler R.F. (2001): *Variation in leaf epidermal and stomatal traits of Populus trichocarpa from two transects across the Washington Cascades*. Canadian Journal of Botany, 79 (528–536).
74. Eckenwalder J. E. (1996): *Systematics and evolution of Populus*. In "Biology of Populus" (R. F. Stettler, H. D. Bradshaw, P. E. Heilman Jr. and T. M. Hinckley, Eds.): 7-32, NRC Research Press, Canada.
75. Edwards A.M., Hamrick J.L. (1995): *Genetic variation in shortleaf pine. Pinus echinata Mill. (Pinaceae)*. Forest Genetics, 2(1) (21-28).
76. Edwards D, Kerp H, Hass H. (1998): *Stomata in early land plants: an anatomical and ecophysiological approach*. Journal of Experimental Botany, 49 (255-278).
77. Eensalu E. (2008): *Acclimation of stomatal structure and function in tree canopy: effect of light and CO2 concentration*. Doctoral dissertation, Department of Botany, Institute of Ecology and Earth Science, University of Tartu, Estonia.
78. El-Kassaby Y. A. (1991). *Genetic variation within and among conifer populations: review and evaluation of methods*. In S. Fineschi, M. E. Malvolti, F. Cannata, and H. H. Hattemer (eds.). *Biochemical markers in the population genetics of forest trees*. S.P.B. Academic Publishing bv, The Hague, The Netherlands (61-76).
79. Ennajeh M., Vadel A.M., Cochard H., Khemira H. (2010): *Comparative impacts of water stress on the leaf anatomy of a drought-resistant and a drought-sensitive olive cultivar*. Journal of Horticultural Science & Biotechnology 85(4) (289–294).
80. Eriksson G., Jonsson A. (1985): *A review of the genetics of Betula*. The Scandinavian Journal of Forest Research, 1 (421-434).
81. EUFORGEN (2009): *Distribution map of Black poplar (Populus nigra L.)*, www.euforgen.org.
82. Excoffier L., Lischer H.E.L. (2010): *Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows*. Molecular Ecology Resources 10: 564-567

83. Farmer J. R. E. 1966: *Variation in time of flowering and seed dispersal of eastern cottonwood in the lower Mississippi valley*. Forest Science, 12 (343 – 347).
84. Fladung M., Kumar S., Raj Ahuja M. (1997): *Genetic transformation of Populus genotypes with different chimaeric gene constructs: transformation efficiency and molecular analysis*. Transgenic Research, 6 (111-121).
85. Flush S., Krystufek V., Burg K. (2002): *A chloroplast marker system for studying genetic variation in Populus nigra*. In: Genetic diversity in river population of European black poplar implications for riparian eco-system management. (van Dam, B.C., Bordacs, S. Eds.). Proceedings of the International Symposium held in Szekszard, May 16-20, (2001), Hungary (33-38).
86. Fossati T., Grassi F., Sala F., Castiglione S. (2003): *Molecular analysis of natural populations of Populus nigra L. intermingled with cultivated hybrids*. Molecular Ecology, 12 (2033–2043).
87. Fossati T., Patrignani G., Zapelli I., Sabatti M., Sala F., Castiglione S. (2004): *Development of molecular markers to assess the level of introgression of Populus tremula into P. alba natural populations*. Plant Breeding, 123 (382-385).
88. Franks P., Beerling D. (2009): *Maximum leaf conductance driven by CO2 effects on stomatal size and density over geological time*. PNAS, Vol. 106(25) (10343-10347).
89. Gailing Q., Langenfeld-Hyser R., Polle A., Finkeldey R. (2008): *Quantitative trait loci affecting stomatal density and growth in a Quercus robur progeny: implications for the adaptation to changing environment*. Global Change Biology, 14 (1934 – 1946).
90. Galović V., Orlović S. (2007): *Overview of DNA basic studies of genetic variability in Poplars*. Topola, 179/180 (71-79).
91. Galović V., Orlović S., Kovačević B., Pilipović A. (2009): *Microsatellite Genetic relationships of populus clones, cultivares and hybrids from two sections of genus Populus*. International scientific conference „Forest in achieving millenium goals“, held on 50th anniversary of foundation of the Institute of Lowland forestry and environment, Novi Sad (325-330).
92. Gebhardt K., Pohl A., Vornam B. (2002): *Genetic inventory of black poplar populations in the Upper Rhine floodplains: conclusions for conservation of an endangered plant species*. In: Genetic diversity in river population of European black poplar implications for riparian eco-system management. (van Dam BC. Bordacs S Eds.). Proceedings of the International Symposium held in Szekszard, May 16-20, (2001), Hungary(145-156).
93. Gindel I. (1969): *Stomatal number and size as related to soil moisture in tree xerophytes in Israel*. Ecology 50(2) (263-267).
94. Givnish T.J., Vermeij G.J. (1976): *Sizes and shapes of liane leaves*. The American Naturalist, 110 (743–778).
95. Givnish T.J. (1987): *Comparative studies of leaf forms: assessing the relative roles of selective pressures and phylogenetic constraints*. New Phytologist, 106 (131-160).
96. Givnish T.J. (1988): *Adaptation to sun and shade: a whole plant perspective*. Australian Journal of Plant Physiology 15 (63-92).

97. Goh C.H., Oku T., Shimazaki K. (1995): *Properties of proton pumping in response to blue light and fusicoccin in guard cell protoplasts isolated from adaxial epidermis of Vicia leaves*. Plant Physiology, 109 (187–194).
98. Goicoechea P.G., Agundez D. (2000): *Robles y Hayas en España. Conservación de Recursos Genéticos. Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales*. Fuera de Serie nº2-(2000) (125-142).
99. Goudet J. (2002): *FSTAT (version 2.9.3.2) Institute of Ecology, UNIL, Lausanne, Switzerland*.
100. Guilloy-Froget H., Muller E., Barsoum N., Hughes F.M.R. (2002): *Dispersal, germination, and survival of Populus nigra L. (Salicaceae) in changing hydrologic conditions*. Wetlands, 22 (478–488).
101. Guzina V. (1974): *Isoenzymes of peroxidases in genetic studies of poplar*. Genetika, 6(1): 63-68.
102. Guzina V. (1978): *Genetic control of isoperoxidases PX-A1, PX-A2, PX-B1 and PX-B2 in aspen (Populus tremula L.)*. Annals Forestales, 8 (51– 90).
103. Hall D., Luquez V., Garcia V.M. et al. (2007): *Adaptive population differentiation in phenology across a latitudinal gradient in European Aspen (Populus tremula L.): A comparison of neutral markers, candidate genes and phenotypic traits*. Evolution, 61 (2849–2860).
104. Hamanishi E., Thomas B., Campbell M. (2012): *Drought induce alterations in the stomatal development program in Populus*. Journal of Experimental Botany, Vol 63(13): 4959-4971.
105. Hammer Ø., Harper D., Rayan P.D. (2001): *PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis*. Paleontol. Electron. 4 (4-9).
106. Hamrick J.L., Godt M.J.W., Sherman-Broyles S.L. (1992): *Factors influencing levels of genetic diversity in woody species*. New forests, 6 (95-124).
107. Hamrick J.L., Godt M.J.W. (1996): *Effects of life history traits on genetic diversity in plant species*. Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, 351 (1291-1298).
108. Hamzeh M., Perinet P., Dayanandan S. (2006): *Genetic relationships among species of Populus (Salicaceae) based on nuclear genomic data*. Journal of the Torrey Botanical Society, 133 (519–527).
109. Hedrick P.W. (2004): *Recent developments in conservation genetics*. Forest Ecology and Management, 197 (3-19).
110. Heinze B. (1997): *A PCR marker for a Populus deltoides alleles and its use in study introgression with native European Populus nigra*. Belgian Journal of Botany, 129(2) (123-130).
111. Heinze B. (1998): *PCR-Based chloroplast DNA assays for the identification of native Populus nigra and introduced poplar hybrids in Europe*. Forest Genetics, 5 (31-38).
112. Heinze B. (2008): *Genetic trace of cultivated hybrid poplars in the offspring of native Populus nigra in Austria*. Preslia, 80 (365-374).

113. Herpka I. 1979: *Ekološke i biološke osnove autohtonih topola i vrba u ritskim šumama Podunavlja*. Radovi – knjiga 7, Institut za topolarstvo, Novi Sad (1-229).
114. Herrick J.D., Maherali H., Thomas R.B. (2004): *Reduced stomatal conductance in sweetgum (Liquidambar styraciflua) sustained over long-term CO₂ enrichment*. New Phytologist, 162 (387-396).
115. Hetherington A., Woodward F. J. 2003: *The role of stomata in sensing and driving environmental change*. Nature Publishing Group, 424 (21) (901-908).
116. Heuertz M., Hausman J.F., Tsvetkov I., Frascaria-Lacoste N., Vekemans X. (2001): *Assessment of genetic structure within and among Bulgarian populations of the common ash (Fraxinus excelsior L.)*. Molecular Ecology, 10 (1615-1623).
117. Hirano A., Hongo I., Koike T. (2012): *Morphological and physiological responses of Siebold's beech (Fagus crenata) seedlings grown under CO₂ concentrations ranging from pre-industrial to expected future levels*. Landscape and Ecological Engineering 8(1) (59-67).
118. Holland N., Richardson A. D. (2009): *Stomatal Length Correlates with Elevation of Growth in Four Temperate Species*. Journal of Sustainable Forestry, 28 (63-73).
119. Hovenden, M.J., Vanden Schoor, J.K. (2004): *Nature versus nurture in the leaf morphology of Southern beech, Nothofagus cunninghamii (Nothofagaceae)*. New Phytologist, 161 (585–594).
120. Hovenden M. J., Vanden Schoor J. K. (2006): *The response of leaf morphology to irradiance depends on altitude of origin in Nothofagus cunninghamii*. New Phytologist, 169 (291-297).
121. Idžojić M., Zebec D., Drvodelić D. (2006): *Varijabilnost brekinje u kontinentalnom djelu Hrvatske prema morfološkim obilježjima lišća i plodova*. Glasnik za šumske pokuse, posebno izdanje, 5 (305-314).
122. Imbert E., Lefèvre F. 2003: *Dispersal and gene flow of Populus nigra (Salicaceae) along a dynamic river system*. Journal of Ecology, 91 (447–456).
123. Isajev V., Mladenović-Drinić S., Lučić A. (2008): *Primena molekularnih markera u oplemenjivanju četinarara*. Glasnik šumarskog fakulteta, br 97 (7-24).
124. Ismail M. (2010): *Molecular genetic diversity among natural population of Populus*. PhD thesis. Faculty of Forestry. University of British Columbia
125. Jarni K., Westergren M., Kraigher H., Brus R. (2011): *Morphological variability of Fraxinus angustifolia Vahl in the north-western Balkans*. Acta Societatis Botanicorum Poloniae, 80 (244–252).
126. Jelić M., Panteković A., Kurbalija Novičić Z. (2014): *Genetic variability of Populus nigra L. in the Danube Basin*. In: Variability of European Black Poplar (Populus nigra L.) in the Danube Basin (Tomović. Z. and Vasić. I., Eds.). Proceedings of the Danubeparks conference held in Novi Sad, April 24. 2014. Serbia (86-117).
127. Jensen J.L., Bohonak A.J., Kelley S.T. (2005): *Isolation by distance*, web service. BMC Genetics 6: 13. v.3.23 (<http://ibdws.sdsu.edu/>)
128. Jimenez P., Agúndez D., Alis D., Gil L. (1999): *Genetic variation in Central and Marginal population of Quercus suber*. L. Silvae Genetica 48(6) (278-284).

129. Jovanović B., Tucović A. (1964): *Prva inbriding generacija monoecijskog stabla crne topole (Populus nigra L.) u okolini Kosovske Mitrovice*. Topola, 42-43: (13-19).
130. Jovanović B. (2000): *Dendrologija*. Univerzitetna štampa, Beograd.
131. Kajba D. (1996): *Međupopulacijska i unutarpopulacijska varijabilnost breze (Betula pendula Roth.) u djelu prirodne rasprostranjenosti u Republici Hrvatskoj*. Glasnik za šumske pokuse, 33 (53-108).
132. Kajba D., Idžojić M., Bogdan S. (1999): *Discriminant analysis of leaf morphological characters of the European Black Poplar (Populus nigra L.) in natural populations in Croatia*. In Populus nigra network. Report of the fifth meeting, 5-9 May (1999), Kyiv, Ukraine (Turok, J., Lefevre, F., de Vries, S., Alba, N., Heinze, B., Voloyanchul, R. and Lipman, E., compilers): International Plant Genetic Resources Institute, Rome (73-76).
133. Kajba D., Romanić B. (2002): *Leaf Morphological variability of the European black poplar (Populus nigra L.) in natural population in the Drava river basin in Croatia*. In: Genetic diversity in river population of European black poplar implications for riparian eco-system management. (van Dam BC, Bordacs S Eds.). Proceedings of the International Symposium held in Szekszard, Hungary, May 16-20, 2001 (221-228).
134. Kajba D., Ballian D., Idžojić M., Bogdan S. (2004): *The differences among hairy and typical European black poplars and the possible role of the hairy type in relations to climatic changes*. Forest Ecology and management, 197 (279-284).
135. Kajba D., Anić I., Pfeifer D. (2005): *Potravnost očuvanje genofonda s posebnim osvrtom na evropsku crnu opolu (Populus nigra L.)*. Šumarski list, 5-6 (271-278).
136. Kao W, Chang K. (2001): *Altitudinal trends in photosynthetic rate and leaf characteristics of Miscanthus populations from central Taiwan*. Australian journal of Botany, 49: 509-514.
137. Katić V. (2008): *Studija: Atlas vetrova AP Vojvodine*. U sklopu projekta: „Atlas vetrova na teritoriji AP Vojvodine“. Fakultet tehničkih nauka, Univerzitet u Novom Sadu.
138. Kelleher C. T., Chiu R., Shin H., Bosdet I. E., Krzywinski M. I., Fjell C. D., Wilkin J., Yin T., DiFazio S. P., Ali J., Asano J. K., Chan S., Cloutier A., Girn N., Leach S., Lee D., Mathewson C. A., Olson T., O'Connor K., Prabhu A.-L., Smailus D. E., Stott J. M., Tsai M., Wye N. H., Yang G. S., Zhuang J., Holt R. A., Putnam N. H., Vrebalov J., Giovannoni J. J., Grimwood J., Schmutz J., Rokhsar D., Jones S. J. M., Marra M. A., G. Tuskan A., Bohlmann J., Ellis B. E., Ritland K., Douglas C. J., Schein J. E. (2007): *A physical map of the highly heterozygous Populus genome: integration with the genome sequence and genetic map and analysis of haplotype variation*. Plant Journal, 50 (1063-1078).
139. Khasa D., Pollefeys P., Navarro-Quezada A., Perinet P., Bousquet J. (2005): *Species-specific microsatellite markers to monitor gene flow between exotic poplars and their natural relatives in eastern North America*. Molecular Ecology Notes, 5 (920-923).
140. Kiš A. (2011): *Monitoring plavnih autohtonih šumskih ekosistema u Vojvodini*. In: Stanje osetljivih ekosistema i ugroženih biljnih i životinjskih vrsta na području Vojvodine, Pokrajinski zavod za zaštitu prirode, Novi Sad (14-22).

141. Kleinschmit J. R. G., Bacilieri R., Kremer A., Roloff A. (1995): *Comparison of Morphological and Genetic Traits of Pedunculate Oak (Q. robur L.) and Sessile Oak (Q. petraea (Matt.) Liebl.)*. *Silvae Genetica*, 44 (5-6), (256-269).
142. Körner C.H., Neumayer M., Menendez-Reidl S.P., Smeets-Scheel A. (1989): *Functional morphology of mountain plants*. *Flora* 1982, (353-383).
143. Körner Ch., Scheel J.A., Bauer H. (1979): *Maximum leaf diffusive conductance in vascular plants*. *Photosynthetica*, 13 (45-82).
144. Kovačević B., Guzina V., Kraljević-Balalić M. (2000): *Analiza diskriminacione moći za morfometrijske parametre lista klonova i hibrida američke crne topole (Populus deltoides Bartr.)*. *Genetika*, Vol. 32, Br 1 (19-30).
145. Kovačević B., Tomović Z., Štajner D., Katanić M., Drekić M., Stojnić S. (2010): *Restoration of autochthonous poplar species (Populus sp.) in riparian zone: Genofond establishment*. *Topola*, 185-186 (61-68).
146. Kovačević B. (2014): *Variability of leaf morphometric characters in Populus nigra populations in the Danube Basin*. In: *Variability of European Black Poplar (Populus nigra L.) in the Danube Basin* (Tomović. Z. and Vasić. I., Eds.). *Proceedings of the Danubeparks conference held in Novi Sad, April 24, 2014. Serbia* (52-81).
147. Kovačić S., Simić D. (2001): *Intrapopulation and Interpopulation Relations of Betula pendula Roth. (Betulaceae) in Croatia, Based on Leaf Morphometry*. *Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica*, 43 (87-96).
148. Kovačić S., Nikolić T. (2005): *Relations between Betula pendula Roth. (Betulaceae) leaf morphology and environmental factors in five regions of Croatia*. *Acta Biologica Cracoviensia*, 47(2) (7-13).
149. Krstinić A., I. Trinajstić D. Kajba, J. Samardžić (1997): *Morphological variability of the leaves of black poplar (Populus nigra L.) in natural stands along the Sava River (Croatia)*. In: *Turok, J., Lefevre, F., de Vries, S., Alba, N., Heinze, B., Van Slycke, J. Populus nigra Network, Fourth Report of that meeting, October 3-5, (1997), Geraardesbergen, Belgium. International Plant Genetic Resources Institute, Rome, Italy* (71-77).
150. Krystufek V., Flush S., Burg K. (2002): *Artificial yet natural: colonisation of an artificial island in the river Danube in Vienna*. In: *Genetic diversity in river population of European black poplar implications for riparian eco-system management* (van Dam BC, Bordacs S Eds.). *Proceedings of the International Symposium held in Szekszard, May 16-20. (2001), Hungary* (125-136).
151. Laajimi N.O., Boussadia O., Skhiri F.H., Teixeira de Silva J.A., Rezgui S., Hellali R. (2011): *Anatomical adaptations in vegetative structures of apricot tree (Prunus armeniaca L.) cv. „Amot El Euch“ grown under water stress*. *Fruit, Vegetable and Cereal Science and Biotechnology (Special issue 2)* 5 (46-51).
152. Lake J.A, Quick W.P., Beerling D.J., Woodwad F.I. (2001): *Plant development: signals from mature to new leaves*. *Nature*, 411 (154-155).
153. Lawson T. (2009): *Guard cell photosynthesis and stomatal function*. *New Phytologist*, 181 (13 – 34).

154. Lee K.M., Kim Y.Y., Hyun J.O. (2011): *Genetic variation in populations of Populus davidiana Dode. Based on microsatellite marker analysis*. Genes and Genom, 33 (163–171).
155. Lefèvre F., Legionnet A., de Vries S., Turok J. (1998): *Strategies for the conservation of a pioneer tree species, Populus nigra L., in Europe*. Genetics Selection Evolution, 30 (181–196).
156. Lefèvre F., Barsoum N., Heinze B., Kajba D., Rotach P., de Vries S.M.G., Turok J. (2001): *In situ conservation of Populus nigra - EUFORGEN Technical Bulletin*. IPGRI, Rome, Italy
157. Lefèvre F., Kajba D., Heinze B., Rotach P., de Vries S.M.G., Turok J. (2001): *Black poplar - A model for gene resource conservation in forestecosystems*. The Forestry Chronicle, 77 (239–244).
158. Lefèvre F., Achard P., Azais D., Smulders M.J.M., van der Schoot J., Bovenschen J., Ivens B., Storme V., Flush S., Krystufek V., Castilione S. (2002): *Distribution of Populus nigra genetic diversity within France and its consequences for ex situ conservation strategies*. In: Genetic diversity in river population of European black poplar implications for riparian eco-system management. (van Dam, B.C., Bordacs, S. Eds.). Proceedings of the International Symposium held in Szekszard, May 16-20, (2001), Hungary (85-92).
159. Lefort F., Echt C., Streiff R., Vendramin G. G. (1999): *Microsatellite sequences: a new generation of molecular markers for forest genetics*. Forest genetics 6(1) (15-20).
160. Legionnet A., Lefèvre F. (1996): *Genetic variation of the riparian pioneer tree species Populus nigra L. I. Study of population structure based on isozymes*. Heredety, 77 (629-637).
161. Leroy S.A.G., Arpe K. (2007) *Glacial refugia for summer-green trees in Europe and south-west Asia as proposed by ECHAM3 time-slice atmospheric model simulation*. Journal of Biogeography, 34 (2115-2128).
162. Lexer C., Fay M.F., Joseph A., Nica M.S., Heinze B. (2005): *Barrier to gene flow between two ecologically divergent Populus species. P. alba (white poplar) and P. tremula (European aspen): the role of ecology and life history in gene introgression*.Molecular Ecology, 14 (1045–1057).
163. Li C., Zhang X., Liu X., Luukkanen O., Berninger F. (2006): *Leaf morphological and physiological responses of Quercus aquifolioides along an altitudinal gradient*. Silva Fennica 40 (1) (5-13).
164. Li Y., Korol A., Fahima T., Beiles A., Nevo E. (2002): *Microsatellites: genomic distribution, putative functions and mutational mechanisms: a review*. Molecular Ecology, 11 (2453-2465).
165. Lowe A.J., Boshier D., Ward M., Bacles C.F.E., Navarro C. (2005): *Genetic resource impacts of habitat loss and degradation; reconciling empirical evidence and predicted theory for neo-tropical trees*. Heredity 95, (255–273).
166. Lu Z. (1988): *The sensitivity of adaxial and abaxial stomatal resistance in wheat leaf to soil water stress*. Acta Phytophysiol Sin, 14 (223–227).

167. Lu Z., Quiñones M.A., Zeiger E. (1993): *Abaxial and adaxial stomata from pima cotton (Gossypium barbadense L.) differ in their pigment content and sensitivity to light quality*. Plant Cell Environment, 16 (851–858).
168. Lučić A. (2011): *Podizanje šuma belog bora (Pinus sylvestris L.) u Srbiji na ekološko-genetičkim osnovama*. Doktorska disertacija. Šumarski fakultet Univerziteta u Beogradu.
169. Maksimović Z., Šijačić-Nikolić M. (2013): *Morfometrijske karakteristike listova crne topole (Populus nigra L.) na području velikog ratnog ostrva*. Glasnik šumarskog fakulteta, br 108 (93-108).
170. Maksimović Z., Čortan D., Ivetić V, Mladenović- Drinić S., Šijačić-Nikolić M. (2014): *Genetic structure of black poplar (Populus nigra L.) populations in the area of great war island*. Genetika, Vol 46, No. 3: 963-973.
171. Mark P.S., Lydia P., Greame P., Rajesh T., Ian R. (1998): *Changes in leaf structure in relation to crown position and tree size of Betula papyrifera within fire-origin stands of interior-hemlock*. Can. J. Bot. 76 (7) (1180-1187).
172. Marković J. (1986): *Zasadi topola i vrba*. Monografija Topole i vrbe u Jugoslaviji. Institut za topolarstvo, Novi Sad (36-43).
173. McElwain J., Chaloner W. (1995): *Stomatal density and index of fossil plants track atmospheric CO₂ in the Palaeozoic*. Annals of Botany, 76 (389-395).
174. Medlyn B.E., Barton C.V.M., Broadmeadow M.S.J., Ceulemans R., De Angelis P., Forstreuter M., Freeman M., Jackson S.B., Kellomäki S., Laitat E., Rey A., Roberntz P., Sigurdsson B.D., Strassemeier J., Wang K., Curtis P.S., Jarvis P.G. (2001): *Stomatal conductance of forest species after long-term exposure to elevated CO₂ concentration: a synthesis*. New Phytologist, 149 (247-264).
175. Melchior G.H., Seitz F.W. (1968): *Interspezifische Kreuzungssterilität innerhalb der Pappelsektion Aigeiros*. Silvae Genetica, 17 (88-93).
176. Membrives N, Pedrola-Monfort J, Caujape-Castells J. (2003): *Correlations between morphological-anatomical leaf characteristics and environmental trends in Southwest African species of Androcymbium (Colchicaceae)*. Botanica Macaronesica 24 (73-85).
177. Miller – Rushing A., Primarck R., Templer P., Rathbone S., Mukuda S. (2009): *Long – term relationship among atmospheric CO₂, stomata, and intrinsic water use efficiency in individual trees*. American Journal of Botany, Vol. 96 (10) (1779-1786).
178. Milosavljević M. (1990): *Meteorologija*. Naučna knjiga, Beograd.
179. Milovanović J., Šijačić-Nikolić M. (2009): *Primena molekularnih markera u konzervaciji genofonda šumskog drveća*. Glasnik Šumarkog fakulteta, br 99 (101-113).
180. Miyazawa S-I., Livingston N., Turpin D. (2006): *Stomatal development in new leaves in related to the stomatal conductance of mature leaves in poplar (Populus trichocarpa x P. deltoides)*. Journal of Experimenta Botany, Vol. 57 (2) (373-380).
181. Montalvo A. M., Conard S. G., Conkle M. T., Hodgskiss P. D. (1997): *Population structure, genetic diversity, and clone formation in Quercus chrysolepis (Fagaceae)*. The American Journal of Botany, 84 (1553-1564).

182. Morand M.E., Brachet S., Rossignol P., Dufour J., Frascaria-Lacoste N. (2002): *A generalized heterozygote deficiency assessed with microsatellites in French common ash populations*. *Molecular Ecology*, 11 (377-385).
183. Müller-Starck G., Baradat Ph., Bergmann F. (1992): *Genetic variation within European tree species*. *New Forest* 6 (23-47).
184. Namroud M.C., Park A., Tremblay F., Bergeron Y. (2005): *Clonal and spatial genetic structures of aspen (Populus tremuloides Michx)*. *Molecular Ecology*, 14 (2969–2980).
185. Nei M. (1972): *Genetic distance between populations*. *American Naturalist* 106: 283-92
186. Nei M. (1973): *Analysis of gene diversity in subdivided populations*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 70 (3321 -3323).
187. Nei M. (1978): *Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals*. *Genetics*, 89 (583-590).
188. Niggermann M. (2009): *Modeling dispersal in plants*. Doctoral dissertation, Marburg University, Germany.
189. Nonić M., Popović V., Kerkez I., Šijačić-Nikolić M. (2013): *Varijabilnost morfoloških karakteristika test stabala divlje trešnje (Prunus avium L.) na području Beograda*. *Šumarstvo*, 65(1-2) (113-123).
190. Nybom H., Bartisch I. (2000): *Effects of life history traits and sampling strategies on genetic diversity estimates obtained with RAPD markers in plants*. *Respective in Plant Ecology. Evolution and Systematics*, 3 (93-114).
191. Nybom H. (2004): *Comparison of different nuclear DNA markers for estimating intraspecific diversity in plants*. *Molecular Ecology*, 13 (1143-115).
192. Ocokoljić M., Vilotić D., Šijačić-Nikolić M. (2013): *Population genetic characteristics of horse chestnut in Serbia*. *Archives of Biological Sciences* 65, 1 (1-7).
193. Oddou-Muratorio S., Aligone C., Decroocq S., Plomion C., Lamant T., Mush-Demesure B. (2001): *Microsatellite primers for Sorbus torminalis and related species*. *Molecular Ecology Notes*, 1 (297-299).
194. Orlović S., Đoković R. (1991): *Varijabilnost broja i veličine stoma nekih klonova topola iz sekcije Aigeiros DUBY*. *Radovi Instituta za topolarstvo*, 23 (45-52).
195. Orlović S. (1992): *Proučavanje morfologije i varijabilnosti stoma topola*. Magistarski rad, Šumarski fakultet Univerziteta u Beogradu.
196. Orlović S. (1994): *Broj, veličina stoma i intenzitet transpiracije nekih klonova topola iz sekcije Aigeiros (DUBY)*. *Šumarstvo* 1-2 (35-39).
197. Orlović S. (1996): *Proučavanje varijabiliteta svojstava crnih topola značajnih za unapređenje selekcije na bujnost*. Doktorska disertacija, Šumarski fakultet Univerziteta u Beogradu.
198. Orlović S., Guzina V., Krstić B., Merkulov Lj. (1998): *Genetic variability in anatomical, physiological and growth characteristics of hybrid poplar (Populus x euramericana Dode (Guinier)) and eastern cottonwood (Populus deltoides Bartr.) clones*. *Silvae genetica*, 47(4) (183-190).

199. Orlović S., Pajević S., Krstić B. (1999): *Anatomical and physiological parameters in selection of poplars (Populus sp.)*. Proceedings for Natural sciences, Matica Srpska, Novi Sad, 96 (27-39).
200. Orlović S., Pilipović A., Pap P., Radosavljević N., Drekić M (2005): *Genetički resursi evropske crne topole (Populus nigra L) i topola iz sekcije Leuce Duby u prirodnim populacijama u Srbiji i Crnoj Gori*. Topola, 5-8 (175-176).
201. Orlović S., Pajević S., Klašnja B., Galić Z., Marković M. (2006): *Varijabilnost fizioloških i parametara rasta klonova vrba (Salix alba L.)*. Genetika, 38(2) (145-152).
202. Orlović S., Galović V., Zorić M., Kovačević B., Pilipović A., Galić Z. (2009): *Evaluation of interspecific DNA variability in poplars using AFLP and SSR markers*. African Journal of Biotechnology, Vol. 8 (20) (5241-5247).
203. Osborn J.M., Tayler T.N. (1990): *Morphological and ultrastructure studies of plant cuticular membranes. I. Sun and shade leaves of Quercus velutina (Fagaceae)*. Botanical gazette, 151 (465-476).
204. Pakull B., Groppe K., Meyer M., Markussen T., Fladung M. (2009): *Genetic linkage mapping in aspen (Populus tremula L. and Populus tremuloides Michx.)*. Tree Genetics and Genomes, 5 (505-515).
205. Peakall R., Smouse P. (2005): GenAlex Version 6. Population genetics software for teaching and research. The Australian National University, Canberra, Australia
206. Pearce D., Millard S., Bray D. and Rood S. (2005): *Stomatal characteristics of riparian poplar species in a semi-arid environment*. Tree Physiology, 26 (211 – 218).
207. Perović M. (2014): *Taksonomija i uticaji staništa na karakteristike planinskog javora (Acer Heldreichii Orph.) u Srbiji*. Doktorska disertacija, Šumarski fakultet Univerziteta u Beogradu.
208. Petit R.J., Brewer S., Bordacs S., Burg K., Cheddadi R., Coart E., Cottrell J., Csaikl U.M., van Dam B., Deans J.D., Espinel S., Fineschi S., Finkeldey R., Glaz I., Goicoechea P.G., Jensen J.S., König A.O., Lowe A.J., Madsen S.F., Mátyás G., Munro R.C., Popescu F., Slade D., Tabbener H., de Vries S.G.M., Ziegenhagen B., de Beaulieu J-L., Kremer A. (2002)b: *Identification of refugia and post glacial colonization routes of European white oaks based on chloroplast DNA and Fossil pollen evidence*. Forest Ecology and Management, 156 (49-74).
209. Petit R.J., Csaikl M.U, Bordac S., Burg K., Coart E., Cottrell J. van Dam B., Deans J.D., Glaz I., Dumolin-Lapègue S., Fineschi S., Finkeldey R., Gillies A., Goicoechea P.G., Jensen J.S., König A., Lowe A.J., Madsen S.F., Mátyás G., Munro R.C., Olalde M., Pemonge M-H., Popescu F., Slade D., Tabbener H., Turchini D., Ziegenhagen B., Kremer A. (2002a): *Chloroplast DNA variation in Europe white oaks Phylogeography and patterns of diversity based on data from over 2600 populations*. Forest Ecology and Management, 156 (2-26).
210. Poljak I., Idžojtić M., Šapić I., Vukelić J., Zebec M. (2014): *Varijabilnost populacija bijele (alnus incana/L./Moench) i crne johe (A. glutinosa /L./Moench) na području Mure i Drave prema morfološkim obilježjima listova*. Šumarski list, 1-2 (7-17).

211. Poole I., Weyers J.D.B., Lawson T., Raven J.A. (1996): *Variations in stomatal density and index: implications for palaeoclimatic reconstruction*. Plant, Cell & Environment, Vol. 19(6) (705-712).
212. Pospíšková M., Bartáková I. (2004): *Genetic diversity of a black poplar in the Morava river basin assessed by microsatellite analysis*. Forest Genetics, 11 (3-4) (257-262).
213. Pospíšková M., Šálková I. (2006): *Population structure and parentage analysis of black 790 poplar along the Morava River*. Canadian Journal of Forest Research, 36 (5) (1067-1076).
214. Pregitcer K.S., Barnes B.V. (1980): *Flowering phenology of Populus tremuloides and P. grandidentata and potential for hybridization*. Canadian Journal of Forest Research, 10 (218-223).
215. Primack R.B. (2000): *A primer of conservation biology*, 2nd edn. Sinauer associates, Inc., Sunderland
216. Pržulj N., Perović D. (2005): *Molekularni markeri II. Mikrosateliti*. Zbornik radova, sveska 41, Naučni Institut za ratarstvo i povrtarstvo, Novi Sad.
217. Pyakurel A., Wang J.R. (2014): *Leaf Morphological and Stomatal Variations in Paper Birch Populations along Environmental Gradients in Canada*. American Journal of Plant Sciences, 5 (1508-1520).
218. Radoglou K.M., Jarvis P.G. (1990): *Effects of CO₂ enrichment on four poplar clones. II. Leaf surface properties*. Annals of Botany, 65 (627-632).
219. Radosavljević N. (2009): *Opšta osnova gazdovanja šumama i vanšumskim zelenilom APV*
220. Rahman M., Rajora O. (2002): *Microsatellite DNA fingerprinting, differentiation, and genetic relationships of clones, cultivars, and varieties of six poplar species from three sections of the genus Populus*. Genome, Vol 45 (6) (1083 – 1094).
221. Rajora O.P. and Zsuffa L. (1986): *Pollen viability of some Populus species as indicator by in vitro pollen germination and tetrazolium chloride staining*. Canadian Journal of Botany, 64 (1086-1088).
222. Rajora O.P., Dancik B.P. (1995): *Chloroplast DNA variation in Populus. I. Intraspecific restriction fragment diversity within Populus deltoides, P.nigra and P.maximowiczii*. Theoretical and Applied Genetics, 90(3-4) (317-323).
223. Rajora O.P., Dancik B.P. (1995): *Chloroplast DNA variation in Populus. II. Interspecific restriction fragment polymorphisms and genetic relationships among Populus deltoides, P.nigra, P.maximowiczii and P.canadensis*. Theoretical and Applied Genetics, 90 (324–330).
224. Rajora O.P., Rahman M.H. (2003): *Microsatellite DNA and RAPD fingerprinting, identification and genetic relationship of hybrid poplar (Populus x canadensis) cultivar*. Theoretical and Applied Genetics, 106 (470 – 477).
225. Rathmacher G., Niggemann M., Wypukol H., Gebhardt Karl., Ziegenhagen B., Bialozyt R. (2009). *Allelic ladders and reference genotypes for a rigorous standardization of poplar microsatellite data*. Trees, 23 (573–583).
226. Rathmacher G., Niggemann M., Kohnen M., Ziegenhagen B., Bialozyt R. (2010): *Short-distance gene flow in Populus nigra L. accounts for small-scale spatial genetic*

- structures: implications for insitu conservation measures. *Conservation Genetics*, 11 (1327–1338).
227. Reef R., Lovelock C. (2014): *Historical analysis of mangrove leaf traits throughout the 19th and 20th centuries reveals differential responses to increases in atmospheric CO₂*. *Global Ecology and Biogeography*, Vol. 23 (1) (1209-1214).
228. Reich P. (1984): *Leaf stomatal density and diffusive conductance in three amphistomatous hybrid poplar cultivars*. *New Phytologist* 98 (231-239).
229. Richard G.F., Pâques F. (2000): *Mini- and microsatellite expansions: the recombination connection*. *EMBO Reports*, 11 (122-126).
230. Richardson A.D., Berlyn G.P., Ashton P.M.S., Thadani R., Cameron I.R. (2000): *Foliar plasticity of hybrid spruce in relation to crown position and stand age*. *Canadian Journal of Botany*, 78(3) (305-317).
231. Romanić B. (2000): *Morfološka varijabilnost lista Evropske crne topole (Populus nigra L.) u prirodnim populacijama na području reke Drave u Hrvatskoj*. Magistarski rad, Šumarski fakultet Sveučilista u Zagrebu, Hrvatska.
232. Salvador L., Alía R., Agúndez D., Gil L. (2000): *Genetic variation and migration pathway of maritime pine (Pinus pinaster Ait) in the Iberia Peninsula*. *Theoretical and Applied Genetics*, 100 (89-95).
233. Salvini D., Anzidei M., Fineschi S., Malvolti M.E., Turchini D., Vendramin G.G. (2001): *Low genetic differentiation among Italian populations of Populus tremula L. (Salicaceae) estimated using chloroplast PCR/RFLP and microsatellite markers*. *Forest Genetics*, 8 (81 – 87).
234. Savić-Pavićević D., Matić G. (2011): *Molekularna biologija 1*. NNK Internacional, Beograd (364)
235. Simović I., Očokoljić M., Obratov-Petković D., Vilotić D. (2013): *Varijabilnost morfoloških karakteristika lista mleča u urbanoj sredini i prirodnim populacijama*. *Ecologica* 20, 72 (688-691).
236. Slavov G.T., DiFazio S.P., Strauss S.H. (2002): *Gene flow in forest trees: From empirical estimates to transgenetic risk assesment*. In *Gene flow Workshop*, The Ontario State University, March 5-6 (113 – 133).
237. Slavov G.T., Leonardi S., Burczyk J. et al. (2009): *Extensive pollen flow in two ecologically contrasting populations of Populus trichocarpa*. *Molecular Ecology*, 18 (357–373).
238. Slavov G. T., Zhelev P. (2010): *Salient biological features, systematics and genetic variation of Populus*. In S. Jansson. R. Bhalerao. A. T. Groover (eds) *Genetics and genomics of Populus* Springer, NY (15-38).
239. Smulders M.J.M., van der Schoot J., Arens P., Vosman B. (2001): *Trinucleotide repeat microsatellite markers for black poplar (Populus nigra L.)*. *Molecular Ecology Notes*, 1 (188–190).
240. Smulders M.J.M., Cottrell J. E., Lefèvre F., van der Schoot J., Arens P., Vosman B., Tabbener H. E., Grassi F., Fossati T., Castiglione S., Krystufek V., Fluch S., Burg K., Vornam B., Pohl, A., Gebhardt K., Alba N., Agúndez D., Maestro C., Novitól E.,

- Volosyanchuk R. T., Pospíšková M., Bordács S., Bovenschen J., van Dam B. C., Koelewijn H. P., Halfmaerten D., Ivens B., van Slycken J., Vanden Broeck A., Storme V. and Boerjan W. (2008): *Structure of the genetic diversity in black poplar (Populus nigra L.) populations across European river systems: Consequences for conservation and restoration*. Forest Ecology and Management, 255 (1388–1399).
241. StatSoft, Inc (2007): STATISTICA (data analysis software system), version 8.0. (www.statsoft.com)
242. Stevanović V., Vasić B. (1995): *Pregled antropogenih faktora koji ugrožavaju biodiverzitet Jugoslavije*. Biodiverzitet Jugoslavije sa pregledom vrsta od međunarodnog značaja, Ecolobri, Biološki fakultet, Beograd (19 – 35).
243. Stojnić S. (2013): *Varijabilnost anatomskih, fizioloških i morfoloških karakteristika različitih provenijencija bukve u Srbiji*. Doktorska disertacija, Šumarski fakultet Univerziteta u Beogradu.
244. Storme V., Boerjan W., Vanden Broeck A.H., Ivens B., Halfmaerten D., Van Slycken J., Castiglione S., Grassi F., Fossati T., Cottrell J.E., Tabbener H.E., Lefevre F., Imbert E., Fluch S., Krustufek V., Burg K., Bordacs S., Gebhardt K., Vornam B., Pohl A., Alba N., Bovenschen J., van Dam B., van der Schoot J., Vosman B. and Smulders M.J.M. (2004): *Ex-situ conservation of black poplar in Europe: genetic diversity in nine gene bank collections and their value for nature development*. Theoretical and Applied Genetics, 108 (969–981).
245. Suvanto L.I., Latva-Karjanmaa T.B. (2005): *Clone identification and clonal structure of the European aspen (Populus tremula)*. Molecular Ecology, 14 (2851–2860).
246. Svenning J.C., Normand S., Kageyama M. (2008): *Glacial refugia of temperate trees in Europe: insights from species distributions modelling*. Journal of Ecology, 96 (1117-1127).
247. Šijačić-Nikolić M., Knežević R., Milovanović J. (2008): *Prilog poznavanju juvenilne etape razvika američkog koprivića (Celltis occidentalis L.)*. Glasnik šumarskog fakulteta, 97 (57-78).
248. Šijačić-Nikolić M., Milovanović J., Bobinac M. (2009): *Sessile oak (Quercus petrea agg. Ehrendorfer 1967) rare haplotypes appearance in Serbia*. African journal of Biotechnology, Vol. 8(17) (4117-4120).
249. Šijačić-Nikolić M., Milovanović J. (2010): *Konzervacija i usmereno korišćenje šumskih genetičkih resursa*. Šumarski fakultet Univerziteta u Beogradu (1-200).
250. Šijačić-Nikolić M., Milovanović J., Nonić M., Knežević R., Babić V. (2012): *Ecotypical characterization of genetic variation of beech provenances from south-eastern Europe based on the morphometric characteristics of leaves*. Glasnik Šumarskog fakulteta, 106 (197-214).
251. Šijačić-Nikolić M., Milovanović J., Nonić M., Knežević R., Stanković D. (2013): *Leaf morphometric characteristics variability of different beech provenances in juvenile development stage*. Genetika, 45(2) (369-380).

252. Šijačić-Nikolić M., Milovanović J., Nonić M. (2014): *Šumski genetički resursi u Srbiji – stanje i predlozi za unapređenje ove oblasti*. Glasnik Šumarkog Fakulteta – specijalno izdanje (51-70).
253. Taberner H.E., Cottrell J.E.(2003): *The use of PCR based DNA markers to study the paternity of poplar seedlings*. Forest Ecology and Management, 179 (363–376).
254. Taberlet P., Fumagalli L., Wust-Saucy A.-G., Cousson J.-F. (1998): *Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe*. Molecular Ecology. 7: 453–464.
255. Taberlet P., Cheddadi R. (2002): *Quaternary refugia and persistence of biodiversity*. Science, 297 (2009–2010).
256. Taiz L., Zeiger E. (2002): *Plant physiology*. 3rd ed. Sunderland, MA: Sinauer Associates.
257. Toplu F. (2005): *Breeding and conservation of Black poplar (Populus nigra L.) gene resources in Turkey*. Unasyuva 221, Vol 56 (26-30).
258. Trinajstić I., Franjić J. (1996): *Listovi kratkoga plodnoga izbojka, osnova za morfometrijsku analizu lista hrasta lužnjaka Quercus robur L. (Fagaceae). Poglavlje u knjizi Unapređenje proizvodnje biomase šumskih ekosustava: znanstvena knjiga*. Šumarski fakultet Zagreb (169-178).
259. Trinajstić I., Kovačić S., Simić D. (2001): *Are there any morphometrical differences in the leaves of two shoot types silver birch (Betula pendula Roth, Betulaceae)?* Glasnik za šumske pokuse, 38 (77-87).
260. Tucović A. (1965): *Sistematika i bioekološka istraživanja crne topole (Populus nigra L.) u Srbiji*. Doktorska disertacija, Šumarski fakultet Univerziteta u Beogradu
261. Tucović A. (1986): *Autohtone topole sekcije Aigeiros DUBY*. Monografija Topole i vrbe u Jugoslaviji. Institut za topolarstvo. Novi Sad (9-13).
262. Tuskan G. A., Gunter L. E., Yang Z. K., Yin T., Sewell M. M., DiFazio S. P. (2004): *Characterization of microsatellites revealed by genomic sequencing of Populus trichocarpa*. Canadian Journal of Forest Research, 34 (85-93).
263. Tuskan G. A., S. DiFazio, S. Jansson, J. Bohlmann, I. Grigoriev, U. Hellsten, N. Putnam, S. Ralph, S. Rombauts, A. Salamov, J. Schein, L. Sterck, A. Aerts, R. R. Bhalerao, R. P. Bhalerao, D. Blauze, W. Boerjan, A. Brun, A. Brunner, V. Busov, M. Campbell, J. Carlson, M. Chalot, J. Chapman, G. L. Chen, D. Cooper, P. M. Coutinho, J. Couturier, S. Covert, Q. Cronk, R. Cunningham, J. Davis, S. Degroove, A. Dejardin, C. dePamphilis, J. Detter, B. Dirks, I. Dubchak, S. Duplessis, J. Ehlting, B. Ellis, K. Gendler, D. Goodstein, M. Gribskov, J. Grimwood, A. Groover, L. Gunter, B. Hamberger, B. Heinze, Y. Helariutta, B. Henrissat, D. Holligan, R. Holt, W. Huang, N. Islam-Faridi, S. Jones, M. Jones-Rhoades, R. Jorgensen, C. Joshi, J. Kangasjarvi, J. Karlsson, C. Kelleher, R. Kirkpatrick, M. Kirst, A. Kohler, U. Kalluri, F. Larimer, J. Leebens-Mack, J. C. Leple, P. Locascio, Y. Lou, S. Lucas, F. Martin, B. Montanini, C. Napoli, D. R. Nelson, C. Nelson, K. Nieminen, O. Nilsson, V. Pereda, G. Peter, R. Philippe, G. Pilate, A. Poliakov, J. Razumovskaya, P. Richardson, C. Rinaldi, K. Ritland, P. Rouze, D. Ryaboy, J. Schmutz, J. Schrader, B. Segerman, H. Shin, A. Siddiqui, F. Sterky, A. Terry, C. J. Tsai, E. Uberbacher, P. Unneberg, J.

- Vahala, K. Wall, S. Wessler, G. Yang, T. Yin, C. Douglas, M. Marra, G. Sandberg, Y. V. de Peer, D. Rokhsar. (2006): *The genome of black cottonwood, Populus trichocarpa (Torr. & Gray)*. Science (Washington D C), 313 (1596 – 1604).
264. VanBlohn N., Mitra S., Diehl K., Brroman S. (2005): *The ice nucleating ability of pollen Part III: new laboratory studies in immersing and contact freezing modes including more pollen types*. Atmospheric Research, 78 (182–189).
265. Van Dam B.C. (2002): *Genetic diversity in river populations of European Black poplar populations for evaluation of biodiversity, conservation strategies, nature development and genetic improvement*. In: Genetic diversity in river population of European black poplar implications for riparian eco-system management. (van Dam BC. Bordacs S Eds.). Proceedings of the International Symposium held in Szekszard, May 16-20. (2001), Hungary (15-32).
266. Van Dam B.C., Vorman B., Pohl A., Smudlers M.J.M., Bovenschen J., Hattmer H.H (2002): *Conserving genetic variation of Black poplar along the river Rhine*. In: Genetic diversity in river population of European black poplar implications for riparian eco-system management. (van Dam BC. Bordacs S Eds.). Proceedings of the International Symposium Held in Szekszard, May 16-20, (2001), Hungary (117-124).
267. Van der Schoot J., Pospiskova M., Vosman B., Smulders M.J.M. (2000): *Development and characterization of microsatellite markers in black poplar (Populus nigra L.)*. Theoretical and Applied Genetics, 101 (317–322).
268. Van Loo M., Joseph J.A., Heinze B., Fay M.F., Lexer C. (2008): *Clonality and spatial genetic structure in Populus x canescens and its sympatric backcross parent P.alba in a Central European hybrid zone*. New Phytol, 177 (506–516).
269. Van Slycken J. (1996): *Plant descriptor for Populus nigra*. In Turok, J., Lefevre, F., Cagelli, L. and de Virus, S. (compilers). Populus nigra Network, Report of the second meeteng, 10-12 September (1995). Casale Montferrato, Italy.
270. Vanden Broeck A., Storme V., Cox K., Quataert P., Ivens B., Hostyn V., Halfmaerten D., Boerjan W., Van Slycken J. (2002): *Mating system of Populus nigra in a mixed poplar stand compressed in P.nigra, P.deltoides and P. x euramericana*. In: Genetic diversity in river population of European black poplar implications for riparian eco-system management. (van Dam BC, Bordacs S Eds.). Proceedings of the International Symposium held in Szekszard, May 16-20, (2001), Hungary (53-60).
271. Vanden Broeck A. (2003): *EUFORGEN Technical Guidelines for genetic conservation and use for European black poplar (Populus nigra L.)*. International Plant Genetic Resources Institute, Rome, Italy.
272. Vanden Broeck A., Quataert P., Roldán-Ruiz I., Van Bockstaele E., Van Slycken J. (2003): *Pollen competition in Populus nigra females revealed by microsatellite markers*. Forest Genetics, 10(3) (219-227).
273. Vanden Broeck A. (2004): *Potential gene flow between native European black poplar (Populus nigra L.) and cultivated poplars in Belgium*. Ph.D.thesis, University Ghent, Ghent, Belgium.

274. Vanden Broeck A., Storme V., Cottrell J.E., Boerjan W., Van Bockstaele E., Quataert P., Van Slycken J. (2004): *Gene flow between cultivated poplars and native black poplar (Populus nigra L.): a case study along the river Meuse on the Dutch-Belgian border*. Forest Ecology and Management, Vol 197 (1-3) (307-310).
275. Vanden Broeck A., Cottrell J.E., Quataert P., Breyne P., Storme V., Boerjan W., Van Slycken J. (2006): *Paternity analysis of Populus nigra L. offspring in a Belgian plantation of native and exotic poplars*. Annals of Forest Science, Vol 63 (7) (783-790).
276. Vilotić D. (2000): *Uparedna anatomija drveta*. Šumarski fakultet Univerziteta u Beogradu, (1-176).
277. Vilotić D., Šijačić-Nikolić M., Milovanović J. (2009): *Superabsorbent polymer influence on afforestation effectiveness in Serbia*. 2nd European Congress of Conservation Biology – Conservation biology and beyond: from science to practice. Czech University of Life Science, Prague, Czech Republic. September 01-05. Book of abstracts (222).
278. Vukadinović V. (1999): *Ekofiziologija - interna skripta*. Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku, Poljoprivredni fakultet, Osijek.
279. Wagner F., Dilcher D. L., Visscher H. (2005): *Stomatal frequency responses in hardwood-swamp vegetation from Florida during a 60-year continuous CO₂ increase*. American Journal of Botany, 92 (4) (690–695).
280. Wang J., Li Z., Guo Q., Ren G., Wu Y. (2011): *Genetic variation within and between populations of a desert poplar (Populus Euphratica) revealed by SSR markers*. Annals of Forest Science, 68 (1143–1149).
281. Wang X-Q., Wu W-H., Assmann S. (1998): *Differential responses of abaxial and adaxial guard cells of broad bean to abscisic acid and calcium*. Plant Physiology 118: 1421-1429.
282. Wei Z., Du Q., Zhang J., Li B., Zhang D. (2013): *Genetic diversity and population structure in Chinese Indigenous Poplar (Populus simonii) population using microsatellite markers*. Plant Molecular Biology Reporter, 31 (620 – 632).
283. Weir B.S., Cocherham C.C. (1984): *Estimating F-statistics for the analysis of population structure*. Evolution, 38 (1358–1370).
284. Westergren M., Jarni K., Brus R., Kraigher H. (2012): *Implications for the use of forest reproductive material of common ash (Fraxinus excelsior L.) in Slovenia based on the analysis of nuclear microsatellite*. Šumarski list, 5-6 (263-271).
285. Willmer C., Fricker M. (1996a): *The distribution of stomata*. In: Willmer C, Fricker M, editors. Stomata. London: Chapman & Hall, (18-19).
286. Willmer C., Fricker M. (1996b): *Stomatal responses to environmental factors*. In: Willmer C, Fricker M, editors. Stomata. London: Chapman & Hall: (126–191).
287. Winfield M.O., Arnold G.M., Cooper F. Le ray M., White J., Karp A., Edwards K.J.(1998): *A study of genetic diversity in Populus nigra subsp. betulifolia in the Upper Severn area of the UK using AFLP markers*. Molecular Ecology, 7 (3–10).

288. Winfield M.O., Hughes F. M. R. (2002): *Variation in Populus nigra clones: Implications for river restoration projects in the United Kingdom*. Wetlands, 22 (33-48).
289. Woodward F.I., Kelly C.K. (1995): *The influence of CO₂ concentration on stomatal density*. New Phytologist 131 (311-327).
290. Woodward F.I. (1998): *Do we really need stomata?* Journal of Experimental Botany-special issue, Vol. 49 (471-480).
291. Woodward F.I., Lake J.A., Quick W.P. (2002): *Stomatal development and CO₂: ecological consequences*. New Phytologist, 153 (477-484).
292. Wright S. 1931: *Evolution in Mendelian populations*. Genetics, 16 (97-159).
293. Wyman J., Bruneau A., Tremblay M.F. (2003): *Microsatellite analysis of genetic diversity in four Populations of Populus tremuloides in Quebec*. Canadian Journal of Botany, 81 (360-367).
294. Xinqiang H., Yuehui L., Jinxing L., Yuxi H. (1998): *Relationship between stomatal density and the changes of atmospheric CO₂ concentrations*. Chinese Science Bulletin, Vol 43 (11) (928 – 930).
295. Xu Z.Z., Zhou, G. S. (2008): *Responses of leaf stomatal density to water status and its relationship with photosynthesis in a grass*. Journal of Experimental Botany, 59 (3317-3325).
296. Yeh, F.C., Chong D.K., Yang R.C. (1995): *RAPD variation within and among natural population of trembling aspen (Populus tremuloides Michx.) from Alberta*. Journal of Heredity, 86(6) (454-60).
297. Zebec M., Izđojtić M., Poljak I., Mihaldinec I. (2010): *Varijabilnost nizijskog brešta (Ulmus minor Mill. sensu latissimo) na području Hrvatske Podravine prema morfološkim svojstvima lista*. Šumarski list, 11-12, CXXXIV (569-580).
298. Zhang L., Niu H., Wang S., Zhu X., Luo C., Li Y., Zhao X. (2012): *Gene or environment? Species-specific control of stomatal density and length*. Ecology and Evolution 2(5) (1065-1070).
299. Zhao X., Yang Y., Shen Z., Zhang H., Wang G., Gan Y. (2006): *Stomatal clustering in Cinnamomum camphora*. South African Journal of Botany, vol. 72 (565-569).
300. Zhuang L., Chen Y., Li W., Wang Z. (2011): *Anatomical and morphological characteristics of Populus euphratica in the lower reaches of Tarim River under extreme drought environment*. Journal of Arid Land, 3(4) (261-267).
301. Ziegenhagen B., Gneuss S., Rathmacher G., Leyer I., Bialozyt R., Heinze B., Liepelt S. (2008): *A fast and simple genetic survey reveals the spread of poplar hybrids at a natural Elbe river site*. Conservation Genetics, 9 (2) (373-379).
302. Zsuffa L. (1974): *The genetics of Populus nigra L*. Annales Forestales (Zagreb), 6(2): 29-53.
303. Zsuffa L. (1975): *A summary review of intraspecific breeding in the genus Populus L*. In: Proceedings of 14th Meeting of the Canadian Tree Improvement Association. Part 2. Ottawa, Ontario, Canadian Forestry Service (170-123).

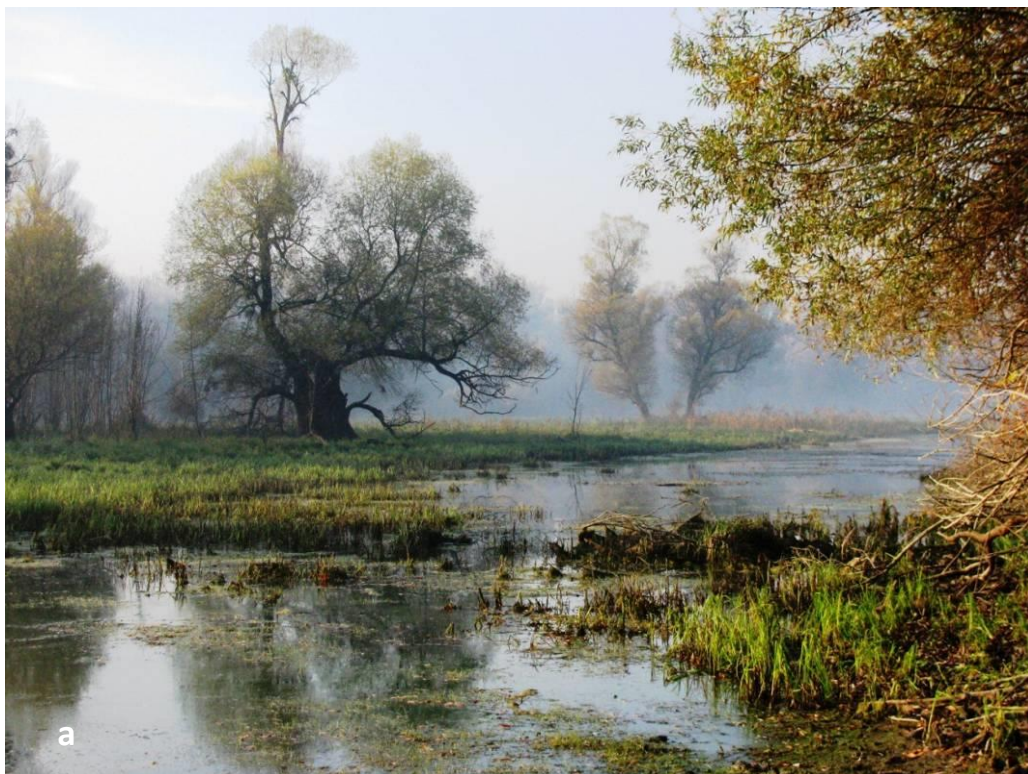
9. PRILOZI



Slika 1. Stabla crne topole rasla u sklopu (Čortan 2012).



Slika 2. Vegetativna moć crne topole (Čortan 2012)



Slika 3. a – Tipična ritska staništa, b – Idealna površina za formiranje malata (Čortan 2011).



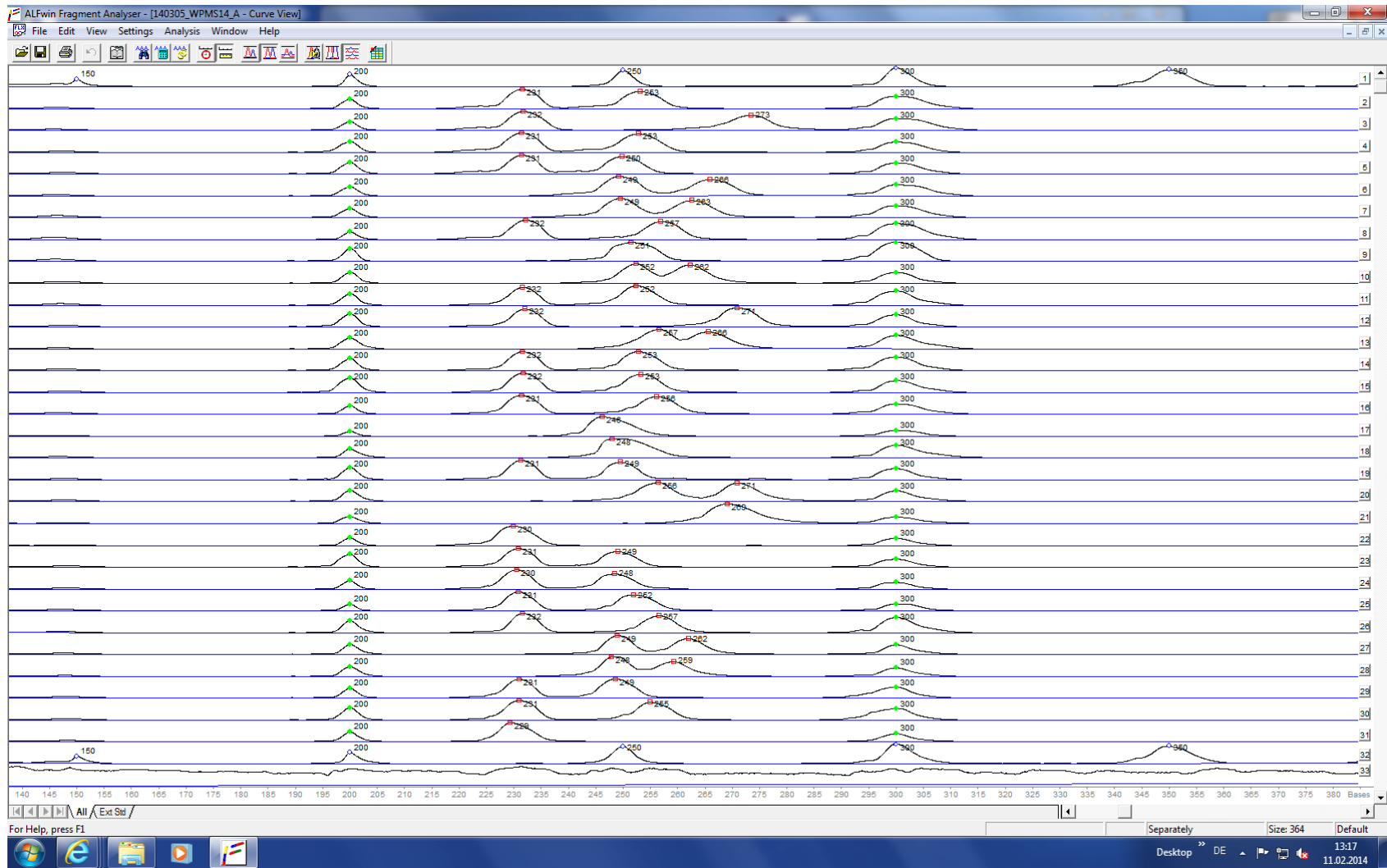
Slika 4. a – Stabla crne topole koja su nekada rasla u šumskom sklopu, b – Stablo crne topole između borova na Deliblatskoj peščari (Čortan 2013).



Slika 5. a – Preostala stabla crne topole na obali jednog od Dunavaca, b – Crna topola u dodiru sa plantažom evroameričke topole (Čortan 2013).



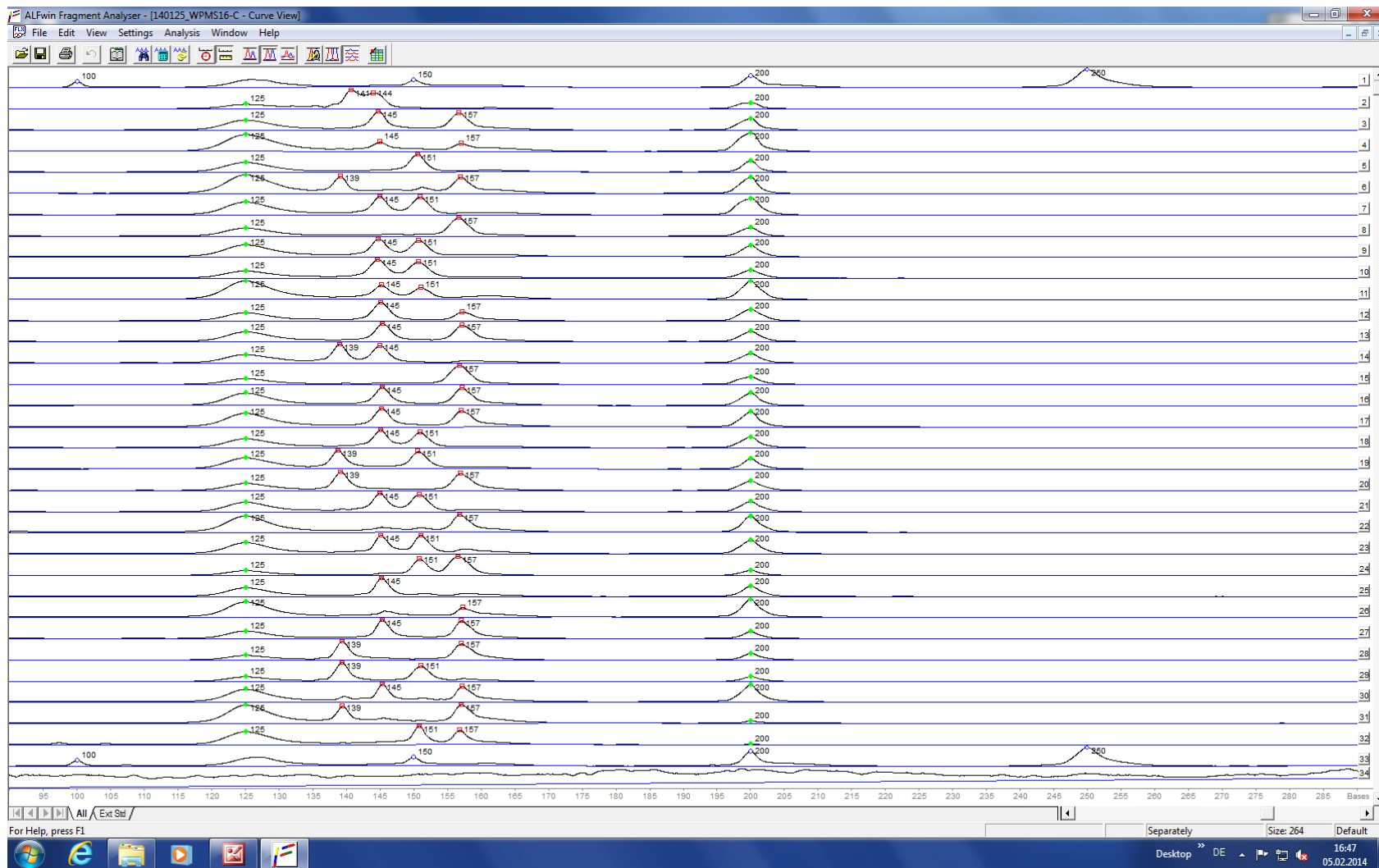
Slika 6. a – Malat crne topole na obali jednog od Dunavaca, b – Crna topola u stadijumu raspadanja (Čortan 2012).



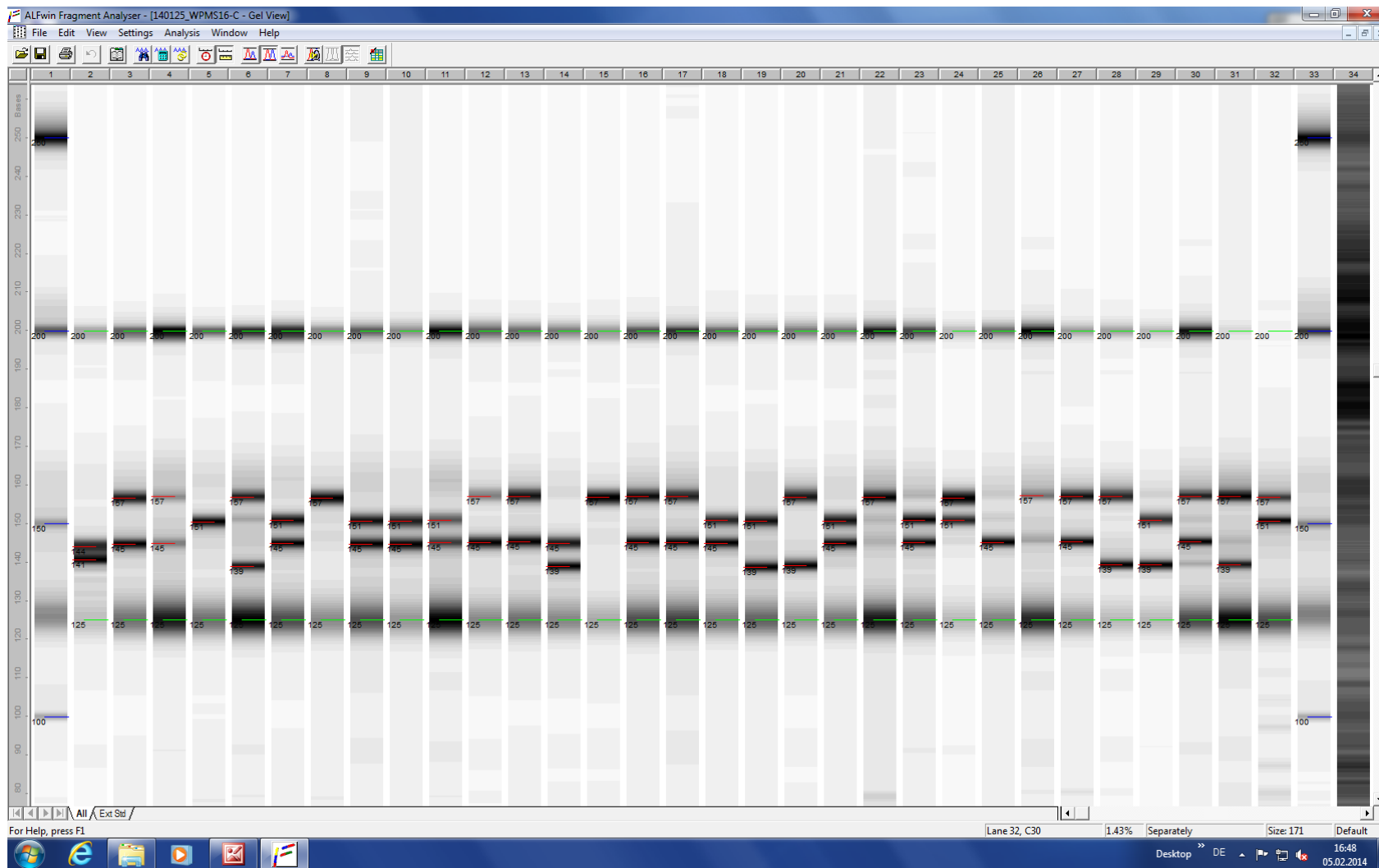
Slika 7. Prikaz produkata amplifikacije WPMS_14 prajmera na populaciji A, na poliakrilamidnom gelu, u okviru programa ALFwin Fragment Analyser (Čortan 2014).



Slika 8. Prikaz produkata amplifikacije WPMS_14 prajmera na na populaciji A, na poliakrilamidnom gelu, u okviru programa ALFwin Fragment Analyser (Čortan 2014).



Slika 9. Prikaz produkata amplifikacije WPMS_16 prajmera na populaciji C, na poliakrilamidnom gelu, u okviru programa ALFwin Fragment Analyser (Čortan 2014).



Slika 10. Prikaz produkata amplifikacije WPMS_16 prajmera na populaciji C, na poliakrilamidnom gelu, u okviru programa ALFwin Fragment Analyser (Čortan 2014).

BIOGRAFIJA AUTORA

Dijana (Rade) Čortan je rođena 24.04.1986. godine u Virovitici, Republika Hrvatska. Osnovnu školu (2000. godine) i gimnaziju (2004. godine) završila je u Somboru. Šumarski fakultet Univerziteta u Beogradu – smer Šumarstvo, upisala je školske 2004/2005. godine, a diplomirala je 2009. godine sa prosečnom ocenom 8.00. Master studije (Modul Šumarstvo, Podmodul Gajenje šuma, biljna proizvodnja, zaštita i ekologija) na istom fakultetu upisuje školske 2011/2012 godine, koje završava 2011. godine sa prosečnom ocenom 9.89. Diplomski rad pod naslovom „Podizanje šumskih poljozaštitnih pojaseva na delu puta Svetozar Miletić – Aleksa Šantić“, i master rad „Mogućnost primene GIS tehnologije u gajenju šuma na primeru odeljenja 41 u GJ Apatinski rit“ radila je pod mentorstvom prof. dr Miluna Krstića na katedri Gajenja šuma.

Doktorske studije (Modul Šumarstvo, Podmodul Semenarstvo, rasadničarstvo i pošumljavanje) je upisala je 2011. godine pod mentorstvom prof. dr Mirjane Šijačić-Nikolić, gde je svoje istraživanje usmerila ka proučavanju genetičkog diverziteta crne topole na području Vojvodine.

Prva radna iskustva je stekla u JP Vojvodinašume i na Pedagoškom fakultetu u Somboru. Stručno usavršavanje, u okviru *COST Action FP0905: Biosafety of forest transgenic trees: improving the scientific basis for safe tree development and implementation of EU policy directives*, obavila je početkom 2014. godine u Nemačkoj na Institutu za šumarsku genetiku (*Thunen institute for Forest Genetic, Grosshansdorf, Hamburg, Germany*), gde je odradila deo istraživanja vezanih za doktorsku disertaciju. Dok je 2010. godine učestvovala u *XIV International Forest Workcamp, Forest office of Kastellaun, Germany*, gde je stekla praktična iskustva na terenu.

Prilog 1.

Izjava o autorstvu

Potpisani-a: **Dijana Čortan**

broj indeksa: 2011/10

Izjavljujem

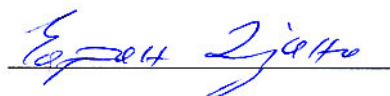
da je doktorska disertacija pod naslovom:

Procena varijabilnosti prirodnih populacija crne topole (*Populus nigra L.*) na području Vojvodine primenom genetičkih markera.

- rezultat sopstvenog istraživačkog rada,
- da predložena disertacija u celini ni u delovima nije bila predložena za dobijanje bilo koje diplome prema studijskim programima drugih visokoškolskih ustanova,
- da su rezultati korektno navedeni i
- da nisam kršio/la autorska prava i koristio intelektualnu svojinu drugih lica.

Potpis doktoranda

U Beogradu, 05.04.2015. godine



Prilog 2.

Izjava o istovetnosti štampane i elektronske verzije doktorskog rada

Ime i prezime autora: **Dijana R. Čortan**

Broj indeksa: **2011/10**

Studijski program: **Šumarstvo**

Naslov rada: **Procena varijabilnosti prirodnih populacija crne topole (*Populus nigra L.*) na području Vojvodine primenom genetičkih markera.**

Mentor: **Dr Mirjana Šijačić-Nikolić, redovni profesor Šumarskog fakulteta Univerziteta u Beogradu**

Potpisani/a: **Dijana R. Čortan**

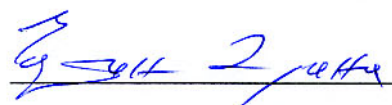
Izjavljujem da je štampana verzija mog doktorskog rada istovetna elektronskoj verziji koju sam predao/la za objavljivanje na portalu **Digitalnog repozitorijuma Univerziteta u Beogradu.**

Dozvoljavam da se objave moji lični podaci vezani za dobijanje akademskog zvanja doktora nauka, kao što su ime i prezime, godina i mesto rođenja i datum odbrane rada.

Ovi lični podaci mogu se objaviti na mrežnim stranicama digitalne biblioteke, u elektronskom katalogu i u publikacijama Univerziteta u Beogradu.

Potpis doktoranda

U Beogradu, 05.04.2015. godine



Prilog 3.

Izjava o korišćenju

Ovlašćujem Univerzitetsku biblioteku „Svetozar Marković“ da u Digitalni repozitorijum Univerziteta u Beogradu unese moju doktorsku disertaciju pod naslovom:

Procena varijabilnosti prirodnih populacija crne topole (*Populus nigra L.*) na području Vojvodine primenom genetičkih markera.

koja je moje autorsko delo.

Disertaciju sa svim prilogima predao/la sam u elektronskom formatu pogodnom za trajno arhiviranje.

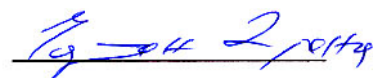
Moju doktorsku disertaciju pohranjenu u Digitalni repozitorijum Univerziteta u Beogradu mogu da koriste svi koji poštuju odredbe sadržane u odabranom tipu licence Kreativne zajednice (Creative Commons) za koju sam se odlučio/la.

1. Autorstvo
2. Autorstvo - nekomercijalno
3. Autorstvo – nekomercijalno – bez prerade
4. Autorstvo – nekomercijalno – deliti pod istim uslovima
5. Autorstvo – bez prerade
6. Autorstvo – deliti pod istim uslovima

(Molimo da zaokružite samo jednu od šest ponuđenih licenci, kratak opis licenci dat je na poledini lista).

Potpis doktoranda

U Beogradu, 05.04.2015. godine



1. Autorstvo - Dozvoljavate umnožavanje, distribuciju i javno saopštavanje dela, i prerade, ako se navede ime autora na način određen od strane autora ili davaoca licence, čak i u komercijalne svrhe. Ovo je najslobodnija od svih licenci.
2. Autorstvo – nekomercijalno. Dozvoljavate umnožavanje, distribuciju i javno saopštavanje dela, i prerade, ako se navede ime autora na način određen od strane autora ili davaoca licence. Ova licenca ne dozvoljava komercijalnu upotrebu dela.
3. Autorstvo - nekomercijalno – bez prerade. Dozvoljavate umnožavanje, distribuciju i javno saopštavanje dela, bez promena, preoblikovanja ili upotrebe dela u svom delu, ako se navede ime autora na način određen od strane autora ili davaoca licence. Ova licenca ne dozvoljava komercijalnu upotrebu dela. U odnosu na sve ostale licence, ovom licencom se ograničava najveći obim prava korišćenja dela.
4. Autorstvo - nekomercijalno – deliti pod istim uslovima. Dozvoljavate umnožavanje, distribuciju i javno saopštavanje dela, i prerade, ako se navede ime autora na način određen od strane autora ili davaoca licence i ako se prerada distribuira pod istom ili sličnom licencom. Ova licenca ne dozvoljava komercijalnu upotrebu dela i prerada.
5. Autorstvo – bez prerade. Dozvoljavate umnožavanje, distribuciju i javno saopštavanje dela, bez promena, preoblikovanja ili upotrebe dela u svom delu, ako se navede ime autora na način određen od strane autora ili davaoca licence. Ova licenca dozvoljava komercijalnu upotrebu dela.
6. Autorstvo - deliti pod istim uslovima. Dozvoljavate umnožavanje, distribuciju i javno saopštavanje dela, i prerade, ako se navede ime autora na način određen od strane autora ili davaoca licence i ako se prerada distribuira pod istom ili sličnom licencom. Ova licenca dozvoljava komercijalnu upotrebu dela i prerada. Slična je softverskim licencama, odnosno licencama otvorenog koda.