



DOI: 10.5937/topola2617073J

UDK: 633.936(23:181)(497.11)

Originalni naučni rad

Uticaj visinskog gradijenta na morfo-anatomsku strukturu jednogodišnjih četina smrče

Dušan Jokanović^{1*}, Ivan Janković¹, Vesna Nikolić Jokanović¹, Sofija Parezanović¹, Jovana Petrović¹, Aleksandar Anđelković¹, Filip Jovanović²

¹ Univerzitet u Beogradu, Šumarski fakultet, Beograd, Republika Srbija

² Institut za šumarstvo, Beograd, Republika Srbija

* Autor za korespondenciju: Dušan Jokanović; E-mail: dusan.jokanovic@sfb.bg.ac.rs

Datum prispeća rukopisa u uredništvo: 28.06.2026; Datum recenzije: 10.07.2026; Datum prihvatanja rukopisa za publikovanje: 17.07.2026.

Apstrakt: Smrča je jedna od najznačajnijih četinarskih vrsta sa ekološkog, dekorativnog i ekonomsko-proizvodnog aspekta. U radu je analizirana varijabilnost morfološko-anatomskih karakteristika jednogodišnjih četina smrče koje su uzorkovane sa tri različite nadmorske visine u regionu Prijepolja, zapadna Srbija. Analizirane morfološke karakteristike obuhvatile su dužinu i širinu četina, dok su među anatomskim istraživani: debljina četine, širina smolnog kanala, debljina epidermisa i kutikule, visina hipodermisa, širina sprovodnog snopića, kao i širina ksilema, floema i endodermisa. Rezultati analize varijanse (ANOVA) pokazuju da postoje statistički značajne razlike ($p < 0.05$), kako između lokaliteta, tako i između stabala unutar lokaliteta za skoro sve analizirane karakteristike četina smrče. Dobijena variranja dimenzija zaštitnih (debljina epidermisa i kutikule, visina hipodermisa, širina smolnog kanala, širina endodermisa) i sprovodnih (širina ksilema, floema i sprovodnog snopića) struktura sa promenom visinskog gradijenta govore o adaptivnim karakteristikama smrče i sposobnosti prilagođavanja različitim stanišnim uslovima.

Ključne reči: smrča, visinski gradijent, varijabilnost, morfo-anatomija, četina.

Original scientific paper

The effect of the altitudinal gradient on the morpho-anatomical structure of one-year-old Norway spruce needles

Abstract: Norway spruce is one of the most important species from ecological, ornamental, and economic-production point of view. The paper deals with the variability of morphological and anatomical traits of one-year-old spruce needles sampled from three different altitudinal zones in the Prijepolje region, Western Serbia. The analyzed morphological characteristics included needle length and width, while the anatomical elements investigated were needle thickness, resin ducts diameter, epidermis and cuticle thickness, hypodermis height, vascular bundle width, as well as the width of xylem, phloem, and endodermis. The results of the analysis of variance (ANOVA) found statistically

significant differences ($p < 0.05$) both among sites and among trees within sites for almost all analyzed spruce needle characteristics. The observed variation in the dimensions of protective structures (epidermis and cuticle thickness, hypodermis height, resin ducts diameter, and endodermis width) and conductive structures (xylem, phloem, and vascular bundle width) along the altitudinal gradient indicates the adaptive characteristics of Norway spruce and its ability to adapt to different site conditions.

Keywords: Norway spruce, altitudinal gradient, variability, morpho-anatomy, needle.

1. Uvod

Smrča je, sa ekološkog i komercijalnog aspekta, jedna od najvažnijih četinarskih vrsta u regionu evropskih planinskih i borealnih šumskih ekosistema. Spada u vrste sa širokom ekološkom amplitudom, pokrivajući veći deo kontinentalne Evrope, idući na jugu do Balkanskog poluostrva, na zapadu do evropskih Alpa, na severu do područja Skandinavije i na istoku do regiona evropske Rusije (Stojnić et al. 2019; Goczal et al. 2020). Jedna je od najčešće uzgajanih četinarskih vrsta, koja je veoma cenjena zbog drveta visokog tehničko-tehnološkog kvaliteta i primene u procesu obrade drveta, dok se četine, usled sadržaja velike količine etarskih ulja, koriste u farmaceutskoj i kozmetičkoj industriji (Skroppa, 2003; Jansson et al. 2013). Imajući u vidu njen širok opseg upotrebnih vrednosti, dosta je rasprostranjena van svog prirodnog areala, pri čemu gradi, kako prirodne sastojine, tako i brojne plantaže (Petrov et al. 2025).

Četinari generalno zauzimaju staništa koje karakteriše velika varijabilnost ekoloških uslova, idući od visokih planina do suptropskih regiona. Široka ekološka amplituda vrste omogućava njenu adaptaciju različitim stanišnim uslovima, pri čemu treba naglasiti da abiotički faktori (nadmorska visina, ekspozicija, temperatura, vlažnost, tip zemljišta) u velikoj meri utiču na morfološko-anatomsku strukturu njenih četina, koje su pouzdan pokazatelj promena u spoljašnjoj sredini (Popović et al. 2022). Zabeleženo je intenzivno fiziološko slabljenje smrčevih šuma na području Evrope pod uticajem brojnih stresova biotičke i abiotičke prirode (Lhotakova et al. 2021). Kao vrsta koja se odlikuje sporim rastom i doživljava duboku starost, smrča je veoma osetljiva na klimatske promene (Nilson et al. 2019). Stalne promene uslova spoljašnje sredine direktno se reflektuju na razvojne karakteristike i menjaju fiziološka i morfološko-anatomska svojstva lišća i četina (Gebauer et al. 2011).

Adaptivne sposobnosti biljnih vrsta u okviru šumskih ekosistema omogućuju njihovo rasprostranjenje u spoljašnjim uslovima širokog opsega varijabilnosti (Naudiyal et al. 2021). Fenotipske modifikacije morfo-anatomskih svojstava četina rezultat su ekofizioloških adaptacija (Zhang et al. 2017). Sa druge strane, veličina četina je često u direktnoj korelaciji sa povećanom produktivnošću (Wang et al. 2020). Kao reakcija na izmenjene ekološke uslove poput različitih nivoa direktnog Sunčevog zračenja, promenljive temperature i dostupnosti vode, dolazi do varijacija strukture pojedinih anatomskih elemenata četina - građe asimilacionog tkiva, debljine kutikule, brojnosti stoma, itd. (Živanović i Jokanović, 2023). Rast, morfološka i anatomska struktura četina pokazatelj su njihove adaptacije na promenjene uslove spoljašnje sredine (Xing et al. 2014) i većina karakteristika četina su stabilne na specijskom nivou, ali njihova varijabilnost duž visinskog gradijenta otkriva izvesnu fenotipsku plastičnost u okviru vrste i ekološku prilagodljivost specifičnim klimatskim uslovima (Huang et al. 2016; Popović et al. 2022).

Nadmorska visina je jedan od najvažnijih ekoloških gradijenata, pošto sa njenim porastom dolazi do promene temperaturnog režima, količine padavina, intenziteta Sunčevog zračenja i dužine vegetacionog perioda (Niinemets et al. 2015). Takođe, ekspozicija terena utiče na osunčanost, vlažnost i mikroklimu staništa, što može dodatno uticati na povećanu varijabilnost morfo-anatomske strukture četina (Kašpar et al. 2017). Značajan faktor koji determiniše strukturu četina je i poreklo sastojine – veštački podignute kulture karakterišu se drugačijim mikroklimatskim i edafskim uslovima u odnosu na prirodne sastojine, što se može reflektovati na stepen razvoja i anatomsku građu četina (Jokanović

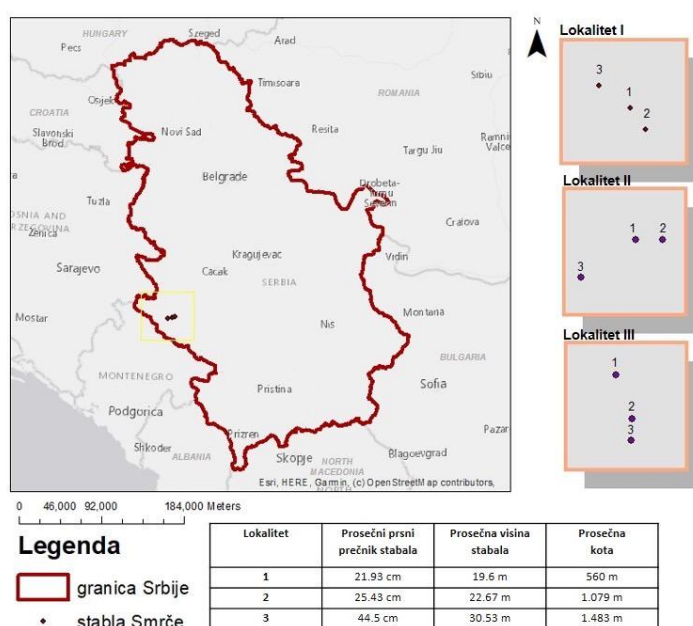
et al. 2018). Severne ekspozicije imaju uglavnom niže temperature i veću vlažnost vazduha i zemljišta, dok južne ekspozicije odlikuje veća osunčanost i izraženiji temperaturni stres.

Cilj rada je istraživanje stepena varijabilnosti analiziranih morfo-anatomskih svojstava četina u odnosu na različite ekološke uslove staništa, kao i sagledavanje potencijalnih adaptivnih reakcija smrče duž visinskog gradijenta.

2. Materijal i metode

2.1. Područje istraživanja

Terenska istraživanja sprovedena su u zlatarskom kraju, u okviru gazdinske jedinice „Zlatar II“ (slika 1). Lokalitet 1 (prosečna nadmorska visina 560 m) nalazi se u veštački podignutoj sastojini (kulturi) smrče na kiselom smeđem zemljištu, u okviru kompleksa kseromezofilnih sladunovo-cerovih šuma na severnoj ekspoziciji. Lokalitet 2 (prosečna nadmorska visina 1.079 m) obuhvata visoku mešovitu sastojinu smrče i jele na humusnim kiselim smeđim, smeđim i podzolastim zemljištima u okviru kompleksa bukovih i bukovo-četinarskih šuma na južnoj ekspoziciji. Lokalitet 3 (prosečna nadmorska visina 1.483 m) nalazi se u šumi smrče na distričnom humusno-silikatnom, smeđem podzolastom zemljištu, kao i na crnicama na krečnjaku u kompleksu frigorofilnih četinarskih šuma promenljive ekspozicije.



Slika 1. Prikaz istraživanog područja.

Figure 1. Display of the investigated area.

2.2. Terenska istraživanja

Uzorkovanje materijala u vidu sakupljanja četina sa odabranih stabala obavljeno je tokom druge polovine 2023. godine. Sa tri pomenuta lokaliteta, koja se nalaze na tri različite nadmorske visine i karakterišu ih heterogeni ekološki uslovi, odabrana su po tri stabla, imajući u vidu da je za morfoanatomske analize četina ovaj uzorak dovoljno reprezentativan, pri čemu je sa svakog uzorkovano po 100 četina za sprovođenje morfoloških i anatomskih analiza, pri čemu je po 10 četina korišćeno za anatomske, a po 100 za morfološke analize. Kriterijum za selekciju stabala odnosio se na njihov položaj – težilo se da se izbegnu jedinice koje se nalaze na ivici šume, kao i one koje rastu u

gustom sklopu, budući da pomenuta stabla ne predstavljaju tipične reprezentе sastojine. Četine sa svih stabala su uzimane isključivo sa južne strane sveta, a razlog je što su asimilacioni organi sa južne strane izloženi većem intenzitetu Sunčevog zračenja, dužem trajanju osvetljenja, višim temperaturama i većem vodnom deficitu usled transpiracije. Četine sa južne strane obično imaju deblju kutikulu, epidermis i hipodermis, kao i gušće mezofilno tkivo i veći broj smolnih kanala u odnosu na one sa severne strane. Ukoliko bi se kod jednog stabla uzimale četine sa severne, a kod drugog sa južne strane, razlike u anatomiji bile bi posledica položaja u krošnji, a ne stvarnih ekoloških ili stanišnih razlika.

2.3. Laboratorijska istraživanja

Sakupljene su zdrave, potpuno razvijene četine iste starosti i sa istog (južnog) položaja u krošnji. Uzorci su obeleženi i čuvani do obrade. Kako bi bile fiksirane, četine su stavljene u smešu formalina, sirćetne kiseline i etanola sa ciljem zaustavljanja životnih procesa i očuvanja prirodne strukture tkiva. Radi dehidracije, uzorci su provedeni kroz seriju rastućih koncentracija alkohola (70 %, 80 %, 96 % i apsolutni etanol) kako bi se voda postepeno eliminisala iz tkiva. Potom je alkohol zamenjen ksilolom, a uzorci su infiltrirani u rastopljeni parafin i ugrađeni u parafinske blokove. Sečenjem na mikrotomu, od parafinskog bloka su napravljeni veoma tanki poprečni preseki četine, debljine 8-20 mikrona. Potom su preseki preneti na predmetna stakla. Zatim se pristupilo diferencijalnom bojenju preparata safraninom kako bi se jasnije uočili pojedini strukturni elementi četine. Montiranje trajnog preparata podrazumevalo je njegovu dehidraciju, prosvetljavanje i prekrivanje pokrovnim staklom uz pomoć trajnog medijuma u vidu Kanada balsama. Na taj način su dobijeni trajni anatomske preparati koji mogu da traju decenijama.

Dužina i širina četina merene su pomoću digitalnog nonijusa i izražene u mm zaokruživanjem na dve decimale. Što se tiče anatomske elemenata (debljina četine, širina smolnog kanala, debljina epidermisa i kutikule, visina hipodermisa, širina sprovodnog snopića, ksilema i floema), njihove dimenzije su merene u Laboratoriji za Anatomiju drveta, Šumarskog fakulteta, Univerziteta u Beogradu, na svetlosnom mikroskopu „Boeco“, koji je snabdeven softverom za kalibrisanje merenja. Pomenuti anatomske parametri su izraženi u mikronima zaokruživanjem na dve decimale.

2.4. Statistička obrada podataka

Numerički podaci, koji su dobijeni analizom morfološko-anatomske karakteristika četina smrče na tri lokaliteta, obrađeni su u statističkom programu Statgraphics Centurion (ver. XVI.I, 2009; Statpoint Technologies, Inc., Warrenton, VA). Deskriptivna statistika je obuhvatila određivanje srednje vrednosti ($\bar{X}$), standardne devijacije (SD) i koeficijenta varijacije (CV, %) za svaku merenu karakteristiku četina uzorkovanih stabala na sva tri lokaliteta. Pre analize varijanse (ANOVA), proverene su pretpostavke normalnosti raspodele i homogenosti varijansi primenom Shapiro-Wilkovog i Leveneovog testa. Razlike između srednjih vrednosti testirane su analizom varijanse (ANOVA), kao i Fišerovim testom najmanje značajne razlike (LSD), da bi se procenila statistička značajnost variranja karakteristika četina na nivou lokaliteta (fenotipsko variranje uslovljeno razlikama između lokaliteta) i stabala na lokalitetu (variranje između stabala unutar lokaliteta).

3. Rezultati

Rezultati deskriptivne statistike i ANOVA za morfo-anatomske karakteristike četina smrče na tri lokaliteta predstavljeni su u tabeli 1. Najveće srednje vrednosti debljine četina (83,78 μm), širine sprovodnih snopića (8,51 μm), širine ksilema (5,18 μm) i širine floema (3,37 μm) registrovane su na lokalitetu 1. Najveća srednja vrednost širine četina (1,42 mm) dobijena je na lokalitetu 2, dok su najveće srednje vrednosti dužine četina (15,23 mm), širine smolnih kanala (8,07 μm), debljine epidermisa i kutikule (1,86 μm), visine hipodermisa (4,45 μm) i širine endodermisa (5,60 μm) registrovane na lokalitetu 3. Na osnovu vrednosti koeficijenta varijacije (CV %), najveći stepen varijabilnosti dužine

četina, širine smolnih kanala i visine hipodermisa utvrđen je na lokalitetu 1, debljine epidermisa i kutikule, kao i širine floema, na lokalitetu 2, dok su najvarijabilnije širine i debljine četina, širine sprovodnih snopića, širine ksilema i širine endodermisa detektovane na lokalitetu 3. Ako se posmatra stepen varijabilnosti četina na svakom lokalitetu, najvarijabilnije karakteristike ($CV \geq 20\%$) su visina hipodermisa na sva tri lokaliteta, širina smolnih kanala na lokalitetu 1, debljina epidermisa i kutikule, kao i širina floema na lokalitetu 2, te debljina četina na lokalitetu 3. Nasuprot tome, nizak stepen varijabilnosti ($CV \leq 10\%$) utvrđen je za širinu četina na svim lokalitetima i širinu endodermisa na lokalitetima 1 i 2, a takođe se niskom varijabilnošću karakteriše i dužina četina na lokalitetu 3 (tabela 1). Za kvalitativnu interpretaciju koeficijenta varijacije (CV) korišćeni su najčešće upotrebljavani pragovi u literaturi (Budnikov, 2011).

Tabela 1. Deskriptivna statistika i analiza varijanse (ANOVA) za morfo-anatomske karakteristike četina smrče na tri lokaliteta.

Table 1. Descriptive statistics and analysis variance (ANOVA) for morpho-anatomical traits of the Norway spruce needles at three locations.

Karakteristika		Lokalitet 1	Lokalitet 2	Lokalitet 3	ANOVA	
					F	p
Dužina četine (mm)	$\bar{X}$	14,23 b	14,30 b	15,23 a	28,20	<0,001
	SD	2,04	1,90	1,43		
	CV	14,33	13,26	9,40		
Širina četine (mm)	$\bar{X}$	1,33 b	1,42 a	1,31 b	75,46	<0,001
	SD	0,11	0,13	0,13		
	CV	8,25	8,80	10,03		
Debljina četine (μm)	$\bar{X}$	83,78 a	74,48 b	66,50 c	11,79	<0,001
	SD	13,05	7,57	16,93		
	CV	15,58	10,16	25,46		
Širina smolnog kanala (μm)	$\bar{X}$	3,92 c	6,50 b	8,07 a	74,30	<0,001
	SD	1,87	0,75	0,85		
	CV	47,66	11,52	10,47		
Debljina epidermisa i kutikule (μm)	$\bar{X}$	1,83 a	1,82 a	1,86 a	0,10	0,9058
	SD	0,32	0,43	0,36		
	CV	17,48	23,36	19,22		
Visina hipodermisa (μm)	$\bar{X}$	3,38 b	3,28 b	4,45 a	12,85	<0,001
	SD	0,98	0,94	0,89		
	CV	29,04	28,61	19,98		
Širina sprovodnog snopića (μm)	$\bar{X}$	8,51 a	7,86 b	8,04 ab	3,28	0,0428
	SD	0,91	0,95	1,03		
	CV	10,72	12,07	12,79		
Širina ksilema (μm)	$\bar{X}$	5,18 a	4,98 a	4,92 a	1,20	0,3071
	SD	0,64	0,59	0,67		
	CV	12,37	11,90	13,65		
Širina floema (μm)	$\bar{X}$	3,37 a	2,88 b	3,11 ab	4,14	0,0195
	SD	0,55	0,69	0,60		
	CV	16,48	23,88	19,43		
Širina endodermisa (μm)	$\bar{X}$	4,77 b	5,36 a	5,60 a	16,96	<0,001
	SD	0,39	0,53	0,58		
	CV	8,18	9,81	10,36		

Napomena: $\bar{X}$ – srednja vrednost; SD – standardna devijacija; CV – koeficijent varijacije (%). Srednje vrednosti sa različitim slovnim oznakama u okviru reda su statistički značajno različite. Statistički značajne p-vrednosti su označene podebljanim brojkama.

Rezultati analize varijanse ukazuju na postojanje statistički značajnih razlika ($p < 0.05$), kako između lokaliteta (tabela 1), tako i između stabala u okviru lokaliteta (tabele 2, 3 i 4) za većinu analiziranih karakteristika četina smrče. Ovo ne važi za sledeće elemente: debljina epidermisa i kutikule ($F=0,10$; $p=0,9058$) i širina ksilema ($F=1,20$; $p=0,3071$) između lokaliteta (tabela 1), debljina epidermisa i kutikule ($F=0,82$; $p=0,4539$) i širina endodermisa ($F=1,94$; $p=0,1658$) na lokalitetu 1 (tabela 2), širina sprovodnih snopića ($F=1,96$; $p=0,1627$), širina ksilema ($F=1,95$; $p=0,1639$) i širina floema ($F=0,59$; $p=0,5622$) na lokalitetu 2 (tabela 3), te širina smolnih kanala ($F=0,28$; $p=0,7545$) i debljina epidermisa i kutikule ($F=3,21$; $p=0,0580$) na lokalitetu 3 (tabela 4).

Na osnovu LSD testa, formirane su po dve homogene grupe srednjih vrednosti dužine četina i širine četina, visine hipodermisa, širine sprovodnih snopića, širine floema i širine endodermisa, a po tri homogene grupe srednjih vrednosti debljine četina i širine smolnih kanala četina smrče na tri istraživana lokaliteta (tabela 1).

Tabela 2. Analiza varijanse (ANOVA) za morfo-anatomske karakteristike četina uzorkovanih stabala na lokalitetu 1.

Table 2. Analysis of variance (ANOVA) for morpho-anatomical traits of Norway spruce needles from sampled trees at locality 1.

Karakteristika	ANOVA	
	F	p
Dužina četine (mm)	50,54	0,0000
Širina četine (mm)	11,93	0,0000
Debljina četine (μm)	102,23	0,0000
Širina smolnog kanala (μm)	4,33	0,0247
Debljina epidermisa i kutikule (μm)	0,82	0,4539
Visina hipodermisa (μm)	14,16	0,0001
Širina sprovodnog snopića (μm)	9,27	0,0010
Širina ksilema (μm)	3,46	0,0478
Širina floema (μm)	7,56	0,0029
Širina endodermisa (μm)	1,94	0,1658

Napomena: Statistički značajne p -vrednosti su označene podebljanim brojkama.

Tabela 3. Analiza varijanse (ANOVA) za morfo-anatomske karakteristike četina uzorkovanih stabala na lokalitetu 2

Table 3. Analysis of variance (ANOVA) for morpho-anatomical traits of Norway spruce needles from sampled trees at locality 2

Karakteristika	ANOVA	
	F	p
Dužina četine (mm)	63,84	0,0000
Širina četine (mm)	23,23	0,0000
Debljina četine (μm)	8,68	0,0015
Širina smolnog kanala (μm)	19,89	0,0000
Debljina epidermisa i kutikule (μm)	7,06	0,0039
Visina hipodermisa (μm)	6,14	0,0070
Širina sprovodnog snopića (μm)	1,96	0,1627
Širina ksilema (μm)	1,95	0,1639
Širina floema (μm)	0,59	0,5622
Širina endodermisa (μm)	26,83	0,0000

Napomena: Statistički značajne p -vrednosti su označene podebljanim brojkama.

Tabela 4. Analiza varijanse (ANOVA) za morfo-anatomske karakteristike četina uzorkovanih stabala na lokalitetu 3*Table 4.* Analysis of variance (ANOVA) for morpho-anatomical traits of Norway spruce needles from sampled trees at locality 3

Karakteristika	ANOVA	
	F	p
Dužina četine (mm)	42,18	0,0000
Širina četine (mm)	236,47	0,0000
Debljina četine (μm)	5,51	0,0107
Širina smolnog kanala (μm)	0,28	0,7545
Debljina epidermisa i kutikule (μm)	3,21	0,0580
Visina hipodermisa (μm)	11,33	0,0003
Širina sprovodnog snopića (μm)	19,49	0,0000
Širina ksilema (μm)	13,76	0,0001
Širina floema (μm)	6,69	0,0049
Širina endodermisa (μm)	32,57	0,0000

Napomena: Statistički značajne *p*-vrednosti su označene podebljanim brojkama.

4. Diskusija

Dobijeni rezultati pokazuju da postoji izražena varijabilnost morfološko-anatomske karakteristika četina smrče u odnosu na različite ekološke uslove staništa. Najveće srednje vrednosti dužine četina i debljine smolnih kanala dobijene su na najvećoj nadmorskoj visini (lokalitet 3), što se može povezati sa adaptivnim odgovorom smrče na specifične mikroklimatske uslove u visokoplaninskom regionu. Veće nadmorske visine odlikuju niže temperature, povećana vlažnost vazduha i kraći vegetacioni period, što može doprineti razvoju dužih četina kao jednoj od mogućih adaptivnih reakcija na visokoplaninske uslove (Vilotić, 2019). Povećana debljina smolnih kanala na većim nadmorskim visinama može predstavljati adaptivnu karakteristiku povezanu sa zaštitnom ulogom smole. Naime, smolni kanali imaju bitnu funkciju u odbrani biljke od stresnih faktora biotičke i abiotičke prirode, poput niskih temperatura, mehaničkih oštećenja, najezdi patogena, itd., tako da je u nepovoljnim uslovima visokoplaninskih staništa moguće formiranje ovih zaštitnih struktura u više slojeva (Kane and Kolb, 2010; Vazquez-Gonzales et al. 2020).

Sa druge strane, najveća debljina četina ustanovljena je na najmanjoj nadmorskoj visini (lokalitet 1), u veštački podignutoj kulturi smrče na severnoj ekspoziciji. Ovo može biti posledica povoljnijih temperaturnih uslova, dužeg vegetacionog perioda i intenzivnijeg rasta biljaka na manjim nadmorskim visinama. Veća debljina četina može biti posledica povoljnih uslova rasta u smislu dužeg vegetacionog perioda na manjim nadmorskim visinama (Radovanović et al. 2014).

Nešto veće srednje vrednosti visine hipodermisa, širine endodermisa i debljine epidermisa sa slojem kutikule detektovane su na najvećoj nadmorskoj visini (lokalitet 3), što može predstavljati svojevrsnu adaptaciju četina smrče na specifične uslove klimata u visokoplaninskom regionu. Hipodermis je zaštitni sloj ispod epidermisa i ima bitnu ulogu u redukciji gubitka vode, zaštiti asimilacionog tkiva i povećanju mehaničke otpornosti četina. Njegov intenzivniji razvoj na većim nadmorskim visinama može biti povezan sa uticajem nižih temperatura, jačeg vetra, povećanog UV zračenja i češćih fizioloških stresova koji su karakteristični za planinske ekosisteme (Nikolić et al. 2015). Širi endodermis na lokalitetu 3 može se povezati sa pojačanom regulacijom transporta vode i mineralnih materija unutar četina. Endodermis je struktura koja kontroliše razmenu materija između centralnog provodnog dela i okolnih tkiva, tako da se njegov intenzivniji razvoj može povezati sa varijabilnim uslovima vlažnosti i ograničenom dostupnošću vode tokom pojedinih perioda vegetacije na većim nadmorskim visinama (Blaženčić, 1979). Deblji epidermis sa slojem kutikule detektovan kod

četina na najvećoj nadmorskoj visini predstavlja ekofiziološki odgovor vrste na hladniji klimat i kraći vegetacioni period, usled čega se obrazuje moćniji zaštitni sloj (Anfodillo et al. 2002).

Dobijeni rezultati ukazuju da anatomske strukture četina smrče pokazuju određeni stepen prilagodljivosti uslovima spoljašnje sredine. Veće vrednosti pojedinih analiziranih karakteristika na najvećoj nadmorskoj visini govore o postojanju adaptivnih mehanizama koji omogućavaju normalno funkcionisanje biljaka u uslovima pojačanog ekološkog stresa.

Suprotno trendu pojedinih zaštitnih i adaptivnih karakteristika, najveće širine sprovodnog snopića, ksilema i floema, zabeležene su na najmanjoj nadmorskoj visini (lokalitet 1). To može biti posledica povoljnijih uslova rasta na manjim nadmorskim visinama, koje odlikuje više temperature, duži vegetacioni period, kao i manji mikroklimatski stres. Veće dimenzije sprovodnih tkiva mogu omogućiti brži transport vode i mineralnih materija, što korelira sa intenzivnijim razvojem biljaka i efikasnijom fotosintetskom aktivnošću. Pored nadmorske visine, na uočene razlike u analiziranim karakteristikama mogu uticati i drugi ekološki faktori poput ekspozicije, tipa zemljišta i porekla sastojine.

Poređenjem dobijenih srednjih vrednosti osnovnih morfoloških parametara (dužina i širina četina) sa rezultatima drugih istraživanja koja su se bavila vrstama iz roda *Picea*, zapažaju se velike sličnosti. Nikolić et al. (2024) su istraživali dimenzije dužina i širina četina omorike na više različitih lokaliteta i ove vrednosti su u velikoj meri bile u skladu sa rezultatima dobijenim u ovom radu. Petrov et al. (2025) su istraživali varijabilnost dimenzija četina smrče na planini Čemernik, dok su Popović et al. (2022) sproveli iste analize na 15 različitih lokaliteta i takođe su dobijene velike sličnosti sa srednjim vrednostima dužina i širina četina. Sa druge strane, uočeno je da su srednje vrednosti anatomskih parametara četina smrče (visina hipodermisa, debljina epidermisa sa kutikulom, debljina četine, širina smolnog kanala, itd.) nekoliko puta manje u poređenju sa rezultatima u gorepomenutim radovima. Jedan od razloga ovako značajnih razlika može biti u vezi sa starošću četina. Naime, u ovom radu su korišćene jednogodišnje, a u ostalim (Popović et al. 2022; Nikolić et al. 2024; Petrov et al. 2025) dvogodišnje četine smrče i omorike. Četine smrče su tokom prve godine mlade i anatomski nedovršene u smislu maksimalne diferencijacije tkiva, dok u drugoj vegetacionoj sezoni dolazi do: povećanja debljine mezofila i ukupne četine, povećanog debljanja ćelijskih zidova, razvoja mehaničkih tkiva i deblje kutikule kao zaštite od povećane evapotranspiracije i stresa (Blaženčić, 1979). Kutikula i epidermis se kod četinara ne obrazuju samo jednom, već postepeno debljaju i bivaju impregnirane kutinom i voskom kao zaštitnim slojevima, tako da je kod dvogodišnjih četina kutikula značajno deblja, epidermalne ćelije imaju lignifikovanije zidove i spoljašnji sloj četine je generalno moćnije konzistencije (Nikolić et al. 2019). Smolni kanali su takođe u direktnoj zavisnosti od starosti – kod mlađih četina su manji i slabije razvijeni, dok tokom vremena dolazi do povećanja lumena i debljanja epitelnih zidova i biljka vremenom povećava odbrambene strukture stvarajući moćniji zaštitni sloj (Jokanović, 2026). Hipodermis takođe značajno deblja i sklerifikuje sa starošću četine iz razloga što dvogodišnje četine imaju više sekundarno zadebljanih zidova, što ima za posledicu veću visinu (Blaženčić, 1979). Na osnovu svega ovoga se može zaključiti da su morfološke karakteristike četina (dužina i širina) mnogo manje osetljive na starost nego anatomske (debljina četine, širina smolnog kanala, visina hipodermisa, debljina epidermisa i kutikule, itd.).

5. Zaključak

U radu je istraživana varijabilnost morfološko-anatomskih karakteristika jednogodišnjih četina smrče sakupljenih sa tri različite nadmorske visine. Rezultati istraživanja doprinose boljem razumevanju morfo-anatomske adaptacije smrče duž visinskog gradijenta. Dobijeni rezultati ukazuju da razlike u ekološkim uslovima između istraživanih lokaliteta utiču na varijabilnost morfo-anatomskih karakteristika četina smrče. Može se zaključiti sledeće – na većim nadmorskim visinama izraženiji je razvoj zaštitne strukture (hipodermis, endodermis, smolni kanali, epidermis sa kutikulom), dok na manjim dominiraju bolje razvijena sprovodna tkiva koja omogućavaju optimalan rast i metabolizam biljaka u povoljnijim stanišnim uslovima (duži vegetacioni period i više prosečne

temperature). Na osnovu dobijenih rezultata, može se zaključiti da nadmorska visina u velikoj meri utiče na varijabilnost dimenzija morfo-anatomskih svojstava četina smrče, kao i da tendencija promena pojedinih karakteristika u značajnoj meri zavisi i od lokalnih ekoloških uslova. Rezultati do kojih se došlo u ovom radu mogu poslužiti kao osnova za dalja istraživanja adaptivnih odgovora smrče na modifikovane uslove spoljašnje sredine, kao i za unapređenje gazdovanja ovom vrstom u svetlu globalnih klimatskih promena.

Literatura

1. Anfodillo, T., Pasqua di Bisceglie, D., Urso, T. (2002): Minimum cuticular conductance and cuticle features of *Picea abies* and *Picea cembra* needles among an altitudinal gradient in the Dolomites (NE Italian Alps). *Tree Physiology* 22: 479-487.
2. Blaženčić, J. (1979): Praktikum iz anatomije biljaka. Naučna knjiga, str. 200.
3. Budnikov, G. (2011): Morphological variation of specimens and populations of *Galanthus nivalis* L. in western regions of Ukraine. *Thaiszia* 21: 95-109.
4. Gebauer, R., Volarik, D., Urban, J., Borja, I., Nagy, N.E., Eldhuset, T.D., Krokene, P. (2011): Effect of thinning on anatomical adaptations of Norway spruce needles. *Tree Physiology* 31 (10): 1103-1113.
5. Goczał, J., Oleksa, A., Rossa, R., Chybicki, I., Meyza, K., Plewa, R., Landvik, M., Gobbi, M., Hoch, G., Tamutis, V., Balalaikins, M., Telnov, D., Dascălu, M., Tofilski, A. (2020): Climatic oscillations in quaternary have shaped the co-evolutionary patterns between the Norway spruce and its host-associated herbivore. *Scientific Reports* 10(1): 1-14.
6. Huang, Y., Mao, J., Chen, Z., Meng, J., Xu, Y., Duan, A., Li, Y. (2016): Genetic structure of needle morphological and anatomical traits of *Pinus yunnanensis*. *Journal of Forestry Research* 27(1): 13-25.
7. Jansson, G., Danusevičius, D., Grotehusman, H., Kowalczyk, J., Krajmerova, D., Skroppa, T., Wolf, H. (2013): Norway Spruce (*Picea abies* (L.) H. Karst.). In: Paques, L. (ed.) *Forest Tree Breeding in Europe. Managing Forest Ecosystems* 25. Springer, Dordrecht.
8. Jokanović, D. (2026): Šumarska botanika i anatomija drveta. Univerzitet u Beogradu – Šumarski fakultet, str. 192. ISBN: 978-86-7299-396-7.
9. Jokanović, D., Vilotić, D., Šijačić-Nikolić, M., Nikolić, V., Stanković, D., Budić, B. (2018): Variability of morpho-anatomical characteristics of bald cypress needles from Topčider park (Belgrade). *Fresenius Environmental Bulletin* 27(9): 6093-6099.
10. Kane, J.M., Kolb, T.E. (2010): Importance of resin ducts in reducing ponderosa pine mortality from bark beetle attack. *Oecologia* 164: 601-609.
11. Kašpar, J., Hošek, J., Tremel, V. (2017): How wind affects growth in treeline *Picea abies*. *Alpine Botany* 127(2): 109-120.
12. Lhotakova, Z., Kopačková-Strnadova, V., Oulehle, F., Homolova, L., Neuwirthova, E., Švik, M., Janoutova, R., Albrechtova, J. (2021): Foliage biophysical trait prediction from laboratory spectra in Norway spruce is more affected by needle age than by site soil conditions. *Remote Sensing* 13: 3911-3924.
13. Naudiyal, N., Wang, J., Ning, W., Gaire, N.P., Peili, S., Yangiang, W., Ning, S. (2021): Potential distribution of *Abies*, *Picea*, and *Juniperus* species in the subalpine forest of Minjiang headwater region under current and future climate scenarios and its implications on ecosystem services supply. *Ecol Indicators* 121: 107-131.
14. Niinemets, Ü., Keenan, T.F., Hallik, L. (2015): A worldwide analysis of within-canopy variations in leaf structural, chemical and physiological traits across plant functional types. *New Phytologist* 205(3): 973-993.
15. Nikolić, B., Bojović, S., Marin, P. (2015): Variability of morpho-anatomical characteristics of the needles of *Picea omorika* from natural populations in Serbia. *Plant Biosystems* 149(1-2): 61-67.

16. Nikolić, B., Rajčević, N., Mitić, Z., Jovanović, S., Čule, N., Mladenović, K., Marković, M., Marin, P. (2024): Diversity of *Picea omorika* (Pančić) Purk. Populations Based on Morpho-anatomical Needle Traits and Bioclimatic Parameters. *South-East European Forestry* 15 (2): 131-139.
17. Nikolić, Lj., Džigurski, D., Ljevnaić-Mašić, B. (2019): Praktikum iz botanike. Univerzitet u Novom Sadu – Poljoprivredni fakultet, str. 111.
18. Nilson, O., Hjelm, K., Nilson, U. (2019): Early growth of planted Norway spruce and Scots pine after site preparation in Sweden. *Scandinavian Journal of Forest Research* 34 (8): 678-688.
19. Petrov, Đ., Ocokoljić, M., Galečić, N., Skočajić, D., Vujičić, D., Čukanović, J., Simović, I. (2025): Variability in needle transverse anatomy of *Picea abies* (L.) H. Karst.: A case study from Čemernik mountain, Serbia. *Applied Ecology and Environmental Research* 23(2): 3785-3804.
20. Popović, V., Nikolić, B., Lučić, A., Rakonjac, Lj., Šešlija Jovanović, D., Miljković, D. (2022): Morpho-anatomical trait variability of the Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) needles in natural populations along elevational diversity gradient. *Trees* 36: 1131-1147.
21. Radovanović, B., Šinžar-Sekulić, J., Rakić, T., Živković, I., Lakušić, D. (2014): Variation in needle anatomy of *Picea omorika* (Pinaceae) plants belonging to different gene pools in natural populations on Tara Mt. Serbia. *Botanica Serbica* 38: 237-246.
22. Skroppa, T. (2003): EUFORGEN Technical Guidelines for Genetic Conservation and Use for Norway Spruce (*Picea abies*). – International Plant Genetic Resources Institute, Rome.
23. Stojnić, S., Avramidou, E.V., Fussi, B., Westergren, M., Orlović, S., Matović, B., Konnert, M. (2019): Assessment of genetic diversity and population genetic structure of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karsten) at its southern lineage in Europe. Implications for conservation of forest genetic resources. *Forests* 10 (3): 258.
24. Vazquez-Gonzales, C., Zas, R., Erbilgin, N., Ferrenberg, S., Rozas, V., Sampedro, L. (2020): Resin ducts as resistance traits in conifers: linking dendrochronology and resin-based defences. *Tree Physiology* 40: 1313-1326.
25. Vilotić, D. (2019): Uporedna anatomija drveta. str. 176, Univerzitet u Beogradu – Šumarski fakultet.
26. Wang, J., Ma, J., Ouyang, F., Wang, J., Song, L., Kong, L., Zhang, H. (2020): Intrinsic relationship among needle morphology, anatomy, gas exchanges and tree growth across 17 *Picea* species. *New Forests* 52: 509–535.
27. Xing, F., Mao, J.F., Meng, J., Dai, J., Zhao, W., Liu, H., Li, Y. (2014): Needle morphological evidence of the homoploid hybrid origin of *Pinus densata* based on analysis of artificial hybrids and the putative parents, *Pinus tabulaeformis* and *Pinus yunnanensis*. *Ecology and Evolution* 4(10): 1890-1902.
28. Zhang, M., Meng, J.X., Zhang, Z.J., Zhu, S.L., Li, Y. (2017): Genetic analysis of needle morphological and anatomical traits among natural populations of *Pinus tabulaeformis*. *Journal of Plant Studies* 6(1): 62.
29. Živanović, K., Jokanović, D. (2023): Variability of morpho-anatomical features of needles of *Pinus nigra* (black pine) in the area of Jastrebac and Goč mountains in central Serbia. *REFORESTA* 15: 4-11.