

UNIVERZA NA PRIMORSKEM
FAKULTETA ZA MATEMATIKO, NARAVOSLOVJE IN
INFORMACIJSKE TEHNOLOGIJE

ZAKLJUČNA NALOGA
VPLIV DOMESTIKACIJE NA GENETSKO
RAZNOVRSTNOST OLJKE (*Olea europaea* L.)

KELI FORTUNA

UNIVERZA NA PRIMORSKEM
FAKULTETA ZA MATEMATIKO, NARAVOSLOVJE IN
INFORMACIJSKE TEHNOLOGIJE

Zaključna naloga

**Vpliv domestikacije na genetsko raznovrstnost oljke (*Olea
europaea* L.)**

(The impact of domestication on genetic diversity of the olive
(*Olea europaea* L.))

Ime in priimek: Keli Fortuna

Študijski program: Biodiverziteta

Mentor: izr. prof. dr. Dunja Bandelj

Somentor: asist. dr. Alenka Baruca Arbeiter

Koper, avgust 2018

Ključna dokumentacijska informacija

Ime in PRIIMEK: Keli FORTUNA

Naslov zaključne naloge: Vpliv domestikacije na genetsko raznovrstnost oljke (*Olea europaea* L.)

Kraj: Koper

Leto: 2018

Število listov: 19 Število slik: 7

Število referenc: 33

Mentor: izr. prof. dr. Dunja Bandelj

Somentor: asist. dr. Alenka Baruca Arbeiter

Ključne besede: *Olea europaea*, domestikacija, biološke spremembe, genetska raznovrstnost

Izvleček:

V zaključni nalogi je predstavljen proces domestikacije oljke in njegov vpliv na genetsko raznovrstnost. Opisan je proces domestikacije, in sicer kako je le-ta potekal pri sadnih vrstah in na kakšen način se je proučevalo čas ter kraj izvora rastlin. Predstavljene so biološke (genetske, morfološke in fiziološke) spremembe v času procesa domestikacije. Zaključna naloga povzema primerjavo divje in gojene oljke, pomembnejše znanstvene študije domestikacije oljke in genetsko raznovrstnost divjih ter gojenih oljk, saj je oljka genetsko zelo pestra. Raziskovanje divjih virov je nujno potrebno, če želimo ohraniti raznovrstnost in pridobiti nov kakovosten genetski material za vzgojo novih kakovostnejših sort.

Key words documentation

Name and SURNAME: Keli FORTUNA

Title of the final project paper: The impact of domestication on genetic diversity of the olive (*Olea europaea* L.)

Place: Koper

Year: 2018

Number of pages: 19 Number of figures: 7

Number of references: 33

Mentor: Assoc. Prof. Dunja Bandelj, PhD

Co-Mentor: Assist. Alenka Arbeiter Baruca, PhD

Keywords: *Olea europaea*, domestication, biological changes, genetic diversity

Abstract:

The final project paper presents the process of domestication of the olive tree and its impact on genetic diversity. The process of domestication is described; how it was conducted in fruit species, and how the scientists studied the time and place of plant origin. Biological (genetic, morphological and physiological) changes are also presented during the process of domestication. The final project summarizes the comparison of wild and cultivated olives, important scientific studies of olive domestication, and the genetic diversity of wild and cultivated olives, since the olive is genetically very diverse. Researching wildlife resources is indispensable if we want to maintain diversity and to acquire a new quality genetic material for the cultivation of new higher quality varieties.

ZAHVALA

Ob zaključku študija Biodiverzitete bi se želela zahvaliti svoji mentorici izr. prof. dr. Dunji Bandelj in somentorici dr. Alenki Baruca Arbeiter za vso strokovno pomoč ter podporo.

Prav tako se zahvaljujem vsem profesorjem, asistentom in ostalemu kolektivu UP FAMNIT za predano znanje in izkušnje, ki sem jih pridobila tekom mojega študija ter kolegom iz študijskih smeri Biodiverziteta in Sredozemsko kmetijstvo za vso pomoč ter sodelovanje.

Navsezadnje gre velika zahvala moji mami Anici Fortuna in očetu Ivanu Fortuna, ki sta mi omogočila študij in me na moji študijski poti spodbujala, ter sestri Karin Kastelic, fantu Sohaibu Akhtarju in prijateljem za vso podporo.

KAZALO VSEBINE

1	UVOD	1
2	DOMESTIKACIJA RASTLIN	2
2.1	Domestikacija sadnih vrst	2
2.2	Raziskovanje izvora in širjenja gojenih rastlin	2
2.2.1	Proučevanje arheoloških dokazov	3
2.2.1.1	Ugotavljanje starosti arheološkega materiala z radioaktivnim ogljikovim izotopom C ¹⁴	3
2.2.2	Proučevanje živega materiala	4
2.2.2.1	Uporaba molekulskih markerjev	4
2.2.2.2	Uporaba mikrosatelitskih markerjev	5
3	DOMESTIKACIJA OLJKE	5
3.1	Botanična klasifikacija oljke	5
3.2	Biološke spremembe oljke kot posledica domestikacije	7
4	PREDSTAVITEV IN PRIMERJAVA DIVJE TER GOJENE OLJKE	8
4.1	Divja oljka <i>Olea europaea</i> L. subsp. <i>europaea</i> var. <i>sylvestris</i> (Mill.) Lehr	8
4.2	Gojena oljka <i>Olea europaea</i> subsp. <i>europaea</i> var. <i>sativa</i> Hoffm in Link	9
5	PREGLED ŠTUDIJ NA TEMO DOMESTIKACIJE IN RAZNOLIKOSTI OLJK	10
5.1	Študije domestikacije oljke	10
5.2	Študije genetske raznolikosti divjih in gojenih oljk	13
6	ZAKLJUČEK	16
7	VIRI IN LITERATURA	17

KAZALO SLIK IN GRAFIKONOV

Slika 1: Taksonomska klasifikacija <i>Olea europaea</i> L.	6
Slika 2: Območja razširjenosti različnih podvrst	7
Slika 3: Primerjava velikosti ploda divje in gojene oljke	8
Slika 4: Primer divje oljke v Maroku.....	9
Slika 5: Razširjenost gojene oljke.....	10
Slika 6: Teorije domestikacije (a, b, c in d) in širjenja oljke.. ..	11
Slika 7: Zemljevid, ki prikazuje lokacijo vseh vzorcev oljk, vključenih v študijo.....	15

SEZNAM KRATIC

ang. - angleško

cpDNA - kloroplastna deoksiribonukleinska kislina

DNA - deoksiribonukleinska kislina

mtDNA - mitohondrijska deoksiribonukleinska kislina

PCR - verižna reakcija s polimerazo (ang. polymerase chain reaction)

pr. n. št. - pred našim štetjem

SSR - mikrosateliti (ang. simple sequence repeat)

1 UVOD

Oljka (*Olea europaea* L.) je eno izmed najbolj znanih in ekonomsko pomembnih sredozemskih sadnih dreves, saj vsebuje aktivne biološke spojine ter velja za vir maščob, ki blagodejno vplivajo na zdravje. Arheološki dokazi pričajo, da so bile oljka, granatno jabolko, figa, trta in datelj prve gojene sadne vrste v starem svetu. Domestikacija tako oljke kot tudi ostalih rastlin je imela veliko vlogo pri razvoju kmetijstva, saj so ljudje na ta način podrejali rastline svojim potrebam za prehrano in koristne dobrine, kot sta bombaž in svila, ter jih gojili tudi kot okrasne rastline. Že v zgodovini so poleg obiranja sadežev oljke pričeli pridelovati tudi oljčno olje, ki je bilo zelo priljubljeno in cenjeno tako v kulinariki kot tudi za zdravstvene namene in za razsvetljavo. Prehod iz prosto rastočih rastlin v kontrolirano, antropogeno okolje je doprinesel številne spremembe v reproduktivni biologiji (vegetativno razmnoževanje), citologiji (avtopoliploidija, aloploidija, nenavadne ploidije), morfologiji (večji in številčnejši plodovi, bolj odporne rastline na ekstremne razmere, itd.), kromosomih ter toksičnosti (zmanjšanje toksičnosti) (Zohary in Hopf 2004).

2 DOMESTIKACIJA RASTLIN

»Domestikacija je proces dedne reorganizacije divjih živali in rastlin v domače in gojene oblike v skladu z interesi ljudi.« (Encyclopedia Britannica 2018). Ko govorimo o domestikaciji, se nanašamo na začetno stopnjo udomačitve divjih živali in rastlin (Encyclopedia Britannica 2018). Nadaljnji evolucijski razvoj domesticiranih rastlin, s katerim se je povečala rodnost, kakovost pridelkov in toleranca na stres imenujemo diverzifikacija (Meyer in Purugganan 2013). Razlika med divjimi in udomačenimi živalmi ter rastlinami je ta, da je slednje ustvaril človek, da bi zadovoljil svoje potrebe na področju pridelave hrane, pridobivanja dobrin, kot so volna, svila, bombaž, hkrati pa so mu bila v pomoč pri delu, varovanju ljudi in živine ter posledično za okrasne namene (Zohary in Hopf 2004). Ravno zato je proces domestikacije ključnega pomena pri razvoju kmetijstva (Encyclopedia Britannica 2018). Raziskave kažejo, da so s prvimi poizkusi domestikacije pričeli v času mezolitika, medtem ko se je v neolitikumu kmetijstvo uveljavilo kot oblika družbene dejavnosti (Encyclopedia Britannica 2018). Z rezultati raziskav domestikacije določene rastline ali živali pridobimo pomembne informacije o času in lokaciji izvora ter o širjenju organizma na današnje lokacije, kakšni so bili izvorni organizmi ter kakšne spremembe (morfološke, fiziološke, genetske, itd.) so se vršile skozi proces domestikacije (Zohary in Hopf 2004).

2.1 Domestikacija sadnih vrst

V procesu domestikacije sadnih vrst je prišlo do sprememb v reproduktivni biologiji, saj je spolno razmnoževanje prešlo v nespolno ali vegetativno. Kmetje so tako iz množice rastlin izbrali le primerke s superiornimi lastnostmi in jih nato vegetativno razmnoževali (potaknjenci, cepljenje, poganjki, grebeničenje, itd.), da bi lahko ohranili zelene genotipe. Zaradi navzkrižnega opraševanja so rastline postale samonekompatibilne in dvodomne, s čimer se je preprečilo križanje v sorodu in izražanje slabih genov (Zohary in Hopf 2004). Domestikacija je doprinesla tudi številne druge spremembe, kot so večja semena in plodovi, tanjša semenska ovojnica, sprememba okusa, zmanjšanje trdote plodov, skrajšan življenjski cikel, večja produktivnost ter krajše obdobje dormance. Proces diverzifikacije je dodatno doprinesel še višjo rodnost rastlin, zmanjšanje odpadanja plodov, počasnejše staranje in višjo toleranco na stres (Meyer in Purugganan 2013).

2.2 Raziskovanje izvora in širjenja gojenih rastlin

Raziskovanje izvora in širjenja gojenih rastlin poteka interdisciplinarno, saj je v ta proces vključenih kar nekaj ved, kot so arheologija, genetika, botanika, antropologija, kemija, agronomija in jezikoslovje. Študije procesa domestikacije potekajo na dva načina, in sicer s

proučevanjem materiala iz arheoloških izkopanin ter s proučevanjem divjih rastlin oziroma sorodnikov, iz katerih so kasneje vzgojili gojene rastline (Zohary in Hopf 2004).

2.2.1 Proučevanje arheoloških dokazov

Ena izmed vej botanike je tudi arheobotanika, ki se ukvarja z identifikacijo rastlinskega materiala, pridobljenega iz arheoloških izkopanin. Za proučevanje izvora in širjenja gojenih rastlin moramo s pomočjo arheološkega materiala upoštevati tudi kulturno dediščino določenega območja ter raziskave prisotnosti radioaktivnega ogljikovega izotopa ^{14}C . Bogat vir rastlinskega materiala za proučevanje DNA je pridobljen iz karboniziranega in suhega materiala (shranjen v piramidah in jamah), saj ga bakterije, glive ter drugi organizmi ne morejo razgraditi. Rastlinski material je zaradi anaerobnih pogojev ohranjen tudi v šotiščih in v blatu na dnu jezer, morij ter vodnjakov. Dober konzervans rastlinskega materiala so tudi (1) kovinski oksidi, značilni za železo, brom in srebro, saj so zelo strupeni za glive in bakterije, ki razgrajujejo rastlinske ostanke, ter (2) minerali, ki napolnijo celično steno rastline (najpogostejša sta kalcijev karbonat (CaCO_3) in silicijev dioksid SiO_2). Določene fragmente rastlinskega materiala (trdi oleseneli deli in semena), ki jih ljudje ne morejo prebaviti, lahko najdemo v iztrebkih. S plinsko tekočinsko kromatografijo lahko iz starodavnih lončenih posod analiziramo žgane rastlinske ostanke. Poleg rastlinskih ostankov so pomembni tudi najdeni artefakti, kot so razna orodja, ki so jih uporabljali za pridelavo določene kulture, pa tudi vidni ostanki teras in polj. Poleg tega lahko pomembne zgodovinske informacije pridobimo tudi iz risb in raznih poslikav v jamah, grobovih, na piramidah, iz rokopisov, knjig ter iz jezikovnih primerjav imen poljščin in odtisov v lončenih posodah ter opekah. V raziskave so vključeni tudi palinološki dokazi, saj je pelod v zemlji dolgo obstojen in lahko z njim datiramo obstoj neke rastline v času ter prostoru (Zohary in Hopf 2004).

2.2.1.1 Ugotavljanje starosti arheološkega materiala z radioaktivnim ogljikovim izotopom C^{14}

Pri proučevanju starosti arheološkega organskega materiala se uporablja postopek radiometričnega datiranja, pri čemer gre za analizo koncentracij izotopov določenega radioaktivnega elementa. Starost nekega materiala določimo glede na količino radioaktivne prvine in produktov njenega razpada. Za določitev starosti organske snovi do 70.000 let izvedemo analizo razmerja med izotopoma ogljika C^{12} in C^{14} . Rastline pridobijo ogljik iz narave v procesu fotosinteze, živali pa z zaužitjem rastlin pridobijo tako C^{12} kot tudi C^{14} (esvet 2014). V samem začetku testiranja radioaktivnega izotopa so domnevali, da se razmerje C^{12} in C^{14} v ozračju skozi čas ni spreminjalo in je bilo vedno enakomerno, vendar so kasneje ugotovili, da je prišlo v preteklosti do nihanj koncentracije

radioaktivnega ogljikovega izotopa C^{14} . Zaradi nihanj koncentracij se pri datiranju in pripravi časovne skale vključuje tudi štetje letnic lesnih ostankov (hrastov in borov) v zadnjih 10.000 letih. Pri raziskavah vsebnosti radioaktivnega izotopa C^{14} moramo upoštevati, da manjši kot je delež C^{14} v organskem materialu, starejši je vzorec, saj C^{14} s starostjo razpada. Polovična doba razgradnje radioaktivnega ogljikovega izotopa C^{14} po današnjih ocenah znaša 5730 let (Zohary in Hopf 2004). Po smrti organizma se prične razmerje C^{14} in C^{12} zaradi razgradnje ogljikovega izotopa C^{14} manjšati, saj ogljikov izotop C^{12} , ki ni radioaktiven, ne razpada. Glede na delež in količino atomov C^{14} v organizmu ugotovimo, kakšna je njegova starost (esvet 2014).

2.2.2 Proučevanje živega materiala

Pri iskanju prednikov gojenih rastlin je pomembno podrobno proučiti najbližje divje sorodnike gojenih rastlin. Ena izmed najstarejših metod je klasični taksonomski pristop, pri katerem gre za morfološko in anatomsko primerjavo divjih ter gojenih rastlin. Ta metoda ni povsem zanesljiva, saj je subjektivna, včasih celo zavajajoča zaradi velikih razlik materiala, poleg tega pa tudi zamudna in dolgotrajna. Nekatere gojene rastline so se skozi čas precej spremenile, zato lahko pride pri ugotavljanju sorodnosti z divjimi predniki do precenjenosti ali podcenjenosti. Za bolj zanesljive rezultate rastline primerjamo z markerji DNA in izvajamo citogenetske raziskave, s katerimi proučujemo kromosomske slike. Z markerji DNA lahko poleg tega raziščemo, ali je divja oblika rastline izolirana od gojene. Z molekularno genetiko ugotavljamo sorodnost in filogenetsko povezanost. Za ugotovitev širjenja in ekologije izvornih prednikov rastline je potrebno raziskati območje, na katerem se danes nahajajo najbližji divji sorodniki ter njihove prilagoditve na določen habitat. Pomembna je tudi geografska distribucija divjih sorodnikov skupaj z rastlinami, ki jih v kmetijstvu opredeljujemo kot plevel in se običajno pojavljajo na območjih raziskovane rastline (Zohary in Hopf 2004).

2.2.2.1 Uporaba molekulskih markerjev

V rastlinah so prisotne tri vrste avtonomnih genomov. Jedro celice vsebuje jedrno DNA, celična organela v citoplazmi (mitohondrij in kloroplast) pa mitohondrijsko (mtDNA) in kloroplastno DNA (cpDNA). Plastidna DNA se deduje neodvisno od jedrne DNA, saj gre za citoplazemsko dedovanje (pri oljki se genomi dedujejo po materi) (Amane in sod. 1999). Zaradi raznolikosti molekulskih markerjev in nukleotidnih zaporedij nekaterih genov kloroplastnega genoma lahko z njimi karakteriziramo rastlinske populacije in/ali divje sorodnike. Variabilnost mitohondrijskega genoma nam omogoča ugotavljanje strukture populacije in pretoka genov (Javornik 1996). Mitohondrijska DNA nam omogoča sledenje maternemu rodovniku, saj se mtDNA deduje pri vseh potomcih. Poleg tega je

mtDNA bolj polimorfna od jedrne DNA, saj se mutacije v njej hitreje akumulirajo (Zupančič 1998).

2.2.2.2 Uporaba mikrosatelitskih markerjev

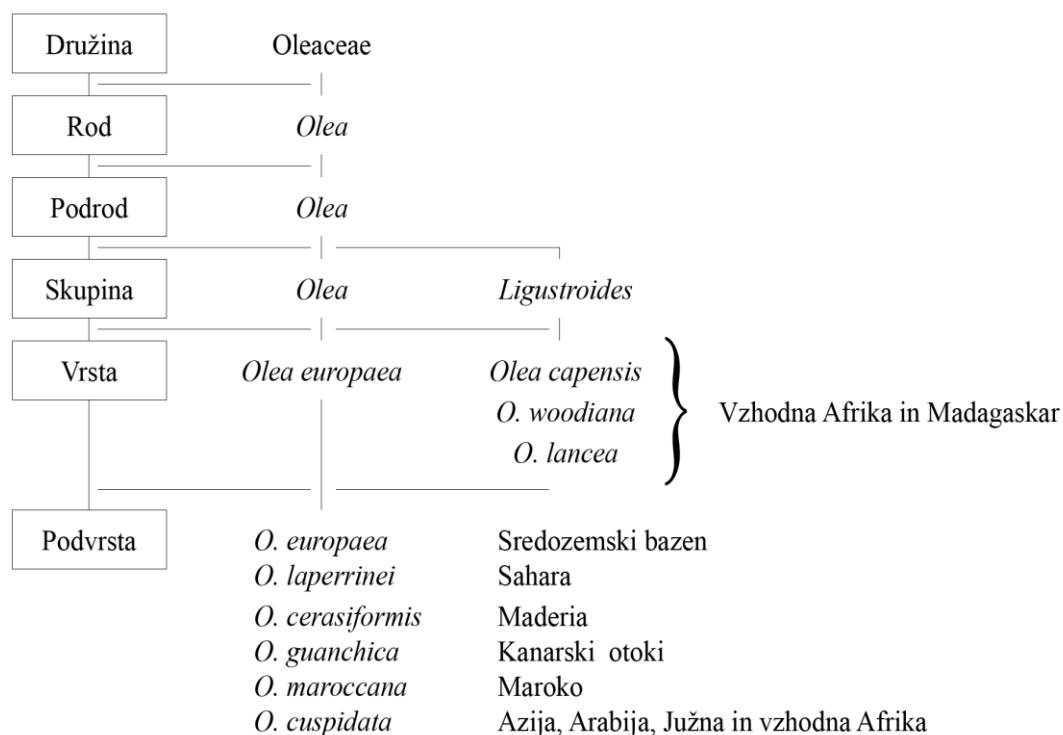
Vsi evkariontski genomi vsebujejo tandemsko ponavljajočo se DNA, ki jo imenujemo satelitna DNA in jo glede na dolžino osnovnega motiva delimo v tri skupine (sateliti, minisateliti in mikrosateliti) (Armour in sod. 1999). Odkrivanje variabilnosti mikrosatelitskih alelov nam pomaga pri določanju evlucijskih odnosov in pri genetskih raziskavah (Eisen 1999). Verižna reakcija s polimerazo (PCR, ang. polymerase chain reaction) nam omogoča namnoževanje znanih lokusov, ki so definirani z nukleotidnim zaporedjem para specifičnih začetnih oligonukleotidov. Po PCR sledi določevanje dolžine namnoženih fragmentov, na primer s kapilarno elektroforezo in statističnim obdelovanjem podatkov (Kozjak in sod. 2003; Štajner in sod. 2005).

3 DOMESTIKACIJA OLJKE

3.1 Botanična klasifikacija oljke

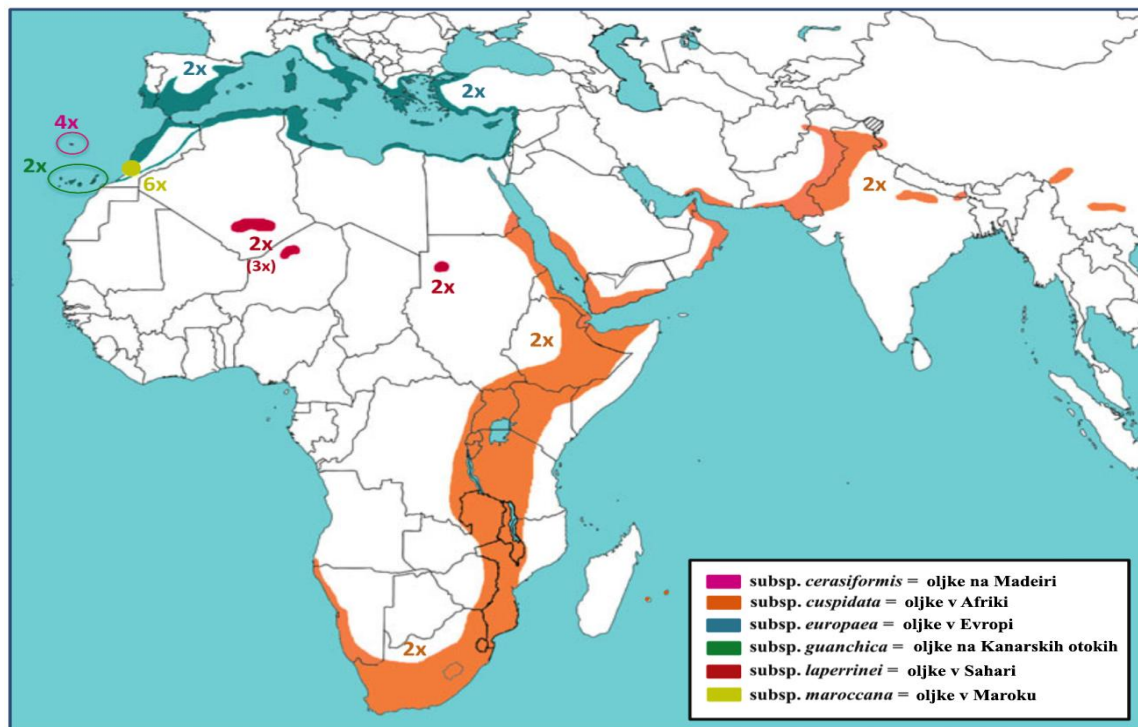
Oljko uvrščamo v družino oljkovk (Oleaceae), ki zajema približno 25 rodov in 600 različnih vrst. Rastline iz te družine uspevajo na vseh kontinentih, razen na Antarktiki. Vrste iz družine Oleaceae imajo poleg biološkega tudi izjemen ekonomski pomen. Oljko (*Olea europaea* L.) gojimo kot sadno drevo za pridobivanje oljčnega olja, plodove pa uporabimo za namizne oljke. Oljka je cenjena tudi zaradi izjemno trdega lesa za talne obloge in razne druge izdelke. Družina Oleaceae je po večini klasifikacij razdeljena še v dve poddružini Jasminoidaeae in Oleoideae, v katero spada tudi oljka. Zanja je značilno, da so vsi predstavniki aloploidni in imajo osnovno število kromosomov – 23. Posamezne predstavnike ločimo po mnogih morfoloških, anatomskih in kemijskih taksonomskih znakih (Wallander in Albert 2000).

Rod *Olea* je razdeljen na dva podrodova, in sicer *Olea*, kateremu pripada tudi oljka in *Paniculatae*. Podrod *Olea* ločimo še v dve skupini, *Olea* in *Ligustroides*. *Olea europaea* pripada skupini *Olea* (Green in Wickens 1989) in se glede na morfološke lastnosti deli še na 6 podvrst (Slika 1) (Ali in sod. 2014).



Slika 1: Taksonomska klasifikacija *Olea europaea* L. (vir: Ali in sod. 2014)

Vsaka podvrsta uspeva na določenem geografskem območju. *Olea europaea europaea* izhaja iz sredozemskega bazena. Poznamo oleaster – divjo in sativa – gojeno oljko. *Olea europaea laperrinei* (Batt. & Trab.) izvira v Saharskem gorovju, medtem ko je *Olea europaea maroccana* (Greut. & Brund) endemit na južnem delu Maroka. *Olea europaea cerasiformis* (Webb. & Berth.) uspeva na Madeiri, *Olea europaea guanchica* na Kanarskih otokih, *Olea europaea cuspidata* (Wall.) pa v južni Afriki in na Kitajskem (Besnard in sod. 2002) (Slika 2).



Slika 2: Območja razširjenosti različnih podvrst (vir: Rugini in sod. 2016)

3.2 Biološke spremembe oljke kot posledica domestikacije

Divja oljka (*Olea europaea* L. subsp. *europaea* var. *sylvestris* (Mill.) Lehr) se od gojene oljke (*Olea europaea* subsp. *europaea* var. *sativa* Hoffm in Link.) razlikuje predvsem v velikosti plodov (Slika 3), vsebnosti olja, načinu razmnoževanja in genetski variabilnosti. Plodovi divje oljke so opazno manjši in imajo manj mesnatega mezokarpa kot plodovi gojene oljke. Razlike v velikosti endokarpa med primerki plodov divje in gojene oljke niso zaznane. Razlika je opazna pri oljevitosti plodov, saj so plodovi oleastrov bistveno manj oljeviti od plodov gojene oljke, kar nakazuje na selekcijski pritisk, ki ga je vršil človek z izbiro dreves v naravnih populacijah z bolj oljevitimi plodovi. *Olea europaea* L. subsp. *europaea* var. *sylvestris* (Mill.) Lehr in *Olea europaea* L. subsp. *europaea* var. *sativa* Hoffm in Link. se med seboj razlikujeta tudi v reproduktivni biologiji, saj je oleaster samonikla rastlina in se razmnožuje s semeni, medtem ko se gojene oljke razmnožujejo vegetativno (s potaknjenci, cepljenjem ali poganjki). Posledica spremembe reproduktivne biologije je fiksirana genetska variabilnost gojenih oljk, saj so njihovi potomci heterozigotni kloni (Zohary in Hopf 2004). Predstavnike divje oljke (*Olea europaea* L. subsp. *europaea* var. *sylvestris* (Mill.) Lehr) glede na njihov izvor delimo v dve skupini, in sicer divje oljke (ang. wild), ki uspevajo v sredozemskih gozdovih in primarnih nišah, kjer gojene oljke niso prisotne ter divje oljke (ang. feral), ki so nastale s spontanim križanjem med divjimi oleastri in gojenimi sortami v opuščeni nasadih (Zohary in Spiegel-Roy 1975). Morfološko se divja oljka razlikuje od gojene oljke po tem, da ima na vejah trne,

medtem ko pri gojenih oljkah niso prisotni (Zohary in Hopf 2004). Drevo oleastrov je po velikosti manjše in običajno grmičaste oblike (Zohary in Spiegel-Roy 1975). Rezultati študije, ki so obsegali primerjavo divje in gojene oljke, so pokazali, da med pelodom divjih ter gojenih oljk ni bistvenih razlik. Pri primerjavi tridimenzionalne strukture lesa prav tako niso zasledili razlik v velikosti endokarpa in sestavi ksilema (Liphshitz in sod. 1991).



Slika 3: Primerjava velikosti ploda divje in gojene oljke (Foto: Dunja Bandelj)

4 PREDSTAVITEV IN PRIMERJAVA DIVJE TER GOJENE OLJKE

4.1 Divja oljka *Olea europaea* L. subsp. *europaea* var. *sylvestris* (Mill.)

Lehr

Divja oljka ali oleaster so zimzelene rastline, ki uspevajo na območju sredozemskega bazena v makiji ali pa kot posamezna drevesa ali grmovja (Slika 4). Za oleaster je značilno, da je dobro prilagojen na sušna, slana in revna tla (San-Miguel-Ayanz 2016). Prave oleastre lahko danes najdemo na Korziki, v Maroku, Tuniziji, Italiji, Turčiji, Španiji (Rugini in sod. 2016), Izraelu (Diez in sod. 2015), Črni gori (Lazović in sod. 2016), Franciji in na Hrvaškem (Besnard in sod. 2002). Divje oljke so nekoliko manjše rasti (grmičevje do 15 metrov) (Turrill 1951). Pogosto se pojavljajo na gozdnem robu skupaj s črničevjem (*Quercus ilex* L.), mastiko (*Pistacia lentiscus* L.) in ozkolistno zeleniko (*Phillyrea angustifolia* L.) (Rugini in sod. 2016). Na vejah divjih oljk so prisotni trni (Bartolini in Petruccelli 2002). Lubje divje in gojene oljke je sive barve (Bartolini in Petruccelli 2002). Listi so eliptične do suličaste oblike. Zgornja listna ploskev je zelene barve, spodnja pa različnih odtenkov sive barve (Turrill 1951). Oljka ima številne majhne cvetove bele barve s štirimi cvetnimi listi (CABI 2018). Plodovi so v primerjavi z gojeno

olja zelo majhni (3 do 4 milimetre) (Rugini in sod. 2000). Mezokarp (mesnati del ploda) je zelene barve, ko dokončno dozori pa črno-rjave barve. Endokarp oljčnega plodova je olesenel (koščica) in vsebuje 1 seme (CABI 2018). Plodovi divje oljke so zelo majhni z nizko vsebnostjo olja (Lazović in sod. 2016). Juvenilna faza divje oljke traja od 15 do 20 let (Diez in sod. 2015), njena življenjska doba pa je tudi več tisoč let (Belaj in sod. 2007).

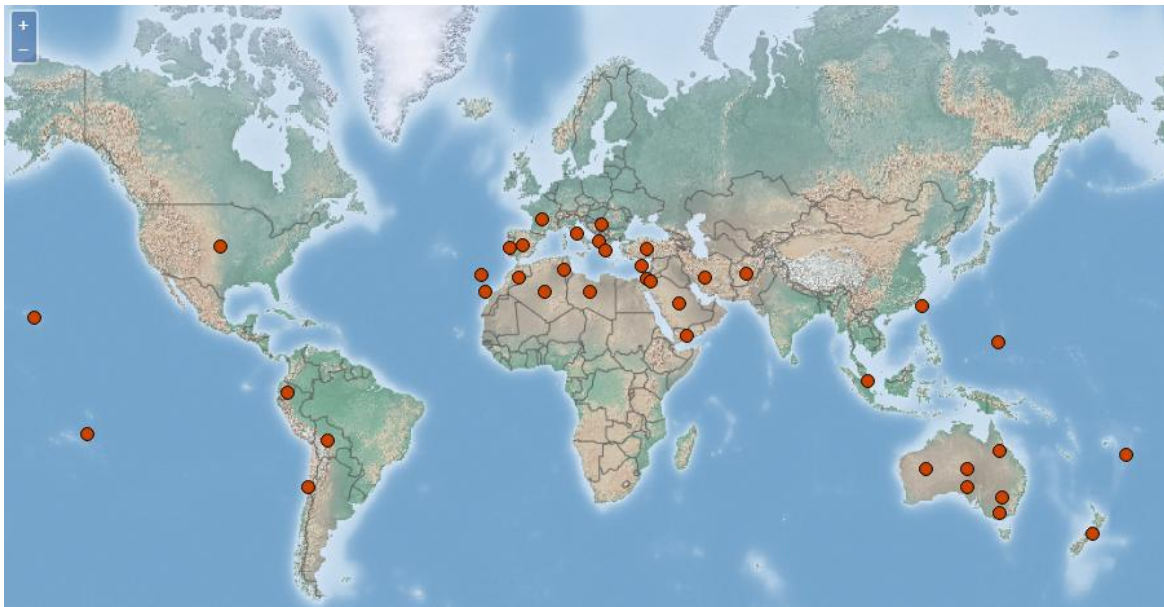


Slika 4: Primer divje oljke v Maroku (Foto: Dunja Bandelj)

4.2 Gojena oljka *Olea europaea* subsp. *europaea* var. *sativa* Hoffm in Link

Gojena oljka (*Olea europaea* subsp. *europaea* var. *sativa* Hoffm in Link) je prav tako zimzelena in je razširjena v državah, ki se nahajajo na območju sredozemskega bazena, bližnjem vzhodu, severu, jugu in centralni Ameriki, Aziji in Oceaniji (Bartolini in Petruccelli 2002) (Slika 5). Po velikosti je gojena oljka nekoliko višja od divje oljke in lahko doseže višino od 15 pa tudi do 20 metrov (Bartolini in Petruccelli 2002). Koreninski sistem oljke je zelo obsežen. Odvisen je od globine tal, vsebnosti vode v tleh in prezračevanju zemlje. Deblo je visoko od enega do dveh metrov. Krošnja je precej gosta, in sicer ima več glavnih vej (CABI 2018). Listi so zaradi prilagoditve na sušna območja usnjati, debeli in nameščeni nasprotno. Rastejo do 2 leti (San-Miguel-Ayanz 2016). Iz brstov se razvije socvetje, ki ga tvori od 10 do 40 cvetov (v plod se razvij manj kot 5 % vseh cvetov). Cvetovi so prav tako kot pri divji oljki majhni, beli in dišeči. Sestavljeni so iz štirih sepalov (venčnih listov), štirih petalov (časnih listov), dveh karpelov (plodnih listov) in dveh prašnikov (CABI 2018). Cvet je hermafroditen (dvospolen). Plod je prav tako kot

pri divji oljki koščičast, vendar veliko večji (od 2 do 2,5 cm) (San-Miguel-Ayanz 2016). Juvenilna faza gojene oljke je bistveno krajša v primerjavi z divjo oljko in običajno traja od 5 do 6 let (Zohary in Hopf 2004).

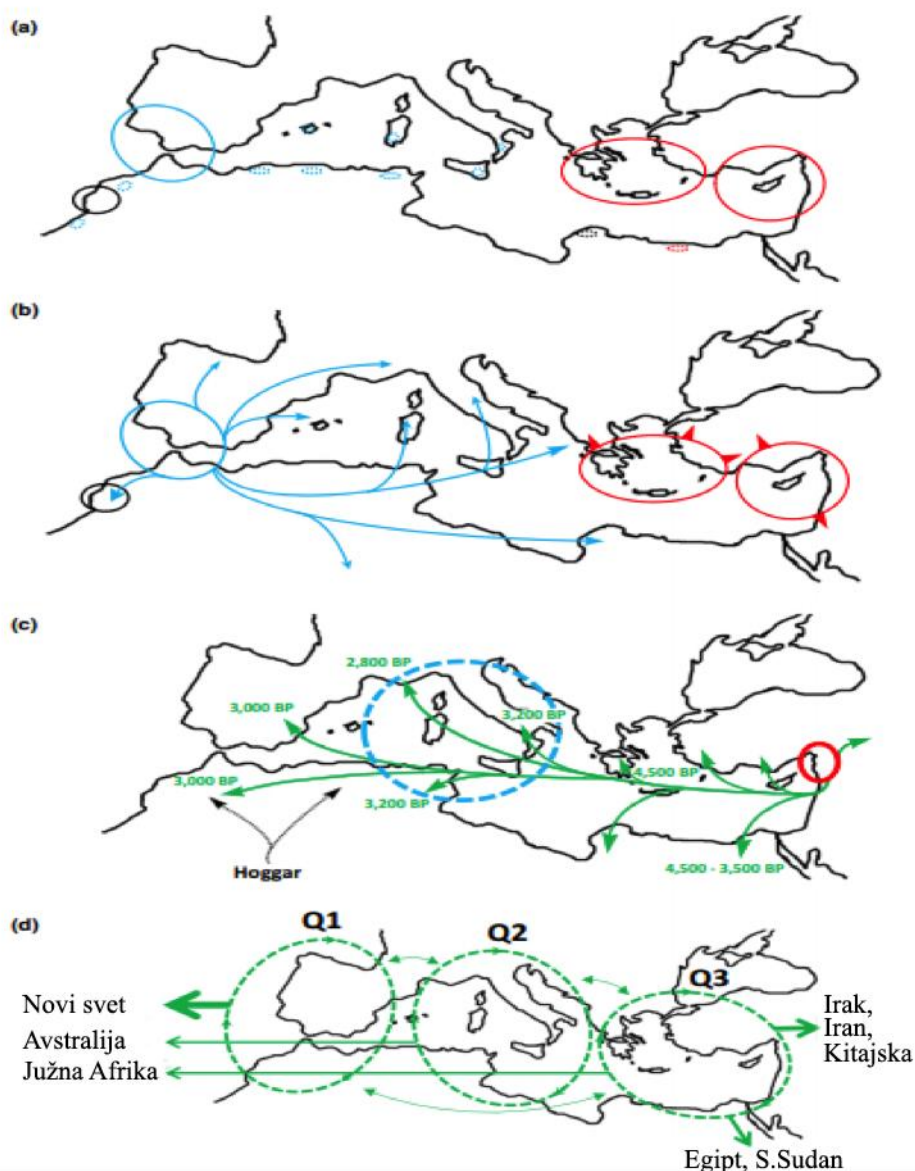


Slika 5: Razširjenost gojene oljke (vir: <https://www.cabi.org/isc/datasheet/37336>)

5 PREGLED ŠTUDIJ NA TEMO DOMESTIKACIJE IN RAZNOLIKOSTI OLJK

5.1 Študije domestikacije oljke

Besnard in Rubio de Casas (2016) sta predstavila domnevno teorijo domestikacije oljke, saj je znanost glede tega ali gre pri oljki za tri centre domestikacije (zahodno, centralno in vzhodno Sredozemlje) ali pa je bil le en center domestikacije (oljka se je širila iz Levanta na vzhodu in se sekundarno genetsko spreminjala po celem sredozemskem bazenu) še vedno neopredeljena (Slika 6). Z jedrnimi markerji so ugotovili, da je genetska raznovrstnost oleastrov večja na vzhodnem delu Sredozemlja, kljub temu da divje oljke danes uspevajo na območju celotnega sredozemskega bazena. Paleobotanični in arheološki dokazi kažejo na to, da so s pridelovanjem oljk v zahodnem Sredozemlju pričeli že v holocenu, vendar trenutno še ni ustreznih arheoloških ter genetskih dokazov, ki bi lahko potrdili primarno domestikacijo divje oljke na tem območju. Glede na razpoložljive vire avtorja menita, da je bolj verjetno, da je domestikacija oljke potekala v vzhodnem sredozemskem bazenu in da se je nato po koncu ledene dobe širila v centralno in zahodno Sredozemlje ter se tam sekundarno diverzificirala, vendar so za potrditev teorije potrebne nadaljnje raziskave.



Slika 6: Teorije domestikacije (a,b, c in d) in širjenja oljke. Rdeči in modri krogi predstavljajo glavne centre domestikacije, modri črtkasti krogi pa domnevne centre domestikacije, ki jih povzema Diez (2015). Zelene puščice nakazujejo smeri kasnejšega širjenja oljke, črne puščice pa manjši doprinos vrste *Olea laperrinei* L. k kultiviranemu genskemu bazenu. (vir: Besnard in Rubio de Casas 2016)

Terral in sodelavci (2004) so raziskovali izvor ter domestikacijo divje oljke. Cilj raziskave je bil izboljšati znanje in razumevanje zgodovine domestikacije oljke. Raziskava je potekala na podlagi proučevanja velikosti in oblike endokarpov iz španskih, francoskih ter italijanskih arheoloških zbirk in endokarpov iz različnih območij sredozemskega bazena, v katerih uspevajo populacije divje oljke. Morfometrijo so izvajali na 630 oljčnih koščicah (180 primerkov divjih oljk ter 450 primerkov gojenih oljk). Obliko endokarpov so proučevali z geometrijsko morfometričnim pristopom na 1500 primerkih (330 primerkov divjih oljk in 1170 primerkov gojenih oljk). Primerke koščic divjih oljk so zbrali iz enajstih populacij (Španija, Tunizija, Maroko, Izrael, Turčija, Francija, Italija, Korzika, Algerija, Grčija, Sirija), primerke koščic udomačenih oljk pa so bili nabrani v Conservatoire

Botanique National de Port Cros in v kolekciji Institut National de la Recherche Agronomique, Domaine Mergueil, Mauguio, Francija. Koščice so primerjali tudi s koščicami iz arheoloških najdišč (devetih španskih, enajstih francoskih in enega italijanskega). Rezultati so pokazali, da se koščice divjih oljk od koščic gojenih oljk razlikujejo le po obliki ne pa tudi po velikosti. Morfološke raziskave dokazujejo veliko kompleksnost izmenjevanja populacij, ki so se širile od zahoda proti vzhodu sredozemskega bazena. Iz rezultatov raziskav arheološke zbirke koščic modernih kultivarjev lahko sklepamo, da se je domestikacija oljke na začetku odvijala v severozahodnem delu Sredozemlja, in sicer v času med bakreno dobo v Španiji (Les Moreres) in bronasto dobo v Italiji (Palmieriju).

V najnovejši študiji domestikacije so Dighton in sod. (2016) proučevali proces in čas domestikacije oljke v Jordaniji, in sicer na območju ostankov mesta Pella. V raziskavi so analizirali oljčne koščice iz Tell Husna in Khirbet Fahla. Uporabili so strojno flotacijo talnih vzorcev. Prisotnost in številčnost oljk so ugotavljali z identifikacijo razdrobljenih in celih vzorcev ter z mikroskopiranjem. Vzorce so razporedili po arheoloških obdobjih, določenih glede na artefakte (predvsem keramični izdelki). Nekateri vzorci so bili datirani s pomočjo analize radioaktivnega ogljika v kratko-živečih botaničnih vzorcih. Iz keramičnih ostankov ljudstva Yarmoukianu, ki je na tem območju živel v času neolitika, je razvidno, da so oljke pridelovali že 6200 pr. n. št. Morfometrični podatki dolžine in širine endokarpov oljk iz obdobja poznega neolitika do srednje železne dobe kažejo, da so bile prisotne variacije velikosti ploda (povečala se je dolžina endokarpa), kar je po predvidevanju posledica izbora sort. Domestikacija je potekala v različnih obdobjih in na različnih območjih. Na območju mesta Pella so te spremembe zaznane po koncu bakrene dobe in pred obdobjem pozne bronaste dobe. Ugotovili so, da je zgodnja domestikacija oljke v Jordaniji potekala na območju Teleilat Ghassula.

Braton in sod. (2009) so proučevali izvor domestikacije oljke z jedrnimi in citoplazmatskimi markerji. Rezultati so pokazali, da je bilo med 958 primerki divjih oleastrov zaznanih 217 različnih alelov, med 411 primerki gojenih dreves oljk pa 194 alelov. Ugotovili so, da so bile frekvence alelov ekvivalentne v vseh treh regijah (vzhod, zahod in severna Afrika). V Tuniziji so rezultati pokazali, da so na tem območju prisotni tako gojeni primerki, prineseni iz vzhoda (Fenečani), kot tudi gojeni primerki iz tamkajšnjih oleastrov. Poleg tega so rezultati pokazali, da naj bi današnje gojene sorte izvirale iz devetih različnih območji, in kar polovica teh je mešanica dveh ali več sort.

5.2 Študije genetske raznolikosti divjih in gojenih oljk

Oljka je skozi zgodovino ohranila bogato genetsko variabilnost divjih in tudi gojenih sort, saj ni utrpela genske erozije. Tako imamo po današnjih ocenah približno 1200 kultivarjev, ki se jih ohranja v regionalnih, nacionalnih in mednarodnih zbirkah ter goji v štiriinpetdesetih državah. Točnega števila sort ni mogoče določiti, saj je lahko ocenjevanje subjektivno zaradi velikega števila kultivarjev, uporabe sopomenk pri nekaterih različnih kultivarjih (sinonimi) ter poimenovanja istih kultivarjev z različnimi imeni (homonimi) na različnih območjih. Več kot dve tretjini oljčnih kultivarjev uspeva na območju južne Evrope (538 v Italiji, 272 v Španiji, 88 v Franciji, 52 v Grčiji), nekaj pa izven Evrope v Siriji, Turčiji, Tuniziji, Maroku in Iranu. Kasneje se je gojenje oljk pričelo tudi na območju Argentine, Avstralije, Brazilije, Kalifornije, Kitajske, Kolumbije, Mehike in Urugvaja, kar je dodatno doprineslo k večji genetski raznolikosti (Rugini in sod 2016).

Loukas in Krimbasa (1983) veljata za enega izmed prvih znanstvenikov, ki sta pričela z raziskovanjem genetske variabilnosti oljke. V svoji študiji sta analizirala 25 sort. Glede na raznovrstnost petnajstih izoencimskih sistemov sta ugotovila, da je velikost plodov eden izmed pomembnih taksonomskih znakov za ugotavljanje sorodnosti med sortami oljk. V raziskavi je bila odkrita večja genetska sorodnost med sortami z večjimi plodovi, ki so bile selekcionirane za namizne oljke, in pri sortah s srednje velikimi plodovi, iz katerih so pridelovali olje.

Namen študije, ki so jo izvedli Breton in sod. (2009), je bil nadgraditi poznavanje divje oljke, saj je raznolikost gojenih oljk bistveno manjša od raznolikosti divjih oljk. S tem znanjem bi lahko kasneje pripomogli k razvoju novih sort, ki bi bile bolj odporne na škodljivce in bolj prilagojene na neugodne ekološke razmere. Pri raziskovanju genetske raznolikosti in sorodstvenih odnosov med 48 sortami divjih oljk v dveh provincah Andaluzije (Cadiz in Jaen) v južni Španiji so uporabili markerje SSR (ang. Short Sequence Repets) in opazovali agronomsko-morfološke značilnosti. Prav tako so primerjali obe uporabljeni metodi, da bi ocenili njuno učinkovitost pri ocenjevanju ravni genetske raznovrstnosti in sorodnosti med oljkami. Rezultati agronomsko-morfoloških opazovanj so pokazali veliko variabilnost med genotipi in različne korelacijske koeficiente med letoma 2007/08 in 2008/09 ($r = 0.59-0.78$). Parametri, kot so simetrija ploda, oblika koščice, razmerje med sočnim mezokarpom in koščičastim endokarpom ter vsebnost olja tako na posušenih kot svežih vzorcih so pomagali pri razlikovanju genotipov, saj je bila med temi znaki izražena velika variabilnost. Rezultati so pokazali, da sta velikost ploda in vsebnost olja v povprečju nižja pri predstavnikih divjih oljk. Odkrili so tudi nekaj primerkov divjih oljk, pri katerih so bili rezultati primerljivi s gojenimi oljkami, saj so plodovi tehtali 1,3 grama, vsebnost olja v suhih vzorcih pa je bila 33,8 %. Rezultati analiz DNA in

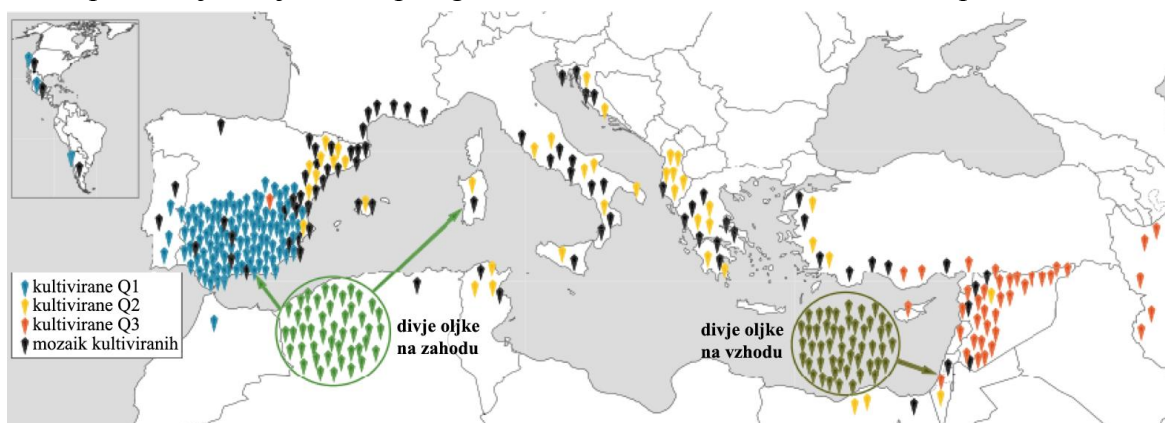
agronomsko-morfoloških deskriptorjev so razkrili, da je bila večja genetska raznolikost zaznana znotraj provinc, ne pa toliko med obema provincama.

Belaj in sod. (2010) so opravili primerjavo divjih oljk iz Andaluzije (južna Španija), Katalonije in Valencie (vzhodne Španije) z lokalno gojenimi oljkami. Z uporabo markerjev SSR so želeli pridobiti podatke o genetski raznovrstnosti tako divjih kot tudi gojenih oljk v vseh treh regijah, odkriti raven genetske diferenciacije, razmerje med divjimi in gojenimi oljkami in genetsko strukturo divjih ter gojenih populacij. Ti rezultati bi pripomogli k odkrivanju novih genotipov oljk in njihovemu varovanju ter uporabi pri nadaljnjem gojenju bolj odpornih sort. Rezultati so pokazali veliko genetsko raznovrstnost v vseh treh regijah Španije. Z analizo genetske strukture divjih oljk so odkrili, da je v Andaluziji (Cadiz) največji delež pravih divjih oleastrov. V Kataloniji je bilo zaznanih veliko podobnosti med divjimi in gojenimi oljkami, iz česar sklepajo, da so divje oljke posledica razmnoževanja s semeni iz opuščenih oljčnih nasadov. V Valenciji so bile odkrite populacije, ki izhajajo iz treh genskih bazenov, in sicer pravi divji oleastri, divje oljke, ki so križane z gojenimi oljkami, in primerki oljk – križanci gojenih oljk in drugih divjih oleastrov. Analiza genetske strukture gojenih oljk je pokazala, da so španski kultivarji večinoma razporejeni po regijah (se med seboj ne križajo). Največjo prisotnost genetskega materiala oleastrov pri gojenih oljkah so odkrili v Valenciji in Kataloniji.

Lazović in sod. (2016) so izdali prvo poročilo o pomembnem starodavnem genskem viru oljk v Črni gori. Cilj študije je bil proučiti nove genotipe oljk, saj bi tako pripomogli k njihovemu ohranjanju in razvoju oljkarstva v Črni gori. V analizo so vključili 16 starodavnih dreves (med drugimi tudi oljko 'Stara maslina' iz Mirovice), 9 glavnih sort tega območja (z dvema vzorcema sorte Žutica iz Bara in Ulcinja) in 4 spontano rastoča drevesa. Raziskavo so izvedli z markerji SSR. Poleg tega so opazovali in izvedli agro-morfološke meritve (listov, socvetja, plodov, vsebnost olja), da bi dokazali, da je 'Stara maslina' oljna sorta Žutica. Rezultati analize so pokazali, da ima 16 starodavnih dreves 7 različnih genotipov, vendar jih več kot polovica pripada sorti Žutica. Izkazalo se je, da je 'Stara maslina' sorodna nekaterim spontanim sortam, ne pa sorti Žutica zaradi morfoloških razlik v velikosti in obliki plodov ter vsebnosti olja. S primerjavo genetskih profilov vzorcev z devetintridesetimi drugimi sortami iz Črne gore so dokazali, da je sortna struktura na tem območju popolnoma drugačna od drugih območij, in da je zato potrebno varovanje ter ohranjanje črnogorskih genetskih virov za nadaljnji razvoj oljkarstva v Črni gori.

Diez in sod. (2014) so z markerji SSR proučevali demografsko zgodovino oljk na območju celotnega sredozemskega bazena. Poskušali so ugotoviti ali se vzorci genetsko razlikujejo glede na območje izvora, ali obstajajo dokazi za večkratno domestikacijo oljke in/ali križanje med divjimi in gojenimi oljkami ter ali njihova študija omogoča nov vpogled v

zgodovino oljke in njeno širjenje v sredozemskem bazenu. V študijo so vključili 289 gojenih oljk iz celotnega sredozemskega bazena in 96 primerkov divjih oljk iz skrajnega zahodnega ter vzhodnega dela sredozemskega bazena (Slika 7). Rezultati študije so pokazali, da lahko gojene oljke razdelimo v štiri skupine (Q1, Q2, Q3, mozaični kultivarji) z različno zgodovino. Dokazali so, da so gojene oljke v južni Španiji (Q1) domnevno sorodne z divjimi oljkami v Izraelu, saj so v času rimskega cesarstva med Levantom in Španijo potekale pomembne trgovske poti. Poleg tega so zaključili, da so gojene oljke iz centralnega Sredozemlja (Q2) sorodne z divjimi oljkami, vzorčenimi v južni Španiji in na Sardiniji. Nizka genetska raznovrstnost in majhno število edinstvenih alelov ter porazdelitev frekvence alelov kažejo na to, da 107 vzorcev iz Španije in Portugalske predstavlja homogeno gensko skupino, ki je nastala pod vplivom učinka ozkega grla (ang. bottleneck effect), saj je na tem območju, z izjemo 2 % vzorcev (klorotip E.1.2.), prisoten le klorotip E1.1. Skupina Q2 velja za heterogeno, saj vsebuje genski material gojenih oljk z vzhoda (Q3) in divjih oleastrov z zahoda. V skupini Q2 so bili odkriti klorotipi E2.1, E2.2, E2.3, E3.1 in E3.2, kar dokazuje, da je bila ta skupina podvržena introgresiji ali pa, da je na tem območju potekala ločena domestikacija oljke. V skupini Q3 je bila raznolikost klorotipov manjša, saj sta bila poleg E1.1 odkrita le še E1.2 in E1.3 klorotipa.



Slika 7: Zemljevid, ki prikazuje lokacijo vseh vzorcev oljk, vključenih v študijo. Gojeni genotipi so obarvani glede na različne genske baze, ki jim pripadajo. Divje oljke so obarvane skladno z njihovim geografskim izvorom. (vir: Diez in sod. 2014)

Belaj in sod. (2007) so predstavili rezultate genetske raznolikosti in genetskih odnosov med divjimi oljkami na območju severno-vzhodnega sredozemskega bazena ter učinek ozkega grla in populacijske strukture divjih oljk. Za ugotavljanje genetske strukture divjih oljk med in znotraj enajstih populacij (171 primerkov), so uporabili osem mikrosatelitskih markerjev. Rezultati so pokazali, da lahko populacije divjih oljk v severno-vzhodnem Sredozemlju razdelimo v štiri skupine. Dva genska bazena so odkrili na italijanskih otokih in južni Španiji, kjer je značilno sredozemsko podnebje, druga dva pa v celinskem delu Italije in severovzhodnih predelih Španije, kjer mediteransko podnebje prehaja v submediteransko podnebje. Opomnili so tudi na to, da je na tem območju prišlo do križanja divjih oleastrov z gojenimi oljkami, zato je mejo med pravimi oleastri in križanci težko določiti.

6 ZAKLJUČEK

Oljka je v sredozemskem bazenu in tudi drugod po svetu izredno cenjeno drevo, zato je bilo na temo domestikacije in raznolikosti oljke izvedenih veliko študij, s katerimi smo pridobili vpogled v izvor, širjenje in diverzifikacijo oljke skozi zgodovino. Še vedno pa ostaja nekaj odprtih vprašanj, predvsem o pričetku domestikacije. Slabo proučen ostaja tudi genetski material divjih oleastrov, ki bi ga veljalo izkoristiti za izboljšanje lastnosti gojenih sort v procesih zlahtnjenja, kjer lahko s križanjem vzgojimo nove, kakovostnejše sorte, ki so bolj odporne na ekstremne razmere (suša, slana tla) in na bolezni ter škodljivce. Prav tako je ohranjanje divjih oleastrov pomembno z vidika ohranjanja današnje biodiverzitete oljke.

O pomenu ohranjanja raznolikosti oljk pričajo številne znanstvene in strokovne objave, ki poročajo o vrednotenju genskih virov na nacionalni, regionalni in svetovni ravni. Za proučevanje genskih virov so ustanovili številne genske banke, v katerih so zbrane vse evidentirane sorte oljk. Znanstveniki ocenjujejo, da obstaja okoli 1200 različnih sort, vendar je v pridelavi le manjša peščica sort. Večina sort ostaja prepoznavna le regionalno. S tega vidika je potrebno preprečiti izgubo manj poznanih sort za naslednje generacije, in sicer tako, da jih kontinuirano proučujemo in ohranjamo.

Čeprav znanstveniki glede tega kje v sredozemskem bazenu je primarno prišlo do domestikacije niso enotni, so nekateri mnenja, da obstaja več centrov domestikacije. Slednje je zagotovo prispevalo k nastanku velike raznolikosti oljk. To lahko pripišemo predvsem različnim selekcijskim pritiskom človeka in izjemni raznolikosti podnebnih razmer v Sredozemlju.

7 VIRI IN LITERATURA

Ali N., Chapuis E., Tavoillot J., Mateille T. 2014. Plant-parasitic nematodes with olive tree (*Olea europaea* L.) with a focus on the Mediterranean Basin: A review. *Science Direct* 337: 423–442.

Amane M., Lumare R., Hany V., Ouazzani N., Debain C., Vivier G., Deguilloux M. F. 1999. Chloroplast-DNA variation in cultivated and wild olive (*Olea europaea* L.). *Theoretical Applied Genetics* 99: 133–139.

Armour J. A. L., Alegre S. A., Miles S., Williams L. J., Badge R.M. 1999. Minisatellites and mutation processes in tandemly repetitive DNA. Oxford, Oxford University Press.

Bartolini G., Petruccelli R. 2002. Classification, origin, diffusion and history of the olive. Rim, Food and agriculture organization of the united nations.

Belaj A., León L., Satovic Z., Rosa R. 2011. Variability of wild olives (*Olea europaea* subsp. *europaea* var. *sylvestris*) analyzed by agro-morphological traits and SSR markers. *Scientia Horticulturae* 129: 561–569.

Belaj A., Munoz-Diez C., Baldoni L., Porceddu A., Barranco D., Satovic Z. 2007. Genetic diversity and population structure of wild olives from the nord-western Mediterranean assessed by SSR markers. *Annals of Botany* 100: 449–458.

Belaj A., Munoz-Diez C., Baldoni L., Satovic Z., Barranco D. 2010. Genetic diversity and relationships of wild and cultivated olives at regional level in Spain. *Scientia Horticulturae* 124: 323–330.

Besnard G., Khadari B., Baradat P., Berville A. 2002. *Olea europaea* (Oleaceae) phylogeography based on chloroplast DNA polymorphism. *Theoretical Applied Genetics* 104:1353–1361.

Besnard G., Rubio de Casas R. 2016. Single vs multiple independent olive domestications: the jury is (still) out. *New Phytologist* 209: 466–470.

Breton C., Terral J., Pinatel C., Médail F., Bonhomme F., Bervillé A. 2009. The origins of the domestication of the olive tree. *C. R. Biologies* 332: 1059–1064.

CABI. <https://www.cabi.org/isc/datasheet/37336> (datum dostopa: 11. 07. 2018)

Diez C. M., Trujillo I., Martinez-Urdiroz N., Barranco D., Rallo L., Marfil P., Gaut B. S. 2014. Olive domestication and diversification in the Mediterranean basin. *New phytologist* 206: 436–447.

Dighton A., Fairbairn A., Bourke S., Faith J. T., Habgood P. 2017. Bronze Age olive domestication in the north Jordan valley: new morphological evidence for regional complexity in early arboricultural practice from Pella in Jordan. *Veget Hist Archaeobot* 26: 403–413.

Eddo R., Rita B., Rosario M. 2000. Olive (*Olea europaea* var. *sativa*) Transformation. V: Jain S.M., Minocha S.C. (eds) *Molecular Biology of Woody Plants*. Forestry Sciences, vol 66. Springer, Dordrecht

Eisen J. A. 1999. *Mechanistic basis for microsatellite instability*. Oxford, Oxford University Press.

Encyclopedia Britannica. <https://www.britannica.com/science/domestication#ref283818> (datum dostopa: 09. 07. 2018)

Esvet. <http://www.esvet.si/jedrska-energija/pomen-jedrske-energije/uporaba-jedrskih-tehnologij-v-arheologiji> (datum dostopa 17. 08. 2019)

Green P. S., Wickens G. E. 1989. The *Olea europaea* complex. V: *The Davis & Hedge Festschrift*. Kit Tan (ed.). Edinburg, Edinburgh University Press.

Javornik B. 1996. *Specifične metode genske tehnologije pri rastlinah – analiza genoma*. Ljubljana, BIA.

Kozjak P., Korošec-Koruza Z., Javornik B. 2003. Microsatellite analysis by automated fluorescent detection using ALF express apparatuses: A case of grapevine analysis. *Univerza v Ljubljani, Kmetijstvo* 81 (1): 47–55.

Lazović B., Adakalić M., Pucci C., Perović T., Bandelj D., Belaj A., Mariotti R., Baldoni L. 2016. Characterizing ancient and local olive germplasm from Montenegro. *Scientia horticultrae* 209: 117–123.

Lipshitz N., Gophna R., Hartman M., Bigger G. 1991. The Beginning of Olive (*Olea europaea*) Cultivation in the Old World: A Reassessment. *Journui of Archaeological Science* 18: 441–453.

Loukas M., Krimbas C.B. 1983. History of olive cultivars based on their genetic distances. *Journal of Horticultural Science* 58: 121–127.

Meyer R. S., Purugganan M. D. 2013. Evolution of crop species: genetics of domestication and diversification. *Nature reviews genetics* 14: 840–852.

Rugini E., Baldoni L., Muleo R., Sebastiani L. 2016. *The olive tree genome*. Cham, Springer Nature.

San-Miguel-Ayanz, J., de Rigo, D., Caudullo, G., Houston Durrant, T., Mauri, A. (Eds.), 2016. *European Atlas of Forest Tree Species*. Publication Office of the European Union, Luxembourg.

Štajner N., Jakše J., Kozjak P., Javornik B. 2005. The isolation and characterization of microsatellites in hop (*Humulus lupulus* L.). *Plant Science* 168: 213–221.

Terral J., Alonso N., Capdevila R., Chatti N., Fabre L., Fiorentino G., Marival P., Guillem Pe´rez Jorda´ G., Pradat B., Rovira N., Alibert P. 2004. Historical biogeography of olive domestication (*Olea europaea* L.) as revealed by geometrical morphometry applied to biological and archaeological material. *Journal of Biogeography* 31: 63–77.

Turrill W. B. 1951. Wild and cultivated olives. *Royal Botanic Gardens, Kew* 6: 437–442.

Wallander E., Albert V.A. 2000. Phylogeny and classification of Oleaceae based on *rps16* and *trnL-F* sequence data. *American Journal of Botany* 87(12): 1827–1841.

Zohary D., Hopf M. 2004. *Domestication of plants in the old world*. New York, Oxford university press.

Zohary D., Spiegel-Roy P. 1975. *Beginnings of Fruit Growing in the Old World*. American Association for the Advancement of Science 187: 319–327.

Zupančič I. 1998. Genetski detektivi: prepoznavanje oseb in preverjanje sorodstvenih povezav s pomočjo preiskave DNA. *Proteus* 60: 400–405.