



Dalibor Ballian
Alma Hajrudinović-Bogunić
Mirzeta Memišević Hodžić



VARIJABILNOST
**BIJELOG
JASENA**

(Fraxinus excelsior L.)

U BOSNI I HERCEGOVINI



Sarajevo, Ljubljana
2021. godine

IMPRESSUM

ZNANSTVENA MONOGRAFIJA

Varijabilnost bijelog jasena (*Fraxinus excelsior* L.) u Bosni i Hercegovini

IZDAVAČ: Udruženje inženjera i tehničara šumarstva Federacije Bosne i Hercegovine (UŠIT FBiH)

ZA IZDAVAČA: Refik Hodžić, dipl.ing.šum.

SUIZDAVAČ: Silva Slovenica - izdavački centar Šumarskog instituta Slovenije, Ljubljana

GODINA IZDANJA: 2021.

RECENZENTI: prof.dr. Robert Brus i doc.dr. Igor Poljak

TEHNIČKI UREDNIK: Azer Jamaković, dipl.ing.šum.

LEKTOR I KOREKTOR: Andreja Dautović

GRAFIČKI DIZAJN I PRIPREMA ZA TISAK: Studio ART 7

AUTORI FOTOGRAFIJA NA OMOTU: Faruk Bogunić i Dalibor Ballian

Elektronsko izdanje

CIP - Katalogizacija u publikaciji
Nacionalna i univerzitetska biblioteka
Bosne i Hercegovine, Sarajevo

674.031.916.165(497.6)

BALLIAN, Dalibor

Varijabilnost bijelog jasena (*Fraxinus excelsior* L.) u Bosni i Hercegovini [Elektronski izvor] / Dalibor Ballian, Alma Hajrudinović-Bogunić, Mirzeta Memišević Hodžić. - El. knjiga. - Sarajevo : Udruženje inženjera i tehničara šumarstva Federacije Bosne i Hercegovine ; Ljubljana : Silva Slovenica, 2021

Način pristupa (URL):

<https://usitfbih.ba>. - Nasl s nasl. ekrana. - Opis izvora 23. 12. 2021. - Summary.

ISBN 978-9926-8071-8-4
(Udruženje inženjera i tehničara šumarstva Federacije Bosne i Hercegovine)

1. Hajrudinović-Bogunić, Alma
2. Memišević Hodžić, Mirzeta

COBISS.BH-ID 46924294



Ova publikacija je tiskana u suradnji sa *Silva Slovenica* izdavačkim centrom Šumarskog instituta Slovenije, Ljubljana, Slovenija



GOZDARSKI INŠTITUT SLOVENIJE
SLOVENIAN FORESTRY INSTITUTE

Knjiga se sufinansira iz sredstava: Naučno istraživački program za šumsku biologiju, ekologiju i tehnologiju P4-0107



Ministarstvo privrede
Kantona Sarajevo

Dalibor Ballian
Alma Hajrudinović-Bogunić
Mirzeta Memišević Hodžić

VARIJABILNOST
BIJELOG
JASENA
(*Fraxinus excelsior* L.)
U BOSNI I HERCEGOVINI

Sarajevo, Ljubljana
2021. godine

PREDGOVOR

Već je postala tradicija da UŠIT FBiH tiska znanstvene monografije šumskog drveća, te je nakon šest tiskanih knjiga došao red i na novu, monografiju pod naslovom "Varijabilnost bijelog jasena (*Fraxinus excelsior* L.) u Bosni i Hercegovini". S obzirom na tematiku i sadržaj, ova knjiga može se smatrati interesantnom, jer dolazi do propadanja bijelog jasena, odnosno veliki broj pojedinačnih stabala i skupina se već suši zbog napada patogena *Chalara fraxinea*. Prema procjenama stručnjaka širom Europe ova bolest će desetkovati jasen, a već je nekoliko godina registrirana kod nas. To je možda i jedan od razloga što smo požurili sa izdavanjem ove knjige.

Istraživanje jasena smo započeli još davne 2008. godine, a sva prva saznanja su nam ukazivala da istraživanje treba nastaviti uz stvaranje baze podataka. Do ove knjige istraživači dendroflora su malo znali o bijelom jasenu u Bosni i Hercegovini, za razliku od poljskog jasena o kome je pisao akademik Pavle Fukarek. Još Fukarek piše o uništavanju jasena, bijelog i poljskog, jer je bio važna sirovina u drvnoj industriji, za proizvodnju namještaja. Tako su prije Drugog svjetskog rata postojale stolarije koje su koristile samo drvo jasena. Ovdje treba spomenuti i proizvodnju skija u kojoj se koristilo ovo drvo. Tada nestaju specifične fitocenoze jasena, javora i brijesta na planinama središnje Bosne, a drvo se prerađuje u Sarajevu.

Pored brojnih podataka o jasenu, u ovoj monografiji su prikazane spoznaje iz brojnih suvremenih istraživanja koja su aktualna za poznavanje bijelog jasena i njegovu poziciju u šumama Europe. U jednom manjem poglavlju monografija tretira suvremena istraživanja o varijabilnosti bijelog jasena u Bosni i Hercegovini i njegovoj genetskoj strukturi do koje se došlo kroz niz istraživanja tijekom proteklih 13 godina. Većina podataka je ranije objavljena u brojnim znanstvenim radovima kod nas i u inozemstvu. Veliku pomoć u svemu ovome nam je omogućila regija Lombardija iz Italije, koja je potpomogla genetska istraživanja jasena.

Prilikom rada na ovoj monografiji susretali smo se sa brojnim problemima i izazovima, te su nam brojne kolege izašle u susret i pomogle u realizaciji ovog, za nas veoma značajnog, posla. Također, veliku zahvalnost dugujemo brojnim kolegama i šumarskim poduzećima koji su nam tijekom 13 godina nesebično pomagali prilikom sabiranja materijala za istraživanja jasena, te prilikom terenskih istraživanja, a na kraju i prilikom izrade fotodokumentacije, odnosno fotografiranja jasena.

Recenzentima se posebno zahvaljujemo na primjedbama i korisnim prijedlozima, čime su znatno unaprijedili i poboljšali tekst. Unaprijed zahvaljujemo svim kolegama i čitateljima koji će nas upozoriti na propuste ili nedostatke u tekstu, kako bismo u narednom periodu zajednički pridonijeli proširenju znanja o problematici bijelog jasena u Bosni i Hercegovini, ali i šire.

Autori
Sarajevo, 2021.

SADRŽAJ

1. UVOD	9
2. TAKSONOMIJA, MORFOLOGIJA I RAZMNOŽAVANJE BIJELOG JASENA	17
2.1 Biosistematska pripadnost bijelog jasena	17
2.2 Morfološke karakteristike bijelog jasena	19
2.3 Razmnožavanje bijelog jasena	22
3. RASPROSTRANJENOST BIJELOG JASENA	25
4. MIGRACIJE BIJELOG JASENA U EUROPI	29
5. EKOLOGIJA BIJELOG JASENA	39
5.1 Zahtjevi za tlom	40
5.2 Zahtjevi za svjetlošću	41
5.3 Zahtjevi za temperaturom	43
5.4 Zahtjevi za vlagom	44
5.5 Prirast bijelog jasena	45
5.6 Štetnici i bolesti jasena	45
6. EKOLOŠKO-VEGETACIJSKA PRIPADNOST BIJELOG JASENA	49
6.1 Pripanonska oblast	53
6.1.1 Sjeverno bosansko područje	55
6.1.2 Sjeverozapadno bosansko područje	57
6.2 Prelazno ilirsko-mezijska oblast	59
6.2.1 Donje drinsko područje	61
6.2.1.1 Srebrenički rejon	63
6.2.2 Gornje drinsko područje	64
6.2.2.1 Goraždansko-fočanski rejon	68
6.3 Oblast unutarnjih Dinarida	70
6.3.1 Područje Cazinske krajine	73
6.3.2 Zapadnobosansko krečnjačko-dolomitno područje	75
6.3.2.1 Ključko-petrovački rejon	77
6.3.3 Srednjobosansko područje	79
6.3.3.1 Vranički rejon	81
6.3.3.2 Sarajevsko-zenički rejon	83
6.3.4 Zavidovičko-tesličko područje	85

6.3.5 Područje istočnobosanske visoravni	87
6.3.5.1 Romanijski rejon	88
6.4 Mediteransko-dinarska oblast	91
6.4.1. Submediteransko-planinsko područje	93
6.5 Najznačajnije fitocenoze bijelog jasena u Bosni i Hercegovini	95
6.5.1 Šuma gorskog javora i jasena	97
7. VARIJABILNOST BIJELOG JASENA U BOSNI I HERCEGOVINI	99
7.1 Ekspresija spola bijelog jasena i drugih vrsta roda <i>Fraxinus</i> u Bosni i Hercegovini	99
7.1.1. Bijeli jasen	100
7.1.2. Crni jasen	102
7.1.3. Poljski jasen	103
7.1.4. Pensilvanski jasen	104
7.1.5. Razlike između istraživanih vrsta jasena	105
7.2 Molekularno-genetička istraživanja bijelog jasena	107
7.2.1 Metoda izolacije ukupne DNA	108
7.2.2 Lančana reakcija polimerazom (PCR)	108
7.2.3 Elektroforeza na poliakrilamidnom gelu	109
7.2.4 Očitanje i obrada podataka	109
7.2.5 Genetička karakterizacija bijelog jasena u Bosni i Hercegovini	109
7.2.6 Genetička diferencijacija između populacija bijelog jasena i mogućnosti uporabe sjemena u Bosni i Hercegovini	113
7.2.7 Značaj poznavanja koeficijenta inbridinga ili Wrightovog fiksacijskog indeksa za gospodarenje bijelim jasenom u Bosni i Hercegovini	118
7.2.8 Usporedni pokazatelji bosanskohercegovačkih i italijanskih populacija bijelog jasena	123
8. PREPORUKE ZA ODRŽIVO GENETIČKO GOSPODARENJE BIJELIM JASENOM	129
9. LITERATURA	151
10. SAŽETAK	179
11. SUMMARY	185



1. UVOD

Bijeli jasen (*Fraxinus excelsior* L.) je šumsko drvo rasprostranjeno u većem dijelu Europe, od Atlantskog oceana do rijeke Volge i Kavkaza na istoku, te od južnog dijela Skandinavije do Sredozemnog mora (Pliura i Heuertz 2003; Brus 2004, 2008; Šilić 2005; Beck i sur. 2016; Thomas 2016). Pionirska je vrsta koja se javlja u mješovitim listopadnim šumama ravnica i brdovitim područja, kao i u planinskim područjima do 1.500 m nadmorske visine. U Bosni i Hercegovini je u posljednjim decenijama primijećeno spontano širenje bijelog jasena, dominantno na napuštenim područjima koja su kultivirana u prošlosti.

Bijeli jasen se obično javlja u malim skupinama ili kao pojedinačno stablo. Ulazi u sastav ekološki veoma diferenciranih šumskih zajednica, koje su zastupljene u cijeloj Bosni i Hercegovini, osim južnog i jugozapadnog dijela zemlje, jer slabo podnosi sušu. Pretežno raste na mezofilnim staništima, obično u vrtačama i uz šumske potoke, a u Hercegovini na sjevernim ekspozicijama i višim nadmorskim visinama na bogatijim tlima. Najpoznatija nalazišta su na području središnje Bosne, gdje gradi specifične fitocenoze sa gorskim javorom poznate kao ilirska šuma javora i jasena *Aceri-Fraxinetum illyricum* Horvat (1938). Premda nije zastupljen u velikom broju, bijeli jasen ima veliki šumsko-gospodarski značaj zbog kvalitetnog drveta.

Drvo jasena karakterizira velika elastičnost, tvrdoća i otpornost na pritisak, što ga čini ekonomski vrlo vrijednim i komercijalno važnijim od ostale dvije autohtone vrste jasena u Bosni Hercegovini (*Fraxinus angustifolia* Vahl. i *Fraxinus ornus* L., Beck i sur. 2016). Drvo ima veliku uporabnu vrijednost, te se koristi za izradu alata i sportske opreme, a također, u ranijim vremenima prije široke uporabe čelika, za ručke oružja, poljoprivredne sprave, kočije i okvire za automobile i brodove. Nadalje, njegova ravna struktura i konzistencija te tvrdo drvo, čine ga vrlo vrijednim za furnir, u proizvodnji namještaja i parketa. Rezanje grana na deblu nije poželjno i može kasnije uzrokovati ozljede od mraza, te su tako stabla koja se koriste za sječu lisnika kod prehrane stoke loše kvalitete drveta. Inače, u južnim i jugozapadnim dijelovima Bosne



Slika 1. Bijeli jasen u okolini Kreševa (foto: Dalibor Ballian)

i Hercegovine lisnik jasena se tradicionalno koristi kao hrana za životinje tokom zime (Alikalfić 1998), dok se kora upotrebljava za preradu kože. Također, oštećenja na deblu mogu biti u vezi sa vodnim stresom kada dolazi do uzdužnog pucanja debla. Starija stabla mogu razviti i takozvano 'crno srce', negljivično obojenje drveta koje smanjuje njegovu vrijednost (Kerr 1995; Dobrowolska 2011). Nadalje, u središnjoj Europi bijeli jasen je često korišten kao ukrasno ulično i parkovsko stablo te u mnogim državama ima određeni etnički, kulturni i mitološki značaj.

Zbog visoke vrijednosti drveta bijelog jasena prijete mu opasnost nestanka, a u nekim područjima je zbog pretjerane eksploatacije njegova brojnost značajno reducirana. Gospodarenje šumama bijelog jasena u Europi postaje sve značajnije u posljednjih 40 godina, uglavnom zbog velike potražnje za njegovim kvalitetnim drvetom. Bijeli jasen zauzima sve značajnije mjesto u suvremenom šumarstvu usljed ekoloških predispozicija, prije svega zbog odlične prilagodljivosti, kao i zbog povoljnih utjecaja na okolinu kroz zaštitu tla i obogaćivanje humusom.

Stoga je bijeli jasen često bio predmet različitih molekularnih istraživanja, uključujući istraživanja postglacijalne migracije (Lefort i sur 1999; Heuertz i sur. 2001, 2004a, 2004b; Morand i sur. 2002; Ballian i sur. 2008, 2009; Westergren i sur. 2012). Nasuprot navedenom, samo nekoliko europskih država je uspostavilo programe očuvanja gena ili uzgoja jasena (Pilôra i Heuertz 2003).

Bijeli jasen se obično razmnožava prirodnom obnovom (Pintarić 2002) te provođenjem programa pošumljavanja pomoću rasadničkog sadnog materijala. U tom slučaju od najveće je važnosti genetska kvaliteta upotrijebljenog materijala koja jamči dobre šanse za uspjeh pošumljavanja i očuvanje prirodne genetičke varijabilnosti vrste (Namkoong 1998; Westergren i sur. 2012).

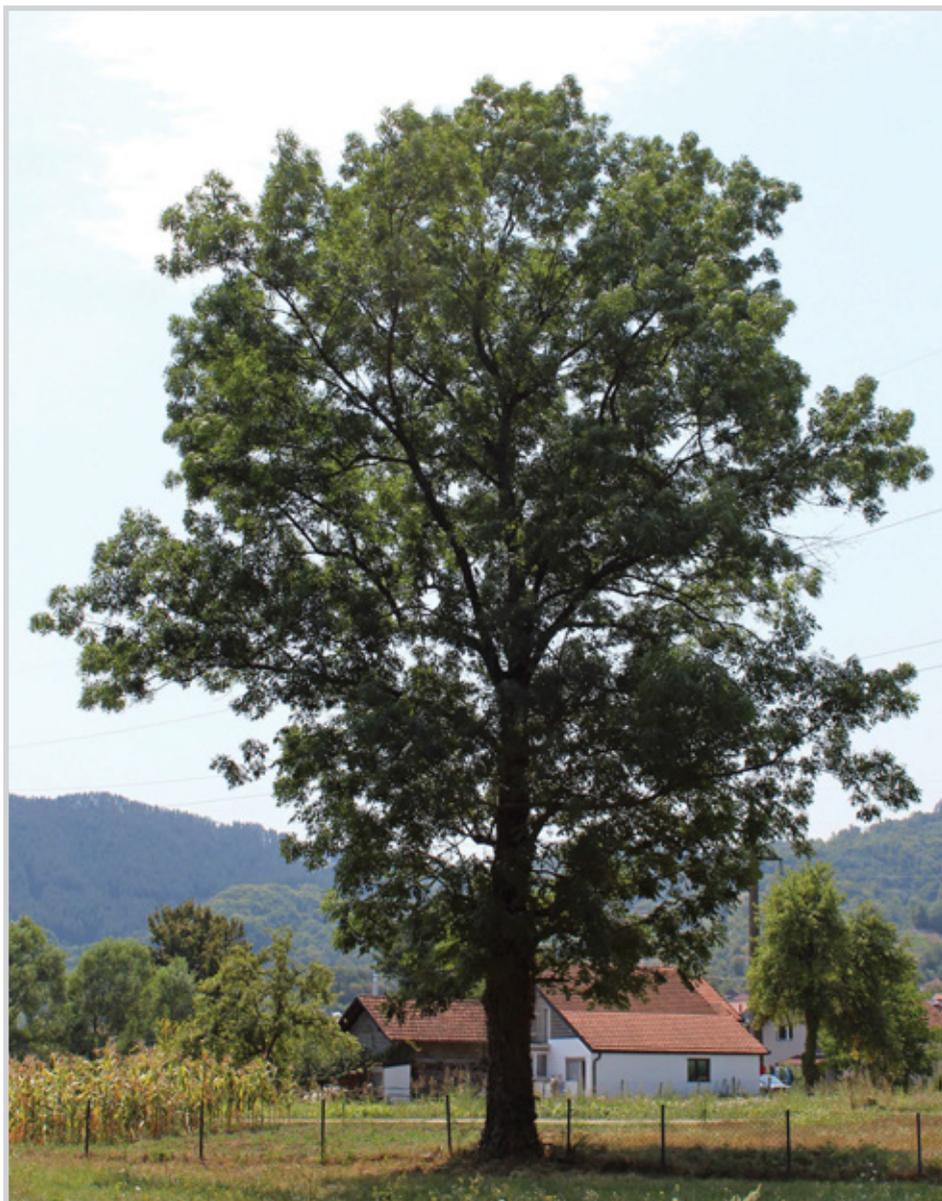
U Bosni i Hercegovini bijeli jasen je dobro zastupljen u mješovitim šumama, što je davno naveo Beck (1907) u svojoj knjizi o flori naše države. Trenutno, u bosanskohercegovačkim šumama nema značajnu zastupljenost na većim površinama te je u zadnjoj inventuri šuma naveden u kategoriji plemenitih listača (Lojo i Balić 2011). Ipak, u stalnoj potražnji za sjemenom bijelog jasena, u Bosni i Hercegovini se često ne vodi računa o provenijencijama

sjemena, odnosno njegovom podrijetlu. Na taj se način uništava dragocjeni autohtoni genofond jasena, iako Bosna i Hercegovina ima predispozicije za njegovo uspješno korištenje (Ballian i sur. 2007, 2008b, 2008c). Neadekvatan odabir sjemena može dovesti do genetičkog zagađenja i narušavanja autohtonih populacija kroz proces introgresije. Zbog toga je nužno provoditi rigoroznu kontrolu podrijetla sjemena. Morfološke metode su često nedovoljno informativne pa se kombiniranjem sa molekularnim metodama istraživanja mogu očekivati daleko bolji rezultati. U tom kontekstu je primarno potrebno uraditi identifikaciju većeg broja populacija bijelog jasena iz Bosne i Hercegovine (Ballian i sur. 2008a).

Vijeće Europe tretira ovu problematiku kroz direktivu 1999/105 koja se odnosi na šumski reproduktivni materijal, što predstavlja osnovu za racionalno gazdovanje i proizvodnju reproduktivnog materijala kao i aktivnosti *in situ* očuvanja (Ballian i Kajba 2011). Identifikacija regija podrijetla je osnovni aspekt za racionalno upravljanje aktivnostima vezanim uz umjetno širenje šumskog drveća, uključujući pošumljavanje i *in situ* genetsko očuvanje (Ducci 2003). Stoga, provenijencije treba definirati u skladu s prilagodljivim značajkama populacije. Međutim, ocjenjivanje takvih provenijencija (populacija) je vrlo teško zbog dugotrajnih istraživanja na terenu i uvjeta potrebnih za podizanje pokusa.

Kao i brojne vrste i bijeli jasen je ugrožen, te mu prijete redukcija brojnosti, kako u Europi tako i u Bosni i Hercegovini. Najveća prijetnja vrstama jasena trenutno je gljiva *Hymenoscyphus fraxineus*, također poznata kao *Chalara fraxinea* (ime koje označava aseksualni stadij), koja se raširila cijelom Europom, te direktno ili indirektno već uništila oko 90% stabala jasena (Janse 1981; Kowalski 2006; Halmschlager i Kirisits 2008; de Rigo i sur. 2016). Prijetnja bijelom jasenu su i brojni insekti, a posebno crna jasenova osa listarica (*Tomostethus nigritus*) (Austara 1991; Matošević i sur. 2003, 2006; Glavendekić i Mirić 2009) koja napada mlađa stabla jasena kao i mlade izbojke, a trenutno je u ekspanziji.

Spolno razmnožavanje šumskog drveća i grmlja rezultira velikom intraspecijskom varijabilnošću nastalom u procesu rekombiniranja (Ballian i Kajba 2011). Dugo se smatralo da je proces nasljeđivanja spola i spolnost slična kod svih drvenastih vrsta (Kajba



Slika 2. Poljski jasen na lokalitetu Šije u okolini Tešnja (foto: Mirsada Starčević)

i Ballian 2007; Ballian 2008) što se pokazalo netačnim. Iako se početkom pedesetih godina prošlog stoljeća počinje sa izučavanjem spolnosti drveća, među brojnim istraživanjima najzapaženiji rezultati su Rohmeder-Schönbacha (1959) koji je izučavao proizvodnost drva bijelog jasena na temelju pripadnosti određenom spolu. On dolazi do veoma bitnih saznanja, da muške individue imaju veću proizvodnost drveta od ženskih i hermafroditnih jedinki, o čemu su pisali i Vidaković i Krstinić (1985), te kasnije i drugi autori (Tal 2006). Kod bijelog jasena je utvrđena poligamija pa uz normalna monoecična stabla s dvospolnim cvjetovima postoje i monoecična stabla koja uz dvospolne cvjetove mogu u isto vrijeme imati i jednospolne, muške ili ženske. Također je utvrđeno da se uz monoecičnost javlja i diecičnost, tj. prisutne su i jednospolne ženske i muške jedinke. Nakon toga, istraživanja spolnosti bijelog jasena su donekle izostala, sve do 2005. godine kad počinju istraživanja poljskog jasena u okviru projekta *Fraxigen* (2005).

Za šumarstvo Bosne i Hercegovine bijeli jasen predstavlja veoma vrijednu vrstu koja uspijeva u vrlo heterogenim ekološkim uvjetima (Stefanović 1977; Stefanović i sur. 1983; Beus 1997), a ima značajno mjesto u proizvodnji vrijednog drveta plemenitih lističa, te mu se treba posvetiti dužna pažnja u proizvodnom šumarstvu (Pintarić 2002). S obzirom na specifičnosti ispoljavanja spolnosti kod bijelog jasena, prilikom rada s ovom vrstom potrebno je provoditi i ciljane selekcije u svrhu dobivanja populacija s većim brojem muških stabala, te potomstva s više muških individua. Stoga je prilikom podizanja plantaža potrebna selekcija fenotipski najboljih stabla, tzv. plus stabla, s ciljem ostvarivanja genetske dobiti koja može da bude i do 10% i više (Vidaković i sur. 2000). Također, poboljšanje genetičke kvalitete sjemena je moguće na osnovu selekcije genotipa kroz testove potomstva (Eriksson i Ekberg 2001; Ballian i Kajba 2011). Isto je primjenjivo i na poljski jasen koji ima značajnu ulogu u brojnim biljnim zajednicama u ravničarskom području Bosne i Hercegovine. Treća autohtona vrsta jasena u Bosni i Hercegovini je crni jasen o kome se zna najmanje, jer nije ekonomski važna vrsta, ali je ekološki jako bitna u termofilnim šumskim zajednicama. U posljednje vrijeme, crni jasen dobiva na važnosti, kako za melioracije krša, tako i kao dekorativna i medonosna vrsta (Ballian i Begić 2011).



Slika 3. Crni jasen u okolini Tešnja (foto: Mirsada Starčević)

Usljed različitih faktora koji su doveli do ugroženosti bijelog jasena, intenzivirale su se aktivnosti na zaštiti genofonda ove vrste pa je u okviru EUFGISA stvorena europska baza sjemenskih objekata u koju su uključeni i neki bosanskohercegovački objekti (Lefevre i sur. 2013). Jedina mogućnost zaštite ove vrijedne vrste u izmijenjenoj gospodarsko-ekološkoj situaciji leži u primjeni najsvremenijih metoda molekularno-genetičke identifikacije populacija te formiranju *in situ* i *ex situ* arhiva i osiguranju genetički kvalitetnog reprodukcijskog materijala.

Uz navedeno, važno je skrenuti pažnju na pojavu invazivnih alohtonih vrsta jasena koje se koriste u hortikulturi, *Fraxinus americana* L. i *Fraxinus pennsylvanica* Marshall, u dolinama većih rijeka (Kremer 2006). Ove vrste mogu se križati sa našim bijelim i poljskim jasenom (Santamour 1981) te, kroz introgresiju, genetski onečistiti naše prirodne populacije, što dodatno usložnjava aktivnosti *in situ* očuvanja bijelog jasena.

2. TAKSONOMIJA, MORFOLOGIJA I RAZMNOŽAVANJE BIJELOG JASENA

2.1 Biosistematska pripadnost bijelog jasena

Bijeli jasen (*Fraxinus excelsior*) pripada porodici Oleaceae Hoffm. et Link. Porodica Oleaceae, karakterizirana skoro kozmopolitskom rasprostranjenosti, broji oko 600 vrsta unutar 24 (-29) roda (Nikolić 2013). Vrste porodice Oleaceae su većinom drvenaste, samostojeće drveće i grmovi, a rjeđe penjačice i puzavice, često sa naspravnim listovima. Kod vrsta ove porodice ginecej je sinkarpan, građen od dva plodna lista, nadrastao, uobičajeno sa dva sjemena zametka. Andrecej obično sadrži dva prašnika, rjeđe četiri. Prašnici su srasli sa ocvijećem (npr. kod rodova *Olea*, *Ligustrum*), ili su slobodni (rod *Fraxinus*). Andrecej je građen uglavnom od fertilnih prašnika, ali se javljaju i sterilni, što je u vezi sa sklonošću ka razvoju jednospolnih cvjetova kod nekih vrsta (npr. bijeli jasen). Kod većine pripadnika ove porodice cvjetovi su dvospolni ili jednospolni na poligamno jednodomim biljkama (neke vrste roda *Fraxinus*). Kod roda *Fraxinus* je donekle prisutan kontinuiran prelaz s dvospolnih na jednospolne cvjetove pa je u muškim cvjetovima prisutan rudimentirani ginecej (pistilodij), a u ženskim rudimentirani andrecej (staminodiji). U porodici Oleaceae cvjetovi su pojedinačni ili u cvatima - grozdu, metlici ili čuperku. Ocvijeće obično ima izdiferenciranu čašku i vjenčić sa značajnom tendencijom ka redukciji cvjetova. Ocvijeće ponekad u potpunosti nalikuje čaški (npr. crni jasen) ili vjenčić potpuno izostaje (npr. bijeli jasen). Sinsepalna čaška zrakaste simetrije je građena od 4 (-15) latica smještenih u jednom pršljenu. Zrakasto simetričan vjenčić, kada je razvijen, građen je od 4 (-12) latica smještenih u jednom pršljenu.

Revidirana klasifikacija porodice Oleaceae (Wallander i Albert 2000) prepoznaje pet plemena: Myxopyreae (rodovi *Myxopyrum*, *Nyctanthes* i *Dimetra*), Fontanesieae (rod *Fontanesia*), Forsythieae (rodovi *Forsythia* i *Abeliophyllum*), Jasmineae (rodovi *Jasminum* i *Menodora*) i Oleae. Pleme Oleae sadrži četiri potplemena: Ligustrinae (rodovi *Syringa* i *Ligustrum*), Schreberinae (rodovi *Schrebera* i *Comoranthus*), Fraxininae (rod *Fraxinus*) i Oleinae

(preostalih 12 rodova). Prema ovoj klasifikaciji potplemena Schreberinae i Fraxininae su nova.

Rod *Fraxinus* sadrži 43 vrste u umjerenim i suptropskim područjima sjeverne hemisfere. Rod je opisan 1753. (Linnaeus), od kada je opisano preko 450 taksona od kojih se brojni danas tretiraju kao sinonimi. Posljednja monografija roda *Fraxinus* prepoznaje 64 vrste (Lingelsheim 1920), također i WCSP (2021).



Slika 4. Bijeli jasen, lokalitet Čaplje (foto: Mirzeta Memišević Hodžić)

Dva glavna područja rasprostranjenja su Sjeverna Amerika (20 vrsta) i Istočna Azija (20 vrsta). U Europi se prirodno javljaju samo tri vrste: *F. excelsior* L., *F. ornus* L. i *F. angustifolia* Vahl.

Broj kromosoma kod bijelog jasena je $2n=46$, a protočnom citometrijom izmjerena količina DNK holoploidnog genoma iznosi $2C\ DNK=1,67\ pg$ (Šiljak-Yakovlev i sur. 2014).

Bijeli jasen, prema WCSP (2021), sadrži tri podvrste: *Fraxinus excelsior* L. ssp. *excelsior*, *Fraxinus excelsior* ssp. *coriariifolia* (Scheele) A. E. Murray i *Fraxinus excelsior* subsp. *siciliensis* Ilardi & Raimondo.

Također, *Fraxinus excelsior* ima brojne ukrasne kultivare (Hatch 2007), a neki od često korištenih u hortikulturi su sljedeći:

Fraxinus excelsior 'Aurea' – listovi ljeti jarko žuti;

Fraxinus excelsior 'Aurea Pendula' – viseće grane sa zlatno-žutim listovima;

Fraxinus excelsior 'Autumn Purple' – jesenji listovi dvobojno narandžasto-žuti, tamnocrveni do ljubičasti;

Fraxinus excelsior 'Crispa' – listovi su tamnozeleni i kovrčavi;

Fraxinus excelsior 'Diversifolia' – listovi su jednostavni do tro-lističavi;

Fraxinus excelsior 'Jaspidea' – listovi jarko žuti;

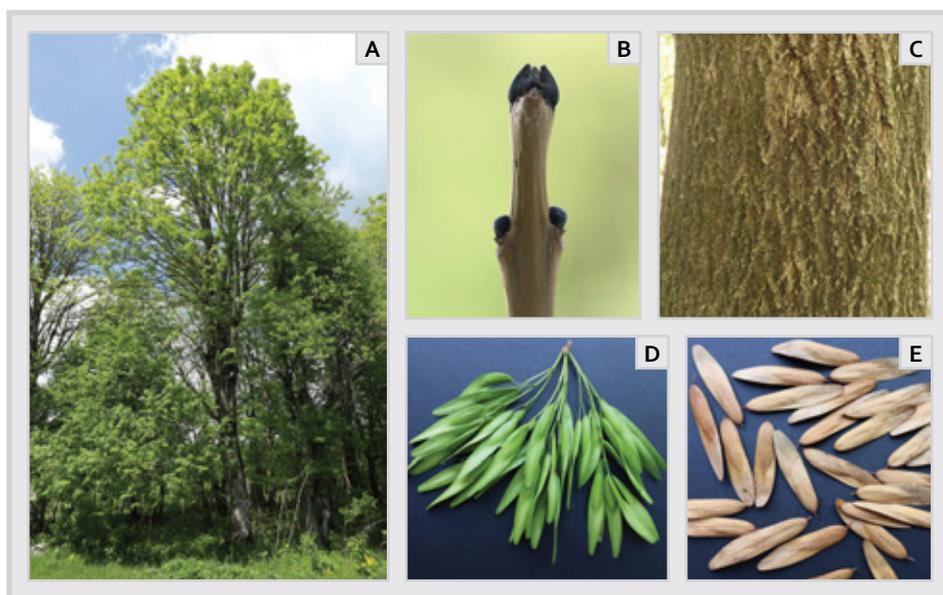
Fraxinus excelsior 'Nana' – niskog rasta sa okruglom krošnjom i malim listovima;

Fraxinus excelsior 'Pendula' – žalosnog habitusa sa povijenim granama.

2.2 Morfološke karakteristike bijelog jasena

Bijeli jasen je listopadno stablo srednje veličine, uobičajeno naraste od 20-35 m, rijetko do 45 m, prsnog promjera do 1 m (Thomas 2016). Ima pravilnu i svijetlu krošnju sa dugim i jakim granama usmjerenim prema vrhu. Karakterizira ga tipično monopodijalno grananje koje zadržava dosta dugo (Claessens i sur. 1999). Jedinke osjetljive na mraz rano razvijaju bočne grane, jer terminalni izbojak strada od mraza. Kora mladih stabala je glatka i svijetlosiva do zelenkastosiva, a kod starijih stabala je

zadebljala, tamna, duboko uzdužno ispucala i plitko poprečno izbrazdana. Starija stabla sa glatkom korom su osjetljiva na mrazopucine, posebno ako rastu na vlažnijim tlima. Drvo jase-
na je krupno prstenasto porozno zbog izraženih sprovodnih su-
dova, fine je teksture na svim tipovima presjeka i stoga je vrlo
cijenjeno i traženo na tržištu. Izbojci su dosta debeli, zelenosivi
do svijetlosmeđi. Korijenov sustav je veoma razvijen i razgranat,
sa dugim bočnim žilama. Bočni pupovi su većinom nasuprotni,
kratko piramidalni, 1-1,5 cm dugi, pokriveni dvjema vanjskim
širokim ljuspama crne boje, a vršni pup je nešto krupniji. Ožiljci
otpalih listova su oblika potkovice. Listovi su neparno perasto
složeni, do 25 cm dugi, na dugoj, pomalo užlijebljenoj peteljci.
Listovi dugorasta su obično duži nego listovi kratkorasta. Sastoje
se od 7-13 (-15) listića dužine do 10 cm. Listići su goli osim u pazu-
hu nerava, skoro sjedeći, jajoliko izduženi, na vrhu suženi, nazub-
ljenog, ali pri osnovi cjelovitog ruba. Bijeli jasen cvjeta prije lista-
nja, relativno kasno u proljeće u poređenju sa drugim drvećem.



Slika 5. Habitus bijelog jaseuna (selo Sinanovići, Bjelašnica) (A); vršni i bočni pupovi grančice dugorasta (B); kora srednjedobnog stabla (C); nezreli plodovi (D); zreli plodovi (E)
(foto: Alma Hajrudinović-Bogunić)



Slika 6. Grančica sa listovima i plodovima bijelog jasena
(foto: Alma Hajrudinović-Bogunić)

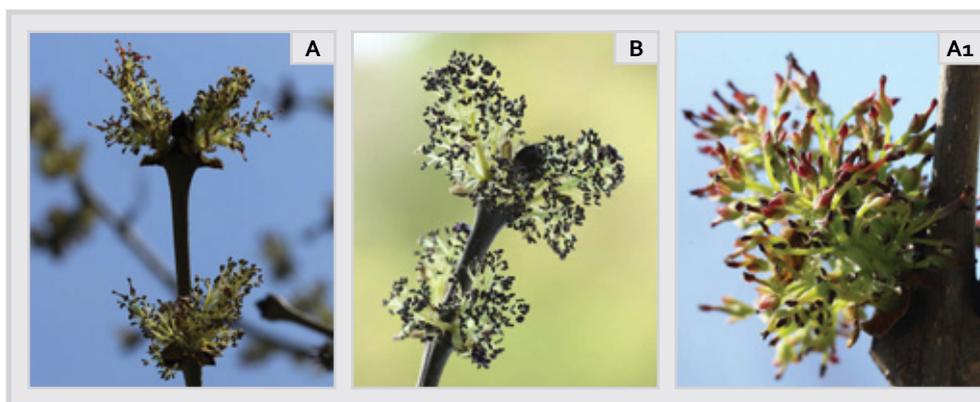


Slika 7. Plodovi i zimske grančice sa pupovima bijelog, poljskog, crnog i pensilvanskog jasena, redosljedom (foto: Alma Hajrudinović-Bogunić)

2.3 Razmnožavanje bijelog jasena

Bijeli jasen se oprašuje vjetrom (anemofilija), a peludna zrnca su dijametra oko 22.5 μm (Tal 2006). Cvjeta prije listanja, a za naše uvjete to je u četvrtom i petom mjesecu. Cvjetovi su sakupljeni u guste metličaste cvati sa preko 100 cvjetova. Cvjetovi su sa reduciranim sterilnim omotačem, bez čaške i vjenčića, što je u vezi sa anemofilijom.

Distribucija spolnosti je kompleksna. Bijeli jasen može razviti samo muške ili ženske cvjetove, ili samo jednospolne cvati ili čak hermafroditne cvjetove. Kod bijelog jasena je donekle prisutan kontinuiran prelaz s dvospolnih na jednospolne cvjetove pa je u muškim cvjetovima prisutan rudimentirani ginecej (pistilodij), a u ženskim rudimentirani andrecej (staminodij). Kod bijelog jasena je potvrđena istinska morfološka i funkcionalna genetički uvjetovana triecija kao stabilan reproduktivni sistem (Albert et al. 2013). Hermafroditni cvjetovi se sastoje od jednog tučka i dva purpurna prašnika koji polaze od baze plodnice (Binggeli i Power 1991). Jednospolni muški cvjetovi se sastoje samo od dva purpurna prašnika, a jednospolni ženski cvjetovi se sastoje od jednog tučka (sa ili bez rudimentiranih prašnika) (Wallander 2001).



Slika 8. Grančica sa hermafroditnim (A) i muškim (B) cvatima bijelog jasena. **A1** – uvećana cvat sa isključivo hermafroditnim cvjetovima; **A2** – jedan hermafroditni cvijet sa dva prašnika i jednim tučkom. **B1** – uvećana cvat sa isključivo muškim cvjetovima; **B2** – jedan muški cvijet sa dva prašnika i rudimentiranim tučkom (foto: Alma Hajrudinović-Bogunić)

Plodnica inicijalno sadrži četiri sjemena zametka od kojih samo jedan dozrijeva do sjemenke (Nikolić 2013).

Prisutni su prelazi u ekspresiji spola, od potpuno jednospolnih muških i ženskih jedinki do potpunih hermafrodita uz prisustvo andromonecičnih i ginomonecičnih jedinki (Wardle 1961). Naprimjer, u jednoj prirodnoj populaciji u Francuskoj (Albert i sur. 2013) detektirano je sedam spolnih fenotipova: (1) čisti muški, cvati sadrže isključivo cvjetove sa prašnicima; (2) većinom muški, sa manje od 50% hermafroditnih cvjetova unutar cvati; (3) andromonecični, većinom hermafroditni cvjetovi sa manje od 50% muških cvjetova unutar cvati; (4) čisti hermafroditi sa isključivo hermafroditnim cvjetovima; (5) ginomonecični, većinom hermafroditni cvjetovi sa manje od 50% ženskih cvjetova unutar cvati; (6) većinom ženski, sa manje od 50% hermafroditnih cvjetova unutar cvati; (7) čisti ženski, cvati sadrže isključivo cvjetove sa tučkovima. Uz navedeno, utvrđena je fenologija cvjetanja koja ide u prilog dominaciji muških jedinki. Naime, muške jedinke cvjetaju ranije u odnosu na hermafrodite. Štoviše, hermafroditi su protogini, a njihovi tučkovi postaju receptivni sedmicu prije nego prašnice počnu sazrijevati. Razlika u periodu cvjetanja između muških jedinki i hermafrodita uz protoginiju hermafrodita favorizira polen muških jedinki u pri-



rodnim populacijama bijelog jasena. Održanje triecije u ovom slučaju zahtijeva izraženiju plodnost ženskih jedinki u odnosu na hermafrodite, što je sugerirano kroz studiju Wallander (2001).

Tip ploda bijelog jasena je jednosjemena krilata ahenija (samara), duga je 20-35 mm i oko 8 mm široka, sjajna, smeđe boje. Sazrijeva u septembru i oktobru mjesecu, a opada tokom zime. Sjeme ispoljava dormantnost, te može da preleži godinu do dvije do klijanja što je u vezi sa klimatskim prilikama u godini sazrijevanja sjemena. Stoga sjeme treba stimulirati prije sjetve, a preporučuje se sjetva u jesen. Također, poželjno je sakupiti sjeme prije punog sazrijevanja da bi se stimuliralo klijanje.



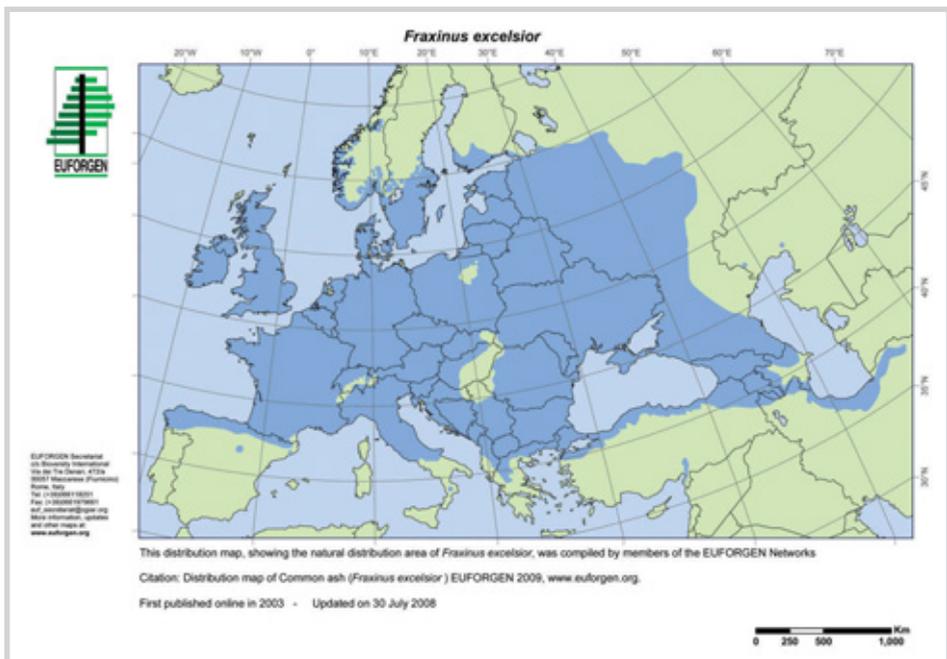
Slika 9. Puni urod bijelog jasena
(foto: Dalibor Ballian)

Jasen počinje rađati između 20. i 25. godine, najobilnije plodonosi između 30. i 40. godine, a prestanak plodonošenja doživljava između 150. i 220. godine starosti (Watt 1925; Gatsuk i sur. 1980; Kerr 1995; Bacles i sur. 2005; Grime i sur. 2007). Bijeli jasen godišnje rađa obilnijim periodičnim plodonošenjem svake druge do pete godine (Boshier i sur. 2005; Wallander 2008).

Klijanci bijelog jasena imaju dvije supke sa razgranatim nervima, potom se javljaju mladi listovi koji su nazubljeni i prosti, nakon čega se javljaju složeni listovi. U prvoj godini raste dosta brzo, a bez primjene agrotehničkih mjera može dosegnuti i do 20 cm (Falinski i Pawlaczyk 1995). Bijeli jasen u mladosti raste dosta brzo, ima jaku izdanačku snagu iz panja, ali ne i iz žila. Razmnožava se sjemenom, ali i položenicama. Razvijena je i tehnika vegetativnog razmnožavanja uz pomoć biljnih hormona.

3. RASPROSTRANJENOST BIJELOG JASENA

Prirodni areal bijelog jasena obuhvata većinu područja Europe (oko 60% teritorije, Grime i sur. 2007), sa izuzetkom najsjevernijih i najjužnijih dijelova kontinenta. Bijeli jasen je prisutan na staništima umjerene zone Europe, od atlantske obale do rijeke Volge (Beck i sur. 2016). Šire je rasprostranjen u odnosu na druge dvije autohtone vrste jasena, poljskog i crnog jasena.



Slika 10. Rasprostranjenost bijelog jasena u Europi (Pliura i Heuertz 2003; EUFORGEN 2009).

Areal bijelog jasena je podudaran arealu hrasta lužnjaka te predstavlja karakterističnu vrstu umjerenih listopadnih šuma Europe. Regionalne granice distribucije bijelog jasena su donekle uvjetovane energetskim potrebama za završetak godišnjeg životnog ciklusa na sjeveru, minimalnim temperaturama na istoku i dostupnošću vlage na jugu i jugoistoku (Dobrowolska i sur. 2011).

Bijeli jasen raste u nizinskim šumama u sjevernom i zapadnom dijelu areala, dok na jugu pretežno dolazi u planinskim pod-

ručjima. Na Pirinejima i u Alpama ide do 1600-1800 m, a na jugoistočnoj margini arela, u Iranu, ide do 2200 m (Marigo i sur. 2000; Carcaillet i Brun 2000; Pliura i Heuertz 2003; Boshier i sur. 2005). U Njemačkoj, na planinama Harz, penje se do 700-800 m, u Švicarskim Alpama do 1100-1200 m, a u Bavarskim Alpama se javlja od 890 do 1360 m nadmorske visine. U sjevernom dijelu istočnih Alpa se javlja na visini od 1200 do 1370 m, dok u Pirinejima do 1700 m. Općenito, optimalna staništa bijelog jasena su od 700 do 800 m nadmorske visine.



Slika 11. Vlažne šume bijelog jasena u Hercegovini (foto: Dalibor Ballian)

Bijelom jasenu pogoduje stanište sa dovoljno vlažnim, svježim i bogatim tlom, najčešće u brdskom i planinskom području. U zoni bukovih šuma, pod specifičnim mikrostanišnim uvjetima, gradi biljnu zajednicu *Aceri-Fraxinetum* Horvat. Ova zajednica je razvijena na smeđem ili humusno silikatnom zemljištu visoke zasićenosti. Ipak, bijeli jasen se može naći na dosta različitim tipovima staništa, ali na kamenim suhim staništima očekuje veću količinu padalina tijekom vegetacijskog perioda. U južnom dijelu areala koegzistira sa poljskim jasenom, vrstom mediterana i submediterana. Ove dvije vrste mogu se prirodno križati, što rezultira individuama s intermedijarnim osobinama te granice taksona mogu postati nejasne (Raquin i sur. 2002; Hinsinger i sur. 2014). Križanje se može dogoditi u oba smjera pa bijeli jasen može biti primalac i donor peludi (Raquin i sur. 2002). Prisutna je mogućnost pomjeranja sjeverne granice areala poljskog jasena s progresijom klimatskih promjena, s obzirom na povećani kontakt s bijelim jasenom i povećanim povratnim križanjem (Hemery i sur. 2010). Ovi križanci se smatraju nepoželjnim s aspekta iskorištavanja šuma, jer poljski jasen ima lošije karakteristike drveta od bijelog jasena (Fernandez-Manjarres i sur. 2006).

U Bosni i Hercegovini bijeli jasen predstavlja jednu od ekonomskih važnijih vrsta s obzirom na široko rasprostranjenje gdje se javlja u manjim skupinama ili pojedinačno u zonama šuma bukve i šuma bukve i jele, te nekim tipovima hrastovih šuma. Rasprostranjenje bijelog jasena u Bosni i Hercegovini koincidira sa rasprostranjenjem bukve, pa je se njegov areal može smatrati jedinstvenim povezanim arealom na većem području države Bosne i Hercegovine. Izuzetak je manje područje u centralnoj Bosni gdje prevladavaju kisela tla te dio hercegovačkog područja južno od Prenja i Veleža (Nevesinjskog polja) do Neuma i Ljubuškog, koji naseljava termofilna submediteranska vegetacija u kojoj dominira crni jasen, te poljski jasen u kraškim poljima. Nije prisutan u južnoj Hercegovini na nižim položajima ispod 100 m. Također, rjeđe je prisutan u pojasu nizinskih i brežuljkastih terena u sjevernoj i sjeveroistočnoj Bosni, koji zauzima higrofilna i umjereno termofilna subpanonska vegetacija, gdje koegzistira sa poljskim jasenom pa su prisutni i hibridni rojevi.



Slika 12. Bijeli jasen u Jasenici (foto: Mirzeta Memišević Hodžić)

4. MIGRACIJE BIJELOG JASENA U EUROPI

Dvije osnovne hipoteze koje objašnjavaju potencijalno veliku biološku raznolikost šuma imaju različite implikacije na brojnost i diverzitet vrsta koje koegzistiraju (Clark i McLachlan 2003). Prva hipoteza podrazumijeva stabilizirajuće mehanizme koji utječu na sposobnost širenja na područja slabije konkurencije (Horn i MacArthur 1972; Hastings 1980; Tilman 1994; Hixon i sur. 2002), učinkovito iskorištavanje resursa (Pacala i Rees 1998; Bolker i Pacala 1999) te kompeticiju za resurse (Tilman 1998). Stabilizacija rezultira iz različitih sposobnosti kompetitora.

Alternativni, tzv. neutralni model, sugerira da su mehanizmi stabilizacije često suvišni (Clark i McLachlan 2003). Ovo objašnjenje naglašava mehanizme izjednačavanja (Chesson 2000), jer je konkurencijsko isključivanje sličnih vrsta sporo. Nedostatak ekološki relevantnih razlika znači da obilje prati slučajni, tzv. neutralni, drift sa relativno sporim izumiranjem na staništima koja više nisu u optimumu (Hubbell i Foster 1986; Hubbell i sur. 1999; Hubbell 2001). Ukratko, paleopodaci korišteni u testiranju neutralnog drifta su uputili na jake stabilizirajuće faktore koji su utjecali na drveće u postglacijalnom periodu (Clark i McLachlan 2003). Šumske biljne zajednice mogu biti 'složene' u smislu da sadrže samo vrste s određenim životnim kombinacijama do kojih su došle kroz svoj povijesni put (Tilman 1994; Bennett 1997).

Smatra se da su jaseni, zajedno s drugim listopadnim drvećem, bili široko rasprostranjeni u sjevernoj Europi, uključujući Svalbard i Grenland, tijekom razdoblja krede prije 15 milijuna godina, da bi se za vrijeme glacijacije povukli u pribježišta na jugu te se proširili na srednju Europu nakon zadnje glacijacije (Marigo i sur. 2000; Heuertz i sur. 2001, 2003, 2004a, 2004b, 2006). Molekularna istraživanja upućuju na to da su se europske vrste jasena razvile iz vrste *Fraxinus mandshurica* Rupr. u južnoj Europi prije oko 5 do 7 milijuna godina (Hinsinger i sur. 2014).

Kako o migracijama bijelog jasena i drugih vrsta nakon zadnje glacijacije nema mnogo fosilnih podataka, molekularna istraživanja su se pokazala kao dosta informativna. Kretanje neke vrste nakon zadnje glacijacije ima bitnu ulogu u njenoj genetskoj razno-

likosti (Lascoux i sur. 2004). Analizama fosilne peludi utvrđeno je postglacijalno širenje bijelog jaseana iz pretpostavljenih refugijuma na Balkanskom poluotoku i Alpama, a i nešto slabije Iberijskom poluotoku, u Italiji i sjeveroistočnoj Europi (Huntley i Birks 1983; Gliemeroth 1997; Breliver 2002).

Obrasci populacijske genetske strukture unutar biljnih vrsta sa širokim rasprostranjenjem su oblikovani interakcijom mnogih čimbenika. Neki od njih su svojstveni povijesnom životnom putu vrste (načini rasijavanja sjemena i peludi, životni oblik, prilagodljivost), dok su drugi utjecaji izazvani prirodnim procesima (ledeno doba, klimatska stohastičnost) ili negativnim ljudskim utjecajem (fragmentacija staništa, globalne promjene klime). Konkretno, klimatske promjene tijekom kvartara su uzrokovale značajne promjene u rasprostiranju mnogih biljnih vrsta i na taj način snažno utjecale na njihovu značajnu genetsku strukturu (Comes i Kadereit 1998; Hewitt 2000). Dešavanja u kvartarnim ledenim dobima su utjecala na današnje obrasce genetske strukture vrsta s dugim životnim ciklusima, poput raznih vrsta drveća. Tako je kod naših ekonomski i ekološki važnih drvenastih vrsta prošlo relativno malo generacija, oko 100 do 1000 ovisno o vrsti (Kremer 1994) od posljednjeg glacijalnog maksimuma prije 15.000 godina (Walker 1995), što omogućuje razmjerno manji utjecaj ostalih faktora na genetsku strukturu nego je to slučaj kod brojnih vrsta koje imaju kratki životni ciklus.

Tijekom posljednje glacijacije prije 115.000 do 15.000 godina (Birks 1986), europske šume sa umjerenom klimom su bile mnogo više ograničene nego danas i zauzimale su uglavnom utočišta na južnim poluotocima (Huntley i Birks 1983; Bennett i sur. 1991; Tzedakis i sur. 2002; Petit i sur. 2002a, b; Palme i sur. 2002, 2003a, b; Slade i sur. 2008; Mayol i sur. 2015, 2019). Dugotrajna izolacija dovela je do genetske diferencijacije između glacijalnih pribježišta (Dumolin i sur. 1995; Konnert i Bergmann 1995; Dumolin-Lapegue i sur. 1997; Kremer i sur. 2002; Petit i sur. 2002a, b; König i sur. 2002; Fineschi i sur. 2003; Lascoux i sur. 2004; Slade i sur. 2008). Ponovna kolonizacija drveća u Europi je tako započela prije 15.000 do 10.000 godina, ovisno o vrsti (Brewer 2002). Neki autori sugeriraju učinke tzv. osnivača populacije, vjerojatno ublaženih

njihovim određenim demografskim karakteristikama poput produžene juvenilne faze koja omogućava dodatne kolonizatore prije nego što prvi osnivači postignu spolnu zrelost (Austerlitz



Slika 13. Bijeli jasen, lokalitet Lušci Palanka (foto: Mirzeta Memišević Hodžić)

i sur. 2000), ili potencijalnim povećanjem protoka gena putem raspršivanja peludi na veće udaljenosti u situacijama gdje je niska gustoća stabala u populaciji (Comps i sur. 2001). Nadalje, sugerirano je da je u područjima u kojima se populacija ponovno vratila iz odvojenih pribježišta prevladao utjecaj utemeljitelja (Lagercrantz i Ryman 1990; Zanetto i Kremer 1995) uz određena odstupanja (Gomory i sur. 2004). Stoga se javljaju suprotna predviđanja za razine genetske raznolikosti i značajnije genetske strukture populacije u nedavno rekoloniziranim područjima, ovisno o relativnoj važnosti učinaka osnivača populacije u odnosu na demografske učinke u populaciji.

Ti povijesni procesi su analizirani na uzorku populacija na širokom geografskom području korištenjem molekularnih biljega koji se uniparentalno ili biparentalno nasljeđuju. Filogeografski obrasci haplotipa kod uniparentalno naslijeđenih biljega općenito su interpretirani zajedno s prostornom i vremenskom raspodjelom fosilne peludi i na temelju obrazaca postglacijalne rekolonizacije (Demesure i sur. 1996; King i Ferris 1998; Petit i sur. 2002a, b; Slade i sur. 2008; Ballian i sur. 2010). Kod nekih vrsta postglacijalna rekolonizacija je dovela do gubitka alelnog bogatstva i raznolikosti gena u skladu s teorijom o osnivaču populacije (Tomaru i sur. 1997; Ally i sur. 2000; Ledig 2000), dok se u drugih smanjilo alelno bogatstvo, ali se povećala genetička raznolikost (Zanetto i Kremer 1995; Comps i sur. 2001; Ballian i sur. 2012). Međutim, obrasci genetske diferencijacije među populacijama na temelju istraživanja nuklearnim biljezima su privukli ograničenu pažnju, dijelom i zato što je sveukupna diferencijacija kod drveća niska (Hamrick i sur. 1992). Istraživanja na hrastu ili bukvi ne pokazuju jasne obrasce. Kod hrasta i bijelog jaseana najviše vrijednosti diferencijacije pronađene su među najstarijim populacijama, u blizini glacijalnih pribježišta (Ballian i sur. 2010a, b, 2012), i među najnovije koloniziranim populacijama Skandinavije (Heuertz 2004a, b), ali ne kod onih iz Britanije (Zanetto i Kremer 1995). Kod bukve se diferencijacija povećavala s povećanjem udaljenosti od utočišta, ali je alelno bogatstvo bilo najveće među najstarijim populacijama (Comps i sur. 2001; Ballian i sur. 2010; 2012; Kvesić i sur. 2016). Kod populacija smreke je primijećena snažna

diferencijacija među populacijama jako udaljenih područja koja su se razvila iz različitih glacijalnih utočišta (Lagercrantz i Ryman 1990; Ballian i sur. 2007).

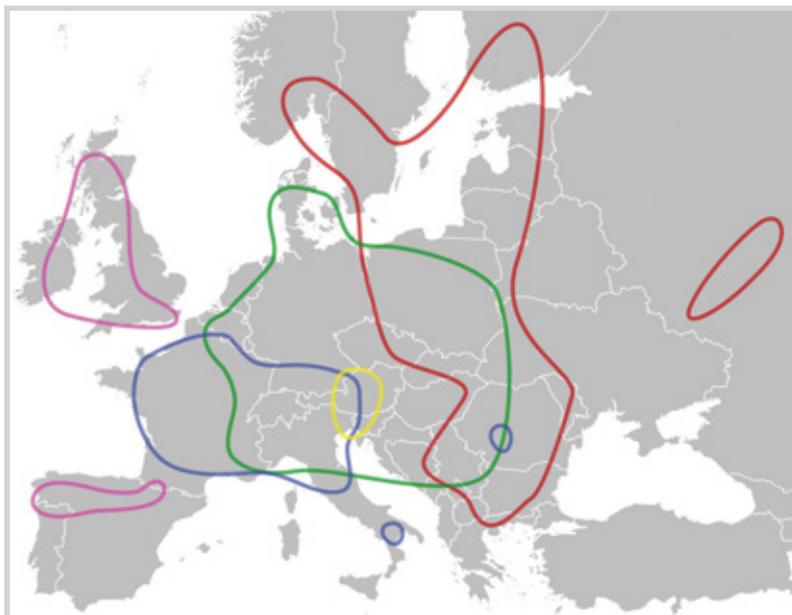


Slika 14. Bijeli jasen, Krajina (foto: Mirzeta Memišević Hodžić)

Dostupnost visoko polimorfnih mikrosatelitskih markera, koji identificiraju multilokusne genotipove s boljom razlučivosti od izoenzima, te razvoj statističkih analiza genotipske strukture

(Pritchard i sur. 2000; Dawson i Belkhir 2001; Anderson i Thompson 2002; Corander i sur. 2003) su pružili nove mogućnosti za analizu utjecaja procesa rekolonizacije na obrasce genetske strukture. Prednosti mikrosatelita nad izoenzimima su u tome što njihov visoki polimorfizam osigurava niske standardne pogreške u procjenama populacijske genetske strukture (Goudet i sur. 1996) i što mogu sadržavati filogenetske podatke u raspodjeli veličine alela (Hardy i sur. 2003). Heuertz i sur. (2001, 2004a, b) su korištenjem mikrosatelita i metoda za otkrivanje genetske strukture populacije analizirali bijeli jasen na području Europe i dobili nisku razinu diferencijacije među populacijama. To je u skladu s analizama fosilnog polena koje sugeriraju glacialno utočište bijelog jase na istoku i zapadu Balkanskog poluotoka (Brewer 2002). Složena topografija i kasno, ali izuzetno brzo postglacijalno širenje (Huntley i Birks 1983; Gliemer 1997; Brewer 2002), s brojnim dobro prilagođenim autohtonim kolonizatorima su, pretpostavljeno, ublažili veliki postglacijalni protok gena. Prethodna istraživanja su pružila neizravne dokaze za relativno ograničeno pojavljivanje peludi i sjemena kod jase na jugoistočnoj Europi (Heuertz i sur. 2001, 2003), a obrazac širenja populacija s malom imigracijom također je u vezi sa pojavom uskih grla u ovom području (Heuertz i sur. 2004a, b). Ponovnim preustrojem jase na područjima blizu pribježišta u zapadnoj i srednjoj Europi moglo je doći do smanjenja diferencijacije populacija i povećanja raznolikosti u odnosu na jugoistočnu Europu. Genetski obrazac rekolonizacije kod bijelog jase na je u skladu s teorijskim očekivanjima modela migrantske osnove uz adekvatnu dinamiku metapopulacije (Wade i McCauley 1988): svi kolonizatori potječu iz svih postojećih populacija s jednakom vjerojatnošću, a kolonizatori su barem dvostruko brojniji od migranata među populacijama - tijekom kolonizacije će se povećati genetička raznolikost, a smanjiti diferencijacija. Tijekom rekolonizacije šumskih vrsta drveća raspršivanjem sjemena i peludi u sastojinama s malom brojnošću populacija dolazi do učinkovitijeg protoka gena nego u stabilnim uvjetima i kod velikog broja populacija (Austerlitz i sur. 2000).

Podaci geografske distribucije hloroplastnih haplotipova slažu se s kolonizacijom iz Iberijskog poluotoka, Italije i/ili Alpa i Balkana



Slika 15. Geografska distribucija i frekvencije pet najčešćih (označeno različitim bojama) od ukupno 12 kloroplastnih haplotipova bijelog jasena utvrđenih u istraživanju Heuertz i sur. (2004a). Karta je urađena prema podacima Heuertz i sur. (2004a).

(Heuertz i sur. 2004a i b), ali ne pružaju dokaze za utočište na sjeveroistoku. Međutim, Brewer (2002) izvještava o određenom udjelu peludi jasena u južnoj Švedskoj već prije oko 12.000 godina (Brewer 2002), što ukazuje na lokalnu prisutnost jasena prema kriterijima Huntleyja i Birksa (1983) a genetičke karakteristike švedskih populacija jasena bile su slične onima iz jugoistočne Europe. Čini se da je došlo do gubitka alela tijekom rekolonizacije, jer je ukupno bogatstvo alela bilo manje u zapadnoj i središnjoj nego u jugoistočnoj Europi, gdje je 77 alela bilo privatno (Heuertz i sur. 2004a i b).

Dokazi o osnivaču populacije kod jasena bili su slabi jer je raznolikost gena velika, a statistika uskih grla bila je značajna samo u nekoliko populacija. Suprotno tome, izoenzimski studija bukve ukazuje na jake osnivače populacija s rekolonizacijom, a gubitak alela utjecao je čak i na razinu unutar populacije (Comps i sur.

2001). Korišteni biljezi mogli bi djelomično objasniti tu nepodudarnost: mikrosateliti koji se koriste za bijeli jasen možda su više pridonijeli raznolikosti od izoenzima nakon pojave osnivača, zbog njihove veće stope mutacija (Jarne i Lagoda 1996), koje su potpomognute doprinosom postepenih, stupnjevitih mutacija na diferencijacijskoj ljestvici bijelog jasena u Europi.

Populacije zapadne i središnje Europe u prosjeku su više srodstvene od onih iz jugoistočne Europe, što potvrđuje opažanje Morand i sur. (2002) u populacijama jasena u Francuskoj. Mogući uzroci ovog obrasca su varijacije u učestalosti pojave nul alela u Europi, u sustavu oplodnje i/ili u razini biparentalnog križanja među srođnicima. Kontroliranim križanjem Morand i sur. (2002) nisu otkrili nul alele za lokuse, a nisu ni u istraživanju u Bosni i Hercegovini (Ballian i sur. 2008). U prethodnom istraživanju populacija iz Bugarske, prosječne vrijednosti koeficijenta križanja bile su niže od prosječnih koeficijenata srodstva između susjednih stabala, što ukazuje na to da je većina promatranih inbridinga bila posljedica biparentalnog inbridinga (Heuertz i sur. 2001), slično kao i u Bosni i Hercegovini (Ballian i sur. 2009). Suprotno tome, unutar velike francuske populacije je prosječni koeficijent križanja bio mnogo veći od koeficijenata srodstva između susjednih biljaka. Ovo upućuje na zaključak da je u francuskim populacijama najviše inbridinga ili samooplodnje, premda nisu pronađeni potomci dobiveni samooplodnjom. Prema Morand-Prieur i sur. (2003) samooplodnja možda ima selektivnu prednost u odnosu na konkurente tijekom kolonizacije. Alternativno, ako su se neke od reproduktivnih barijera razvile između glacijalnih pribježišta, udaljena oplodnja mogla bi se provesti u miješanoj populaciji. Podaci o razlikama u morfologiji, fenologiji i seksualnom fenotipu unutar populacije, kao i izravne procjene stope križanja potrebne su za razlikovanje između ove dvije hipoteze (Heuertz i sur. 2004a, b). Primjerice, kod *Fraxinus lanuginosa* Koidz., androdiecične japanske vrste jasena, uočena je viša razina samooplodnje, vjerojatno u svrhu smanjenja udjela muških jedinki u populaciji (Ishida i Hiura 2002).



Slika 16. Sušenje grana bijelog jasena usljed napada *Chalara fraxinea*, lokalitet Lanište (foto: Mirzeta Memišević Hodžić)



5. EKOLOGIJA BIJELOG JASENA

Klimatski i edafski, bijeli jasen predstavlja veoma plastičnu vrstu koja se javlja pojedinačno ili u skupinama u različitim tipovima šuma (Pintarić 2002; Falinski i Pawlaczyk 1995; Thomas 2016). Bijeli jasen se na određenim staništima zbog svoje prilagodljivosti ponaša kao izvrsna pionirska vrsta (Tapper 1996a; Emborg i sur. 2000; Einhorn i sur. 2004). Najbolje uspijeva na bogatim tlima s visokim udjelom gline ili mulja te odgovarajućim udjelom dušika, kalcija, magnezija i fosfora, a gdje je pH vrijednost tla viša od 5,5. Ne uspijeva na jako kiselim tlima, vjerojatno zbog visoke koncentracije aluminija. Vrsta je mezofilna i dobro podnosi sezonsku oscilaciju vode, ali ne i dugotrajno plavljenje, pa se često nalazi i u poplavnim šumama s glineno-ilovastim tlima, osim ako su tla jako zbijena. Bijeli jasen tolerira relativno širok raspon hraniva i vodnog režima pa može rasti i na suhim i kamenitim padinama, gdje su uvjeti smanjene konkurencije i gdje se gospodarenje šumama odvija u posebnim uvjetima (Dobrowolska i sur. 2011; Beck i sur. 2016). Svjetloljubiva je vrsta u zrelosti, ali mladice toleriraju zasjenu nekoliko godina. Mlada stabla karakterizira brz rast, a za razvoj snažnih biljaka je potrebno dosta svjetlosti (Kerr 1995; Praciak i sur. 2013). Bijeli jasen ima učinkovite mehanizme rasijavanja i prirodne obnove, a jak je kompetitor samo u određenim uvjetima staništa. Naprimjer, u kontinentalnoj Europi se obnavlja i snažno raste kad su odsutne mladice bukve (*Fagus sylvatica*). Kombinirajući karakteristike pionirskih vrsta i trajnijih šumskih komponenti, bijeli jasen može imati ulogu i u primarnoj i u sekundarnoj sukcesiji. U starijim šumama bijeli jasen obično formira skupine unutar mješovitih sastojina, gdje može biti vrlo kompetitivan. Inače se pojavljuje kao sekundarna vrsta u mješovitim šumama listača u kojima dominiraju bukva, hrast lužnjak, hrast kitnjak, breza, gorski javor, crna ili siva joha (Beck i sur. 2016). Nadmorska visina nije izražen limitirajući čimbenik za bijeli jasen koliko pojava niskih temperatura u proljeće, što je potvrđeno u Švicarskim Alpama (Lenz i sur. 2013), s tim da na višim visinama traži južniju ekspoziciju (Grime i sur. 2007). Ipak, bijeli jasen je vrsta kojoj su optimalni uvjeti staništa slični kao za bukvu i hrastove lužnjak i kitnjak (Kerr 1995).

5.1 Zahtjevi za tlom

Bijeli jasen raste na različitim tlima, posebno na vapnenim supstratima. Kao u Europi, u Bosni i Hercegovini ga nalazimo na plitkim, suhim vapnenastim tlima, ali i na vlažnim, dobro dreniranim i plodnim aluvijalnim tlima (Marigo i sur. 2000; Dufour i Piegay 2008). Rjeđe se javlja na smeđim vapnenačkim tlima (Merton 1970) kao i jako zbijenim tlima (Popert 1950), uključujući aluvijalna područja koja imaju kompaktne šljunčane slojeve u koje korijenje ne može prodrijeti. Njegova pojava na takvim tlima često je posljedica sadnje ili gospodarenja koje pomaže njegovom preživljavanju (Dobrowolska i sur. 2011).



Slika 17. Bijeli jaseni uz nekropolu stećaka u Nevesinjskom polju (foto dalibor Ballian)

Nema ga na kiselim tlima gdje je pH površinskog tla niži od 4,2 (Puri 1948; Wardle 1959, 1961), a odumire na pH 3,8 (Pearsall 1938). Podmladak je najobilniji na tlima gdje je pH 6,0-8,0 (Grime 2007). Optimalna staništa za bijeli jasen uobičajeno karakterizira brza razgradnja organske materije, bogata fauna beskičmenjaka i bogata nitrofilna prizemna flora (Loidi 2004). Neki od indikatora optimalnih staništa bijelog jasena su *Mercurialis perennis* L., *Alium ursinum* L. i *Urtica dioica* L. (Popert, 1950). Općenito, edafski i hidrološki faktori su određujući u dominaciji jasena. (Wardle 1961). Naprimjer, u istočnim dijelovima svog areala bijeli jasen može postati dominantna vrsta u poplavnim šumama ravninarskih područja na vlažnom glinovito-ilovastom tlu (Dufour i Piegay 2008). Međutim, može biti i dominantna komponenta šuma relativno suhих terena, tipično na stjenovitim planinskim padinama (Weber-Blaschke i sur. 2008). S druge strane, u središnjim dijelovima Europe i na sjevernoj margini areala može dominirati na relativno suhom vapnenom terenu (Ellenberg 1996; Wardle, 1959). S tim u vezi se spominju dva različita ekotipa bijelog jasena, jedan adaptiran na vlažne, a drugi na suhe vapnene terene (Münch i Dietrich 1925). To nije potvrđeno kasnijim istraživanjima (Weiser, 1995) već se smatra posljedicom tolerancije na različite uvjete. Pojava bijelog jasena izvan optimalnih uvjeta je vjerojatno posljedica manjeg pritiska kompetitora što je često olakšano utjecajem mjera gospodarenja.

5.2 Zahtjevi za svjetlošću

Utjecaj svjetlosti na rast drveća je kompleksan i povezan sa nizom faktora, posebno opskrbe vodom i starosti stabla (Wardle, 1961). Potreba bijelog jasena za svjetlom se mijenja sa starošću. U prvim godinama razvoja podnosi zasjenu, nakon treće godine zahtijeva veću količinu svjetla te postaje tipična heliofita (Pintarić 2002). Na punom svjetlu razvija široku i jaku krošnju i debele grane te godišnje plodonosi. Jaču bočnu zasjenu može da podnese samo na vrlo svježim i bogatim tlima opskrbljenim vodom. Umjerena zasjena pogoduje ranom rastu mladica ukoliko je umanjena kompeticija zeljaste vegetacije, mada u tim uvjetima rast može relativno brzo stati (Helliwell i Harrison 1979).



Slika 18. Svijetla krošnja bijelog jasena, Bosanska Krupa (foto: Mirzeta Memišević Hodžić)

5.3 Zahtjevi za temperaturom

Jasen dobro podnosi ljetne visoke i zimske niske temperature, ali je vrlo osjetljiv na kasne mrazeve, kao i na dugotrajne ljetne suše, posebno ako je plitko zakorijenjen (Pintarić 2002; Beck i sur. 2016). U rano proljeće je osjetljiv na kasne mrazeve te više strada od bukve ili javora (Baliuckas i sur. 1999; Jinks i sur. 2006), a teže se i oporavlja. Prilagodba kasnijeg pupanja doprinosi manjem stradanju od kasnih mrazeva, ali ukoliko se mraz javi pri listanju, jako stradava i teško se oporavlja.

Sjeme je dormantno te može preležati dvije i više godina, a niske temperature stimuliraju klijanje. U fazi klijanja može podnijeti temperature do -3°C , a pri temperaturi od 0°C nema štete (Pintarić 2002). Nezaštićeni podmladak mogu oštetiti jaki kasni mrazevi, a nedovoljno odrvenjele izbojke rani mrazevi, već kod temperature -4°C . Raspukline od mraza su česte na jako vlažnim terenima. Kasni mraz koji se javi pri pupanju može uzrokovati gubitak terminalnog pupa, što obično rezultira tzv. račvastim habitusom (Wardle 1961; Kerr i Cahalan 2004). Podnosi velike vrućine, ali ne i dugu sušu, posebno u Hercegovini. Otporan je na jake oluje te rijetko strada od vjetroizvala i vjetroлома. Snijeg i led uzrokuju prelamanje tanjih grana, uglavnom onih koje su prethodno na neki način oštećene. Inače, niske zimske temperature i kraći vegetacijski period su limitirajući čimbenik njegovog širenja na sjever (Dobrowolska i sur. 2011). Bijeli jasen najbolje raste u uvjetima kada je srednja vegetacijska temperatura oko 13°C , uz dužinu vegetacijskog perioda od 196 dana i količinu padalina oko 1600 mm (Kollas i sur. 2013).



Slika 19. Bijeli jasen, Dobro polje
(fotografija: Dalibor Ballian)

5.4 Zahtjevi za vlagom

Jasen najbolje raste na vlažnijim tlima na kojima je zimski vodostaj između 40 i 100 cm ispod površine tla (Kerr i Cahalan 2004), a može dobro rasti i na vlažnim, kratkotrajno plavljenim tlima uz potoke i izvore (Diekmann 1996), pod uvjetom da po-



Slika 20. Vlažne šume bijelog jaseuna u Hercegovini (foto: Dalibor Ballian)

stoji plitki sloj sezonski dobro dreniranog tla za razvoj jakog korijenskog sustava (Wardle 1961). Ne tolerira stagnirajuću vodu sa nedostatkom kisika i zbijena tla (Glenz i sur. 2006). Iako podnosi varijaciju vodnog režima, produženo plavljenje je štetno za razvoj bijelog jasena. Ne treba ga saditi na često plavljenim terenima, posebno ako se voda zadržava više od 30 dana.

5.5 Prirast bijelog jasena

Bijeli jasen ima najveći prirast do 10. godine, a između 20. i 40. godine zadržava visok srednji godišnji prirast koji može da iznosi i 50 cm. Najveći prirast dostiže na odgovarajućim staništima do 70. godine, kada u čistim sastojinama dostiže masu i preko 400 m³/ha, dok u 100. godini na prvom bonitetu iznosi 547 m³/ha (Schober 1987).

5.6 Štetnici i bolesti jasena

Od kada je 1992. godine u Poljskoj opažena bolest na jasenima, fenomen odumiranja jasena se brzo proširio i na ostale zemlje istočne, sjeverne i središnje Europe (Skovsgaard i sur. 2010; Bakys i sur. 2009). U mnogim europskim zemljama od tada je odumrlo



Slika 21. Crvotočine na drvetu bijelog jasena na lokalitetu Gostilja (fotografija Dalibor Ballian)

oko 90% stabala jasena (Bohn i sur. 2000; Halmschlager i Kirisits 2008). Gljiva *Hymenoscyphus fraxineus*, također poznata kao *Chalara fraxinea* (naziv koji označava njezin aseksualni stadij) je primarni i invazivni uzročnik ove bolesti (Kowalski 2006). Simptomi podrazumijevaju uvenuće listova, tumore na mladim izdancima i nekrozu kore stabla (Thomsen i sur. 2007). Prvobitno se simptomi javljaju većinom u vrhu krošnje, što vodi ka sušenju krošnje od vrha. Naknadno, bolest zahvata donji dio stabla i manifestira se u vidu crvenkastog obojenja kore što u konačnici rezultira odumiranjem cijelog stabla. Mlada stabala odumiru u



Slika 22. Sušenje krošnje bijelog jasena koju je uzrokovala *Chalara fraxinea* na lokalitetu Gostilja (fotografija: Dalibor Ballian)

istoj vegetacijskoj sezoni u kojoj su simptomi počeli. Čak i kada starija stabla pokazuju određenu otpornost, ipak postaju znatno oslabljena i podložna drugim štetnicima (Kowalski 2006; Halmschlager i Kirisits 2008).

Bijeli jasen je također podložan napadu smaragd-nog jasenovog drvenara (bušača) (*Agrilus planipennis*), insekta porijeklom iz Azije i istočne Rusije. Odrasle jedinke izjedaju lišće, a ličinke se hrane floemom što može oslabiti ili osušiti stabla jasena. Ovaj insekt je uočen 2007. godine u zapadnoj Rusiji i Švedskoj, što je izazvalo zabrinutost zbog mogućeg širenja u druge europske zemlje. U Sjevernoj Americi je smaragdni jasenov bušač prvi put otkriven 2002. godine, nakon što je vjerojatno introduci-



Slika 23. Diskoloracija kore bijelog jasena koju je uzrokovala *Chalara fraxinea* na lokalitetu Gostilja (fotografija: Alma Hajrudinović-Bogunić)

ran iz Azije brodom koji je prevezio drvenu građu. Od tada se brzo proširio u nekoliko američkih država, prvenstveno prirodnim rasprostranjem (nema prirodnih neprijatelja) te transportom ogrjevnog drveta i drugih drvnih proizvoda koji sadrže koru jasena. U zaraženim područjima je prouzrokovao visoku smrtnost sjevernoameričkih vrsta jasena, posebno pensilvanskog (*Fraxinus pennsylvanica*), crnog (*Fraxinus nigra*) i američkog bijelog jasena (*Fraxinus americana*) (Dobrowolska i sur. 2011; Straw i sur. 2013).

U posljednjim decenijama se pojavila i crna jasenova osa listarica (*Tomostethus nigritus*) koja uzrokuje značajne štete (Austara 1991; Matošević i sur. 2003, 2006; Glavendekić i Mirić 2009; Petrović i Glavendekić 2009).

Bakterija *Pseudomonas syringae* subsp. *savastanoi* pv. *fraxini* i gljiva *Nectria galligena* mogu, također, uzrokovati sušenje jasena. Najteže infekcije se javljaju na ekstremnim staništima (Wardle 1961; Kerr 1995).

Štete na jasenu mogu uzrokovati i glodari i visoka divljač, koji za dugih zima i visokog snijega gule koru sa stabla.



Slika 24. Sušenje krošnje i diskoloracija kore bijelog jasena koju je uzrokovala *Chalara fraxinea* na lokalitetu Tarčin (fotografija: Dalibor Ballian)

6. EKOLOŠKO-VEGETACIJSKA PRIPADNOST BIJELOG JASENA

Na osnovu ekološko-vegetacijske rejonizacije šuma u Bosni i Hercegovini (Slika 25, Stefanović i sur. 1983) u narednom tekstu je dat pregled određenih područja u kojima se nalaze najljepše sastojine ili skupine bijelog jasena. U slučaju reintrodukcije reproduktivnog materijala bijelog jasena se treba držati principa koji su usvojeni u rejonizaciji, kao i molekularno-genetičkih rezultata istraživanja u Bosni i Hercegovini.

- 1. Pripanonska oblast**
Sjevernobosansko područje
Sjeverozapadno bosansko područje
- 2. Prelazno ilirsko-mezijska oblast**
Gornje drinsko područje
Donje drinsko područje
- 3. Oblast unutarjnih Dinarida**
Područje Cazinske krajine
Zapadnobosansko krečnjačko-dolomitsko područje
Srednjobosansko područje
Zavidovičko-tesličko područje
Područje istočnobosanske visoravni
Jugoistočnobosansko područje
- 4. Meditaransko-dinarska oblast**
Submediteransko planinsko područje

Karta ekološko-vegetacijske rejonizacije

- 1.1.1. ■ Pripanononska oblast: Sjeverno bosansko područje
- 1.2. ■ Pripanononska oblast: Sjevero-zapadno bosansko područje
- 2.1.1. ■ Prelazno ilirsko-mezijjska ob.; Donje-drinsko pod.; Semberijsko-posavski reon
- 2.1.2. ■ Prelazno ilirsko-mezijjska ob.; Donje-drinsko pod.; Majevički reon
- 2.1.3. ■ Prelazno ilirsko-mezijjska ob.; Donje-drinsko pod.; Srebrenički reon
- 2.2.1. ■ Prelazno ilirsko-mezijjska ob.; Gornje-drinsko pod.; Višegradski reon
- 2.2.2. ■ Prelazno ilirsko-mezijjska ob.; Gornje-drinsko pod.; Rogatički reon
- 2.2.3. ■ Prelazno ilirsko-mezijjska ob.; Gornje-drinsko pod.; Goraždansko-fočanski reon
- 2.2.4. ■ Prelazno ilirsko-mezijjska ob.; Gornje-drinsko pod.; Čajničko-mestrovački reon
- 3.1. ■ Oblast Unutrašnjih Dinarida; Područje Cazinske Krajine
- 3.2.1. ■ Oblast Un. Dinarida; Zapadno bos. krečnj.-dol. pod.; Ključko-petrovački reon
- 3.2.2. ■ Oblast Un. Dinarida; Zapadno bos. krečnj.-dol. pod.; Skender-vakufski reon
- 3.2.3. ■ Oblast Un. Dinarida; Zapadno bos. krečnj.-dol. pod.; Glamočko-kupreški reon
- 3.2.4. ■ Oblast Un. Dinarida; Zapadno bos. krečnj.-dol. pod.; Koprivnički reon
- 3.3.1. ■ Oblast Un. Dinarida; Srednje bosansko područje; Vrandučki reon
- 3.3.2. ■ Oblast Un. Dinarida; Srednje bosansko područje; Vranički reon
- 3.3.3. ■ Oblast Un. Dinarida; Srednje bosansko područje; Sarajevsko-zenički reon
- 3.4. ■ Oblast Un. Dinarida; Zavidovičko-tesličko područje
- 3.5.1. ■ Oblast Un. Dinarida; Pod. istočno bos. visoravni; Ozrensko-okruglički reon
- 3.5.2. ■ Oblast Un. Dinarida; Pod. istočno bos. visoravni; Romanijski reon
- 3.6.1. ■ Oblast Un. Dinarida; Jugoistočno bosansko pod.; Igmansko-zelengorski reon
- 3.6.2. ■ Oblast Un. Dinarida; Pod. istočno bos. visoravni; Trnovski reon
- 4.1. ■ Mediteransko-dinarska oblast; Submediteransko-planinsko područje
- 4.2. ■ Mediteransko-dinarska oblast; Submediteransko-montano područje
- 4.3.1. ■ Mediteransko-dinarska ob.; Submediteransko pod.; Reon bez zim zelenih elementima
- 4.3.2. ■ Mediteransko-dinarska ob.; Submediteransko pod.; Reon sa zim zelenim elementima
- 4.4. ■ Eumeditersko područje

Slika 25. Karta ekološko-vegetacijske rejonizacije Bosne i Hercegovine (Stefanović i sur. 1983)





Slika 26. Bijeli jasen na Rujištu (foto: Mirzeta Memišević Hodžić)

6.1 Pripanonska oblast

Ravničarski i brežuljkasti predjeli sjeverne Bosne, od Save i Une do, prema jugu, oboda brdsko-planinskih masiva oblasti unutarnjih Dinarida. Dolinama rijeka Sane, Vrbanje, Bosne sa Usorom i Sprečom se proteže dublje u unutrašnjost. Prema orografskim krarakteristikama pripada nizinskom i brdskom pojasu, od 80 do 980 m nadmorske visine.

Ova oblast je karakterizirana kontinentalnim klimatskim utjecajima dok su na krajnjem sjeverozapadnom dijelu oblasti izraženi utjecaji atlantske klime. Stoga je istočni dio oblasti topliji i sa manje padalina u vegetacijskom periodu (premda od ukupnih padalina ima više od 50%) od zapadnog dijela, koji je hladniji i sa više padalina u vegetacijskom periodu.

Geomorfološki predstavlja najniže aluvijalno-diluvijalne ravni, terase riječnih tokova i jezerskih sedimenata, koje su dobrim dijelom prekrivene beskarbonatnim lesom. Ovim je određen petrografski sastav, a najčešće su prisutne gline, pijesci i šljunci. Mjestimično su sedimenti flišolikog karaktera vezani za podignute dijelove reljefa, koji su uvjetovani čvrstim magmatskim stijenama.

Tla su uglavnom duboka, težeg mehaničkog sastava, pod utjecajem podzemnih i površinskih voda, tako da pripadaju pretežno grupi hidromorfnih tala.

Po fitogeografskim karakteristikama oblast predstavlja pripanonski sektor srednjoeuropske provincije koju pretežno karakteriziraju hrastove nizinske šume. Zapadne dijelove oblasti karakterizira prisustvo atlantskih flornih elemenata. Posebno fitogeografsko obilježje ove oblasti predstavljaju šume bukve, odnosno bukve i jele bez smreke ostrvskog rasporeda na Kozari i Majevici, gdje je primiješan bijeli jasen.

Oblast je diferencirana na sjevernobosansko i sjeverozapadno bosansko područje.



Slika 27. Zimski aspekt bijelog jasena uz rječicu Ugrovaču (foto: Dalibor Ballian)

6.1.1 Sjeverno bosansko područje

Zauzima središnji dio sjeverne Bosne, od Save do obronaka brdsko-planinskih oblasti unutar njih Dinarida sa nadmorskim visinama od 80 do 980 m. Na istoku graniči sa prelaznom ilirsko-mezijskom oblasti, linijom Brčko – greben Majevice – istočni rub Sprečkog polja, a na zapadu i jugozapadu sa sjeverozapadno bosanskim područjem Pripanonske oblasti.

Klima ima izraženije umjeren kontinentalni karakter (55% ukupnih padalina se odnosi na vegetacijski period). Potencijalna evapotranspiracija je veća od padalina u vegetacijskom periodu (0,91), a i ostali pokazatelji ukazuju na kontinentalnost i kserotermnost klimatskih prilika. Vegetacijski period traje od 180 do 200 dana.

Izdvajaju se aluvijalne ravni rijeke Save i donjih tokova rijeka Vrbas, Ukrina, Bosna sa Usorom i Sprečom, te diluvijalnim terasama, kao i uzdignutim brežuljkastim reljefom pretežno terciarnih sedimenata često pokrivenih beskarbonatnim lesom.

Prevladavaju pseudogleji i distrični kambisoli na terciarnim sedimentima, a manje su zastupljene kombinacije eugleja i semi-gleja, samostalni zemljišni areali fluvisola, pelosola, te rendzine na laporcu i kalkokambisoli na vapnencu. Ova tla su nepovoljnih svojstava, a naročito vodno-fizičkih (zbog teškog mehaničkog sastava i suvišnog vlaženja). Nešto su povoljnija tla koja pripadaju tipu distričnih kambisola koja se češće javljaju na većim nagibima i manjim površinama.

Najrasprostranjenije su šume kitnjaka i običnog graba (*Quercus-Carpinetum*) sa kojima na povoljnim položajima alterniraju šume bukve (*Fagetum montanum*), te, na orografski izloženijim položajima, šume kitnjaka (*Quercetum petraeae montanum*), odnosno šume kitnjaka i cera (*Quercetum petraeae-cerris*), sporadičnog i disperznog rasporeda. Bijeli jasen se u ovim tipovima šuma javlja pojedinačno ili u manjim skupinama.



Slika 28. Prirodni podmladak bijelog jasena uz staru kamenu ogradu u Posuškom polju (foto: Dalibor Ballian)

6.1.2 Sjeverozapadno bosansko područje

Prostire se od rijeke Une ka jugoistoku uz Vrbanju idući iznad Kotor Varoši. Pripada pretežno brdskom pojasu, manjim dijelom dolinskom (kotlinskom). Visinski interval je od 130 do 500 m nadmorske visine.

Područje se karakterizira umjereno kontinentalnom klimom sa naznakama utjecaja atlantske klime. Koeficijent kontinentalnosti je oko 54%, a odnos potencijalne evapotranspiracije i padalina u vegetacijskom periodu je povoljniji (oko 0,98) u odnosu na sjeverno bosansko područje. Vegetacijski period traje od 195 do 200 dana (manja varijacija nadmorskih visina meteoroloških stanica u ovom području).

Ovo područje je izgrađeno od aluvijalnih ravni u dolinama rijeke Une, Sane i Vrbasa, te od tercijarnih sedimenata, sa nešto paleozojskih pješčara i škriljaca, eruptiva i vapnenaca.

Najčešći tipovi tla su pseudogleji sa distričnim kambisolom, te semigleji, fluvisoli, vertisoli, eutrični kambisoli, pelosoli, kao i kalkokambisoli na vapnencu.

Struktura zemljišnog pokrivača ovog područja je slična pret-hodnom području uz naglašeniji problem suvišnog vlaženja.

Najrasprostranjenije su klimatogene šume kitnjaka i običnog graba (*Quercus-Carpinetum*), sa kojima, na hladnim položajima, alterniraju šume bukve (*Fagetum montanum*) u kojima nalazimo plemenite listače, pa tako i bijeli jasen.

Područje pripada klimatogenim šumama kitnjaka i običnog graba, sa mozaično raspoređenim šumama lužnjaka i običnog graba, zatim šumama kitnjaka, šumama kitnjaka i kestena, a na hladnijim položajima šumama bukve.



Slika 29. Bijeli jasen u Risovcu (foto: Mirzeta Memišević Hodžić)

6.2 Prelazno ilirsko-mezijska oblast

Zauzima sjeveroistočni, istočni i jugoistočni dio Bosne koji na sjeveroistoku graniči sa Pripanonskom oblasti, a na istoku i jugozapadu sa Oblasti unutarnjih Dinarida.

Prema orografskim karakteristikama najvećim dijelom pripada brdsko-planinskom pojasu koji završava oko rijeke Drine, pretežno u njenom donjem toku u nizinskom (kotlinskom) pojasu.

U svom sjevernom dijelu (Donje drinsko područje) ovu oblast karakterizira kontinentalna klima. Sa porastom nadmorske visine ka jugu (Gornje drinsko područje) utjecaj kontinentalne klime slabi, tako da su u najvišim krajnjim predjelima izraženi utjecaji planinske odnosno mediteranske klime.

Geomorfološki je vrlo heterogena oblast koja zauzima dio sliva rijeke Drine, tj. obuhvata padine planinskih masiva i jednim dijelom aluvijalne ravni i terase. Izgrađena je od aluvijalnih sedimentata, paleozojskih pješčara i škriljaca te, u manjoj mjeri, od magmatskih stijena.

Tla pretežno pripadaju klasi kambičnih, koja su duboka, često skeletna te podložna eroziji.

Ova oblast ima svoj poseban fitogeografski pečat s obzirom da u njoj graniče dvije široko rasprostranjene klimatogene zajednice, šuma hrasta kitnjaka i graba (*Quercus-Carpinetum*) sa zapada i sladuna i cera (*Quercetum confertae-cerris*) sa istoka naše zemlje, sa nizom specifičnosti u vegetacijskim odnosima uvjetovanih visinskim zoniranjem i orografijom. Naročito je karakterizira termofilna zajednica sladuna i cera koja je ovdje biološki indikator klime, posebnih stanišnih uvjeta i florističkog sastava (u spektru flornih elemenata značajan udio vrsta iz zajednica *Quercion confertae* i *Quercion robori-petraeae*). Također, prisutne su šume kitnjaka i cera sa manjim udjelom ilirskih i atlantskih flornih elemenata, a prisutan je i bijeli jasen.



Slika 30. Bijeli jasen kod Trnova (fotografija: Dalibor Ballian)

6.2.1 Donje drinsko područje

Zauzima sjeveroistočni dio Bosne, koji ograničava linija Brčko - greben Majevice - istočni rub Sprečkog polja - Vlasenica - obronci Javor planine - kanjon Drine. Većim dijelom pripada nizinskom i brdskom pojasu, a manjim dijelom planinskom, od 80-1020 m nadmorske visine.

Ovo područje u nižim dijelovima ima karakter kontinentalne klime (aluvijalne ravni i diluvijalne terase), a u višim ima karakter umjereno kontinentalne klime. Na padaline u vegetacijskom periodu otpada oko 55% godišnje količine, a odnos padalina i potencijalne evapotranspiracije je veoma nepovoljan (oko 0.82). Vegetacijski period traje od 190 do 210 dana.

Geomorfološki, ovo područje se u svom sjevernom dijelu karakterizira aluvijalnom ravni u kojoj se diže masiv Majevice. Južno od Zvornika područje prelazi u planinski masiv iznad kanjona Drine. Izgrađeno je od aluvijalnih sedimenata, eocenskog fliša, andezitsko-dacitskih eruptiva, paleozojskih i trijaskih sedimenata. Najzastupljeniji tipovi tla su iz grupe automorfnih i hidromorfnih, čineći samostalne areale i zemljišne kombinacije. U nižim predjelima prevladavaju hidromorfna tla, a u višim automorfna, u kojima su zastupljeni predstavnici kambične klase.

Šumske fitocenoze su se zadržale mozaično u zavisnosti od orografsko-edafskih i antropogenih utjecaja. Zastupljene su šume lužnjaka i običnog graba (*Carpino betuli-Quercetum roboris*), šume sladuna i cera (*Quercetum confertae-cerris*), šume cera i kitnjaka (*Quercetum petraeae-cerris*), šume kitnjaka i običnog graba (*Quercus-Carpinetum*) i šume bukve (*Fagetum montanum*), među kojima prevladavaju šume bukve acidofilnog karaktera (*Luzulo-Fagetum*) sa pojedinačnim stablima ili skupinama jasena na svjetlijim i osunčanim mjestima. Niže položaje naseljavaju šume lužnjaka i običnog graba, sladuna i cera (klimazonalne za ovo područje), a više predjele šume bukve i jele (bez smreke). Manje površine pripadaju šumama na recentnim fluvisolima, azonalnoj fitocenozi vrba i topola, šumama kitnjaka i cera na toplim položajima brdskog pojasa te šumama bukve na hladnijim položajima.



Slika 31. Bijeli jasen uz cestu na Rogoju (fotografija: Dalibor Ballian)

6.2.1.1 Srebrenički rejon

Srebrenički rejon obuhvata područje od doline rijeke Drine (njenog izlaska iz klisure) do Zvornika, na jugozapadu do obronaka Javor planine, u visinskom intervalu od 150 do 1020 m. Pripada brdsko-planinskom pojasu osim uske zone doline Drine.

Geomorfološki se izdvajaju manje aluvijalne ravni i terase te planinski masivi. Rejon karakterizira masiv eruptivnih stijena sa paleozojskim škriljcima i pješčarima, kao i trijaskim krečnjacima te pješčarima, glincima i rožnjacima.

Najzastupljeniji tip tla je distrični kambisol, a na manjim površinama se javljaju i zemljišne kombinacije tipa mozaika kalkokambisola, kalkokambisola na vapnencu i eutričnog kambisola na silikatnim stijenama. Ovo su tipična šumska zemljišta. Na krečnjacima su pretežno plitka i suha, dok su na ostalim supstratima srednje duboka i duboka te znatno vlažnija.

Prevladavaju šume bukve acidofilnog karaktera (*Luzulo-Fagetum*), sporadično *Musci-Fagetum*, a na krečnjačkim zemljištima su raspoređene neutrofilne šume bukve (*Fagetum montanum illyricum*). Značajan udio imaju razne fitocenoze hrastova (prema zastupljenosti): šuma kitnjaka i cera (*Quercetum petraeae-cerris*), šume sladuna i cera (*Quercetum confertae-cerris*), brdske šume kitnjaka (*Quercetum petraeae montanum*) i šume kitnjaka i običnog graba (*Quercu-Carpinetum*). Sporadično se javljaju orografski uvjetovane termofilne šume bukve (*Ostryo-Fagetum*) i šume hrastova i crnog graba (*Quercu-Ostryetum*), od-nosno graba (*Orno-Ostryetum*).

Klimaregionalno ovaj rejon karakteriziraju sljedeće fitocenoze (prema zastupljenosti): šume bukve i jele (bez smreke) acidofilnog (*Fago-Abietetum* = *A-F. silicicolum*) i neutrofilnog karaktera (*Abieti-Fagetum illyricum*), zatim šume bukve (prevladava *Luzulo-Fagetum*, sporadično *Musci-Fagetum*, a na krečnjačkim zemljištima *Fagetum montanum illyricum*). Od hrastovih fitocenoza klimatogena je šuma sladuna i cera koji se ovdje nalazi na sjeverozapadnoj granici svog areala. Iznad ovih šuma nadovezuje se šuma kitnjaka i cera. Šuma kitnjaka i običnog graba je prisutna na plakornim položajima. Sporadično, termofilne hrastove fitocenoze kao i termofilne šume bukve zauzimaju najekstremnija staništa.

6.2.2 Gornje drinsko područje

Gornje drinsko područje obuhvata brdsko-planinske predjele jugoistočne Bosne, od obronaka Jahorine, Ravne planine i Romanijske visoravni na sjeverozapadu, do granice sa Srbijom i Crnom Gorom na jugoistoku, odnosno od kanjona Tare i Drine na jugozapadu do Stolac planine i kanjona Drine na sjeveroistoku.



Slika 32. Bijeli jaseni uz rijeku Bistricu (fotografija: Dalibor Ballian)

Obuhvata visinski interval od 350 m (dolina Drine kod Višegrada) do 2238 m nadmorske visine (vrh V. Ljubišnje).

Niži dijelovi ovoga područja (oko Višegrada i šire okoline Goražda) su pod utjecajem umjereno kontinentalne klime sa tendencijom opadanja padalina i povećanjem temperature u periodu od juna do početka septembra. Još veći utjecaj mediteranske



klime osjeća se u području Foče. Viši položaji (ogranci Jahorine, Ljubišnje, Stakorine) imaju izmijenjenu umjereno kontinentalnu klimu sa svojstvima planinske klime.

Odnos padalina i potencijalne evapotranspiracije u vegetacijskom periodu je veoma nepovoljan (oko 0,83) što, uz relativno malu rezervu biljkama pristupačne vode, čini ovo područje veoma kserotermnim. Trajanje vegetacijskog perioda je 140-200 dana.

U ovom geomorfološki relativno homogenom području (padine gornjeg toka rijeke Drine) zastupljeni su grauvakni pješčari i škrljci, pretežno argiofiliti, vapnenci i serpentiniti. Tla su najvećim dijelom u grupi automorfni i to u klasi kambičnih tala.

U nižim predjelima prevladavaju hrastove fitocenoze, šume sladuna i cera (*Quercetum confertae-cerris*), iznad njih šume kitnjaka i cera (*Quercetum petraeae-cerris*), odnosno šume kitnjaka (*Quercetum petraeae montanum*) na toplijim položajima, dok su na hladnijim položajima šume bukve. Ovdje su vrlo rijetke zaostale enklave šuma bukve i jele sa smrekom (*Piceo-Abieti-Fagetum*).

U kanjonima rijeka i na liticama su zastupljene termofilne fitocenoze, šume crnog graba (*Orno-Ostryetum*) i šume bukve i crnog graba (*Ostryo-Fagetum*).

Za Višegradski rejon ovog područja je karakteristično da pripada ofiolitskoj zoni Dinarida koju karakteriziraju veoma heterogene orografsko-edafske i vegetacijske fitocenoze, fitocenoze crnog bora (*Pinetum nigrae serpentanicum et Pinetum nigrae baziferens*), te fitocenoze bukve, odnosno bukve i jele (sa smrekom) sa primiješanim pojedinačnim stablima bijelog jasena. Niže terene naseljava klimazonalna fitocenoza sladuna i cera pozicionirana na sjeverozapadnom rubu areala ove istočnobalkanske fitocenoze, iznad koje se javljaju karakteristični pojasevi šuma kitnjaka i cera, odnosno kitnjaka, s kojima se smjenjuju šume bukve na hladnijim položajima. Viši predjeli pripadaju pojasu klimaregionalne zajednice bukve i jele sa smrekom.



Slika 33. Bijeli jasen kod Trnova pored rijeke Željeznice (fotografija: Dalibor Ballian)

6.2.2.1 Goraždansko-fočanski rejon

Pripadaju mu dijelovi slivnog područja toka Drine uzvodno od Foče do ispod Goražda, kao i izvorišno područje Prače, u visinskom intervalu od 340 m (dolina Drine) do 1750 m nadmorske visine (jugoistočni dijelovi Jahorine). Pretežno pripada brdsko-planinskom pojasu, znatno manje subalpskom pojasu, a samo dolina Drine pripada nizinskom (kotlinskom) pojasu.

Geomorfološki, ovaj rejon karakterizira planinski reljef isprejekan vodotocima, a uglavnom je izgrađen iz paleozojskih pješčara i škriljaca. U dolinama rijeka nalazimo recentne aluvijalne ravni i stare diluvijalne terase.

Zastupljen je distrični kambisol, a u dolinama rijeka fluvisol. Ovo je najhomogeniji rejon unutar područja, pa i oblasti. Tla su relativno povoljnih svojstava, međutim za rasadničku proizvodnju problem predstavljaju izbor povoljnog položaja i veličina rasadnika.

U najnižem dijelu zastupljena je šuma sladuna i cera (*Quercetum confertae-cerris*) kao klimatogena, a iznad ove, na toplim položajima, šume kitnjaka i cera (*Quercetum petraeae-cerris*) i šume kitnjaka (*Quercetum montanum*), na hladnijim položajima šume bukve (prevladava acidofilna fitocenoza *Luzulo-Fagetum montanum*), zatim neutrofilne šume bukve (*Fagetum montanum illyricum*), šume bukve i jele sa smrekom (acidofilne, *Fago-Abietetum* i neutrofilne, *Abieti-Fagetum illyricum*), a šume bukve (*Aceri-Fagetum subalpinum*) u subalpinskom pojasu u kojima je zastupljen češće i planinski javor (*Acer heldreichii*) te bijeli jasen na manjim nadmorskim visinama.

U najnižem pojasu su šume sladuna i cera, iznad njih, na toplijim položajima, šume kitnjaka i cera i šume kitnjaka, te šume bukve, bukve i jele sa smrekom i subalpinske šume bukve. Za recentne fluvisole karakteristične su fitocenoze vrba (*Salicetum*) i topola (*Populetum*), a u nekim dijelovima šume crne johe (*Alnetum glutinosae*), odnosno sive johe (*Alnetum incanae*).



Slika 34. Bijeli jasen, panjača, Dobro polje
(fotografija: Dalibor Ballian)

6.3 Oblast unutarnjih Dinarida

Oblast unutarnjih Dinarida se nalazi od Plješevice na sjeverozapadu do Maglića i Volujka na jugoistoku. Jugozapadnu granicu ove oblasti čine visoki planinski grebeni i visoravni koje su ujedno granica utjecaja mediteranske klime. Prema sjeveroistoku, oblast se spušta prema pripanonskoj i prelaznoj ilirsko-mezijijskoj oblasti, završavajući na obroncima viših masiva Dinarida.

Visinski raspon se kreće od najniže krajnje zone na sjeveroistoku na 300-500 m nadmorske visine, do najviših predjela na 2000-2386 m nadmorske visine na graničnom području sa mediteransko-dinarskom oblasti. Orografski pripada pretežno planinsko-subalpinskom pojasu, a dolinsko-brdskom pojasu samo na sjeveroistočnom kraju ili nekim depresijama u unutrašnjosti.

Geografske i geomorfološke prilike ove oblasti uvjetuju i njenu klimu. Čitava oblast je pod utjecajem međusobno sukobljene umjereno kontinentalne i izmijenjene mediteranske klime. Visoki planinski masivi uvjetuju planinsku klimu. Nedovoljan broj i nepovoljan raspored meteoroloških stanica ograničavaju preciznije definiranje utjecaja različitih klimatskih struja i njihovo prostorno razgraničenje. Ovo je geomorfološki vrlo heterogena oblast koju grade tri krečnjačko-dolomitska planinska masiva, dvije bregovite cjeline (ofiolitska zona i Cazinska krajina), srednje bosansko škri-ljogorje i Sarajevsko-zenička kotlina.

Geološki i pedološki je, također, vrlo heterogena oblast, što je detaljnije opisano unutar pojedinih područja i reiona.

Oblast pripada ilirskoj provinciji karakteriziranoj svojstvenim vegetacijskim jedinicama i flornim elementima. Od klimazonih fitocenoza tu su šume kitnjaka i graba, izraženo je visinsko zoniranje šuma bukve, bukve i jele (sa smrekom), subalpinske bukve do klekovine bora. U šumama bukve nalazimo bijeli jasen, pojedinačno ili u skupinama.

Cjelovitost areala šuma bukve i jele sa smrekom je prekinuta prodorom mediteranskih klimatskih utjecaja preko Ivan sedla i dolinom Neretvice u slivno područje Lepenice, odnosno prodorima panonskih klimatskih utjecaja dolinom Bosne.

Kao specifičnost vegetacije ove oblasti se izdvajaju intrazonalne fitocenoze smreke u planinskim depresijama uvjetovane temperaturnim inverzijama, ili u subalpskom pojasu na najsjevernijim padinama.

Za neke dijelove ove oblasti (Vranica, Zvijezda, Nišićka visoravan, Ozren, Romanija, Ravna planina, Jahorina) je karakteristična pojava fitocenoza i flornih elemenata borealnog karaktera. Od fitocenoza su prisutne: *Lycopodio-Picetum montanum*, *Sphagnopiceetum montanum*, *Pino-Betuletum pubescentis*, a od flornih elemenata: *Listera cordata*, *Lycopodium* sp. div., *Cetraria isladica*, *Sphagnum* sp. div., *Betula pubescens*, *Drosera rotundifolia* i dr.

Također, za ovu oblast je specifična pojava nekih rijetkih reliktnih fitocenoza: tercijarne Pančićeve omorike oko srednjeg toka Drine i glacijalne zelene joha na masivu planine Vranice, sa pojavom alpskih elemenata *Rhododendron hirsutum*, *Vaccinium uliginosum* i dr., te šuma kestena u sjeverozapadnom dijelu oblasti.

Posebno vegetacijsko, ekološko i florističko obilježje ove oblasti predstavlja ofiolitska zona (izdvojeno Zavidovičko-tesličko područje), a naročito peridotitsko-serpentinski tereni, koji se odlikuju specifičnim fitocenzama borova (sveze *Orno-Ericion serpentinum*) te tzv. serpentinofiti, npr. *Halacsya sendtneri*, *Euphorbia gregersenii*, *Asplenium cuneifolium*, *Notholaena marantea* i dr.

Oblast unutarnjih Dinarida se dijeli na sljedeća područja: Cazin-ska krajina, Zapadnobosansko krečnjačko-dolomitno područje, Srednjobosansko područje, Zavidovičko-tesličko područje, Područje istočnobosanske visoravni i Jugoistočno bosansko područje.



Slika 35. Mladi jasen u Elezovcu kod Sanskog mosta (foto: Mirzeta Memišević Hodžić)

6.3.1 Područje Cazinske krajine

Područje Cazinske krajine obuhvata krajnji sjeverozapad Bosne, od Une i podnožja Plješevice do granice sa Hrvatskom. Pripada brdskom pojasu dosta ujednačene orografije i visinskog intervala od 200-550 m.

Klima ovog područja je umjereno kontinentalna, ali u periodima maj-juli i septembar-oktobar je evidentan utjecaj mediteranske klime, tako da vegetacijski period u prosjeku obuhvata oko 48% godišnjih padalina.

Odnos padalina i potencijalne evapotranspiracije u vegetacijskom periodu je povoljan (oko 1,4). Vegetacijski period traje 170-205 dana, zavisno od obračuna meteoroloških stanica Velika Kladuša i Bihać.

Ovo područje je brežuljkasto brdsko, izraženog reljefa izgrađenog od krečnjaka i kiselih silikatnih stijena često prekrivenih debelim nanosima beskarbonatnog lesa.

Najzastupljenija tla su akrični luvisol na vapnencu i distrični kambisol na kiselim silikatnim stijenama, a manje su zastupljeni mozaici kackmelanosola sa luvisolom ili kalkokambisola na vapnencu, luvisola na kiselim silikatnim stijenama, te semigleja i fluvisola. Ovo su relativno povoljna tla za rasadničku proizvodnju premda pokazuju izvjesne nedostatke hranjivih elemenata.

Područje pripada klimazonalnoj fitocenozi kitnjaka i običnog graba u kojoj su interpolirane, u zavisnosti od orografskih i antropogenih faktora, fitocenoze kitnjaka i kestena, odnosno bukve na hladnijim položajima. Zastupljene su šume kitnjaka i običnog graba (*Quercus-Carpinetum*), šume kitnjaka (*Quercetum petraeae montanum*), šume kitnjaka i kestena (*Quercus-Castanetum*), te, na hladnijim pozicijama, šume bukve (*Luzulo-Fagetum*, *Fagetum montanum illyricum*), a na toplijim pozicijama su šume javora gluhača i bukve (*Aceri obtusati-Fagetum*). Bijeli jasen je zastupljen u zoni kamenih blokova.



Slika 36. Bijeli jaseni, Ivanjska rijeka (foto: Mirzeta Memišević Hodžić)

6.3.2 Zapadnobosansko krečnjačko-dolomitno područje

Ovo područje obuhvata velika geografska prostranstva krečnjačko-dolomitnih površina i planinskih masiva od Une na sjeverozapadu do Glamočko-kupreške visoravni na jugoistoku. Graniči sa Mediteransko-dinarskom oblasti na jugozapadu, dosežući do doline Vrbasa linijom Voljevac-Jajce, odakle prelazi na desnu obalu, zahvatajući vapnenačke masive Vlašića i Čemernice.

Većim dijelom pripada planinskom subalpinskom pojasu od 800 (900 m) do 1900 m nadmorske visine. Manjim dijelom zauzima brdsko područje na 300-700 (800) m nadmorske visine.

Ovo područje se karakterizira nedovoljno jasnim međusobnim prodorima mediteranske i kontinentalne klime. Prema analizi podataka za stanicu Drinić, u zimskom periodu prevladava utjecaj kontinentalne klime, dok je u ljetnom periodu jači utjecaj mediteranske klime. Prisutne su i karakteristike planinske klime uvjetovane nadmorskom visinom područja. U vegetacijskom periodu nema mnogo padalina, ali je, ipak, povoljan odnos padalina i evapotranspiracije. Vegetacijski period traje od 120-200 dana, zavisno od nadmorske visine (Bosanska Krupa, Bosanski Petrovac, Drinić, Ključ, Gerzovo, Preodac, Makljen, Imljani, Mlinište, Glamoč, Vaganj i Kupres).

Ovo područje je izgrađeno od nekoliko krečnjačko-dolomitnih masiva i visoravni. Mjestimično ima tragova glacijalnih aktivnosti. Dolomiti mogu biti čvrsti, a češće se javljaju istrošeni u vidu dolomitne pržine. Silikatne stijene su manje zastupljene, a na njima većinom susrećemo distrične kambisole.

Karakteristike zemljišta su plitkoća, suhoća, skeletnost, težak mehanički sastav i visoka površinska kamenitost. Za rasadničku proizvodnju u ovom području najpovoljnija su dublja deluvijalno-koluvijalna beskarbonatna zemljišta na vapnencima, ako zadovoljavaju svojim položajem i veličinom površine.

Najzastupljenije su fitocenoze bukve i jele sa smrekom (*Piceo-Abieti-Fagetum*). Dijelovi područja izloženi klimatskom utjecaju Panonske nizine odlikuju se šumama bukve i jele, bez smreke (*Abieti-Fagetum*).

Za subalpinsku zonu karakteristične su šume subalpinske bukve (*Fagetum subalpinum*) i klekovine bora (*Pinetum mugii*) kao klimaregionalne, sa interpolacijama šume smreke (*Piceetum subalpinum*) intrazonalnog karaktera.

Niže dijelove ovog područja karakteriziraju šume kitnjaka i običnog graba (*Quercus-Carpinetum*), zatim šume bukve (pretežno *Fagetum montanum illyricum*) u kojoj nalazimo i skupine jasena.

Za kanjone rijeka i litice su karakteristične razne termofilne fitocenoze, često sa reliktnim obilježjima: *Aceri obtusati-Fagetum*, *Quercus-Ostryetum* (*Orno-Ostryetum*), *Carpinetum orientalis*.

Ovo područje pripada različitim klimatogenim fitocenozama, od klimazonalne fitocenoze kitnjaka i običnog graba, u najnižim dijelovima ovog područja, do klimaregionalnih fitocenoza subalpskog pojasa - šuma subalpinske bukve, odnosno klekovine bora. Međutim, najveće površine pripadaju klimaregionalnim šumama bukve i jele sa smrekom s kojima, u mikroklimatski specifičnim staništima, alterniraju mrazišne šume smreke.



Slika 37. Pojedinačna stabla bijelog jasena u okolini Bugojna (foto: Dalibor Ballian)

6.3.2.1 Ključko-petrovački rejon

Ključko-petrovački rejon obuhvata predjele s lijeve strane Vrbasa, uključujući masive Manjače i Zmijanja, na jugoistoku Grmeč i kanjon Une, na sjeverozapadu masiv Plješevice te planine Lunjevača i Jadovnik (Vijenac) na jugu. S obzirom na orografske karakteristike predjeli ovog rejona većim dijelom pripadaju brdsko-planinskom, a manje subalpinskom pojasu. Prostire se u visinskom intervalu od 300 do blizu 2000 m nadmorske visine, dokle dopiru vrhovi najvećih masiva (Osječenica, Klekovača, Lunjevača).

Posebno geomorfološko obilježje ovog rejona je pojava vrtačastih visoravni sa izdizanjem viših krečnjačkih masiva na rubovima. Ovaj rejon je uglavnom izgrađen od vapnenca, a manje od dolomita.

Zastupljene su zemljišne kombinacije tipa mozaika i to najčešće kalkomelansola-kalkokambisola-luvisola na vapnencu, kao i mozaici dvočlanog tipa serije tla na vapnencima: rendzine na dolomitu, kalkomelansol, distrični kambisol i fluvisol. Ovo je izrazito šumski rejon i tla su plitka, suha i skeletna.

Prevladavaju šume bukve i jele sa smrekom (*Piceo-Abieti-Fagetum*) (smreka izostaje iz predjela pod panonskim klimatskim utjecajem) sa različitim sekundarnim fitocenoza: jele i smreke (*Abieti-Piceetum*), bijelog bora i smreke (jele) (*Piceo-Pinetum illyricum*) i bukve (*Fagetum montanum*) u kojima nalazimo i bijeli jasen.

Niže predjele karakteriziraju šume kitnjaka i običnog graba (*Quercu-Carpinetum*), a lokalni orografski uvjeti pogoduju brdskim šumama kitnjaka (*Quercetum petraeae montanum*) i šumama bukve (*Fagetum montanum*).

Za subalpinsku zonu najviših planina ovog rejona su karakteristične šume subalpinske bukve (*Fagetum subalpinum*), a na Klekovači pojas klekovine bora (*Pinetum mugī*).

U kanjonima Une, Sane i Vrbasa su rasprostranjene termofilne fitocenoze: šume gluhača i bukve (*Aceri obtusati-Fagetum*), crnog graba (*Orno-Ostryetum*), šume cera (*Orno-Quercetum cerris*) i šume javora i lipa (*Aceri-Tilietum mixtum*) od kojih su neke zastupljene i na liticama okolnih masiva. Na nižim, najtoplijim položajima, sporadično su zastupljene šume bijelog graba (*Carpinetum orientalis*).

Najviše površine pripadaju šumama bukve i jele, odnosno bukve i jele sa smrekom, kao klimaregionalnim fitocenzozama. Subalpinske zone pripadaju šumama subalpinske bukve, odnosno klekovine bora.



Slika 38. Sušenje krošnje bijelog jasena usljed napada *Chalara fraxinea*, lokalitet Lanište (foto: Mirzeta Memišević Hodžić)

6.3.3 Srednjobosansko područje

Srednjobosansko područje obuhvata teritoriju od gornjeg toka Bosne na jugozapadu, do grebena Ivan Sedla, Bitovnje, Vranice te, niz dolinu Vrbasa, do Jajca. Sjeveroistočno od doline Bosne dopire do linije Nahorevo sjeverno od Breze, izvorišnih predjela Žuče i Ribnice, pa na Begov Han, pružajući se preko Bosne na sjeverozapad do Banja Luke. Područje je izrazito brdsko-planinskog karaktera sa prostranijom subalpinskom zonom na masivima Vranice i Bitovnje, te užom i širom dolinskom zonom uz Bosnu, Lepenicu, Fojnicu i Vrbas. Visinski se prostire od 300 do preko 2200 m (vrhovi Vranice).

Područje je pod dominantnim utjecajem planinske klime. Međutim, od jula do septembra i od decembra do juna, osjeća se djelovanje kontinentalne klime (Zenica). U ostatku godine su izraženiji utjecaji mediteranske klime. U vegetacijskom periodu padne oko 48% godišnjih padalina, ali je odnos padalina prema potencijalnoj evapotranspiraciji ipak donekle nepovoljan (oko 0,92). Vegetacijski period (u nižem dijelu područja) traje od 180 do 200 dana.

Geomorfološki se razlikuju tri cjeline: masiv srednjobosanskog škrljogorja (uglavnom izgrađen od kristalnih škrljaca i riolita), brežuljkasti teren jurskog fliša i Sarajevsko-zenička kotlina (uglavnom izgrađena od tercijskih sedimenata).

Zemljišni pokrivač je vrlo heterogen i složen, ali se izdvajaju dosta homogene površine izdvojene u posebne rejone. Ovo područje obuhvata više tipova tla, koja bi mogla odgovarati rasadničkoj proizvodnji. Otežavajuću okolnost predstavlja izbor položaja i veličine površine koja nije pod poljoprivrednom proizvodnjom.

Šume bukve, pretežno acidofilnog karaktera (*Luzulo-Fagetum*), sa fragmentarno zastupljenim šumama rebrače i bukve (*Blechno-Fagetum*) rasprostranjene su na višim položajima iznad šuma kitnjaka i graba ili u alternaciji s njima.

Šume bukve i jele sa smrekom (*Piceo-Abieti-Fagetum*) zauzimaju velika prostranstva. Međutim, u predjelima na sjeveroistoku područja ove šume nemaju smreku u svom sastavu zbog klimatskog utjecaja Panonske nizine, kao i u dijelovima na jugozapadu



Slika 39. Bijeli jasen u Bilješevu pored rijeke Bosne: čista sastojina (A); plus stablo (B) (foto: Dalibor Ballian)

područja (Bitovnja) zbog prodora mediteranskog klimatskog utjecaja.

Za subalpinski pojas vezane su šume subalpinske bukve (*Fagetum subalpinum*), subalpinske smreke, na hladnijim položajima (*Piceetum subalpinum*), a iznad ovih klekovina bora (*Pinetum mugii*).

Od sekundarnih fitocenoza zastupljene su šume jele i smreke (*Abieti-Piceetum silicicolum*), neznačajno i šume bijelog bora i smreke (jele) (*Piceo-Pinetum silicicolum*). Značajne površine zauzimaju i sekundarne šume bukve, sa pojavom bijelog jaseana.

Na krečnjačko-dolomitnim probojima zastupljene se termofilne fitocenoze bukve i gluhača (*Aceri obtusati-Fagetum*) i šume hrastova i crnog graba (*Quercu-Ostryetum carpinifoliae*) te šume bijelog graba (*Carpinetum orientalis*).

Najveće površine područja pripadaju klimaregionalnim šumama bukve i jele sa smrekom, odnosno šumama bukve i jele. Subalpinski predjeli pripadaju klimaregionalnim šumama subalpinske bukve i klekovine bora, s kojima su interpolirane subalpinske šume smreke (masivi Vranice, Sebešića) i zelene johe na Vranici. Kao trajni stadiji vegetacije zastupljene su termofilne fitocenoze bukve i javora gluhača, medunca i crnog graba, a sasvim sporadično šume bijelog graba.

6.3.3.1 Vranički rejon

Prostire se od Jajca na sjeverozapadu, preko Komara, Vranice i Bitovnje do podnožja krečnjačkih masiva Bjelašnice na jugoistoku. Dio ovog rejona nalazi se teritorijalno izdvojen obuhvaćajući masiv Stožera istočno od Kupresa. Orografski predstavlja pretežno planinsko područje sa subalpinskim pojasom visokih planina Vranice, Bitovnje i Sebešića. Dolinski (kotlinski) pojas najvećim dijelom zahvata dolina Vrbasa. U visinskom rasponu proteže se od 400 (500) m u dolini Vrbasa i sjeveroistočnim rubovima rejona, do vrhova Vranice od oko 2200 m.

Ovaj rejon zauzima uglavnom visokoplaninski masiv srednjebosanskog škrljavog gorja pretežno izgrađenog od kristalnih škrljaca, manje eruptiva, vapnenaca i pješčara. Kristalasti škrljci su često rastrošeni glacijalnim i soliflukcijalnim procesima.

Najzastupljeniji tip tla je distrični kambisol, zatim zemljišne kombinacije distričnog kambisola i luvisola na kiselim silikatnim stijenama, kao i rankera i distričnog kambisola, te rendzine na dolomitu i mozaik kalkomelansola i kalkokambisola na vapnencu. Po svojim fizičko-kemijskim svojstvima, ova tla su pogodna za rasadničku proizvodnju, ali ih je većina okupirana poljoprivrednom proizvodnjom.



Slika 40. Jaseni uz Fatničko jezero (foto: Dalibor Ballian)

Najzastupljenije su fitocenoze bukve i jele sa smrekom (prevladavaju acidofilne). Iz jugoistočnog dijela reiona izostaje smreka zbog prodora mediteranskih klimatskih utjecaja (Inač, Bitovnja, Mehina Luka).



Slika 41. Bijeli jasen, Krupac
(fotografija: Dalibor Ballian)

Unutar ovih fitocenoza veće komplekse zauzimaju sekundarne šume bukve, pretežno acidofilnog karaktera (*Luzulo-Fagetum*), zatim šume jele i smreke (*Abieti-Piceetum*) i sporadično šume bijelog bora i smreke (jele) (*Piceo-Pinetum*). Za subalpski pojas karakteristično je prisustvo subalpinske šume bukve (*Fagetum subalpinum*), a na masivu Vranice i subalpinske smreke (*Piceetum subalpinum*). U najvišim predjelima zadržali su se ostaci zajednice klekovine bora (*Pinetum mugii*). Unutar subalpskog pojasa, na hladnijim položajima, u ljevkastim uvalama rasprostranjena je šuma zelene johe (*Athyrio-Alnetum viridis*). Manje površine kserotermnijih staništa naseljavaju termofilne šume bukve (*Aceri obtusati-Fagetum*).

Najveće površine pripadaju klimaregionalnoj fitocenozi bukve i jele (sa smrekom), a u subalpskom pojasu klimaregionalnim šu-

mama subalpinske bukve i klekovine bora, gdje su interpolirane subalpinske šume smreke, odnosno zelene johe.

6.3.3.2 Sarajevsko-zenički rejon

Obuhvata centralne dijelove Bosne, dolinu rijeke Bosne od Sarajeva do Zenice i dolinu rijeke Lašve do Travnika. Najvećim dijelom predstavlja brežuljkasto gorje od 400 do blizu 1300 m nadmorske visine, a samo je u dolinama rijeka Bosne, Lepenice i Lašve izražen dolinski pojas.

Ovo su tereni brežuljkasto-brdskog karaktera ispresijecani aluvijalnim ravnima vrlo složenog petrografskog sastava, naročito kompleksima tercijalnog fliša. Najzastupljeniji je kompleks rendzine, distričnog kambisola i pseudogleja na flišnim sedimentima, te niz rendzina i eutrični kambisol na laporcu, mozaik kalkomelansola i kalkokambisola i mozaik kalkomelansola i luvisola na vapnencu, te kompleks luvisola i pseudogleja na tercijalnim sedimentima i fluvisola u riječnim dolinama.

Pošto je ovo rejon nižih nadmorskih visina, zemljišta uz riječne tokove se uglavnom koriste za poljoprivrednu proizvodnju, a samo ona najnepovoljnijih svojstava su pod šumskom vegetacijom. Unutar ovih površina se mogu naći povoljne površine za rasadnike, ali su zemljišta često nepovoljnih fizičkih svojstava.

Najzastupljenije su mozaično rasprostranjene fitocenoze kitnjaka i običnog graba (*Quercus-Carpinetum*) i šume bukve (pretežno *Luzulo-Fagetum*) te šume kitnjaka (*Quercetum petraeae montanum*) na toplijim i izloženijim položajima. Mjestimično su zastupljene termofilne fitocenoze bijelog graba (*Carpinetum orientalis*) na najtoplijim položajima sa plitkim zemljištima, ili šume hrastova i crnog graba (*Quercus-Ostryetum carpinifoliae*). Hladniji i viši položaji predstavljaju staništa šuma bukve, a najtopliji šuma kitnjaka. Najviši predjeli pripadaju staništu bukve i jele bez smreke (*Abieti-Fagetum*) koja ovdje izostaje zbog prodora mediteranskih i panonskih utjecaja klime. Unutar ove skupine šuma nalazimo i šume javora i jasena.



Slika 42. Bijeli jasen, panjača, Krupac
(fotografija: Dalibor Ballian)

6.3.4 Zavidovičko-tesličko područje

Zavidovičko-tesličko područje obuhvata sliv srednjeg toka rijeka Bosne, posebno Krivaje i Usore, odnosno masive Konjuha, Ozrena i Borje. Područje se karakterizira i jako heterogenim orografskim prilikama, a nalazi se u brdsko-planinskom pojasu od 250 do 1328 m nadmorske visine (vrh Konjuha).

Ovo područje je pod utjecajem izmijenjene umjereno kontinentalne klime većinom godine. Jači utjecaj mediteranske klime osjeća se u periodu od juna do augusta. Zbog navedenog, u vegetacijskom periodu padne u prosjeku oko 56% godišnjih padalina, pa je i odnos padalina i potencijalne potrošnje vode, sa klimatskog aspekta, povoljan. Vegetacijski period traje 180 do 190 dana (Maoča i Kladanj).

Ovo područje pripada srednjebosanskoj ofiolitskoj zoni, a orografski ga odlikuju brdsko-planinska obilježja sa dosta izraženim reljefom. Izgrađeno je pretežno od serpentiniziranog peridotita, eruptiva, rožnjaka, a vapnenci su daleko manje zastupljeni. Najrasprostranjeniji tipovi tla su eutrični kambisol na peridotitu i serpentinitu, kao i distrični kambisol na kiselim silikatnim stijenama. Manje su zastupljeni eutrični kambisoli na ostalim silikatnim stijenama, pseudogleji, mozaik kalkomelansola i kalkokambisola. Ovo su izrazito šumska, plitka i kserotermna tla.

Zbog izuzetno heterogenih stanišnih prilika, karakterističnih za ofiolitsku zonu, zastupljene su različite šumske fitocenoze većinom mozaičnog rasporeda. Najrasprostranjenije su bazifilne šume borova (*Erico-Pinetum nigrae serpentinum*, *E-P. nigrae-silvestris serpentinum*), bazifilne šume hrasta kitnjaka (*Potentillo albae-Quercetum*, *Erico-Quercetum petraeae*), zatim acidofilne šume kitnjaka (*Quercetum petraeae montanum*), šume bukve i jele sa smrekom (*Abieti-Fagetum serpentinum*), acidofilne šume bukve i jele (*Abieti-Fagetum silicolum*).

Za ovo područje je karakteristična pojava smreke, vezana za peridotitsko-serpentinska tla na hladnijim i višim položajima, dok su na ostalim tlima ofiolitske zone rasprostranjene šume bukve i jele bez smreke (panonski klimatski utjecaji).

Osim ovih fitocenoza, rasprostranjene su i šume bukve sekundarnog karaktera koje su u višim predjelima udaljenijim od panonskih utjecaja, a šume bijelog jasena nalazimo u dolinama uz potoke. Iz navedenih razloga i potencijalna šumska vegetacija je veoma mozaična. Ipak, veće površine pripadaju šumama bukve i jele bez smreke i šumama bukve i jele sa smrekom, unutar kojih su interpolirane borove i hrastove šume kao trajniji stadiji vegetacije. Samo periferni i najniži predjeli predstavljaju staništa bukve u alternaciji sa hrastovim šumama.



Slika 43. Podmladak bijelog jasena u okolini Tešnja (foto: Dalibor Ballian)

6.3.5 Područje istočnobosanske visoravni

Područje obuhvata planinske krajeve počevši od linije Sarajevo-Vareš do kanjona Drine, uključujući izraženu romanijsku visoravan. S juga je omeđeno granicom s prelaznom ilirsko-mezijском oblasti, kao i sa sjeveroistoka, dok je sa sjevera odvojeno ofiolitskom zonom, linijom Olovo-Kladanj.

Predstavlja izrazito planinsko područje najvećim dijelom preko 1000 m nadmorske visine, s najvišim vrhovima Lupoglav na Romaniji (1929 m), Žep (1520 m), Sjemeč (1497 m). I pored relativno planinskog karaktera klime, u razdoblju od decembra do maja se osjeća utjecaj kontinentalne klime. U vegetacijskom razdoblju padne oko 52% godišnjih padalina, te je odnos padalina i evapotranspiracije povoljan (u prosjeku 1,04). Vegetacijski period traje od 120 do 190 dana (Pale, Pržići, Vlasenica, Sokolac i Sjemeč).

Geomorfološki, ovo područje zauzima širi teritorij planinskih masiva i visoravni istočne Bosne. Visoravni imaju karakter starih riječnih ili fluvio-glacijalnih terasa, uglavnom izgrađenih od vapnenaca (jedrih, hanbuloških i sa interkalacijom rožnjaka), kao i verfenskih glinaca i kvarcnih pješčara. Vapnenci su relativno slabo karstificirani, sa visokom površinskom stjenovitošću. Najzastupljenija su tla na vapnencima i distrični kambisol na kiselim silikatnim supstratima.

Najzastupljenije su šume bukve i jele sa smrekom (*Piceo-Abieti-Fagetum*) unutar kojih su rasprostranjene, često sekundarne, šume običnog bora i smreke (sa jelom) (*Piceo Pinetum illyricum*) i šume jele i smreke (*Abieti-Picetum illyricum*). S obzirom na interakciju rožnjaka i verfenskih sedimenata zastupljene su i acidofilne varijante ovih fitocenoza. Manje površine predstavljaju sekundarne šume bukve (*Fagetum montanum* i *Luzulo-Fagetum*).

U mikroklimatski specifičnim staništima, i edafski uvjetovane, pojavljuju se šume smreke često reliktnog karaktera sa borealnim flornim elementima (*Lycopodio-Piceetum montanum*). Mjestimično su zastupljene i na vapnencima – mrazišni tipovi smrekovih šuma (*Piceetum montanum inversum*), npr. Kračipolje na Romaniji i oko Sjemečkog polja.

Područje pripada klimaregionalnom pojasu šuma bukve i jele sa smrekom unutar kojih su interpolirane termofilne fitocenoze borova, crnog graba, bukve, odnosno, u depresijama, intrazonalne mrazišne šume smreke.

6.3.5.1 Romanijski rejon

Romanijskom rejonu pripadaju planinski predjeli istočne Bosne, istočno od linije grebena Romanije i Nišićke visoravni do granice sa Srbijom. Prostire se u visinskom intervalu od 700 do 1600 m (Lupoglav -1629 m). Ovo je relativno homogen rejon izgrađen od vapnenca te na njemu susrećemo uglavnom tla na vapnencima u različitim zemljišnim kombinacijama što je uvjetovano reljefom.

Najzastupljenije su mozaične zemljišne kombinacije: kalkokambisola i luvisola, kalkomelansola, kalkokambisola i luvisola na vapnencu, a manje kalkomelansola i kalkokambisola. Odlika ovih zemljišnih kombinacija je visoka površinska stjenovitost.

U nižim dijelovima mezoreljefa znatno je učešće rožnjačkog skeleta, pa se sreću distrični kambisoli i opodzoljena zemljišta.

Prevladavaju šume bukve i jele sa smrekom (*Piceo-Abieti-Fagetum*) uz koje su značajno zastupljene i različite sekundarne fitocenoze: šume običnog bora i smreke (jele) (*Piceo-Pinetum illyricum*), šume jele i smreke (*Abieti-Picetum illyricum*) i šume bukve (*Fagetum montanum*) u kojima nalazimo primiješan jasen.

U kanjonima vodotoka i na liticama su zastupljene termofilne fitocenoze često reliktnog karaktera: šume crnog bora (*Pinetum nigrae calcicolum*), šume bijelog graba (*Carpinetum orientalis*), šume crnog graba (*Orno-Ostryetum*) i termofilne šume bukve (*Ostryo-Fagetum*).

Najveće površine ovog rejona pripadaju klimaregionalnoj šumi bukve i jele sa smrekom, a znatno manje bez smreke (smreka ovdje također izostaje u sjevernom dijelu rejona, južno od Sprečanske kotline, zbog panonskih klimatskih utjecaja). Ostale fitocenoze trajnih stadija vegetacije imaju više-manje otočni položaj unutar klimaregionalnog pojasa.



Slika 44. Bijeli jasen, Kijevo (fotografija: Dalibor Ballian)



Slika 45. Bijeli jasen u međama u okolini Rakitnog (foto: Dalibor Ballian)

6.4 Mediteransko-dinarska oblast

Mediteransko-dinarska oblast obuhvata dijelove Dinarida koji su pod utjecajem mediteranske klime, obuhvatajući Hercegovinu i dijelove Bosne. Na sjeverozapadu se proteže do podnožja Plješevice, odnosno Grmeča, gdje se još osjećaju prodori mediteranske klime dolinama rijeka Krke, Zrmanje, Unca i Une, kao i planinskim prijevojima. Na sjeveroistoku graniči planinskim grebenima i prevojima (uglavnom vododijelnicama Jadranskog i Crnomorskog sliva). U visinskom intervalu se proteže od razine mora pa do brojnih masiva, čija visina prelazi preko 2000 m.

Cijela oblast je pod utjecajem mediteranske klime. Utjecaj toplotnog režima naglo slabi sa porastom nadmorske visine planinskih masiva, ali se utjecaj padalinskog režima maritimnog karaktera jako osjeća i na sjevernoj, planinskoj granici oblasti prema unutarnjim Dinaridima.

Zavisno od udaljenosti od mora, kao i od nadmorske visine, a naročito od položaja pojedinih predjela (otvorenost prema moru), temperatura jako varira pa je prema tome i opći karakter klime dosta različit. Tako su, naprimjer, u kraškim poljima u toku zimskog perioda izražene inverzije temperatura. Za razliku od klime ostalih oblasti, ovdje klimu karakterizira česta pojava jakih i slapovitih vjetrova (bura).

Ova oblast zauzima gotovo cijele vanjske Dinaride, tj. goli krš, pa se od morske razine vrlo strmo izdiže do visokih planinskih masiva. Cijela površina je jako karstifikovana i zastupljeni su veoma brojni fenomeni karstne erozije. Dominiraju kredni i jurski vapnenci i dolomiti, a manje su zastupljeni flišoliki i drugi sedimenti. U višim planinskim predjelima su prisutni oblici glacialne erozije.

Karakteristika zemljišnog pokrivača, posebno šumskih površina, je vrlo visok stupanj površinske stjenovitosti. Zemljišne kombinacije, koje zauzimaju mjestimično samo do 10% površine, najčešće obuhvataju samo prva dva člana serije tla na vapnencu (kalkomelansol i kalkokambisol). U toplijem, nižem dijelu područja, u klasi A-(B)-R tla, umjesto kalkokambisola češće se sreće terra rossa. Mozaičnost, kontrast i svojstva članova zemljišnih kombinacija zavise u mnogome od načina slojanja vapnenaca prema padini.



Slika 46. Rub sastojine bijelog jasena i bijele vrbe u okolini Rakitnog
(foto: Dalibor Ballian)

Pečat vegetaciji ove oblasti daju više ili manje izraženi utjecaji mediteranske klime. Uski obalni pojas uz Jadransko more predstavlja područje zimzelene vegetacije klimazonalne zajednice *Orno-Quercetum ilicis*, koja je danas predstavljena degradacijskim oblicima, makijom i garigom.

Za planinski pojas su karakteristične fitocenoze bukve i jele bez smreke (*Abieti-Fagetum*), te u njima, obično u manjim poljima, nalazimo bijeli jasen, ali samo u zapadnoj Hercegovini i na višim planinama u šumama bukve. Smreka se izuzetno rijetko javlja (najviši predjeli često u graničnoj zoni sa unutrašnjom dinarskom

oblasti) u vrlo malom broju lokaliteta koji su mikroklimatski najhladniji. Slično je i sa pojavom bijelog bora (područje Vran planine), te breze i jarebice koji su kao borealni elementi ovdje izuzetno rijetki.

Za subalpski pojas je karakteristična klimaregionalna fitocenoza subalpinske bukve (*Fagetum subalpinum*), sa šumama munike (*Pinetum heldreichii*) na nekim planinskim masivima.



Slika 47. Šuma vrbe i bijelog jasena u okolini Rakitnog (foto: Dalibor Ballian)

6.4.1. Submediteransko-planinsko područje

Prostire se u višim dijelovima mediteransko-dinarske oblasti uglavnom iznad 800 m pa do najviših predjela koji prelaze 2000 m (granični pojas mediteransko-dinarske i unutrašnje dinarske oblasti). Prema orografskim karakteristikama predstavlja izrazito planinsko područje sa široko zastupljenim subalpskim pojasom.

Utjecaj mediteranske klime je izražen u cijelom području, pa čak i u području meteorološke stanice Gacko koja se nalazi na nadmorskoj visini od 960 metara. U vegetacijskom periodu u pro-

sjeku padne oko 36% godišnjih padalina, ali, s obzirom na nadmorsku visinu, odnos padalina i potencijalne evapotranspiracije je povoljan (1,06). Vegetacijski period traje od 120 do 190 dana (Čemerno, Drvar).

Geomorfološki, karakterizira se visokoplaninskim obilježjima vanjskih Dinarida sa svim oblicima karstne erozije, kao i glacijacije. Izgrađeno je od vapnenaca i dolomita i tercijskih sedimenata u karstnim poljima, a izvorišni predjeli rijeke Neretve od jurskog fliša. Prevladavaju zemljišne kombinacije tipa mozaika kalkomelansola – kalkokambisola – luvisola, kao i mozaika kalkomelansola – kalkokambisola na vapnencu, a manje su zastupljene

rendzine na dolomitu, kompleks rendzina i kalkomelansola – kalkokambisola na dolomitu i vapnencu, distrični kambisol, eutrični kambisol i semiglej. Tla su plitka, sa visokim stupnjem površinske stjenovitosti, te se odlikuju naglim i čestim promjenama vlažnosti.

U mozaičnom rasporedu šumske vegetacije zastupljene su šume bukve i jele (*Abieti-Fagetum*), sekundarne šume bukve (*Fagetum montanum illyricum*) u kojima nalazimo jasen, kao i na vlažnijim mjestima u kraškim poljima zapadne Hercegovine.



Slika 48. Šuma bijelog jaseuna u okolini Rakitnog

6.5 Najznačajnije fitocenoze bijelog jasena u Bosni i Hercegovini

Prema Stefanoviću (1977), Stefanoviću i sur. (1983) i Beusu (1997) u Bosni i Hercegovini postoji čitav spektar fitocenoza u kojima nalazimo bijeli jasen. Tako, bijeli jasen nalazimo u svim klimatsko-edafskim zonama, a ulazi u sastav naših ekonomski najznačajnijih mješovitih šuma. Najznačajnije fitocenoze koje su, prema Stefanoviću (1977) i Beusu (1997), prisutne u Bosni i Hercegovini su sljedeće:

Šuma hrasta kitnjaka i običnog graba

Šume hrasta kitnjaka i običnog graba na različitim zemljištima bogatim bazama

(*Quercus petraeae* – *Carpinetum illyricum* (Stefanović 1964), Horvat i sur. 1974)

Šuma sive johe

Šume sive johe sa elementima šuma iz reda *Fagetalia* (*Alnetum incanae* Aichinger i Siegrist 1930)

Šume bukve na zemljištima bogatim bazama unutrašnjih krajeva

(Sveza *Fagion illyricum*, Horvat 1938)

Brdska šuma bukve ilirskog područja

(*Fagetum montanum illyricum*, Fukarek i Stefanović 1958)

Brdska šuma bukve mezijskog područja

(*Fagetum moesiaticum*, Rudski 1949)

Šuma bukve, prelaznog javora i mečije ljeske

(*Fago-intermedio-Colurnetum*, Jovanović 1953)

Šume bukve i jele na zemljištima bogatim bazama

(Sveza *Fagion illyricum*, Horvat 1938)

Šume bukve i jele ilirskog područja

(*Abieti fagetum illyricum*, Fukarek i Stefanović 1958)

Šuma gorskog javora i jasena

(*Aceri-Fraxinetum*, Horvat 1938)



Slika 49. Vlažne šume bijelog jasena u Hercegovini (foto: Dalibor Ballian)

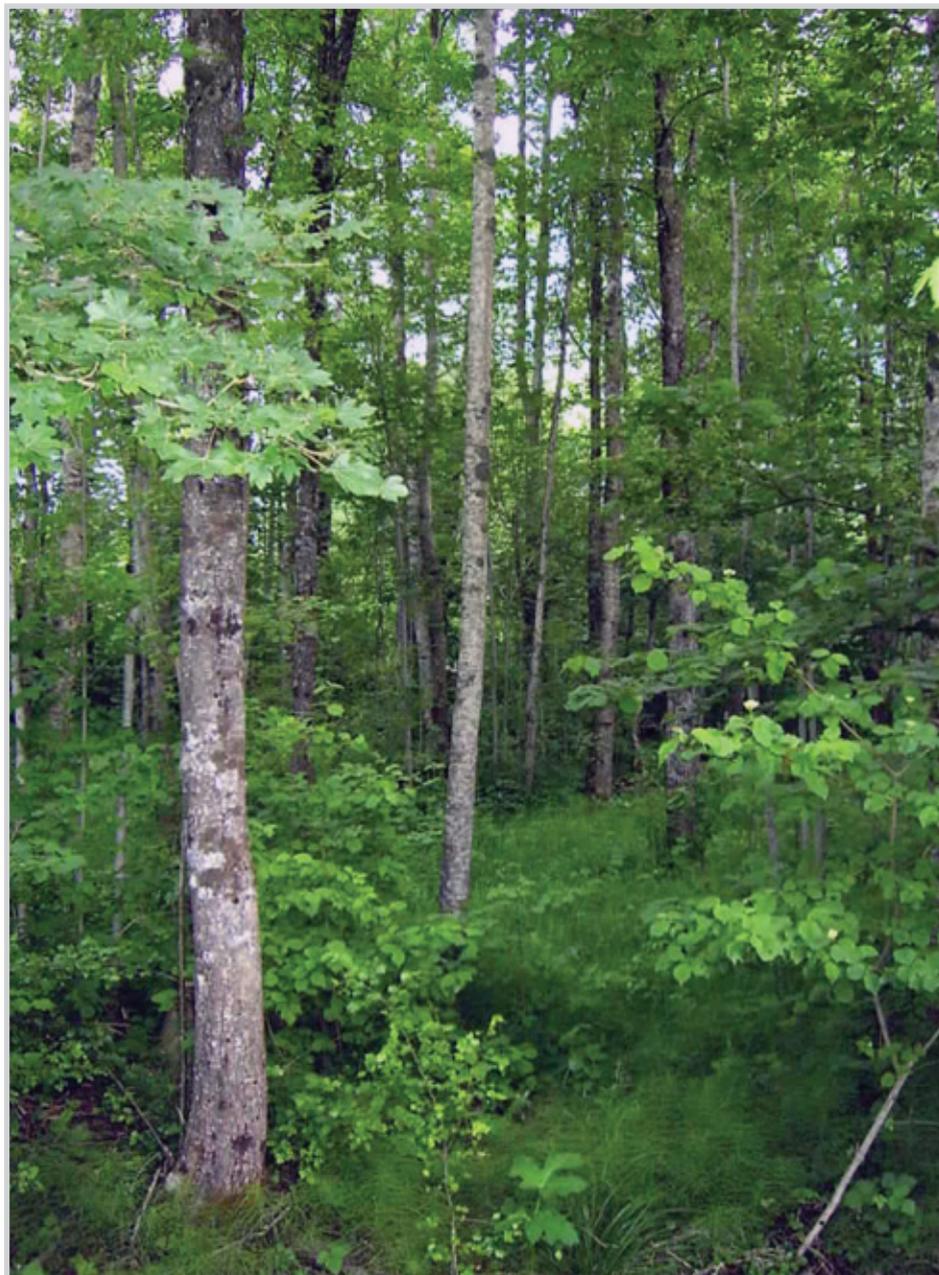
6.5.1 Šuma gorskog javora i jasena

Šuma gorskog javora i jasena je ekološki veoma diferencirana zajednica rasprostranjena od Slovenije do istočne Srbije u posebnim stanišnim uvjetima (Stefanović 1977). U Sloveniji se približava srednjoeuropskom tipu, ali se u njoj javljaju mnogi ilirski florni elementi. U Hrvatskoj, Bosni i Hercegovini i Crnoj Gori pripada posebnoj endemskoj zajednici (*Aceri-Fraxinetum illyricum*, Horvat 1938). Također, ova šuma pripada posebnoj varijanti javorovo-jasenovih šuma Srbije (*Aceri-Fraxinetum serbicum*, Knapp.) koje se nalaze u uvalama i klisurama i imaju bogatiji floristički sastav.

Ilirska šuma javora i jasena (*Aceri-Fraxinetum illyricum*) je rasprostranjena unutar pojasa bukve i jele i optimalno je razvijena na nadmorskoj visini od 1100 (1200) m u zaklonjenim uvalama i vrtačama gdje se dugo zadržavaju snježni nanosi i gdje su razvijena pretežno koluvijalna zemljišta bogata humusom ili dublje crnice na vapnencu. Edifikatori u sloju drveća su: *Acer pseudoplatanus*, *Fraxinus excelsior*, *Ulmus montana*, uz primjese *Tilia platyphyllos* i *Acer platanoides*. U sloju grmlja se nalaze: *Rhamnus fallax*, *Sambucus racemosa*, *Crataegus monogyna*, *Staphylea pinnata*, *Evonymus europaeus* i dr. U sloju prizemne flore su: *Lunaria rediviva*, *Senetio nemorensis*, *Chrysanthemum macrophyllum*, *Glechoma hederacea*, *Phyllitis scolopendrium*, *Petasites hybridus*, *Aspidum filix mas*, *Athyrium filix femina*, *Circea lutetiana*, *Telekia speciosa* i drugi neutrofilno-hidrofilni elementi fitoklimatski i edafski karakteristični za ova specifična staništa.

Gorski javor i bijeli jasen u ovoj zajednici postižu značajne dimenzije i, zajedno sa gorskim brijestom, formiraju veoma vrijedna debla. Stoga, iako zauzimaju relativno male površine, ove sastojine imaju izvanredno veliki šumsko-privredni značaj.

Prema Fukareku (1969), zajednica se diferencira na dvije visinske varijante (subasocijacije): *lunarietosum* (sa *Lunaria rediviva*) na nižim položajima i *adenostyletosum* (sa *Adenostyles alliariae*) na višim položajima. Posljednja je u dodiru sa subalpinskom šumom bukve *Aceri-Fagetum subalpinum*.



Slika 50. Sastojina bijelog jasena uz Ugrovaču (foto: Dalibor Ballian)

7. VARIJABILNOST BIJELOG JASENA U BOSNI I HERCEGOVINI

7.1 Ekspresija spola bijelog jasena i drugih vrsta roda *Fraxinus* u Bosni i Hercegovini

Cilj istraživanja spolnosti jasena je bio upotreba rezultata istraživanja u aktivnostima selekcije reprodukcijskog materijala. Sakupljanje materijala je provedeno na širem području Bosne i Hercegovine (Tablica 1). Prikupljeni su uzorci tri autohtone vrste jasena (*F. excelsior*, *F. ornus* i *F. angustifolia*), a dodatno je analiziran i alohoni pensilvanski jasen (*F. pennsylvanica*) (Larson 1985).

Prilikom prikupljanja grančica za analizu, sa svakog stabla je uzorkovana jedna veća grančica, s južne strane srednjeg dijela krošnje. Jedinke su odabrane slučajnim izborom, nasumično. Za potrebe morfološke analize sa svakog stabla je slučajnim izborom uzeto 50 cvjetova koji su analizirani prateći Jovanović (2000), Šilić (2005) te Fraxigen (2005). Podaci su predstavljani osnovnim statističkim deskriptivnim parametrima i rezultatima Duncan testa.

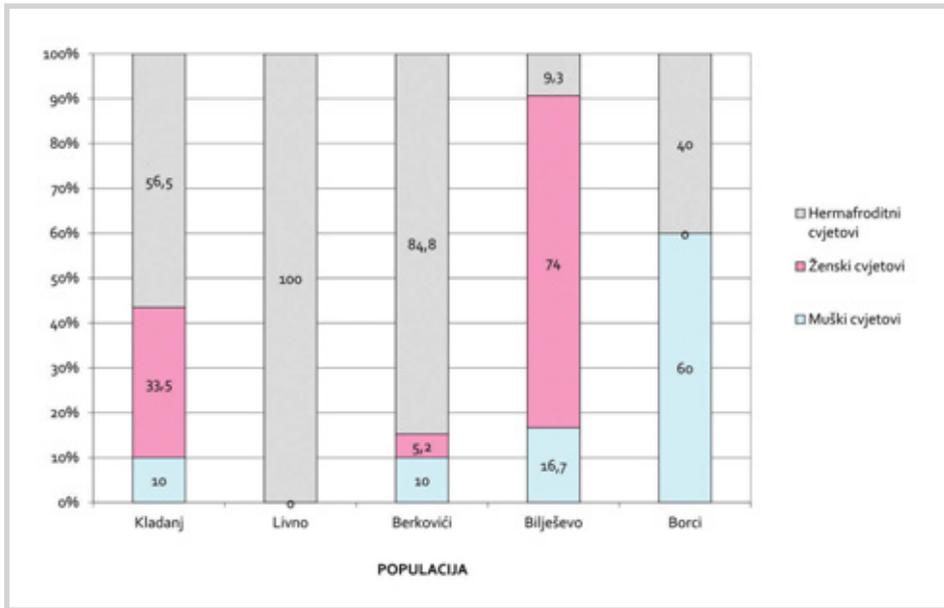
Na stablima jasena su registrirane tri različita tipa cvijeta (ženski, muški i hermafroditni) kao i njihove različite kombinacije.

Tablica 1. Geografsko porijeklo, vrste i broj jedinki u istraženim populacijama

R.b.	Takson	Populacija	Broj jedinki	N.v. (m)	Koordinate
1.	<i>F. excelsior</i>	Kladanj	50	700-750	44°14' N, 18°40' E
2.	<i>F. excelsior</i>	Livno	10	690-740	43°50' N, 16°55' E
3.	<i>F. excelsior</i>	Berkovići	8	700-800	43°28' N, 17°19' E
4.	<i>F. excelsior</i>	Bilješevo	6	475-525	44°08' N, 17°19' E
5.	<i>F. excelsior</i>	Borci	5	600-660	43°41' N, 17°19' E
6.	<i>F. ornus</i>	Široki Brijeg	10	800-890	43°22' N, 17°34' E
7.	<i>F. ornus</i>	Bosansko Grahovo	13	150-200	45°08' N, 15°50' E
8.	<i>F. ornus</i>	Boračko jezero	9	620-680	43°43' N, 17°54' E
9.	<i>F. ornus</i>	Rakitno	17	800-870	43°05' N, 18°06' E
10.	<i>F. ornus</i>	Tešanj	14	200-250	44°37' N, 17°58' E
11.	<i>F. ornus</i>	Livno	13	690-740	43°50' N, 16°55' E
12.	<i>F. angustifolia</i>	Boračko jezero	20	620-680	43°43' N, 17°54' E
13.	<i>F. angustifolia</i>	Berkovići	5	700-800	43°28' N, 17°19' E
14.	<i>F. angustifolia</i>	Puzići	9	300-350	44°33' N, 18°05' E
15.	<i>F. pennsylvanica</i>	Dobrinja	70	520-530	43°49' N, 18°20' E

7.1.1. Bijeli jasen

U analiziranim populacijama bijelog jasena je uočeno prisustvo tri tipa cvjetova (ženski, muški i hermafroditni) osim u populacijama Borci (muški i hermafroditni) i Livno (samo hermafroditni) (Slika 51). Najviši procenat muških cvjetova je registriran u populaciji Borci (60%). Populacija Bilješevo sadrži 16,7% muških cvjetova, a Kladanj i Berkovići 10%.



Slika 51. Procentualna zastupljenost muških, ženskih i hermafroditnih cvjetova bijelog jasena u istraženim populacijama u Bosni i Hercegovini

Populacija Borci se statistički razlikuje po brojnosti muških cvjetova, dok između drugih populacija nisu registrirane razlike (Tablica 2).

Daleko najviši procenat ženskih cvjetova je zabilježen u populaciji Bilješevo (74%). Populacija Kladanj sadrži 33,5% ženskih cvjetova, a populacija Berkovići 5,2% (Slika 51). Populacije Kladanj i Bilješevo se statistički razlikuju od ostalih populacija, dok to nije slučaj za populacije Livno, Borci i Berkovići (Tablica 3).

Hermafroditni cvjetovi su zabilježeni u svim uzorkovanim populacijama (Slika 51). Populacija Livno je sadržavala isključivo hermafroditne cvjetove, Berkovići 84,8%, Kladanj 56,5%, Borci 40% te Bilješevo 9,3%. Na osnovu Duncan testa su formirane tri grupe gdje populacija Bilješevo sadrži dvije podgrupe od kojih se jedna grupira sa populacijama Borci i Kladanj, dok populacije Berkovići i Livno formiraju zasebnu treću grupu (Tablica 4).

Tablica 2. Osnovni statistički deskriptivni parametri i pripadnost grupi prema Duncan testu za muške cvjetove bijelog jasena na osnovu broja cvjetova unutar jedne cvati

Populacija	N	Aritmetička sredina	Max	SD	Duncan grupa
Kladanj	50	5,0	50	15,1	A
Livno	10	0,0	0	0,0	A
Berkovići	8	5,0	40	14,1	A
Bilješevo	6	8,3	50	20,4	A
Borci	5	30,0	50	27,4	B

N - broj jedinki, Max - maksimalan broj cvjetova u cvati, SD - standardna devijacija;

Tablica 3. Osnovni statistički deskriptivni parametri i pripadnost grupi prema Duncan testu za ženske cvjetove bijelog jasena na osnovu broja cvjetova unutar jedne cvati

Populacija	N	Aritmetička sredina	Max	SD	Duncan grupa
Livno	10	0,0	0	0,0	A
Borci	5	0,0	0	0,0	A
Berkovići	8	2,6	10	3,9	A
Kladanj	50	16,7	50	16,6	B
Bilješevo	6	37,0	50	18,5	C

N - broj jedinki, Max - maksimalan broj cvjetova u cvati, SD - standardna devijacija;

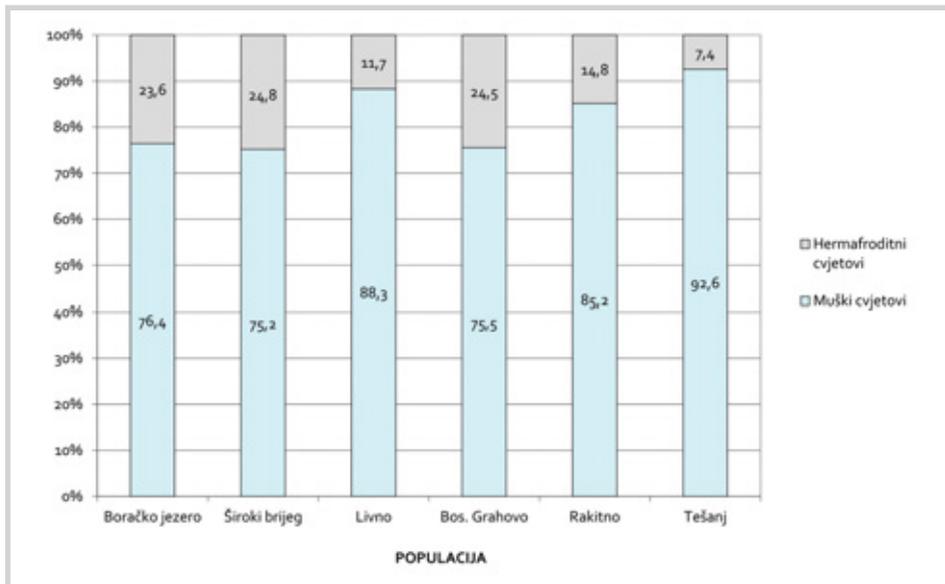
Tablica 4. Osnovni statistički deskriptivni parametri i pripadnost grupi prema Duncan testu za hermafroditne cvjetove bijelog jasena na osnovu broja cvjetova unutar jedne cvati

Populacija	N	Aritmetička sredina	Max	SD	Duncan grupa
Bilješevo	6	4,67	9	4,18	A,B
Borci	5	20,00	50	27,39	B
Kladanj	50	28,26	50	18,26	B
Berkovići	8	42,38	50	17,32	C
Livno	10	50,00	50	0,00	C

N - broj jedinki, Max - maksimalan broj cvjetova u cvati, SD - standardna devijacija;

7.1.2. Crni jasen

Očekivano, u analiziranim populacijama crnog jasena smo registrirali prisustvo hermafroditnih i muških cvjetova (Slika 52).



Slika 52. Procentualna zastupljenost muških i hermafroditnih cvjetova crnog jasena u istraženim populacijama u Bosni i Hercegovini

Premda je Duncan test odvojio sve populacije kao zasebne grupe (Tablice 5 i 6), populacije su imale relativno ujednačeno procentualno učešće prema tipu cvijeta, a u svim populacijama su preovladavali muški cvijetovi (od 75,2 do 92,6%).

Tablica 5. Osnovni statistički deskriptivni parametri i pripadnost grupi prema Duncan testu za muške cvjetove crnog jasena na osnovu broja cvjetova unutar jedne cvati

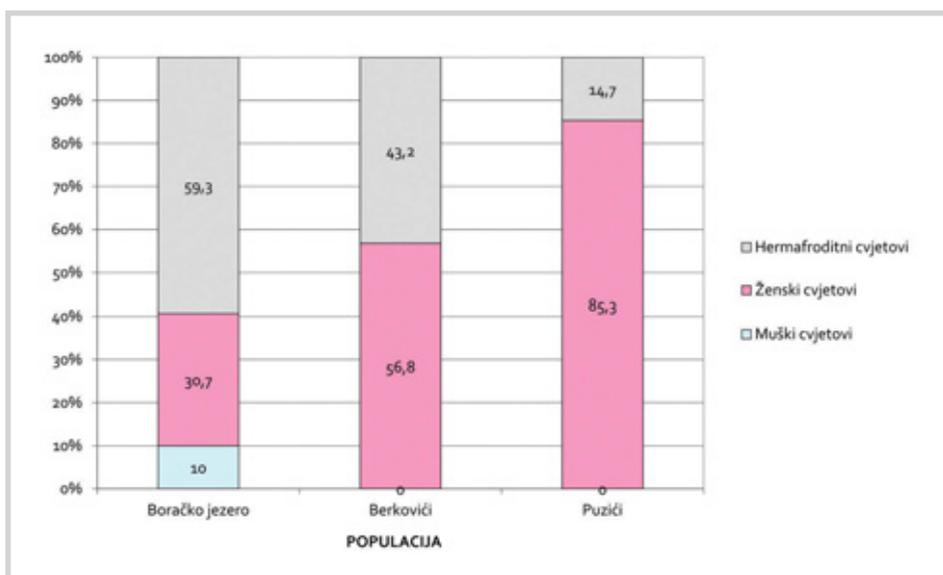
Populacija	N	Aritmetička sredina	Max	SD	Duncan grupa
Široki Brijeg	10	37,60	50	18,38	A
Bos. Grahovo	13	37,77	50	7,87	B
Boračko jezero	9	38,22	50	15,43	C
Rakitno	17	42,59	50	12,45	D
Livno	13	44,15	50	5,87	E
Tešanj	14	46,29	50	4,79	F

Tablica 6. Osnovni statistički deskriptivni parametri i pripadnost grupi prema Duncan testu za hermafroditne cvjetove crnog jasena na osnovu broja cvjetova unutar jedne cvati

Populacija	N	Aritmetička sredina	Max	SD	Duncan grupa
Tešanj	14	3,71	11	4,79	A
Livno	13	5,85	15	5,87	B
Rakitno	17	7,41	50	12,45	C
Boračko j.	9	11,78	50	15,43	D
Bos.Grahovo	13	12,23	24	7,87	E
Široki Brijeg	10	12,40	50	18,38	F

N - broj jedinki, Max - maksimalan broj cvjetova u cvati, SD - standardna devijacija;

7.1.3. Poljski jasen



Slika 53. Procentualna zastupljenost muških, ženskih i hermafroditnih cvjetova poljskog jasena u istraženim populacijama u Bosni i Hercegovini

Za razliku od bijelog jasena, analizom cvjetova poljskog jasena tri bosanskohercegovačke populacije je uočeno vrlo oskudno prisustvo muških cvjetova (Slika 53). Muški cvjetovi su uočeni samo u populaciji Boračko jezero sa učešćem od 10%, dok se u toj populaciji 30,7% odnosilo na ženske cvjetove, a 59,3% na herma-

froditne. U populacijama Berkovići i Puzići su registrirani samo ženski (Berkovići 56,8%, Puzići 85,3%) i hermafroditni cvjetovi.

Na osnovu Duncan testa su uočene dvije grupe prema brojnosti i prisustvu ženskih cvjetova. Populacije Boračko jezero i Puzići su odvojene u zasebne grupe, unutar kojih je svrstan i određen broj jedinki iz populacije Berkovići (Tablica 7).

Tablica 7. Osnovni statistički deskriptivni parametri i pripadnost grupi prema Duncan testu za ženske cvjetove poljskog jasena na osnovu broja cvjetova unutar jedne cvati

Populacija	N	Aritmetička sredina	Max	SD	Duncan grupa
Boračko jezero	20	15,35	50	16,45	A
Berkovići	5	28,40	40	16,56	A, B
Puzići	9	42,67	50	10,36	B

N - broj jedinki, Max - maksimalan broj cvjetova u cvati; SD - standardna devijacija;

Tablica 8. Osnovni statistički deskriptivni parametri i pripadnost grupi prema Duncan testu za hermafroditne cvjetove poljskog jasena na osnovu broja cvjetova unutar jedne cvati

Populacija	N	Aritmetička sredina	Max	SD	Duncan grupa
Puzići	9	7,33	30	10,36	A
Berkovići	5	21,60	50	16,56	A, B
Boračko jezero	20	29,65	50	18,60	B

N - broj jedinki, Max - maksimalan broj cvjetova u cvati; SD - standardna devijacija;

7.1.4. Pensilvanski jasen

S obzirom na potencijalnu introgresiju pensilvanskog jasena u prirodne populacije jasena u Bosni i Hercegovini, u svrhu poređenja u istraživanje je uključena i ova vrsta sa lokaliteta Dobrinja u Sarajevu (Tablica 9). Kod pensilvanskog jasena su zabilježene ženske i muške jedinke, a najbrojniji su ženski cvjetovi (75,7%).

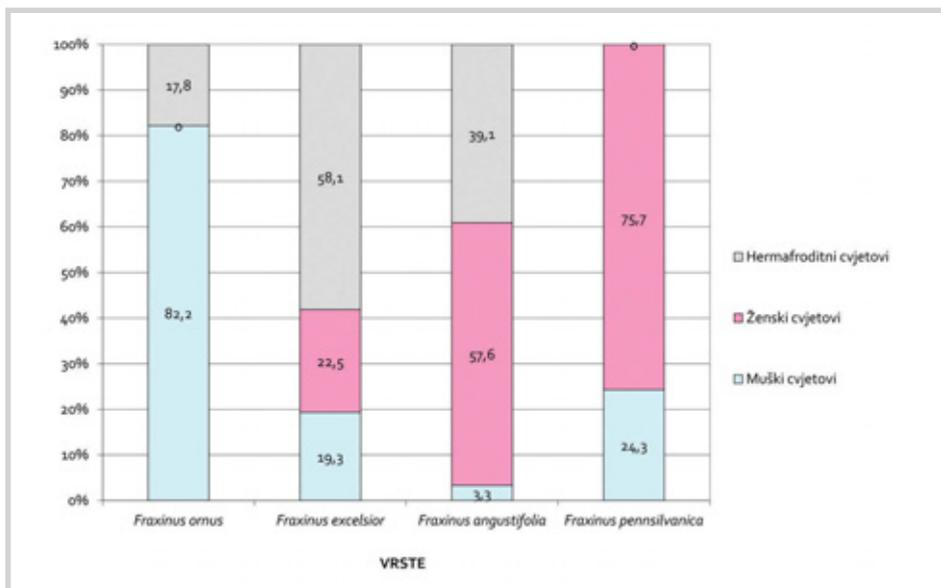
Tablica 9. Osnovni statistički deskriptivni parametri za muške i ženske cvjetove pensilvanskog jasena na osnovu broja cvjetova unutar jedne cvati

Lokalitet	Tip cvijeta	N	Aritmetička sredina	Max	SD
Dobrinja	Muški	70	12,14	50	21,95
	Ženski	70	37,86	50	21,60

N - broj jedinki, Max - maksimalan broj cvjetova u cvati; SD - standardna devijacija;

7.1.5. Razlike između istraživanih vrsta jasena

Zbirno za sve uzorkovane populacije je utvrđeno da su kod crnog jasena prisutni samo muški (82,2%) i hermafroditni cvjetovi (17,8%), kod pensilvanskog muški (24,3%) i ženski cvjetovi (75,7%), dok je kod bijelog i poljskog jasena utvrđeno prisustvo sva tri tipa cvijeta (Slika 54). Kod bijelog jasena je zabilježeno 19,3% muških, 22,5% ženskih i 58,1% hermafroditnih cvjetova, a kod poljskog jasena 3,3% muških, 57,6% ženskih i 39,1% hermafroditnih cvjetova.



Slika 54. Procentualna zastupljenost muških, ženskih i hermafroditnih cvjetova kod uzorkovanih vrsta jasena u Bosni i Hercegovini

Udio muških cvjetova je najveći kod crnog jasena, slijedi pensilvanski, bijeli pa poljski jasen (Slika 54). Udio ženskih cvjetova je najveći kod pensilvanskog jasena, slijedi poljski pa bijeli, dok kod crnog jasena nisu utvrđeni ženski cvjetovi. Udio hermafroditnih jedinki je najveći kod bijelog jasena, slijedi poljski pa crni jasen, dok kod pensilvanskog jasena nije utvrđen ovaj tip cvijeta. Duncan test je, prema tipu i brojnosti cvjetova, sve vrste grupirao zasebno.

Tablica 10. Osnovni statistički deskriptivni parametri i pripadnost grupi prema Duncan testu na osnovu muških cvjetova uzorkovanih vrsta jasena, na osnovu broja cvjetova unutar jedne cvati

Vrsta	N	Aritmetička sredina	Max	SD	Duncan grupa
<i>F. excelsior</i>	79	6,20	50	16,43	A
<i>F. ornus</i>	76	41,54	50	11,40	B
<i>F. angustifolia</i>	70	12,14	50	21,60	C
<i>F. pennsylvanica</i>	34	2,94	50	11,94	D

N - broj jedinki, Max - maksimalan broj cvjetova u cvati; SD - standardna devijacija;

Tablica 11. Osnovni statistički deskriptivni parametri i pripadnost grupi prema Duncan testu na osnovu ženskih cvjetova uzorkovanih vrsta jasena, na osnovu broja cvjetova unutar jedne cvati

Vrsta	N	Aritmetička sredina	Max	SD	Duncan grupa
<i>F. ornus</i>	76	0,00	0	0,00	A
<i>F. excelsior</i>	79	13,67	50	17,09	B
<i>F. angustifolia</i>	34	24,50	50	18,92	C
<i>F. pennsylvanica</i>	70	37,35	50	21,86	D

N - broj jedinki, Max - maksimalan broj cvjetova u cvati; SD - standardna devijacija;

Tablica 12. Osnovni statistički deskriptivni parametri i pripadnost grupi prema Duncan testu na osnovu hermafroditnih cvjetova uzorkovanih vrsta jasena, na osnovu broja cvjetova unutar jedne cvati

Vrsta	N	Aritmetička sredina	Max	SD	Duncan grupa
<i>F. pennsylvanica</i>	70	0,00	0	0,00	A
<i>F. ornus</i>	76	8,46	50	11,40	B
<i>F. angustifolia</i>	34	22,56	50	18,77	C
<i>F. excelsior</i>	79	30,13	50	20,01	D

N - broj jedinki, Max - maksimalan broj cvjetova u cvati; SD - standardna devijacija;

Istraživanje spolnosti autohtonih vrsta jasena je obuhvatilo relativno šire područje njihovog prirodnog rasprostranjenja u Bosni i Hercegovini. Rezultati ovog istraživanja su u skladu sa sličnim istraživanjima drugih autora na ovom području (Tucović 1979; Vidaković i Krstinić 1985). Iz ranijih istraživanja je poznato da muške jedinke imaju bolje proizvodne mogućnosti (Vidaković 1963), što je potrebno primijeniti u poslovima na selekciji proizvodnih klonova jasena. Ženska stabla troše puno energije na plodonošenje pa širine godova mogu biti neujednačene u zavisnosti od godina plodonošenja. Larsen (1956) je utvrdio variranje spolnosti bijelog i poljskog jasena u zavisnosti od staništa, geograf-

skog područja i nadmorske visine. S timu vezi, u ovom istraživanju je primijećeno značajnije prisustvo hermafroditnih cvjetova bijelog jasena u submediteranskom i mediteranskom području. Pri šumsko-uzgojnim aktivnostima sa bijelim jasenom potrebno je voditi računa o spolnosti, te težiti uravnoteženom odnosu spolova u populaciji u cilju očuvanja njihove specifične genetičke strukture. Utvrđene razlike među istraživanim populacijama osiguravaju dobru polaznu osnovu za buduće aktivnosti oplemenjivanja i očuvanja genetičke strukture ovih vrsta. Također, potrebno je obratiti dodatnu pažnju na crni jasen, relativno zapostavljenu vrstu s obzirom na njegov potencijalni značaj u kontekstu klimatskih promjena, koji može imati značajnu ulogu pionirske vrste za pošumljavanje krša, prirodno i antropogeno degradiranih zemljišta, saniranje bujica te biti od značaja za pčelarstvo.

7.2 Molekularno-genetička istraživanja bijelog jasena

Istraživanja koja su opisana u ovom poglavlju su provedena 2004. godine (Ballian i sur. 2007; 2008a, b) kada su selekcionirana stabla bijelog jasena na području Bosne i Hercegovine (Posušje, Bosansko Grahovo, Bugojno, Bosanska Krupa, Lopare-Brčko, Kladanj, Sarajevo, Bosanska Gradiška, Srebrenica i Rudo).

Tablica 13. Osnovni meteorološki pokazatelji o populacijama prema Stefanović i sur. (1983)

Populacija	Meteorološka postaja	Nadmorska visina (m)	Prosječna godišnja temp. (°C)	Prosječna temp. u vegetacijskom periodu V-IX (°C)	Broj dana sa temp. >10°C	Godišnja suma padalina (mm)	Godišnje padaline u periodu V-IX (mm)
Rakitno	Rakitno	915	9,4	14,8	173	1983	624
Crni lug	Bosansko Grahovo	861	8,2	13,9	166	1356	558
Zlavast	Bugojno	562	8,8	14,8	174	826	383
Jasenica	Bosanska Krupa	176	10,3	16,2	198	1304	666
Brezik	Brčko	96	11,2	17,9	211	781	429
Stupari	Kladanj	560	8,9	15,1	183	1028	602
Mrkovići	Sarajevo	630	9,7	15,5	186	946	450
Podgradci	Bosanska Gradiška	95	10,6	17,2	185	831	457
Srebrenica	Srebrenica	400	9,5	15,9	192	1027	579
Sutjeska	Čajniče	816	8,1	14,6	166	1147	579

Odabrane su populacije relativno jednake veličine i kontrastnih ekoloških uvjeta (Tablica 13) uz, po mogućnosti, pripadnost različitim fitocenzama i geološkim podlogama. Odabir uzorka za molekularno-genetičku analizu je podrazumijevao manji, ali jednak broj uzoraka po populaciji (populaciju predstavljaju 24 stabla). Uzorci su sakupljeni sa stabala međusobno udaljenih najmanje 100 m. Za izolaciju DNK su korišteni vršni zimski dormantni pupovi jednogodišnjih grančica.

7.2.1 Metoda izolacije ukupne DNA

Ukupna genomska DNK je izolirana iz očišćenih pupova težine oko 50 mg korištenjem QIAGEN DNAeasy Plant Mini Kit (Hilden, Germany). Uspješnost izolacije DNK je provjerena agaroznom gel elektroforezom.

7.2.2 Lančana reakcija polimerazom (PCR)

Amplifikacija šest mikrosatelitnih lokusa (Tablica 14) je urađena korištenjem sljedećeg programa: 4 min na 95°C praćene sa 35 ciklusa od 30 sec na 94°C, 35 ciklusa od 45 sec na 52(56)°C, 35 ciklusa od 1 min na 72°C te jednim ciklusom od 5 min na 72°C. Početnice korištene za amplifikaciju su florescentno označene bojom IRD 700 i IRD 800 na 5' kraju. Kontrola amplifikacije je provedena agaroznom gel elektroforezom.

Tablica 14. Parovi početnica iskorišteni u procesu amplifikacije

SSR marker*	Početnica	Ponovljena sekvenca
FEMSATL04	TTCATGCTTCTCCGTGTCTC	(CA) _n (AG) _m
	GCTGTTTCAGGCGTAATGTG	
FEMSATL10	TTGAGCAACATGTAATTATG	(CT) _n
	AAATATCCGGTGCTTGTGTA	
FEMSATL11	GATAGCACTATGAACACAGC	(GA) _n (TA) _m
	TTCTTGAAGTAGTAGAACTA	
FEMSATL12	TTTTTGGAACCCCTTGATTT	(GA) _n CA(GA) _m
	ATTAAGAATGCCCGTCCATC	
FEMSATL16	TTTAACAGTTAACTCCCTTC	(CA) _n CG(CA) _m
	CAACATACAGCTACTAATCA	
FEMSATL19	CTGTTCAATCAAAGATCTCA	(CA) _n CGGC(CA) _m
	TGCTCGCATATGTGCAGATA	

* Lefort i sur. (1999)

Sastav otopine za PCR amplifikaciju je dat u Tablici 15.

Tablica 15. Master-Mix za PCR analizu jednog uzorka

Tvar	Količina (μl)
H ₂ O	11,6
10x pufer	2,5
dNTP	0,4
MgCl ₂	2,0
Početnica 1	2,0
Početnica 2	2,0
Taq polimeraza	2,0
Genomska DNK	2,5
Ukupno	25

7.2.3 Elektroforeza na poliakrilamidnom gelu

Nakon PCR reakcije je urađena digestija pri čemu se pripravak 3-5 min grijao na termobloku na 95°C. Nakon toga je brzo postavljen na poliakrilamidni gel da ne bi došlo do njihove ponovne hibridizacije. Poliakrilamidni gel je pripremljen na temelju gotovih preparata (Repro Gel Amersham Pharmacia Biotech) koji se neposredno prije postavljanja izmiješa i utisne u odgovarajući šablon. Rad bializatora je trajao 65-70 minuta.

7.2.4 Očitavanje i obrada podataka

Bioanalizator je povezan sa programom podešenim za mjerenje DNK fragmenata što rezultira fluorogramom sa očitanim vrijednostima. Nakon toga se radi provjera i korekcija očitanih veličina fragmenata, unos u Excel tablicu te statistička analiza za koju su korišteni sljedeći programi: Genepop 3.4 (Raymond i Rousset 1995), Fstat 2.9.3. (Goudet 1995), Gendist 3.6 (Felsenstein 1986) i Neighbor 3.6 (Felsenstein 2004).

7.2.5 Genetička karakterizacija bijelog jasena u Bosni i Hercegovini

Istraživanje unutarpopulacijske genetičke strukture bijelog jasena u Bosni i Hercegovini izvršeno uporabom šest mikrosatelitnih lokusa je pokazalo prisustvo polimorfizma u svim istraživanim

populacijama uz prisustvo većeg broja alela na svakom od istraživanih lokusa (Tablica 16).

Tablica 16. Alelni diverzitet mikrosatelitnih lokusa bijelog jasena na području Bosne i Hercegovine

Lokus	Ponovljene sekvence	Broj alela	Molekularna težina (bp)
FEMSATL 04	(CA)n(AG)m	20	155-197
FEMSATL 10	(CT)n	55	149-335
FEMSATL 11	(GA)n(TA)m	24	179-228
FENSALT 12	(GA)nCA(GA)m	28	177-259
FEMSATL 16	(CA)nCG(CA)m	12	182-214
FEMSATL 19	(CA)nCGGC(CA)m	26	142-210

Prema Lefort i sur. (1999), potvrdu tako visokog polimorfizma u populacijama predstavlja i prosječan broj alela po lokusu koji iznosi 10,2 (Tablica 17). Prosječni broj alela u populacijama se kretao od 8,3 koliko je registrirano u populaciji Srebrenica do 12,0 u populaciji Sutjeska. Također, uočena je prilično niska heterozigotnost, od 0,433 kod populacije Podgradci do 0,639 u populaciji Mrkovići (Tablica 17), a prosječna je iznosila 0,542.

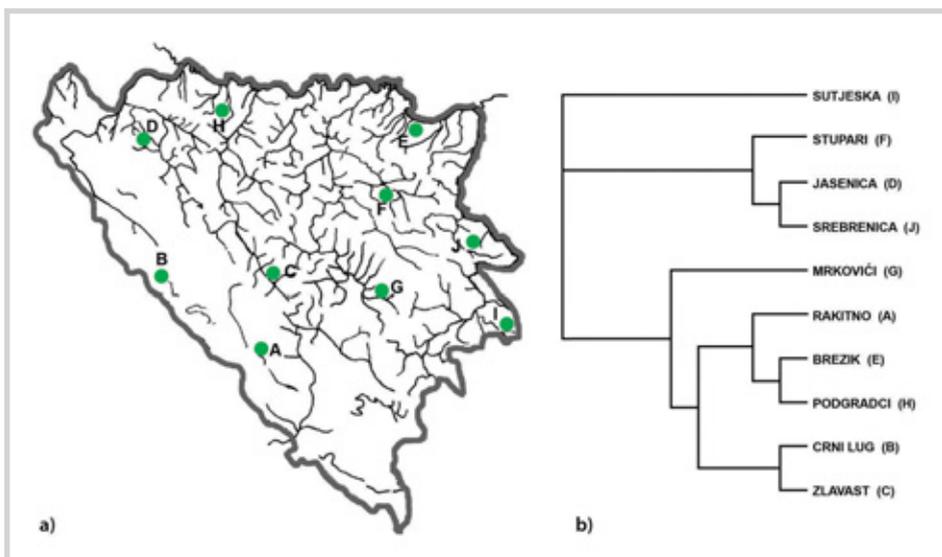
Tablica 17. Genetička varijabilnost unutar populacija na osnovu šest mikrosatelitnih lokusa (N - srednji broj alela po lokusu, H_o – prosječni udio heterozigota, H_e – prosječni genetički diverzitet, F_{IS} – prosječni koeficijent inbridinga)

Populacija	N	H_o	H_e	F_{IS}
Rakitno	7,5	0,528	0,788	0,317
Crni lug	11,3	0,513	0,789	0,350
Zlavast	11,2	0,459	0,774	0,407
Jasenica	10,7	0,635	0,801	0,208
Brezik	10,8	0,541	0,822	0,342
Stupari	9,3	0,567	0,781	0,275
Mrkovići	10,7	0,639	0,761	0,159
Podgradci	10,2	0,433	0,778	0,444
Srebrenica	8,3	0,473	0,774	0,389
Sutjeska	12,0	0,637	0,830	0,233
Arit. sredina	10,2	0,542	0,789	0,312

Tablica 18. F–statistika šest analiziranih mikrosatelitnih lokusa bijelog jasena (FIT – koeficijent inbridinga; FIS – diferencijacija unutar populacija; FST – diferencijacija između populacija)

Lokus	F_{IT}	F_{IS}	F_{ST}
FEMSATL 04	0,401	0,393	0,013
FEMSATL 10	0,401	0,371	0,047
FEMSATL 11	0,335	0,328	0,010
FEMSATL 12	0,441	0,426	0,025
FEMSATL 16	0,184	0,156	0,033
FEMSATL 19	0,176	0,167	0,011
Multilokusna procjena	0,336	0,320	0,023

Korelacijom mikrosatelitnih podataka i osnovnih parametara klime iz Tablice 13, obični jasen je podijeljen u dvije grupe. Prva grupa je Panonska sa dvije populacije koje svakako svojom pozicijom pripadaju panonskom bazenu (Podgradci i Brezik), a druga je Mezijska sa tri populacije istočne Bosne (Sutjeska, Srebrenica i Stupari). Ostalih pet istraživanih populacija ne pokazuju pripadnost grupama te predstavljaju samostalne genetičke jedinice. Korelacija sa tipom tla nije prisutna.



Slika 55. Geografsko porijeklo deset uzorkovanih populacija bijelog jasena iz Bosne i Hercegovine (a) i dendrogram genetičkih odstojanja dobiven UPGMA metodom (b)

Dendrogram konstruiran na temelju genetičkih odstojanja između istraživanih populacija je grupirao populacije neovisno o geografskom položaju te rezultirao sa tri klastera (Slika 55b). Jedan klaster sadrži samo populaciju Sutjeska, drugi sadrži tri populacije, Stupari, Jasenica i Srebrenica - dvije iz istočne i jedna iz zapadne Bosne, dok treći klaster sadrži šest preostalih populacija. Interesantno je da prva dva klastera sadrže populacije iz istočne Bosne koje su korelirale i sa klimatskim parametrima.

Područje Dinarida je orografski, klimatski i edafski vrlo heterogeno što izravno utječe na diferencijaciju različitih ekotipova. Smatra se da vrste šumskog drveća s područja Dinarida karakterizira velika intraspecijska varijabilnost u odnosu na sjevernije populacije (Heuertz i sur. 2001). Populacije bijelog jasena iz Bosne i Hercegovine je interesantno usporediti sa onim iz Bugarske (Heuertz i sur. 2001). Za balkansko područje je značajno da je njegov krajnji jug tijekom glacijacije predstavljao jedno od pribježišta (Huntley i Birks 1983) što upućuje na prisustvo visoke stope genetičke varijabilnosti. Bijeli jasen na području Bosne i Hercegovine ima dva haplotipa a prema Heuertz i sur. (2004b) je ovo granično područje dva haplotipska genpoola. Navedeno je u direktnoj vezi sa pojavom visokog polimorfizma u istraživanim populacijama.

Između analiziranih populacija bijelog jasena sa područja Bosne i Hercegovine postoje genetičke razlike (Slika 55). Ipak, ovim istraživanjem nismo potvrdili rezultate Heuertz i sur. (2001) koji ukazuju na relativno visoku genetičku varijabilnost bijelog jasena i nizak koeficijent inbridinga za područje Bugarske. Naše istraživanje pokazuje visoke pozitivne vrijednosti inbridinga, kao i kod Morand i sur. (2002) u istraživanju populacija bijelog jasena na području sjeverne Francuske. U istraživanju smo dobili jako nisku vrijednost diferencijacije između populacija ($F_{ST} = 0,023$), što je niža vrijednost od one dobivene u istraživanju Heuertz i sur. (2001) u Bugarskoj ($F_{ST} = 0,087$).

Mogući uzroci različitosti, osim prirodne selekcije i antropogenog djelovanja, su i razvojni čimbenici ili specifični procesi prilagođavanja na određene ekološke uvjete. Dobivene razlike između populacija upućuju na to da adaptacijski procesi u svakoj

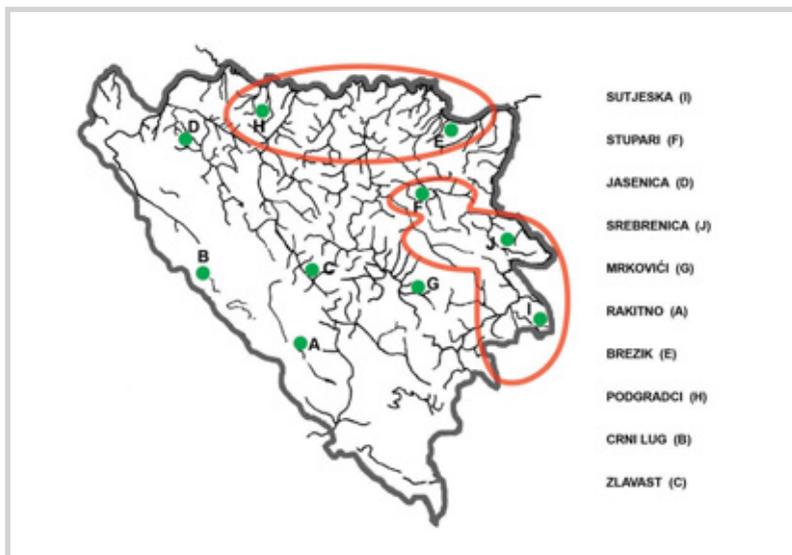
od istraživanih populacija mogu imati značajnu ulogu. Može se zaključiti da postoje razlike među populacijama bijelog jasena u Bosni i Hercegovini, a genetičku diferencijaciju je uzrokovao drugačiji proces postglacijalne migracije, vjerojatno prilagodljivost određenih genotipova na neka staništa gdje djeluju specifični selekcijski procesi, te vjerojatno i antropogeni utjecaj u proteklom periodu od 2000 godina. Ipak, jaki selekcijski pritisci na bijeli jasen mogu usmjeriti populacije u pravcu suprotnom od optimalnog. Bijeli jasen je u ovom istraživanju provedenom na uzorku od deset prirodnih populacija u Bosni i Hercegovini pokazao veliku genetičku varijabilnost. Sve populacije pokazuju prisustvo velikog broj homozigota, a to možemo povezati sa pojavom i visoke stope inbridinga, mnogo više nego što se očekuje kod stranooplodnih vrsta. Distribucija genetičke varijabilnosti je samo djelomično povezana sa udaljenosti između istraživanih populacija. Ukupna genetička diferencijacija je prilično niska i sukladna je sličnim istraživanjima u Europi, i vrlo vjerojatno je povezana sa slabim barijerama u protoku gena između populacija. Također, tlo nije pokazalo presudan utjecaj na genetičku varijabilnost i grupiranje populacija, za razliku od klimatskih čimbenika.

7.2.6 Genetička diferencijacija između populacija bijelog jasena i mogućnosti uporabe sjemena u Bosni i Hercegovini

Na temelju procjene o genetičkim razlikama između populacija obuhvaćenih istraživanjem, može se doći do zaključaka da su razlike posljedica mehanizma adaptivne selekcije u posebnim uvjetima okoliša (klima, tlo) ili da su genetički uvjetovane. Razlike na genetičkoj razini obično se odnose na mogući gubitak alela tijekom postglacijalne migracije i sl. Procjena genetičke diferencijacije se vrši pomoću kalkulacije sveukupne genetičke varijabilnosti (H_r) u skupu jedinki u svim istraživanim populacijama. H_r se može procijeniti i kao srednja heterozigotnost koja se računa iz srednje alelne učestalosti među istraživanim populacijama ($H_r = 1 - (p^2 + q^2)$), u slučaju jednog lokusa sa samo dva alela). Totalna varijabilnost biva zatim rastavljena na svoje komponente unutar pojedinih populacija (H_s jednaka je sredini svih heterozigotnosti koje su izračunate za svaku populaciju ponaosob) i među različitim populacijama (D_{sr} se dobiva na temelju dife-

rencijacije između *Hs* i *Hr*). Tu je i stupanj genetičke diferencijacije (*Gsr*) koji predstavlja procent ukupne varijabilnosti između populacija. *Gsr* poprima vrijednosti do 0,20-0,25, dok već iznad 0,05 može da se registrira znatnija genetička varijabilnost. Na osnovu pokazanih parametara i njihovih osnovnih podataka moguće je izračunati genetička odstojanja između populacija i prema tome definirati genetički homogena područja unutar kojih populacije pokazuju značajne genetičke razlike (Nei 1978). Takva područja mogu predstavljati temelj za pravilno planiranje sjemenske i rasadničke proizvodnosti. Tako se unutar tih područja može koristiti sjemenski i sadni materijalom, a da se izbjegne rizik genetičkog zagađenja lokalnih populacija. U tom slučaju posebnu pozornost treba obratiti na korištenje reprodukcijskog materijala koji dolazi iz drugih područja.

Istraživanje unutarpopulacijske genetičke strukture bijelog jasena u Bosni i Hercegovini uporabom šest mikrosatelitnih lokusa je ukazalo na prisustvo velikog polimorfizma u svim istraživanim populacijama, uz prisustvo većeg broja alela u svakom od istraživanih lokusa (prethodno poglavlje). Potvrdu tako visokog polimorfizma u populacijama predstavlja i prosječan broj alela



Slika 56. Diferencijacija bijelog jasena u dvije grupe, Panonsku i Mezijsku

po lokusu koji iznosi 10,2, a koji su definirani prema Lefort i sur. (1999), a prosječni broj alela u populacijama se kretao od 8,3 koliko je registrirano u populaciji Srebrenica do 12,2 u populaciji Sutjeska. Za deset istraživanih populacija je dobivena prilično niska heterozigotnost od 0,433 kod populacije Podgradci do 0,639 u populaciji Mrkovići, a prosječna je iznosila 0,542, dok su kod očekivane heterozigotnosti bile prilično veće vrijednosti. Ukupni genetički diverzitet dobiven između deset istraživanih populacija Bosne i Hercegovine je prilično visok, ali diferencijacija između populacija je prilično slaba i iznosi 2,3 %.

Korelacijom mikrosatelitnih podataka i osnovnih parametara klime iz Tablice 13, obični jasen je podijeljen u dvije grupe. Prva grupa je Panonska sa dvije populacije koje svakako svojom pozicijom pripadaju panonskom bazenu (Podgradci i Brezik), a druga je Mezijska sa tri populacije istočne Bosne (Sutjeska, Srebrenica i Stupari). Ostalih pet istraživanih populacija nisu pokazale pripadnost grupama te predstavljaju samostalne genetičke jedinice. Korelacija sa tipom tla nije prisutna.

Ovo pokazuje da između tih populacija postoji moguće aktivno kretanje genetičkog materijala u različitim pravcima. Tako se unutar područja koja pripada Panonskom bazenu, kao i unutar Mezijskog, može koristiti sjemenski i sadni materijal bez rizika od genetičkog zagađenja lokalnih populacija. Za ostale populacije kod kojih nije primijećeno grupiranje, preporučuje se uporaba sjemena iz lokalnih populacija.

Na osnovu izloženog se može zaključiti da u većini područja Bosne i Hercegovine u procesima umjetne obnove treba koristiti lokalne genetičke resurse, odnosno lokalni reprodukcijiski materijal.

Sve promjene koje nastaju čovjekovim djelovanjem u šumama i šumskim zajednicama odražavaju se i na ovu vrijednu vrstu. Tako je, zbog vrijednosti drveta, ova vrsta prilično prorijeđena u šumama. Zbog takvog stanja počela je da raste potreba za zaštitom genofonda ove vrste, a jedina mogućnost njene zaštite u izmijenjenoj gospodarsko-ekološkoj situaciji nalazi se u primjeni suvremenih metoda molekularno-genetičke identifikacije populacija te formiranju *in situ* i *ex situ* arhiva u svrhu osiguranja genetički kvalitetnog reprodukcijiskog materijala.



Slika 57. Sjemenska stabla bijelog jasena na Konjuhu (foto: Dalibor Ballian)



Slika 58. Sjemenska stabla bijelog jasena na lokalitetu Gostilja (foto: Dalibor Ballian)

7.2.7 Značaj poznavanja koeficijenta inbridinga ili Wrightovog fiksacijskog indeksa za gospodarenje bijelim jasenom u Bosni i Hercegovini

Gospodarenje ovom vrstom, posebno u procesu obnove, je često vrlo otežano. Osnovni razlog je u tome što jasen ima vrlo kompleksan sustav spolnosti, te u prirodi možemo naći dvodome ženske i muške jединke, kao i hermafroditne. Poznavanje spolnosti bijelog jasena je izrazito važno u gospodarenju ovom vrstom (Ballian i sur. 2009). Ove biološke karakteristike bijelog jasena uvjetuju unutarpopulacijski pogubno djelovanje inbridinga, jer vrlo često samo manji broj individua daje potomstvo, ili imamo situaciju da više jedinki plodonosi, a samo jedna muška jedinka vrši oplodnju. U mnogim istraživanjima bijelog jasena je zabilježena pojava visokih vrijednosti inbridinga. Interesantno je da zbog toga ipak nije prekinut tok gena između populacija, ali on ne može značajno utjecati na stanje visokog inbridinga.

Osnovni cilj ovog rada je da na primjeru bijelog jasena, kao plemenite listače, prikaže mogućnost uporabe koeficijenta inbridinga ili fiksacijskog indeksa kao parametra koji može da definiira buduće uzgojno-gospodarske aktivnosti na obnovi prirodnih sastojina. Šumsko drveće, kao što je bijeli jasen, u svojim populacijama ima stalno prisustvo genetičkog drifta, te tako i inbridinga. To je posebno slučaj kod vrsta koji se javljaju u malim izoliranim sastojinama. Posebno je značajno da je često prisutan kod pionirskih vrsta šumskog drveća kao što je bijeli jasen, te kod vrsta sa specifičnom reprodukcijom. S obzirom da inbriding svoje najjače efekte ima u malim ili izoliranim populacijama, dovoljno je da se iz reprodukcijanskog ciklusa isključi samo jedna ili nekoliko jedinki i da se pojave tako velike i nesagledive posljedice u genetičkoj strukturi te populacije (Hadžiselimović 2005). Također, i velike populacije mogu biti izložene tim procesima, a koji dovode do križanja individua iz samo uskog kruga, zbog mogućih razlika u reproduktivnom sustavu kao i fenologiji cvjetanja (kasni i rani fenotipovi). Izravna posljedica toga je pojava inbridinga uzrokovanog križanjem u srodstvu, odnosno samooplodnje. Inbriding je naročito štetan ako je prisutan kroz više generacija u malobrojnoj populaciji. Pojava reprodukcije u srodstvu povećava pojavlji-

vanje genetičke depresije, što se vrlo često odražava na fenotip i smanjenje heterogenosti populacije, što ostavlja trajne posljedice na potomstvo. To za posljedicu ima povećanje učestalosti praznog sjemena (šturog) te opću slabost i depresiju prirodnog podmlatka.

Poseban problem kod bijelog jasena je i pojava dormantnosti sjemena koje preleži do dvije godine prije nego počne da klija. Takvo sjeme je izloženo mnogim štetnim djelovanjima, što se može odraziti na stanje populacije.

Inbriding u populacijama se predstavlja tzv. fiksacijskim indeksom ili Wrightovim koeficijentom inbridinga koji predstavlja odnos između teorijske i dobivene (stvarne) heterozigotnosti prema jednadžbi:

$$F_{is} = (H_e - H_o) / H_e$$

F_{is} – fiksacijski indeks

H_e – teorijska (očekivana) heterozigotnost

H_o – dobivena (stvarna) heterozigotnost

Negativne vrijednosti za neku populaciju ukazuju na prisustvo velike heterozigotnosti, odnosno odsustvo inbridinga. Vrijednosti jednake ili približne nuli ukazuju na odsustvo inbridinga. Pozitivna vrijednost fiksacijskog indeksa upućuje na postojanje inbridinga u populacijama, odnosno na povećanu homozigotnost u populaciji. Tako koeficijent inbridinga, odnosno fiksacijski indeks, označava statističku mjeru odstupanja promatrane heterozigotnosti od očekivane prema Hardy Weinbergovom zakonu (Morgenstern 1996).

Rezultati našeg istraživanja pokazuju prisustvo inbridinga u svim populacijama, osim u četiri pojedinačna slučaja gdje je dobivena manja negativna vrijednost fiksacijskog indeksa.

S obzirom na pozitivne i relativno visoke vrijednosti fiksacijskog indeksa za istraživane populacije možemo reći da ne pokazuju zadovoljavajući stupanj stabilnosti, te posebnu pažnju treba usmjeriti ka pravilnom gospodarenju u cilju stvaranja stabilnih populacija. Vrijednosti srednjih fiksacijskih indeksa se kreću od 0,160 u populaciji Mrkovići do 0,443 u populaciji Podgradci, dok ostale populacije imaju veličine u tom rasponu (Tablica 19). Najviše pozitivne vrijednosti fiksacijskog indeksa imaju dvije populacije, Podgradci i Zlavast, jedne iz gornjeg toka rijeke Vrbas

koja je u zoni jakog antropogenog djelovanja, a druge sa oboda Panonskog bazena sa, također, jakim antropogenim djelovanjem. Ako pak u neposrednoj blizini analiziramo populaciju Mrkovići koja ima najmanju pozitivnu vrijednost, a nalazi se u zoni intenzivnog antropogenog i zoogenog djelovanja, možemo zaključiti da slučajni procesi održavaju tu populaciju na relativno niskom stupnju inbridinga. Analizom uporabljenih lokusa u ovom istraživanju, od kojih svi pokazuju pozitivne veličine, uočavamo da lokus FEMSATL 12, sa veličinom od 0,441 najviše pridonosi pozitivnoj vrijednosti inbridinga, a slijede ga lokusi FEMSATL 04 i FEMSATL 10.

Tablica 19. Koeficijent inbridinga na osnovu šest analiziranih mikrosatelitnih lokusa

Lokus	Rakitno	Crni lug	Zlavast	Jasenica	Mrkovići	Podgradci	Brezik	Srebrenica	Sutjeska	Stupari	Ukupno
FEMSATL 04	0,58	0,35	0,56	0,38	0	0,24	0,55	0,50	0,51	0,14	0,39
FEMSATL 10	0,40	0,53	0,60	0,36	0,23	0,48	0,08	0,58	0,27	0,21	0,37
FEMSATL 11	0,24	0,32	0,56	0,08	0,44	0,36	0,16	0,41	0,45	0,21	0,32
FEMSATL 12	0,39	0,55	0,43	0,25	0,47	0,32	0,10	0,48	0,75	0,25	0,42
FEMSATL 16	0,24	-0,14	-0,09	0,13	0,26	0,23	0,13	0,38	0,02	0,21	0,15
FEMSATL 19	0,18	0,09	0,21	-0,06	0,28	-0,08	0,18	0,21	0,25	0,32	0,16
Ukupno za populaciju	0,31	0,35	0,40	0,20	0,34	0,27	0,15	0,44	0,38	0,23	0,31

Inbriding je svojstven za male populacije, nastale prije svega kroz proces genetičkog drifta. Poznato je da genetički drift predstavlja promjene u frekvenciji gena i karakteristikama populacije kojima je uzrok više slučajnost nego selekcija, mutacija ili migracija. Ipak, genetički drift se može pojaviti i u populacijama sa malim brojem jedinki, kada slučajnost može biti odlučujući čimbenik u selekciji alela.

S obzirom na prisustvo inbridinga, kod bijelog jasena je ograničena mogućnost primjene uobičajenih uzgojno-gospodarskih mjera u populacijama, prije svega u obimu zahvata u procesu obnove. U obnovi je potrebno koristiti veći broj stabala koja služe kao sjemenjaci kao i oprez tijekom provođenja zahvata, da već vrlo labilna struktura populacije ne bi bila narušena. U slučaju populacija u kojim su vrijednosti fiksacijskog indeksa bliske ili



Slika 59. Plus stablo bijelog jasena u okolini Rakitnog

jednake nuli, zahvat bi trebao biti nešto umjereniji od prethodnog, jer su populacije bliske uravnoteženom stanju. Ako su, pak, u pitanju populacije sa negativnim vrijednostima fiksacijskog indeksa, tada zahvat u populaciji može biti nešto slobodniji.

Prema dobivenim rezultatima istraživanja, osnovni pravac gospodarskog djelovanja bi trebao biti usmjeren na povećanje heterozigotnosti s obzirom da izravno utječe na višu toleranciju i otpornost populacija na negativna djelovanja. U procesu obnove treba uvažiti i rezultate istraživanja koje je dobio Finkeldey (1993), a došao je do saznanja da je sadni materijal obično u mnogim slučajevima opterećen nedovoljnom genetičkom informacijom, odnosno postojanjem velikog broja jedinki nastalih samooplodnjom ili inbridingom, tj. gubitkom adaptacijske sposobnosti. Osnovni razlog je ležao u sabiranju i korištenju sjemena s malog broja sjemenskih stabala, te se o tome, kako kod prirodne tako i kod umjetne obnove, mora strogo voditi računa.

Zbog toga, da bi održali približno optimalnu genetičku strukturu u našim populacijama bijelog jasena, ali i drugih vrsta plemenitih listača, kroz provođenje uzgojno-gospodarskih mjera treba voditi računa o sljedećem:

- odrediti optimalan broj biljaka u procesu prirodne obnove, da bi se u kasnijim stadijima dobio zadovoljavajući broj biljaka, koje bi reprezentirale genetičku strukturu početne populacije (Ziehe i sur., 1989);
- kod umjetne obnove strogo se pridržavati korištenja sjemena sabranoga sa što više stabala ravnomjerno raspoređenih u populaciji, kao i uporabe sjemena sabranog u različitim godinama u sastojini, kako bi se smanjilo moguće štetno djelovanje usmjerenog križanja i pojave inbridinga te bolje očuvala genetička struktura populacije, jer se može dogoditi da dio stabala u godini sabiranja ne cvijeta i ne plodonosi (Müller-Starck 1991; Konnert 1996);
- održavati što je moguće veću heterogenosti mlade populacije, te je potrebno na minimum svesti bilo kakve mjere njege i druge radove u populaciji, što znači omogućiti prirodnoj selekciji da eliminira što više neprilagođenih jedinki iz populacije (Muona i sur. 1988);

- prirodnu i umjetnu obnovu populacija bijelog jasena bi trebalo pratiti povremenim genetičko-molekularnim istraživanjima u populacijama, jer bi se na taj način genetičke razlike koje nastaju između stare i mlade populacije uz odgovarajuće uzgojno gospodarske mjere mogle svesti na minimum (Behm i Konner 1999).

7.2.8 Usporedni pokazatelji bosanskohercegovačkih i italijanskih populacija bijelog jasena

Cilj drugog provedenog istraživanja je bio da se uporabom neutralnih DNK markera (mikrosatelita), kao alata za proučavanje genetske varijabilnosti, pokaže grupisanje populacija bijelog jasena u Italiji i Bosni i Hercegovini prema genetičkoj sličnosti. Također, biološke značajke vrste, kao naprimjer kolonizatorsko ponašanje, prostorna distribucija, sustav razmnožavanja, čine bijeli jasen model vrstom od značaja za genetička populacijska istraživanja.

Istraživanje je provedeno na 41 prirodnoj populaciji jasena: 31 populacija u sjevernoj Italiji, a 10 u Bosni i Hercegovini (Tablica 21). Odabrane su autohtone populacije dovoljno velike da spriječe pojavu križanja u srodstvu.

Izolacija, amplifikacija i obrada podataka su urađeni kao za prethodno opisano istraživanje. Dodatno, analizirane su ekološke karakteristike lokaliteta sakupljanja i definirane su homogene regije.

Šest korištenih mikrosatelitskih lokusa su visoko polimorfni i u ovom uzorku i pokazali su visok broj alela (od 12 do 99 alela po lokusu, Tablica 20).

Tablica 20. Alelna raznolikost mikrosatelitskih lokusa postignuta u populacijama jasena

Lokus*	Ponavljajući dijelovi	Broj alela	Molekularna težina (bp)
FEMSATL04	(CA) _n (AG) _m	45	155-205
FEMSATL10	(CT) _n	99	143-338
FEMSATL11	(GA) _n (TA) _m	55	161-234
FEMSATL12	(GA) _n CA(GA) _m	49	147-261
FEMSATL16	(CA) _n CG(CA) _m	12	184-214
FEMSATL19	(CA) _n CGGC(CA) _m	58	142-238

* Lefort i sur. 1999

Tablica 21. Genetička varijabilnost unutar populacija na osnovu šest mikrosatelitnih lokusa (N - srednji broj alela po lokusu, H_o – prosječni udio heterozigota, H_e – prosječni genetički diverzitet, F_{IS} – prosječni koeficijent inbridinga)

Populacija	N	H_o	H_e	F_{IS}
1. Lame del Sesia	12.7	0.516	0.778	0.337
2. Partecipanza	12.2	0.588	0.761	0.227
3. Spazzacamini	14.5	0.626	0.812	0.229
4. Merlino	11.7	0.531	0.752	0.294
5. Pian delle Gorre	14.3	0.525	0.834	0.371
6. Oncino	10.8	0.568	0.813	0.301
7. Valle Divedro	11.2	0.593	0.784	0.243
8. Valle Bormida	13.5	0.580	0.752	0.229
9. Valle Tanaro	12.2	0.669	0.825	0.188
10. Archesane-Passo Spino	13.0	0.582	0.793	0.266
11. Ponteranica	9.7	0.587	0.770	0.237
12. S. Pellegrino	12.3	0.513	0.830	0.382
13. Val Masino	10.0	0.459	0.748	0.387
14. Corni di Canzo	13.3	0.584	0.841	0.305
15. Valle Sella	11.7	0.500	0.830	0.397
16. Valle dei Mocheni	12.8	0.615	0.832	0.261
17. Contrada Sorto	10.0	0.569	0.871	0.347
18. Broz	14.5	0.531	0.831	0.361
19. Sedico	11.5	0.586	0.811	0.277
20. Peaio-Vinigo	10.0	0.597	0.736	0.189
21. Schivazzi-Campe-Croce	11.8	0.508	0.798	0.363
22. Fagarè	10.5	0.640	0.837	0.235
23. Chianei	14.5	0.646	0.854	0.244
24. Ponte Vittorio	11.5	0.598	0.838	0.286
25. Preone	12.8	0.656	0.846	0.225
26. Alta Val Ceno	11.5	0.618	0.802	0.230
27. Monte Valoria	11.8	0.488	0.726	0.328
28. Valle Reno	12.7	0.577	0.740	0.220
29. S. Anna Pelago	13.7	0.594	0.759	0.217
30. Campigna	9.0	0.512	0.815	0.372
31. Abetone	13.7	0.546	0.727	0.249
32. Rakitno	7.5	0.538	0.788	0.317
33. Crni Lug	11.3	0.513	0.789	0.350
34. Zlavast	11.2	0.459	0.774	0.407
35. Jasenica	10.7	0.635	0.801	0.208
36. Brezik	10.8	0.541	0.822	0.342
37. Stupari	9.3	0.567	0.781	0.275
38. Mrkovići	10.7	0.639	0.761	0.159
39. Podgradci	10.2	0.433	0.778	0.444
40. Srebrenica	8.3	0.473	0.774	0.389
41. Sutjeska	12.0	0.637	0.830	0.233
Aritmetička sredina	11.6	0.564	0.796	0.291

Utvrđen je visok polimorfizam unutar populacije, jer je u prosjeku registrirano više od 11 alela po lokusu (Tablica 21). Genetička varijabilnost italijanskih populacija je usporediva s istraživanjem koje se odnosi na populacije iz Bugarske (Heuertz i sur. 2001). Heuertz i sur. (2004a) su otkrili razlike između genskih skupina na području Balkana i srednje Europe, kao i tri različita haplotipa. Primijećena heterozigotnost bila je znatno niža od očekivane, uzrokujući značajan pozitivni koeficijent inbridinga. To može uzrokovati prisustvo nul alela, tako da su neki heterozigoti lažno prikazani kao homozigoti. Međutim, nije moguće isključiti pojavu križanja, iako sustav oplodnje jasena treba uzeti u obzir. Međutim, vrijednosti koeficijenta križanja dobivenog u ovom istraživanju su slični onim u Francuskoj (Morand i sur. 2002).

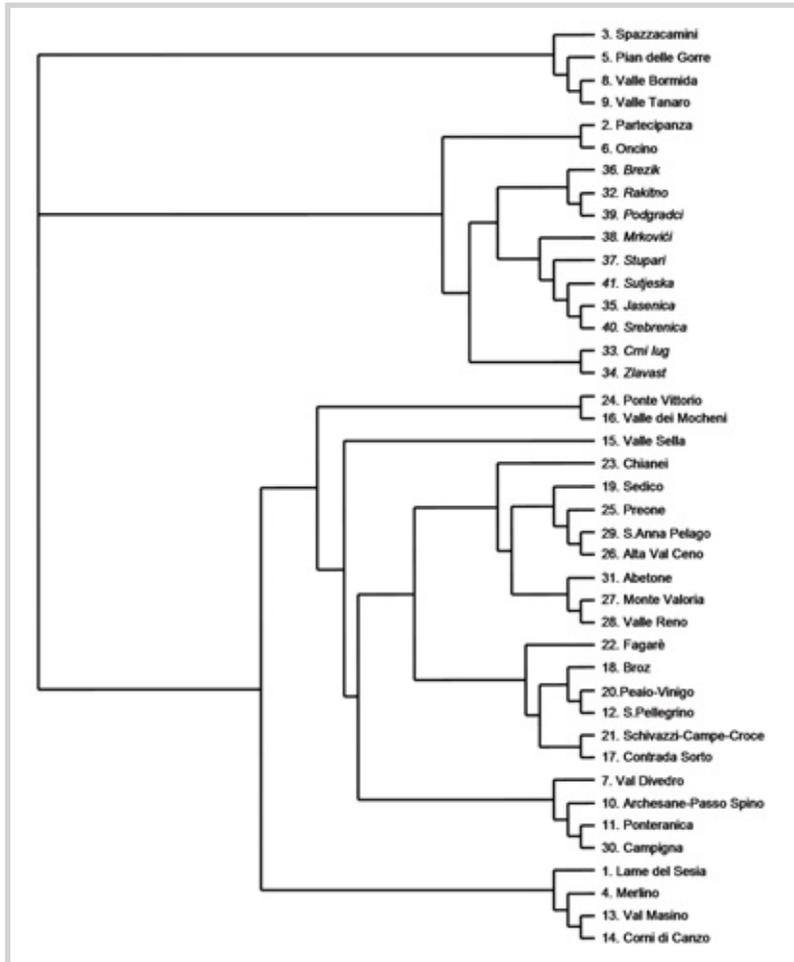
Ukupna genetička raznolikost zabilježena kod 41 populacije bijelog jasena je bila značajna, ali je diferencijacija među populacijama bila relativno slaba sa 4,9% ukupne raznolikosti (Tablica 22).

Tablica 22. F-statistika za šest mikrosatelitskih lokusa dobivenih u istraživanju. F_{IT} ukupni inbreeding; F_{IS} diferencijacija unutar populacije; F_{ST} diferencijacija među populacijom

Lokus	F_{IT}	F_{IS}	F_{ST}
FEMSATL04	0.320	0.291	0.040
FEMSATL10	0.376	0.340	0.055
FEMSATL11	0.344	0.316	0.420
FEMSATL12	0.509	0.467	0.078
FEMSATL16	0.224	0.180	0.553
FEMSATL19	0.121	0.095	0.030
Multilokusna procjena	0.326	0.291	0.049

Unatoč niskoj diferencijaciji, ipak su populacije iz Italije odvojene od onih iz Bosne i Hercegovine (Slika 60). Genetička diferencijacija među populacijama iz Italije i dalje je bila prilično niska; samo 5% ukupne genetičke varijabilnosti moglo se dodijeliti međupopulacijskoj varijabilnosti. Prema Heuertz i sur. (2004b), u sjevernoj Italiji postoji samo jedan haplotip, karakterističan za Italiju, Francusku i Švicarsku, međutim utvrđene su četiri regije genetički homogene za bijeli jasen (Slika 61). Preklapanje genetičkih podataka sa ekološkim je omogućilo podjelu sjeverne Italije na šest regiona sa provenijencijama, a to su: Alpe s silikat-

nim tlom, dolina rijeke Po, Alpe s vapnenastim tlom, brdovita područja Pijemonta, Apenini i Ligursko gorje (Slika 62). Zanimljivo je primijetiti da su se klimatske prilike pokazale važnije od svojstava tla u genetskoj diferencijaciji populacija jasena pa analiza genetičke diferencijacije nije diskriminirala zapadne Alpe od istočnih Alpa. Slični rezultati su dobiveni i za Apenine gdje su zastupljene vrlo različite vrste geoloških podloga.

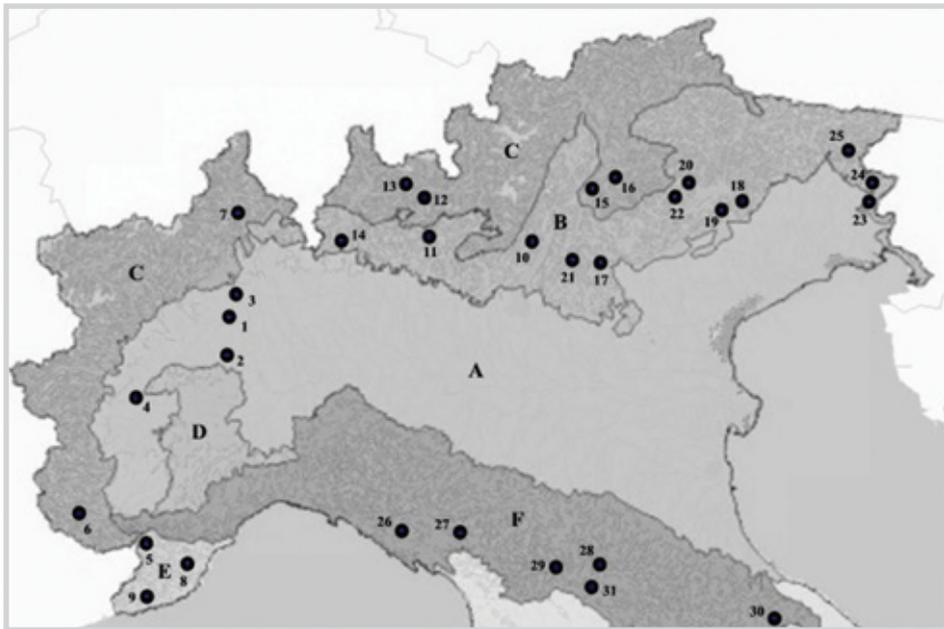


Slika 60. Dendrogram genetičkih distanci između 41 analizirane populacije Italije i Bosne i Hercegovine dobiven pomoću UPGMA metode

Rezultati dobiveni za populacije iz Bosne pokazale su sličan obrazac. Bosna i Hercegovina se može podijeliti u četiri ekološki relativno homogene regije. Intrapopulacijska genetička diferencijacija populacija iz Bosne je manja od onih iz Italije; registrirano je samo 2,3% ukupne interpopulacijske genetičke varijabilnosti. Kao što je prethodno i navedeno, integriranje genetičkih i ekoloških podataka omogućilo identifikaciju dvije regije u Bosni i Hercegovini: panonsko i mezijsko područje. Mezijsko područje karakterizira istočni europski haplotip, a srednjoeuropski haplotip je prisutan u ostalim područjima Bosne i Hercegovine (Heuertz i sur. 2004b). U svakom slučaju, ovo razdvajanje ima relativno značenje s obzirom na vrlo nizak stupanj interpopulacijske genetičke diferencijacije.



Slika 61. Talijanske regije genetički homogene za bijeli jasen: (A) dolina rijeke Po; (B) Alpe; (C) Ligurijske planine; (D) Apenini



Slika 62. Područja provenijencija za bijeli jasen u sjevernoj Italiji: (A) dolina rijeke Po; (B) Alpe s karbonatnim tлом; (C) Alpe sa silikatnim tлом; (D) brdovita područja Pijemonta; (E) Ligurske planine; (F) Apenini

8. PREPORUKE ZA ODRŽIVO GENETIČKO GOSPODARENJE BIJELIM JASENOM

Brojna istraživanja upućuju na potencijalne migracije i/ili prilagodbe, ili, pak, postepeno odumiranje brojnih biljnih vrsta južne Europe (i općenito) zbog novih selektivnih pritisaka izazvanih klimatskim promjenama. Neke vrste će migrirati ka sjeveru, mnogo sjevernije nego što im je današnja sjeverna granica rasprostiranja, a što će biti uvjetovano dinamikom klimatskih promjena kao i kretanjem konkurentskih vrsta. Kretanje ka sjeveru bit će uvjetovano i novim optimalnim staništima, hranjivima i vlagom u tlu, te potrebnom količinom svjetlosti, odnosno blagom klimom. I pored svega, bez ljudske intervencije će, dugoročno, brojne vrste biti na putu nestanka u mnogim područjima, osobito gdje je poremećena populacijska i spolna struktura, te gdje je jači utjecaj promjena. Već su u mnogim populacijama ostale samo pojedinačne jedinice koje su u raznim fazama odumiranja, a kao primjer imamo tis. Ovo je već dugi niz godina evidentno u južnim populacijama Europe. Ta pojedinačna stabla ne pokazuju daljnje mogućnosti širenja, jer su



Slika 63. Račva na deblu bijelog jaseka kod Bosanske Krupe (foto: Mirzeta Memišević Hodžić)

mnoge vrste nesklone samooplodnji ili su sa razdvojenim spolovima. To će predstavljati katastrofalnu promjenu u ekologiji staništa gdje su brojne vrste opstajale (Bonan 2008; Michaletz i sur. 2014).

Prikazana istraživanja bijelog jasena mogu da posluže kao osnova za stvaranje strategije u gospodarenju ovom vrijednom vrstom, a posebice njenu reintrodukciju na stara degradirana i napuštena staništa, kao i širenje na napuštena poljoprivredna staništa. Specifičnost Bosne i Hercegovine leži u njenom planinskom masivu, Dinaridima, koji sa svojim različitim klimatskim, edafskim, orografskih i drugim faktorima na malom prostoru (Stefanović i sur. 1983), izravno utječu na diferencijaciju populacija, a time i genetsku diferencijaciju. Tako, prema brojnim stručnjacima, šumske vrste drveća balkanskog područja, kojem pripadaju Dinaridi, pokazuju veliku varijabilnost u odnosu na iste vrste iz središnje, zapadne i istočne Europe (Griffiths i sur. 2004).

Bijeli jasen se zadnjih godina suočava s brojnim ozbiljnim problemima; posebno sa patogenom *Chalara fraxinea*, zbog koje odumire na cijeloj teritoriji Bosne i Hercegovine, a prisutan je i smaragdni jasenov bušač koji može biti štetan dok brzo napreduje prema zapadu Europe. Također, prisutan je i niz drugih uzročnika oboljenja, poput bakterioza koje bi mogle biti glavni problemi u Europi u narednom periodu (Thomas 2016). Bez ovih prijetnji, bijeli jasen bi bio vrsta koja bi najuspješnije rasla širom Europe. Tako su neka istraživanja koja su provedena u nekim dijelovima Europe pokazala da u posljednjih deset godina jasen uspješno napreduje i širi se na nova staništa (Amar i sur. 2010), a čemu svjedočimo i u Bosni i Hercegovini. Slične promjene zabilježene su u kontinentalnom dijelu sjeverozapadne Europe, vjerojatno zbog sposobnosti bijelog jasena da iskoristi rastuće količine dušika koje su posljedica sve većih zagađenja (Hofmeister i sur. 2014), što se povezuje s njegovom invazijom na manje intenzivno korišteno poljoprivredno zemljište u više rubnih područja (Marigo i sur. 2000; Strelil i Sammonil 2006). Štoviše, čini se da bi kratkoročne klimatske promjene mogle biti korisne za bijeli jasen.

Kroz neke od Direktiva o staništima Europske unije (Direktiva 92/43, Europska Komisija 2007 - Natura 2000), bijeli jasen je označen prvenstveno zato što se smatra vrstom visoke zaštitne



Slika 64. Vlažne šume bijelog jasena u Hercegovini (foto: Dalibor Ballian)

vrijednosti. To, prije svega, podrazumijeva aluvijalne šume sa *Fraxinus excelsior* i *Alnus glutinosa*, mješovite šume s dominacijom *Acer pseudoplatanus* sa *Fraxinus excelsior*, *Ulmus glabra* i *Tilia cordata*, kakve kod nas nalazimo na Konjuhu i Grmeču. Ipak, pojavom bolesti i štetnih insekata te velikim odumiranjem jasena kakvo je zabilježeno 2010. godine, bijeli jasen počinje nalaziti svoje mjesto na listama ugroženih vrsta (Geardenfors 2010). Nestanak jasena usljed odumiranja postaje izvjestan te će uzrokovati velike promjene u mnogim biljnim zajednicama u kojima raste (Pautasso i sur. 2013). To bi moglo dovesti do nestanka lišaja (Jonsson i Thor 2012; Ellis i sur. 2013; Lohmus i Runnel 2014), insekata (Littlewood i sur. 2015) i gljiva specifičnih za bijeli jasen. Općenitije, Mitchell i sur. (2014a) sugeriraju da je 1058 vrsta povezano sa šumama u kojima raste jasen i to: 12 ptica, 55 sisavaca, 78 vaskularnih biljaka, 58 briofita, 68 gljiva, 239 beskičmenjaka i 548 vrsta lišajeva, od kojih su mnoge ugrožene ili će uskoro nestati. Od ukupnog broja, 44 vrste se smatraju obligatnim parazitima živog ili mrtvog drveta bijelog jasena (4 lišaja, 11 gljiva i 19 vrsta beskičmenjaka), a druge 62 vrste su visoko povezane sa jasenom (13 lišajeva, 19 gljivica, 6 briofita i 24 beskičmenjaka).

S druge strane, Pautasso i sur. (2013) te Heilmann-Clausen i Bruun (2013) sugeriraju da nije nužan potpuni gubitak bijelog jasena, jer će šume postati privremeno otvorenije, sa većim brojem slobodnih ekoloških niša u kojima bijeli jasen može opstati. Upravo je varijabilnost bijelog jasena povezana sa njegovom postglacijalnom migracijom (Heuertz i sur. 2001; 2003; 2004a, b; 2006).

Vrste šumskog drveća s područja Dinarida (prije svega iz Bosne i Hercegovine) pokazuju veliku varijabilnost u poređenju s drugim dijelovima Europe, što je potvrđeno i za bijeli jasen kroz istraživanja koja su proveli Ballian i sur. (2004; 2005; 2007; 2008a, b, c) te Belletti i sur. (2004). S obzirom na to, da bi se osiguralo dobro prilagođavanje genotipova na različite uslove, istraživani biljezi morali bi biti nezavisni jedni od drugih, a promjene okoliša kao nosioca evolucijskih promjena ne bi smjele biti dopuštene (Vidaković 2001). Zbog toga se postojeći genetski set koji bi bio sačuvan u bankama gena ne može smatrati krajnjim ciljem očuvanja vrste, već početnim materijalom u procesu konzervacije *in situ* i *ex situ*.



Slika 65. Mlado stablo bijelog jasena u okolini Raktinog (foto: Dalibor Ballian)

Geografsko grupiranje populacija Posavine sa kontinentalnom klimom i istočne Bosna sa mezijskom klimom se može pripisati činjenici da se radi o malim, relativno izoliranim populacijama sa određenim prekidima protoka gena. S druge strane, visoka ekološka raznolikost centralnog dinarskog masiva sugerira veću diferencijaciju nego je zapravo dobivena u ovom istraživanju.

Dobivene razlike između stvarne i očekivane heterozigotnosti pokazuju odstupanje stvarnog stanja od stanja ravnoteže. Prisustvo inbridinga u populacijama predstavljeno Wrightovim koeficijentom inbridinga upućuje na pojavu homozigotnosti u populaciji, koja se, međutim, čini superiornijom od one predviđene genetskom ravnotežom. Prema Ballianu i sur. (2009), dobivene vrijednosti koeficijenta inbridinga su dobar pokazatelj kakve uzgojno-gospodarske mjere treba poduzimati u populacijama i u kojem pravcu usmjeriti aktivnosti na obnovi. Čak i sa poduzimanjem potrebnih mjera, često u šumama potpuno ili u većoj mjeri izostaje prirodna obnova, što uzgajivači često pripisuju ekološkim čimbenicima. Međutim, problem često leži u samoj genetičkoj strukturi šumskog drveća, odnosno u osnovnim reprodukcijским odnosima u populacijama šumskog drveća. Tu se prije svega misli na efektivnu veličinu populacije, odnosno njen reproduktivno sposobni dio. Ranije su istraživanja genetskog opterećenja bila dugotrajna i zahtijevala serije terenskih testiranja, kao i analize sjemena, dok danas relativno brzo možemo procijeniti genetičko opterećenje populacije preko dobivenih veličina fiksacijskog indeksa. Kod populacija u kojim su vrijednosti fiksacijskog indeksa bliske ili jednake nuli, zahvati bi trebali biti nešto umjereniji od onih u populacijama sa negativnim vrijednostima, jer se većim zahvatima (sječom) može dodatno poremetiti uravnoteženo stanje. U populacijama sa visokim pozitivnim vrijednostima fiksacijskog indeksa, svaki veći zahvat treba biti isključen bez obzira na stanje sastojine, kako se ne bi narušila već vrlo labilna struktura populacije, a broj sjemenskih stabala koja se ostavljaju u procesu obnove bi trebao biti značajan (Ballian 2005, 2015a; Ballian i sur. 2009).

Ipak, varijabilnost bijelog jasena u Bosni i Hercegovini je relativno visoka u odnosu na srednju i zapadnu Europu (Heuertz



Slika 66. Bijeli jasen u međama u Posuškom polju (foto: Dalibor Ballian)

i sur. 2004, 2003, 2001; Ferrazzini i sur. 2007; Sutherland i sur. 2010; Westergren i sur.2012). Istraživanja provedena u zapadnoj Europi pokazuju da jasen ima relativno nižu varijabilnost (Morand i sur. 2002), a rezultati istraživanja u Bosni i Hercegovini, gdje su populacije fragmentirane, pokazuju da su populacije relativno stabilne. Budući da su naše populacije jasena u blizini glacijalnog pribježišta, one vjerojatno nisu izgubile većinu svog adaptivnog potencijala i trebale bi očitovati mnogo veći stupanj otpornosti u odnosu na zapadnoeuropske, iako su kroz povjest bile pod jakim antropogenim utjecajem. Na heterozigotnost populacija također u velikoj mjeri utječe vrsta gospodarenja koja se primjenjuje u nekim područjima tokom dužeg razdoblja, što je usmjerilo raznolikost u različitim smjerovima.

Treba naglasiti da su bosanskohercegovačke populacije bijelog jasena ozbiljno devastirane i fragmentirane prisutnom sistematskom negativnom selekcijom. To je značajno poremetilo njihovu genetičku strukturu. Nadalje, u južnim područjima Bosne i Hercegovine su učestali veliki požari. Zbog toga u našim populacijama bijelog jasena nema prisutne kontinuirane varijabilnosti, što je inače karakteristično za jasen kada se javlja u velikim i kontinuiranim populacijama duž velikog areala.

Rezultati istraživanja varijabilnosti bijelog jasena u Bosni i Hercegovini će doprinijeti boljem planiranju njegove obnove, reintrodukcije i očuvanja *in situ* i *ex situ* metodama. Prisustvo jako malih populacija može dovesti do pojave inbriding depresije. Stoga treba težiti formiranju jakih populacija sa dovoljnim brojem sjemenjaka, odnosno dobroj efektivnoj veličini populacije.

Osim toga, s obzirom kompleksnu spolnost bijelog jasena, fragmentacija staništa negativno utječe na oprašivanje, jer za nastanak kvalitetnog i vitalnog sjemena potreban je suživot zdravih zrelih jedinki oba spola.

Očuvanje bijelog jasena bi trebalo primarno temeljiti na nivou pojedinačnih populacija. Ovdje se zbog toga treba osvrnuti i na koncept *najmanje održive veličine populacije*. Naprimjer, u kontekstu genetičkih faktora, standardni model populacije od 50 stabala u dobi cvatnje kod jednodomih vrsta osigurati će 99% svoje izvorne genetičke varijabilnosti u smislu bogatstva alela



Slika 67. Sjemenska sastojina bijelog jasena u okolini Rakitnog

kroz sljedećih sto godina (Lawrence i Marshall 1997). Općenita preporuka za dugoročnu *najmanju održivu veličinu populacije* šumskog drveća je najmanje 500 do 2000 stabala, kako predlažu Geburek (1992) i Lynch (1994). Za potpunije razumijevanje treba uzeti u obzir i karakteristike sjemena. Sjeme bijelog jasena sazrijeva u septembru i novembru, a nekada i ranije, kada ima najveću masu i klijavost. Općenito kod šumskih vrsta, sazrijevanje sjemena kasni s povećanjem nadmorske visine, a količina opalog sjemena po četvornom metru je najveća na srednjim i nižim visinama, od 800 i 1.600 m.

U Europi se provode različite aktivnosti na očuvanju brojnih vrsta, naročito kod ekonomski važnih biljaka, te je EUFORGEN izdao brojna uputstva za očuvanje (Aravanopoulos i sur. 2015; de Vries i sur. 2015). Vrlo često su te aktivnosti zakonski regulirane, ali se često slabije primjenjuju na terenu. Za dobro provedeno očuvanje neke vrste potrebno je definirati točan redoslijed prioriteta u aktivnostima kao i utjecaj različitih stresova. Stoga je potrebno razraditi i ciljeve lokalnog upravljanja svakom vrstom posebno, sa sljedećim preporukama:

- U šumama u kojim raste bijeli jasen, poput starih bukovih, bukovo-jelovih, jelovo-smrekovih šuma, ali i mladih šuma bukve koje su u ekspanziji ili umjetnim monokulturnim nasadima (Schwendtner 2011; Iszkulo i sur. 2012; Thomas i Garcia-Martí 2015), potrebno je da stupanj selektivnog smanjenja zapremnine njenog drveta bude oko 10-20%, ako stabla jasena ne raspolažu sa dovoljno svjetla. Također, treba smanjiti djelovanje konkurentnih vrsta.
- Velika gustoća populacije može imati i negativnu ulogu i može spriječiti obnovu jasena, zato aktivnosti koje vode ka njegovom očuvanju trebaju poticati njegovo širenje van granica te guste jezgre. Također, treba težiti ka promicanju rubne obnove uz izbjegavanje opasnosti da se proizvodnost sjemena rijetkih vrsta blokira zbog starenja populacije. Uz uspješnu obnovu, očuvanje treba usmjeriti i na dugovječne individue, pa ih treba štiti tijekom obnove uz primjenu agrotehničkih mjera u nekim fazama razvoja, naročito podmlatka (Kwit i sur. 2004).



Slika 68. Bijeli jasen u međama u Posuškom polju (foto: Dalibor Ballian)

- Potrebno je sistematsko poboljšanje ekoloških uvjeta na staništu održavanjem višeslojne strukture šume, uz održavanje optimalne gustoće i rasporeda stabala (Ziehe i sur. 1989, 1995), uz potpunu zaštitu ogovarajućeg mikroklimata staništa, a to bi podrazumijevalo održanje humidnosti na jugu i zaštitu od kasnih mrazeva na sjeveru, posebno u populacijama koje opstaju u rubnim područjima rasprostiranja. Iz toga proizilazi da bi se moralo voditi računa o sječama koje se provode u sastojinama gdje imamo rijetke i ugrožene vrste, male i izolirane populacije sa prekinutim ili slabim tokom gena, odnosno pojedinačna stabla.
- Sjeme ne bi smjelo biti porijeklom sa malog broja stabala, te opterećeno lošom genetičkom strukturom; potrebno je koristiti sjeme lokalnih visoko adaptiranih populacija (Bordács 2000; Heinze i Lexer 2000).
- Kod umjetne obnove strogo se pridržavati korištenja kvalitetnog sjemena (Hainze i Lexer 2000) sabranoga sa što više stabala ravnomjerno raspoređenih u populaciji, kako bi se smanjilo moguće štetno djelovanje inbridinga, i bolje očuvala genetička struktura populacije (Müller-Starck 1991), a preporučuje se i miješanje sjemena koje je iz istog sjemenskog objekta sabrano kroz više godina.
- Održavati što je moguće veću heterogenost zasada, uz optimalnu gustinu sadnje te omogućiti prirodnoj selekciji da eliminira što više neprilagođenih jedinki (Muona i sur. 1988).
- Prilikom umjetne obnove potrebno je provoditi sadnju sadnica provjerene genetičke strukture koja odgovara staništu (Gračan i sur. 1999; Konnert i sur. (2015), te pomagati sadnice u prvim godinama nakon sadnje. U idealnom slučaju nove populacije trebaju imati površinu od najmanje 0,5-3,0 ha koje osiguravaju samoobnovu (Piovesan i sur. 2009).
- Prirodnu i vještačku obnovu populacija pratiti povremenim genetičko-molekularnim istraživanjima (Behm i Konnert 1999), ali pratiti i reakcije novih mladih sastojina na klimatske promjene.



Slika 69. Bijeli jasen, lokalitet Lušci Palanka (foto: Mirzeta Memišević Hodžić)

Iz prikazanih rezultata je vidljivo da za banku gena iz populacija sa većeg područja rasprostiranja treba veći broj jedinki, odnosno iz izdiferenciranih skupina (Panonske i Mezijske), a manji broj jedinki iz malih populacija zapadne Bosne i Hercegovine. Osim toga, treba voditi računa i o samom adaptivnom potencijalu bijelog jasena. Za populacije i jedinke koje imaju visoki potencijal prilagodbe treba manji broj populacija i jedinki u populaciji, od onih kod kojih je taj potencijal manji. Nažalost, situacija je usložnjena pojavom patogena *Chalara fraxinea*, jer još nemamo precizne podatke o napadu i jačini napada ovog patogena u populacijama jasena kod nas. S obzirom da dio biljaka pokazuje odgovarajući stupanj otpornosti, trebalo bi izdvajati takve brojnije skupine bijelog jasena. Time bi se, nakon propadanja manje otpornih stabala, u konačnici dobilo dovoljno preživjelih jedinki koje će osigurati dobru genetičku strukturu u narednoj generaciji. Prema Gregoriusu (1986), održavanje genetičkog potencijala u različitim ekološkim nišama može usloviti povećanje adaptivnog potencijala populacija. Dakle, pri vještačkom širenju populacija bijelog jasena u Bosni i Hercegovini treba posebnu pažnju obratiti lokalnim populacijama (Bordács 2000), zbog njihovog adaptivnog potencijala. Zbog toga je odlučujuće raspolagati potrebnom rezervom gena. Nažalost, u Bosni i Hercegovini do sada nismo vodili računa o ovome, što u budućnosti može dovesti do neželjenih posljedica, odnosno velikog propadanja mladih nasada jasena. Poželjno je da populacija posjeduje što je moguće više genetičkih varijanti (genotipova), bilo rijetkih alela, bilo onih s visokom učestalošću, visoku adaptivnost, visok stupanj heterozigotnosti, veliku multilokusnu raznolikost, jer se, prema Larsenu (1986a, b), velika raznolikost povezuje s otpornošću prema polutantima i propadanju.

S druge strane, velike populacije karakterizira veliki polimorfizam i heterozigotnost, s pojavom vrlo rijetkih alela. Sve te populacije, iako su velike i kompaktne, pokazuju neka specifična svojstva. S obzirom na brojnost alela i genotipsku strukturu u populacijama može se utvrditi i genetičko opterećenje (Gregorius 1991) u njima. Stoga je preporučljivo uključivanje većeg broja parametara pri utvrđivanju genetičkih potencijala, te određivanje



Slika 70. Bijeli jasen u Posavini šišan na šubarak u cilju zadovoljenja potreba za ogrijevnim drvom (foto: Dalibor Ballian)

većeg broja populacija za poduzimanje aktivnosti na očuvanju genetičkih potencijala. Ako genetičko variranje između populacija nije klina, nego je diskontinuirano (u obliku ekotipova, kao što je slučaj s populacijama sa juga Europe i s drugim malim, izoliranim populacijama), tada se preporučuje obuhvatiti što veći broj populacija pri poduzimanju mjera za održanje genetskog potencijala, odnosno izdvajanje genetskih rezervi u različitim ekološkim nišama. U homogenijim uvjetima s klinalnom varijabilnošću dovoljan je i manji broj populacija za održavanje genetskog potencijala.

Uzmemo li u obzir i rezultate Nealea i Adamsa (1985) i Pacalaja i sur. (2002) za neke druge vrste, a poznato je da se i jasen dobro visinski diferencira, potrebno je uključiti i visinsko raščlanjivanje populacija. Stoga bi to trebalo uzeti u obzir prilikom deklariranja genetskih potencijala, te težiti tome da na određenim visinama raspoložemo populacijama koje mogu zadovoljiti i kvantitetom i kvalitetom genetskog potencijala. Prema Finkeldeyu (1992), broj jedinki potrebnih za održavanje genetičkog potencijala mora se temeljiti na vjerojatnosti gubitka rijetkih gena iz populacije, što znači da populacija mora biti toliko velika da u sebi očuva veći dio genpoola. To je bitno pri konzervaciji gena *ex situ*, bilo čuvanjem sjemena u bankama gena, bilo podizanjem arhiva gena, odnosno klonskih plantaža (Kajba i Hrašovec 2009). Za održanje potencijala *in situ*, donju granicu broja jedinki treba odrediti na osnovu spoznaje o mogućnosti naknadne obnove genetičkog potencijala prirodnog pomlađivanja. U tom slučaju presudno je važan broj biljaka, horizontalna i vertikalna struktura, tip gospodarenja (jednodobna ili preborna struktura šume). Tako, u homogenim uslovima trebamo imati manji broj većih populacija koje bi mogle zadovoljiti potrebe za reprodukcijom materijalom, a u heterogenim uslovima Dinarida bilo bi potrebno raspolagati većim brojem sjemenskih objekata (sjemenskih sastojina, odnosno genskih rezervi), u svim ekološkim nišama. U populacijama s pojavom rijetkih alela, prilikom obnove treba voditi računa o strukturi mlade sastojine i omogućiti prenošenje rijetkih alela na sljedeću generaciju, po mogućnosti prirodnom obnovom, ali ako se to pokaže nedovoljnim, pristupiti i vještačkoj obnovi. Obnovu treba pratiti povremenim genetičko-molekularnim istraživanjima, jer se



Slika 71. Bijeli jasen u Jasenici, Krajina (foto: Mirzeta Memišević Hodžić)

razlike između starih stabala i mladih u jednoj populaciji, uz odgovarajuće uzgojne mjere, mogu svesti na minimum.

Kako smo također u periodu velikih klimatskih promjena, a one igraju ključnu ulogu u adaptacijskim procesima brojnih šumskih vrsta pa tako i bijelog jaseana, ovdje se moramo osvrnuti i na njih. Tako su znanstvenici mišljenja da će se klima u Europi značajno promijeniti u narednom periodu, te će dovesti do povećanja sadašnjih regionalnih razlika u godišnjim temperaturama diljem Europe, pa tako i kod nas. Kako pripadamo jugoistočnoj, odnosno južnoj Europi, te Mediteranu odnosno Submediteranu, naći ćemo se u zoni najvećeg zagrijavanja, zajedno sa Španjolskom, Italijom, Hrvatskom, Albanijom i Grčkom, što će se znatno odraziti i na biljni pokrov, za razliku od zemalja sjevera i zapada Europe, s najmanje zagrijavanja (<2 °C) duž Atlantski obale (IPCC 2013). Te visoke temperaturne razlike će biti posebno značajne u južnoj Europi tijekom ljeta, sa brzinom zagrijavanja između 0,2 i 0,6°C, po desetljeću, dok će se sjeverna Europa zagrijavati 0,08 do najviše 0,3 °C po desetljeću. Godišnja količina padalina će vjerojatno pokazati određenu povezanost sa zemljopisnom širinom, te će južna Europa biti za 15-20% aridnija (po stopi od 5% po desetljeću) za razliku od Skandinavije i zapadne Rusije koje će postati za 10-20% vlažnije (IPCC 2013). Ovo povećanje razlika u padalinama na različitim zemljopisnim dužinama će također biti više izraženo u ljetnim periodima. Također, na jugu Europe će biti mnogo suše, a na sjeveru mnogo vlažnije. Dakle, u južnoj Europi će klimatske promjene pogoršati životne uvjete za šumsko drveće (visoke temperature i suša), pa tako i za bijeli jasean. Visoke temperature i aridnost će dovesti do učestalih požara, čemu smo već svjedoci, te će regije južne Europe biti najranjivije na klimatske promjene. Tako su brojne vrste stradale tijekom velikih požara koji su zahvatili naša južna područja tijekom 2014. godine, posebice na planini Prenj koja je iznimno bogata biljnim endemskim vrstama, ali i bijelim jaseanom.

Za razliku od juga, sjever i zapad Europe će biti manje pogođeni dugotrajnim sušama, a umjesto toga trpiti poplave, ali visoke temperature i povremeni aridni periodi neće biti veliki problem. Širom Europe te promjene vjerojatno će dovesti do



Slika 72. Sušenje krošnje bijelog jasena usljed napada *Chalara fraxinea*, lokalitet Lanište (foto: Mirzeta Memišević Hodžić)

nestanka brojnih biljnih i životinjskih vrsta (Allen i sur. 2009), a u nekim područjima Europe i do gubitka oko 60% brojnosti pojedinih vrsta (IPCC 2013). Kada je u pitanju drveće, ono će biti direktno izloženo tim promjenama, osobito jer je dugovječno, a što će voditi njegovom nestanku u brojnim područjima Europe. Ipak, time će naročito biti ugrožene brojne mezofilne vrste kao što je bijeli jasen, a na račun širenja submediteranskih i mediteranskih vrsta, uz smanjenje broja različitih individua po jedinici površine (Hanewinkel i sur. 2013). Te promjene u šumama imat će nesagledive financijske posljedice, one direktne se mogu iskalkulisati, ali je vrlo teško dati procjenu vrijednosti za brojne polivalentne funkcije šume.

Iz rečenog je za očekivati da će brojne vrste šumskog drveća u Europi težiti migraciji ka sjeveru, i boljim klimatskim uvjetima za opstanak. Na svjetskoj razini, Loarie i sur. (2009) su izračunali da su temperaturni trendovi takvi da se biljke kreću ka sjeveru prosječnom brzinom od 0,42 km/god. Biljke se također kreću na više nadmorske visine planina iz istog razloga (Peñuelas i sur. 2007). Ipak nije jednostavno predvidjeti koliko će i do kad će se drveće kretati prema sjeveru. Zbog toga je veoma teško uskladiti kretanje i rasprostiranje vrsta kroz uporabu specifičnih klimatskih parametara (Pearson i sur. 2002; Pearson i Dawson 2003), a i zbog niza drugih čimbenika koji utječu na drveće, naročito ljudske aktivnosti u korištenju tala za poljoprivredu i intenzivno šumarstvo (podizanje umjetnih šuma). Ideja je da potencijalno kretanje vrste na temelju bioklimatskih parametara bude veće od stvarnog rasprostiranja s obzirom na druge čimbenike, kao što su pogodna tla, reljef i ljudsko uplitanje u to (Sykes i sur. 1996). Ovo je jako značajno jer se slični problemi mogu javiti i kod brojnih drugih vrsta.

S obzirom na mjesta gdje trenutno raste bijeli jasen, postavlja se pitanje da li će se desiti njihov pomak ka sjevernom rasprostiranju, odnosno ekspanzija na sjever, tj. smanjenje rasprostiranja na jugu. Svenning i Skov (2004) polaze od tvrdnje da su neke vrste ograničene slabom sposobnošću širenja nakon zadnje glacijacije, te da se još uvijek polagano kreće u odgovarajućim područjima. Za rasprostiranje bijelog jasena u zapadnoj

Europi veliko je ograničenje pojava nepovoljnih tala i niskih temperatura uz kratka vegetacijska razdoblja, što predstavlja veliku barijeru za širenje sjemenom. Fragmentacija staništa je glavni pokretač za smanjenje životne sposobnosti biljne vrste (Young i sur. 1996; Pettit i sur. 2002c; Pautasso 2009). Vrste mogu biti relativno otporne na fragmentaciju staništa zbog svoje dugovječnosti i zbog sposobnosti jakog toka gena (Pettit i sur. 2002c; Petit i Hampe 2006), međutim postoje i brojni negativni primjeri fragmentacije staništa unatoč jakom toku gena, bilo peludom ili sjemenom (Hewitt 1996; Couvet 2002; Thompson 2005). Dakle, može se reći da male i izolirane populacije pate od smanjenja genetske raznolikosti i gubitka sposobnosti prilagodbe, što posljedično dovodi do rizika od potpunog nestajanja (Hilfiker i sur. 2004; Schirone i sur. 2010; Gonzalez Martínez i sur. 2010; Dubreuil i sur. 2010; Chybicki i sur. 2011; Myking i sur. 2009).

Kako se nalazimo u vremenu velikih klimatskih promjena, a u narednim desetljećima očekujemo njihovo još jače ispoljavanje, očekuje se da će one izazvati velika pomjeranja u biljnom svijetu, što do danas nije zabilježeno. Za ta pomjeranja se očekuje da budu najbrža i najekstremnija na ekotipskim granicama vrste, kao i granicama između ekosustava (Hampe i Petit 2005), a kod nas u području zapadnih Dinarida. Također, predviđeni trendovi viših temperatura i nižih vrijednosti padalina u području Mediterana i submediterana ukazuju na to da će utjecati na raširenje jasena u ovom području smanjenjem opstanka populacije prema količini dostupne vode (Mendoza i sur. 2009a; Sanz i sur. 2009). Međutim, neizvjesno je kako će se odvijati specifične promjene na lokalnoj razini, posebno kada su u pitanju tzv. osjetljive vrste drveća čija je sposobnost prilagodbe novonastalim uvjetima mala (Hampe i Jamp 2011). Stoga je za pretpostaviti da će intenziviranje perioda sušnih stresova kod rijetkih i ugroženih vrsta povećati rizik nestanka u južnim populacijama u narednim desetljećima (Mendoza i sur. 2009b).



Slika 73. Bijeli jasen na Rujištu (foto: Mirzeta Memišević Hodžić)

9. LITERATURA

- Aichinger E., Siegrist R. 1930:** Das *Alnetum incanae* der Auenwälder an der Drau in Kärnten. - Forstwiss. Cbl., Berlin, Str. 793-809.
- Albert B., Morand-Prieur M-É., Brachet S., Gouyon P-H., Frascaria-Lacoste N., Raquin C. 2013:** Sex expression and reproductive biology in a tree species, *Fraxinus excelsior* L. Comptes Rendus Biologies, 336(10): 479-485.
- Allen C.D., Macalady A.K., Chenchouni H., Bachelet D., Mc.Dowell N., Vennetier M., Kitzberger T., Rigling A., Breshears D.D., Hogg E.H., Gonzalez P., Fensham R., Zhang Z., Castro J., Demidova N., Lim J.-H., Allard G., Running S.W., Semerci A., Cobb N. 2009:** A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. Forest Ecology Manage, 259: 660-684.
- Ally D., El-Kassaby Y.A., Ritland K. 2000:** Genetic diversity, differentiation and mating system in mountain hemlock (*Tsuga mertensiana*) across British Columbia. For. Genet 7:97-108.
- Amar A., Smith K.W., Butler S., Lindsell J.A., Hewson C.W., Fuller R.J., Charman E.C. 2010:** Recent patterns of change in vegetation structure and tree composition of British broadleaved woodland: evidence from largescale surveys. Forestry, 83: 345-356.
- Anderson E.C., Thompson E.A. 2002:** A model-based method for identifying species hybrids using multilocus data. Genetics 160:1217-1229.
- Aravanopoulos F.A., Tollefsrud M.M., Gradual L., Koskela J., Kätzel R., Soto A., Nagy L., Pilipovič A., Zhelev P., Božič G., Bozzano M. 2015:** Development of genetic monitoring methods for genetic conservation units of forest trees in Europe. European Forest Genetic Resources Programme, Biodiversity International, Rome, Italy, str. 16+55.
- Arca M., Hingsinger D.D., Cruaud C., Tillier A., Bousquet J., Frascaria-Lacoste N. 2012:** Deciduous trees and the application of universal DNA barcodes: a case study on the circumpolar *Fraxinus*. PLoS One, 7, e34089.
- Austara, O. 1991:** Severe outbreaks of the ash saw fly *Tomostethus nigratus* F. (*Hymenoptera: Tenthredinidae*) on ornamental trees in Oslo. Anzeiger für Schadlingskunde, Pflanzenschutz und Umweltschutz, 64(4): 70-72.
- Austerlitz, F., Mariette, S., Machon, N., Gouyon, P.H., Godelle, B. 2000:** Effect of colonization processes on genetic diversity: differences between annual plants and tree species. Genetics, 154: 1309-1321.

- Bacles C.F.E., Burczyk J., Lowe A.J., Ennos R.A. 2005:** Historical and contemporary mating patterns in remnant populations of the forest tree *Fraxinus excelsior* L. *Evolution*, 59: 979–990.
- Bakys R., Vasaitis R., Barklund P., Thomsen I.M., Stenlid J. 2009:** Occurrence and pathogenicity of fungi in necrotic and non-symptomatic shoots of declining common ash (*Fraxinus excelsior*) in Sweden. *European Journal of Forest Research*, 128: 51–60.
- Baliuckas V., Ekberg I., Eriksson G., Norell L. 1999:** Genetic variation among and within populations of four Swedish hardwood species assessed in a nursery trial. *Silvae Genetica*, 48: 17–25.
- Ballian D. 2005:** Značaj procjene genetičkog opterećenja u sastojinama obične jele (*Abies alba* Mill.) na osnovu fiksacijskog indeksa i njegova primjena. *Radovi Šumarskog Instituta Jastrebarsko*, 40(2): 151–163.
- Ballian D. 2008:** Heterozigotnost kao mjera u procjeni otpornosti populacija obične jele (*Abies alba* Mill.). *Glasnik Šumarskog fakulteta u Banja Luci*, 9: 1–13.
- Ballian D. 2016:** Genetska struktura populacija hrasta kitnjaka (*Quercus petraea* (Matt.) Lieblein) u Bosni i Hercegovini na temelju analize izoenzimskih biljega. *Šumarski list*, 3/4: 127–135.
- Ballian D. Begić N. 2011:** Spolnost vrsta roda *Fraxinus* u Bosni i Hercegovini. *Hrvatska misao* 55 (40): 47–62.
- Ballian D., Belletti P., Ferrazzini D., Bogunić F., Kajba D. 2010b:** Genetic variability of pedunculate oak (*Quercus robur* L.) in Bosnia and Herzegovina. *Periodicum Biologorum*, 112 (3): 353–362.
- Ballian D., Bogunić F., Bajrić M. Kajba D., Kraigher H., Konner M. 2012:** The genetic population study of Balkan Silver Fir (*Abies alba* Mill.). *Periodicum Biologorum*, 114 (1): 55–65.
- Ballian D., Ivanković M., Gračan J., Perić S., Marjanović H., Bobinac M., Slade D. 2010a:** Analysis of Pubescent oak (*Quercus pubescens* Willd.) by means of chloroplast DNA (cpDNA) in the western part of Balkan peninsula. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*. 79(3): 189–195.
- Ballian D., Kajba D. 2011:** Oplemenjivanje šumskog drveća i očuvanje njegove genetske raznolikosti. *Univerzitetski – Sveučilišni udžbenik*, Str. 1–299.
- Ballian D., Monteleone I., Ferrazzini D., Belletti P. 2005:** Genetic characterization of common ash populations (*Fraxinus excelsior* L.) in Bosnia and Herzegovina. *The Second Congress of Croatian Geneticists*, Supetar, Island of Brač, Croatia, September 24–27, 2005. (usmena prezentacija – sažetak u zborniku)

- Ballian D., Monteleone I., Ferrazzini D., Belletti P. 2007:** The significance of molecular genetic differentiation of Common ash (*Fraxinus excelsior* L.) in Bosnia and Herzegovina. Seminary - From genes to gene pool and from trees to forests ZVOLEN, January 12, 2007. (usmena prezentacija).
- Ballian D., Monteleone I., Ferrazzini D., Belletti P. 2008b:** Possibility of seed usage of Common Ash (*Fraxinus excelsior* L.) in Bosna and Hercegovina on the basis of its genetic structure. International Scientific Conference „Forestry in Achieving Millennium Goals“ Held on 50 the Anniversary of Foundation of the Institute Of Lowland Forestry and Environment, PROCEEDINGS str.12-21.
- Ballian D., Monteleone I., Ferrazzini D., Belletti P. 2008c:** Mogućnost uporabe sjemena običnog jasena (*Fraxinus excelsior* L.) u Bosni i Hercegovini na temelju njegove genetičke strukture. Proslava 50 godina INŠIE - Novi Sad (usmena prezentacija - sažetak u zborniku)
- Ballian D., Monteleone I., Ferrazzini D., Belletti P. 2009:** Važnost poznavanja koeficijenta inbridinga ili Wrightovog fiksacijskog indeksa za gospodarenje bijelim jasenom (*Fraxinus excelsior* L.) u Bosni i Hercegovini. Hrvatska misao 1/09(50)36:115-125.
- Ballian D., Monteleone I., Ferrazzini D., Kajba D., Belletti P. 2008a:** Genetic characterization of common ash (*Fraxinus excelsior* L.) population in Bosnia and Herzegovina. Periodicum Biologorum, Vol. 110, 4: 323-328.
- Ballian, D. 2003:** Procjena genetičke varijabilnosti obične jele (*Abies alba* Mill.) analizom cpDNA u dijelu prirodnih populacija Bosne i Hercegovine i Hrvatske, Šumarski list br. 7-8: 347-357, Zagreb.
- Ballian, D. 2010:** Genetička struktura obične jele (*Abies alba* Mill.) sa područja Očevije. Radovi Šumarskog fakulteta u Sarajevu, 40(1): 25-36.
- Beck P., Caudullo G., Tinner W., de Rigo D. 2016:** *Fraxinus excelsior* in Europe: distribution, habitat, usage and threats. In: San-Miguel-Ayanz, J., de Rigo, D., Caudullo, G., Houston Durrant, T., Mauri, A. (Eds.), European Atlas of Forest Tree Species. Publ. Off. EU, Luxembourg, pp. e0181c0+
- Beck pl. Mannagetta G. 1907:** Flora Bosne i Hercegovine i Novopazarskog Sandžaka, II dio, Zemaljska štamparija, Sarajevo. Str. 1-103.
- Behm, A., Konnerth, M., 1999:** Conservation of Forest Genetic Resources by Ecologically Oriented Forest Management- a Realistic Chance?. Forst und Holzwirtschaft, 194: 215-235.
- Belletti P., Ballian D., Monteleone I., Ferrazzini D. 2004:** Genetic differentiation among populations from Italy and Bosnia-Herzegovina

of European ash (*Fraxinus excelsior* L.) and identification of regions of provenance. Forum "Genetik-Wald-Forstwirtschaft 2004" Results of Genetic Field Trials and Laboratory Studies and Their Applications in Practical Forestry, 11. Arbeitstagung, Teisendorf, 161-171.

- Bennett K.D. 1997:** Evolution and Ecology: the Pace of Life. Cambridge University Press, Cambridge.
- Bennett, K. D., P. C. Tzedakis, and K. J. Willis. 1991:** Quaternary refugia of north European trees. *J. Biogeogr.* 18:103–115.
- Benson L. 1962:** Plant taxonomy, methods and principles. Ronald Press, New York. Str. 1-516.
- Bergmann F., Gregorius H.J., Larsen J.B. 1990:** Levels of genetic variation in European silver fir (*Abies alba*). Are they related to species' decline? *Genetica*, 82: 1-10.
- Beus V. 1997:** Fitocenologija. FBiH Ministarstvo obrazovanja, nauke, kulture i sporta. Sarajevo-Publishing, Sarajevo. Str. 1-138.
- Binggeli P., Power J. 1991:** Gender variation in ash (*Fraxinus excelsior* L.). Miscellaneous Notes and Reports in Natural History. Ecology, Conservation and Resources Management, 1–4.
- Birks H.H., Birks H.J.B. 2000:** Future uses of pollen analysis must include plant macrofossils. *J. Biogeog.* 27:31–35.
- Birks H.J.B. 1986:** Late-quaternary biotic changes in terrestrial and lacustrine environments, with particular reference to northwest Europe. In E. Berglund, ed. Handbook of Holocene palaeology and palaeohydrology, Wiley, New York, Str. 3–65.
- Bolker B.M., Pacala S.W. 1999:** Spatial moment equations for plant competition: understanding spatial strategies and the advantage of short dispersal. *Am. Nat.* 153: 575–602.
- Bonan G.B. 2008:** Forests and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science*, 320: 1444-1449.
- Bordács S. 2000:** Assessing cpDNA diversity in Hungarian oak populations and its silvicultural aspects. *Glasnik za šumske pokuse*, 37: 383-393.
- Bordács S., Popescu F., Slade D., Csaikl U.M., Lesur I., Borovics A., Kézdy P., König A.O., Gömöry D., Brewer S., Burg K., Petit R.J. 2002:** Chloroplast DNA variation of white oaks in northern Balkans and in the Carpathian Basin. *Forest Ecology and Management*. 156: 197–209.
- Brewer S. 2002:** Recolonisation postglaciaire de quelques taxons tempérés en Europe: une approche spatiale et temporelle. PhD Thesis. Institut Méditerranéen d'Ecologie et de Paléocologie, Marseille (France).

- Brongniart M.A. 1843:** Énumération des genres de plantes cultivées au Musée d'histoire naturelle de Paris, suivant l'ordre établi dans l'École de botanique en 1843. Str. 1-136.
- Brus R. 2004:** Drevesne vrste na Slovenskem. Mladinska knjiga, Ljubljana. str. 1-399.
- Brus R. 2008:** Dendrologija za gozdarje. Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta. str. 1-408.
- Bucci, G., Andzidei, M., Madaghiele, A., Vendramin, G.G., 1998:** Detection of haplotypic variation and natural hybridization in *halepensis*-complex pine species using chloroplast simple sequence repeat (SSR) markers. *Molecular Ecology*, 7: 1633-1643.
- Carcaillet C., Brun J.J. 2000:** Changes in landscape structure in the northwestern Alps over the last 7000 years: lessons from soil charcoal. *Journal of Vegetation Science*, 11: 705-714.
- Carcaillet C., Vernet J.L. 2001:** Comments on "The fullglacial forests of central and southeastern Europe" by Willis et al. *Quat. Res.* 55:385-387.
- Cavalier-Smith T. 1981:** Eukaryote kingdoms: Seven or nine? *Biosystems*, 14(3/4): 461-481.
- Cavalier-Smith T. 1998:** A revised six-kingdom system of life. *Biological Reviews*, 73(3): 203-266.
- Charlesworth B., Morgan M.T., Charlesworth D. 1993:** The effect of deleterious mutations on neutral molecular variation. *Genetics* 134:1289-1303.
- Chesson P. 2000:** Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 31: 343-366.
- Chybicki I.J., Oleksa A., Burczyk J. 2011:** Increased inbreeding and strong kinship structure in *Taxus baccata* estimated from both AFLP and SSR data. *Heredity* 107: 589-600.
- Claessens H., Pauwels D., Thibaut A., Rondeux J. 1999:** Site index curves and autecology of ash, sycamore and cherry in Wallonia (Southern Belgium). *Forestry*, 72: 171-182.
- Clark J.S., Dietze M., Ibanez I., Mohan J. 2004:** Coexistence: how to discriminate trophic tradeoffs from slow dynamics. *Ecology* (in the press).
- Clark J.S., LaDeau S., Ibanez I. 2004:** Fecundity of trees and the colonization-competition hypothesis. *Ecological Monog.* (in the press).
- Comes H.P., Kadereit J.W. 1998:** The effect of Quaternary climatic changes on plant distribution and evolution. *Trends Plant Sci.* 3:432-438.

- Comps B., Gomory D., Letouzey J., Thiebaut B., Petit R.J. 2001:** Diverging trends between heterozygosity and allelic richness during postglacial colonization in the European beech. *Genetics* 157:389–397.
- Corander J., Waldmann P., Sillanpaa M.J. 2003:** Bayesian analysis of genetic differentiation between populations. *Genetics* 163:367–374.
- Couvét D. 2002:** Deleterious effects of restricted gene flow in fragmented populations. *Conserv. Biol.*, 16: 369–376.
- Craft K.J., Ashley M.V., Koenig W.D. 2002:** Limited hybridization between *Quercus lobata* and *Quercus douglasii* (Fagaceae) in a mixed stand in central coastal California. *Am. J. Bot.* 89:1792–1798.
- Cronquist A. 1968:** The evolution and classification of flowering plants (1st ed.). New York Botanical Garden. Bronx, NY.
- Cronquist A. 1981:** An integrated system of classification of flowering plants. Columbia University Press. New York.
- Cronquist A. 1988:** The evolution and classification of flowering plants (2nd ed.). New York Botanical Garden. Bronx, NY.
- Davis M.B., Shaw R.G. 2001:** Range shifts and adaptive responses to Quaternary climate change. *Science*, 292:673–679.
- Dawson K.J., Belkhir K. 2001:** A Bayesian approach to the identification of panmictic populations and the assignment of individuals. *Genet. Res.* 78:59–77.
- de Vries S.M.G., Alan M., Bozzano M., Burianek V., Collin E., Cottorel J., Ivanković M., Kelleher C.T., Koskela J., Rotach P., Vietto L., Yrjänä 2015:** Pan European strategy for genetic conservation of forest trees and establishment of core network of dynamic conservation units. European Forest Genetic Resources Programme, Biodiversity International, Rome, Italy, str. 12+40.
- Demasure B., Comps B. Petit R.J. 1996:** Chloroplast DNA phylogeography of the common beech (*Fagus sylvatica* L.) in Europe. *Evolution*, 50: 2515–2520.
- Diekmann M. 1996:** Ecological behaviour of deciduous hardwood trees in Boreo-nemoral Sweden in relation to light and soil conditions. *Forest Ecology and Management*, 6: 1–14.
- Dobrowolska D., Hein S., Oosterbaan A., Wagner S., Clark J., Skovsgaard J.P. 2011:** A review of European ash (*Fraxinus excelsior* L.): implications for silviculture. *Forestry*, 84: 133–148.
- Domme, B., Geslot, A., Thompson, J.D., Reille, M.; Denelle, N. 1999:** Androdioecy in the entomophilous tree *Fraxinus ornus* (Oleaceae). *New Phytologist* 143:419–426.

- Dubreuil M., Riba M., González-Martínez S.C., Vendramin G.G., Sebastiani F., Mayol M. 2010:** Genetic effects of chronic habitat fragmentation revisited: strong genetic structure in a temperate tree, *Taxus baccata* (*Taxaceae*), with great dispersal capability. *American Journal of Botany*, 97: 303–310.
- Ducci F. 2003:** Linee guida per il reperimento e l'impiego di materiali forestali di base per l'applicazione della Direttiva Europea 1999/105/CE. Istituto Sperimentale per la Selvicoltura, Arezzo, str. 1-125.
- Ducci, F. 1991:** Morphological variation in silver fir (*Abies alba* Mill.) seedlings from provenances in central and southern Italy. *Annali del 'Istituto Sperimentale per la Selvicoltura*, publ. 1994, 22: 53-73.
- Dufour S., Piegay H. 2008:** Geomorphological controls of *Fraxinus excelsior* growth and regeneration in floodplain forests. *Ecology*, 89: 205–215.
- 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: 1253–1256.
- Dumolin-Lapegue S., Demesure B., Le Corre V., Fineschi S., Petit R.J. 1997:** Phylogeographic structure of white oaks throughout the European continent. *Genetics*, 146: 1475–1487.
- Dupanloup I., Schneider S., Excoffier L. 2002:** A simulated annealing approach to define the genetic structure of populations. *Molecular Ecology*, 11: 2571–2581.
- Echt C.S., Deverno, L., Anzidei, M., Vendramin, G.G. 1998:** Chloroplast microsatellite reveal population genetic diversity in red pine, (*Pinus resinosa* Ait.), *Molecular Ecology*, 7: 307-316.
- Einhorn K.S., Rosenqvist E., Leverenz J.W. 2004:** Photoinhibition in seedlings of *Fraxinus* and *Fagus* under natural light conditions: implications for forest regeneration? *Oecologia*, 140: 241–251.
- Ellenberg, H. 1996:** *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen*. 5th edn. Ulmer, Stuttgart. Str. 1096.
- Ellis C.J., Coppins B.J., Eaton S., Simkin J. 2013:** Implications of ash dieback for associated epiphytes. *Conservation Biology*, 27: 899–900.
- Emborg J., Christensen M., Heilmann-Clausen J. 2000:** The structural dynamics of Suserup Skov, a near-natural temperate deciduous forest in Denmark. *Forest Ecology and Management*, 126: 173–189.
- Engler A. 1892:** *Syllabus der Vorlesungen über spezielle und medizinisch-pharmazeutische Botanik*. Berlin: Gebrüder Borntraeger. Str. 1-184.
- Eriksson G., Ekberg I. 2001:** *An Introduction to Forest Genetics*. SLU Repro, Uppsala. Str. 1- 166.

- EUFORGEN, 2009:** Distribution map of common ash (*Fraxinus excelsior*).
www.euforgen.org.
- European Commission 2007:** Interpretation manual of European Union Habitats – EUR27. DG Environment, European Commission.
- Falinski J.B., Pawlaczyk P. 1995:** Outline of ecology — summary. In: Nasze Drzewa Lesne: Monografie Popularnonaukowe Tom 17: Jesion Wyniosly – *Fraxinus excelsior* L. [Our Forest Trees: Popular Monograph, 17: European ash – *Fraxinus excelsior* L.] (ed. Bugala W), Institute of Dendrology, Poznan, str. 302–304.
- Felsenstein, J. 1986:** GENDIST – Compute genetic distances from gene frequencies.
<http://evolution.genetics.washington.edu/phylip/doc/gendist.html>
- Felsenstein, J. 2004:** PHYLIP: Phylogeny Inference Package. Version 3.6.
<http://evolution.genetics.washington.edu/phylip/doc/main.html>.
- Fernandez-Manjarres J.F., Gerard P.R., Dufour J., Raquin C., Frascaria-Lacoste N. 2006:** Differential patterns of morphological and molecular hybridization between *Fraxinus excelsior* L. and *Fraxinus angustifolia* Vahl (*Oleaceae*) in eastern and western France. *Molecular Ecology*, 15: 3245–3257.
- Ferrazzini D., Monteleone I., Belletti P. 2007:** Genetic variability and divergence among Italian populations of common ash (*Fraxinus excelsior* L.), *Annals of Forest Science*, 64: 159–168.
- Fineschi S., Carnevale S., Salvini D., Turchini D., Vendramin G.G. 2003:** Chloroplast DNA variation of *Tilia cordata* Mill. *Canadian Journal of Forest Research*, 33: 2503–2508.
- Finkeldey R. 1992:** Auswahlkriterien und Anlage genetischer Ressourcen bei der Fichte (*Picea abies* L.) Karst. *Forstarchiv*, 63: 25–32.
- Finkeldey R. 1993:** Die Bedeutung allelischer Profile für die Konservierung genetischer Ressourcen bei Waldbäumen. *Göttingen Research Notes in Forest Genetics*, 14: 1–176.
- FRAXIGEN. 2005:** Ash species in Europe: biological characteristics and practical guidelines for sustainable use. Oxford Forestry Institute, University of Oxford, UK. 128 pp.
- Fukarek P. 1969:** Prilog poznavanju biljnoscijoloških odnosa šuma i šibljava Nacionalnog parka Sutjeska. Akademija nauka i umjetnosti BiH, Posebna izdanja XI, Odjeljenje prirodnih i matematičkih nauka, Knjiga 3: 189–291.
- Fukarek P., Stefanović V. 1958:** Prašuma Perućica i njena vegetacija. *Radovi Poljoprivredno-šumarskog fakulteta u Sarajevu*. 3: 93–146.

- Gärdenfors U. 2010:** The 2010 Red List of Swedish Species. ArtDatabanken, Uppsala, Sweden.
- Gatsuk L.E., Smimova O.V., Vorontzova L.I., Zaugolnova L.B., Zhukova L.A. 1980:** Age states of plants of various growth forms: a review. *Journal of Ecology*, 68: 675–696.
- Geburek 1992:** How big should be the population size to conserve endangered animal or plant species? *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung*. 163: 129–133.
- Gerard P.R., Temunovic M., Sannier J., Bertolino P., Dufour J., Frascaria-Lacoste N., Fernandez-Manjarres J.F. 2013:** Chilled but not frosty: understanding the role of climate in the hybridization between the Mediterranean *Fraxinus angustifolia* Vahl and the temperate *Fraxinus excelsior* L. (*Oleaceae*) ash trees. *Journal of Biogeography*, 40: 835–846.
- Giami G. 1970:** The fall of seed and litter of silver fir and beech. *Annali Accademia Italiana di Scienze Forestali* 19: 41–81.
- Glavendekić M., Mirić M. 2009:** Prenamnoženje *Tomostethus nigratus* F. (*Hymenoptera; Tenthredinidae*) na urbanom zelenilu u Beogradu. U: Kongres o zaštiti bilja (VI), Zlatibor, Zbornik sažetaka, 101–102.
- Gliemeroth A.K. 1997:** Paläoökologische Aspekte der Einwanderungsgeschichte einiger Baumgattungen während des Holozäns nach Europa. *Angewandte Botanik*, 71: 54–61.
- Gömöry, D., Longauer, D., Liepelt, S., Ballian, D., Brus, R., Kraigher, H., Parpan, V.I., Stupar, P.I., Paule, L., Ziegenhagen, B. 2004:** Variation patterns of mitochondrial DNA of *Abies alba* Mill. in suture zones of postglacial migration in Europe. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, Vol. 73, No. 3: 203–206.
- González-Martínez S.C., Dubreuil M., Riba M., Vendramin G.G., Sebastiani F., Mayol M. 2010:** Spatial genetic structure of *Taxus baccata* L. in the western Mediterranean Basin: past and present limits to gene movement over a broad geographic scale. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 55: 805–815.
- Goudet J., Raymond M., de Meeus T., Rousset F. 1996:** Testing differentiation in diploid populations. *Genetics*, 144: 1933–1940.
- Goudet, J. 1995:** FSTAT (Version 1.2): a computer program to calculate F-statistics. *Journal of Heredity* 86: 485–486.
- Gračan J., Krstinić A., Matić S., Rauš Đ., Seletković Z. 1999:** Šumski sjemenski rajoni (jedinice) u Hrvatskoj. *Radadovi Šumarskog instituta Jastrebarsko*, 34(1): 55–93.

- Gregorius H.R. 1980:** The probability of losing an allele when diploid genotypes are sampled. *Evolution Theory*, 6: 143-162.
- Gregorius H.R. 1986:** The importance of genetic multiplicity for tolerance of atmospheric pollution. Proc. 18th IUFRO Congress, Ljubljana, Div. 2. 2: 295-305.
- Gregorius H.R. 1991:** Establishment of allelic two-locus polymorphisms. *Journal of Mathematical Biology*, 30 (2): 185-97.
- Gregorius H.R., 1983:** Klonanzahl in Samenplantagen und Genetische Vielfalt. Arbeitstagung Forum Genetik Wald Forstwirtschaft, Göttingen, Str. 58-62.
- Griffiths H.I., Krystufek B., Reed J.M. (eds) 2004:** Balkan Biodiversity – Pattern and Process in the European Hotspot. Kluwer, Dordrecht, Netherlands. Str. 25-78.
- Grime J.P., Hodgson J.G., Hunt R. 2007:** Comparative Plant Ecology: A Functional Approach to Common British Species, 2nd edn. Castlepoint Press, Dalbeattie, UK.
- Grivet D., Petit R.J. 2003:** Chloroplast DNA phylogeography of the hornbeam in Europe: evidence for a bottleneck at the outset of postglacial colonization. *Conservation Genetics*, 4: 47–56.
- Hadžiselimović, R., 2005:** Bioantropologija – Biodiverzitet recentnog čovjeka. INGEB – Sarajevo, str.270.
- Haeckel E.H.P.A. 1866:** Generelle Morphologie der Organismen. Allgemeine Grundzüge der organischen Formen-Wissenschaft, mechanische Begründet durch die von Charles Darwin reformirte Descendenz-Theorie. Volume I: Allgemeine Anatomie der Organismen. Georg Reimer, Berlin, str. 1-574, volume II: Allgemeine Entwicklungsgeschichte der Organismen. Georg Reimer, Berlin. Str. 1-462.
- Halmeschlager E., Kirisits T. 2008:** First report of the ash dieback pathogen *Chalara fraxinea* on *Fraxinus excelsior* in Austria. *New Disease Reports*, Volume 17, February-July, <http://www.bspp.org.uk/ndr/july2008/2008-25.asp>
- Hampe A., Jump A.S. 2011:** Climate relicts: past, present, future. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 42: 313–333.
- Hampe A., Petit R.J. 2005:** Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecology Letters*, 8: 461–467.
- Hamrick J.L., Goodt, M.J.W., Sherman-Broyles, S.L. 1992:** Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species. *New Forests*, 6: 95-124.

- Hamrick J.L., Godt M.J.W. 1989:** Allozyme diversity in plant species. In: Brown A.D.H., Clegg M.T., Kahler A.L., Weir B.S., eds. Plant population genetics, breeding, and genetic resources, Sinauer Associates, Sunderland, MA. Str. 43–63.
- Hamrick J.L., Godt M.J.W., Sherman-Broyles S.L. 1992:** Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species. *New For.* 6:95–124.
- Hamrick J.L., Holden L.R. 1979:** Influence of microhabitat heterogeneity on gene frequency distribution and gametic phase disequilibrium in *Avena barbata*. *Evolution*, 33:521–533.
- Hanewinkel M., Cullmann D.A., Schelhaas M.-J., Nabuurs G.-J., Zimmermann K.E. 2013:** Climate change may cause severe loss in the economic value of European forest land. *Nat Clim Change*, 3: 203–207.
- Hardy O.J., Charbonnel N., Freville H., Heuertz M. 2003:** Microsatellite allele sizes: a simple test to assess their significance. *Genetics*, 163:1467–1482.
- Hastings A. 1980:** Disturbance, coexistence, history, and competition for space. *Theor. Pop. Biol.* 18: 363–373.
- Hatch L.C. 2007: *Cultivars of Woody Plants. Vol 1, A-G.* New Ornamentals Society, Raleigh, NC, USA.
- Hattemer H.H., Gregorius H.R., Ziehe M., Müller-Starck G. 1982:** Klonzahl forstlicher Samenplantagen und genetische Vielfalt. *Allgemeine Forst und Jagdzeitung*, 153: 183–191.
- Heilbuth J.C. 2000:** Lower species richness in dioecious clades. *The American Naturalist*, 156: 221–241.
- Heilmann-Clausen J., Bruun H.H. 2013:** Dieback of European ash (*Fraxinus excelsior*) – Sheer misery or an opportunity for biodiversity? – Reply to Pautasso. *Biological Conservation*, 167: 450–451.
- Heinze B., Lexer C. 2000:** Oak seedlots and forest seed trade regulations: an investigation using molecular markers. *Glasnik za šumske pokuse*, 37: 347–360.
- Hemery G.E., Clark J.R., Aldinger E., Claessens H., Malvolti M.E., O'Connor E., Raftoyannis Y., Savill P.S., Brus R. 2010:** Growing scattered broadleaved tree species in Europe in a changing climate: a review of risks and opportunities. *Forestry*, 83: 65–81.
- Heuertz M. 2003:** Population genetic structure in common ash: a focus on southeastern European genetic resources. PhD diss., Free University of Brussels, Belgium, and Public Research Centre-Gabriel Lippmann, Luxembourg.

- Heuertz M., Carnevale S., Fineschi S., Sebastiani F., Hausman J.F., Paule L., Vendramin G.G. 2006:** Chloroplast DNA phylogeography of European ashes, *Fraxinus* sp. (*Oleaceae*): roles of hybridization and life history traits. *Molecular Ecology*, 15, 2131–2140.
- Heuertz M., Fineschi S., Anzidei M., Pastorelli R., Salvini D., Paule L., Frascaria-Lacoste N., Hardy O.J., Vekemans X., Vendramin G.G. 2004b:** Chloroplast DNA variation and postglacial recolonization of common ash (*Fraxinus excelsior* L.) in Europe. *Molecular Ecology* 13: 3437–3452.
- Heuertz M., Hausman J.F., Hardy O.J., Vendramin G.G., Frascaria-Lacoste N., Vekeman X. 2004a:** Nuclear microsatellites reveal contrasting patterns of genetic structure between western and southeastern European populations of the common ash (*Fraxinus excelsior* L.). *Evolution* 58: 976–988.
- Heuertz M., Hausman J.F., Tsvetkov I., Frascaria-Lacoste N., Vekemans X. 2001:** Assessment of genetic structure with and among Bulgarian populations of the common ash (*Fraxinus excelsior* L.). *Molecular Ecology* 10: 1615–1623.
- Heuertz M., Vekemans X., Hausman J.-F., Palada M., Hardy O.J. 2003:** Estimating seed versus pollen dispersal from spatial genetic structure in the common ash. *Mol. Ecol.* 12: 2483–2495.
- Hewitt G. 1996:** Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biology Journal of the Linnean Society*, 58: 247–276.
- Hewitt G. 2000:** The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature*, 405: 907–913.
- Hewitt G.M. 1996:** Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Bot. J. Linn. Soc.*, 58: 247–276.
- Hilfiker K., Holderegger R., Rotach P., Gugerli F. 2004:** Dynamics of genetic variation in *Taxus baccata*: local versus regional perspectives. *Can. J. Bot.*, 82: 219–227.
- Hinsinger D.D., Gaudeul M., Couloux A., Bousquet J., Frascaria-Lacoste N. 2014:** The phylogeography of Eurasian *Fraxinus* species reveals ancient transcontinental reticulation. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 77: 223–237.
- Hixon M.A., Pacala S.W., Sandin S.A. 2002:** Population regulation: historical context and contemporary challenges of open vs. closed systems. *Ecology* 83: 1490–1508.

- Hoffmannsegg J.C., Link J.H.F. 1809:** Flore Portugaise ou description de toutes les plantes qui croissent naturellement en Portugal avec figures coloriées, cinq planches de terminologi. Berlin, 1. volumes: 1-458 (62).
- Hofmeister J., Mihaljević M., Hosek J. 2014:** The spread of ash (*Fraxinus excelsior*) in some European oak forests: an effect of nitrogen deposition or successional change? *Forest Ecology and Management*, 203: 35–47.
- Horn H. S., MacArthur R.H. 1972:** Competition among fugitive species in a harlequin environment. *Ecology* 53: 749–752.
- Horvat I. 1938:** Biljnosociološka istraživanja šuma u Hrvatskoj. *Glasnik za šumske pokuse*, 6: 127–279.
- Horvat I., Glavač S., Ellenberg H. 1974:** Vegetation Südosteuropas. *Geobotanica selecta*, Bd. IV Gustav Fischer Verlag, Stuttgart. Str. 1-768.
- Hosius B., Leinemann L., Konnerth M., Bergmann F. 2006:** Genetic aspects of forestry in the Central Europe, *Eur J For Res*, 125: 407–417.
- Hubbell S.P. 2001:** The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.
- Hubbell S.P. et al. 1999:** Light gap disturbances, recruitment limitation and tree diversity in a neotropical forest. *Science*, 283: 554–557.
- Hubbell S.P., Foster R.B. 1986:** In *Community Ecology* (eds Diamond J. & Case, T.J.) Harper and Row, New York, str. 314–330
- Hubert J., Cottrell J. 2007:** The Role of Forest Genetic Resources in Helping British Forests Respond to Climate Change. Forestry Commission, 12 str., Edinburgh.
- Huntley, B., Birks, H.J.B. 1983:** An atlas of past and present pollen maps for Europe 0-13000 years ago. Cambridge University Press, Cambridge.
- Huston M., Smith T. 1987:** Plant succession: life history and competition. *Am. Nat.* 130: 168–198.
- Iđožitć M. 2013:** Dendrologija – cvijet, češer, plod, sjeme. Sveučilište u Zagrebu, Šumarski fakultet. Str. 0-671.
- IPCC 2013:** Climate change 2013: The physical science basis. Intergovernmental Panel on Climate Change, Cambridge University Press, Cambridge, UK, str. 1 - 1535.
- Ishida K., Hiura T. 2002:** Mating system and population genetic structure of an androdioecious tree, *Fraxinus lanuginosa* Koidz. (Oleaceae) in northern Japan. *Heredity*, 88:296–301.
- Iszkuło G., Didukh Y., Giertych M., Jasińska A.K., Sobierajska K., Szmyt J. 2012:** Weak competitive ability may explain decline of *Taxus baccata*. *Ann. Forest Sci.*, 69: 705–712.

- James S.C., McLachlan J.S. 2003:** Stability of forest biodiversity. *Nature, Letters to nature*, 423: 635-638.
- Jarne P., Lagoda P.J.L. 1996:** Microsatellites, from molecules to populations and back. *Trends Ecol. Evol.* 11:424-429.
- Jinks R.L., Willoughby I., Baker C. 2006:** Direct seeding of ash (*Fraxinus excelsior* L.) and sycamore (*Acer pseudoplatanus* L.): The effects of sowing date, pre-emergent herbicides, cultivation, and protection on seedling emergence and survival. *Forest Ecology and Management*, 237: 373-386.
- Jones R.C., Steane D.A., Potts B.M., Vaillancourt R.E. 2002:** Microsatellite and morphological analysis of *Eucalyptus globulus* populations. *Can. J. For. Res.* 32:59-66.
- Jonsson M.T., Thor G. 2012:** Estimating coextinction risks from epidemic tree death: affiliate lichen communities among diseased host tree populations of *Fraxinus excelsior*. *PLoS One*, 7, e45701.
- Jovančević M. 1973:** Selekcija i uzgoj šumskog drveća na osnovama njihove spolnosti. Predavanje – Šumarski fakultet Sveučilišta u Zagrebu, str. 1-16.
- Jovanović B. 1953:** O dvema fitocenoza istične Srbije. Zbornik radova SAN XXIX, knjiga 3, Beograd.
- Jovanović B. 1956:** Dendrologija sa osnovama fitocenologije. Skripta, Beograd. Str. 1-495.
- Jovanović B. 1971:** Dendrologija sa osnovama fitocenologije. Beograd. Str. 1-579.
- Jovanović, B., 2000:** Dendrologija. Univerzitetska štampa, Beograd. Str. 1-536.
- Kajba D., Ballian D. 2007:** Šumarska genetika. Šumarski fakultet Zagreb-Šumarski fakultet Sarajevo. Sveučilišni-Univerzitetski udžbenik (Str. 1-283).
- Kajba D., Hrašovec B. 2009:** Klonske sjemenske plantaže hrasta lužnjaka (*Quercus robur* L.) i njihova uloga u očuvanju genofonda u uvjetima klimatskih promjena i povećanih rizika od napada šumskih kukaca. In: (ed.) Matić S., Zbornik radova sa znanstvenog skupa: Šume hrasta lužnjaka u promijenjenim stanišnim i gospodarskim uvjetima HAZU-Centar za znanstveni rad Vinkovci. Str. 143 - 152.
- Kerr G. 1995:** Silviculture of ash in southern England. *Forestry*, 68: 63-70.
- Kerr G., Cahalan C. 2004:** A review of site factors affecting the early growth of ash (*Fraxinus excelsior* L.). *Forest Ecology and Management*, 188: 225-234.

- King R.A., Ferris C. 1998:** Chloroplast DNA phylogeography of *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. *Molecular Ecology*, 7: 1151–1161.
- Kollas C., Körner C., Randin C.F. 2013:** Spring frost and growing season length co-control the cold range limits of broad-leaved trees. *Journal of Biogeography*, 41: 773–783.
- König A.O., Ziegenhagen B., van Dam B.C. et al. 2002:** Chloroplast DNA variation of oaks in western Central Europe and genetic consequences of human influences. *Forest Ecology and Management*, 156: 147–166.
- Konnert M., Fady B., Gömöry D., A'Hara S., Wolter F., Ducchi F., Koskela J., Bozzano M., Maaten T., Kowalczyk J. 2015:** Use and transfer of forest reproductive material in Europe in the context of climate change. *European Forest Genetic Resources Programme, Biodiversity International, Rome, Italy*, str. 16+75.
- Konnert, M., 1999:** Herkunftsüberprüfung mit biochemisch-genetischen Methoden. *Der Weihnachtsbaum*, 5: 4-9.
- Konnert, M., Bergmann, F. 1995:** The geographical distribution of genetic variation of silver fir (*Abies alba*, *Pinaceae*) in relation to a migration history. *Plant Systematics and Evolution*, 196 (1-2): 19-30.
- Kowalski T. 2006:** *Chalara fraxinea* sp. nov. associated with dieback of ash (*Fraxinus excelsior*) in Poland. *Forest Pathology*, 36(4): 264-270.
- Kremer A. 1994:** Diversité génétique et variabilité des caractères phénotypiques chez les arbres forestiers. *Genet. Sel. Evol.* 26(Suppl.1):105–123.
- Kremer A., Kleinschmit J., Cottrell J., Cundall E.P., Deans J.D., Ducouso A., König A.O., Lowe A.J., Munro R.C., Petit R.J., Stephan B.R. 2002:** Is there a correlation between chloroplastic and nuclear divergence, or what are the roles of history and selection on genetic diversity in European oaks? *For. Ecol. Manage.* 156:75–85.
- Kremer D. 2006:** Morfološke razlike između američkoga bijelog jasena (*Fraxinus americana* L.) i pensilvanskoga jasena (*F. pennsylvanica* Marshall) u Hrvatsku. *Šumarski list*, 7/8: 305-318.
- Krüssmann G. 1978:** *Handbuch der Laubgehölze*. Paul Parey Verlag. Berlin. Str. 1-495.
- Kvesić S., Ballian D., Parpan T.V. 2016:** Allozyme variation among European beech (*Fagus sylvatica* L.) stands in Bosnia and Herzegovina. *Ecological And Genetic Studies Of Phytocenoses*, 27(3-4): 5-15.
- Kwit C., Horvitz C., Platt W.J. 2004:** Conserving slow-growing, long-lived tree species: input from the demography of a rare understory conifer, *Taxus floridana*. *Conserv. Biol.* 18: 432–443.

- Lagercrantz U., Ryman N. 1990:** Genetic structure of Norway spruce (*Picea abies*): concordance of morphological and allozymic variation. *Evolution*, 44: 38–53.
- Larsen J.B. 1986a:** Geography variation in silver fir (*Abies alba*) growth rate and frost resistance. *Fortwissenschaftliches Centralblatt, Gottingen*, 105 (5): 396-406.
- Larsen J.B. 1986b:** Das Tannensterben: Eine neue Hypothese zur Klärung des Hintergrundes dieser rätselhaften Komplexkrankheit der Weißtanne (*Abies alba* Mill.). *Fortwissenschaftliches Centralblatt, Gottingen*, 105 (5): 381-396.
- Larsen, C.S. 1945:** Ash flowering audimprovement. *DanskSkovforenings tidskrift*.3: 49-89.
- Larsen, C.S. 1956:** Genetics in Silviculture. Oliver and Boyd, Edinburgh-London.
- Larson, P.R. 1985:** Rachis vascularization and leaflet venation in developing leaves of *Fraxinus pennsylvanica*. *Con. J. Bot* 63:2382-2392.
- Lascoux M., Palmé A.E., Cheddadi R., Latta R. 2004:** Impact of the ice ages on the genetic structure of trees and shrubs. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B*, 359: 197–120.
- Lawrence M.J., Marshall D.F. 1997:** Plant population genetics. In: Maxted N, Ford-Lloyd BV and Hawkes JG (eds) *Plant Genetic Conservation: The In situ Approach*, Chapman & Hall, London, Str. 99-113.
- Ledig F.T. 2000:** Founder effects and the genetic structure of Coulter pine. *J. Hered.* 91:307–315.
- Lefevre F., Koskela J., Hubert J., Kraigher H., Longauer R., Olrik D.C., Schuer S., Bozzano M., Alizoti P., Bakys R., Baldwin C., Ballian D., Black-Samuelsson S., Bednarova D., Bordas S., Collin E., De Cuyper B., de Vries S.M.G., Eysteinson T., Fredl J., Haverkamp M., Ivankovic M., Konrad H., Koziol C., Maaten T., Paino E.N., Oztuk H., Pandeva I.D., Parnuta G., Pilipovič A., Postolache D., Ryan C., Steffenrem A., Varela M.C., Vessella F., Volosyanchuk, R., Westergren M., Wolter F., Yrjana L., Zariņa I. 2013:** Conservation of forest genetic resources at a continental scale: lessons from a pan-European network across 33 countries. *Conservation Biology* 03/2013; 27(2):373-386.
- Lefort F., Brachet S., Frascaria-Lacoste N., Edwards K.J., Douglas G.C. 1999:** Identification and characterization of microsatellite loci in ash (*Fraxinus excelsior* L.) and their conservation in the olives family. *Molecular Ecology* 8: 1088-1090.

- Lenz A., Hoch G., Vitasse Y., Körner C. 2013:** European deciduous trees exhibit similar safety margins against damage by spring freeze events along elevational gradients. *New Phytologist*, 200: 1166–1175.
- Levin D.A. 1981:** Dispersal versus gene flow in plants. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 68: 233–253.
- Liepelt, S., Bialozyt, R., Ziegenhagen, B. 2002:** Wind-dispersed pollen mediates postglacial gene flow among refugia. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 99 (22): 14590–14594.
- Lingelsheim A 1920:** Oleaceae–Oleoideae–Fraxineae. U: Engler A. *Das Pflanzenreich IV*, vol 243, Str. 1–61
- Linnaeus C.1753:** *Species Plantarum, Exhibentes plantas rite cognitatas ad genera relatas.* Tomus I, Laurentius Salvius, Stockholm, vol. I.Str. 1-561.
- Littlewood N.A., Nau B.S., Pozsgai G., Stockan J.A., Stubbs A., Young M.R. 2015:** Invertebrate species at risk from ash dieback in the UK. *Journal of Insect Conservation*, 19: 75–85.
- Loarie S.R., Duffy P.B., Hamilton H., Asner G.P., Field C.B., Ackerly D.D. 2009:** The velocity of climate change. *Nature*, 462: 1052-1055.
- Locket G.H. 1946:** Observations on the colonization of bare chalk. *Journal of Ecology*, 33: 205–209.
- Lohmus A., Runnel K. 2014:** Ash dieback can rapidly eradicate isolated epiphyte populations in production forests: A case study. *Biological Conservation*, 169: 185–188.
- Loidi J. 2004:** Deciduous mixed broad-leaved forests of southwestern Europe. *Tuexenia*, 24: 113–126.
- Lojo A., Balić B. 2011:** Prikaz površina šuma i šumskih zemljišta. In: Lojo, A., Balić, B., Hočevar, M., Vojniković, S., Višnjjić, Č., Musić, J., Delić, S., Treštić, T., Čabaravdić, A., Gurda, S., Ibrahimspahić A., Dautbašić, M., Mujezinović, O.: Stanje šuma i šumskih zemljišta u Bosni i Hercegovini nakon provedene Druge inventure šuma na velikim površinama u periodu 2006 do 2009 godine.
- Loveless M.D., Hamrick J.L. 1984:** Ecological determinants of the genetic structure in plant populations. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 15: 65–95.
- Lynch M. 1994:** *Evolutionary Genetics of Daphnia.* In: Real, A.L. (ed.): *Ecological Genetics.* Princeton University Press, Princeton, New Jersey, str.107-128.
- Manos P.S., Stanford A.M. 2001:** The historical biogeography of Fagaceae: Tracking the tertiary history of temperate and subtropical forests of the

Northern Hemisphere. *International Journal of Plant Sciences*, 162 (6): 77-93.

- Marigo G., Peltier J.-P., Girel J., Pautou G. 2000:** Success in the demographic expansion of *Fraxinus excelsior* L. *Trees*, 15: 1–13.
- Matošević D., Hrašovec B., Pernek M. 2003:** Spread and Character of *Tomostethus nigratus* F. Outbreaks in Croatia during the Last Decade. U: *Ecology, Survey and Management of Forest Insects GTR-NE-311, Proceedings*, str. 39-43.
- Matošević D., Pernek M., Županić M. 2006:** Utjecaj štetne entomofaune na zdravstveno stanje urbanog zelenila Zagreba. *Radovi Šumarskog instituta Jastrebarsko, Zagreb*, 41, 1-2, 141-146.
- Mayol M., Riba M., Cavers S., Grivet D., Vincenot L., Cattonaro F., Vendramin G.G., González-Martínez S.C. 2019:** A multiscale approach to detect selection in nonmodel tree species: Widespread adaptation despite population decline in *Taxus baccata* L. *Evolutionary Applications* 00:1–18. <https://doi.org/10.1111/eva.12838>
- Mayol M., Riba M., González-Martínez S.C., Bagnoli F., de Beaulieu J.L., Berganzo E., Burgarella C., Dubreuil M., Krajmerova D., Paule L., Romsakova I., Vettori C., Vincenot L., Vendramin G.G. 2015:** Adapting through glacial cycles: insights from a long-lived tree (*Taxus baccata*). *New Phytologist*, doi: 10.1111/nph.13496.
- Mekić, F. 2003:** Stanje i perspektive proizvodnje sadnog materijala u rasadnicima Federacije Bosne i Hercegovine. *Zbornih radova, Sarajevo*.
- Mendoza I., Gómez-Aparicio L., Zamora R., Matías L. 2009a:** Recruitment limitation of forest communities in a degraded Mediterranean landscape. *J Veg Sci*, 20: 367-376.
- Mendoza I., Zamora R., Castro J. 2009b:** A seeding experiment for testing tree community recruitment under variable environments: implications for forest regeneration and conservation in Mediterranean habitats. *Biol Conserv*, 142: 1491-1499.
- Merton L.F.H. 1970:** The history and status of the woodlands of the Derbyshire limestone. *Journal of Ecology*, 58: 723–744.
- Michaletz S-T., Cheng D., Kerckhoff A.J., Enquist B.J. 2014:** Convergence of terrestrial plant production across global climate gradients. *Nature*, 512: 39-43.
- Millar C.J., Libby W.J. 1991:** Strategies for conserving clinal, ecotopic and disjunct population diversity in widespread species. In: D.D. Falk and K.E. Holsinger (eds.) *Genetics and Conservation of Rare Plants*, Oxford Press, Oxford. Str. 149-170.

- Mitchell F.J.G. 1990a:** The impact of grazing and human disturbance on the dynamics of woodland in S.W. Ireland. *Journal of Vegetation Science*, 1: 245–254.
- Mitchell F.J.G. 1990b:** The history and vegetation dynamics of a yew wood (*Taxus baccata* L.) in S.W. Ireland. *New Phytologist*, 115: 573–577.
- Mitchell R.J., Bailey S., Beaton J.K., Bellamy P.E., Brooker R.W., Broome A., Chetcuti J., Eaton S., Ellis C.J., Farren J., Gimona A., Goldberg E., Hall J., Harmer R., Hester A.J., Hewison R.L., Hodgetts N.G., Hooper R.J., Howe L., Iason G.R., Kerr G., Littlewood N.A., Morgan V., Newey S., Potts J.M., Pozsgai G., Ray D., Sim D.A., Stockan J.A., Taylor A.F.S., Woodward S. 2014:** The Potential Ecological Impact of Ash Dieback in the UK. JNCC Report No. 483 Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK. Str. 1-222.
- 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, *Mol Ecol* 11: 377–385.
- Morand-Prieur M.E., Raquin C., Shykoff J.A., Frascaria-Lacoste N. 2003:** Males outcompete hermaphrodites for seed siring success in controlled crosses in the polygamous *Fraxinus excelsior* (Oleaceae). *American Journal of Botany* 90: 949–953.
- Morgenstern E. K., 1996:** Geographic Variation in Forest Trees, University of British Columbia, str. 209.
- Mrkva R. 1965:** Prispěvek k morfologii, bionomii a poznání parazitu pilatky jasanové (*Tomostethus nigritus* F.). U: Práce výzkumných ústavů lesnických, ČSSR: Zbraslav-Strnady, svazek 30, 35–64.
- Müller-Starck G. 1991:** Genetic processes in seed orchards. In: Giertych, M., Mátyás, C. (Ed.): *Genetics of Scots Pine*. Elsevier, Amsterdam, str. 147–162.
- Münch E., Dietrich V. 1925:** Kalkeschén und Wassereschen. *Forstliche Wochenschrift Silva*, 13: 129–135.
- Muona, O., Harju, A., Kärkkäinen, K., 1988:** Genetic comparison of natural and nursery grown seedlings of *Pinus sylvestris* using allozymes, *Scand. J. of Forest. Res.*, 3:37–46.
- Myking T., Vakkari P., Skrøppa T. 2009:** Genetic variation in northern marginal *Taxus baccata* L. populations. Implications for conservation. *Forestry*, 82: 529–539.
- Namkoong G. 1998:** Forest genetics and conservation in Europe. In: Turok, J., Palmberg-Lerche C., Skrøppa T., Ouédraogo A.S. (Eds.), *Conservation*

- of forest genetic resources in Europe. International Plant Genetic Resources Institute, Rome, Italy, str. 1-57.
- Neale D.B., Adams W.T. 1981:** Inheritance of isozyme variants in seed tissues of balsam fir (*Abies balsamea*). Can. Jor. Bot., 59: 1285-1291.
- Nei M. 1978:** Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. Genetics 89: 583-590.
- Nikolić T. 2013:** Sistematska botanika - raznolikost i evolucija biljnog svijeta. Alfa d.d., Zagreb, str. 742-746.
- Nordborg M. 2001:** Coalescent theory. In: Handbook of Statistical Genetics (eds Balding D., Bishop M., Cannings C.), str. 179-212.
- Pacala S.W., Rees M. 1998:** Field experiments that test alternative hypotheses explaining successional diversity. Am. Nat. 152: 729-737.
- Pacalaj M., Longauer R., Krajmerová D., Gömöry D. 2002:** Effect of site altitude on growth and survival of Norway spruce (*Picea abies* L.) provenances on the Slovak plots of IUFRO experiment 1972. Journal of Forest Science, 48(1): 16-26.
- Palmé A.E., Semerikov V., Lascoux M. 2003a:** Absence of geographical structure of chloroplast DNA variation in willow, *Salix caprea* L. Heredity, 91: 465-474.
- Palmé A.E., Su Q., Rautenberg A., Manni F., Lascoux M. 2003b:** Postglacial recolonization and cpDNA variation of silver birch, *Betula pendula*. Molecular Ecology, 12: 201-212.
- Palmé A.E., Vendramin G.G. 2002:** Chloroplast DNA variation, postglacial recolonization and hybridization in hazel, *Corylus avellana*. Molecular Ecology, 11: 1769-1780.
- Pautasso M., Aas G., Queloz V., Holdenrieder O. 2013:** European ash (*Fraxinus excelsior*) dieback – A conservation biology challenge. Biological Conservation, 158: 37-49.
- Pearsall W.H. 1938:** The soil complex in relation to plant communities. II. Characteristic woodland soils. Journal of Ecology: 26: 194-209.
- Pearson R.G., Dawson T.P. 2003:** Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? Global Ecol Biogeogr, 12: 361-371.
- Pearson R.G., Dawson T.P., Berry P.M., Harrison P.A. 2002:** SPECIES: a spatial evaluation of climate impact on the envelope of species. Ecol Model, 154: 289-300.
- Peñuelas J., Ogaya R., Boada M., Jump A.S. 2007:** Migration, invasion and decline: changes in recruitment and forest structure in a warming-linked

- shift of European beech forest in Catalonia (NE Spain). *Ecography*, 30: 829-837.
- Petit J.R., Hampe A. 2006:** Some evolutionary consequences of being a tree. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 37: 187-214.
- Petit J.R., Csaikl U.M., Bordács S., Burg K., Coart E., Cottrell J., Van Dam, B., Deans, J.D., Dumolin-Lapegues S., Fineschi S., Finkeldey R., Gillies A., Glaz I., Goicoechea P.G., Jensen J. S., König A. O., Lowe A.J., Madsen S.F., Matyás C., Munro R.C., Olalde, M., Pemonge M.H., Popescu F., Slade D., Tabbener H., Turchini D., De Vries, S.G.M., Ziegenhagen G., Kremer A. 2002a:** Chloroplast DNA variation in European white oaks. Phylogeography and patterns of diversity based on data from over 2600 populations. *Forest Ecology and Management*, 156: 5-26.
- Petit, R.J., Brewer, S., Bordacs, S., Burg, K., Cheddadi, R., Coart, E., Cottrell, J., Csaikl, U.M., Van Dam, B.C., Deans, J.D., 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.M.G., Ziegenhagen, B., De Beaulieu, J.L., Kremer, A. 2002b:** Identification of refugia and postglacial colonization routes of European white oaks based on chloroplast DNA and fossil pollen evidence. *Forest Ecology and Management*, 156(1-3):49-74.
- Petit J.R., Latouche-Halle C., Pemonge M.H., Kremer A. 2002c:** Chloroplast DNA variation of oaks in France and the influence of forest fragmentation on genetic diversity. *Forest Ecology and Management*, 156: 115-129.
- Petit R.J., Aguinagalde I., de Beaulieu J.L., Bittkau C., Brewer S., Cheddadi R., Ennos R, Fineschi S., Grivet D., Lascoux M., Mohanty A., Müller-Starck G., Demesure-Musch B., Palmé A., Martín J.P., Rendell S., Vendramin G.G. 2003:** Glacial refugia: hotspots but not melting pots of genetic diversity. *Science*, 300: 1563-1565.
- Petrović N., Glavendekić M. 2009:** Štetočine jasena (*Fraxinus* spp) i njihov ekonomski značaj u šumarstvu i hortikulturi. U: VI Kongres o zaštiti bilja sa simpozijumom o biološkom suzbijanju invazivnih organizama, Zlatibor, Zbornik sažetaka, 99-100.
- Picard J.F. 1982:** Contribution a l'étude de la biologie florale et de la fructification du Frêne Commun (*Fraxinus excelsior* L.). *Revue Forestière Française* 34: 97-107.
- Picard J.F. 1982:** Contribution à l'étude de la biologie florale et de la fructification du frêne commun (*Fraxinus excelsior* L.). *Revue Forestière Française*, 34: 97-107.

- Pigott M.E., Pigott C.D. 1959:** Stratigraphy and pollen analysis of Malham Tarn and Tarn Moss. *Field Studies*, 1: 84–101.
- Pintarić K. 2002:** Šumsko-uzgojna svojstva i život važnijih vrsta šumskog drveća. UŠIT Sarajevo, str. 1-221.
- Piovesan G., Presutti Saba E., Biondi F., Alessandrini A., Di Filippo A., Schirone B. 2009:** Population ecology of yew (*Taxus baccata* L.) in the Central Apennines: spatial patterns and their relevance for conservation strategies. *Plant Ecol* 205: 23-46.
- Plúra A., Heuertz M. 2003:** EUFORGEN technical guidelines for genetic conservation and use for common ash (*Fraxinus excelsior*). Tech. rep., Bioversity International.
- Pollak E. 1987:** On the theory of partially inbreeding finite populations. I. Partial selfing. *Genetics* 117:353–360.
- Popert A.H. 1950:** Contributor to symposium on ash as a forest tree. *Forestry*, 23: 117–122.
- Pritchard J.K., Stephens M., Donnelly P. 2000:** Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, 155:945–959.
- Puri G.S. 1948:** The ash-oak woods of the English Lake District. *Journal of the Indian Botanical Society*, 27: 211–227.
- Rackham O. 2014:** The Ash Tree. Little Toller, Fratrum, UK.
- Rajora O.P., Mosseler A. 2001:** Challenges and opportunities for conservation of forest genetic resources. *Euphytica*, 118:197–212.
- Raquin C., Jung-Muller B., Dufour J., Frascaria-Lacoste N. 2002:** Rapid seedling obtaining from European ash species *Fraxinus excelsior* (L.) and *Fraxinus angustifolia* (Vahl.). *Annals of Forest Science*, 59: 219–224.
- Raymond M., Rousset F. 1995:** GENEPOP (Version 1.2): population genetics software for exact tests and ecumenism. *Journal of Heredity* 86: 248-249.
- Rees M., Condit R., Crawley M., Pacala S., Tilman D. 2001:** Long term studies of vegetation dynamics. *Science*, 293: 650–655.
- Rohmeder E. 1967:** Beziehungen zwischen Frucht-bzw. Samenerzeugung und Holzerzeugung der Waldbaume. *Allgemeine Forst Zeitschrift*, 22: 33–39.
- Rohmeder-Schönbacha, H. 1959:** Genetik und Züchtung der Waldbäume. P.Parey Verlag, Hamburg und Berlin, Str. 1-338.
- Rudski I. 1949:** Ekskurzija na Žljeb i Mokru planinu. Prirodnjački muzej Srpske zemlje, 25, Beograd.

- Santamour F.S. 1981:** Flavonoids and coumarins in *Fraxinus* and their potential utility in hybrid verification. Proceedings of the 27th Northeast Forest Tree Improvement Conference.
- Sanz R., Pulido F., Nogués-Bravo D. 2009:** Predicting mechanisms across scales: amplified effects of abiotic constraints on the recruitment of yew *Taxus baccata*. *Ecography*, 32: 993–1000.
- Savolainen O., Pyhäjärvi T., Knürr T. 2007:** Gene flow and local adaptation in trees. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 38: 595–619.
- Savolainen O., Kuittinen H. 2000:** Small population processes. In: Young A., Boshier D., Boyle T. (eds.) *Forest conservation genetics, principles and practice*, CABI Publishing, Oxon, Str. 91–100
- Schirone B., Ferreira R., Vessella F., Schirone A., Piredda R., Simeone M.C. 2010a:** *Taxus baccata* in the Azores: relict form at risk of imminent extinction. *Biodiversity and Conservation*, 19(6): 1547–1565.
- Schober R. 1987:** Ertragstabeln wichtiger Baumarten, J. D. Saurerländer. Frankfurt am Main, Str. 1–166.
- Schoen D.J., Brown A.D.H. 1991:** Intraspecific variation in population gene diversity and effective population size correlates with the mating system in plants. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 88: 4494–4497.
- Schwendtner O. 2011:** Supervivencia y crisis del tejo (*Taxus baccata* L) en el área cantábrica. In: II Jornadas del Tejo en el Mediterráneo Occidental (Caritat A, ed). Delegació en la Garrotxa de la Institució Catalana de Historia Natural i Fundació Estudis Superiors d'Olot (Girona, Spain). Str. 43–49.
- Sinnott E. W. 1935:** Botany. Principles and Problems, 3rd edition. New York/London, McGraw-Hill Book Comp. Str. 1–525.
- Slade D., Skvorc Z., Ballian D., Gracan J., Papes D. 2008:** The chloroplast DNA polymorphisms of White Oaks of section *Quercus* in the Central Balkans. *Silvae Genetica* 57 (4–5): 227–234.
- Stefanović V. 1964:** Šumska vegetacija na verfenskim pješčarima i gliccima jugoistočne Bosne. *Radovi Šumarskog fakulteta i Instituta u Sarajevu*, 9(3): 1–86.
- Stefanović V. 1977:** Fitocenologija sa pregledom šumskih fitocenoza Jugoslavije. Zavod za udžbenike Sarajevo, str. 1–283.
- Stefanović, V., Beus, V., Burlica, C., Dizdarević, H., Vukorep, I. 1983:** Ekološko-vegetacijska rejonizacija Bosne i Hercegovine. Posebno izdanje br.17. Sarajevo.

- Stewart J.R., Lister A.M. 2001:** Cryptic northern refugia and the origins of the modern biota. *Trends Ecol. Evol.* 16: 608–613.
- Strestil S., Sammonil P. 2006:** Ecological valence of expanding European ash (*Fraxinus excelsior* L.) in the Bohemian Karst (Czech Republic). *Journal of Forest Science*, 52: 293–305.
- Sutherland B.G., Belaj A., Nier S., Cottrell J.E., Vaughan S.P., Hubert J., Russell K. 2010:** Molecular biodiversity and population structure in common ash (*Fraxinus excelsior* L.) in Britain: implications for conservation. *Mol Ecol*, 19: 2196–2211.
- Svenning J-C., Skov F. 2004:** Limited filling of the potential range in European tree species. *Ecol Lett*, 7: 565–573.
- Sykes M.T., Prentice I.C., Cramer W. 1996:** A bioclimatic model for the potential distributions of north European tree species under present and future climates. *J Biogeogr*, 23: 203–233.
- Šilić, Č. 2005:** Atlas dendroflora (drveće i grmlje) BiH. Izd.-Čitluk: Matica Hrvatska: Franjevačka kuća Masna luka (Edicija Priroda BiH; knj. 2).
- Šiljak-Yakovlev S., Temunović M., Robin O., Raquin C., Frascaria-Lacoste N. 2014:** Molecular–cytogenetic studies of ribosomal RNA genes and heterochromatin in three European *Fraxinus* species. *Tree Genetics & Genomes*, 10: 231–239.
- Taberlet P., Fumagalli L., Wust-Saucy A.G., Cosson J.F. 1998:** Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular Ecology*, 7: 453–464.
- Takhtajan A. 1997:** Diversity and Classification of Flowering Plants. Columbia University Press, New York. Str. 1–643.
- Takhtajan A.L. 1967:** Sistema i filogeniia tsvetkovykh rastenii (Systema et Phylogenia Magnoliophytorum). Soviet Science Press, Leningrad & Nauka, Moscow. Str. 1– 611.
- Tal O. 2006:** Comparative flowering ecology of *Fraxinus excelsior*, *Acer platanoides*, *Acer pseudoplatanus* and *Tilia cordata* in the canopy of Leipzig's floodplain forest. PhD thesis, University of Leipzig, Leipzig, Germany.
- Tal O. 2011:** Flowering phenological pattern in crowns of four temperate deciduous tree species and its reproductive implications. *Plant Biology*, 13 (Suppl. 1): 62–70.
- Tapper P.-G. 1996:** Tree dynamics in a successional *Alnus-Fraxinus* woodland. *Ecography*, 19: 237–244.
- Thomas P.A. 2016:** Biological Flora of the British Isles: *Fraxinus excelsior*. *Journal of Ecology*, 104: 1158–1209.

- Thomas P.A., Garcia-Marti X. 2015:** Respose of European yew to climate change: a review. *Forest Systems*, 24(3): eR01, Str. 11.
- Thomasset M., Fernandez-Manjarres J.F., Douglas G.C., Bertolino P., Frascaria-Lacoste N., Hodkinson T.R. 2012:** Assignment testing reveals multiple introduced source populations including potential ash hybrids (*Fraxinus excelsior* × *F. angustifolia*) in Ireland. *European Journal of Forest Research*, 132: 195–209.
- Thomasset M., Hodkinson T.R., Restoux G., Frascaria-Lacoste N., Douglas G.C., Fernandez-Manjarres J.F. 2014:** Thank you for not flowering: conservation genetics and gene flow analysis of native and non-native populations of *Fraxinus* (*Oleaceae*) in Ireland. *Heredity*, 112: 596–606.
- Thompson J.D. 2005:** *Plant evolution in the Mediterranean*. Oxford, UK: Oxford University Press. Str. 1- 304.
- Tilman D. 1994:** Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology* 75: 2–16.
- Tilman D. 2000:** *Plant Strategies and the Dynamics and Structure of Plant Communities*. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.
- Tinner W., Hubschmid P., Wehrli M., Ammann B., Conedera M. 1999:** Long-term forest fire ecology and dynamics in southern Switzerland. *Journal of Ecology*, 87: 273–289.
- Tomaru N., Mitsutsuji T., Takahashi M., Tsumura Y., Uchida K., Ohba K. 1997:** Genetic diversity in *Fagus crenata* (Japanese beech): influence of the distributional shift during the late-Quaternary. *Heredity*, 78: 241–251.
- Tucović, A. 1979:** *Genetika sa oplemenjivanjem biljaka*. Izdavačko preduzeće Građevinska knjiga, Beograd.
- Tutin T.G., Heywood V.H., Burges N.A., Moore D.M., Valentine D.H., Walters S.M., Webb D.A. 1972:** *Flora Europaea*. Vol. 3. Cambridge Univ. Press, Cambridge, U.K.
- Tzedakis P.C., Lawson I.T., Frogley M.R., Hewitt G.M., Preece R.C. 2002.** Buffered tree population changes in a Quaternary refugium: evolutionary implication. *Science* 297: 2044–2047.
- Valladares F., Pearcy R.W. 2002:** Drought can be more critical in the shade than in the sun: a field study of carbon gain and photo-inhibition in a Californian shrub during a dry El Nino year. *Plant Cell Environ.*, 25: 749–759.
- Vamosi J.C., Vamosi S.M. 2005:** Present day risk of extinction may exacerbate the lower species richness of dioecious clades. *Divers. Distrib.*, 11: 25–32.

- Vendramin G.G., Degen B., Petit R.J., Anzidei M., Madaghiele A., Ziegenhagen B. 1999:** High level of variation at *Abies alba* chloroplast microsatellite loci in Europe, *Molecular – Ecology*, 8 (7): 1117-1126.
- Vendramin, G.G., Anzidei, M., Madaghiele, A., Sperisen, C., Bucci, G. 2000:** Chloroplast microsatellite analysis reveals the presence of population subdivision in Norway spruce (*Picea abies* Karst.). *Genome*, 43: 68-78.
- Vidaković M. 1963:** Sjemenska plantaža poljskog jaseuna *Fraxinus angustifolia* Vahl. u Lipovljanima. Topola (I-VI): 27-34.
- Vidaković M. i Krstinić A. 1985:** Genetika i oplemenjivanje šumskog drveća. Sveučilišna naklada Liber - Zagreb.
- Vidaković M. Kajba D., Bogdan S., Podnar V., Bečarević J. 2000:** Estimation of genetic gain in a progeny trial of pedunculate oak (*Quercus robur* L.). *Glasnik za šumske pokuse* 37: 275-381.
- Walker M.J.C. 1995:** Climatic changes in Europe during the last glacial/ interglacial transition. *Quat. Intl.* 28: 63-76.
- Wallander E. 2001:** Evolution of wind-pollination in *Fraxinus* (*Oleaceae*), an ecophylogenetic approach. PhD thesis, Göteborg University, Sweden.
- Wallander E. 2008:** Systematics of *Fraxinus* (*Oleaceae*) and evolution of dioecy. *Plant Systematics and Evolution*, 273: 25-49.
- Wardle P. 1959:** The regeneration of *Fraxinus excelsior* in woods with a field layer of *Mercurialis perennis*. *Journal of Ecology*, 47: 483-497.
- Wardle P. 1961:** Biological Flora of the British Isles: *Fraxinus excelsior* L. *Journal of Ecology*, 49: 739-751.
- Watt A.S. 1925:** On the ecology of British beechwoods with special reference to their regeneration: part II, sections II and III. The development and structure of beech communities on the Sussex Downs. *Journal of Ecology*, 13: 27-73.
- WCSP (2021).** 'World Checklist of Selected Plant Families. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. Published on the Internet; <http://wcsp.science.kew.org/> Retrieved 7 August 2021.'
- Weber-Blaschke G., Heitz R., Blaschke M., Ammer C. 2008:** Growth and nutrition of young European ash (*Fraxinus excelsior* L.) and sycamore maple (*Acer pseudoplatanus* L.) on sites with different nutrient and water statuses. *European Journal of Forest Research*, 127: 465-479.
- Weiser F. 1995:** Beitrag zur Existenz von Ökotypen bei gemeiner Esche (*Fraxinus excelsior* L.). *Forstarchiv*, 66: 251-257.

- 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 microsatellites. *Šumarski list* 5–6: 263–271.
- Willis K.J., Rudner E., Sumegi P. 2000:** The full glacial forests of central and southeastern Europe. *Quat. Res.* 53: 203–213.
- Young A., Boyle T., Brown T. 1996:** The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends Ecol. Evol.*, 11: 413–418.
- Zanetto A., Kremer A. 1995:** Geographical structure of gene diversity in *Quercus petraea* Matt. Liebl. I. Monolocus patterns of variation. *Heredity*, 75: 506–517.
- Zhu K., Woodall C.W., Clark J.S. 2012:** Failure to migrate: lack of tree range expansion in response to climate change. *Glob Change Biol*, 18: 1042–1052.
- Ziehe M., Gregorius H.R., Glock H., Hattemer H.H., Herzog S. 1989:** Gene resources and gene conservation in forest trees: General concept. In: Scholc, F., Gregorius, H. R., Rudin, D. (ed.): *Genetic Effects of Air Pollutants in Forest Tree Populations*, Springer-Verlag, Berlin, str. 173–185.
- Ziehe M., Gregorius H.R., Herzog S. 1995:** Populationsgrösse, genetische Variation and Anpassung – Betrachtungen zu Risiken für die forstliche Praxis bei der Bestandesbegründung. *Mitt. Forstl. Vers. Anstalt Rheinland-Pfalz* 34: 180–201.



Slika 74. Jasen kresan za lisnik kod Posušja - poznat kao i kamena šuma
(foto: Dalibor Ballian)

10. SAŽETAK

Bijeli jasen (*Fraxinus excelsior* L.) je šumsko drvo rasprostranjeno u većem dijelu Europe, od Atlantskog oceana do rijeke Volge i Kavkaza na istoku, te od južnog dijela Skandinavije do Sredozemnog mora. Pionirska je vrsta koja se javlja u mješovitim listopadnim šumama ravnica i brdovitim područja, kao i u planinskim područjima do 1.500 m nadmorske visine. U Bosni i Hercegovini je u posljednjim decenijama primijećeno spontano širenje bijelog jasena dominantno na napuštenim područjima koja su kultivirana u prošlosti. Bijeli jasen se obično javlja u malim skupinama ili kao pojedinačno stablo. Ulazi u sastav ekološki veoma diferenciranih šumskih zajednica, koje su zastupljene u cijeloj Bosni i Hercegovini, osim južnog i jugozapadnog dijela zemlje, jer slabo podnosi dugotrajnu sušu. Pretežno raste na mezofilnim staništima, obično u vrtačama i uz šumske potoke, a u Hercegovini na sjevernim ekspozicijama i višim nadmorskim visinama na bogatijim tlima. Najpoznatija nalazišta su na području središnje Bosne gdje gradi specifične fitocenoze sa gorskim javorom, poznate kao ilirska šuma javora i jasena *Aceri-Fraxinetum illyricum*. Premda nije zastupljen u velikom broju, bijeli jasen ima veliki šumsko-gospodarski značaj zbog kvalitetnog drveta.

U Bosni i Hercegovini bijeli jasen je dobro zastupljen u mješovitim šumama. Trenutno, u bosanskohercegovačkim šumama nema značajnu zastupljenost na većim površinama te je u zadnjoj inventuri šuma naveden u kategoriji plemenitih listača. Ipak, u stalnoj potražnji za sjemenom bijelog jasena u Bosni i Hercegovini se često ne vodi računa o provenijencijama sjemena, odnosno njegovom podrijetlu. Na taj se način uništava dragocjeni autohtoni genofond jasena, iako Bosna i Hercegovina ima predispozicije za njegovo uspješno korištenje. Neadekvatan odabir sjemena može dovesti do genetičkog zagađenja i narušavanja autohtonih populacija kroz proces introgresije.

Distribucija spolnosti kod bijelog jasena je kompleksna. Bijeli jasen može razviti samo muške ili ženske cvijetove, ili samo jednospolne cvati ili čak hermafroditne cvjetove. Kod bijelog jasena je potvrđena istinska morfološka i funkcionalna genetički

uvjetovana triecija kao stabilan reproduktivni sistem. S obzirom na specifičnosti ispoljavanja spolnosti kod bijelog jasena, prilikom rada s ovom vrstom potrebno je provoditi i ciljanu selekciju. Prilikom podizanja plantaža i selekcije fenotipski najboljih stabla, tzv. plus stabla, potrebno je voditi računa i o spolnosti.

Najveća prijetnja vrstama jasena trenutno je gljiva *Hymenoscyphus fraxineus*, također poznata kao *Chalara fraxinea* (ime koje označava aseksualni stadij), koja se raširila cijelom Europom, te direktno ili indirektno već uništila oko 90% stabala jasena. Jedina mogućnost zaštite ove vrijedne vrste u izmijenjenoj gospodarsko-ekološkoj situaciji, leži u primjeni najsuvremenijih metoda molekularno-genetičke identifikacije populacija te formiranju *in situ* i *ex situ* arhiva i osiguranju genetički kvalitetnog reprodukcijuskog materijala.

Cilj istraživanja spolnosti jasena je bio upotreba rezultata istraživanja u aktivnostima selekcije reprodukcijuskog materijala. Sakupljanje materijala je provedeno na širem području Bosne i Hercegovine. Prikupljen je materijal tri autohtone vrste jasena (*F. excelsior*, *F. ornus* i *F. angustifolia*), a dodatno je analiziran i alohtoni pensilvanski jasen (*F. pennsylvanica*). Na stablima jasena su registrirana tri različita tipa cvijeta (ženski, muški i hermafroditni) kao i njihove različite kombinacije.

Zbirno za sve uzorkovane populacije je utvrđeno da su kod crnog jasena prisutni samo muški (82,2%) i hermafroditni cvjetovi (17,8%), kod pensilvanskog muški (24,3%) i ženski cvjetovi (75,7%), dok je kod bijelog i poljskog jasena utvrđeno prisustvo sva tri tipa cvijeta. Kod bijelog jasena je zabilježeno 19,3% muških, 22,5% ženskih i 58,1% hermafroditnih cvjetova, a kod poljskog jasena 3,3% muških, 57,6% ženskih i 39,1% hermafroditnih cvjetova.

Udio muških cvjetova je najveći kod crnog jasena, slijedi pensilvanski, bijeli pa poljski jasen. Udio ženskih cvjetova je najveći kod pensilvanskog jasena, slijedi poljski pa bijeli, dok kod crnog jasena nisu utvrđeni ženski cvjetovi. Udio hermafroditnih jedinki je najveći kod bijelog jasena, slijedi poljski pa crni jasen, dok kod pensilvanskog jasena nije utvrđen ovaj tip cvijeta.

Pri šumsko-uzgojnim aktivnostima na bijelom jasenu potrebno je voditi računa o spolnosti, te težiti uravnoteženom odnosu

spolova u populaciji u cilju očuvanja njihove specifične genetičke strukture. Utvrđene razlike među istraživanim populacijama osiguravaju dobru polaznu osnovu za buduće aktivnosti oplemenjivanja i očuvanja genetičke strukture ovih vrsta. Također, potrebno je obratiti dodatnu pažnju na crni jasen, relativno zapostavljenu vrstu, s obzirom na njegov potencijalni značaj u kontekstu klimatskih promjena, koji može imati značajnu ulogu pionirske vrste za pošumljavanje krša, prirodno i antropogeno degradiranih zemljišta, saniranje bujica te biti od značaja za pčelarstvo.

Također, provedena je analiza genetičke varijabilnost unutar i među populacijama bijelog jasena u Bosni i Hercegovini, u cilju identifikacije autohtonih populacija na molekularno-genetičkoj razini. Ukupno je analizirano 10 populacija ravnomjerno raspoređenih po Bosni i Hercegovini, sa 232 stabla, uz uporabu šest visoko polimorfni mikrosatelitnih lokusa. Njihovom primjenom je u populacijama detektirana visoka polimorfnost, sa prosječno 10,2 alela po populaciji, uz srednju proporciju heterozigota od 0,542 i genetički diverzitet sa veličinom od 0,789. Analiza inbridinga pokazala je vrijednost 0,312, što ukazuje na veliku prisutnost inbridinga u istraživanim populacijama bijelog jasena. U ovom istraživanju smo dobili jako nisku vrijednost diferencijacije između populacija, sa vrijednosti od $F_{ST} = 0,023$ ukupnog genetičkog diverziteta. Bijeli jasen je u ovom istraživanju provedenom na uzorku od deset prirodnih populacija u Bosni i Hercegovini pokazao veliku genetičku varijabilnost. Sve populacije pokazuju prisustvo velikog broj homozigota, a to možemo povezati sa pojavom i visoke stope inbridinga, mnogo više nego što se očekuje kod stranooplodnih vrsta. Distribucija genetičke varijabilnosti je samo djelomično povezana sa udaljenosti između istraživanih populacija. Ukupna genetička diferencijacija je prilično niska i sukladna je sličnim istraživanjima u Europi, i vrlo vjerojatno je povezana sa slabim barijerama u protoku gena između populacija. Također, tlo nije pokazalo presudan utjecaj na genetičku varijabilnost i grupiranje populacija, za razliku od klimatskih čimbenika. Korelacijom mikrosatelitnih podataka i osnovnih parametara klime, obični jasen je podijeljen u dvije grupe. Prva grupa je Panonska, sa dvije populacije koje svakako svojom pozicijom pripadaju panonskom bazenu (Podgradci

i Brezik), a druga je Mezijska, sa tri populacije istočne Bosne (Sutjeska, Srebrenica i Stupari). Ostalih pet istraživanih populacija nisu pokazale pripadnost grupama te predstavljaju samostalne genetičke jedinice. Tako se unutar područja koja pripada Panonskom bazenu, kao i unutar Mezijskog, može koristiti sjemenski i sadni materijal bez rizika od genetičkog zagađenja lokalnih populacija. Za ostale populacije, kod kojih nije primijećeno grupiranje, preporučuje se uporaba sjemena iz lokalnih populacija. Dobivena varijabilnost nije toliko karakteristična za zapadnu i jugoistočnu Europu, nego je manje-više tipična za zapadno balkansko područje, te stoga ne bi trebalo uvoziti sjeme bijelog jasena iz tih područja da se ne bi ugrozila autohtona genetička struktura u prirodnim populacijama, već u procesima umjetne obnove treba koristiti lokalne genetičke resurse, odnosno lokalni reprodukcijски materijal. Gospodarenje ovom vrstom, posebno u procesu obnove, je često vrlo otežano. Osnovni razlog je u tome što jasen ima vrlo kompleksan sustav spolnosti, te u prirodi možemo naći dvodome ženske i muške jedinice, kao i hermafroditne. Poznavanje spolnosti bijelog jasena je izrazito važno u gospodarenju ovom vrstom.

Jedan od ciljeva ovog rada je da na primjeru bijelog jasena prikaže mogućnost uporabe koeficijenta inbridinga ili fiksacijskog indeksa kao parametra koji može da definira buduće uzgojno-gospodarske aktivnosti na obnovi prirodnih sastojina. Šumsko drveće, kao što je bijeli jasen, u svojim populacijama ima stalno prisustvo genetičkog drifta, te tako i inbridinga. To je posebno slučaj kod vrsta koje se javljaju u malim izoliranim sastojinama. Posebno je značajno da je često prisutan kod pionirskih vrsta šumskog drveća te kod vrsta sa specifičnom reprodukcijom, kao što je bijeli jasen. S obzirom da inbriding svoje najjače efekte ima u malim ili izoliranim populacijama, dovoljno je da se iz reprodukcijskog ciklusa isključi samo jedna ili nekoliko jedinki i da se pojave tako velike i nesagledive posljedice u genetičkoj strukturi te populacije. Pojava reprodukcije u srodstvu povećava pojavljivanje genetičke depresije, što se vrlo često odražava na fenotip i smanjenje heterogenosti populacije, što ostavlja trajne posljedice na potomstvo. To za posljedicu ima povećanje učestalosti praznog sjemena te opću slabost i depresivnost

prirodnog podmlatka. Poseban problem kod bijelog jasena je i pojava dormantnosti sjemena koje preleži do dvije godine prije nego počne da klija. Takvo sjeme je izloženo mnogim štetnim djelovanjima, što se može odraziti na stanje populacije.

S obzirom na prisustvo inbridinga, kod bijelog jasena je ograničena mogućnost primjene uobičajenih uzgojno-gospodarskih mjera u populacijama, prije svega u obimu zahvata u procesu obnove. U obnovi je potrebno koristiti veći broj stabala koja služe kao sjemenjaci kao i oprez tijekom provođenja zahvata, da se ne naruši već vrlo labilna struktura populacije. U slučaju populacija u kojim su vrijednosti fiksacijskog indeksa bliske ili jednake nuli, zahvat bi trebao biti nešto umjereniji od prethodnog, jer su populacije bliske uravnoteženom stanju. Ako su, pak, u pitanju populacije sa negativnim vrijednostima fiksacijskog indeksa, tada zahvat u populaciji može biti nešto slobodniji.

Prema dobivenim rezultatima istraživanja, osnovni pravac gospodarskog djelovanja bi trebao biti usmjeren na povećanje heterozigotnosti s obzirom da izravno utječe na višu toleranciju i otpornost populacija na negativna djelovanja.

Cilj drugog provedenog istraživanja je bio da se uporabom neutralnih DNK markera (mikrosatelita), kao alata za proučavanje genetske varijabilnosti, pokaže grupisanje populacija bijelog jasena u Italiji i Bosni i Hercegovini prema genetičkoj sličnosti. Istraživanje je provedeno na 41 prirodnoj populaciji jasena: 31 populaciji u sjevernoj Italiji, a 10 u Bosni i Hercegovini. Odbrane su autohtone populacije dovoljno velike da spriječe pojavu križanja u srodstvu. Dodatno, analizirane su ekološke karakteristike lokaliteta sakupljanja i definirane su homogene regije. Unatoč niskoj diferencijaciji, ipak su populacije iz Italije odvojene od onih iz Bosne i Hercegovine. Genetička diferencijacija među populacijama iz Italije i dalje je bila prilično niska; samo 5% ukupne genetičke varijabilnosti moglo se dodijeliti međupopulacijskoj varijabilnosti. U sjevernoj Italiji postoji samo jedan haplotip, karakterističan za Italiju, Francusku i Švicarsku, međutim utvrđene su četiri regije genetički homogene za bijeli jasen. Preklapanje genetičkih podataka sa ekološkim je omogućilo podjelu sjeverne Italije na šest regiona sa provenijencijama.

Zbog svega navedenog, kroz provođenje uzgojno-gospodarskih mjera treba voditi računa o sljedećem: 1) odrediti optimalan broj biljaka u procesu prirodne obnove; 2) kod umjetne obnove strogo se pridržavati korištenja sjemena sabranoga sa što više stabala ravnomjerno raspoređenih u populaciji, kao i uporabe sjemena sabranog u različitim godinama u sastojini, kako bi se smanjilo moguće štetno djelovanje usmjerenog križanja i pojave inbridinga te bolje očuvala genetička struktura populacije; 3) održavati što je moguće veću heterogenost mlade populacije, te je potrebno omogućiti prirodnoj selekciji da eliminiira što više neprilagođenih jedinki iz populacije; 4) prirodnu i umjetnu obnovu populacija bijelog jaseuna bi trebalo pratiti povremenim genetičkomolekularnim istraživanjima u populacijama.



Slika 75. Jasenov šubarak (foto: Dalibor Ballian)

11. SUMMARY

Common ash (*Fraxinus excelsior* L.) is a forest tree distributed in most of Europe, from the Atlantic Ocean to the Volga river and the Caucasus in the east, and from the southern part of Scandinavia to the Mediterranean Sea. It is a pioneer species that occurs in mixed deciduous forests of plains and hilly areas, as well as in mountainous areas up to 1,500 m above sea level. In Bosnia and Herzegovina, spontaneous spread of common ash has been observed in recent decades, predominantly in abandoned areas cultivated in the past. It usually occurs in small groups or as a single tree. It is part of ecologically highly differentiated forest communities, which are present throughout Bosnia and Herzegovina, except the southern and southwestern part of the country, because it does not tolerate prolonged drought. It grows mainly on mesophilic habitats, usually in sinkholes and along forest streams, and in Herzegovina on northern exposures and higher altitudes on richer soils. The most common sites are the ones in the central Bosnia with specific forest community *Aceri-Fraxinetum illyricum*. Although not abundant, common ash has great forest-economic significance due to its quality wood.

In Bosnia and Herzegovina, common ash is frequent in mixed forests. Since it does not cover large areas, in the last forest inventory it is enlisted in the category of noble deciduous trees. However, the seeds of common ash in Bosnia and Herzegovina are highly demanded, but its origin certificate is not requested. In this way, the valuable autochthonous ash gene pool is threatened, although Bosnia and Herzegovina has predispositions for its sustainable use. Inadequate seed selection can lead to genetic contamination and disruption of indigenous populations through the introgression.

The distribution of sexuality in common ash is complex. It can develop only male or female flowers, or only unisexual inflorescences or even hermaphroditic flowers. Common ash is truly morphologically and functionally trioecious which is genetically conditioned and confirmed as a stable reproductive system. Given the specific sexual expression of common ash, targeted selection of

individuals is needed in forestry activities. Therefore, in the establishment of plantations of common ash and the selection of phenotypically best trees, the so-called plus trees, it is necessary to take into account its sexuality.

The fungus *Hymenoscyphus fraxineus*, also known as *Chalara fraxinea* (a name denoting the asexual stage) is currently the biggest threat to ash species throughout Europe and has directly or indirectly already destroyed about 90% of ash trees in the world. The only possibility to protect this valuable species in the changed economic and ecological situation lies in the application of the most modern methods of molecular genetic identification of populations and the formation of *in situ* and *ex situ* archives ensuring genetically high quality reproductive material.

The aim of this research on common ash sexuality was its use and application in reproductive material selection programmes. The material was collected in the wider area of Bosnia and Herzegovina. Three indigenous ash species (*F. excelsior* – common ash, *F. ornus* – manna ash and *F. angustifolia* – narrow-leaved ash) were collected, as well as allochthonous green ash (*F. pennsylvanica*). Three different types of flowers (female, male and hermaphroditic) as well as their different combinations have been registered on ash trees.

Generally, for all sampled populations was found that manna ash had only male (82.2%) and hermaphroditic flowers (17.8%); green ash had male (24.3%) and female flowers (75.7%); common and narrow-leaved ash had all three types of flowers. 19.3% of male, 22.5% of female and 58.1% of hermaphroditic flowers were recorded in common ash, while narrow-leaved ash had 3.3% of male, 57.6% of female and 39.1% of hermaphroditic flowers. The presence of male flowers is highest in manna ash, followed by green, common and narrow-leaved ash. The frequency of female flowers was the highest in green ash, followed by narrow-leaved and common ash, while no female flowers were found in manna ash. The presence of hermaphroditic individuals is the highest in common ash, then in narrow-leaved ash and manna ash, while in green ash this type of flower has not been registered.

In forest-breeding activities concerning common ash, it is necessary to aim at the balanced sex ratio in the population in order to preserve their specific genetic structure. The identified differences among the studied populations provide a good starting point for future breeding and conservation activities. Also, additional attention is needed concerning manna ash, a relatively neglected species given its potential importance in the context of climate change, which can play a significant role as a pioneer species for afforestation of the karst, natural and anthropogenically degraded lands, torrent rehabilitation and the beekeeping.

Also, an analysis of genetic variability within and among common ash populations in Bosnia and Herzegovina was conducted in order to identify indigenous populations at the molecular-genetic level. A total of 10 populations (232 trees) evenly distributed throughout Bosnia and Herzegovina were analyzed using six highly polymorphic microsatellite loci. High polymorphism was registered in populations, with an average of 10.2 alleles per population, with a mean heterozygote proportion of 0.542 and genetic diversity of 0.789. Inbreeding analysis showed a value of 0.312, indicating a large presence of inbreeding in the studied common ash populations. In this study, we obtained a very low value of differentiation between populations, with a value of $F_{ST} = 0.023$ of total genetic diversity. Common ash has shown great genetic variability in this study conducted on a sample of ten natural populations in Bosnia and Herzegovina. All populations show the presence of a large number of homozygotes, which can be connected with the appearance of high rates of inbreeding, much more than expected. The distribution of genetic variability is only partially related to the distance between the studied populations. Overall genetic differentiation is quite low and is consistent with similar research in Europe, and is very likely associated with weak barriers in gene flow between populations. Also, soil did not show a correlation with genetic variability and population grouping, in contrast to climatic factors. By correlating microsatellite data and basic climate parameters, common ash is divided into two groups. The first group is Pannonian with two populations that commonly belong to the Pannonian Basin (Podgradci and Brezik), and

the second is Moesian with three populations of eastern Bosnia (Sutjeska, Srebrenica and Stupari). The other five studied populations did not show group affiliation and represent independent genetic units. Thus, within the area belonging to the Pannonian Basin, as well as within the Moesian, seed and planting material can be used without the risk of genetic contamination of local populations. For other populations in which no clustering was observed, the use of seeds from local populations is recommended. The obtained variability is not so characteristic for Western and Southeastern Europe, but is more or less typical for the Western Balkans, and, therefore, common ash seeds should not be imported from these areas. Management of this species, especially in the process of renewal, is often very difficult knowing the sexuality of common ash is extremely important in the management of this species. The main reason is that ash has a very complex sexual system, and in nature we can find dioecious female and male individuals, as well as hermaphroditic ones.

One of the goals of this study was to examine the possibility of using the inbreeding coefficient or fixation index as a parameter that can define future breeding and economic activities on the restoration of natural stands of common ash. Forest trees, such as common ash, have a constant presence of genetic drift in their populations, and thus inbreeding. This is especially the case with species that occur in small isolated stands. It is especially significant for pioneer species of forest trees and for species with specific reproduction system, such as common ash. Since inbreeding has its strongest effects in small or isolated populations, it is sufficient to exclude only one or a few individuals from the reproductive cycle to get negative consequences in the genetic structure of that population. The occurrence of inbreeding increases the occurrence of genetic depression, which is very often reflected in the phenotype and reduction of population heterogeneity with permanent consequences on the offspring. This results in an increase in the frequency of empty seeds and the general weakness and depression of the natural offspring. A special problem with common ash is the phenomenon of seed dormancy, which lasts up to two years before it starts to germinate. Such seeds are ex-

posed to many harmful ecological effects, which can affect the condition of the population.

Due to the presence of inbreeding in common ash, the possibility of applying common breeding measures in populations is limited, primarily in the scope the process of renewal. In that context, it is necessary to use a larger number of „seed trees“ as well as caution as not to disrupt the already very unstable structure of the population. In the case of populations where the values of the fixation index are close to or equal to zero, the intervention should be somewhat more moderate than the previous one, because the populations are close to the equilibrium state. On the other hand, in populations with negative values of the fixation index, the intervention in the population may be relatively usual. According to the obtained research results, the primary direction of forestry activities should be aimed at increasing heterozygosity, since it directly affects the higher tolerance and resistance of populations.

The aim of the second study was to use neutral DNA markers (microsatellites) to study genetic variability and investigate the genetic grouping of common ash populations in Italy and Bosnia and Herzegovina. The study was conducted on 41 natural ash populations: 31 populations in northern Italy and 10 in Bosnia and Herzegovina. Indigenous populations large enough to prevent inbreeding were selected. Additionally, the ecological characteristics of the collection sites were analysed and homogeneous regions were defined. Despite the low differentiation, the populations from Italy are separated from those from Bosnia and Herzegovina. Genetic differentiation among Italian populations remained relatively low; only 5% of total genetic variability could be attributed to interpopulation variability. In northern Italy, there is only one haplotype, characteristic for Italy, France, and Switzerland, but, four regions were identified as genetically homogeneous for common ash. The overlap of genetic data with ecological data enabled the division of Northern Italy into six regions with provenances.

Due to the above mentioned, the implementation of breeding measures should take into account the following: 1) determine the optimal number of plants in the process of natural regenera-

tion; 2) in artificial regeneration, to use the seeds collected from as many trees as possible evenly distributed in the population, as well as the use of seeds collected at different ages in the stand, in order to reduce possible harmful effects of directed crossbreeding and inbreeding; 3) maintain as much heterogeneity of the young population as possible, and enable natural selection to eliminate as many unadapted individuals from the population as possible; 4) natural and artificial regeneration of common ash populations should be monitored by occasional genetic-molecular research in populations.





GOZDARSKI INŠTITUT SLOVENIJE
SLOVENIAN FORESTRY INSTITUTE



Ministarstvo privrede
Kantona Sarajevo

ISBN 978-9926-8071-8-4