



Dalibor Ballian
Marjana Westergren
Hojka Kraigher



VARIJABILNOST OBIČNE BUKVE

(Fagus sylvatica L.)

U BOSNI I HERCEGOVINI



IMPRESSUM

ZNANSTVENA MONOGRAFIJA

Varijabilnost obične bukve (*Fagus sylvatica* 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: 2019.

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: ART 7

AUTOR FOTOGRAFIJA NA OMOTU: prof.dr. Dalibor Ballian

Elektronsko izdanje

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

582.632.2(497.6)

BALLIAN, Dalibor

Varijabilnost obične bukve (*Fagus sylvatica* L.) u Bosni i Hercegovini
[Elektronski izvor] / Dalibor Ballian,
Marjana Westergren, Hojka Kraigher.
- El. knjiga. - Sarajevo : Udruženje
inženjera i tehničara šumarstva
Federacije Bosne i Hercegovine, UŠIT
FBiH ; Ljubljana : Silva Slovenica,
2019

Način pristupa (URL):
www.usitfbih.ba. - Nasl. sa nasl.
ekrana. - Opis izvora dana 4. 10. 2019.

ISBN 978-9926-8245-7-0 (Udruženje
inženjera i tehničara šumarstva FBiH)

1. Westergren, Marjana 2. Kraigher,
Hojka

COBISS.BH-ID 28121862



Ova publikacija je sufinansirana iz LIFE-GEN-MON projekta, koji je finansijski podržan od strane LIFE (Financijskog instrumenta za okoliš) Evropske unije, Ministarstva zaštite okoliša i prostornog planiranja Slovenije i Šumarskog instituta Slovenije.



Silva
Slovenica

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



REPUBLIKA SLOVENIJA
MINISTRSTVO ZA OKOLJE IN PROSTOR

Projekat "Varijabilnost obične bukve (*Fagus sylvatica* L.) u Bosni i Hercegovini" je sufinansirao Fond za zaštitu okoliša FBiH



Fond za zaštitu okoliša
Federacije BiH

"Sadržaj ove knjige isključiva je odgovornost Udruženja inženjera i tehničara šumarstva FBiH i ne predstavlja nužno stav Fonda za zaštitu okoliša FBiH".

Nijedan dio ove knjige ne smije se umnožavati ili na bilo koji način reproducirati bez dopuštenja autora.

Dalibor Ballian
Marjana Westergren
Hojka Kraigher

VARIJABILNOST
O B I Č N E
B U K V E
(*Fagus sylvatica* L.)
U BOSNI I HERCEGOVINI

Sarajevo, Ljubljana
2019. godine

PREDGOVOR

Bukva u zemljama jugoistočne Europe predstavlja jednu od najvrijednijih vrsta šumskog drveća, ali joj se tek zadnjih desetljeća posvećuje dužna pažnja. Tako je u zemljama iz okruženja urađeno nekoliko monografija koje su posvećene ovoj vrijednoj vrsti. Te monografije su dale mnoge spoznaje iz brojnih suvremenih istraživanja koja su aktualna za suvremeno šumarstvo. U Bosni i Hercegovini, do ove, nismo imali monografiju koja obrađuje ovu vrijednu vrstu, te se već duže vrijeme osjećao njen nedostatak. To nas je potaknulo da krenemo u izradu ove manje i usko specijalizirane monografije o bukvi, za nas najvrijednijoj vrsti u bosanskohercegovačkim šumama. Sama monografija sadržava suvremena istraživanja o varijabilnosti bukve u Bosni i Hercegovini i njenoj genetskoj strukturi do koje se došlo kroz niz istraživanja tijekom proteklih godina. Većina podataka je ranije objavljena u brojnim znanstvenim radovima kod nas i u inozemstvu.

U monografiji se mogu naći i osnovni podaci o sistematici bukve, njenoj morfologiji, rasprostriranju i ekologiji, te praktične i osnovne znanstvene spoznaje o morfološkoj varijabilnosti i genetskoj strukturi na temelju izoenzima i testa provenijencija. Iako su kroz monografiju i rasprave prikazana i brojna svjetska iskustva s bukvom, ipak srž ove knjige je prilagođena potrebama bosanskohercegovačkoga šumarstva i svih ostalih koji žele proširiti svoja saznanja o najvažnijoj vrsti bosanskohercegovačkih šuma.

Prilikom rada na ovoj monografiji susretali smo se sa brojnim problemima i izazovima, te su nam brojne kolege izašle u susret i pomogli u realizaciji ovog za nas veoma značajnog posla. Zahvalnost dugujemo i kolegi prof.dr. Sezginu Ayanu zbog ustupljenih veoma lijepih fotografija istočne bukve (*Fagus orientalis*). Zahvalu dugujemo kolegama i šumarskim poduzećima koji su nam tijekom zadnjeg desetljeća nesebično pomagali prilikom sabiranja materijala za brojna istraživanja koja smo provodili s bukvom, kao i na postavljanju terenskog pokusa u Kaknju. Nadam se da nam kolege neće zamjeriti što ih nismo poimenično pobrojali, ali bi spisak bio jako veliki i moglo bi nam se desiti da smo koga izostavili. Ipak svi se mogu prepoznati kada pročitaju ovu monografiju i vide koji je materijal obrađen.

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 zajednički pridonijeli proširenju znanja o bukvi.

Autori
Sarajevo, 2018.

SADRŽAJ

1. UVOD.....	9
2. BIOSISTEMATSKA PRIPADNOST BUKVE (<i>Fagus sylvatica</i> L.).....	19
Osnovne karakteristike nekih taksonomskih jedinica.....	19
1. Divizija: Magnoliophyta – skrivenosjemenice.....	19
2. Razred: Magnoliopsida – dikotiledone biljke.....	19
3. Red: Fagales.....	20
4. Porodica: Fagaceae.....	20
5. Rod: <i>Fagus</i>	20
6. Vrsta: <i>Fagus sylvatica</i> L.....	20
3. MORFOLOŠKA SVOJSTVA BUKVE.....	23
4. PRIRODNA RASPROSTRANJENOST OBIČNE BUKVE.....	25
Rasprostranjenost obične bukve u Europi.....	25
Rasprostranjenost obične bukve u Bosni i Hercegovini.....	26
a) Jadranska granica areala bukve.....	29
b) Panonska granica areala bukve.....	32
5. POSTGLACIJALNA SEOBA OBIČNE BUKVE.....	34
Postglacijalne migracije bukve na temelju paleobotaničkih istraživanja.....	35
Postglacijalne migracije bukve na temelju genetskih istraživanja.....	42
6. EKOLOŠKE OSOBITOSTI OBIČNE BUKVE.....	49
Šumsko–uzgojne ocjene obične bukve.....	51
Genetska diferencijacija obične bukve.....	52
7. EKOLOŠKO-VEGETACIJSKA PRIPADNOST POPULACIJA OBIČNE BUKVE KOJA JE ANALIZIRANA U TESTU PROVENIJENCIJA I BIOKEMIJSKOJ ANALIZI.....	55
Pripanonska oblast (1).....	56
Sjeverno bosansko područje (1.1).....	57
Sjeverozapadno bosansko područje (1.2).....	58
Prelazno ilirsko - mezijska oblast (2).....	59
Donje drinsko područje (2.1).....	60
Srebrenički rajon (2.1.3).....	61
Gornje drinsko područje (2.2).....	62
Goraždansko-fočanski rajon (2.2.3).....	64

Oblast unutrašnjih Dinarida (3)	64
Područje Cazinske krajine (3.1)	66
Zapadnobosansko krečnjačko-dolomitno područje (3.2)	67
Ključko-petrovački rajon (3.2.1)	69
Srednjobosansko područje (3.3)	71
Vranički rajon (3.3.2)	72
Sarajevsko-zenički rajon (3.3.3)	74
Zavidovičko-tesličko područje (3.4)	75
Područje istočnobosanske visoravni (3.5)	76
Romanijski rajon (3.5.2)	77
Mediteransko-dinarska oblast (4)	78
Submediteransko-planinsko područje (4.1)	80
Fitocenoze obične bukve u Bosni i Hercegovini	82
8. DOSADAŠNJA ISTRAŽIVANJA VARIJABILNOSTI OBIČNE BUKVE	85
Istraživanja varijabilnosti provenijencija na	
unutarpopulacijskoj i međupopulacijskoj razini	85
Pokusi sa provenijencijama	85
Istraživanja fenoloških svojstava	88
Istraživanja na biohemijskoj i molekularnoj razini	90
9. VARIJABILNOST OBIČNE BUKVE U BOSNI I HERCEGOVINI	94
9.1 Varijabilnost obične bukve testu provenijencija kod Kaknja	94
Opis staništa na kojem je podignut pokus	94
Metode istraživanja provenijencija	97
Provedena mjerenja i opažanja	98
Listanje biljaka –fenologija	98
Boja lista	99
Zimsko zadržavanje lista	99
Provedena statistička obrada podataka	100
Preživljavanje biljaka	100
Preživljavanje biljaka u 2007. godini	100
Preživljavanje biljaka u 2008. godini	102
Preživljavanje biljaka u 2009. godini	103
Preživljavanje 2014. godine	105
Analiza promjera na vratu korijena različitih provenijencija	110
Analiza promjera korijenskog vrata za 2009. godinu	110
Analiza promjera korijenskog vrata za 2014. godinu	113

Analiza visina različitih provenijencija	117
Analiza za 2009. godinu	117
Analiza za 2014. godinu	121
Cluster (Klaster) analiza	124
Fenološka istraživanja	127
Fenološka osmatranja 2009. godine	127
Fenološka osmatranja 2014. godine	131
Boja lista	133
Analiza zimskog zadržavanja lista	135
9.2 Procjena interakcije genotipa i staništa kod različitih provenijencija bukve iz serije pokusa podignutih u Bosni i Hercegovini, Hrvatskoj i Srbiji	142
Utjecaj provenijencije na interakciju i mjesta pokusa u svjetlu utjecaja klimatskih promjena na bukvu	154
10. BIOKEMIJSKA VARIJABILNOST OBIČNE BUKVE	158
10.1 Izoenzimska varijabilnost prirodnih populacija obične bukve u Bosni i Hercegovini	158
Alelna varijabilnost	161
Genetska raznolikost	162
10.2 Genetska diferencijacija europske obične bukve iz sjemenskih sastojina Bosne i Hercegovine	166
Genetska raznolikost	169
11. PEPORUKE ZA OČUVANJE I GOSPODARENJE OBIČNOM BUKVOM U BOSNI I HERCEGOVINI	174
Očuvanje genetičke raznolikosti	177
Očuvanje genetičke raznolikosti prirodnim podmlađivanjem	178
Preporuke za održavanje genetičke raznolikosti	179
Potvrda genetičkog bogatstva u populacijama	182
Obnova genetičkih potencijala	184
Značaj niskih šuma obične bukve za očuvanje autohtonog genofonda	184
Potrajno gospodarenje i niske bukove šume	190
12. LITERATURA	192
13. SAŽETAK	220
14. SUMMARY	226

1. UVOD

Kao jedna od najraširenijih europskih šumskih vrsta, bukva (*Fagus sylvatica* L.) je imala značajnu ulogu u životu čovjeka već na početku njegovog civilizacijskog razvoja. Ta uloga se ogledala u svakodnevnoj uporabi drva, ali je igrala možda važniju nematerijalnu ulogu, a koja je bila povezana sa komuniciranjem između ljudi. Tako je za Slavena naziv "bukva" vezan za slova. Danas se na ruskom jeziku ova vrsta naziva "buk", a to ime je poslužilo kao osnova za izvedenicu riječi "bukva" što znači slovo, te je od toga je izvedena riječ bukvar, odnosno slovar. Slično je sa njemačkim jezikom (bukva - Buch), odnosno francuskim (bukva - hêtre), gdje se naziv ove vrste također veže za slova, odnosno pismo, a time i za čitanje. Razlog tomu treba tražiti u činjenici da se pisalo na bukovoj kori, kori živih stabala, odnosno na nju su se urezivali znakovi koji su se mogli dugo vidjeti, čak i do 70 godina, pa su služili za komunikaciju među starim narodima. Također, kod starih Germana su poznate rune obavezno urezivane na mlade bukove grančice (Hegi 1911; Trinajstić 2003).



Slika 1. Šuma bukve na filitima kod Busovače

U današnje vrijeme vrlo složenih ekoloških, gospodarskih i društvenih odnosa kod nas i u svijetu, šuma kao jedan od najkompleksnijih prirodnih ekosustava predstavlja posebno prirodno bogatstvo koje ima, osim gospodarskog, i sve veći ekološki značaj. Upravo zbog svojih ekološko-socijalnih, odnosno općekorisnih funkcija, šuma na globalnom ekološkom nivou zauzima posebno mjesto i od posebnog je interesa za našu zemlju, a šume bukve u tim ekosustavima zauzimaju najveće površine.

Prema Fukareku (1970) najveće šumske površine u Bosni i Hercegovini zauzima bukva. Rasprostiranje bukovih šuma u Bosni i Hercegovini znatno je uže od areala bukve, koja kao pojedinačna ili grupna primjesa raste i u šumama hrasta i graba, ili se penje zajedno sa krivuljom daleko iznad gornje šumske granice.

Danas je bukva jedna od najvažnijih vrsta šumskog drveća u Bosni i Hercegovini, kako sa ekonomskog tako i sa ekološkog motrišta, dok je ranije smatrana za manje vrijednu vrstu. Zbog takvog odnosa spram bukve u ranim fazama razvoja bosanskohercegovačkog šumarstva bukovo drvo se koristilo samo za drveni ugalj i destilaciju (Begović 1960, 1978), a vrlo malo, skoro beznačajno, kao tehničko drvo. Da bi se shvatio značaj bukovih šuma treba nešto reći i o strukturi šuma i šumskih zemljišta. Prema staroj inventuri šuma, šume su zauzimale 53% teritorije, a visoke bukove šume su se javljale na 665.000 ha, dok su niske i degradirane šume zauzimale 318.000 ha (Matić i sur. 1969, 1971). O značaju bukve i bukovih šuma govori podatak o njenoj zastupljenosti u sječivoj masi drveta u Bosni i Hercegovini. Naime, u ukupnoj sječivoj masi liščara u BiH na bukovo drvo otpada oko 90% što približno iznosi oko 2.500.000 m³ godišnje (Matić i sur. 1969, 1971), te je kao takva nezamjenjiva.

Trenutno Bosna i Hercegovina raspolaže sa 3.231.500 ha šuma i šumskog zemljišta, što je oko 60% od njene površine (Lojo i Balić 2011). U strukturi šuma i šumskih zemljišta možemo primijetiti da su visoke šume zastupljene na 51,10% površine šuma, izdanačke šume 38,70%, šikare 4%, te goleti i čistine sa 5,80% i ostale neproduktivne površine sa 0,40% (Višnjić i sur. 2010). Pored toga, bukvu nalazimo u mješovitim šumama bukve i jele, te bukve, jele i smreke koje zauzimaju 46% svih visokih šuma. Tako je ukupna površina šuma u kojim je zastupljena bukva oko 1.652.400 ha.

U Bosni i Hercegovini bukva pokazuje jako dobru horizontalnu i vertikalnu raslojenost, pa se javlja od najnižih šumskih pojasa gdje pridolazi sa hrastom lužnjakom i kitnjakom (*Fagetum submontanum*), potom pridolazi u brdskom pojasu gdje gradi čiste sastojine (*Fagetum montanum*), te u najvažnijem gorskom pojasu gdje u zajednici sa običnom jelom ili sa jelom i smrekom izgrađuje našu najznačajniju šumsku zajednicu bukovo-jelovih šuma (*Abieti-Fagetum*) (Stefanović 1977; Stefanović i sur. 1983; Beus 1997).

Karakteristike bukovih šuma u Bosni su različite, ali specifikum u središnjoj Bosni je u tome što su značajne površine čistih bukovih šuma sekundarnog podrijetla (Beus 1984, 1997). One su nastale antropogeno iz šuma bukve i jele, te bukve, jele i smreke, negativnim djelovanjem čovjeka još u srednjem vijeku, te kao takve predstavljaju prelazne stadije vegetacije, vrlo često prašumskog karaktera (Ballian i sur. 2003). Kada govorimo u bukvi u Bosni i Hercegovini, moramo napomenuti da ona predstavlja najznačajniju vrstu u sedam dobro očuvanih prašuma, a to su Ravna vala na Bjelašnici (Pintarić 1978, 1997), Janj (Maunaga i sur. 2001), Lom (Maunaga i sur. 2001), Mačeno do (Drinić 1956; Mešković 2007), Trstionica (Ballian i Mikić 2002), Plješevica (Višnjić i sur. 2009), i prašuma Perućica (Fukarek 1962, 1964, 1964a; Leibungut 1982; Stefanović 1970, 1988).

Kada dajemo pregled sustava za gospodarenje bukovim šumama u Bosni i Hercegovini moramo poći od osnovne činjenice da, i pored zajedničkog prašumskog porijekla (do prije 90-100 bile su prašume), bukove sastojine u Bosni i Hercegovini nemaju sličnu strukturnu izgrađenost. Današnji sastav bukovih šuma ne odgovara ni jednom osnovnom uzgojnom obliku visoke uređene šume. Tako, prema Bozalu (1991) tu postoje velike razlike u gustoći obrasta i strukturi sklopa kako između sastojina tako i unutar iste sastojine. Prema rečenom o sastavu i strukturnoj izgrađenosti bukovih sastojina, zavođenje sistema gospodarenja golim i oplodnim sječama nije zaživjelo.

Kako ni sustav prebornih sječa u bukovim šumama, koji je dosada najčešće primjenjivan, nije predstavljao prihvatljivo rješenje, bilo je više pokušaja razrada novog podesnijeg načina gospodarenja u okviru jednog od afirmiranih sistema gospodarenja. Stoga Pintarić (1991) zagovara kombinirani način prirodnog obnavljanja, uz zadovoljenje sljedeća tri uvjeta: 1. da prinos bude trajno što veći i kvalitetniji, 2.

da mehanizacija radova bude što veća naročito u fazi privlačenja šumskih sortimenta i 3. da se očuvaju i unaprijede ostale trajne općekorisne funkcije bukovih šuma. Tako Bozalo (1991) i Pintarić (1991, 2000b), polazeći od zatečenog stanja i strukturne izgrađenosti bukovih šuma, rješenje nalaze u okviru sustava gospodarenja skupi-nastim sječama.



Slika 2. Bukova šuma panjača na Vilenici kod Turbeta

U niskim bukovim šumama (panjačama) ranije se gospodarilo samo čistim sječama u cilju konverzije istih u šume četinjača, da bi već Pintarić (1986) zagovarao provođenje prorijeda u cilju popravljivanja njihove kvalitetne strukture. Tako je u zadnjih 15 godina razvijen sustav gospodarenja selektivnim prorijedama prema Matiću (1985) kod starosti bukove sastojine od 40-60 godina (Koričić 2004). Na temelju tih saznanja u zapadnoj Bosni se već niz godina prevode tim sustavom određene površine u viši uzgojni oblik.

Kako je područje Dinarida veoma specifično, kako svojom morfologijom, tako i klimom, to je osnovni razlog da se u ovom području nalazi jedan od važnih centara biljnog i genetičkog diverziteta. Stoga mnogi stručnjaci smatraju da vrste šumskog drveća s područja Dinarida pokazuju veliku genetičku varijabilnost, u usporedbi s istim vrstama sa sjevera, pa se tako ponaša i bukva. Ovo je potvrđeno u istraživanjima koja su provedena na bukvi od strane Gömory i sur. (1999) i Brus (1999) koji su analizirali i neke od populacija iz Bosne i Hercegovine, a dobivena visoka varijabilnost nije toliko karakteristična za središnju Europu, nego više za balkansko područje, posebice za područje centralnih Dinarida. To je potvrđeno kroz istraživanja na bukvi i drugim vrstama (Ballian i sur. 2008, 2010, 2012, 2013; Kvesić i Ballian 2014).

Kako je u zadnjih 20 godina bukva u Bosni i Hercegovini dobila na ekonomskom značaju, to se pristupilo i stvaranju autohtone sjemenske baze. Izdvojeno je 13 sjemenskih objekata koji trenutno predstavljaju objekte od značaja za očuvanje autohtonog genoopla. Posebne aktivnosti se vode na izdvajanju zaštitnih šuma bukve, obično oko vodozaštitnih područja, te je na taj način izdvojeno više sastojina u raznim dijelovima BiH. Ipak, u zaštiti genofonda bukve posebno mjesto zauzimaju prašume, u čijoj strukturi bukva igra jednu od glavnih uloga, jer sve prašume pripadaju šumskoj zajednici bukvo-jelovih šuma (*Abieti-Fagetum*), a koje su pod trajnom zaštitom.

Bukva je također značajna i za Europu, posebice centralnu Europu, tako da u svom prirodnom arealu zauzima površinu oko 20 milijuna ha prema Milesu i Alexe (1967), dok prema Von Wühlisch (2010a) pridolazi samo na 14 milijuna hektara. Prema svojoj ekološkoj, socijalnoj i ekonomskoj vrijednosti pripada među najznačajnije vrste šumskog drveća u Europi (Klump i sur. 2010; Ivanković i sur. 2010; Novotný i Frýdl 2010; Hansen 2010; Ducousso 2010; Spanos i

Gaitanis 2010; Giannini i sur. 2010; Sułkowska 2010; Ionita i Parnuta 2010; Šijačić-Nikolić i sur. 2010; Gömory i sur. 2010; Božić i sur. 2010; Weber i sur. 2010; Krynytskyy i sur. 2010). Zadnjih godina se sve više govori o ugroženosti bukve zbog njene poznate osjetljivosti na sušu. Klimatskim promjenama bukva je jako ugrožena, a pretpostavlja se da su većinom ugrožene bukove populacije na južnoj granici distribucije (Hjelmqvist 1940; Kriebitzsch i sur. 1999; Turok 1996; Hosius i sur. 2003; Dounavi i sur. 2010; Paludan-Müller i sur. 1999; Schraml i Rennenberg 2002; Bilela i sur. 2012; Jump i sur. 2006; Thiel i sur. 2014). S druge strane, u velikim dijelovima umjerenih i borealnih područja, prirodne crnogorične šume trebale bi u budućnosti da budu zamijenjene konkurentnijim europskim bukovim šumama (Bugmann 1997; Ammer i sur. 2008) kroz prirodnu sukcesiju, što predstavlja veliki izazov za znanstvenike. Zbog toga je bukva bila predmet brojnih molekularnih istraživanja, od uporabe kloroplastnih biljega (Vettori i sur. 2004), izoenzima (Barriere i sur. 1984; Gömory i sur. 1998; Konnert i sur. 2000; Comps i sur. 1991, 2001; Dounavi i sur. 2010; Hazler i sur. 1997), AFLP-a (Scalfi i sur. 2004; Jump i Peñuelas 2007), biljega jednostavnih nuklearnih polimorfizama (SNP) (Seifert i sur. 2012), i mikrosatelitnih biljega (Pastorelli i sur. 2003; Asuka i sur. 2004; Vornam i sur. 2004; Hasenkamp i sur. 2011; Lefèvre i sur. 2012; Pluess i Määtänen 2013; Cvrčková 2017).

Rasprostranjenje bukve, tehnička, gospodarska, ali i općekorisna važnost ove vrste drveta u šumama Bosne i Hercegovine nameću potrebu kontinuiranog praćenja njenih morfoloških i fizioloških svojstava, jer su primijećene različite promjene u strukturi njenih šuma. Privredni značaj, kao i opšte biološko-ekološke karakteristike bukve uslovili su da je ova vrsta na području svog areala više od 100 godina predmet interesovanja velikog broja naučnika i stručnjaka. Tako se radilo i na njenoj filogeografiji primjenom i sintezom suvremenih DNA istraživanja o kretanjima populacija za procjenugenetskih posljedica postglacijalnog širenja i dugoročnog preživljavanje u glacialnim pribježištima (Comes i Kadereit 1998; Taberlet i sur. 1998; Hewitt 1999, 2000; Cruzan i Templeton 2000; Willis i Whittaker 2000; Stewart i Lister 2001; Petiti sur. 2002; Taberlet i Cheddadi 2003; Lascoux i sur. 2004; McLachlan i sur. 2005; Magri i sur. 2006; Magri 2008; Papageorgiou i sur. 2008, 2014; Brus 2010). Ove aktivnosti na identifikaciji i karakterizaciji područja na kojima su bila smještena

pribježišta tijekom posljednje glacijacije su od posebnog interesa jer to može pomoći određivanju prioriteta u očuvanju i upravljanju genetskim izvorima (Hampe i Petit, 2005).



Slika 3. Subalpska šuma bukve na planini Šatoru

Njen značaj za Europu nametnuo je da se dosta rano pristupi njenom istraživanju, iako je u tom periodu europsko šumarstvo forsiralo četinjače. Tako je prvi pokus sa provenijencijama obične bukve osnovan 1877. godine u Botaničkom vrtu Münden u Njemačkoj (Kienitz 1879), a nešto kasnije se pokusi osnivaju u Belgiji, Danskoj, Francuskoj i nekim drugim europskim zemljama (Vidaković i Krstinić, 1985), gdje bukva predstavlja veoma vrijednu vrstu.

Krajem 20. i početkom 21. stoljeća podiže se serija međunarodnih pokusa sa različitim provenijencijama bukve, a najvažniji pokusi su osnovani u pet serija 1986, '87, '89, '95, '98 i 2006 (Von Wühlisch 2004, 2010b). Novi pristup podizanju terenskih pokusa pružio je priliku za usporedbu rezultata između europskih i balkanskih provenijencija,

a posebno provenijencija iz centralne Europe. Zbog činjenice da su pokusi osnovani na više mjesta, također je omogućena procjena genotipova interakcijom s okolinom (GE). Veličina GE interakcije je neophodna u programima uzgoja, kao i za donošenje odluka i implementaciji šumarskih strategija (Pswarayi i sur. 1997; Zas i sur. 2004; Stojnić i sur. 2015).

Kleinschmit (1985) je radeći na pokusnim površinama bukve koje je osnovao Krahel-Urban, došao do zaključka da se ne može sigurno govoriti o populacijama bukve koje brže rastu sve dok stabla na pokusnim površinama ne dosegnu starost od preko 40 godina. On je mjereći visine provenijencija bukve u svim fazama starosti dokazao da mjerenja u ranoj mladosti daju manje pouzdane rezultate. U Bosni i Hercegovini do sličnih rezultata kod ariša je došao Pintarić (2002), na pokusnoj površini Batalovo Brdo. Dakle, naši trenutni rezultati istraživanja morfoloških osobina 22 provenijencije bukve koji su podignuti 2006. godine, nisu još uvijek pouzdani, ali mogu poslužiti u uspoređenju i dobivanju generalne slike o svim karakteristikama pojedinih provenijencija. Međutim, prema Larsenu (1985), na osnovu ranog testa moguće je prognozirati da će pojedine populacije bukve zadržati dobar rast u kasnijoj dobi. Njegova istraživanja govore o tome da bukva, idući od sjevera prema južnom dijelu areala, pokazuje konstantno bolje prirašćivanje.

U pogledu morfoloških svojstava sve provenijencije obične bukve pokazuju veliku varijabilnost. Postignute visine u mladosti ne mogu biti mjera na osnovu koje bi se moglo točno utvrditi prirašćivanje pojedinih provenijencija, odnosno, dati ocjena koja provenijencija ima najbrži rast, jer često dođe do pomjeranja vrijednosti prirašćivanja u kasnoj dobi (Hoffman 1961). Zbog toga, a i zbog nedovoljne starosti ispitivanih provenijencija, ne može se zaključiti da će obična bukva iz južnoeuropskog areala brže prirašćivati i kasnije.

Zbog važnosti bukve i vrijednosti podataka iz testova provenijencija, 2006. godine u Bosni i Hercegovini u okviru COST akcije E52 se pristupa istraživanju bukve. Ovim istraživanjem želi se ispitati među-provenijencijska varijabilnost obične bukve iz 22 prirodne europske populacije, te odrediti povezanost naših populacija bukve sa onim iz Srednje Europe i Balkanskog poluotoka. Rezultati istraživanja sa provenijencijama imaju svoju značajnu primjenu u oplemenjivanju kao i u očuvanju genetskog bogatstva obične bukve.

Iako ekološki veoma jaka, bukva u zadnje vrijeme pokazuje sve veću ugroženost od klimatskih promjena, iako su sušenja bukve registrirana i prije 90 godina. Veliki problem kod sušenja predstavlja neadekvatno i nepažljivo gospodarenje ovom vrijednom vrstom. Postoji ugroženost koja može biti direktna, ali veću opasnost predstavljaju indirektni čimbenici, koji se javljaju u vidu brojnih patogenih gljiva i insekata koji ugrožavaju bukvin opstanak. Pod djelovanjem klimatskih promjena patogeni se u zadnjem desetljeću pojavljuju u prenamnoženju. Tako je u Srbiji na bukvi registrirano saprofitskih i parazitskih gljiva na drvetu i živim dijelovima bukve oko 147 vrsta kao i 58 truležnica drva. Kada su u pitanju insekti, njih na bukvi ima oko 142 vrste iz skupine fitofaga (Karadžić i sur. 2005). Za razliku od Srbije, u Hrvatskoj, Glavaš (2003) navodi preko 80 vrsta gljiva uzročnika truleži, a naglašava da su glavni uzročnici propadanja bukovih šuma abiotički čimbenici kao što su suša, izmjene vodnog režima, onečišćenje zraka,



Slika 4. Šuma bukve i jele, bez jelovog pomlatka

tla i vode. Ipak u istoj publikaciji Diminić (2003) detaljnije obrađuje najvažnije patogene gljive. Kada su u pitanju insekti koji ugrožavaju buku u Hrvatskoj, Hrašovec (2003) navodi samo 47 insekata koji su ipak najznačajniji za buku u Hrvatskoj.

Zbog sve veće ugroženosti i propadanja bukovih šuma u mnogim europskim zemljama su pokrenute brojne aktivnosti na njenoj konzervaciji i očuvanju. Aktivnosti se vode u pravcu formiranja banaka gena i sjemena, podizanju klonskih arhiva, odnosno izdvajanju određenih dijelova šume kao neke rezerve, ali i kombiniranjem pobrojanih metoda (Klumpp i sur. 2010, Ivanković i sur. 2010; Novotný i Frýdl 2010; Hansen 2010; Ducousso 2010; Spanos i Gaitanis 2010; Giannini i sur. 2010; Sułkowska 2010; Ionita i Parnuta 2010; Šijačić-Nikolić i sur. 2010; Gömory i sur. 2010; Božić i sur. 2010; Weber i sur. 2010; Krynytskyy i sur. 2010). Pored pobrojanih aktivnosti, brojne zemlje imaju urađene strategije za očuvanje ove vrijedne vrste, dok za našu zemlju to ne možemo reći, te bi se na tome trebalo intenzivno raditi u narednom periodu.

2. BIOSISTEMATSKA PRIPADNOST BUKVE

(*Fagus sylvatica* L.)

Pregled taksonomskih jedinica s njihovim osnovnim karakteristikama

Prema Systema Naturae 2000 (Classification), a uvažavajući Takhtajanov sistem (Takhtajan 1967, 1997), shematski je prikazan slijed taksonomskih jedinica obične bukve:

- Carstvo *Plantae*, Haeckel (1866)
- Podcarstvo *Viridaeplantae*, Cavalier-Smith (1981)
- Razred *Tracheophyta*, Sinnott (1935) ex Cavalier-Smith (1998)
- Podrazred *Euphyllophytina*
- Klasa *Magnoliopsida*, Brongniart (1843)
- Podklasa *Hamamelididae*, Takhtajan (1967)
- Nadred *Faganae*, (Engler 1892) Takhtajan (1997)
- Red *Fagales*, Engler (1892)
- Porodica *Fagaceae*, Dumortier (1829)
- Potporodica *Fagaceideae*
- Rod *Fagus*, Linnaeus (1753)
- *Fagus sylvatica*, Linnaeus (1753) – obična bukva

Osnovne karakteristike nekih taksonomskih jedinica

1. Divizija: *Magnoliophyta* – skrivenosjemenice

Skrivenosjemenice (*Magnoliophyta*, *Angiospermae*) su najveća skupina zelenih kopnenih biljaka kod kojih se sjeme nalazi unutar ploda. Skrivenosjemenice u većini slučajeva čine najveću biomasu u ekosistemu i svojim izgledom i brojnošću određuju izgled i strukturu ekosistema. Značaj za čovjeka je također veliki, jer skoro sve biljke koje čovjek uzgaja za ličnu i ishranu domaćih životinja pripadaju skrivenosjemenicama.

Dijele se na dvije velike podskupine (klase) – dikotiledone (*Magnoliopsida*, *Dicotyledoneae*) i monokotiledone biljke (*Liliopsida*, *Monocotyledoneae*).

2. Razred: *Magnoliopsida* – dikotiledone biljke

Imaju dva embrionska listića – kotiledona. Nervatura lista je mrežasta, za razliku od monokotiledonih kod kojih je paralelna. Prisutno je pravo sekundarno debljanje, kojeg nema kod monokotiledonih biljaka.

3. Red: *Fagales*

Fagales je red biljaka cvjetnica koji uključuje neke od najpoznatijih vrsta drveća. Ime reda je izvedeno od roda *Fagus*, bukve.

4. Porodica: *Fagaceae*

Porodica *Fagaceae*, bukve, obuhvata oko 900 vrsta zimzelenog i listopadnog drveća i grmlja koje karakteriziraju jednostavni, čestou rezanilistovi, jednospolni cvjetovi u obliku resa, i plodovi u kupulama.

Drvo mnogih vrsta rodova hrastova, kestena i bukava (*Quercus*, *Castanea* i *Fagus*) se koristi zapodove, namještaj, ormare i bačve za vino. Brojne vrste ovih rodova su izrazito ukrasne.

5. Rod: *Fagus*

Rodu bukve (*Fagus* L.) pripadaju listopadne vrste drveća koje su rasprostranjene u sjevernom umjerenom pojasu Zemlje. Danas u ovom rodu ima 10 vrsta (Jovanović, 2000), i to: obična (europska) bukva (*Fagus sylvatica* L.), mezijska bukva (*Fagus moesiaca* /Domin, Maly/Czeczott) za koju je utvrđeno da predstavlja ekotip (Gömöry i sur. 1999), istočna bukva (*Fagus orientalis* Lipsky), krimska bukva (*Fagus taurica* Popl.), američka bukva (*Fagus grandifolia* Ehrh.), japanska bukva (*Fagus japaonica* Maxim.), Siboldijeva bukva (*Fagus sieboldii* Endl.) i tri vrste kineskih bukava (*Fagus longipetiolata* Seem., *Fagus engleriana* Seem. i *Fagus tiantaiensis* Liou).

S rodom *Fagus* najsirodniji je rod *Nothofagus*, koji obuhvata čak 45 vrsta. Tokom evolucije prateći zbivanja u oblikovanju kontinenata u geološkoj prošlosti, kako to navode Dietz i Holden (1970), odvajanjem sjevernoga kopna Laurazije i južnog kopna Gondvane, vrste roda *Fagus* diferencirale su se diljem Laurazije, a vrste roda *Nothofagus* u pojedinim dijelovima Gondvane sa središtem na prostoru Australije i današnjih otoka Nove Gvineje, Tasmanije i Novoga Zelanda.

6. Vrsta: *Fagus sylvatica* L.

Ograničimo li naša razmatranja na rod *Fagus* u Europi, tu bi navedeni rod trebao biti zastupljen (Tutin i sur. 1964) s dvije vrste – *Fagus sylvatica* (obična bukva) i *Fagus orientalis* (kavkaska

bukva). U drugom izdanju *Florae Europaeae* (Tutin i Akeroyd 1993) izneseno je gledište da se u Europi i zapadnoj Aziji radi o samo jednoj vrsti - *Fagus sylvatica*, s dvije podvrste (subsp. *sylvatica* i subsp. *orientalis*). Međutim, u oba se roda spominje još jedna bukva - *Fagus moesiaca* (Czeczott 1933), koju je prvi registrirao Maly, ali Ascherson i Graebner (1911) je na temelju morfoloških svojstava svrstavaju u novu vrstu koja bi trebala biti prelazni oblik između *Fagus sylvatica* i *Fagus orientalis*, o čemu pišu brojni autori (Czeczott 1933; Černjavski 1950; Fukarek 1954; Mišić 1957; Janković 1970; Jovanović 1956, 1971, 2000). Ipak, bilo je i osporavanja, te veoma argumentirano Trinajstić (2003) ukazuje na utjecaj ekoloških čimbenika na morfološku varijabilnost, te da mezijska bukva nije vrsta nego tek ekotip, nastao kroz interakciju genotipa i okoline. Nešto prije toga, na molekularnoj razini Gömöry i sur. (1999) potvrđuju da nije u pitanju nova vrsta, nego ekotip obične bukve, te odbacuju njen stari taksonomski status. Da nije nova vrsta u pitanju potvrdila su i druga molekularna istraživanja koja su provedena u Grčkoj od strane Papageorgiou i sur. (2008; 2014).



Slika 5. *Fagus orientalis* u planinama Turske (foto Prof. Dr. Sezgin AYAN)

Bukva je veoma varijabilna te ima i brojne niže taksone, odnosno rase, kultivare i forme. Najčešće se to može zapaziti po obliku kore koja ispuca grubo kao kod hrasta, ali i po obliku lista, a mnoge promjene su nastale somatskim mutacijama. Tako u literaturi nalazimo sljedeće niže taksone:

- *Fagus sylvatica* var. *quercooides*
- *Fagus sylvatica* cv. *Atropunicea*
- *Fagus sylvatica* cv. *Lacinata*
- *Fagus sylvatica* cv. *Pendula*
- *Fagus sylvatica* cv. *Fastigiata*

Kako je u pitanju varijabilna vrsta u svom cijelom rasprostranjenju, tako je nedaleko od Sarajeva nađena bukva sa grubo nazubljenim listovima, te determinirana kao *Fagus sylvatica* f. *pseudograndidentata* Janjić et Ballian, for. nov. (Janjić 1998).

Kada su u pitanju ekotipovi kod bukve, oni su zastupljeni proporcionalno bukovom raširenju u Europi, te ih je izdiferenciran veći broj na temelju niskih temperatura (Deans i Harvey 1996; Repo i sur. 2001; Jensen i Deams 2004; Višnjić i Dohrenbusch 2004; Hofman i sur. 2015).



Slika 6a. *Fagus sylvatica* var. *quercooides* na Zelengori



Slika 6b. *Fagus sylvatica* f. *pseudograndidentata* Janjić et Ballian, for. nov. (Janjić 1998)

3. MORFOLOŠKA SVOJSTVA BUKVE

Prema Brusu (2004, 2008), Jovanoviću (1956, 1971, 2000), Trinajstiću (2003) i Šiliću (1983) bukva je listopadno drvo, koje kada raste u gustom sklopu dosegne visinu 40 (-48) m. To je visoko drvo ravnog, uspravnog debla, a dosegne prsni promjer i do 2 m, te pravilne, široke i zaobljene krošnje ako raste na osami, dok je u sastojini krošnja kišobranasta. To je jednodomna, jednospolna, anemofilna, sciofitna i mezofilna vrsta.

Kora debla i grana je glatka i tanka, blijedo do pepeljasto do olovnosiva s tankim plutom, koje zadrži glatkoću do u duboku starost, debela 1 do 1,5 cm. Jednogodišnje grančice (izbojci) su nježne, tanke svijetlosmeđe, u mladnosti dlakave, a poslije gole. Kora je nježna, te naglim izlaganjem suncu stradava od upale, suši se i opada.

Lisni su pupovi svijetlosmeđi, 1,5 – 2 cm dugi, vretenasti, na vrhu zašiljeni, vrhom strše od grančice pod kutom od 45°. Ljuske pupova su obično u četiri reda raspoređene i ima ih oko 20, a smeđe do svijetlosmeđe su boje. Kada se pup otvara opadaju, ali na grančici ostaju kružni tragovi.

Lista neposredno prije cvjetanja, već tijekom travnja u nižim područjima, dok na visokim planinama tek krajem svibnja. Listovi dosta varijabilni, koji stoje u dva reda. Listovi eliptični, ali češće jajasti, rjeđe okrugli, dugi 5 do 12 cm, široki 3 - 8 cm, sa 5 -9 pari nerava, ponekad i 12 pari, a najširi su u sredini plojke. Nervatura končastog oblika. Rub lista je valovit i fino trepavičasto dlakav, rijetko malo nazubljen. Listovi svjetla su manji, kožnati i čvrsti, za razliku od lista sjene. U proljeće su listovi nježni i lako stradaju od kasnih mrazova, ali se mogu brzo obnoviti.

Muški cvjetovi skupljeni su u kuglice koje vise na do 5 cm dugoj končastoj i dlakavoj peteljci. Za razliku od muških cvjetova ženski su na jako kratkoj peteljci, ponekad sjedeći.

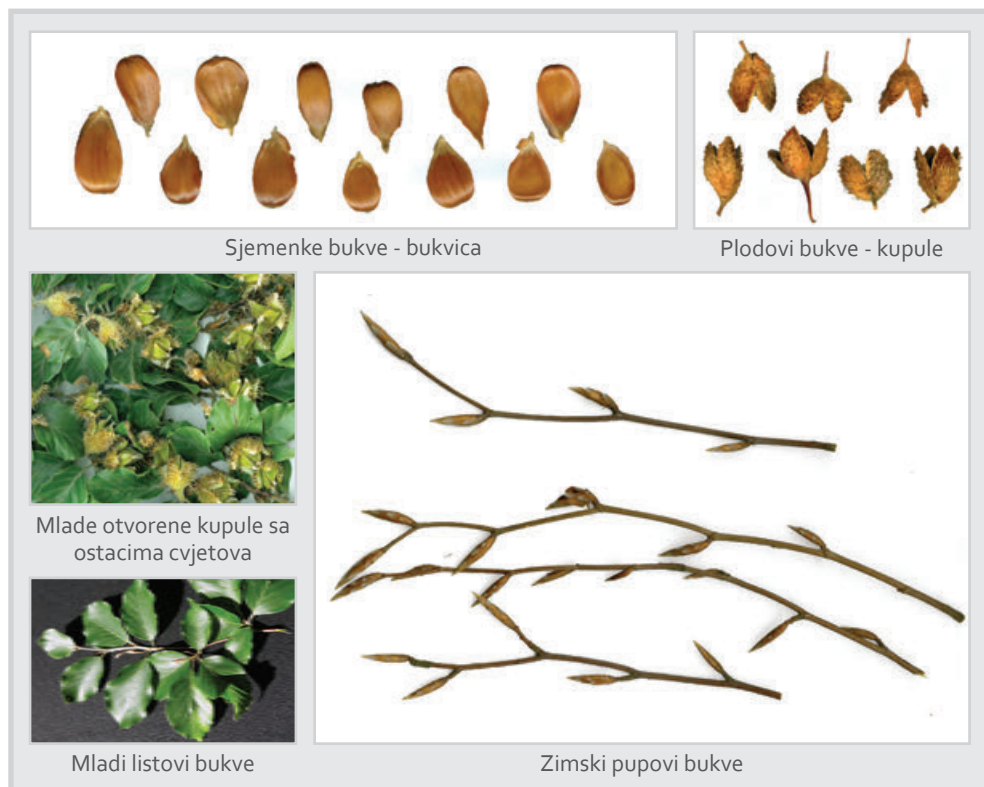
Bukva se oprašuje vjetrom. Cvjeta iza listanja, u travnju ili svibnju. Plod je bukva, 1 - 1,6 cm duga, smeđe boje, trougaona u presjeku, sadrži obično jedno, a rjeđe dva sjemena, a nalazi se u kožastoj kupuli sa četiri zaklopca. Plodovi sazrijevaju u periodu od rujna do studenog, kada i opadaju nakon što se kupula otvori. Ima mrko obojene stipule na kupuli s duboko usječenim omotačem muškog cvijeta,

a podijeljena je u dugačke lancelaste režnjeve. Periodičnost uroda sjemena u povoljnim uvjetima je svakih 4-8 godina, a u nepovoljnim ide i do 12 godina.

Korijenski sustav je jak, sa razvijenim bočnim korijenjem iz kojeg se razvija mreža sekundarnog i tercijarnog korijenja. Zbog svoje snage i razvijenosti bukva predstavlja vrstu koja je otporna na vjetroizvale. Također iz površinskih dijelova korijenja javljaju se izbojci.

Razmnožava se sjemenom i vegetativno iz panjeva, korijena ili po-leglih grana koje dugo leže u humusnom sloju tla.

U citološkom pogledu bukva je monoecični diploid sa $2n = 24$ kromosoma, te je vrlo rijetko podložna mutacijskim promjenama u broju kromosoma (Oddou-Muratorio i sur. 2011)



Sjemenke bukve - bukvice

Plodovi bukve - kupule

Mlade otvorene kupule sa ostacima cvjetova

Mladi listovi bukve

Zimski pupovi bukve

Slika 7. Neke interesantne morfološke karakteristike bukve

4. PRIRODNA RASPROSTRANJENOST OBIČNE BUKVE

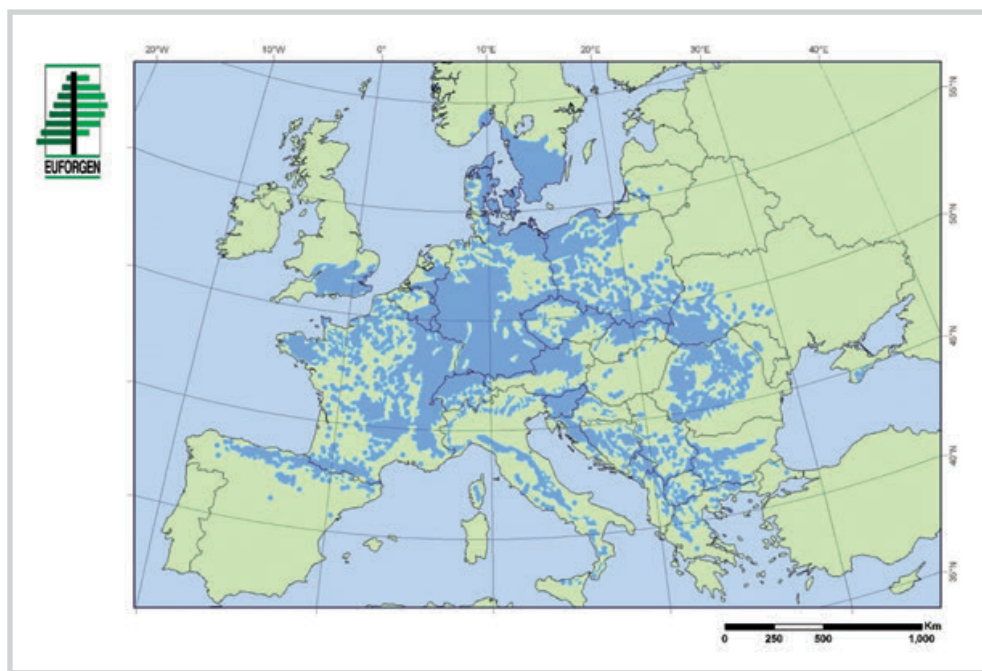
Rasprostranjenost obične bukve u Europi

Bukva ima svoje horizontalno i vertikalno rasprostiranje, a nalazi se u većem dijelu Europe, sa izuzetkom nekih perifernih dijelova.

Inače, obična bukva jedina je vrsta šumskog drveća u Europi koja od prirode dolazi na širokom rasponu nadmorskih visina (od 100 m pa sve do 2100 m n.v.). U cijeloj srednjoj i sjevernoj Europi se sreće kao ravničarski element, a u planine se penje postepeno idući ka jugu. Gornja granica bukve u pojedinim područjima je sljedeća (Brus 2004, 2008; Ellenberg i sur. 1992; Jovanović 1957, 1971, 2000; Pintarić 2002; Teissier du Cros i sur. 1981; Trinajstić 2003; Šilić 1983; Von Wühlisch 2008) (Tablica 1).

Tablica 1. Vertikalno rasprostiranje bukve (Pintarić 2002)	
Skandinavija	200 m
Sjeverna Njemačka	650 - 800 m
Švicarska Jura	1100 - 1300 m
Švicarski Alpi	1300 - 1400 m
Dinaridi	1000 m
Etna	1200 - 2000 / 2160 m
Bavarska šuma	1000 / 1350 m
Švarcvald	1450 m
Apenini	1800 m
Bosna i Hercegovina	1900 m

Za običnu bukvu možemo reći da je najrasprostranjenija lišćarska vrsta. Njen areal je u većem dijelu Europe, sem krajnjih sjevernih i južnih dijelova. Sjeverna granica joj počinje od Škotske i Skandinavskog poluotoka (do blizu 59° s.g. širine). Istočna granica joj ide na jug preko istočne Pruske, Poljske ka Besarabiji, karpatskim planinama i Balkanskom poluotoku. Na jugu dostiže do sjeverne Sicilije (najjužnija tačka na 37° s.g. širine) i Korzike. U jugozapadnoj Europi, preko Francuske i Pirineja, zalazi u sjevernu Španiju. Na zapadu Europe granica bukve ide u Francuskoj uglavnom do same morske obale, prelazeći u Englesku. U Irskoj je nema (Jovanović 1957, 1971, 2000; Von Wühlisch 2008).



Karta 1. Rasprostriranje obične bukve (*Fagus sylvatica*) u Europi (Von Wühlisch 2008)

Rasprostranjenost obične bukve je vezana za oceanske klimatske uvjete. Dok je na sjeveru i zapadu drvo nizina, u južnim i istočnim dijelovima javlja se u brdskom području. Kao izrazito povoljni tereni za bukvu javljaju se oni u srednjoj Francuskoj i zapadnoj Njemačkoj (Jovanović 1957, 1971, 2000). Klimatskim promjenama bukva je jako ugrožena, a pretpostavlja se da su većinom ugrožene bukove populacije na južnoj granici distribucije (Hjelmqvist 1940; Kriebitzsch i sur. 1999; Turok 1996; Hosius i sur. 2003; Dounavi i sur. 2010, 2016; Paludan-Müller i sur. 1999; Schraml i Rennenberg 2002; Bilela i sur. 2012; Jump i sur. 2006).

Rasprostranjenost obične bukve u Bosni i Hercegovini

Među svim ekonomski važnim vrstama drveća bukva u Bosni i Hercegovini ima najveće rasprostranjenje. Prikaz rasprostriranja bukve ćemo detaljno dati prema Fukareku (1970), a prema njemu je nalazimo u cijeloj zemlji izuzev šireg pojasa u zapadnoj Bosni i

cijeloj donjoj Hercegovini, koju zauzima termofilna vegetacija sub-mediteranskih formacija, i isto tako nešto širi pojas nizinskih i brežuljkastih terena u sjevernoj i sjeveroistočnoj Bosni, koji zauzima higrofilna i umjerenotermofilna vegetacija subpanonskih formacija. Cijelo ostalo područje moglo bi se smatrati jedinstvenim povezanim arealom rasprostranjenosti bukve.

Unutar tog područja izuzimaju se, naravno, duboko usječene riječne doline i kraška polja, kao i područja visokih planinskih vrhova, gdje bukve nema u većem sastavu. Usljed znatne razvedenosti reljefa ovaj areal odražava se u detaljnijem prikazu (Karta 2) koji je nešto izmijenjen. Unutar gotovo svake riječne doline, po pravilu, sve su južne padine čak do najviših visina prekrivene hrastovim šumama u kojima se bukva pojavljuje samo u uvalama ili uz vlažne obale potoka, dok su sjeverne padine, sa rijetkim izuzecima, gotovo u potpunosti obrasle bukvom.

Prije svega, moramo razlikovati areal rasprostranjenosti bukovih šuma od areala rasprostranjenosti same bukve. Areal bukovih šuma u BiH znatno je uži od areala bukve, koja, kao pojedinačna ili grupna primjesa, raste i u šumama hrasta i graba, ili se penje zajedno sa krivuljom daleko iznad gornje šumske granice. Prema tome, gotovo bez izuzetaka, na donjoj (nizinskoj) granici rasprostranjenosti bukve nalazimo je pojedinačno ili grupno pomiješanu u mješovitim šumskim zajednicama listopadnog drveća, zajedno sa običnim grabom (*Carpinus betulus*), klenom (*Acer campestre*), kitnjakom (*Quercus petraea*), lipama i nekim drugim vrstama. Nije rijetko da se bukva nalazi izmiješana i sa kserofitnim vrstama, kao što su crni grab (*Ostrya carpinifolia*), crni jasen (*Fraxinus ornus*), brekinja (*Sorbus torminalis*), drijen (*Cornus mas*) i druge. Pojava bukve na donjoj granici njenog areala ovisna je u velikoj mjeri o karakteru staništa. Ona tu, po pravilu, zauzima svježije, zaštićenije i vlažnije uvale, ili izrazite sjeverne padine, dok sušna staništa i otvorenije (najčešće zapadne i južne) padine prepušta hrastu kitnjaku i drugim termofilnim vrstama.

Nije rijedak slučaj da na nekim zaklonjenijim mjestima (u dolinama rijeka) bukva raste i niže od hrasta (u nekoj vrsti inverzija), pa i da sa sjevernih padina prelazi na suprotne južne padine.

Raspored bukve na donjoj granici sopstvenog areala ovisan je u Bosni u velikoj mjeri od pravca pružanja određene riječne doline. Ukoliko se riječna dolina pruža od sjevera spram juga (a to su mahom

riječne doline glavnih naših rijeka Une, Vrbasa, Bosne i Drine), granica bukve se znatnije udaljuje od doline. Ukoliko se riječna dolina pruža od istoka spram zapada, granica bukve se spušta sa sjevernih padina sve do u samu dolinu, pa i prelazi je. Prema tome, pružanje donje granice bukve ovisno je i o ekološkim uslovima staništa kojisu ovdje znatnije izraženi reljefom.

Gornju (visinsku) granicu bukve nalazimo samo na nekim zapadnim i južnim bosanskim, te hercegovačkim planinama koje dosežu nadmorske visine iznad 1900 m. To su planine čije najviše vrhove pokriva klekovina bora (sastojine krivulja), a u kojima bukva prodire na

povoljnija mjesta (sjeverne padine) pojedinačno još do 1800 m. To su, izuzev granične Plješevice, još i sljedeće bosanske planine: Klekovača, Dinara (Troglav), Kamešnica, Šator, Vitorog, Golija, Kujača, Cincar, Malovan, Raduša, Vran, Vranica, Bjelašnica, Treskavica, Jahorina, Zelengora, Maglić (Vučevo) i Ljubišnja. Od hercegovačkih planina to su dijelovi Bjelašnice (Krvavac), Visočice, zatim Prenj, Čvrstica i Velež.

Na ostalim brdima i planinama bukva ne doseže do svoje gornje granice, pa tu njene sastojine – bilo čiste u obliku i sastavu pretplaninske šume, ili mješovite u obliku i sastavu jelovo-smrekovo-bukovih šuma – pokrivaju najviše visine.

Prema uvidu u priloženu kartu areala, Bosnom i Hercegovinom prolaze dvije značajne biljno-geografske areal-linije, odnosno granične linije dopiranja bukve unutar njenog cjelokupnog areala. Jedna je njena granična linija



Slika 8. Sastojina bukve na Konjuhu kod Kladnja - sjemenski objekat

dopiranja spram stepe i silvo-stepe (u širem smislu), odnosno spram termofilne i hidrofilne, zonalne vegetacije hrastovih šuma panonskog prostora, a druga – njena granična linija dopiranja spram zimzelene i termofilne euromediterranske vegetacije jadranskog prostora.

Obje ove granice areala, i panonska i jadranska, karakteristične su po tome što se na jednu više-manje suvislo povezanu graničnu areal-liniju nastavljaju veće ili manje odvojene grupe nalazišta.

a) Jadranska granica areala bukve

U pružanju prema zapadu areal bukve u Bosni i Hercegovini se nastavlja na areal u jugozapadnoj Hrvatskoj i Dalmaciji. On tu prelazi sa planina Gorskog kotara preko Velebita, Velike i Male Kapele uz graničnu Plješevicu, i dalje se nastavlja na granični pojas Dinarskih planina (od doline rijeke Une do Kamešnice), gdje u užem ili širem pojasu prelazi granične grebene Uilice, Gnjata, Dinare, Troglava, Prologa i Kamešnice. Sa izvjesnim većim ili manjim prekidom, bukva na ovom području zauzima više planinske položaje i pretežno sjeverne i sjeveroistočne padine.

Na sjeveru njen areal prekidaju topliji, hrastovima i drugim vrstama naseljeni niži položaji doline rijeke Une, zatim slični položaji dijela doline Une, a na jugu tople, djelomično i submediteranskim vrstama naseljene padine oko Livanjskog i Glamočkog polja.

Širu rasprostranjenost zauzima, dalje, na planinskom lancu Jadovnika (kod Drvara), zatim na Šatoru, Goliji, Cincaru i Malovanu, gdje se spušta duboko niz sjeverne padine, a na južnim se zadržava samo na većim nadmorskim visinama.

U svom recentnom pružanju ona ovdje izbjegava kraška polja i okolne niže, strmije padine. Nema je ni u Kupreškom polju. Ovdje se tek pojavljuje na sjevernim padinama Želivodića i Ravašnice.

Današnja granica bukve ovdje (kao i na južnijim hercegovačkim planinama) antropogeno je uslovljena. Zbog toga ju je vrlo teško tačno ucrtati u kartu. Za to je najbolji primjer planina Ljubuša, istočno od Duvanjskog polja, koja je u našoj karti uključena u granicu areala, iako na njenim zapadnim padinama nema više većih sastojina bukve, nego samo pojedine manje grupe kao ostaci ostataka nekadašnjih prostranih bukovih šuma. Međutim, na južnom kraju ovog kraškog polja, na krševitim sjevernim padinama Oštraca (kod Mesihovine), nalaze se krajnje zapadu okrenute grupe bukovih sastojina.

Granica areala nešto tačnije mogla se utvrditi na zapadnim padinama planine Vran, jer su tu, zbog velike udaljenosti stalnih ljudskih naselja, ostale još nešto veće, ali danas žestoko sasječene i degradirane sastojine (Svinjača i Modruški Gvozd).

U području zapadnijem od ove granice nalazi se manje izolovano nalazište bukve na području Zavelina, koje nije detaljnije proučeno.

U Hercegovini granica bukve je znatno potisnuta u unutrašnjost i na veće nadmorske visine. Taj proces i danas je još vrlo intenzivan, a naročito na području Rakitskog i Crnačkog Gvozda, gdje se usred šumskih sastojina nalaze sezonska i stalna naselja.

Granica bukve ovdje se povukla u najviše visine sliva rijeke Ugrovače iznad Rakitna i Potklečana. Bukve tu ima još na sjevernim padinama Mračnjače i Oluje (do blizu Trebistova), te na sjevernim padinama Pandurice iznad Izbica, da bi, dalje na prvom grebenu Čabulje, njene veće sastojine (koje se danas eksploatišu) zahvatile veći prostor i protezale se do Velike Vlahinje na planini Čabulji.

Dalje se granica bukve proteže spram sjevera, na višim padinama planina Čabulje i Veleža granica se drži gotovo istih visina, osim što na povoljnim, zaklonjenim sjevernim stranama također silazi do blizu samog korita Neretve (blizu ušća Glogošnice).

Sjevernije od Jablanice, približno do Konjica (oko Jablaničkog jezera), na većem prostoru nema bukve, osim pojedinih izolovanih stabala i skupina u sastojinama hrasta sladuna.

Na južnim padinama Veleža (iznad Podveležja) bukva prelazi na visoravan Bišine i Bukovice i tu zauzima dosta prostrane predjele, isprekidane kršom i hrastovim sastojinama, sve do prevoja Trusine (na južnom rubu Nevesinjskog polja), da bi dalje nastavila svoje pružanje na planinama Babi i Bjelasici kod Gacka. Sjevernije od ove granice izdvaja se šira okolina i samo Gatačko polje izvan areala bukve.

Međutim, sjeverne padine Bjelasice (na geografskim kartama označene i kao Bjelašnice), osobito inad Fojnice i Ljeskovog Duba (predjeli Ivica i Barni do) pod gustim su prostranim bukovim šumama (mjestimično i sa primiješanom jelom).

Ovo područje nije još detaljnije istraženo, pa je granica bukve dana dosta približno.

Okružujući Gatačko polje, granica bukve ide dalje na istok i prelazi na padine crnogorske planine Golije. Nešto južnije bukve nalazimo na sjevernim padinama Troglava i Somine, odakle se dalje istočno nastavlja na crnogorsku visoravan Poljica – Crkvice i planinu Njogoš.

Južnije od ove, više ili manje, suvislo povezane granice dopiranja bukve u Hercegovini, nalazimo nekoliko manjih i većih izolovanih skupina, i to na planini Viduši (ispod Tisca i Miloške i u području Zvjerrine), te na sjevernoj strani gole Bjelašnice (Ilijinog brda – 1338 m) na području Ljubinja. Ovdje je i jedno izolovano, danas znatno suženo, nalazište bukve bilo povod da se da lokalni naziv Bukov do.



Slika 9. Stara bukva na Čabulji - prema legendi ispod nje se odmarao hajduk Andrija Šimić

Sasvim odvojeno i, na sličan način kao na dalmatinskoj Svilaji i Biokovu, vanredno značajno nalazište bukve – u većim i prostranijim sastojinama – nalazi se na području planine Orjen (Bijela gora) jugoistočno od Trebinja. Tu se bukva pruža pretežno na sjevernim padinama i grebenima Svitavca, Štirovnika, Gnjile grede, Jastrebice i Gubara, i sa ovih padina prelazi na široku crnogorsku krašku visoravan Krivošija, te dopire na istok sve do blizu Grahova i Crkvica, a na jug do nekada dalmatinskih visova Subre iznad Herceg-Novog. U visini Vrbanje bukva silazi sa Orjenskog sedla nisko i na južnim i na zapadnim padinama. U ovom području vršena su detaljnija istraživanja i kartiranja koja pokazuju određene zakonitosti pojave i obnove bukovih šuma u jadranskoj oblasti.

b) Panonska granica areala bukve

U sjeverozapadnoj Bosni bukva se u svom povezanom dopiranju nastavlja na područje Korduna i Banije u Hrvatskoj i širi se u svom povezanom dopiranju na ograncima nekih viših brda i planina, zauzimajući tu pretežno više ili zaklonjene sjeverne padine. Tu se ona sučeljuje sa nizinama, brežuljcima i brdima prekrivenim termofilnijom vegetacijom hrastovih šuma.

Na području Cazinske krajine bukva (često u zajednici sa kestenom) zauzima izolovane sjeverne padine i više položaje brda koja ovdje nisu viša od 600-700 m u prosjeku (Gomila 796 m).

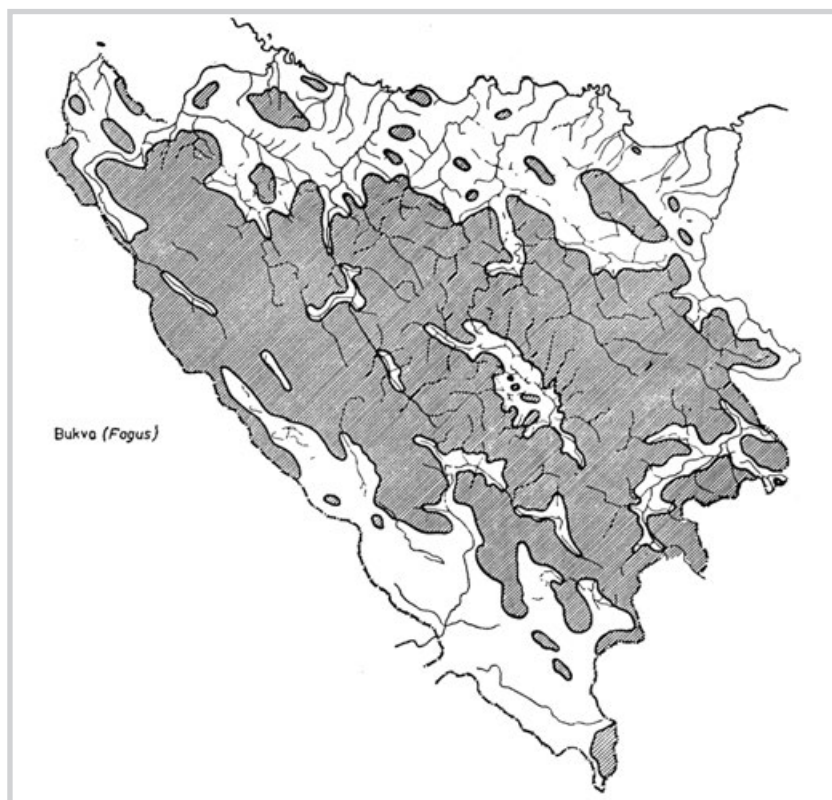
Njena šira rasprostranjenost počinje tek na sjevernim padinama Grmeč-planine, odakle joj se može povući suvisla granica spram istoka preko Čelić-kose (južno od Sanskog Mosta), Zmijanja, Manjače, Osmače, Tisovca, Uzlomca, Šnjegotine, Javorove, u brdima Borije, te južno od Tešnja i istočno od Maglaja. Nastavljajući, granica ide nešto dalje, sjvernije od Maglaja, na padine Ozrena, te istočno na krajnje sjeverne padine Konjuha, zatim preko sjevernih padina Javornika i Donjeg Birča na rijeku Drinu. Odatle dalje nastavlja se granica u Srbiju (na Gučevo, Boranju, Soko, Bukovicu, Povlen i Maljen).

Sjvernije od ove suvisle granice bukve u Bosni, postoje manja i veća izolovana područja bukovih šuma na Majdanskoj planini južno od Prijedora, na području istočno od Dobrljina, zatim na prostranim ograncima Kozare i Prosare. U prostoru između donjih tokova rijeka Vrbasa i Bosne bukve ima na sjevernim padinama Motajice (gdje se spušta gotovo do na obalu rijeke Save), zatim na Ljubiću i Krnjinu u

slivu rijeke Ukrine. Istočno od Dervente, već nad samom rijekom Bosnom, pruža se brdo Oštričak (297 m), na kojem leži selo Bukovica!

Prema neprovjerenim podacima, bukve ima i u uvalama uz potoke na sjevernoj strani Vučjaka (367 m) kod Odžaka.

U predjelima između Bosne, Spreče i Drine nalazi se veliko područje bukovih šuma na planini Majeveci. Izvan ovog, bukve ima i na sjevernim padinama Visa (kod Gračanice) i Trebovca (zapadno od Gradačca). Tu je poznato i najniže bosansko nalazište bukve na 80 m nadmorske visine (na obali rijeke Save kod Brčkog). U slivu rijeka Šibošice (Lukovice) i Gnjice nalaze se sela Donja i Gornja Bukovica, koja leže na nadmorskoj visini od oko 100 m, a njihovi nazivi govore da je u okolnim šumama nekada bilo i bukovih sastojina. Danas se tu mogu naći samo rijetka pojedinačna stabla.



Karta 2. Rasprostriranje bukve u Bosni i Hercegovini (Fukarek 1979)

5. POSTGLACIJALNA SEoba OBIČNE BUKVE

Kako je obična bukva jedna je od najcjenjenijiheuropskih vrsta drveća, bila je predmetom brojnih istraživanja, kao što su ekološka, paleoekološka i genetska. Razlozi za ovaj interes uključuju njenu široku distribuciju i veliku gospodarsku važnost. Kao posljedica toga, postoji pravo bogatstvo fosilnih podataka koji dokumentiraju njenu povijesnu distribuciju, a tu su i brojna genetska istraživanja koja potvrđuju ono do čega se stiglo na temelju fosilnih podataka.

Polazeći od pregleda dostupnih fosilnih i genetskih podataka Magri i sur. (2006) i Magri (2008) su dali najbolje rezultate za šire područje Europe, dok su problematiku bukve za područje južnog Balkana uspješno razriješili Papageorgiou i sur. (2014). Tako su za bukvu objavljeni brojni podaci i analize koji omogućavaju da se rekonstruira povijest ove vrste u Europi od srednjeg pleistocena pomoću peluda i makrofosilnih podataka, uz pomoć analize genetskih struktura koristeći različite biljege (izoezimi, mikrosateliti i kloroplastna DNK), te analitičkom metodom kroz koju se integiraju fosilni i genetski podaci.

Izgleda da je bukva preživjela u mnogim područjima Europe tijekom posljednjeg glacijalnog razdoblja. Podaci prikupljeni posljednjih godina potvrđuju da su Apeninski i Balkanski poluotoci imali nekoliko glacijalnih pribježišta, kao što sugeriraju prethodne studije (Huntley i Birks 1983; Huntley 1988; Lang 1992, 1994; Pott 1997, 2000; Brewer 2002). Međutim, ni Apeninski ni Balkanski poluotok nisu bili sama izvorišta za ponovnu kolonizaciju Europe bukvom. Prema paleobotaničkim podacima, dijelovi zapadne i jugozapadne Slovenije, istočne Alpe, francuske Alpe i eventualno južna Moravska u Češkoj se smatraju glavnim izvorišnim područjima iz kojih je bukva kolonizirala dijelove središnje i sjeverne Europe. Ovo baca novo svjetlo na nedavnu raspravu o postojanju sjevernoga refugija u Europi (Willis i sur. 2000; Carcaillet i Vernet 2001; Stewart i Lister 2001; Tzedakis i sur. 2002, 2003; Stewart 2003; Willis i van Andel 2004).

Nasuprot tome, čini se da je bukva ograničena u velikoj mjeri kontinentalnom klimom, odnosno nalazimo je na rubu Panonskog ravnjaka (Taberlet i sur. 1998), te bi to trebalo prihvatiti kada je u pitanju bukva. Temeljem fosilnih ostataka data je jako dobra slika

postglacijalnog širenja bukve u Europi, a sve današnje populacije bukve su izravni potomci populacija koje su se prve naselile u tom području, jer im je tok gena prilično spor zbog teškog sjemena.

Postglacijalne migracije bukve na temelju paleobotaničkih istraživanja

Bukva se u Europi javlja u srednjem i gornjem pleistocenu, dok je samo postojanje bukve registrirano i u periodu prije kvartara (Mai 1995; Denk i sur. 2002). Često se dvoji kod kvartarnih fosilnih ostataka, jer je određenje njihove starosti upitno i neprecizno. Tzedakis i sur. (1997) povezali su četiri najstarija europska peludna fosila s ciljem razvoja kronologije, da bi riješili dio vegetacijskih zbivanja tijekom zadnjih 500.000 godina. Oni su koristili fosile iz središnje Francuske, središnje Italije, sjeverozapadne Grčke i istočne Makedonije, te su odredili povijesnu poziciju bukve u središnjem i kasnom pleistocenu u južnoj Europi.



Slika 10. Makrofossil bukve iz miocena (starost od 11 do 13 milijuna godina)

Inače, bukva je za posljednjih 500.000 godina više puta kolonizirala Europu tijekom većine umjerenih razdoblja te se nakon zaledbe povlačila na jug (Magri i sur. 2006; Magri 2008). U Italiji je bukva bila dominantna vrsta za vrijeme raznih faza i ostala je velika količina peludi tijekom glacijalnih razdoblja. U Francuskoj brojne fosile bukve nalazimo iz postglacijalnog razdoblja, ali je prije povišenja temperature bilo daleko manje. Iako je bukva u Grčkoj relativno manje zastupljena, u području Janjine se došlo do nekoliko važnih nalaza, jer je uvijek bila manje zastupljena u šumskoj vegetaciji. Bukva se ponaša veoma interesantno, te prilično varira između mjesta koja su analizirana između umjerenim interglacijacijalnim fazama.

Ključno razdoblje za povijest bukve u Europi je posljednja interglacijacija (odnosno Eemian, prije 127.000 - 112.000 godina). Tako su fosilni ostaci bukve veoma brojni tijekom šumske faze, u južnoj Europi, a fosili su nađeni u istočnoj Bugarskoj (Bozilova i Djankova 1976). Za razliku od juga Balkana, drugdje u Europi bukva je pokazala umjereno širenje samo u središnjoj Italiji, dok je u središnjoj Francuskoj (de Beaulieu i Reille 1984) i Švicarskim prealpinama (Welten 1982) registrirana samo u malim količinama. U drugim dijelovima Švicarske (Wegmüller 1992) i u Njemačkoj (Grüger i Schreiner 1993) podaci ukazuju na to da tadašnje Francuske populacije bukve nisu bile povezane s bukovim populacijama iz istočnih Alpa (Šercelj 1966; Drescher-Schneider 2000), što je potvrđeno i kod drugih vrsta. U središnjoj Europi su nađeni veoma važni fosilni ostaci u Slovačkoj (Hajnalová i Krippel 1984), a ukazuju na lokalnu prisutnost bukve. Fosili iz Eemiana su registrirani i na nekoliko mjesta u Poljskoj, a ukazuju na tadašnje male i periferne populacije bukve u jugozapadnoj Poljskoj (Mamakowa 1989; Malkiewicz 2002; Granoszewski 2003).

Tijekom širenja šuma nakon Eemiana, bukvu nalazimo na mnogobrojnim europskim staništima. Tako su fosili iz tog perioda prema Magri i sur. (2006) nađeni uz glacijalna pribježišta u određenim postotcima: 30-50% u Italiji, do 30% u Francuskoj i 5% u Sloveniji (Šercelj 1966). Bukva je također u tom periodu bila dobro zastupljena na Balkanu, dosežući učešće i do 20% u sjeverozapadnoj Grčkoj. U središnjoj Europi bukva je u tom periodu prisutna, ali nikada nije dostizala vrijednost učešća u vegetaciji veću od 2%. Također, i ostaci drvenog uglja na arheološkim nalazištima u Slovačkoj upućuju na postojanje lokalnih populacija u eemijskom periodu (Hajnalová i Krippel 1984).

Ovi podaci upućuju na to da je tijekom 100.000 godina bukva bila u ekspanziji na Apeninskom i Balkanskom poluotoku, kao i u jugoistočnoj Francuskoj, dok je na južnom dijelu središnje Europe bila tek manja komponenta šumske vegetacije (Magri i sur. 2006).

U šumskoj fazi, koja odgovara periodu od prije 85.000 - 70.000 godina, bukva je bila prisutna u manjem broju u Francuskoj (de Beaulieu i Reille 1984) kao i na Balkanskom poluotoku (Tzedakis 1994) dok je još bio vrlo bogat vrstama (Magri 1999; Allen i sur. 2000), kao i na sjeveroistoku Italije (Canali 2005). U istom periodu na Iberijskom poluotoku imamo znatniju ekspanziju u masivu Pirineja (Burjachs i sur. 1996) i duž obala Cantabarskog mora (Ramil-Rego i sur. 2000), što za ranije periode nije registrirano.

Određenje glacijalnih pribježišta bukve i pravaca migracije tijekom ekspanzije šuma neposredno je prethodilo posljednjem glacijalnom razdoblju, kada je bukva nestala na širem europskom području. Veće količine peludi nađene u Italiji ukazuju na njeno prisustvo na brojnim mjestima srednjeg i kasnog glacijalnog razdoblja (Follieri i sur. 1998; Allen i sur. 2000; Canali 2005). U istom periodu su fosilni ostaci bukve nađeni širom Španjolske (Burjachs i Julia 1994; Gómez-Orellana i Rodríguez 2002; Vernet 1980; Uzquiano 1992). Na jugu Francuske postojanje bukve je dokazano otkrićem makrofosila iz posljednjeg glacijalnog maksimuma (Vernet 1980; Bazile-Robert 1982). U Češkoj je nađen drveni ugljen star 26.000 godina (Damblon i Haesaerts 1997) kao i pelud iz istog perioda (Svobodová 1991; Hajnalová i Krippel 1984; Litynska-Zajac 1995; Jankovská i sur. 2002). U zapadnoj Sloveniji postoji nekoliko nalaza bukovih makrofosila starih od 38.000 godina do 12.500 godina koji potvrđuju njeno postojanje u tom periodu (Osole 1976, 1983; Šercelj i Culiberg 1991; Culiberg i Šercelj 1995; Šercelj 1996; Turk i sur. 1989). Bukva je na početku holocena, prije 10.000 i 9000 godina ubzano povećavala svoju količinu peludi u južnoj i središnjoj Italiji, te u istočnim Alpama i zapadnoj Mađarskoj. Razlog tomu treba tražiti u učinku migracija malih populacija iz južne Italije i zapadne Slovenije tijekom kasnog ledenog razdoblja, ili u rastu populacija na lokalnoj razini. U sjevernoj Španjolskoj bukva je prisutna u baskijskim planinama, a u južnoj Francuskoj je pronađena na niskim uzvisinama, u blizini ušća rijeke Rhône. Iz tog perioda na Balkanskom poluotoku bukva je zabilježena u istočnoj Bugarskoj, na području gdje su sada prisutne populacije *F. orientalis* (Filipova-Marinova 2003).



Slika 11. Bukva sa plodovima, planina Orijen

Prije 8000 godina bukva je već raširena u južnoj i središnjoj Italiji, a u zapadnoj Bugarskoj nalazimo koncentracije peludi od 2% u fosilnim naslagama, gdje je na masivu Pirin njena prisutnost zabilježena od ranog holocena, dok je u isto vrijeme na planini Rili jako rijetka (Bozilova i Tonkov 2000). U tom periodu bukvu nalazimo i u južnoj Češkoj, gdje je prisutna u fosilnom peludu od 2% već od prije 9000 godina, pa se pretpostavlja da je u tom širem području bukva preživjela i glacijaciju tijekom posljednjeg glacijalnog maksimuma. Ovo se podupire činjenicom da je područje između Slovenije i Češke odvojeno velikom dolinom Dunava, te da u tom području nije registrirana pelud bukve, tako da nema jasnog obrasca migracije s juga na temelju fosilnih ostataka peludi. Fosilno drvo bukve koje je nađeno kod jezera Constance, a staro je 8450 godina (Billamboz 1995), uz koncentraciju od 2% peludi, ukazuje na sličnu situaciju u središnjoj i sjevernoj Europi. Ovoj tvrdnji u prilog idu i nađeni fosili hrasta iz Poljske stari između 9200 i 9120 godina (Goslar i Pazdur 1985), a regionalni dijagram peludi za hrast pokazuje zastupljenost od 1% (Ralska-Jasiewiczowa i sur. 1998). Prije 8000 i 7000 godina, bukva je dosegla 2% koncentracije peludi duž dalmatinske obale.

Međutim, prisutnost bukve u sjevernoj Dalmaciji je već registrirana u kasnom glacijalnom periodu i njenoj odsutnosti u Albaniji do prije 6500 godina, a što podupire hipotezu o migracijskom putu bukve iz slovensko-sjevernodalmatinskih populacija. Makrofosilni i peludski zapisi iz Slovenije i hrvatske Istre ukazuju na to da je u tom području bukva preživjela tijekom posljednjeg glacijalnog razdoblja (Osole 1976, 1983; Šercelj i Culiberg 1991; Culiberg i Šercelj 1995; Šercelj 1996; Turk i sur. 1989). Te populacije su se proširile ka sjeveru u Austriju, gdje je registrirano značajno povećanje bohemske populacije. Prisutnost bukve u Švicarskim prealpima je potvrđena na temelju fosilnog ostatka drva za prije 7540 godina, iako je koncentracija peludi jako niska. U području Vogeza nađeni su makrofosili iz istog perioda koji ukazuju na prisutnost bukve, iako je fosilna pelud registrirana 1000 godina kasnije. Također, postoje dokazi o peludi bukve u francuskim Alpama, na padinama ka rijeci Rhône. Rezultati antrakoloških analiza na tim područjima pokazuju da je bukva mogla preživjeti posljednju glacijaciju u mediteranskom obalnom području Francuske, kao i u istočnom dijelu Alpa (Delhon i Thiébault 2005). Makrofosili su nađeni i u Španjolskoj, na baskijskom i kantabrijskom planinskom području i ne ostavljaju nikakve sumnje o lokalnoj prisutnosti bukve. Glavna značajka je brzo širenje bukve prije 7000 i 6000 godina i brza kolonizacija vanjskog alpskog lanca, jer tada koncentracija peludi doseže 2% u većini švicarskih, austrijskih i francuskih Alpa. Međutim, prisutne su i razlike između populacija u pogledu podrijetla, ali nije ih lako uočiti jer one proističu iz austrijsko-švicarskih područja i doline Rhône, ili čak iz Vogeza, što je relativno malo područje. Tako je prije oko 6500 godina koliniziran Centralni masiv u Francuskoj. Kada je u pitanju Španjolska postoje tri makrofosila iz sjevernog dijela zemlje koji potvrđuju prisustvo bukve na Iberijskom poluotoku, iako je bila vrlo rijetka. U Rumunjskoj, na planinama, pelud bukve pokazuje koncentraciju od 2% na jednom mjestu, gdje je bila sporadično prisutna već od prije 8000 godina. Tumačenje ovih nalaza je bilo teško, jer Karpati još nisu bili kolonizirani, a iz tog perioda iz zapadne Bugarske postoje samo rijetki zapisi (Tonkov 2003; Tonkov i sur. 2002; Stefanova i Ammann 2003). Tada je bukva registrirana u Albaniji i Grčkoj, gdje je registrirana i u početnim fazama postglacijalnog razdoblja. Područje uz Crno more uglavnom je kolonizirano bukvom, vjerojatno *F. orientalis*. Prije 6000 i 5000 godi-

na, bukva se brzo širila duž unutarnjeg planinskog lanaca sjevernih Apenina, a koji su bili kolonizirani iz glacijalnog pribježišta koje se nalazilo u središnjoj Italiji. Drugi primjer brzog širenja bukve je u Češkoj i Moravskoj (Rybnícková i Rybníček 1996; Svobodová i sur. 2001, 2002; Rybníček i Rybnícková 2002), gdje se bukva širi prema zapadnoj granici središnjeg bazena i prema zapadnim Karpatima (Svobodová i sur. 2001, 2002). Makrofosili nađeni u ugljenu izvađenom kod Luksemburga stari 5750 godina ukazuju na sjevernu migracijsku rutu, koja kreće vjerojatno iz Vogeza (Magri i sur. 2006; Magri 2008).

Širenje bukve prije 5000 i 4000 godina je bilo vrlo brzo u središnjoj Europi, osobito u središnjoj Njemačkoj. Bukva prelazi ka sjeveru i preko Karpata stiže do Poljske (Latałowa 1992; Jahns 2000). U Danskoj je nađen fosil bukve star 1000 godina, a što ukazuje na to da se bukva kretala prema sjeveru. Istodobno je došlo do brze migracije prema istoku duž Karpata. Na Balkanskom poluotoku bukva je pronađena na mnogim područjima, uključujući Albaniju, sjevernu Grčku (Papa-georgiou i sur. 2014), te na planinama Bugarske, Rili i Rodopima. Međutim, ove balkanske populacije su još uvijek vremenski bile potpuno odvojene od onih u Rumunjskoj. U Španjolskoj, iako koncentracija peludi na samo dva mjesta doseže 2%, postoji kontinuirano prisustvo peludi bukve u vrlo niskim postocima. U periodu između 4000 i 3000 godina bukva je registrirana u Kantabrijskom gorju, kao i Pirenejima, koji su u tom periodu bili dobro kolonizirani. Pretpostavka je da su oba planinska lanca imali bukove šume tijekom zadnjeg glacijalnog maksimuma. Međutim, francuske populacije su također mogle djelomično kolonizirati Pireneje, budući da je bukva bila široko rasprostranjena u francuskom Središnjem masivu prije 5000 godina. U zapadnoj Europi bukva se proširila na sjever Francuske, dok je ona iz središnje Europe migrirala na sjever Njemačke. U Poljskoj, bukva je migrirala dalje na sjever južne do istočne Poljske, dok je u Rumunjskoj u istom periodu došlo do kolonizacije istočnih i južnih Karpata (Matuszkiewicz 2002; Latałowa i sur. 2004). U Bugarskoj i Grčkoj brojno stanje bukve se znatno povećalo u periodu prije 3000 i 2000 godina. Bukva stiže i u Englesku, a na južnu Skandinaviju širi se iz sjeverozapadne Poljske (Björkman 1996). Vremenski period od prije 2000 – 1000 godina karakterizira daljnje brzo širenje bukve prema sjeveru i istoku, da bi prije 1000 godina doseglo svoj maksimum, koji je vrlo sličan onome danas (Magri i sur. 2006; Magri 2008).



Slika 12. Šuma bukve na kamenitim staništima u zapadnoj Mađarskoj

Postglacijalne migracije bukve na temelju genetskih istraživanja

Prva istraživanja kolonizacije bukve u Europi su pomoću kloroplastne DNK (cpDNA) obavili Demesure i sur. (1996). Rezultati su pokazali da prevladava jedan haplotip u većem dijelu rasprostriranja, a što odmah ukazuje na postojanje uskog grla u vrijeme postglacijalne rekolonizacije. Međutim, glavni dijelovi raširenja od Apenina, Balkana i Male Azije nisu bili uključeni u to istraživanje, ali su obrađeni primjenom nuklearnih biljega, i vezano za regionalnu razinu (Gömöry i sur. 1999; Comps i sur. 2001; Brus 2010). U najsjevernijem dijelu Apenina i Balkana nuklearni genetički biljezi (izoenzimi) pokazuju veliko alelnu bogatstvo koje se klinalno smanjuje prema sjeverozapadu, a stvarna i očekivana heterozigotnost pokazuju suprotan trend (Comps i sur. 2001). Kombinirani fosilni i genetički podaci mogu dati pravu sliku stanja u populacijam bukve, a najbolja slika bi se dobila DNK analizom fosilnih biljnih ostataka (Gugerli i sur. 2005).

Magri i sur. (2006) proveli su analize populacija iz cijelog područja rasprostriranja bukve uz pomoć kloroplastnih markera (cpSSR) s ciljem praćenja stanja podrijetla svakog haplotipa. Samo je sedam dominantnih haplotipova sa frekvencijama većim od 5%, kod haplotipova koji se nalaze u područjima bez isključivanja paleobotaničkih podataka. Kloroplastni (cp) haplotip 1 je raširen u Europi, osim na Apeninskom poluotoku i južnom dijelu Balkanskog poluotoka, te izgleda da su se širili iz različitih pribježišta, uključujući sjeverni dio Iberijskog poluotoka, zapadnih Alpa, istočnih slovenačkih Alpa, a možda i južne Češke, odnosno južne Moravske.

Nalazi jedinstvenog haplotipa kloroplasta u tim populacijama sugeriraju da su to ostaci vrlo važnog predglacijalnog raširenja bukve, i da su karakterizirani cp - haplotipom 1, koji se proteže od planina Kantabrije do istočnih Alpa. Kada je u pitanju širenje bukve tijekom interglacijalnog perioda, ovi rezultati dovode do hipoteze da su razlike između populacija u Španjolskoj, Francuskoj, Sloveniji i Moravskoj male kada je u pitanju cpDNK, a da su se diferencirale tijekom posljednjeg glacijalnog razdoblja i vjerojatno tijekom prethodnih glacijalnih dešavanja koja odgovaraju starosti od prije 170.000 - 130.000. Zapravo, tijekom širenja šume u tom periodu, populacije iz Španjolske i Francuske su vjerojatno bile ne povezane sa slovenskim i moravskim populacijama. Posljednje rasprostranjenje bukve u cijeloj

srednjoj Europi možda datira iz Holsteina u srednjem pleistocenu (Müller 1974; Krupinski 1995; de Beaulieu i sur. 2001; Magri i sur. 2006).

Magri i sur. (2006) dobili su cp-haplotip 2 koji je ograničen na Apeninski poluotok, preživio je u južnom dijelu središnjih Apenina, odakle se proširio na sjeverni dio Apenina koji su već bili potpuno kolonizirani prije 4000 godina (Magri i sur. 2006). Različita podrijetla bukve iz Apenina i talijanskih Alpa su u potpunosti potvrđena genetskim podacima koji razlikuju između cp-haplotip 2 sa Apenina i cp-haplotipa 1 iz Alpa. Drugi apeninski cp-haplotip 6, vezan za jug Apeninskog poluotoka, nije se značajno proširio tijekom postglacijalnog razdoblja, a pronađen je u najjužnijem dijelu Apeninskog poluotoka, te predstavlja potomstvo bukve koja je preživjela u kalabrijskom pribježištu i datirana je u pliocen (Combourieu Nebout 1993). Inače, cp-haplotip 2 i cp-haplotip 6 su genetski različiti i ne proizilaze jedan iz drugog. Na Balkanskom poluotoku je situacija drugačija, jer tu imamo četiri genetske skupine cp-haplotipova (1, 3, 4 i 7). Cp-haplotip 1 nalazimo u Dalmaciji, a paleobotanički podaci ne daju jasnu sliku o podrijetlu ove populacije. Zbog slabosti genetskih podataka sve ukazuje na povezanost s istarskim populacijama. Područje pribježišta za cp-haplotip 3 moglo bi biti u južnoj Bugarskoj, odakle se bukva proširila polako, te na početku postglacijalnog razdoblja kolonizirala bugarske planine. Cp-haplotip 4 je pronađen u južnom dijelu Grčke, gdje je bukva krenula sa širenjem dosta kasno, prije 6000 i 5000 godina. Cp-haplotip 7 odgovara Albaniji i Srbiji, odnosno sjeverozapadnoj Grčkoj, gdje su registrirali i fosilnu pelud u koncentraciji od 2% iz perioda prije 7000 i 6000 godina. Na Balkanskom poluotoku prisutan je kompleks haplotipova s različitim genetskim strukturama i širenjem populacija tijekom različitih vremenskih perioda nakon zadnje glacijacije. Tako molekularne metode, u nedostatku fosila, potvrđuju prisustvo pribježišta u području Balkana, ne samo za bukvu već i kod hrastova (Bennett i sur. 1991; Tzedakis i sur. 2002, 2003; Petit i sur. 2002; Slade i sur. 2008; Ballian i sur. 2010; Magri i sur. 2006). Ovo prisustvo bukve podupire i istraživanje provedeno u Grčkoj od strane Papageorgiou i sur. (2008, 2014).

S obzirom da su španjolske i slovenske populacije, koje su vjerojatno bile razdvojene od srednjeg pleistocena, zadržale istu varijantu cpDNK struktura, vjerojatno je da je moglo doći do diferencijacije na

Balkanu tijekom prethodnih glacijalnih razdoblja (Magri i sur. 2006). Zato je za pretpostaviti da bi tako dugo zadržavanje nepromijenjene genetske strukture bilo ograničeno na neka područja, bez promjena tijekom faza šumskog širenja (Bennett 1997). Raznolikost ekoloških uvjeta uvjetovanih klimom možda favorizira održavanje raznolikih genetskih struktura, kao što je slučaj i u planinskim područjima južne Italije.

Kada su u pitanju analize izoenzima, registrirano je 6 izoenzimskih skupina. Prva izoenzimaska skupina može se pratiti do Slovenije - Istre i, eventualno, južne Češke odnosno južne Moravske. Iz toga se može vidjeti da se bukva širi od tih regija prema središnjoj i sjevernoj Europi, te od sjeverozapadne Francuske do istočnih Karpata. Dvije populacije iz Slovenije - Istre i u južnoj Češkoj, odnosno južnoj Moravskoj, su možda bile povezane tijekom faze šumskog razdoblja koja odgovara periodu od prije 130.000 – 70.000 godina.

Na Iberijskom poluotoku je također registrirana cpDNK-haplotipska skupina 1, što je vjerojatno rezultat nedostatka evolucijskih promjena, kao što nije promatrana ni u analizama na temelju 12 genskih lokusa. Izozimaska skupina 3 ograničena je na kantabarske planine, gdje je bukva vjerojatno preživjela u zadnjoj glacijaciji, što potvrđuju makrofosili (Burjachs i Julia 1994; Gómez-Orellana Rodríguez 2002; Vernet 1980; Uzquiano 1992). Izoenzimska skupina 5 je tipična za Pireneje, gdje su također nađeni makrofosili. Čini se da je ova skupina povezana s izozimskom skupinom 4 iz južne Francuske, bilo kao ostatak nekadašnjeg raširenja bukve, uključujući južnu Francusku i istočne Pireneje, ili je u pitanju pojava imigranata iz Francuske tijekom holocena (Magri i sur. 2006). Prisutnost tri različite izozimske skupine na tako malom području sjeverne Španjolske potvrđuje da planinska topografija može činiti posebno povoljnu ekološku situaciju za diferencijaciju i održavanje genetske strukture. Jasno povećanje razine genetske diferencijacije s visinom detektirano je kod bukve od strane Petit i sur. (2001). Ovi rezultati pokazuju prednosti korištenja genetskih podataka za razlikovanje populacija u ograničenim zemljopisnim područjima gdje su paleobotanički podaci nepotpuni. Izoenzimska skupina 2 pokazuje skromno rasprostiranje u južnoj Francuskoj. Čini se da je povezana s populacijom koja se već proširile tijekom kasnog ledenog razdoblja u obalnom dijelu Mediterana (Magri i sur. 2006; Magri 2008).

Izozimska skupina 4 proširila se od francuskih Alpa, iz jednog od mogućih utočišta za bukve za koji postoje fosilni dokazi (Vernet 1980; Bazile-Robert 1982). U stvari, bukov fosilni pelud nalazi se u ovoj regiji već tijekom oba Eemiana i kasnije tijekom šumske faze prije posljednjeg glacijalnog razdoblja. Međutim, ne možemo prepoznati da li populacije odgovaraju izozimskoj skupini 4 odvojeno od populacija koje su opstale u srednjoj i istočnoj Europi, odnosno ako je u pitanju izoenzimaska skupina 1, i onih koje su preživjele posljednje ledeno doba duž francuske obale Mediterana, a to je izoenzimaska skupina 2. Izozimske skupine 8 i 9 nalaze se u središnjem i južnim Apeninima i na području zapadnog Balkana, za razliku od paleobotaničkih informacija koje ukazuju na dugu povijest izolacija bukve na ova dva poluotoka. Mora se naglasiti da, kada su u pitanju nuklearni biljezi, oni razdvajaju apeninske i balkanske populacije od populacija iz ostatka Europe (Magri i sur. 2006). Određeni stupanj



Slika 13. Šuma bukve u Krasu - Slovenija

sličnosti između izoenzimskih skupina u populacijama sa Apenina i Balkana može se objasniti diferencijalnom disperzijom nuklearnog i kloroplastnog genoma jer se pelud lako može premjestiti preko Jadranskog mora, dok se raspršivanje sjemena općenito ograničava na kraće udaljenosti, kao što je zaključeno za vrste četinjača kod suprotnih roditeljskih nasljeđivanja biljega cpDNK i maternalno naslijeđene mitohondrijske DNK (Liepelt i sur. 2002; Burban i Petit 2003; Gömöry i sur. 2004).

Na istočnim područjima Balkanskog poluotoka nalazimo izoenzimsku skupinu 7, koja je preživjela posljednje glacijalno razdoblje na u bugarskim planinama, kao što je naznačeno i u istraživanjima fosilne peludi (Tonkov 2003; Tonkov i sur. 2002; Stefanova i Ammann 2003), i kasnije se širila tijekom postglacijalnog razdoblja (Magri i sur. 2006).

Nuklearni biljezi vrlo učinkovito razlikuju različite populacije podrijetlom iz Francuske i Španjolske, iako su pokazale isti cp-haplotip kao slovenske odnosno moravske populacije (Magri i sur. 2006).

Genetički podaci mogu znatno poboljšati zaključke dobivene na temelju paleobotaničkih podataka, a primjer je distribucija izoenzimске skupine 4. Ta skupina je nastala na području istočnih Alpa i migrirala je uz vanjski alpski luk, i razdvaja populacije francuske provenijencije krećući se prema Švicarskoj. Također se čini da se populacija koja se već proširila u kasnom glacijalnom razdoblju duž francuske mediteranske obale razlikuje od onih iz francuskih Alpa, a što je dobiveno pomoću izoenzimске analize (Magri i sur. 2006). Također, rezultati ukazuju na to da bukva sa Balkana, na temelju cpDNK biljega, pokazuje razlike u odnosu na populacije koje nalazimo u susjednim planinskim masivima, a što ukazuje na dugotrajno prisustvo bukve na tom području. Slični rezultati dobiveni su u sjevernoj Španjolskoj, gdje su pronađene tri različite skupine izoenzima.

Fosilni i genetički podaci pokazuju opću korelaciju u temeljnim obilježjima raspodjele populacija bukve u Europi. Konkretno, obje skupine podataka prema Magri i sur. (2006) ukazuju da je:

- bukva preživjela posljednje glacijalno razdoblje u više glacijalnih pribježišta,
- središnja europska pribježišta su odvojena od sredozemnih glacijalnih pribježišta,

- mediteranska utočišta nisu doprinijela naseljavanju bukve u središnjoj i sjevernoj Europi,
- neke populacije su se znatno proširile tijekom postglacijalnog razdoblja, dok su druge populacije pokazale slabu migracijsku sposobnost.

Tako je mogući scenarij za lokaciju bukove refugije tijekom posljednjeg glacijalnog razdoblja, bazirano na fosilnim i genetskim podacima u tri zasebna područja, na Iberijskom poluotoku. Iz njega se bukva proširila, ali nije dala veći doprinos kolonizaciji ostatka Europe. Slijedi južna Francuska sa zapadnim Alpima. Ovo pribježište je bilo odgovorno za kolonizaciju većeg dijela južne Francuske. Bukva se iz ovog pribježišta širila vrlo sporo, te danas zauzima relativno maleno područje rasprostiranja. Pribježišta bukve iz južne Italije, Apenina, su potvrđena fosilima i genetskim biljezima. Južna apeninska bukva se proširila na sjever, ali nije stigla do doline rijeke Po. Ustvari, talijanske Alpe su bile kolonizirane iz pribježišta koje je bilo u istočnim Alpima, odnosno iz područja Slovenija - Istra, otkuda se buva brzo proširila na početku postglacijalnog razdoblja prema zapadu, duž vanjskog alpskog lanca sve do Vogeza u sjevernoj Francuskoj i dosegla je do Engleske (Magri i sur. 2006; Magri 2008; Sjölund i sur. 2017). Iako su podaci iz Srbije i Hrvatske vrlo malobrojni, čini se da je moguće da su se slovenske populacije također kretale prema jugu Balkana duž dinarskog gorja (Papageorgiou i sur. 2014). Inače, bukva iz sjevernih i centralnih balkanskih populacija je genetski slična populacijama u južnoj Moravskoj, odnosno južnoj Češkoj. Također, mogućnost utočišta je i na planinama Apuseni, gdje je nađena fosilna pelud koja ukazuje na prilično rano širenje tijekom postglacijalnog razdoblja. Iz njene genetske strukture je vidljivo vrlo visoko alelna bogatstvo (Comps i sur. 2001; Gömöry i sur. 2003). Populacije koje pripadaju izoenzimskoj skupini 6 također se nalaze blizu planine Apuseni u Rumunjskoj, te i to ukazuje na postojanje ovog pribježišta. Tako je moguće da tu nalazimo sekundarno glacijalno pribježište, ali koje nije pridonijelo kolonizaciji i bilo je prepuno imigrantima iz moravskog pribježišta koji su stigli preko karpatske rute. Prema Magri i sur. (2006) rumunjske se populacije jasno razlikuju od balkanskih i nisu se proširile na sjever da koloniziraju ostatak Europe. Međutim, populacije iz iberijskog i južnog balkanskog pribježišta ostale su ograni-

čene veličine, kao i one u Kalabriji, te oko ušća rijeke Rhône. Ovi obrasci su djelomično prepoznatljivi iz distribucija genetske varijacije. Tako je iberijska bukva svojstvena po niskom alelnom bogatstvu, dok su slovenske populacije, koje su vjerojatno bile vrlo velike tijekom posljednjeg glacialnog razdoblja, velikog alelnog bogatstva (Comps i sur. 2001).

Nova istraživanja kretanja šumskog drveća na temelju novih DNK biljega i istraživanja fosilnog peluda i makrofosila daju dobru sliku povijesnog kretanja i rasprostiranja populacija šumskog drveća (Petit i sur. 2002; Palmé i sur. 2003; McLachlan i sur. 2005; Slade i sur. 2008, Ballian i sur. 2010). Posebno ovdje treba naglasiti i povijesni utjecaj na populacije bukve u Europi, što je naglašeno u novim istraživanjima koja se provode u Europi 11 godina (Buiteveld i sur. 2007; Piotti i sur. 2013).

6. EKOLOŠKE OSOBITOSTI OBIČNE BUKVE

Obična bukva kod nas dolazi u svim vegetacijskim pojasima. Ona je vrsta umjerene oceanske i blaže kontinentalne klime s relativno malim zahtjevima prema toplini, vlazi, svjetlu i svojstvima tla. Obična bukva je vrsta s vrlo visokim ekološkim potencijalom. To je naročito izraženo u njenoj velikoj konkurentskoj sposobnosti. S obzirom na vlagu i aciditet tla bukva je vrsta s najvećim potencijalnim optimumom i prostorom prevladavanja u odnosu na ostale vrste drveća (Ellenberg 1988). Klima u kojoj ona pridolazi, po Köpenu klima bukve, nema tako oštre zime koje bi oštetile tanke ljuske pupova bukve i ostalih mezofilnih vrsta drveća, proljeća su relativno blaga bez čestog kasnoga mraza koji bi oštetio mlado lišće i cvjetove, a ljetne vrućine i suše nisu izražene kao u području kontinentalne klime,



Slika 14. Šuma bukve i jele na Plješivici (prašuma)

što bi usporavalo razvoj osjetljivoga tankog lišća mezofita (Bolte i sur. 2016). Zbog učestalih suša, uzrokovanih klimatskim promjenama, bukva je jako ugrožena, a pretpostavlja se da su većinom ugrožene bukove populacije na južnoj granici distribucije (Hjelmqvist 1940; Kriebitzsch i sur. 1999; Turok 1996; Hosius i sur. 2003; Dounavi i sur. 2010, 2016; Paludan-Müller i sur. 1999; Schraml i Rennenberg 2002; Bilela i sur. 2012; Jump i sur. 2006).

Obična je bukva vrlo prilagodljiva vrsta i prema Šafaru (1963) "razmjerno se lako prilagođava raznim položajima u sastojinskoj atmosferi i pedosferi. Ta odlika povećava njenu agresivnu snagu i mogućnost osvajanja. Sposobnost vegetativnog razmnožavanja u našim krajevima omogućuje joj da se održi i na onim položajima iz kojih je čovjek sječom i pašom istiskuje".

Bukva je pravi skiofit te podnosi najviše zaslje od svih europskih vrst drveća. Njen mali zahtjev prema svjetlosti i prilagodljivost krošnje i njenih dijelova da pronađu svjetlost (fototropizam) te vrlo intenzivni korijenov sistem (Köstler i sur. 1968) kojim bolje iskorištava vlagu tla zasigurno su glavne odlike koje joj daju izuzetnu sposobnost konkurencije. Na pojavu svjetla u satojini bukva reagira puno brže od svojih pratilaca u bukovo-jelovoj prebornoj šumi. Mlado bukovo stablo iskrivljuje se prema izvoru svjetla, srednjodobno stablo produžuje svoju krošnju, a starije stablo produžuje jednu, a često i više grana prema otvoru sklopa sastojine.

U pogledu toplote optimalan je razvoj bukve u područjima sa prosječnom godišnjom temperaturom zraka između 7 i 10 °C i prosječnom temperaturom vegetacijskog razdoblja od 14 do 17 °C. S obzirom na toplotu obična bukva traži više temperature zraka i tla od jele, naročito više od smreke, a manje od hrasta kitnjaka. Nezaštićeni bukov ponik posebno je osjetljiv na sušu i ljetne vrućine te na kasni mraz i proljetnu hladnoću (Hofmann i sur. 2015; Bolte i sur. 2016) na koje su vrlo osjetljive i prve lisne fenofaze.

S obzirom na vlagu bukva dolazi u mokrim tlima s visokim nivoima podzemnih voda, a ne podnosi ni previše suha tla. Bukvi najbolje odgovaraju svježa i duboka tla. Prema više autora bukva godišnje transpirira oko 300 mm vode, a intercepcijom zadrži oko 25 % padalina.

U optimumu, bukva je vezana za subkontinentalni rub areala i matične supstrate bogate vapnencom. Optimum rasta je na dubokim, trajno svježim, u bazama bogatim, dobro prozračnim i dreniranim

smeđim ili meriziranim tlima, odnosno, krečnim smeđim ilovačama. Tla ne smiju naginjati isušavanju i izmjenjivoj vlažnosti (Fukarek 1959).

Kod bukve se rano formira sroliki korijenov sistem. Zakorjenjuje se do dubine od 120–140 cm, a stare bukve prodiru do dubine 160–180/300 cm (Köstler i sur. 1968). Izvanredno gust i intenzivan korijenov sistem ovisan je od snabdjevenosti hranjivim materijama u užem pojasu korijena i krošnje. Bukva je vrsta sa velikim intenzitetom finih žilica. Već u prvoj mladosti ima tri do četiri puta više finih žilica nego bijeli bor. Zakorjenjivanje jako utiče na uslove tla. Na teškim tlima bukva se zakorjenjuje plitko (50–80 cm), a na pseudogleju izrazito plitko (do 30 cm). U mladosti je manje osjetljiva na povrede korijena i ozlijeđeni dio se brzo regenerira (Pintarić 2002).

Za dobar rast potreban joj je vegetacioni period od najmanje pet mjeseci.



Slika 15. Potencijalno plus stablo bukve u Tisovcu kod Busovače

Šumsko-uzgojne ocjene obične bukve

Bukva daje vrijedno drvo razne upotrebljivosti, npr. zatrupce za rezanje, stolariju, parket, kolarstvo, ogrijevno drvo i papir. Međutim, postotak tehničkog drveta je nizak (oko 50% trupci raznih dimenzija) dok ostatak otpada na manje vrijedne sortimente. Tržište je veoma uslovljeno krizom i drvo ne može dugo ostati na stovarištu, jer se brzo javlja trulež. Areal klimatogene zajednice se znatno smanjio, jer su mnoge vrijedne i stabilne bukove šume posječene i zamijenjene drugim vrstama drveća (najčešće smrekom). Sa ekonomskog staništa čiste bukove šume su ekonomski opravdane ne samo na boljim staništima (Pintarić 2002).

Tako, prema Pintariću (2002), kod nižih boniteta bukovih šuma unošenje četinjača u bukove šume može znatno povećati njihovu ekonomsku vrijednost. Na osnovu dugogodišnjih istraživanja provedenih u Njemačkoj, u pravilno njegovanoj čistoj bukovoj šumi, na koncu produkcionog perioda od oko 100 godina, vrijednost drvne mase je za 5 – 6 puta veća u odnosu na nenjegovanu sastojinu (Schober 1971). O ovom se mora voditi računa ako želimo povećati vrijednost naših šuma, što je, uostalom, zaključeno u dugogodišnjem planu razvoja šumarstva u Bosni i Hercegovini.

Da bi se u bukovim šumama postigla maksimalna vrijednost proizvodnje, potrebno je obnavljati bukvu pod zastorom krošanja stabala matične sastojine primjenjujući skupinaste sječe, uz obaveznu njegu tokom cijelog produkcionog perioda, a od faze guštika obavezno preći na pozitivno odabiranje (visoka proreda - pomaganje najboljih ravnomjerno raspoređenih stabala po cijeloj površini).

Diferencijacija obične bukve

Prema Pintariću (2002) u pogledu genetske diferencijacije vršena su mnogobrojna istraživanja koja ukazuju da je genetska diferencijacija bukve veoma izražena. Ovo je vrsta koja je bila predmet brojnih molekularnih istraživanja, od uporabe kloroplastnih biljega (Vettori i sur. 2004), izoenzima (Gömöry i sur. 1992, 1998, 2007; Konnert i sur. 2000; Comps i sur. 2001; Dounavi i sur. 2010), AFLP-a (Scalfi i sur. 2004; Jump i Peñuelas 2007), biljega jednostavnih nuklearnih polimorfizama (SNP) (Seifert i sur. 2012), i mikrosatelitnih biljega (Pastorelli i sur. 2003; Asuka i sur. 2004; Vornam i sur. 2004; Hasenkamp i sur. 2011; Lefèvre i sur. 2012; Pluess i Määtänen 2013).

Također su provedena brojna istraživanja provenijencija. Provenijencije iz zimi blagih područja sa maritimnom klimom imaju manju proizvodnju, a provenijencije iz viših područja su sporijeg rasta sa preovladavajućim uskim krošnjama. Provenijencije nižih područja su ugroženije štetama od snijega. Vrijeme listanja u proljeće je nasljedno. Potomstvo genetski dobro formiranih bukvi može usljed stanišnih uslova biti lošeg oblika. Izrazito nasljedno svojstvo je usukanost, koja je kod potomstva majke bez usukanosti rjeđa. Belgijske bukove šume imaju široku ekološku, fenotipsku i genetsku varijabilnost. Pri raščlavljanje i formiranje ekotipova je genetsko svojstvo, ali su pod jakim uticajem okoliša. Tako je prvi pokus sa provenijencijama obične

bukve osnovan 1877. godine u Botaničkom vrtu Münden u Njemačkoj (Kienitz 1886), a nešto kasnije se pokusi osnivaju u Belgiji, Danskoj, Francuskoj i nekim drugim europskim zemljama (Vidaković i Krstinić, 1985), gdje bukva predstavlja veoma vrijednu vrstu. Najvažniji pokusi su osnovani u pet serija, 1986, '87, '89, '95, '98 i 2006. (Von Wuehlisch 2004; Von Wühlisch i sur. 2010b; Pswarayi i sur. 1997; Zas i sur. 2004; Gračan 2003; Gračan i Ivanković 2001; Ivanković i sur. 2008). Gotovo sva istraživanja koja su rađena sa provenijencijama bukve dotiču problem morfoloških svojstava, naročito visina, promjera i preživljavanja biljaka. Tako je i u istraživanjima varijabilnosti visinskog rasta obične bukve u testovima provenijencija u Hrvatskoj i Sloveniji koje su prove- li Ivanković i sur. (2008), a u Bosni i Hercegovini Ballian i Zukić (2011).

Kleinschmit (1985) je radeći na pokusnim površinama bukve koje je osnovao Krahel-Urban, došao do zaključka da se ne može sigurno govoriti o populacijama bukve koje brže rastu sve dok stabla na po- kusnim površinama ne dosegnu starost od preko 40 godina. On je,



Slika 16. Klijanac bukve

mjereći visine provenijencija bukve u svim fazama starosti, dokazao da mjerenja u ranoj mladosti daju manje pouzdane rezultate. Ovo je Pintarić (2002) potvrdio i za ariš, za pokusnu površinu Batalovo Brdo. U pogledu morfoloških svojstava sve provenijencije obične bukve pokazuju veliku varijabilnost. Postignute visine u mladosti ne mogu biti mjera na osnovu koje bi se moglo točno utvrditi prirašćivanje pojedinih provenijencija, odnosno, dati ocjena koja provenijencija ima najbrži rast, jer često dođe do pomjeranja vrijednosti prirašćivanja u kasnoj dobi (Hoffman 1961). Zbog toga, a i zbog nedovoljne starosti ispitivanih provenijencija, ne može se zaključiti da će obična bukva iz južноевропског areala brže prirašćivati i kasnije. Međutim, prema Larsenu (1985), na osnovu ranog testa moguće je prognozirati da će pojedine populacije bukve zadržati dobar rast u kasnijoj dobi. Njegova istraživanja govore o tome da bukva, idući od sjevera prema južnom dijelu areala, pokazuje konstantno bolje prirašćivanje.

Prema Pintariću (2002) pojedine provenijencije se ne mogu oštro razgraničiti, pa se preporučuje upotreba sjemena autohtonih sastojina u sličnim područjima i istim nadmorskim visinama. Poželjni genetski cilj je visoka proizvodnja, pravnost debla, fina granatost, izraziti vrh, a trajna selekcija može poboljšati nasljedna svojstva.

U Europi je također je istraživana genetska varijabilnost populacija bukve tijekom provođenja prorijeda i oplodnih sječa koje se provode u populacijama središnje Europe (Hussendörfer i Konnert 2000; Janssen i Nowack 2001; Lauber i sur. 1997; Westergren i sur. 2015), a rezultati su pokazali da se pravilnim prorijedama može smanjiti genetski gubitak na minimum.

7. EKOLOŠKO-VEGETACIJSKA PRIPADNOST POPULACIJA OBIČNE BUKVE KOJA JE ANALIZIRANA U TESTU PROVENIJENCIJA I BIOKEMIJSKOJ ANALIZI

U Bosni i Hercegovini je provedena ekološko-vegetacijska rajonizacija šuma (Stefanović i sur. 1983). Populacije u kojima je izvršeno sakupljanje materijala za analizu nalaze se u svim izdvojenim oblastima u Bosni i Hercegovini (pripanonska, prelazno ilirsko-mezijjska, unutarnji Dinaridi, mediteransko-dinaridska).

1. Pripanonska oblast

Sjevernobosansko područje
Sjeverozapadno bosansko područje

2. Prelazno ilirsko-mezijjska oblast

Gornje drinsko područje
Donje drinsko područje

3. Oblast unutarnjih Dinarida

Područje Cazinske krajine
Zapadnobosansko krečnjačko-dolomitsko područje
Srednjobosansko područje
Zavidovičko-tesličko područje
Područje istočnobosanske visoravni
Jugoistočnobosansko područje

4. Meditaransko-dinarska oblast

Submediteranskoplaninsko područje
Submediteransko montano područje
Submediteransko područje
Eumeditersansko područje

U nastavku će biti prikazane oblasti, kao i područja, odnosno rajoni, jer se u slučaju reintrodukcije reproduktivnog materijala bukve treba držati principa koji su usvojeni u rajonizaciji, kao i molekularno-genetskih rezultata iz istraživanja koja su provedena na bukvi u Bosni i Hercegovini.

Filocenozе bukve nalaze se u svim izdvojenim oblastima u Bosni i Hercegovini i o njima će biti više riječi, a svaka se dijeli na više područja i to:

Pripanonska oblast (1)

Ravničarski i brežuljkasti predjeli sjeverne Bosne, od Save i Une prema jugu do oboda brdsko-planinskih masiva oblasti unutrašnjih Dinarida. Dolinama rijeka Sane, Vrbanje, Bosne sa Usorom i Sprečom proteže se dublje u unutrašnjost.

Prema orografskim krarakteristikama pripada nizinskom i brdskom pojasu, od 80 do 980 m nadmorske visine.



Ovu oblast karakterizira klima u kojoj dominiraju kontinentalni klimatski utjecaji dok su u krajnjem sjeverozapadnom dijelu oblasti izraženi utjecaji atlantske klime. Zato je istočni dio oblasti topliji i sa manje padavina u vegetacijskom periodu (premda od ukupnih padavina ima više od 50%), od zapadnog dijela oblasti koji je hladniji i sa više padavina 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 (najčešće su to gline, pijesci, šljunci). Mjestimično su sedimenti flišolikog karaktera vezani za podignute dijelove reljefa, koji su uvjetovani čvrstim magmatskim stijenama.

Slika 17. Šuma bukve sa pomlatkom jele i smreke kod Gornjeg Vakufa / Uskoplja

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

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 položaja na Kozari i Majevidi.

Oblast je diferencirana na dva područja: sjevernobosansko i sjeverozapadno bosansko.

Sjeverno bosansko područje (1.1)

Zauzima središnji dio sjeverne Bosne, od Save do obronaka brdsko-planinskih oblasti unutar njih Dinarida. Na istoku graniči sa prijelaznom ilirsko-mezijском oblast, linijom Brčko – greben Majevice – istočni rub Sprečkog polja, a na zapadu i jugozapadu sa područjem sjeverozapadno bosanskim ove oblasti. U visinskom pogledu prostire se od 80 do 980 m.

Klima ima izrazitije umjeren kontinentalni karakter (55% ukupnih padalina odnosi se 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 Vrbasa, Ukrine, Bosne sa Usorom i Sprečom, te diluvijalnim terasama, kao i uzdignutim brežuljkastim reljefom pretežno tercijarnih sedimenata, koji su često pokriveni beskarbonatnim lesom.

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

Najrasprostranjenije su šume kitnjaka i običnog graba (*Quercus Carpinetum*) sa kojima alterniraju šume bukve (*Fagetum montanum*)

na povoljnim položajima, a na orografski izloženijim šume kitnjaka (*Quercetum petraeae montanum*), odnosno šume kitnjaka i cera (*Quercetum petraeae-cerris*), sporadičnog i disperznog rasporeda.

Najvećim dijelom područje pripada klimazonalnim šumama kitnjaka i običnog graba sa kojima alterniraju šume lužnjaka i običnog graba, sporadično poplavne šume lužnjaka (*Genisto elatae - Quercetum roboris*), šume kitnjaka, šume bukve, zatim šume vrba i topola, te šume crne johe.

Sjeverozapadno bosansko područje (1.2)

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



Slika 18. Šuma bukve na kamenjaru planine Dinare

Područje se karakterizira umjerenokontinentalnom klimom koja ima znake utjecaja atlantske klime. Koeficijent kontinentalnosti je manji (oko 54%), a odnos potencijalne evapotranspiracije i padalina u vegetacijskom periodu je povoljniji (oko 0,98). Vegetacijski period traje od 195 do 200 dana (manja varijabilnost nadmorskih visina meteoroloških stanica u ovom području).

Geomorfologija i geološka građa: Ovo područje je izgrađeno od aluvijalnih ravni u dolinama rijeka Une, Sane i Vrba sa, te od tercijarnih sedimenata, a manje od paleozojskih pješčara i škriljaca, eruptiva i vapnenaca.

Pseudoglejevi sa distričnim kambisolom su najviše zastup-

ljeni tipovi zemljišta, a još dolaze: semiglejevi, fluvisoli, vertisoli, eutrični kambisoli, pelosoli, kao i kalkokambisoli na vapnencu.

Struktura zemljišnog pokrivača ovog područja, kao i svojstva kartografskih jedinica slični su prethodnom području, samo je zbog klimatskih prilika još više naglašen problem suvišnog vlaženja.

Najrasprostranjenije su klimatogene šume kitnjaka i običnog graba (*Quercus-Carpinetum*), sa kojim alterniraju na hladnim položajima šume bukve (*Fagetum montanum*).

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

Prelazno ilirsko-mezijska oblast (2)

Zauzima sjeveroistočni, istočni i jugoistočni dio Bosne graničeći se na sjeveroistoku sa pripanonskom oblasti, a na istoku i jugozapadu sa oblasti unutar njih Dinarskih Alpa.

Prema orografskim karakteristikama pripada najvećim dijelom brdsko-planinskom pojasu sa krajevima oko rijeke Drine, pretežno u njenom donjem toku, nizinskom (kotlinском) pojasu.

Ova oblast ima u svom sjevernom dijelu (području donjedrinskom) karakteristike kontinentalne klime. Idući ka jugu, odnosno sa porastom nadmorske visine (područje gornjedrinsko) utjecaj kontinentalne klime slabi, tako da se u najvišim krajnjim predjelima jako osjećaju utjecaji planinske odnosno mediteranske klime.

Geomorfološki ovo je vrlo heterogena oblast koja zauzima dio sliva rijeke Drine, tj. obuhvata padine planinskih masiva i jednim dijelom aluvijalne ravni i terase. Geološko-petrografski je izgrađena od aluvijalnih sedimenata, paleozojskih pješčara i škriljaca, manjim dijelom od magmatskih stijena.

Zemljišta pretežno padaju klasi kambičnih, koja su u sredini duboka, često skeletna, podložna eroziji. U pogledu rasadničke proizvodnje najveći problem je izbor povoljnog mjesta i veličine rasadnika.

S obzirom na činjenicu da se ovdje upravo 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 (naročito u pogledu visinskog zoniranja) i orografsko

uvjetovanih nekih fitocenoza - ova oblast ima svoj poseban fitogeografski pečat. Nju karakterizira posebno 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*, *Quercion robori-petraeae*), te šume kitnjaka i cera, kao i smanjeno učešće ilirskih i atlantskih flornih elemenata.

Donje drinsko područje (2.1)

Zauzima sjeveroistočni dio Bosne, koji ograničava linija Brčkogreben 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.

Područje ima karakter kontinentalne klime u nižim dijelovima (aluvijalne ravni i diluvijalne terase), a u višim 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 se ovo područje 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.

Najviše zastupljeni tipovi zemljišta su iz grupe automorfnih i hidromorfnih, čineći samostalne areale i zemljišne kombinacije. Pojava predstavnika pojedinih skupina vezana je za geomorfološku građu. U nižim predjelima prevladavaju hidromorfna zemljišta, a u višim automorfna, u kojima su zastupljeni predstavnici iz kambične klase.

Šumske fitocenoze zadržale su se 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 (*Querco-Carpinetum*) i šume bukve (*Fagetum montanum*), među kojima prevladavaju šume bukve acidofilnog karaktera (*Luzulo-Fagetum*).

Niži položaji pripadaju šumama lužnjaka i običnog graba, sladuna i cera (klimazonalne za ovo područje), a viši predjeli šumama bukve i

jele bez smrča. Manje površine pripadaju šumama na recentnim fluvisolima, azonalnoj fitocenozu vrba i topola, u brdskom pojasu, šumi kitnjaka i cera na toplim položajima, šumi bukve na hladnijim položajima.

Srebrenički rajon (2.1.3)

Od doline Drine - njenog izlaska iz klisure - do Zvornika, na jugozapad do obronaka Javor planine, obuhvaća visinski interval od 150 do 1020 m nadmorske visine. Pripada brdsko-planinskom pojasu osim uske zone doline Drine.

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

Najzastupljeniji tip zemljišta je distrični kambisol, a na manjim površinama javljaju se 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, i znatno vlažnija.

Prevladavaju šume bukve acidofilnog karaktera (*Luzulo-Fagetum*), sporadično (*Musci-Fagetum*), a na krečnjačkim zemljištima raspoređene su neutrofilne šume bukve (*Fagetum montanum illyricum*). Značajan udio imaju razne fitocenoze hrastova, po 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 (*Quercus-Carpi-*



Slika 19. Šuma bukve u istočnoj Bosni

netum). Sporadično se javljaju orografski uvjetovane termofilne šume bukve (*Ostryo-Fagetum*) i šume hrastova i crnog graba (*Quercus-Ostryetum*), odnosno graba (*Orno-Ostryetum*)

Klimaregionalno ovaj rajon bi karakterizirale slijedeće fitocenoze, po zastupljenosti: šume bukve i jele (bez smreke) acidofilnog karaktera (*Fago-Abietetum* = *A.-F. silicicolum*) odnosno neutrofilne (*Abieti-Fagetum illyricum*), zatim šume bukve (prevladava *Luzulo-Fagetum*, sporadično *Musci-Fagetum*, a na krečnjačkim zemljištima *Fagetum montanum illyricum*).

Od hrastovih fitocenoza kao klimatogena je šuma sladuna i cera koji se ovdje nalazi na sjeverozapadnoj granici svog areala. Na nju se nadovezuje šuma kitnjaka i cera, a iznad ovih šuma kitnjaka. Na plakornim položajima rasprostranjena je šuma kitnjaka i običnog graba. Termofilne hrastove fitocenoze kao i termofilne šume bukve zauzimaju sporadično najekstremnija staništa.

Gornje drinsko područje (2.2)

Brdsko-planinski predjeli 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.

Zauzima 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 padavina 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 u zemljištu čini ovo područje veoma kserotermnim. Trajanje vegetacijskog perioda je od 140-200 dana.

U ovom geomorfološki relativno homogenom području (padine gornjeg toka rijeke Drine) zastupljeni su grauvakni pješčari i škriljci, pretežno argiofiliti, vapnenci i serpentiniti. Zemljišta su najvećim dijelom u grupi automorfnih i to klase kambičnih zemljišta.

U nižim predjelima prevladavaju hrastove fitocenoze-šume sladuna i cera (*Quercetum confertae-cerris*), iznad njih su 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 litičastim padinama zastupljene su termofilne fitocenoze: šume crnog graba (*Orno-Ostryetum*) i šume bukve i crnog graba (*Ostryo-Fagetum*).

Za Višegradski rajon ovog područja karakteristično je da pripada ofiolitskoj zoni Dinarida koju karakteriziraju veoma heterogene orografsko-edafske i vegetacijske fitocenoze, fitocenoze crnog bora (*Pinetum nigrae serpentinicum et Pinetum nigrae baziferens*), te fitocenoze bukve, odnosno bukve i jele (sa smrekom).

Niži tereni pripadaju klimazonalnoj fitocenozi sladuna i cera, koja ovdje predstavlja sjeverozapadni rub 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 20. Granica šume bukve na Zelengori

Goraždansko-fočanski rajon (2.2.3)

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 nizinskom (kotlinskom).

Ovaj rajon, u geomorfološkom pogledu, karakterizira planinski reljef ispresijecan 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 se još nalaze i fluvisoli. Ovo je najhomogeniji rajon unutar područja, pa i oblasti. Zemljišta relativno povoljnih svojstava, međutim za rasadničku proizvodnju problem predstavljaju izbor povoljnog položaja i veličine 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-Abitetum* i neutrofilne, *Abieti-Fagetum illyricum*), a u subalpinskom pojasu šume bukve (*Aceri-Fagetum subalpinum*), u kojima je zastupljen češće i planinski javor (*Acer heldreichii*).

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 smrčom 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*).

Oblast unutarnjih Dinarida (3)

Zauzima unutarnju oblast Dinarida, od Plješevice na sjeverozapadu do Maglića i Volujaka na jugoistoku. Jugozapadnu granicu ove oblasti čine visokoplaninski grebeni i visoravni koje su ujedno gra-

nica utjecaja mediteranske klime. Prema sjeveroistoku, oblast se spušta prema pripanonskoj i prijelaznoj ilirsko-mezijskoj oblasti, završavajući se na obroncima viših masiva Dinarida.

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

Geografske i geomorfološke prilike ove oblasti uvjetuju i njenu klimu. Čitava oblast je pod utjecajem djelovanja međusobnog sukobljavanja 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.

U geomorfološkom smislu ovo je vrlo heterogena oblast koju grade tri krečnjačko-dolomitska planinska masiva, dvije bregovite cjeline (ofiolitska zona i Cazinska krajina), srednje bosansko škriljogorje i Sarajevsko-zenička kotlina.

Kako u geološkom, tako i u pedološkom pogledu ovo je također vrlo heterogena oblast, čija građa će detaljnije biti obrađena unutar pojedinih područja i rajona.

Oblast pripada ilirskoj provinciji koja se karakterizira svojstvenim vegetacijskim jedinicama i flornim elementima. Od klimazone fotocenoze tu su šume kitnjaka i graba, preko izraženog visinskog zoniiranja šuma bukve, bukve i jele (sa smrekom), subalpinske bukve do klekovine bora.

Cjelovitost areala šuma bukve i jele sa smrekom prekinuta je 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, izdvajaju se intrazonalne fitocenoze smreke u planinskim depresijama uvjetovane temperaturnim inverzijama, ili u subalpskom pojasu na najsjenovitijim padinama.

Za neke dijelove ove oblasti - Vranica, Zvijezda, Nišićka visoravan, Ozren, Romanija, Ravna planina - Jahorina, karakteristična je pojava fitocenoza i flornih elemenata borealnog karaktera. Od fitocenoza

prisutne su *Lycopodio-Picetum montanum*, *Sphagno-Piceetum montanum*, *Pino-Betuletum pubescentis*, od flornih elemenata: *Listera cordata*, *Lycopodium* sp. div., *Cetraria isladica*, *Sphagnum* sp. div., *Betula pubescens*, *Drosera rotundifolia* dr.

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

Posebno obilježje, vegetacijski, ekološki i floristički, u ovoj oblasti predstavlja ofiolitska zona (izdvojeno zavidovičko-tesličko područje), a naročito peridotitsko-serpentinski tereni, koji se odlikuju specifičnim fitocenzama borova (sveze *Orno-Ericion serpentinum*), i tzv. serpentinita, npr. *Halacsya sendtneri*, *Euphorbia gregeresenii*, *Asplenium cuneifolium*, *Notholaena marantea* i dr.

Oblast se dijeli na sljedeća područja: Cazinska krajina, zapadno-bosansko krečnjačko-dolomitno, srednjobosansko, zavidovičko-tesličko, istočnobosanske visoravni i jugoistočnobosansko.

Područje Cazinske krajine (3.1)

Obuhvata krajnji sjeverozapad Bosne, od Une i podnožja Plješevice do granice sa R. Hrvatskom.

Pripada brdskom pojasu sa dosta ujednačenim orografskim prilikama, u visinskom intervalu od 200-550 m.

Klima ovog područja je umjereno kontinentalna, ali u periodima maj-juli i septembar-oktobar osjećaju se utjecaji mediteranske klime, tako da u sumarnom i vegetacijskom periodu u prosjeku padne oko 48% godišnjih padavina.

Odnos padavina i potencijalne evapotranspiracije u vegetacijskom periodu je povoljan (oko 1,4). Vegetacijski period traje od 170-205 dana, zavisno od meteoroloških elemenata uzetih u obračun za stanice Velika Kladuša i Bihać.

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

Najzastupljenija zemljišta su akrični luvisol na vapnencu i distrični kambisol na kiselim silikatnim stijenama, a manje su zastupljeni mo-



Slika 21. Korijen bukve obrastao oko kamenog bloka

zaici kaklomelanosola sa luvisolom ili kalkokambisola na vapnencu, luvisola na kiselim silikatnim stijinama, te semigleja i fluvisola. Ovo su relativno povoljna zemljišta za rasadničku proizvodnju premda pokazuju izvjesne nedostatke hranjivih elemenata.

Njeno mozaičko rasprostiranje je uvjetovano antropogenim i orografsko-edafskim utjecajima. Zastupljene su šume kitnjaka i običnog graba (*Quercus-Carpinetum*), šume kitnjaka (*Quercetum petraeae montanum*), šume kitnjaka i kestena (*Quercus-Castanetum*), te u hladnijim položajima šume bukve (*Luzulo-Fagetum*, *Fagetum montanum illyricum*), a na toplijim šume javora gluhača i bukve (*Aceri obtusati-Fagetum*).

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.

Zapadnobosansko krečnjačko-dolomitno područje (3.2)

Zauzima velika geografska prostranstva krečnjačko-dolomitnih površina i planinskih masiva od Une na sjeverozapadu do uključujući Glamočko-kuprešku visoravan na jugoistoku. Graniči se sa medite-

ransko-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, od 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 su u ljetnom periodu jači utjecaji mediteranske klime. Relativno položen tok linija na grafikonu ukazuje i na karakteristike planinske klime uvjetovane nadmorskom visinom područja. I u ovom području pada u vegetacijskom periodu manji dio godišnjih padalina, pa ipak su odnosi padalina i evapotranspiracije povoljni. 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 susrećemo, uglavnom, distrične kambisole.

Karakteristike zemljišta su plitkoća, suhoća, skeletnost, težak mehanički sastav i visoka površinska kamenitost. Za rasadničku proizvodnju u ovom području najpovoljnija bi bila 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 Pansonske nizine odlikuje se šumama bukve i jele, bez smreke (*Abieti-Fagetum*).

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

Za niže dijelove ovog područja karakteristične su šume kintnjaka i običnog graba, (*Quercu-Carpinetum*), zatim šume bukve (pretežno, *Fagetum montanum illyricum*).

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

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

Ključko-petrovački rajon (3.2.1)

Predjeli s lijeve strane Vrbasa, obuhvaćajući masive Manjače i Zmijanja, na jugoistoku od Grmeča i kanjona Une, na sjeverozapadu, uključujući masiv Plješivice, te planine Lunjevače i Jadovnika (Vijenca), na jugu. S obzirom na orografske karakteristike predjeli ovog rajona pripadaju većim dijelom brdsko-planinskom a manje subalpskom pojasu. Prostire se u visinskom intervalu od 300 do blizu 2000 m nadmorske visine, dokle dopiru vrhovi najvećih masiva (Osječenica, Klekovača, Lunjevača).

Posebno obilježje ovog rajona, u geomorfološkom pogledu, je pojava vrtačastih visoravni sa izdizanjem viših krečnjačkih masiva na krajevima. Ovaj rajon 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 zemljišta na vapnencima: rendzine na dolomitu, kalkomelansol, distrični kambisol i fluvisol.

Ovo su izrazito šumski rajoni i zemljišta su plitka, suha i skeletna.

Za rasadničku proizvodnju najpovoljniji bi bili distrični kambisoli i fluvisoli, ali ova se zemljišta najčešće koriste u poljoprivrednoj proizvodnji.

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

Niže predjele karakterizira zastupljenost šuma kitnjaka i običnog graba (*Quercus-Carpinetum*), a lokalni orografski uvjeti brdskih šuma kitnjaka (*Quercetum petraeae montanum*) i šume bukve (*Fagetum montanum*).

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

U kanjonima Une, Sane i Vrbasa rasprostranjene su 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 litičastim padinama 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 fitocenzama. Subalpinske zone pripadaju šumama subalpinske bukve, odnosno klekovine bora.



Slika 22. Dobra obnova bukve nakon oplodnog sijeka

Srednjobosansko područje (3.3)

Obuhvata teritoriju od gornjeg toka Bosne na jugozapad, do grebena Ivan Sedla, Bitovnje, Vranice, 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, i užom i širom dolinskom zonom uz Bosnu, Lepenicu, Fojnicu i Vrbas. Visinski se prostire od 300 do preko 2200 m nadmorske visine (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 ostalom dijelu godine jači su 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 (bar u nižem dijelu područja) traje od 180 do 200 dana.

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

Zemljišni pokrivač je vrlo heterogen i složen, ali se izdvajaju dosta homogene površine izdvojene u posebne rajone.

Po svojim svojstvima, u ovom području ima više tipova zemljišta, koja bi mogla odgovarati rasadničkoj proizvodnji, ali se postavlja problem izbora položaja i veličine površine koja nije pod poljoprivrednom proizvodnjom.

Šuma bukve, pretežno acidofilnog karaktera (*Luzulo-Fagetum*), sa fragmentarno zastupljenom šumom rebrače i bukve (*Blechno-Fagetum*) rasprostranjena je u višim položajima iznad šume kitnjaka i graba ili u alternaciji s njima.

Šume bukve i jele sa smrekom (*Piceo-Abieti-Fagetum*) zahvataju 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 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*), neznatno i šume bijelog bora i smreke (jele) (*Piceo-Pinetum silicicolum*). Značajne površine zauzimaju i sekundarne šume bukve.

Na krečnjačko-dolomitnim probojima zastupljene su 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.

Vranički rajon (3.3.2)

Prostire se od Jajca na sjeverozapadu, preko Komara, Vranice i Bitovnje do podnožja krečnjačkih masiva Bjelašnice na jugoistoku. Dio ovog rajona 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 u sjeveroistočnim rubovima rajona, do vrhova Vranice od oko 2200 m nadmorske visine.

Ovaj rajon zauzima uglavnom visokoplaninski masiv srednjobosanskog škrljavog gorja, koji je pretežno izgrađen od kristalnih škrljaca, manje eruptiva, vapnenaca i pješčara. Kristalasti škrljci su često rastrošeni glacijalnim i soliflukcijalnim procesima.

Najzastupljeniji tip zemljišta je disrični kambisol, zatim zemljišne kombinacije distričnog kambisola i luvisola na kiselim silikatnim stijena, kao i rankera i distričnog kambisola, te rendzine na dolomitu i mozaik kalkomelansola i kalkokambisola na vapnenacu.

Po svojim fizičko-kemijskim svojstvima ova zemljišta bi bila pogodna za rasadničku proizvodnju, ali i ono malo pogodnih terena za istu se nalaze u poljoprivrednoj proizvodnji.

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



Slika 23. Šume bukve na planini Vranici, nadmorska visina 1600 m

Najveće površine pripadaju klimaregionalnoj fitocenozi bukve i jele (sa smrekom), a u subalpinskom pojasu klimaregionalnim šumama subalpinske bukve i klekovine bora, gdje su interpolirane subalpinske šume smreke, odnosno zelene johe.

Sarajevsko-zenički rajon (3.3.3)

Obuhvata centralne dijelove Bosne, dolinu rijeke Bosne od Sarajeva do Zenice i dolinu rijeke Lašve do Travnika. Predstavlja najvećim dijelom 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 ravnicama vrlo složenog petrografskog sastava, naročito kompleksima tercijalnog fliša.

Najzastupljenija kartografska jedinica je kompleks rendzine, distričnog kambisola i pseudogleja na flišnim sedimentima, te niz rendzina i eutričnog kambisola na laporcu, mozaik kalkomelansola i kalkokambisola i mozaik kalkomelansola i luvisola na vapnencu, te kompleks luvisola i pseudogleja na tercijarnim sedimentima, fluvisola u riječnim dolinama.

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

Najzastupljenije su fitocenoze kitnjaka i običnog graba (*Quercus-Carpinetum*), mozaičko rasprostranjene te šume bukve (pretežno *Luzulo-Fegetum*) i 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-Fegetum*), koja ovdje izostaje zbog prodora mediteranskih i panonskih utjecaja klime.

Zavidovičko-tesličko područje (3.4)

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).

Najvećim dijelom godine ovo je područje pod utjecajem izmije-njene umjereno kontinentalne klime. Jači utjecaj mediteranske klime osjeća se u periodu lipanj-kolovoz. Zbog svega toga 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 srednjobosanskoj ofiolitskoj zoni, a odlikuje se orografski brdsko-planinskim obilježjima sa dosta izraženim reljefom. Izgrađeno je pretežno od serpentiniziranog peridotita, eruptiva, rožnjaka, a vapnenci su daleko manje zastupljeni.

Najrasprostranjeniji tipovi zemljišta su eutrični kambisol na peridotu i serpentinitu, kao i distrični kambisol na kiselim silikatnim stijena-ma. Manje su zastupljeni eutrični kambisoli na ostalim silikatnim stijenama, pseudoglejevi, mozaik kalkomelansola i kalkokambisola. Ovo su izrazito šumska zemljišta, plitka i kserotermna.

Zbog izuzetno heterogenih stanišnih prilika, karakterističnih za ofiolitsku zonu, zastupljene su različite šumske fitocenoze, većinom mozaikskog rasporeda. Najrasprostranjenije su: bazifilne šume boro-va (*Erico-Pinetum nigrae serpentinicum*, *E. P. nigrae-silvestris serpen-tinicum*), bazifilne šume hrasta kitnjaka (*Potentillo albae-Quercetum*, *Erico-Quercetum petraeae*), zatim acidofilne šume kitnjaka (*Querce-tum petraeae montanum*), šume bukve i jele sa smrekom (*Abieti-Fagetum serpentinicum*), acidofilne šume bukve i jele (*Abieti-Fagetum silicicolum*).

Za ovo područje karakteristično je pojavljivanje smreke, vezano za peridotitsko-serpentiniska zemljišta u hladnijim i višim položajima, dok su na ostalim zemljištima ofiolitske zone rasprostranjene šume bukve i jele bez smreke (panonski klimatski utjecaji).

Osim ovih fitocenoza, rasprostranjene su i šume bukve, koje su u višim predjelima i udaljenijim od panonskih utjecaja, sekundarnog karaktera.

Iz navedenih razloga i potencijalna šumska vegetacija je veoma mozaička. Ipak, veće površine pripadaju šumama bukve i jele bez



Slika 24. Šuma bukve sa pomlatkom jele na planini Dinari

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.

Područje istočnobosanske visoravni (3.5)

Područje obuhvaća planinske krajeve počev od linije Sarajevo-Vareš do kanjona Drine, s veoma izraženom romanijskom visoravni. S juga je omeđeno granicom s prelazno ilirsko-mezijskom oblasti, kao i sa sjeveroistoka, dok je sa sjevera odvojeno ofiolitskom zonom, linijom Olovo-Kladanj.

Izrazito planinsko područje, u visinskom intervalu najvećim dijelom preko 1000 m nadmorske visine, s najvišim vrhovima Lupoglav na Romaniji, 1929 m nadmorske visine, Žep, 1520 m, Sjemeč, 1497 m nadmorske visine.

I pored relativno položenog toka linije koja obilježava planinski karakter klime, u razdoblju studeni-svibanj osjeća se 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 fluvioglacijskih 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 zemljišta su zemljišta 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*, šume jele i smreke (*Abieti-Piceetum 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 zastupljene su 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 šuma borova, crnog graba, bukve, odnosno, u depresijama, intrazonalne mrazišne šume smreke.

Romanijski rajon (3.5.2)

Zauzima planinske predjele istočne Bosne, istočno od linije grebena Romanije i Nišićke visoravni do granice sa Srbijom.

Prostire se u visinskom intervalu od 700 do 1600 m nadmorske visine (Lupoglav s 1629 m nadmorske visine).

Ovo je relativno homogen rajon, izgrađen od vapnenca, te na njemu susrećemo uglavnom zemljišta na vapnencima u različitim zemljišnim kombinacijama, što je uvjetovano reljefom.

Najzastupljenije kartografske jedinice ovog rajona su zemljišne kombinacije tipa mozaika i to: 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 s 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 kanjonima vodotoka i na litičastim odsjecima padina zastupljene su termofilne fitocenoze, često reliktnog karaktera: šume crnog bora (*Pinetum nigrae calcicolum*), šume bijelog graba (*Carpinetum orientalis*), šume crnog graba (*Orno-Ostryetum*) i tremofilne šume bukve (*Ostryo-Fagetum*).

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

Mediterransko-dinarska oblast (4)

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

Čitava ova oblast je pod utjecajem mediteranske klime. Utjecaj toplotnog režima naglo slabi sa porastom nadmorske visine planin-

skih masiva, ali se utjecaj padalinskog režima maritimnog karaktera jako osjeća i na sjevernoj, planinskoj granici oblasti prema unutrašnjim 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, na primjer, u kraškim poljima su u toku zimskog perioda izražene inverzije temperatura. Za razliku od klime ostalih oblasti, ovdje klimu karakterizira česta pojava jakih i slapovitih vjetrova (bure).

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 svi, veoma brojni, fenomeni karstne erozije. Dominiraju kredni i jurski vapnenci i dolomiti, a manje su zastupljeni flišoliki i drugi sedimenti. U višim planinskim predjelima prisutni su oblici glacijalne erozije.



Slika 25. Izgorjela šuma bukve i jele na planini Dinari

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

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 karakteristične su fitocenoze bukve i jele bez smreke (*Abieti-Fagetum*). Smreka se izuzetno rijetko javlja (najviši predjeli često u graničnoj zoni sa unutrašnjodinarskom oblasti) u vrlo malom i ograničenom 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 subalpinski pojas karakteristična je klimaregionalna fitocenoza subalpinske bukve (*Fagetum subalpinum*), sa šumama munike (*Pinetum heldreichii*) na nekim planinskim masivima.

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 n.v. (granični pojas mediteransko-dinarske i unutrašnjodinarske oblasti). Prema orografskim karakteristikama predstavlja izrazito planinsko područje sa široko zastupljenim subalpinskim 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 prosjeku padne oko 36% godišnjih padalina, ali, 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 tercijernih sedimenata u karstnim poljima, a izvorišni predjeli rijeke Neretve od jurskog fliša.

Prevladavaju zemljišne kombinacije tipa mozaika kalkomelansola-kalkokambisola-luvisola, kao i mozaika kalkomelansola-kalkokambi-



Slika 26. Lijepo razvijene krošnje i debla bukve u Središnjoj Bosni

sola na vapnencu, a manje su zastupljene rendzine na dolomitu, kompleks (odnosno mozaik) 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.

Realna šumska vegetacija: U mozaičnom rasporedu šumske vegetacije zastupljene su šume bukve i jele (*Abieti-Fagetum*), sekundarne šume bukve (*Fagetum montanum illyricum*).

Potencijalna šumska vegetacija: Najveće površine pripadaju šumi bukve i jele.

7.1 Fitocenoze obične bukve u Bosni i Hercegovini

Prema Stefanoviću (1977), Stefanoviću i sur. (1983) i Beusu (1997) u Bosni postoji čitav spektar fitocenoza u kojima nalazimo običnu jelu. Tako je nalazimo u svim klimatsko-edafskim zonama, a gradi naše ekonomski najznačajnije mješovite šume s bukvom.

Ovdje ćemo samo pobrojati najznačajnije fitocenoze koje nalazimo u Bosni i Hercegovini prema Stefanoviću (1977) i Beusu (1997).

Šume bukve, bukve i jele (*Red Fagetalias.l.*)

Šume bukve na zemljištima bogatim bazama submediteranskih i susjednih krajeva (Sveza *Fagion illyricum*, Horvat, podsveza *Ostryo-Fagion*, Borhidi, 1965)

Zajednica bukve sa jesenjom šašikom
(*Seslerio (autumnalis) – Fagetum*, Horvat i sur. 1974)

Šuma bukve i javora gluhača
(*Aceri obtusati–Fagetum*, Fabijanić i sur. 1963)

Šume bukve unutrašnjih krajeva na zemljištima bogatim bazama
(Sveza *Fagion illyricum*, Horvat 1938, i *Fagion moesiicum*, Horvat i sur. 1974)

Šume bukve ilirskog područja
(*Fagetum montanum illyricum*, Fukarek i Stefanović 1958)



Slika 27. Šuma bukve na lokalitetu Mučinovac kod Blidinja

Brdske šume bukve na zemljištima siromašnim bazama
(Sveza *Luzulo–Fagion*, Lohmeyer i Tüxen 1954 in Tüxen 1954)

Acidofilna šuma bukve
(*Luzulo–Fagetum*, Fabijanić i sur. 1963)

Acidofilna šuma bukve i rebrače
(*Blechno–Fagetum*, Horvat 1950)

Šume bukve i jele na zemljištima bogatim bazama
(Sveza *Fagion illyricum* (*moesiaceae*), Horvat, podsveza *Lonicero–Fagion*, Borh.)

Šume bukve i jele ilirskog područja
(*Abieti–Fagetum illyricum*, Fukarek i Stefanović 1958)

Šume bukve i jele na zemljištima siromašnim bazama
(*Fago–Abietetum*, Stefanović 1964).

Šume bukve subalpskog pojasa
(*Fagetum subalpinum* s.l.)

Šuma bukve subalpskog pojasa na zemljištima bogatim bazama
(*Aceri–Fagetum illyricum*, Horvat i sur. 1974)

Šuma bukve subalpskog pojasa na zemljištima siromašnim bazama
(*Vaccinio–Fagetum subalpinum*, Fukarek 1969)

8. DOSADAŠNJA ISTRAŽIVANJA VARIJABILNOSTI OBIČNE BUKVE

Istraživanja varijabilnosti provenijencija na unutarpopulacijskoj i međupopulacijskoj razini

Obična bukva je rasprostranjena u zapadnoj, središnjoj i južnoj Europi, ali je nalazimo i u južnoj Engleskoj, te u južnom dijelu Skandinavije. Rasprostire se na oko 12 miliona hektara. Bukove sastojine danas stradavaju od onečišćenja industrijskim polutantima, što rezultira smanjenjem njihovih površina u dijelu srednje Europe. Istočna granica rasprostranjenosti obične bukve je određena zračnom vlagom i pojavom kasnog mraza (Pukacki 1990). Iako je relativno otporna na niske temperature, što ne ograničava rasprostranjenje na znatnim nadmorskim visinama, osjetljiva je na kasne proljetne mrazeve što je ograničavajući faktor za njeno spontano javljanje na nižim nadmorskim visinama (Becker 1981).

Istraživanja koja su provedena do kraja 50-tih godina prošlog vijeka nisu u dovoljnoj mjeri ukazala na varijabilnost morfometrijskih svojstava kod bukve i stepen njene genetske uslovljenosti. Detaljna istraživanja populacija bukve u različitim dijelovima areala upućuju na njenu znatnu unutarpopulacijsku i međupopulacijsku varijabilnost. Kasnijim istraživanjima genetičke varijabilnosti obične bukve, u više europskih institucija, obuhvaćeno je oko 800 populacija. Dobijeni rezultati od velikog su značaja za dalje oplemenjivanje bukve.

Pokusi sa provenijencijama

Prvi pokus s provenijencijama obične bukve osnovan je 1877. godine u Botaničkom vrtu u Mündenu. Imao je ukupno 123 provenijencije iz različitih područja i nadmorskih visina iz Njemačke (Kienitz 1886). Poslije je osnovan pokus (Engler 1909), koji je uključivao i uspoređivao švicarske i danske provenijencije obične bukve. Rezultati iz tog pokusa pokazali su da su provenijencije obične bukve sa sjevernog dijela rasprostranjenosti i s viših nadmorskih visina imale sporiji rast od onih iz nižih područja. Također je utvrđena znatna razlika u listanju obične bukve - provenijencije s nižih nadmorskih visina prolistavale su ranije i stradavale od kasnog mraza.



Slika 28. *Fagus orientalis* u planinama Turske (foto Prof. Dr. Sezgin AYAN)

Nastavak istraživanja slijedio je u šumi "Tharandt" 1927. godine, kada je osnovan pokus sa sedam provenijencija iz Njemačke, Švicarske i Češke (Münch 1949). U tim provenijencijama u dobi od 35 godina nije pronađen odnos između preživljavanja i provenijencija, ali su razlike u visinskom rastu bile značajne. Također su utvrđene i razlike u listanju među istraživanim provenijencijama (Hoffmann 1961).

U Danskoj je osnovano više različitih pokusa s običnom bukvom, koji su ujedno uključivali pokuse s provenijencijama i potomstvom sa selekcioniranih stabala i sjemenskih sastojina. Osim danskih provenijencija u pokusima su bile i provenijencije iz Švedske, Njemačke, Nizozemske, Belgije, Francuske, Švicarske i Češke. Od stranih provenijencija, švedske se nisu razlikovale od danskih, ali su njemačke provenijencije (npr. iz Hartza) pokazivale mnogo bolju pravnost debla. Danske i belgijske provenijencije imale su nešto bolji rast od provenijencija s Karpata, a i listale su sedam dana ranije (Gøhrn 1972). No, karpatske su provenijencije imale bolju pravnost debla od danskih, nizozemskih i belgijskih provenijencija.

Intenzivan program istraživanja provenijencija bukve pokrenuo je Krahl-Urban (1958). Osnovao je ukupno 19 terenskih pokusa obične bukve. U 1951. godini osnovao je šest pokusa s 29 provenijencija, a tokom 1954/55. osam pokusa s 55 provenijencija i 1959. godine pet pokusa s ukupno 45 provenijencija. Ta je serija pokusa dala dobru mogućnost izučavanja interakcije provenijencija x razmak sadnje, jer su pokusi osnovani s pet različitih razmaka sadnje. Kod plantažne dobi od 15 godina preživljavanje je kod većeg razmaka sadnje iznosilo 80 do 90%, dok je kod manjeg razmaka prosječno preživljavanje bilo 70%. S povećanjem razmaka sadnje rastao je i debljinski prirast, dok je prosječna kakvoća stabala obične bukve bila veća kod manjeg razmaka, utvrdili su Muhle i Kappich (1979).

Tri pokusa s 29 lokalnih slovenskih provenijencija, koje su bile rasprostranjene od 310 do 1360 metara nadmorske visine, osnovao je Brinar (1963). Fenološkim istraživanjem dobio je značajne razlike u listanju obične bukve, a te su razlike u listanju od jednog dana uočene s prosječnim pomacima u nadmorskoj visini od 122 m.

U središnjoj Slovačkoj 1969. godine osnovan je pokus s 19 provenijencija obične bukve (Paule 1982). S obzirom na rast, najbolju produkciju postigle su provenijencije iz istočnog dijela Slovačke koje rastu na flišnoj podlozi.

Šest pokusa s ukupno 11 provenijencija obične bukve iz Poljske osnovano je 1965. godine Rzezniak (1976). Utvrđene su znatne razlike u ritmu rasta i fenologiji istraživanih provenijencija, te u morfologiji listova. Mogla su se razdvojiti dva ekotipa obične bukve: nizinski ekotip i ekotip iz planinskog dijela Poljske, dok su najslabije rezultate imale karpatske provenijencije.

Razlozi za osnivanje međunarodnih pokusa obične bukve posljednjih su godina intenzivniji zbog stanja bukovih šuma i brige za očuvanje genetskih resursa ove vrste. Još uvijek se malo zna o genetskoj strukturi populacija obične bukve na području njene rasprostranjenosti, pa je u ranim 1980-im krenulo osnivanje mreže terenskih pokusa (Muhs 1985). Ukupno je osnovano u tom razdoblju 15 pokusa s 188 provenijencija, a tokom 1990-tih osnovani su novi pokusi koji su uključivali i istočni dio areala obične bukve.

Rezultate i komparacije uspijevanja obične bukve obradili su Muhs i Von Wühlisch (1992), dok su se za prikladnu procjenu koristili rezultatima iz tri pokusa u dobi od 35 godina, u kojima su većinom



Slika 29. Dobro obnovljena bukova šuma

sudjelovale lokalne njemačke provenijencije. Dobiveni rezultati na osnovi morfoloških, fenoloških i biohemijskih istraživanja dokazali su da je prisutna velika varijabilnost među istraživanim populacijama i unutar njih. Na osnovi dobivenih rezultata utvrđeno je da je geografska varijabilnost zapravo ekotipska, a ne klinalnoga karaktera (Muhs 1985).

Istraživanja fenotipskih svojstava u mladiku obične bukve u dobi od 12 godina u Švicarskoj su radili Hussendörfer i sur. (1996). Izučavali su različite tipove grananja, udio pojedinačnih stabala sa rašljama i bez rašlji, te procjenu genetskih parametara koji uzrokuju ta svojstva. Utvrđeno je da nema korelatnog odnosa među tim svojstvima i da nije moguće identificirati njihove genetske determinante. Nakon provedene njege i uklanjanja rašljivih jedinki u sastojini nije utvr-

đena promjena u genetskoj strukturi sastojina na istraživanim genetskim lokusima. Ipak, uklanjanje jedinki s proleptičkim izbojcima rezultiralo je vidljivom promjenom genetske strukture, koja može dovesti do reduciranja genetskog potencijala važnog za adaptaciju obične bukve.

Istraživanja fenoloških svojstava

Fenologija je nauka koja se bavi proučavanjem pojedinih faza razvika biljaka tokom njihovog vegetacionog perioda, s ciljem utvrđivanja dinamike pojave istih, kao i njihove ovisnosti o faktorima vanjske sredine. Najstarija fenološka osmatranja ima Japan, gdje su podaci o datumu cvjetanja trešnje registrirani daleke 812. godine. Kod nas se fenološka osmatranja sistematski provode od 1951. godine.¹

¹ Federalni hidrometeorološki zavod Bosne i Hercegovine

U brojnim pokusima provedena su višegodišnja istraživanja varijabilnosti za svojstvo vremena otvaranja pupova i listanja tokom proljeća (Muhs 1985). Rezultati su pokazali da provenijencije iz istočnog i sjeveroistočnog dijela areala (Slovačka, Rumunjska, Bugarska), kao i provenijencije s viših nadmorskih visina, zahtijevaju manju temperaturu za izlistavanje te stoga i ranije prolistavaju. Zapadne provenijencije areala obične bukve (Španjolska, Francuska, Nizozemska, Belgija i Francuska) te one s nižih nadmorskih visina, gdje se javlja i kasni mraz, trebaju veću sumu temperatura i izlistavaju dosta kasnije. Ovisno o proljetnim temperaturama, razlika između najranijih i najkasnijih prolistalih provenijencija iznosila je od četiri do šest sedmica. Ta se stabilnost odražavala tokom svih godina istraživanja. Dobiveni rezultati upućuju na značaj toga svojstva pri procjeni sposobnosti prilagođavanja bukovih sastojina na određene ekološke uvjete. Rezultati istraživanja otvaranja pupova, koje su proveli Von Wühlisch i sur. (1995) kod 159 provenijencija obične bukve, pokazali su postojanje značajne unutarpopulacijske i međupopulacijske varijabilnosti.

Istraživanja adaptabilnosti listanja kod 15 evropskih provenijencija obične bukve iz osam zemalja proveli su Liesebach i sur. (1999). S obzirom na vrijeme prolistavanja utvrđena je znatna varijabilnost među istraživanim populacijama i unutar njih. Zahtjevi pojedinih provenijencija za temperaturom i s obzirom na druge klimatske parametre znatno se razlikuju, te se moraju uključiti u dalje analize, a uvjetovane su klimatskim promjenama koje mogu utjecati na genetsku strukturu budućih populacija.

Krajem 20. stoljeća podiže se serija međunarodnih pokusa sa različitim provenijencijama bukve, a najvažniji pokusi su osnovani u pet serija 1986, '87, '89, '95 i '98 (Von Wühlisch i sur. 1995; Von Wühlisch 2004). Nažalost, unutar tih serija, provenijencije iz središnje balkanske regije (Bosne i Hercegovine i Srbije) su izostavljene, a iz Hrvatske su bile slabo zastupljene. Zbog očekivane genetske varijabilnosti u ovoj regiji, osnovana je nova pokusna serija kako bi pokrila ovo područje (Von Wühlisch 2004). U tu svrhu osnovano je sedam pokusa provenijencija u različitim područjima: Bosna i Hercegovina, Hrvatska, Italija, Njemačka (2) i Srbija (2), uključujući 32 provenijencije iz osam zemalja (Von Wühlisch i sur. 2010b). Suprotno prethodnim pokusnim serijama, ovo je prvi put da je većina provenijencija potekla iz balkanske regije (20 provenijencija). Takav je pristup pružio priliku

za usporedbu rezultata iz terenskih pokusa među balkanskim provenijencijama i provenijencijama iz centralne Europe. Zbog činjenice da su pokusi osnovani na više mjesta, također je omogućena procjena genotipova interakcijom s okolinom (GE). Veličina GE interakcije je neophodna u programima uzgoja, kao i za donošenje odluka i implementaciju šumarskih strategija (Pswarayi i sur. 1997; Zas i sur. 2004).

Nakon prvih serija pokusa, u Hrvatskoj se nastavlja sa radom i testiranjem varijabilnosti bukve, a vrlo brzo se dolazi do spoznaje da su varijabilnosti pojedinih morfoloških, fizioloških i gospodarski važnih karakteristika pojedinih provenijencija bukve od velike važnosti za izbor i kasnije priznavanje sjemenskih sastojina, odnosno oplemenjivanje bukve (Gračan 2003). Veoma brzo u Hrvatskoj nastavljaju sa istraživanjima provenijencija bukve, te istraživanja o preživljavanju bukve različitih provenijencija provode Ivanković i sur. (2008). Dobili su visoko preživljavanje od 70,78 %, a razlog treba tražiti u tome što su Ivanković i sur. (2008) provodili zalijevanje biljaka i melioracijske mjere.



Slika 30. Preostali sjemenjaci bukve nakon obnove

Istraživanja na biohemijskoj i molekularnoj razini

Prva primjena genskih markera u istraživanjima genetske varijabilnosti kod bukve provedena je identificiranjem prvog enzimskog lokusa u izradi zimograma roditeljskih stabala i njihova potomstva (Merzeau 1991; Merzeau i sur. 1989, 1994). Također su Merzeau i sur. (1989), i Müller-Starck (1993) izučavali načine nasljeđivanja enzimskih lokusa u potomstvu dobivenom iz kontrolirane hibridizacije.

U bukovim populacijama oštećenim zračnim polutantima, s većih nadmorskih visina u Bavarskoj, istraživano je 14 polimorfnih genskih lokusa (Müller-Starck 1985). Uzorci stabala selekcionirani su u dvije skupine: tolerantna (bez vidljivih oštećenja) i osjetljiva (oštećena) stabla. Signifikantne su razlike utvrđene među skupinama, a tolerantna skupina stabala imala je za jednu trećinu više različitih alela i genotipova, te za 15% veći stepen heterozigotnosti od skupina osjetljivih stabala. Na osnovu dobivenih rezultata zaključeno je da je u promijenjenim ekološkim uvjetima sposobnost prilagođavanja i sposobnost preživljavanja na razini populacije favorizirana s većom genetskom raznolikošću na populacijskoj razini, te s većim stepenom heterozigotnosti na individualnoj razini.

Istraživanja pomoću genskih markera i dobivene vrijednosti genetskih razlika nisu utvrdile postojanje značajne genetske varijabilnosti, već se preko 95% varijabilnosti odnosilo na unutarpopulacijsku varijabilnost (Gömöry i sur. 1999). No, u istraživanjima koje su proveli Comps i sur. (1987), u populacijama bukve u zapadnoj Europi ustanovljen je geografski trend frekvencije alela Px-1/105 s njegovim širenjem prema sjeveru, kao i u odnosu na veću nadmorsku visinu. Također je frekvencija alela Got1/105 bila u korelaciji s nadmorskom visinom. Istraživanjem koje su proveli Thiébaud i sur. (1984) i Cuguen i sur. (1985), utvrđena je veća heterozigotnost i najveća frekvencija alela Px-1/105 i Px-2/13 na području ekstremnijih klimatskih faktora unutar područja rasprostiranja bukve.

Löchelt i Franke (1995) istraživali su genetsku konstituciju autohtonih sastojina bukve u visinskom presjeku od Freiburga (240 m n.v.) do vrha planine Schauisland. Izoenzimskom analizom utvrđena je mogućnost dobivanja informacija o genetskoj adaptaciji populacija bukve na staništima s različitim nadmorskim visinama. Utvrđeno je postojanje različite genetske strukture među populacijama, a frekvencija pojedinih alela se signifikantno mijenjala od nižih prema višim nadmorskim visinama. Rezultati istraživanja dokazali su da se, s obzirom na veću nadmorsku visinu i prilagodljivost bukovih sastojina, njen reproduksijski materijal s nižih područja ne smije prenositi na više nadmorske visine i obrnuto. Također se o tome mora voditi računa pri selekciji radi očuvanja genetskih resursa ove vrste.

U istraživanju koje su proveli Božić i sur. (2013) provedeno je genetičko istraživanje varijabilnosti dviju populacija. Provedeno je po-

moću 10 izoenzimskih sustava (Aat, Aco, Idh, Mdh, Mnr, Per, Pgi, Pgm, Skdh, 6-Pgdh) koji kodiraju za 16 genskih lokusa. Rezultati analiza izoenzima ocijenjeni su prema relativnoj frekvenciji alela i genotipova. Rezultati genetskog istraživanja odnose se na genotipove 100 stabala na 16 polimorfnih kodominantnih nasljednih izoenzimskih lokusa u dvije populacije. Populacija Kozarje, sjemenska sastojina na višoj nadmorskoj visini iz planinskog područja, pokazuje veću genetičku varijabilnost od populacije Vrhovo, odnosno populacije sa brdskog područja. Razlika je posebice vidljiva u frekvencijama pojedinih alela i genotipova, promatranoj heterozigotnosti te osobito u hipotetskoj gametskoj multilokusnoj razlikovnosti. Učestalost (frekvencija) alela Aco-B₂, Idh-A₂ i 6-Pgdh-B₁ u sastojini Kozarje dvostruko je veća od sastojine na nižoj nadmorskoj visini. Frekvencija alela 6-Pgdh-A₄ je približno tri puta veća u nižoj sastojini (Vrhovo) od sastojine Kozarje. Na lokusu Skdh, alel (A₄) zabilježen je samo u sastojini Vrhovo kao heterozigotan genotip Skdh-A₃₄ (12 %). Statistički značajna odstupanja u učestalosti alela između populacija pronađena su na 5 od 16 lokusa. Promatrana klina na genskim lokusima Aco-B, Idh-A, 6-Pgdh-A i ukupna prosječna genetska udaljenost između uzorkovanih lokalnih bukovih populacija na planini Gorjanci je relativno visoka za promatrano geografsko područje. Istraživane sjemenske sastojine obične bukve uzorkovane u ovim istraživanjima ukazuju na genetičku raznolikost. Iako planinske bukove šume *Lamio orvalae-Fagetum* imaju stabilniju biocenotičku strukturu u usporedbi s manje očuvanom i više degradiranom bukovom sastojinom *Hedero-Fagetum*, preporuča se pozornost prilikom prijenosa šumskog reprodukcijskog materijala iz sjemenskih sastojina obične bukve od viših prema nižim nadmorskim visinama na planini Gorjanci.

Comps i sur. (1998) proveli su istraživanja sa 78 bukovih populacija kojima je obuhvaćeno područje od Alpa na zapadu do populacija u Panonskoj niziji Mađarske na istoku. Na osnovi analize alelnih frekvencija istraživane se populacije mogle svrstati u triskupine : 1. francuski, švicarski i sjeveroistočni dio Alpa, 2. Njemačka i zapadni dio Austrije te, 3. istočna Austrija s Mađarskim bazenom. Slične rezultate dobili su Brus i sur. (1990) za Sloveniju.

U ukrajinskom dijelu Karpata, zajedno s njenim nizinskim dijelom, utvrđena je značajna međupopulacijska varijabilnost. Osnovna genetska diferencijacija uvjetovana je razlikama u nadmorskoj visini i

odgovara klimatskom karakteru varijabilnosti, jer se heterozigotnost povećala s povećanjem nadmorske visine (Vyšňý i sur. 1995).

Obimna istraživanja genetske raznolikosti na bazi izoenzima provedena su s 56 populacija obične bukve iz središnje i jugoistočne Europe. U njih je bilo uključeno i 8 provenijencija iz Hrvatske, te tri provenijencije iz Bosne i Hercegovine (Brus 1999). Polimorfizam je ustanovljen u osam genskih lokusa od ukupno 12 istraživanih u svim populacijama obične bukve. Genetska je varijabilnost rasla, osim nekih izuzetaka, od sjeverozapada prema jugoistoku, iako je genetska diferenciranost bila relativno visoka.

Poznavanje genetske varijabilnosti bukve važno je u procjeni njezine unutarpopulacijske i međupopulacijske diferencijacije na području njezine rasprostranjenosti i međuobimnog odnosa na različitim staništima s obzirom na adaptaciju pojedinih provenijencija. Značajni rezultati dobiveni su u istraživanjima testova provenijencija i u procjeni njihove stabilnosti, u selekciji polaznog materijala za oplemenjivanje bukve, u istraživanjima prilagođavanja i prirodnog selekcijskog pritiska na evolucijske tokove bukve. Dobivene su spoznaje važne i za očuvanje genetskih izvora ove vrste, koja je pod sve većim utjecajem zračnih polutanata i koja je ugrožena osobito na područjima s intenzivno razvijenom industrijom.

9. VARIJABILNOST OBIČNE BUKVE U BOSNI I HERCEGOVINI

9.1 Varijabilnost bukve u testu provenijencija kod Kaknja

Kao materijal istraživanja u ovom međunarodnom pokusu uključene su 22 provenijencije bukve, od kojih osam potiče iz Bosne i Hercegovine, četiri iz Njemačke, tri iz Srbije, po dvije iz Hrvatske, Rumunjske i Češke i jedna iz Mađarske (Tablica 2).

Tablica 2. Materijal istraživanja provenijencija obične bukve u međunarodnom pokusu kod Kaknja (Napomena: HR - Hrvatska, BiH - Bosna i Hercegovina, HU - Mađarska, CH - Češka, DE - Njemačka, RO - Rumunija i SR - Srbija)

R. br.	Oznaka	Provenijencija	Starost	Zemlja
1.	9624	Croatia Dilj Čanglinski	3+0	HR
2.	9625	Croatia Varani kamen	3+0	HR
3.	9630	BiH Tajan – Zavidovići	3+0	BiH
4.	9631	BiH Konjuh -Kladanj	3+0	BiH
5.	9632	BiH Tešanj- Crni Vrh I	3+0	BiH
6.	9633	BiH Grmeč-Jasenica	3+0	BiH
7.	9642	Hungary Valkonya	3+0	HU
8.	9643	CH Herzogenbuchsee	3+0	CH
9.	9646	D-BW Wildbad.	3+0	DE
10.	9647	D-BW Schwaeb. Alb	3+0	DE
11.	9648	D-BY Hoellerbach	3+0	DE
12.	9649	D-NS Hasbruch	3+0	DE
13.	9659	BiH Bugojno Vranica-Bistrica	2+0	BiH
14.	9660	BiH Tešanj- Crni Vrh II	2+0	BiH
15.	9661	BiH Bosanska Krupa Baštra-Čorkovača	2+0	BiH
16.	9662	BiH Devrek Tefen Dinara	2+0	BiH
17.	9663	RO Alesd	2+0	RO
18.	9664	RO Alka-Iulia	2+0	RO
19.	9665	CH Sihlwald	2+0	CH
20.	9666	Serbia Avala	2+0	SR
21.	9668	Serbia Fruška gora	2+0	SR
22.	9669	Serbia Cer	2+0	SR

Opis staništa na kojem je podignut pokus

Terenski pokus sa 22 provenijencije obične bukve osnovan je u proljeće 2007. godine u odjelu 41 koji pripada gospodarskoj jedinici "Donja Trstionica – Goruša" (ŠPP "Kakanjsko"). Nalazi se na 510 do

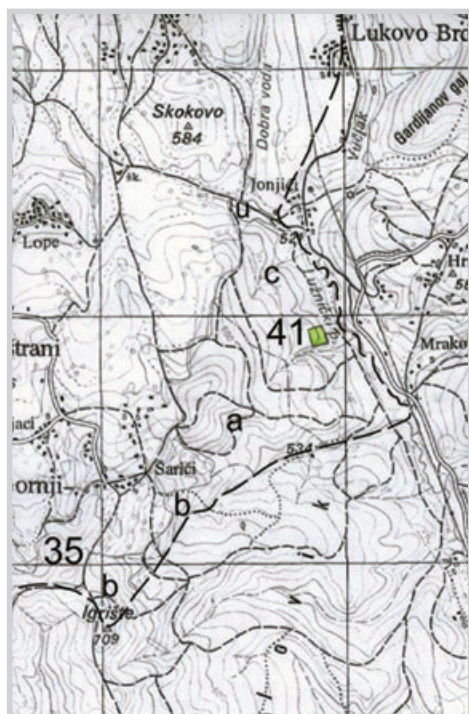
540 metara nadmorske visine, u slivnom području Lužničkog potoka koji je desna pritoka rijeke Goruše, a Goruša je desna pritoka rijeke Bosne. Teren šireg područja oko ovog odjeljenja je dosta zaravnjen, te je zbog malog nagiba terena pogodan za eksploataciju. Sam odjel je također blago nagnut i zaravnjen, sa prosječnim nagibom terena od 7%. Ekspozicija je uglavnom sjeveroistočna. Odjeljenje graniči sa privatnim posjedima i okolnim seoskim naseljima, čije je stanovništvo, zbog potrebe za ogrijevom i ispašom za stoku, sastojine ovog i susjednih odjeljenja degradiralo ili pretvorilo u izdanačke šume sa vrlo malo kvalitetne drvne mase u zalihi sastojina.



Slika 31. Sastojina bukve sa pomlatkom jele na planini Šator

Sve sastojine odjeljenja zauzimaju površinu od 63,4 ha i svrstane su u tri odsjeka:

- Odsjek "a" (23,5 ha), gazdinska klasa 17 (*degradirane visoke šume hrasta kitnjaka na kiselu-smeđim zemljištima i kompleksu kiselog smeđeg i ilimerizovanog zemljišta na silikatnim i silikatno-karbonatnim stijenama i na seriji krečnjaka i rožnjaka*).
- Odsjek "b" (5,1 ha), gazdinska klasa 31 (*izdanačke sekundarne šume bukve na kiselim smeđim zemljištima, kompleksu kiselog smeđeg i smeđeg zemljišta na silikatnim i karbonatno-silikatnim stijenama*).
- Odsjek "c" (34,8 ha), gazdinska klasa 35 (*izdanačke šume ostalih lišćara na plitkim i smeđim zemljištima, rendzini i na kompleksu rendzina i smeđeg zemljišta, na različitim krečnjacima, dolomitima i laporcima [pješčari]*).



Karta 3. Područje na kome se nalazi međunarodni pokus obične bukve kod Kaknja

Tipovi tla koji preovladavaju:

- kompleks rendzine i kiselog smeđeg zemljišta;
- kompleks kiselog smeđeg i ili merizovanog zemljišta;
- smeđe zemljište (na manjem dijelu površine).

Obzirom na zemljopisni položaj i nadmorsku visinu, možemo reći da odjeljenje pripada području umjereno kontinentalne klime, koju karakterišu hladne zime i umjereno topla ljeta sa velikim količinama padavina (Karta 3).

Za ovaj lokalitet su karakteristične pojave temperaturnih inverzija i formiranje mrazišta zbog toga što se kultura nalazi u dolini iz koje je okolnim brdima spriječen odlazak hladnijeg i težeg zraka ka nižim nadmorskim visinama te tu dolazi do "uležavanja" hladnog zraka i nastanka izuzetno niskih temperatura u zimskom periodu koje imaju puno niže vrijednosti nego u okolnim mjestima.

Metode istraživanja

Međunarodni pokus obične bukve koji je osnovan u proljeće 2007. godine sastoji se od 22 provenijencije, sa biljkama starosti 2+0 i 3+0. Biljke su posađene sistematskim rasporedom na površini 10x10 m. Vertikalni razmak između biljaka je 2 m a horizontalni razmak je 1 m. Tako je na svaku površinu 10x10 m posađeno 50 biljaka jedne provenijencije.

Biljke su posađene u eksperimentalnom dizajnu randomiziranog blok sistema (RBD), 20 provenijencija u tri ponavljanja i 2 provenijencije s jednim ponavljanjem (Konjuh i Avala). Provenijencija Wildbad ima samo 20 biljaka i nadopunjena je provenijencijom Alesd koja ima 30 biljaka. Ukupno je zasađeno 3100 sadnica (Slika 32).

Blok 1	9624	9625	9630	9631	9632	9633	9642
	9643	9646	9647	9648	9649	9659	9660
	9661	9662	9663	9664	9665	9668	9669
Blok 2	9632	9633	9642	9643	9646	9647	9648
	9649	9659	9660	9661	9662	9663	9664
	9665	9666	9668	9669	9674	9675	9630
Blok 3	9646	9647	9648	9649	9659	9660	9661
	9662	9663	9664	9665	9665	9669	9674
	9675	9630	9632	9633	9642	9643	

Slika 32. Shematski prikaz pokusne plohe kod Kaknja

Da prilikom premjera ne dođe do zabune s prirodnim podmlatkom, kod sadnje je svaka sadnica bukve zasađena prema rasporedu kod "svog" kolčića. Također je većina prirodnog podmlatka uklonjena. Kolci visine 1,2 m postavljeni su na krajevima površina pojedinih provenijencija. Da bi se izbjegle štete od životinja, ploha je ogradena drvenom ogradom visine 1,5 m.

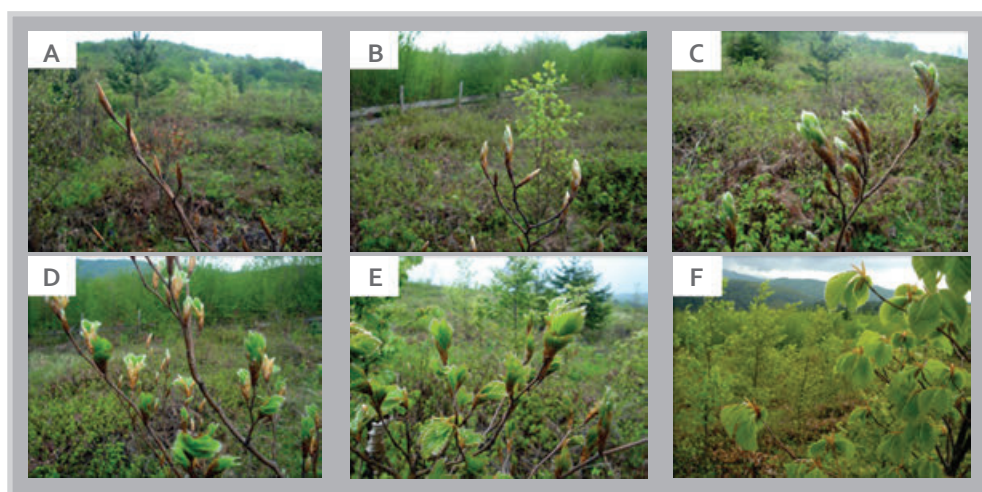
Provedena mjerenja i opažanja

Zbog utvrđivanja varijabilnosti između provenijencija obične bukve vršena su mjerenja nekih morfoloških veličina i to: visine biljaka i promjera na vratu korijena. Visina biljaka je mjerena pomoću štapnog metra, a promjer na vratu korijena elektronskim pomičnim mjerilom.

Također su vršena fenološka opažanja, a pored toga određivana je boja lista krajem vegetacijskog perioda i zimsko zadržavanje lista.

Listanje biljaka –fenologija

Fenološka su posmatranja obavljana vizuelno na unaprijed predviđenim datumima i to na svim biljkama isti dan. Listanje biljaka istraživanih provenijencija praćeno je u 6 karakterističnih fenofaza, od spavajućeg (zimskog) pupa do potpuno razvijenog lista (Forstreuter 2002, Kremer 2001, 2002), i to (Slika 33):



Slika 33. Karakteristične fenofaze listanja biljaka obične bukve

- A. Spavajući (zimski) pup (smeđe do tamnosmeđe boje);
- B. Pupovi bubre (izduženi, nabubreni, žućkasto-zelenkaste boje, imaju opnu koju vršci iglica još nisu probili);
- C. Pupovi se počinju otvarati (napukli) i vidi se prvo zelenilo;
- D. Počinju se javljati savijeni (smotani) dlakavi listići;
- E. Listovi su odmotani, još lepezasti, prisutne blijede liske;
- F. Listovi su potpuno razvijeni, glatki i široki.

Boja lista

Praćenje boje lista izvršeno je ljeto i jesen 2013. godine na unaprijed predviđenim datumima i to na svim biljkama isti dan. Određivanje boje je vršeno pomoću leksikona boja (Kornerup i Wanscher 1981).

Zbog velikog broja nijansi boja, sve boje su grupisane u 4 grupe, prema karakterističnim osnovnim bojama (Slika 34) i to:

- 1. Listovi koji u osnovi imaju zelenu boju;
- 2. Listovi koji u osnovi imaju žutu boju;
- 3. Listovi koji u osnovi imaju narandžastu boju;
- 4. Listovi koji u osnovi imaju smeđu boju.



Slika 34. Osnovne boje listova (preuzeto sa www.dreamstime.com)

Zimsko zadržavanje lista

U kontekstu globalne promjene klime, važno je poznavati kompoziciju i strukturu genetičke raznolikosti, posebno s obzirom na tzv. adaptivna svojstva kao što su rast, preživaljavanje i fenologija listanja. Pojava zadržavanja zimskog lišća do novog listanja poznati je fenomen unutar rodova *Fagus*, *Quercus* i *Carpinus*. Da li je ovo svojstvo prilagođavanja vrijedno i koji su uzroci te pojave, još su otvorena pitanja. Samo jedan rad bavi se genetičkim uzrocima ove pojave, a to istraživanje obavljeno je na hrastu lužnjaku (Herzog i Krabel 1996).

Zimsko zadržavanje lista ocjenjivano je skalarno od 1 do 3 i to:

1. Potpuno zadržavanje zimskog lista,
2. Umjereno zadržavanje zimskog lista,
3. Potpuna odsutnost zimskog lista.

Provedena statistička obrada podataka

Mjereni podaci o visinama i prečnicima na vratu korijena biljaka 22 različite provenijencije obične bukve statistički su obrađeni korištenjem paketa IBM SPSS Statistics 20 i Microsoft Excel 2007.

Analize obuhvataju:

- Unutarpopulacijsku varijabilnost kvantitativnih svojstava (visina i promjer na vratu korijena) kroz deskriptivne pokazatelje: srednju (prosječnu) vrijednost, standardnu devijaciju, minimalnu i maksimalnu vrijednost i koeficijent varijacije.
- Grafikone srednjih (prosječnih) vrijednosti visina i promjera na vratu korijena za sve provenijencije pojedinačno.
- Analizu varijanse (ANOVA) za kvantitativna svojstva (visina i promjer na vratu korijena).
- Multipla testiranja radi prikazivanja razlika između skupina (nakon utvrđivanja statistički značajnih razlika analizom varijanse po nekom ispitivanom svojstvu)
- Multipla testiranja za kvantitativna svojstva: Duncanov test.
- Rezultate deskriptivnih pokazatelja unutar populacija analiziranih u cilju utvrđivanja postojanja ili nepostojanja statistički značajnih razlika mjerenih karakteristika između stabala jedne populacije.
- Rezultate analize varijanse i multiplih testiranja analiziranih radi utvrđivanja postojanja statistički značajnih razlika između populacija te njihovog grupisanja.
- Tabelarne prikaze i grafikone frekvencija za svojstva listanja biljaka, boje lista biljaka i zimskog zadržavanja lista.

Preživljavanje biljaka

Preživljavanje biljaka u 2007. godini

Analiza preživljavanja zasađenih biljaka bukve različitih provenijencija je izvršena u 2007. godini. Rezultati istraživanja dati su u tablici 3.

Najveći procenat preživljavanja u 2007. godini zabilježen je kod provenijencije iz Bosne i Hercegovine (Tešanj - Crni Vrh I) u iznosu od 99,3%. Slijedile su je provenijencije iz Hrvatske (Dilj Čanglinski) sa preživljavanjem od 98,7% i Njemačke (NS Hasbruch) koja je imala preživljavanje od 97,3 %.



Slika 35. Kasni proljetni snijeg u bukovoj šumi na Grmeču

Najmanje preživljavanje biljaka imaju provenijencije iz Bosne i Hercegovine (Bugojno Vranica-Bistrica) sa svega 67,3% preživjelih biljaka. Sljedile su je provenijencije iz Češke (Sihlwald) sa preživljavanjem biljaka od 72,5% i provenijencija iz Rumunjske (Alka-Iulia) sa 74% preživjelih biljaka.

Ostale provenijencije pokazuju veći ili manji stepen osjetljivosti na promjenu stanišnih uvjeta. U prosjeku za kompletan pokus procenat uspjeha sadnje iznosi oko 87,83%.

Tablica 3. Preživljavanje biljaka u 2007. godini						
R. br.	Oznaka	Provenijencija	Zemlja	Broj biljaka	Preživjelo	% preživljavanja
1.	9624	Croatia Dilj Čanglinski	HR	150	148	98,7
2.	9625	Croatia Varani kamen	HR	150	145	96,7
3.	9630	BiH Tajan – Zavidovići	BA	150	144	96
4.	9631	BiH Konjuh – Kladanj	BA	50	48	96
5.	9632	BiH Tešanj – Crni Vrh I	BA	150	149	99,3
6.	9633	BiH Grmeč- Jasenica	BA	150	137	91,3
7.	9642	Hungary Valkonya	HU	150	145	96,7
8.	9643	CH Herzogenbuchsee	CH	150	145	96,7
9.	9646	D-BW Wildbad.	DE	120	116	96,7
10.	9647	D-BW Schwaeb. Alb	DE	150	147	98
11.	9648	D-BY Hoellerbach	DE	150	139	92,6
12.	9649	D-NS Hasbruch	DE	150	146	97,3
13.	9659	BiH Bugojno Vranica-Bistrica	BA	150	101	67,3
14.	9660	BiH Tešanj –Crni Vrh II	BA	150	120	80
15.	9661	BiH Bosanska Krupa Baštra-Čorkovača	BA	150	135	90
16.	9662	BiH Devrek Tefen Dinara	BA	150	121	80,7
17.	9663	RO Alesd	RO	180	139	77,2
18.	9664	RO Alka-Iulia	RO	150	111	74
19.	9665	CH Sihlwald	CH	200	145	72,5
20.	9666	Serbia Avala	SR	50	46	92
21.	9668	Serbia Fruška Gora	SR	100	82	82
22.	9669	Serbia Cer	SR	150	114	76
Ukupno				3100	2723	87,83

Preživljavanje biljaka u 2008. godini

Najveći procenat preživljavanja u 2008. godini zabilježen je kod provenijencije iz Njemačke (NS Hasbruch) u iznosu od 93,4%. Sljedeća je provenijencija iz Bosne i Hercegovine (Crni Vrh – Tešanj I) sa preživljavanjem od 91,4%.

Najmanje preživljavanje biljaka imala je provenijencija iz Bosne i Hercegovine (Bugojno Vranica – Bistrica) sa svega 50% preživjelih biljaka. Slijedila ju je provenijencija, također, iz Bosne i Hercegovine (Tešanj - Crni Vrh II) sa preživljavanjem biljaka od 52%.

U prosjeku, za kompletan pokus, procenat uspjeha sadnje u 2008. godini iznosi oko 75,8% (Tablica 4).

Tablica 4. Preživljavanje biljaka u 2008. godini

R. br.	Oznaka	Provenijencija	Zemlja	Broj biljaka	Preživjelo	% preživljavanja
1.	9624	Croatia Dilj Čanglinski	HR	150	135	90
2.	9625	Croatia Varani kamen	HR	150	130	86,7
3.	9630	BiH Tajan – Zavidovići	BA	150	134	89,4
4.	9631	BiH Konjuh - Kladanj	BA	50	43	86
5.	9632	BiH Tešanj – Crni Vrh I	BA	150	137	91,4
6.	9633	BiH Grmeč- Jasenica	BA	150	125	83,4
7.	9642	Hungary Valkonya	HU	150	133	88,7
8.	9643	CH Herzogenbuchsee	CH	150	111	74
9.	9646	D-BW Wildbad.	DE	120	108	90
10.	9647	D-BW Schwaeb. Alb	DE	150	129	86
11.	9648	D-BY Hoellerbach	DE	150	113	75,4
12.	9649	D-NS Hasbruch	DE	150	140	93,4
13.	9659	BiH Bugojno Vranica-Bistrica	BA	150	75	50
14.	9660	BiH Tešanj –Crni Vrh II	BA	150	78	52
15.	9661	BiH Bosanska Krupa Baštra-Čorkovača	BA	150	117	78
16.	9662	BiH Devrek Tefen Dinara	BA	150	112	74,7
17.	9663	RO Alesd	RO	180	115	63,9
18.	9664	RO Alka-Iulia	RO	150	81	54
19.	9665	CH Sihlwald	CH	200	134	67
20.	9666	Serbia Avala	SR	50	38	76
21.	9668	Serbia Fruška Gora	SR	100	75	75
22.	9669	Serbia Cer	SR	150	89	59,4
Ukupno				3100	2352	75,8

Preživljavanje biljaka u 2009. godini

Najveći procenat preživljavanja u 2009. godini zabilježen je kod provenijencije iz Njemačke (NS Hasbruch) u iznosu od 90,7%. Slijedila ju je provenijencija iz Bosne i Hercegovine (Crni Vrh – Tešanj I) sa preživljavanjem od 89,4%.

Najmanje preživljavanje biljaka imala je provenijencija iz Bosne i Hercegovine (Bugojno Vranica – Bistrica) sa svega 67,3% preživjelih

biljaka. Slijedila ju je provenijencije iz Češke (Sihlwald) sa preživljavanjem biljaka od 72,5%.

U prosjeku, za kompletan pokus, procenat uspjeha sadnje u 2009. godini iznosi oko 72,9% (Tablica 5).

R. br.	Oznaka	Provenijencija	Zemlja	Broj biljaka	Preživjelo	% preživljavanja
1.	9624	Croatia Dilj Čanglinski	HR	150	131	87,4
2.	9625	Croatia Varani kamen	HR	150	126	84
3.	9630	BiH Tajan – Zavidovići	BA	150	110	73,4
4.	9631	BiH Konjuh - Kladanj	BA	50	43	86
5.	9632	BiH Tešanj – Crni Vrh I	BA	150	134	89,4
6.	9633	BiH Grmeč- Jasenica	BA	150	114	76
7.	9642	Hungary Valkonya	HU	150	128	85,4
8.	9643	CH Herzogenbuchsee	CH	150	106	70,7
9.	9646	D-BW Wildbad.	DE	120	102	85
10.	9647	D-BW Schwaeb. Alb	DE	150	124	82,7
11.	9648	D-BY Hoellerbach	DE	150	111	74
12.	9649	D-NS Hasbruch	DE	150	136	90,7
13.	9659	BiH Bugojno Vranica-Bistrica	BA	150	365	43,4
14.	9660	BiH Tešanj –Crni Vrh II	BA	150	75	50
15.	9661	BiH Bosanska Krupa Baštra-Čorkovača	BA	150	113	75,4
16.	9662	BiH Devrek Tefen Dinara	BA	150	106	70,7
17.	9663	RO Alesd	RO	180	136	75,6
18.	9664	RO Alka-Iulia	RO	150	80	53,7
19.	9665	CH Sihlwald	CH	200	130	65
20.	9666	Serbia Avala	SR	50	36	72
21.	9668	Serbia Fruška Gora	SR	100	71	71
22.	9669	Serbia Cer	SR	150	84	56
Ukupno				3100	2261	72,9

Rezultati istraživanja tokom 2007, 2008, i 2009. godine, pokazali su kako je prosječni postotak preživljavanja iznosio 87,83% (2007), 75,83% (2008) i 72,94% (2009).

Najveći postotak preživljavanja imale su provenijencije: 9632, 9646, 9663 i 9647 gdje je postotak preživljavanja u 2007. godini bio 100%.

U 2009. godini taj postotak je neznatno smanjen na oko 96% preživljavanja biljaka u navedenim provenijencijama.

Najniži postotak preživljavanja u 2007. godini imala je provenijencija 9664, gdje je postotak preživljavanja bio oko 50%.

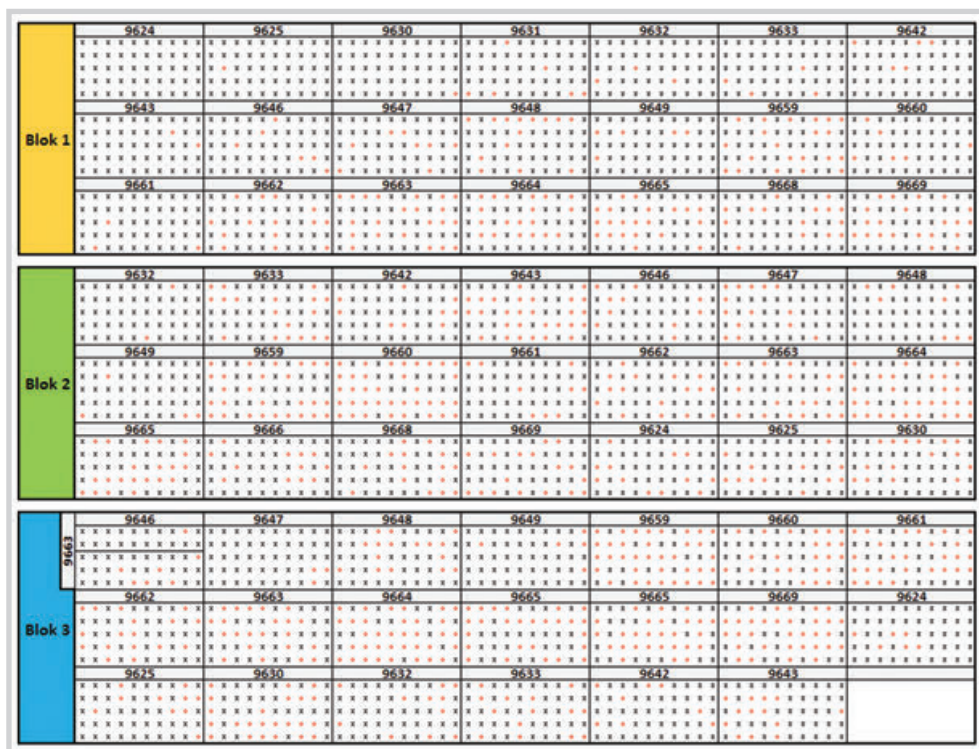
Naredne, 2008. godine, taj postotak je još smanjen pa je iznosio oko 42%.

2009. godine postotak preživljavanja biljaka je ostao isti kao i u prethodnoj godini.

Na narednim shemama vidi se postotak preživljavanja biljaka tokom sve tri godine po blokovima. Praćena su preživljavanja biljaka tokom 3 godine. Svake naredne godine vršena su evidentiranja preživjelih i uginulih biljaka (Slike 35, 36 i 37).

Na shemi znakom x je označena preživjela biljka, a znakom o je označena biljka koja se osušila.

Preživljavanje 2014. godine



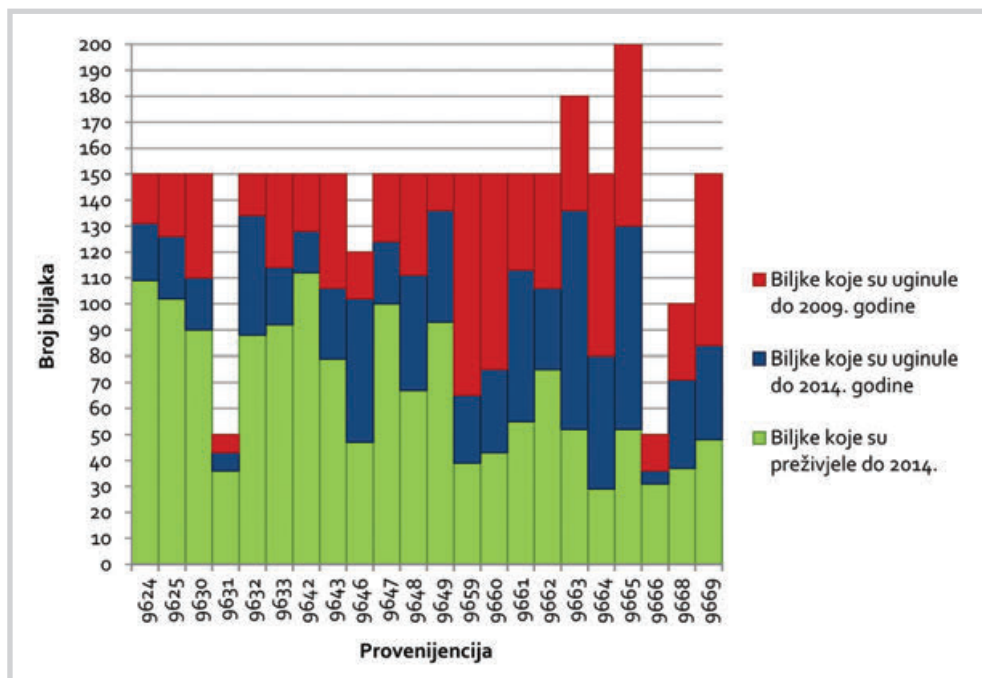
Slika 35. Shematski prikaz uspjeha sadnje i biljaka koje su preživjele do 2009. godine. (X–preživjela biljka, O–osušena biljka)

U okviru ovog istraživanja izvršeno je prikupljanje podataka u proljeće 2014. godine. Rezultati analize preživljavanja biljaka do 2014. godine prikazani su u tablici 2. Radi boljeg uočavanja stanja vršit će se upoređivanja sa podacima iz 2009. godine.

Od ukupno 3100 zasađenih biljaka različitih provenijencija obične bukve u međunarodnom pokusu kod Kaknja, u 2009. godini procenat uspjeha sadnje iznosio je 72,94%, što bi značilo 2261 biljka (Slika 36.)

Najveći procenat preživljavanja biljaka u 2009. godini zabilježen je kod provenijencije iz Njemačke (NS Hasbruch) i to 90,67%. Slijedila ju je provenijencija iz Bosne i Hercegovine (Tešanj – Crni Vrh I) sa preživljavanjem od 89,33%.

Do 2014. godine najveći procenat preživljavanja je imala provenijencija iz Mađarske (Valkonya) sa 74,67%. Zatim dolaze provenijencija iz Hrvatske (Dilj Čanglinski) sa procentom preživljavanja 72,67% i provenijencija iz Bosne i Hercegovine (Konjuh-Kladanj) sa 72% (Slika 35; Tablica 6).



Slika 36. Histogramski prikaz preživljavanja prema godinama

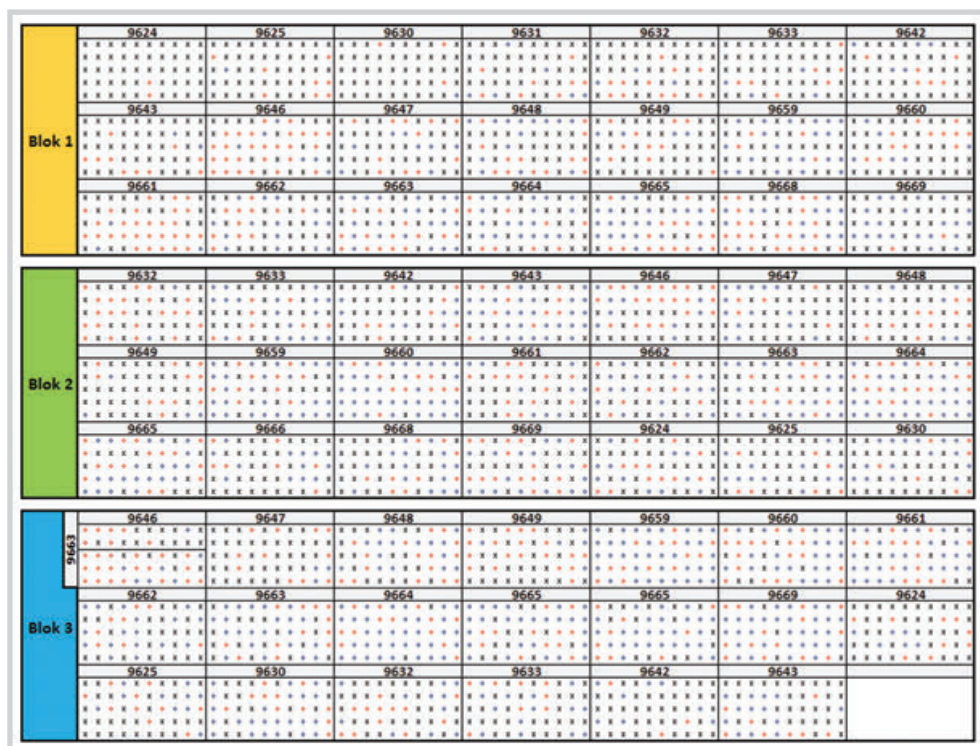
Tablica 6. Prikaz preživljavanja zasađenih biljaka različitih provenijencija obične bukve

R.br.	Oznaka	Provenijencija	Broj zasađenih biljaka	Broj preživjelih biljaka		% preživjelih biljaka	
				2009.	2014.	2009.	2014.
1.	g624	Croatia Dilj Čanglinski	150	131	109	87,33	72,67
2.	g625	Croatia Varani kamen	150	126	102	84,00	68,00
3.	g630	BiH Tajan – Zavidovići	150	110	90	73,33	60,00
4.	g631	BiH Konjuh - Kladanj	50	43	36	86,00	72,00
5.	g632	BiH Tešanj –Crni Vrh I	150	134	88	89,33	58,67
6.	g633	BiH Grmeč- Jasenica	150	114	92	76,00	61,33
7.	g642	Hungary Valkonya	150	128	112	85,33	74,67
8.	g643	CH Herzogenbuchsee	150	106	79	70,67	52,67
9.	g646	D-BW Wildbad.	120	102	47	85,00	39,17
10.	g647	D-BW Schwaeb. Alb	150	124	100	82,67	66,67
11.	g648	D-BY Hoellerbach	150	111	67	74,00	44,67
12.	g649	D-NS Hasbruch	150	136	93	90,67	62,00
13.	g659	BiH Bugojno Vranica-Bistrica	150	65	39	43,33	26,00
14.	g660	BiH Tešanj –Crni Vrh II	150	75	43	50,00	28,67
15.	g661	BiH Bosanska Krupa Baštra-Čorkovača	150	113	55	75,33	36,67
16.	g662	BiH Devrek Tefen Dinara	150	106	75	70,67	50,00
17.	g663	RO Alesd	180	136	52	75,56	28,89
18.	g664	RO Alka-Iulia	150	80	29	53,33	19,33
19.	g665	CH Sihlwald	200	130	52	65,00	26,00
20.	g666	Serbia Avala	50	36	31	72,00	62,00
21.	g668	Serbia Fruška Gora	100	71	37	71,00	37,00
22.	g669	Serbia Cer	150	84	48	56,00	32,00
Ukupno			3100	2261	1476	72,94	47,61

Najmanji procenat preživljavanja biljaka u 2009. godini imala je provenijencija iz Bosne i Hercegovine (Bugojno Vranica – Bistrica) sa 43,33% preživjelih biljaka. Iza nje dolazi provenijencija Tešanj - Crni Vrh II sa procentom preživljavanja biljaka od 50%.

U 2014. godini to je provenijencija Bugojno Vranica - Bistrica sa procentom preživljavanja biljaka od 26%, kao i provenijencija iz Češke (Sihlwald). Najmanji procenat preživljavanja biljaka ima provenijencija iz Rumunjske (Alka-Iulia) sa samo 19,33% preživjelih biljaka.

U 2014. godini bilježi se dalje opadanje procenta uspjeha sadnje biljaka na 47,61%, tj. od 3100 zasađenih biljaka njih 1476 je preživjelo (Slika 37, Tablica 6).



Slika 37. Shematski prikaz biljaka koje su uginule u periodu od 2009. do 2014. godine.
(X - preživjela biljka, O - biljka uginula do 2009. godine, ○ - osušena biljka u periodu od 2009. -2014. godine)



Slika 38. Bukova sastojina u fazi obnove, nakon naprodnog sijeka

Analiza promjera na vratu korijena različitih provenijencija

Analiza promjera korijenskog vrata za 2009. godinu

Na slici 41 prikazani su prosječni prečnici korijenovog vrata u 2009. godini u starosti biljaka od četiri i pet godina.

Prečnici korijenovog vrata grupisani su u pet klasa:

1. Od 0 do 10 mm;
2. Od 10.01 do 15 mm;
3. Od 15.01 do 20 mm;
4. Od 20.01 do 25 mm;
5. Od 25.01 do 30 mm.

Na slici 41 uočavamo da provenijencije: Tajan, Jasenica, Vranica-Bistrica, Baštra-Ćorkovača, Dinara, Dilj Čanglinski, Varani kamen, Val-konya, Alesd, Wildbad, Schwaeb, Alb. Hoellerbach, Hasbruch, Fruška gora, Avala, Konjuh, Herzogenbuchsee i Crni Vrh I imaju normalan raspored stabala po debljinskim klasama. Najzastupljenija su stabla

u debljinskoj klasi od 20 mm, a broj stabala u debljinskoj klasi 15 i 20 mm gotovo je jednak. Najmanji broj stabala je u debljinskoj klasi od 10 i 30 mm, gdje su zastupljena najtanja i najdeblja stabla (Slike 41 i 42).

Provenijencije Crni Vrh II, Sihlwald, Alka-lulia i Cer nemaju normalan raspored stabala po debljinskim klasama. Kod ovih provenijencija odstupanja su znatna. U ovim provenijencijama najzastupljenija je debljinska klasa od 15 mm, čak je i u najmanjoj debljinskoj klasi od 10 mm broj stabala znatan u odnosu na prethodne provenijencije.

U pokusu provenijencija 2009. godine u 22 provenijencije u starosti biljaka četiri i pet godina provenijencija Alka-lulia (10,14 mm) i provenijencija Sihlwald (10,45 mm), imale su najmanje promjere korijenovog vrata (Tablica 7).



Slika 39. Degradirana šuma bukve na planini Kamešnici

Tablica 7. Podaci promjera korijenovog vrata za 22 provenijencije (mm)

Provenijencija	Aritmetička sredina	Minimum	Maksimum	Standardna devijacija	C.V.%
g642	17,51	7,00	27,00	4,29	24,53
g633	17,49	8,00	29,00	4,38	25,04
g632	16,54	5,00	27,00	3,89	23,56
g631	18,27	10,00	26,00	4,13	22,62
g630	17,50	8,00	29,00	4,35	24,86
g625	18,46	10,00	27,00	3,86	20,93
g624	19,43	6,00	41,00	5,07	26,10
g660	11,89	4,00	27,00	4,88	41,08
g659	12,72	4,00	22,00	3,89	30,59
g649	15,41	8,00	23,00	3,55	23,03
g648	14,25	5,00	24,00	3,84	26,93
g647	15,56	9,00	28,00	3,80	24,43
g646	15,14	8,00	28,00	3,75	24,76
g643	16,32	7,00	28,00	4,44	27,25
g669	11,53	5,00	20,00	3,55	30,80
g668	12,51	4,00	20,00	3,39	27,16
g665	10,45	4,00	19,00	2,95	28,27
g664	10,14	3,00	19,00	3,17	31,32
g663	10,96	5,00	20,00	3,01	27,49
g662	13,72	4,00	26,00	4,21	30,67
g661	13,09	6,00	21,00	3,29	25,18
g666	15,34	4,00	24,00	3,76	24,54

Najveće promjere korijenovog vrata imale su provenijencije Dil Čanglinski (19,43 mm) i Varani kamen (18,46 mm).

Iz tablice 7 se može zaključiti kako su za svojstvo visina dobivene daleko veće vrijednosti koeficijenta varijabilnosti unutar provenijencija nego za svojstvo promjera korijenovog vrata.

Koeficijent varijabilnosti za svojstvo promjera korijenovog vrata kreće se od 22,62% kod provenijencije Konjuh – Kladanj, do 41,08% kod provenijencije Tešanj - Crni Vrh II.

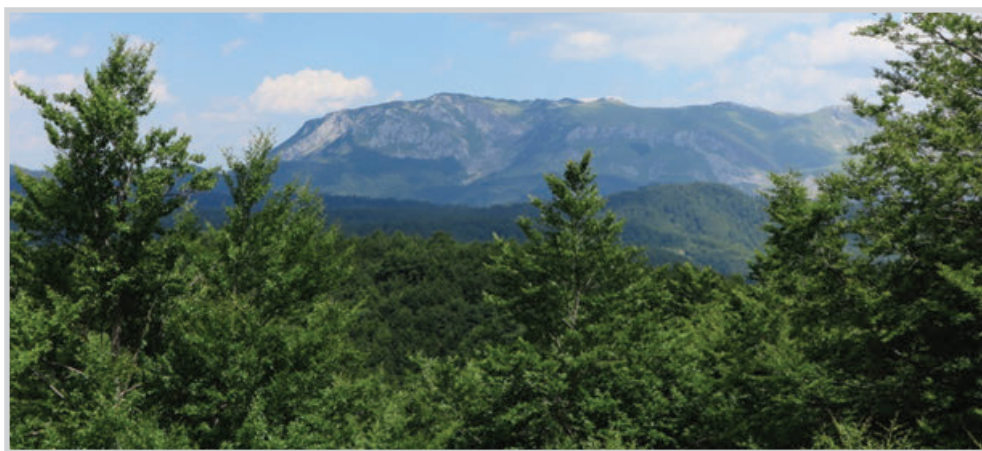
Analizom varijanse je utvrđena značajna razlika između provenijencija za svojstvo promjera (Tablica 8).

Tablica 8. Analiza varijanse za svojstvo promjera

Izvor variranja	Stupnjevi slobode	Sume kvadrata	Sredine suma kvadrata	F	Pr>F
Provoenijencije	22	23833,20	1134,91	6,976	<,0001
Pogreška	2137	347637,34	162,67		
Ukupno	2158	371470,55			

Tablica 9. Prikaz grupisanja prosječnih promjera korijenovog vrata istraživanih provenijencija (Duncanov test)

Rb.	Provenijencije	Duncan test (promjer)								
		1	2	3	4	5	6	7	8	9
1.	9665	A								
2.	9663	A								
3.	9668	A								
4.	9664	A	B							
5.	9669		B	C						
6.	9661		B	C						
7.	9659		B	C	D					
8.	9662			C	D	E				
9.	9660			C	D	E				
10.	9647			C	D	E				
11.	9666				D	E	F			
12.	9649				D	E	F			
13.	9648				D	E	F			
14.	9646					E	F			
15.	9642						F	G		
16.	9632							G	H	
17.	9631							G	H	
18.	9630							G	H	
19.	9633							G	H	
20.	9643							G	H	
21.	9625								H	
22.	9624									I

**Slika 40.** Bukva na granici šumske vegetacije, planina Visočica sa pogledom na Treskavicu

Analiza promjera korijenovog vrata u 2009. godini (Tablica 9) također pokazuje da postoje statistički značajne razlike između provenijencija. Duncanovim testom provenijencije su grupisane u devet skupina. Razlike između skupina su značajne, a razlike unutar skupina su slučajne. Iz dobivenih rezultata vidimo da provenijencija 9624 nema povezanosti sa ostalim provenijencijama.

Ostale provenijencije pokazuju veliku varijabilnost u pogledu promjera. Najviše je varijabilna skupina 4 koja ima sedam zajedničkih osobina sa ostalim provenijencijama. Provenijencija 9665 ima najtanjia stabla, a provenijencija 9624 ima najdeblja stabla.

Analiza promjera korijenskog vrata za 2014. godinu

Tablica 10. Statistički pokazatelji vrijednosti promjera na vratu korijena različitih provenijencija obične bukve (mm) u 2014. godini

R. br.	Provenijencija	Minimum		Aritmetička sredina		Maksimum		Standardna devijacija		Koeficijent varijacije	
		2009.	2014.	2009.	2014.	2009.	2014.	2009.	2014.	2009.	2014.
1.	9624	6,00	11,84	19,43	27,34	41,00	53,18	5,07	7,39	26,09	27,03
2.	9625	10,00	10,25	18,46	24,37	27,00	44,16	3,86	6,75	20,91	27,70
3.	9630	8,00	10,08	17,50	24,56	29,00	61,44	4,35	8,88	24,86	36,16
4.	9631	10,00	9,96	18,27	24,71	26,00	37,71	4,13	6,15	22,61	24,89
5.	9632	5,00	11,22	16,54	22,17	27,00	39,99	3,89	6,99	23,52	31,53
6.	9633	8,00	9,87	17,49	22,71	29,00	43,04	4,38	6,80	25,04	29,94
7.	9642	7,00	12,26	17,51	23,97	27,00	39,48	4,29	6,19	24,50	25,82
8.	9643	7,00	7,92	16,32	23,64	28,00	47,34	4,44	7,37	27,21	31,18
9.	9646	8,00	12,20	15,14	19,91	28,00	31,37	3,75	4,52	24,77	22,70
10.	9647	9,00	12,00	15,56	21,50	28,00	42,53	3,80	5,72	24,42	26,60
11.	9648	5,00	8,30	14,25	19,92	24,00	32,59	3,84	5,03	26,95	25,25
12.	9649	8,00	8,12	15,41	21,52	23,00	34,47	3,55	4,76	23,04	22,12
13.	9659	4,00	9,07	12,72	19,05	22,00	33,86	3,89	6,19	30,58	32,49
14.	9660	4,00	8,07	11,89	19,65	27,00	40,90	4,88	7,79	41,04	39,64
15.	9661	6,00	10,32	13,09	17,65	21,00	27,40	3,29	3,62	25,13	20,51
16.	9662	4,00	10,28	13,72	20,12	26,00	37,31	4,21	5,75	30,69	28,58
17.	9663	5,00	9,12	10,96	15,63	20,00	26,25	3,01	3,98	27,46	25,46
18.	9664	3,00	8,89	10,14	15,80	19,00	22,04	3,17	3,72	31,26	23,54
19.	9665	4,00	7,01	10,45	14,09	19,00	23,62	2,95	4,15	28,23	29,45
20.	9666	4,00	12,96	15,34	23,00	24,00	35,52	3,76	5,70	24,51	24,78
21.	9668	4,00	10,72	12,51	19,70	20,00	29,36	3,39	5,08	27,10	25,79
22.	9669	5,00	10,89	11,53	19,34	20,00	30,55	3,55	5,54	30,79	28,65

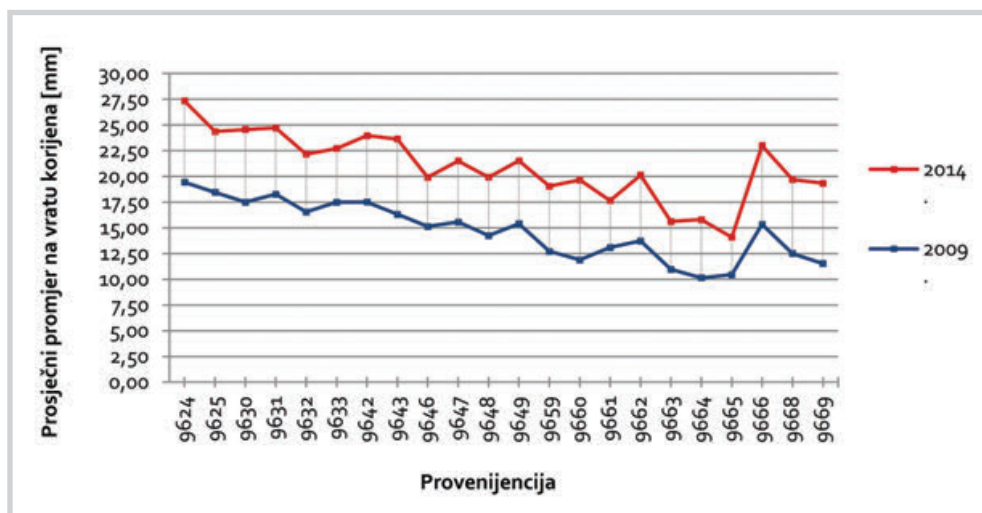
Analizom veličina promjera na vratu korijena različitih provenijencija obične bukve 2009. godine, starosti biljaka od četiri i pet godina, provenijencija iz Rumunjske (Alka-lulia) je imala najmanju prosječnu veličinu promjera na vratu korijena sa 10,14 mm. Iza nje slijedila je provenijencija iz Češke (Sihlwald) sa 10,45 mm (Tablica 10).

U 2014. godini najmanju prosječnu veličinu promjera na vratu korijena ima provenijencija iz Češke (Sihlwald) sa 14,09 mm. Dalje slijede provenijencije iz Rumunjske sa 15,63 mm (Alesd) i 15,80 mm (Alka-lulia).

Najveću prosječnu veličinu promjera na vratu korijena 2009. godine imala je provenijencija iz Hrvatske (Dilj Čanglinski) sa 19,43 mm.

Ista provenijencija 2014. godine ima najveću prosječnu veličinu promjera na vratu korijena sa 27,34 mm.

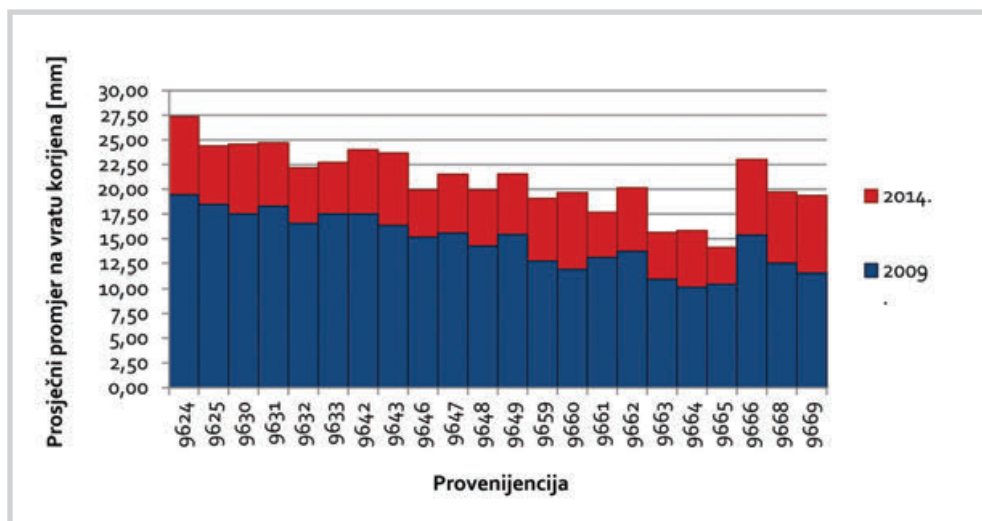
Na slikama 41 i 42 predstavljene su prosječne veličine promjera na vratu korijena različitih provenijencija u 2009. i 2014. godini.



Slika 41. Dijagramski grafički prikaz prosječnih veličina promjera korijenskog vrata za 2009. i 2014. godinu.

Koeficijent varijacije za svojstvo promjera na vratu korijena različitih provenijencija obične bukve u 2014. godini kreće se od 20,51% (Bosanska Krupa Baštra-Čorkovača) do 39,64% (Tešanj - Crni Vrh II).

U sljedećoj tablici prikazana je analiza varijanse za promjere na vratu korijena različitih provenijencija obične bukve. Analiza pokazu-



Slika 42. Histogramski grafički prikaz prosječnih veličina promjera korijenskog vrata za 2009. i 2014. godinu.

je da postoji statistički visoko značajna (visoko signifikantna) razlika između različitih provenijencija u promjeru na vratu korijena uz vjerovatnoću od 99% (Tablica 11).

Tablica 11. Analiza varijanse promjera na vratu korijena različitih provenijencija obične bukve

Izvor variranja	Suma kvadrata	Sredina sume kvadrata	Stupnjevi slobode	$F_{0,01}$	F_{krit}
Između provenijencija	14563,40	693,50	21	17,91**	1,88
Unutar provenijencija	56303,13	38,72	1454		
Ukupno	70866,53		1475		

Duncanovim testom provenijencije su grupisane u osam skupina. Razlike između skupina su značajne, a razlike unutar skupina su slučajne. Iz dobivenih rezultata vidimo da provenijencija iz Hrvatske (Dilj Čanglinski) nema povezanosti sa ostalim provenijencijama (Tablica 12).

Ostale provenijencije pokazuju veliku varijabilnost u pogledu promjera. Najviša varijabilnost je pronađena u grupi 4 koja ima devet zajedničkih osobina sa ostalim provenijencijama. Provenijencija iz Češke (Sihlwald) ima najtanja stabla, a provenijencija iz Hrvatske (Dilj Čanglinski) ima najdeblja stabla.

Tablica 12. Prikaz skupina prema prosječnim vrijednostima promjera na vratu korijena različitih provenijencija (Duncanov test)

R. br.	Provenijencija	Broj biljaka	Grupe prosječnih promjera na vratu korijena Duncanov test							
			1	2	3	4	5	6	7	8
1.	9665	52	14,09							
2.	9663	52	15,63	15,63						
3.	9664	29	15,80	15,80						
4.	9661	55		17,65	17,65					
5.	9659	39			19,05	19,05				
6.	9669	48			19,34	19,34				
7.	9660	43			19,65	19,65	19,65			
8.	9668	37			19,70	19,70	19,70			
9.	9646	47			19,91	19,91	19,91			
10.	9648	67			19,92	19,92	19,92			
11.	9662	75			20,12	20,12	20,12			
12.	9647	100				21,50	21,50	21,50		
13.	9649	93				21,52	21,52	21,52		
14.	9632	88					22,17	22,17	22,17	
15.	9633	92						22,71	22,71	
16.	9666	31						23,00	23,00	
17.	9643	79						23,64	23,64	
18.	9642	112						23,97	23,97	
19.	9625	102							24,37	
20.	9630	90							24,56	
21.	9631	36							24,71	
22.	9624	109								27,34

**Slika 43.** Šuma bukve na sjevernim padinama planine Visočice

Analiza visina različitih provenijencija

Analiza za 2009. godinu

Na slici 46 prikazane su prosječne visine u 2009. godini, u starosti biljaka od četiri i pet godina.

Prosječne visine grupisane su u šest klasa:

1. Od 30 do 50 cm;
2. Od 50,01 do 70 cm;
3. Od 70,01 do 90 cm;
4. Od 90,01 do 110 cm;
5. Od 110,01 do 130 cm;
6. Od 130,01 do 150 cm.

Rezultati mjerenja pokazali su da prosječna visina biljaka, za cijeli pokus, iznosi 72,08 cm. Najveće prosječne visine dostigle su provenijencije iz Hrvatske, Dilj Čanglinski (93,21 cm) i Varani kamen (92,88 cm). Najniže visine imale su provenijencije iz Rumunjske, Alka-lulia (43,48cm) i Alesd (52,71 cm).

Na slici vidimo da provenijencije Tajan, Crni Vrh I, Jasenica, Vranica-Bistrica, Baštra-Čorkovača, Dinara, Dilj Čanglinski, Varani kamen, Valkonya, Sihlwald, Alesd i Alka-lulia, Wildbad, Schwaeb, Alb. Hoellerbach, Hasbruch, Fruška gora, Cer i Avala imaju normalan raspored visina. Najviše je stabala visine 110 cm, zatim visine 90 cm. Najmanje je stabala visine 150 cm. Broj stabala sa najmanjim visinama ne zaostaje mnogo za brojem stabala koja imaju visinu 90 cm.

Provenijencije Konjuh, Herzogenbuchsee i Crni Vrh II nemaju normalan raspored visina. Najviše stabala je visine 50 i 70 cm, a najmanje stabala visine 150 cm. U ostalim klasama raspored visina je gotovo ujednačen.

Iz slika 46 i 47 se može vidjeti da ne postoje neka veća kolebanja kada su u pitanju visine stabala.

Rezultati obrade podataka mjerenja visina biljaka starosti od četiri i pet godina za 22 provenijencije prikazani su u tablici 13.

Tablica 13. Podaci mjerenja visina za 22 provenijencije (cm)

Provenijencija	Aritmetička sredina	Minimum	Maksimum	Standardna devijacija	C.V.%
9642	84,36	20,00	161,00	31,90	37,81
9633	76,22	18,00	161,00	29,41	38,59
9632	75,71	20,00	157,00	29,15	38,50
9631	78,53	12,00	145,00	36,12	45,99
9630	86,63	11,00	159,00	36,04	41,61
9625	92,88	11,00	175,00	35,58	38,31
9624	93,21	11,00	195,00	37,56	40,29
9660	79,65	15,00	154,00	39,10	49,08
9659	68,94	20,00	128,00	29,80	43,23
9649	76,13	22,00	145,00	28,88	37,93
9648	64,66	20,00	138,00	26,78	41,42
9647	69,52	15,00	149,00	26,32	37,86
9646	70,23	11,00	170,00	29,66	42,23
9643	86,42	20,00	199,00	37,33	43,20
9669	57,16	23,00	122,00	25,41	44,46
9668	64,80	19,00	131,00	26,92	41,55
9665	56,22	17,00	110,00	19,05	33,89
9664	43,48	10,00	104,00	20,57	47,31
9663	52,71	14,00	121,00	21,40	40,59
9662	66,50	11,00	150,00	26,81	40,31
9661	62,37	20,00	110,00	22,17	35,54
9666	79,52	18,00	146,00	29,50	37,09

**Slika 44.** Jesen i bukva na planini Zelengori

Najniže visine imale su provenijencija Alka-Iulia (43,48 cm) i provenijencija Alesd (52,71 cm).

Koeficijent varijabilnosti istraživanih provenijencija za svojstvo visina kreće se od 33,89 % kod provenijencije Sihlwald do 49,08 % kod provenijencije Tešanj - Crni Vrh I (Tablica13). Analizom varijanse za svojstvo visina istraživanih provenijencija dobivene su statistički značajne razlike među istraživanim provenijencijama (Tablica14).

Izvor varijabilnosti	Stupanj slobode	Sume kvadrata	Sredine suma kvadrata	F	Pr>F
Provenijencije	21	366823,04	17467,764	19,537	<,0001
Pogreška	2206	1972298,3	894,06		
Ukupno	2227	2339121,3			

[illegible]

Analiza ukupnih visina u 2009. godini (Tablica 15) također pokazuje da postoje statistički značajne razlike između provenijencija. Duncanovim testom provenijencije su grupisane u deset skupina. Razlike između skupina su značajne, a razlike unutar skupina su slučajne. Iz dobivenih rezultata vidimo da provenijencija 9664 nema povezanosti sa ostalim provenijencijama. Ona ima najniža stabla, a najviša stabla ima provenijencija 9624.

Ostale provenijencije pokazuju veliku varijabilnost u pogledu visina. Najviše je varijabilna skupina 6 koja ima sedam zajedničkih osobina sa ostalim provenijencijama

Provenijencija 9665 ima dva zajednička tipa sa drugim provenijencijama.



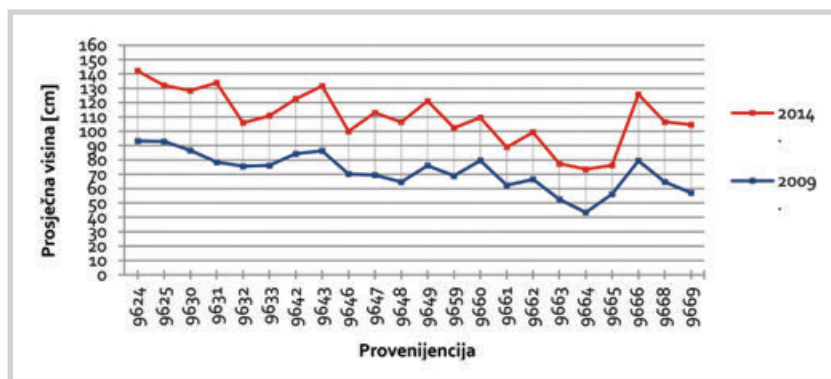
Slika 45. Ocvjetala bukva sa starom kupulom

*Analiza za 2014. godinu***Tablica 16.** Statistički pokazatelji vrijednosti visina različitih provenijencija obične bukve (cm)

R. br.	Provenijencija	Minimum		Aritmetička sredina		Maksimum		Standardna devijacija		Koeфицијent varijacije	
		2009.	2014.	2009.	2014.	2009.	2014.	2009.	2014.	2009.	2014.
1.	g624	11,00	42,00	93,21	142,05	195,00	257,00	37,56	51,10	40,30	35,97
2.	g625	11,00	33,00	92,88	131,95	175,00	243,00	35,58	52,38	38,31	39,70
3.	g630	11,00	24,00	86,63	128,30	159,00	225,00	36,04	50,03	41,60	38,99
4.	g631	12,00	34,00	78,53	133,72	145,00	218,00	36,12	48,11	46,00	35,98
5.	g632	20,00	22,00	75,71	105,89	157,00	204,00	29,15	43,09	38,50	40,69
6.	g633	18,00	33,00	76,22	110,83	161,00	229,00	29,41	44,02	38,59	39,72
7.	g642	20,00	38,00	84,36	122,54	161,00	239,00	31,90	43,52	37,81	35,51
8.	g643	20,00	22,00	86,42	131,56	199,00	227,00	37,33	49,57	43,20	37,68
9.	g646	11,00	50,00	70,23	99,98	170,00	201,00	29,66	31,20	42,23	31,21
10.	g647	15,00	37,00	69,52	112,87	149,00	201,00	26,32	37,28	37,86	33,03
11.	g648	20,00	37,00	64,66	106,46	138,00	193,00	26,78	35,96	41,42	33,78
12.	g649	22,00	34,00	76,13	121,08	145,00	201,00	28,88	39,98	37,94	33,02
13.	g659	20,00	48,00	68,94	102,33	128,00	180,00	29,80	41,29	43,23	40,35
14.	g660	15,00	22,00	79,65	109,51	154,00	223,00	39,10	53,72	49,09	49,05
15.	g661	20,00	31,00	62,37	88,84	110,00	146,00	22,17	28,24	35,55	31,79
16.	g662	11,00	22,00	66,50	99,33	150,00	213,00	26,81	40,16	40,32	40,43
17.	g663	14,00	33,00	52,71	77,46	121,00	164,00	21,40	30,58	40,60	39,48
18.	g664	10,00	26,00	43,48	73,55	104,00	136,00	20,57	29,46	47,31	40,05
19.	g665	17,00	33,00	56,22	76,29	110,00	149,00	19,05	28,40	33,88	37,23
20.	g666	18,00	57,00	79,52	125,68	146,00	202,00	29,50	36,74	37,10	29,23
21.	g668	19,00	47,00	64,80	106,54	131,00	167,00	26,92	36,54	41,54	34,30
22.	g669	23,00	52,00	57,16	104,58	122,00	197,00	25,41	37,69	44,45	36,04

U pokusu provenijencija 2009. godine, starosti biljaka od četiri i pet godina, provenijencija iz Hrvatske (Dilj Čanglinski) je imala najveću prosječnu visinu biljaka i to 93,21 cm, dok je provenijencija iz Rumunjske (Alka-Iulia) imala najmanju prosječnu visinu biljaka od 43,48 cm (Tablica 16).

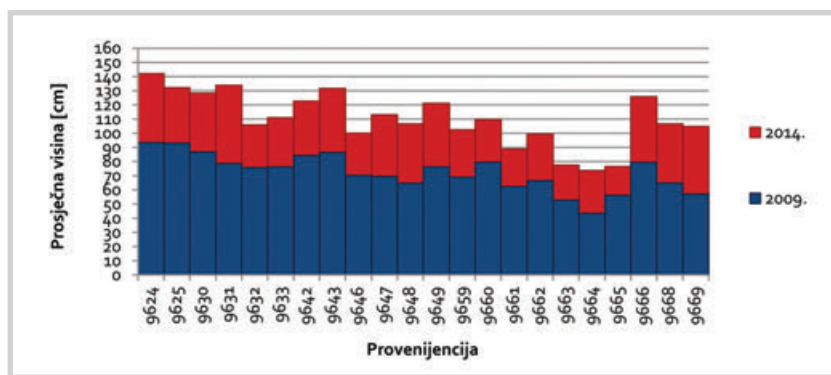
Provenijencija iz Hrvatske (Dilj Čanglinski) i u 2014. godini ima najveću prosječnu visinu biljaka od 142,05 cm. Poslije nje, najveću prosječnu visinu ima provenijencija iz Bosne i Hercegovine (Konjuh-Kladanj) sa 133,72 cm.



Slika 46. Dijagram prosječnih visina različitih provenijencija

U 2014. godini, kao i u 2009. godini, provenijencija iz Rumunjske (Alka-lulia) ima najmanju prosječnu visinu biljaka 73,55 cm. Provenijencija iz Češke (Sihlwald) dolazi iza nje sa prosječnom visinom biljaka 76,29 cm.

Na slikama 46 i 47 predstavljene su prosječne visine različitih provenijencija u 2009. i 2014. godini.



Slika 47. Histogram prosječnih visina različitih provenijencija

Koeficijent varijacije za svojstvo visina različitih provenijencija obične bukve u 2014. godini kreće se od 29,23% (Avala) do 49,05% (Tešanj-Crni Vrh II).

Analiza varijanse za svojstvo visina pokazuje da postoji statistički visoko značajna (visoko signifikantna) razlika između prosječnih visina različitih provenijencija uz vjerovatnoću od 99% (Tablica 17).

	Suma kvadrata	Sredina sume kvadrata	Stepen slobode	F _{0,01}	F _{krit}
Između provenijencija	466004,12	22190,67	21	12,25**	1,88
Unutar provenijencija	2634394,42	1811,83	1454		
Ukupno	3100398,54		1475		

Kao što je analizirano svojstvo promjera na vratu korijena tako je analizirano i svojstvo visina Duncanovim testom. Rezultati testa pokazuju veliku varijabilnost između provenijencija. Razlike između skupina su značajne, a razlike unutar skupina su slučajne.

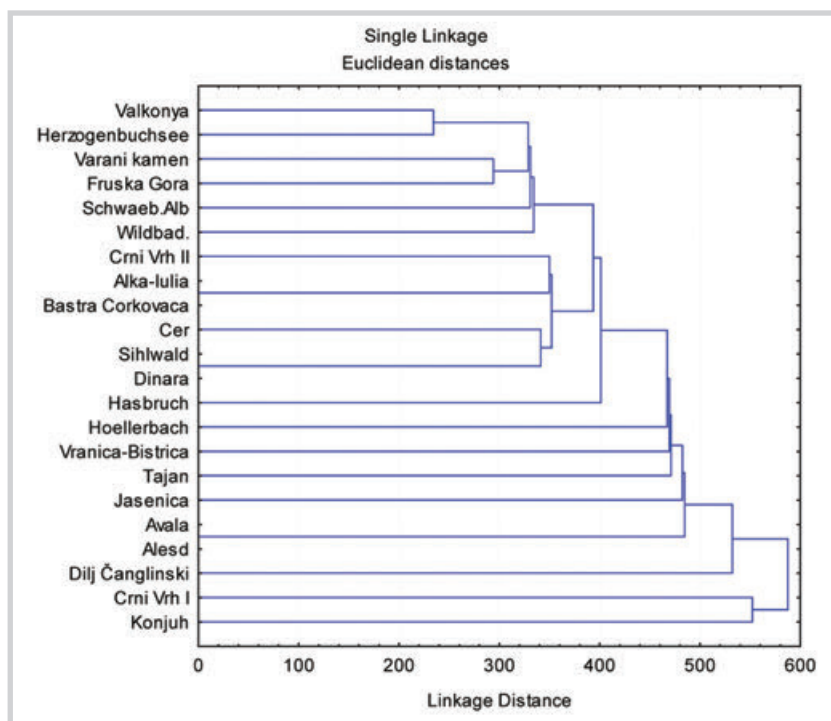
Iz rezultata ovog testa možemo zaključiti da skupina 3 pokazuje najveću varijabilnost jer ima deset zajedničkih osobina sa ostalim provenijencijama (Tablica 18).

R. br.	Provenijencija	Broj biljaka	Grupe prosječnih visina DUNCANOV TEST							
			1	2	3	4	5	6	7	8
1.	9664	29	73,55							
2.	9665	52	76,29							
3.	9663	52	77,46							
4.	9661	55	88,84	88,84						
5.	9662	75		99,33	99,33					
6.	9646	47		99,98	99,98					
7.	9659	39		102,33	102,33					
8.	9669	48		104,58	104,58	104,58				
9.	9632	88		105,89	105,89	105,89				
10.	9648	67		106,46	106,46	106,46				
11.	9668	37		106,54	106,54	106,54				
12.	9660	43			109,51	109,51	109,51			
13.	9633	92			110,83	110,83	110,83	110,83		
14.	9647	100			112,87	112,87	112,87	112,87		
15.	9649	93				121,08	121,08	121,08	121,08	
16.	9642	112				122,54	122,54	122,54	122,54	
17.	9666	31					125,68	125,68	125,68	125,68
18.	9630	90						128,30	128,30	128,30
19.	9643	79							131,56	131,56
20.	9625	102							131,95	131,95
21.	9631	36							133,72	133,72
22.	9624	109								142,00

[illegible]

Provenijencija iz Rumunjske (Alka-Iulia) ima najniža stabla, a provenijencija iz Hrvatske (Dilj Čanglinski) ima najviša stabla.

Cluster (Klaster) analiza



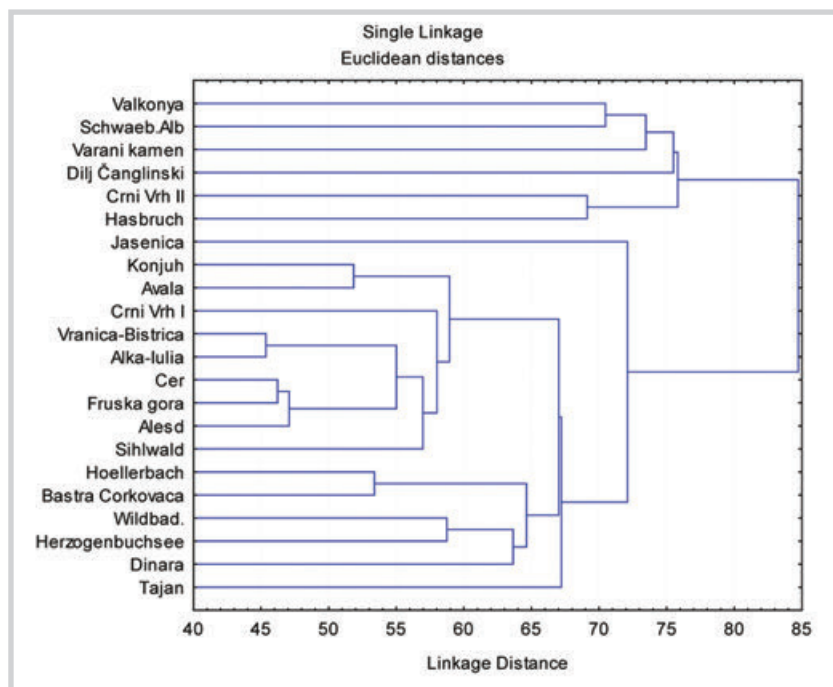
Slika 48. Dendrogram klaster analize za svojstvo visina

Na osnovu prethodnih rezultata istraživanja uočljivo je da postoji velika varijabilnost između provenijencija kod istraživanja pojedinih parametara, tj. visine, promjera korijenovog vrata i fenofaza listanja.

Uz pomoć klaster analize moguće je odrediti grupisanje prema sličnosti pojedinih provenijencija.

Dobiveni rezultati su prikazani u formi dendograma (Slike 48 i 49), gdje se vidi grananje pojedinih provenijencija, odnosno njihovo povezivanje u određene klaster. U formiranju klastera učestvovala su provenijencije iz različitih zemljopisnih područja.

Ako uporedimo rezultate klaster analize za visine primijetiti ćemo jasno odvojene dvije grupe provenijencija sa manjim podskupinama.



Slika 49. Dendrogram klaster analize za svojstvo promjera

Prvu skupinu čine provenijencije Valkonya, Herzogenbuchsee, Varani kamen, Fruška gora, Schwaeb. Alb, Wildbad, Crni Vrh I, Alka-lulia, Baštra-Čorkovača, Cer, Sihlwald, Dinara i Hasbruch. Najveću bliskost unutar ove skupine čine provenijencije Valkonya i Herzogenbuchsee.

Drugu skupinu čine provenijencije Hoellerbach, Vranica-Bistrica, Tajan, Jasenica, Avala, Alesd, Dilj Čanglinski, Crni Vrh II i Konjuh. Unutar ove skupine najveću bliskost čine provenijencije Hoellerbach i Vranica-Bistrica. Najveća odstupanja su kod provenijencija Konjuh i Crni Vrh II.

Ako uporedimo rezultate klaster analize za promjere korijenovog vrata možemo, također, primijetiti jasno odvojene dvije skupine provenijencija.

Prvu skupinu čine provenijencije Valkonya, Schwaeb. Alb, Varani kamen, Dilj Čanglinski, Crni Vrh II i Hasbruch. Najveću bliskost unutar ove skupine imaju provenijencije Crni Vrh i Hasbruch.

Drugu skupinu čine provenijencije Jasenica, Konjuh, Avala, Crni Vrh I, Vranica-Bistrica, Alka-lulia, Cer, Fruška gora, Alesd, Sihlwald, Hoellerbach, Baštra-Ćorkovača, Wildbad, Herzogenbuchsee, Dinara i Tajan.

Kada posmatramo udaljenost između provenijencija unutar ove dvije skupine možemo zaključiti da je ona ujednačena.



Slika 50. Sjemenska sastojina bukve odjel 120, Gornji Vakuf / Uskoplje

Na osnovu klaster analize vidimo da se provenijencije Crni Vrh I i Crni Vrh II nisu grupisale u isti klaster, iako potiču s istog područja. Razlog tome je što provenijencije nisu iste starosti i što sjeme nije sakupljano iste godine u obje provenijencije. Svake godine kvalitet sjemena je različit. Jedne godine je više muških cvjetova nego ženskih i obrnuto.

S druge strane najveću bliskost pokazuju provenijencije Crni Vrh I i Konjuh. Ove provenijencije su se grupisale na istoj udaljenosti, što je bilo i za očekivati jer potiču s istog zemljišta tj. serpentina.

Na istoj udaljenosti su i provenijencije Vranica-Bistrica, Tajan i Jasenica. Razloge tome treba tražiti u staništu sa kojeg potiču ove provenijencije.

Dakle, ova klaster analiza nam je pokazala samo donekle vezu između istraživanih provenijencija.

Iz svega navedenog možemo zaključiti da bukva nije genetski izdiferencirana prema ekološko-vegetacijskoj rejonizaciji, te da slične morfološko-proizvodne karakteristike pokazuju bukve iz različitih područja, što nam govori da puno drugih faktora utječe na njenu morfološku proizvodnost.

Fenološka istraživanja

Fenološka osmatranja 2009. godine

Praćenja svih navedenih fenoloških faza su vršena vizuelno, pa je samim tim postojala veća mogućnost grešaka nego kod instrumentalnih mjerenja. To se naročito odnosi na osmatranja onih faza razvika koje se teže uočavaju. Sva osmatranja izvršio je jedan osmatrač, čime je umanjena mogućnost greške subjektivnog procjenjivanja određenih faza.

Zatim, izvršena je logička i kritička kontrola svih osmotrenih vrijednosti, da bi se došlo do ispravnih zaključaka.

Istraživanjem promjena fenoloških faza na terenu utvrđeno je postojanje varijabilnosti između svih provenijencija. Poslije obavljenih osmatranja pristupilo se obradi dobivenih podataka za svaku istraživanu provenijenciju.

Nakon unutaprovenijencijskih analiza, dalje smo pokušali utvrditi odnose koji vladaju između istraživanih provenijencija. Korištenjem dobivenih rezultata (Slike 51 i 52) obavljena je komparacija osmatranih faza na različitim provenijencijama.

Praćenjem variranja fenoloških faza na svim provenijencijama možemo zapaziti poprilično ujednačen razvoj fenoloških faza sa na-glim prelazima kod svih biljaka (Slike 51 i 52).

Prema ovom istraživanju kao početak kretanja vegetacije bukve u pokusu Kakanj može se uzeti 13.4. jer je kod 15 provenijencija tog dana počelo otvaranje pupova.

Prestanak vegetacijske aktivnosti bukve je teško utvrditi na poje-dinim provenijencijama. Razlog tomu leži urazličitim mikroklimats-kim utvjetima koji negativno djeluju na biljku (niske mjesečne sume padalina, a visoke prosječne mjesečne temperature).

Zbog jesenjeg aspekta razvoja bukve može se reći da se njena ve-getacija završava tek sa pojavom prvih snjegova, jer oni izazivaju pro-mrzlost listova i nagli prestanak razvoja.

Vršenjem jednogodišnjih fenoloških osmatranja na stablima bukve u okviru svih provenijencija utvrđen je tok razvoja fenofaza listanja kod ove vrste, kao i to da se jedna određena fenofaza listanja javlja u približno istom vremenskom intervalu u svim provenijencijama bukve u pokusu kod Kakanja (Slika 51).

Prve promjene na stablima, odnosno početak prve fenološke faze na stablima, zapažene su 07.4., a najkasnije 21.4. i traju do 25.4.

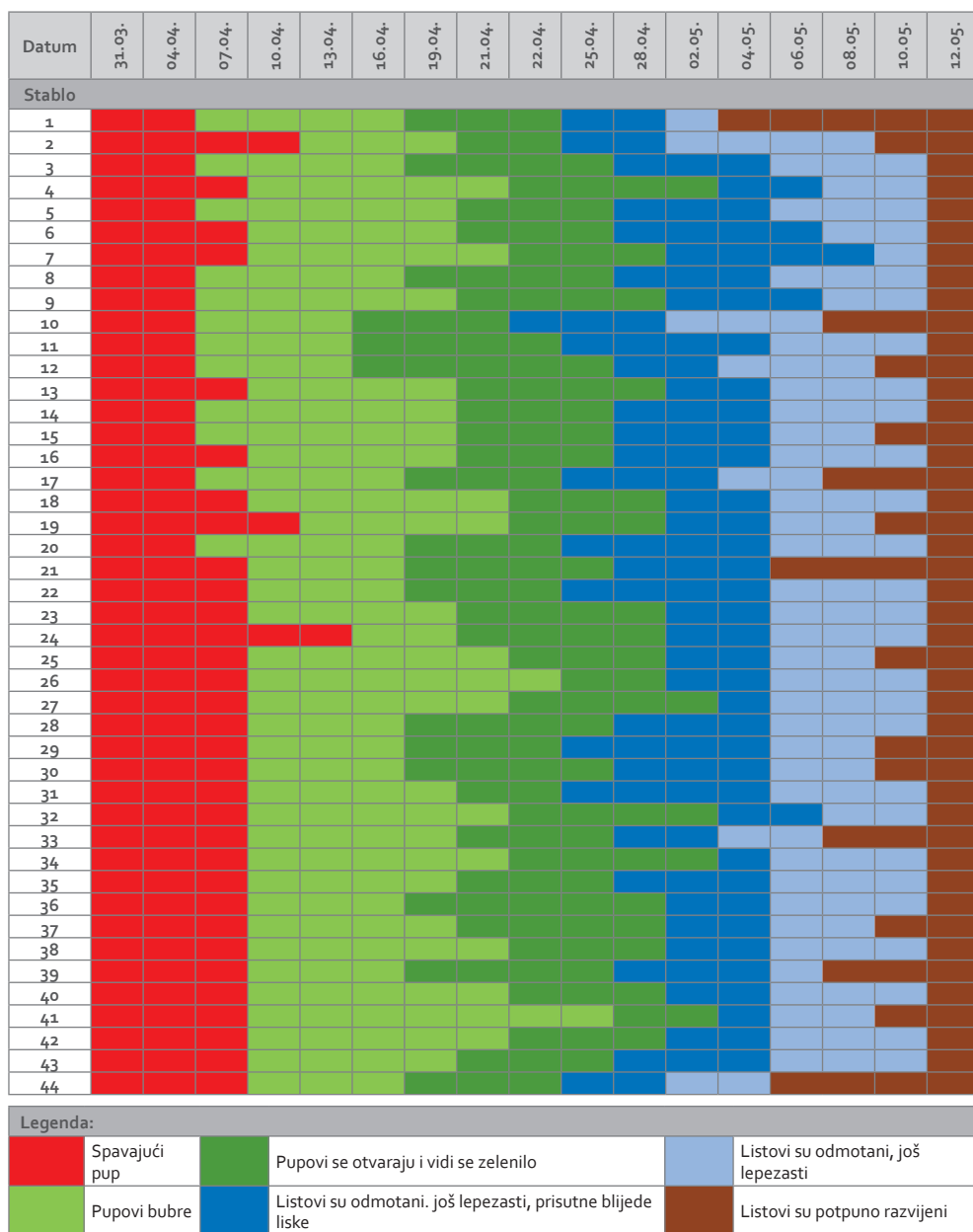
Otvaranje pupova je zabilježeno u periodu od 16.4. do 2.5., tj. u dužini trajanja od 16 dana, što predstavlja najduži period osmatranja određene fenofaze na ovom lokalitetu. U prosjeku ova fenofaza se na individualnim stablima zadržava oko 9 dana.

Sljedeća faza, tj. faza kada se pupovi počinju otvarati (napukli) i kada se vidi prvo zelenilo, zabilježena je u periodu od 22.4. do 8.5., u dužini trajanja od 12 dana u prosjeku.

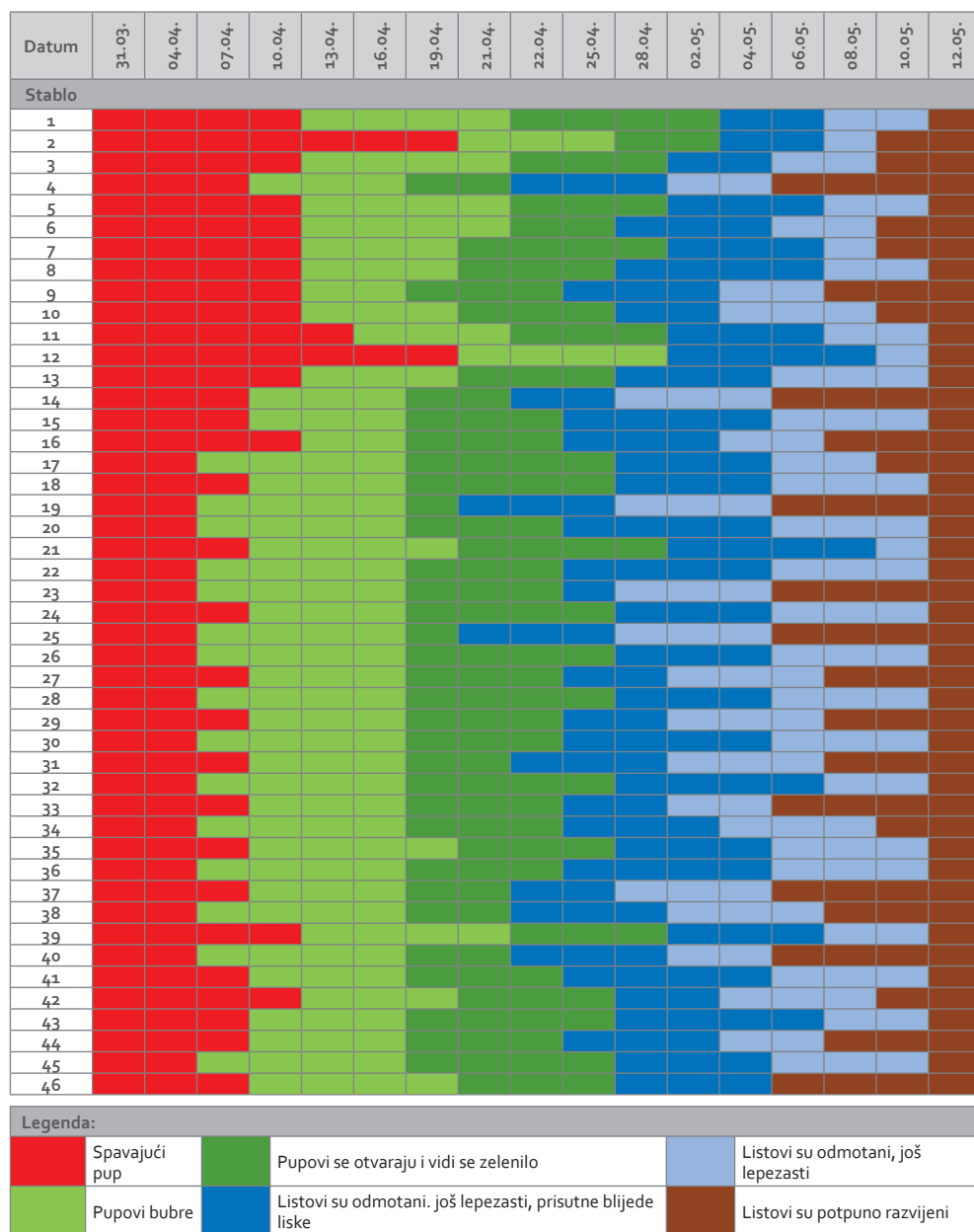
Peta faza - faza kada su listovi odmotani, još lepezasti, a prisutne blijede liske, nastupa 2.5. i traje do 10.5., tj. u prosjeku traje oko 6 dana.

Zadnja faza, tj. faza kada sulistovi potpuno razvijeni, glatki i široki, javlja se od 4.5. do 12.5. kada su mlade biljke sve izlistale.

Prvi rezultati opažanja fenoloških obilježja otvaranja pupova i listanja pokazuju da se ova istraživanja trebaju nastaviti kako bi se procijenilo uspijevanje i genetska varijabilnost domaćih i stranih provenijencija, utvrdila ukupna genetska raznolikost bukve u Europi i po-našanje pojedinih provenijencija u različitim stanišnim uslovima.



Slika 51. Prikaz toka fenoloških faza kod bukve u odnosu na datum za svako posmatrano stablo u provenijenciji g642



Slika 52. Prikaz toka fenoloških faza kod bukve u odnosu na datum za svako posmatrano stablo u provenijenciji g633

Fenološka osmatranja 2014. godine

Vizuelno praćenje karakterističnih fenoloških faza nameće postojanje veće greške mjerenja u odnosu na mjerenja instrumentom. To se naročito odnosi na osmatranja onih faza razvića koje se teže uočavaju i na prelaze između dvije faze.

Tablica 19. Prikaz razvoja promatranih fenofaza različitih provenijencija obične bukve (napomena: N_R - najranije pojavljivanje fenofaze; N_K - najkasnije pojavljivanje fenofaze) 2014. godine

R. br.	Provenijencija	Početak i završetak fenološke faze											
		A		B		C		D		E		F	
		N _R	N _K	N _R	N _K	N _R	N _K	N _R	N _K	N _R	N _K	N _R	N _K
1.	9624	/	22.04.	10.04.	25.04.	14.04.	02.05.	17.04.	29.04.	22.04.	05.05.	25.04.	/
2.	9625	/	29.04.	10.04.	29.04.	10.04.	02.05.	14.04.	29.04.	22.04.	05.05.	25.04.	/
3.	9630	/	25.04.	10.04.	29.04.	10.04.	29.04.	14.04.	02.05.	22.04.	05.05.	25.04.	/
4.	9631	/	25.04.	10.04.	29.04.	10.04.	02.05.	14.04.	05.05.	22.04.	09.05.	25.04.	/
5.	9632	/	22.04.	10.04.	25.04.	10.04.	29.04.	14.04.	29.04.	22.04.	05.05.	25.04.	/
6.	9633	/	29.04.	10.04.	02.05.	10.04.	02.05.	17.04.	05.05.	22.04.	05.05.	25.04.	/
7.	9642	/	25.04.	10.04.	29.04.	10.04.	02.05.	14.04.	02.05.	22.04.	02.05.	25.04.	/
8.	9643	/	02.05.	17.04.	05.05.	22.04.	02.05.	25.04.	09.05.	25.04.	09.05.	29.04.	/
9.	9646	/	25.04.	14.04.	29.04.	17.04.	02.05.	22.04.	02.05.	22.04.	05.05.	25.04.	/
10.	9647	/	02.05.	22.04.	02.05.	25.04.	05.05.	25.04.	09.05.	29.04.	05.05.	02.05.	/
11.	9648	/	25.04.	10.04.	29.04.	14.04.	02.05.	17.04.	05.05.	22.04.	05.05.	25.04.	/
12.	9649	/	02.05.	17.04.	05.05.	22.04.	05.05.	25.04.	09.05.	29.04.	05.05.	29.04.	/
13.	9659	/	29.04.	14.04.	05.05.	22.04.	05.05.	25.04.	09.05.	29.04.	05.05.	29.04.	/
14.	9660	/	22.04.	10.04.	29.04.	14.04.	29.04.	17.04.	02.05.	22.04.	05.05.	25.04.	/
15.	9661	/	29.04.	14.04.	02.05.	17.04.	05.05.	25.04.	05.05.	22.04.	09.05.	25.04.	/
16.	9662	/	29.04.	14.04.	29.04.	17.04.	02.05.	22.04.	02.05.	22.04.	05.05.	25.04.	/
17.	9663	/	29.04.	17.04.	29.04.	22.04.	02.05.	25.04.	02.05.	25.04.	05.05.	29.04.	/
18.	9664	/	29.04.	14.04.	02.05.	17.04.	02.05.	22.04.	05.05.	25.04.	09.05.	29.04.	/
19.	9665	/	29.04.	17.04.	02.05.	22.04.	02.05.	25.04.	05.05.	25.04.	09.05.	29.04.	/
20.	9666	/	22.04.	10.04.	22.04.	14.04.	25.04.	17.04.	29.04.	22.04.	05.05.	25.04.	/
21.	9668	/	22.04.	10.04.	29.04.	14.04.	29.04.	17.04.	02.05.	22.04.	05.05.	25.04.	/
22.	9669	/	22.04.	10.04.	25.04.	14.04.	25.04.	17.04.	29.04.	22.04.	05.05.	25.04.	/

Na temelju fenoloških osmatranja kao početak vegetacije obične bukve u međunarodnom pokusu kod Kaknja može se uzeti 10. travanj jer je kod dvanaest provenijencija ovog dana počelo otvaranje pupova (Tablica 19). Tačan prestanak vegetacijske aktivnosti teško je utvrditi zbog različitih mikroklimatskih utjecaja na biljku.

Analizom fenološkog razvoja kod stabala obične bukve između 22 provenijencije, utvrđeno je da postoji varijabilnost između svih prove-

nijenija. Utvrđene su razlike u kretanju, trajanju i završetku pojedinih fenofaza (Tablica 19). Razlike u listanju među provenijencijama dobro su uočljive. Domaće provenijencije u pravilu ranije listaju od stranih.

Za najranije prosječno pojavljivanje fenofaze bubrenja pupova se može uzeti 14. travanj kod provenijencija Dilj Čanglinski, Tajan-Zavidovići, Konjuh-Kladanj, Tešanj-Crni Vrh I, Valkonya i Cer, a za najkasnije 25. travanj kod provenijencija BW Schwaeb. Alb, NS Hasbruch i Bugojno Vranica - Bistrica. Prosječno trajanje ove fenofaze je 15 dana i od 29. travnja se više ne javlja.

Fenofaza otvaranja pupova prosječno se najranije javila 17. travnja, a najkasnije 29. travnja na istim provenijencijama na kojima je zabilježeno i prvo javljanje fenofaze bubrenja pupova. Prosječno trajanje ove fenofaze je 15 dana i od 2. svibnja se više ne javlja.

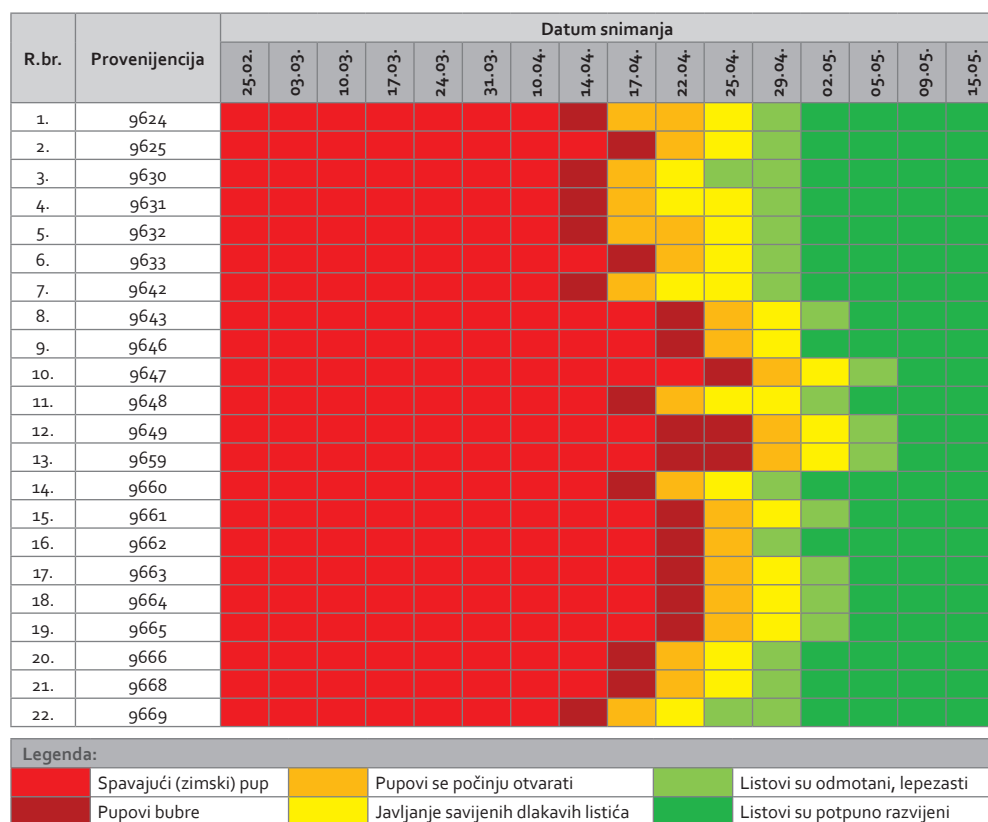
Prosječno najranije javljanje fenofaze za koju je karakteristično javljanje savijenih (smotani) dlakavih listića je 22. travanj i to kod provenijencija Tajan-Zavidovići, Konjuh-Kladanj, Valkonya i Cer. Provenijencije BW Schwaeb. Alb, NS Hasbruch i Bugojno Vranica-Bistrica imaju prosječno najkasnije javljanje i kod ove fenofaze. Prosječno trajanje je 13 dana i od 5. svibnja se više ne javlja.

Tajan-Zavidovići i Cer su provenijencije kod kojih se 25. travnja prosječno najranije javila fenofaza u kojoj su listovi odmotani, još lepezasti. Najkasnije prosječno javljanje ove fenofaze je 5. svibanj kod istih provenijencija kao i kod prethodnih fenofaza. Prosječno trajanje ove fenofaze je 10 dana i od 9. svibnja se više ne javlja.

Posljednja fenofaza u kojoj su listovi potpuno razvijeni, glatki i široki prosječno se najranije javila 2. svibnja kod provenijencija Dilj Čanglinski, Varani kamen, Tajan-Zavidovići, Konjuh-Kladanj, Tešanj-Crni Vrh I, Grmeč-Jasenica, Valkonya, BW Wildbad., Tešanj-Crni Vrh II i Devrek Tefen Dinara, Avala, Fruška gora i Cer. Prosječno najkasnije pojavljivanje ove fenofaze imaju provenijencije BW Schwaeb. Alb, NS Hasbruch i Bugojno Vranica-Bistrica. Nakon 9. svibnja su prosječno sve biljke izlistale.

Poznato je da obična bukva, kao vrsta drveća velike prirodne rasprostranjenosti, ima različito vrijeme listanja u pojedinim područjima. Osmatranjem fenofaza obične bukve u 2014. godini utvrđeno je da se jedna određena fenofaza listanja prosječno javlja u različitom vremenskom intervalu kod svih istraživanih provenijencija, i da svaka faza ima svoj minimum i maksimum određenog datuma (Tablica 19;

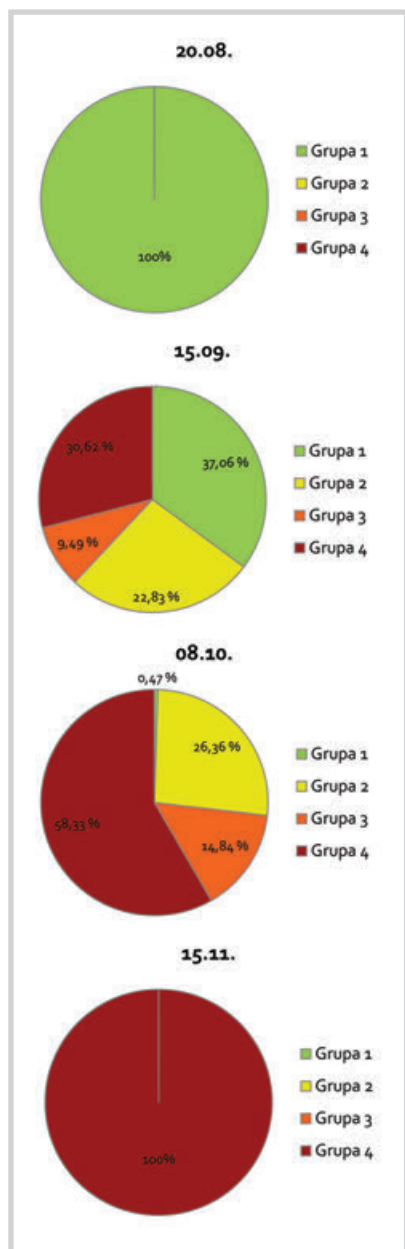
Slika 53). To sve ukazuje na široku individualnu genotipsku varijabilnost stabala analizirane populacije, tako da različiti genotipovi imaju različitu normu reakcije na manje-više iste ili veoma slične ekološke uvjete tokom jedne sezone.



Slika 53. Prikaz prosječnog kretanja, trajanja i završetka pojedinih fenoloških faza različitih provenijencija u određenom periodu snimanja

Analiza boje lista

Opažanjem boje lista obične bukve registrirano je 85 različitih boja i njihovih nijansi. Sve kombinacije boja su grupisane u 4 skupne prema osnovnoj boji (zelena, žuta, narandžasta i smeđa). Analiza boje lista po skupinama i određenim datumima opažanja i registrovanja, na svim provenijencijama obične bukve, prikazana je u tablici 20.



Slika 54. Prikaz obojenosti lista prema datumima i skupinama

Tablica 20. Ukupno stanje po skupinama u određenim datumima opažanja i registrovanja boje lista na svim provenijencijama obične bukve

Datum	20.08.		15.09.		08.10.		15.11.	
Skupina	n	%	n	%	n	%	n	%
Skupina 1	1476	100	547	37,06	7	0,47	0	0
Skupina 2	0	0	337	22,83	389	26,36	0	0
Skupina 3	0	0	140	9,49	219	14,84	0	0
Skupina 4	0	0	452	30,62	861	58,33	1476	100
Ukupno	1476	100	1476	100	1476	100	1476	100

Kada je u pitanju ljetno opažanje i registrovanje boje lista obične bukve, izvršeno 20.8., karakteristično je da su sve biljke različitih provenijencija imale u osnovi zelenu boju u određenim nijansama.

Na zalasku ljeta i početku jeseni, opažanjem i registrovanjem boje lista obične bukve obavljenog 15.9., javljaju se sve 4 skupine osnovnih boja u određenim nijansama. Tako su boje listova koje u osnovi imaju zelenu boju zastupljene sa 35,16%, žutu 26,78%, narandžastu 9,01% te smeđu 29,05%.

Tijekom jeseni, opažanjem i registrovanjem boje lista obične bukve obavljenim 8.10., primijeti se očigledan nedostatak boje listova koje u osnovi imaju zelenu boju sa procentom zastupljenosti sa samo 0,47%. Boje listova koje u osnovi imaju žutu boju zastupljene su sa 26,36%, narandžastu 14,84% i smeđu, kao najzastupljeniju, 58,33%.

Krajem jeseni, 15.11., opažanjem i registrovanjem boje lista različitih provenijencija obične bukve, zabilježeno je da sve biljke imaju boje listova koje u osnovi imaju smeđu boju u određenim nijansama.

Na sljedećim slikama (Slika 54) prikazani su procenti zastupljenosti određene grupe boja na svim provenijencijama obične bukve

prema unaprijed utvrđenim datumima ljetnog i jesenskog opažanja i registrovanja boja.

U tablici 21 prikazane su zastupljenosti (numerički i procentualno) po skupinama boja i određenim datumima opažanja i registrovanja boje listova različitih provenijencija obične bukve.

Tablica 21. Numeričke i procentualne zastupljenosti skupina boje lista različitih provenijencija obične bukve

Datum		20.08.				15.09.								08.10.								15.11.			
Skupina		Skupina 1		Skupina 1		Skupina 2		Skupina 3		Skupina 4		Skupina 1		Skupina 2		Skupina 3		Skupina 4		Skupina 4		Skupina 4		Skupina 4	
Provenijencija		n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%
1.	g624	109	100	30	27,52	20	18,35	6	5,50	53	48,62	2	1,83	20	18,35	29	26,61	58	53,21	109	100				
2.	g625	102	100	40	39,22	21	20,95	6	5,88	35	34,31	0	0	20	19,61	15	14,71	67	65,69	102	100				
3.	g630	90	100	29	32,22	36	40,00	4	4,44	21	23,33	0	0	32	35,56	18	20,00	40	44,44	90	100				
4.	g631	36	100	6	16,67	0	0,00	4	11,11	26	72,22	0	0	3	8,33	7	19,44	26	72,22	36	100				
5.	g632	88	100	31	35,23	24	27,27	12	13,64	21	23,86	0	0	11	12,50	8	9,09	69	78,41	88	100				
6.	g633	92	100	45	48,91	13	14,13	16	17,39	18	19,57	0	0	22	23,91	11	11,96	59	64,13	92	100				
7.	g642	112	100	37	33,04	33	29,46	4	3,57	38	33,93	0	0	26	23,21	6	5,36	80	71,43	112	100				
8.	g643	79	100	26	32,91	9	11,39	10	12,66	34	43,04	0	0	16	20,25	15	18,99	48	60,76	79	100				
9.	g646	47	100	12	25,53	18	38,30	5	10,64	12	25,53	0	0	3	6,38	10	21,28	34	72,34	47	100				
10.	g647	100	100	37	37,00	24	24,00	9	9,00	30	30,00	0	0	29	29,00	25	25,00	46	46,00	100	100				
11.	g648	67	100	29	43,28	17	25,37	3	4,48	18	26,87	0	0	25	37,31	8	11,94	34	50,75	67	100				
12.	g649	93	100	13	13,98	37	39,78	13	13,98	30	32,26	0	0	16	17,20	8	8,60	69	74,19	93	100				
13.	g659	39	100	20	51,28	3	7,69	8	20,51	8	20,51	0	0	21	53,85	11	28,21	7	17,95	39	100				
14.	g660	43	100	29	67,44	5	11,63	0	0,00	9	20,93	0	0	10	23,26	3	6,98	30	69,77	43	100				
15.	g661	55	100	21	38,18	15	27,27	3	5,45	16	29,09	0	0	19	34,55	5	9,09	31	56,36	55	100				
16.	g662	75	100	30	40,00	12	16,00	14	18,67	19	25,33	0	0	30	40,00	9	12,00	36	48,00	75	100				
17.	g663	52	100	18	34,62	15	28,85	5	9,62	14	26,92	5	9,62	22	42,31	7	13,46	18	34,62	52	100				
18.	g664	29	100	14	48,28	6	20,69	2	6,90	7	24,14	0	0	10	34,48	5	17,24	14	48,28	29	100				
19.	g665	52	100	26	50,00	10	19,23	3	5,77	13	25,00	0	0	22	42,31	3	5,77	27	51,92	52	100				
20.	g666	31	100	15	48,39	5	16,13	2	6,45	9	29,03	0	0	7	22,58	2	6,45	22	70,97	31	100				
21.	g668	37	100	10	27,03	7	18,92	6	16,22	14	37,84	0	0	10	27,03	8	21,62	19	51,35	37	100				
22.	g669	48	100	29	58,00	9	18,00	5	10,00	7	14,00	0	0	15	31,25	6	12,50	27	56,25	48	100				
Ukupno / Prosjeck		1476	100	547	37,06	337	22,83	140	9,49	452	30,62	7	0,47	389	26,36	219	14,84	861	58,33	1476	100				

Analiza zimskog zadržavanja lista

Zimsko zadržavanje lista kod različitih provenijencija obične bukve u 2014. godini prikazano je u tablici 22.

Tablica 22. Zimsko zadržavanje lista kod različitih provenijencija obične bukve

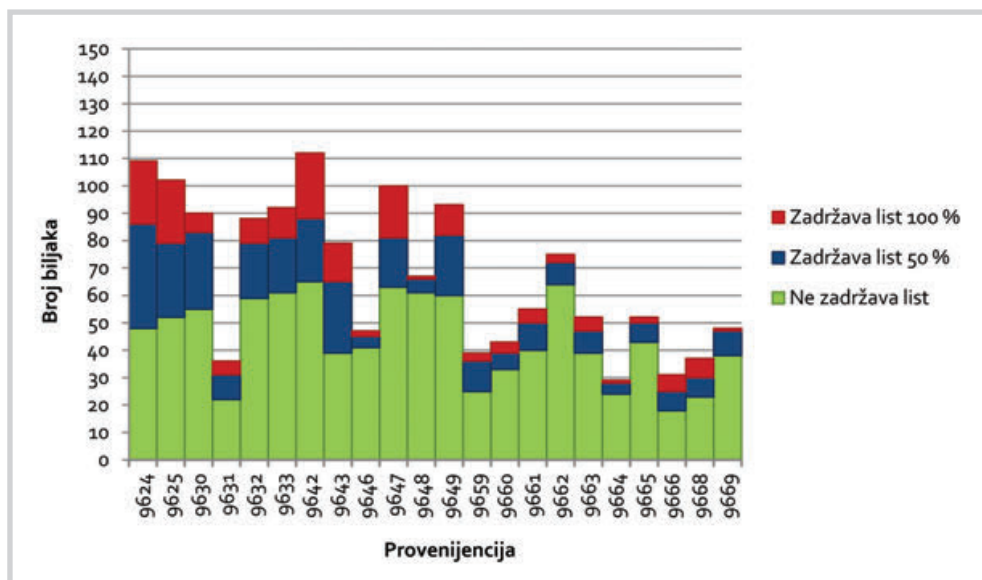
R. br.	Provenijencija	Brojnost	Zadržavanje zimskog lista					
			Potpuno zadržavanje		Umjereno zadržavanje		Potpuna odsutnost	
			n	%	n	%	n	%
1.	g624	109	23	21,10	38	34,86	48	44,04
2.	g625	102	23	22,55	27	26,47	52	50,98
3.	g630	90	7	7,78	28	31,11	55	61,11
4.	g631	36	5	13,89	9	25,00	22	61,11
5.	g632	88	9	10,23	20	22,73	59	67,04
6.	g633	92	11	11,96	20	21,74	61	66,30
7.	g642	112	24	21,43	23	20,53	65	58,04
8.	g643	79	14	17,72	26	32,91	39	49,37
9.	g646	47	2	4,26	4	8,51	41	87,23
10.	g647	100	19	19,00	18	18,00	63	63,00
11.	g648	67	1	1,49	5	7,46	61	91,05
12.	g649	93	11	11,83	22	23,65	60	64,52
13.	g659	39	3	7,69	11	28,21	25	64,10
14.	g660	43	4	9,30	6	13,95	33	76,75
15.	g661	55	5	9,09	10	18,18	40	72,73
16.	g662	75	3	4,00	8	10,67	64	85,33
17.	g663	52	5	9,62	8	15,38	39	75,00
18.	g664	29	1	3,45	4	13,79	24	82,76
19.	g665	52	2	3,85	7	13,46	43	82,69
20.	g666	31	6	19,35	7	22,58	18	58,07
21.	g668	37	7	18,92	7	18,92	23	62,16
22.	g669	48	1	2,08	9	18,75	38	79,17
Ukupno		1476	186	12,60	317	21,48	973	65,92

Slikovni prikaz zimskog zadržavanja lista kod različitih provenijencija obične bukve prikazan je na slici 55.

Analiza zimskog zadržavanja lista pokazuje da je najveći procenat biljaka koje ne zadržavaju list (65,92%), zatim onih koje zadržavaju list 50% (21,48%) i najmanji onih biljaka koje 100% zadržavaju list (12,06%). Slikovni prikaz zimskog zadržavanja lista u pokusu obične bukve dat je na slici 56.

Najveći procenat zimskog zadržavanja lista ima provenijencija iz Hrvatske (Varani kamen) sa 22,50% biljaka. Slijedi je provenijencija iz Mađarske (Valkonya) sa 21,43% biljaka.

Najveći procenat zimskog nezadržavanja lista ima provenijencija iz Njemačke (Hoellerbach) sa 91,05%. Slijedi je provenijencija također iz Njemačke (Wildbad.) sa 87,23% nezadržavanja zimskog lista (Tablica 22).

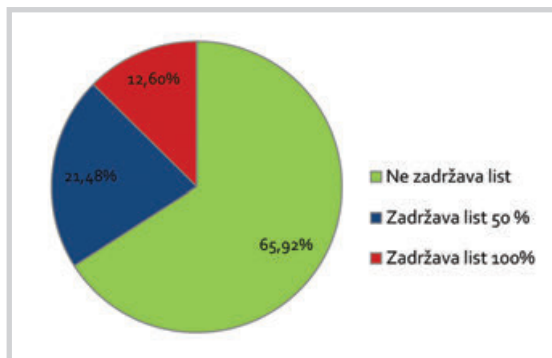


Slika 55. Histogram zimskog zadržavanja lista kod različitih provenijencija obične bukve

U ovom radu date su analize morfoloških i fizioloških istraživanja 22 različite provenijencije obične bukve koje su testirane. Cilj je bio utvrditi varijabilnost istraživanih svojstava, a razlike su uzrokovane različitim genetičkim konstatacijama provenijencija, koje su sa različitih staništa i različite otpornosti na različite klimatske uslove. Registriranjem razlika utvrđenih istraživanjem ove su tvrdnje potvrđene.

Dosadašnja istraživanja morfoloških i fizioloških karakteristika provenijencija bukve imala su nedostatak koji se ogledao u nedovoljnoj starosti pokusnih površina provenijencija bukve.

Rezultati ovog istraživanja su pokazali da procenat preživljavanja biljaka u međunarodnom pokusu kod Kaknja do 2014. godine iznosi



Slika 56. Zimsko zadržavanje lista u pokusu obične bukve

47,61%. Veći postotak preživljavanja za cijeli pokus bio je veći u radu Ivanković i sur. (2008) i iznosi 70,78%. Razlog treba tražiti u tome što su Ivanković i sur. (2008) proveli zalijevanje biljaka i meliorativne mjere, dok u istraživanju iznesenom u ovom radu, od sadnje pa do provođenja istraživanja na toj površini, nisu primjenjivane nikakve meliorativne mjere, sadnice nisu prihranjivane niti je vršeno zalijevanje biljaka, one su bile prepuštene prirodnom procesu adaptacije. Visoke temperature i jaka suša u 2012. godini uzrokovale su stres i fiziološko slabljenje biljaka, što je rezultiralo ovako niskim procentom preživljavanja biljaka.

Gotovo sva istraživanja koja su rađena sa provenijencijama bukve dotiču problem morfoloških osobina, naročito visina, promjera i preživljavanja biljaka. Tako je i u istraživanjima varijabilnosti visinskog rasta obične bukve (*Fagus sylvatica* L.) u testovima provenijencija u Hrvatskoj i Sloveniji koje su proveli Ivanković i sur. (2008).

Kleinschmit (1985) je radeći na pokusnim površinama koje je osnovao Krah-Urban, došao do zaključka da se ne može sigurno govoriti o populacijama bukve koje brže rastu sve dok stabla na pokusnim površinama ne dosegnu starost od preko 40 godina. On je mjereći visine provenijencija bukve u svim fazama starosti dokazao da mjerenja u ranoj mladosti daju manje pouzdane rezultate. Ovo je i za arš potvrdio Pintarić (2000) za pokusnu površinu Batalovo Brdo. Međutim, prema Larsenu (1985), na osnovu ranog testa ipak je moguće prognozirati da će pojedine populacije bukve zadržati dobar rast u kasnijoj dobi. Njegova istraživanja govore o tome da bukva, idući od sjevera prema južnom dijelu areala, pokazuje konstantno bolje prirašćivanje. Dakle, rezultati istraživanja morfoloških osobina 22 provenijencije bukve nisu još uvijek pouzdani, ali mogu poslužiti u poređenju i dobijanju generalne slike o svim karakteristikama pojedinih provenijencija.

U pogledu morfoloških osobina sve provenijencije obične bukve pokazuju veliku varijabilnost. Postignute visine u mladosti ne mogu biti mjera na osnovu koje bi se moglo tačno utvrditi prirašćivanje pojedinih provenijencija, odnosno, dati ocjena koja provenijencija ima najbrži rast, jer često dođe do pomjeranja vrijednosti prirašćivanja u kasnoj dobi (Hoffman 1961). Zbog toga a i zbog nedovoljne starosti ispitivanih provenijencija, ne može zaključiti da će obična bukva iz južноевропског areala brže prirašćivati i kasnije.

Važno je napomenuti da su se u fiziološkim istraživanjima opažanja vršila vizualno, što može dovesti do određenih razlika s promjenom posmatrača, kao i do toga da mogu postojati razlike u određivanju pojedinih fenofaza, boje listova i zimskog zadržavanja lista.

Rezultati fenoloških istraživanja provenijencija obične bukve u međunarodnom pokusu kod Kaknja pokazali su razlike u vremenu početka, trajanja i završetka listanja.

Fenološkim istraživanjem na običnoj bukvi u Hrvatskoj bavili su se Gračan i sur. (2006) koji nam daju podatke da obična bukva započinje vegetaciju krajem travnja (27.4.), dok lišće polagano opada tokom studenog. Na osnovu ovih podataka možemo primijetiti da kretanje vegetacije u istraživanim provenijencijama u međunarodnom pokusu kod Kaknja počinje ranije i da je trajanje vegetacije duže. Urbani (1914) ističe, naprimjer, da u gorskim krajevima cvatnja kasni 3-4 dana na svakih 100 metara visine, dok je Brinar (1976) u Sloveniji došao do saznanja da listanje kasni za jedan dan ako su razlike u nadmorskoj visini veće od 122 m.

Iako se na osnovi jednogodišnjih fenoloških istraživanja ne mogu donositi opći zaključci o fenološkim karakteristikama istraživanih provenijencija i zakonitostima koje u pogledu sezonskih promjena vegetacije vladaju na različitim lokalitetima, ovi rezultati nam mogu poslužiti kao dobra osnova u daljnjim proučavanjima, a istraživanja bi trebalo nastaviti kako bi se procijenilo uspijevanje i genetska varijabilnost domaćih i stranih provenijencija, utvrdila ukupna genetska raznolikost bukve u Europi i ponašanje pojedinih provenijencija u različitim stanišnim uvjetima.

Malo je radova u kojima je osnova istraživanja boja ili zimsko zadržavanje lista.

Rezultati ovog istraživanja pokazuju sezonske razlike u promjeni boje lista između provenijencija, kako u osnovnoj boji tako i u pojedinim nijansama osnovne boje. Kod provenijencija iz vlažnog područja, ako ih uporedimo sa onima iz suhog područja, lišće je intenzivnije zeleno.

Nekoliko se istraživanja bavilo okolišnim uzorcima zimskog zadržavanja lista kod hrastova i bukve. Dunberg (1982) je pokušao objasniti pojavu kao fiziološku posebnost u juvenilnom stadiju razvoja, dok su drugi autori naznačili ovu pojavu kao prilagođavanje na različite faktore okoline, kao što su: neplodno tlo, mraz, suhi ili



Slika 57. Otvoreni pup sa mladim listovima

solju zasićeni vjetrovi, kao i međuvrsna kompeticija (Nilsson 1983; Nilsson i Jørgensen 2003; Escudero i Acro 1987). Razlike u zimskom zadržavanju lista utvrđene istraživanjem u ovom pokusu ukazuju da provenijencije sa dužim vegetacijskim periodom zadržavaju list preko zime, što je najviše karakteristično za južnoeuropske provenijencije. Općenito, južne provenijencije u usporedbi sa sjevernim provenijencijama imaju sposobnost da duže zadržavaju lišće, a listaju kasnije u proljeće (Vidaković i Krstinić 1985).

Potrebna su duža istraživanja kada su upitanju ova fiziološka svojstva da bi se donio konačan zaključak o razlikama u promjeni boje i zimskom zadržavanju lista obične bukve.

U ovom radu dati su rezultati istraživanja 22 europske provenijencije obične bukve, starosti devet i deset godina, od kojih je osam iz Bosne i Hercegovine, četiri iz Njemačke, tri iz Srbije, po dvije iz Hrvatske, Rumunjske i Češke i jedna iz Mađarske. Dobiveni rezultati

pokazuju da je procenat preživljavanja biljaka 47,61%. Najmanji procenat preživljavanja do 2014. godine ima provenijencija iz Rumunjske (Alka-lulia) sa samo 19,33% preživjelih biljaka, najveći procenat preživljavanja pokazuje provenijencija iz Mađarske (Valkonya) sa 74,67%.

U ovom pokusu, analizom varijanse, konstatirane su visoko statistički značajne (visoko signifikantne) razlike u morfološkim osobinama (prečnicima na vratu korijena i visinama biljaka) različitih provenijencija obične bukve. Sa prosječnom visinom od 142,05 cm i prosječnim promjerom na vratu korijena od 19,43 mm, provenijencija iz Hrvatske (Dilj Čanglinski) pokazuje navjše prosječne vrijednosti za oba svojstva. Provenijencija iz Rumunjske (Alka-lulia) ima najnižu prosječnu visinu od 73,55 cm, a provenijencija iz Češke (Sihlwald) pokazuje najmanju prosječnu veličinu promjera na vratu korijena od 14,09 mm.

Statistički značajne razlike za promjere na vratu korijena i visine različitih provenijencija obične bukve potvrđene su i testiranjem Duncanovim testom.

Na temelju fizioloških osmatranja utvrđeno je da postoji varijabilnost između svih provenijencija. Utvrđene su razlike u kretanju, trajanju i završetku pojedinih fenofaza. Razlike u listanju među provenijencijama dobro su uočljive. Domaće provenijencije u pravilu ranije listaju od stranih. Kao početak vegetacije obične bukve u međunarodnom pokusu kod Kaknja može se uzeti 10. travanj jer je kod dvanaest provenijencija ovog dana počelo otvaranje pupova. Analizom boje lista različitih provenijencija obične bukve utvrđene su razlike prisustva različitih skupina boja sa različitim nijansama u određenom periodu. Prisutne razlike zimskog zadržavanje lista pokazuju da 65,92% biljaka u čitavom pokusu ne zadržava list. Najveći procenat nezadržavanja zimskog lista pokazuje provenijencija iz Njemačke (Hoellerbach) sa 91,05%.

Dakle, može se zaključiti da je bukva genetički diferencirana prema ekološkim i vegetacijskim područjima, te da pokazuje različite morfološke i fiziološke karakteristike u različitim područjima. To nam govori da mnogi faktori utiču na morfološke i fiziološke osobine obične bukve i da je svako od istraživanih svojstava određeno velikim brojem gena.

9.2 Procjena interakcije genotipa i staništa kod različitih provenijencija bukve iz serije pokusa podignutih u Bosni i Hercegovini, Hrvatskoj i Srbiji

Zbog činjenice da su pokusi osnovani na više mjesta, također je omogućena procjena genotipova interakcijom s okolinom (GE). Veličina GE interakcije je neophodna u programima uzgoja, kao i za donošenje odluka o implementaciji strategija (Pswarayi i sur. 1997; Zas i sur. 2004). Najbolji prikaz slijedi na temelju istraživanja koja su provedena od strane Stojnić i sur. (2015).

Za procjenu interakcije najčešće se koristi analiza varijanse (ANOVA), osim regresijskih modela i multivarijantnih tehnika (Hannrup i sur. 2008). Primarno se koristi za određivanje i ispitivanje izvora varijabilnosti. ANOVA dopušta adekvatno tumačenje glavnih učinaka interakcije, ali ne nudi uvid u odgovor genotipova u terminima koji nisu aditivni (interakcije) (Shafii i Price 1998; Zobel i sur. 1988). Dru-gim riječima, ANOVA ne daje informacije o izvedbama pojedinačnog genotipa protiv varijacija okoliša (Abbott i sur. 2012).



Slika 58. Povijesno degradirane šume bukve u središnjoj Bosni

Zbog toga je primjenu našla i linearna regresijska analiza koju su predložili brojni autori (Finlay i Wilkinson 1963, Eberhart i Russell 1966, Perkins i Jinks 1968, itd.). Ovaj je pristup široko korišten u uzgoju biljaka, iako analiza ima nekoliko ograničenja. Crossa (1990) je pružio sveobuhvatan pregled statističkih i bioloških ograničenja regresijske analize u proučavanju GE interakcije.

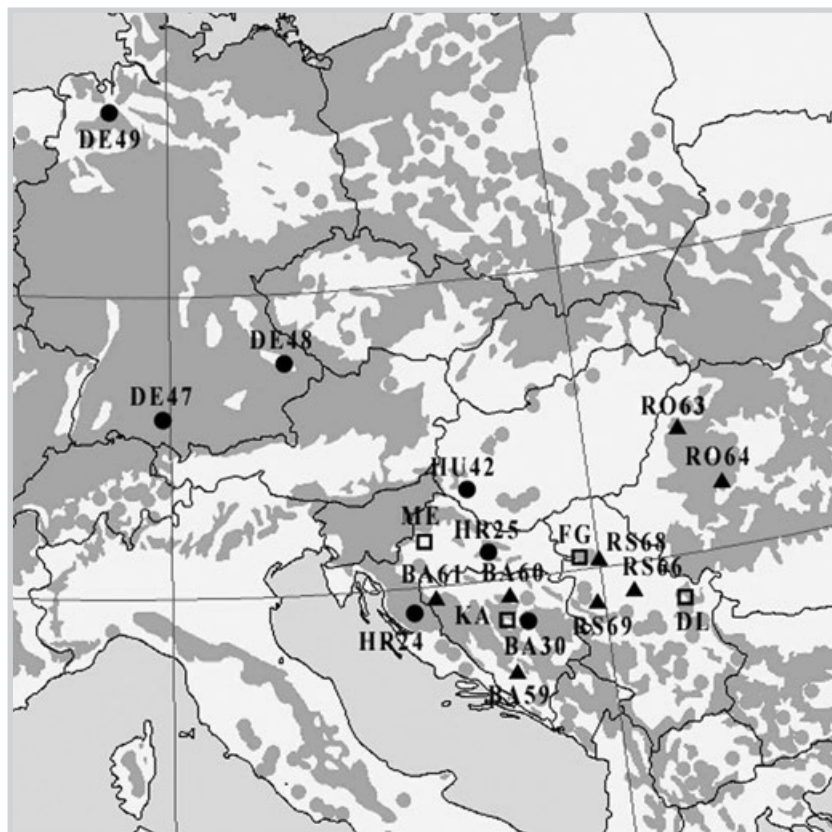
Najčešće korištena multivarijantna tehnika su aditivni glavni efekti i metode multiplikativne interakcije (AMMI) (Bose i sur. 2014a). Tako su istraživanja o interakciji genotipa naspram okoliša i analiza stabilnosti intenzivno korišteni u uzgojnim programima kod poljoprivrednih kultura (Babić i sur. 2010; Mohammadi i Amri 2011; Karimizadeh i sur. 2012; Bose i sur. 2014b), iako su brojni eksperimenti izvedeni i na vrstama šumskog drveća. Osim analize najčešćih parametara rasta (Pswarayi i sur. 1997; Karlsson i Hogberg 1998; Zas i sur. 2004; Hannrup i sur. 2008; Rweyongeza 2011), provedene su analize interakcije genotipa u okolišu, te su kod vrsta šumskog drveća uspješno implementirane i za neka druga svojstva (Baltunis i sur. 2009) te učinkovitost korištenja vode (Ponton i sur. 2002), kemijska svojstva drva (Sykes i sur. 2006), stabla i krune (Falkenhagen 1996).

Zbog određenih statističkih i bioloških ograničenja navedenih metoda, u radu Stojnić i sur. (2015) interakcija je kvantificirana pomoću najmanje dva različita pristupa zajedno (Kim i sur. 2008). Zbog toga su u istraživanju Stojnić i sur. (2015) provedene regresijske analize prema modelu koji su dali Finlay i Wilkinson i Ammi kako bi se:

- a) ispitali utjecaj provenijencije, položaja i interakcije provenijencija na staništu, za visinski rast petnaest europskih provenijencija bukve i
- b) odredili prilagodljivost i stabilnost određenih provenijencija za visinski rast preko ispitnih mjesta.

Rezultati su raspravljani u smislu utjecaja klimatskih promjena na bukvu i odabira prikladnih provenijencija za buduće programe pošumljavanja u različitim područjima.

Za istraživanje je iskorišteno 15 europskih bukovih provenijencija koje su se razvijale u zajedničkim poljskim pokusima, a analizirano je kako bi se identificirale stabilne provenijencije s dobrim visinskim rastom u juvenilnoj fazi razvoja (Karta 4). Podrijetla su uzgajana na četiri pokusa, osnovana u Bosni i Hercegovini (Kakanj), Hrvatskoj (Medvednica) i Srbiji (Fruška gora i Debeli Lug) (Tablica 23).



Karta 4. Raspored pokusa i istraživanih provenijencija obične bukve.

Tablica 23. Podaci o četiri pokusa provenijencija sa običnom bukvom.

Oznaka	Lokalitet	Država	Zemljopisna širina	Zemljopisna dužina	Nadmorska visina (m)	Srednja godišnja temperatura (°C)	Suma padalina (mm)
KA	Kakanj	Bosnia	44°04'	18°11'	538	10.7	960
ME	Medvednica	Croatia	45°53'	15°55'	730	6.6	1240
FG	Fruška gora	Serbia	45°10'	19°47'	366	11.0	624
DL	Debeli Lug	Serbia	44°19'	21°52'	742	8.8	829

Probna lokacija Kakanj se nalazi u regiji koja pripada umjerenoj kontinentalnoj klimi, koju karakteriziraju hladne zime i umjereno topla ljeta s visokom razinom padalina. Klima na planini Medvednici je umjerena kontinentalna, tipična za srednjoeuropsku planinsku regiju. U usporedbi sa okolnim nizinskim područjem, planina se ponaša

kao "otok" u svojim klimatskim karakteristikama, s više padalina, nižim temperaturama, dužim trajanjem i većim brojem dana sa snježnim pokrivačem. Što se tiče pokusa u Srbiji, oba mjesta su pod utjecajem umjerene kontinentalne klime (Stojnić i sur. 2012). Planina Fruška gora smještena je u sjevernom dijelu Srbije. Kao i na Medvednici, planina se pojavljuje kao "otok" i okružena je nizinskim poljoprivrednim zemljištem i poplavnim šumama hrasta lužnjaka i plantažnih topola. Debeli Lug se nalazi u sjeveroistočnom dijelu Srbije. Prema Krstić i sur. (2002) u tom području je oko 27% čistih bukovih šuma u Srbiji.

Pokusi su osnovani u proljeće 2007. sadnjom dvogodišnjih i trogodišnjih biljaka. Dogovoreni su kao slučajni randomizirani blok sa tri ponavljanja. Pedeset biljaka je sađeno po parceli s razmakom od 1 x 2 m. Biljke su uzgojene i distribuirane od strane Thünen instituta za šumsku genetiku u Grosshansdorfu, Njemačka. Potrebna mjerenja provedena su u 2009. godini, a uključene su provenijencije obje dobi (7 provenijencija bilo je staro 6 godina, dok je 8 provenijencija staro 5 godina). Zbog toga su provenijencije klasificirane u dvije dobne skupine i analizirane zasebno (Tablica 24).

Tablica 24. Provenijencije obične bukve korištene u istraživanju.

Oznaka	Lokalitet	Država	Zemljopisna širina	Zemljopisna dužina	Nadmorska visina (m)	Srednja godišnja temperatura (°C)	Suma padalina (mm)
Šestogodišnje provenijencije							
HR24	Sjeverni Dilj Caglinški	Croatia	45°17'	18°01'	350	10,8	779
HR25	Vrani Kamen	Croatia	45°37'	17°19'	600	8,5	972
BA30	Tajan, Žepče	Bosnia	44°23'	18°03'	700	10,3	804
HU42	Valkonya	Hungary	46°30'	16°45'	300	9,5	800
DE47	Schelklingen	Germany	47°59'	09°59'	650	6,0	840
DE48	Höllerbach	Germany	49°01'	13°14'	755	5,0	1200
DE49	Hasbruch	Germany	53°08'	08°26'	35	8,6	760
Petogodišnje provenijencije							
BA59	Vranica-Bistrica	Bosnia	43°33'	17°49'	750	8,8	826
BA60	Crni Vrh	Bosnia	44°33'	17°59'	500	9,6	1069
BA61	Grmeč	Bosnia	44°45'	16°14'	720	10,3	1304
RO63	Alesd	Romania	47°11'	22°15'	490	8,5	800
RO64	Alka-Iulia	Romania	46°10'	23°05'	860	8,0	850
RS66	Avala	Serbia	44°23'	20°45'	475	11,9	668
RS68	Fruška gora	Serbia	45°10'	19°50'	370	11,2	782
RS69	Cer	Serbia	44°12'	19°50'	745	10,9	837



Slika 59. Šuma bukve i jele na planini Grmeč, prašuma Crni vrh

Prva skupina provenijencija ("starija") sastojala se od zemljopisno udaljenih provenijencija, koje predstavljaju različita geografska podrijetla i pokrivaju gradijent klimatskih uvjeta od sjeverne do južne Europe. Za razliku od prve skupine, druga, "mlađa", bila je homogena u odnosu na zemljopisno podrijetlo, jer je uključivala samo jugoistočne provenijencije - dvije provenijencije iz Rumunjske i tri provenijencije iz Bosne i Srbije. Iako su naprijed navedena ispitivanja provenijencija provedena iz više od 20 provenijencija, ova studija obuhvaćala je samo one provenijencije koje su bile zajedničke za sve pokuse.

Kako bi se procijenila prilagodljivost i stabilnost bukovih provenijencija u različitim sredinama, podaci o visini podrijetla bili su podvrgnuti linearnim regresijskim modelima (Finlay i Wilkinson 1963) i aditivnim glavnim efektima i multiplikativnim interakcijskim analizama (AMMI model). Jednostavna linearna regresija je jedan od najčešće kori-

štenih statističkih pristupa u genetici i uzgoju biljaka (Crossa 1990). U ovom modelu koeficijent regresije (b) genotipova koristi se za određivanje stabilnosti genotipova u okolišu. Nagib ili koeficijent " b " tumači se kao količina promjene u zavisnoj varijabli koja je povezana s promjenom u jednoj jedinici nezavisne varijable. Prema Finlay i Wilkinson (1963) srednja visina, u svim okolinama, i regresijski koeficijenti važni su pokazatelji adaptacije genotipa.

Postotak preživljavanja biljaka po provenijencijama znatno je varirao od pokusa do pokusa. Najmanji postotak preživljavanja zabilježen je u pokusu Kakanj (72,7%), dok je najveći postotak zabilježen u pokusu Debeli Lug (90,9%). Niža prosječna stopa preživljavanja promatrana u bosanskom pokusu bila je uglavnom posljedica iznenađujuće niske stope preživljavanja pet godina starih proveni-

jencija BA59, BA60 i RO64 (43,3%, 50,0% i 53,3%). Za razliku od njih, provenijenciju HU42 karakterizirao je najveći postotkom preživljavanja (93,3%). Kod petogodišnjih provenijencija zabilježen je znatno veći postotak preživljavanja u provenijencijama BA61 i RS66 (85,2% i 80,4%) (Tablica 25).

Tablica 25. Srednja veličina preživljavanja za provenijencije Kakanj (BA), Medvednica (HR), Fruška gora (RS) i Debeli Lug (RS).

Provenijencija	Kakanj	Medvednica	Fruška gora	Debeli Lug	Sredina
Šestogodišnje provenijencije					
HR24	87,3	87,3	86,0	96,0	89,2
HR25	84,0	98,7	90,3	92,7	91,4
BA30	73,3	96,7	92,0	98,3	90,1
HU42	85,3	95,3	94,7	98,0	93,3
DE47	82,7	94,7	92,3	94,3	91,0
DE48	74,0	92,0	96,0	90,3	88,1
DE49	90,7	94,0	88,7	94,0	91,9
Petogodišnje provenijencije					
BA59	43,3	75,3	86,0	84,0	72,2
BA60	50,0	70,0	84,7	78,7	70,9
BA61	75,3	81,3	90,0	94,0	85,2
RO63	75,7	64,7	76,0	82,3	74,7
RO64	53,3	80,0	78,0	90,0	75,3
RS66	72,0	79,3	80,3	90,0	80,4
RS68	71,0	64,7	78,0	90,3	76,0

Tablica 26. Dvoulazna ANOVA za visinski rast sa regresijom za šestogodišnje i petogodišnje provenijencije.

Variranje	Stupnjeva slobode	Suma kvadrata	Sredina kvadrata	F < P	% of SS
Šestogodišnje					
Provenijencija (P)	6	1413,13	235,52	<0,001	33,5
Mjesto (S)	3	2141,12	713,71	<0,001	50,7
P × S	18	668,96	37,16	<0,001	15,8
P × S regresija	6	375,99	62,66	ns	(56,2)
Pogreška	12	292,97	24,41		(43,8)
Ukupno	27	4223,21			100,0
Petogodišnje					
Provenijencija (P)	7	1122,81	160,40	<0,001	28,3
Mjesto (S)	3	1530,25	510,08	<0,001	38,5
P × S	21	1317,83	62,75	<0,001	33,2
P × S regresija	7	163,57	23,37	ns	(12,4)
Pogreška	14	1154,26	82,45		(87,6)
Ukupno	31	3970,89			100,0

Legenda: ns – bez značajnosti na razini $p < 0.05$.

Rezultati stabilnosti dobiveni Finlayovom i Wilkinsonovom linearnom regresijskom analizom iz ovog istraživanja pokazali su značajan učinak ($p < 0,001$) na rast visine sadnica u obje dobne skupine, što je vjerojatno rezultat razlika u genetskoj strukturi ispitivanih provenijencija (Tablica 26). Značajni učinci interakcije mjesta ($p < 0,001$) i provenijencija na mjestu ($p < 0,001$) u obje dobne skupine pokazuju visoku fenotipsku plastičnost rasta visine i postojanje genetske varijacije u plastičnom odgovoru na uvjete okoline. Ovo je u suglasju s rezultatima drugih istraživanja sa parametrima rasta kod provenijencija bukve (Jezbec i sur. 2007; Ivanković i sur. 2011). Što se tiče linearnog regresijskog modela, regresijska linija nije bila značajna u šestogodišnjih i petogodišnjih provenijencija, vjerojatno zato što su različita okruženja bila pod utjecajem različitih čimbenika (Alia i sur. 2010). Dijeljenje ukupnog zbroja kvadrata (SS) pokazalo je da je učinak mjesta bio dominantan izvor varijacije u obje dobne skupine provenijencija (50,7% i 38,5%). Pojam interakcije objasnio je 15,8% i 33,2% ukupne varijacije kod provenijencija u starosti od šest i pet godina. Veći zbroj kvadrata PS u usporedbi s učincima provenijencija (28,3%) zabilježen je u "mlađoj" skupini provenijencija, a to ukazuje na veće razlike u odgovoru provenijencije na okoliš nego u "starijoj" skupini provenijencija (Rezene i sur. 2014). Regresijski koeficijenti za većinu provenijencija nisu bili značajno različiti od zajedničkog ($b=1,0$), osim za provenijencije HR24 (0,158) i BA59 (1,371) (Tablica 27). Provenijencija HR24 pokazala je konstantne razlike u okolini, s vrlo malim promjenama srednje visine, unatoč značajnim promjenama u okruženju. To znači da je ta provenijencija bila obilježena natprosječnim rastom visine uz niski utjecaj okoliša, ali se pokazala neosjetljivom na promjene u okolišu i sa relativno malim rastom visine i u uvjetima visok prinosnih okolina. Suprotno tome, imamo još jednu provenijenciju iz Hrvatske (HR25) koja pokazuje suprotan oblik prilagodbe. Ovu provenijenciju karakterizira visoka prosječna visina biljke i regresijski koeficijent veći od 1,0 (1,454), što ukazuje na bolji odziv na okolinu od prosječnog kada se nađe u povoljnom okruženju, ali je lošiji od prosječnog odziva u nepovoljnom okruženju (ispod prosječne stabilnosti). U "mlađoj" skupini provenijencija, provenijencije BA59 (1,371), BA61 (1,492) i RS66 (1,345) pokazuju sličan tip odgovora. U tim provenijencijama male promjene u okolišu izazivale su velike promjene u visini stabla

(Finlay i Wilkinson 1963). Stoga se te provenijencije mogu opisati kao posebno prilagođene visokoproizvodnim okruženjima. Provenijencija iz Mađarske (HU42) okarakterizirana je natprosječnom visinom i regresijskim koeficijentom blizu 1.0 (0,959) koji pokazuje prosječnu stabilnost u svim sredinama. To ukazuje na to da je odgovor ove provenijencije u različitim okruženjima jednak prosječnom odgovoru svih provenijencija u pokusu. Drugim riječima, ukazuje na opću prilagodljivost. Konačno, provenijencije RO63, RO64 i RS69 karakterizirane su nižim prosječnim srednjim visinama i regresijskim koeficijentom nižim od 1.0 (0,600, 0,811 i 0,659), što ukazuje na slabu prilagodljivost na svim pokusima koji su analizirani.

Tablica 27. Srednja visina provenijencija, nagib regresije za provenijencije, indeks mjesta i standardna pogreška nagiba.

Provenijencija	Srednja visina (cm)	Nagib	Standardna pogreška
Šestogodišnje provenijencije			
HR24	96,93	0,158 *	0,122
HR25	103,39	1,454	0,326
BA30	103,63	0,833	0,250
HU42	97,67	0,959	0,209
DE47	85,37	1,398	0,131
DE48	84,90	0,867	0,390
DE49	93,32	1,331	0,287
Petogodišnje provenijencije			
BA59	78,61	1,371 *	0,011
BA60	79,91	0,808	0,720
BA61	77,63	1,492	1,230
RO63	66,14	0,600	0,444
RO64	66,29	0,811	0,518
RS66	82,27	1,345	0,405
RS68	76,11	0,913	0,578
RS69	69,55	0,659	0,147

Legenda: * - nagib koji se značajno razlikuje od 1,00.

Adaptabilnost prema AMMI modelu je slaba regresija, koja je objasnila sa 15,8% i 33,2% varijabilnosti provenijencije u interakciji, a tako je AMMI analiza pokazala da je 62,2% i 78,7% PS interakcije kod šestogodišnjih i petogodišnjih provenijencija (Tablica 28). Ovi rezultati su u suglasju s nalazima do kojih su došli Purchase i sur. (2000), koji su usporedili nekoliko postupaka analize stabilnosti i za-



Slika 6o. Šuma bukve i jele na Kozari

Tablica 28. Kombinirana ANOVA s AMMI modelom za rast visine između šestogodišnjih i petogodišnjih provenijencija.

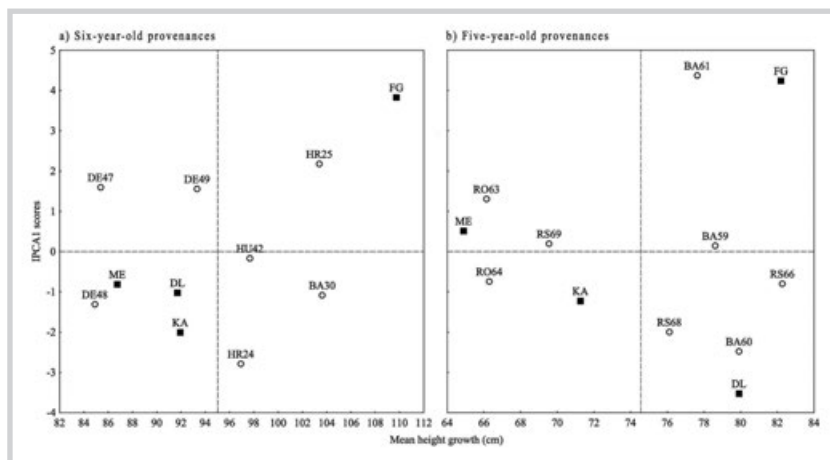
Izvor variranja	Stupnjevi slobode	Suma kvadrata	Sredina kvadrata	F vrijednost	% of P × S SS
Šestogodišnje					
Provenijencije (P)	6	1413,13	235,52		
Mjesto(S)	3	2141,12	713,71		
P × S	18	668,96	37,16		
IPCA 1	8	415,81	51,98	2,053 *	(62,2)
IPCA 2	6	157,80	26,30	1,103 ns	(23,6)
P × S ostatak	4	95,15	50,14		(14,2)
Ukupno	27	4223,21			
Petogodišnje					
Provenijencije (P)	7	1122,81	160,40		
Mjesto (S)	3	1530,25	510,08		
P × S	21	1317,83	62,75		
IPCA 1	9	1037,31	115,26	4,930 **	(78,7)
IPCA 2	7	197,90	28,27	1,711 ns	(15,0)
P × S ostatak	5	82,61	16,52		(6,3)
Ukupno	31	3970,89			

Legenda: * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; ns – bez značajnosti na razini $p < 0.05$.

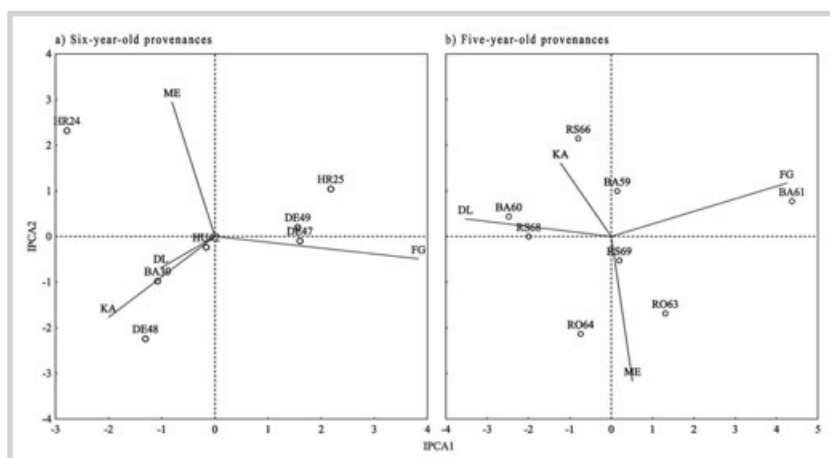
ključili da model AMMI analize daje adekvatna biološka i statistička objašnjenja interakcije GE za razliku od Finlay i Wilkinson regresijske analize. U AMMI1 biplotu, osi x predstavljaju glavne efekte (sredstva), a y-osi predstavljaju učinke interakcije (IPCA1) (Mirošavljević i sur. 2014). Slika 61 predstavlja AMMI1 biplot PCA os 1 naspram srednjeg visinskog rasta (cm) kod oba podrijetla i okolina. Slika ilustrira široku diskrepanciju između varijabilnosti okruženja i genotipova. Stabilne provenijencije (s manje GEI) su one koje imaju IPCA1 vrijednosti bliže nuli, bez obzira na njihov predznak. Najbolje provenijencije su one smještene na desnoj strani AMMI1 biplota - spoj IPCA1 na nuli i srednjoj visini. Štoviše, provenijencije koje se približavaju vertikalnoj referentnoj liniji na $IPCA1 = 0$ pokazuju veću relativnu stabilnost (Shafii i Price 1998). Što se tiče "starije" skupine bukovih provenijencija, na lijevoj strani AMMI1 biplota i ostalih provenijencija na desnoj strani, jasno je razdvajanje njemačkih provenijencija (DE47, DE48 i DE49) (Slika 61). Stoga se može zaključiti da su njemačke provenijencije pokazale manju prosječnu varijabilnost u uvjetima okoliša južne Europe (Balkanski poluotok). O sličnim rezultatima je izvijestio Višnjić (2010) koji je proveo istraživanje na 16 provenijencija u starosti od devet godina podrijetlom iz Bosne, Njemačke, Italije, Rumunjske i Slovenije. Autor je pokazao da bukove provenijencije iz južnog dijela svog prirodnog rasprostranjenja pokazuju bolji rast visine u odnosu na sjeverne provenijencije. Taj fenomen može biti rezultat snažne lokalne prilagodbe sjevernih provenijencija na uvjete okoliša na mjestu njihova podrijetla ili, možda prije, neprilagođenosti ekološkim uvjetima koji vladaju u južnoj Europi. Mađarska provenijencija HU42 obilježena je rezultatom na IPCA1 blizu nule i ima natprosječni rast srednje visine, što odražava opću prilagodbu ispitivanim sredinama. Prema Alia i sur. (2010), postojanje provenijencija koje bolje rastu u različitim okruženjima, ukazuje na to da treba biti oprezan u nekim generalizacijama zaključaka o lokalnoj prilagodbi kod bukve. Pozicija pokusa na Fruškoj gori bila je sasvim različita od pozicija sa drugim pokusima zbog velikog interakcijskog rezultata (+3,83). Ostali pokusi imali su manje i negativne interakcijske rezultate. Što se tiče "mlađe" skupine provenijencija, IPCA1 vrijednosti koje su bile blizu nule pokazale su provenijencije BA59 i RS69, iako je njihov položaj u AMMI1 biplotu bio na suprotnim stranama duž x-osi (slika 61). Pokus Fruška gora imao je najveći

pozitivni (+4,42) a Debeli Lug najveći negativni rezultat (-3,53), u usporedbi s ostalim pokusima koji su pokazivali niže vrijednosti interakcijskih rezultata. AMMI₂ biplot (IPCA₁ prema IPCA₂ biplotu) pokazuje veličinu interakcija svake provenijencije i okoliša (Slika 3). Okoliš s dugim vektorima imao je veći utjecaj na određivanje provenijencije interakcijom s mjestom i okruženjima i sa kratkim vektorima manje su doprinijeli PS (Farshadfar i sur. 2012). Također, kutovi između ekoloških vektora u biplotu pokazuju fenotipsku korelaciju između sredina (Mohammadi i Amri 2011). Manji kut između vektora interakcije ukazuje na veću sličnost u odgovoru interakcije (Babić i sur. 2010). Naši su rezultati pokazali da pokusi Fruška gora (RS) i Medvednica (HR) imaju najveći utjecaj na određivanje PS u obje dobne skupine provenijencija. Također, manji kut između ekoloških vektora pokusa Kakanj (BA) i Debeli Lug (RS) ukazuje na veću fenotipsku povezanost između tih okolina, posebno za šestogodišnje provenijencije. Visoko pozitivno korelirani vektori ukazuju na to da su provenijencije imale slične reakcije i rangove položaja kod ta dva pokusa. Nasuprot tome, nekorelirani vektori (kutovi koji se približavaju 90°) ili visoko negativno korelirani vektori (kutovi koji se približavaju 180°) upućuju na to da provenijencije različito reagiraju u pokusima (Murillo 2001). Procesivna studija za pokus Fruška Gora pokazala je snažnu negativnu korelaciju s vektorima drugih ispitivanih pokusa. Potvrdomza okruženja i sa IPCA vrijednostima istog znaka imamo pozitivnu interakciju, što ukazuje na prilagodbu provenijencija na te okoline i suprotno (Kim i sur. 2008). Također, provenijencije pozicionirane bliže porijeklu biplota imaju veću stabilnost (Miroslavljević i sur. 2014). U "starijoj" skupini, provenijencije DE₄₇, DE₄₉ i HR₂₅ su izrazile veliku interakciju s lokalitetom Fruška gora, a time i bolju prilagodbu ovom mjestu (Slika 62). Za razliku od njemačkih provenijencija, provenijencija HR₂₅ pokazala je natprosječno povećanje visine, pokazujući specifičnu prilagodljivost na staništa s visokim prinosima. S druge strane, provenijencije DE₄₈ i BA₃₀ pokazale su visoku interakciju s pokusom Kakanj. Položaj Mađarske provenijencije HU₄₂ bliže podrijetlu biplota ukazuje na veću stabilnost ove provenijencije, što je već uočeno pomoću AMMI₁ biplota i linearne regresijske analize. Od provenijencija koje pripadaju "mlađoj" skupini, provenijencija BA₆₁ pokazala je visoku interakciju s Fruškom gorom, dok Rumunjske

provenijencije RO63 i RO64 s Medvednicom, a provenijencija BA60 i RS68 s Debelim Lugom i BA59 i RS66 s pokusom Kakanj, što ukazuje na njihovu usku prilagodljivost na određena staništa (slika 62).



Slika 61. AMMI 1 dvostruki ulaz za srednje visine (cm) i IPCA 1 za testirane provenijencije u četiri okoliša, između: a. šestogodišnjih i b. petogodišnjih provenijencija. Mjesta pokusa označena su crnim kvadratićem, a provenijencije kružićem, tablica 24. Vertikalna vrijednost predstavlja srednju vrijednost pokusa, a horizontalna IPCA = 0.



Slika 62. Interakcija na paru za model AMMI2, sa visinskim rastom: a. šestogodišnje provenijencije i b. petogodišnje provenijencije. Provenijencije su prikazane kružićem, tablica 24.

Utjecaj interakcije provenijencija x mjesto pokusa u svjetlu utjecaja klimatskih promjena na bukvu

Predložena su dva općenita pristupa za rješavanje genotipskih interakcija s okolišem (Raymond i Namkoong 1990; Zas i sur. 2004). Prvi pristup je definiranje uzgojnih zona s relativno ravnomjernim utjecajem na genotipove, a zatim je potrebno odabrati najbolje, posebno prilagođene genotipove za svaku zonu neovisno (McKeand i sur. 1990; Baltunis i sur. 2010). Drugi je pristup pronaći stabilne genotipove i koristiti ih u različitim sredinama (Finlay i Wilkinson 1963). Međutim, stabilnost sama po sebi nije nužno pozitivan čimbenik i poželjna je samo kada je povezana s visokim srednjim prinosom (Adujna i sur. 2011). Provedeno istraživanje sa provenijencijama bukve je pokazalo da je Mađarska provenijencija Valkonya (HU42) pokazala prosječnu stabilnost u odnosu na ispitana okruženja, kao i natprosječni rast srednje visine. Ta je provenijencija također pokazala najveći postotak preživljavanja. Dakle, provenijencija HU42 mogla bi osigurati kompromis između maksimiziranja rasta u jednom okruženju i osiguravanja otpornosti u čitavom nizu okruženja. Međutim, selekcija za općenito prilagođene provenijencije na temelju ukupne učinkovitosti i stabilnosti na različitim mjestima smanjila bi genetsku raznolikost (Zas i sur. 2004) i time smanjila kapacitet vrsta da bi se mogle prilagoditi tekućim klimatskim promjenama (McLachlan i sur. 2007). Iz tog razloga, uvođenje novih provenijencija trebalo bi promatrati kao nadopunjavanje lokalnih izvora sjemena, a nikada kao zamjenu lokalne provenijencije. Na takav način, sposobnost lokalnih populacija može se pojačati kroz protok gena i promjene u genetskom sastavu (Lenormand 2002). Nadalje, prisutnost povećane genetske raznolikosti mogla bi osigurati brži odziv na brzu klimatsku promjenu, što će omogućiti da šumsko drveće opstane, prilagodi se i evoluiru u novim sredinama (Koskela i sur. 2007). Provenijencije HR25 i BA61 mogu se posebno prilagoditi visokoučinkovitim okruženjima, jer su pokazivale najveći rast visine u najpovoljnijim uvjetima. Ovi dokazi pokazuju visok postotak preživljavanja.

Stojnić i sur. (2013a) su također pokazali da je provenijencija HR25, koja raste u pokusu Fruška gora, pokazala sličan uzorak u radialnom prirastu i anatomskoj strukturi drveta kao kod lokalne provenijencije, što ukazuje na visoki potencijal ove provenijencije na prilagodbu



Slika 63. Šuma bukve i jele sa srijemušem na Zelengori

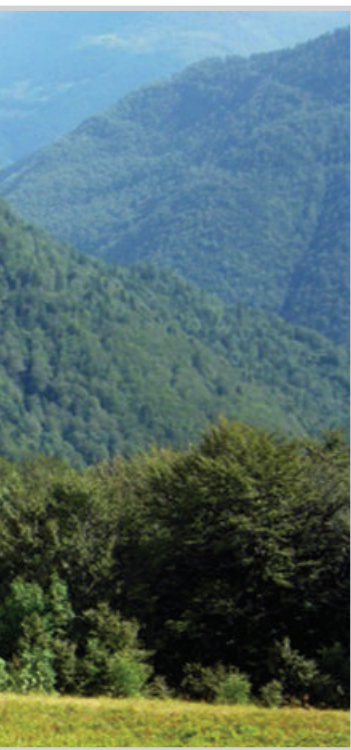
svoje drvene anatomske varijable na te okolinske uvjete. Ipak, zbog slabe stabilnosti, varijabilnost provenijencija HR25 i BA61 može se smanjiti pod utjecajem projiciranog globalnog zatopljenja, zbog pogoršanja uvjeta za rast bukve u jugoistočnoj Europi (Von Wühlisch 2004). Stoga bi donosioci odluka trebali odlučiti hoće li favorizirati provenijencije koje su najbolje prilagođene na sadašnje uvjete ili one na očekivane buduće klimatske uvjete (Lindner 2007). Na primjer, provenijencije koje zauzimaju mjesta koja karakteriziraju određeni klimatski uvjeti, za koje se očekuje da će biti slični klimi drugih mjesta u budućnosti (temeljeni na predviđanjima klimatskog modela), trebaju se smatrati izvorima kandidata za sakupljanje sjemena posvećenih tim mjestima u budućnost (Lindneri sur. 2008). Lindner i sur. (2010) vjeruju da bukove populacije iz južnih zemljopisnih širina mogu biti vrijedan izvor peluda u smislu povećanja lokalne prilagodbe na razini vrsta. Projekcija klimatskih promjena ne samo da smanjuje produktivnost bukovih sastojina nego i povećava smrtnost u pojedinim područjima (Eilmanni sur. 2014). Zbog globalnog zatopljenja bukva se više ne može prilagoditi skupu uvjeta okoline u

danom prirodnom rasponu i stoga bi mogla ispadati izvan svoje klimatske niše (Bellard i sur. 2012). Stojanović i sur. (2013) pokazali su da se, u usporedbi sa sadašnjim rasprostriranjem bukve u Srbiji, do 90% bukovih šuma može nalaziti izvan bioklimatskih niša od 20. stoljeća do kraja 21. stoljeća. Stoga je osnovna važnost u osnivanju novih šuma s genotipovima i/ili provenijencijama iste vrste koje su bolje prilagođene promjenjivim uvjetima (Wortemann i sur. 2011). Rezultati ovog istraživanja dokazali su da je hrvatska provenijencija (HR24) bila prilično neosjetljiva na promjene u okolišu, što pokazuje potencijal proizvodnje iznad prosječnog rasta visine u niskim prinosima okoliša. Ovaj rezultat potvrđuje nalaz Stojnića (2013b), koji je slijedio varijabilnost određenih fizioloških parametara u dva pokusa bukve (Fruška gora i Debeli Lug), tijekom dvije vegetacijske sezone (mokro i suho). Autor je izvijestio da, unatoč smanjenju razmjene



Slika 64. Šuma bukve ispod vrha Matorac na Vranici

plinova u bukovoj mladosti tijekom sušnog stresa, provenijencija HR24 pokazuje veće stope vodljivosti i netto fotosinteze u odnosu na druge provenijencije. Štoviše, ova provenijencija pokazala je veću učinkovitost korištenja vode u usporedbi s ostalim provenijencijama uključenim u to istraživanje. Sposobnost biljaka da se prilagode različitim uvjetima okoline izravno ili neizravno je povezana s njihovim mogućnostima prilagodbe fotosintetskog kapaciteta kako bi se uskladile s tim uvjetima (Athanasiou i sur. 2010), a parametri razmjene plina važni su pokazatelji vitalnosti i konkurentnosti vrsta ili pojedinačnih genotipova na određenom staništu (Aranda i sur. 1996). Slično tome, učinkovitost korištenja vode smatra se važnom komponentom u procjeni otpornosti biljke na sušu (Blum 2009). Imajući na umu ove rezultate, vjerojatno je da bi se provenijencija HR24 mogla učinkovito koristiti u programima pošumljavanja suhih mjesta u Europi, posebno u južnoj Europi. Czajkowski i Bolte (2005) preporučili su uvođenje provenijencija prilagođenih na sušu kako bi se smanjila osjetljivost srednjoeuropskih bukovih sastojina na sušu.



Ipak, prije donošenja preporuka o prijenosu sjemena, potrebno je ovo razmotriti kroz meta-analizu svih postojećih ispitivanja provenijencija bukve (Lindner i sur. 2008). Nadalje, u ovoj ranoj razvojnoj fazi, rast visine ne odražava u potpunosti potencijal rasta provenijencija i učinka lokalnog okoliša na provenijencije. Nekoliko je autora pokazalo da rano određivanje rasta može biti pouzdano za predviđanje interakcije GE u zreloj dobi (Hogberg i Karlsson 1998; Hannerz i sur. 1999; Gwaze i sur. 2001).

Slično, Muhs i sur. (2010) smatraju da se potencijal rasta bukve može pouzdano procijeniti tek nakon 60 godina terenskih istraživanja. Zbog toga je prerano doći do zaključka o potencijalu provenijencije (Von Wühlisch 2004). Umjesto toga, potrebno je nastaviti sa dugoročnim praćenjem rasta i razvoja biljaka u pokusu.

10. BIOKEMIJSKA VARIJABILNOST OBIČNE BUKVE

10.1 Izoenzimska varijabilnost prirodnih populacija obične bukve u Bosni i Hercegovini

Kvesić i sur. (2014) proveli su, primjenom znanstveno prihvaćene analize izoenzima, istraživanje u osam prirodnih populacija obične bukve u Bosni i Hercegovini (Tablica 29).

Tablica 29. Osnovni podaci o istraživanim populacijama bukve u Bosni i Hercegovini

Populacija	Lokalitet	Nadmorska visina (m)	Geografska duljina	Geografska širina	Prosječna temperatura		Prosječne padaline u mm		Vegetacijski period u danima
					godišnja	između IV. – IX.	godišnje	između IV. – IX.	
Čemerno	Čemerno	1290	43° 14' 49"	18° 36' 37"	6,0	11,5	1904	658	128
Dinara	Crni lug	886	44° 03' 33"	16° 33' 09"	8,2	13,9	1356	558	166
Drvar	Jadovnik	926	44° 18' 04"	16° 24' 25"	9,4	15,5	1135	529	184
Igrište	Igrište	1005	44° 09' 26"	18° 55' 52"	9,4	13,6	1111	607	186
Posušje	Bosiljna	1289	43° 32' 53"	17° 28' 35"	9,4	14,8	1983	624	173
Sjemeć	Sjemeć	1103	43° 47' 45"	19° 08' 03"	5,3	11,3	925	522	126
Tešanj	Crni Vrh	503	44° 34' 39"	17° 58' 28"	9,6	15,9	1069	579	180
Velež	Grebak	1058	43° 44' 56"	18° 05' 32"	8,9	14,5	1771	621	173

Za analizu genetičke strukture uporabljeni su izoenzimski biljezi i interpretacija zimograma je prema protokolu koji je dao Konnert (2004) (Tablica 30).

Tablica 30. Enzimski sustavi, E.C. referentni broj, istraživani lokusi i broj alela

Enzimski sustav	E.C. referentni broj	Istraživani lokus	Broj alela
Phosphoglucose isomerase	5.3.1.9	<i>Pgi</i> – B	3 _i
Glutamate oxalacetate transminase	2.6.1.1	<i>Got</i> – A _i , – B _i	3 _i , 3 _i
Acotinase	4.2.1.3	<i>Aco</i> – A _i , – B _i	3 _i , 4 _i
Phosphoglucomutase	2.7.5.1	<i>Pgm</i> – A _i	4 _i
Menadion reductase	1.6.99.2	<i>Mnr</i> – A _i	5 _i
Isocitrate dehydrogenase	1.1.1.42	<i>Idh</i> – A _i	3 _i
Malatdehidrogenase	1.1.1.37	<i>Mdh</i> – B _i , – C _i	5 _i , 2 _i
6Phosphogluconate dehydrogenase	1.1.1.44	<i>6-Pgdh</i> – A _i , – B _i , – C _i	3 _i , 2 _i , 4 _i
Shikimate dehydrogenase	1.1.1.25	<i>Sdh</i> – A _i	3 _i
Peroxidase	1.11.1.7	<i>Per</i> – A _i , – B _i	2 _i , 3 _i
Ukupno	10	16	52



Slika 65. Šuma bukve sa medvjedom ljeskom na planini Velež

Analizirano je deset enzimskih sustava, koji su pokazali polimorfnost genskih lokusa (Tablica 30). Za svaku od osam istraživanih populacija urađena je statistička analiza za genotipove i genske frekvencije, za svih 16 istraživanih genskih lokusa. Stupanj genetičke varijabilnosti unutar i između populacija je određen uz pomoć različitih genetičkih parametara kao što su:

- genetic multiplicity: A/L = prosječan broj alela po lokusu i G/L = prosječan broj genotipova po lokusu
- genetic diversity: (v_p) = gene pool raznolikost; iv_{gam} = multilokusna raznolikost (Gregorius 1986);
- heterozigotnost (H_{st} = stvarna i H_{te} = teoretska heterozigotnost (Nei 1972);
- fiksacijski indeks
- subpopulacijska diferencijacija (D_j), Gregorius i Roberds (1986).

Statistička analiza je urađena uz pomoć softverskog paketa "SAS macros" (MACGEN - Stauber i Hertel 1997: <http://www.mol.schuttle.de/wspc/genetik1.htm>).

Tablica 31. Alelne frekvencije u %

Gen lokusi	Aleli	Čemerno	Dinara	Drvar	Igrište	Posušje	Sjemeč	Tešanj	Velež
Pgi	B1	0,0000	0,0000	0,0111	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
	B2	0,9800	0,9796	0,9778	0,9900	1,0000	0,9900	0,9900	1,0000
	B3	0,0200	0,0204	0,0111	0,0100	0,0000	0,0100	0,0100	0,0000
Got	A1	0,2800	0,1837	0,3140	0,1667	0,3500	0,1915	0,1400	0,1304
	A2	0,7200	0,8163	0,6860	0,8333	0,6500	0,8085	0,8600	0,8696
Got	B1	0,0000	0,0102	0,0227	0,0000	0,0000	0,0100	0,0000	0,0000
	B2	0,2600	0,2347	0,1250	0,2300	0,1837	0,2800	0,3600	0,2100
	B3	0,7400	0,7551	0,8523	0,7700	0,8163	0,7100	0,6400	0,7900
Aco	A1	0,0000	0,0000	0,0114	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
	A2	0,9000	0,9468	0,9432	0,9100	0,8800	0,9600	0,9200	0,9600
	A3	0,0000	0,0106	0,0114	0,0000	0,0200	0,0000	0,0100	0,0000
	A4	0,1000	0,0426	0,0341	0,0900	0,1000	0,0400	0,0700	0,0400
Aco	B2	0,2800	0,1630	0,1705	0,1400	0,3000	0,1000	0,2700	0,1000
	B3	0,6800	0,8261	0,8068	0,8300	0,6900	0,8800	0,6800	0,8800
	B4	0,0400	0,0109	0,0227	0,0300	0,0100	0,0200	0,0500	0,0200
Pgm	A1	0,0000	0,0000	0,0000	0,0100	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
	A2	0,1100	0,1400	0,1364	0,0600	0,0200	0,0400	0,0600	0,0200
	A3	0,8900	0,8400	0,8636	0,8900	0,9800	0,9600	0,9000	0,9700
	A4	0,0000	0,0200	0,0000	0,0400	0,0000	0,0000	0,0400	0,0100
Mnr	A1	0,0000	0,0102	0,0222	0,0100	0,0000	0,0500	0,0100	0,0100
	A2	0,0000	0,0102	0,0000	0,0000	0,0500	0,0000	0,0000	0,0000
	A3	0,9300	0,9388	0,9222	0,9700	0,9300	0,8700	0,9800	0,9600
	A4	0,0000	0,0102	0,0000	0,0000	0,0000	0,0200	0,0000	0,0000
	A5	0,0700	0,0306	0,0556	0,0200	0,0200	0,0600	0,0100	0,0300
Idh	A2	0,2800	0,2551	0,3333	0,3300	0,3200	0,2500	0,3800	0,1800
	A3	0,7100	0,7347	0,6444	0,6700	0,6800	0,7300	0,6100	0,8200
	A4	0,0100	0,0102	0,0222	0,0000	0,0000	0,0200	0,0100	0,0000
Mdh	B1	0,1400	0,0306	0,0341	0,0900	0,0400	0,0300	0,0700	0,1600
	B2	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0300	0,0000	0,0000	0,0000
	B3	0,7800	0,8571	0,8523	0,8200	0,9000	0,8500	0,8700	0,7600
	B4	0,0800	0,1122	0,1136	0,0900	0,0300	0,1000	0,0600	0,0800
	B5	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0200	0,0000	0,0000
Mdh	C1	0,1400	0,1633	0,1395	0,1300	0,1300	0,1000	0,1900	0,1633
	C2	0,8600	0,8367	0,8605	0,8700	0,8700	0,9000	0,8100	0,8367
6-Pgdh	A1	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0100	0,0000	0,0000	0,0000
	A2	0,9900	0,8878	0,8977	0,9600	0,9400	0,9600	0,9400	0,9500
	A4	0,0100	0,1122	0,1023	0,0400	0,0500	0,0400	0,0600	0,0500
6-Pgdh	B1	0,1100	0,0918	0,1477	0,0900	0,0800	0,1300	0,0900	0,0700
	B2	0,8900	0,9082	0,8523	0,9100	0,9200	0,8700	0,9100	0,9300

Tablica 31. Alelne frekvencije u %

Gen lokusi	Aleli	Čemerno	Dinara	Drvar	Igrište	Posušje	Sjemeč	Tešanj	Velež
6-Pgdh	C1	0,8200	0,8367	0,8182	0,8200	0,8700	0,9500	0,9200	0,8500
	C3	0,0400	0,0102	0,0227	0,0500	0,0300	0,0000	0,0100	0,0800
	C4	0,1200	0,1020	0,1023	0,1000	0,1000	0,0500	0,0600	0,0700
	C5	0,0200	0,0510	0,0568	0,0300	0,0000	0,0000	0,0100	0,0000
Sdh	A1	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0600	0,0000	0,0000	0,0000
	A2	0,0100	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0200	0,0000	0,0000
	A3	0,9700	0,9898	0,9659	0,9800	0,9400	0,9100	0,9700	0,9500
	A5	0,0200	0,0102	0,0341	0,0200	0,0000	0,0700	0,0300	0,0400
	A6	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0100
Per	A1	0,3776	0,3587	0,5116	0,3659	0,6071	0,3367	0,4583	0,3800
	A2	0,6224	0,6413	0,4884	0,6341	0,3929	0,6633	0,5417	0,6200
Per	B1	0,1100	0,2041	0,2778	0,1200	0,0800	0,1500	0,0800	0,1900
	B2	0,8200	0,7653	0,7111	0,8200	0,9100	0,8200	0,9000	0,7800
	B3	0,0700	0,0306	0,0111	0,0600	0,0100	0,0300	0,0200	0,0300

Alelna varijabilnost

Iz dobivenih alelnih frekvencija analiziranih lokusa vidljivo je da svih 16 analiziranih genskih lokusa pokazuju određeni stupanj polimorfnosti, mada u određenim populacijama genski lokus (*Pgi*) pokazuje monomorfizam, kao što je slučaj s populacijama Posušje i Velež. Za istraživanje genske lokuse alelne frekvencije pojavljivanja alela su date u tablici 31.

Također je iz tablice 31 primjetno pojavljivanje rijetkih alela u populacijama. U populaciji Drvar vidimo pojavljivanje rijetkog alela *Pgi-B1*. Alel *Aco-A1* se pojavljuje samo u populaciji Drvar. Tako možemo reći da se ova dva rijetka alela mogu povezati sa zapadnim rasprostriranjem bukve u Bosni i Hercegovini. Ovdje se ipak moramo osvrnuti i na alel *Aco-A3*, koji ima malo učešće



Slika 66. Tisa u šumi bukve i jele na planini Bjelašnici

pojavljivanja, a pretežito se javlja u populacijama zapadne Bosne, uz granicu s Hrvatskom, te u sjevernobosanskoj populaciji Tešanj. Pored rečenog, tu je i rijetki alel *Mnr-A2*, vezan za populacije Dinara i Posušje, te aleli *Mdh-B2*, *6-Pgdh-A1* i *Sdh-A1*, vezani za populaciju Posušje. Ovdje moramo spomenuti i rijetki alel *Sdh-A6* u populaciji Velež. Posebnu sliku učešća pojedinih alela daju genski aleli *Per-A1* i *A2*, gdje postoji specifičnost kod populacija Drvar i Posušje, sa većim učešćem alela *A1* u odnosu na *A2*, dok je u drugim populacijama situacija obrnuta.

Ovdje ne smijemo propustiti da naglasimo i pojavljivanje rijetkih alela u populacijama istočne Bosne, gdje se u populaciji Igrište javlja rijetki aleli u genskim lokusima *Pgm-A1*, *Mdh-B5* i *Sdh-A2*. Ovi rijetki aleli se mogu povezati s istočnim rasprostriranjem bukve u Bosni i Hercegovini.

Genetska raznolikost

Dobivene veličine za unutarpopulacijsku genetsku varijabilnost su predstavljene u tablici 32. Srednji broj alela po lokusu kretao se od 2,38 kod populacije Velež do 2,75 kod populacije Dinara. Inače, ova veličina je u izravnoj vezi s brojem analiziranih individua, ali smo broj analiziranih individua u ovom istraživanju ujednačili na 50. Tako dobivene visoke veličine za populacije Dinara i Drvar ne možemo povezati s brojem analiziranih individua. Interesantno je da je veličina prosječnog broja alela u lokusu kod populacija Dinara i Drvar vjerojatno izravno povezana s njihovim podrijetlom, koje je autohtono i povezano s glacijalnim pribježištem. Ostale populacije iz ovog istraživanja također pokazuju visoke vrijednosti ovog svojstva. Prosječan broj genotipova u lokusu je prilično visok u svim populacijama izuzev u populaciji Velež, a što može biti povezano s njenom pozicijom i specifičnim djelovanjem selekcijskih procesa i genetičkog drifta u njoj, kao submediteranskoj populaciji s relativnom izoliranošću.

Također smo analizirali stvarnu i teoretsku heterozigotnost. Stvarana je varirala od 0,19 kod populacije Velež do 0,25 kod populacije Čemerno. Veličina teoretske heterozigotnosti je kod sedam populacija veća od stvarne, što nam ukazuje na pojavu pozitivnih veličina fiksacijskog koeficijenta, odnosno na pojavu prisutnog inbri-

dinga u istraživanim populacijama (Tablica 32). Samo u populaciji Posušje smo našli manju teoretsku heterozigotnost, što upućuje na odsustvo inbridinga u toj populaciji.

Parametri genetičke varijabilnosti ukazuju na postojanje velike raznolikosti u učestalosti alela između osam populacija bukve u Bosni i Hercegovini. Tako je najveća raznolikost nađena u populaciji Drvar, koja je i najistočnija ($V_{gem} = 185,30$ i $V_p = 1,35$) (Tablica 33). Kod populacije Velež registrirana je jako mala veličina raznolikosti, značajno ispod prosjeka spram ostalih istraživanih populacija ($V_{gem} = 55,27$ i $V_p = 1,20$), mada se obzirom na poziciju te populacije očekivala veća vrijednost. Taj rezultat se može povezati sa specifičnim djelovanjem genetičkog drifta koji djeluje u toj rubnoj submediteranskoj populaciji. Ostale populacije imaju veličine raznolikosti veće od $V_{gem} = 66,80$, koja je registrirana u populaciji Sjemeć, do 173,88 u populaciji Čemerno (Tablica 33).

Tablica 32. Prosječan broj alela i genotipova u lokusu, stvarna heterozigotnost (H_{st}) i teoretska heterozigotnost (H_{te}), fiksacijski indeks

Populacija	Prosječan broj alela u lokusu A/L	Prosječan broj genotipova u lokusu G/L	Stvarna heterozigotnost H_{st}	Teoretska heterozigotnost H_{te}	Fiksacijski indeks
Čemerno	2,43	3,25	0,2506	0,2613	0,0298
Dinara	2,75	3,56	0,2280	0,2452	0,0533
Drvar	2,68	3,37	0,2415	0,2656	0,0679
Igrište	2,50	3,37	0,2192	0,2322	0,0694
Posušje	2,43	2,87	0,2349	0,2295	-0,0217
Sjemeć	2,56	3,18	0,2054	0,2199	0,0615
Tešanj	2,56	3,37	0,2149	0,2342	0,1009
Velež	2,37	2,93	0,1921	0,2099	0,0738

Tablica 33. Prikaz različitosti i veličine diferencijacije

Populacija	Raznolikost		Diferencijacija	Subpopulacijska diferencijacija
	V_{gem}	V_p	δ_T	Dj (%)
Čemerno	173,87	1,35	0,2639	4,49
Dinara	112,07	1,32	0,2478	3,20
Drvar	185,29	1,36	0,2686	5,70
Igrište	87,80	1,30	0,2346	3,13
Posušje	88,54	1,29	0,2319	7,58
Sjemeć	66,79	1,28	0,2221	4,94
Tešanj	103,94	1,30	0,2365	4,88
Velež	55,26	1,20	0,2121	4,97

Ako analiziramo rezultate genetičke diferenciranosti (δ_T) date u tablici 33 možemo primijetiti da se kod populacija diferencijacija kreće od 0,21 kod populacije Velež do 0,27 kod populacije Drvar, što je najveći raspon kod analiziranih populacija. Najveću srednju gene pool diferencijaciju unutar populacije (subpopulacije) (Dj) pokazuje populacija Drvar, sa 5,70% (Tablica 33), a najmanju populacija Igrište sa 3,20%. Srednja je vrijednost Dj 4,86% i označava među-populacijsku diferencijaciju u ovom istraživanju. Rezultat dobiven u ovom istraživanju pokazuje da od totalnoga genetičkog diverziteta 4,86% možemo pripisati diferencijaciji između populacija, a ostalih 95,14% alelnom variranju između jedinki u populaciji.

Provedenom biokemijskom analizom genetičke strukture osam populacija bukve, uz uporabu 16 izoenzimskih genskih lokusa, dobili smo značajne razlike.

Varijabilnost je kod nekih genskih lokusa velika, dok je kod nekih populacija samo za neke genske lokuse registriran monomorfizam.

Prosječni broj genotipova u lokusu kretao se od 2,8750 kod Posušja do 3,5625 kod populacije Dinara. Kada je u pitanju heterozigotnost, najveća je u populaciji Čemerno, a najmanja u populaciji Velež.

Neki od alela koji su registrirani predstavljaju rijetke alele, kao što je Pgi-B1, što je veoma cijenjeno kod kasnijih utvrđivanja podrijetla



Slika 67. Stare bukve na planini Zelengori

sjemeni i sadnog materijala, te predstavljaju specifične biljege tih sastojina. Pored važnosti za određivanje podrijetla reprodukcijskog materijala, jako su bitni i za uspješno provođenje mjera gospodarenja.

Negativne vrijednosti fiksacijskog indeksa u istraživanim sjemen-skim sastojinama su pokazatelj da se može slobodnije gospodariti istim, jer ne bi izgubile mnogo od svoga genetičkog potencijala za adaptaciju s obzirom da posjeduju dovoljno genetičke varijabilnosti, o čemu svjedoče sva istraživanja sjemenske sastojine, a mi smo takvu vrijednost registrirali u populaciji Posušje.

Genetska multilokusna raznolikost kretala se između 55,26 i 185,29 koju pokazuje populacija Drvar, a gene pool raznolikost je između 1,26 i 1,36.

Dobivena je srednja veličina diferencijacije za sve populacije, koja je prilično niska i iznosi $D_j = 4,86$. Ova veličina nam pokazuje udio ukupne raznolikosti, koji se može procijeniti na oko 95,14%. To je posljedica genetske raznolikosti među populacijama i unutar populacija, te varijabilnosti i slabe diferencijacije među populacijama. Najveću diferencijaciju ima populacija Posušje (7,58) što ukazuje na veliku stabilnost i homogenost te populacije spram drugih u ovom istraživanju.

Kako je ovim istraživanjem utvrđena samo djelomična genetička struktura bukve u Bosni i Hercegovini, potrebno je nastaviti sa daljnjim istraživanjima da bi se uradila genetička rajonizacija ove vrste. U tim poslovima posebnu pažnju treba posvetiti razgraničenju provenijencija (sjemenskih sastojina), kao i eksperimentalnoj rajonizaciji temeljenoj na pokusima provenijencija, kroz istraživanja ekološko-fizioloških svojstava.



Slika 68. Slike bukve i jele na planini Zelengori

10.2 Genetska diferencijacija europske obične bukve iz sjemenskih sastojina Bosne i Hercegovine

Istraživanje sjemenskih sastojina bukve je obavljeno prema priznatoj metodologiji za analize izoenzima (Ballian i sur. 2013), kako je ranije prikazano. Za analizu su upoprabljene bukve iz šest prirodnih populacija u Bosni i Hercegovini (Tablica 34), koje služe kao sjemenski objekti.

Tablica 34. Osnovni podaci o istraživanim populacijama bukve u Bosni i Hercegovini													
Populacija	Lokalitet	Nadmorska visina (m)	Geografska dužina	Geografska širina	Meteo stanica (za populaciju) i nadm. visina u m	Približna razdaljina između meteo stanice i populacije	Područje	Region	Prosječna temperatura u °C		Prosječne padaline u mm		Vegetacijski period u danima
									godišnja	Između IV. – IX.	godišnje	između. IV. – IX.	
Bihać	Risovac	657	44° 43' 11"	15° 59' 01"	Bihać (246)	10 km	Cazinska krajina	-	10,7	16,8	1347	586	204
Bugojno	Skrta nišan	729	43° 58' 24"	17° 30' 36"	Bugojno (562)	9 km	Srednje bosansko	Vranički	8,8	14,8	826	383	174
Busovača	Tisovac	624	44° 03' 11"	17° 50' 59"	Fojnica (584)	10 km	Srednje bosansko	Vranički	8,2	14,1	1234	522	165
Kakanj	Brnjic	646	44° 12' 09"	18° 04' 35"	Zenica (344)	25 km	Srednje bosansko	Sarajevsko-zenički	10,3	16,6	804	416	197
Olovo	Duboštica	959	44° 16' 50"	18° 18' 39"	Maoča (335)	12 km	Zavidovičko-tesličko	-	9,8	15,8	1183	642	183
Prenj	Rakovlazi	1158	43° 32' 24"	18° 01' 09"	Konjic (280)	12 km	Submediteransko planinsko	-	11,1	16,9	1404	496	205

Za analizu genetičke strukture uporabljeni su izoenzimski biljezi, i interpretacija zimograma je prema protokolu koji je dao Konnert (2004), a što je ranije prikazano. Statistička analiza je urađena uz pomoć softverskog paketa "SAS macros" (MACGEN – Stauber i Hertel 1997: <http://www.mol.schuttle.de/wspc/genetik1.htm>).

Tablica 35. Alelne frekvencije u %

Gen lokusi	Aleli	Bihać	Bugojno	Busovača	Kakanj	Olovo	Prenj
<i>Pgi</i>	<i>B1</i>	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0100	0,0000
	<i>B2</i>	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	0,9600	0,9900
	<i>B3</i>	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0300	0,0100
<i>Got</i>	<i>A1</i>	0,0500	0,2100	0,0918	0,0900	0,0600	0,2813
	<i>A2</i>	0,9500	0,7900	0,9082	0,9100	0,9400	0,6979
	<i>A3</i>	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0208
<i>Got</i>	<i>B1</i>	0,0000	0,0000	0,0000	0,0100	0,0000	0,0000
	<i>B2</i>	0,2300	0,1800	0,3100	0,3200	0,3500	0,3600
	<i>B3</i>	0,7700	0,8200	0,6900	0,6700	0,6500	0,6400
<i>Aco</i>	<i>A1</i>	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0100
	<i>A2</i>	1,0000	0,9688	0,9490	0,9700	0,9800	0,9500
	<i>A3</i>	0,0000	0,0104	0,0204	0,0000	0,0000	0,0000
	<i>A4</i>	0,0000	0,0208	0,0306	0,0300	0,0200	0,0400
<i>Aco</i>	<i>B2</i>	0,1400	0,1300	0,2347	0,1900	0,1300	0,1400
	<i>B3</i>	0,8500	0,8200	0,7653	0,7900	0,8100	0,8500
	<i>B4</i>	0,0100	0,0500	0,0000	0,0200	0,0600	0,0100
<i>Pgm</i>	<i>A2</i>	0,1500	0,0600	0,0500	0,0600	0,2700	0,0800
	<i>A3</i>	0,8500	0,9400	0,9500	0,9400	0,7300	0,9200
<i>Mnr</i>	<i>A1</i>	0,0200	0,0000	0,0000	0,0100	0,0300	0,0100
	<i>A2</i>	0,0000	0,0000	0,0000	0,0100	0,0000	0,0000
	<i>A3</i>	0,9100	1,0000	0,9800	0,9400	0,9200	0,9000
	<i>A4</i>	0,0000	0,0000	0,0000	0,0100	0,0000	0,0000
	<i>A5</i>	0,0700	0,0000	0,0200	0,0300	0,0500	0,0900
<i>Idh</i>	<i>A2</i>	0,3400	0,5000	0,3500	0,3000	0,2000	0,2700
	<i>A3</i>	0,6600	0,5000	0,6500	0,6900	0,7900	0,7300
	<i>A4</i>	0,0000	0,0000	0,0000	0,0100	0,0100	0,0000
<i>Mdh</i>	<i>B1</i>	0,0100	0,0300	0,1400	0,0600	0,0600	0,0200
	<i>B2</i>	0,0000	0,0000	0,0000	0,0300	0,0000	0,0000
	<i>B3</i>	0,9000	0,9100	0,6500	0,7800	0,8000	0,9100
	<i>B4</i>	0,0900	0,0600	0,2100	0,1300	0,1400	0,0700
<i>Mdh</i>	<i>C1</i>	0,3600	0,1531	0,2100	0,1900	0,2100	0,0816
	<i>C2</i>	0,6400	0,8469	0,7900	0,8100	0,7900	0,9184
<i>6-Pgdh</i>	<i>A1</i>	0,0300	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
	<i>A2</i>	0,7400	0,9300	0,9100	0,9500	0,9184	0,9900
	<i>A4</i>	0,2300	0,0700	0,0900	0,0500	0,0816	0,0100
<i>6-Pgdh</i>	<i>B1</i>	0,1100	0,1400	0,1100	0,0700	0,1100	0,0500
	<i>B2</i>	0,8900	0,8600	0,8900	0,9300	0,8900	0,9500
<i>6-Pgdh</i>	<i>C1</i>	0,7200	0,8900	0,8500	0,9100	0,8600	0,8700
	<i>C3</i>	0,0500	0,0100	0,1100	0,0100	0,0000	0,0600
	<i>C4</i>	0,1400	0,1000	0,0400	0,0500	0,1100	0,0400
	<i>C5</i>	0,0900	0,0000	0,0000	0,0300	0,0300	0,0300

Tablica 35. Alelne frekvencije u %							
Gen lokusi	Aleli	Bihać	Bugojno	Busovača	Kakanj	Olovo	Prenj
<i>Sdh</i>	A2	0,0000	0,0200	0,0000	0,0000	0,0100	0,0000
	A3	1,0000	0,9700	0,9500	0,9700	0,9800	0,9700
	A5	0,0000	0,0100	0,0500	0,0300	0,0100	0,0300
<i>Per</i>	A1	0,2917	0,4359	0,4796	0,4762	0,3111	0,4400
	A2	0,7083	0,5641	0,5204	0,5238	0,6889	0,5600
<i>Per</i>	B1	0,1735	0,1500	0,2000	0,0600	0,1400	0,1500
	B2	0,7551	0,8500	0,7900	0,9400	0,8200	0,7700
	B3	0,0714	0,0000	0,0100	0,0000	0,0400	0,0800

Alelna varijabilnost

Iz dobivenih alelnih frekvencija analiziranih lokusa vidljivo je da svih 16 analiziranih genskih lokusa pokazuju određeni stupanj polimorfnosti, mada u određenim populacijama genski lokus (*Pgi*) pokazuje monomorfizam, kao što je slučaj s populacijama Posušje i Velež. Za istraživanje genske lokuse alelne frekvencije pojavljivanja alela su date u tablici 35.

Također je iz tablice 35 primjetno pojavljivanje rijetkih alela u populacijama. U populaciji Drvar zabilježeno je pojavljivanje rijetkog alela *Pgi-B1*. Alel *Aco-A1* se pojavljuje samo u populaciji Drvar.



Slika 69. Šuma bukve na planini Mahnjači

Možemo reći da se ova dva rijetka alela mogu povezati sa zapadnim rasprostriranjem bukve u Bosni i Hercegovini. Ovdje se ipak moramo osvrnuti i na alel *Aco-A3*, koji ima malo učešće pojavljivanja, a pretežito se javlja u populacijama zapadne Bosne, uz granicu s Hrvatskom, te u sjevernobosanskoj populaciji Tešanj. Pored rečenog, tu je i rijetki alel *Mnr-A2*, vezan za populacije Dinara i Posušje, te aleli *Mdh-B2*, *6-Pgdh-A1* i *Sdh-A1*, vezani za populaciju Posušje. Ovdje moramo spomenuti i rijetki alel *Sdh-A6* u populaciji Velež. Posebnu sliku učešća pojedinih alela daje genski alel *Per-A1* i *A2*, gdje imamo specifičnost kod populacija Drvar i Posušje, sa većim učešćem alela *A1* u odnosu na *A2*, dok je u drugim populacijama situacija obrnuta.

Ovdje ne smijemo propustiti da naglasimo i pojavljivanje rijetkih alela u populacijama istočne Bosne, gdje u populaciji Igrište imamo rijetki alel u genskom lokusu *Pgm-A1*, *Mdh-B5* i *Sdh-A2*. Ovi rijetki aleli se mogu povezati s istočnim rasprostriranjem bukve u Bosni i Hercegovini.

Genetska raznolikost

Dobivene veličine za unutarpopulacijsku genetsku varijabilnost su predstavljene u tablici 36. Srednji broj alela po lokusu kretao se od 2,1875 kod populacija Bugojno i Busovača do 2,5625 kod populacije Kakanj. Inače, ova veličina je u izravnoj vezi sa brojem analiziranih individua, ali smo broj analiziranih individua u ovom istraživanju ujednačili na 50. Interesantno je da je veličina prosječnog broja alela u lokusu kod populacija Bugojno i Busovača vjerojatno izravno povezana s njihovim podrijetlom, koje je autohtono, i povezano s glacijalnim pribježištem. Ostale populacije iz ovog istraživanja također pokazuju visoke vrijednosti ovog svojstva. Prosječan broj genotipova u lokusu je prilično visok u svim populacijama, izuzev u populacijama Busovača i Bugojno, a što može biti povezujemo s njihovom pozicijom i specifičnim djelovanjem selekcijskih procesa i genetičkog drifta u njima, jer su dug vremenski period pod djelovanjem čovjeka.

Također smo analizirali stvarnu i teoretsku heterozigotnost. Stvarna je varirala od 0,1988 kod populacije Bugojno do 0,2905 kod populacije Busovača. Veličina teoretske heterozigotnosti je kod pet populacija veća od stvarne, što nam ukazuje na pojavu pozitivnih veličina fiksacijskog koeficijenta, odnosno na pojavu prisutnog inbri-

dinga u istraživanim populacijama (Tablica 36). Samo u populaciji Busovača smo našli manjuteoretsku heterozigotnost, što upućuje na odsustvo inbridinga u toj populaciji.

Tablica 36. Prosječan broj alela i genotipova u lokusu, stvarna heterozigotnost (H_{st}) i teoretska heterozigotnost (H_{te}), fiksacijski indeks

Populacija	Prosječan broj alela u lokusu A/L	Prosječan broj genotipova u lokusu G/L	Stvarna heterozigotnost H_{st}	Teoretska heterozigotnost H_{te}	Fiksacijski indeks
Bihać	2,50	3,06	0,2276	0,2546	0,0992
Bugojno	2,18	2,75	0,1988	0,2131	0,0395
Busovača	2,18	2,68	0,2905	0,2525	-0,1155
Kakanj	2,56	3,06	0,2093	0,2153	0,0420
Olovo	2,50	3,25	0,2387	0,2453	0,0324
Prenj	2,50	3,00	0,2188	0,2243	-0,0031

Tablica 37. Prikaz različitosti i veličine diferencijacije

Populacija	Raznolikost		Diferencijacija	Subpopulacijska diferencijacija
	V_{gem}	$V_p(n_e)$	δ_T	Dj (%)
Bihać	162,00	1,34	0,2572	8,28
Bugojno	63,27	1,27	0,2154	5,05
Busovača	158,19	1,33	0,2551	5,59
Kakanj	65,63	1,27	0,2155	4,36
Olovo	116,19	1,32	0,2478	6,14
Prenj	82,64	1,28	0,2266	5,41

Parametri genetičke varijabilnosti ukazuju na postojanje velike raznolikosti u učestalosti alela između osam populacija bukve u Bosni i Hercegovini. Tako je najveća raznolikost nađena u populaciji Bihać, koja je i najistočnija ($V_{gem} = 162,00$ i $V_p = 1,34$) (Tablica 37). Kod populacije Bugojno registrirana jako mala veličina raznolikosti, značajno ispod prosjeka spram ostalih istraživanih populacija ($V_{gem} = 63,27$ i $V_p = 1,27$), mada se obzirom na poziciju te populacije očekivala veća vrijednost. Taj rezultat se može povezati sa specifičnim djelovanjem genetičkog drifta koji djeluje u toj rubnoj submediteranskoj populaciji. Ostale populacije imaju veličine raznolikosti veće od $V_{gem} = 65,63$, koja je registrirana u populaciji Kakanj, do 158,198 u populaciji Busovača (Tablica 37).

Ako analiziramo rezultate genetičke diferenciranosti (δ_T) date u tablici 37 možemo primijetiti da se kod populacija diferencijacija kre-

će od 0,2154 kod populacije Bugojno i njoj bliske populacija Kakanj sa 0,2155, do 0,2572 kod populacije Bihać, što je najveći raspon kod analiziranih populacija. Najveću srednju gene pool diferencijaciju unutar populacije (subpopulacije) (Dj) pokazuje populacija Bihać, sa 8,28% (Tablica 37), a najmanju populacija Kakanj sa 4,36%. Srednja je vrijednost Dj označava međupopulacijsku diferencijaciju u ovom istraživanju. Rezultat dobiven u ovom istraživanju pokazuje da od totalnoga genetičkog diverziteta 5,80% možemo pripisati diferencijaciji između populacija, a ostalih 94,20% alelnom variranju između jedinki u populaciji.

Provedenom biokemijskom analizom genetičke strukture šest populacija bukve, uz uporabu 16 izoenzimskih genskih lokusa dobili smo značajne razlike.

Varijabilnost je kod nekih genskih lokusa velika, dok je kod nekih populacija samo za neke genske lokuse registriran monomorfizam.

Neki od alela koji su registrirani predstavljaju rijetke alele, kao što je Pgi-B1, što je veoma cijenjeno kod kasnijih utvrđivanja podrijetla sjemena i sadnog materijala, te predstavljaju specifične biljege tih sastojina. Pored važnosti za određivanje podrijetla reprodukcijanskog materijala, jako je bitno i za uspješno provođenje mjera gospodarenja.

Negativne vrijednosti fiksacijskog indeksa u istraživanim sjemen-skim sastojinama su pokazatelj da se može slobodnije gospodariti istim, jer ne bi izgubile mnogo od svoga genetičkog potencijala za adaptaciju s obzirom da posjeduju dovoljno genetičke varijabilnosti, o čemu svjedoče sva istraživanja sjemenske sastojine, a mi smo takvu vrijednost registrirali u populaciji Posušje.

Dobivena je srednja veličina diferencijacije za sve populacije, koja je prilično niska i iznosi $Dj = 5,80$. Ova veličina nam pokazuje udio ukupne raznolikosti, koji se može procijeniti na oko 94,20%. To je posljedica genetske raznolikosti među populacijama i unutar populacija, te varijabilnosti i slabe diferencijacije među populacijama. Najveću diferencijaciju populacija ima Bihać, što ukazuje na veliku stabilnost i homogenost te populacije spram drugih u ovom istraživanju.

Kako je ovim istraživanjem utvrđena samo djelomična genetička struktura bukve u Bosni i Hercegovini, potrebno je nastaviti sa daljnjim istraživanjima da bi se uradila genetička rajonizacija ove vrijedne vrste. U tim poslovima posebnu pažnju treba posvetiti razgraničenju provenijencija (sjemen-skih sastojina), kao i eksperimentalnoj rajoni-

zaciji temeljenoj na pokusima provenijencija, kroz istraživanja ekološko-fizioloških svojstava.

Na temelju dobivenih rezultata prethodna dva istraživanja moglo bi se zaključiti da je za genetičku varijabilnost i razlike između populacija odgovorna i postglacijalna migracija, o čemu piše više autora (Comes i Kadereit 1998; Taberlet i sur. 1998; Hewitt 1999, 2000;



Slika 70. Konverzija bukovih panjača u visoku šumu na Grmeču

Cruzan i Templeton 2000; Willis i Whittaker 2000; Stewart i Liste 2001; Petiti sur. 2002; Taberlet i Cheddadi 2003; Lascoux i sur. 2004, Magri i sur. 2006), odnosno možda prilagodljivost određenih genotipova na neka specifična staništa u kojima djeluju specifični selekcijski procesi (Ballian i Kajba 2011), po čemu su Dinaridi poznati iz brojnih ranijih istraživanja.



11. PEPORUKE ZA OČUVANJE I GOSPODARENJE OBIČNOM BUKVOM U BOSNI I HERCEGOVINI

Prikazana istraživanja obične bukve u Bosni i Hercegovini mogu da posluže kao veoma vrijedna osnova za stvaranje strategije u gospodarenju ovom ekološki i ekonomski vrijednom vrstom, a posebice njenom reintrodukcijom i obnovom u degradiranim starim šumama, kao i na ranije napuštenim staništima.

Zbog veoma loše strukture u brojnim prirodnim šumama bukve, koje su u raznim fazama degradacije, u budućnosti moramo prići umjetnom pomlađivanju, moramo raspolagati genetičkom slikom svih potencijalnih izvora reprodukcijanskog materijala. Samo dobra genetička struktura garantira dobru umjetnu obnovu u izmijenjenim uvjetima sredine, a kasnije i dobre prinose. Tu je i problem koji je vezan uz proizvodnju sadnog materijala, prije svega od komplicirane proizvodnje u rasadnicima zbog posebnih ekoloških zahtjeva vrste do slabo zastupljenog gene poola u proizvedenom materijalu. Zato pri umjetnoj obnovi bukve treba voditi računa o sljedećem:

- O porijeklu sjemena i sadnog materijala, odnosno sjeme ne bi smjelo biti opterećeno lošom genetičkom strukturom, koja mora odgovarati lokalnim populacijama izdvojenima na temelju sjemenskih rajona, kako za Hrvatsku predlažu Gračan i sur. (1999), dok se u Bosni i Hercegovini treba držati ovih istraživanja i ekološko-vegetacijske rajonizacije koju su dali Stefanović i sur. (1983), dok se za svaku vrstu ne uradi posebna genetička rajonizacija.
- O određivanju optimalnog broja biljaka u procesu obnove, da bi se u kasnijim stadijima dobio zadovoljavajući broj biljaka koje bi reprezentirale genetičku strukturu populacije, o čemu u svom istraživanju pišu Ziehe i sur. (1989). Pored toga, genetska varijabilnost populacija bukve u Europi u svjetlu prorijeda i oplodnih sječa koje se provode u populacijama, pokazala je da se pravilnim prorjedama može smanjiti genetski gubitak na minimum (Hussendörfer i Konnert 2000; Janssen i Nowack 2001; Lauber i sur. 1997).
- O korištenju sjemena bukve sabranoga sa što više stabala ravnomjerno raspoređenih u populaciji (Westergren i sur. 2017),

a uz to, sjemeni i sadnice koje su različitih godišta sabiranja. Time bi se smanjilo moguće štetno djelovanje inbridinga koji je prisutan u svakoj populaciji u većem ili manjem obimu (Hadžiselimović 2005), i bolje očuvala genetička struktura populacije, jer se može dogoditi da zbog nekog razloga dio stabala u godini sabiranja nije cvjetao ili nije plodonosilo (Müller-Starck 1991; Konnert 1996), ili se javila usmjerena oplodnja zbog konstantnosti puhanja vjetrova iz istog kvadranta.

- O održavanju što je moguće veće heterogenosti zasada, uz provođenje samo minimalnih uzgojno-tehničkih zahvata, ili bilo kakvih mjera njege ili nekih drugih radova u obnovljenoj populaciji bukve, a to znači da je poželjno omogućiti prirodnoj selekciji eliminiranje što više neprilagođenih genotipova na nekom staništu (Muona i sur. 1988).



Slika 71. *Fagus orientalis* u planinama Turske (foto Prof. Dr. Sezgin AYAN)

Ipak, na temelju dobivenih rezultata, odnosno velike genetičke raznolikosti, iako smo analizirali samo četrnaest populacija, postavlja se temeljno pitanje *“koliko populacija može predstavljati genetičku strukturu bukve u Bosni i Hercegovini”*. Obzirom na široko rasprostriranje (Fukarek 1970), na to nije jednostavno odgovoriti jer se u Bosni i Hercegovini bukva javlja u različitim ekološkim nišama i brojnim šumskim zajednicama.

Prilikom provođenja obnove bukve, bilo kojom metodom, javlja se i problem hoće li biti obuhvaćeni svi aleli i genotipovi. Stoga bi u području poput Bosne i Hercegovine, gdje se na vrlo malom prostoru nalaze veoma raznoliki ekološki uvjeti (Stefanović i sur. 1983), s brojnim šumskim zajednicama bukve (Stefanović 1977), trebalo primijeniti varijantu metoda višestrukog populacijskog oplemenjivanja (Ballian 2008; Ballian i Kajba 2011).

Osnovna je pak postavka da pri umjetnoj obnovi populacija bukve u Bosni i Hercegovini treba posebnu pažnju obratiti na lokalne populacije, odnosno populacije iz jednog rajona. Osobito zbog toga što bukva pokazuju veliku plastičnost i prilagodbeni potencijal, a što u Bosni i Hercegovini treba i dokazati kroz seriju terenskih pokusa kao što se već radi kroz međunarodni test provenijencija bukve kod Kaknja (Ballian i Zukić 2011).

Pored rečenog, prilikom istraživanja ili aplikativnih radova s bukvom, a i s drugim vrstama, treba obratiti pažnju na genetičku strukturu populacije prema njenim starosnim stadijima, jer tijekom starenja se zbog sustavnih djelovanja selekcije smanjuje broj stabala i mijenja genetička struktura. Ove navode su provjerili Ruetza i sur. (1996) u istraživanjima starosnih stadija populacije smreke.

Prirodnu i umjetnu obnovu populacija treba pratiti povremenim genetsko-molekularnim istraživanjima u populacijama jer se genetske razlike između stare i mlade populacije, uz odgovarajuće uzgojne mjere, mogu svesti na minimum (Behm i Konnert 1999), o čemu posebno treba voditi računa u narednom periodu.

Na temelju svega utvrđenog u istraživanim populacijama može se konstatirati da je situacija vrlo složena. Prisutne su male populacije sa malom heterozigotnošću, s pojavom vrlo rijetkih alela (Ballian i sur. 2012, 2013). Na temelju rečenoga može se izvesti zaključak da postoje razlike među populacijama iz različitih ekoloških niša, odnosno da razlike u ekologiji staništa uvjetuju genetičku diferencijaciju među

populacijama i da se te razlike mogu registrirati pomoću izoenzimskih markera. To je potvrđeno istraživanjima provedenim u pokusu provenijencija Kakanj.

Na osnovu toga u populacijama se može utvrditi i genetsko opterećenje (Gregorius 1991). Stoga je preporučljivo uključiti veći broj parametara pri utvrđivanju genetskih potencijala, i u vezi s tim odrediti veći broj populacija za poduzimanje aktivnosti na očuvanju genetskih potencijala. Istraživanjem većeg broja populacija bolje bi se upoznali genetski potencijali i, nakon toga, smanjile opasnosti od gubitka dragocjenih genetskih potencijala u uzgojno-meliorativnim radovima u šumama bukve.

Iz rezultata je vidljivo da za banku gena iz populacija sa većeg područja rasprostiranja treba veći broj jedinki, a za manja područja, sa malim populacijama, manji broj jedinki. Osim toga, treba voditi računa i o samom adaptivnom potencijalu biljaka u obuhvaćenim populacijama. 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, pa je potrebno i više populacija i više jedinki.

Inače, prema Gregoriusu (1986), održavanje genetskog potencijala u različitim ekološkim nišama, uz prisutno genetsko diferenciranje, može usloviti povećanje adaptivnog potencijala populacija.

Očuvanje genetičke raznolikosti

Očuvanje genetičke raznolikosti *in situ* neke populacije povezano je s mnogim problemima, a u prvom redu sa životnim vijekom jedinki, antropogenim i zoogenim utjecajima, zagađivačima zraka, filogenetičkom starošću vrste, itd. Dakle, problem se pojavljuje



Slika 72. Kvalitetno deblo bukve

pri prenošenju genetičke strukture stare (adultne) populacije na mladu (juvenilnu) generaciju. Prenošnje se može ostvariti prirodnim ili umjetnim pomlađivanjem.

Provjera uspješnosti očuvanja genetičke raznolikosti mlade populacije može se obaviti uz pomoć izoenzimske analize gen lokusa (Behm i Konnert 1999; Hosius i sur. 2000; Ballian 2010b) uz pomoć analize mikrosatelitne DNK ili SNP biljega.

Očuvanje genetičke raznolikosti prirodnim pomlađivanjem

Prirodno pomlađivanje u većini se slučajeva smatra boljim od umjetnog. Prema nekim istraživačima, broj biljaka sposobnih za plodonošenje vrlo je važan za obnovu genetičke raznolikosti, kao i gustoća biljaka i njihov raspored. To je bitno zato da ne bi dolazilo do samooplodnje i inbridinga u populaciji, što se može negativno odraziti na sljedeću generaciju.

Dakle, pri vještačkom širenju populacija bukve u Bosni i Hercegovini treba posebnu pažnju obratiti na lokalne populacije (Bordács



Slika 73. Jesen u bukovoj šumi

2000), koje su vrlo važne na lokalnom nivou zbog svog adaptivnog potencijala, a što bi se i eksperimentalno trebalo dokazati. Ovo je već djelomično rađeno u istraživanju Stojnić i sur. (2015). Zbog toga i zbog minimalnog održanja genetskih potencijala i procesa pomlađivanja, odlučujuće je da se raspolaže potrebnom rezervom gena u prirodnim populacijama bukve.

Preporuke za održavanje genetičke raznolikosti

Samo se mali dio genetičke informacije biljnog organizma kakav je bukva može obuhvatiti ispitivanjem izoenzimskim sustavima. Izbor sustava za analizu ovisi o primijenjenoj metodi i mogućnosti njihova nalaženja u biljnom organizmu. Tako se uz pomoć izabranih enzimskih sustava i metode njihove primjene može dokazati samo 30% stvarnih izoformi jednog enzima (Bergmann 1991, Konnert 1999). Stoga, uz pomoć izoenzimske analize promatramo samo mali dio ukupne genetičke informacije sadržane u običnoj bukvi, odnosno populaciji. Izoenzimi pokazuju takva obilježja da su pogodniji za istraživanja genetičke raznolikosti populacija i u ekološkim istraživanjima, te bi trebaloprovести novu analizu uz pomoć mikrosatelitne DNK ili SNP biljega.

Prema Müller-Starcku i sur. (1992), vrlo je teško napraviti komparaciju između tih metoda, jer vrste s disjunktnim rasprostranjem, kao što je obična bukva, pokazuju veliku međupopulacijsku varijabilnost i umjerenu unutarpopulacijsku varijabilnost na molekularnoj razini.

Ispitivana su svojstva provenijencija iz četiri međunarodna pokusa s bukvom i njena adaptacija, a u našem slučaju analizirane su visine i povezane s određenim sposobnostima adaptacije obične bukve. To je pokazalo dobru adaptabilnost nekih bosanskih provenijencija u našem istraživanju (Stojnić i sur. 2015). Isto tako, i primarni populacijski genetički parametri mogu dati važne dokaze o adaptivnosti jedinke ili populacije, a to se prije svega ogleda u genetičkoj raznolikosti, broju haplotipova, efektivnom broju haplotipova, haplotipskoj raznolikosti, genetičkoj multilokusnoj raznolikosti (v_{gen}), stupnju heterozigotnosti. Njihovim promatranjima mogu se donijeti odgovarajuće preporuke za očuvanje genetičkog biodiverziteta populacija, odnosno uspješne obnove populacija. Svi ti pobrojani parametri su se pokazali veoma dobrim u našim istraživanjima (Ballian i sur. 2012, 2013).

Prema Vidakoviću i Gračan (2001), kako bi se osigurala dobra prilagodba genotipova na različite uvjete, istraživani gen lokusi ili analizirana svojstva provenijencije morali bi biti neovisni jedni o drugima, a promjene okoliša kao nosioca evolucijskih promjena ne bi smjele biti dopuštene. Zbog toga se postojeći genetički set koji bismo sačuvali u bankama gena ne može smatrati krajnjim ciljem očuvanja bukve, već početnim materijalom u procesu konzervacije *in situ* i *ex situ* (Ballian i Halilović 2016).

Nakon posljednjeg rata u BiH se pristupa ponovnom izdvajanju novih i reviziji starih sjemenskih objekata. U tom periodu se u Bosni i Hercegovini izdvaja ukupno 8 sjemenskih sastojina bukve. To je nešto više sjemenskih objekata nego što je izdvojeno prošlom revizijom koja je rađena sredinom osamdesetih godina (Dizdarević 1987), ali koja je obuhvatila znatno veću površinu. Ako se u tom periodu pak analizira proizvodnja sadnog materijala može se primijetiti da 1997. godine, u ukupnoj proizvodnji sadnog materijala, obična bukva učestvuje sa manje od 1%, a najčešće se nije nalazila u asortimanu nikako (Ballian 2000), što je poražavajuće u odnosu na njen značaj. Inače, taj broj izdvojenih sjemenskih sastojina ne može zadovoljiti potrebe zbog njihove slabe dispergiranosti kao i velikog periodiciteta u urodu sjemena. Također, tim sjemenskim objektima nisu pokriveni svi ekološko-vegetacijski rajoni, a i na temelju molekularno-genetičkih istraživanja trebalo bi povećati njihov broj (Ballian i sur. 2012, 2013), jer u protivnom to vodi izravnom gubitku genetske raznolikosti. Ipak, obzirom na proizvodnju i potražnju sadnog materijala obične bukve, i ove izdvojene sastojine su praktično nepotpuno iskorištene. Ovo, pak, ukazuje da su današnje smjernice za razvoj šumarstva postavljene na krivim osnovama, jer mnoga saznanja kojima mi danas raspolažemo nisu bila dostupna, a ta stara, s današnje točke motrenja, vode ka stalnom ugrožavanju stabilnosti i propadanju šuma.

Na temelju rečenog moglo bi se zaključiti da sadašnji broj sjemenskih sastojina ne odgovara značaju ove vrste, a posebno za održanje njenog genetičkih potencijala, u uvjetima središnjih Dinarida. Područje Dinarida vrlo je specifično kad su posrijedi uvjeti okoliša, jer na vrlo malom prostoru postoji velika šarolikost klimatskih, edafskih, orografskih i drugih čimbenika koji izravno utječu na diferencijaciju različitih ekotipova. Stoga stručnjaci smatraju da vrste šumskog



Slika 74. Štete na bukovom mladiku nakon slabo izvršenog uklanjanja sjemenjaka

drveća s područja Dinarida pokazuju veliku varijabilnost u usporedbi s istim vrstama sa sjevera, a to se odnosi i na običnu bukvu.

Možda je ovakav odnos spram umjetnog pomlađivanja i zaštite genetskih izvora obične bukve povezan s mnogim problemima, od komplicirane proizvodnje u rasadnicima zbog posebnih ekoloških zahtjeva vrste, do slabo zastupljenog gene poola u proizvedenom materijalu. Dakle, pri umjetnoj obnovi populacija obične bukve u Bosni i Hercegovini treba posebnu pažnju obratiti lokalnim populacijama, a izdvojeno ih je samo 15, što je u ovom trenutku nedostatno, ali koje su vrlo važne na lokalnoj razini, odnosno rajonu. Tu se prije svega misli na bukov prilagodbeni potencijal, a koji je za neke populacije (provenijencije) eksperimentalno dokazan (Stojnić i sur. 2015). Inače, rajone su u Bosni i Hercegovini definirali Stefanović i sur. (1983), ali sva genetska istraživanja upućuju na potrebu izrade genetske rajonizacije za svaku šumsku vrstu drveća.

Potvrda genetičkog bogatstva u populacijama

U istraživanjima se može pojaviti i takav biološki materijal koji neće pokazivati mnoga genetička obilježja bitna za adaptacijsku sposobnost istraživane vrste (Ziehe i sur. 1989; Finkeldey 1993; Vendramin i sur. 1999).

Za prilagodbu i održanje neke populacije *in situ* mora se uzeti u obzir i činjenica da opstanak ovisi i o osnovnim životnim čimbenicima te o jedinki, koja je nosilac genetičkog resursa, tj. o njezinoj sposobnosti da genetički resurs prenese na sljedeću generaciju (vitalitet, plodonošenje, otpornost, itd.). Stoga je potrebno poznavati genetičku strukturu dobivenu uz pomoć genetičkih markera i osnovne ekološke čimbenike.

Promatramo li genetički kriterij, najbolje je da populacija posjeduje što je moguće više genetičkih varijanti (brojnost genotipova), bilo rijetkih alela, bilo onih s visokom učestalošću, veliki genetički potencijal za prilagodbu, visok stupanj heterozigotnosti, veliku multilokusnu raznolikost i visok polimorfizam haplotipova, jer se prema Larsenu (1986a i b) velika raznolikost u obične jele povezuje s višom otpornošću prema polutantima i propadanju. U vezi s genetičkom raznolikošću posebno su važne populacije koje se mogu smatrati predstavnicima postojećega gene poola (da je prisutna mala diferencijacija u njima) te populacije koje imaju veliku raznolikost u gene poolu, jer oslikavaju posebnosti u svom razvoju (populacija Očevija, s malom heterozigotnošću), odnosno prilagodbu na specifične ekološke uvjete koji vladaju na određenim staništima, a Bosna i Hercegovina je bogata različitim ekološkim nišama.

Na temelju svega do danas istraženog kod obične bukve u Bosni i Hercegovini, situacija s njenim populacijama je vrlo složena. Postoje male populacije s malom heterozigotnošću, ali većom od očekivane, s velikom učestalošću određenih alela, vrlo često i rijetkih, koji karakteriziraju samo balkansko područje (Konnert i Bergmann 1995), ali i s pojavom manjeg broja haplotipova ili mitotipova nego u velikih populacija. Ipak, i te male populacije karakterizira pojava polimorfizma razmjerno njihovoj veličini.

S druge strane, velike populacije karakterizira veliki polimorfizam i heterozigotnost, s pojavom vrlo rijetkih alela i većim brojem haplotipova, te dva mitotipa u zapadnoj Bosni. Sve te populacije, iako su veli-

ke i kompaktne, pokazuju neka specifična svojstva. Obzirom na brojnost alela i genotipsku strukturu u populacijama može se utvrditi i genetičko opterećenje (Gregorius 1991) u njima, o čemu je bilo riječi u posebnom poglavlju. Stoga je preporučljivo uključivanje većeg broja parametara pri utvrđivanju genetičkih potencijala i, u vezi s tim, određiva-



Slika 75. Gljive bukovače na deblu srušene bukve

nje većeg broja populacija za poduzimanje aktivnosti na očuvanju genetičkih potencijala. Istraživanjem većeg broja populacija bolje bi se upoznali genetički potencijali i time smanjile opasnosti od gubitka dragocjenih genetičkih potencijala u uzgojno-meliorativnim radovima u šumama obične bukve.

Prema Millaru i Lybbyju (1991), odlučujuću ulogu u potvrdi genetičkih potencijala ima podjela variranja unutar i između populacija. Ako genetičko variranje između populacija nije klina, nego je diskontinuirano (u obliku ekotipova, kao što je slučaj s populacijom Biokova i s drugim malim, izoliranim populacijama), tada se preporučuje da se obuhvati što veći broj populacija pri poduzimanju mjera za održanje genetičkog potencijala, odnosno izdvajanje velikog broja sjemenskih objekata u različitim ekološkim nišama. U homogenijim uvjetima s klinalnom varijabilnošću dovoljan je i manji broj populacija za održavanje genetičkog potencijala.

Uzmemo li u obzir i rezultate Nealea i Adamsa (1985) za balzamaštu jelu (*Abies balsamea*) te Pacalaja i sur. (2002) za smreku, Piotti i sur. (2013) za bukvu, treba uključiti i visinsko raščlanjivanje populacija obične bukve, jer su autori za druge vrste dobili međupopulacijske razlike na osnovi visinskog raščlanjivanja. Stoga bi to trebalo uzeti u obzir prilikom deklariranja genetičkih potencijala, te težiti tome da na određenim visinama raspoložemo populacijama koje mogu zadovoljiti i kvantitetom i kvalitetom genetičkog potencijala.

Obnova genetičkih potencijala

Istaknuto je značenje prirodnog i umjetnog pomlađivanja u vezi s obnovom genetičkih potencijala. Zbog toga, a i zbog minimalnog održanja genetičkih potencijala i procesa pomlađivanja, odlučujući je broj potrebnih rezervi gena.

Prema Finkeldeyu (1993), broj jedinki potrebnih za održavanje genetskog potencijala mora se temeljiti na vjerojatnoći gubitka rijetkih gena iz populacije, što znači da populacija mora biti toliko velika da u sebi očuva veći dio gene poola. 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 je li moguća naknadna obnova genetskog potencijala prirodnim pomlađivanjem. 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 reproduksijskim materijalom, a u heterogenim uslovima Dinarida bilo bi potrebno raspolagati većim brojem sjemenskih objekata (sjemenskih sastojina), u svim ekološkim nišama, što današnji broj od 15 ne zadovoljava.

U populacijama s pojavom rijetkih alela prilikom njihove 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 genetsko-molekularnim istraživanjima, jer se razlike između starih stabala i mladih u jednoj populaciji, uz odgovarajuće uzgojne mjere, mogu svesti na minimum.

Značaj niskih šuma obične bukve za očuvanje autohtonog genofonda

Panjače ili niske šume uglavnom su nastale kao posljedica pogrešaka u gospodarenju, ponajprije pri obnovi i njezi šuma (Bojadžić 2001; Matić i sur. 2003), te nekontroliranom eksploatacijom šuma (Begović 1960, 1978).

Prema dostupnim podacima Bosna i Hercegovina raspolaže sa 2,7 milijuna ha šuma i šumskog zemljišta, od toga na visoke šume dolazi



Slika 76. Oslobođene krošnje bukve nakon pripremnog sijeka

58% površine, dok 42% čine izdanačke šume u različitim stupnjevima degradacije. Ukupna zaliha drvene mase u izdanačkim šumama iznosi prosječno oko 26 m³/ha (Izetbegović 1986). Mnoge degradirane šumske sastojine nalazimo na vrlo kvalitetnim tlima visokog boniteta, s vrlo malom produkcijom nekvalitetne drvene mase. Od ukupno 622 000 ha niskih šuma u raznim stadijima degradacije, 213 000 ha čine šume u području submediterana, na jako lošim staništima, i mogu da igraju samo zaštitnu ulogu, dok na ostalih 408 000 ha su šume u kontinentalnom dijelu BiH, i nalazimo ih u raznim stadijima degradacije (Tablica 38). Veliki udio u njima su niske šume bukve.

Iz tog razloga je ranije, u procesu supstitucije i konverzije (Stojanović 1986; Stojanović i sur. 1986), značajno mjesto davano unošenju alohtonih vrsta, najčešće brzorastućih vrsta drveća (Pintarić 1986, 2000a), koje bi u šumskom fondu trebale da budu zastupljene na oko 10% površina degradiranih šuma, posebno onih na kvalitetnim tlima.

Ipak, vremenom se gledanje prema izdanačkim šumama promijenilo, mada su i ranije ukazivali na njihov značaj.

Tablica 38. Niske šume u kontinentalnom dijelu BiH (Izetbegović 1986)

1.	Šume bukve na dobrim staništima	41 000 ha
2.	Šume bukve na srednje lošim staništima (mezofilne)	97 000 ha
3.	Šume bukve na srednje lošim staništima (kserofilne)	61 000 ha
4.	Šume bukve na lošim staništima	56 000 ha
5.	Šume hrasta kitnjaka na dobrim staništima	51 000 ha
6.	Šume hrasta kitnjaka na lošim staništima	83 000 ha
7.	Ostale izdanačke šume	19 000 ha
ukupno		408 000 ha

Prema Krstiniću (1986) prirodni ekosistemi listača predstavljaju vrlo stabilne ekosisteme bez obzira na uzgojni oblik pa bi ih sa tog aspekta trebalo forsirati tamo gdje za to postoje opravdani razlozi. Sa genetičkog aspekta pretvorba niske šume u visoki uzgojni oblik imala bi svoje opravdanje i nužnost u činjenici da je jedino na ovaj način moguće sačuvati genetičko bogatstvo jedne autohtone populacije, koja posjeduje optimalnu specifičnu adaptacijsku sposobnost. U niskoj šumi, bez obzira na njenu oblikovanost (fenotipske karakteristike), sačuvano je genetičko bogatstvo, budući da je vegetativna generacija kopija generativne. Razlike u kvaliteti su isključivo rezultat modifikacija. Međutim, kroz uzgoj dane sastojine u nizu sukcesivnih, vegetativnih generacija, zbog gubitka izdanačke snage iz panja te izostanka prirodnog naplođenja spomenuto genetičko bogatstvo jedne autohtone populacije može biti i zauvijek izgubljeno. Konverzija niske šume u visoku ili srednju šumu bit će diktirana genetskim polimorfizmom prisutnim u danoj populaciji. To konkretno znači da jedna niska šuma, koja je sastavljena od malog broja genotipova, neće biti dobra osnova za pretvorbu u visoki uzgojni oblik. Ovakva sastojina ima suženu genetičku osnovu pa ćemo u sljedećoj generaciji dobiti populaciju koja će se sastojati od sličnih genotipova, što će uvjetovati suženje njene genetičke osnove, a to znači i smanjenje stabilnosti ekosistema ovakve populacije. Ukoliko je u takvoj sastojini vršena i negativna selekcija (stoljećima su bile pod jakim antropogenim uplivom), a uz to je prisutan i inbriding, predstavnici nove generacije će se odlikovati i vrlo slabom vitalnošću. Relativno velik broj pozitivnih genotipova u sljedećoj generaciji je moguće polučiti

samo u slučaju ako u populaciji postoje genetički divergentne plus varijante, a prirodno neplođenje je vrlo obilno. U tom slučaju, zbog heterozigotnosti roditeljske populacije i poligenog karaktera svojstava koja su od gospodarskog interesa, može doći do kreacije relativno većeg broja plus varijanata. Genetska konstitucija ovakve populacije može se poboljšavati običnom opetovanom selekcijom.

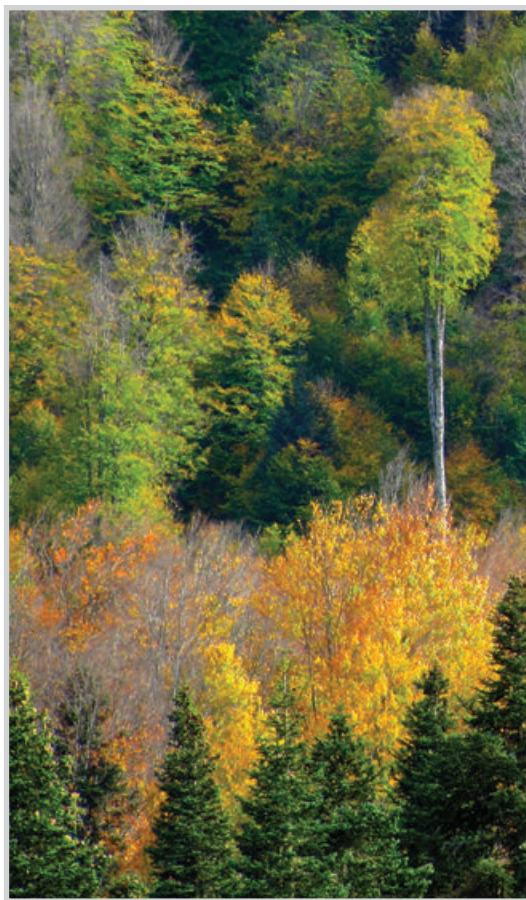
Trenutno, u kontekstu jakih klimatskih promjena koje su nas zadesile, izdanačke šume svih tipova dobivaju na značaju, jer su kroz dugi niz godina pokazale veliki stupanj adaptabilnosti, bez da su promijenile svoju genetičku strukturu. Zbog toga zaslužuju da u budućnosti predstavljaju vrlo važan izvor genetičkog materijala u procesima oplemenjivanja kao i obnove naših šuma (Višnjić i sur. 2010b).

O problemima sa kojima se možemo sresti prilikom konzervacije izdanačkih šuma reći ćemo samo u osnovnim crtama.

- Prema Eriksson i Ekberg (2001) i Eriksson i sur. (2006) uvijek se postavlja fundamentalno pitanje da li treba konzervirati gene ili genotipove? Danas je tehnički moguće konzervirati gene u obliku genoma, ili cDNK biblioteke, i u mnogim slučajevima ponovo ih uvesti u žive organizme genetičkom transformacijom. Ipak, u šumarskoj praksi očuvane niske šume sa svojom genetičkom strukturom predstavljaju jedan od vrlo značajnih oblika konzerviranja. To znači da su u njima geni koji se javljaju već stoljećima konzervirani, jer nema procesa vezanih za spolno razmnožavanje, a prije svega rekombinacije, a sve genetičke promjene su vezane samo za somatske mutacije, odnosno pojave atavizama. Da li je to zadovoljavajuće za održanje stalne i stabilne raznolikosti? Pitanje je opravdano, s obzirom da ne postoji stalna interakcija među genima, a što može dovesti do poteškoća kod stvaranja novih dragocjenih genotipova kroz procese rekombinacija. Inače, kod šuma koje nastaju iz sjemena, kroz križanje vrsta, sve jedinke imaju specifične genotipove koji se međusobno razlikuju jedni od drugih i mijenjaju se iz generacije u generaciju, što nije slučaj kod niskih šuma gdje su genotipovi fiksirani.
- Na vrste šumskog drveća u prirodi istodobno može djelovati nekoliko evolutivnih činitelja. Postoji stalna promjena frekvencije gena u populaciji u odnosu na stanje okoline i/ili genetičke kvalitete (prije svega prirodnih) populacija, dok je kod niskih šuma

ovo minimizirano. Iz toga razloga, dinamičko konzerviranje gena drveća je nepotrebno.

- Prema Eriksson i Ekberg (2001) i Erikson i sur. (2006), ovo nije baš sukladno s odlukama koje su date u Deklaraciji iz Rija, i u skladu s izjavom najodgovornijega lica za konzerviranje gena, Michaela Soulea: "*Genetičko konzerviranje postoji samo iz jed-noga razloga, radi promoviranja otpornosti ciljanih populacijskih skupina*". Srodna formulacija je, "*da se zaštite potencijali koji su potrebni za prilagodbu vrsta*." Potencijal za prilagodbu trebao bi biti shvaćen u širem smislu i težiti uključivanju populacije koje su genetički izvori i po-pulacija koje služe za opleme-njivanje, odnosno za njihovo konzerviranje. Za vrste drve-ća koje su uključene u progra-me konzerviranja značajno je analizirati mogućnosti kom-biniranja genetičkog konzer-viranja s oplemenjivanjem, i oplemenjivanja unutar dina-mičke genetičke konzervaci-je. Usporedna genetička kon-zervacija i oplemenjivanje niskih šuma bi stoga mogli biti shvaćeni kao jedan cilj.
- Cilj je očuvanje sadašnje ge-netičke strukture, kako bi se osigurao materijal za potrebe u budućim studijama, a što je idealno u našim niskim šuma-ma. Drugi razlog za očuvanje sadašnje genetičke strukture je da mnogi vjeruju kako je prirodna selekcija stvorila je-dinke koje su savršeno adap-tirane na prevladavajuće uv-jete okoliša, ali kako već sto-



ljećima kroz sve klimatske turbulencije nije došlo do promjena ovo je trenutno upitno, mada i veoma vjerojatno. Inače, trenutni genetički ustroj je jedan od mnogih mogućih, te je obično kratkotrajan kod visokih šuma, a trajan kod niskih koje se obnavljaju iz panja ili dijelova korijenskog sustava. Tako je trenutni, odnosno fiksirani, genetički sastav osnova za buduće konzerviranje gena, i *početni materijal za dinamičku genetičku konzervaciju* u niskim šumama.

- Genetička učestalost koja formira donju granicu konzerviranja također je bila stalnim kamenom spoticanja. Neki šumarski ge-



Slika 77. *Fagus orientalis* i *Abies nordmanniana* u planinama Turske (foto Prof. Dr. Sezgin Ayan)

netičari tvrdili su da je konzerviranje gena potrebno planirati na takav način da su uključeni rijetki aleli u populacije genetičkih resursa. Ostali smatraju da su one od ograničena značenja ili bez značenja za genetičko konzerviranje. Inače, aleli niske učestalosti ne doprinose stvaranju dodatne varijabilnosti; oni ne djeluju na očuvanje potencijala za prilagodbu, i imaju ograničenu vrijednost u genetičkoj konzervaciji, što mogu potvrditi niske šume čija se genetička struktura nije mijenjala kroz stoljeća.

- Drugi cilj je očuvanje populacija koje su ugrožene, direktno ili posredno, ljudskim djelovanjem, a kao primjer u BiH možemo navesti hrast lužnjak i kitnjak, koji su preostali u malim izoliranim niskim šumama.
- Inače, mnogim vrstama drveća ozbiljno prijetje klimatske promjene koje bi imale za rezultat povišene temperature. Kod takve promjene ne postoji mogućnost za vrstu da migrira u novo područje. Stoga nam niske šume sa fiksiranim starim genofondom mogu poslužiti kao školski primjeri za praćenje tih promjena, jer su klimatske prilike u doba kad su one nastale bile potpuno drugačije, i samo dobra reakcijska norma kod tih vrsta je omogućila da ih i danas imamo, te kao takve mogu biti znatno pogođene, ukoliko dođe do značajnoga globalnog zagrijavanja.

Potrajno gospodarenje i niske bukove šume

Održivo šumarstvo, u slučajevima kad je visoka svijest o okolišu, može se smatrati jednim oblikom genetičkoga konzerviranja. Kad bi sve površine pod šumom bile podvrgnute režimu odgovarajućeg gospodarenja, konzerviranje gena bilo bi raspoređeno na sve šume, pa i niske. U tom slučaju ne postoji potreba za posebnim populacijama u konzerviranju (Višnjić i sur. 2010b).

Sve projekcije budućih očekivanja koje se odnose na šume ukazuju na postojano povećanje zahtjeva, zahvaljujući djelomice dramatičnome porastu ljudske populacije. Iz ove perspektive, mnogi znanstvenici zagovaraju konzerviranje gena na pejzažnoj osnovi, a niske šume mogu u tom slučaju da igraju veoma značajnu ulogu, čak veću nego visoke šume na svojim šumskim staništima. Ovo znači da određene šume stvaraju prirodne rezerve, druge stavljaju težište na proizvodnju drveta, dok neke zauzimaju poziciju između ove dvije

krajnosti. Od ovog pristupa očekuje se zadovoljenje ciljeva na bolji, učinkovitiji način, no što bi to za čitavo područje mogao učiniti neki od režima gospodarenja.

Niske šume predstavljaju jako bitan genetički izvor za buduće oplemenjivanje šuma, jer sadržavaju staru genetičku strukturu, te kao takve treba da zauzmu svoje mjesto u aktivnostima na konzervaciji šuma. Mnoga iskustva su pokazala da su ostavljeni dijelovi niskih šuma u procesima konverzije odigrali veoma važnu ulogu u pružanju početne stabilnosti novopodignutim nasadima, kao i u daljnjem gospodarenju, a također na okolne visoke šume prenose dio konzerviranih gena kroz procese križanja, koji su već ranije izgubljeni u procesima rekombinacije u visokim šumama. Kako se iz određenih tipova niskih šuma mogu dobiti i kvalitetni sortimenti, to ne bismo trebali zanemariti i aktivnosti na oplemenjivanju istih, u kombinaciji sa konzervacijom (Višnjić i sur. 2010b).



Slika 78. Niska šuma bukve sa jelom u zapadnoj Bosni

12. LITERATURA

- Abbott L., Filippini S., Delfino H., Pistorale S. 2012:** Stability analysis of forage production in *Bromus catharticus* (prairie grass) using three methodologies. *Ciencia e investigación agraria*, 39: 331–338.
- Aduugna A., Tesfaye T., Degu E., Tadesse T., Merga F., Legesse W., Tirfessa A., Kidane H., Wole A., Daba C. 2011:** Genotype-by-environment interaction and yield stability analysis in finger millet (*Elucine coracana* L. Gaertn) in Ethiopia. *American Journal of Plant Sciences*, 2: 408–415.
- Alia R., Božič G., Gömöry D., Huber G., Rasztovits E., Von Wühlisch G. 2010:** The survival and performance of beech provenances over a Europe-wide gradient of climate. In: *Monografías INIA: Serie Forestale No. 22. Genetic Resources of European Beech (Fagus sylvatica L.)*, edited by I. Aranda. Instituto Nacional de Investigación y Tecnología Agraria y Alimentaria, Madrid, Str. 115–126.
- Allen J.R.M., Watts W.A., Huntley B. 2000:** Weichselian palynostratigraphy, palaeovegetation and palaeoenvironment; the record from Lago Grande di Monticchio, southern Italy. *Quaternary International*, 73/74: 91–110.
- Ammer C., Bickel E., Kolling C. 2008:** Converting Norway spruce stands with beech – a review of arguments and techniques. *Austrian Journal of Forest Science*, 125: 3–26.
- Aranda I., Gil L., Pardos J. 1996:** Seasonal water relations of three broadleaved species (*Fagus sylvatica* L., *Quercus petraea* (Mattuschka) Liebl. and *Quercus pyrenaica* Willd.) in a mixed stand in the centre of the Iberian Peninsula. *Forest Ecology and Management*, 84: 219–229.
- Ascherson P., Graebner P. 1911:** *Synopsis der Mitteleuropäischen Flora*. Leipzig, 4: 434–440.
- Asuka Y., Tani N., Tsumura Y., Tomaru N. 2004:** Development and characterization of microsatellite markers for *Fagus crenata* Blume. *Molecular Ecology Notes*, 4: 101–103.
- Athanasiou K., Dyson B.C., Webster R.E., Johnson G.N. 2010:** Dynamic Acclimation of Photosynthesis Increases Plant Fitness in Changing Environments. *Plant Physiology*, 152: 366–373.
- Babić V., Babić M., Ivanović M., Kraljević-Balalić M., Dimitrijević M. 2010:** Understanding and utilization of genotype-by-environment interaction in maize breeding. *Genetika*, 42: 79–90.
- Ballian D. 2000:** Kvaliteta sadnog materijala u rasadnicima Federacije BiH, Seminar: Sjemensko-rasadnička proizvodnja u BiH - Aktualno stanje i perspektive, Brčko, str. 76–78.
- Ballian D. 2008:** Genetika sa oplemenjivanjem šumskog drveća – priručnik sa teorijskim osnovama. Šumarski fakulteti – INGEB Sarajevo. Univerzitetski udžbenik. Str. 1–235.

- Ballian D. 2010:** An overview of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in Bosnia and Herzegovina. *Communicationes Instituti Forestalis Bohemicae*. 25: 52-60.
- Ballian D. 2010b:** Genetic diversity of forests in Bosnia and Herzegovina. *Radovi Šumarskog fakulteta u Sarajevu*, 40(2): 1-9.
- Ballian D., Mikić T. 2002:** Changes in the structure of the virgin forest preserve Trstionica. *Mitteilungen aus der Forschungsanstalt für Waldökologie und Forstwirtschaft Rheinland-Pfalz*, No. 50/03: 238-247.
- Ballian D., Čengić I., Višnjčić., Vojniković S., Balić B., Kunovac S., Ibrahimspahić A., Treštić T. 2003:** Comparison of the structure of the protection beech forest Tisovac and primary beech forest Kakanj. *International Conference in Mukachevo – Natural Forests in the Temperate Zone of Europe – Values and Utilisation*. Str. 160-161.
- Ballian D., Zukić N. 2011:** Analiza rasta provenijencija obične bukve (*Fagus sylvatica* L.) u međunarodnom pokusu kod Kaknja. *Radovi Šumarskog fakulteta Univerziteta u Sarajevu*, 2: 75-91.
- Ballian D., Ivanković M., Gračan J., Perić S., Marjanović H., Bobinac M., Slade D. 2010:** 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. *Univerzitet u Sarajevu-Sveučilište u Zagrebu*. Str. 1-299.
- Ballian D., Bogunić F., Mujezinović O., Kajba D. 2012:** Genetska diferencijacija obične bukve (*Fagus sylvatica* L.) u Bosni i Hercegovini. *Šumarski list*, 11/12: 587-595.
- Ballian D., Isajev V., Daničić V., Cvetković B., Bogunić F., Mataruga M. 2013:** Genetic differentiation in seed stands of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in part of Bosnia and Herzegovina. *Genetika*, Vol 45, No. 3, 895-906
- Ballian D., Halilović V. 2016:** Varijabilnost obične jele (*Abies alba* Mill.) u Bosni i Hercegovini. *Znanstvena monografija, Užit – Silva Slovenica*. Str. 1-350.
- Barriere G., Comps B., Cuguen J., Ntsiba F., Thiebaut B. 1984:** The genetical ecological variability of beech (*Fagus sylvatica* L.) in Europe. An alloenzymatic study: genetic isolations of beechwoods. In: *Improvement and Sylviculture of Beech*, Grosshansdorf, str. 24-50.
- Baltunis B.S., Gapare W.J., Wu H.X. 2010:** Genetic parameters and genotype by environment interaction in Radiata pine for growth and wood quality traits in Australia. *Silvae Genetica*, 59: 113-124.
- Bazile-Robert E. 1982:** Flore et végétation des gorges du Gardon à la moyenne vallée de l'Hérault, de 40000 -9500 BP, d'après l'Anthracanalyse. *Approche paléocéologique. Paléobiologie Continentale*, 12: 79-90.

- Begović B. 1960:** Strani kapital u šumskoj privredi Bosne i Hercegovine za vrijeme otomanske vladavine. Radovi Šumarskog fakulteta i Instituta za šumarstvo i drvenu industriju u Sarajevu, 5(5): 1-248.
- Begović B. 1978:** Razvojni put šumske privrede u Bosni i Hercegovini u periodu austrougarske uprave (1878-1918) sa posebnim osvrtom na eksploataciju šuma i industrijsku preradu drveta. Akademija nauka i umjetnosti Bosne i Hercegovine, Djela, Knjiga LIV, odjeljene društvenih nauka, 31: 1-138.
- De Beaulieu J.L., Andrieu-Ponel V., Reille M., Grüger E., Tzedakis P.C., Svobodová H. 2001:** An attempt at correlation between the Velay pollen sequence and the Middle Pleistocene stratigraphy from central Europe. *Quaternary Science Reviews*, 20: 1593-1602.
- De Beaulieu J.L., Reille M. 1984:** A long Upper Pleistocene pollen record from Les Echets, near Lyon, France. *Boreas*, 13: 111-132.
- Becker M. 1981:** Concurrence de la végétation. In: Teissier du Cros, E. (ed.) *Le hêtre*, INRA, Paris. Str. 224-228.
- Behm A., Konnert M. 1999:** Conservation of Forest Genetic Ressources by Ecologically Oriented Forest Management- a Realistic Chance? *Forst und Holzwirtschaft*, 194: 215-235.
- Bellard C., Bertelsmeier C., Leadley P., Thuiller W., Courchamp F. 2012:** Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology Letters*, 15: 365-377.
- Bennett K.D. 1997:** Evolution and ecology. Cambridge, UK: Cambridge University Press. Str. 1-241.
- Bennett K.D., Tzedakis P.C., Willis K.J. 1991:** Quaternary refugia of north European trees. *Journal of Biogeography*, 18: 103-115.
- Bergmann F. 1991:** Causes and Consequences of Species Specific Genetic Variation Patterns in European Forest Trees Species: Examples with Norway Spruce and Silver Fir. In: Müller-Starck, G., Ziehe, M. (Ed.): *Genetic Variation in European Population of Forest Trees*. J.D. Sauerländer's Verlag, Frankfurt. Str. 192-204.
- Beus V. 1984:** Vertikalno raščlanjenje šuma u svjetlu odnosa realne i primarne vegetacije u Jugoslaviji. ANUBiH, Radovi LXXVI, Odjeljenje prirodnih i matematičkih nauka, Knjiga 23: 23-32.
- Beus V. 1997:** Fitocenologija. FBiH Ministarstvo obrazovanja, nauke, kulture i sporta. Sarajevo-Publishing, Sarajevo. Str. 1-138.
- Bilela S., Dounavi A., Fussi B., Konnert M., Holst J., Mayer H., Rennenberg H., Simon J. 2012:** Natural regeneration of *Fagus sylvatica* L. adapts with maturation to warmer and drier microclimatic conditions. *Forest Ecology and Management*, 275: 60-67.
- Billamboz A. 1995:** Proxiseries dendrochronologiques et occupation neolithique des bords du lac de Constance. *Palynosciences*, 3: 69-81.

- Björkman L. 1996:** The Late Holocene history of beech, *Fagus sylvatica*, and Norway spruce, *Picea abies*, at stand-scale in southern Sweden. Lundqua Thesis 39, Department of Quaternary Geology, Lund University, Lund, Sweden. Str. 1-44.
- Blum A. 2005:** Drought resistance, water-use efficiency, and yield potential – are they compatible, dissonant, or mutually exclusive? Australian Journal of Agricultural Research, 56: 1159–1168.
- Bojadžić N. 2001:** Gazdovanje šumama. CETEOR, Sarajevo. Str. 1-689.
- Bolte A., Czajkowski T., Cocozza C., Tognetti R., de Miguel M., Pšidová E., Ditmarová L., Dinca L., Delzon S., Cochard H., Ræbild A., de Luis M., Cvjetković B., Heiri C., Müller J. 2016:** Desiccation and Mortality Dynamics in Seedlings of Different European Beech (*Fagus sylvatica* L.) Populations under Extreme Drought Conditions. Frontier Plant Sciences. 7:751. doi: 10.3389/fpls.2016.00751
- Bordács S. 2000:** Assessing cpDNA diversity in Hungarian oak populations and its sylvicultural aspects. Glasnik za šumske pokuse, 37: 383-393.
- Borhidi A. 1965:** Die Zenologie des Verbandes *Fagion illyricum*. 2. Systematischer Teil, Ht. 11.
- Bose L.K., Jambhulkar N.N., Pande K., Singh O.N. 2014a:** Use of AMMI and other stability statistics in the simultaneous selection of rice genotypes for yield and stability under directseeded conditions. Chilean Journal of Agricultural Research, 74: 3–9.
- Bose K.L., Jambhulkar N.N., Pande K. 2014b:** Genotype by environment interaction and stability analysis for rice genotypes under Boro condition. Genetika, 46: 521–528.
- Bozalo G. 1991:** Proučavanje sistema gazdovanja u prirodnim šumama. Izvještaj za period 1989-1990 u okviru D.C.VII. Sarajevo, 1991.
- Bozilova E., Djankova M. 1976:** Vegetation development during the Eemian in the North Black Sea Region. Fitologija, 4: 25–33.
- Bozilova E., Tonkov S.B. 2000:** Pollen from Lake Sedmo Rilsko reveals southeast European Postglacial vegetation in the highest mountain area of the Balkans. New Phytologist, 148: 315–325.
- Božič G., Kutnar L., Urbančič M., Jurc D., Kobler A., Grebenc T., Kraigher H. 2010:** Current state of the European beech (*Fagus sylvatica* L.) gene pool in Slovenia. Communicationes Instituti Forestalis Bohemicae, 25: 225-235.
- Brewer S. 2002:** Recolonization postglaciaire de quelques taxons tempérés en Europe: une approche spatiale et temporelle. PhD thesis, University of Marseille, Marseille, France.
- Brinar M. 1963:** O razvojnem ritmu različitih bukovih provenienc ekotipov. Gozdarskivestnik, 21(3-4): 65-90.
- Brongniart M.A. 1843:** Énumération des genres de plantes cultivées au Musée d'histoire naturelle de Paris, suivant l'ordre établi dans l'Ecole de botanique en 1843. Str. 1-136.

- Brus R. 1999:** Genetska varijabilnost bukve (*Fagus sylvatica* L.) v Sloveniji in primerjava z njeno varijabilnost v srednji in jugovzhodni Evropi. Disertacija, Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Ljubljani. Str. 1-260.
- 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.
- Brus R. 2010:** Growing evidence for the existence of glacial refugia of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in the south-eastern Alps and north-western Dinaric Alps. *Periodicum Biologorum*, 112 (3): 239-246.
- Brus R., Horvat-Marlot S., Paule L., Gömöry D. 1990:** Genetska variabilnost bukve (*Fagus sylvatica* L.) v Sloveniji. *Zbornih gozdarstva in lesarstva*, 60: 85-106.
- Bugmann H. 1997:** Sensitivity of forests in the European Alps to future climatic change. *Climate Research*, 8: 35-44.
- Burban C., Petit R.J. 2003:** Phylogeography of maritime pine inferred with organelle markers having contrasted inheritance. *Molecular Ecology*, 12: 1487-1495.
- Buiteveld J., Vendramin G.G., Leonardi S., Kamenar K., Geburek T. 2007:** Genetic diversity and differentiation in European beech (*Fagus sylvatica* L.) stand varying in management history. *Forest Ecology and Management*, 247: 98-106.
- Burjachs F., Giralt S., Riera Mora S., Roca R.J., Julià R. 1996:** Evolución paleoclimática durante el último ciclo glacial en la vertiente mediterránea de la Península Ibérica. *Notes de Geographia Física*, 25: 21-39.
- Burjachs F., Julià R. 1994:** Abrupt climatic changes during the last glaciation based on pollen analysis of the Abric Romani, Catalonia, Spain. *Quaternary Research*, 42: 308-315.
- Canali G. 2005:** Ricostruzione della storia vegetazionale della Laguna di Venezia durante gli ultimi 80.000 anni. Considerazioni paleoclimatiche e cronostatigrafiche basate sull'analisi palinologica. PhD thesis, University of Parma, Parma, Italy.
- Carcaillet C., Vernet J.-L. 2001:** Comments on 'The Full-Glacial Forests of Central and Southeastern Europe' by Willis et al. *Quaternary Research*, 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.
- Combourieu-Nebout N. 1993:** Vegetation response to Upper Pliocene glacial/interglacial cyclicity in the Central Mediterranean. *Quaternary Research*, 40: 228-236.
- Comes H.P., Kadereit J.W. 1998:** The effect of Quaternary climatic changes on plant distribution and evolution. *Trends in Plant Science*, 3: 432-438.

- Comps B., Barriere G., Merzeau D., Letouzey J. 1987:** La variabilité alloenzymatique des hêtres dans les sousdomaines medio- et eu-atlantiques d'Europe. *Canadian Journal of Forest Research* 17: 1043–1049.
- Comps B., Šugar I., Trinajstić I., Plazibat M. 1991:** Genetic variation of the Croatian beech stands (*Fagus sylvatica* L.): Spatial differentiation in connection with the environment. *Annals of Forest Science*, 48: 15–28.
- Comps B., Máttyás C., Letouzey J., Geburek T. 1998:** Genetic variation in beech populations (*Fagus sylvatica* L.) along the Alps Chain and in the Hungarian Basin. *Forest Genetics*, 5: 1–9.
- Comps B., Gömöry D., Letouzey J., Thiébaud B., Petit R.J. 2001:** Diverging trends between heterozygosity and allelic richness during postglacial colonization in the European beech. *Genetics*, 157: 389–397.
- Crossa J. 1990:** Statistical analysis of multilocation trials. *Advances in Agronomy*, 44: 55–86.
- Cruzan M.B., Templeton A.R. 2000:** Paleoecology and coalescence: phylogeographic analysis of hypotheses from the fossil record. *Trends in Ecology and Evolution*, 15: 491–496.
- Cuguen J., Thiébaud B., Ntshiba F., Barriere G. 1985:** Enzymatic variability of beech stands (*Fagus sylvatica* L.) on three scales in Europe: evolutionary mechanisms. In: *Genetic Differentiation and Dispersal in Plants*, str. 17–39.
- Culiberg M., Šercelj A. 1995:** Anthracotomical and palynological research in the palaeolithic site Sandalja II (Istria, Croatia). *Razprave IV. Razreda SAZU*, 36: 49–57.
- Cvrčková H., Máchová P., Poláková L., Trčková O. 2017:** Evaluation of the genetic diversity of selected *Fagus sylvatica* L. populations in the Czech Republic using nuclear microsatellites. *Journal of Forest Science*, 63: 53–61.
- Czajkowski T., Bolte A. 2005:** Different reaction of beech (*Fagus sylvatica* L.) provenances from Germany and Poland to drought. *Allgemeine Forst und Jagdzeitung*, 177: 30–40.
- Czczott H. 1933:** Studium nad zmiennoscia liści buków: *Fagus orientalis* Lipsky, *F. sylvatica* L. i form pośrednich. *Annales Societatis Dendrology*, 5: 45–121.
- Černjavski P. 1950:** O bukovim šumama u FNRJ. Zbornik radova Instituta za ekologiju i biogeografiju SAN, Beograd, knjiga II, br. 1.
- Damblon F., Haesaerts P. 1997:** Radiocarbon chronology of representative upper palaeolithic sites in the central European plain: a contribution to the SC-004 project. *Préhistoire Européenne*, 11: 255–276.
- Deans J.D., Harvey F.J. 1996:** Frost hardiness of 16 European provenances of sessile oak growing in Scotland. *Forestry*, 69: 5–11.
- Delhon C., Thiébaud S. 2005:** The migration of beech (*Fagus sylvatica* L.) up the Rhone: the Mediterranean history of a 'mountain' species. *Vegetation History and Archaeobotany*, 14: 119–132.
- Demesure B., Comps B., Petit J. 1996:** Chloroplast DNA phylogeography of the common beech (*Fagus sylvatica* L.) in Europe. *Evolution*, 50: 2515–2520.

- Denk T., Grimm G., Stoegerer K., Langer M., Hemleben V. 2002:** The evolutionary history of *Fagus* in western Eurasia: evidence from genes, morphology and the fossil record. *Plant Systematics and Evolution*, 232: 213–236.
- Dietz R.S., Holden J.C. 1970:** Reconstruction of Pangea: breakup and dispersion of continents, Permian to present. *Journal of Geophysical Research*, 75: 4939–4956.
- Diminić D. 2003:** Gljivične bolesti obične bukve. In: Obična bukva u Hrvatskoj, ed. Matić S., Prpić B., Gračan J., Anić I., Dundović J. Akademija šumarskih znanosti, Zagreb. Str. 549–560
- Dizdarević H. 1987:** Revizija postojećih i izdvajanje novih sjemenskih sastojina i proučavanje bioloških karakteristika smrče, bijelog i crnog bora u funkciji proizvodnje kvalitetnog sjemena za potrebe šumarstva u SRBiH. (Rad 14 autora). Šumarski fakultet Univerziteta u Sarajevu. Str. 1 - 456.
- Dounavi A., Koutsias N., Ziehe M., Hattemer H.H. 2010:** Spatial patterns and genetic structures within beech populations (*Fagus sylvatica* L.) of forked and non-forked individuals. *European Journal of Forest Research*, 129: 1191–1202.
- Dounavi A., Netzer F., Čelepirović N., Ivanković M., Burger J., Figueroa A.G., Schön S., Simon J., Cremer E., Fussi B., Konnerth M., Rennenberg H. 2016:** Genetic and physiological differences of European beech provenances (*F. sylvatica* L.) exposed to drought stress. *Forest Ecology and Management*, 361: 226–236.
- Drescher-Schneider R. 2000:** The Riss-Würm interglacial from west to east in the Alps: an overview of the vegetational succession and climatic development. *Geologie en Mijnbouw*, 79: 233–239.
- Drinić P. 1956:** Taksacioni elementi sastojina jele, smreke i bukve prašumskog tipa u Bosni. *Radovi Poljoprivredno-šumarskog fakulteta, Sarajevo*, 1: 107–160.
- Ducousso A. 2010:** European beech (*Fagus sylvatica* L.) in France. *Communicationes Instituti Forestalis Bohemicae*, 25: 91–97.
- Dumortier B.C.J. 1829:** Analyse des familles des plantes, avec indication des principaux genres qui s'y rattachent. J. Casterman aîné, Tournay. Str. 1–104.
- Dunberg A. 1982:** Why Beech and Oak Trees Retain Leaves Until Spring: A Comment on the Contribution by Otto and Nilsson. *Oikos*, 39(2): 275
- Eberhart S.A., Russell W.A. 1966:** Stability Parameters for Comparing Varieties. *Crop Science*, 6: 36–40.
- Eilmann B., Sterck F., Wegner L., De Vries S.M.G., Von Arx G., Mohren G.M.J., Den Ouden J., Sass-Klaassen U. 2014:** Wood structural differences between northern and southern beech provenances growing at a moderate site. *Tree Physiology*, 34: 882–893.
- Ellenberg H. 1988:** *Vegetation Ecology of Central Europe*. Cambridge Univ. Press, Cambridge. Str. 1–731.

- Ellenberg H., Weber H.E., Düll R., Wirth V., Werner W., Paulissen D. 1992: Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. Scripta Geobotanica 18. Göttingen. Str. 1-258.
- Engler A. 1892: Syllabus der Vorlesungen über spezielle und medizinisch-pharmazeutische Botanik. Berlin: Gebrüder Borntraeger. Str. 1-184.
- Engler H. 1909: Einfluss der Provenienz des Samens auf die Eigenschaften der forstlichen Holzgewächse. Mitt. Schweiz. Zentralanst. forstl. Versuchsw., 10.
- Eriksson G., Ekberg I. 2001: An Introduction to Forest Genetics. SLU Repro, Uppsala. Str. 1-166.
- Eriksson G., Ekberg I., Clapham D. 2006: An Introduction to Forest Genetics. SLU Repro, Uppsala. Str. 1-206.
- Escudero A., Del Arco J.M. 1987: Ecological significance of the phenology of leaf abscission. Oikos, 49: 11-14.
- Fabijanić B., Fukarek P., Stefanović V. 1963: Pregled osnovnih tipova šumske vegetacije Lepenice. Naučno društvo SR BiH, Sarajevo. Posebno izdanje, Knjiga 3: 85-129.
- Falkenhagen E. 1996: A comparison of the AMMI method with some classical statistical methods in provenance research: the case of the South African *Pinus radiata* trials. Forest Genetics, 3: 81-87.
- Farshadfar E., Geravandi M., Vaisi Z. 2012: Chromosomal localization of QTLs controlling genotype environment interactions in barley. International Journal of Agriculture and Crop Sciences, 4: 317-324.
- Filipova-Marinova M. 2003: Postglacial vegetation dynamics in the coastal part of the Strandza Mountains, Southeastern Bulgaria. In: Tonkov S., ed. Aspects of palynology and palaeoecology. Sofia, Bulgaria: Pensoft Publisher. Str. 213-231.
- Finkeldey R. 1993: Die Bedeutung allelischer Profile für die Konservierung genetischer Ressourcen bei Waldbäumen. Göttingen Forstgenetische Berichte, 14: 1-176.
- Finlay K.W., Wilkinson G.N. 1963: The analysis of adaptation in a plant-breeding programme. Australian Journal of Agricultural Research, 14: 742-754.
- Follieri M., Giardini M., Magri D., Sadori L. 1998: Palynostratigraphy of the last glacial period in the volcanic region of central Italy. Quaternary International, 47/48: 3-20.
- Forstreuter M. 2002: Auswirkungen globaler Klimaänderungen auf das Wachstum und den Gaswechsel (CO₂ /H₂ O) von Rotbuchenbeständen (*Fagus sylvatica* L.). In: Technische Universität Berlin, Fakultät Architektur, Umwelt, Gesellschaft, ed. Landschaftsentwicklung und Umweltforschung, Technische Universität Berlin, 119: 1-307.
- Fukarek P. 1954: Neki osnovni podatci u vezi sa pitanjem bukve u Bosni i Hercegovini. Narodni šumar 7/8: 273-288.

- Fukarek P. 1959:** Bukva. Šumarska enciklopedija, Leksikografski zavod FNRJ, Zagreb. Str. 149–151.
- Fukarek P. 1962:** Prašumski rezervat Perućica. Narodni šumar, Sarajevo, str.10–12.
- Fukarek P. 1964:** Prašuma Perućica nekad i danas (I). Narodni šumar, Sarajevo, 9/10: 433–456.
- Fukarek P. 1964a:** Prašuma Perućica nekad i danas (II). Narodni šumar, Sarajevo, 1/2: 29–50.
- Fukarek P. 1969:** Prilog poznavanju biljnosocioloških odnosa šuma i šibljaka Nacionalnog parka Sutjeska. Akademija nauka i umjetnosti BiH, Posebna izdanja XI, Odjeljenje prirodnih i matematičkih nauka, Knjiga 3: 189–291.
- Fukarek P. 1970:** Areal rasprostranjenosti bukve, jele i smreke na području Bosne i Hercegovine. Radovi ANUBiH, Sarajevo, 11: 231–256.
- Fukarek P., Stefanović V. 1958:** Prašuma Perućica i njena vegetacija. Radovi Poljoprivredno-šumarskog fakulteta u Sarajevu. 3: 93–146.
- Gannini R., Capretti P., Emiliani G., Fioravanti M., Nocentini S., Vettori C. 2010:** Genetic resource of beech in Italy. Communicationes Instituti Forestalis Bohemicae, 25: 171–178.
- Glavaš M. 2003:** Štetni biotski čimbenici obične bukve i integralna zaštita i lovstvo. In: Obična bukva u Hrvatskoj, ed. Matić S., Prpić B., Gračan J., Anić I., Dundović J. Akademija šumarskih znanosti, Zagreb. Str.533–536.
- Gøhrn V. 1972:** Proveniensi-og afkomsforsog med bog (*Fagus sylvatica*) Det. Forstl. Forsogsvaes i Denmark, 33: 83–213.
- Gómez-Orellana Rodríguez L. 2002:** El último ciclo glaciario-interglaciario en el litoral del NW ibérico: dinámica climática y paisajística. PhD thesis, University of Santiago de Compostela, Santiago de Compostela, Spain.
- Gömöry D., Paule L., Longauer R. 2010:** European beech (*Fagus sylvatica* L.) genetic resources in Slovakia. Communicationes Instituti Forestalis Bohemicae, 25: 220–224.
- 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.
- Gömöry D., Paule L., Shvadchak I.M., Popescu F., Sulkowska M., Hynek V., Longauer R. 2003:** Spatial patterns of the genetic differentiation in European beech (*Fagus sylvatica* L.) at allozyme loci in the Carpathians and the adjacent regions. Silvae Genetica, 52: 78–83.
- Gömöry D., Paule L., Brus R., Zhelev P., Tomović Z., Gračan J. 1999:** Genetic differentiation and phylogeny of beech on the Balkan peninsula. Journal of Evolutionary Biology, 12: 746–754.
- Gömöry D., Paule L., Vysny J. 2007:** Patterns of allozyme variation in western Eurasian *Fagus*. Botanical Journal of Linnean Society, 154: 165–174.

- Gömöry D., Hynek V., Paule L. 1998:** Delineation of seed zones for European beech (*Fagus sylvatica* L.) in the Czech Republic based on isozyme gene markers. *Annals of Forest Science*, 55: 425–436.
- Gömöry D., Vyšný J., Comps B., Thiébaud B. 1992:** Geographical patterns of genetic differentiation and diversity in European beech (*Fagus sylvatica* L.) populations in France. *Biología*, 47: 571–579.
- Goslar T., Pazdur M. 1985:** 'Czarny dąb' z Lublinka – najstarszy dąb kopalny z terenu Polski. *Wszechświat*, 86: 203–204.
- Gračan J., Krstinić A., Matić S., Rauš Đ., Seletković Z. 1999:** Šumski sjemenski rajoni (jedinice) u Hrvatskoj. *Radovi Šumarskog instituta Jastrebarsko*, 34(1): 55–93.
- Gračan J., Ivanković M. 2001:** Prvi rezultati uspijevanja obične bukve (*Fagussylvatica* L.) u Hrvatskoj. *The first growth results of beech (Fagus sylvatica L.) provenances in Croatia*. Znanost u potrajnom gospodarenju hrvatskim šumama, Znanstvena knjiga, Šumarski fakultet, Zagreb, Šumarski institut, Jastrebarsko, "Hrvatske šume". Str. 175–190.
- Gračan J., Ivanković M., Marijanović H., Perić S. 2006:** Istraživanje uspijevanja provenijencija domaćih i stranih vrsta drveća, s osvrtom na međunarodni pokus provenijencija obične bukve (*Fagus sylvatica* L.). *Radovi Šumarskog instituta Jastrebarsko*, 9: 337–352.
- Gračan J. 2003:** Dostignuća na oplemenjivanju obične bukve u Hrvatskoj. In: Obična bukva u Hrvatskoj, ed. Matić S., Prpić B., Gračan J., Anić I., Dundović J. Akademija šumarskih znanosti, Zagreb. Str. 278–296.
- Granoszewski W. 2003:** Late Pleistocene vegetation history and climatic changes at Horoszki Duże, eastern Poland: a palaeobotanical study. *Acta Palaeobotanica*, Suppl. 4: 3–95.
- Gregorius H.R. 1986:** The importance of genetic multiplicity for tolerance of atmospheric pollution. *Proc. 18th IUFRO World Congress, Ljubljana, Div. 2 I*, str. 295–305.
- Gregorius H.R. 1991:** Gene Conservation and the Preservation of Adaptability. In: Seitz, A., Loeschke, V. (ed.): *Species Conservation: A Population-Biological*. Birkhäuser Verlag, Basel Str. 31–47.
- Gregorius H.-R., Roberds J.H. 1986:** Measurement of genetical differentiation among subpopulations. *Theoretical and Applied Genetics*, 71, 826–834.
- Grüger E., Schreiner A. 1993:** Riss/Würm- und würmzeitliche Ablagerungen im Wurzacher Becken (Rheingletschergebiet). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 189: 81–117.
- Gugerli F., Parducci L., Petit R.J. 2005:** Ancient plant DNA: review and prospects. *New Phytologist*, 166: 409–418.
- Gwaze D.P., Wolliams J.A., Kanowski P.J., Bridgwater F.E. 2001:** Interactions of genotype with site for height and stem straightness in *Pinus taeda* in Zimbabwe. *Silvae Genetica*, 50: 135–140.

- Hadžiselimović R., 2005:** Bioantropologija – Biodiverzitet recentnog čovjeka. INGEB – Sarajevo. str. 1-270.
- 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.
- Hajnalová E., Krippel E. 1984:** Katalóg paleobotanických nálezov z paleolitu Slovenska. Acta Interdisciplinaria Archaeologica, 3: 304–317.
- Hampe A., Petit R.J. 2005:** Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. Ecology Letters, 8: 461–467.
- Hannerz M., Sonesson J., Ekberg I. 1999:** Genetic correlations between growth and growth rhythm observed in a short-term test and performance in long-term field trials of Norway spruce. Canadian Journal of Forest Research, 29: 768–778.
- Hannrup B., Jansson G., Danell Ö. 2008:** Genotype by environment interaction in *Pinus sylvestris* L. in Southern Sweden. Silvae Genetica, 57: 306–311.
- Hansen J.K. 2010:** Current state of the European beech (*Fagus sylvatica* L.) in Denmark. Communicationes Instituti Forestalis Bohemicae, 25: 88-90.
- Hasenkamp N., Ziegenhagen B., Mengel C., Schulze L., Schmitt H.P., Liepelt S. 2011:** Towards a DNA marker assisted seed source identification: A pilot study in European beech (*Fagus sylvatica* L.). European Journal of Forest Research, 130: 513–519.
- Hazler K., Comps B., Šugar I., Melovski LJ., Tashev A., Gračan J. 1997:** Genetic structure of (*Fagus sylvatica* L.) populations in Southeastern Europe. Silvae Genetica, 46(4): 229–236.
- Hegi G. 1911:** Illustrierte Flora von Mitteleuropa. J.F. Lehmann, München. Str. 37-328.
- HerzogS., Krabel. D. 1996:** Genetic studies on leaf retention in *Quercusrobur*. Silvae Genetica. 45: 272-276.
- Hewitt G.M. 1999:** Post-glacial re-colonization of European biota. Biological Journal of the Linnean Society, 68: 87–112.
- Hewitt G.M. 2000:** The genetic legacy of the Quaternary ice ages. Nature, 405: 907–913.
- Hjelmqvist H. 1940:** Studien über die Abhängigkeit der Baumgrenzen von der Temperaturverhältnissen unter besonderer Berücksichtigung der Buche und ihrer Klimarassen. Str. 1- 246.
- Hoffmann J. 1961:** Ergebnisse eines Anbauversuches mit Buchen verschiedener Herkünfte in Tharandter Wald. Fortstwiss. Cbl., 80: 240 – 252.
- Hofmann M., Durka W., Liesebach M., Bruelheide H. 2015:** Intraspecific variability in frost hardiness of *Fagus sylvatica*L. European Journal of Forest Research, 134:433–441.

- Hogberg K.A., Karlsson B. 1998: Nursery selection of *Picea abies* clones and effects in field trials. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 13: 12–20.
- Horvat I. 1938. Biljnosociološka istraživanja šuma u Hrvatskoj. *Glasnik za šumske pokuse*, 6: 127–279.
- Horvat I. 1950: Šumske zajednice Jugoslavije. Nakladni zavod Hrvatske. Zagreb. Str. 1–73.
- Horvat I., Glavač S., Ellenberg H. 1974: Vegetation Südosteuropas. *Geobotanica selecta*, Bd. IV Gustav Fischer Verlag, Stuttgart. Str. 1–768.
- Hosius B., Bergmann F., Konnert M., Henkel W. 2000: A concept for seed orchards based on isoenzyme gene markers. *Forest Ecology and Management*, 131: 143–152.
- Hosius B., Leinemann L., Bergmann F., Maurer W.D., Tabel U. 2003: Genetische Untersuchungen zu Familienstrukturen und zur Zwieselbildung in Buchenbeständen. *Forst und Holz*, 58: 51–54.
- Hrašovec B. 2003: Entomološki kompleks bukve. In: Obična bukva u Hrvatskoj, ed. Matić S., Prpić B., Gračan J., Anić I., Dundović J. Akademija šumarskih znanosti, Zagreb. Str. 537–548.
- Huntley B. 1988: Europe. In: Huntley B., Webb T. Illud. *Vegetation history*. Dordrecht, the Netherlands: Kluwer Academy Publishers. Str. 341–383.
- Huntley B., Birks H.J.B. 1983: An atlas of past and present pollen maps for Europe: 0–13000 years ago. Cambridge, UK: Cambridge University Press. Str. 1–667.
- Hussendörfer E., von Schütz J.-P. 1996: Genetische Untersuchungen zu phänotypischen Merkmalen an Buche (*Fagus sylvatica* L.). *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen*, 147: 785–802.
- Hussendörfer E., Konnert M. 2000: Untersuchungen zur Bewirtschaftung von Weisstannen- und Buchenbeständen unter dem Aspekt der Erhaltung genetischer Variation. *Forest Snow and Landscape Research*, 75 (1/2): 187–204.
- Ionita L., Parnuta G. 2010: Current state of the European beech (*Fagus sylvatica* L.) gene pool in Romania. *Communicationes Instituti Forestalis Bohemicae*, 25: 201–209.
- Ivanković M., Popović M., Katačić I., Wuehlisch G., Bogdan S. 2011: Kvantitativna genetska varijabilnost provenijencija obične bukve (*Fagus sylvatica* L.) iz Jugoistočne Europe. *Šumarski list, Posebni broj*, str. 25–37.
- Ivanković M., Bogdan S., Gračan J., Piplaš I. 2010: Current state of the European beech (*Fagus sylvatica* L.) genetic resource in Croatia. *Communicationes Instituti Forestalis Bohemicae*, 25: 70–77.
- Ivanković M., Bogdan S., Božić G. 2008: Varijabilnost visinskog rasta obične bukve (*Fagus sylvatica* L.) u testovima provenijencija u Hrvatskoj i Sloveniji. *Šumarski list*, 11/12: 529–541.
- Izetbegović, S. 1986: Prilog rješavanju problema rekonstrukcije degradiranih šuma. Naučni skup - Rekonstrukcija degradiranih šuma, Sarajevo. Str. 1–7.

- Jahns S. 2000:** Late-glacial and Holocene woodland dynamics and land-use history of the Lower Oder valley, north-eastern Germany, based on two AMS¹⁴C dated pollen profiles. *Vegetation History and Archaeobotany*, 9: 111–123.
- Janjić N. 1998:** Nove mutagene forme jele (*Abies alba* Mill.) i bukve (*Fagus sylvatica* L.) iz centralne Bosne. Radovi Šumarskog fakulteta Univerziteta u Sarajevu, 1: 37–40.
- Janković M. 1970:** Fam. Fagaceae Dum. Rod *Fagus* L., *Quercus* L. In: Flora SR Srbije, Josifović M. (ed.), Srpska akademija nauka i umetnosti, Odeljenje prirodno-matematičkih nauka, Beograd, Knjiga II: 69–98.
- Jankovská V., Chromy P., Nizianská M. 2002:** Šafárka – first palaeobotanical data of the character of Last Glacial vegetation and landscape in the West Carpathians (Slovakia). *Acta Palaeobotanica*, 42: 39–50.
- Janssen A., Nowack S. 2001:** Können Durchforstungen die genetische Struktur von Buchenbeständen beeinflussen? *AFZ-Der Wald* 12, 614–615.
- Jensen J.S., Deans J.D. 2004:** Late autumn frost resistance of twelve North European provenances of *Quercus* species. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 19: 390–399.
- Jazbec A., Segotić K., Ivanković M., Marjanović H., Perić S. 2007:** Ranking of European beech provenances in Croatia using statistical analysis and analytical hierarchy process. *Forestry*, 80: 151–162.
- 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.
- Jump A.S., Peñuelas J. 2007:** Extensive spatial genetic structure revealed by AFLP but not SSR molecular markers in the wind-pollinated tree, *Fagus sylvatica*. *Molecular Ecology*, 16: 925–936.
- Jump A.S., Hunt J.M., Penuelas J. 2006:** Rapid climate change-related growth decline at the southern range edge of *Fagus sylvatica*. *Global Change Biology*, 12: 2163–2174.
- 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. Zbornik radova Znanstvenog skupa Šume hrasta lužnjaka u promijenjenim stanišnim i gospodarskim uvjetima, ed. Matić Slavko, Anić Igor. Zagreb: Hrvatska akademija znanosti i umjetnosti, Str. 143–152.
- Karadžić D., Mihajlović Lj., Milijašević T.** Zaštita bukovih šuma. In: Bukva u Srbiji. Stojanović Lj. ed., Udruženje šumarskih inženjera i tehničara Srbije, Beograd. Str. 179–225.
- Karimizadeh R., Mohammadi M., Armion M., Shefazadeh M.K., Chalajour H. 2012:** Determining heritability, reliability and stability of grain yield and

- yield-related components in durum wheat (*Triticum durum* L.). Bulgarian Journal of Agricultural Science, 18: 595–607.
- Karlsson B., Hogberg K. 1998:** Genotypic parameters and clone site interaction in clone tests of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). Forest Genetics, 5: 21–30.
- Kienitz M. 1886:** Über die Formen und Abarten heimischer Waldbäume. Forstliches Zeitung, str. 241–260.
- Kim I., Kwon H., Ryu K., Choi W.Y. 2008:** Provenance by Site Interaction of *Pinus densiflora* in Korea. Silvae Genetica, 57: 131–139.
- Kleinschmit J. 1985:** Results of beech (*Fagus sylvatica* L.) provenance experiments in Northern Germany. „Symp. Verbesserung und Waldbau der Buche“ in: Mitteilungen der Bundes-forschungsanstalt für Forst-und Holzwirtschaft, 150: 65–84.
- Klumpp R., Steiner H., Hochbichler E. 2010:** Current state of the European beech (*Fagus sylvatica* L.) gene pool in Austria. Communicationes Instituti Forestalis Bohemicae, 25: 38–45.
- Konnert M. 1996:** Beeinflussen Nutzungen einzelner Bäume die genetische Struktur von Beständen? Die Wald, 23: 1284–1291.
- Konnert M. 1999:** Herkunftsüberprüfung mit biochemisch-genetischen Methoden. Der Weihnachtsbaum, 5: 4–9.
- Konnert M. 2004:** Handbücher für Isoenzymanalyse. www.genre.de/fgrdeu/blag/iso-handbuecher.
- 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.
- Konnert M., Ziehe M., Trober U., Mauer W., Janßen A., Sander T., Hussendörfer E., Hertel H. 2000:** Genetische Variation der Buch (*Fagus sylvatica* L.) in Deutschland: Gemeinsame Auswertung genetischer Inventuren über verschiedene Bundesländer. Forst und Holz, 55: 403–408.
- Koričić Š. 2004:** Biološki, ekološki i ekonomski pokazatelji uspješnosti proreda u panjačama bukve. Doktorska disertacija, Šumarski fakultet u Sarajevu. Str. 1–230.
- Kornerup A., Wanscher J.H. 1981:** Taschenlexikon der Farben. Muster - Schmidt Verlag, Zürich, Göttingen. Str. 18–139.
- Koskela J., Buck A., Teissier Du Cros E. 2007:** Climate change and forest genetic diversity: Implications for sustainable forest management in Europe. Biodiversity International, Rome. str.1–111.
- Köstler J., Bruckner E., Bibelriether H. 1968:** Die Wurzeln der Waldbäume. Hamburg-Berlin. Str.1–284.
- Krahl-Urban J. 1958:** Vorläufige Ergebnisse von Buchenprovenienzversuchen. Allgemeine Forst - und Jagdzeitung, 129: 242–251.

- Kremer D. 2001:** Fenološka zapažanja cvatnje nekih drvenastih vrsta u Botaničkom vrtu Prirodoslovno-matematičkog fakulteta Sveučilišta u Zagrebu. Šumarski list, 9/10: 475-486.
- Kremer D. 2002:** Fenologija kasnoproletnog cvjetanja nekih drvenastih vrsta u Botaničkom vrtu Prirodoslovno-matematičkoga fakulteta u Zagrebu. Šumarski list, 9/10: 489-499.
- Kriebitzsch W.U., Liesebach M., Scholz F. 1999:** The influence of elevated CO₂ on growth parameters of various provenances of European beech (*Fagus sylvatica* L.) at different irradiance. Forstwissenschaftliches Centralblatt, 118:51-65.
- Krstić M., Medarević M., Stojanović Lj., Banković S. 2002:** State and silvicultural problems of beech forests in Northeast Serbia. Bulletin of the Faculty of Forestry Beograd, 86: 161-171.
- Krstinić, A. 1986:** Genetski aspekt rekonstrukcije degradiranih izdankačkih šuma. Naučni skup - Rekonstrukcija degradiranih šuma, Sarajevo. Str. 57-61.
- Krupinski K.M. 1995:** Pollen stratigraphy and succession of vegetation during the Mazovian Interglacial. Acta Geographica Lodziensia, 70: 1-200.
- Krynytskyy H., Parpan V., Kuziv R. 2010:** European beech (*Fagus sylvatica* L.) forests in Ukraine. Communicationes Instituti Forestalis Bohemicae, 25: 265-272.
- Kvesić S., Ballian D. 2014:** Allozyme variation among European beech (*Fagus sylvatica* L.) stands in Bosnia and Herzegovina. 4. Jahrestagung vom 10.-12. September 2014 in Teisendorf.
- Lang G. 1992:** Some aspects of European late- and post-glacial flora history. Acta Botanica Fennica, 144: 1-17.
- Lang G. 1994:** Quartäre Vegetationsgeschichte Europas. Methoden und Ergebnisse. Jena, Germany: Gustav Fischer Verlag. Str. 1- 462.
- Larsen B. 1985:** Beechprovenances in Denmark. "Symp. Verbesserung und Waldbau der Buche" in: Mitteilungen der Bundesforschungsanstalt für Forst und Holzwirtschaft, Hamburg, 150: 85-91.
- Larsen J.B. 1986a:** Geography variation in silver fir (*Abies alba*) growth rate and frost resistance. Forstwissenschaftliches Centralblatt, 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.). Forstwissenschaftliches Centralblatt, 105(5): 381-396.
- Lascoux M., Palmé A.E., Cheddadi R., Latta R.G. 2004:** Impact of Ice Ages on the genetic structure of trees and shrubs. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Biological Sciences, 359: 197-207.
- Latałowa M. 1992:** Man and vegetation in the pollen diagrams from Wolin Island (NW Poland). Acta Palaeobotanica, 32: 123-249.
- Latałowa M., Ralska-Jasiewiczowa M., Miotk-Szpiganowicz G., Zachowicz J. 2004:** *Fagus sylvatica* L. – beech. In: Ralska-Jasiewiczowa M., Latałowa M.,

- Wasylikowa K., Tobolski K., Madeyska E., Wright H.E.Jr., Turner Ch, ed.: Late Glacial and Holocene history of vegetation in Poland based on isopollen maps. Kraków, Poland: W. Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Sciences, str. 95–104.
- Lauber U., Rotach P., Hussendörfer E. 1997:** Auswirkungen waldbaulicher Eingriffe auf die genetische Struktur eines Buchen-Jungbestandes (*Fagus sylvatica* L.). Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen, 148 (11): 847–862.
- Lefèvre S., Wagner S., Petit R.J., de Lafontaine G. 2012:** Multiplexed microsatellite markers for genetic studies of beech. Molecular Ecology Resources, 12: 484–491.
- Leibundgut H. 1982:** Europäische Urwälder der Bergstufe. Bern-Stuttgart, Haupt. Str. 1–308.
- Leibundgut H. 1984:** Unsere Waldbäume. Verlag Frauenfeld; Huber, Stuttgart. str. 1–168.
- Lenormand T. 2002:** Gene flow and the limits to natural selection. Trends in Ecology and Evolution, 17: 183–189.
- Liepelt S., Bialozyt R., Ziegenhagen B. 2002:** Wind-dispersed pollen mediates post-glacial gene flow among refugia. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 99: 14590–14594.
- Liesebach M., Degen B., Scholz F. 1999:** Zur genetischen Anpassungsfähigkeit der Rotbuche (*Fagus sylvatica* L.). Berichte über Landwirtschaft, Münster, 77: 128–133.
- Lindner M. 2007:** How to adapt forest management in response to the challenges of climate change? In: Climate change and forest genetic diversity: Implications for sustainable forest management in Europe, edited by J. Koskela, A. Buckand, E. Tessier Du Cros. Bioversity International, Rome, Italy. Str. 31–42
- Lindner M., Garcia-Gonzalo J., Kolström M., Green T., Reguera R., Maroschek M., Seidl R., Lexer M.J., Netherer S., Schopf A., Kremer A., Delzon S., Barbati A., Marchetti M., Corona P. 2008:** Impacts of climate change on European forests and options for adaptation. Report to the European Commission Directorate-General for Agriculture and Rural Development. Str. 1–173.
- Lindner M., Maroschek M., Netherer S., Kremer A., Barbati A., Garcia-Gonzalo J., Seidl R., Delzon S., Corona P., Kolstrom M., Lexer M., Marchetti M. 2010:** Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. Forest Ecology and Management, 259: 698–709.
- Linnaeus C. 1753:** Species Plantarum, Exhibentes plantas rite cognitatas ad genera relatas. Tomus I, Laurentius Salvius, Stockholm, vol. I. Str. 1–561.
- Litynska-Zajac M. 1995:** Anthracological analysis. In: Hromada J., Kozłowski J., ed.: Complex of Upper Palaeolithic sites near Moravany, western Slovakia. Kraków, Poland: Jagiellonian University Press, str. 74–79.

- Löchelt S., Franke A. 1995:** Bestimmung der genetischen Konstitution von Buchen-Beständen (*Fagus sylvatica* L.) entlang eines Hohentransektes von Freiburg auf den Schauinsland. *Silvae Genetica*, 44: 312–331.
- Lojo A., Balić B. 2011:** Prikaz površina šuma i šumskih zemljišta. In: Lojo A., Balić B., Hočevan M., Vojniković S., Višnjić Č., Musić J., Delić S., Trešić 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. str. 34–48.
- Magri D. 1999:** Late-Quaternary vegetation history at Lagaccione near Lago di Bolsena (Central Italy). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 106: 171–208.
- Magri D. 2008:** Patterns of post-glacial spread and the extent of glacial refugia of European beech (*Fagus sylvatica*). *Journal of Biogeography*, 35, 450–463.
- Magri D., Vendramin G.G., Comps B., Dupanloup I., Geburek T., Gömöry D., Latałowa M., Litt T., Paule L., Roure J.M., Tantau I., van der Knaap W.O., Petit R.J., de Beaulieu J.L. 2006:** A new scenario for the Quaternary history of European beech populations: palaeobotanical evidence and genetic consequences. *New Phytologist*, 171, 199–221.
- Mai D.H. 1995:** Quartäre Vegetationsgeschichte Europas. Stuttgart, Germany: Gustav Fischer. Str. 1–691
- Malkiewicz M. 2002:** The history of vegetation of the Eemian interglacial in the Great Polish Lowland. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, 71: 311–321.
- Mamakowa K. 1989:** Late Middle Polish glaciation, Eemian and early Vistulian vegetation at Imbramowice near Wrocław and the pollen stratigraphy of this part of the Pleistocene in Poland. *Acta Palaeobotanica*, 29: 11–176.
- Matić S. 1985:** Intenzitet prorede i njegov utjecaj na stabilnost, proizvodnost i pomlađivanje sastojina hrasta lužnjaka. Savjetovanje povodom 125 godišnjice Šumarskog fakulteta u Zagrebu, str. 1–25.
- Matić S., Oršanić M., Anić I. 2003:** Uzgojni postupci u niskim i degradiranim bukovim sastojinama. In: Obična bukva u Hrvatskoj, ed. Matić S., Prpić B., Gračan J., Anić I., Dundović J. Akademija šumarskih znanosti, Zagreb. Str. 393–405.
- Matić V., Pintarić, K., Drinić, P. 1969:** Osnovne smjernice gazdovanja šumama u BiH za period 1971. do 2005. godine. Institut za šumarstvo u Sarajevu, Sarajevo. Str. 1–290.
- Matić V., Drinić P., Stefanović V., Ćirić M., Beus V., Bozalo G., Golić S., Hamzić U., Marković Lj., Petrović M., Subotić M., Talović N., Travar J. 1971:** Stanje šuma u SR Bosni i Hercegovini, prema inventuri na velikim površinama u 1964–1968 godini. Šumarski fakultet i institut za šumarstvo Sarajevo, posebna izdanja br. 7: 1–639.
- Matuszkiewicz J.M. 2002:** Zespoły leśne Polski. Warszawa, Poland: Wyd. Naukowe PWN. str. 1–358.

- Maunaga Z., Govedar Z., Burlica Č., Stanivuković Z., Brulić J., Lazarev V., Mataruga M. 2001:** Plan gazdovanja za šume sa posebnom namjenom u strogim rezervatima prirode Janj i Lom. Studija šumarskog fakulteta u Banja Luci, str. 1-143.
- Mckeand S.E., Li B., Hatcher A.V., Wei R.J. 1990:** Stability parameter estimates for stem volume for loblolly pine families growing in different regions in the southeastern United States. *Forest Science*, 36: 10–17.
- McLachlan J.S., Hellmann J.J., Schwartz M.W. 2007:** A framework for debate of assisted migration in an era of climate change. *Conservation Biology*, 21: 297–302.
- McLachlan J.S., Clark J.S., Manos P.S. 2005:** Molecular indicators of tree migration capacity under rapid climate change. *Ecology*, 86: 2088–2098.
- Merzeau D. 1991:** Estimation des paramètres du mode de reproduction et des structures génétiques du hêtre (*Fagus sylvatica* L.). PhD thesis, Université de Bordeaux.
- Merzeau D., Comps B., Thiébaud B., Letouzey J. 1994:** Estimation of *Fagus sylvatica* L. mating system parameters in natural populations. *Annales des Sciences Forestières*, 51: 163–173.
- Merzeau D., Di Giusto F., Comps B., Thiébaud B., Letouzey J., Cuguen J. 1989:** Genetic control of isozyme systems and heterogeneity of pollen contribution in beech (*Fagus sylvatica* L.). *Silvae Genetica*, 38: 195–201.
- Mešković D. 2007:** Analiza strukture prirodnog pomlatka u prašumskom rezervatu "Mačen do" (Bosna i Hercegovina). *Radovi Šumarskog Instituta Jastrebarsko*, 42(2): 85-94.
- Millar C.I., Lybby W.J. 1991:** Strategies for conserving clinal, ecotypic and disjunct population diversity in widespread species. In: Falk, D. A., Holsinger, K. E. (ed.): *Genetics Conservation of Rare Plants*, Oxford University Press, New York, str. 149-170.
- Milesku I., Alexe A. 1967:** *Fagul*. Ed. Agrosilvica, Bucuresti. Str. 1-581.
- Mirosavljević M., Pržulj N., Bocanski J., Stanislavjević D., Mitrović B. 2014:** The application of AMMI model for barley cultivars evaluation in multi-year trials. *Genetika*, 46: 445–454.
- Mišić V. 1957:** Varijabilnost i ekologija bukve u Jugoslaviji. *Zbornik radova Biološkog instituta N.R. Srbije, Beograd. Monographiae* 1, str. 1–181.
- Mohammadi R., Amri A. 2011:** Graphic analysis of trait relations and genotype evaluation in durum wheat. *Journal of Crop Improvement*, 25: 680–696.
- Muhle O., Kappich I. 1979:** Erste Ergebnisse eines Buchen – Provenienzversuches und Verbandsversuches im Forstamt Bramwald. *Forstarchiv*, 50: 65-69.
- Muhs, H.-J. 1985:** International provenance trial of beech (*Fagus sylvatica* L.) from 1983/85. *Mitteilungen der Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holztechnologie*, 3. IUFRO Buchensymposium, Zvolen, str. 77-83.
- Muhs H.-J., von Wühlisch G. 1992:** Research on the improvement of beech in the last decade. In: R.E. Rosello (ur.), *Proc. of Int. Congress on Beech*,

- Pamplona 1992, Investigacion Agraria, Sistemas y Recursos Forestales, 1: 311–318.
- Muhs H.-J., Paule L., Ionita L., Von Wuehlisch G. 2010:** Concept and design of the international beech provenance trials of 1995 and 1998, and suggestions for future trials. Book of abstracts. COST E52 "Evaluation of Beech Genetic Resources for Sustainable Forestry" Final Meeting. 4–6th May 2010, Burgos, Spain, str. 19.
- Müller H. 1974:** Pollenanalytische Untersuchungen und Jahresschichtenzählungen an der holsteinzeitlichen Kieselgur von Munster-Breloh. Geologisches Jahrbuch, 21: 107–140.
- Müller-Starck G. 1985:** Genetic differences between "tolerant" and "sensitive" beeches (*Fagus sylvatica* L.) in an environmentally stressed adult forest stand. *Silvae Genetica*, 34: 241–247.
- Müller-Starck G. 1991:** Genetic processes in seed orchards. In: Giertych, M., Mátyás, C. (Ed.): Genetics of Scots Pine. Elsevier, Amsterdam, str. 147–162.
- Müller-Starck G., Ziehe, M. 1991:** Genetic variation in populations of *Fagus sylvatica* L., *Quercus robur* L. and *Quercus petraea* Liebl. in Germany. In: Genetic variation in European populations of forest trees. (ed. G. Müller-Starck & M. Ziehe). Frankfurt am Main. Str. 125–140.
- Müller-Starck G., Baradat P.H., Bergmann F. 1992:** Genetic variation within European tree species. In: Adams, W.T., Strauss, S.H., Copes, D.L. (ed.): Population Genetics of Forest Trees, Kluwer Academic Publishers, str. 23–47.
- Müller-Starck G., Starke R. 1993:** Inheritance of isozymes in European beech (*Fagus sylvatica* L.). *Journal of Heredity*, 84: 291–296.
- Münch E. 1949:** Vergleichender Anbauversuch mit Buchen verschiedener Herkunft. Beiträge für Forstpflanzenzüchtung, 13: 103–108.
- Muona O., Harju A., Kärkkäinen K. 1988:** Genetic comparison of natural and nursery grown seedlings of *Pinus sylvestris* using allozymes. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 3: 37–46.
- Murillo O. 2001:** Genotype by environment interaction and genetic gain on unbalanced *Pinus oocarpa* provenances trials. *Agronomía Costarricense*, 25: 21–32.
- Neale, D.B., Adams W.T. 1985:** Allozyme and mating-system variation in balsam fir (*Abies balsamea*) across a continuous elevational transect. *Canadian Journal of Botany*, 63: 2448–2453.
- Nei M. 1972:** Genetic distance between populations. *American Naturalist*, 106: 283–291.
- Nei M. 1973:** Analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 70: 3321–3323.
- Nilsson S.G. 1983:** Evolution of leaf abscission times: alternative hypotheses. *Oikos* 40: 318–319.
- Nielsen C.N., Jørgensen F.V. 2003:** Phenology and diameter increment in seedlings of European beech (*Fagus sylvatica* L.) as affected by different soil

- water contents: variation between and within provenances. *Forest Ecology and Management*, 174: 233–249.
- Novotný P., Frýdl J. 2010:** Current state of the European beech (*Fagus sylvatica* L.) genetic resource conservation in Czech Republic. *Communicationes Instituti Forestalis Bohemicae*, 25: 78–87.
- Oddou-Muratorio S., Klein E.K., Vendramin G.G., Fady B. 2011:** Spatial vs. temporal effects on demographic and genetic structures: The roles of dispersal, mating and differential mortality on patterns of recruitment in *Fagus sylvatica*. *Molecular Ecology*, 20: 1997–2010.
- Osole F. 1976:** Paleolitik iz Županovega spodmola pri Saječah /Das Palaeolithikum aus Županov spodmol bei Saječe. Poročilo o raziskovanju paleolita, neolita in eneolita v Sloveniji, 5: 7–28.
- Osole F. 1983:** Das Epigravettien aus der Höhle Lükensjka jama bei Prečna. Poročilo o raziskovanju paleolita, neolita in eneolita v Sloveniji, 11: 7–32.
- 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., Su Q., Rautenberg A., Manni F., Lascoux M. 2003:** Postglacial recolonization and cpDNA variation of silver birch, *Betula pendula*. *Molecular Ecology*, 12: 201–212.
- Paludan-Müller G., Saxe H., Leverenz J.W. 1999:** Responses to ozone in 12 provenances of European beech (*Fagus sylvatica*): genotypic variation and chamber effects on photosynthesis and dry-matter partitioning. *New Phytol* 144:261–273.
- Papageorgiou A.C., Vidalis A., Gailing O., Tsiripidis I., Hatziskakis S., Boutsios S., Galatsidas S., Finkeldey R. 2008:** Genetic variation of beech (*Fagus sylvatica* L.) in Rodopi (N.E. Greece). *European Journal of Forest Research*, 127: 81–88.
- Papageorgiou A.C., Tsiripidis I., Mouratidis T., Hatziskakis S., Gailing O., Eliades N-G.H., Vidalis A., Drouzas A.A., Finkeldey R. 2014:** Complex fine-scale phylogeographical patterns in a putative refugial region for *Fagus sylvatica* (Fagaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 174 (4): 516–528.
- Pastorelli R., Smulders M.J.M., Van't Westende W.P.C., Vosman B., Giannini R., Vettori C., Vendramin G.G. 2003:** Characterization of microsatellite markers in *Fagus sylvatica* L. and *Fagus orientalis* Lipsky. *Molecular Ecology*, 3 (1) 76–78.
- Paule L. 1982:** Untersuchungen zum Wachstum der slowakischen Rotbuchenprovenienzen (*Fagus sylvatica* L.). *Silvae Genetica*, 31: 131–136.
- Perkins J.M., Jinks J.L. 1968:** Environmental and genotype-environmental components of variability. III. Multiple lines and crosses. *Heredity*, 23: 339–356.

- Petit R.J., Bialozyt R., Brewer S., Cheddadi R., Comps B. 2001:** From spatial patterns of genetic diversity to postglacial migration processes in forest trees. In: Silvertown J., Antonovics J., ed. Integrating ecology and evolution in a spatial context. Oxford, UK: Blackwell Science, str. 295–318.
- 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.
- Pintarić K. 1978:** Urwald Perućica als natürliches Forschungslaboratorium. *Allgemeine Forstzeitschrift*, 33(24): 702–707.
- Pintarić K. 1986:** Problem rekonstrukcije degradiranih šuma u Bosni i Hercegovini. Naučni skup - Rekonstrukcija degradiranih šuma, Sarajevo. Str. 32–37.
- Pintarić, K. 1991:** Uzgajanje šuma II. Udžbenik, Sarajevo. Str. 1–284.
- Pintarić K. 1997:** Forestry and forest reserves in Bosnia and Herzegovina. COST Action E4 Forest reserves research network, Ljubljana, str. 1–15.
- Pintarić K. 2000a:** Značaj alohtonih-gostujućih vrsta drveća u šumarstvu Bosne i Hercegovine. Seminar - Sjemensko-rasadnička proizvodnja u BiH – Aktualno stanje i perspektive, Brčko. Str. 77–80.
- Pintarić K. 2000b:** Analiza strukture i kvalitete prirodnog pomlatka nekih bukavih šuma u Bosni i Hercegovini. *Šumarski list*, Zagreb. 11/12: 627–635.
- Pintarić K. 2002:** Šumsko-uzgojna svojstva i život važnijih vrsta šumskog drveća. UŠIT-Sarajevo, str. 1–221.
- Piotti A., Leonardi S., Heuertz M., Buiteveld J., Geburek T., Gerber S., Kramer K., Vettori C., Vendramin G.G. 2013:** Within-Population Genetic Structure in Beech (*Fagus sylvatica* L.) Stands Characterized by Different Disturbance Histories: Does Forest Management Simplify Population Substructure? *PLoS ONE* 8(9): e73391. doi:10.1371/journal.pone.0073391
- Pluess A.R., Määtänen K. 2013:** Characterization of eighteen novel microsatellite markers and multiplex PCR protocol for *Fagus sylvatica*. *Conservation Genetics Resources*, 5: 311–314.
- Ponton S., Dupouey J., Bréda N., Dreyer E. 2002:** Comparison of water-use efficiency of seedlings from two sympatric oak species: genotype environment interactions. *Tree Physiology* 22: 413–422.
- Pott R. 1997:** Invasion of beech and establishment of beech forests in Europe. *Annali di Botanica*, 55: 27–57.
- Pott R. 2000:** Palaeoclimate and vegetation – long-term vegetation dynamics in central Europe with particular reference to beech. *Phytocoenologia*, 30: 285–333.

- Pswarayi I.Z., Barnes R.D., Birks J.S., Kanowski P.J. 1997:** Genotype-Environment Interaction in a Population of *Pinus elliottii* Engelm. var. *elliottii*. *Silvae Genetica*, 46: 35–40.
- Pukacki P. 1990:** Odporność na niskie temperatury. In: S. Biatobok (ur.), *Buk zwyczajny (Fagus sylvatica L.)*. Państwowe wydawnictwo naukowe, Poznań, str. 185–192.
- Ralska-Jasiewiczowa M., Goslar T., Madeyska T., Starkel L. 1998:** Lake Gościąg, Central Poland. A monographic study, Part I. Kraków, Poland: W. Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Sciences. Str. 1–337.
- Ramil-Rego P., Rodríguez Guitián M.A., Muñoz Sobrino C., Gómez-Orellana L. 2000:** Some considerations about the postglacial distribution of *Fagus sylvatica* in the Iberian peninsula. *Folia Geobotanica*, 35: 241–271.
- Raymond C. A., Namkoong G. 1990:** Optimising breeding zones: Genetic flexibility or maximum value? *Silvae Genetica*, 39: 110–112.
- Repo T., Nilsson J.E., Rikala R., Ryyppö A., Sutinen M.L. 2001:** Cold hardiness of Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.). In: Bigras FJ, Colombo SJ (ed.) *Conifer cold hardiness*. Kluwer, Dordrecht, pp 463–493.
- Rezene Y., Bekele A., Goa Y. 2014:** GGE and AMMI biplot analysis for field PEA yield stability in SNNPR State, Ethiopia. *International Journal of Sustainable Agricultural Research*, 1: 28–38.
- Robson T.M., Sánchez-Gómez D., Cano F.J., Aranda I. 2012:** Variation in functional leaf traits among beech provenances during a Spanish summer reflects the differences in their origin. *Tree Genetics & Genomes*, 8 (5): 1111–1121.
- Ruetz, W. F., Konnerth, M., Behm, A., 1996:** Sind Waldschäden auch eine Frage der Herkunft? *Der Wald*, 14: 2–3.
- Rybniček K., Rybníková E. 2002:** Vegetation of the Upper Orava region (NW Slovakia) in the last 11 000 years. *Acta Palaeobotanica*, 42: 153–170.
- Rybníková E., Rybniček K. 1996:** Czech and Slovak Republics. In: Berglund B.E., Birks H.J.B., Ralska-Jasiewiczowa M., Wright H.E., ed. *Palaeoecology events during the last 15 000 years*. Chichester, UK: John Wiley & Sons, str. 473–505.
- Rweyongeza D. 2011:** Pattern of genotype-environment interaction in *Picea glauca* (Moench) Voss in Alberta, Canada. *Annals of Forest Science*, 68: 245–253.
- Rzeźnik Z. 1976:** Badania nad zmiennością buka zwyczajnego (*Fagus sylvatica* L.) polskich proveniencji. *Rocz. Akad. Roln. Poznań*, 72: 1–37.
- Sas Institute, INC. 2011:** SAS/STAT Users Guide, Version 9.1.3. Cary, NC: SAS Institute, Inc.
- Scalfi M., Troggio M., Piovani P., Leonardi S., Magnaschi G., Vendramin G.G., Menozzi P. 2004:** A RAPD, AFLP and SSR linkage map, and QTL analysis in European beech (*Fagus sylvatica* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 108: 433–441.

- Schober R. 1971:** Die Rotbuche. J. D.Sauerländer's Verlag, Frankfurt am Main. Str.1 -460.
- Schraml C., Rennenberg H. 2002:** Ökotypen der Rotbuche (*Fagus sylvatica* L.) zeigen unterschiedliche Reaktionen auf Trockenstress. Forstwissenschaftliches Centralblatt, 121:59–72.
- Seifert S., Vornam B., Finkeldey R. 2012:** DNA sequence variation and development of SNP markers in beech (*Fagus sylvatica* L.). European Journal of Forest Research, 131: 1761–1770.
- Shafii B., Price W.J. 1998:** Analysis of genotype-by-environment interaction using the additive main effects and multiplicative interaction model and stability estimates. Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics, 3: 335–345.
- Sinnott E. W. 1935:** Botany. Principles and Problems, 3d edition. New York/ London, McGraw-Hill Book Comp. Str. 1-525.
- Sjölund M.J., González-Díaz P., Moreno-Villena J.J., Jump A.S. 2017:** Understanding the legacy of widespread population translocations on the post-glacial genetic structure of the European beech, *Fagus sylvatica* L. Journal of Biogeography, DOI: 10.1111/jbi.13053.
- 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.
- Spanos K., Gaitanis D. 2010:** Current state of genetic resources of beech in Greece. Communicationes Instituti Forestalis Bohemicae, 25: 141-155.
- Statsoft, Inc. 2013:** STATISTICA (data analysis software system), version 12.
- Stefanova I., Ammann B. 2003:** Lateglacial and Holocene vegetation belts in the Pirin Mountains (southwestern Bulgaria). Holocene, 13: 97–107.
- Stefanović V. 1964:** Šumska vegetacija na verfenskim pješčarima i glincima jugoistočne Bosne. Radovi Šumarskog fakulteta i Instituta u Sarajevu, 9(3): 1-86.
- Stefanović V. 1970:** Jedan pogled na recentnu sukcesiju bukovo-jelovih šuma prašumskog karaktera u Bosni. Radovi Akademije nauka i umjetnosti BiH, Sarajevo, 125(4):141-150.
- Stefanović V. 1977:** Fitocenologija sa pregledom šumskih fitocenoza Jugoslavije. Zavod za udžbenike Sarajevo, str. 1-283.
- Stefanović V. 1988:** Prašumski rezervati Jugoslavije, dragulji iskonske prirode. Biološki list, Sarajevo, 9/10:1-5.
- Stefanović V., Beus V., Burlica Č., Dizdarević H., Vukorep I. 1983:** Ekološko-vegetacijska rejonizacija Bosne i Hercegovine. Sarajevo, Šumarski fakultet, Posebna izdanja br. 17: 1-44.
- Stewart J.R. 2003:** Comment on 'Buffered Tree Population Changes in a Quaternary Refugium: Evolutionary Implications'. Science, 299: 825.
- Stewart J.R., Lister A.M. 2001:** Cryptic northern refugia and the origins of the modern biota. Trends in Ecology and Evolution, 16: 608–613.

- Stojanović Lj. 1986:** Opšti problemi vezani za melioraciju degradiranih šuma u SR Srbiji i van teritorija SAP. Naučni skup - Rekonstrukcija degradiranih šuma, Sarajevo. Str. 50-56.
- Stojanović D.B., Kržić A., Matović B., Orlović S., Duputic A., Djurdjević V., Galić Z., Stojnić S. 2013:** Prediction of the European beech (*Fagus sylvatica* L.) xeric limit using a regional climate model: An example from southeast Europe. *Agricultural and Forest Meteorology*, 176: 94-103.
- Stojanović O., Stefanović V., Burlica Č., Pintarić K., Pavlič J., Koprivica M., Luteršek D., Lazarev V. 1986:** Ekološko-proizvodne karakteristike (proizvodni potencijal) dugoročni ciljevi i mogućnosti proizvodnje drveta na staništima izdanačkih šuma bukve u SR BiH. Šumarski fakultet, Sarajevo. Str. 1-120.
- Stojnić S., Orlović S., Galić Z., Vasić V., Vilović D., Knežević M., Šijačić-Nikolić M. 2012:** Environmental characteristics in the European beech provenance trials at Fruška Gora Mountain and Debeli Lug. *Topola*, 189/190: 145-162.
- Stojnić S., Sass-Klaassen U., Orlović S., Matović B., Eilmann B. 2013a:** Plastic growth response of European beech provenances to dry site conditions. *IAWA Journal*, 34: 475-484.
- Stojnić S. 2013b:** Variability of anatomical, physiological and morphological traits of different European beech provenances in Serbia. PhD thesis, University of Belgrade Faculty of Forestry, Republic of Serbia. Str. 1- 340.
- Stojnić S., Ballian D., Ivanković M., Šijačić-Nikolić M., Orlović S., Pilipović A., Bogdan S., Kvesić S., Mataruga M., Daničić V., Cvjetković B., Miljković D., Von Wuehlisch G. 2014:** Height growth variability of European beech (*Fagus sylvatica* L.) provenances in common garden experiments in Bosnia and Herzegovina, Croatia and Serbia. V Congress of the Serbian Genetic Society, Kladovo, Serbia, September 28th-October 2nd 2014. Book of abstracts, p 339.
- Stojnić S., Orlović S., Ballian D., Ivanković M., Šijačić-Nikolić M., Pilipović A., Bogdan S., Kvesić S., Mataruga M., Daničić V., Cvjetković B., Miljković D., Von Wuehlisch G. 2015:** Provenance by site interaction and stability analysis of European beech (*Fagus sylvatica* L.) provenances grown in common garden experiments. *Silvae Genetica* 64 (4): 133-147.
- Sułkowska M. 2010:** Conservation of genetic resources of beech (*Fagus sylvatica* L.) in Poland. *Communicationes Instituti Forestalis Bohemicae*, 25: 184-190.
- Svobodová H. 1991:** Pollen analysis of the Upper Palaeolithic triple burial at Dolní Věstonice. *Archeologické Rozhledy*, 43: 505-510.
- Svobodová H., Reille M., Goeury C. 2001:** Past vegetation dynamics of Vltavský luh, upper Vltava river valley in the Šumava mountains, Czech Republic. *Vegetation History and Archaeobotany*, 10: 185-199.
- Svobodová H., Soukupová L., Reille M. 2002:** Diversified development of mountain mires, Bohemian Forest, Central Europe, in the last 13000 years. *Quaternary International*, 91: 123-135.

- Sykes R., Li B., Isik F., Kadla J., Chang H.-M. 2006: Genetic variation and genotype by environment interactions of juvenile wood chemical properties in *Pinus taeda* L. *Annals of Forest Science* 63: 897–904.
- Šafar J. 1963: Ekonomski i biološki temelji za uzgajanje šuma. Savez šumarskih društava Hrvatske, Zagreb. Str. 1–598.
- Šercelj A. 1966: Pelodne analize Pleistocenskih in Holocenskih sedimentov Ljubljanskega Barja. *Razprave, Slovenska akademija znanosti in umetnosti*, 9: 431–472.
- Šercelj A. 1996: The origins and development of forests in Slovenia. *Slovenska akademija znanosti in umetnosti, Razred za naravoslovne vede, Dela*, 35: 5–135.
- Šercelj A., Culiberg M. 1991: Palynological and anthracotomical investigations of sediments from the Divje Babe I Palaeolithic site. *Razprave IV. Razreda SAZU*, 32: 129–152.
- Šijačić-Nikolić M., Orlović S., Pilipović A. 2010: Current state of the Balkan beech (*Fagus sylvatica* spp. *sylvatica*) gene pool in the Republic of Serbia. *Communicationes Instituti Forestalis Bohemicae*, 25: 210–219.
- Šilić Č. 1983: Atlas drveća i grmlja. Svjetlost Sarajevo, Bosna i Hercegovina. Str. 1–218.
- Taberlet P., Cheddadi R. 2003: Quaternary refugia and persistence of biodiversity. *Science*, 297: 2009–2010.
- 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.L. 1967: Sistema i filogeniia tsvetkovykh rastenii (Systema et Phylogenia Magnoliophytorum). Soviet Science Press, Leningrad & Nauka, Moscow. Str. 1–611.
- Takhtajan A. 1997: Diversity and Classification of Flowering Plants. Columbia University Press, New York. Str. 1–643.
- Thiébaud B., Lumaret R., Vernet P. 1984: The bud enzymes of beech (*Fagus sylvatica* L.) genetic distinction and analysis of polymorphisms in several French populations. *Silvae Genetica*, 31: 51–60.
- Thiel D., Kreyling J., Backhaus S., Beierkuhnlein C., Buhk C., Egen K., Huber G., Konnerth M., Nagy L., Jentsch A. 2014: Different reactions of central and marginal provenances of *Fagus sylvatica* to experimental drought. *European Journal of Forest Research* 133: 247–260.
- Tonkov S. 2003: Holocene palaeovegetation of the Northwestern Pirin Mountains (Bulgaria) as reconstructed from pollen analysis. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 124: 51–61.
- Tonkov S., Panovska H., Possnert G., Bozilova E. 2002: The Holocene vegetation history of Northern Pirin Mountain, southwestern Bulgaria: pollen analysis and radiocarbon dating of a core from Lake Ribno Banderishko. *Holocene*, 12: 201–210.

- Trinajstić I. 2003:** Taksonomija, morfologija i rasprostranjenost obične bukve. In: Obična bukva u Hrvatskoj, ed. Matić S., Prpić B., Gračan J., Anić I., Dundović J. Akademija šumarskih znanosti, Zagreb. Str. 33-56.
- Turk I., Dirjec J., Culiberg M. 1989:** Divje Babe I – Novo paleolitsko najdišče in skupinsko grobišče jamskega medveda. *Arheološki vestnik*, 39/40:13–60.
- Turok J. 1996:** Genetische Untersuchungen bei der Buche Genetische Anpassungsprozesse und die Erhaltung von Genressourcen in Buchenwäldern (*Fagus sylvatica* L.). Landesanstalt für Ökologie, Bodenordnung und Forsten/Landesamt für Agrarordnung NRW. Str. 1-136.
- Tutin T.G., Heywood V.H., Burgus N.A., Valantine D.H., Walters S.M., Webb D.A. 1964:** *Flora Europaea*, Vol. 1. Cambridge University Press, Cambridge. Str. 1-416.
- Tutin T.G., Akeroyd J.R. 1993:** *Fagus* L. In: T.G. Tutin, V. H. Heywood (ed.), *Flora Europaea* 2nd Ed., 1:72, Cambridge University Press. Str. 1-630.
- Tüxen R. 1954:** Über die räumliche, durch Relief und Gestein bedingte Ordnung der natürlichen Waldgesellschaften am nördlichen Rande des Harzes. *Vegetatio*, 5/6: 454-478.
- Tzedakis P.C. 1994:** Vegetation change through glacial–interglacial cycles: a long pollen sequence perspective. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 345: 403–432.
- Tzedakis P.C., Andrieu V., de Beaulieu J-L., Crowhurst S., Follieri M., Hooghiemstra H., Magri D., Reille M., Sadori L., Shackleton N.J., Wijmstra T.A. 1997:** Comparison of terrestrial and marine records of changing climate of the last 500 000 years. *Earth and Planetary Science Letters*, 150: 171–176.
- 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 implications. *Science*, 297: 2044–2047.
- Tzedakis P.C., Lawson I.T., Frogley M.R., Hewitt G.M., Preece R.C. 2003:** Response to comment on 'Buffered tree population changes in a Quaternary refugium: evolutionary implications'. *Science*, 299: 825.
- Urbani N. 1914:** Phenološke bilješke. *Šumarski list* 38: 16–20.
- Uzquiano P. 1992:** The late glacial/postglacial transition in the Cantabrian Cordillera (Asturias and Cantabria, Spain) based on charcoal analysis. *Palaios*, 7: 540–547.
- 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.
- Vernet J-L. 1980:** La végétation du bassin de l'Aude, entre Pyrénées et Massif Central, au tardiglaciaire et au postglaciaire d'après l'analyse anthracologique. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 30: 33–55.
- Vettori C., Vendramin G.G., Anzidei M., Pastorelli R., Paffetti D., Giannini R. 2004:** Geographic distribution of chloroplast variation in Italian populations of beech (*Fagus sylvatica* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 109: 1–9.

- Vidaković M., Krstinić A. 1985:** Genetika i oplemenjivanje šumskog drveća. Sveučilište u Zagrebu, Šumarski fakultet, Udžbenici Sveučilišta u Zagrebu, str. 213–214.
- Vidaković M., Gračan J. 2001:** Očuvanje genofonda obične jele. In: Jela u Hrvatskoj. Ed. B. Prpić, Akademija šumskih znanosti/ Hrvatske šume, Zagreb str. 346.
- Višnjjić Č. 2010:** Variability of some morphological characteristics of 16 provenances of the European beech (*Fagus sylvatica* L.). Works of the Faculty of Forestry University of Sarajevo 2: 55–70.
- Višnjjić Č., Dohrenbusch A. 2004:** Frost resistance and phenology of European beech provenances (*Fagus sylvatica* L.). Allg Forst Jagdztg 175:101–108.
- Višnjjić Č., Vojniković S., Ioras F., Dautbašić M., Abrudan I.V., Gurean D., Lojo A., Treštić T., Ballian D., Bajrić M. 2009:** Virgin Status Assessment of Plješevica Forest in Bosnia – Herzegovina. Not. Bot. Hort. Agrobot. Cluj 37(2): 22–27.
- Višnjjić Č., Mekić F., Vojniković S., Balić B., Ballian D., Ivojević S. 2010b:** Ekološko-uzgojne karakteristike panjača bukve u Bosni i Hercegovini. Šumarski fakultet u Sarajevu. Str. 1–154.
- Vornam B., Decarli N., Gailing O. 2004:** Spatial distribution of genetic variation in a natural beech stand (*Fagus sylvatica* L.) based on microsatellite markers. Conservation Genetics, 5: 561–570.
- Von Wühlisch G., Krusche D., Muhs J. 1995:** Variation in temperature sum requirement for flushing of beech provenances. Silvae Genetica, 44: 343–346.
- Von Wühlisch G. 2004:** Series of International Provenance Trials of European Beech. In: Proceedings from the 7th International Beech Symposium IUFRO Research Group 1.10.00 Improvement and Silviculture of Beech, edited by K. Sagheb-Talebi, P. Madsen and K. Terazava. Tehran, Iran, str. 135–144.
- Von Wühlisch G. 2008:** Euforgen Technical Guidelines for genetic conservation and use for European beech (*Fagus sylvatica*), Biodiversity International, Rome, Italy, str. 1–6.
- Von Wühlisch G. 2010a:** Introductory note, pp. 8–9. In: Genetic resources of beech in Europe – current state, edited by J. Frydl, P. Novotný, J. Fennessy and G. Von Wühlisch. Johann Heinrich von Thünen-Institut, Braunschweig, Germany.
- Von Wühlisch, G., Ballian D., Bogdan S., Forstreuter M., Giannini R., Götz B., Ivanković M., Orlović S., Pilipović A., Šijačić Nikolić M. 2010b:** Early results from provenance trials with European beech established 2007. Book of abstracts. COST E52 "Evaluation of Beech Genetic Resources for Sustainable Forestry" Final Meeting. 4–6th May 2010, Burgos, Spain. str. 19.
- Vyšný J., Shvadchak I., Comps B., Gömöry D., Paule L. 1995:** Genetic diversity and differentiation of beech populations (*Fagus sylvatica* L.) in Western Ukraine. Genetica, Moskva, 31: 1540–1551.

- Weber P., Pluess A.R., Mühlethaler U. 2010:** Resources of beech in Switzerland. *Communicationes Instituti Forestalis Bohemicae*, 25: 248-255.
- Wegmüller S. 1992:** Vegetationsgeschichtliche und stratigraphische Untersuchungen an Schieferkohlen des nördlichen Alpenvorlandes. *Denkschr. Schweiz. Akad. Naturw.* 102. 1-82.
- Welten M. 1982:** Pollenanalytische Untersuchungen im Jüngerem Quartär des nördlichen Alpenvorlandes der Schweiz. *Beiträge zur Geologischen Karte der Schweiz N.F.*, 156: 1–174.
- Westergren M., Božič G., Ferreira A., Kraigher H. 2015:** Insignificant effect of management using irregular shelterwood system on the genetic diversity of European beech (*Fagus sylvatica* L.): A case study of managed stand and old growth forest in Slovenia. *Forest Ecology and Management*, 335: 51-59.
- Willis K.J., Rudner E., Sümegi P. 2000:** The full-glacial forests of central and southeastern Europe. *Quaternary Research*, 53: 203–213.
- Willis K.J., Van Andel T.H. 2004:** Trees or no trees? The environments of central and eastern Europe during the Last Glaciation. *Quaternary Science Reviews*, 23: 2369–2387.
- Willis K.J., Whittaker R.J. 2000:** The refugial debate. *Science*, 287: 1406–1407.
- Wortemann, R., Herbette S., Barigah T. S., Fumanal B., Alia R., Ducousso A., Gömöry D., Roeckel-Drevet P., Cochard H. 2011:** Genotypic variability and phenotypic plasticity of cavitation resistance in *Fagus sylvatica* L. across Europe. *Tree Physiology*, 31: 1175–1182.
- Zas R., Merlo E., Fernández-López J. 2004:** Genotype environment interaction in Maritime pine families in Galicia, Northwest Spain. *Silvae Genetica*, 53: 175–182.
- 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.
- Zobel R.W., Wright M. J., Gauch H. G. 1988:** Statistical analysis of a yield trial. *Agronomy Journal*, 80: 388–393.

13. SAŽETAK

Bukva (*Fagus sylvatica* L.) je jedna od najvažnijih vrsta šumskog drveća u Bosni i Hercegovini, kako s ekonomskog tako i s ekološkog motrišta. Da bi se shvatio značaj bukovih šuma treba nešto reći i o strukturi šuma i šumskih zemljišta. Prema staroj inventuri šuma, šume su zauzimale 53% teritorije. Visoke bukove šume su se javljale na 665.000 ha, a niske i degradirane šume na 318.000 ha (Matić i sur. 1971). O značaju bukve i bukovih šuma govori podatak o njenoj zastupljenosti u sječivoj masi drveta u Bosni i Hercegovini. Naime, u ukupnoj sječivoj masi liščara u BiH na bukovo drvo otpada oko 90% što približno iznosi oko 2.500.000 m³/godišnje (Matić i sur. 1971), te je kao takva nezamjenjiva.

Danas Bosna i Hercegovina raspolaže sa 3.231.500 ha šuma i šumskog zemljišta, što je oko 60% njene površine (Lojo i Balić 2011). U strukturi šuma i šumskih zemljišta možemo primijetiti da su visoke šume zastupljene na 51,10% površine, izdanačke šume na 38,70%, šikare na 4%, te goleti i čistine na 5,80%. Ostale neproduktivne površine zauzimaju 0,40% (Višnjić i sur. 2010). Pored toga, bukvu nalazimo i u mješovitim šumama bukve i jele, te bukve, jele i smreke koje zauzimaju 46% svih visokih šuma. Tako je ukupna površina šuma gdje je zastupljena bukva oko 1.652.400 ha.

U Bosni i Hercegovini bukva pokazuje jako dobru horizontalnu i vertikalnu raslojenost, pa se javlja od najnižih šumskih pojava gdje pridolazi sa hrastom lužnjakom i kitnjakom (*Fagetum submontanum*), potom pridolazi u brdskom pojasu gdje gradi čiste sastojine (*Fagetum montanum*), te u najvažnijem gorskom pojasu gdje u zajednici sa običnom jelom ili sa jelom i smrekom izgrađuje našu najznačajniju šumsku zajednicu bukovo-jelovih šuma (*Abieti Fagetum*) (Stefanović 1977; Stefanović i sur. 1983; Beus 1984).

Prema Fukareku (1970) najveće šumske površine u Bosni i Hercegovini zauzima bukva. Inače, areal bukovih šuma u BiH znatno je uži od areala bukve, koja, kao pojedinačna ili grupna primjesa, raste i u šumama hrasta i graba, ili se penje zajedno s krivuljom daleko iznad gornje šumske granice.

U prvom i drugom istraživanju pokusa provenijencija prikazani su rezultati istraživanja analize rasta i fenologije bukve (*Fagus sylvatica*

L.) u međunarodnom pokusu kod Kaknja. Pokusi provenijencija osnovani su tokom proljeća 2007. godine s biljkama starosti 2+0 i 3+0 godina. U ovim pokusima se nalaze 22 provenijencije porijeklom iz 7 zemalja Europe. Ukupno je zasađeno 3100 sadnica obične bukve u eksperimentalnom dizajnu randomiziranog blok sistema, 20 provenijencija u tri ponavljanja i 2 provenijencije s jednim ponavljanjem, a većina provenijencija je zastupljena sa 150 stabala. Dvije provenijencije su sa 50 biljaka, četiri provenijencije imaju različit broj biljaka tj. 200, 150, 120 i 100.

Pokus čine provenijencije iz 7 europskih zemalja: Bosna i Hercegovina (Tajan-Zavidovići, Konjuh-Kladanj, Crni Vrh-Tešanj I, Grmeč-Jasenica, Bugojno Vranica-Bistrica, Tešanj Crni vrh II, Bosanska Krupa Baštra-Ćorkovača i Devrek Tefen Dinara), Hrvatska (Dilj Čanglinski i Varani kamen), Mađarska (Valkonya), Češka (Herzogenbuchsee i Sihlwald), Rumunjska (Alesd i Alka-lulia), Njemačka (BW Wildbad., BW Schwaeb. Alb, BY Hoellerbach i NS Hasbruch) i Srbija (Fruška gora, Cer i Avala).

Rezultati prvog istraživanja preživljavanja biljaka odnose se na 2009. godinu, kad je izvršeno praćenje fenologije listanja biljaka, istraživanje visina i promjera korijenskog vrata biljaka. Istraživanja preživljavanja biljaka pokazuju da su najveći procenat preživljavanja imale provenijencije iz Tešnja-Crni Vrh I, dok su najmanji procenat preživljavanja imale biljke provenijencije iz Bugojna Vranica-Bistrica.

Istraživanjem promjena fenoloških faza na istraživanoj vrsti na terenu utvrđeno je da postoje varijabilnosti između provenijen-



Slika 79. Šuma bukve kod Gornjeg Vakufa/Uskoplja

cija. Poslije obavljenih osmatranja pristupilo se obradi dobivenih podataka za svaku istraživanu jedinku. Analiza varijanse pokazala je da je efekat provenijencija bio statistički značajan.

Najveće prosječne visine dostigle su provenijencije iz Hrvatske Dilj Čanglinski (93,21 cm) i Varani kamen (92,88 cm). Najniže visine imale su rumunjske provenijencije Alka-lulia (43,48 cm) i Alesd (52,71 cm). Rumunjska provenijencija Alka-lulia (10,14 mm) i češka provenijencija Sihlwald (10,45 mm), imale su najmanje promjere korijenovog vrata. Najveće promjere korijenovog vrata imale su provenijencije iz Hrvatske Dilj Čanglinski (19,43 mm) i Varani kamen (18,46 mm).

Drugo istraživanje morfoloških i fizioloških svojstava obavljeno je 2014. godine i odnosilo se na razlike preživljavanja, visina, promjera na vratu korijena, boje lista i zimskog zadržavanje lista različitih provenijencija obične bukve.

Rezultati pokazuju da je procenat preživljavanja biljaka bio 47,61%. Najmanji procenat preživljavanja do 2014. godine ima provenijencija iz Rumunjske (Alka-lulia) sa samo 19,33% preživjelih biljaka, a najveći procenat preživljavanja pokazuje provenijencija iz Mađarske (Valkonya) sa 74,67%.

U ovom pokusu, analizom varijanse, konstatirane su visoko statistički značajne (visoko signifikantne) razlike u morfološkim osobinama (promjerima na vratu korijena i visinama biljaka) različitih provenijencija obične bukve. Sa prosječnom visinom od 142,05 cm i prosječnim promjerom na vratu korijena od 19,43 mm, provenijencija iz Hrvatske (Dilj Čanglinski) pokazuje najviše prosječne vrijednosti za oba svojstva. Provenijencija iz Rumunjske (Alka-lulia) ima najnižu prosječnu visinu od 73,55 cm, a provenijencija iz Češke (Sihlwald) pokazuje najmanju prosječnu veličinu promjera na vratu korijena od 14,09 mm.

Statistički značajne razlike za promjere na vratu korijena i visine različitih provenijencija obične bukve potvrđene su i testiranjem Duncanovim testom.

Dakle, može se zaključiti da je bukva genetički diferencirana prema ekološkim i vegetacijskim područjima, te da pokazuje različite morfološke karakteristike iz različitih područja. To nam govori da mnogi faktori utječu na morfološke osobine obične bukve i da je svako od istraživanih svojstava determinirano velikim brojem gena.

Svoju primjenu ovi rezultati mogu imati u oplemenjivanju kao i u očuvanju genetičkog bogatstva obične bukve u Bosni Hercegovini.

U proljeće 2014. godine također je provedeno istraživanje fenologije, a krajem ljeta koloriranosti lista, te se to produžilo do kasno u jesen. Tijekom jedanestog mjeseca, nakon više veoma jakih mrazova, obavljena je i procjena zadržavanja lista u zimskom periodu. Analizom varijanse utvrđeno je postojanje statistički značajne fenološke varijabilnosti između svih provenijencija u početku, trajanju i završetku pojedinih fenofaza. Provenijencije iz Hrvatske i Bosne i Hercegovine u pravilu su listale ranije od stranih, a kao početak vegetacije može se uzeti 10. travanj. Analizom svojstva obojenosti lišća utvrđeno je prisustvo različitih skupina boja sa različitim nijansama u određenom periodu. Za svojstvo zimske retencije lišća utvrđeno je da 65,92% biljaka u pokusu nezadržava list, a da je najveći postotak nezadržavanja lista iskazala provenijencija Hoellerbach sa 91,05%. Za sva istraživana fenološka svojstva utvrđena je visoka razina genetičke diferencijacije istraživanih provenijencija.

Dobiveni rezultati mogu pronaći svoju primjenu u oplemenjivanju obične bukve, kao i u aktivnostima na očuvanju genetske varijabilnosti metodama *in situ* i *ex situ*.

Za petnaest provenijencija europske bukve ocijenjena je stabilnost i prilagodljivost rastom visine na četiri pokusa, u Bosni i Hercegovini (1), Hrvatskoj (1) i Srbiji (2). Pokusi provenijencija osnovani su u proljeće 2007. godine sadnjom dvogodišnjih i trogodišnjih sadnica i raspoređenih u randomizirani kompletni blok projekt. Podaci iz sedam šestogodišnjih i osam petogodišnjih provenijencija dobiveni su u 2009. godini i analizirani odvojeno. Za analizu se koristila Finlay i Wilkinsonova regresijska analiza i glavni učinci aditiva i model multiplikativne interakcije (AMMI model), za procjenu interakcije provenijencija $\times$ pokusna površina (PS) i za identifikaciju provenijencija bukve koje imaju visoku i stabilnu učinkovitost u različitim sredinama u mladoj fazi razvoja. Analize varijanse su pokazale da su učinci provenijencije, u interakciji s pokusnom površinom PS, vrlo značajni ($p < 0,001$) u obje dobne skupine. Model linearne regresije pokazao je da većina provenijencija ima regresijski koeficijent koji nije bitno različit od jedinstva ($b = 1,0$), osim provenijencija Sjeverni Dilj Čan-glinski (HR24) i Vranica-Bistrica (BA59). Dijeljenje ukupnog zbroja

kvadrata (SS) pokazalo je da je učinak mjesta bio dominantan izvor varijacije u obje dobne skupine provenijencija (50,7% i 38,5%). Dodatno, regresijska analiza objasnila je 15,8% i 33,2% podrijetla prema interakciji mjesta, u dobi od šest i pet godina, dok je AMMI analiza činila 62,2% i 78,7% u PS interakciji. Rezultati AMMI pokazali su da je prva glavna komponenta (PC₁) bila statistički značajna u obje dobne skupine. Adaptabilnost i stabilnost provenijencija na ispitnim mjestima procijenjena su AMMI₁ i AMMI₂ biplotima. Prostor Sjeverni Dilj Čanglinski (HR24) pokazao je konstantne performanse na ispitivanim mjestima, karakterizirajući natprosječnu visinu rasta pri niskim prinosnim mogućnostima okoliša. Provenijencije HR25 i BA61 pokazale su suprotni tip prilagodbe. Prostranstvo Valkonya (HU42) obilježeno je ocjenom na IPCA₁ koja je bila blizu nule i iznad prosječnog rasta srednjeg visine, što upućuje na opću prilagodbu testiranim sredinama. Razmatrana je implikacija PS-a u svjetlu utjecaja klimatskih promjena na bukvu i odabir najprikladnijih provenijencija za buduće programe pošumljavanja.

Provedenom biokemijskom analizom genetičke strukture osam populacija bukve, uz uporabu 10 enzimskih sustava sa 16 izoenzimskih genskih lokusa, dobili smo značajne razlike.

Prosječan broj alela po lokusu kretao se od 2,37 kod populacije Velež do 2,75 kod populacije Dinara, dok se prosječni broj genotipova u lokusu kretao od 2,87 kod Posušja do 3,5625 kod populacije Dinara. Kada je u pitanju heterozigotnost, najveća je u populaciji Čemerno, a najmanja u populaciji Velež.

Neki od alela koji su registrirani predstavljaju rijetke alele, kao što je PGI-B₁ koji je registriran samo u jednoj populaciji, što je veoma cijenjeno kod kasnijih utvrđivanja podrijetla sjemena i sadnog materijala, te predstavljaju specifične biljege tih sastojina. Pored važnosti za određivanje podrijetla reprodukcijskog materijala, jako su bitni i za uspješno provođenje mjera gospodarenja.

Negativne vrijednosti fiksacijskog indeksa u istraživanim sjemenkim sastojinama su pokazatelj da se može slobodnije gospodariti istim, jer ne bi izgubile mnogo od svoga genetičkog potencijala za adaptaciju s obzirom da posjeduju dovoljno genetičke varijabilnosti, o čemu svjedoče sva istraživanja sjemenske sastojine, a mi smo takvu vrijednost registrirali u populaciji Posušje.

Najveći stupanj genetičke raznolikosti pokazuje populacija Drvar sa 185,298, a najveću diferencijaciju populacija Posušje (7,58) što ukazuje na veliku stabilnost te populacije spram drugih u ovom istraživanju.

Kako je ovim istraživanjem dana samo djelomična genetička struktura bukve u Bosni i Hercegovini, potrebno je nastaviti sa daljnjim istraživanjima da bi se uradila genetička rajonizacija ove vrijedne vrste. U tim poslovima posebnu pažnju treba posvetiti razgraničenju provenijencija (sjemenskih sastojina), kao i eksperimentalnoj rajonizaciji temeljenoj na pokusima provenijencija, kroz istraživanja ekološko-fizioloških svojstava.

Kako naše visoke i niske šume predstavljaju jako bitan genetski izvor za buduće oplemenjivanje šuma, jer sadržavaju staru genetsku strukturu, trebale bi da zauzmu svoje mjesto u aktivnostima na konzervaciji šuma. Mnoga iskustva su pokazala da su ostavljeni dijelovi niskih šuma u procesima konverzije odigrali veoma važnu ulogu u pružanju početne stabilnosti novopodignutim nasadima, kao i u daljnjem gospodarenju, a također prenose na okolne visoke šume dio konzerviranih gena kroz procese križanja koji su u visokim šumama već ranije izgubljeni u procesima rekombinacije. Kako se iz određenih tipova niskih šuma mogu dobiti i kvalitetni sortimenti, to ne bismo trebali zanemariti i aktivnosti na oplemenjivanju istih, u kombinaciji sa konzervacijom. Iste aktivnosti bi se trebale sprovoditi i za naše najvrednije visoke šume koje imaju jako dobru i očuvanu genetsku strukturu, a koja danas predstavlja neiskorišten potencijal.



Slika 80. Planine Zelengora i Volujak sa koloriranošću šuma bukve

14. SUMMARY

European beech (*Fagus sylvatica* L.) is one of the most important species in Bosnia and Herzegovina's forests, both economically and ecologically. According to the old forest inventory (1964-1968), forest occupied 53% of the territory, and high beech forests accounted for 665,000 ha, while low and degraded forests 318,000 ha (Matić et al., 1971). The significance of beech and beech forests is related to its presence in the cutting mass of wood in Bosnia and Herzegovina. Of the total yearly felling volume of hardwoods in BH, beechwood accounted for approximately 90%, or 2.500.000 m³ / year in the 1960s and 1970s (Matić et al., 1971). Due to the high cutting value beech was and still is irreplaceable.

Today, 60% of Bosnia and Herzegovina (3,231,500 ha) is covered with forests and forest land (Lojo and Balić 2011). High forests are represented on 51.10% of forest area, 38.70% is the share of coppice forests, 4% is covered by bush and 5.80% with openings. Unproductive surfaces cover 0.40% (Višnjić et al., 2010). Beech is found in mixed forests of beech and fir and in beech, fir and spruce forests, which occupy 46% of all high forests; the total area of beech forests is about 1,652,400 ha.

In Bosnia and Herzegovina, beech shows a very good horizontal and vertical stand structure. It grows from lowland forests where it is associated with oak and spruce (*Fagetum submontanum*); in the hills it builds pure stands (*Fagetum montanum*) and in the most mountain belt builds the *Abieti Fagetum* association (Stefanović 1977; Stefanović et al. 1983; Beus 1984). This is where beech, fir and spruce build Bosnia's most significant forest community of beech-fir forests.

In BH, beech forests occupy a considerably smaller ecological niche than that of its whole distribution area.

In European beech provenance trial Kakanj, growth and leaf phenology were measured and analysed twice thus far. The provenance trial was established in spring 2007 with plants aged 2+0 and 3+0 years. The trial includes 22 provenances originating from 7 European countries. A total of 3100 seedlings were planted in randomised blocks experimental design; 20 provenances in three repetitions and 2 provenances with one repetition. Most of the provenances were represented by 150 trees. However, two

provenances were represented by 50 trees only and four provenances have a different number of plants, i.e. 200, 150, 120 and 100.

The following provenances were planted: Bosnia and Herzegovina (Tajan-Zavidovići, Konjuh-Kladanj, Tešanj-Crni Vrh I, Grmeč-Jasenica, Bugojno Vranica-Bistrica, Tešanj-Crni Vrh II, Bosanska Krupa Baštra Ćorkovača and Devrek Tefen Dinara) Croatia (Dilj Čanglinski and Varani kamen), Hungary (Valkonya), Czech Republic (Herzogenbuchsee and Sihlwald), Romania (Alesd and Alka-lulia), Germany (BW Wildbad., BW Schwaeb. Alb, BY Hoellerbach and NS Hasbruch) and Serbia (Fruška Gora, Cer and Avala).

Survival, phenology, diameter on the root neck and height were first assessed in 2009. The highest survival rate was recorded for provenance Tešnja - Crni Vrh I, while Bugojno Vranica – Bistrica had the lowest survival rate. Phenology varied significantly between provenances. Growth was best for Croatian provenances Dilj Čanglinski (93.21 cm) and Varani kamen (92.88 cm). Growth rate was lowest for Romanian provenances Alka-lulia (43.48 cm) and Alesd (52.71 cm). The Rumanian provenance Alka-lulia (10.14 mm) and the Czech provenance Sihlwald (10.45 mm) had the smallest diameter on the root neck while provenances from Croatia, Dilj Čanglinski (19.43 mm) and Varani kamen (18.46 mm) had the highest.

The measurements were repeated in 2014. Additionally, senescence and retention of leaves were assessed this time. 47.61% trees survived until 2014. Romanian provenance Alka-lulia only had a survival rate of 19.33% while Hungarian provenance Valkonya had the highest survival rate (74.67%). Analysis showed highly significant differences among provenances in diameter on the root neck and height. With an average height of 142.05 cm and an average diameter on the root neck 19.43 mm, provenance from Croatia (Dilj Čanglinski) grew best. Romanian provenance Alka-lulia had the lowest average height (73.55 cm) while the provenance from the Czech Republic (Sihlwald) had the smallest average diameter on the root neck (14.09 mm). Differences in the beginning, duration and end of phenophases among provenances were statistically significant (flushing, senescence). Provenances from Croatia and Bosnia and Herzegovina generally flushed earlier than others; at the site of the provenance trial 10th April can be used as a vegetation period starting point. 65.92% of trees did not retain leaves during the winter; the

highest share of non-retention of leaves was observed in provenance Hoellerbach (91.05%).

The results from the provenance trial show large differences in the studied traits. They can be further used to guide decisions for silviculture, breeding and conservation of European beech in Bosnia and Herzegovina.

Provenances from trial Kakanj were also compared to same provenances in trials of the same trial series in Croatia (1 trial) and Serbia (2 trials) as all 4 trials were measured in 2009. Analysis of variance showed significant $G \times E$ interaction ($p < 0.001$) in both age groups (seedlings planted as 2+0 and 3+0). Linear regression model has shown that most of the provenances have a regression coefficient that is not significantly different from unity ($b = 1.0$), except the provenance of North Dilj Čanglinski and Vranica-Bistrica. The distribution of the sum of squares showed that the effect of the site was the dominant source of variation in both age groups (50.7% and 38.5%). In addition, regression analysis explained 15.8% and 33.2% of the variability as interaction of the site at the age of six and five years, while the AMMI analysis explained 62.2% and 78.7% of variation in $G \times E$ interaction. AMMI revealed PC₁ to be statistically significant in both age groups. The adaptability and stability of the provenances at test sites were evaluated with AMMI₁ and AMMI₂ biplotics. The area of northern Dilj Čanglinski has demonstrated constant performance at all sites, characterized by an above-average growth and low effect of environment. Performance of HR25 and BA61 showed the opposite adaptation type. Valkonya's IPCA₁ rating was close to zero while height growth was above average, suggesting adaptedness to all tested environments.

Genetic structure of eight beech populations from Bosnia and Herzegovina was analysed using 10 enzymatic systems with 16 isoenzyme gene loci. Variability was high in some loci, while some loci were monomorphic in some populations.

The average number of alleles per locus ranged from 2.38 in Velež to 2.75 in Dinara population, while the average number of genotypes per locus ranged from 2.88 in Posušje to 3.56 in Dinara population. Heterozygosity was highest in Čemerno and lowest in population Velež. Detected rare alleles in population Olovo, such as Pgi-B₁, are highly appreciated for determination of seed and planting materi-

al origin as well as monitoring successful implementation of management measures.

Population Posušje had a negative fixation index, indicating that this seed stand can be managed more freely as it would not lose much of their genetic potential for adaptation due to possessing sufficient genetic variability.

Highest genetic diversity was found in population Drvar ($V_{\text{gem}} = 185,30$), and the largest variation within a population in population Posušje ($D_j = 7,58$).

The above studies only give a partial picture of physiology, genetic diversity and structure of beech in Bosnia and Herzegovina. Therefore, it is necessary to continue research to aid delineation of provenance regions based on genetic and ecological attributes.

As Bosnia and Herzegovina's high and coppice forests contain an old genetic structure and high diversity, they represent a very important genetic resource for breeding. Efforts should be put into their conservation. Experience has shown that remaining coppice forests have added initial stability to new forest plantings, as well as contributed parts of the conserved gene pool through gene-flow to high forests. As quality assortments can be obtained from coppice forests, one should not neglect them in breeding and conservation activities. The same activities should be carried out for our most valuable high forests with high and preserved genetic diversity.



Slika 81. Šuma bukve na Goču u Srbiji



LIFEGENMON - LIFE Projekt praćenja Europskih šumskih genetskih sustava

Održivo gospodarenje šumama temelji se na dugoročnoj prilagodljivosti šumskih ekosustava i njihovih bioloških raznolikosti koje počinje na najnižoj, na razini gena. Šumski genetski nadzor (Forest genetic monitoring - FGM) je sustav ranog upozorenja odnosno pomoći u procjeni kakav je odgovor neke vrste na promjenu u okolišu, kroz dugoročni vremenski period. Genetski nadzor omogućuje promatranje promjena u populacijama kroz vremenski period, tako da se na temelju svih relevantnih komponenti može doći do određenih zaključaka i evaluacije posljedica. Šumski genetski nadzor uključuje prognozu, ali u isto vrijeme odgovarajućim metodama osigurava očuvanje i održavanje genetske varijabilnosti u prirodnim populacijama.

LIFEGENMON kombinira napore šest partnera iz tri države/zemlje (Njemačka/Bavarska, Grčke i Slovenije), te stručnjaka iz zemalja jugoistočne Europe, kako bi se pokrenuo sustav šumskog genetskog nadzora koji će osigurati pravodobni odgovor u planiranju gospodarenja šumama i prijetnjama prema šumskoj genetskoj raznolikosti, te kako bi se podržala održivost šuma u njihovom sadašnjem području rasprostranjenosti.

Ciljevi projekta su:

- Odrediti optimalne pokazatelje za praćenje promjena u genetskoj raznolikosti duž transektu od Bavarske do Grčke za dvije odabrane ciljne vrste: na staništima listača (*Fagus sylvatica*) i sastojinama četinjača (*Abies alba*/*Abies borisii-Regis* kompleksa);
- Pripremiti smjernice za šumski genetski nadzor, za dvije pobrojane vrste i još pet drugih vrsta šumskog drveća (*Populus nigra*, *Fraxinus excelsior*, *Pinus nigra*, *Prunus avium*, *Quercus petraea/robur* kompleksa), koje se razlikuju u biologiji i distribuciji, a u cilju provedbe FGM na nacionalnoj, regionalnoj i EU razini;
- Pripremiti priručnik o šumskom genetskom nadzoru i njegovoj provedbi na razini EU;
- Pripremiti sustav odlučivanja o optimalnom izboru razine FGM koji se temelji na odgovarajućim potrebama i sredstvima;
- Organizirati niz radionica/obuka za sektor šumarstva, kako bi ih se osposobilo za provođenje FGM prema standardiziranim postupcima na njihovom teritoriju;
- Pripremiti potrebne stručne dokumente/smjernice (za kreatore politike na nacionalnoj, regionalnoj i EU razini) koji će biti potpora razvoju mogućih novih legislativa na nacionalnim razinama, procesu "Forest Europe" te budućim europskim politikama i strategijama o šumarstvu i očuvanju šuma i biološke raznolikosti;
- Raspravljati i proširiti FGM među različitim ciljnim skupinama i šumoposjednicima s ciljem promicanja uporabe i rezultata ovog sustava ranog upozorenja kao alata za održivo gospodarenje šumama; i
- Uspostaviti dobre veze i suradnje kroz međunarodni tim šumarskih stručnjaka koji rade na FGM.

Projekt je započeo u srpnju 2014. i trajat će do lipnja 2020. Ukupna financijska sredstva su u iznosu od € 5.84m, od čega EU sudjeluje sa 49,9% (€ 2,7 milijuna); partneri u projektu moraju doprinijeti sa 50,1% iz vlastitih (nacionalnih) izvora.

Partneri u projektu su: Šumarski institut Slovenije (koordinator); Služba za šume Slovenije; Centar za informacijske usluge, suradnju i razvoj NVO; Bavarski državni ured za šumske sadnice i sadnju; Aristotelovo sveučilište u Solunu i Glavna-Uprava za šume i poljoprivredne poslove - decentralizirane administracije Makedonije - Trakije.



Silva
Slovenica



LIFE FOR EUROPEAN FOREST GENETIC MONITORING SYSTEM



REPUBLIKA SLOVENIJA
MINISTRSTVO ZA OKOLJE IN PROSTOR

ISBN 978-9926-8245-7-0