



Dalibor Ballian  
Gregor Božič



---

BIOKEMIJSKA  
VARIJABILNOST  
**SMREKE**  
(*Picea abies* Karst)  
U BOSNI I HERCEGOVINI

---



Sarajevo,  
2018. godine

# IMPRESSUM

ZNANSTVENA MONOGRAFIJA

Biokemijska varijabilnost smreke (*Picea abies* Karst) u Bosni i Hercegovini

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

ZA IZDAVAČA: prof.dr. Ahmet Lojo

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

GODINA IZDANJA: 2018.

RECENZENTI: prof. dr. Davorin Kajba i prof. dr. Robert Brus

TEHNIČKA UREDNICA: Leila Čmajčanin, Art7

LEKTOR: Katarina Bakula

KOREKTOR: Andreja Dautović

GRAFIČKI DIZAJN I TEHNIČKA PRIPREMA: ART 7

AUTOR FOTOGRAFIJA NA OMOTU: prof. dr. Dalibor Ballian

## Elektronsko izdanje

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

582.475(497.6)

**BALLIAN, Dalibor**  
Biokemijska varijabilnost smreke  
(*Picea abies* Karst) u Bosni i  
Hercegovini [Elektronski izvor]  
/ Dalibor Ballian, Gregor Božič. -  
El. knjiga. - Sarajevo : Udruženje  
inženjera i tehničara šumarstva  
Federacije Bosne i Hercegovine  
; Ljubljana : Silva Slovenica -  
izdavački centar Šumarskog  
instituta Slovenije, 2018. - 221 str.

Način dostupa (URL): <http://www.usitfbih.ba/>. - Nasl. s nasl. ekrana.  
- Izvor opisan dana 6. 3. 2018. -  
Summary.

ISBN 978-9926-8245-1-8  
(Udruženje inženjera i tehničara  
šumarstva F BiH)  
1. Božič, Gregor  
COBISS.BH-ID 25182470



Ova publikacija je sufinansirana iz LIFE GEN-MON projekta, koji je finansijski podržan od strane LIFE (Financijskog instrumenta za okoliš) Europske 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



Tiskanje publikacije finansijski je podržalo:  
MINISTRSTVO POLJOPRIVREDE, VODOPRIVREDE  
I ŠUMARSTVA SREDNJOBOSANSKOG KANTONA -  
KANTONALNA UPRAVA ZA ŠUMARSTVO  
"Transfer projektima i aktivnostima na promociji šuma  
i šumarstva, posvećenih obilježavanju 21. marta -  
Međunarodnog dana šuma", utvrđenih Budžetom SBK  
za 2018. godinu

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

Dalibor Ballian  
Gregor Božič

BIOKEMIJSKA  
VARIJABILNOST  
**SMREKE**  
(*Picea abies* Karst)  
U BOSNI I HERCEGOVINI

Sarajevo, Ljubljana  
2018. godine

Knjigu posvećujemo našoj djeci:

*Anamariji Ballian*

*Anastaziji Ballian*

*Urbanu Božič*

*Zali Božič*



## PREDGOVOR

Pred nama je četvrta monografija, ovaj put o jednoj od najznačajnijih šumskih vrsta u Europi i kod nas. Smreka je vrsta kojoj se u svakom slučaju pridaje velika pažnja, naročito u rasadničkoj proizvodnji, podizanju novih šumskih nasada, proizvodnji tehničkog drva i drva za biomasu. Inače u susjednim zemljama i Europi gdje je do sada objavljen veliki broj monografija za vrste šumskog drveća nema sličnog projekta, koji tretira smreku osim nekih manjih monografija u sjevernoj i istočnoj Europi. Ta spoznaja ovoj monografiji daje posebnu vrijednost.

Sama monografija sadržava suvremena biokemijska istraživanja provedena na ovoj za nas veoma značajnoj vrsti. Većina podataka je ranije objavljena u brojnim znanstvenim radovima kod nas i u inozemstvu, ali je tu i jedan manji dio podataka koji se po prvi put objavljuje.

U monografiji se mogu naći i osnovni podatci o sistematici smreke, njenoj morfologiji, rasprostiranju i ekologiji, te praktične i osnovne znanstvene spoznaje o genetskoj strukturi vrste kao i njenoj varijabilnosti. Iako su kroz monografiju i rasprave prikazana i brojna svjetska iskustva s smrekom, ipak srž ove knjige je prilagođena potrebama bosanskohercegovačkog šumarstva i svih ostalih koji žele proširiti svoja saznanja o ovoj veoma vrijednoj vrsti. U pitanju je možda jedna od najznačajnijih vrsta u Bosanskohercegovačkom šumarstvu, a kojoj u zadnjim desetljećima prijete nestanak jer je već dugi niz godina izložena sustavnom sušenju širom naše zemlje. Uzroci sušenja su razni, od loše genetske strukture, slabog gospodarenja do prenamnoženja potkornjaka.

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. Posebnu zahvalnost dugujem i kolegi prof. dr. Faruku Boguniću koji se već poslovično prihvatio pomoći pri izradi fotografija sa morfološkim detaljima cvijeta, sjemena smreke, što poglavlju morfologije daje posebnu vrijednost i specifičnost.

Zahvalu dugujemo kolegama i šumarskim poduzećima koji su nam tijekom 17 godina rada na ovoj vrsti nesebično pomagali prilikom sabiranja materijala. Glavna istraživanja smo pak proveli na institutu ASP u Teisendorfu, u gornjoj Bavarskoj. Ovdje treba spomenuti i Federalnu upravu za šumarstvo koja je uvidjela važnost ovog istraživanja te nam kroz znanstveni projekt odobrila određena inicijalna sredstva. Također je dio istraživanja realiziran u okviru naučne i tehnološke suradnje između Bosne i Hercegovine i Republike Slovenije tijekom 2006 i 2007. godini pod naslovom: Istraživanje genetske strukture, genetskog diverziteta i genetske diferenciranosti prirodnih populacija smreke (*Picea abies* Karst.) u Sloveniji i Bosni i Hercegovini. Projekt je realiziran na Gozdarskom Institutu Slovenije u Ljubljani. Vođe projekta sa Bosanskohercegovačke i Slovenačke strane su autori ove monografije. Nadam se da nam kolege koje su bile uključene u sabiranje materijala za ova obimna istraživanja 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 toj problematici.

Na kraju se također zahvaljujem mom profesoru dr. sc. Todoru Mikiću koji me je prvi upoznao sa problematikom smreke i njenom varijabilnošću u Bosni i Hercegovini.

*Autori*  
Sarajevo, 2017.

## SADRŽAJ

1. UVOD.....	9
2. BIOSISTEMATSKA PRIPADNOST SMREKE.....	17
Pregled taksonomskih jedinica s njihovim osnovnim karakteristikama.....	21
3. MORFOLOŠKA SVOJSTVA SMREKE.....	23
4. PRIRODNA RASPROSTRANJENOST SMREKE.....	26
4.1. Rasprostranjenost u Europi.....	26
4.2. Rasprostranjenost u Bosni i Hercegovini.....	27
5. POSTGLACIJALNA SEOBA OBIČNE SMREKE.....	32
Postglacijalna migracija smreke na temelju makrofosila.....	32
Postglacijalna migracija smreke na temelju molekularnih istraživanja.....	41
6. EKOLOŠKE OSOBITOSTI SMREKE.....	45
7. EKOLOŠKO-VEGETACIJSKA PRIPADNOST SMREKE S OPISOM POJEDINIH KARAKTERISTIČNIH FITOCENOZA.....	49
Oblast unutarnjih Dinarida.....	49
Područje zapadnobosansko vapnenačko-dolomitno.....	50
Ključko-petrovački rajon.....	51
Skendervakufski rajon.....	52
Glamočko–kupraški rajon.....	53
Koprivnički rajon.....	55
Srednjobosansko područje.....	55
Vranički rajon.....	57
Zavidovičko-tesličko područje.....	58
Područje istočnobosanske visoravni.....	59
Ozrensko-okruglički rajon.....	60
Romanijski rajon.....	61
Jugoistočnobosansko područje.....	61
Igmansko-zelengorski rajon.....	63
8. PREGLED FITOCENOZA SMREKE U BOSNI I HERCEGOVINI.....	64
Šuma bukve i jele na tlima siromašnima bazama.....	64
Šuma bijelog bora i jele.....	65
Šuma bukve i jele ilirskog područja.....	67
Šuma smreke mrazišnog tipa u brdskom pojasu.....	69

Šuma smreke subalpinskog pojasa . . . . .	71
Šuma smreke na podzolu . . . . .	72
Šuma smreke na zamočvarenom zemljištu . . . . .	74
Acidofilna šuma bijelog bora i smreke ilirskog područja . . . . .	75
9. DOSADAŠNJA ISTRAŽIVANJA VARIJABILNOSTI SMREKE . . . . .	76
9.1. Osnovne genetske postavke o običnoj smreci . . . . .	76
9.2. Izloženost propadanju genetske strukture smreke . . . . .	78
9.3. Raznolikost šumskih genetskih izvora . . . . .	80
9.4. Poznavanje prilagodbenih genetskih pokazatelja . . . . .	82
9.5. Pokusi provenijencija . . . . .	83
10. BIOKEMIJSKA VARIJABILNOST . . . . .	85
10.1. GENETSKA VARIJABILNOST SMREKE	
U CENTRALNIM DINARSKIM ALPAMA . . . . .	85
Priprava gela . . . . .	87
Elektroforeza . . . . .	88
1. Genetska varijabilnost enzimskih sustava . . . . .	90
1.1. Enzimska varijabilnost . . . . .	90
Gen lokus Idh – A . . . . .	92
Gen lokus Idh – B . . . . .	93
Gen lokus Mdh – A . . . . .	93
Gen lokus Mdh – B . . . . .	93
Gen lokus Mdh – C . . . . .	95
Gen lokus Lap – B . . . . .	95
Gen lokus Got – A . . . . .	96
Gen lokus Got – B . . . . .	96
Gen lokus Got – C . . . . .	98
Gen lokus Pgm – A . . . . .	98
Gen lokus Pgi – B . . . . .	99
Gen lokus Gdh – A . . . . .	99
Gen lokus Skdh – A . . . . .	101
Gen lokus 6Pgdh – B . . . . .	101
Gen lokus 6Pgdh – C . . . . .	103
Gen lokus Fest – B . . . . .	103
Gen lokus Mnr – A . . . . .	104
Gen lokus Mnr – C . . . . .	105
Gen lokus Aco – A . . . . .	105
Gen lokus 6Pdh – A . . . . .	106

2. Genetska raznolikost u populacijama . . . . .	108
2.1. Raznolikost alela . . . . .	108
2.2. Raznolikost genotipova . . . . .	109
2.3. Heterozigotna raznolikost . . . . .	110
2.4. Fiksacijski indeks (Wrightov koeficijent inbridinga) . . . . .	111
2.5. Raznolikost . . . . .	113
2.6. Međupopulacijska diferencijacija za gen lokuse . . . . .	115
2.7. Genetska odstupanja (D) prema Nei ju (1972) . . . . .	117
2.8. Klaster analiza prema Nei ju (1972) . . . . .	118
10.2. GENETSKA STRUKTURA SMREKE NA PLANINI VLAŠIĆ . . . . .	120
Genetska raznovrsnost u populaciji . . . . .	122
Klaster analiza . . . . .	125
10.3. GENETSKA DIFERENCIRANOST SUBPOPULACIJA OBIČNE SMREKE NA PLANINI IGMAN . . . . .	128
Koeficijent inbridinga (Fis) . . . . .	137
Genetska varijabilnost između subpopulacija . . . . .	140
10.4. GENETSKA ISTRAŽIVANJA POPULACIJA SMREKE IZ EKSTREMNIH STANIŠTA <i>Sphagno – Piceetum</i> U SLOVENIJI I BOSNI . . . . .	143
Istraživane populacije . . . . .	144
Sabiranje uzoraka . . . . .	146
Genetska diferenciranost . . . . .	146
10.5. USPOREDNI POKAZATELJI GENETSKE VARIJABILNOSTI I PROPADANJA SMREKE U NEKIM DIJELOVIMA BOSNE I HERCEGOVINE . . . . .	155
11. PREPORUKE ZA OČUVANJE SMREKE U BOSNI I HERCEGOVINI . . . . .	164
11.1. Genetske razlike između populacija zbog različitih uvjeta okoline . . . . .	164
11.2. Očuvanje genetske raznolikosti smreke . . . . .	165
11.3. Očuvanje genetske raznolikosti prirodnim pomlađivanjem . . . . .	166
11.4. Očuvanje genetske raznolikosti umjetnim pomlađivanjem . . . . .	167
11.5. Potvrda genetskog bogatstva u populacijama . . . . .	168
11.6. Broj potrebnih populacija za banke gena in situ . . . . .	172
11.7. Obnova genetskih potencijala . . . . .	174
12. LITERATURA . . . . .	176
13. SAŽETAK . . . . .	204
14. SUMMARY . . . . .	214



## 1. UVOD

Smreka (*Picea abies* (L.) Karst. (sin. *P. excelsa* (Lam.) Link) je jedna od najvažnijih vrsta europskih šuma. Njena uloga u okolišu, komercijalna upotreba (Safford 1974) i osjetljivost na onečišćenja zraka i druge oblike utjecaja čovjeka među razlozima su posebnog interesa (Schmidt-Vogt 1977; Foster i sur. 2003; Franklin i sur. 2007; Motta i sur. 2010). Oko 200 godina smreka se intenzivno sadi unutar i izvan njenoga prirodnog raširenja te se razvija jedan poseban vid gospodarenja njome (Kräuchi i sur. 2000; Tremli i Banaš 2000; Brang 2001; Spiecker 2003; Svoboda i sur. 2010; Tahvonen i sur. 2010; Lamedica i sur. 2010). To je utjecalo na prirodnu rasprostranjenost populacija smreke kao i njenu prilagodbu lokalnim ili regionalnim uvjetima (Schmidt-Vogt 1986).

Ova vrsta je tradicionalni objekt šumsko-genetskih i uzgojnih istraživanja. Tako je pokus, koji je podignut pod pokroviteljstvom IUFRO-a od 1964. do 1968. godine, dao osnovne informacije o zemljopisnim uzrocima varijabilnosti i adaptivnim svojstvima (Krutzscht 1974, 1992). Razvoj uzgojnih tehnika kod smreke zaokupljao je istraživače još od Hartiga (1791) i Cotte (1828), pa sve do današnjih istraživača koji dvoje jesu li bolje čiste sastojine smreke ili je smreka proizvodnija u mješovitim sastojinama (Assmann 1961; Burger 1941; Kennel 1965; Mettin 1985; Petri 1966; Wiedemann 1942; Kelty i Cameron 1995; Rothe 1997; Pretzsch i Schütze 2005, 2009). Tu su još genetske mjere u upravljanju sjemenskim plantažama i vegetativnim načinom širenja razvijene po uzoru na ovu vrstu (Siiskonen 2007; Koski i sur. 1997; Vandekerkhove i sur. 2009, Motta i sur. 2010) te su opisane njena fenologija i fiziološka svojstva.

Smreka predstavlja jednu od najznačajnijih vrsta šumskog drveća s gospodarskog i ekološkog stajališta u Bosni i Hercegovini te je u svojim radovima navode Beck-Mannagetta 1906; Fukarek 1959. Dobra kvaliteta drveta, koje ima široku uporabu u gospodarstvu, pridonijela je intenzivnom korištenju ove vrste, kao i jednostavna rasadnička proizvodnja te jednostavna introdukcija u područja koja joj pak ekološki ne odgovaraju.

Prema staroj inventuri šuma smreka pridolazi u Bosni i Hercegovini na oko 585 816 ha ili u oko 21 % svih šuma (Matić i sur. 1970). Prema podacima dobivenim nakon provedene "Druge državne inventure



šuma u BiH (2006-2009)", ukupna površina šuma i šumskih zemljišta u BiH iznosi 3 231 500 ha ili 63,08 % od ukupne površine Bosne i Hercegovine. Ukupna površina koju prekrivaju šume iznosi 2 904 600 ha ili 56,7 % od ukupne površine Bosne i Hercegovine. Ukupne površine svih visokih šuma iznose 1 652 400 ha, a šume četinjača i listača u području šuma bukve i jele (sa smrekom) zauzimaju 702 200 hektara ili 42,5 %, što je više nego što smo imali u prvoj inventuri. Ova fitocenološka jedinica šuma ima i najveću prosječnu zalihu krupnog drveta od 310 m<sup>3</sup>/ha i godišnji zapreminski prirast od 7,91 m<sup>3</sup>/ha, što znači da ove šume u zalihama sudjeluju sa 42,6 %, dok u prirastu zaliha sa čak 51,8 % svih dostupnih šuma proizvodnog karaktera u Bosni i Hercegovini, što ih čini našim najvrjednijim šumama. Prema procentualnoj strukturi drvene zalihe državnih visokih šuma po vrstama drveća, smreka participira sa 16,1 %, dok u privatnim šumama participira sa 10,1 % (Lojo i Balić 2011).

Državnom drugom inventurom šuma Bosne i Hercegovine ustanovljene su 64 vrste drveća, od toga 53 vrste lišćara i 11 vrsta četinarara. U ukupnoj zalihama, koja iznosi 569 020 011 m<sup>3</sup> sveukupne drvene mase, učešće vrsta četinjača u procentima iznosi 31,5 % ili 179 348 971 m<sup>3</sup>, odnosno za listače 68,5 % ili 389 671 040 m<sup>3</sup>. Pojedinačno po vrstama drveća dominira bukva sa 38,9 %, za njom slijedi jela sa 14,5 %; zatim smreka sa 11,5 %; kitnjak sa 7,7 %, obični grab sa 5,8 %; crni bor sa 2,9 %; cer sa 2,7 %; bijeli bor sa 2,1 %; gorski javor sa 1,4 %; lužnjak sa 1,1 % i crna joha 1,0 % (Tablica 1). Ostale vrste sudjeluju s manje od 1% u ukupnoj zapremini sveukupne drvene mase. Podaci se odnose na sve šume po vlasničkoj strukturi, uzgojnom obliku, namjeni, cenološkim jedinicama, a odnosi se na cijelu Bosnu i Hercegovinu (Lojo i Balić 2011).

**Tablica 1:** Prikaz zalihe sveukupne drvne mase i zapreminskog prirasta po vrstama drveća za BiH (Lojo i Balić 2011)

Red. br.	Stručni naziv vrste	Narodni naziv vrste	Ukupna zaliha cijelog stabla (1000 m <sup>3</sup> )	Udio vrste u zalihi (%)	Ukupni prirast cijelog stabla (1000 m <sup>3</sup> )	Udio vrste u prirastu (%)
1	<i>Fagus sylvatica</i>	Bukva	221.288	38,9	5186.7	33,2
2	<i>Abies alba</i>	Jela	82.654	14,5	2499.7	16,0
3	<i>Picea abies</i>	Smreka	65.553	11,5	2011.0	12,9
4	<i>Quercus petraea</i>	Kitnjak	44.019	7,7	1230.1	7,9
5	<i>Carpinus betulus</i>	Obični grab	33.180	5,8	1009.2	6,5
6	<i>Pinus nigra</i>	Crni bor	16.473	2,9	430.8	2,8
7	<i>Quercus cerris</i>	Cer	15.277	2,7	413.2	2,6
8	<i>Pinus sylvestris</i>	Bijeli bor	11.936	2,1	336.3	2,2
9	<i>Acer pseudoplatanus</i>	Gorski javor	7.887	1,4	212.5	1,4
10	<i>Quercus robur</i>	Lužnjak	6.088	1,1	152.6	1,0
11	<i>Alnus glutinosa</i>	Crna joha	5.408	1,0	163.7	1,0

Kada je u pitanju zapreminski prirast sveukupne drvne mase, ona iznosi ukupno 15 624 030 m<sup>3</sup> od čega na listače dolazi 10 249 205 m<sup>3</sup> ili 66 % udjela u zapreminskom prirastu, dok za četinjače iznosi 5 374 825 m<sup>3</sup> ili 34 % udjela u zapreminskom prirastu. Pojedinačno po vrstama drveća, najveći udio u zapreminskom prirastu sveukupne drvne mase ima bukva 33,2 %, za njom slijede jela 16,0 %; smreka sa 12,9 % te kitnjak 7,9 %; obični grab 6,5 %; crni bor 2,8 %; cer 2,6 %; gorski javor 1,4 %; crni jasen sa 1,2 %; jasika sa 1,1 % i crna joha, bagrem i lužnjak sa 1 %. Ostale vrste drveća sudjeluju s manje od 1 % udjela u zapreminskom prirastu sveukupne drvne mase (Lojo i Balić 2011).

Smreka u središnjoj Europi i na sjeveru dolazi na daleko većim površinama i u većem omjeru. Ipak, naši podaci pokazuju koliko je smreka važna za proizvodno šumarstvo jer je po važnosti odmah iza bukve i obične jele. U brojnim europskim zemljama ona predstavlja vrstu broj jedan, a kod njih se već više stoljeća na umjetan način podižu brojni nasadi (Njemačka, Švicarska, Češka, Slovačka, Poljska, Norveška, Švedska, Austrija, Slovenija i dr.), (Klimo 2007; Schmitt i Hayder 2009). O značaju za naše proizvodno šumarstvo može se zaključiti i prema učešću smreke u rasadničkoj proizvodnji sa oko 85 % u rasadnicima Federacije BiH, o čemu izvještava Ballian (2000), a što je posljedica stare škole očetinjanja po svaku cijenu gdje je smreka igrala glavnu ulogu. Inače, prvi smrekini nasadi u Bosni i Hercegovini podižu se na području šumarije Busovača nakon njenog osnivanja 1884. godine u cilju izmjene strukture šuma u korist četinjača.



Slika 1. Šuma smreke i jele na Kupresu

Treba naglasiti da je smreka kod nas jedna od najznačajnijih vrsta četinjača u šest dobro očuvanih i zaštićenih prašuma, i to: Ravna Vala na Bjelašnici (Pintarić 1978, 1997), Janj (Maunaga i sur. 2001), Lom (Maunaga i sur. 2001), Trstionica (Ballian i Mikić 2002), Plješevica (Višnjic i sur. 2009) i prašuma Perućica (Fukarek 1962, 1964a, 1964b; Leibungut 1982; Stefanović 1970, 1988).

Ova vrsta je bila predmet brojnih istraživanja s biokemijskim i molekularnim biljezima (Bergmann 1988; Lagercrantz i Ryman 1990; Morgante i Vendramin 1991; Müller-Starck i Ziehe 1991; Hosius i Bergmann 1993; Krutovskii i Bergmann 1995; Konnert 1995; Müller-Starck 1995; Bergmann i Hosius 1996; Lewandowski i sur. 1997; Lewandowski i Burczyk 2002; Paule i sur. 2002; Božić 2002; Ballian i sur. 2007, 2009, 2012; i dr.) i s naglaskom na različite razine i strukture genetske varijabilnosti, kao i ozbiljne prijetnje k njenom nestanku (Ballian i sur. 2007, 2009, 2012; Bergmann i Hosius 1996; Hosius i Bergmann 1993; Bergmann i Scholz 1987, 1989). Glavna prijetnja njenom sušenju dolazi od industrijskog zagađenja zraka i globalnog zatopljenja (Bergmann i Hosius 1996; Hosius i Bergmann 1993; Bergmann i Scholz 1987, 1989), a nesumnjivo utječe i na genetske izvore ove vrste (Ballian i sur. 2012) te zahtijeva intenziviranje zajedničkih napora za zaštitu genetskih izvora (Konnert i sur. 2015; Kelleher i sur. 2015). Unatoč visokim razinama unutarpopulacijske genetske varijacije i poznate visoke prilagodljivosti smreke, brze promjene u području rasprostiranja izazivaju veliko propadanje koje vodi nestanku. Druga važna briga za očuvanje genetskih izvora je njena prošlost, odnosno umjetno prenošenje šumskog reprodukcijskog materijala i nakon toga nepoznato podrijetlo smreke u velikim područjima Europe, ali i kod nas u Bosni i Hercegovini (Ballian 2007). Smreka je također bila predmet brojnih biokemijskih molekularno-genetskih istraživanja (Strauss i sur. 1988; Sutton i sur. 1991; Lidholm i Gustafsson 1991; Binelli i Bucci, 1994; Bucci i sur. 1997; Leibenguth i Shoghi 1998; Paglia i sur. 1998; Friesen i sur. 2001; Scotti i sur. 2002; Murray i sur. 2002; i dr.). Pored toga, i broj izdvojenih konzervacijskih jedinica smreke u europskim državama govori o njenom značaju te ova vrsta prednjači po tome među vrstama četinjača sa 447 izdvojenih jedinica, a samo je bukve više (de Vries i sur. 2015).

Zdravstveno stanje u šumama smreke u Europi se pogoršava (Tranquillini 1979; Sakai i Larcher 1987), ali i Bosna i Hercegovina slijedi taj trend usljed neodgovarajućega gospodarenja gdje se ne uzimaju u obzir njene ekološke značajke pa se narušava stabilnost ovih šuma, što u vezi s klimatskim promjenama zadnjih godina uzrokuje pojavu gradacije potkornjaka (Dautbašić 1997; Ballian i sur. 2012). Pored toga, smreka pokazuje smanjenu sposobnost prirodne obnove jer je u mješovitim sastojinama brzo nadvlada agresivnija bukva. Oštećenja i propadanje šuma smreke u Bosni i Hercegovini mogla su se prije rata uočiti ponegdje posebno u mikropodručjima uz velike zagađivače okoliša (termoelektrane, kemijsku industriju, željezare, autoceste, itd.), ali do tada propadanje nije poprimilo veće razmjere. Ipak, nakon velike suše 2012. godine, u 2013. je registrirano do sada najveće sušenje smreke u Bosni i Hercegovini i to u zoni ofiolita istočne i sjeverne Bosne koje se nije moglo sanirati dvije godine.

U širem području središnje Europe uporabom izoenzima istraživane su populacije smreke u Italiji (Giannini i sur. 1991; Morgante i Vendramin 1991), u Švicarskoj (Müller-Starck 1995), u Njemačkoj (Bergmann 1991a i b), u Austriji (Geburek 1999), Poljskoj (Lewandowski i sur. 1997 i Lewandowski i Burczyk (2002) te u Sloveniji (Božič 2002) i u Bosni i Hercegovini (Ballian i sur 2006 i 2007). Istraživanja su pokazala da su uporabljeni uzorci bili pod izravnim djelovanjem tri osnovna čimbenika koji ostavljaju neizbrisiv genetski trag u populacijama, a to su:

- (i) broj i mjesta glacijalnih pribježišta,
- (ii) migracijski putovi,
- (iii) svjesno i nesvjesno djelovanje čovjeka.

Iz prethodnog slijedi da su sve dobivene razlike između populacija, odnosno prisutna diferencijacija, posljedica njene duge povijesti u Europi i događaja od prije 40 000 godina (Lagercrantz i Ryman 1990; Comes i Kadereit 1998). Inače, smreka pripada skupini starih četinjača čiji su fosili registrirani u gornjem devonu, odnosno prije 350 milijuna godina (Biswas i Jorhri 1997).

U ontogenetskom razvoju drveća sve vrste i njihove populacije imaju svojstvenu genetsku strukturu koja je prilagođena određenim uvjetima. Tako je svaka od tih genetskih struktura podložna izmjenama pod djelovanjem izmijenjenih uvjeta te se to izravno





Slika 2. Sušenje smreke u Europi (Visoke Tatry – Slovačka)

odražava na genetsku strukturu populacija jer populacije teže novim prilagodabama, a čovjek treba da im pomaže i da ih brže usmjerava u tom pravcu, ali to za sada nije slučaj. Nadajmo se da će nove generacije šumara prihvatiti dostignuća genetike i primjenjivati ih kroz intenzivno šumarstvo da bi se u budućim generacijama mogao u manjem ili većem obimu pratiti slijed promjena i pravac razvoja smreke, ali i drugih vrsta drveća.

Smreka je vrlo često u nekim od zemalja središnje i sjeverne Europe identificirana kao prioritetna vrsta u strategijama za očuvanje gena na nacionalnoj razini (Koski 1993), ali i na paneuropskoj razini (de Vries i sur. 2015). Hitna potreba za očuvanjem njene genetske varijacije prepoznata je u europskim zemljama te su za te aktivnosti već 1980-ih osigurana potrebna sredstva i stručni nadzor nad provođenjem aktivnosti. Mnoge aktivnosti su bile usmjerene k očuvanju genetskog materijala, čak i bez eksplicitno razrađenih nacionalnih programa zaštite gena i to uglavnom kroz uzgojne zahvate i zaštitu prirode. Interes za jačanje suradnje između različitih zemalja i nacionalnih programa potvrdile su zemlje potpisnice strasburške ministarske Rezolucije S2 o očuvanju šumskih genetskih izvora 1993. godine, kada je smreka izabrana kao jedna od četiri pilot vrste te se stvara EUFORGEN *Picea abies* mreža na rezultate rada IUFRO radne skupine 2.02.11, vezane za uzgoj smreke i njenih genetskih izvora. Time se već desetljećima promiču istraživanja i različite aktivnosti na znanstvenim i tehničkim razinama.



## 2. BIOSISTEMATSKA PRIPADNOST SMREKE

Sistematika golosjemenjača (gimnospermi) pokazala se kao postojanija i nesklona većim promjenama, za razliku od kritosjemenjača (angiospermi). U modernoj sistematici primjećuju se znatne razlike u usporedbi sa starim načelima i izdvajanju taksona na temelju morfologije, što pokazuje da se moderna taksonomija i sistematika nalaze u znatnom previranju zbog primjene novih molekularnih metoda u istraživanjima (Crawford 1989). Ipak, sistematika smreka još nije u potpunosti riješena na zadovoljavajući način o čemu svjedoče brojni radovi od ranije do danas (Wright 1955, Bobrov 1970, Liu 1982, Aldén 1987, Page i Hollands 1987, Rushforth 1987, Schmidt 1989, Farjon 1990, Frankis 1992, Sigurgeirsson i Szmidt 1993), ali ćemo dati osnovne sistematske naznake za smreku. Njena taksonomska varijabilnost



Slika 3. Stare smreke u prašumi Perućica, lokalitet Tri sestre

je poznata, a prema europskoj flori (Tutin i sur. 1964) prihvaćaju se dvije glavne svojte na razini podvrsta: europska smreka (*Picea abies* ssp. *abies*) i sibirski smreka (*Picea abies* ssp. *obovata* (Ledeb.) Domin). Osim morfoloških kriterija, tu je i velika genetska sličnost koja sugerira da oni pripadaju istoj vrsti (Krutovskii i Bergmann 1995). I brojni drugi autori su prihvatili ovu podjelu (Jalas i Suominen 1973; Dahl 1998), dok Schmidt-Vogt (1977) smatra da su te dvije svojte dva ekotipa unutar cjelovitog europskog rasprostiranja, a u novoj karti prirodne vegetacije Europe (Bohn i sur. 2003) navode dvije svojte kao odvojene vrste.

Ipak, ako se vratimo na početak, već je Linnaeus (1753) svrstao smreku s borovima u rod *Pinus*, a Dietrich je (1824) smreku svrstao u zaseban rod *Picea*. Nakon Dietricha (1824), Karsten (1881) daje konačan status smreke, *Picea abies*. Smreke su autohtone na sjevernoj hemisferi i široko su rasprostranjene (Vidaković 1982, 1993; Vidaković i Franjić 2004) uglavnom u umjerenim i hladnim zonama, od razine mora na sjeveru Europe do visine od 4 800 m u Tibetu. Tako Vidaković (1982, 1993), Vidaković i Franjić (2004) navode više, 40-50 vrsta, 34 Farjon (1990) odnosno 33 Sigurgeirsson i Szmidt (1993) te 35 vrsta Aldén (1987) s čime su suglasni podaci koje navodi Welch (1991) te Rushforth (1987) ovisno o tome jesu li uključene i taksonomske kategorije niže od vrste. Ipak, dugo su se kod smreke koristili brojni sinonimi, njih čak 150, a neke ćemo pobrojati bilo da su u pitanju homotipski (*Pinus abies* L., *Abies picea* Mill., *Pinus pyramidalis* Salisb., *Pinus abies* ssp. *vulgaris* Voss, *Abies abies* (L.) Druce) ili heterotipski (*Abies alpestris* Brügger, *Abies carpatica* (Loudon) Ravenscr., *Abies cinerea* Borkh., *Abies clambrasiliana* Lavallée, *Abies clanbrasiliana* P. Lawson, *Abies coerulescens* K. Koch, *Abies conica* Lavallée, *Abies elegans* Sm. ex J.Knight, *Abies eremita* K.Koch, *Abies erythrocarpa* (Purk.) Nyman, *Abies excelsa* (Lam.) Poir., *Abies extrema* Th.Fr., *Abies finedonensis* Gordon, *Abies gigantea* Sm. ex Carrière, *Abies gregoryana* H. Low. ex Gordon, *Abies inverta* R. Sm. ex Gordon, *Abies lemoniana* Booth ex Gordon, *Abies medioxima* C.Lawson, *Abies minuta* Poir., *Abies montana* Nyman, *Abies parvula* Knight, *Abies subarctica* (Schur) Nyman, *Abies viminalis* Wahlenb., *Picea alpestris* (Brügger) Stein, *Picea cranstonii* Beissn., *Picea elegantissima* Beissn., *Picea excelsa* (Lam.) Link, *Picea finedonensis* Beissn., *Picea gregoryana* Beissn., *Picea integrisquamis* (Carrière) Chiov., *Picea maxwellii* Beissn., *Picea montana* Schur, *Picea*

*remontii* Beissn., *Picea rubra* A. Dietr., *Picea subarctica* Schur, *Picea velebatica* Simonk. ex Kümmerle, *Picea viminalis* (Alstr.) Beissn., *Picea vulgaris* Link, *Pinus excelsa* Lam., *Pinus sativa* Lam., *Pinus viminalis* Alstr.) (Anonimus 2014), a što ukazuje na njenu veliku varijabilnost morfoloških svojstava, odnosno polimorfnost, ali i nepoznavanje genetskih zakonitosti kod određenja starih taksonomskih kategorija.

U Europi se dugi niz godina provode istraživanja makrofosila, a dobiveni rezultati ukazuju na prisustvo brojnih vrsta koje su iščezle tijekom ranijih glacijacija jer se nisu mogle brzo prilagođavati promjenama (LePage 2001), a među njima su bile i vrste iz roda *Picea* (Ravazzi 2002).

Shematski pregled taksonomskih jedinica smreke prema Ehrendorferu (Mägdefrau i Ehrendorferu 1997; Sitte i sur. 1998):

- odjeljak *Spermatophyta* (Acrogymnospermae)  
(Cantino i Donoghue 2007)
- pododjeljak *Coniferophytina* (*Pinicae*) (Cronquist i sur. 1966)
- razred *Pinatae* (Burnett 1835)
- podrazred *Pinidae* (Cronquist i sur. 1966; Chase i Reveal 2009)
- red *Pinales* (Grozohankin 1904)
- porodica *Pinaceae* (Rudolphi 1830)
- potporodica *Piceoideae* (Frankis 1989)
- rod *Picea* Dietrich (1824)
- vrsta *Picea abies* (Linnaeus 1753) Karsten (1881).

Više je autora pokušalo raščlaniti običnu smreku na niže taksonomske jedinice od vrste, na ekotipove i klimatipove, razdijelivši ih na osnovi regionalne pripadnosti (Rubner 1932, 1960; Fukarek 1970a).

Morfološka diferencijacija kod europske smreke je dovela do daljnje podpodjele na forme i rase (Schmidt-Vogt 1977). Tako je izvršena podjela prema tipu grana (Holzer 1970; Schmidt-Vogt 1978) na one s češljastim, četkastim i indiferentnim granama. Prema obliku i dimenzijama češera te ljuski češera (Willkomm 1887; Lacassagne 1934; Debazac 1964; Gaussen 1966; Tyszkiewicz 1968; Bobrov 1972; Krüssmann 1972), obliku i boji kore (Susmel 1953), smreku također dijele na niže taksonomske jedinice od vrste, poznate kao forme.

U niže taksonomske jedinice pridolaze i kultivari čija je primjena karakteristična u hortikulturi, a smreka se može pohvaliti njihovom

velikom brojnošću te tako Krüssmann (1983) navodi oko 100 različitih kultivara, a Vidaković (1982, 1993) i Vidaković i Franjić (2004) nešto manji broj.

U zoni rasprostiranja smreke u Europi, na sjeveru areala, prisutni su i spontani hibridi, *Picea x fennica* (Regel) Komarov (Pravdin 1975). Granica između te dvije svojte, europske i sibirske smreke, nije jasna jer je veći broj prijelaznih oblika opisan kao ssp. *fennica* (Regel) Komarov,



Slika 4. Smrekova šuma u istočnoj Poljskoj



a javljaju u europskom dijelu sjeverne Rusije, Finskoj i Švedskoj. Za tu svojtu, odnosno hibrid, smatra se da je nastala kroz introgresivnu hibridizaciju između europske i sibirske smreke (Bobrov 1944, 1972; Hultén i Fries 1986). Na visokim srednjoeuropskim planinama Alpama postoje smreke koje se jako morfološki razlikuju jer imaju usku krošnju i viseće grane te su poznate kao *Picea abies* Karst. ssp. *alpestris* (Brugger) Domin (Jalas i Suominen 1973), a rezultat su prilagodbe na velike količine snijega. Također, i u Bosni i Hercegovini je bilo pokušaja da se smreka taksonomski podijeli na niže kategorije, odnosno da dobijemo formu poznatu kao *Picea abies* Karst. spp. *omorikoides*, ali se od toga odustalo.

### Pregled taksonomskih jedinica s njihovim osnovnim karakteristikama

*Coniferophytina* su poznate od gornjeg karbona i u vezi su s devonskim pragimnospermama. Obuhvaćaju oko 600 vrsta (800 vrsta) i kao šumsko drveće vrlo su rasprostranjene i važne. U rodu *Picea* ima danas poznatih oko trideset do pedeset vrsta smreka u sjevernoj hemisferi.

- Odjeljak: *Spermatophyta*, sjemenjače, pokazuju heteromorfnu izmjenu generacija s gametofitom i sporofitom, a usto i odgovarajuću izmjenu faza s haplofazom i diplofazom.
- Pododjeljak: *Coniferophytina* (*Pinicae*), rašljaste i igličaste golosjemenjače, karakterizira vrlo jednostavna građa vegetativnih i fertilnih organa. Listovi su u obliku iglica, prašnici (mikrosporofili) sastoje se od nosilaca pojedinih skupina prašnica, a plodni listovi (megasporofili) razvijeni su u obliku jednostavnih nosilaca sjemenih zametaka.
- Razred: *Pinatae*, muški i ženski cvjetovi imaju skraćenu os na kojoj se postrance, a i terminalno, nalaze gusto poredane skupine prašnica na dršku (prašnici), odnosno sjemeni zametci (plodni listovi), koji su sjedeći ili su na dršku, a usto gotovo uvijek imaju i sterilne lisne organe. Cvjetovi, napose ženski cvjetovi, često su skupljeni u cvatove nalik na resu ili češere.

- Podrazred: *Pinidae* (= *Coniferae*), četinjače. Ženski su cvjetovi reducirani i sjedinjeni u sjemene ljuske, najčešće su srasli i s njihovim braktejama (pokrovnim ljuskama). Srasle sjemene i pokrovne ljuske skupljaju se u cvatove nalik na češere. Oplodnja se odvija peludnom mješavinom (sinfonogamija). Listovi su igličasti, s pravilnom dihotomom-paralelnom nervaturom. Iz klice s dvije ili više supki razvijaju se u razgranjena ili monopodijalna stabla na kojima su bočni ogranci različitih redova često poredani u katove.
- Red: *Pinales*, ženski je cvijet reduciran samo na sjemenu ljusku te je usto manje-više srastao s njezinom pokrovnom ljuskom.
- Porodica: *Pinaceae*, zavojito poredani igličasti listovi i drvenasti češeri s po dvije sjemenke na pojedinoj sjemenoj ljusci. Ovamo se ubrajaju sve važnije četinjače (vazdazelene) koje imaju manje-više kseromorfne igličaste listove.
- Potporodica: *Abietoideae*, iglice su samo na dugim izdancima, muški cvjetovi nose na osnovi osi nekoliko ljuskavih listića, a iznad njih brojne zavojito poredane prašnike. Svaki prašnik ima kratak držak, ljusku i vrh savijen prema gore, a odozdo dvije prašnice koje se otvaraju pomoću eksotecija. Ženski cvatovi nose brojne sterilne, zavojito poredane pokrovne ljuske, a u njihovu pazušcu po jednu sjemenu ljusku. Sjemeni ljuska nosi dva sjemena zametka.
- Rod: *Picea*, ženski cvatovi su u vrijeme oprašivanja uvijek uspravni, a kasnije su viseći i tako do sazrijevanja kada se ljuske otvaraju i ispada sjeme s krilcem. Obuhvaća oko 40 vrsta u sjevernoj hemisferi.
- Vrsta: *Picea abies* Karst., smreka, ima svijetlu koru, četverouglaste iglice, ušiljene na vrhu, na naličju dvije tanke svijetle voštane pruge. S obzirom na tlo i klimu, ona je srednje do visoko planinsko drvo koje se najčešće pojavljuje u mješovitim sastojinama s bukvom i jelom, a na višim nadmorskim visinama i na mrazišnim pozicijama gradi čiste šume smreke.

### 3. MORFOLOŠKA SVOJSTVA SMREKE

Smreka je visoko polimorfna vrsta, odnosno po varijabilnosti morfoloških svojstava je širokog euroazijskog rasprostranjenja.

Kako smreka pokazuje veliku morfološku varijabilnost koja je pod utjecajem čimbenika okoliša, to je kod nje prisutna i ekološka diferencijacija (Tutin i sur. 1964; Tolmatchev 1974). Morfološka svojstva smreke navedena su prema Fukareku (1980), Vidakoviću (1982, 1993), Vidakoviću i Franjiću (2004), Jovanoviću (1956, 1971, 2000), Hermanu (1971), Šiliću (1983), Brusu (2004, 2008) i Caudullo i sur. (2016).



Slika 5. Neke interesantne morfološke karakteristike smreke



U optimalnim uvjetima smreka izraste više od 40 m (50 m) u visinu i više od 1 m u promjeru. Stablo smreke je ravno, puno, krošnja manje-više pravilno kupaste do čunjaste forme, rjeđe valjkaste. Drvo nema smole ni obojene srži. Grane su s pršljenasto raspoređenim i sabljasto krivim granama prvog reda. Kora je tanka, sivkasta, u početku na deblu i mladim granama glatka. U starosti kora ispuca, ljušti se i opada u okruglim ljuskama i tamnije je obojena.

Mlade su grančice pokrivene izraštajima kore na kojima se nalaze iglice, gole ili su s raspršenim glavicama, a iglice su 10-25 mm duge. Pupoljci su kestenjaste boje, bez smole. Izuzetak su samo pupoljci na vrhu grana koji su kadšto smolasti.

Iglice su raspoređene na sve strane na vertikalnim izbojcima, dok su na bočnim granama raspoređene u spirali i izgledaju kao četka. Iglice su zelene, rombične, debele od 0,5 do 1 mm i duge do 25 mm. Iglice su većinom na vrhu oštre, s ponekad s malo savinutim vrhom. Životni vijek smrekinih iglica je od 5 do 7 godina, a mogu se naći i starije. S otrgnutih grana iglice brzo opadaju. Raspored smolonosnih kanala i puči te cijela građa iglice variraju ovisno o tome gdje se nalazi iglica, tj. o osvjetljenju, vlažnosti i sl. Na mjestu otkinutih iglica vide se okrugli spiralno raspoređeni tragovi iznad razine kore, ali grančica je prividno glatka unatoč ovim tragovima i ispupčenjima.

Smreka je jednodomna vrsta, mada su registrirani i dvospolni cvjetovi (Jovančević 1964). Ženski su cvjetovi na gornjim najvišim grančicama, u obliku malog češera, uspravnog i crvene (*erythrocarpa*) do zelene (*chlorocarpa*) boje. Muški cvjetovi su u obliku resa, niže na istom stablu, u pazuhu iglica. Muške su cvasti duge oko 2 do 2,5 cm, crvene do žute boje, oblika izdužene osovine sa spiralno raspoređenim prašnicima, sa po dvije prašničke kesice. Smreka cvjeta u proljeće, od travnja do lipnja, ovisno o nadmorskoj visini i poziciji. Peludna zrnca relativno su krupna, ovalna oblika.

Ženske su cvasti u obliku češera, u mladosti crvene (*erythrocarpa*) do zelene (*chlorocarpa*) boje, jajaste, duge do 5 cm, uspravne. To su zbijeno spiralno raspoređeni plodni listići - karpele sa sterilnim ljuskama - braktejama. Brakteja ili sterilna ljuska zrelog češera uska je i zabačena naniže, nalazi se između dva plodna listića. Karpele su široke i kratke. U pazuču mlade plodne ljuske nalaze se dva gola sjemena zametka koja kasnije prelaze u dvije krilate sjemenke. Sjemenka je tamnosmeđa, velika do 4 mm, glatka, jajasta, slabo srasla s krilcem.

Krilca su smeđa, relativno kratka do 13 mm i relativno široka.

Zreli češeri su valjkasti, tamne boje, cilindrični, dugi od 10 do 16 cm i široki od 3 do 5 cm. Zreli češeri uvijek vise na grančicama. Dozrijevaju iste godine i u listopadu kad se otvaraju i ispadaju sjemenke, a na grani ostaje prazan češer. Inače, za dužinu češera kod smreke navode se i dimenzije od 10 do 18 cm za dužinu sa romboidno-jajolikim ljuskama, vrh češera je skraćen i stepenast, a ljuske su sa erosedom ili urezane (Chylarecki i Giertych 1969).

Krilate se sjemenke rasijavaju pomoću vjetra. Smreka fizički sazrijeva poslije 30. godine (20. godine), ovisno o tome raste li na otvorenome ili u sklopu, u brdskom ili u planinskom predjelu.

Dok je drvo mlado, rodno je svake druge, a stara stabla i ona na većim nadmorskim visinama rjeđe su rodna, tj. svake dvije do tri, pa i više godina.

Sjemenka proklija nakon 3-4 tjedna, a klijavost je relativno duga i dobra (50-80 %). U sredini sjemenke je veliki endosperm, a krilce je klinasta oblika. Prokljalo sjeme je klica s izduženim stabalcem, korjenčićem i 6-9 zelenih supki. Kasnije se pojave prvi listovi koji su dvaput kraći od supki i naizmjenično s njima raspoređeni u sredini. Na vrhu mladog stabalca pojavljuje se vršni pupoljak koji iduće godine nastavlja rast stabla u visinu.

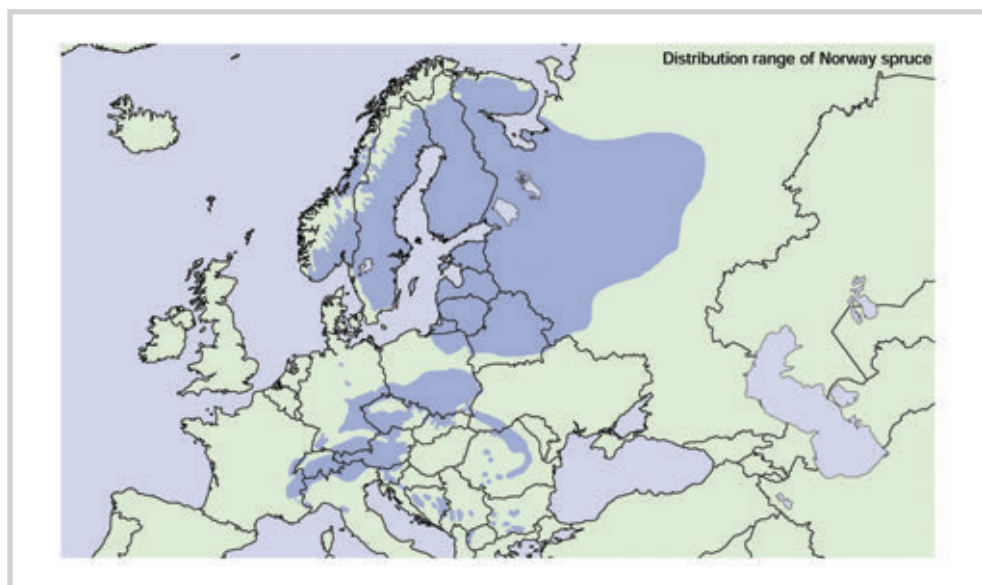
Smreka u početku raste polako. Prve, nepotpune pršljene grana dobiva druge godine ako raste slobodno. Ako stablo raste u gustim sklopovima, pršljene grana dobiva nešto kasnije. Od 10. godine raste brže (i po 70 cm godišnje) i maksimalnu visinu doseže oko 150. godine starosti, a može poživjeti i do 300 (1000) godina.

Četinjače su vrlo konzervativnog genoma (Murray 1998) koji ne podliježe velikim promjenama, s visokim udjelom ponavljajuće DNK (Murray i sur. 2002). U citološkom pogledu vrsta ima 24 kromosoma u diplodnom stanju te je haplotip sa 12 kromosoma od kojih su 3 subterminalna, a ostalih 9 medijalni do submedijalni (Sax i Sax 1933; Khoshoo 1961). Kada je, pak, u pitanju količina DNK, ona se kreće od 3 do  $4 \times 10^{10}$  bp (Govindaraju i Cullis 1991), ali je znatna količina DNK genoma nekodirajuća (Schmidt i sur. 2000). Kada je u pitanju kloroplastni genom, i on sadrži ponavljajuće dijelove (Hipkins i sur. 1994). U kloroplastnom genomu smreke nalazimo gene koji su odgovorni za tamnu fazu fotosinteze (Lidholm i Gustafsson 1991), a koji su odsutni kod drugih vrsta.

## 4. PRIRODNA RASPROSTRANJENOST SMREKE

### 4.1. Rasprostranjenje smreke u Europi

Rasprostranjenost smreke ograničena je na sjevernu Europu, istočnu Rusiju i planinska područja središnje i južne Europe (Tutin i sur. 1964; Skrøppa 2003; Caudullo i sur. 2016), (Karta 1). U Španjolskoj je, osim malih dijelova Pirineja, nema, a također je jako slabo zastupljena u Francuskoj, Engleskoj, Belgiji, Nizozemskoj i Danskoj. Južna granica je u Balkanskim planinama gdje pridolazi do oko 41° sjeverne zemljopisne širine. Na sjeverozapadu Balkanskog poluotoka vezana je uskim pojasom za Alpe, dok se prema jugu širi u bosanskim planinama. Njeno rasprostiranje je pomaknuto u unutrašnjost od Jadranske obale. Iz Bosne se proteže u Crnu Goru te preko Prokletija dostiže Šar planinu i Jakupicu u Makedoniji. U Srbiji je nalazimo na planinama Tari, Zlatiboru, Goliji i Kopaoniku te na Suhoj i Staroj planini u istočnoj Srbiji. Istočna balkanska granica ove vrste je u Bugarskoj, na planinama Vitoši, Rili i Osogovskoj planini te u zapadnim Rodopima, dok je najjužnije nalazište na planini Ali-Botuš. U visinskom rasprostiranju na Balkanu smreka se penje do 2200 m.



Karta 1. Rasprostiranje smreke u Europi prema Skrøppa (2003)

Inače, europska smreka pripada raširenom borealnom podelementu europske flore (Dahl 1998; Giertych 1973.) koji je ograničen izoterma od  $-2$  do  $1^{\circ}\text{C}$  za najhladniji mjesec godine. U središnjoj i jugoistočnoj Europi javlja se u planinama, ali na sjeveru ona zauzima i brdovite i nizinske položaje. Na sjever doseže do sjevera Skandinavije na  $69^{\circ}14' \text{ N}$ , a na jugu do  $41^{\circ}14' \text{ N}$  u Makedoniji i Bugarskoj. Zapadna zemljopisna granica prolazi kroz JI Francusku ( $51^{\circ}27' \text{ E}$ ). Istočnu granicu je problematičnije odrediti jer se to poklapa sa zapadnim rasprostranjem sibirске smreke, ali uglavnom može da dosegne od Urala. Zemljopisno rasprostranje europske smreke je podijeljeno u sjeveroistočni, sjeverni dio i srednjoeuropski dio. Samo podrijetlo smreke se razlikuje između tih područja, a razlog tomu je njena migracija iz različitih glacijalnih pribježišta (Šrodoň 1967, 1977; Schmidt-Vogt 1977; Huntley i Birks 1983; Lang 1994; Latalowa i van der Knaap 2006; Tollefsrud i sur. 2008 a i b, 2009), ali su suvremene metode genetskih istraživanja to potvrdile (Vendramin i sur. 2000; Sperisen i sur. 2001; Tollefsrud i sur. 2008 a i b, 2009). Tu se još može govoriti i o zoni razdvajanja smreka u njenom rasprostranju, a poznata je kao "srednje poljsko razilaženje" smreke (Szafer 1921, 1935; Schmidt-Vogt 1977). Podrijetlo i značaj ovog razilaženja smreke bili su predmet rasprave od početka dvadesetog stoljeća (Rivoli 1921; Szafer 1921; Jedliński 1928; Šrodoň 1967; Schmidt-Vogt 1977), da bi konačno bili riješeni istraživanjem koje su proveli Latalowa i van der Knaap (2006).

#### 4.2. Rasprostranjenje smreke u Bosni i Hercegovini

Prema Fukareku (1970b), rasprostranje smreke u Bosni i Hercegovini u odnosu na običnu jelu i bukvu povučeno je u unutrašnjosti, u odnosu prema Jadranskom moru, a i prema Panonskom bazenu. Na većim nadmorskim visinama vrlo često je nalazimo u manjim grupama iznad gornje granice šumske vegetacije pomiješanu s borom krivuljem (Vranica), (Karta 2).

Na sličan način kao obična jela i bukva, rasprostranje smreke u Bosni i Hercegovini nastavlja se na zapadu na rasprostranje smreke u jugozapadnoj Hrvatskoj i na istoku se produžava na njezino rasprostranje u Srbiji, što nije više slučaj kontinuiranog rasprostranja nego samo postoji određena veza.

Na teritoriju Bosne i Hercegovine smreka se javlja na sjevernim padinama Grmeča, Osečenice, Klekovače i Lunjevače te duž toka rijeke Sane. Ovo rasprostiranje u povezanosti staništa nastavlja se dalje spram juga i obuhvaća planinske predjele između Glamočkog polja i doline Vrbasa (Vitorog, Slovin, Cincar i Malovan), planine oko sliva Plive i Janja (Ravna gora, Dekala, Plazenica), zaokružuje Kuprešku visoravan i širi se na planine Stožer, Radušu, Ravašnicu i Želivodić.

Nešto sjevernije od tog područja nalaze se izolirana nalazišta na sjevernom rubu Podrašničkog polja kod Mrkonjić Grada (Čađavica), na Dimitoru spram Ključa te pojedinačno i u šumama Manjače i Zmijanja. Sasvim odvojeno nalazište smreke imamo ispred Grediovitog vrha na Grmeču, dok dalje na sjever nije primijećena.



Slika 6. Smreka u sukcesiji, lokalitet Muharnica na Čvrsnici



Na zapadu od rijeke Unca smreka zahvaća sjeverne padine Jadovnika (Vijenac), Šator, Staretinu i Goliju iznad Livanjskog polja. Na Dinari je nalazimo samo u maloj grupi ispod najvišeg vrha, Troglava, na sjevernoj strani.

U centralnoj Bosni, u planinama između rijeka Vrbasa, Bosne i Lašve, smreka zauzima približno isto područje kao i jela, samo s tom razlikom da se širi u nešto višim nadmorskim visinama pa tako na planini Vlašić dolazi na najvišim visinama i prelazi u kamenite pašnjake. Na kiselim tlima Radalje i Komara nešto je češća i obilnija od jele, a u okolici Zenice nalazimo je lokalno raširenu u sastojinama bukve (na padinama škriljaca južno od Stare Zenice).

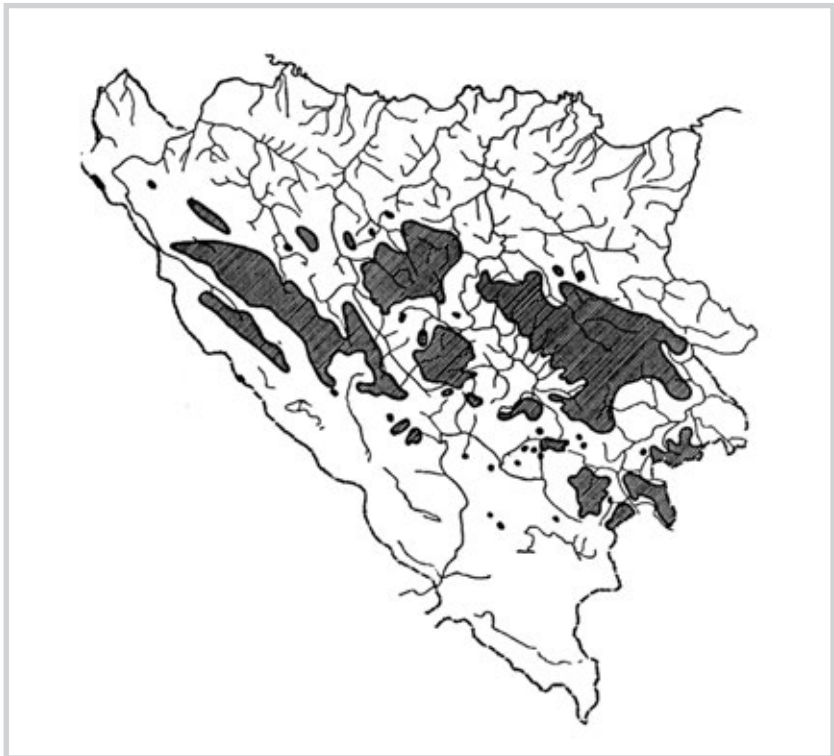
Najšire rasprostiranje i optimalne uvjete za razvoj ima smreka na planinskom masivu Vranice i njenih ogranaka. Ovdje se ona spušta niže od obične jele pa se pojedinačno i u skupinama nalazi prirodno pomlađena u hrastovim i grabovim šumama oko Viteza (Kruščica). Manje nalazište imamo u Crnoj rijeci na padinama Bitovnje.

Granica rasprostiranja smreke istočno od doline rijeke Bosne u glavnim crtama se poklapa s jelom. U istočnoj i jugoistočnoj Bosni prostor koji zauzima smreka je vjerojatno najširi i on se može ograničiti kontinuiranom crtom koja bi obuhvaćala više brdske i planinske predjele (pretežno njihove sjeverne padine). U području serpentinških brda oko rijeke Krivaje smreka se nalazi na padinama Tvrdkovca, Čauševca, Tajana, Veleža (u slijevu Gostovičke rijeke) te prelazi sjevernije u područje Maoče, Župljeve i dalje na padine Konjuha blizu Stupara. Dalje prema istoku granična crta rasprostiranja pruža se preko padina Javor-



planine (nešto sjevernije od Kladnja i Vlasenice). Obuhvaća gornji slijev Jadra i izbija na rijeku Drinu južno od Gornjeg Birača i Osta, odnosno Srebrenice. Izuzetak je u tome što ona ne prelazi na planinu Ozren kod Doboja niti je ima na Majeveci sjeverno od Tuzle. Na planini Sjemeću ne silazi spram Ustiprače toliko nisko kao jela niti je ima na sjevernim padinama iznad rijeke Prače. Njezino rasprostiranje jednako je povezano sa slivom Miljacke i slivom Prače s planinom Jahorinom (Ravnom planinom i Trebevićem) i dalje spram juga i zapada zahvaća, uglavnom, samo sjeverne padine planine Bjelašnice, Treskavice, Lelije (Mašće i Ravna gora), Zelengore, Maglića i Volujka.

Na desnoj obali rijeke Bosne, južno od Zavidovića, granicu jele možemo povući od padina Mračajskog brda (kraj Begovog Hana), Vepra (sjeverno od Zenice), gdje se ona najniže spušta niz padine do doline Bosne, preko gornjeg dijela slijeva Žuče-Ribnice, dalje na



Karta 2. Rasprostiranje smreke u Bosni i Hercegovini prema Fukareku (1970b)



padine Peruna, Budoželja te na Čemerno kraj Srednjeg i na Bukovik sjeverno od Sarajeva. U tom području obuhvaćene su prostrane šume četinjača i mješovite sastojine na planinskim ograncima Zvijezde (Vareške) u kojima ipak prevladava jela na vrlo različitim staništima.

U istočnoj i jugoistočnoj Bosni na desnoj obali Drine zauzima približno isti areal kao jela te je tako na desnoj (bosanskoj) obali rijeke Drine jela raširena i na područja Babine gore (planine Stolac i Gostilje). Manje su sastojine smreke i na padinama planine Varde južno od Drine. U području južno od ušća rijeke Lim smreka se širi na sjevernim padinama Viogora, Goleša i Vučevice te zauzima širok prostor u šumskim sastojinama gospodarske jedinice Kovač – Stakorina kraj Čajniča. Ondje je nalazimo i u manjim izdvojenim grupama kraj Ifsara.

Veliko područje smreke nalazi se i na ograncima planine Ljubišne istočno i jugoistočno od Foče. Ovdje ona zahvaća visove Pliješ, Bakić i Vukušu, područje Korlata te padine oko Čemerna, Radovine i Vjetrenog brda, odakle prelazi na crnogorske ogranke Velike Ljubinj, Obzira, Lisca i Kraljeve gore.

Posebno značajno nalazište smreke je u Hercegovini u slivu rijeke Neretve. Ovdje sva nalazišta možemo svesti na nekoliko njih, a i ona se mogu grupirati samo na ona na najvišim planinama sjeverne Hercegovine. Tako najveće nalazište imamo na izvorištu rijeke Rakitnice, na padinama planine Hojte, na podlozi od verfenskih škrljaca. Na planini Visočici smreka raste samo na dva mjesta i to u malim grupama na granici šumske vegetacije s borom krivuljem i to pod Šiljevicom iznad rijeke Rakitnice i na Pužimu iznad rijeke Ljute.

Na planini Prenj smreka je rasla u prašumskoj sastojini na Crnoj gori (Jelovina) iznad Boračkog jezera, ali je posječena te se još mogu naći pojedinačna stabla. Jedno veće nalazište smreke imamo u području planine Velež iznad Štirnog dola. Na planini Čvrsnici smreka gradi izolirane grupe unutar jelovo-bukovih šuma. Međutim, smreka tu izgrađuje čitave sastojine te se s munikom i borom krivuljem penje dosta visoko. Nalazište joj je iznad rijeke Doljanke, iznad Risovca i Blidinjske visoravni. Tu su posebno značajne i sastojine smreke na sjevernim padinama planine Vran. Također, vrlo interesantno nalazište smreke je na planini Čabulji (Bijele stijene) iznad Rosnih poljana (autor), što potvrđuje navode Bošnjaka (1936), a prema Fekareku (1970). Jedno izolirano nalazište imamo i u gornjem toku rijeke Neretve, u Mjedaničkim stijenama, nedaleko od Gacka.

## 5. POSTGLACIJALNA SEOBA OBIČNE SMREKE

Sva istraživanja na postglacijalnim migracijama smreke ukazuju da je ona posljednju glacijaciju preživjela u najmanje sedam pribježišta iz kojih se širila tijekom holocena (Tollefsrud i sur. 2008 a i b, 2009). To su bili pribježište iz središnje Rusije, jugoistočnih Alpa, južnog Češkog masiva, uključujući njegov južni greben, sjevernih Dinarida, sjevernih Karpata, južnih Karpata i jugozapadnih bugarskih planina. Pretpostavka je da su u sjevernim Karpatima postojala vjerojatno dva odvojena refugija. Središnje rusko pribježište je bilo najveće i mjesto je s kojeg se odvijalo najveće širenje smreke. Tijekom svoga širenja smreka je prošla kroz različite genetske promjene na svojim migracijskim putovima.

### Postglacijalna migracija smreke na temelju makrofosila

Postglacijalna kolonizacija šumskog drveća u Europi jedan je od najzanimljivijih znanstvenih problema, a prije uporabe DNK analiza rabile su se peludne analize. Zadnja glacijacija je počela prije 700 000 godina (Petit i sur. 1997, 1999), sa hladno suhim intervalima od 100 000 godina, da bi prije 10-20 000 godina krenuli u postglacijalni period, s toplom i vlažnom klimom (Webb i Bartlein 1992). Fosilni zapisi pokazuju da je europska smreka iz Norveške široko rasprostranjena u Europi tijekom Eemian interglacijala (Frenzel 1960) i početkom Weichselian Interstadials (Ravazzi 2002). Vrijeme i putevi migracije smreke detaljno su obrađeni pomoću istraživanja fosilnog peluda (Latałowa i van der Knaap 2006), ali su brojni detalji ostali neriješeni jer su registrirane razlike u migraciji između južnih i sjevernih populacija. Tako su zapadna područja naseljena smrekom koja je preživjela glacijaciju u južnom pribježištu, a sjever Europe je naselila ona iz ruskog pribježišta (Damblon i sur. 1996; Giesecke i Bennett 2004; Latałowa i van der Knaap 2006; Seppä i sur. 2009), a potvrđeno je da je to uzrokovano razlikama u klimi, topografiji i prisutnosti drugih, konkurentskih vrsta drveća (Terhürne-Berson 2005). Istraživanja provedena na smreci pokazala su genetsku povezanost Alpa i sjevernih Karpata, što ukazuje na zajedničko podrijetlo. Ipak, postojala je mogućnost da su te dvije skupine smreke bile razdvojene u ranom i srednjem Weichselian (110.000 – 34.000 bp),

kada je smreka bila široko rasprostranjena u središnjoj i jugoistočnoj Europi (Ravazzi 2002). Također su dodatna istraživanja ukazala na to da je smreka preživjela zadnju glacijaciju na širem području panonske ravnice, o čemu svjedoče makrofosili stari 32 000 – 17 000 bp (Willis i sur. 2000; Willis i Van Andel 2004) te područja Transilvanije (Feurdean i sur. 2007).

Analiza makrofosila i peludi razvila se uvođenjem isopollen metoda i tehnika u analizi, o čemu svjedoče brojna starija (Szafer 1921, 1935; Wilson i Webster 1946) i novija istraživanja (Latałowa i van der Knaap 2006; LePage 2001; Ravazzi 2002; Seppä i sur. 2009) te suvremenih metoda koje kombiniraju analizu peludi i mitohondrijske DNK (Tollefsrud i sur. 2008a i b). Na temelju polen analiza koje su proveli Kral (1977) i Huntley i Birks (1983), evidentno je da obična smreka vodi podrijetlo iz dva glacialna pribježišta. Prvo se nalazi na zapadu Rusije (Fægri 1950; Moe 1970; Tallantire 1980), odakle se



Slika 7. Šuma smreke i običnog bora u istočnoj Poljskoj na podzolu

obična smreka premješta i širi na Skandinavski poluotok (Bradshaw i sur. 2000) i Finsku (Seppä i sur. 2009) te jugozapadno u Poljsku. Drugo pribježište je u području jugozapadnih Alpa te Dinarskih Alpa i Karpata, o čemu je pisao Schmidt-Vogt (1986). Iz tog područja se obična smreka širi na središnju Europu, kako se povlačila vegetacija tundre k sjeveru. O južnom alpskom glacijalnom pribježištu i migraciji smreke ka sjeveru izvještava Scotti i sur. (2000a, b; 2002). Huntley i Briks (1983) naglašavaju da su šume u Europi nakon zadnjeg ledenog doba, i to unazad 13 000-10 000 godina, pod stalnim pritiskom nastalih dramatičnih klimatskih promjena, odnosno kontinuiranog globalnog zatopljanja (Serceland 1996; Terhürne-Berson 2005; Latałowa i van der Knaap 2006), što dovodi do migriranja vrsta. Tako su te promjene potakle veliku migraciju vegetacije, od juga ka sjeveru, čemu smo svjedoci i do danas.

I pored rezultata do kojih je došao Scotti (2000a, b; 2002), ipak je najprihvatljivija teorija da se područje Alpa većim dijelom naselilo smrekom iz smjera istoka, odnosno s područja Dinarskih Alpa gdje je postojalo jedno od glacijalnih pribježišta (Kral 1977; Schmidt-Vogt 1977; Burga 1988). Inače, to područje Dinarskih Alpa karakterizira jako velika koncentracija endemskih vrsta (Borzan i sur. 1992). Tako se sam Balkanski poluotok u Europi karakterizira velikim brojem četinjača, sa oko 47 različitih vrsta (Borzan i sur. 1992). Na temelju tog florističkog bogatstva dendroflora (Horvat 1959), može se naslutiti da je na tom području bilo jedno od glacijalnih pribježišta, odakle se vegetacija nakon otopljanja širila na zapad i sjever u pravcu središnje Europe.

Poznavanje položaja glacijalnih pribježišta te brzine migriranja drveća i njegove rute bilo je povezano s različitim ekološkim čimbenicima koji oblikuju prirodnu varijabilnost vrste unutar zemljopisnog rasprostiranja (Ballian i Kajba 2011). To je važno za gospodarenje šumama i očuvanje genofonda određene vrste kroz različite programe (Bradshaw i sur. 2000; Vendramin i sur. 2000; Collignon i sur. 2002; Ballian i Kajba 2011). Međutim, zbog poznatih ograničenja kod peludnih analiza i podataka (Birks i Birks 1980; Fægri i Iversen 1989; Kullman, 2000; 2002; Ek 2004; Latałowa i van der Knaap 2006), najbolji rezultati se mogu očekivati uz dodatak makrofosila (Birks i Birks 2000), a nakon toga i uz molekularne analize sadašnjih populacija (Collignon i Favre 2000; Magri i sur. 2006). Opći obrasci holocenske migracije i širenja smreke u Europi koji proizlaze iz analize

fosilnog peluda uopćeni su i dati od više autora kao što su Huntley i Birks (1983), Lang (1994) i Gliemerth (1995) koji su sintetizirali ranija paleontološka istraživanja. Najnovija istraživanja Terhürne-Berson (2005) su također rađena uz uporabu makrofosila, uz kombiniranje sa suvremenim genetskim podacima o smreci. Tijekom zadnjih desetljeća postoje i brojna lokalna istraživanja koja upotpunjuju sliku o migraciji smreke, a tu su i novi koncepti koji se mogu vidjeti u radovima Moe (1970), Tallantire (1980), Hafstena (1992), Björkmana (1996), Giesecke i Bennetta (2004) i Latałowa i van der Knaapa (2006). Postoji i nekoliko radova o migraciji smreke u području istočnog Baltika te Rusije (Saarse i sur. 1999; Kremenetski i sur. 1999; Huntley 1988; MacDonald i sur. 2000; Solovieva i Jones 2002; Wohlfarth i sur. 2002; Seppä i sur. 2009) te Norveške i Švedske (Björck 1995; Kullman 1995, 2000, 2001, 2002; Ek 2004). Problematikom migracije smreke u istočnom području rasprostiranja su se bavili Ralska-Jasiewiczowa (1980), Obidowicz i sur. (2004) i Latałowa i van der Knaap (2006) te u bivšoj Čehoslovačkoj Rybníčková i Rybníček (1988). Kada su u pitanju središnja Europa i Alpi brojni autori su se bavili ovom problematikom, a najznačajniji su Markgraf (1970), Burga i Hussendörfer (2001), Scotti i sur. (2000a i b; 2002), van der Knaap i sur. (2005). Kada je u pitanju jugoistočna Europa, za nju je Ravazzi (2002) objavio opću sintezu te Wohlfarth i sur. (2001) za Rumunjsku. U Bosni i Hercegovini su sprovedena nova istraživanja i analize peludi u tresetu Prokoškog jezera koja je proveo Dörfler (2013), a rezultati ukazuju na prvo prisustvo peludi smreke u slojevima koji su stari oko 10 000 godina, što će utjecati na to da se nešto revidiraju sinteze koju su sproveli Huntley i Birks (1983). U sloju starosti oko 9 000 godina količina peludi se nešto uvećava na račun listača, a to se nalazi i u sloju starosti 5 000 godina, kao i u narednim mlađim slojevima. Ovim saznanjima se nešto revidiraju nalazi Huntleyja i Birksa (1983) te sinteze koju je uradio Ravazzi (2002), a koji ukazuju na pojavu smreke u našim krajevima tek prije 7 500 godina jer za rane faze migracija smreke u njihovoj studiji nedostajali su ovi novi rezultati istraživanja peluda.

Iako postoji veliki broj radova koji rekonstruiraju postglacijalnu zastupljenost pojedinih vrsta, njihovu migraciju i obrasce širenja na temelju fosilne peludi, ipak postoje još brojne nedoumice (Björkman 1996; Ravazzi 2002; Giesecke i Bennett 2004; van der Knaap i sur. 2005; Magri i sur. 2006; Latałowa i van der Knaap 2006). Problem se čak i



usložnjava kada se analiziraju podaci iz različitih regija i iz različitih klimatskih razdoblja. Ovo je tim složenije jer zrnca peludi imaju bitno različita mjesta prikupljanja. Za jednu lokaciju, učešće peludnih zrna, odnosno njihov prag za određenje prisutnost ili odsutnost, može se izraditi na temelju moderne studije (Hicks 2001; Ravazzi 2002; Latałowa i van der Knaap 2006; Dörfler 2013) i određenih studijskih modela (Sugita 1994, 1998), ali kada je u pitanju veliki broj mjesta za specifičnu pelud, prag pokazuje i određena ograničenja. Tako se može precijeniti prisutnost ili širenje neke svojte u nekim i istovremeno ga podcijeniti u drugim područjima.

Smreka ne proizvodi veliku količinu peludi za razliku od nekih listača (Faegri i Iversen 1964; Sugita i sur. 1999; Latałowa i van der Knaap

2006), što otežava njeno istraživanje. Na sjeveru i na većim nadmorskim visinama smreke rijetko cvjetaju (Schmidt-Vogt 1977), a tu su nepovoljni uvjeti za sazrijevanje sjemena kao i veći pritisak da se smanji veličina populacije. Time se kod smreke i proizvodnja peludi smanjuje sa zemljopisnom širinom (Sarvaš 1957; Luomajoki 1993). Ako analiziramo i usporedimo količinu peludi smreke na određenoj površini ili u peludnim taložštima na istom staništu, obično se ne dobije velika razlika u podzastupljenost smreke u peludnoj kiši koja pada na tim lokalitetima (Andersen 1973; Hicks 1994). Potvrdu toga je dobio i Šrodoň (1967) u nekoliko paleobotaničkih studija, uz usporedbu podataka o pelu-



Slika 8. Smrekova šuma prašumskog karaktera na Tatrama



di i makrofosilnih ostataka, gdje su uzorci koji sadrže iglice smreke imali samo 0,5 % peludi smreke, a to potvrđuje u svom istraživanju i Środoń (1959) Koperowa (1962) te Pawlikowa (1965) sa samo 1 % peludi smreke. Slična situacija je bila i na drugim mjestima u Europi o čemu izvještavaju Koff i Kangur (2003), Kullman (2000, 2001, 2002), Giesecke (2004), Ek (2004) i Kalis i sur. (2006). U istraživanju koje je proveo Harmata (1987) u južnoj Poljskoj na sedimentima ledničkog jezera pelud je datirana od 412 do 10-14C BP uz redovnu pojavu sjemena smreke, ali je učešće njenog peluda najčešće bilo ispod 0,5 %, uz diskontinuirano pojavljivanje. Ipak, postoje i razlike jer u području koje prekrivaju sirovi treseti istočne Europe, uz odsustvo holocenskih makrofosila, koncentracija ove peludi raste i do 4,5 % (Hicks 2006). Pod nepovoljnim klimatskim uvjetima cvatnje koncentriranje peludi može biti potisnuto dugi niz godina, naprimjer u visokoalpskim i polarnim područjima (Hicks 2006) gdje su uglavnom ženski cvjetovi razvijeni, a stablo može dugo opstajati putem vegetativnog razmnožavanja (Kullman 1995, 2001; 2002; Rybniček i Rybničková 2002; Ek 2004; Latałowa i van der Knaap 2006).

S druge strane, pelud smreke može biti također manje zastupljen zbog dugog transporta peludi kao i zbog različitih izvora onečišćenja koje utječu na njegovu koncentraciju (Latałowa i van der Knaap 2006). Kako smreka nije vrsta koja ima veliku produkciju peludi te relativno težak pelud, to je njen udio peludi u godišnjoj produkciji prilično mali (Eisenhut 1961; Sugita i sur. 1999), a njegov prijenos na relativno veće udaljenosti manji. Ipak, i tu postoje izuzeci i razlike ako drveće raste na otvorenim staništima i ako druge vrste na tom staništu proizvode relativno malo peludi (Birks i Birks 2003; Hicks 2006). Ovo se uglavnom odnosi na sjeverna europska područja i visoke alpske granice šumske vegetacije gdje smreku nalazimo u čistim sastojinama. Slična situacija se može pojaviti i u stepskom okruženju ili čak u zonama antropogeno iskrčenih šuma o čemu izvještavaju isti autori. Na sjeveru Poljske (Latałowa 1982; Latałowa i van der Knaap 2006) u šumovitom području, ali izvan rasprostiranja smreke gdje je ona kroz prapovijest isječena, nađena je njena koncentracija peludi od 1 do 2 %. Sličnu sliku fosilne peludi mogu dati i male populacije koje su nastale usljed jakog raspršivanja sjemena (Giesecke i Bennett 2004), ili su u pitanju reliktna populacije koje su preživjele na nekim lokalitetima u periodu nepovoljnih klimatskih razdoblja o čemu za Slovačku izvještavaju

Rybniček i Rybničková (2002). U drugim slučajevima mogu biti dio velike populacije i njene trenutne ekspanzije (van der Knaap i sur. 2005; Latałowa i van der Knaap 2006). Postoje i brojni slučajevi gdje na nekom području smreka raste, ali je koncentracija peludi mala, tek nešto iznad 1 % (Giesecke i Bennett 2004). Prema dobivenim podacima iz svog istraživanja u Alpama, van der Knaap i sur. (2005) su konstatali prag koncentracije peludi između 1 % i 8 %, a podaci se nisu pokazali kritičnim za opće obrasce širenja smreke koji važe u tom području.

No, pouzdane skale za postglacijalne sedimente i pelud dijagrame problematično je dobiti te se u preborealu, za mlađi drijas i Allerød, koriste kronozone o kojima piše Mangerud i sur. (1974). Ipak su zbog toga u mnogim dijagramima peludi ti periodi morali biti razdvojeni na temelju biostratigrafije, ali nisu, a to znači i tisućljeće koje je prethodilo Allerødu, ne starije od 13 do 14C BP, uz određena ograničenja (Walker i sur. 1994; Litt i sur. 2001; de Klerk 2004; Latałowa i van der Knaap 2006).

Prema nekim istraživanjima sibirski smreka je imala značajnu ulogu u postglacijalnoj migraciji europske smreke jer ju je vrlo vjerojatno potiskivala iz središnje Rusije (Schmidt-Vogt 1986). O tome se može suditi i na temelju karti peludi za Rusiju (Neustadt 1957), tadašnji SSSR, na kojima je prikazana visoka vrijednost peludi smreke u postglacijalnom periodu, a nakon toga je slijedila stagnacija uz registriranu nisku koncentraciju u ranom holocenu. Interesantno je da su neki od autora koristili izraz "niska koncentracija peludi smreke" ili "niska maksimalna koncentracija peludi smreke" za smrekin postglacijalni period, a tada je koncentracija peludi bila na maksimumu, na nekim mjestima je čak bila i viša od maksimalne koncentracije koja je registrirana tijekom holocena (Frenzel 1960, Śrudoń 1967; Borisova i Zelikson 1995; Velichko i sur. 2002; Latałowa i van der Knaap 2006). Ovo je sukladno i istraživanjima koja su proveli Gross (1937) i Firbas (1949) za današnje granično područje Njemačke s Poljskom, Dörfler (2013) za područje središnje Bosne.

Prema fosilnim nalazima pelud smreke iz postglacijalnog perioda je imala svoju kulminaciju u sjeveroistočnoj Europi u periodu Allerød (Borisova i Zelikson 1995; Zelikson 1995; Latałowa i van der Knaap 2006), a smreka se tada širila u otvorenim šumama tundre zbog promjene suhe i hladne klime u vlažnu i toplu (Zernitskaya 1995) ili



Slika 9. Šuma smreke na Kopaoniku

zbog tadašnjih jakih klimatskih promjena (Giesecke i Bennett 2004; Terhürne-Berson 2005). Postoje istraživanja koja su potvrdila da se smreka širila u nekim područjima i tijekom mlađeg drijasa, odnosno tijekom preboreala. To se širenje odvijalo sve dok nije došlo do jakog pada brojnosti individua u populacijama, a njena se ekspanzija nastavila u kasnijim tisućljećima, tek nakon 9 - 14 CBP (Kabailiené 1996; Simakova 1999). O tom širenju tijekom preboreala već su raspravljali Huntley i Birks (1983) u svojoj knjizi kao netipičnom za smreku. Oni su smatrali da je mogući klimatski utjecaj na populacije smreke bio sljedeći: "Daljnja hipoteza da je postglacijalno kretanje smreke i kretanje kasnoholocenske smreke u Rusiji i Fenoskandiji ukazivalo na dvije različite svojte". To se također temelji i na pretpostavci da te dvije svojte smreke egzistiraju u različitim klimatskim uvjetima: sibirski smreka (*Picea abies* ssp. *obovata*) adaptirana na hladnoću, i europska smreka (*Picea abies* ssp. *abies*) koja je prilagođena na toplije klimatske uvjete (Meusel i sur. 1978; Schmidt-Vogt 1986; Dahl 1998). Prethodno rečeno ostavlja mogućnost da se razdvoje činjenice o povijesti sibirski i europski smreke, a trebamo prihvatiti i mogućnost drugačijih pribježišta i postglacijalnih kretanja i preživljavanja za te dvije svojte (Latałowa i van der Knaap 2006). Tu se javlja i pretpostavka o postojanju pribježišta u Skandinaviji, što predlaže Kullman (2001), te u Norveškoj (Kullman 2002), ali je poznato da su Skandinavske planine u to vrijeme bile pokrivene ledom sve do otprilike prije 9500 bp (Svendsen i sur. 2004). Međutim, Birks i sur. (2005) na temelju brojnih nalaza ukazuju na neodrživost ove hipoteze. Opće je mišljenje da je u sjevernom području smreka preživjela uglavnom u Srednjoruskom gorju, ali i na nekim drugim područjima centralne Rusije te u istočnoeuropskoj nizini (Frenzel 1960; Schmidt-Vogt 1977; Huntley i Birks 1983; Lang 1994; Latałowa i van der Knaap 2006; Tollefsrud i sur. 2008). Prema podacima koje iznosi Bradshaw (Bradshaw i sur. 2000), smreka je stigla u današnju Skandinaviju prije 2500 godina, ali postoje i mišljenja da je to bilo prije 3500 godina (Huntley i Birks 1983). Danas imamo dovoljno saznanja da su se smreke iz istočnog i južnog europskog glacijalnog pribježišta, tijekom kulminacije postglacijalne migracije, susrele u području Karpata tijekom toplog postglacijalnog perioda (Schmidt-Vogt 1986).



## Postglacijalna migracija smreke na temelju molekularnih istraživanja

Možda najpouzdanija metoda rješavanja postglacijalnih migracija jesu molekularna istraživanja u populacijama, o čemu postoje brojni primjeri. Ipak, u rješavanju ovog problema primjenjivale su se različite metode, ali su potvrdile vremenske periode migriranja smreke procijenjene na temelju fosilnih ostataka, posebice peludi.

Najpoznatiji i najstariji su morfološki biljezi (Langner 1953), potom slijede biokemijski, odnosno izoenzimi (Bartels 1971; Morgante i Vendramin 1991; Krutovskii i Bergmann 1995; Müller-Starck 1995; Geburek 1999), a slijede ih biljezi od slučajno umnožene polimorfne DNK (RAPDs), (Collignon i Favre 2000), a svi su korišteni za procjenu genetske strukture populacija i njihovog raširenja.

U novije vrijeme, primjena nuklearnih biljega označila je novo poglavlje u istraživanjima genetske strukture i raširenja, odnosno postglacijalnih migracija (Vendramin i sur. 2000; Scotti i sur. 2000a i b), a posebno razvojem biljega iz organela, kao što su mikrosateliti kloroplastne DNK (cpDNA) ili mitohondrijske DNK (mtDNK), (Gugerli i sur. 2001; Sperisen i sur. 2001; Tollefsrud i sur. 2008 a i b, 2009). Među svim raspoloživim biljezima moramo izdvojiti SSR ili mikrosatelite jer su se počeli široko koristiti u populacijskim istraživanjima i prilikom procjena genetske raznolikosti (Tautz i Schlötterer 1994; Fossati i sur. 2003). Ali, biljezi imaju svoje prednosti i ograničenja koja proističu iz načina nasljeđivanja od oba roditelja. Zbog toga, za istraživanja postglacijalnih migracija pogodna



Slika 10. Smreka u Alpama, mlada sastojina umjetno podignuta, Savinjske Alpe u Sloveniji

je DNK iz organela koja se nasljeđuje od jednog roditelja te nudi dobru alternativu ostalim biljezima. Biljna mitohondrijska DNK je gotovo isključivo naslijeđena od majke i osigurava dobre rezultate kod istraživanja raspršivanja sjemenki, dok je kloroplastna DNK očinski naslijeđena, ali samo kod golosjemenjača, tako da je dobar alat za praćenje peludne migracije (Birky 1995; Neale i Sederoff 1989; Vendramin i Ziegenhagen 1997; Vendramin i sur. 2000; Tollefsrud i sur. 2008 a i b, 2009).

Suvremena i brojna fitogeografska istraživanja, kao što su migracije drveća, obično se oslanjaju na DNK biljege iz organela te u tom slučaju predstavljaju povijest jednog gena. Da bismo u potpunosti riješili povijest populacije organizama, potrebno je uporabiti više različitih neovisnih genetskih biljega (Ballard i Whitlock 2004). Zato se, kombinirajući mitohondrijske (mt) ili kloroplastne (cp) dijelove DNK s jezgrinim biljezima, steklo bolje razumijevanje o prošlosti i sadašnjosti za mnoge vrste (Gamache i sur. 2003; Heuertz i sur. 2004 a, b; Magri i sur. 2006; Tollefsrud i sur. 2008 a, b, 2009).

Istraživanja koja su provedena uporabom DNK biljega pokazala su da između tih dviju skupina smreke postoje jasne razlike (Lagercrantz i Ryman 1990; Vendramin i sur. 2000; Sperisen i sur. 2001; Collignon i sur. 2002; Bastien i sur. 2003; Heuertz i sur. 2006; Tollefsrud i sur. 2008 a i b, 2009). Također, prilikom istraživanja došlo se do saznanja da se populacije iz Alpa razlikuju od onih iz središnje Njemačke i onih s Karpata (Bucci i Vendramin 2000; Collignon i sur. 2002; Acheré i sur. 2005; Heuertz i sur. 2006). Ipak, dobiveni rezultati nisu bili dostatni da se povuče granica koja bi razdvojila smreke prema podrijetlu iz glacijalnih pribježišta, kao i pravaca kretanja nakon zadnje glacijacije. Istraživanjem mitohondrijske DNK (mtDNK) na biljezima u Alpama (Gugerli i sur. 2001) dolazi se do rezultata koji ukazuju na razlike između istočnih i zapadnih Alpa. Iste biljege je primijenio i Sperisen i sur. (2001), ali su istraživanja bila na jednom užem području te nisu mogla dati značajno rješenje. Ipak, provedena istraživanja s dva biljega i njihova varijabilnost pokazala su se korisnim za procjenu populacijske migracije na regionalnoj razini (Gugerli i sur. 2001; Scotti i sur. 2008).

Tollefsrud i sur. (2008 a i b; 2009) registrirali su značajnu divergenciju između mitotipova podrijetlom iz sjevernog i južnog područja, što ukazuje da je smreka preživjela ledeno doba u dvije regije koje su



bile odvojene tijekom dugog vremenskog perioda, vjerojatno tijekom nekoliko glacijalnih i interglacijalnih ciklusa. Ovakva situacija je registrirana i kod drugih biljnih i životinjskih vrsta u Europi (Taberlet i sur. 1998; Hewitt 2004). No, postoje neke razlike jer smreka u sjeveroistočnoj Europi ima samo jedno pribježište i drugo na jugu, što nije slučaj kod drugih vrsta (Tollefsrud i sur. 2008 a i b, 2009) te su smreke iz ta dva pribježišta došle u kontakt u središnjoj Europi (Latałowa i van der Knaap 2006), što potvrđuju u svojoj sintezi Parducci i sur. (2012).

Istraživanja provedena na smreci pokazala su genetsku povezanost Alpa i sjevernih Karpata, što ukazuje na zajedničko podrijetlo. Ipak, postojala je mogućnost da su te dvije skupine smreke bile razdvojene u ranom i srednjem Weichselianu (110 000-34 000 bp) kada je smreka bila široko rasprostranjena u središnjoj i jugoistočnoj Europi (Ravazzi 2002). Također su dodatna istraživanja ukazala na to da je smreka preživjela zadnju glacijaciju na širem području panonske ravnice, o čemu svjedoče makrofosili stari 32 000 -17 000 bp (Willis i sur. 2000; Willis i Van Andel 2004).

I pored genetske povezanosti Alpa i sjevernih Karpata, neki od mtDNK haplotipova možda su izgubljeni u Alpama i/ili Karpatima, time otežavajući rekonstrukciju pribježišne povijesti (Tollefsrud i sur. 2008 a i b). O tome se može zaključiti i iz istraživanja koje su proveli Svobodová i sur. (2001) u Češkoj te Magyari i sur. (2011) na južnim Karpatima.

Prema Hewittu (2001) populacije u refugijalnim područjima često pokazuju visoku alelnu raznolikost zbog refugijalne postojanosti i povijesno nakupljene varijabilnosti. U vezi s ovom tvrdnjom registrirana je relativno visoka unutarpopulacijska genska raznolikost kod smreke (Tollefsrud i sur. 2008a i b, 2009). No, iznimke su u dijelovima istočnih Alpa, zapadnim Karpatima i na jugozapadu bugarskih planina. Niska genetska raznolikost u ovim područjima može se objasniti genetskim driftom, izazvanim malom veličinom pribježišnih populacija i/ili smanjenom veličinom populacije tijekom hladnog i suhog mlađeg drijasa (Tollefsrud i sur. 2008a i b; Magyari i sur. 2011), o čemu uporište nalazimo u radovima Latcha i sur. (2006), Falusha i sur. (2007) i Tollefsruda i sur. (2009).

Prema Tollefsrudu i sur. (2008b, 2009), u populacijama smreke uočen je opći pad u broju individua, što se odrazilo na genetsku raznolikost između najranije koloniziranih područja (Ouborg i sur. 2006; Eckert



Slika 11. Deformirana smrekova stabla na granici šumske vegetacije

i sur. 2008) i onih zahvaćenih kasnijom kolonizacijom, a što je bila posljedica pojave nekoliko uzastopnih osnivača populacije (Hewitt 1996; Comps i sur. 2001; Petit i sur. 2002). Također, Tollefsrud i sur. (2008 b; 2009) su pronašli i nešto drugačije obrasce raznolikosti među koloniziranim regijama, što se može objasniti razlikama u procesima i vremenu kolonizacije, a odnose se na pad broja alela prema Hewittu (1999) i Slatkinu (1993), što je bilo za očekivati s obzirom na udaljenost glacijalnog pribježišta.

To se može potkrijepiti izraženim padom brojnosti u populacijama koji se desio u središnjim Alpama (Gugerli i sur. 2001), a što su potvrdili i Maghuly i sur. (2007) uporabom mtDNK biljega i koji su pronašli veću raznolikost u istočnim, nego u zapadnim Alpama.

Južni migracijski put sjeverne smreke može se objasniti populacijama s većih nadmorskih visina i raznolikošću u nekoliko dijelova središnje i južne Skandinavije. Naseljavanje smreke na ovim područjima iz različitih izvora prethodno je predložio Vendramin sa sur. (2000) koji je pronašao visoke razine varijabilnosti primjenom kloroplastnih mikrosatelita na populacijama južne Skandinavije. Njegovi rezultati su u skladu s raspršivanjem sjemena smreke u tom području jer smreka rasipa svoje sjeme tijekom zima, a postoje brojni dokazi da se sjeme preko snijega i leda može raširiti na udaljenost od par stotina kilometara (Kuusela 1990; Björck 1995; Alsos i sur. 2007). Tollefsrud i sur. (2008) naglašava da se ne smije zaboraviti i mogući ljudski utjecaj na genetsku strukturu kroz sadnju i sjetvu stranih provenijencija smreke (Laikre i sur. 2006).

## 6. EKOLOŠKE OSOBITOSTI SMREKE

Prema Pintariću (2002) potrebno je razlikovati optimalne stanišne uvjete i granične stanišne uvjete za smreku.

U pogledu klimatskih čimbenika treba imati u vidu da u prirodnom rasprostranju smreke postoje velike klimatske razlike između pojedinih populacija.

Klimatski najprilagodljivije populacije rastu u subalpskoj do montanoj visokoplaninskoj klimi sa suhim do vlažnim subkontinentalnim svojstvima klime. Zapadna granica rasprostranja smreke nije uvjetovana nedostatkom temperaturom ispod  $0^{\circ}\text{C}$ . Primarno ograničenje rasprostranja smreke je u konkurenciji mješovitih šuma listača koje su bolje prilagođene na nedovoljnu količinu vlage u ljetnim mjesecima (Kelty i Cameron 1995; Rothe 1997; Pretzsch i Schütze 2005, 2009; Pretzsch i sur. 2010; Caudullo i sur. 2016). Naročito velika amplituda je konstatirana u godišnjim količinama padalina koje variraju od 500 do 3000 mm. Količina padalina u vegetacijskom periodu odražava se naročito u visinskom prirašćivanju. Optimalno prirašćivanje smreke je u alpsko-hercinskom području rasprostranja (Njemačka), sa 490 do 580 mm padalina u vegetacijskom periodu i pri prosječnoj godišnjoj temperaturi od  $6^{\circ}\text{C}$ . Kad imamo sumu padalina ispod 300 mm, što je slučaj na sjeveroistoku Europe, granica rasta smreke je uvjetovana čimbenikom zračne vlažnosti. S pojačanjem kontinentalne klime, pri istoj količini padalina u vegetacijskom periodu smreka



Slika 12. Smreka na jako vlažnom tlu

bolje prirašćuje. U takvim uvjetima, smanjenje količine padalina u vegetacijskom periodu može se ublažiti uzimanjem dostupne vode iz tla, što je slučaj u Poljskoj (prašuma Bjalovježa).

Prema Pintariću (2002) na nižim nadmorskim visinama smreka je izrazita vrsta sjene. U montanom pojasu smreka je vrsta polusjene, a u subalpskom je vrsta polusvjetla s velikim zahtjevima k toplini. Zahtjevi za svjetlom uvjetovani su snabdjevenošću tla hranjivim materijama i vlagom (Pintarić 2002). Prema istraživanju smreke iz različitih ekoloških uvjeta koje su proveli Marinšek i Diaci (2011), smreka za svoju obnovu traži odgovarajuću količinu sunčeve radijacije, s time da je mnogo važnija ona indirektna.

Što se tiče tla, zbog prisustva mnogobrojnih zajednica u kojima je zastupljena smreka postoji velika amplituda. Optimalni uvjeti su na dubokim, svježim tlima, pjeskovito-ilovastim smeđim tlima koja su srednje snabdjevena bazama, s optimalnom kiselošću tla u veličini od 4 do 5 pH. Odlučujuće za podizanje zasada smreke u submontanom i nizinskom području šuma listača je dovoljna i trajna opskrbljenost vodom. Na vlažnim i hranjivim bogatim staništima smreka je ugrožena od vjetroizvala jer dolazi do ranog odumiranja korijena, pojave truleži na korijenu (Pintarić 2002).

Listinac smreke se brže razlaže nego kod običnog i crnog bora. Kod plitkog ukorjenjivanja i poremećaja u kruženju hranjivih materija dolazi do pojačanog formiranja sirovog humusa te je razlaganje listinca usporeno. Ipak treba naglasiti da smreka nije samo stvaralac sirovog humusa, nego i njegov rastvarač sa svojom mikoriznom simbiozom. Tako na stabilnim staništima i kod manjeg udjela drugih vrsta drveća dolazi do formiranja moder humusa.

Što se pak tiče ukorjenjivanja, u početku formira površinski korijenski sustav koji prodire do dubine od 30 do 40 cm. Preko 2/3 mase korijenskog sustava nalazi se u zoni humusa, što dovodi do oštećivanja prilikom izvlačenja obrađenih drvnih sortimenata iz sastojine.

U starosti od 20 do 30 godina oko panja se formira bogat korijenski sustav koji prodire do dubine od 100 do 150 cm, na pjeskovitim tlima i do 200 cm. Inače kod smreke je korijenski sustav ekstenzivan. Prodor korijena u dublje slojeve povezan je i uvjetovan stanjem u kome se nalazi tlo. Na plitkim tlima brzo odumiru žilice koje prodiru u dubinu te postoji opasnost od pojave centralne truleži. Smreka je jako ugrožena vrsta ako raste na pseudogleju, na suhom podzoliranom tlu i skeletnim





Slika 13. Smrekova šuma u zapadnim Beskidima sa obiljem pomlatka

plitkim tlima. U gustim nasadima je prisutno i srašćivanje korijenskog sustava u čak do 40 % slučajeva, ali je tada osjetljiva na oštećivanje korijena i pojavu truleži. Inače, rast korijena smreke je najintenzivniji u proljeće i nešto slabiji u jesen te to diktira i uporabu sadnica kod pošumljavanja istom (Pintarić 2002). Ako usporedimo europsku i sibirsku smreku, sibirsku mnogo bolje podnosi hladnoću i sušu od europske. Meusel i sur. (1978) za sibirsku smreku navode da je tipična vrsta kontinentalnog klimata, dok europska smreka traži blažu klimu umjerene klimatske zone. Danas sibirsku smreku nalazimo i u zonama gdje permafrost dolazi do površine tla (Borisova i Zelikson 1995). Današnja zemljopisna variranja kod ovih dviju svojti uvjetovana su njihovim različitim klimatskim optimumima. Dahl (1998), za razliku od europske smreke, dodjeljuje sibirskoj status borealnog podelementa europske flore koji se javlja u zoni koju ograničavaju izoterme od -10 do 1°C. Inače, sibirsku smreku ima široko zemljopisno rasprostiranje istočno od 15°31' E. Sjeverna granica je u Sibir na 72°12'50"N, a na jugu doseže 47°13'00" N (Farjon 1990). Na zapadu prolazi kroz istočnu Europu i sjevernu Skandinaviju, gdje se stapa s raširenjem europske smreke (Meusel i sur. 1978).

Također veliku ekološku raznolikost možemo primijetiti između i u različitim populacijama europske smreke, u ovisnosti od područja rasprostiranja (Schmidt-Vogt 1977). Ovo može rezultirati genetskom varijabilnošću, a posebno razlikama morfoloških, fenoloških i fizioloških svojstava koje pokazuju prilagodbu određenim uvjetima (Collignon i sur. 2002; Ballian i sur. 2009). Veća genetska varijabilnost, koja je registrirana u sjevernim populacijama, može predstavljati gradijent razlike između europskih i sibirskih smreka (Lagercrantz i Ryman, 1990). Razlike između populacija uglavnom se odnose na prilagodbu lokalnim toplinskim uvjetima i vlažnosti. Sjeverne populacije su se očito prilagodile hladnim uvjetima sredine, dok su se srednjoeuropske prilagodile nešto blažim klimatskim uvjetima. U sjeveroistočnom području vrsta je postigla dobru jesenju prilagodbu na niske temperature (ima dobru aklimatizaciju) i njene populacije su otpornije na zimske mrazove i ekstremne hladnoće, ali su više osjetljive od središnjih europskih populacija na gljivične infekcije koje nastaju od dugotrajnog zadržavanja snijega na granama, kao i na ljetne suše (Schmidt-Vogt 1977, Giertych 1998).



## 7. EKOLOŠKO-VEGETACIJSKA PRIPADNOST SMREKE S OPISOM POJEDINIH KARAKTERISTIČNIH FITOCENOZA

U Bosni i Hercegovini je provedena ekološko-vegetacijska rajonizacija šuma (Stefanović i sur. 1983). Fitocenozе smreke značajne za ovaj rad nalaze se u samo jednoj oblasti (izdvojene su inače četiri oblasti: pripanonska, prelazno ilirsko-mezijaska, unutarnji Dinaridi, mediteransko-dinaridska). Za poznavanje smreke važna je oblast unutarnji Dinaridi, o kojoj će biti više riječi, a podijeljena je na više područja i to:

- a. područje Cazinske krajine,
- b. područje zapadnobosansko vapnenačko-dolomitno,
- c. srednjobosansko područje,
- d. zavidovičko - tesličko područje,
- e. područje istočnobosanske visoravni,
- f. jugoistočnobosansko područje,

Klimatski podaci, koji su jako bitni za razumijevanje ekološko-vegetacijske rajonizacije, dati su u Tablici 2, prema Stefanoviću i sur. (1983).

### Oblast unutarnjih Dinarida

Prostire se od Plješivice na zapadu do Maglića i Volujaka na jugoistoku. Jugozapadnu granicu čine visokoplaninski grebeni koji su ujedno granica mediteranske klime. Na sjeveroistoku oblast se spušta prema pripanonskoj i na prijelaznu ilirsko-mezijasku oblast, završavajući na obroncima viših masiva Dinarida. Visinska je razlika oblasti od najniže zone na sjeveroistoku, na 300-500 m nadmorske visine, do najviših predjela na 2.000-2.380 m nadmorske visine. Prema zemljopisnim prilikama pripada pretežno planinsko-subalpskom pojasu, a samo na sjeveroistočnom rubu ili u većim depresijama u unutrašnjosti pripada dolinsko-brdskom pojasu.

Zemljopisne i geomorfološke prilike oblasti uvjetuju i klimu. Cijela ova oblast je pod utjecajem međusobnog sukobljavanja umjereno-



Slika 14. Smreka na planini Osečenici

kontinentalne i izmijenjeno mediteranske klime. Visoki planinski masivi uvjetuju planinsku klimu. U geomorfološkom smislu to je vrlo heterogena oblast, a grade je tri vapnenačko-dolomitna planinska masiva, dvije bregovite cjeline, srednjobosansko škrljogorje i sarajevsko-zenička kotlina.

U geološkom i u pedološkom pogledu to je također vrlo heterogena oblast čija je građa detaljno prikazana unutar područja i rajona.

Fitogeografski oblast pripada ilirskoj provinciji za koju su karakteristične svojstvene vegetacijske jedinice i florni elementi, s izraženim visinskim zonama šuma bukve i jele (sa smrekom). Cjelovitije rasprostiranje šuma bukve i

jele sa smrekom prekinuto je zbog prodora mediteranskih klimatskih utjecaja preko Ivan sedla i doline Neretvice u slijevno područje Lepenice, odnosno prodora panonskih klimatskih utjecaja dolinom Bosne.

### Područje zapadnobosansko vapnenačko-dolomitno

Zauzima velika zemljopisna prostranstva vapnenačko-dolomitnih površina i planinskih masiva od Une na sjeverozapadu, uključujući Glamočko-kuprešku visoravan na jugoistoku. Graniči s mediteransko-dinarskom oblasti, na jugozapadu doseže do doline Vrbasa, linijom Voljevac-Jajce, odakle prelazi na desnu obalu, zahvaćajući vapnenačke masive Vlašića i Čemernice.

Većim dijelom pripada planinskom i subplaninskom pojasu, od 800 (900 m) do 1900 m. Manjim dijelom predstavlja brdsko područje, od 300 do 700 (800) m nadmorske visine.

Ovo područje se karakterizira nedovoljno jasnim međusobnim pro-dorima 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. 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 do 200 dana, ovisno od nadmorske visine.

Ovo područje je izgrađeno od nekoliko vapnenačko–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 malo zastupljene, a na njima susrećemo uglavnom distrične kambisole.

Svojstva zemljišta su plitkoća, suhoća, skeletnost, težak mehanički sastav i visoka površinska kamenitost.

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

Unutar ovih šuma rasprostranjene su različite fitocenoze prelaznih svojstava: šume obične jele i smreke (*Abieti - Picetum*), šume bijelog bora i smreke (obične jele), (*Piceo-Pinetum illyricum*). U mrazištima su zastupljene mrazišne šume smreke intrazonalnog svojstva (*Piceetum montanum inversum*). Svojstveno je i prisustvo sekundarnih šuma bukve koje su u nekim dijelovima dosta zastupljene.

Orografski uvjetovane, posebno na dolomitnoj podlozi, rasprostranjene su kao trajni stadij vegetacije borove šume. Za subalpinsku zonu svojstvene su šume bukve (*Fagetum subalpinum*) i bora krivulja (*Pinetum mugii*) kao klimatogene s interpolacijom smreke (*Piceetum subalpinum*) intrazonalnog svojstva.

### Ključko-petrovački rajon

Predjeli s lijeve strane Vrbasa obuhvaćaju masive Mahnjače 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 prilike, predio ovog rajona pripada većim dijelom brdsko-planinskom, a manje subalpinskom pojasu. Zauzima visinski interval od 300 do blizu 2000 m nadmorske visine na planinama Osečenici, Klekovači i Lunjevači.

Posebno obilježje ovog rajona u geomorfološkom pogledu je pojava vrtačastih visoravni sa izdizanjem viših vapnenačkih masiva na rubovima. Inače, ovaj rajon je izgrađen pretežno od vapnenaca.

Najzastupljenija zemljišta su kombinacije tipa mozaika i to najčešće kalkomelanosola-kalkokambisola-luvisola na vapnencu. Ovo su izrazito šumski rajoni i zemljišta su plitka, suha i skeletna.

Realnu šumsku vegetaciju čine šume bukve i obične jele sa smrekom (*Piceo-Abieti-Fagetum*), s tim da smreka izostaje u području utjecaja panonske klime s različitim sekundarnim fitocenoza: jele i smreke (*Abieti-Piceetum*), bijelog bora i smreke (obične jele), (*Piceo-Pinetum illyricum*) i šume bukve (*Fagetum montanum*).

Od potencijalne vegetacije najveće površine pripadaju šumi bukve i obične jele, odnosno bukve i obične jele sa smrekom kao klimatogenoj fitocenozi.

### Skender-vakufski rajon

Zauzima područje od Banjaluke na sjeverozapadu do Travnika na jugoistoku; obuhvaća vapnenačke masive koji se stepenasto uzdižu od Osmače preko Tisovca, Čemernice, Ranča planine, do Vlašića kao najvišeg masiva. Izraziti je brdsko-planinski predio s manjim subalpinskim pojasom na planini Vlašić. U visinskom rasponu proteže se od 300 do preko 1900 m nadmorske visine (vrh Vlašića 1919 m).

Planinski masivi u ovom rajonu su s manjim ili većim vrtačastim zaravnima, s dubokim kanjonima rijeka Vrbas i Ugar. Ovaj rajon grade uglavnom vapnenci, a manje dolomiti i silikati.

Najviše su zastupljena zemljišta u kombinaciji u mozaiksastavljenim kalkokambisolima-kalkomelanosolima-luvisolima na vapnencu. Ovo su izrazito šumski rajoni i zemljišta su plitka, suha i skeletna.

Najveći dio realne šumske vegetacije zauzimaju šume bukve i obične jele sa smrekom (*Piceo-Abieti-Fagetum*), smreka izostaje u nižim predjelima izloženim utjecaju Panonskog bazena. Unutar ovih šuma znatne površine zauzimaju sekundarne zajednice obične jele i smreke (*Abieti-Piceetum illyricum*), a sasvim neznatno i šume bijelog

bora i smreke (*Piceo–Pinetum illyricum*) te sekundarne šume bukve (*Fagetum montanum illyricum*).

Od potencijalne vegetacije najveće površine pripadaju šumi bukve i obične jele, odnosno bukve i obične jele sa smrekom, kao klimatogenoj fitocenozi, a u nižim predjelima fitocenozi bukve i obične jele bez smreke. Subalpinska zona Vlašića pripada klimaregionalnom pojasu bukve, a samo najviši dijelovi oko vrha Vlašića boru krivulju. Unutar subalpinske zone najhladniji položaji (mrazišta) pripadaju subalpinskoj smreci.

### Glamočko–kupreški rajon

Obuhvaća veća prostranstva vapnenačkih i vapnenačko-dolomitnih površina zapadne Bosne s kraškim poljima koja su razdvojena planinskim vijencima. Izrazito je planinsko područje sa subalpinskim pojasom na najvišim masivima. Pretežno je iznad 1000 m nadmorske visine s najvišim kotama oko 1900 m nadmorske visine. Proteže se od ruba Bravskog polja do Vukovskog polja na jugoistoku.

Geomorfološki ovaj rajon predstavlja visoravni s kraškim poljima vapnenačko-dolomitnih masiva. Mjestimično su prisutni tragovi glacijacije koji daju specifične podloge za obrazovanje zemljišta.

Zemljišne kombinacije tipa mozaika između kalkomelanosol-kalkokambisola-luvisola na vapnencu najčešći su predstavnici, a manje se javljaju rendzine na morenskim nanosima i dolomitima. Zemljišta su jako plitka i jako skeletna, s visokom površinskom stjenovitošću što, uz nepovoljne klimatske čimbenike, potencira njihovu suhoću.

Od realne vegetacije, najšire su rasprostranjene šume bukve i obične jele sa smrekom (*Piceo–Abieti–Fagetum*), unutar kojih su interpolirane veće ili manje površine mrazišnih šuma smreke (*Picetum montanum inversum*), šume obične jele i smreke (*Abieti–Piceetum illyricum*) i šume bijelog bora i smreke (obične jele), (*Piceo–Pinetum illyricum*). Manje površine zauzimaju sekundarne šume bukve (*Fagetum montanum*). Samo na krajnjem jugozapadnom dijelu iznad Glamočkog polja pojavljuju se šume bukve i obične jele bez smreke koja izostaje zbog prodora mediteranske klime i njenog utjecaja. U subalpinskoj zoni zastupljene su šume subalpinske bukve (*Fagetum subalpinum*) s manjim površinama šuma subalpinske smreke (*Piceetum subalpinum*) na hladnijim položajima.



Od potencijalne vegetacije najveće površine pripadaju šumi bukve i obične jele sa smrekom, kao klimatogenoj fitocenozi, unutar kojih depresije pripadaju intrazonalnim šumama mrazišne smreke (naročito velike površine Vukovskog i Kupreško-riličkog polja). Unutar subalpinske zone najhladniji položaji (mrazišta) pripadaju subalpinskoj smreci.



Slika 15. Šuma smreke na kupreškom području, iznad sela Rastičevo

## Koprivnički rajon

Zahvaća pretežno dolomitne terene u široj ili užoj zoni lijeve strane Vrbasa, jugozapadno od Mrkonjić Grada, preko Šedinca i Koprivnice, do sliva Duboke jugozapadno od Bugojna. Pretežno pripada planinskoj oblasti od 500 do preko 1700 m (vrh Plazenice 1760).

Geomorfološki je vrlo izražen reljef, sa strmim padinama, uskim grebenima, uskim dolinama. Rajon je pretežno izgrađen od dolomita koji su disjunktno raspoređeni.

Najzastupljeniji tip tla su rendzine na dolomitu, zatim rendzine i kalkomelanosol na dolomitu, kalkokambisol i kalkokambisol na vapnencu te pseudogleji i fluvisoli. Zbog strmih padina ovo su kseromorfnija staništa nego ona na vapnenačkim podlogama.

Od realne vegetacije prevladavaju šume bukve i obične jele sa smrekom (*Piceo-Abieti-Fagetum*), unutar kojih su zastupljene borove šume na dolomitnim rendzinama, kao trajni stadij vegetacije – šume crnog bora (*Pinetum nigrae dinaricum*), na toplijim položajima, šuma bijelog bora i crnog bora (*Pinetum nigrae-silvestris dinaricum*) i šume bijelog bora (*Pinetum silvestris dinaricum*). Osim ovih, unutar šuma bukve i obične jele zastupljene su i sekundarne šume obične jele i smreke (*Abieti-Piceetum illyricum*) i šume bijelog bora i smreke (obične jele), (*Piceo-Pinetum illyricum*).

Svojtveno za ovaj rajon je da potencijalne šume u najvećem dijelu pripadaju šumama bukve i obične jele sa smrekom unutar kojih su interpolirane šume borova.

## Srednjobosansko područje

To je područje izrazito brdsko-planinskih obilježja, s prostranijom subalpskom zonom na masivima Vranice i Bitovnje te i užom i širom dolinskom zonom uz Bosnu, Lepenicu i Fojnicu.

Prostire se na 300 do više od 2 200 m nadmorske visine.

Područje je pod dominantnim utjecajem planinske klime, ali se od srpnja do rujna i od prosinca do lipnja osjeća djelovanje kontinentalne klime. U ostalom dijelu godine jači je utjecaj mediteranske klime. U vegetacijskom razdoblju padne oko 48 % godišnjih padalina, ali je omjer padalina prema potencijalnoj evapotranspiraciji ipak donekle nepovoljan (oko 0,92).

Vegetacijsko razdoblje traje od 180 do 200 dana (niži predjeli).

Geomorfološki se razlikuju tri cjeline: masiv srednjobosanskog škriljogorja (uglavnom izgrađenog od kristalastih škriljavaca i riolita), brežuljkast teren jurskog fliša i sarajevsko-zenička kotlina izgrađena od tercijarnih sedimenata.

Tlo je vrlo raznoliko i složeno, ali se izdvajaju prilično homogene površine izdvojene u posebne rajone.

Šume bukve i jele sa smrekom (*Piceo-Abieti Fagetum*) zahvaćaju velika prostranstva. Međutim, u predjelima na sjeveroistoku u sastavu tih šuma nema smreke zbog klimatskog utjecaja Panonske nizine, a i u predjelima na jugozapadu (Bitovnja) zbog prodora mediteranske klime. Od sekundarnih fitocenoza zastupljene su šume jele i smreke

**Tablica 2.** Osnovni klimatski podaci za istraživane populacije smreke (prema Stefanović i sur. 1983)

Redni broj	Područje	Rajon	Meteorološka stanica	Nadmorska visina	Geografska širina	Temperatura zraka °C	
						Srednja	
						Godišnja	IV. – IX.
1.	Zapadnobosansko	Ključko-petrovački	Bosanski Petrovac	650	44°33'	8,7	14,6
			Drinić	730	44°31'	7,6	12,4
		Skender- vakufski	Travnik	581	44°14'	8,8	15,0
			Glamočko-kupreški	Ključ	260	44°32'	9,7
		Preodac		913	44°13'	7,2	13,1
		Glamoč		1131	44°03'	7,5	13,6
		Kupres		1190	44°00'	5,3	11,1
Koprivnički	Bugojno	562	44°04'	8,8	14,8		
2.	Zavidovičko-tesličko	-	Maoča	335	44°18'	9,8	15,8
			Kladanj	560	44°14'	8,9	15,1
3.	Srednjobosansko	Vranički	Fojnica	584	43°58'	8,2	14,1
4.	Istočnobosanske visoravni	Ozrensko-okruglički	Pržičići	1060	44°09'	7,1	13,4
			Pale	829	43°19'	7,1	13,3
		Romanijski	Sokolac	827	43°57'	6,5	12,8
			Sjemeč	1180	43°49'	5,3	11,3
5.	Jugoistočnobosansko	Igmansko- zelengorski	Kalinovik	1073	43°31'	7,1	13,3
			Igman	1250	43°46'	4,5	9,9
			Bjelašnica	2067	43°43'	1,3	6,1

(*Abieti-Picetum silicicum*), neznatno i šume bijelog bora, smreke te obične jele (*Piceo-Pinetum silicicum*).

Najveće površine pripadaju klimatogenim šumama bukve i jele sa smrekom, odnosno šumama bukve i jele.

### Vranički rajon

Područje je vezano za srednjobosansko škriljogorje s planinom Vranicom u središnjem dijelu. U visinskom rasponu proteže se od 400 do 500 pa do oko 2200 m nadmorske visine, koliko je visok vrh planine Vranice.

Srednja relativna vlaga zraka		Srednje sume padalina mm		N/S kvocijent		Index suše De Martonne prosječni mjesečni	Trajanje vegetacionog perioda dana	Potencijalna evapotranspiracija mm IV. – IX.	Index klima Im
Godišnja	IV. – IX.	Godišnje	IV. – IX.	Srednje godišnje vrijednosti	IV. – IX.				
-	-	1198	630	-	-	-	170	528	20
78	75	1350	625	790	236	28,0	156	503	-25
77	73	881	441	451	129	17,6	179	540	1
-	-	1284	711	-	-	-	181	561	26
-	-	1280	548	-	-	-	166	496	19
76	77	1500	600	811	246	25,4	161	511	23
84	80	1227	520	1158	330	24,5	123	469	22
78	74	826	383	447	124	15,4	174	532	-9
79	75	1183	642	627	198	25,0	185	543	20
79	75	1028	602	557	199	24,0	183	544	15
-	-	1234	522	-	-	-	165	510	19
-	-	1183	567	-	-	-	162	505	21
-	-	937	457	-	-	-	163	488	1
81	78	804	430	587	181	18,9	147	484	3
-	-	925	522	-	-	-	126	481	15
80	75	1218	512	812	193	22,0	154	499	11
-	-	1680	624	-	-	-	100	367	70
85	83	948	498	1264	437	30,9	1	361	40

Rajon zauzima uglavnom visokoplaninski masiv srednjobosanskog škriljogorja koji je pretežno izgrađen od kristalastih škriljavaca, manje eruptiva, vapnenaca, pješčara, a kristalasti škriljavci često su rastrošeni ledničkim i soliflukcijalnim procesima.

Najzastupljeniji tip tla je distrični kambisol te tla kombinacije distričnog kambisola i luvisola na kiselim silikatnim stijenama, kao i rankera i distričnog kambisola te rendzine na dolomitu i mozaik kalkomelanosola i kalkokambisola na vapnencu.

Realnu šumsku vegetaciju, kao najzastupljeniju, čine šume bukve i jele sa smrekom (prevladavaju acidofilne fitocenoze). Veće komplekse zauzimaju i šume jele i smreke (*Abieti-Picetum*), a sporadično šume bijelog bora i smreke, tj. jele (*Piceo-Pinetum*) i šume jele i rebrače (*Blechno-Abietetum*, Horv. 1950).

Potencijalna šumska vegetacija: najveće površine pripadaju klimatogenoj fitocenozi bukve i jele (sa smrekom).

### Zavidovičko-tesličko područje

Obuhvaća sliv srednjeg toka Bosne, posebno Krivaje i Usore, odnosno masiva Konjuha, Ozrena, Borje. Područje je karakterizirano i jako heterogenim orografskim prilikama, a nalazi se u brdskoplaninskom pojasu od 250 do 1328 m nadmorske visine.

Najvećim dijelom godine ovo područje je pod utjecajem izmijenjene umjereno kontinentalne klime. Jači utjecaj mediteranske klime osjeća se u razdoblju lipanj-kolovoz. Zbog toga u vegetacijskom periodu padne u prosjeku 56 % godišnjih padalina pa je i odnos padalina i potencijalne potrošnje vode, s klimatskog aspekta, povoljan. Vegetacijsko razdoblje traje od 180 do 190 dana (Maoča).

Ovo područje pripada srednjobosanskoj ofolitskoj zoni, a odlikuje se orografski brdskoplaninskim obilježjima s dosta izraženim reljefom. Izgrađeno je pretežno od serpentinskog poridotita, eruptiva, rožnjaka.

Najrasprostranjeniji tipovi zemljišta su euterični kambisol na peridotitu i serpentinu, kao i distrični kambisol na kiselim silikatnim stijenama, manje su zastupljeni euterični kambisoli na ostalim silikatnim stijenama.

Zastupljene su različite šumske fitocenoze, a za nas je značajna šuma bukve i jele sa smrekom (*Abieti-Fagetum serpentinicum*) i acidofilna šuma bukve i jele (*Abieti-Fagetum silicicolum*).



Potencijalna šumska vegetacija je raznolika, ali ipak prevladava šuma bukve i jele sa smrekom.

### Područje istočnobosanske visoravni

Područje obuhvaća planinske krajeve, počevši od linije Sarajevo-Vareš do kanjona Drine s veoma izraženom romanijskom visoravni. S juga je omeđeno granicom prelazne ilirsko-mezijske oblasti, kao i sa sjeveroistoka, dok je sa sjevera odvojeno ofiolitskom zonom, linijom Olovo-Kladanj. Izrazito je planinsko područje, u visinskom intervalu najvećim dijelom preko 1000 m nadmorske visine, s najvišim vrhom od 1520 m nadmorske visine.

I pored relativno položnog 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.

Geomorfološki ovo područje zauzima širi teritorij planinskih masiva i visoravni istočne Bosne. Visoravni imaju karakter starih riječnih ili fluvio-glacijalnih terasa, uglavnom izgrađenih od vapnenaca, kao i verfenskih glinaca i kvarcnih pješčara.

Najzastupljenija zemljišta su zemljišta na vapnencima i distrični kambisol na kiselim silikatnim supstratima.



Slika 16. Sukcesija jele u smrekovoj šumi, istočnobosanske visoravni

Najzastupljenije su šume bukve i jele sa smrekom (*Piceo-Abieti-Fagetum*), šume jele i smreke (*Abieti-Picetum Illyricum*). S obzirom na interakciju rožnjaka i verfenskih sedimenata, zastupljene su i acidofilne varijante ovih fitocenoza.

Područje pripada klimaregionalnom pojasu šuma bukve i jele sa smrekom.

### Ozrensko-okruglički rajon

Zauzima prostor sjeverno i sjeveroistočno od Sarajeva, počevši od Paljanske doline preko Nišičke visoravni, završavajući sjeverozapadno od Vareša. Izrazito je planinsko područje s visinama od 700 do 1400 m nadmorske visine (Ozren 1452 m nadmorske visine).

Za ovaj rajon karakteristično je da su više forme reljefa izgrađene od vapnenca, a niže od verfenskih sedimenata (glinci, kvarcni pješčari).

Najzastupljeniji je distrični kambisol, a manje su zastupljeni podzol na kiselim silikatnim stijenama, kompleks luvisola i pseudogleja te kalkokambisola na vapnencima.



Slika 17. Smreka na planini Ozren

Prevladavaju mozaično raspoređene šume bukve i jele sa smrekom (*Piceo-Abieti-Fagetum*), sa sekundarnim fitocenzozama jele i smreke (*Abieti-Picetum illyricum*).

Rajon pripada klimaregionalnoj fitocenozi bukve i jele sa smrekom.

### Romanijski rajon

Rajon zauzima planinske predjele istočne Bosne, istočno od linije grebena Romanije i Nišičke visoravni do granice sa Srbijom. Prostire se u visinskom intervalu od 700 do 1600 m nadmorske visine (Lupoglav s 1629 m nadmorske visine).

Relativno je homogen rajon, izgrađen od vapnenca, te na njemu susrećemo uglavnom zemljišta na vapnencima u različitim zemljišnim kombinacijama.

Najzastupljenija su kalkokambisol i luvisol, kalkomelanosol. Zemljište karakterizira velika površinska stjenovitost.

Prevladavaju šume bukve i jele sa smrekom (*Piceo-Abietum-Fagetum*) i sekundarne fitocenoze jele i smreke (*Abieti-Picetum Illyricum*).

Potencijalna šumska vegetacija za najveće površine rajona pripada klimaregionalnoj šumi bukve i jele sa smrekom.

### Jugoistočnobosansko područje

Zauzima planinske i subalpske predjele jugoistočne Bosne, južno od Sarajevskog polja do granice s Crnom Gorom. Graniči s mediteransko-dinarskim oblastima. Područje se nalazi na 500 do 2386 m nadmorske visine (vrh Maglića), ali prevladava teren od 1000 do 1600 m nadmorske visine.

Prema prosjeku srednjih vrijednosti temperatura, padalina i relativne vlage, u tom je području izražen utjecaj mediteranske klime jer oko 47 % padalina padne u vegetacijskom razdoblju. Međutim, tijekom zime (od studenog do svibnja) jak je utjecaj kontinentalne klime. Omjer padalina i evapotranspiracije u prosjeku je povoljan (1,25). Vegetacijsko razdoblje traje od 100 do 170 dana.

S obzirom na geomorfološku i geološku građu, u tom području visokih planina ima tragova glacijalnih procesa. Izgrađeno je od vapnenačko-dolomitnih stijena.

Prevladavaju različite kombinacije tla tipa mozaika na vapnencu i dolomitu, a manje distrični kambisoli na kiselim silikatima.

Kao realna šumska vegetacija prevladava šuma bukve i jele (*Abieti-Fagetum*) te šuma bukve i jele sa smrekom (*Piceo-Abieti-Fagetum*), na manjim površinama šuma bukve i jele bez smreke te sekundarna fitocenoza jele i smreke (pretežno *Abieti-Piceetum illyricum*).

Potencijalna šumska vegetacija većim dijelom pripada klimaregionalnim šumama bukve i jele sa smrekom, a manjim dijelom šumama bukve i jele bez smreke.



Slika 18. Pojas subalpinske smreke na planini Vranici



## Igmansko-zelengorski rajon

Prema položaju obuhvaća planinsko-subalpske predjele od obronaka Bjelašnice, Igmana i Trebevića na sjeverozapadu do granice sa Crnom Gorom na jugoistoku. Prostire se od 500 do 2386 m nadmorske visine, ali prevladava teren od 1000 do 1600 m nadmorske visine.

Geomorfološku i geološku građu čine visoki planinski vapnenački masivi čiji su vrhovi bili zahvaćeni procesima glacijacije. Inače su vapnenački masivi veoma krševiti, sa svim karakteristikama kraških formi.

Najviše su zastupljena tla tipa kombinacije kalkomelanosola i kalkokambisola na vapnencu, a manje je zastupljena složenija struktura s luvisolom. Pojavljuju se mjestimično rendzine i distrični kambisol na kiselim silikatnim stijenama. Tlo karakterizira stjenovitost površine, skeletnost profila i plitkoća, što pojačava kserotermnost nekih staništa.

Realnu šumsku vegetaciju pretežno čine šume bukve i jele sa smrekom (*Piceo-Abieti-Fagetum*), a mnogo manje šume bukve i jele bez smreke (*Abieti-Fagetum*). Zastupljene su i sekundarne fitocenoze jele i smreke (*Abieti-Piceetum illyricum*).

Potencijalna šumska vegetacija većim dijelom pripada šumama bukve i jele sa smrekom.



Slika 19. Smreke na planini Grmeč, lokalitet Crni vrh



## 8. PREGLED FITOCENOZA SMREKE U BOSNI I HERCEGOVINI (prema Stefanoviću 1977 i Beusu 1997)

### ŠUMA BUKVE I JELE NA TLIMA SIROMAŠNIMA BAZAMA (*Fago-Abietetum*, Stefanović 1964)

Zajednica je proučena i opisana s verfenskih sedimenata istočne i jugoistočne Bosne (Stefanović 1964). Znatnije se razlikuje od zajednice na vapnencima i drugim supstratima bogatima bazama te i sam naziv *Fago-Abietetum* (*Abieti-Fagetum silicicolum*, Stef.) odražava povećani udio jele i smreke u njezinu sastavu te elemenata iz sveze *Vaccinio-Piceion*. U sloju drveća zastupljeni su: *Fagus silvatica*, *Abies alba*, *Picea abies*, *Sorbus aucuparia*, *Acer pseudoplatanus*, *Ulmus montana*, *Populus tremula*, *Betula pendula* (u prorijeđenim sastojinama); u sloju grmlja: *Corylus avellana*, *Crataegus monogyna*, *Daphne mesereum*; u sloju prizemne flore: *Galium rotundifolium*, *Festuca drymaea*, *Luzula nemorosa*, *L. pilosa*, *Hieracium murorum*, *Oxalis acetosella*, *Asperula odorata*, *Vaccinium myrtillus*, *Luzula luzullina*, *Melampyrum silvaticum*, *Elymus europaeus*, *Veronica officinalis*, *Glechoma hirsuta*, *Sanicula europaea*, *Euphorbia amygdaloides* te mahovine iz rodova *Hylocomium*, *Dicranum*, *Hypnum*, *Rhytidiadelphus*, i dr.

Poznate su dvije osnovne varijante-subasocijacije: *festucetosum drymaeae* Stef. i *luzuletosum* Stef. Već u sloju drveća mogu se uočiti razlike među njima. U prvoj je bukva optimalno razvijena, u drugoj su jela i smreka zastupljenije vrste, a vitalnije su od bukve i bolje se pomlađuju. Te razlike očituju se u zastupljenosti vrsta, njihovoj brojnosti i pokrivenosti u sloju prizemne flore. Na dubljim glinovitim tlima subasocijacije *festucetosum* pojavljuju se uz acidofilne i neutrofilne vrste. U subasocijaciji *luzuletosum*, s obzirom na izraženiju kiselost pjeskovitih varijeteta tla, mnogo su brojnije acidofilne vrste karakteristične više za šume smreke. Zajednica je općenito siromašnija vrstama i jednoličnog je sastava. Rasprostranjena je široko na filitima, pješčarima, rožnjacima, kvarc porfirima, glincima i na izmjenjujućim serijama, na kiselo-smeđim ili ilimeriziranim tlima, rjeđe na rankeru ili smeđe podzolastim tlima. Nalazi se iznad 1000 m nadmorske visine, u prosjeku na 1100 m nadmorske visine, a ponegdje se spušta i niže. Prema rezultatima istraživanja koja je proveo Čirić sa sur.,

kiselo-smeđa tla su dublja od 40 cm, a ilimerizirana dublja od 60 cm, u površinskom sloju su pjeskovite ilovače ili ilova-ste pjeskulje, a u /B/ hori-zontu pretežno ilovače sa 10-30 % gline. Tla na filitu i kvarcoporfiritu vrlo su kisela (pH 4,0-4,6), a na ostalim su stijenama manje kisela (pH 5,0-6,0); stupanj zasićenosti bazama također je vrlo nizak (10-30 %). Sadržaj humusa u površinskom sloju prilično je velik (15-20 %), kada se pojavi u obliku sirovog humus doseže i do 40 %, a s dubinom se smanjuje nekoliko postotaka.

### ŠUMA BIJELOG BORA I JELE (*Piceo-Pinetum Illyricum*, Stef. 1960)

Veće površine pod ovom zajednicom nalaze se na području vapnenca istočne Bosne gdje se javlja u nekoliko

faza razvoja unutar klimatogene šume bukve i jele. Nastala je na šumskim požarištima, sječinama ili slobodnim površinama kroz prirodnu sukcesiju vegetacije. Naime, poznato je da je bijeli bor izrazito heliofilna vrsta i da stvara zajednice nepotpunog sklopa. Njega zamjenjuju u toku razvoja vegetacije jeftine skiofilne vrste drveća stvarajući sastojine veće sklopljenosti gdje se bijeli bor ne može više pomlađivati. U svome razvoju zajednica prolazi kroz inicijalnu, optimalnu i terminalnu fazu razvoja, dobivajući i sve više karakter mezofilne šume, a što je posljedica promjene sustava i strukture sastojina.



Slika 20. Sastojina smreke u Koprivnici kod Bugojna

Zauzima pretežno toplije položaje od 1000 do 1400 m nadmorske visine na seriji vapnenačkih zemljišta - crnice, smeđa ili ilimerizirana zemljišta.

Bonitet sastojina je u uskoj korelaciji s tipom zemljišta.

Inicijalnoj fazi razvoja odgovaraju dvije subasocijacije: prva, u kojoj je diferencijalna vrsta smreka - subasocijacija *juniperetosum*, a druga, u kojoj su diferencijalne vrste jasika i breza, subasocijacija – *tremulo-betuletosum*.

Prva inicijalna faza zajednice (subas. *juniperetosum*) karakteristična je za vapnenačko područje (Romanija, Sjemeč) i rezultat je usporenog razvoja šumske vegetacije usljed paše gdje se k jugu eksponiranim položajima stanišni uvjeti pogoršavaju, čime se onemogućava naseljavanje i razvoj pionirskih vrsta jasike, breze i ive. Umjesto njih, sve se više širi borovica koja pokriva ponegdje čitave padine. Pod njenom zaštitom naseljava se postepeno bijeli bor, a kasnije i smreka, stvarajući u početku manje grupe, zajednice bijelog bora i smreke, koje su dosta nehomogene strukture. Povećanjem sklopa, već od 0,5 (0,6) dolazi do nestanka borovice i s njom mnogih heliofilnih vrsta, dok se razvoj zajednice dalje odvija.

U drugoj inicijalnoj fazi zajednice (subas. *tremulo-betuletosum*), koja je karakteristična za bolja staništa, zadržale su se još jasika i breza među krošnjama bijelog bora i smreke iz stadija poslije požara gdje su ovi heliofilni lišćari izgrađivali zajednicu *Populi-Betuletum* u koju su se naselili prvo bijeli bor, a odmah za njim smreka i jela. U prizemnom sloju zastupljeni su elementi smrekovih i bukovih šuma.

Optimalna faza zajednice bijelog bora i smreke (*Piceo-Pinetum pyroletosum*) predstavlja takve sastojine gdje je sklop već potpun 0,8 (0,9) kao rezultat izrastanja smreke iz donje u gornju etažu. To ima za posljedicu i formiranje sirovog humusa, a što indiciraju biljne vrste u sloju prizemne flore, najčešće izraziti elementi smrekovih šuma: *Pyrola uniflora*, *P. rotundifolia*, *Melampyrum silvaticum*, *Goodyera repens*, *Vaccinium myrtillus*, i druge. Ipak ima i izvjesnih elemenata iz bukovih šuma, kao npr.: *Daphne mezereum*, *Lonicera xylosteum*, *L. alpigena*, *Rosa pendulina*, *Asarum europaeum*, što ukazuje na tendenciju razvoja ove zajednice ka klimatogenoj šumi visinskog pojasa (klimaregionalnoj) zajednici jele i bukve.

Terminalna faza predstavlja već kvalitetnu novu zajednicu jele i smreke (*Abieti - Picetum illyricum*, Stef.) u kojoj se još zadržao mje-

stimično bijeli bor sa stablima većih dimenzija u nadstojnoj etaži. Ova zajednica je česta pojava, naročito na toplijim ekspozicijama iznad mezozojskih vapnenaca na mnogim dinarskim planinama. Često prisustvo u njoj jasike, breze i bijelog bora ukazuje na njen sekundarni karakter, a zastupljenost, pored smrekinih, i nekih drugih elemenata iz bukovih šuma ukazuje na tendenciju njenog razvoja ka šumi bukve i jele.

### ŠUMA BUKVE I JELE ILIRSKOG PODRUČJA (*Abieti-Fagetum illlyricum*, Fukarek i Stefanović 1958)

Rasprostranjena je u unutrašnjem dijelu Bosne i Hercegovine, pretežno na dinarskim planinama, izgrađenima od vapnenca ili supstrata gdje se stvaraju tla bogatija bazama. Ona stvaraju poseban visinski pojas od 900 do 1400 (1500) m nadmorske visine, a ponegdje se spuštaju i mnogo niže, u montani ili čak u submontani pojas, ovisno o zemljopisnom položaju planine ili o orografsko-edafskim uvjetima. Kao izrazito mezofilna zajednica rasprostranjena je u područjima s dosta padalina i zračne vlage (više od 1200 mm) koje su pravilno raspoređene.

Snježni se pokrivač dulje zadržava i njegovo postupno topljenje utječe na mezofilni karakter staništa. Takav tip šume rasprostranjen je na seriji vapnenačkih tala s prilično izraženim ekološkim variranjem. Šira ispitivanja ovih tala pokazala su njihovo variranje. Crnice su



Slika 21. Smreka na tresetištu Bijambare

prosječno duboke najviše do 30 cm, smeđa vapnenačka tla dublja su od 40 cm, a ilimerizirana dublja od 60 cm. Prva su tla pretežno ilovače, neutralne reakcije (pH 6,5 do 7,0), druga su u površinskom sloju ilovače umjereno kisele reakcije (pH 5,0 do 6,6), u dubljem horizontu glinovite ilovače, umjereno kisele do neutralne reakcije (pH 5,6 do 6,8), ilimerizirana su tla glinuše kisele reakcije (pH 4,5 do 5,5), s manjim povećanjem pH vrijednosti u dubini. Na dolomitnim rendzinama reakcija je slabo alkalna (pH 7,3 do 7,5), a u smeđim tlima na serpentinu i peridotitu slabo kisela (pH 6,0). Sadržaj humusa također veoma varira, a ovisno od tipa tla iznosi od 10 do 40 %.

Šuma jele i bukve u svom prirodnom obliku, tj. u sastojinama koje su bile pod neznatnim antropogenim utjecajem, sastavljene su od većeg broja vrsta u sloju drveća: *Abies alba*, *Fagus moesiaca*, *Picea abies*, *Acer pseudoplatanus*, *Ulmus montanum*, *Fraxinus excelsior*, (*Acer visianii*, u jugoistočnom dijelu rasprostranjenja). U sastojinama koje su bile pod većim antropogenim utjecajem određeni je postotak heliofita: *Betula pendula*, *Populus tremula*, *Pinus silvestris*, u sloju grmlja: *Daphne mezereum*, *D. laureola*, *Evonymus latifolia*, *Lonicera xylosteum*, *L. alpigena*, *Sorbus aucuparia*, *Sambucus racemosa*, *Ilex aquifolium*, *Rhamnus fallax*, *Rubus fruticosus* i dr.

U sloju prizemne flore: *Asperula odorata*, *Sanicula europaea*, *Asarum europaeum*, *Galium silvaticum*, *Mycelis muralis*, *Symphytum tuberosum*, *Pulmonaria officinalis*, *Paris quadrifolia*, *Festuca silvatica*, *Cardamine bulbifera*, *C. trifolia*, *C. savensis*, *C. enneaphyllos*, *Polygonatum verticillatum*, *Saxifraga rotundifolia*, *Elymus europaeus*, *Brachypodium silvaticum*, *Prenanthes purpurea*, *Geranium robertianum*, *Lilium martagon*, *Salvia glutinosa*, *Dryopteris filix mas*, *Nephrodium lobatum*, *Athyrium filix femina*, *Polypodium vulgare*, *Glechoma hirsuta*, *Ajuga reptans*, *Mercurialis perennis*, i dr.

U pogledu sastava fitocenozе postoje neujednačenosti te u sastojinama prevladava jedna ili druga vrsta kao u pomlađenim plohama. To se odnosi i na sastojine prašumskog karaktera i na one kojima se duže vrijeme gospodari. U prvom slučaju to je posljedica određenih ciklusa razvoja prašume ili zakonitog smjenjivanja vrsta u procesima prirodnog izumiranja drveća u tzv. starosnim fazama. U sastojinama kojima se gospodari nastaju, kao posljedica sječe stabala te promjene strukture i režima svjetla, promijenjeni novi fitocenološki odnosi.





Slika 22. Smrekove šume oko Velikog polja na Igmanu, mrazišni tip smreke

**ŠUMA SMREKE MRAZIŠNOG TIPA U BRDSKOM POJASU**  
(*Piceetum illyricum montanum*, Fukarek i Stefanović 1958 emend.  
Horv. et al., 1974)

U brdskom pojasu dinarskih vapnenačkih planina u Bosni i Hercegovini rasprostire se ova zajednica u posebnim geomorfološkim uvjetima (vrtače, doline i uopće veće i manje depresije). Ona je svojstvena pojava inverzije vegetacije unutar pojasa zajednica obične jele i bukve (*Abieti-Fagetum*). Njene najljepše sastojine rasprostiru se na Plješevici i Igmanu (Veliko i Malo polje). Opisana je do sada pod raznim nazivima: *Piceetum croaticum montanum*, Horv. (u Hrvatskoj), *Aremonio-Piceetum*, Horv. (u Hrvatskoj), *Homogyno-Piceetum montanum*, Fuk. i sur. (u Bosni).

Njena staništa se odlikuju plićim zemljištima tipa crnice ili smeđih tala, a u vrtačama su razvijena i dublja zemljišta tipa ilimeriziranih tala ili koluvijalnih nanosa, a rasprostiru se ponegdje i na morenskim nanosima (Igman). Usljed sklopljenosti sastojina i hladnog fitoklimata češće su pojave usporene humifikacije, što dovodi do obrazovanja sirovog humusa. To pogoduje smreci i brojnim acidofilnim vrstama koje ulaze u sastav ove zajednice.

U sloju drveća dominantna je smreka, ističe se i zastupljenošću jarebice (*Sorbus aucuparia*), dok se obična jela i bukva, kao primjese, nalaze rijetko u nekim plohama; u sloju grmlja ističu se: *Lonicera nigra*, *Rosa pendulina*; a u sloju prizemne flore: *Melampyrum silvaticum*, *Vaccinium myrtillus*, *Luzula flavescens*, *Pyrola secunda*, *P. uniflora*, *Hieracium murorum*, *Majanthemum bifolium*, *Oxalis acetosella*, *Aremonia agrymonoides*, *Rubus saxatilis* i dr.; sloj mahovina je izgrađen



Slika 23. Smreka u subalpinskom pojasu na Jahorini

od vrsta: *Dicranum scoparium*, *Holocomium* spp., *Rhytidiadelphus loreus*, *R. triquetrus*, *Plagiotecium undulatum*. Međutim, zbog utjecaja okolnih šuma obične jele i bukve ili utjecaja vapnenačke podloge miješaju se i elementi bukovih šuma, kao npr. *Daphne mezereum*, *Lonicera alpigena*, *L. xylosteum*, *Asarum europaeum*, *Sanicula europaea*, *Anemone nemorosa* i dr. Iako je udio ovih elemenata neznatan, ipak ukazuje da se ova šuma ekološki, pa i floristički diferencira od borealnih tipova šuma smreke koji su zastupljeni i u nas na zemljištima siromašnim bazama. Jedne i druge su trajni stadiji vegetacije; prve su odraz specifičnih mikroklimata, a druge više specifičnih uvjeta staništa.

U kompleksu dolomita jugozapadne Bosne rasprostire se slična zajednica mrazišnog tipa *Piceetum dolomiticum*, (Horv., 1958) na nadmorskoj visini od 800 do 1000 m; u njoj dominira smreka, a primiješani su bijeli bor i obična jela koja je osobito rasprostranjena u sloju grmlja. Pored elemenata šuma smreke, zastupljene su i vrste borovih šuma jer je zajednica u dodiru s reliktnom šumom bijelog bora *Helleboro-Pinetum*, (Horv., 1958) koja je zauzela toplije položaje na dolomitnoj rendzini.

### ŠUMA SMREKE SUBALPINSKOG POJASA (*Piceetum illyricum subalpinum*, Horvat. i sur. 1974)

Šuma smreke u subalpinskoj zoni na vapnenačkim dinarskim planinama ne izgrađuje poseban pojas vegetacije kao na silikatima. Ona se nalazi na sjevernim položajima u hladnijim uvalama i vrtačama gdje je kratak vegetacijski period i gdje se dugo održava snijeg. Zbog većih blokova stijena sklop sastojine je dosta rijedak, a ponegdje i prekinut. Uopće, ova zajednica se razlikuje od brdske šume smreke po florističkom sastavu, po životnim uvjetima i po šumsko-gospodarskom značenju. S obzirom da se ona prostire kao mrazišni tip subalpinskog pojasa bukve, u jednom širem visinskom intervalu od 1400 do 1800 m fizionomski se difrencira po visini i obliku stabala, a također i po sindinamskom razvoju. Floristički je slična čitavom svom arealu (Horvat, 1963).

Ponegdje se nalazi na nekadašnjim pašnjacima koji su se kasnije preko stadija od *Juniperus nana* i *J. intermedia* razvili u *Piceetum illyricum subalpinum*. Prema tome, može biti primarnog karaktera kao trajni stadij ili je sekundarno nastala (Fukarek i Stefanović, 1958).

U sloju drveća dominira smreka, česta je jarebika, dok je obična jela rjeđa; u sloju grmlja, uz pomladak smreke nalaze se: *Salix grandiflora*, *Lonicera nigra*, *L. borbasiana*, *Rubus saxatilis*, (*Juniperus nana*, *J. intermedia*, *Rosa pendulina*, *Lonicera alpigera*); u sloju prizemne flore se ističu: *Pyrola minor*, *P. chlorantha*, *Majanthemum bifolium*, *Oxalis acetosella*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis idea*, *Lycopodium annotinum*, *Luzula silvatica*, *Calamagrostis arundinacea*; od mahovina: *Rhytidiadelphus loreus*, *Leptoscypus taylori*, *Hylocomium umbratum*.

Šuma se odlikuje dosta rijetkim sklopom, sa stablima piramidalne krošnje, a ponekad češće i granatim. Smreka pripada posebnom varijetetu s vrlo kratkim iglicama (*Picea abies* var. *alpestris*) kao i jarebika (*Sorbus aucuparia* var. *glabrata*).

### ŠUMA SMREKE NA PODZOLU

(*Lycopodio-Piceetum montanum*, Stefanović 1964)

Kao izrazito borealni tip vegetacije rasprostranjena je azonalno u pojasu zajednica bukve i obične jele kao trajni stadij vegetacije. Zauzima hladnije položaje na visini od 1000 do 1200 m na verfenskim pješčarima, varijeteta kvarcnih pješčara, gdje se, u uvjetima dosta izražene količine padalina (preko 1200 mm), obrazuje podzol, tip tla poznat po siromaštvu hranjivim materijama i po ekstremnoj kiselosti. Zajednica je ograničenog rasprostranjenja. Opisana je s područja sjeveroistočno od Sarajeva (Ozren-Nišićka visoravan-Zvijezda).

Odlikuje se specifičnim florističkim sastavom: u sloju drveća smreka je dominantna, veoma česta je jarebika, a rijetko je zastupljena obična jela ili na rubu sastojine breza. U sloju grmlja se nalaze: *Lonicera nigra*, *Genista tinctoria*, *Juniperus communis*; u sloju prizemne flore: *Lycopodium annotinum*, *L. clavatum*, *Melampyrum silvaticum*, *Vaccinium myrtillus*, *Listera cordata*, *Majanthema bifolium*, *Pyrola uniflora*, *Goodyera repens*, *Avenella flexuosa*, (*Deschampsia flexuosa*), *Veronica officinalis*, *Luzula nemorosa*; među mahovinama, koje obrazuju guste tepihe sa pokrovnošću od 100 %, najviše su zastupljene: *Hylocomium loreum*, *H. proliferum*, *Dicranum scoparium*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Leucobrium glaucum*, *Polytrichum attenuatum*; od lišajeva su najzastupljenije vrste: *Cladonia* spp. i *Cetraria* spp. Upravo mahovine, čiji sloj dostiže debljinu do desetine i





Slika 24. Šuma smreke na kamenim blokovima planine Vitorog



više cm, s lišajevima fizionomski i ekološki daju ovoj zajednici posebno svojstvo. Ona spada u šume osrednjih do slabih boniteta, mada je u njoj smreka podložna vjetroizvalama ukoliko dođe do jačeg otvaranja sklopa sastojine.

### ŠUMA SMREKE NA ZAMOČVARENOM ZEMLJIŠTU (*Sphagno-Piceetum montanum*, Stefanović 1964)

Šuma je uvjetovana orografsko-edafski i predstavlja također trajni stadij vegetacije na zaravnjenim mjestima gdje je obrazovan pseudoglej s prijelazom u močvarno oglejeno (tresetno) tlo. Kako je rasprostranjena na nadmorskim visinama iznad 1000 m, pored povećanog vlaženja zemljišta i lokalno klimatskih uvjeta (pojave mrazišta), smreka je upravo jedini edifikator na ovakvim veoma hladnim i vlažnim staništima. Zbog toga je ova šuma ograničenog rasprostranjenja. Opisana je s kompleksa verfenskih sedimenata koji su šire zastupljeni jugoistočno, sjeverno i sjeveroistočno od Sarajeva (Nišići-Olovo-Vareš).

Floristički se razlikuju od zajednice smreke na podzolu jer u njenom sastavu, pored acidofilnih vrsta šuma smreke (*Vaccinium myrtillus*, *Listera cordata*, *Melampyrum silvaticum*, *Pyrola* i *Lycopodium* vrste), zastupljeni su higromorfni elementi, svojstveni za pojave zamočvarivanja tala: *Agrostis canina*, *A. alba*, *Carex stellulata*, *Lysimachia nummularia*, *Ranunculus ophioglossifolius*, *R. ficaria*, *Deschampsia caespitosa*, *Juncus* ssp. *Asplenium palustre* i dr. Među brojnim mahovinama, na najvlažnijim mjestima ističu se mahovine tresetarke: *Sphagnum squarosum*, *S. subsecundum*, *S. palustre*, *S. acutifolium*. One indiciraju nepovoljne uvjete za razvoj šume i svojstvene su na rubu sastojina ili su vezane za tresetišta koja se nalaze, tu i tamo, u sklopu ove zajednice.

Bonitet sastojina je neposredno ovisan od dubine nepropusnog glinovitog B horizonta u tlu te, ukoliko je ovaj dublje od površine, bonitet je bolji i obrnuto. Uopće, za stabla smreke na ovakvim staništima svojstvena su bočna zadebljanja pri osnovi što je rezultat njihovog mehaničkog pojačanja u stalnom odupiranju vjetru. Ipak su vjetroizvale češća pojava na ovakvim staništima za vrijeme vlažnih godišnjih perioda, što predstavlja ozbiljniji šumsko-uzgojni problem koji treba rješavati.

**ACIDOFILNA ŠUMA  
BIJELOG BORA I SMREKE  
ILIRSKOG PODRUČJA  
(*Piceo–Pinetum silicicolum*,  
Stefanović 1964)**

Ova zajednica je, ustvari, jedan stadij u sukcesivnom nizu razvoja vegetacije na kiselim silikatnim podlogama na seriji kiselu smeđih – opodzoljenih tala. Ona je sekundarnog svojstva, nastala poslije jačih antropogenih utjecaja (sječa, požara) ili djelovanja abiotskih čimbenika. Opisana je s verfenskih sedimenata u Bosni, a diferencira se u tri faze razvoja: inicijalnu, optimalnu i terminalnu.

Inicijalnoj fazi razvoja odgovara subasocijacija *calluno-betuletosum*. Tu, pored bijelog bora i breze, dominiraju heliofilne vrste, a u sloju prizemne flore acidofilni elementi: *Calluna vulgaris*, *Vaccinium myrtillus*, *Pteridium aquilinum*, *Antenaria dioica*, *Potentilla erecta*, *Hieracium* i *Luzula* vrste te brojne mahovine.

Optimalnoj fazi razvoja odgovara subasocijacija *typicum* gdje u sastojini podjednako sudjeluju bijeli bor i smreka u sloju drveća, a pod mezofilnim uvjetima fitoklimata povećava se sloj sirovog humusa uz sve veći udio elemenata šuma smreke u prizemnom sloju, naročito vrsta mahovina.

Terminalna faza predstavlja takav stupanj razvoja ove zajednice u kojoj su zastupljeni sve više obična jela i elementi zajednice obične jele i smreke (*Abieti-Piceetum silicicolum*, Stef., 1964), odnosno šume obične jele na kiselim silikatnim podlogama (*Galio-Abietetum*, Horv.).



Slika 25. Šuma jele, smreke i običnog bora

## 9. DOSADAŠNJA ISTRAŽIVANJA VARIJABILNOSTI SMREKE

### 9.1. Osnovne genetske postavke o običnoj smreci

Rod smreka (*Picea* Dietr.) obuhvaća stalno zelene igličaste vrste, jednodomne i visoko građene drvenasta stabla, s kupasto do najlloidnom krošnjom, s tri tipa grana (češljaste, četkaste i plosnate). Rod inače obuhvaća u sjevernoj umjerenj hemisferi oko 45 do 50 vrsta. Tako su u Europi rasprostranjene tri vrste smreka, većinom u relativno hladnijim predjelima središnje i sjeverne Europe (*Picea abies*, *Picea obovata*, *Picea omorica*), dok u sjevernoj Americi ima sedam vrsta (Vidaković i Franjić 2005). Interesantno da prema istim autorima u sjeveroistočnoj Europi dolazi do introgresivne hibridizacije između *Picea abies* i *Picea obovata*. U literaturi se također susreće i mišljenje da se radi i o dvije srodne vrste, odnosno da su u pitanju podvrste, različite zemljopisne rase jedne te iste vrste *Picea abies* te da je za njih značajno da su zemljopisnom izolacijom izgubile međusobni genetski tok (Pravdin 1975; Schmid-Vogt 1978; Kurtovskii i Bergmann 1995; Paule i sur. 2002).

Gledajući europsko rasprostiranje obične smreke, možemo njeno rasprostiranje podijeliti u tri veća područja i to: a. srednjoeuropsko i južnojoeuropsko, b. sjevernojoeuropsko, c. istočnoeuropsko područje.

Srednjoeuropsko i južnojoeuropsko područje rasprostiranja obične smreke odvojeno je od sjevernojoeuropskog (skandinavskog područja) te, prema Schmidt-Vogtu (1978), svojim postglacijalnim podrijetlom predstavlja južnojoeuropsku smreku, dok je sjevernojoeuropska smreka ruskog postglacijalnog podrijetla, a sučeljava se s južnojoeuropskom na području istočnih padina Karpata, Bjelorusije i zapadne Rusije.

Tako je genetska struktura populacija obične smreke u izravnoj vezi sa zadnjom glacijacijom koja je zahvatila europski kontinent prije 100.000 godina te krajem glacijacije prije nekih 30.000 godina počela migrirati u pravcu sjevera. Tako su prva istraživanja obične smreke na molekularnoj razini, analizom polimorfizma određenih izoenzimskih genskih lokusa, ukazala na veliku genetsku varijabilnost u Europi kao i na pojavu velike diferencijacije između populacija (Müller-Starck i sur. 1992). To istraživanje je potvrdilo ranije istraživanje Langercrantz i Rymana (1990) da je obična smreka u stalnom procesu genetske

diferencijacije i adaptacije u određenim ekološkim uvjetima (Ballian i sur. 2007a). Drugi autori koji su se bavili istraživanjem obične smreke (Goncharenko i sur. 1990; Goncharenko i Potenko 1992; Kurtovskii i Bergmann 1995) uporabom izoenzimskih biljega su proučavali genetsku strukturu, diferenciranost i filogenetsku srodnost među vrstama smreke, posebice obične smreke *Picea abies* i sibirske smreke *Picea obovata*, podrijetlom iz različitih područja središnje Europe i sjeveroistočne Rusije, kao i introgresiju između ove dvije vrste. Dobiveni rezultati su u skladu s morfološko-zemljopisnim podacima Schmidt-Vogta (1977) i potvrđuju prisustvo široke hibridne zone među ovim vrstama. Ovo je pak otvorilo veliku mogućnost da se hibridizacijom jako udaljenih populacija razviju hibridi s visokom heterozigotnošću i pojavom heterozisa, kao i različiti genetski oblici koji bi igrali vrlo važnu ulogu u oplemenjivanju obične smreke.

Najnovija istraživanja na razini genetske diferencijacije obične smreke povezana su s njenom rekolonizacijom nakon posljednje glacijacije, a zasnivaju se na analizi varijabilnosti kloroplastne DNK, odnosno kloroplastnog genoma (Vendramin i sur. 2000; Bucci i Vendramin 2000, Scotti i sur. 1998). Oni su analizirali uporabom kloroplastnih mikrosatelita (SSR-cpDNK) 97 populacija obične smreke iz sedam područja, Skandinavije, Karpata, Južne Rusije, središnje Europe, centralnih Alpa, južnih Alpa i Balkanskog poluotoka. Istraživanje je potvrdilo da su glacialna pribježišta odigrala glavnu ulogu u određenju današnjeg haplotipskog genetskog diverziteta obične smreke. Tako je to istraži-



Slika 26. Smreka na mrazištu u istočnoj Bosni na planini Sjemeč

vanje potvrdilo postojanje dviju glavnih ge-netskih grupa: *a.* istočno rusko–baltičke, gdje su uključene po-pulacije iz Skandinavije, baltičkih republika, Poljske i Rusije, te *b.* alpsko–srednjeeuropsku grupu s populacijama iz Njemačke, Austrije, Švicarske, Italije i dijelova zapadnog Balkanskog poluotoka. Ovo istraživanje je potvrdilo ranije istraživanje provedeno uporabom izoenzimskih biljega i morfoloških pokazatelja Langercrantza i Rymana (1990), kao i mitohondrijalnih haplotipova (mtDNK), (Sperisen i sur. 1998). Stupanj diferencijacije između genetskih grupa, dobiven analizom mikrosatelita kloroplastne DNK (SSR) bio je razmjerno nizak ( $R_{st}$  približno 10 %), što je značajno za drvenaste vrste koje imaju veliko rasprostiranje, s jačim antropogenim djelovanjem na njih. Prema Bergmannu (1991a) genetska diferencijacija može biti manja i zbog međudjelovanja različitih genetskih grupa nakon zadnjeg ledenog perioda. Interesantno je da u istraživanju Vendramina i sur. (2000) nema balkanskog i karpatskog glacijalnoga pribježišta na čemu insistira Schmid-Vogt (1972) te stoga nije moguće da se isključi genetski diskontinuitet unutar vrste u europskom području. Analizom populacija podrijetlom iz zapadnih Alpa, kao i sjevernih Apenina, dobilo se odstupanje istih od srednjoeuropskih, dok su balkanske populacije na prelazu između glavnih genetskih grupa. Prema grupi talijanskih istraživača (Magini i sur. 1980; Borghetti i sur. 1988; Giannini i sur. 1991; Morgante i Vendramin 1991) redistribucija obične smreke u zapadnim Alpama obavila se iz glacijalnoga pribježišta u centralnom Apeninskom gorju, dok je prema Kralu (1977) smreka naselila isto područje s Balkanskog poluotoka, odnosno iz dinarskog glacijalnoga pribježišta, te se proširila u Alpama.

## 9.2. Izloženost propadanju genetske strukture smreke

U nekim područjima središnje Europe (Tranquillini 1979; Sakai i Larcher 1987), a i Bosne i Hercegovine (Ballian i sur. 2012) mnoge su populacije obične smreke izložene stalnom propadanju i trajnom nestanku zbog nerazumnih ljudskih aktivnosti u vidu jake industrijalizacije, što za posljedicu ima veliko onečišćenje okoline (zraka, tla i vode) te neizravno globalno zagrijavanje. Također, neplanskim gospodarenjem remeti se struktura šuma te se kao posljedica javljaju ulančani štetnici koji izravno ili neizravno ostavljaju



neizbrisiv trag u genetičkoj strukturi autohtonih populacija obične smreke, iako smreka ima veliku sposobnost prilagođavanja (Matyas 1998), posebno ona koja raste na rubovima rasprostiranja kao što je slučaj sa smrekom iz Bosne i Hercegovine (Ballian i sur. 2006, 2007 a).

Poseban problem je predstavljao, kako u prošlosti tako i sadašnjosti, nekontroliran prijenos reprodukcijskog (genetskog) materijala obične smreke, što izravno ugrožava autohtoni genofond, odnosno gene pool. Tako je u većem dijelu Europe skoro u potpunosti uništen autohtoni gene pool i izgubljeni autohtoni potencijali te se zadnjih 20 godina intenzivno radi na njihovom očuvanju i konzervaciji (Konnert i sur. 2015; de Vries i sur. 2015; Kelleher i sur. 2015). Za razliku od Europe, mi se možemo pohvaliti relativno očuvanim gene poolom (Ballian i sur. 2006, 2007a), ali i dan-danas radimo na njegovom uništenju nekontroliranim prometom reprodukcijskog materijala. Pored čovjeka, i priroda vrste igra vrlo bitnu ulogu jer tok gena ima i



Slika 27. Smreka u sukcesiji na granici šumske vegetacije

svoje mjesto u biologiji vrste tako da se geni brzo i efikasno prenose na velike udaljenosti, bilo sjemenom, polenom ili vegetativnim dijelovima biljke, uz pomoć vjetra, vode i životinja. Tako su ugrožene sve populacije na jednom širem području ako se pojavi strani izvor gena. Izravno je ugrožena i prilagodbeno sposobnost autohtone populacije, kao i njena primarna prednost alelnih kombinacija prema Ellstrandu (1992). Ako se tome doda i intenzivna njega kroz razne mjere prorjeđivanja umjetnih populacija, odnosno stalno prisutna umjetna i prirodna selekcija, tada neosporno dolazimo do jako siromašnog genofonda i vrlo labilne strukture umjetnih populacija (Hosius 1993), a to izravno vodi k gubitku razvojnog potencijala vrste prema Ledigu (1992).

Usprkos tome, u Europi, posebice u Skandinaviji i baltičkim republikama, obična smreka je proglašena za jednu od glavnih vrsta u europskim programima očuvanja i konzervacije genofonda. Cijelim poslom u aktivnostima mrežnog planiranja rukovodi IPGRI na osnovi ministarskih deklaracija i četiri konferencije o zaštiti i gospodarenju šumama u Europi (Strasbourg 1990, Helsinki 1993, Lisabon 1998, Beč 2003). Tako se nikakve aktivnosti ne mogu poduzimati bez osnovnih podataka, kako na lokalnoj razini, tako i na širem europskom području, bez informacija o genetskim izvorima svake od ekonomski značajnih šumskih vrsta (Konnert i sur. 2015; de Vries i sur. 2015; Kelleher i sur. 2015). Osnovu za razumijevanje genetskih izvora kroz poznavanje postglacijalnih migracija, odnosno stvaranja specifičnih genetskih struktura u populacijama, dao je Bergmann (1991b). Stoga je za uspješno konzerviranje i očuvanje genetskih izvora bitno da se poznaju genetske informacije o vrsti, njenim migracijskim tokovima, diferencijaciji između populacija, kao i o prilagodbenom potencijalu vrste.

### 9.3. Raznolikost šumskih genetskih izvora

Stabilnost šumskih ekosustava je izravno povezana sa stabilnošću članova, odnosno populacija tog istog ekosustava, a prije svega s njihovom genetičkom konstitucijom. Zbog dugovječnog života šumsko drveće je desetljećima izloženo raznim ekološkim utjecajima koji se iz godine u godinu mijenjaju te izravno ili neizravno djeluju na njih kroz razne vidove selekcije (Ballian i Kajba 2011). Stoga dobar

genetski potencijal, u kombinaciji s njihovom životnom adaptabilnošću na različite okoline, omogućava da bez problema mogu preživjeti sve promjene te da uspješno ostave potomstvo. U tome vrlo važnu ulogu igra populacija koja u određenom trenutku može žrtvovati izvjestan broj individua u cilju održanja vrste te je stoga jako bitna njena genetska struktura.

Kod naglih promjena u životnoj sredini, koje izravno djeluju na šumske vrste, genetska varijabilnost populacija je od presudnog značaja za opstanak vrste, odnosno njeno preživljavanje u nepovoljnim uvjetima (Konnert i sur. 2015). Šumski genetski izvori su izravno i neizravno ugroženi od ljudskog svjesnog i nesvjesnog djelovanja na ekosustav, odnosno na raznolikost i smanjenje genetske varijabilnosti vrste (Muhs 1997). Tako su istraživanja, koja su provedena tijekom sedamdesetih godina prošlog stoljeća, dokumentirano pokazala da je došlo do velikog gubitka genetskih informacija iz mnogih populacija šumskog drveća u središnjoj i zapadnoj Europi (Rotach 1994). U tim područjima je ugrožena stabilnost ekosustava, što se izravno odražava i na sustav gospodarenja u tim šumama, odnosno na gospodarenje s narušenom strukturom šumskih ekosustava. To je postavilo pred stručnjake vrlo veliki problem te počelo razvijati sustav potrajnog gospodarenja šumskim izvorima, odnosno genetskim potencijalom šuma koji treba što bolje prilagoditi odgovarajućim uvjetima. Tako je uspješno gospodarenje genetskim potencijalom izbilo u prvi plan.

Poznavanje odgovarajućih metoda i koncepata potrajnosti gospodarenja omogućava nam da izaberemo i primijenimo odgovarajuću metodu prema raspoloživim genetskim izvorima. Na osnovi toga je potrebno da se na temelju objektivno dobivenih genetskih podataka primijeni odgovarajuća metoda za odgovarajuće genetske izvore (Ballian 2005). Za očuvanje genetskih izvora rabimo metode za njihovo očuvanje koje mogu polučiti najviše uspjeha, a ujedno su najprilagodljivije za naše uvjete. Kod svih aktivnosti za dostizanje postavljenog cilja treba koristiti biološko-genetski materijal koji je visoko prilagođen te pokazuje specifična genetska svojstva domaće, autohtone populacije (Ballian i Kajba 2011). Kakvi su to i koji pokazatelji treba pokazati ispitivanje svake od autohtonih populacija predodređenih za proizvodnju reprodukcijskog materijala. Genetske izvore inače moramo promatrati statično (*ex situ*) i dinamično (*in situ*), (Koski i sur. 1997). Prevladava mišljenje prema Finkeldeyu

(1993) da je za očuvanje prilagodbene sposobnosti važna i potrebna posebna dinamička *in situ* konzervacija uz primjenu i drugih metoda. Tako bi i mreža manjih zaštićenih populacija (sjemenskih sastojina) mogla odigrati vrlo važnu ulogu kroz metodu *višestrukog sustava oplemenjivanja populacija* (MPBS) i konzervacije *in situ* i *ex situ* (Eriksson i sur. 1993).

Pri uporabi šumskih genetskih izvora moramo uvažavati svako djelovanje i prirodne procese koji vladaju u okolini, a koji mogu ostaviti znatnog traga na dinamiku populacije, kao i na njenu genetsku varijabilnost. Tu se prije svega treba obratiti pozornost na veličinu populacije, na njenu efektivnu veličinu i reproduktivnu sposobnost kao i na heterogenost staništa, što je za područje dinarskih Alpa vrlo bitno. Ipak, najvažniju ulogu igra sposobnost populacije da se reproduciraju genetski izvori, a to se vrlo jednostavno može provjeriti analizom roditeljske populacije i potomstva (Behm i Konnert 1999) te jednostavno možemo i intervenirati u populaciji i izvršiti njeno preusmjeravanje, odnosno vraćanje izgubljenih genetskih izvora u njoj. U novije vrijeme se prakticira i redovan nadzor nad šumom, odnosno genetskim izvorima i reprodukcijom materijalom (Aravanopoulos i sur. 2015).



Slika 28. Prirodna obnova smreke na otvorenom staništu, planina Vranica

#### 9.4. Poznavanje prilagodbenih genetskih pokazatelja

Svi životni i prilagodbeni procesi kod smreke imaju svog utjecaja na morfološki oblik individua, odnosno oblik pojavljivanja, bilo da je u pitanju morfološki ili fiziološki stupanj izražaja, odnosno morfološka ili fiziološka prilagodbena sposobnost. Kao primjer kako se populacije mogu ili ne mogu prilagoditi te kako djeluju selekcijski procesi, može nam poslužiti poznavanje genetske strukture populacije. Tako

populacija koja je sposobna da se vrlo brzo prilagodi svim promjenama koje mogu nastati treba imati visoki prilagodbeni potencijal, a to je u izravnoj vezi s oblikom genetske varijabilnosti određene vrste.

Tako se oblik genetskog potencijala, pod djelovanjem odgovarajućeg selekcijskog pritiska, može označiti kao prilagodbeni potencijal populacije. Ako je to pod izraženim djelovanjem samo okolišnih prilika, tada možemo govoriti samo o predadaptivnom prilagodbenom potencijalu. Ocjena tih potencijala je vrlo često izravna, promatranjem i procjenom. Ipak, da bismo je mogli vrlo jednostavno provjeriti potrebno je uporabiti genetske ili fenotipske (morfološke) biljege koji izravno odražavaju vezu između gene poola istraživanih vrsta ili populacija. Za poznavanje genetskih izvora mogu poslužiti i mjerena svojstva kao i izoenzimski ili molekularni biljezi (Finkeldey 1993, Gillet 1993).

Kao primjer može poslužiti pokus rađen na terenu sa smrekom na genotipovima otpornim na propadanje jer oni generalno pokazuju visoke razine heterozigotnosti, ali heterozigotnost nije jednaka za lokuse Lap-B, Pepca-A, 6Pgd-B, 6Pgd-C. Tolerantna stabla su pokazala signifikantno veći nivo heterozigotnosti, dok kod lokusa 6Pgd-A homozigotnost za najčešće alele pokazuje najveći stupanj preživljavanja (Hosius i Bergmann 1993; Bergmann i Hosius 1996).

### 9.5. Pokusi provenijencija

Uporaba morfoloških biljega povezana je sa uspoređivanjem odgovarajućih svojstava, većinom proizvodnih u pokusima provenijencija, kao i odgovarajućih fizioloških svojstava kao što su fenološka. Ipak, to je jako bitno jer pružaju dobru sliku o prilagodbenim sposobnostima odgovarajućih populacija kroz jedan duži period, što je izravna posljedica dugotrajnosti života šumskog drveća na pokusima provenijencija (Muhs i von Wuehlich 1993). Provenijencijski pokusi nam najbolje pokazuju genetsku diferencijaciju što se može izravno iskoristiti u uzgojnim zahvatima na terenu. Ipak, na taj način nije lako doći do značajnih rezultata. Istraživanja traju više godina, pa i decenija. Posebno treba obratiti pažnju na razlike u pokusu jer se vrlo često i lako može desiti da postojanje razlika između provenijencija možemo pripisati genetskim čimbenicima. No, u takvim pokusima u pravilu nedostaju dokazi o genetičkoj reprezentativnosti uporabljenog



materijala (je li podrijetlom s jednog ili više stabala) te koji je broj pokusnih površina s tom vrstom. Stoga, za rješavanje takvih problema kod provenijencijskih pokusa trebamo imati dovoljno veliki opseg pokusa (broj populacija) s adekvatnom površinom na kojoj je podignut, kao i raspored pokusa u više različitih ekoloških niša, kao što je pokus s bukvom koji je podignut u više europskih zemalja ili sa smrekom u Bosni i Hercegovini (Mataruga i sur. 2013). Poseban problem je veličina uzorka koji predstavlja populaciju kao i metoda izbora materijala za uzorak. Ako pravilno izvršimo sve pripreme, kao i osnivanje pokusa, tada možemo na njima testirati prilagodbenu sposobnost vrste na temelju odgovarajućih mjernih svojstava te ih povezati s drugim

relevantnim čimbenicima okoline (Hattemer i Müller-Starck 1988a, b). Prema tome, pokusi provenijencija će još dugo ostati vrlo bitni u istraživanjima i davat će nam vrlo bitne pokazatelje o prilagodbenim svojstvima i adaptabilnosti vrste.

U svemu tome vrlo je lako prikazati istraživanu genetsku prilagodbenu sposobnost ako poznajemo morfološke biljege i ako znamo kako se ponašaju u interakciji, odnosno ako poznajemo interakciju genotip - okolina, što se vrlo jednostavno može izračunati ako pokuse imamo u različitim ekološkim uvjetima (von Wuehlisch i Muhs 1986).



Slika 29. IUFRO test provenijencija smreke u Poljskoj (Bjalistok)

## 10. BIOKEMIJSKA VARIJABILNOST

### 10.1. GENETSKA VARIJABILNOST SMREKE U CENTRALNIM DINARSKIM ALPAMA

Tijekom rujna, listopada i studenog 2005. godine selekcionirana su stabla obične smreke u Bosni i Hercegovini na području Igmana, Zelengore, Romanije, Han Pijeska, Vranice, Vlašića, Preodca, Glamoča, Duboštrice, Kupresa, Bosanskog Petrovca i Nišića (Tablica 3). Pri odabiru populacija vodilo se računa da se odaberu podjednako velike i sa znanstvenog stajališta zanimljive male populacije. Vodilo se računa i o tome da populacije budu iz kontrastnih ekoloških uvjeta i da, po mogućnosti, pripadaju različitim fitocenozama i geološkim podlogama.

**Tablica 3.** Istraživane populacije smreke u Bosni i Hercegovini

Broj	Populacija	Zemljopisna širina	Zemljopisna dužina	Broj analiziranih individua
1	Grmeč (Bos. Petrovac)	16°37'32"	44°39'43"	50
2	Preodac (Bos. Grahovo)	16°33'49"	44°09'44"	50
3	Busije (Glamoč)	16°49'13"	44°02'08"	50
4	Rastičevo (Kupres)	17°17'50"	44°03'52"	50
5	Vlašić (Turbe)	17°27'02"	44°19'35"	50
6	Bistrica (Gornji Vakuf)	17°40'53"	43°59'22"	50
7	Igman – a (mrazišna)	18°16'01"	43°44'48"	50
8	Igman – b (normalna)	18°16'19"	43°45'19"	50
9	Zelengora (Kalinovik)	18°37'32"	43°39'39"	50
10	Bijambare (Nišići)	18°29'39"	44°05'01"	50
11	Tibija (Olovo)	18°20'27"	44°20'37"	50
12	Romanija (Mokro)	18°39'45"	43°54'05"	50
13	Han Pijesak (Han Kram)	18°53'28"	44°02'17"	50
<b>Ukupno</b>				<b>650</b>

Prilikom sabiranja uzoraka za izoenzimska istraživanja vodilo se računa da udaljenost između stabala bude najmanje 50-100 m kako bi se isključila mogućnost srodstva. Populaciju za ovaj vid istraživanja predstavlja 50 stabala.

S obzirom na to da je i izoenzimska analiza oslobođena efekta dominacije i fenotipskih interakcija (Borojević, 1985), pri sabiranju uzoraka pazilo se da se uzmu samo živi dijelovi biljke.

Za izoenzimske analize rabe se pupovi pa se moralo voditi računa da na grančici bude dovoljno živih pupova, ali samo vršnih. Sa stabala s kojih je grančicu bilo teško skinuti sa zemlje moralo se provesti otpucavanje iz gornjeg dijela jer je to bilo najbrže i najjednostavnije.

Istraživalo se 10 enzimskih sustava s ukupno 20 gen lokusa, odnosno 72 alela. Postupci maceracije, pripreve gela, elektroforeze i



**Slika 30.** Smreka i obična jela na kamenim blokovima, Bijele stijene – planina Čabulja

bojenja gela bili su prilagođeni primijenjenim enzimskim sustavima (Vallejos 1983; Cheliak i Pitel 1984; Wendel i Weeden 1989; Konnert 1992, 1995, 1999; Thormann i Stephan 1993; Hüssendorfer i sur. 1995), (Tablica 4).

Za maceraciju se rabi PVC ploča s polukuglastim udubljenjima u koja se stavi talka na vrhu manje laboratorijske žlice i 60 µl ekstrakcijskog pufera (recept u Tablici 5) te 4-6 svježih pupova. Postupak maceracije izvodi se pomoću staklenog tučka (staklene mješalice). Pošto se pupovi dobro izmaceriraju, u macerat se stavi po pet komadića filtarpapira da upiju macerat, a zatim se papirići pohrane u male kasete i do uporabe smjeste u ledenicu na -70°C.

**Tablica 4.** Enzimski sustavi, E.C. referentni broj, gen lokus

Enzimski sustavi	E.C. broj	Analizirani gen lokusi
Fluorescentne esteraze (FEST)	3.1.1.1	<i>FEST-B</i>
Glutamat dehidrogenaza (GDH)	1.4.1.2	<i>GDH-A</i>
Glutamat oksalacetat transaminaza (GOT, AAT)	2.6.1.1	<i>GOT-A, GOT-B, GOT-C</i>
Izocitrat dehidrogenaza (IDH)	1.1.1.42	<i>IDH-A, IDH-B</i>
Levcin aminopeptidaza (LAP)	3.4.11.1	<i>LAP-B</i>
Malat dehidrogenaza (MDH)	1.1.1.37	<i>MDH-A, MDH-B, MDH-C</i>
Fosfogluukoza izomeraza (PGI)	5.3.1.9	<i>PGI-B</i>
Fosfoglukomutaza (PGM)	2.7.5.1	<i>PGM-A</i>
<b>Šikimat dehidrogenaza (SKDH)</b>	1.1.1.25	<i>SKDH-A</i>
6-Fosfoglukonat dehidrogenaza (6-PGDH)	1.1.1.44	<i>6-PGDH-B, 6-PGDH-C</i>

**Tablica 5.** Ekstrakcijski pufer za pupove prema Konnert (1995)

-0,1M TRIS-HCl pH 7,0-7,5
-3% w/v Polyvinylpyrrolidon (PVP)
-0,05% v/v 2-Mercaptoethanol

## Priprava gela

**Tablica 6.** Recepti za gel

Elektroforetski gel sustav	Škrob (g)	Saharozna (g)	Pufer (ml)	Puferski sustav	Koncentracija gela škrob (%) / saharozna (%)
TRIS citrat (DH 7,5 <sub>3</sub> )	30,0	2,5	250	1a	12,0 / 1,0
TRIS citrat (DH 7,5 <sub>3</sub> )	30,0	2,5	250	1b	12,0 / 1,0
Ashton (LAP <sub>3</sub> )	30,0	3,0	250	2	12,0 / 1,2
Poulik (GOT <sub>2</sub> )	30,0	0,0	250	3	12,0 / 0,0

Gel se pripravlja prema enzimskim sustavima iskorištenim u istraživanju receptima priloženima u Tablici 6.

Poslije pripreve, odnosno kuhanja, gel se izlijeva u šablone određenih dimenzija prema komorama za elektroforezu. Pri pripravi treba voditi i računa o gel puferu koji se stavlja u gel, a karakterističan je za svaki gel sustav (Tablica 7).

Tablica 7. Recepti za elektroodni pufer i gel pufer			
Šifra	Gelski pufer / pH	Elektroodni pufer / pH	Enzimski sustav
1a	<u>TRIS-citrat sistem</u> 0.02 M TRIS- citrat / 7.5 (8.0)	0.15 M TRIS-citrat / 7.5 (8.0)	SKDH, 6-PGDH
1b	<u>TRIS-citrat sistem</u> 133,3 ml elektroodni pufer razrijeđen s 1000 ml H <sub>2</sub> O	0.15 M TRIS-citrat / 7.5	MDH, IDH+PGM
2	<u>ASHTON sistem</u> 0.05 M TRIS- citrat / 8.1 (15 % elektrood. puфра)	0.2 M H <sub>3</sub> BO <sub>3</sub> - 0.03 M LiOH / 8.1	FEST, LAP, PGI,
3	<u>POULIK sistem</u> 0.075 M TRIS- citrat / 8.7	0.3 M H <sub>3</sub> BO <sub>3</sub> - NaOH / 8.2	GDH, GOT

### Elektroforeza

Pošto se pripravi gel i na njega u pripravljene ureze postave filterpapiri, gel se stavi u komore. Prije postavljanja gela u komore stavi se elektroodni pufer. Kada se pripravi komora s gelom, pusti se jednosmjerna struja čija jačina (A) i napon (V) karakteriziraju svaki gel sustav. Potrebna jačina u A i napon u V dani su u prilogu I, s receptima za svaki enzimski sustav. Trajanje elektroforeze karakteristično je za svaki enzimski sustav (Tablica 8).

Tablica 8: Trajanje elektroforetskog ciklusa razdvajanja gen lokusa, za pojedine enzimске sustave			
Enzimski sustav	Napon (V): stalna vrijednost	Jačina struje (mA): prosječna vrijednost	Vrijeme trajanja (h)
MDH, IDH+PGM,	140 – 150	88 - 90	5h 30'
SKDH, 6-PGDH	140 – 150	88 - 90	5h 30'
LAP, PGI, FEST	250 - 280	90	5 – 6h
GOT, GDH	160 - 190	90	4h

Pošto se završi postupak, gel se izreže na onoliko dijelova koliko se može uraditi analiza enzimskih sustava od jednog gel sustava. Reže se posebno konstruiranim rezačima, odnosno specijalnom žicom.



Kada je gel izrezan, boji se histološkim bojama prema receptu danome u prilogu I za svaki enzimski sustav posebno.

### *Očitavanje gelova i statistička obrada podataka*

Poslije bojenja provodi se analiza zimograma, identificiraju se aleli za svaki gen lokus (Cheliak i Pitel 1984; Wendel i Weeden 1989; Konnert 1992,1995,1999), provode se fotografiranje i, eventualno, sušenje gela. Za identifikaciju rabi se ustaljena nomenklatura tako da brojke 11, 22, 33, 44 označavaju homozigote, a brojke 12, 13, 14, 23, 24 i 34 označavaju heterozigote.

Podaci se unesu u pripremljeni formular, a kasnije se veličine unesu u računalni program Excel. Zatim se podaci slažu u računalnom programu D-basis i prebace se u statistički program SAS (Statistical Analysis System) gdje se obrade.

Statističkim programom obrađeni su sljedeći parametri:

#### **1. genetska unutarpopulacijska varijabilnost**

- stvarna srednja heterozigotnost
- teoretska heterozigotnost
- genetska raznolikost
- diferenciranje unutar populacije

#### **2. genetska varijabilnost između populacija**

- genetska odstojanja
- genetičko diferenciranje između populacija
- klaster analiza



Slika 31. Vjetroizvala smreke, posljedica plitkog korijenskog sustava i slabog gospodarenja

## 1. Genetska varijabilnost enzimskih sustava

### 1.1. Enzimska varijabilnost

Iz relativnih frekvencija alela analiziranih lokusa (Tablica 9) vidljivo je da su svi od 20 analiziranih gen lokusa polimorfni. Visok stupanj polimorfnosti nalazimo u 15 lokusa. Prema Silvertownu i Doustu (1995), polimorfan je onaj lokus koji u populaciji pokazuje prisutnost s frekvencijom jednakom ili višom od 5 % (0,05).

**Tablica 9: Alelne frekvencije**

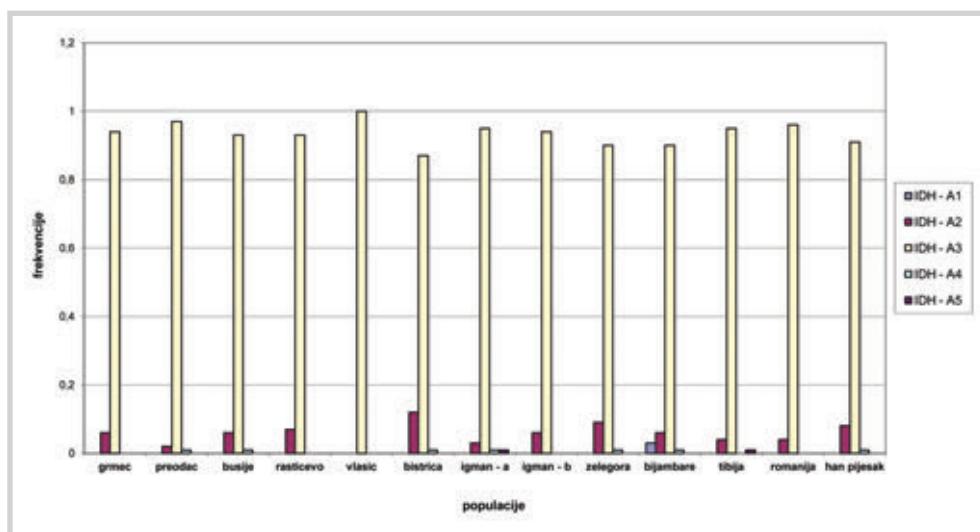
Gen lokusi	Aleli	Grmeč	Preodac	Busije	Rastičevo	Vlašić	Bistrica	Igman – a	Igman – b	Zelengora	Bijambare	Tibija	Romanija	Han Pijesak
IDH	A <sub>1</sub>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,03	0	0	0
	A <sub>2</sub>	0,06	0,02	0,06	0,07	0	0,12	0,03	0,06	0,09	0,06	0,04	0,04	0,08
	A <sub>3</sub>	0,94	0,97	0,93	0,93	1	0,87	0,95	0,94	0,9	0,9	0,95	0,96	0,91
	A <sub>4</sub>	0	0,01	0,01	0	0	0,01	0,01	0	0,01	0,01	0	0	0,01
	A <sub>5</sub>	0	0	0	0	0	0	0,01	0	0	0	0,01	0	0
IDH	B <sub>1</sub>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,02	0,01	0	0,01
	B <sub>3</sub>	0,96	1	1	0,98	1	0,98	1	1	1	0,98	0,98	1	0,97
	B <sub>4</sub>	0,02	0	0	0	0	0,02	0	0	0	0	0	0	0,01
	B <sub>5</sub>	0,02	0	0	0,02	0	0	0	0	0	0	0,01	0	0,01
MDH	A <sub>1</sub>	0	0	0	0	0	0,01	0	0	0,01	0	0	0	0
	A <sub>2</sub>	1	1	1	1	1	0,99	1	1	0,99	1	1	1	1
MDH	B <sub>1</sub>	0	0	0	0	0	0	0	0,01	0,01	0	0	0	0
	B <sub>2</sub>	1	1	1	0,99	1	1	0,98	0,97	0,99	1	1	0,99	1
	B <sub>3</sub>	0	0	0	0,01	0	0	0,02	0,02	0	0	0	0,01	0
MDH	C <sub>2</sub>	0,06	0,04	0,04	0,05	0	0,05	0,07	0,04	0,07	0,03	0,02	0,07	0,09
	C <sub>3</sub>	0	0,02	0,01	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	C <sub>4</sub>	0,94	0,94	0,95	0,95	1	0,95	0,93	0,96	0,93	0,97	0,98	0,93	0,91
	C <sub>5</sub>	0,02	0,01	0	0	0,01	0	0	0,01	0	0	0	0	0
LAP	B <sub>1</sub>	0	0,03	0,01	0,01	0,05	0,01	0	0,01	0,02	0	0,02	0,03	0
	B <sub>2</sub>	0,19	0,12	0,24	0,26	0,02	0,26	0,18	0,21	0,16	0,17	0,20	0,24	0,13
	B <sub>3</sub>	0,7	0,79	0,73	0,68	0,92	0,71	0,76	0,76	0,81	0,81	0,67	0,7	0,78
	B <sub>4</sub>	0,01	0	0	0	0	0	0	0,01	0	0	0	0	0
	B <sub>5</sub>	0,08	0,05	0,02	0,05	0	0,02	0,06	0	0,01	0,02	0,11	0,03	0,09
	B <sub>6</sub>	0,08	0,05	0,02	0,05	0	0,02	0,06	0	0,01	0,02	0,11	0,03	0,09
GOT	A <sub>1</sub>	0,03	0,02	0,03	0,05	0	0	0,02	0,01	0,01	0	0,01	0	0
	A <sub>2</sub>	0,97	0,98	0,97	0,95	1	1	0,98	0,99	0,99	1	0,99	1	1
GOT	B <sub>1</sub>	0,04	0	0,02	0	0	0	0	0,01	0	0,02	0	0,01	0,02
	B <sub>2</sub>	0,96	1	0,98	1	0,99	0,96	0,99	0,99	1	0,95	1	0,99	0,98
	B <sub>3</sub>	0	0	0	0	0,01	0,04	0,01	0	0	0,03	0	0	0
GOT	C <sub>2</sub>	0,52	0,46	0,51	0,42	0,25	0,37	0,29	0,34	0,39	0,36	0,38	0,38	0,33
	C <sub>4</sub>	0,48	0,54	0,41	0,52	0,63	0,62	0,69	0,62	0,60	0,62	0,56	0,58	0,66
	C <sub>5</sub>	0	0	0,08	0,06	0,12	0,01	0,01	0,04	0,01	0,02	0,05	0,03	0
	C <sub>6</sub>	0	0	0	0	0	0	0,01	0	0	0	0,01	0,01	0,01

Tablica 9: Alelne frekvencije

Gen lokusi	Aleli	Grmeč	Preodac	Busije	Rastičevo	Vlašić	Bistrica	Igman – a	Igman – b	Zelengora	Bijambare	Tibija	Romanija	Han Pijesak
PGM	A <sub>1</sub>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,01	0	0
	A <sub>2</sub>	0,97	0,97	0,96	0,93	0,93	0,94	0,97	0,97	0,95	0,92	0,92	0,98	0,92
	A <sub>3</sub>	0,02	0,03	0,04	0,07	0,07	0,06	0,03	0,03	0,05	0,08	0,07	0,02	0,05
	A <sub>4</sub>	0,01	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,03
PGI	B <sub>1</sub>	0	0	0	0	0	0	0	0	0,01	0	0	0	0,01
	B <sub>2</sub>	0,25	0,31	0,31	0,29	0,09	0,37	0,38	0,33	0,23	0,29	0,25	0,28	0,32
	B <sub>3</sub>	0,75	0,69	0,69	0,71	0,91	0,63	0,62	0,37	0,76	0,71	0,75	0,72	0,67
GDH	A <sub>1</sub>	0,99	0,96	1	1	0,88	1	1	1	1	1	1	1	0,99
	A <sub>2</sub>	0,01	0,04	0	0	0,12	0	0	0	0	0	0	0	0,01
SKDH	A <sub>1</sub>	0	0,02	0,05	0,02	0	0,02	0,03	0	0	0,04	0,03	0,04	0
	A <sub>2</sub>	0	0	0,01	0,06	0	0,03	0,07	0,10	0,04	0,05	0,01	0,1	0,06
	A <sub>3</sub>	0,94	0,94	0,88	0,91	1	0,93	0,88	0,88	0,92	0,87	0,96	0,77	0,89
	A <sub>4</sub>	0,03	0	0,02	0	0	0,01	0	0	0,01	0	0	0,01	0,02
	A <sub>5</sub>	0,01	0	0	0,01	0	0	0	0	0	0	0	0,04	0
	A <sub>7</sub>	0,02	0,04	0,04	0	0	0,01	0,02	0,02	0,03	0,04	0	0,04	0,03
6PGDH	B <sub>1</sub>	0	0	0	0	0	0	0,01	0	0	0,01	0,01	0	0
	B <sub>2</sub>	0,55	0,7	0,61	0,63	0,64	0,66	0,67	0,71	0,69	0,63	0,64	0,64	0,58
	B <sub>3</sub>	0,01	0,01	0	0	0	0,02	0	0	0	0,04	0,01	0	0
	B <sub>5</sub>	0,43	0,29	0,39	0,37	0,36	0,32	0,32	0,28	0,3	0,32	0,34	0,36	0,42
6PGDH	B <sub>6</sub>	0,01	0	0	0	0	0	0,01	0,01	0,01	0	0	0	0
	C <sub>1</sub>	0,49	0,51	0,45	0,61	0,75	0,59	0,65	0,60	0,57	0,69	0,65	0,53	0,58
	C <sub>4</sub>	0	0,01	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
FEST	C <sub>5</sub>	0,51	0,48	0,55	0,39	0,25	0,41	0,35	0,40	0,43	0,31	0,35	0,47	0,42
	B <sup>1</sup>	0,01	0,01	0,04	0,02	0	0,06	0,02	0,07	0,07	0,03	0,06	0,07	0,02
	B <sub>2</sub>	0,96	0,97	0,93	0,95	0,93	0,93	0,94	0,90	0,93	0,94	0,92	0,93	0,95
	B <sub>3</sub>	0	0	0	0	0	0	0,01	0	0	0	0	0	0
MNR	B <sub>4</sub>	0,03	0,02	0,03	0,03	0,07	0,01	0,03	0,03	0	0,03	0,02	0	0,03
	A <sub>1</sub>	0	0	0	0,01	0	0	0	0	0	0	0	0	0,01
	A <sub>2</sub>	0,37	0,37	0,48	0,41	0,32	0,33	0,4	0,40	0,33	0,32	0,27	0,42	0,34
	A <sub>3</sub>	0,62	0,63	0,52	0,56	0,68	0,66	0,6	0,57	0,66	0,65	0,67	0,57	0,64
MNR	A <sub>4</sub>	0,01	0	0	0,02	0	0,01	0	0,03	0,01	0,03	0,06	0,01	0,01
	C <sub>1</sub>	0,01	0,01	0,02	0,02	0	0,02	0	0	0,01	0,02	0	0	0,03
	C <sub>2</sub>	0,95	0,99	0,94	0,98	0,99	0,91	0,96	0,90	0,92	0,96	1	0,90	0,87
ACO	C <sub>3</sub>	0,04	0	0,04	0	0,01	0,07	0,04	0,10	0,07	0,02	0	0,10	0,10
	A <sub>1</sub>	0,26	0,36	0,34	0,3	0,28	0,31	0,3	0,27	0,29	0,31	0,37	0,29	0,24
	A <sub>2</sub>	0,74	0,63	0,66	0,69	0,72	0,68	0,67	0,73	0,71	0,69	0,62	0,71	0,75
6PDH	A <sub>3</sub>	0	0,01	0	0,01	0	0,01	0,03	0	0	0	0,01	0	0,01
	A <sub>1</sub>	0,01	0	0	0,02	0	0,01	0	0,04	0,02	0,02	0	0	0,02
	A <sub>2</sub>	0,93	0,93	0,94	0,92	0,77	0,96	0,97	0,90	0,90	0,95	0,96	0,92	0,95
	A <sub>3</sub>	0,06	0,07	0,06	0,02	0,23	0,03	0,02	0,06	0,08	0,02	0,04	0,07	0,03
A <sub>4</sub>	0	0,01	0	0,04	0	0	0,01	0	0	0,01	0	0,01	0	

### Gen lokus *Idh-A*

Ovaj gen lokus pokazuje monomorfizam u populaciji Vlašić gdje je registriran samo alel  $A_3$ , dok su ostale populacije manje-više polimorfne. Interesantna je pojava rijetkog alela  $A_3$  u populacijama Bijambare te alela  $A_5$  u populacijama Igman – A i Tibija. Ovi aleli u kontroli podrijetla mogu predstavljati ključne biljege, dok je od druga tri alela čest  $A_4$ , ali je u populacijama zastupljen u malom broju. Aleli  $A_2$  i  $A_3$  su prevladavajući (Tablica 9, Slika 32). Inače, ovaj gen lokus može poslužiti za razdvajanje populacija mrazišnog tipa od normalnog, što je vidljivo na primjeru populacija s planine Igman.



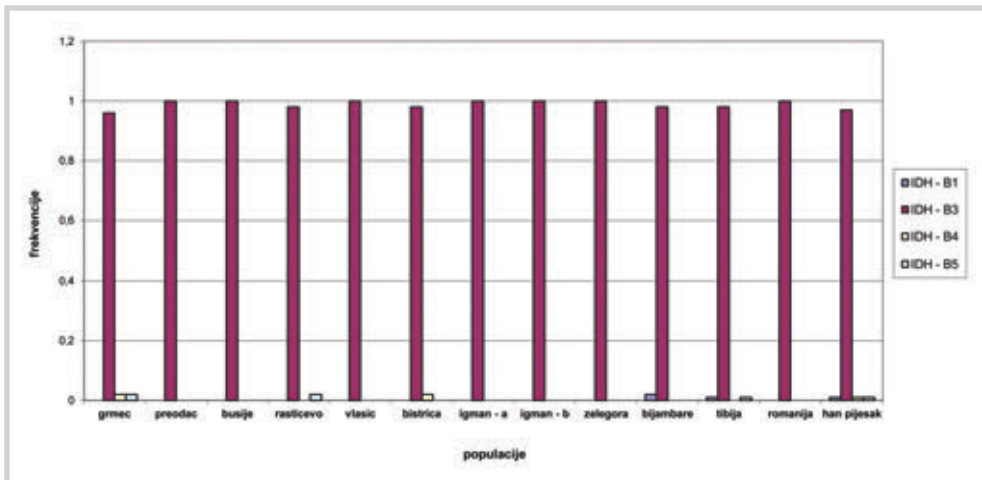
Slika 32. Frekvencija alela gen lokusa *Idh-A*



Slika 33. Zimogram enzimskog sustava *Idh*

### Gen lokus *Idh-B*

Gen lokus *Idh-B* pokazuje monomorfizam u sedam populacija, a u šest je registriran polimorfizam. Zapadne, sa izuzetkom Grmeča, centralne i južne populacije su monomorfne, dok istočne, sa izuzetkom Romanije, pokazuju polimorfizam. Ipak, to je mali polimorfizam te je vrlo vjerojatno u pitanju pojavljivanje rijetkih alela koji mogu predstavljati odlične biljege za identifikaciju populacija. Najveće frekvencije pojavljivanja ima alel  $B_3$ .  $B_1$  imamo samo u istočnim populacijama (Tablica 9, Slika 34).



Slika 34. Frekvencija alela gen lokusa *Idh - B*

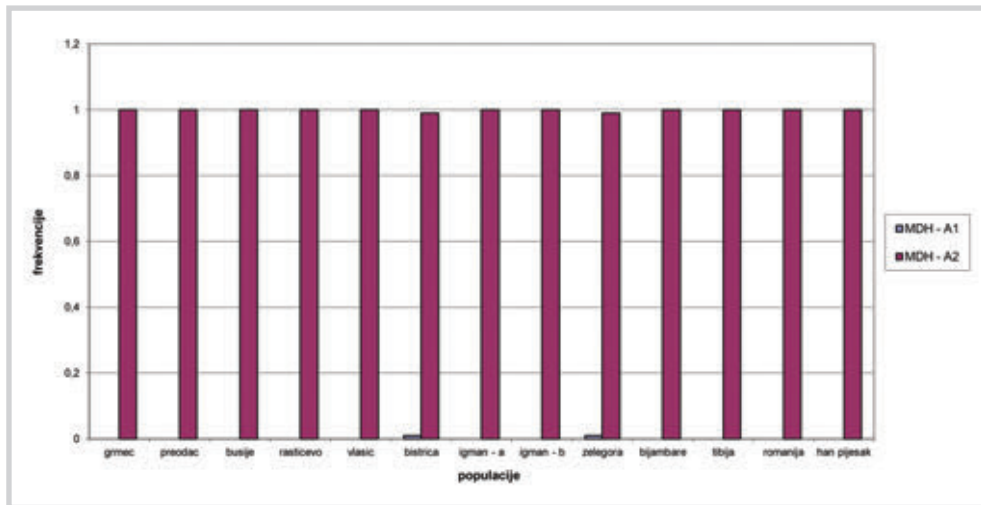
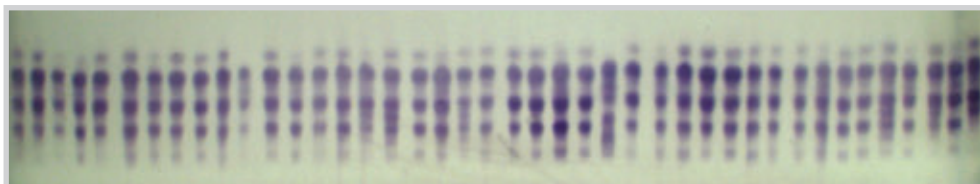
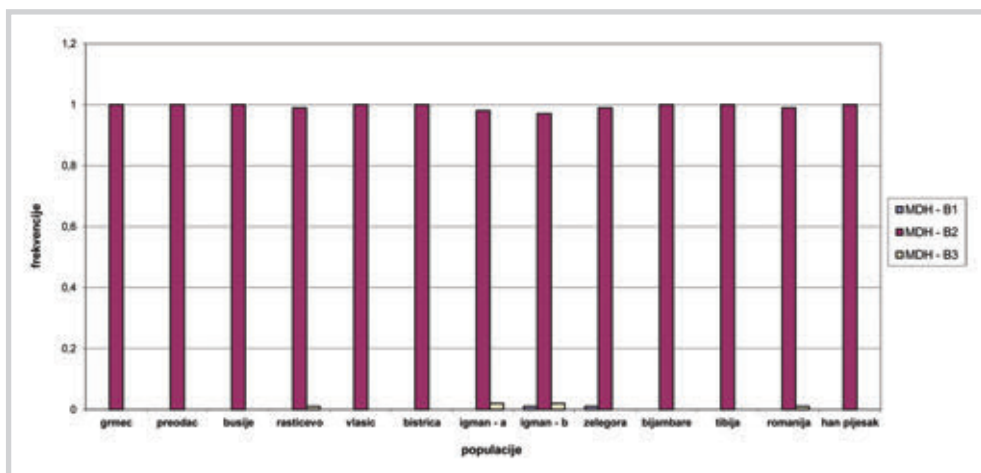
### Gen lokus *Mdh-A*

Oval lokus pokazuje najveći monomorfizam. Samo u dvije populacije, Bistrice i Zelengora, imamo pojavu rijetkog alela  $A_1$  koji može biti osnovni biljeg za identifikaciju te dvije populacije. Inače, za sve populacije imamo potpunu dominantnost alela  $A_2$  (Tablica 9, Slika 35).

### Gen lokus *Mdh-B*

Za ovaj gen lokus možemo reći da se ponaša kao i prethodni. U tri zapadne populacije prisutan je monomorfizam, ali ga nalazimo i u dvije centralne te u tri istočne. U ostalim populacijama je registrirana pojava rijetkog alela  $B_1$  u populacijama Igman - B i Zelengora, te

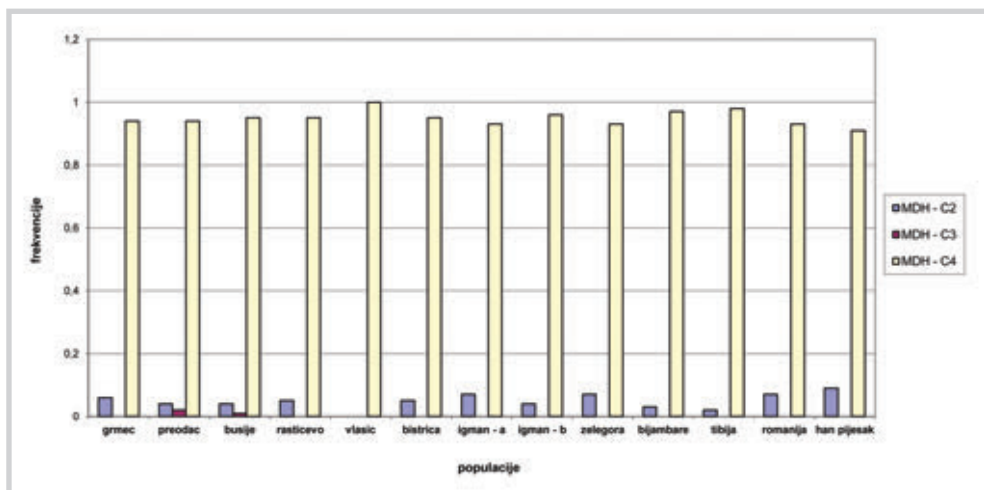


Slika 35. Frekvencija alela gen lokusa *Mdh-A*Slika 36. Zimogram enzimskog sustava *Mdh*Slika 37. Frekvencija alela gen lokusa *Mdh-B*

alela  $B_3$  u četiri populacije (Tablica 9, Slika 37). Pojava rijetkih alela omogućava nam vrlo jednostavnu identifikaciju populacija, kao i razdvajanje populacija mrazišnog tipa od normalnog s planine Igman.

### Gen lokus *Mdh-C*

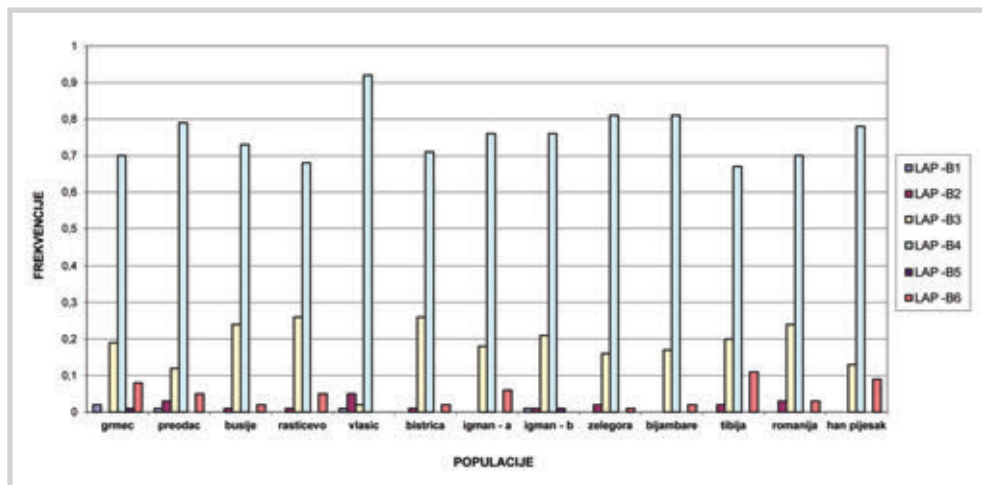
Kod gen lokusa *Mdh-C* monomorfizam je prisutan samo u populaciji Vlašić te pojava alela  $A_2$  u populacijama zapadne Bosne i ovaj alel predstavlja vezu sa središnjom Europom. Tako ovaj gen lokus pokazuje pravi polimorfizam u devet populacija, što je vidljivo iz Tablice 9 i Slike 38.



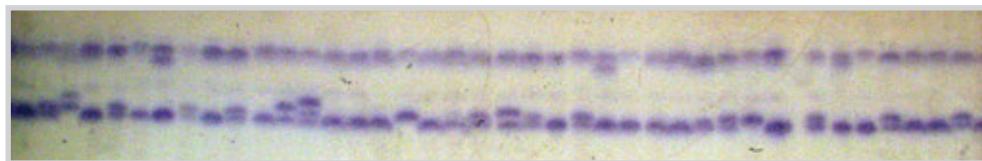
Slika 38. Frekvencija alela gen lokusa *Mdh-C*

### Gen lokus *Lap-B*

Kod ovog gen lokusa registrirali smo šest alela u populacijama Bosne i Hercegovine, ali nijedna od populacija ne sadrži sve alele. Od njih je najrjeđi alel  $B_5$  koji se javlja u populacijama Grmeč i Igman – B, a koje su mrazišnog tipa te ovaj alel može indicirati ta staništa. Najviše su zastupljeni aleli  $B_3$  i  $B_4$ , dok su  $B_1$  i  $B_2$  manje zastupljeni (Tablica 9, Slika 39 i 40).



Slika 39. Frekvencija alela gen lokusa *Lap-B*



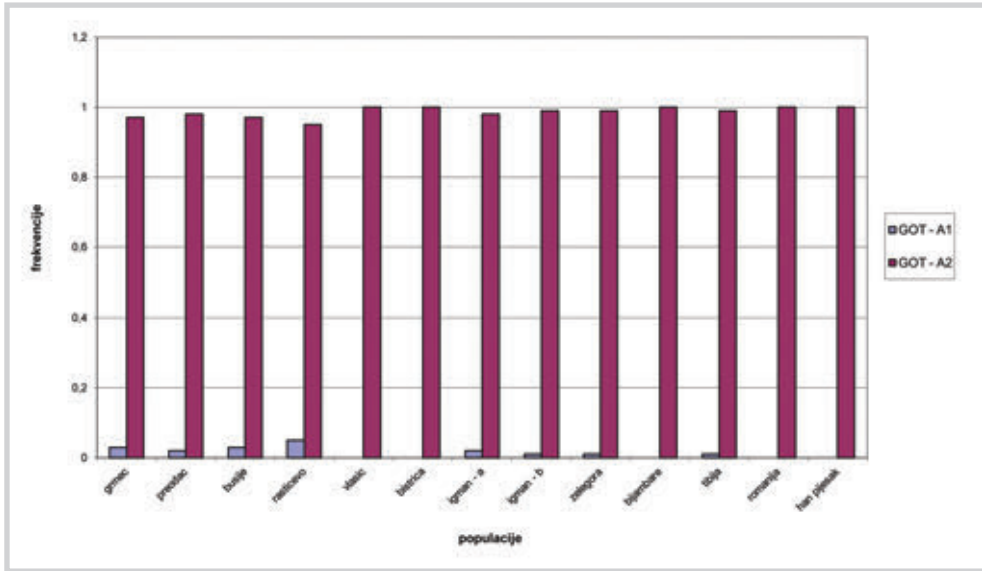
Slika 40. Zimogram enzimskog sustava *Lap*

### Gen lokus *Got-A*

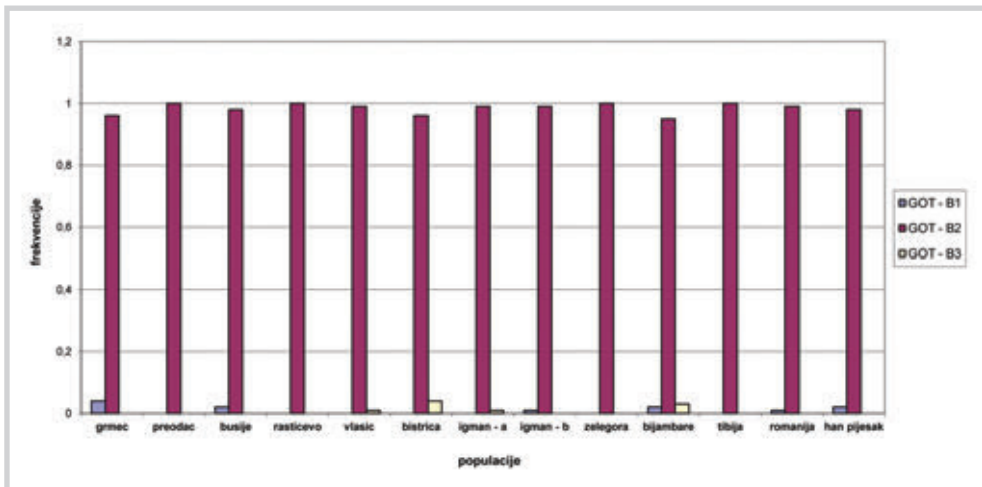
Kod gen lokusa *Got-A* registrirana su samo dva alela te mala polimorfnost kod osam populacija dok je pet populacija monomorfno. Inače je interesantno da je alel A<sub>1</sub> rijedak u populacijama Bosne i Hercegovine (Tablica 9, Slika 41).

### Gen lokus *Got-B*

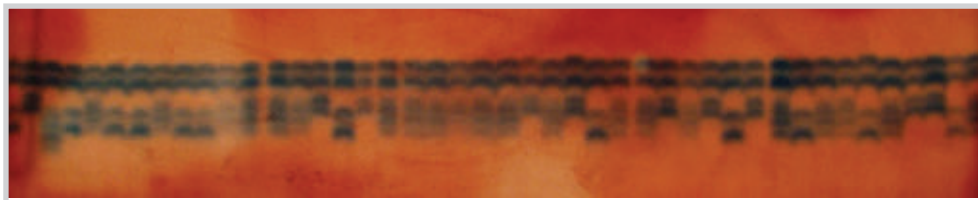
Za ovaj gen lokus svojstvena su tri alela, s tim da je alel B<sub>3</sub> rijedak i ima ga u četiri centralne populacije. Također, četiri populacije za ovaj gen lokus pokazuju monomorfizam, a inače polimorfizam je jako slab zbog niskih frekvencija alela B<sub>1</sub> i B<sub>3</sub> (Tablica 9, Slika 42). Inače, ovaj gen lokus može poslužiti za razdvajanje populacija mrazišnog tipa od normalnog, što je vidljivo na primjeru populacija s planine Igman.



Slika 41. Frekvencija alela gen lokusa *Got-A*



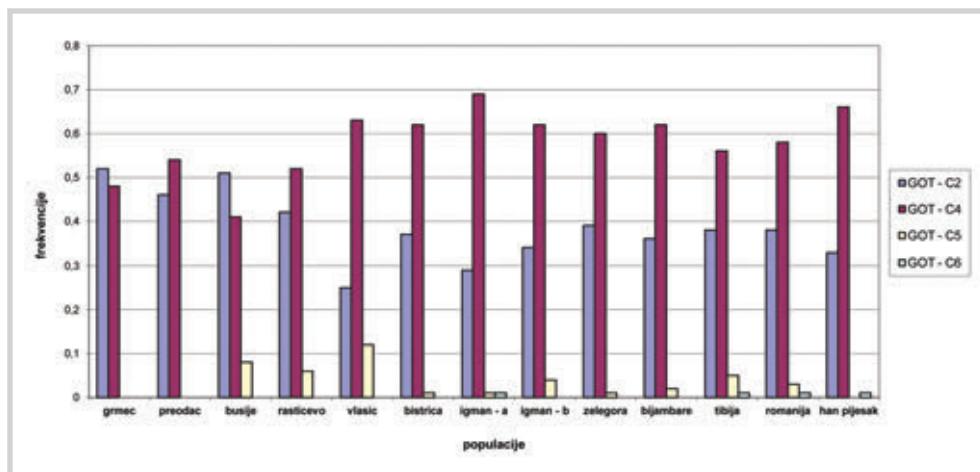
Slika 42. Frekvencija alela gen lokusa *Got-B*



Slika 43. Zimogram enzimskog sustava *Got*

### Gen lokus *Got-C*

Kod ovog gen lokusa registrirali smo četiri alela. Alel  $C_6$  je vrlo rijedak i javlja se samo u istočnim populacijama, što predstavlja osnovno svojstvo te četiri populacije, dok izostaje u zapadnim populacijama. Inače, u dvije zapadne populacije, Grmeč i Preodac, pojavljuju se samo dva alela kao njihovo osnovno svojstvo (Tablica 9, Slika 44). Također, za ovo svojstvo se može primijetiti klinalna varijabilnost, što treba uvažiti kod distribucije sjemena.

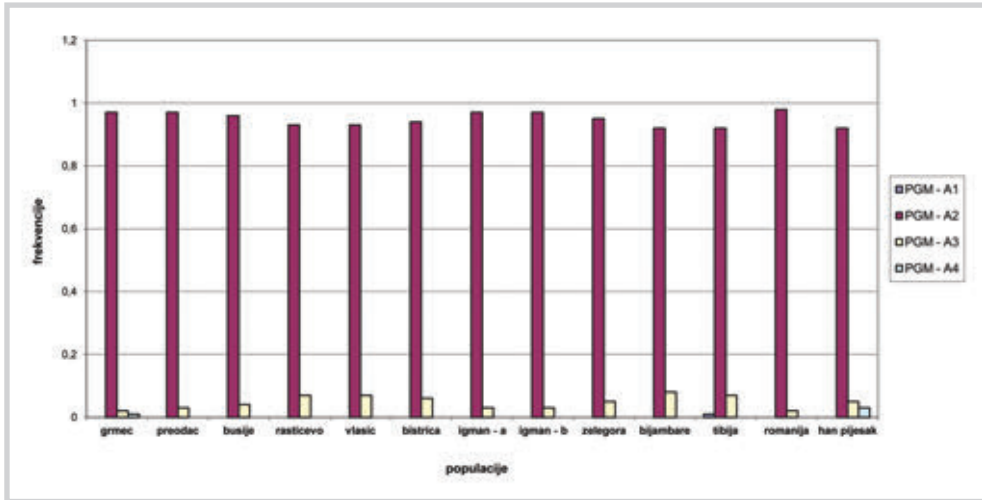
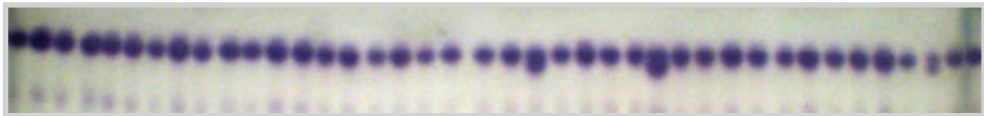


Slika 44. Frekvencije alela gen lokusa *Got-C*

### Gen lokus *Pgm-A*

Istražujući ovaj gen lokus našli smo četiri alela u Bosni i Hercegovini, ali su dva rijetka. Posebno je rijedak alel  $A_1$  koji je registriran samo u populaciji Tibija, dok je alel  $A_4$  registriran u populacijama Grmeč i Han Pijesak. Tako ova dva alela mogu biti osnovni biljezi ovih populacija.



Slika 45. Frekvencije alela gen lokusa *Pgm-A*Slika 46. Zimogram enzimskog sustava *Pgm*

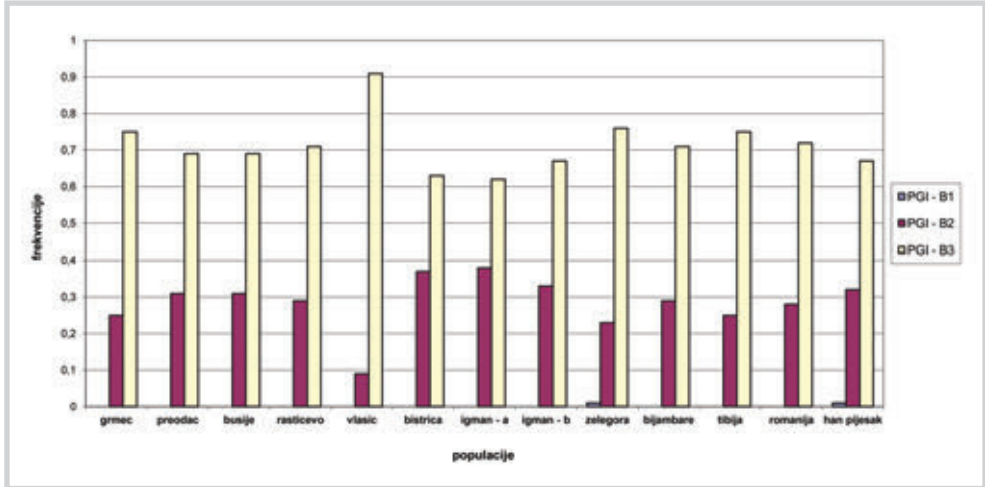
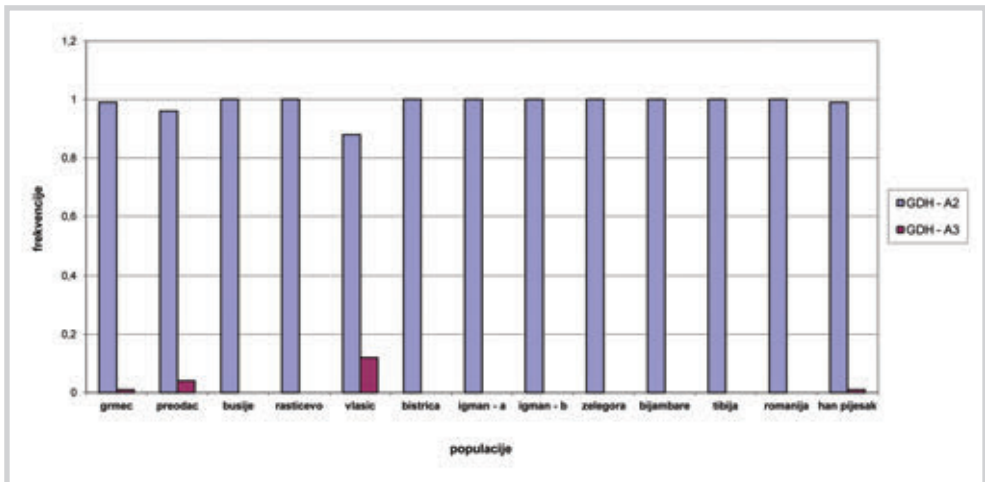
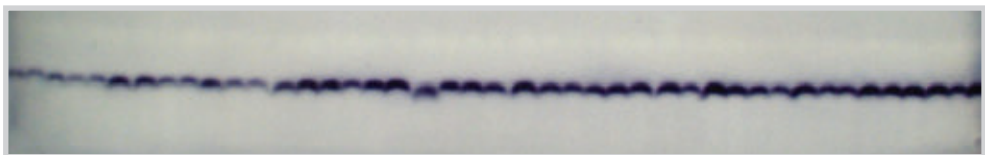
Od druga dva alela  $A_2$  ima veću učestalost, a i polimorfizam je relativno mali (Tablica 9, Slika 45).

### Gen lokus *Pgi-B*

Ovaj gen lokus pokazuje visoki polimorfizam, s visokim frekvencijama alela  $B_2$  i  $B_3$ , dok je alel  $B_1$  jako rijedak i registriran je samo u istočnim populacijama, Zelengora i Han Pijesak (Tablica 9, Slika 47). Također je evidentna visoka frekvencija alela  $B_3$  u populaciji Vlašić.

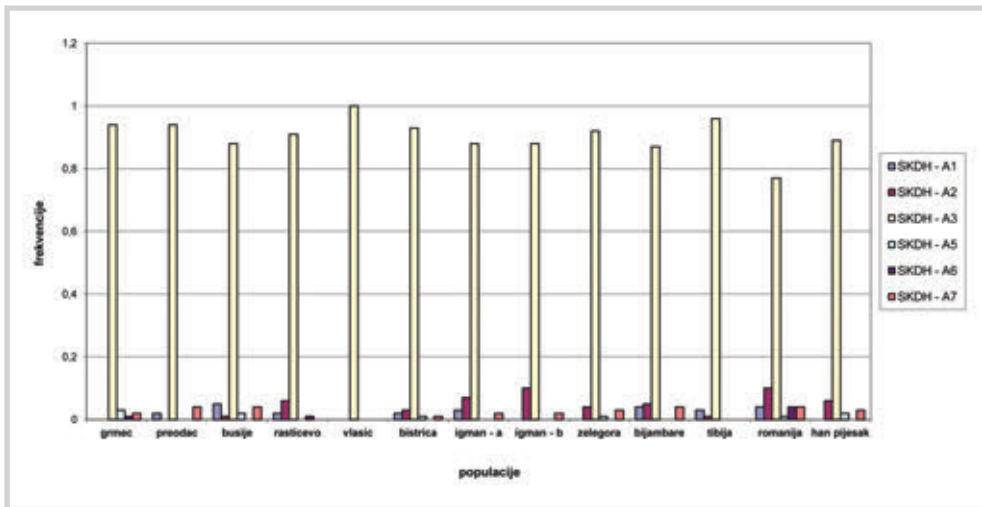
### Gen lokus *Gdh-A*

*Gdh-A* gen lokus pokazuje monomorfizam u devet populacija, dok u četiri imamo pojavu rijetkog alela  $A_3$  koji je prisutan u krajnje zapadnim i istočnim populacijama. Ipak, vrlo interesantna je frekvencija alela u populaciji Vlašić, što upućuje na moguću neautohtonost ove populacije (Tablica 9, Slika 48).

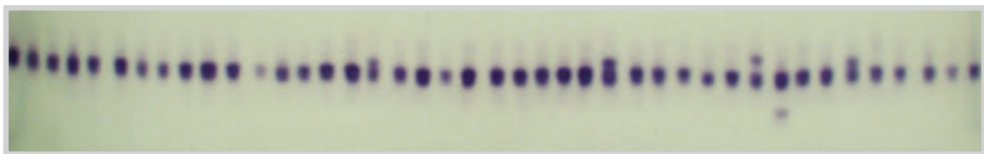
Slika 47. Frekvencije alela gen lokusa *Pgi-B*Slika 48. Frekvencije alela gen lokusa *Gdh-A*Slika 49. Zimogram enzimskog sustava *Gdh*

### Gen lokus *Skdh-A*

Kod ovog gen lokusa registrirali smo sedam alela, ali populacija Vlašić pokazuje monomorfnost. Najveće frekvencije pokazuje alel  $A_3$  u svim populacijama, a najmanja zastupljenost je alela  $A_6$  (Tablica 9, Slika 50). Frekvencije pojavljivanja alela u ovom gen lokusu mogu poslužiti za identificiranje populacija, posebno pojavljivanje rijetkih alela. Alel  $A_1$  može poslužiti za razdvajanje populacija mrazišnog tipa od normalnog, što je vidljivo na primjeru populacija smreke s planine Igman.



Slika 50. Frekvencije alela gen lokusa *Skdh-A*

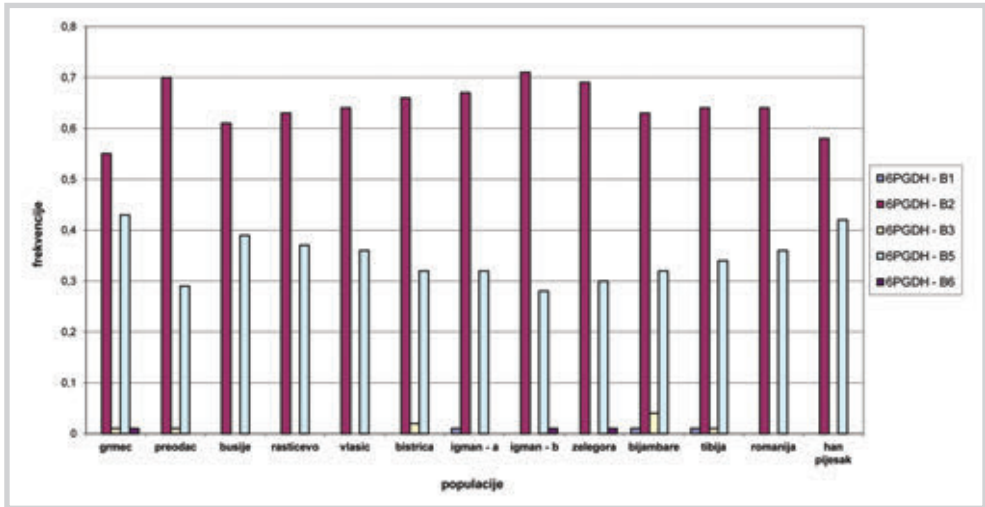


Slika 51. Zimogram enzimskog sustava *Skdh-A*

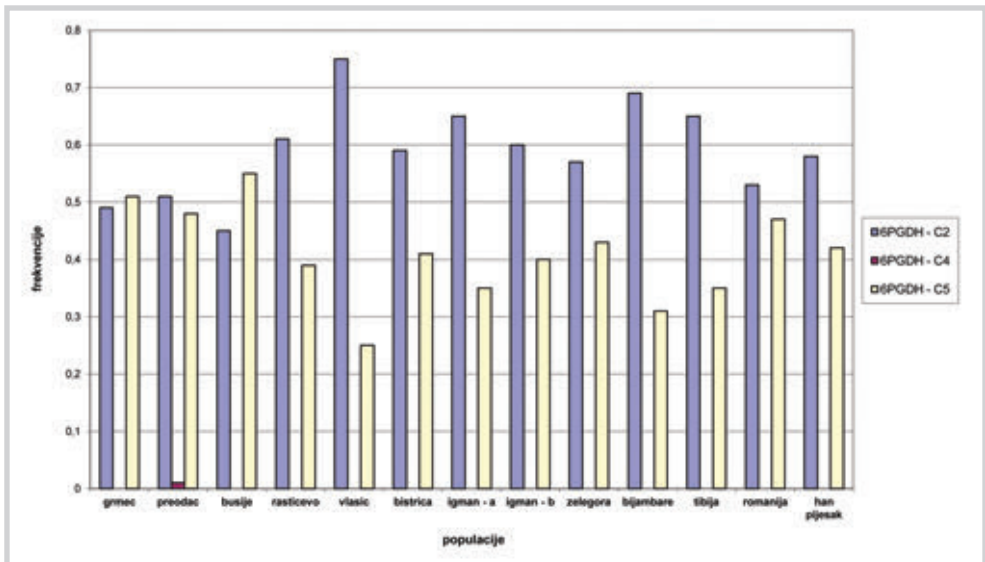
### Gen lokus *6Pgdh-B*

U ovom gen lokusu smo registrirali pet alela, s tim da je frekvencija alela  $B_1$  i  $B_6$  jako mala i oni se pojavljuju u po tri populacije, Igman – A, Bijambare, Tibija, odnosno Grmeč, Igman – B, Zelengora. Najveću frekvenciju ima alel  $B_1$ , a slijedi ga alel  $B_5$ , dok su ostali slabije

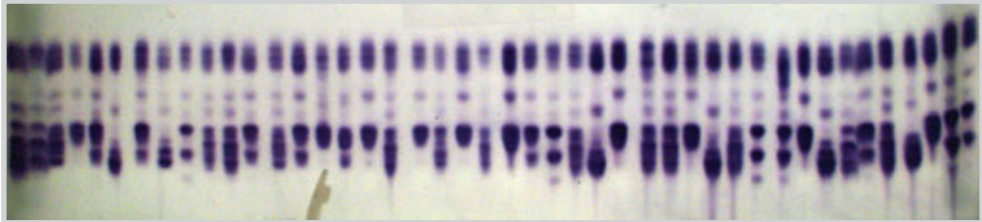
zastupljeni. Inače, ovaj gen lokus može poslužiti za razdvajanje populacija mrazišnog tipa od normalnog, što je vidljivo na primjeru populacija s planine Igman kod pojave alela B<sub>1</sub> i B<sub>6</sub> (Tablica 9, Slika 52).



Slika 52. Frekvencije alela gen lokusa *6Pgdh-B*



Slika 53. Frekvencije alela gen lokusa *6Pgdh-C*

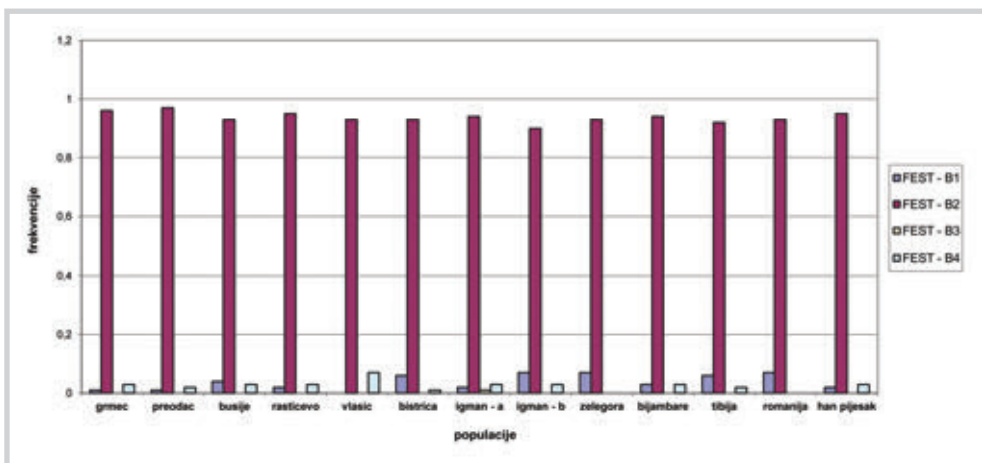
Slika 54. Zimogram enzimskog sustava *6Pgdh*

### Gen lokus *6Pgdh-C*

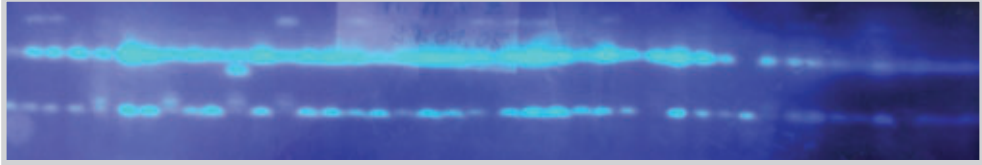
Ovaj gen lokus ima pojavu jednog jako rijetkog alela  $C_4$  u populaciji Preodac iz zapadne Bosne, dok izostaje u drugim populacijama. Inače, u svim populacijama je prisutan veliki polimorfizam s visokim frekvencijama alela  $C_2$  i  $C_5$ . Tako svojstvo pojavljivanja alela  $C_4$  može biti značajan biljeg za populaciju Preodac kod moguće identifikacije populacija (Tablica 9, Slika 53). Frekvencija pojavljivanja alela  $C_2$  i  $C_5$  može poslužiti za razdvajanje mrazišnog od normalnog tipa smreke na planini Igman.

### Gen lokus *Fest-B*

Kod ovog gen lokusa su registrirana četiri alela, s tim da je alel  $B_3$  prisutan samo u populaciji Igman – A i predstavlja pravu rijetkost te

Slika 55. Frekvencije alela gen lokusa *Fest-B*



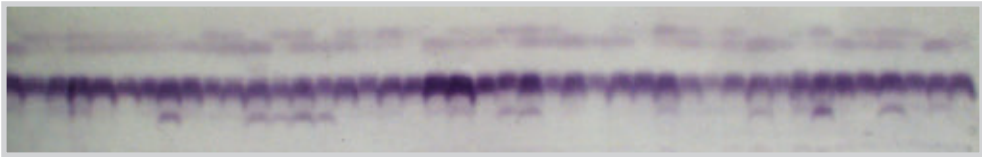


Slika 56. Zimogram enzimskog sustava *Fest*

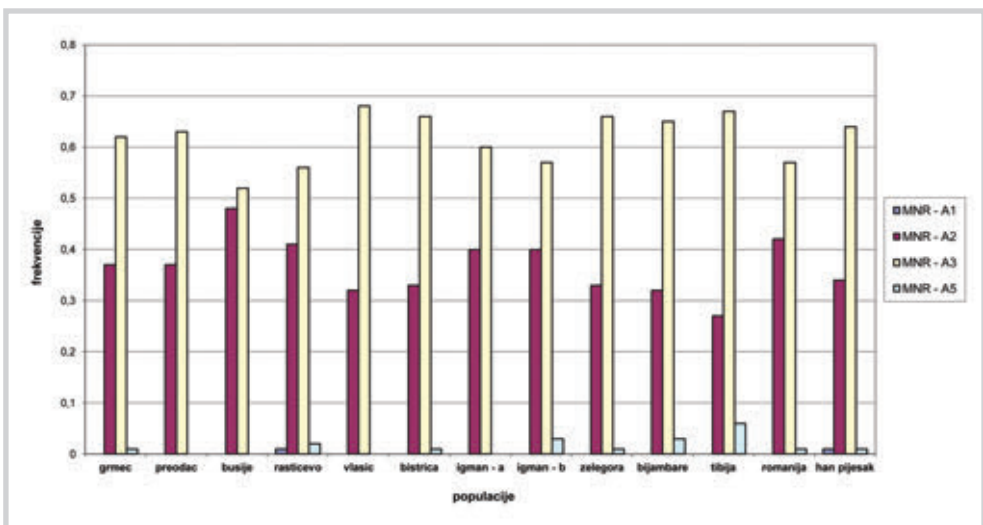
može poslužiti kao biljeg ove populacije. Također i aleli  $B_1$  i  $B_4$  pridolaze u malim frekvencijama, dok je alel  $B_2$  najviše zastupljen u svim populacijama te stoga imamo mali polimorfizam (Tablica 9, Slika 55).

#### Gen lokus *Mnr-A*

Kod ovog gen lokusa imamo rijetki alel  $A_1$  koji smo registrirali u populacijama Rastićevo i Han Pijesak, dok alel  $A_5$  nije registriran u četiri



Slika 57. Zimogram enzimskog sustava *Mnr*

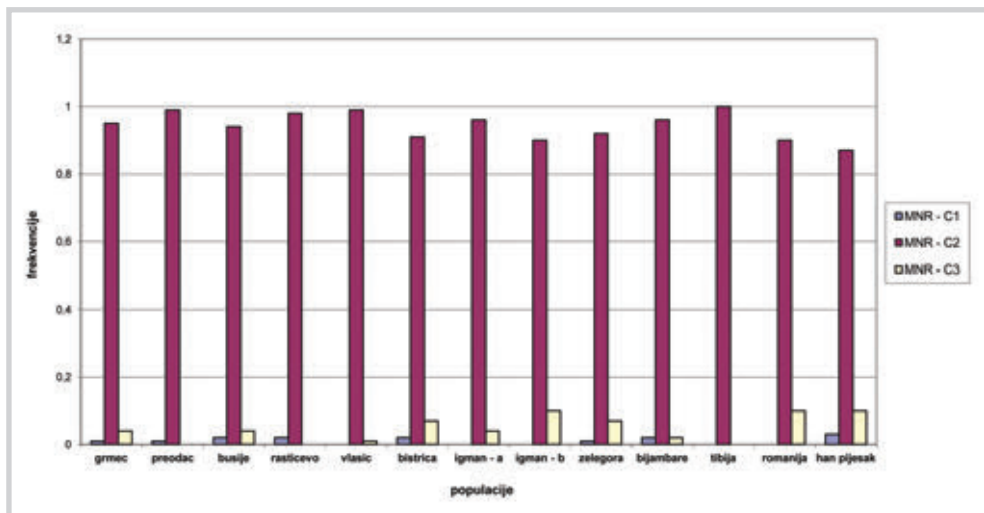


Slika 58. Frekvencije alela gen lokusa *Mnr-A*

populacije. S obzirom na pojavljivanje alela  $A_5$ , mogao bi poslužiti za razdvajanje populacija mrazišnog tipa od normalnog, što je vidljivo na primjeru populacija s planine Igman. Najveću frekvenciju pojavljivanja ima alel  $A_3$ , a u populacijama je prisutan veliki polimorfizam (Tablica 9, Slika 58).

### Gen lokus *Mnr-C*

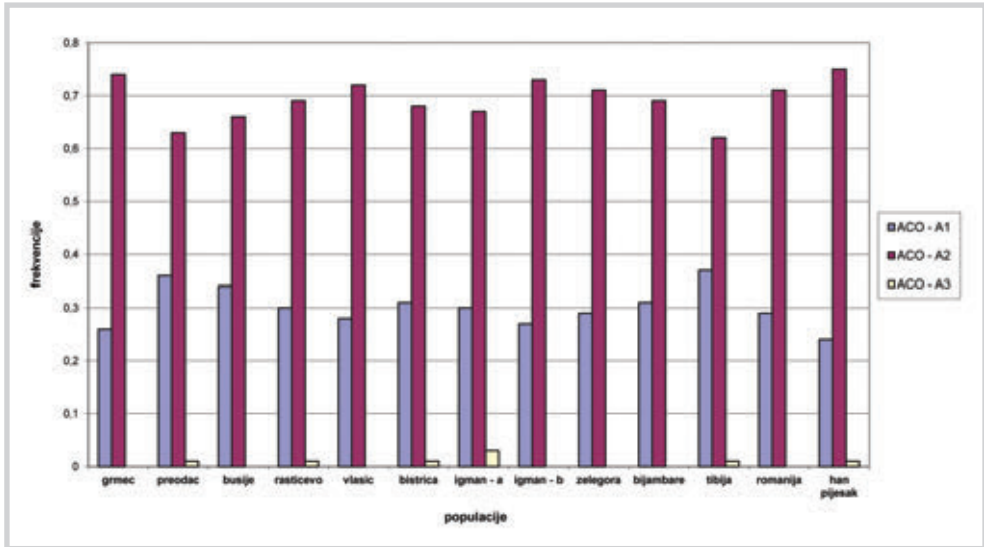
Ovaj gen lokus pokazuje monomorfizam u populaciji Tibija, dok u drugim pokazuje polimorfizam. Najveću frekvenciju ima alel  $C_2$ , dok druga dva alela imaju manju zastupljenost (Tablica 9, Slika 59).



Slika 59. Frekvencije alela gen lokusa *Mnr-C*

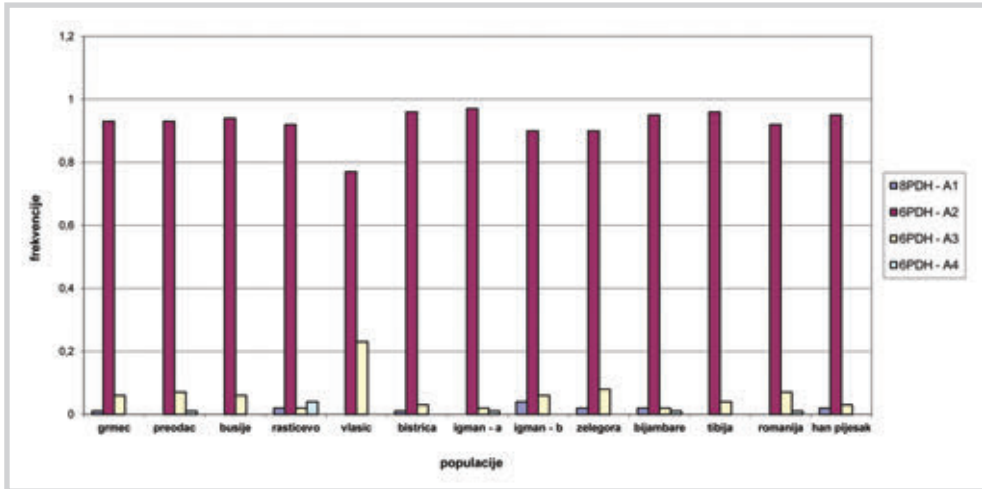
### Gen lokus *Aco-A*

Ovaj gen lokus pokazuje veliki polimorfizam s pojavom tri alela, s tim da je alel  $A_3$  prilično rijedak i javlja se u šest populacija. I ovaj gen lokus može poslužiti za razdvajanje populacija mrazišnog tipa od normalnog (Tablica 9, Slika 60).

Slika 6o. Frekvencije alela gen lokusa *Aco-A*Slika 61. Zimogram enzimskog sustava *Aco*

### Gen lokus *6Pdh-A*

Ovaj gen lokus ima relativno malu polimorfnost s pojavom četiri alela. Dva od njih su rijetka,  $A_1$  i  $A_4$ , te mogu poslužiti kao biljezi za određene populacije. Određeni aleli i njihovo pojavljivanje u ovom gen lokusu mogu poslužiti za razdvajanje populacija mrazišnog tipa od normalnog (Tablica 9, Slika 62). Ovdje su interesantni aleli  $A_2$  i  $A_3$  u populaciji Vlašić koji znatno odstupaju te ukazuju na sasvim drugačije podrijetlo populacije.



Slika 62. Frekvencije alela gen lokusa *6Pdh-A*



Slika 63. Otvoreni češeri smreke

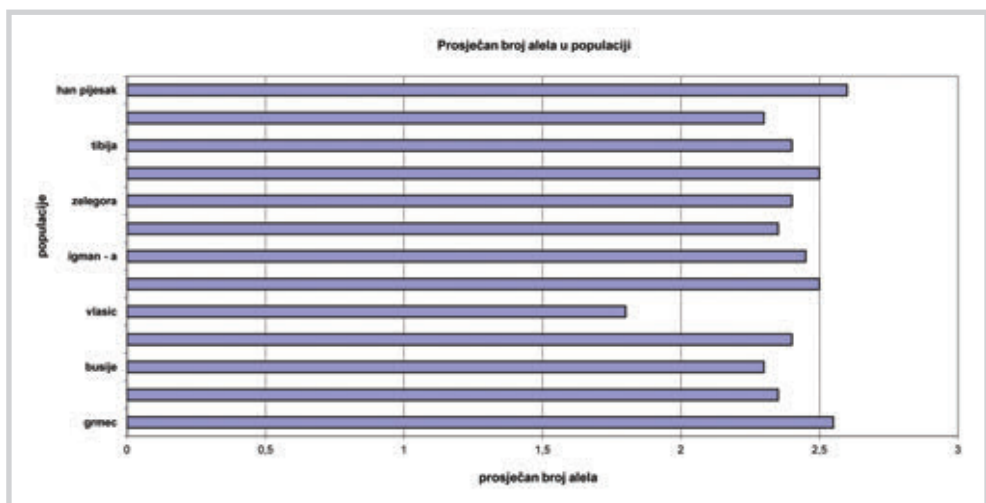
## 2. Genetska raznolikost u populacijama

Kada se govori o genetičkoj raznovrsnosti, obično se misli na varijabilnost nekih svojstava u populaciji, odnosno u populacijama koje su izražene u određenim frekvencijama različitih genetskih svojstava unutar populacije ili između populacija (Gregorius 1978).

### 2.1. Raznolikost alela

Radi ocjene genetske raznolikosti najprije se u svim populacijama izračunava srednji broj alela po lokusu (A/L) te utvrđuju razlike među populacijama. To su svojstvo istraživali Hamrick i Godt (1990) u različitih biljnih organizama i ustanovili da prosječna veličina za biljni svijet iznosi oko 1,7, za dvosupnice 1,46 (za 74 vrste), a za četinjake 2,29 (za 20 vrsta). Prema Gregoriusu (1980, 1983), na to svojstvo utječe i broj individua koje su uzete slučajnim izborom. Tako se prema tom autoru točno ocjenjuju samo aleli s frekvencijom većom od 5,6 % i pri prihvaćenoj vjerojatnosti od 5 %. Iz toga proizlazi da bi za postizanje veće točnosti trebalo povećavati radni uzorak.

U ovom istraživanju dobivena je vrijednost od 1,8 do 2,6 (Tablica 10, Slika 64). Najveću vrijednost ima populacija Han Pijeska u istočnoj Bosni, a najmanji broj alela po lokusu nalazimo u populaciji Vlačić koja je velika, ali vjerojatno umjetnog podrijetla.

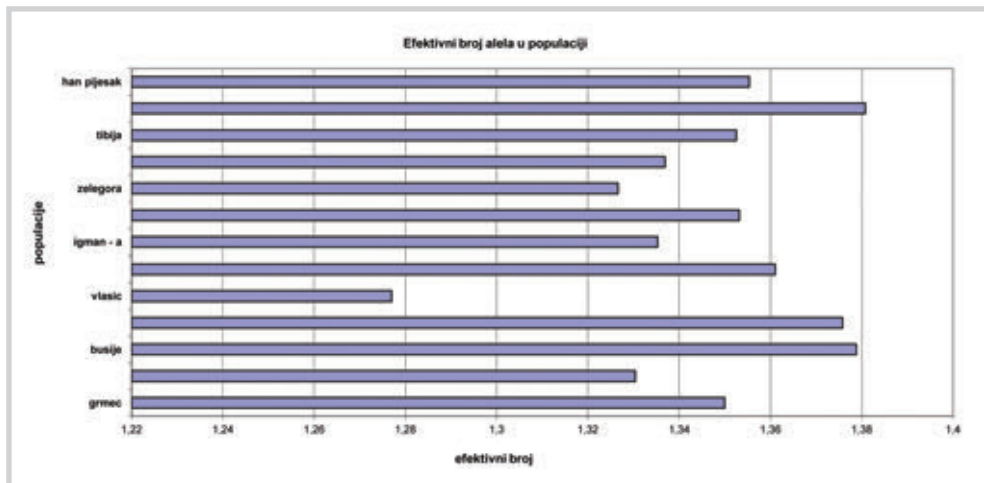


Slika 64. Prosječan broj alela u populaciji



Prosječan broj alela u svim istraživanim populacijama u Bosni i Hercegovini je 3,7, a interesantno je da njegova veličina nadmašuje sve veličine populacija, što je jedan od pokazatelja velike varijabilnosti među populacijama i velikog diverziteta u centralnim Dinarskim Alpama.

Uporabom efektivnog broja alela po lokusu ( $N_e$ ), (Crow i Kimura 1970), u kojem se svaki od alela "mjeri" po funkciji svoje učestalosti, veličina  $N_e$  postaje jednaka u usporedbi s homozigotima svakog lokusa te je  $N_e = 1/1 - H_e$ .



Slika 65. Efektivni broj alela u populaciji

Najveći efektivni broj ima populacija Romanija, a najmanji je kod populacije Vlašić te je odnos nešto izmijenjen u odnosu na alelne vrijednosti. Prosječan efektivni broj alela za istraživane populacije iz Bosne i Hercegovine iznosi 1,3522 (Slika 65).

## 2.2. Raznolikost genotipova

Uz srednji broj alela po lokusu služi za prikazivanje raznolikosti unutar populacija, kao i između populacija, i srednji broj genotipova po lokusu ( $G/L$ ). U usporedbi s alelskom raznolikošću, mora se obratiti pažnja na to da je broj i količina mogućih genotipova ( $G_m$ ) veći, a time i broj mogućih klasa nego kod alela. To ima smisla ako su posrijedi rijetki genotipovi (aleli). S obzirom na to da je broj realiziranih genotipova u

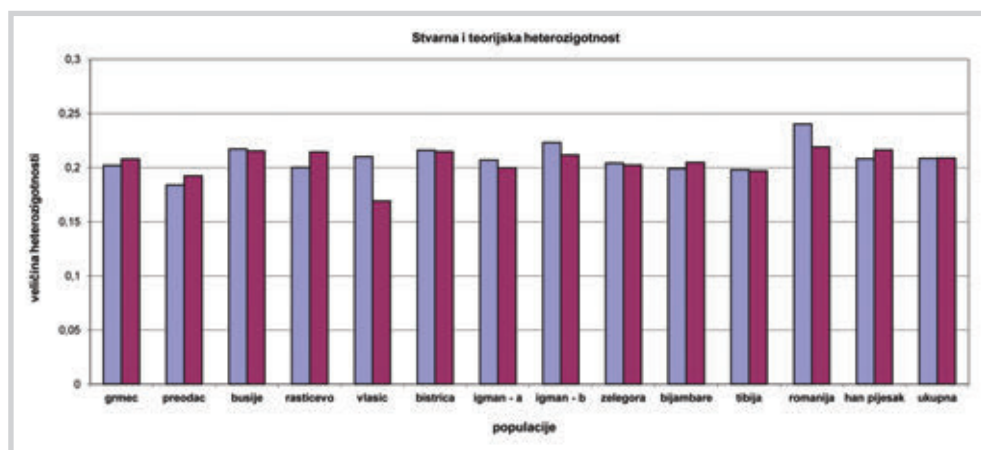
jednoj populaciji stvarno veći od broja alela, to pri ocjeni genotipske raznolikosti u odnosu prema alelnoj raznolikosti ima više pogrešaka (Gregorius 1980, 1983; Hattemer i sur. 1982).

**Tablica 10.** Prosječan broj alela u lokusu, postotak polimornih lokusa, stvarna heterozigotnost ( $H_{st}$ ) i teoretska heterozigotnost ( $H_{te}$ )

Populacija	Prosječan broj alela u lokusu A/L	Efektivni broj alela u populaciji	Stvarna heterozigotnost $H_{st}$	Teoretska heterozigotnost $H_{te}$
Grmeč	2,55	1,3500	0,202	0,2077
Preodac	2,35	1,3304	0,184	0,1923
Busije	2,30	1,3788	0,217	0,2152
Rastičevo	2,40	1,3758	0,200	0,2143
Vlašić	1,80	1,2770	0,210	0,1690
Bistrica	2,50	1,3611	0,216	0,2148
Igman - A	2,45	1,3353	0,207	0,1997
Igman - B	2,35	1,3532	0,223	0,2117
Zelengora	2,40	1,3266	0,204	0,2023
Bijambare	2,50	1,3369	0,199	0,2047
Tibija	2,40	1,3525	0,198	0,1971
Romanija	2,30	1,3808	0,240	0,2189
Han Pijesak	2,60	1,3554	0,208	0,2162

### 2.3. Heterozigotna raznolikost

Vrlo je važno mjerilo genetske raznolikosti u populaciji heterozigotnost koja zapravo označava broj heterozigota u populaciji.



Slika 66. Stvarna ( $H_{st}$ ) i teoretska ( $H_{te}$ ) heterozigotnost u istraživanim populacijama

Prema Borojeviću (1985), heterozigotnost populacije izračuna se tako da se najprije odredi frekvencija heterozigotnih individua na svakom lokusu, a zatim se izračuna prosjek za sve lokuse.

Prema Larsenu (1986a i b), Bergmannu i sur.(1990) te Silvertownu i Doustu (1995), velike klimatske promjene u središnjoj Europi uvjetuju jaki selekcijski pritisak, zatim industrijska zagađenja, prisutni genetski drift kojemu su bile izložene pribježišne populacije prije nego što su se selile na sjever i njihove različitosti koje su nastale na seobnom putu. Osim toga, na heterozigotnost populacija uvelike utječe i tip gospodarenja smrekom u određenim područjima tijekom vremena, što je usmjeravalo raznolikost u ovom ili onom smjeru.

Teoretska heterozigotnost pokazuje nam veličinu heterozigotnosti koja bi trebala biti ako je populacija u stanju ravnoteže (ekvilibrijuma) prema Hardy-Weinbergovu zakonu. Inače, teoretske heterozigotnosti ponašaju se sukladno stvarnim, s tim što su u nekim gen lokusima veće od stvarnih i obrnuto (Tablica 10, Slika 66), u ovisnosti od stanja u kojem se nalazi populacija, odnosno od selekcijskih procesa koji vladaju u njoj. Tako sve razlike koje se registriraju pokazuju odstupanje stvarnog stanja od stanja ravnoteže.

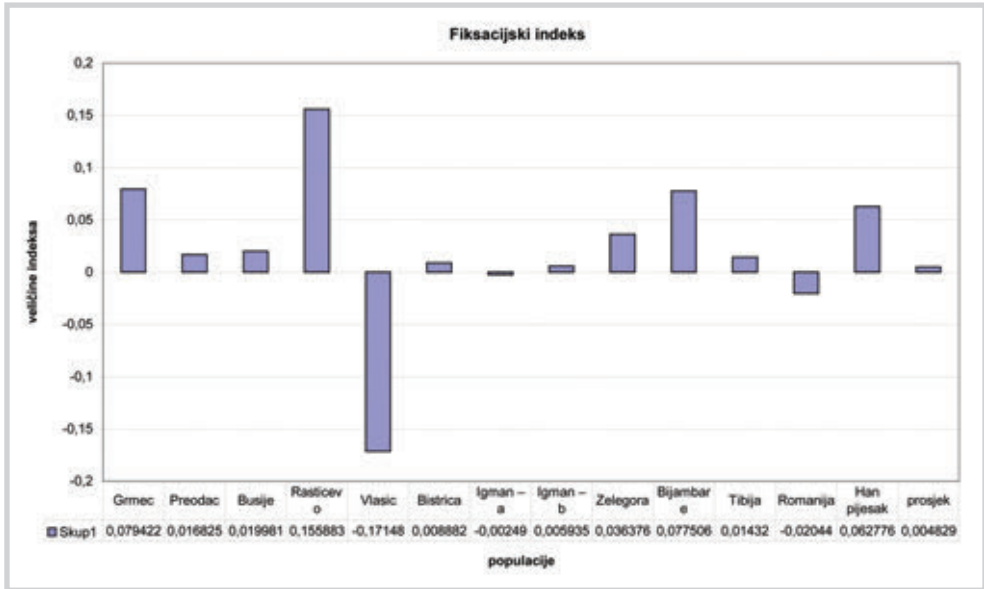
Ukupna heterozigotnost ima veličinu od 0,2083, dok je ukupna teorijska heterozigotnost 0,2089.

Najmanja veličina heterozigotnosti je u populaciji Preodac, s veličinom od 0,184, a najveća u populaciji iz istočne Bosne, populacija Romanija s veličinom od 0,24. Također, i druge istočnobosanske populacije imaju veličine iznad 0,2. Dvije populacije iz sjevernoistočnog dijela rasprostiranja imaju nešto niže veličine, a to su Bijambare i Tibija.

Interesantna je veličina heterozigotnosti u populaciji Vlašić koja se ponaša prilično atipično. Tako ova populacija ima stvarnu heterozigotnost relativno visoku, s veličinom od 0,21, dok je njena teorijska veličina 0,169 jako mala za nju. Iz ovoga se može zaključiti da u ovoj populaciji vladaju vrlo interesantni procesi, netipični za autohtone populacije smreke iz Bosne, te je ovdje vrlo vjerojatno riječ o introdukovanom materijalu.

#### 2.4. Fiksacijski indeks (Wrightov koeficijent inbridinga)

Postojanje inbridinga u populacijama predstavljeno je statističkom veličinom koja se naziva fiksacijski indeks ili Wrightov koeficijent inbridinga. Fiksacijski indeks predstavlja odnos između razlike teorijskog i dobivenog (stvarnog) heterozigota naspram teorijskom.



Slika 67. Srednji fiksacijski indeks za populacije

Ta veličina u ovisnosti od svoje vrijednosti može nam pokazati prisustvo inbridinga, odnosno odstupanje od genetske ravnoteže. Ako su veličine negativne, u populaciji je prisutna velika heterozigotnost, veća od one predviđene genetičkom ravnotežom, odnosno odsustvo inbridinga. Za nultu i bliske veličine svojstveno je da pokazuju prisutnost genetske ravnoteže, kao i odsustvo inbridinga. Pozitivne vrijednosti fiksacijskog indeksa upućuju na postojanje inbridinga u populacijama (Bergmann i sur. 1990), odnosno pojavu homozigotnosti u populaciji koja je u ovom slučaju superiornija od one koja je predviđena genetičkom ravnotežom. Fiksacijski indeks označava mjeru odstupanja promatrane heterozigotnosti od očekivane Hardy-Weinbergove ravnoteže (Morgenstern 1996).

Osnovni cilj ove veličine je prikazati kako je moguće definirati buduće uzgojno-gospodarske aktivnosti na obnovi prirodnih sastojina, ekonomski značajnih vrsta šumskog drveća.

Najveću pozitivnu veličinu fiksacijskog indeksa imamo u populaciji Rastićevo, što nas upućuje na veliku labilnost te populacije. Negativna veličina je registrirana u tri populacije, Vlačić, Igman i Romanija,

što je potvrđeno i velikom heterozigotnošću (Tablica 11, Slika 67). Ipak, velika negativna veličina koeficijenta inbridinga pokazuje da su u populaciji Vlašić prisutni atipični procesi, vrlo vjerojatno kao posljedicu introdukcije materijala koji raste u zajednici s domaćim ili je hibridizirao s njim. Ako pak malo suptilnije analiziramo veličine, možemo primijetiti da devet populacija imaju veličine bliske nuli, što upućuje na postojanje genetske ravnoteže u toj populaciji.

Tablica 11: Fiksacijski indeks

Gen lokusi	Aleli	Grmeč	Preodac	Busije	Rastičevo	Vlašić	Bistrica	Igman – a	Igman – b	Zelengora	Bijambare	Tibija	Romanija	Han Pijesak
IDH	A	1,0000	-0,0239	0,8478	0,8464	-	0,7375	-0,0373	1,0000	0,7800	0,1370	0,3737	1,0000	0,8791
IDH	B	0,4845	-	-	-0,0204	-	-0,0204	-	-	-	1,0000	-0,0152	-	-0,0204
MDH	A	-	-	-	-	-	-0,0101	-	-	-0,0101	-	-	-	-
MDH	B	-	-	-	-0,0101	-	-	-0,0204	-0,0239	-0,0101	-	-	-0,0101	-
MDH	C	-0,0638	-0,0490	-0,0438	-0,0526	-	-0,0526	-0,0753	-0,0417	0,2320	-0,0309	-0,0204	-0,0753	-0,0989
LAP	B	0,0578	0,2737	-0,2225	0,1442	-0,0624	0,0182	-0,0352	-0,0582	-0,0699	0,0464	-0,1633	0,0235	0,4544
GOT	A	-0,0309	-0,0204	-0,0309	0,7895	-	-	-0,0204	-0,0101	-0,0101	-	-0,0101	-	-
GOT	B	-0,0417	-	-0,0204	-	-0,0101	-0,0417	-0,0101	-0,0101	-	-0,0395	-	-0,0101	-0,0204
GOT	C	0,0385	0,1948	0,0449	0,3814	-0,4063	0,1642	0,1811	0,1974	-0,0660	-0,0297	0,0730	-0,0807	-0,1419
PGM	A	-0,0239	-0,0309	-0,0417	0,2320	-0,0753	-0,0638	-0,0309	-0,0309	-0,0526	0,1848	-0,0767	-0,0204	-0,0652
PGI	B	-0,1200	0,0182	0,0182	0,0772	-0,0989	0,1849	-0,1036	0,0502	-0,0828	0,2715	-0,1200	-0,0913	-0,1146
GDH	A	-0,0101	-0,0417	-	-	-0,1364	-	-	-	-	-	-	-	-0,0101
SKDH	A	-0,0435	0,1259	0,0950	0,0465	-	-0,0479	-0,0939	-0,1152	-0,0596	-0,0952	-0,0336	-0,1729	-0,0837
6PGDH	B	0,2194	0,0606	0,2013	-0,1583	0,0451	-0,1265	-0,2483	-0,0062	-0,0604	-0,0822	-0,0114	0,2188	-0,0673
6PGDH	C	-0,0804	0,1755	0,2323	0,1173	-0,3333	-0,1162	-0,0110	-0,2500	0,0616	0,0182	0,0769	-0,0839	0,0148
FEST	B	-0,0336	-0,0239	-0,0558	-0,0395	-0,0753	-0,0654	0,1304	-0,0858	-0,0753	-0,0471	0,1979	-0,0753	-0,0395
MNR	A	-0,2954	-0,4157	-0,5224	-0,4291	-0,3787	-0,4932	-0,1667	-0,4780	-0,4054	-0,1388	-0,0114	-0,6446	-0,3064
MNR	C	0,3737	-0,0101	-0,0490	1	-0,0101	0,1597	0,4792	0,1111	0,4616	-0,0309	-	-0,1111	0,5693
ACO	A	0,0644	0,1128	-0,0695	-0,0604	-0,3889	-0,0421	0,0439	-0,0654	0,0772	0,1117	-0,0029	-0,1170	0,1575
6PDH	A	-0,0654	-0,0767	-0,0638	-0,0582	-0,2987	-0,0336	-0,0239	-0,0823	-0,0917	-0,0352	-0,0417	-0,0767	-0,0395

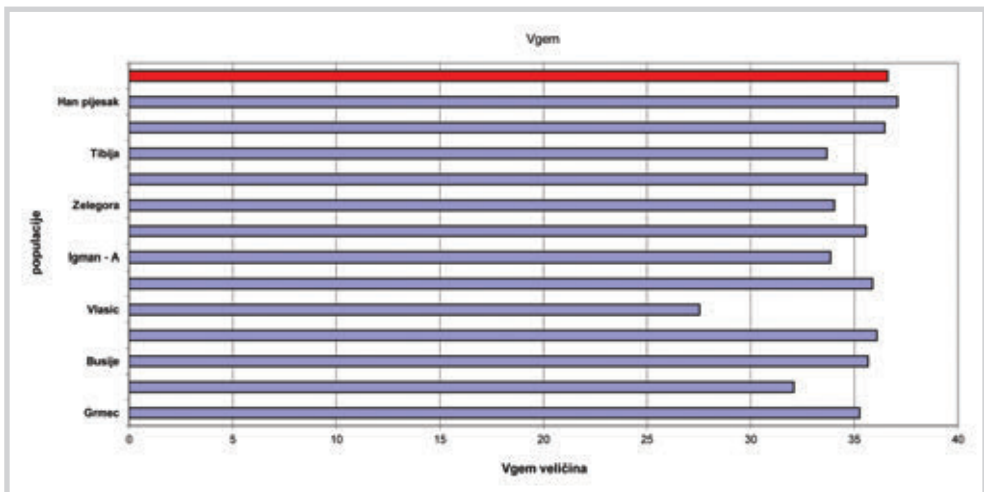
## 2.5. Raznolikost

To je svojstvo kompleksno s obzirom na to da ga grade alelna i genotipska vrijednost, odnosno najbolji je pokazatelj multilokusna raznolikost ( $v_{gen}$ ) i gene pool raznolikost ( $v_p$ ). Tako multilokusna raznolikost ( $v_{gen}$ ) pokazuje da populacija Vlašić s veličinom 27,53, daje malu raznolikost u odnosu na druge populacije koje imaju veličine

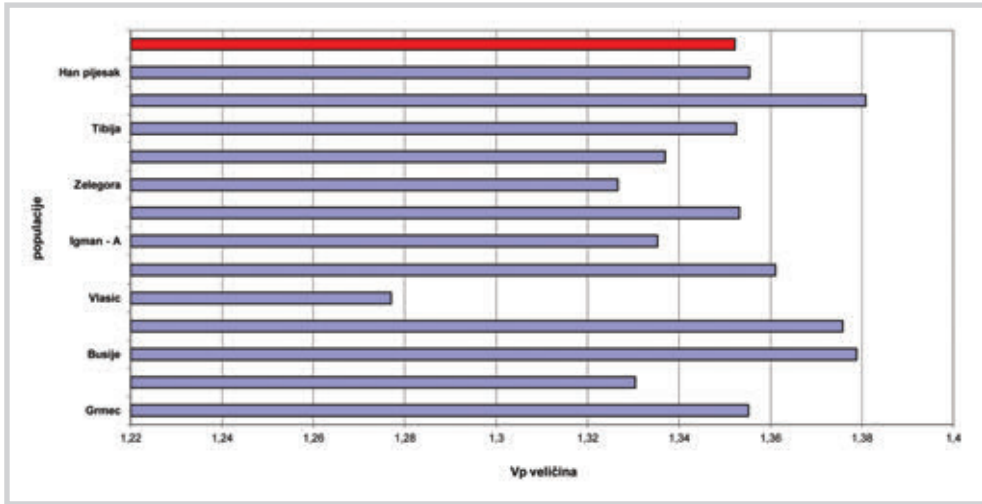


od 32,07 do 37,09 kod populacije Han Pijesak, što potvrđuje veliki polimorfizam, odnosno veliku raznolikost u svim populacijama, izuzev Vlašića (Tablica 12, Slika 68).

Tablica 12. Prikaz različitosti		
Populacija	Različitost	
	$V_p$	$V_{gem}$
Grmeč	1,3552	35,26
Preodac	1,3304	32,07
Busije	1,3788	35,66
Rastičevo	1,3758	36,09
Vlašić	1,2770	27,53
Bistrica	1,3611	35,87
Igman - A	1,3353	33,85
Igman - B	1,3532	35,57
Zelengora	1,3266	34,04
Bijambare	1,3369	35,58
Tibija	1,3525	33,68
Romanija	1,3808	36,46
Han Pijesak	1,3554	37,09
ukupno	1,3522	36,61



Slika 68. Multilokusna raznolikost ( $V_{gen}$ )



Slika 69. Gene pool raznolikost ( $V_p$ )

Veličine gene pool raznolikosti dobivene su kao harmonijska sredina, a ponašaju se identično kao i multilokusna raznolikost. Vrijednosti iznose od 1,2770 u populaciji Vlašić do 1,3808 u populaciji Romanija, s tim da su druge populacije s neznatno manjim veličinama, što je još jedna potvrda velikog polimorfizma, odnosno velike raznolikosti u svim populacijama, izuzev Vlašića (Tablica 12, Slika 69).

## 2.6. Međupopulacijska diferencijacija za gen lokuse

Srednje vrijednosti međupopulacijske diferencijacije  $\delta_T$  prikazane su za gen lokuse i pokazuju vrijednost različitosti u populacijama. U ovom istraživanju najveću veličinu međupopulacijske diferencijacije ( $\delta_T$ ) po-



Slika 70. Sađene smreke na Busovačkoj planini nepoznate provenijencije

kazuje gen lokus *Gdh-A* s veličinom od 0,0772, dok najmanju veličinu pokazuje gen lokus *Aco-A* sa 0,0066 (Tablica 13). Sve velike veličine za sobom povlače i mali tok gena između populacija, dok male veličine diferencijacije ukazuju na jači tok gena između populacija.

Tako ovi rezultati pokazuju da u jednom funkcionalnom sklopu genetskog diverziteta svi odnosi mogu biti matematički popraćeni (Gregorius i Roberts 1986).

Tablica 13. Međupopulacijska diferencijacija za lokuse i tok gena		
Lokus	Diferencijacija ( $\delta_r$ )	Tok gena (Nm)
<i>IDH-A</i>	0,0168	14,6176
<i>IDH-B</i>	0,0147	16,7879
<i>MDH-A</i>	0,0085	29,2500
<i>MDH-B</i>	0,0126	19,6500
<i>MDH-C</i>	0,0114	21,7180
<i>LAP-B</i>	0,0251	9,7076
<i>GOT-A</i>	0,0164	15,0119
<i>GOT-B</i>	0,0180	13,6219
<i>GOT-C</i>	0,0240	10,1702
<i>PGM-A</i>	0,0097	25,5351
<i>PGI-B</i>	0,0242	10,0968
<i>GDH-A</i>	0,0772	2,9874
<i>SKDH-A</i>	0,0270	9,0196
<i>6PGDH-B</i>	0,0089	27,7466
<i>6PGDH-C</i>	0,0263	9,2696
<i>FEST-B</i>	0,0101	24,5161
<i>MNR-A</i>	0,0112	22,1555
<i>MNR-C</i>	0,0287	8,4588
<i>ACO-A</i>	0,0066	37,3885
<i>6PDH-A</i>	0,0376	6,3988
prosječno	0,0191	12,8678

Kao krajnju vrijednost imamo prosjek koji je relativno visok za 13 populacija i 20 analiziranih gen lokusa, s veličinom od 0,0191 te tokom gena od 12,8678.

## 2.7. Genetska odstupanja (D) prema Neiju (1972)

U ovom istraživanju genetska odstupanja procijenjena su uz pomoć metode Nei (1978). Tako dobiveni rezultati, koji su prikazani u Tablici 14, ukazuju da su najmanje razlike između populacija Igman – A i B, što je i za očekivati. Inače, populacija Vlačić pokazuje veliko odstupanje spram drugih populacija te time potvrđuje ranije navode da je ta populacija nastala od introduciranog sjemena nepoznatog podrijetla. Indikativno za nju je da od svih populacija pokazuje najmanje odstupanje od populacija Zelengora i Bijambare (veličina 0,0092), ali što je ipak velika veličina. To se može smatrati za statističku anomaliju, odnosno utjecaj malog broj individua u uzorku za analizu. Također je interesantna veličina odstupanja populacije Busije spram populacija Igmana – A i Bijambare, s veličinom 0,0084, ali se to može promatrati kroz zemljopisnu udaljenost tih populacija.

Tablica 14. Genetska bliskost (iznad dijagonale) i genetska odstupanja (ispod dijagonale) prema Neiju (1972)

Populacije	Grmeč	Preodac	Busije	Rasticevo	Vlačić	Bistrica	Igman – a	Igman – b	Zelengora	Bijambare	Tibija	Romanija	Han Pijesak
Grmeč	-	0,9965	0,9974	0,9970	0,9843	0,9949	0,9923	0,9940	0,9960	0,9936	0,9948	0,9961	0,9956
Preodac	0,0035	-	0,9964	0,9967	0,9875	0,9963	0,9958	0,9961	0,9976	0,9957	0,9962	0,9960	0,9951
Busije	0,0026	0,0036	-	0,9966	0,9796	0,9940	0,9917	0,9940	0,9941	0,9916	0,9925	0,9964	0,9925
Rasticevo	0,0030	0,0033	0,0034	-	0,9867	0,9973	0,9967	0,9972	0,9968	0,9970	0,9975	0,9973	0,9960
Vlačić	0,0158	0,0126	0,0206	0,0134	-	0,9845	0,9867	0,9877	0,9908	0,9908	0,9895	0,9848	0,9875
Bistrica	0,0052	0,0037	0,0060	0,0027	0,0156	-	0,9978	0,9979	0,9976	0,9977	0,9968	0,9966	0,9974
Igman – a	0,0077	0,0043	0,0084	0,0033	0,0133	0,0022	-	0,9982	0,9963	0,9979	0,9958	0,9963	0,9974
Igman – b	0,0061	0,0039	0,0060	0,0028	0,0124	0,0021	0,0018	-	0,9981	0,9973	0,9953	0,9981	0,9971
Zelengora	0,0040	0,0025	0,0059	0,0032	0,0092	0,0024	0,0037	0,0019	-	0,9977	0,9966	0,9972	0,9974
Bijambare	0,0064	0,0043	0,0084	0,0030	0,0092	0,0023	0,0021	0,0027	0,0023	-	0,9975	0,9955	0,9971
Tibija	0,0052	0,0038	0,0075	0,0025	0,0105	0,0032	0,0042	0,0048	0,0034	0,0025	-	0,9946	0,9949
Romanija	0,0039	0,0040	0,0036	0,0027	0,0154	0,0034	0,0037	0,0019	0,0028	0,0045	0,0054	-	0,9966
Han Pijesak	0,0044	0,0049	0,0076	0,0040	0,0126	0,0026	0,0026	0,0030	0,0026	0,0029	0,0051	0,0034	-

Genetska bliskost populacija se ponaša sukladno odstupanjima s kojima zbirno daje veličinu od 1,0000.



Slika 71. Obilna cvatnja muških cvjetova smreke

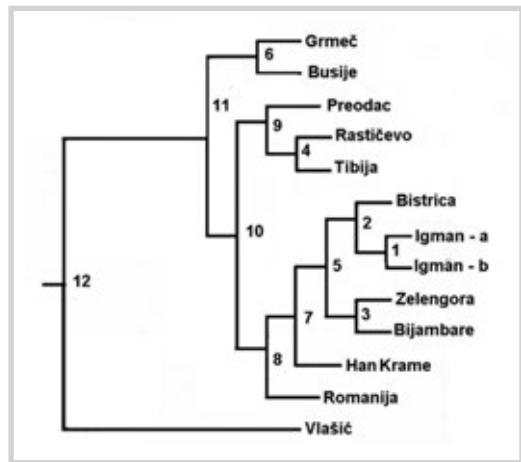
### 2.8. Klaster analiza prema Neiju (1972)

Za klaster analizu uporabili smo genetske distance te UPGMA metodu koja je modificirana od NEIGHBOR procedure. Ako analiziramo rezultate klaster analize (Tablica 15, Slika 72), možemo primijetiti da postoji izrazito odstupanje između populacije te da je na jednoj strani grupiranje populacija iz istočne Bosne (Igman – A i B, Zelengora, Bijambare, Han Pijesak, Romanija), a na drugoj populacija zapadne Bosne (Grmeč, Busije, Preodac i Rastićevo), što je bilo i za očekivati s obzirom na zemljopisnu udaljenost između njih, kao i bliskost za tok gena.

Tablica 15. Odstojanja između klastera i populacija

Između populacije	i populacije	Odstojanje	Između populacije	i populacije	Odstojanje
12	11	0,39425	7	5	0,01016
11	6	0,14243	5	2	0,01923
6	Grmeč	0,13212	2	Bistrica	0,10702
6	Busije	0,13212	2	1	0,01584
11	10	0,08978	1	Igman - A	0,09119
10	9	0,00895	1	Igman - B	0,09119
9	Preodac	0,17583	5	3	0,01067
9	4	0,05081	3	Zelengora	0,11558
4	Rastičevo	0,12502	3	Bijambare	0,11558
4	Tibija	0,12502	7	Han Pijesak	0,13641
10	8	0,02083	8	Romanija	0,16395
8	7	0,02753	12	Vlašić	0,66880

Izuzetak čine populacije Bistrica (Bugojno) i Tibija (Olovo) koje su zamijenile mjesta, a što može biti posljedica broja individua u uzorku. Analizirajući primarne klasterne, interesantna je grupa klastera 3 s populacijama Bijambare i Zelengora koje su iz oprečnih ekoloških uvjeta, a dosta su genetski bliske. Za populacije Igman, iako su pokazale odstupanja, a s obzirom na zemljopisnu bliskost, ovakav rezultat se i očekivao, ali ne i povezanost klasterom 2 s populacijom Bistrica. I ovdje je izuzetak populacija Vlašić koja gradi posebnu granu klastera i ponovno potvrđuje da joj je podrijetlo alohtono.



Slika 72. Dendrogram klaster analize



## 10.2. GENETSKA STRUKTURA SMREKE NA PLANINI VLAŠIĆ

Smreka (*Picea abies* Karst.) predstavlja jednu od vrsta šumskog drveća s najvećom varijabilnošću u Europi (Koski i sur. 1997), a vrlo značajnu s gospodarskog i ekološkog stajališta, pa tako i u Bosni i Hercegovini. Zbog svoje važnosti zauzima jedno od prioriternih mjesta u genetskim istraživanjima, posebice u istraživanju genetske strukture prirodnih populacija (Božič i sur. 2003; Geburek 1999, Longauer i sur. 2001, Ballian i sur. 2007a i b), kao i utjecaja ekoloških čimbenika na strukturu populacija (Božič 2002, Longauer i sur. 2001) te utjecaja zagađivanja i propadanja šuma smreke (Bergmann i Hosius 1996; Hosius i Bergmann 1993; Longauer i sur. 2001, Pacalaj i sur. 2002). U Bosni i Hercegovini smreka pridolazi na površini od oko 585 000 ha ili u oko 21 % svih šuma (Matić i sur. 1971) u različitim biljnim zajednicama, prije svega mješovitim s običnom jelom i bukvom. Ovi



Slika 73. Umjetne šume smreke na planini Vlašić

podaci ukazuju na to koliko je smreka važna za proizvodno šumarstvo, a i ekologiju, te je po važnosti odmah iz bukve i obične jele.

Zdravstveno stanje šuma smreke neprestano se pogoršava, najviše u središnjoj Europi gdje je smreka već desetljećima izložena propadanju i posvemašnjem nestanku, posebice zbog napada potkornjaka (Wermelinger 2004), naročito u Beskidskim planinama i Tatrama. Za razliku od ostalih zemalja u Europi, zdravstveno se stanje u smrekovim šumama Bosne i Hercegovine pogoršava zbog neodgovarajućega gospodarenja jer se ne uzimaju u obzir ekološke značajke smreke pa se narušava stabilnost šuma, što uzrokuje širenje potkornjaka (Dautbašić 1997).

U proteklom stoljeću veliki značaj smreke u šumskom gospodarenju je na populacije smreke ostavio velikog traga u Bosni i Hercegovini. Iako su se mnoge gospodarske mjere provodile prema svim znanstvenim kriterijima, rezultati su izostajali. Razlog tome je ležao u nepoznavanju podrijetla i ekologije reproduksijskog materijala jer se u to vrijeme nije vodilo računa o njegovom podrijetlu. Takve aktivnosti mogu ostaviti nesagledive posljedice za autohtone genetske izvore u budućnosti kroz genetska zagađenja. Ipak, u Bosni i Hercegovini situacija nije još toliko loša jer su strukture prirodnih šuma još dobre, a introdukovane populacije do sada nisu pokazale veće uspjehe, osim na platou planine Vlašić.

Istraživana je populacija smreke s planine Vlašić u Bosni i Hercegovini (Tablica 16). Tijekom siječnja 2005. godine sakupljene su grančice s dormantnim pupovima. Prilikom sabiranja uzoraka za izoenzimska istraživanja vodilo se računa da udaljenost između stabala bude najmanje 50-100 m kako bi se isključila mogućnost srodstva, kao i da stabla budu starija od 80 godina. Po populaciji za ovaj vid istraživanja selekcionirano je 50 stabala.

Tablica 16. Istraživana populacija smreke

Broj	Populacija	Zemljopisna širina	Zemljopisna dužina	Broj analiziranih individua
5	Vlašić (Turbe)	17°27'02"	44°19'35"	50

Za analizu genetske strukture, uporabljeni su izoenzimski biljezi (Tablica 4), a interpretacija zimograma je prema protokolu koji je dao Konnert (2004).

Za izračunavanje parametara genetske varijabilnosti uporabili smo statistički program GSED Genetic Structure from Electrophoresis Dana, Version 1.1e (Gillet 1998).

Iz dobivenih alelnih frekvencija analiziranih lokusa vidljivo je da 13 analiziranih gen lokusa pokazuju određeni stupanj polimorfnosti, ali 7 gen lokusa pokazuje monomorfizam. Za istraživane polimorfne lokuse alelne veličine su date u Tablici 17. Od polimorfnihih lokusa, dva pokazuju minorni polimorfizam (*Got-B*, *Mnr-C*), četiri slab polimorfizam (*Lap-B*, *Pgm-A*, *Pgi-B*, *Fest-B*) s pojavom rijetkih alela kod lokusa *Lap* te pravi polimorfizam kod *Got-C*, *Gdh-A*, *6Pgdh-B*, *6Pgdh-C*, *Mnr-A*, *Aco-A* i *6Pdh-A*.

### Genetska raznovrsnost u populaciji

Radi ocjene genetske raznolikosti najprije se u svim populacijama izračunava srednji broj alela po lokusu (*A/L*) te se utvrđuju razlike među populacijama. To su svojstvo istraživali Hamrick i Godt (1990) u različitim biljnih organizama i ustanovili da prosječna veličina za biljni svijet iznosi oko 1,7, za dvosupnice 1,46 (za 74 vrste), a za četinjače 2,29 (za 20 vrsta). U ovom istraživanju dobivena je prosječna alelna vrijednost od 1,80. Postotak polimorfnihih lokusa iznosi 65 % (Tablica 18). To je razmjerno srednje velika vrijednost, što ipak upućuje na značajnu polimorfnost istraživane populacije.

Također, ovi rezultati upućuju da veća varijabilnost broja alela predstavlja jedan od znakova da je smreka preživjela posljednje ledeno doba u južnim dijelovima Europe.

Uz srednji broj alela po lokusu za prikazivanje raznolikosti unutar populacija može poslužiti i srednji broj genotipova po lokusu (*G/L*). U usporedbi s alelnom raznolikošću, mora se obratiti pažnja na to da su broj i količina mogućih genotipova (*Gm*) veći, a time i broj mogućih klasa nego kod alela. To ima smisla ako su posrijedi rijetki genotipovi (aleli). S obzirom na to da je broj realiziranihi genotipova u jednoj populaciji stvarno veći od broja alela, to pri ocjeni genotipske raznolikosti u odnosu prema alelnoj raznolikosti ima više pogrešaka (Gregorius 1980, 1983; Hattemer i sur. 1982). U ovom istraživanju vrijednost je iznosila 1,90 za sve gen lokuse, a 2,38 za polimorfne lokuse u populaciji Vranice. Ti su rezultati sukladni rezultatima za srednji broj alela po lokusu.

Tablica 17. Alelne frekvencije

Gen lokusi	Aleli	Frekvencija u %	Gen lokusi	Aleli	Frekvencija u %
<i>IDH</i>	A <sub>3</sub>	100	<i>GDH</i>	A <sub>2</sub>	88
<i>IDH</i>	B <sub>3</sub>	100		A <sub>3</sub>	12
<i>MDH</i>	A <sub>2</sub>	100	<i>SKDH</i>	A <sub>3</sub>	100
<i>MDH</i>	B <sub>2</sub>	100	<i>6PGDH</i>	B <sub>2</sub>	64
<i>MDH</i>	C <sub>4</sub>	100		B <sub>5</sub>	36
<i>LAP</i>	B <sub>3</sub>	1	<i>6PGDH</i>	C <sub>2</sub>	75
	B <sub>2</sub>	5		C <sub>5</sub>	25
	B <sub>3</sub>	2	<i>FEST</i>	B <sub>2</sub>	93
	B <sub>4</sub>	92		B <sub>4</sub>	7
<i>GOT</i>	A <sub>2</sub>	100	<i>MNR</i>	A <sub>2</sub>	32
<i>GOT</i>	B <sub>2</sub>	99		A <sub>3</sub>	68
	B <sub>3</sub>	1	<i>MNR</i>	C <sub>2</sub>	99
<i>GOT</i>	C <sub>2</sub>	25		C <sub>3</sub>	1
	C <sub>4</sub>	63	<i>ACO</i>	A <sub>2</sub>	28
	C <sub>5</sub>	12		A <sub>3</sub>	72
<i>PGM</i>	A <sub>2</sub>	93	<i>6PDH</i>	A <sub>2</sub>	77
	A <sub>3</sub>	7		A <sub>3</sub>	23
<i>PGI</i>	B <sub>2</sub>	9			
	B <sub>3</sub>	91			

Tablica 18. Mjere genetske varijabilnosti, raznolikosti i heterozigotnosti

Populacija	Varijabilnost		Raznolikost		Heterozigotnost	
	A/L	P(%)	V <sub>gem</sub>	n <sub>e</sub>	H <sub>st</sub> (%)	H <sub>te</sub> (%)
Vlašić	1,80	65	27,5	1,277	21,0	16,9

Vrlo je važno mjerilo genetske raznolikosti u populaciji heterozigotnost koja zapravo označava broj heterozigota u populaciji. Prema Borojeviću (1985), heterozigotnost populacije izračuna se tako da se najprije odredi frekvencija heterozigotnih individua na svakom lokusu, a zatim se izračuna prosjek za sve lokuse. Teoretske heterozigotnosti ponašaju se sukladno stvarnima, s tim što su u nekim gen lokusima veće od stvarnih, i obrnuto. Prisutne razlike pokazuju odstupanje stvarnog stanja od stanja ravnoteže.

U ovom istraživanju dobivene su srednje vrijednosti za heterozigotnost od 21 % (Tablica 18). To je inače osrednja vrijednost prema onim koje imamo u prirodnim populacijama smreke u Bosni i Hercegovini (Ballian i sur. 2007a i b). Također, utjecaj zagađenosti i otpornost biljaka na zagađivanje podrobno su istraženi na smreci,



Slika 74. Umjetne šume smreke na Vlašiću

uz korištenje relativno otpornih genotipova koji generalno pokazuju visoke razine heterozigotnosti (Bergmann i Scholz 1987, 1989). Inače, Larsen (1986a i b) je tu hipotezu potvrdio i za običnu jelu, da mala varijabilnost uzrokuje njezino propadanje, što može vrijediti i za smreku. Ipak, glavni su uzrok propadanja, prema Larsenu (1986b), Bergmannu i sur. (1990) te Silvertownu i Doustu (1995), velike klimatske promjene koje u središnjoj Europi uvjetuju jaki selekcijski pritisak, zatim industrijska zagađenja, prisutni genetski drift kojemu su bile izložene pribježišne populacije prije nego što su se selile na sjever i njihove različitosti koje su nastale na seobenom putu. Također, istraživanja pokazuju da stabla tolerantna na zagađivanje pokazuju signifikantno veću razinu heterozigotnosti, a kod lokusa *6Pgd-A* homozigotnost najčešćih alela pokazuje najveći stupanj preživljavanja (Hosius i Bergmann, 1993; Bergmann i Hosius, 1996; Longauer i

sur., 2001). Osim toga, na heterozigotnost populacija uvelike utječe i tip gospodarenja u određenim područjima tijekom vremena što je usmjeravalo raznolikost u ovom ili onom smjeru.

Teoretska heterozigotnost pokazuje nam veličinu heterozigotnosti koja bi trebala biti ako je populacija u stanju ravnoteže (ekvilibrija) prema Hardy-Weinbergovu zakonu. Teoretsku heterozigotnost koju pokazuje populacija Vlašić je 16,90 % (Tablica 18), što je pak znatno manja vrijednost od stvarne heterozigotnosti. Zato istraživana populacija Vlašić ima srednju veličinu fiksacijskog indeks (F) od -0,1714 za 13 polimorfni lokusa. Ovo nam omogućuje da ustanovimo nepostojanje inbridinga u populacijama i to na taj način da negativne i nulte vrijednosti pokazuju heterozigotnost i odsustvo inbridinga između gen lokusa, a pozitivne vrijednosti upućuju na postojanje inbridinga (Bergmann i sur. 1990) te označavaju mjeru odstupanja promatrane heterozigotnosti od očekivane Hardy-Weinbergove ravnoteže (Morgenstern 1996).

Multilokusna raznolikost ( $v_{gen}$ ) pokazuje da populacija Vlašić s veličinom 27,5 (Tablica 18) ukazuje na srednje veliku raznolikost, što potvrđuje i srednje veliki polimorfizam, odnosno raznolikost u populaciji. Za razliku od ove populacije, sve istraživane populacije u Bosni i Hercegovini pokazuju više vrijednosti od ove, a kreću se iznad 32 (Ballian i sur 2007 b). Vrijednosti gene pool ( $n_e$ ) raznolikosti dobivene su kao harmonijska sredina, a ponašaju se identično kao i multilokusna raznolikost te u istraživanoj populaciji iznosi 1,277.

### Klaster analiza

Ako se osvrnemo na dendrogram, prikazan u radu Balliana i sur. (2007b), dobiven klaster analizom na temelju Neiiovih (1978) genetskih odstojanja između populacija u Bosni i Hercegovini (Slika 44), vidljivo je da se populacije mogu grupirati u tri grupe. Jednu od grupa predstavlja populacija Vlašić koja pokazuje znatno odstupanje od lokalnih populacija. Ovo je još jedna potvrda neautohtonosti populacije Vlašić.

Ipak, da bi se moglo bolje razumjeti u čemu je problem moramo se vratiti u povijest te kroz nekoliko primjera pokušati objasniti ovaj fenomen. Čovjek je u svom povijesnom razvoju prešao put od sakupljača i lovca do ratara, odnosno proizvođača hrane. Još u



neolitskom periodu počinje s razmjenom sjemena žitarica i drugog bilja. Tako je počeo nezaustavljivi proces prenošenja, odnosno svjesnog preseljenja biljaka i njihovog genofonda, a što je cijelo vrijeme bilo u njegovom interesu i usmjereno na zadovoljenje njegovih potreba. Tako biljke, a kasnije i životinje, mijenjaju vrlo brzo svoje mjesto i kreću u ekspanziju, prelaze vrlo brzo na druga područja, uspješno prolaze kroz procese aklimatizacije i počinju se širiti u novoj sredini. Također, vrlo često stupaju u reproduksijske odnose i križaju se s autohtonim vrstama te lagano, kroz proces introgresije, razmjenjuju genetski materijal i polako iz godine u godinu neprimjetno uništavaju autohtoni genofond. Gubitak se akumulira i iz godine u godinu postaje veliki jer je autohtoni genetski materijal visoko adaptabilan na sve promjene, a njegovim gubitkom novonastale populacije kroz proces introgresije postaju jako labilne i osjetljive na sve promjene u okolini te u slučaju naglih i jačih poremećaja mogu nastati katastrofalne posljedice. Tako smo već više desetljeća svjedoci mnogih neobjašnjivih sušenja šuma, kao i nestanka mnogih vrsta na ovaj način, a da pravog uzročnika nismo uspjeli identificirati.

Ovaj problem je naročito izražen u zadnjih 100 godina kada se počinje s prvim pošumljavanjima goleti, a jedan od primjera može biti i planina Vlašić gdje se masovno vrši zasijavanje sjemena smreke nakon katastrofalnog požara koji je zahvatio velike površine. Tu je i drugi problem gdje se na mnogim područjima vrše rekonstrukcije degradiranih šuma konverzijom s drugim vrstama šumskog drveća, obično nepoznatog podrijetla. Tada počinje nekontrolirano unošenje mnogih vrsta vrlo loše genetske strukture, a primjer je ponovno smreka koja je zasijana na vlašićkom platou. S obzirom da je ta smreka zasijana prije osamdesetak godina, već dugi niz godina cvjeta i daje sjeme te polako počinje širiti svoju lošu genetsku strukturu u nepoznatom pravcu, odnosno u naše autohtone populacije. Poznato je da su do naših vrlo kvalitetnih prirodnih populacija smreke na Vranici i drugim planinama središnje Bosne relativno mala odstojanja i da ta odstojanja ne predstavljaju nikakvu barijeru za širenje lošeg genofonda. Inače, poznato je da sjeme i pelud kao vektori prenošenja gena, mogu da se prenesu i nekoliko stotina kilometara pomoću djelovanja jačih vjetrova, ptica i životinja. U takvim slučajevima naša intervencija u sadašnjim uvjetima bi se pokazala beskorisnom jer za sada ne možemo odrediti u kojem se pravcu proširio strani genofond

te na koji način će djelovati. Jednom pristigli strani geni, koji su ušli u autohtonu populaciju kroz proces introgresije, ostaju stalno u populaciji jer mi nismo u mogućnosti odmah odrediti u kojem su stablu skriveni, koliko ih je, a to im omogućava da se kasnije slobodno šire dalje. Tako možemo ostati samo nijemi promatrači uz želju da se ne dogodi ono najgore, a to je sušenje šuma i nestanak naših autohtonih vrsta.

Analizom 20 izoenzimskih gen lokusa, od čega je 13 polimorfno, utvrdili smo da je istraživana populacija Vlašić alohtonog podrijetla i da je ne možemo povezati s populacijama iz Europe jer je miješanog podrijetla.

Veća vrijednost heterozigotnosti istraživanih populacija spram populacija smreke iz drugih dijelova Bosne i Hercegovine pokazuje da istraživana populacija nije autohtona te da u njoj vladaju drugačiji selekcijski pritisci. Stoga je populacija Vlašić vjerojatno prilično otpornija prema propadanju od populacija iz susjedstva jer posjeduje dovoljno genetske varijabilnosti.

U gospodarenju ovakvim populacijama i njihovoj obnovi treba pristupiti veoma oprezno uz stalno praćenje genetske strukture kako bi se mogle poduzeti mjere pravodobno za sprječavanje širenja neželjenih gena u druge populacije te zamjenu alohtone genetske strukture autohtonom koja bi trebala karakterizirati ovu populaciju.



Slika 75. Mladi nenjegovani smrekov zasad u središnjoj Bosni

### 10.3 GENETSKA DIFERENCIRANOST SUBPOPULACIJA OBIČNE SMREKE NA PLANINI IGMAN

Istraživanja obične smreke na molekularnoj razini analizom polimorfizma određenih izoenzimskih lokusa ukazala je na veliku genetsku varijabilnost u Europi, kao i na pojavu velike diferencijacije između populacija (Müller-Starck i sur. 1992). To istraživanje je potvrdilo ranije istraživanje koje su proveli Langercrantz i Ryman (1990) da je obična smreka u stalnom procesu genetske diferencijacije i adaptacije u određenim ekološkim uvjetima. Drugi autori, koji su se bavili istraživanjem obične smreke (Goncharenko i sur. 1990; Goncharenko i Potenko 1992; Kurtovskii i Bergmann 1995), uporabom izoenzimskih biljega su proučavali genetsku strukturu, diferenciranost obične smreke.



Slika 76. Vegetativno raširena smreka na Igmanskom mrazištu – lokalitet Veliko polje

U planinskom području centralnih Dinarskih Alpa, na vapnenačkim i dolomitnim planinama u području Bosne i Hercegovine, u specifičnim geomorfološkim i klimatskim uvjetima (vrtače, doline i uopće veće i manje depresije, odnosno na mjestima s pojavom ekstremno niskih temperatura), nalazimo šume smreke mrazišnog tipa (*Piceetum illyricum montanum*, Fukarek i Stefanović 1958. emend. Horv. et al., 1974). Inače, ove šume su svojstvene za područja s pojavom inverzije temperatura, kao i vegetacije unutar pojasa zajednica obične jele i bukve (*Abieti-Fagetum*). Tako jednu od najljepših sastojina smreke nalazimo na planini Igman (područje Velikog i Malog polja).

Prema Stefanoviću (1977) ova smrekina staništa odlikuju se plićim zemljištima tipa crnice ili smeđih tala, na planini Igman razvijaju se na morenskim nanosima. Usljed sklopljenosti sastojina i hladnog fitoklimata češće su pojave usporene humifikacije, što dovodi do obrazovanja sirovog humusa. To pogoduje smreci i brojnim acidofilnim vrstama koje ulaze u sastav ove zajednice.

S obzirom da se planina Igman nalazi u neposrednoj blizini Sarajeva, oko 20 km južno, u njoj je prisutan stalni antropogeni utjecaj. Tako, u suvremenim uvjetima razvoja u gospodarstvima zemalja u tranziciji kao što je naša, ovakve šumske zajednice postaju vrlo labilne te zahtijevaju poseban pristup u zaštiti i obnovi. Tako je na planini Igman ova šumska zajednica već punih 25 godina izložena neprestanom negativnom utjecaju čovjeka koji se ogleda kroz otvaranje putova, pravljenje sportskih terena za olimpijske igre kao i ratna razaranja, a u zadnje vrijeme i kroz neplansku sječu i uređenje izletišta.

Dosadašnja istraživanja na smreci u svijetu pokazala su da je to vrsta koja vrlo dobro svojom genetičkom strukturom populacije reagira na promjene u ekološkim čimbenicima, prije svega u razlikama između tala (Božič 2002, Božič i Urbančić 2001 i 2003), kao i na brojna zagađenja atmosfere i tla (Bergmann i Scholz 1987, 1989; Hosius i Bergmann 1993; Bergmann i Hosius 1996; Longauer i sur. 2001).

Bilo je potrebno, uz primjenu suvremenih molekularno-genetskih metoda i njihove analize, da se pokaže kako je ova šumska zajednica smreke mrazišnog tipa vrlo specifična genetska tvorevina i da se razlikuje od šuma bukve i jele ilirskog područja (*Abieti-Fagetum illyricum*, Fukarek i Stefanović 1958) i šuma običnog bora i jele (*Piceo-Pinetum Illyricum*, Stefanović 1960) koje su raspoređene neposredno oko ove šumske zajednice. Dobiveni rezultati trebaju pokazati da će

bilo kakve kasnije intervencije na njoj u cilju njene obnove biti vrlo teške i komplicirane.

Istraživane su dvije prirodne subpopulacije smreke s planine Igman, s tim da je jedna od subpopulacija smreke mrazišnog tipa, a druga normalnog. Uzorci mrazišnog tipa smreke su sabrani u šumskoj zajednici (*Piceetum montanum*, s.lat., Fuk. i Stef. 1958. emend. Horv. et al., 1974) na 1198-1200 m nadmorske visine, te su u radu predstavljeni kao subpopulacija Igman - B. Druga grupa uzoraka za analizu pripada smreci koja je rasla u šumskoj zajednici smreke i običnog bora (*Piceo-Pinetumillyricum*, Stef. 1960), s nadmorske visine koja je viša za oko 150 m te udaljena oko 2000 metara sjeveroistočno od prve te je predstavljena kao subpopulacija Igman - A.

Uzorci su sabrani tijekom siječnja 2005. godine. Uzimane su grančice s dormantnim pupovima. Prilikom sabiranja uzoraka za izoenzimska istraživanja vodilo se računa da udaljenost između stabala bude najmanje 50-100 m kako bi se isključila mogućnost srodstva, kao i da stabla budu starija od 80 godina. Po populaciji za ovaj vid istraživanja selekcionirano je 50 stabala.

Za analizu genetičke strukture uporabljeni su izoenzimski genetički biljezi *Aco-A*, *F-Est-B*, *Gdh-A*, *Got-A*, *Got-B*, *Got-C*, *Idh-A*, *Idh-B*, *Lap-B*, *Mdh-A*, *Mdh-B*, *Mdh-C*, *Mnr-A*, *Mnr-C*, *Pgi-B*, *Pgm-A*, *Skdh-A*, *6-Pgdh-A*, *6-Pgdh-B*, *6-Pgdh-C*, a interpretacija zimograma je prema protokolu koji je dao Konnert (2004).

Rezultati izoenzimske analize su vrjednovani preko alelnih i genotipskih frekvencija koje su obračunate iz razlika između gen lokusa. Genetska struktura je prikazana za sve gen lokuse u istraživanim subpopulacijama smreke koji su pokazali polimorfizam.

Genetska varijabilnost je određena preko parametara koji se odnose na subpopulacije, kao i između subpopulacija. Tako smo rabili alelni diverzitet ili genetičku višeznačnost preko prosječnog broja alela u lokusu ( $A/L$ ). Za određenje genetičke varijabilnosti unutar subpopulacija rabili smo mjere alelnog diverziteta ( $V_{kl}$ ,  $V_{mr}$  prema Gregoriusu 1978, 1987), genetičkog diverziteta ( $V_{gam}$ ), stvarne heterozigotnosti ( $H_{st}$ ) i očekivane heterozigotnosti ( $H_{te}$ ), genetičke diferenciranosti između individua unutar subpopulacija ( $\delta T$ ). Za računanje tih parametara uporabili smo statistički program GSED (Gillet 1998).





Slika 77. Sanirano sušenje smreke, Čauševo brdo kod Olova

Provjera Hardy-Weinbergove ravnoteže urađena je za svaku subpopulaciju odvojeno. Provjerava se kako se u sastojini smreke pojavljuju frekvencije genotipova kod pojedinih gen lokusa i kako se slažu s frekvencijama genotipova prema očekivanoj Hardy-Weinbergovoj ravnoteži, a uporabili smo "precizni Hardy-Weinbergov test vjerovatnosti" prema statističkom programu POPGENE 3.2 (Yeh i sur. 1999). Nulta hipoteza koju smo testirali je da je veza između gameta slučajna te da vrijedi princip panmiksije. Provjera HWE urađena je za svaki gen lokus u svakoj subpopulaciji. U slučaju nepotpunosti date nulte hipoteze, prihvaćali smo alternativnu hipotezu koja je definirana kao manjak ili višak broja heterozigota ( $F > 0$  ili  $F < 0$ ), za što smo rabili F-test za manjak i višak heterozigota po statističkom programu F-STAT.

Koeficijent inbridinga ( $F_{is}$ ) prema Wrightovoj statističkoj proceduri (Wright 1978) ukazuje u kojem se odnosu razlikuju dobivena i očekivana heterozigotnost u subpopulacijama, a koji nastaje kod panmiksičnih oplodnji. Koeficijent inbridinga (fiksacijski indeks) procijenili smo pomoću statističkog programa POPGENE 3.2.



Genetičku varijabilnost između subpopulacija smreke procijenili smo uporabom statističke homogenosti alelnih i genotipskih frekvencija u polimorfnim lokusima i mjerama genetičke diferenciranosti. Homogenost alelnih i genotipskih distribucija po lokusu između subpopulacija testirali smo Fischerovim preciznim testom (Raymond i Rousset 1995) uporabom statističkog programa GENEPOP 3.2 (Yeh i sur. 1999). Stupanj genetičke diferenciranosti između subpopulacija prikazali smo s mjerom alelnog genetičkog odstojanja ( $d_o$ ) prema Gregoriusu (1974) uz pomoć statističkog programa GSED (Gillet 1998).

**Tablica 19.** Alelne frekvencije u %

Genski lokusi	Aleli	Igman – A	Igman – B	Genski lokusi	Aleli	Igman – A	Igman – B
IDH	A <sub>2</sub>	3	6	PGI	B <sub>2</sub>	38	33
	A <sub>3</sub>	95	94		B <sub>3</sub>	62	37
	A <sub>4</sub>	1	0	GDH	A <sub>2</sub>	100	100
	A <sub>5</sub>	1	0		A <sub>1</sub>	3	0
IDH	B <sub>2</sub>	100	100	SKDH	A <sub>2</sub>	7	10
MDH	A <sub>2</sub>	100	100		A <sub>3</sub>	88	88
MDH	B <sub>1</sub>	0	1	6PGDH	A <sub>7</sub>	2	2
	B <sub>2</sub>	98	97		B <sub>1</sub>	1	0
	B <sub>3</sub>	2	2		B <sub>2</sub>	67	71
MDH	C <sub>2</sub>	7	4	6PGDH	B <sub>5</sub>	32	28
	C <sub>3</sub>	93	96		B <sub>6</sub>	0	1
LAP	B <sub>1</sub>	0	1	6PGDH	C <sub>2</sub>	65	60
	B <sub>2</sub>	0	1		C <sub>5</sub>	35	40
	B <sup>3</sup>	18	21		FEST	B <sub>1</sub>	2
	B <sub>4</sub>	76	76	B <sub>2</sub>		94	90
	B <sub>5</sub>	0	1	B <sub>3</sub>		1	0
	GOT	B <sub>6</sub>	6	0	B <sub>4</sub>	3	3
A <sub>1</sub>		2	1	MNR	A <sub>2</sub>	40	40
GOT	A <sub>2</sub>	98	99		A <sub>3</sub>	60	57
	B <sub>1</sub>	0	1	A <sub>5</sub>	0	3	
	B <sub>2</sub>	99	99	MNR	C <sub>2</sub>	96	90
B <sub>3</sub>	1	0	C <sub>3</sub>		4	10	
GOT	C <sub>2</sub>	29	34	ACO	A <sub>1</sub>	30	27
	C <sub>4</sub>	69	62		A <sub>2</sub>	67	73
	C <sub>5</sub>	1	4		A <sub>3</sub>	3	0
	C <sub>6</sub>	1	0	6PDH	A <sub>1</sub>	0	4
PGM	A <sub>2</sub>	97	97		A <sub>2</sub>	97	90
	A <sub>3</sub>	3	3		A <sub>3</sub>	2	6
					A <sub>4</sub>	1	0

**Tablica 20.** Relativne genotipske frekvencije za 20 gen lokusa smreke iz subpopulacija "Igman - A" i "Igman - B"

Lokus	Genotip	"Igman-A"	"Igman-B"	Lokus	Genotip	"Igman-A"	"Igman-B"
Aco-A	11	0,080	0,060	Mdh-A	22	1,000	1,000
	12	0,420	0,420				
	23	0,020	-	Mdh-B	12	-	0,020
	22	0,460	0,520		22	0,960	0,940
	32	0,020	-		23	0,040	0,040
F-Est-B	12	0,020	0,140	Mdh-C	24	0,140	0,080
	14	0,020	-		44	0,860	0,920
	22	0,900	0,800	Mnr-A	22	0,120	0,040
	23	0,020	-		24	0,560	0,700
	24	0,040	0,060		25	-	0,020
Gdh-A	22	1,000	1,000	44	0,320	0,200	
Got-A	22	0,040	0,020	45	-	0,040	
	22	0,960	0,980	Mnr-C	22	0,940	0,820
Got-B	12	-	0,020		23	0,040	0,160
	22	0,980	0,980		33	0,020	0,020
	23	0,020	-	Pgi-B	22	0,120	0,120
Got-C	22	0,120	0,160		23	0,520	0,420
	24	0,320	0,320		33	0,360	0,460
	25	-	0,040	Pgm-A	22	0,940	0,940
	26	0,020	-		23	0,060	0,060
	44	0,520	0,440		Skdh-A	13	0,060
45	0,020	0,040	23	0,140		0,200	
ldh-A	22	-	0,060	33		0,760	0,760
	23	0,060	-	37	0,040	0,040	
	33	0,900	0,940	6-Pgdh-A	12	-	0,080
	34	0,020	-		22	0,940	0,800
	35	0,020	-		23	0,040	0,120
ldh-B	33	1,000	1,000	24	0,020	-	
Lap-B	14	-	0,020	6-Pgdh-B	15	0,020	-
	24	-	0,020		22	0,400	0,500
	32	0,040	0,040		25	0,540	0,400
	34	0,280	0,340		26	-	0,020
	44	0,560	0,560		55	0,040	0,080
	45	-	0,020	6-Pgdh-C	22	0,420	0,300
	46	0,120	-		25	0,460	0,600
			55		0,120	0,100	

Alelnu raznolikost predstavljaju frekvencije alela koje su date u Tablici 19.. Analizirano je 20 genskih lokusa, od kojih su 3 (Gdh-A, Idh-B, Mdh-A,) pokazala monomorfizam u obje subpopulacije, gdje su dobivene konstantne veličine od 100 % za alele  $Gdh-A_2$ ,  $Idh-B_3$ ,  $Mdh-A_2$ . Kod drugih 17 polimorfnih lokusa imamo učestalost alela od 1 % do 99 %. Minimalni polimorfizam u obje subpopulacije uočen je kod lokusa *Got-A*, *Got-B*, *Idh-A*, *Mdh-B*, *Mdh-C*, *Pgm-A*, gdje su frekvencije najfrekventnijih alela uvijek jednake ili veće od 93 %. Kod subpopulacije Igman – A imamo pojavu minimalnog polimorfizma i kod lokusa *Fest-B*, *Mnr-C*, *6-Pgdh-A*, dok u subpopulaciji Igman – B nemamo taj slučaj. Za drugih 9 lokusa karakterističan je jak polimorfizam s uvijek istim prevladavajućim alelom u obje subpopulacije. Inače, ove dvije subpopulacije karakterizira i pojava rijetkih alela u svakoj od njih, što daje posebnu značajnost svakoj od njih i to u lokusima *Fest-B*, *Got-C*, *Idh-A*, *Lap-B*, *Mdh-C*, *Mnr-A*, *Mnr-C*, *6-Pgdh-A*, *6-Pgdh-B*. Frekvencije alela i frekvencije genotipa, koje su prikazane u Tablici 19 i Tablici 20, ukazuju na postojanje alelne i genotipske raznolikosti između subpopulacija. Alelna diferencijacija bila je najočitija na lokusima *Aco-A*, *Lap-B*, *Got-C*, *Mnr-C*, *6-Pgdh-A*. Genotipski se subpopulacije najjače diferenciraju na lokusima *Fest-B*, *Got-C*, *Lap-B*, *Mdh-C*, *Mnr-A*, *Mnr-C*, *Pgi-B*, *6-Pgdh-A*, *6-Pgdh-B*, *6-Pgdh-C*. Kad se uzorci subpopulacije Igman – A usporede s uzorcima iz subpopulacije Igman – B, dobije se 8–14 % veća učestalost homozigotnosti za:  $Got-C_{44}$ ,  $Fest-B_{22}$ ,  $Mnr-A_{22}$ ,  $Mnr-C_{22}$ ,  $6-Pgdh-A_{22}$ ,  $6-Pgdh-C_{22}$ , i 10–14 % višu učestalost heterozigota za:  $Lap-B_{46}$ ,  $Pgi-B_{23}$ ,  $6-Pgdh-B_{25}$ . Kod uspoređenja subpopulacije Igman – B sa subpopulacijom Igman – A imamo 10 % veću učestalost homozigota:  $Pgi-B_{33}$ ,  $6-Pgdh-B_{22}$  i 8–14 % veću učestalost heterozigota:  $Fest_{12}$ ,  $Mnr-A_{24}$ ,  $Mnr-C_{23}$ ,  $6-Pgdh-A_{23}$ ,  $6-Pgdh-C_{25}$ . U subpopulaciji Igman – B primijećen je veći broj heterozigota kod svih lokusa i za 7 % je veći nego kod subpopulacije Igman – A. Najveća moguća stopa heterozigotnosti ( $H_{te}$ ) je u subpopulaciji Igman – A sa 84,1 %, dok je kod subpopulacije Igman – B 81,9 %. Kao što je vidljivo, razlike su male i praktično beznačajne. Izračunata veličina ( $H_{te}$ ) za subpopulacije ukazuje na pomanjkanje stvarne heterozigotnosti, što je vidljivo iz Tablice 21 i 22 jer je kod mnogih lokusa ta veličina 100 %. Zbog nedostatka podataka o prethodnim razvojnim stadijima ovih subpopulacija ne možemo sa sigurnošću tvrditi da je ovaj fenomen pod utjecajem reproduktivnog sustava ili raznih utjecaja selekcije.

**Tablica 21.** Prosječan broj alela u lokusu, postotak polimorfnih lokusa, stvarna heterozigotnost ( $H_{st}$ ) i teoretska heterozigotnost ( $H_{te}$ ), raznolikost ( $V_p$  i  $V_{gem}$ )

Populacija	Prosječan broj alela u lokusu A/L	Efektivni broj alela u subpopulaciji P	Stvarna heterozigotnost $H_{st}$	Teoretska heterozigotnost $H_{te}$	Raznolikost $V_{gem}$
Igman – A	2,4500	1,3353	0,2070	0,1997	0,3385
Igman – B	2,3500	1,3532	0,2230	0,2117	0,3557

Unutarpopulacijsku varijabilnost predstavljaju veličine genetičkih parametara koje predstavljaju subpopulacije i njihove vrijednosti su prikazane u Tablici 21. Prosječan broj alela po lokusu za 17 polimorfnih lokusa pokazao je da postoje minimalne razlike između subpopulacija. Tako smo dobili veću veličinu kod subpopulacije Igman – A, a koja iznosi 2,71, dok je kod subpopulacije Igman – B ona 2,59. Obrnut slučaj imamo kad je u pitanju učinkovit broj alela među subpopulacijama jer veću veličinu imamo kod subpopulacije Igman – B (Tablica 21).

**Tablica 22.** Stvarna heterozigotnost ( $H_{st}$ ) i očekivana heterozigotnost ( $H_{te}$ ) promatrana prema gen lokusima u subpopulacijama

Gen lokus	Stvarna heterozigotnost $H_{st}$ (u %)		Očekivana heterozigotnost $H_{te}$ (u %)	
	Igman-A	Igman-B	Igman-A	Igman-B
<i>Idh-A</i>	10,0	0,0	100	0,0
<i>Mdh-B</i>	4,0	6,0	100	100
<i>Mdh-C</i>	14,0	8,0	100	100
<i>Lap-B</i>	40,0	40,0	83,3	83,3
<i>Got-A</i>	4,0	2,0	100	100
<i>Got-B</i>	2,0	2,0	100	100
<i>Got-C</i>	36,0	40,0	58,1	52,6
<i>Pgm-A</i>	6,0	6,0	100	100
<i>Pgi-B</i>	52,0	42,0	68,4	63,6
<i>Skdh-A</i>	24,0	24,0	100	100
<i>6-Pgdh-B</i>	56,0	42,0	84,8	72,4
<i>6-Pgdh-C</i>	46,0	60,0	65,7	75,0
<i>Fest-B</i>	10,0	20,0	83,3	100
<i>Mnr-A</i>	56,0	76,0	70,0	88,4
<i>Mnr-C</i>	4,0	16,0	50,0	80,0
<i>Aco-A</i>	44,0	42,0	66,7	77,8
<i>6-Pgdh-A</i>	6,0	20,0	100	100
ukupno	24,4	26,2	84,1	81,9

Razlike između subpopulacija jače se izražavaju parametrom  $V_{gam}$ , odnosno hipotetskom gametskom veličinom lokusne raznolikosti koja je rezultat pojedinih učinkovitih alelnih raznolikosti. Ovaj parametar inače se jako podudara s diferenciranjem između uzoraka glede genske (alelne) raznolikosti i s time pokazuje na potencijalnu sposobnost za proizvodnju genetički različitih gameta. To bi značilo da smreka s mrazišta ima veću potencijalnu sposobnost proizvodnje genetički različitih gameta, za razliku od smreke koja potječe iz normalnog tipa šume.

Prosječna heterozigotnost za subpopulaciju Igman – A iznosila je 24,4 %, a najveći doprinos toj veličini daje visoka heterozigotnost

lokusa *6Pgdh-C* i *Mnr-A* s veličinom od 56 %, dok lokus *Got-B* ima najmanji udio sa 2 % (Tablica 22). Prosječna heterozigotnost kod subpopulacije Igman – B je 26,2 s najvećim udjelom u njoj lokusa *Mnr-A* sa 76 %, dok je kod lokusa *Got-A* i *Got-B* najmanja veličina i iznosi 2 % (Tablica 22). Unutarnja alelna raznolikost pokazuje visok stupanj sličnosti s veličinom od 0,237 kod Igman – A i 0,252 kod Igman – B subpopulacije. Najveći udio u raznolikosti kod subpopulacije Igman – A daje lokus *Got-C* sa 70,71 %, dok kod Igman – B subpopulacije gen lokus *Mnr-A* s veličinom od 79,21 % i *Got-C* sa 79,19 %.



Slika 78. Smreka na Igmanu, lokalitet Lasički stan

### Koeficijent inbridinga (Fis)

Za provjeru kako se u subpopulacijama ponašaju frekvencije genotipova kod promatranih lokusa i frekvencije alela, koristili smo Hardy-Weinbergov test te uporabili Likelihood ratio test za Hardy-Weinbergovu ravnotežu u programu POPGENE 32. Nulta hipoteza koju testiramo je da je veza između gameta slučajna. Provjerom Hardy-Weinbergovog testa izdvajamo lokuse prema značajnosti u svakoj od subpopulacija uporabom simbola.

**Tablica 23.** Precizni Hardy-Weinbergov test vjerojatnosti

Gen lokusi	Igman – A	Igman – B
<i>Idh-A</i>	ns	***
<i>Idh-B</i>	-	-
<i>Mdh-A</i>	-	-
<i>Gdh-A</i>	-	-
<i>Mdh-B</i>	ns	ns
<i>Mdh-C</i>	ns	ns
<i>Lap-B</i>	ns	ns
<i>Got-A</i>	ns	ns
<i>Got-B</i>	ns	ns
<i>Got-C</i>	ns	ns
<i>Pgm-A</i>	ns	ns
<i>Pgi-B</i>	ns	ns
<i>Skdh-A</i>	ns	ns
<i>6Pgdh-B</i>	ns	ns
<i>6Pgdh-C</i>	ns	ns
<i>Fest-B</i>	ns	ns
<i>Mnr-A</i>	ns	**
<i>Mnr-C</i>	*	ns
<i>Aco-A</i>	*	ns
<i>6pgdh-A</i>	ns	ns

Subpop. Analizirane subpopulacije smreke

\*  $p < 0,05$

\*\*  $p < 0,01$

\*\*\*  $p < 0,001$

ns.  $p^3 > 0,05$  (niska razina razlika)

- Nije provedeno testiranje (jedan od genskih lokusa je monomorfan te testiranje nije moguće)



Na temelju dobivenih rezultata, primjetno je značajno odstupanje frekvencija genotipova prema HWE kod lokusa: Mnr-C i Aco-A (za Igman – A) te Idh-A i Mnr-A (za Igman – B), (Tablica 23). Na temelju dobivenih rezultata došli smo i do ocjene koeficijenta inbridinga prema Wrightu te se subpopulacije razlikuju prema učestalosti pojavljivanja heterozigotnosti u njima, a što je izravna posljedica panmiksije (Hardy-Weinbergova ravnoteža), (Tablica 24).

Fiksacijski indeks u subpopulaciji Igman – A za 17 polimorfnih lokusa ukupno je 0,0025 te pokazuje da je populacija stabilna, dok je kod subpopulacije Igman – B pozitivna veličina 0,0059 i ukazuje na moguću manju nestabilnost (Tablica 24). Unatoč dobivenim razlikama između subpopulacija, a s obzirom da su obje veličine bliske nuli, to nam može ukazivati da su obje vrlo bliske uravnoteženom stanju prema Hardy-Weinbergovom zakonu ravnoteže.

**Tablica 24.** Fiksacijski indeks

Gen lokusi	Igman – A	Igman – B
<i>Idh-A</i>	-0,0373	1,0000
<i>Mdh-B</i>	-0,0204	-0,0239
<i>Mdh-C</i>	-0,0753	-0,0417
<i>Lap-B</i>	-0,0352	-0,0582
<i>Got-A</i>	-0,0204	-0,0101
<i>Got-B</i>	-0,0101	-0,0101
<i>Got-C</i>	0,1811	0,1974
<i>Pgm-A</i>	-0,0309	-0,0309
<i>Pgi-B</i>	-0,1036	0,0502
<i>Skdh-A</i>	-0,0939	-0,1152
<i>6Pgdh-B</i>	-0,2483	-0,0062
<i>6Pgdh-C</i>	-0,0110	-0,2500
<i>Fest-B</i>	0,1304	-0,0858
<i>Mnr-A</i>	-0,1667	-0,4780
<i>Mnr-C</i>	0,4792	0,1111
<i>Aco-A</i>	0,0439	-0,0654
<i>6Pdh-A</i>	-0,0239	-0,0823
<b>Srednja veličina</b>	<b>-0,0025</b>	<b>0,0059</b>

**Tablica 25.** Test za manjak heterozigota

Gen lokusi	Igman – A	Igman – B
<i>Idh-A</i>	ns	***
<i>Idh-B</i>	-	-
<i>Mdh-A</i>	-	-
<i>Gdh-A</i>	-	-
<i>Mdh-B</i>	ns	ns
<i>Mdh-C</i>	ns	ns
<i>Lap-B</i>	ns	ns
<i>Got-A</i>	ns	ns
<i>Got-B</i>	ns	ns
<i>Got-C</i>	ns	ns
<i>Pgm-A</i>	ns	ns
<i>Pgi-B</i>	ns	ns
<i>Skdh-A</i>	ns	ns
<i>6Pgdh-B</i>	ns	ns
<i>6Pgdh-C</i>	ns	ns
<i>Fest-B</i>	ns	ns
<i>Mnr-A</i>	ns	ns
<i>Mnr-C</i>	ns	ns
<i>Aco-A</i>	ns	ns
<i>6Pgdh-A</i>	ns	ns
<b>ukupno</b>	<b>ns</b>	<b>ns</b>

Na temelju testiranja kod subpopulacije Igman – B, za gen lokus *Mnr-A* dobili smo značajna odstupanja, odnosno pojavu viška heterozigota (\*\*\*) (Tablica 26). Objašnjenje za takvo povećanje heterozigotnosti gen lokusa *Mnr-A* mogli bismo potražiti u specifičnim selekcijskim pritiscima koji vladaju na mrazištu, a koji favoriziraju heterozigote za ovaj gen lokus. Ostali gen lokusi ne pokazuju signifikantne razlike. Također dolazi do pojave značajnog nedostatka heterozigota kod gen lokusa *Idh-A* (\*\*\*) (Tablica 25), što bi se moglo povezati sa selekcijskim pritiscima ili pak s jako bliskom srodničkom vezom.

Tablica 26. Test za višak heterozigota

Gen lokusi	Igman – A	Igman – B
<i>Idh-A</i>	ns	ns
<i>Idh-B</i>	-	-
<i>Mdh-A</i>	-	-
<i>Gdh-A</i>	-	-
<i>Mdh-B</i>	ns	ns
<i>Mdh-C</i>	ns	ns
<i>Lap-B</i>	ns	ns
<i>Got-A</i>	ns	ns
<i>Got-B</i>	ns	ns
<i>Got-C</i>	ns	ns
<i>Pgm-A</i>	ns	ns
<i>Pgi-B</i>	ns	ns
<i>Skdh-A</i>	ns	ns
<i>6Pgdh-B</i>	ns	ns
<i>6Pgdh-C</i>	ns	ns
<i>Fest-B</i>	ns	ns
<i>Mnr-A</i>	ns	***
<i>Mnr-C</i>	ns	ns
<i>Aco-A</i>	ns	ns
<i>6Pgdh-A</i>	ns	ns
<b>Ukupno</b>	<b>ns</b>	<b>ns</b>



Slika 79. Smreka iz prašume Ravna vala na Igmanu, biljka koja se razvijala na panju koji je u međuvremenu strunuo

## Genetska varijabilnost između subpopulacija

**Tablica 27.** Fisherov precizni test homogenosti alelnih i genotipskih (GT) frekvencija između subpopulacija Igman – A (A) i Igman-B (B)

Subpopulacije	Aco-A	Fest-B	Gat-A	Gat-B	Gat-C	Idh-A	Lap-B	Mdh-B	Mdh-C	Mnr-A	Mnr-C	Pgi-B	Pgm-A	Skdh-A	6-Pgdh-A	6-Pgdh-B	6-Pgdh-C
A-B (aleli)	ns	ns	ns	ns	ns	ns	*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	*	ns	ns
A-B (GT)	ns	ns	ns	ns	ns	ns	*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	*	ns	ns

Subpop. Analizirane subpopulacije smreke

\*  $p < 0,05$

\*\*  $p < 0,01$

\*\*\*  $p < 0,001$

ns.  $p^3 > 0,05$  (niska razina razlika)

- Nije provedeno testiranje (jedan od genskih lokusa je monomorfan te testiranje nije moguće)

Značajnost razlika između alelnih i genotipskih frekvencija testirana je Fisherovim testom homogenosti u statističkom programu GENEPOP (Version 3.4). Rezultati su prikazani u Tablici 27. Rezultati Fisherovog testa pokazali su značajne razlike u alelnim i genotipskim frekvencijama između istraživanih subpopulacija Igman – A i Igman – B i to od 17 polimorfnih lokusa samo na dva lokusa (*Lap-B* i *6Pgdh-A*, s razinom od 5 %), što upućuje na lokalno značajnu diferencijaciju tih dvaju subpopulacija. Kod te dvije subpopulacije značajne razlike bile su isključno na lokusu *Lap-B* i *6-Pgdh-A* i to u pojavi određenih alela koji su svojstveni za jednu ili drugu subpopulaciju, kao i u frekvencijama genotipova. Tako kod subpopulacije Igman – A imamo pojavu alela  $A_4$ , a kod subpopulacije Igman – B alela  $A_1$  za gen lokus *6Pgdh-A* (Tablica 19). Isto se ponašaju i genotipovi (Tablica 20).

Diferencijaciju između subpopulacija na svakom pojedinačnom gen lokusu određujemo preko alelnih genetičkih odstojanja koja se u subpopulaciji međusobno ne dijele i koja prezentiramo s poprečnim genetičkim odstojanjima za gene pool 17 polimorfnih gen lokusa. Srednje alelni genetičko odstojanje  $d_0$  (%) između subpopulacija Igman – A i Igman – B za gene pool 17 polimorfnih lokusa iznosi 4,1 %. Ako analiziramo alelnu genetičku bliskost i genetičko odstojanje ( $d_0$ ), možemo primijetiti da je bliskost vrlo visoka te da su razlike relativno male. Tako smo dobili da je alelna bliskost s veličinom od 0,959, a

udaljenost 0,041 prema Gregoriusu (1974), što je u našem slučaju jako velika veličina s obzirom na to da su subpopulacije udaljene oko 2 km. Obično su neke normalne udaljenosti, gdje se dobije takvo odstojanje za autohtone populacije smreke, oko 100 km, ali samo u njenom prirodnom prostiranju.

Uspoređivali smo genetičku strukturu dviju subpopulacija s jedne, u ekološkom pogledu interesantne planine, za koju je svojevremeno pojava mrzišta. To ovom istraživanju daje posebnu specifičnost jer ukazuje na mogućnost da se izvrši razdioba jedne veće populacije na manje subpopulacije prema lokalnim klimatskim uvjetima koji vladaju na jednom užem području, kao i da se ukaže na moguću primjenu tih rezultata u praksi. Subpopulacije s Igmana pokazale su nisku razinu varijabilnosti, odnosno alelnog diverziteta, dok su prisutne značajne razlike u frekvencijama alela. Neki od nađenih alela su rijetki i pokazuju svojstvenost samo za odgovarajuću subpopulaciju, kao i heterozigotnost pojedinih alela. Genetska varijabilnost unutar subpopulacija ponaša se slično heterozigotnosti gdje pojedini gen lokusi pridonose znatno više varijabilnosti od drugih, kao i između subpopulacija. Kod subpopulacije Igman – A visoka heterozigotnost lokusa *6Pgdh-C* i *Mnr-A* upućuje na to da selekcijski procesi djeluju pozitivno na te lokuse, dok je kod *Got-B* suprotan učinak, što je vidljivo iz male heterozigotnosti ovog lokusa. Za subpopulaciju Igman – B može se potvrditi da postoje mogući selekcijski pritisci koji favoriziraju visoku heterozigotnost lokusa *Mnr-A*, dok je kod lokusa *Got-A* i *Got-B* taj tip selekcije izostao. Tako dobivene heterozigotnosti upućuju nas na različite selekcijske pritiske koji djeluju u te dvije subpopulacije te na njihove razlike. Analizom genetičkih odstojanja ( $d_o$ ) možemo primijetiti da su jako mala, čak znatno manja nego što je dobio Božič (2002) za razlike između smreke sa tresetišta i tipičnog staništa na Pokljuki u Sloveniji. Razlog za manje razlike može biti u slabijem selekcijskom pritisku koji nastaje klimatskim djelovanjem od onoga koji nastaje djelovanjem različitih tipova tala. Inače, u mnogim radovima potvrđuje se vertikalna izdiferenciranost smreke (Müller-Starck 1989; Krajmerová i Longauer 2000; Pacalaj i sur. 2002). U Norveškoj su provedena istraživanja sa smrekom prema njenom vertikalnom (visinskom) rasprostriranju (Barner i Willan 1995) te je na temelju rezultata iz tih pokusa izdijeljena na visinske oblasti, odnosno napravljena je vertikalna rajonizacija. Ova razdioba temelji se u biti na zemljopisno-klimatskim čimbenicima, a oni pak grade elemente koji

ograničavaju distribuciju šumskih zajednica. Stoga oni tu razdiobu rabe kod distribucije reprodukcijaskog materijala, sjemena i sadnica te koriste materijal samo unutar regije u kojoj su sakupljeni. Inače, za običnu smreku određene su i visinske regije, uz one u horizontalnom smislu, unutar kojih se može prenositi reprodukcijaski materijal, a da ne dođe do većih problema koji nastaju tijekom procesa prilagodbe. Tako se u visinskom pogledu materijal može prenositi do nekoliko stotina metara prema gore ili dolje (250 m) od mjesta sabiranja. Dobiveni rezultati iz ovog istraživanja također ukazuju na to da se vertikalnoj rajonizaciji sjemenskih objekata treba posvetiti dužna pozornost i kod nas. Prenošenje materijala treba biti suptilnije nego je to slučaj kod Norveške jer su granice između diferenciranih populacija jako uske, a u ovom istraživanju su već na oko 100 m visinske razlike. Ukoliko želimo napraviti intervenciju na mrazištu, potrebno je koristiti samo autohtoni materijal mrazišne smreke koji je sakupljan na tom staništu i koji će biti uporabljen samo na mrazištima. Stoga reprodukcijaski materijal smreke koja raste izvan mrazišta treba uporabiti samo na staništima izvan mrazišta koja su propisana prema molekularno-genetičkoj rajonizaciji.



Slika 80. Obnova jele i smreke na Igmanu

#### 10.4 GENETSKA ISTRAŽIVANJA POPULACIJA SMREKE IZ EKSTREMNIH STANIŠTA *Sphagno – Piceetum* U BOSNI I SLOVENIJI

Smreka (*Picea abies* Karst.) predstavlja jednu od najznačajnijih vrsta šumskog drveća s gospodarskog i ekološkog stajališta u Sloveniji i Bosni i Hercegovini, kao i u čitavom nizu europskih zemalja (Skrøppa 2003).

Istraživanja obične smreke na molekularnoj razini, analizom polimorfizma određenih izoenzimskih lokusa, ukazala su na veliku genetsku varijabilnost u Europi kao i na pojavu velike diferencijacije između populacija (Müller-Starck i sur. 1992). To istraživanje je potvrdilo ranije istraživanje Langercrantz i Rymana (1990) da je obična smreka u stalnom procesu genetske diferencijacije i adaptacije u određenim ekološkim uvjetima. Drugi autori, koji su se bavili istraživanjem obične smreke (Goncharenko i sur. 1990; Goncharenko i Potenko 1992; Kurtovskii i Bergmann 1995), uporabom izoenzimskih biljega su proučavali genetsku strukturu, diferenciranost obične smreke.

U planinskom području Slovenije i centralnih Dinarskih Alpa u Bosni i Hercegovini nalazimo u specifičnim geomorfološkim i klimatskim uvjetima šume smreke na tresetištima, *Sphagno – Piceetum montanum*, (Stefanović 1964).

Dosadašnja istraživanja na smreci u svijetu pokazala su da je to vrsta koja vrlo dobro, svojom genetičkom strukturom populacije, reagira na promjene u ekološkim čimbenicima, prije svega u razlikama između tala (Božič 2002, Božič i Urbančić 2001 i 2003), klime (Ballian i sur. 2006) kao i na brojna zagađenja atmosfere i tla (Bergmann i Scholz 1987,1989; Hosius i Bergmann 1993; Bergmann i Hosius 1996; Longauer i sur. 2001).

Istraživanje populacija sa ekstremnih staništa provedeno je uz primjenu suvremenih molekularno-genetskih metoda i njihove analize s ciljem da pokaže postoji li veza između šumskih zajednica smreke na tresetištima. Kako pak postoji znatna zemljopisna udaljenost između populacije iz Bosne i onih iz Slovenije (Tablica 28), razlike u alelnim frekvencijama su očekivane, ali selekcijski pritisci koji djeluju u tim populacijama trebali bi slično oblikovati genetske strukture populacija. Dobiveni rezultati trebaju pokazati da će bilo kakve kasnije intervencije na njoj, s ciljem njene obnove, biti vrlo teške i komplicirane.





Slika 81. Smreka sa ruba tresetišta, lokalitet Bijambare

Tablica 28. Analizirane populacije

Broj	Populacija	Područje	Zemljopisna		Nmv (m)	Fitocenološka pripadnost	Država
			širina	dužina			
1	Bijambare	Nišićka visoravan	44°05'01"	18°29'39"	950	<i>Sphagno-Piceetum montanum</i>	BiH
2	Blatni greben	Jelovica	46°17'07"	14°04'31"	1050	<i>Sphagno-Piceetum</i>	SLO
3	Trije kralji	Pohorje	46°28'08"	15°24'32"	1300	<i>Sphagno-Piceetum</i>	SLO

### Istraživane populacije

Nišićka visoravan je visokoplaninski plato s izmijenjeno kontinentalnom klimom. Šuma smreke je uvjetovana orografsko-edafski i predstavlja također trajni stadij vegetacije na zaravnjenim mjestima gdje je obrazovan pseudoglej s prijelazom u močvarno oglejeno (tresetno) tlo. Kako je rasprostranjena na nadmorskim visinama iznad 1000 m, pored povećanog vlaženja zemljišta i lokalno klimatski uvjeti

(pojave marazišta) doprinose da je smreka upravo jedini edifikator na ovakvim veoma hladnim i vlažnim staništima. Klima je planinska s prosječnom temperaturom od 7,1 °C te 1180 mm padalina tijekom godine, a u vegetacijskom periodu 567 mm. Zbog toga je ova šumska zajednica *Sphagno - Piceetum montanum* (Stef. 1964) ograničenog rasprostiranja i opisana na kompleksu verfenskih sedimenata koji su šire zastupljeni jugoistočno, sjeverno i sjeveroistočno od Sarajeva (Nišići-Olovo-Vareš), (Stefanović 1977, Stefanović i sur. 1983).



Slika 82. Smreka na tresetu Blatnog grebena - Jelovica, i sa lokaliteta Trije kralji na Pohorju

Jelovica je visokoplaninski plato na Julijskim Alpama koji leži na 1100 – 1200 m nadmorske visine. Cijelo područje Jelovice spada u alpsku-kontinentalno-humidnu klimu. Količina godišnjih padalina na tom području kreće se 2000 – 3000 mm, od čega u vegetacijskom periodu 1000 – 1500 mm. U tom području smreka se pojavljuje u edafogenim asocijacijama *Sphagno-Piceetum* i *Rhytidiadelpho lorei-Piceetum* u okolini zamočvarenih lokaliteta u kojima prevladavaju suši uvjeti (Zupančič 1999).

Pohorje predstavlja zaravnjeni planinski masiv s nadmorskom visinom 1200 – 1500 m, i dio je Centralnih Alpa. Izgrađen je od metamorfnih i magmatskih sedimenata (Budnar-Tregubov 1958). Klima je planinska. Zbog većeg obima sječa u prošlosti sada na tom

području prevladava smreka. Tako su prirodne šume na velikom području pohorske visoravni smrekine čiste i jednodobne strukture. Na nagnutim i malo kvalitetnijim tlima očuvale su se manje autohtone sastojine drugih vrsta. Prirodno stanište smreke je na visokim zaravnima i vrhovima srednjeg Pohorja gdje se smreka održala zbog veoma teških klimatskih uvjeta (jaki vjetrovi, mraz i kratak vegetacijski period) te posebno uvjeta tla (zamočvarenih zemljišta).

### Sabiranje uzoraka

Tijekom siječnja 2005. godine sabirani su uzorci za analizu. Uzimane su grančice s dormantnim pupovima. Prilikom sabiranja uzoraka za izoenzimska istraživanja vodilo se računa da udaljenost između stabala bude najmanje 50-100 m kako bi se isključila mogućnost srodstva, kao i da stabla budu starija od 80 godina. Po populaciji za ovaj vid istraživanja selekcionirano je 50 stabala.

Za analizu genetske strukture uporabljeni su izoenzimski genetski biljezi *Idh-A*, *Idh-B*, *Mdh-A*, *Mdh-B*, *Mdh-C*, *Lap-B*, *Got-A*, *Got-B*, *Got-C*, *Pgm-A*, *Pgi-B*, *Gdh-A*, *Skdh-A*, *6-Pgdh-B*, *6-Pgdh-C*, *Fest-B*, *Mnr-A*, *Mnr-C*, *Aco-A*, *6Pdh-A*, a interpretacija zimograma je prema protokolu koji je dao Konnert (2004).

Statistička obrada podataka obavljena je u računalnom programu GSED – Genetic Structure from Electrophoresis Data, Version 1.1e (Gillet 1998).

### Genetska diferenciranost

Dva od 16 analiziranih lokusa (*Gdh-A*, *Mdh-A*) su monomorfni u svim uzorcima smreke i fiksni za alele *Gdh-A<sub>2</sub>* i *Mdh-A<sub>2</sub>*. Lokusi *Got-A*, *Mdh-B*, *Mdh-C* i *Idh-B* su blizu fiksности. Frekvencije glavnih alela u tim lokusima su 97 % ili više. Manji polimorfizam je također opažen u lokusu *Got-B*, *Idh-A*, *Skdh A* i *F-Est-B* s jednim ili više rijetkih alela, a frekvencija glavnih alela uvijek je veća od 81 %. Preostalih šest lokusa jasno pokazuju veliki polimorfizam s istim prevladavajućim alelom u svim populacijama, osim u lokusu *Got-C* (Tablica 29).

**Tablica 29.** Relativne frekvencije alela za 16 genskih lokusa iz tri uzorkovane populacije smreke

Lokus Alel	Jelovica	Pohorje	Nišiči	Lokus	Alel	Jelovica	Pohorje	Nišiči	
<i>Gdh-A</i>	<sub>2</sub>	1,000	1,000	<i>Mdh-B</i>	<sub>1</sub>	0,020	-	-	
					<sub>2</sub>	0,970	1,000	1,000	
<i>Got-A</i>	<sub>1</sub>	0,020	-		<sub>3</sub>	0,010	-	-	
	<sub>2</sub>	0,980	1,000						
<i>Got-B</i>				<i>Mdh-C</i>	<sub>2</sub>	0,030	0,010	0,030	
	<sub>1</sub>	-	-		0,020	<sub>4</sub>	0,970	0,990	0,970
	<sub>2</sub>	1,000	1,000	0,950					
	<sub>3</sub>	-	-	0,030	<i>Pgi-B</i>	<sub>2</sub>	0,300	0,260	0,290
						<sub>3</sub>	0,700	0,730	0,710
<i>Got-C</i>	<sub>2</sub>	0,530	0,340	0,360		<sub>4</sub>	-	0,010	-
	<sub>4</sub>	0,470	0,620	0,620					
	<sub>5</sub>	-	0,040	0,020	<i>Pgm-A</i>	<sub>2</sub>	0,910	0,890	0,920
						<sub>3</sub>	0,080	0,100	0,080
<i>ldh-A</i>	<sub>1</sub>	-	-	0,030		<sub>4</sub>	0,010	-	-
	<sub>2</sub>	0,010	0,040	0,060					
	<sub>3</sub>	0,990	0,960	0,900	<i>Skdh-A</i>	<sub>1</sub>	0,010	-	0,040
	<sub>4</sub>	-	-	0,010		<sub>2</sub>	0,030	0,010	0,050
					<sub>3</sub>	0,940	0,980	0,870	
<i>ldh-B</i>	<sub>1</sub>	-	-	0,020		<sub>5</sub>	0,010	0,010	-
	<sub>3</sub>	1,000	1,000	0,980		<sub>7</sub>	0,010	-	0,040
<i>Lap-B</i>	<sub>2</sub>	0,020	0,010	-	<i>6-Pgdh-B</i>	<sub>1</sub>	0,010	-	0,010
	<sub>3</sub>	0,130	0,100	0,170		<sub>2</sub>	0,670	0,650	0,630
	<sub>4</sub>	0,700	0,820	0,810	<sub>3</sub>	-	-	0,040	
	<sub>5</sub>	-	0,010	-	<sub>5</sub>	0,320	0,350	0,320	
	<sub>6</sub>	0,150	0,040	0,020					
	<sub>7</sub>	-	0,020	-	<i>6-Pgdh-C</i>	<sub>2</sub>	0,540	0,520	0,690
						<sub>5</sub>	0,460	0,480	0,310
<i>Mdh-A</i>	<sub>2</sub>	1,000	1,000	1,000					
						<i>F-Est-B</i>	<sub>1</sub>	0,030	0,080
					<sub>2</sub>	0,950	0,920	0,940	
					<sub>4</sub>	0,020	-	0,030	

**Tablica 30.** Relativne frekvencije genotipova za 16 genskih lokusa u uzorkovanim populacijama smreke na Jelovici, Pohorju, Nišićima

Lokus	Genotip	Jelovica	Pohorje	Nišići	Lokus	Genotip	Jelovica	Pohorje	Nišići
<i>Gdh-A</i>	22	1,000	1,000	1,000	<i>Mdh-B</i>	22	0,040	-	-
						22	0,940	1,000	1,000
<i>Got-A</i>	22	0,040	-	-	23	0,020	-	-	
	22	0,960	1,000	1,000					
<i>Got-B</i>					<i>Mdh-C</i>	24	0,060	0,020	0,060
	22	-	-	0,040		44	0,940	0,980	0,940
	22	1,000	1,000	0,900					
	23	-	-	0,060					
<i>Got-C</i>					<i>Pgi-B</i>	22	0,100	0,060	0,140
	22	0,300	0,100	0,120		23	0,400	0,400	0,300
	24	0,460	0,440	0,460		33	0,500	0,520	0,560
	25	-	0,040	0,020	34	-	0,020	-	
	44	0,240	0,380	0,380					
<i>Idh-A</i>	45	-	0,040	0,020	<i>Pgm-A</i>	22	0,820	0,780	0,860
						23	0,160	0,200	0,120
						24	0,020	0,020	-
	32	-	-	0,060	33	-	-	0,020	
<i>Idh-B</i>	22	-	-	0,020	<i>Skdh-A</i>	33	0,020	-	0,080
	23	0,020	0,080	0,080		23	0,060	0,020	0,100
	32	0,980	0,920	0,820		33	0,880	0,960	0,740
	34	-	-	0,020		35	0,020	0,020	-
<i>Lap-B</i>	11	-	-	0,020		37	0,020	-	0,080
	33	1,000	1,000	0,980					
<i>Lap-B</i>					<i>6-Pgdh-B</i>	22	-	-	0,020
	23	0,040	-	-		35	0,020	-	-
	24	-	0,020	-		22	0,420	0,420	0,360
	33	-	-	0,040		23	-	-	0,080
	24	0,220	0,200	0,260		25	0,500	0,460	0,440
	44	0,520	0,660	0,660	55	0,060	0,120	0,100	
	45	-	0,020	-					
	46	0,140	0,040	0,040	<i>6-Pgdh-C</i>	22	0,340	0,340	0,480
47	-	0,040	-	25		0,400	0,360	0,420	
66	0,080	0,020	-	55		0,260	0,300	0,100	
<i>Mdh-A</i>					<i>Fest-B</i>				
	22	1,000	1,000	1,000		21	-	0,020	-
						22	0,060	0,120	0,060
						22	0,900	0,860	0,088
					24	0,040	-	0,060	

Značajne razlike kod frekvencije alela i genotipova između uzorkovanih populacija iz Slovenije i Bosne nađene su kod lokusa *GDH-B*, *IDH-A*, *Skdh-A*, *6-Pgdh-C*. Primijećene su najveće razlike u učestalosti alela i genotipova u lokusu *6-Pgdh-C* za alel *6-Pgdh-C<sub>2</sub>*, *6-Pgdh-C<sub>5</sub>* i genotip *6-Pgdh-C<sub>22</sub>*, *6-Pgdh-C<sub>55</sub>* (Tablica 30).

Analizirana je multilokusna raznolikost alela  $n$  po pojedinih smrekinih populacija, hipotetska gametna multilokusna raznolikosti  $v_{gam}$  u uzorkovanim populacijama smreke, intrapopulacijska diferencijacija  $\delta_T$  u populacijama i uravnoteženost ( $e$ ) za distribuciju alelnih frekvencija u istraživanim populacijama smreke (Tablica 31).

**Tablica 31.** Prosječan broj alela u lokusu, postotak polimorfnih lokusa, stvarna heterozigotnost ( $H_{st}$ ) i teoretska heterozigotnost ( $H_{te}$ ), raznolikost ( $V_p$  i  $V_{gem}$ ), unutarpopulacijska diferencijacija  $\delta_T$ , uravnoteženost ( $e$ )

Populacija	A/L	v	$v_{gam}$	$H_{st}(14)$	$H_{te}(14)$	$\delta_T$	e	Subpopulacijska diferencijacija za gene pool
POP-1 / Jelovica	2,312	1,260	41,942	0,199	0,837	0,208	0,925	0,046
POP-2 / Pohorje	2,062	1,233	29,873	0,239	0,813	0,191	0,927	0,044
POP-3 / Nišiči	2,375	1,275	43,848	0,217	0,743	0,218	0,901	0,051



**Slika 83.** Smrekova šuma na središnjim Karpatima (Brašov)



Stvarna heterozigotnost  $H_{st}$  u uzorkovanih populacija smreke predstavljena je za 14 polimorfnih lokusa i prisutni gene pool (Tablica 32).

Lokus	$H_{st}$ (Jelovica)	$H_{st}$ (Pohorje)	$H_{st}$ (Nišići)
<i>ldh-A</i>	0,020	0,080	0,160
<i>ldh-B</i>	0	0	0
<i>Mdh-B</i>	0,060	0	0
<i>Mdh-C</i>	0,060	0,020	0,060
<i>Lap-B</i>	0,400	0,320	0,300
<i>Got-A</i>	0,040	0	0
<i>Got-B</i>	0	0	0,100
<i>Got-C</i>	0,489	0,684	0,658
<i>Pgm-A</i>	0,180	0,220	0,120
<i>Pgi-B</i>	0,400	0,420	0,300
<i>Skdh-A</i>	0,120	0,040	0,260
<i>6Pgdh-B</i>	0,520	0,460	0,540
<i>6Pgdh-C</i>	0,400	0,360	0,420
<i>Fest-B</i>	0,100	0,750	0,120
Prosjeak	0,199	0,239	0,217

U prosjeku, za 14 polimorfnih genskih lokusa najvišu heterozigotnost ( $H_{st}$ ) ima populacija Pohorje sa 0,239, zatim populacija Nišići sa 0,217 i na kraju populacija Jelovica sa 0,199 (Tablica 32).

Proveden je Fisherov precizni test za homogenosti alelnih frekvencija u populacijama smreke za analizirane genske lokuse. P-vrijednosti ukazuju na značajna odstupanja od homogenosti alelskih frekvencija (Tablica 33, 34).

Lokus	Alelne udaljenosti	Alelne udaljenosti	Alelne udaljenosti	Genotipske udaljenosti	Genotipske udaljenosti	Genotipske udaljenosti
	Pop1 / Pop2	Pop1 / Pop3	Pop2 / Pop3	Pop1 / Pop2	Pop1 / Pop3	Pop2 / Pop3
<i>ldh-A</i>	0,030	0,090	0,060	0,060	0,160	0,100
<i>ldh-B</i>	0	0,020	0,020	0	0,020	0,020
<i>Mdh-B</i>	0,030	0,030	0	0,060	0,060	0
<i>Mdh-C</i>	0,020	0	0,020	0,040	0	0,040
<i>Lap-B</i>	0,150	0,150	0,070	0,220	0,220	0,100
<i>Got-A</i>	0,020	0,020	0	0,040	0,040	0
<i>Got-B</i>	0	0,050	0,050	0	0,100	0,100
<i>Got-C</i>	0,190	0,170	0,020	0,220	0,180	0,040
<i>Pgm-A</i>	0,020	0,010	0,030	0,040	0,060	0,100
<i>Pgi-B</i>	0,040	0,010	0,030	0,040	0,100	0,120
<i>Skdh-A</i>	0,040	0,080	0,120	0,080	0,160	0,240
<i>6Pgdh-B</i>	0,030	0,040	0,050	0,060	0,140	0,100
<i>6Pgdh-C</i>	0,020	0,150	0,170	0,040	0,160	0,200
<i>Fest-B</i>	0,050	0,010	0,050	0,080	0,020	0,080
Srednja veličina	0,045	0,059	0,049	0,070	0,101	0,088

Tablica 34. Fisherov precizni test

Lokus	P- vrednost
<i>Idh-A</i>	13,24*
<i>Idh-B</i>	4,42 <sup>ns</sup>
<i>Mdh-B</i>	6,65 <sup>ns</sup>
<i>Mdh-C</i>	1,34 <sup>ns</sup>
<i>Lap-B</i>	25,75**
<i>Got-A</i>	4,42 <sup>ns</sup>
<i>Got-B</i>	11,15*
<i>Got-C</i>	13,38**
<i>Pgm-A</i>	1,97 <sup>ns</sup>
<i>Pgi-B</i>	2,57 <sup>ns</sup>
<i>Skdh-A</i>	17,16*
<i>6Pgdh-B</i>	10,71 <sup>ns</sup>
<i>6Pgdh-C</i>	7,23 <sup>ns</sup>
<i>Fest-B</i>	7,62 <sup>ns</sup>

- \*  $p < 0,05$   
 \*\*  $p < 0,01$   
 \*\*\*  $p < 0,001$   
 ns.  $p \geq 0,05$   
 (bez značajnosti)

Prosječne alelne genetske udaljenosti  $d_0$  (%) između uzorkovanih populacija smreke prikazane su za gene pool kod 14 lokusa (Tablica 35).

Tablica 35. Alelne genetske udaljenosti  $d_0$ 

Populacija	Jelovica	Pohorje	Nišići
Jelovica	0,000		
Pohorje	0,046	0,000	
Nišići	0,059	0,049	0,000

Najveća i najmanja alelna genetska udaljenost  $d_0$  između uzorkovanih populacija smreke prema lokusima (Tablica 36).

Genetska diferencijacija ( $D_j$ ) kod 3 populacije smreke za analizirane lokuse (Tablica 37), a predstavljenih s prosječnim genskim lokusima ( $\delta_3$ ) i prosječne diferencijacije gena poola u populacijama u %.

Tablica 36. Maksimalne i minimalne alelne genetske udaljenosti

Lokus	Min $d_0$	Za primjer	Max $d_0$	Za primjer
<i>Idh-A</i>	0,030	Pop 1 - 2	0,090	Pop 1 - 3
<i>Idh-B</i>	0	Pop 1 - 2	0,020	Pop 1 - 3 / 2 - 3
<i>Mdh-B</i>	0	Pop 2 - 3	0,030	Pop 1 - 2 / 1 - 3
<i>Mdh-C</i>	0	Pop 1 - 3	0,020	Pop 1 - 2 / 2 - 3
<i>Lap-B</i>	0,070	Pop 2 - 3	0,150	Pop 1 - 2 / 1 - 3
<i>Got-A</i>	0	Pop 2 - 3	0,020	Pop 1 - 2 / 1 - 3
<i>Got-B</i>	0	Pop 1 - 2	0,050	Pop 1 - 3 / 2 - 3
<i>Got-C</i>	0,020	Pop 2 - 3	0,190	Pop 1 - 2
<i>Pgm-A</i>	0,010	Pop 1 - 3	0,030	Pop 2 - 3
<i>Pgi-B</i>	0,010	Pop 1 - 3	0,040	Pop 1 - 2
<i>Skdh-A</i>	0,040	Pop 1 - 2	0,120	Pop 2 - 3
<i>6Pgdh-B</i>	0,030	Pop 1 - 2	0,050	Pop 2 - 3
<i>6Pgdh-C</i>	0,020	Pop 1 - 2	0,170	Pop 2 - 3
<i>Fest-B</i>	0,010	Pop 1 - 3	0,050	Pop 1 - 3 / 2 - 3

**Tablica 37.** Genetska diferencijacija ( $D_j$ )

Lokus	Populacija			$(\delta_j)$
	Jelovica	Pohorje	Nišići	
<i>Idh-A</i>	0,060	0,020	0,075	0,052
<i>Idh-B</i>	0,010	0,010	0,020	0,013
<i>Mdh-B</i>	0,030	0,015	0,015	0,020
<i>Mdh-C</i>	0,010	0,020	0,010	0,013
<i>Lap-B</i>	0,135	0,095	0,105	0,112
<i>Got-A</i>	0,020	0,010	0,010	0,013
<i>Got-B</i>	0,025	0,025	0,050	0,033
<i>Got-C</i>	0,180	0,105	0,075	0,120
<i>Pgm-A</i>	0,010	0,025	0,020	0,018
<i>Pgi-B</i>	0,025	0,035	0,010	0,023
<i>Skdh-A</i>	0,020	0,080	0,100	0,067
<i>6Pgdh-B</i>	0,035	0,030	0,045	0,037
<i>6Pgdh-C</i>	0,065	0,095	0,160	0,107
<i>Fest-B</i>	0,025	0,050	0,025	0,033
Gen pool	0,046	0,044	0,051	0,047

Raspon genetske diferencijacije ( $D_j$ ) između uzorkovanih populacija smreke za analizirane genske lokuse (Tablica 38).

**Tablica 38.** Raspon genetske diferencijacije ( $D_j$ )

Lokus	$D_j$ (%)
<i>Idh-A</i>	2 – 7,5
<i>Idh-B</i>	1 – 2
<i>Mdh-B</i>	1,5 – 3
<i>Mdh-C</i>	1 – 2
<i>Lap-B</i>	9,5 – 13,5
<i>Got-A</i>	1 – 2
<i>Got-B</i>	2,5 – 5
<i>Got-C</i>	7,5 – 18
<i>Pgm-A</i>	1 – 2
<i>Pgi-B</i>	1 – 3,5
<i>Skdh-A</i>	2 – 10
<i>6Pgdh-B</i>	3 – 4,5
<i>6Pgdh-C</i>	6,5 – 16
<i>Fest-B</i>	2,5 – 5



Slika 84. Vjetroizvale i vjetrolomi smreke, posljedica orkanskog vjetra

Uspoređivali smo genetsku strukturu tri populacije smreke s tri u ekološkom pogledu interesantne lokacije za koje je svojstvena pojava ekstremnih *Sphagno – Piceetum* staništa u Sloveniji i Bosni. To ovom istraživanju daje posebnu specifičnost jer nam omogućava da sagledamo razvojni put populacija smreke te njen razvoj kroz djelovanje specifičnih selekcijskih djelovanja ekstremnih uvjeta staništa na jednom prilično širokom području, kao i da pokaže moguću primjenu tih rezultata u praksi.

Populacije su pokazale visoku razinu varijabilnosti, odnosno alelnog i genotipskog diverziteta. Neki od nađenih alela su rijetki i pokazuju svojstvenost samo za odgovarajuću populaciju, kao i heterozigotnost pojedinih alela, a po tome su značajne populacije Jelovica s dva specifična gen lokusa (*Mdh-B*, *Got-A*) i Nišiči s jednim specifičnim gen lokusom koji je specifičan samo za tu populaciju (*Got – B*). Genetska varijabilnost unutar populacija se ponaša slično heterozigotnosti gdje pojedini gen lokusi pridonose znatno više varijabilnosti od drugih, kao i između populacija. Visoka heterozigotnost lokusa *Lap-B*, *Got-C*, *Pgi-A*, *6Pgdh-B*, *C 6Pgdh-C* i *Fest-B* upućuje na to da selekcijski procesi djeluju pozitivno na te lokuse, dok je kod lokusa efekt slabije izražen ili izostaje, što je vidljivo iz male heterozigotnosti tih lokusa. Za populaciju Pohorje ovim također možemo potvrditi moguće selekcijske pritiske koji favoriziraju visoku heterozigotnost lokusa *Fest-B*, dok kod četiri lokusa imamo monomorfnost te taj tip selekcije izostaje. Tako dobivene heterozigotnosti nas upućuju na različite selekcijske pritiske koji djeluju u te tri subpopulacije te na njihove razlike, a što je bilo i za očekivati s obzirom na zemljopisnu udaljenost i razlike u klimatskim čimbenicima.

Analizom genetskih odstojanja ( $d_o$ ) možemo primijetiti da su prisutna odstojanja, sukladna odstojanjima koja spominje Božič (2002) za razlike između smreke sa tresetišta i tipičnog staništa na Pokljuki (populacija Jelovica) u Sloveniji. Ipak je interesantno da populacije iz Slovenije (Jelovica i Pohorje) pokazuju bliskost, ali bosanske populacije pokazuju veću bliskost s populacijom Pohorje nego s Jelovicom. Razlog za manje razlike može biti u djelovanju selekcijskih pritisaka koji nastaju klimatskim djelovanjem, a sličniji su od onih koji nastaju djelovanjem tala. Ovo se može primijetiti i kroz alelne, genotipske analize, kao i na temelju heterozigotnosti. Tako alelne genetske distance pokazuju najmanje udaljenosti između populacija

za odstojanje između populacije Jelovica i Pohorje u 6 slučajeva, za distance između Jelovice i Nišića u 3 slučajeva, a između Pohorja i Nišića u 4 slučajeva. Što se tiče maksimalnih odstojanja situacija je drugačija te su maksimalne distance između Pohorja i Nišića u 8 slučajeva, Jelovice i Pohorja u 6 slučajeva te Jelovice i Nišića također u 6 slučajeva. Kako je prisutna i vertikalna raslojenost istraživanih populacija, na temelju toga ne možemo donijeti valjani zaključak jer su prisutne velike zemljopisne udaljenosti između njih. Inače, u mnogim radovima se potvrđuje vertikalna izdiferenciranost smreke (Müller-Starck 1989; Krajmerová i Longauer 2000; Pacalaj i sur. 2002; Ballian i sur. 2007a i b).



Slika 85. Sušenje smreke u središnjoj Europi (zapadni Beskidi)



#### 10.5. USPOREDNI POKAZATELJI GENETSKE VARIJABILNOSTI I PROPADANJA SMREKE U NEKIM DIJELOVIMA BOSNE I HERCEGOVINE

U Bosni i Hercegovini, a i u više srednjoeuropskih zemalja, smreka predstavlja jednu od najznačajnijih vrsta šumskog drveća s gospodarskog i ekološkog stajališta. Prema Fukareku (1970), rasprostiranje smreke u Bosni i Hercegovini povučeno je u unutrašnjost u odnosu prema Jadranskom moru, kao i prema Panonskom bazenu. Ta povučenosť uz disjunktno područje rasprostiranja ove vrste vjerojatno daje specifičnu genetsku strukturu smreke (Ballian i sur. 2007a i b). Na većim nadmorskim visinama vrlo često je nalazimo u manjim grupama iznad gornje granice šumske vegetacije pomiješano s borom krivuljem (*Pinus mugo* Tura), (Vranica). Smreka pridolazi u Bosni i Hercegovini na oko 585 816 ha ili u oko 21 % svih šuma (Matić i sur. 1971). Ti podaci pokazuju koliko je smreka važna za proizvodno šumarstvo jer je po važnosti odmah iza bukve i obične jele. Inače, smreka se obično nalazi u mješovitim šumama s bukvom i jelom, dok je u čistim sastojinama rijetka. To su sastojine na ekstremnim staništima



Slika 86. Snjegolomi smreke i snjegoizvale



kao što su mrazišta (Igman, Grmeč, Sjemeć), tresetišta (Bijambare) i visoke nadmorske visine (Vranica), (Stefanović 1977, Stefanović i sur. 1983). Posebno je interesantno naglasiti da smreka u odnosu na bukvu i običnu jelu ima smanjenu sposobnost prirodne obnove u mješovitim šumama, a to dovodi do toga da u šumama često prevlada agresivnija bukva, a ponekad i obična jela na račun smreke (Pintarić 2002).

Kako je ovo vrsta s jako dobrom kvalitetom drva koje ima široku uporabu u gospodarstvu, to je uvjetovalo i njenu masovnu uporabu u šumsko-gospodarskim radovima (Johann i sur. 2004), odnosno na njenu introdukciju u područja koja joj ekološki ne odgovaraju (Nožička 1972). Pored toga, kakav je njen značaj može se zaključiti i prema učešću smreke u rasadničkoj proizvodnji s ukupnim učešćem sadnica u rasadnicima Federacije BiH od oko 85 %, o čemu izvještava Ballian (2000). Ovome trebamo dodati da je i manipulacija sjemenom, rasadnička proizvodnja ove vrste te manipulacija sadnim materijalom mnogo jednostavnija nego kad je u pitanju obična jela, a koja je najviše zastupljena u našim šumama. Također, ako usporedimo i s borovima koji su značajno zastupljeni u rasadničkoj proizvodnji, sve ukazuje na prednosti smreke. Tako se već po osnivanju prvih državnih šumarija u središnjoj Bosni (Busovača) počinje s podizanjem smrekinih sastojina na nižim nadmorskim visinama, u nepovoljnim ekološkim uvjetima. Interesantan je i slučaj planine Vlašić gdje je, nakon katastrofalnog požara koji je uništio oko 18 000 ha prije stotinjak godina, izvršeno masovno zasijavanje smreke na cijeloj površini (Ballian 2007). Tada je introduciran materijal stranog podrijetla jer lokalna proizvodnja sjemena nije bila razvijena (Ballian i sur. 2007). Nakon Drugog svjetskog rata radovi na podizanju umjetnih šuma su intenzivirani, ali do 1990. godine Bosna i Hercegovina raspolaže s oko 125 479 ha umjetnih šumskih nasada u kojima prevladava smreka (Mekić i sur. 2002). Za razliku od Bosne i Hercegovine, u mnogim europskim zemljama predstavlja najvažniju vrstu gdje se već više od stotinu godina na umjetan način podižu njeni nasadi (Klimo 2007, Schmitt i Hayder 2009).

Zbog burnih ekoloških promjena, naročito u zadnjim dekadama, a misli se prije svega na povišenje temperatura, sustavno zagađivanje atmosfere i pedosfere, javlja se sustavno propadanje smreke o čemu u Europi izvještavaju brojni istraživači (Bergmann i Hosius 1996; Hosius i Bergmann 1993; Klimo 2007; Longauer i sur. 2001; Pacalaj i

sur. 2002), pa tako i kod nas Dautbašić (1997). Ovo propadanje je prije svega aktualno u umjetnim šuma, većinom monokulturama (Klimo 2007; Schmitt i Hayder 2009), ali isto tako i u prirodnim šumama, a što je obično posljedica neadekvatnih mjera gospodarenja. Prije svega tu je pojava velike brojnosti potkornjaka kojima odgovaraju klimatske promjene u zadnjim dekadama (Pernek 2000). U Bosni i Hercegovini se stanje šuma smreke sustavno pogoršava, iz godine u godinu prisutno je sve veće sušenja stabala. Glavni razlog sušenja i propadanja smreke možemo tražiti u velikoj brojnosti dva potkornjaka, *Ips typographus* i *Pityogenes chalcographus*, koji su u zadnjim dekadama u prenamnoženju na području Bosne i Hercegovine (Dautbašić i Čabaravdić 2001., Dautbašić i Treštić 2006.)

Prema priznatoj metodologiji za analize izoenzima provedeno je istraživanje u 12 prirodnih i jednoj umjetnoj populaciji smreke u Bosni i Hercegovini (Tablica 3).

Za analizu genetske strukture uporabljeni su izoenzimski biljezi (Ballian i sur. 2007), a interpretacija zimograma je prema protokolu koji je dao Konner (2004).

Za izračunavanje parametara genetske varijabilnosti uporabili smo statistički program GSED (Gillet 1998). Genetska odstojanja između populacija izračunata su prema Nei (1972), a za crtanje dendrograma uporabljena je metoda UPGMA, modificirana za NEIGHBOR proceduru kod programa PHYLIP Version 3.5.

Podaci o potkornjacima su dobiveni na temelju njihovog brojanja u postavljenim klopka tijekom zadnjih vegetacijskih perioda (Tablica 39). Tako za neka područja imamo podatke za 5 posljednjih godina, dok za druga imamo samo podatke za posljednju godinu, stoga moramo ujednačiti vrijednosti kao prosjeke. Iz podataka za više godina vidljiva je i dinamika populacija insekta koja je uvjetovana klimatskim prilikama. Kako nemamo ujednačeno praćenje, odnosno imamo nedostatak nekih godišta, opredijelili smo se analizu prosjeka. Interesantno je da za područje Vlačića imamo podatke iz dvije šumarije koje pripadaju različitim entitetskim šumarstvima. Tu je još i jedna grupa podataka za dvije istraživane populacije s planine Igman koje su ekološki diferencirane. Uporabljene klopke su bile tipa "teysohn" i "ekotrap II", a služe za procjenu populacijske brojnosti potkornjaka u nekom području. Do broja osušenih stabala došli smo na temelju godišnjih pregleda sastojina te sanitarnog uklanjanja osušenih stabala

iz sastojina. Za brojno stanje potkornjaka i osušenih stabala u analizi smo uporabili srednje veličine za analizirani period promatranja.

Dobivene rezultate molekularno-genetske analize uspoređivali smo s podacima dobivenim za brojnost potkornjaka i s brojem osušenih stabala.

Tablica 39. Prosječni podaci o potkornjacima i broju osušenih stabala u istraženim populacijama

Broj	Populacija	Brojanje obavljeno za godine	Vrsta potkornjaka		Broj suhih stabala		Broj uporabljenih klopki
			<i>Ips typographus</i>	<i>P. chalcographus</i>	kom.	m <sup>3</sup>	
1	Grmeč (Bos. Petrovac)	2009	293 550	nn	200	nn	24
2	Preodac (Bos. Grahovo)						
3	Busije (Glamoč)	2007 - 2009	322 640		269	404	73
4	Rastičevo (Kupres)	2007 - 2008	55 540	298 500	5	nn	23
5a	Vlašić (Skender Vakuf), (umjetna)	2006 - 2008	218 083	489 652	722	2945	161
5b	Vlašić (Turbe), (umjetna)	2006 - 2009	819 478	4 308 805	1874	2623	60
6	Bistrica (Gornji Vakuf)	2009	17 200	72 000	541	618	10
7	Igman – A (mrazišna)	2007 - 2009	130 881	1 332 107	372	432	105
8	Igman – B (normalna)						
9	Zelengora (Kalinovik)	2006 - 2008	32 972	29 344	211	881	61
10	Bijambare (Nišići)	2005 - 2009	44 115	415 114	270	303	21
11	Tibija (Olovo)	2008 - 2009	280 147	592 932	nn	195	159
12	Romanija (Mokro)	2006 - 2008	63 443	98 149	nn	nn	151
13	Han Kram (Han Pijesak)	2006 - 2008	334 268	500 945	1324	5709	206

Tablica 40. Mjere genetske višestrukosti, raznolikosti i heterozigotnosti kod 13 istraženih populacija u Bosni i Hercegovini (Ballian i sur. 2007).

Populacija	Varijabilnost		Raznolikost		Heterozigotnost	
	A/L	P(%)	$V_{gem}$	$n_e$	$H_{st}$ (%)	$H_{te}$ (%)
Grmeč	2,55	90	35,2	1,355	20,2	20,7
Preodac	2,35	80	32,0	1,330	18,4	19,2
Busije	2,30	80	35,6	1,378	21,7	21,5
Rastičevo	2,40	85	36,0	1,375	20,0	21,4
Vlašić	1,80	65	27,5	1,277	21,0	16,9
Bistrica	2,50	85	35,8	1,361	21,6	21,4
Igman - A	2,45	85	33,8	1,335	20,7	19,9
Igman - B	2,35	85	35,5	1,353	22,3	21,1
Zelengora	2,40	85	34,0	1,326	20,4	20,2
Bijambare	2,50	80	35,5	1,336	19,9	20,4
Tibija	2,40	75	33,6	1,352	19,8	19,7
Romanija	2,30	80	36,4	1,380	24,0	21,8
Han Kram	2,60	85	37,0	1,355	20,8	21,6

Ne ulazeći u detalje, odmah ćemo pristupiti uspoređivanju odgovarajućih genetskih parametara datih u Tablici 40 i njihovoj usporedbi s podacima o brojnosti insekata i propadanju stabala u populacijama, mada su podaci iz Tablice 39 nepotpuni. Razlog je u tome što je vrlo teško primijeniti istu metodologiju i princip procjene. Tu je i



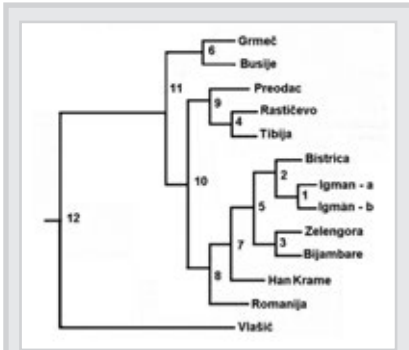
Slika 87. Sušenje smreke

neuniforman broj postavljenih klopki po jedinici površine, ali ipak broj osušenih stabala pokazuje pravo stanje na terenu. I pored određenih manjkavosti, ovo istraživanje će pružiti brojne interesantne detalje koji mogu odigrati veoma važnu ulogu u gospodarenju smrekom.

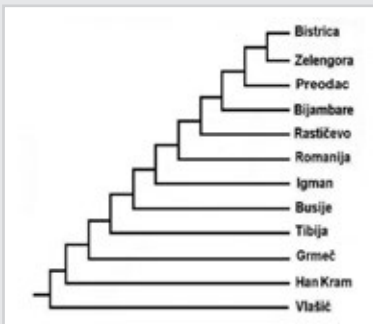
Radi bolje preglednosti situacije na terenu stanje je prikazano dendrogramima. Tako je iz dendrograma (Slika 87, 88 i 89) vidljivo da je različito grupiranje populacije prema genetičkoj strukturi (Ballian i sur. 2007a) i brojnosti insekta *Ips typographus* i *P. chalcographus*. Ovdje treba naglasiti da su dendrogrami za insekte urađeni prema hijerarhijskom modelu jer smo raspolagali samo srednjim veličinama. Ipak je evidentno u sva tri slučaja da populacija Vlačić odstupa od svih drugih populacija obuhvaćenih u ovom istraživanju. Ona se potpuno izdvaja prema genetičkoj strukturi, što smo već pisali ranije u tekstu, kao i prema izrazitoj brojnosti obje vrste insekata.

Pomnom usporedbom rezultata u Tablici 39 i 40, te Slika 88, 89 i 90, odmah je vidljivo da populacija Vlačić znatno odstupa od ostalih populacija koje su uključene u ovo istraživanje. U populaciji Vlačić registriran je najveći prosječni broj insekata, kao i najveći broj suhih stabala, dok na molekularno-genetičkoj razini imamo jako niske vrijednosti genetskih parametara (Tablica 40), izuzev stvarne heterozigotnosti što je pak posljedica pomiješanosti genetskih materijala. Tako je za populaciju Vlačić u dvije šumarije koje gospodare na ovoj planini registrirano prosječno preko 2500 osušenih stabala godišnje (Tablica 39). Ovo je i za očekivati ako se zna da je ova populacija umjetna, a podrijetlo reprodukcijskog materijala nepoznato (Ballian 2007). Također, i ratna djelovanja su ostavila traga na stanje šuma, kao i neplanska izgradnja sportskih objekata. Oba čimbenika se mogu povezati s velikom brojnošću pojavljivanja potkornjaka *Ips typographus* i *P. chalcographus*, ali ipak mnogo više genetska struktura. Ipak, ako analiziramo odvojeno šumarije koje gospodare Vlačićem, mogu se primijetiti razlike u brojnosti pojavljivanja insekta te se može zaključiti da je veoma teška situacija u području šumarije Turbe. U toj šumariji je s manjim brojem klopki ulovljen daleko veći broj insekta.

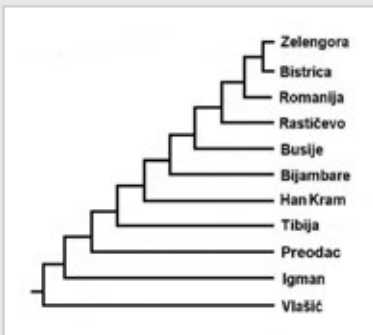
S druge strane, prema brojnosti tu je i populacija Igman koja je predstavljena s dvije subpopulacije (predstavljena fitocenozom *Piceetum illyricum montanum*, Fukarek i Stefanović 1958 emend. Horv. et al., 1974 i *Picetum illyricum*). U ovom slučaju su u pitanju čiste prirodne populacije te se bilo kakvo objašnjenje ne može povezivati



Slika 88. Dendrogram za genetska odstojanja Nei (1972), (Ballian i sur. 2007a)



Slika 89. Dendrogram baziran na brojnosti potkornjaka *Ips typographus*, na temelju brojnosti insekta



Slika 90. Dendrogram baziran na brojnosti potkornjaka *P. chalcographus*, na temelju brojnosti insekta

s alohtonom genetičkom strukturom kao što je to slučaj s populacijom Vlašić. Ovdje razloge trebamo tražiti prije svega u jakom antropogenom utjecaju na ovu populaciju. Problemi s jakim sušenjem smreke povlače se još od vremena održavanja olimpijade kad se zbog gradnje sportskih objekata poremetila struktura šuma s brojnim oštećenim stablima. Tu je također uključeno i ratno djelovanje kada su šume devastirane ratnim djelovanjem i neplanskim sječama. Zbog toga je neposredno nakon rata u jednom kratkom periodu od 1996. do 1998. godine registrirano preko 10 000 osušenih stabala. Nakon toga stanje se veoma lagano popravlja, a danas je na tom području uređeno gradsko izletišće. Zbog toga ovu populaciju treba promatrati s posebnim interesom u narednom periodu. Ovdje se trebamo osvrnuti i na sustav gospodarenja koji vjerojatno nije prikladan ovom tipu šuma na planini Igman.

Ovim dvjema populacijama može se pridružiti i populacija Preodac iz zapadne Bosne gdje je također registrirana veća brojnost insekta *P. chalcographus* kao i prilično pojačano sušenje. Što se pak tiče broja osušenih stabala (Tablica 39), to treba uzeti s





Slika 91. Smrekova šuma kod Olova (Ajdinovići)

rezervom jer lokalni stručnjaci nisu razdvajali osušena stabla smreke i obične jele. Inače, ova populacija ima veoma kvalitetnu genetsku strukturu, a osnovni razlog moramo tražiti u ratnim djelovanjima i ranijim lošim gospodarskim zahvatima, ali ne smijemo zaboraviti i lokalne ekstremne uvjete staništa koji se ogledaju, prije svega, u jakoj karstifikaciji terena gdje smreka raste na kamenim blokovima.

Veoma interesantna je situacija s populacijom Han Kram (predstavljena fitocenozaom *Pino-Betuletum pubescentis*, Stef., 1964 *piceetosum subass.* Beus 2007 in Mataruga i sur. 2007) koja pokazuje visoke genetske vrijednosti, što bi trebalo ukazivati na njenu stabilnost (Tablica 40). Ipak, ta populacija pokazuje i veliku

brojnost insekata kao i visok broj osušenih stabala te veliku posječenu masu suhih stabala. Kako su u pitanju i ekstremni klimatski uvjeti, a u kombinaciji s visokom nadmorskom visinom, tu je za očekivati da i brojnost insekata bude manja. Iz mase posječenih stabala koja je velika možemo zaključiti da se većinom suše stara prezrela stabla koja su već pred kraj svog životnog vijeka te koja zbog toga pokazuju slabu adaptabilnost prema i najmanjim promjenama u svom okruženju.

Među istraživanim populacijama smreke je i populacija Bistrica koja se nalazi u masivu Vranice, na velikoj nadmorskoj visini (predstavljena fitocenozaom *Piceetum illyricum subalpinum* Horv. et al., 1974) gdje su stabla osrednje debljine, s malim učešćem jako debelih stabala. Ova populacija pokazuje visoke vrijednosti genetskih parametara, što je prikazano u Tablici 40. U isto vrijeme u ovoj populaciji je registriran

najmanji broj insekata, uz relativno veći broj tanjih osušenih stabala. Kako je riječ o populaciji s veće nadmorske visine, za očekivati je i manji broj (jedna) generacija insekata tijekom godine, a što ide u prilog stabilnosti ove populacije. Kako se u populaciji gospodari čistim sječama na malim površinama (grupimični prebor), u narednom periodu ćemo vidjeti kako će se razvijati populacija smreke i njena otpornost na insekte.

Ovdje se moramo osvrnuti i na jednu veoma interesantnu populaciju, populaciju Tibija, u kojoj je registriran izrazito veliki broj potkornjaka *P. chalcographus*, ali bez većih utjecaja na sušenje smreke u tom području. Kako je to zona s veoma nepovoljnim klimatskim čimbenicima, su-

him i jako toplim ljetima te slabim rasporedom padalina (Stefanović i sur. 1983), osnovni razlog stabilnosti smreke u tom području trebali bismo tražiti u kvalitetnim gospodarskim zahvatima. Ipak, nije nevažno napomenuti da se i u ovom području, kao i u ostalim populacijama, gospodari metodom grupimičnog prebora.

Kada su u pitanju ostale istraživane populacije, koje imaju dobre genetske parametre, u njima nije registriran jak napad insekata kao što je slučaj kod populacija Vlašić i Igman te on nije prouzrokovao jače sušenje smreke. Pored rečenog, za ove populacije je značajno da se u njima provode sve potrebne gospodarske mjere, od zaštite do njege i obnove. U ovom slučaju kao najstabilniju bi trebalo izdvojiti populaciju Rastićevo s jako malim brojem osušenih stabala, uz osrednji napad obje vrste potkornjaka.



Slika 92. Pojedinačne smreke u mješovitoj šumi jele i bukve na planini Plješivici

## 11. PREPORUKE ZA OČUVANJE SMREKE U BOSNI I HERCEGOVINI

### **11.1. Genetske razlike između populacija zbog različitih uvjeta okoline**

Ekološka valencija vrste nasljedna je karakteristika, odnosno njezina je sposobnost prilagodbe određena nasljednom osnovom ili genomom biljke.

Inače, smreka je vrsta koja jako dobro pokazuje svoju diferenciranost, odnosno varijabilnost kako u horizontalnom rasprostiranju, tako i u vertikalnom (Ballian i sur. 2007a i b, 2009), a što se izravno može povezati s njezinom seobom poslije ledenog doba te djelomično i procesima koji i dalje traju.

Pomoću prikazanih genetskih parametara različitosti obično razlike između populacija ili unutar populacija bivaju vidljive i jasne. Mogući su uzroci tih različitosti, osim prirodne selekcije, i antropogena djelovanja, ali i razvojni čimbenici ili procesi prilagođavanja na određene ekološke uvjete (Ballian i Kajba 2011).

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, a što je prikazano u jednom od ranijih poglavlja, a odnosi se na provedenu ekološko-vegetacijsku rajonizaciju, kao i čitav spektar opisanih fitocenoza. Stoga stručnjaci smatraju da vrste šumskog drveća s područja Dinarida pokazuju veliku varijabilnost (Ballian 2010b, 2012) u usporedbi s istim vrstama sa sjevera. Utjecaj orografskih čimbenika, odnosno genetičko prilagođavanje na visinski položaj i formiranje ekotipova vidi se iz fiziološko-genetskih istraživanja Holzera (1978), Bergmanna (1988) i Balliana i sur. (2007b) na smreci te mnogih drugih autora što su radili s drugim vrstama. Stutz (1990) u istraživanju smreke nije ustanovio da orografske prilike mogu utjecati na genetičko distanciranje među populacijama u središnjoj Švicarskoj, a to treba tražiti u malim i izoliranim populacijama smreke tog središnjeg dijela Alpa i Švicarske i u njezinoj slaboj diferencijaciji u tom području. Za razliku od Švicarske, u Bosni i Hercegovini na planini Igman registrirana je diferenciranost na temelju orografskih čimbenika koji su povezani s klimatskim (Ballian i sur. 2007b).

Utjecaj zagađenosti i otpornost biljaka na zagađivanje podrobno su istraženi na smreci uz korištenje relativno otpornih genotipovima koji generalno pokazuju visoke razine heterozigotnosti (Bergmann i Scholz 1987, 1989). Jaka zagađenost tla metalima također uzrokuje promjene genotipskih i alelnih frekvencija, ali utjecaj nije jednak na lokusima *Lap-B*, *Pepca-A*, *6Pgd-B*, *6Pgd-C*. Tolerantna stabla pokazala su signifikantno veću razinu heterozigotnosti, a kod lokusa *6Pgd-A* homozigotnost najčešćih alela pokazuje najveći stupanj preživljavanja (Hosius i Bergmann 1993; Bergmann i Hosius 1996; Longauer i sur. 2001).



Slika 93. Rasadnička proizvodnja smreka u rasadniku Poklečko polje - Zavidovići

### 11.2. Očuvanje genetske raznolikosti smreke

Konzervacija ili očuvanje genetske raznolikosti *in situ* neke populacije povezana je s mnogim problemima, a u prvom redu sa životnim vijekom jedinki, antropogenim i zoogenim utjecajima, zagađivačima zraka, filogenetičkom starošću vrste itd. (Ballian i Kajba 2011). Dakle, problem se pojavljuje pri prenošenju genetske strukture stare (adultne) populacije na mladu (juvenilnu) generaciju. Prenošnje

se može ostvariti prirodnim ili umjetnim pomlađivanjem. Ovdje se moramo osvrnuti i na sve veći problem genetskog zagađenja, a što je posljedica nekontroliranog prenošenja genetskih struktura (Ballian 2009; Ballian i Kajba 2011).

Provjera uspješnosti očuvanja genetske raznolikosti mlade populacije može se obaviti uz pomoć izoenzimske analize gen lokusa što uspješno provode u svojim istraživanjima Behm i Konnert (1999), Hosius i sur. (2000) i Aravanopoulos i sur. (2015) koji predlaže razvoj monitoringa te bi se ova metoda trebala primjenjivati u intenzivnom šumarstvu.

### ***11.3. Očuvanje genetske raznolikosti prirodnim pomlađivanjem***

Prirodno pomlađivanje u većini se slučajeva smatra boljim od umjetnog pomlađivanja. Prema nekim istraživačima, efektni broj individua u populaciji, odnosno broj biljaka sposobnih za plodonosjenje, vrlo je važan za obnovu genetske raznolikosti. Također, tu je bitna i gustoća biljaka te njihov prostorni raspored u populaciji da bi se izbjegla usmjerena oplodnja. To je važno da ne bi dolazilo do samooplodnje i inbridinga u populaciji, što se može negativno odraziti na sljedeću generaciju jer vodi k depresiji potomstva (Vincent i Kantor 1971; Bergmann 1992, 1993), a kod nas kao primjer može poslužiti jela s područja Očevije (Ballian 2010a).

U brojnim istraživanjima koja su provedena u Norveškoj došlo se do rezultata da je potrebno pored horizontalne uraditi i vertikalnu rajonizaciju smreke te vertikalno definirati njenu uporabu (Barner i Willan 1995; Ballian 2011; Ballian i Kajba 2011). U istraživanju je uporabljena diobena metoda koju su dali Barner i Willan (1995), a kojom je utvrđeno podrijetlo smreke iz 37 rajona ili oblasti za sakupljanje sjemena (sjemenih zona) koje se dalje dijele na visinske oblasti. Ova razdioba temelji se u biti na zemljopisno-klimatskim čimbenicima, a oni pak daju određena ograničenja za distribuciju šumskih zajednica. Također, tu su uključena i razgraničenja administrativnog tipa. Tako u južnim oblastima, s blažom klimom, umjesto visinske diobe upotrebljuje se kao diobeni element udaljenost od mora. Reprodukcijski materijal, sjeme i sadnice, trebali bi se koristiti unutar rajona u kojem su sakupljeni. Inače, za dvije glavne vrste, smreku i obični bor, određene su i visinske i horizontalne granice unutar kojih se može prenositi



reprodukcijski materijal bez većih problema koji nastaju tijekom procesa prilagodbe, tj. nekoliko stotina kilometara na sjever ili jug (400-200 km) zbog homogenih uvjeta i nekoliko stotina metara prema gore ili dolje (250 m) zbog blaže zimske klime i utjecaja oceana od mjesta sabiranja (Barner i Willan, 1995; Ballian 2011).

Također, ovdje treba naglasiti i sve prisutnije modeliranje optimalnih metoda gospodarenja smrekom, a što može dati jako dobre rezultate u praksi (Tahvonena i sur. 2010; Lamedica i sur. 2011). Tu se moramo osvrnuti i na paneuropsku strategiju koja predviđa selektirane genetske jedinice smreke u Europi (de Vries i sur. 2015) te nadzor nad genetskim izvorima, kako to naglašavaju Aravanopoulos i sur. (2015).



Slika 94. Smreka na kamenim blokovima zapadne Bosne

#### **11.4. Očuvanje genetske raznolikosti umjetnim pomlađivanjem**

Umjetno pomlađivanje smreke povezano je s mnogim problemima, prije svega se misli na neplansku distribuciju reprodukcijskog materijala, a što proizlazi iz posebnih ekoloških zahtjeva vrste do slabo zastupljenog gene poola u proizvedenom materijalu. Istraživanja pokazuju da je sadni materijal smreke u mnogim slučajevima opterećen nedovoljnom genetičkom informacijom, odnosno postojanjem velikog broja jedinki nastalih samooplodnjom ili inbridingom, tj. gubitkom adaptacijske sposobnosti (Finkeldey 1993), a to je obično posljedica sabiranja sjemena s malog broja sjemenskih stabala. Zato pri umjetnoj obnovi 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, dobivenih na temelju molekularno-genetske rajonizacije (Gračan i sur. 1999; Konnert i sur. 2015);
- o određivanju optimalnog broja biljaka (sadnica) u procesu obnove da bi se u kasnijim stadijima dobio zadovoljavajući broj biljaka koje bi reprezentirale genetsku strukturu populacije (Ziehe i sur. 1989);
- o korištenju sjemena sabranoga sa što više stabala ravnomjerno raspoređenih u populaciji i korištenju sjemena različitih godišta sabiranja kako bi se smanjilo moguće štetno djelovanje inbridinga i bolje očuvala genetska struktura populacije jer se može dogoditi da zbog nekog razloga dio stabala u godini sabiranja nije cvjetao ili plodonosio (Müller-Starck 1991; Konnert 1996; Konert i sur. 2015);
- o održavanju što je moguće veće heterogenosti zasada te na minimum smanjiti bilo kakve mjere njege i radove u populaciji, što znači omogućiti prirodnoj selekciji da eliminiira što više neprilagođenih jedinki (Muona i sur. 1988).

### 11.5. Potvrda genetskog bogatstva u populacijama

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

Za prilagodbu i održanje neke populacije smreke *in situ* mora se uzeti u obzir i činjenica da opstanak ovisi i o osnovnim životnim čimbenicima te o jedinki koja je nosilac genetskog izvora, tj. o njezinoj sposobnosti da genetski resurs prenese na sljedeću generaciju (vitalnost, plodonošenje, otpornost, itd.). Stoga je potrebno poznavati genetsku strukturu smreke dobivenu uz pomoć genetskih biljega i osnovne ekološke čimbenike.

Promatramo li genetski kriterij, najbolje je da populacija smreke posjeduje što je moguće više genetskih varijanti (brojnost genotipova), bilo rijetkih alela, bilo onih s visokom učestalošću, veliki genetski potencijal za prilagodbu, visok stupanj heterozigotnosti,

veliku multilokusnu raznolikost i visok polimorfizam haplotipova, što je preporučio Larsen (1986a i b; Ballian 2008b) za običnu jelu. On heterozigotnost povezuje s višom otpornošću prema polutantima



**Slika 95.** Šuma crnog bora sa mladim smrekama u sukcesiji na planini Ljubišni u istočnoj Bosni

i propadanju, a što je dobiveno i kod smreke (Hosius i Bergmann 1993; Bergmann i Hosius 1996; Longauer i sur. 2001). 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 (mrazišne, subalpinske i populacije smreke s tresetišta), odnosno prilagodbu na specifične ekološke uvjete (Ballian i sur. 2007b, 2009; Ballian 2012).

S druge strane, kod populacija koje karakterizira relativno veliki polimorfizam i heterozigotnost, s pojavom vrlo rijetkih alela može se utvrditi i genetsko opterećenje (Gregorius 1991). Stoga je preporučljivo uključivanje većeg broja parametara pri utvrđivanju genetskog 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 dragocjenog genetskog potencijala u uzgojno-meliorativnim radovima u šumama smreke.

Kod šumskog drveća prisutan je genetski drift, a samim tim i inbriding koji se obično javlja u malim izoliranim sastojinama, ali može biti značajno prisutan i u velikim sastojinama šumskog drveća kao što je slučaj sa smrekom na sjeveru Europe. Inače, inbriding je stalno prisutan kod pionirskih vrsta šumskog drveća kao što su breze, jasike ili borovi. Tako je teorijski i empirijski ustanovljeno da genetski drift i inbriding svoje najjače efekte imaju u malim ili izoliranim populacijama. U takvim populacijama prema Hadžiselimoviću (2005) dovoljno je da se iz reproduksijskog ciklusa isključi samo nekoliko jedinki i da se pojave vidljive posljedice u genetskoj strukturi, a obnova genetskog potencijala tada traje stoljećima. Također, i u velikim populacijama postoje ograničenja koja dovode do križanja individua iz samo uskog kruga zbog mogućih razlika u fenologiji cvjetanja između individua. Stoga Hadžiselimović (2005) zaključuje da su genetski učinci drifta obrnuto razmjerni veličini populacije, a upravo razmjerni relativnom odnosu između apsolutne i efektivne veličine populacije.

Izravna posljedica genetskog drifta je inbriding koji predstavlja križanje u srodstvu, odnosno samooplodnju kod alogamnih biljaka ili križanja u najužem srodstvu. Inbriding je naročito značajan ako se provodi kroz više generacija u populaciji koja se sastoji od malog broja individua.

Sama pojava genetskog drifta u populaciji također je izravno povezana i s pojavom inbridinga i samooplodnje, a to proizlazi od male veličine populacije, neoptimalne gustoće tretirane vrste, problema u disperziji polena ili sjemena, ili pak, prema Ducciju (1991), činjenice da su ljudske aktivnosti u posljednjih 2000 godina izravno pogađale mnoge populacije te da se to posebno odrazilo na heterozigotne individue. Sama pojava takve reprodukcije u srodstvu povećava pojavljivanje genetske depresije, što se vrlo često odražava i u fenotipskom izgledu individua, a ujedno se smanjuje heterogenost populacije, što ostavlja trajne posljedice na potomstvo. To za posljedicu ima povećanje učestalosti praznog sjemena (šturog) te opću slabost i depresivnost prirodnog pomlatka, što kod umjetne obnove ostavlja nesagledive posljedice.

Postojanje inbridinga u populacijama predstavljeno je statističkom veličinom koja se naziva fiksacijski indeks ili Wrightov koeficijent inbridinga. Fiksacijski indeks predstavlja odnos između razlike teorijskog i dobivenog (stvarnog) heterozigota naspram teorijskom. Ta veličina u ovisnosti od svoje vrijednosti može nam pokazati prisustvo inbridinga, odnosno odstupanje od genetske ravnoteže. Ako su veličine negativne, u populaciji je prisutna velika heterozigotnost, veća od one predviđene genetičkom ravnotežom, odnosno odsustvo inbridinga. Za nultu i bliske veličine svojstveno je da pokazuju prisutnost genetske ravnoteže kao i odsustvo inbridinga. Pozitivne vrijednosti fiksacijskog indeksa upućuju na postojanje inbridinga u populacijama (Bergmann i sur. 1990), odnosno pojavu homozigotnosti u populaciji koja je u ovom slučaju superiornija od one koja je predviđena genetičkom ravnotežom. Fiksacijski indeks označava mjeru odstupanja promatrane heterozigotnosti od očekivane Hardy-Weinbergove ravnoteže (Morgenstern 1996).

Prema Millaru i Lybbyju (1991), odlučujuću ulogu u potvrdi genetskih potencijala ima podjela variranja unutar i između populacija. Ako genetičko variranje između populacija nije klinalno, nego je diskontinuirano (u obliku ekotipova, kao što je slučaj s populacijom na mrazištima i u visokim područjima - subalpinska smreka, izoliranim populacijama), tada se preporučuje da obuhvati što veći broj populacija pri poduzimanju mjera za održanje genetskog potencijala. U homogenijim uvjetima sjevera (Norveška i Švedska) s klinalnom varijabilnošću dovoljan je i manji broj populacija za održavanje genetskog potencijala.



Slika 96. Glamočke smrekove šume

Uzmemo li u obzir i rezultate Pacalaja i sur. (2002) za smreku, u rajonizaciju smreke obvezno treba uključiti i visinsko raščlanjivanje populacija jer su autori dobili međupopulacijske razlike na osnovi visinskog raščlanjivanja, a to je potvrđeno i u ovom istraživanju koje smo proveli na planini Igman (Ballian i sur. 2007b). Stoga bi to trebalo uzeti u obzir prilikom deklariranja sjemena i njegovih genetskih potencijala te težiti tome da na određenim visinama raspolažemo populacijama koje mogu zadovoljiti i kvantitetom i kvalitetom genetskog potencijala.

#### **11.6. Broj potrebnih populacija za banke gena in situ**

Dobiveni rezultati iz istraživanja smreke u Bosni i Hercegovini (Ballian i sur. 2006, 2007a) okvirno ukazuju da bi broj populacija potrebnih za održanje genetskih potencijala iznosio oko 50. Prema novim dostupnim podacima, na području Europe ima 447



konzervacijskih jedinica smreke, a 75 ih dolazi u skupinu selektovanih (de Vries i sur. 2015).

Inače je iz rezultata vidljivo da za banku gena velike populacije treba veći broj jedinki, a za male populacije treba manji broj jedinki. Osim toga, treba voditi računa i o samome prilagodbenom potencijalu biljaka u populaciji. Za populacije i jedinke koje imaju visoki potencijal prilagodbe treba manje populacija ili jedinki od onih kod kojih je taj potencijal manji pa je potrebno i više populacija i više jedinki.

Inače, prema Gregoriusu (1986) osnovno održavanje genetskog potencijala u različitim ekološkim nišama, uz prisutno genetsko diferenciranje, može uvjetovati povećanje prilagodbenog potencijala populacija te time i manje potrebnih populacija.

Tako se kroz istraživanje Balliana i sur. (2007a) i Balliana (2007) za populaciju Vlašića ustanovilo da je umjetna, odnosno da je nastala sjetvom, pa je time i pod mnogo većim negativnim utjecajem genetske strukture od drugih populacija. Stoga ona pokazuje veće razlike spram ostalih populacija, a posebno spram populacija podrijetlom iz glacijalnog pribježišta s juga Balkana. Na osnovi tih rezultata populacija Vlašića možda sadrži genetske informacije srednjoeuropskih populacija, pa i onih koje nisu registrirane pomoću izoenzimskih sustava (Bergmann i Ruetz 1991), dok autohtone stoga imaju bolji prilagodbeni potencijal i sadrže genetsku strukturu blisku glacijalnom pribježištu na jugu Balkanskog poluotoka. Stoga naše autohtone populacije trebaju imati visok prilagodbeni potencijal i otpornost u usporedbi s drugim populacijama, dok bi se svako propadanje smreke u Bosni i Hercegovini moglo pripisati neadekvatnom sustavu gospodarenja njom i unošenjem smreke u neadekvatne ekološke uvjete gdje joj slabi genetski potencijal. To bi se moglo provjeriti samo testovima u nizu terenskih pokusa.

Dakle, pri umjetnom širenju populacija smreke u Bosni i Hercegovini treba posebnu pažnju obratiti lokalnim populacijama koje su vrlo važne na lokalnoj razini, odnosno rajonu na osnovi svog prilagodbenog potencijala, a koji bi se i eksperimentalno trebao dokazati. Inače, rajoni su definirani u Bosni i Hercegovini (Stefanović i sur. 1983), a bilo bi dobro da se i na temelju molekularno-genetskih istraživanja uradi i genetska rajonizacija sjemenskih jedinica (rajona i zona) smreke u Bosni i Hercegovini.





Slika 97. Šuma smreke na Nišićkoj visoravni

### 11.7. *Obnova genetskih potencijala*

U ranijim poglavljima rasprave istaknuto je značenje prirodnog i umjetnog pomlađivanja u vezi s obnovom genetskih potencijala smreke. Zbog toga je, a radi minimalnog održanja genetskih potencijala i procesa pomlađivanja, odlučujući broj potrebnih rezervi gena (Ballian 2008b), u našem slučaju sjemenskih sastojina, sjemenskih zona i sjemenskih plantaža. Prema do sada urađenim istraživanjima u Bosni i Hercegovini bi ih trebalo biti oko 50.

Prema Finkeldeyu (1993), broj jedinki potrebnih za održavanje genetskog potencijala mora se temeljiti na vjerojatnosti gubitka

rijetkih gena iz populacije, što znači da populacija mora biti toliko velika da u sebi očuva veći dio gene poola. To je bitno pri konzervaciji gena *ex situ*, bilo čuvanjem sjemena u bankama gena, bilo podizanjem arhiva gena. Za održanje potencijala *in situ* donju granicu broja jedinki treba odrediti na osnovi spoznaje je li moguća naknadna obnova genetskog potencijala prirodnog pomlađivanja. U tom slučaju presudno je važan broj biljaka, horizontalna i vertikalna struktura, tip gospodarenja (jednodobna ili preborna struktura šume).

Tako u homogenim uvjetima trebamo imati manji broj većih populacija koje bi mogle zadovoljiti potrebe za reprodukcijom materijalom, a u heterogenim uvjetima Dinarida potrebno je imati veći broj objekata (sjemenskih sastojina) te bi se on u našim uvjetima mogao kretati oko 50 da bismo mogli zadovoljiti horizontalnu i vertikalnu genetsku diferenciranost smreke, a predviđene su za naše područje 3 selektovane genske rezerve (sastojine), (de Vries i sur. 2015).

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 umjetnoj obnovi, no uporabom samo genetski provjerenog autohtono-reprodukcijanskog materijala. U tim radovima treba obratiti pažnju na genetsku strukturu populacije prema starosnim stadijima jer u provedenim istraživanjima Ruetza i sur. (1996) rezultati pokazuju razlike između starosnih stadija populacije, odnosno registrirane su promjene s njenim starenjem. Stoga svaku obnovu treba pratiti povremenim genetsko-molekularnim istraživanjima (Behm i Konnert 1999) jer se razlike između starih stabala i mladih u jednoj populaciji, uz odgovarajuće uzgojne mjere, mogu svesti na minimum.



Slika 98. Prosvjetljena krošnja kod smreke, prvi stadij sušenja

## LITERATURA

- Aldén B. 1987:** Taxonomy and geography of the genus *Picea*. International Dendrological Society Yearbook, str. 85-96.
- Alsos I.G., Bronken P., Eidesen E.D., Skrede I., Westergaard K., Jacobsen G.H., Landvik J.Y., Taberlet P., Brochmann C. 2007:** Frequent long-distance plant colonization in the changing Arctic. *Science*, 316: 1606–1609.
- Andersen S.T. 1973:** The differential pollen productivity of trees and its significance for the interpretation of a pollen diagram from a forested region. In: Birks, H.J.B., West, R.G. (Ed.), *Quaternary Plant Ecology*. Blackwell, Oxford, str. 109–115.
- Anonimus 2014:** "*Picea abies* (L.) H. Karst.". World Checklist of Selected Plant Families (WCSP). Royal Botanic Gardens, Kew. Retrieved 14 March 2014 – via The Plant List. [http://apps.kew.org/wcsp/synonymy.do?name\\_id=380406&\\_ga=1.131728655.1005052596.1481628181](http://apps.kew.org/wcsp/synonymy.do?name_id=380406&_ga=1.131728655.1005052596.1481628181) (dostupno 12.12.2016)
- Acheré V., Favre J.M., Besnard G., Jeandroz S. 2005:** Genomic organization of molecular differentiation in Norway spruce (*Picea abies*). *Molecular Ecology*, 14: 3191–3201.
- Aravanopoulos F.A., Tollefsrud M.M., Gradual L., Koskela J., Kätzel R., Soto A., Nagy L., Pilipovič A., Zhelev P., Božič G., Bozzano M. 2015:** Development of genetic monitoring methods for genetic conservation units of forest trees in Europe. European Forest Genetic Resources Programme, Biodiversity International, Rome, Italy, str. 16+55.
- Assmann E. 1961:** Waldertragskunde. Organische Produktion, Struktur, Zuwachs und Ertrag von Waldbeständen. BLV Verlagsgesellschaft, München, Bonn, Wien, str. 1-490.
- Bachmann K. 1994:** Molecular markers in plant ecology. *New Phytologist*, 126: 403-418.
- Ballard J.W.O., Whitlock M.C. 2004:** The incomplete natural history of mitochondria. *Molecular Ecology*, 13: 729–744.
- 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. 2005:** Značaj procjene genetskog opterećenja u sastojinama obične jele (*Abies alba* Mill.) na osnovu fiksacijskog indeksa i njegova primjena. *Radovi Šumarskog Instituta Jastrebarsko*, 40(2): 151 - 163.
- Ballian D. 2007:** Genetska struktura smreke (*Picea abies* Karst.) na planini Vlašić. *Radovi HDZU*, 9: 211-220.
- Ballian D. 2008a:** Heterozigotnost kao mjera u procjeni otpornosti populacija obične jele (*Abies alba* Mill.). *Glasnik Šumarskog fakulteta u Banja Luci*, 9: 1-13.
- Ballian D. 2008b:** Oblici zaštite šumskih genetičkih izvora u Bosni i Hercegovini. *Radovi Hrvatskog društva za znanost i umjetnost*. 10: 145-155.

- Ballian D. 2009:** Bioetika i genetičko zagađenje šuma. Integrativna bioetika i interkulturalnost - zbornik radova. Str. 285-296.
- Ballian D. 2010a:** Genetska struktura obične jele (*Abies alba* Mill.) sa područja Očevije. Radovi Šumarskog fakulteta u Sarajevu, 40(1): 25-36.
- Ballian D. 2010b:** Genetic diversity of forests in Bosnia and Herzegovina. Radovi Šumarskog fakulteta u Sarajevu, 40(2): 1-9.
- Ballian D. 2011:** Osnovni principi rajonizacije sjemenskih objekata za proizvodnju sjemena na genetičkim principima. Radovi Hrvatskog društva za znanost i umjetnost, 12/13: 18-41.
- Ballian D. 2012:** Genetička raznolikost šumskog drveća u Bosni i Hercegovini i značaj za metode očuvanja. Akademija nauka i umjetnosti Bosne i Hercegovine, Drugi međunarodni kolokvijum „Biodiverzitet – Teorijski i praktični aspekti“. Posebna izdanja CXLVIII, Odjeljenje prirodnih i matematičkih nauka. Zbornik radova 22, 97-110.
- 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., Bogunić F., Božič G. 2006:** Smreka u Bosni i Hercegovini. Radovi šumarskog fakulteta u Sarajevu, 36(1): 77-85.
- Ballian D., Bogunić F., Božič G. 2007a:** Genetska varijabilnost obične smreke (*Picea abies* [L.] H. Karst.) u bosanskom dijelu Dinarida. Šumarski list, 6/7: 237-246.
- Ballian D., Bogunić F., Konnerth M., Kraigher H., Pučko M., Božič G. 2007b:** Genetska diferenciranost subpopulacija obične smreke (*Picea abies* (L.) Karst.) na planini Igman. Šumarski list, 1/2:13-23.
- Ballian D., Bogunić F., Božič G. 2009:** Genetic Research of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) from extreme areas of *Spaghno-Piceetum* in Slovenia & Bosnia and Herzegovina. Dendrobiology, Vol. 61. Supplement: 137-144.
- Ballian D., Dautbašić M., Božič G. 2012:** Comparative indicators of genetic variability and bark beetle infestation intensity in populations of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) in Bosnia and Herzegovina. Folia Forestalia Polonica, series A – Forestry, 54(4): 215-222.
- Ballian D., Kajba D. 2011:** Oplemenjivanje šumskog drveća i očuvanje njegove genetske raznolikosti. Univerzitetski – Sveučilišni udžbenik, str. 1-299.
- Barner H., Willan R.L. 1995:** Seed Collection Units: 1. Seed Zones. Danida Forest Seed Center Humlabaek: DK. Technical Note. 16: 1-36.
- Bartels H. 1971:** Genetic control of multiple esterases from needles and macrogametophytes of *Picea abies*. Planta, 99: 283-289.
- Bastien D., Favre J.M., Collignon A.M., Sperisen C., Jeandroz S. 2003:** Characterization of a mosaic minisatellite locus in the mitochondrial DNA of Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst.]. Theoretical and Applied Genetics, 107: 574-580.

- Beck – Mannagetta, G. 1906:** Flora Bosne i Hercegovine i novopazarskog sandžaka. 2 (1) dio. Glasnik Zemaljskog muzeja u Bosni i Hercegovini, 18. Sarajevo.
- Behm A., Konnerth M. 1999:** Conservation of Forest Genetic Resources by Ecologically Oriented Forest Management - a Realistic Chance? Forst und Holzwirtschaft, 194: 215-235.
- Bergmann F. 1988:** Untersuchungen der genetischen Differenzierung der Fichte in den Seetaler Alpen an Enzym-Genloci. FBVA-Berichte, 28: 163-172.
- Bergmann F. 1991a:** Isoenzyme gene markers. In: Müller-Starck, G., Ziehe, M. (ed.): Genetic Variation in European Population of Forest Trees. J.D. Sauerländer's Verlag, Frankfurt, str. 67-78.
- Bergmann F. 1991b:** Causes and Consequences of Species Specific Genetic Variation Patterns in European Forest Tree 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.
- Bergmann F. 1992:** Die genetische Struktur in Weißtannen-Populationen Mittel- und Südeuropas. 6 IUFRO Tannensymposium, Zagreb, str. 25-33.
- Bergmann F. 1993:** Die genetische Struktur in Weisstannen Populationen Mittel und Südeuropas. In: Wolf, H. (ed.): Weisstannenherkünfte. Ecomed, Landsberg am Lech, str. 97-105.
- Bergmann F., Scholz F. 1987:** The impact of air pollution on the genetic structure of Norway spruce. Silva Genetica, 36(2): 80 – 83.
- Bergmann F., Scholz F. 1989:** Selection effects of air pollution in Norway spruce (*Picea abies*) populations. In: Scholz, F., Gregorius, H.R., Rudin, D. (ed.): Genetic Effects of Air Pollutants in Forest Tree Populations, Springer Verlag, Berlin, str. 143-160.
- Bergmann F., Gregorius H.R., Larsen J.B. 1990:** Levels of genetic variation in European silver fir (*Abies alba* Mill.), are they related to the species decline. Genetica, 82(1): 1-10.
- Bergmann F., Ruetz W. 1991:** Isozyme genetic variation and heterozygosity in random tree samples and selected orchard clones from the same Norway spruce populations. Forest Ecology and Management, 46: 39-47
- Bergmann F., Gregorius H. R. 1993.** Ecogeographical distribution and thermostability of Isocitrate Dehydrogenase (IDH) aloenzymes in European Silver Fir (*Abies alba*). Biochem. System. Ecology, 21: 597-650
- Bergmann F., Hosius B. 1996:** Effects of heavy-metal polluted soils on the genetic structure of Norway spruce seedling populations. Water, Air and Soil Pollution, 89: 363-373.
- Beus V. 1997:** Fitocenologija. FBiH Ministarstvo obrazovanja, nauke, kulture i sporta. Sarajevo-Publishing, Sarajevo, str. 1-138.



- Binelli G., Bucci G. 1994:** A genetic linkage map of *Picea abies* Karst., based on RAPD markers, as a tool in population genetics. *Theoretical and Applied Genetics*, 88: 283-288.
- Birks H.H., Birks H.J.B. 2003:** Reconstructing Holocene climates from pollen and plant macrofossils. In: Mackay, A., Battarbee, R.W., Birks, H.J.B., Oldfield, F. (Eds.), *Global Change in the Holocene*. Arnold, London, str. 342-357.
- Birks H.J.B., Birks H.H. 1980:** *Quaternary palaeoecology*. Edward Arnold Publishers, London, str. 1-289.
- Birks H.H., Birks H.J.B. 2000:** Future uses of pollen analysis must include plant macrofossils. *Journal of Biogeography*, 27: 31-35.
- Birks H.H., Larsen E., Birks H.J.B., 2005:** Did tree—*Betula*, *Pinus* and *Picea* survive the last glaciation along the west coast of Norway? A review of the evidence, in the light of Kullman (2002). *Journal of Biogeography*, 32: 1461-1471.
- Birky C.W. 1995:** Uniparental inheritance of mitochondrial and chloroplast genes: mechanisms and evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 92: 11331-11338.
- Biswas C., Johri B.M, 1997:** *The gymnosperms*. New Delhi: Narosa Publishing House. str. 1- 494.
- Björck S. 1995:** A review of the history of the Baltic Sea, 13.0-8.0 ka BP. *Quaternary International*, 27: 19-44.
- Björckman L. 1996:** The Late Holocene history of beech *Fagus sylvatica* and Norway spruce *Picea abies* at stand-scale in southern Sweden. *Lundqua Thesis 39*. Lund University, Lund. Thesis 39, str. 1-44.
- Bobrov E.G. 1944:** Об особенностях флоры эрратической области. *Советская ботаника*, 2: 3-20
- Bobrov E.G. 1970:** История и систематика рода *Picea* A. Dietr.. *Новости систематики высш. раст.*, 7: 5-40.
- Bobrov E.G. 1972:** Die introgressive Hybridization in der Gattung *Picea* A. Dietr. *Symposium Biologica Hungarica*, 12: 141-148.
- Bohn U., Gollub G., Hettwer C., Neuhuslová Z., Schlüchter H., Weber H. 2003:** Karte der natürlichen Vegetation Europas/Map of the Natural Vegetation of Europe. Maßstab/Scale 1:2.500.000. Teil 1/Part 1: Erläuterungstext/Explanatory Text, str. 1-655.; Teil 2/Part 2: Legende/Legend, str. 1-153; Teil 3/Part 3: Karten/Maps (9 Blätter/Sheets, Legendenblatt/Legend Sheet, Übersichtskarte 1:10 Mio./General Map 1:10 million). – Münster (Landwirtschaftsverlag).
- Borghetti M., Giannini R., Menozzi P. 1988:** Geographic variation in cones of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). *Silvae Genetica*, 37: 178-184.
- Borisova O.K., Zelikson E.M. 1995:** Vegetation and climate of eastern Europe during the Late Glacial. In: Velichko, A.A. (Ed.), *PAGES, PEP III: Climate and Environment Changes of East Europe during Holocene and Late-Middle Pleistocene*. Institute of Geography of Russian Academy of Science, Moscow, str. 14-19.



- Borojević K. 1985:** Geni i populacija, Novi Sad, str. 1-545.
- Borzan Ž., Lovrić A.Ž., Rac M. 1992:** Hrvatski biljni endemi. U: Rauš Đ. (ur.). Šume u Hrvatskoj. Šumarski fakultet Sveučilišta u Zagrebu, Hrvatske šume, javno poduzeće za gospodarenje šumama i šumskim zemljištima Republike Hrvatske, Zagreb, str. 223-236.
- Bošnjak K. 1936:** Iz hercegovačke flore. Glasnik Hrvatskog Prirodoslovnoga društva, 41-48, 62-63.
- Božič G. 2002:** Genetske raziskave naravnih populacij smreke (*Picea abies* (L.) Karst.) v Sloveniji. Doktorska disertacija, Univerza v Ljubljani, BF, Odd. za gozdarstvo in obnovljive gozdne vire, str. 1-136.
- Božič G., Urbančič M. 2001:** Influences of the soils on the morphological characteristics of an autochthonous Norway spruce on the Pokljuka plateau. Glasnik za šumske pokuse, 38: 137-147.
- Božič G., Konnert M., Zupančič M., Kraigher H. 2003:** Genetska diferencijacija avtohtonih populacij smreke (*Picea abies* (L.) Karst.) v Sloveniji, ugotovljena z analizo izoencimov. Zbornih gozdarstva in lesarstva, 71: 19-40.
- Božič G., Urbančič M. 2003:** The morphological and genetical characterisation of native Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) population in the area of Pokljuka mire. Acta Biologica Slovenica, 46(1):17-25, Ljubljana.
- Bradshaw R.H.W., Holmquist, B.H., Cowlin, S., Syke, M.T. 2000:** The effects of climate change on the distribution and management of *Picea abies* in southern Scandinavia. Canadian Journal of Forest Research, 30: 1992-1998.
- Brang P. 2001:** Resistance and elasticity: promising concepts for the management of protection forests in the European Alps. Forest Ecology and Management 145: 107-119.
- Brus R. 2004:** Drevesne vrste na Slovenskem. Mladinska knjiga, Ljubljana. str. 1-399.
- Brus R. 2008:** Dendrologija za gozdarje. Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta. str. 1-408.
- Bucci G., Kubisiak T.L., Nance W.L., Menozzi P. 1997:** A population 'consensus', partial linkage map of *Picea abies* Karst., based on RAPD markers, as a tool in population genetics. Theoretical and Applied Genetics, 95: 643-654.
- Bucci G., Vendramin G.G. 2000:** Delineation of genetic zones in the European Norway spruce natural range: preliminary evidence. Molecular Ecology, 9: 923-934.
- Budnar-Tregubov A. 1958.** Palinološko raziskovanje barij na Pokljuki in Pohorju. Geologija, Razprave in poročila, Ljubljana, 4: 197-220.
- Burga C.A. 1988:** Swiss vegetation history during the last 18000 years. New Phytologist, 110: 581-602.
- Burga C.A., Hussendörfer E. 2001:** Vegetation history of *Abies alba* Mill. (silver fir) in Switzerland – pollen analytical and genetic surveys related to aspects of vegetation history of *Picea abies* (L.) H. Karsten (Norway spruce). Vegetation History and Archaeobotany, 10: 151-159.

- Burger H. 1941:** Beitrag zur Frage der reinen oder gemischten Bestände. Mitt Schweiz Anst Forstl. Versuchswesen, 22: 164–203.
- Burnett G.T. 1835:** Outlines of botany, including general history of the vegetable kingdom in which plants are arranged according to the system of natural affinities. Henry Renshaw, London. II vols. str. 519–1068.
- Cantino P.D., Donoghue M.J. 2007:** Acrogymnospermae. <http://cdn.gbif.org/species/103016252> (dostupno 12.12.2016.)
- Caudullo G., Tinner W., de Rigo D. 2016:** *Picea abies* in Europe: distribution, habitat, usage and threats. In: European Atlas of Forest Tree Species. e012300+, Publ. Off. EU. str. 114–116.
- Chase M.W., Reveal J.L. 2009:** A phylogenetic classification of the land plants to accompany APG III. Botanical Journal of the Linnean Society, 161: 122–127.
- Cheliak W.M., Pitel J.A., 1984:** Techniques for starch gel electrophoresis of enzymes from forest tree species. Petawawa National Forestry Institute Canada, str. 1–49.
- Chylarecki H., Giertych M. 1969:** Variability of *Picea abies* (L) Karst. cones in Poland. Arboretum Kórnickie, 14: 30–70.
- Collignon A.-M., Favre J.M. 2000:** Contribution to the postglacial history at the western margin of *Picea abies* natural area using RAPD markers. Annals of Botany, 85: 713–722.
- Collignon A.-M., van de Sype H., Favre J.-M. 2002:** Geographical variation in random amplified polymorphic DNA and quantitative traits in Norway spruce. Canadian Journal of Forest Research, 32: 266–282.
- Comes H.P., Kadereit J.W. 1998:** The effect of Quaternary climatic changes on plant distribution and evolution. Trends in plant science, 3 (11): 432–438.
- 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.
- Cotta von H. 1828:** Anweisung zum Waldbau. Arnoldische Buchhandlung, Dresden und Leipzig, str. 1–413.
- Cronquist A., Takhtajan A., Zimmermann W. 1966:** On the Higher Taxa of Embryobionta Source: Taxon, 15(4): 129–134.
- Crawford D. J. 1989:** Enzyme Electrophoresis and Plant Systematics. In: Soltis, D.E., Soltis, P.S. (ed.): Isozymes in Plant Biology, London, str. 146–164.
- Crow J.F., Kimura M. 1970:** Introduction to Population Genetics Theory. Harper and Row, New York. str. 1–656.
- Dahl E. 1998:** The Phytogeography of Northern Europe. Cambridge University Press, Cambridge. str. 1–297 (+XII).
- Damblon F., Haesaerts P., van der Plicht J. 1996:** New datings and considerations on the chronology of upper Palaeolithic sites in the Great Eurasiatic Plain. Préhistoire Européenne, 9: 177–231.

- Dautbašić M. 1997:** Praćenje pojave i jačine rasprostranjenosti potkornjaka (Coleoptera: Scolytidae) na smrči sa feromonima. Magistarski rad, Sarajevo, str. 1-57.
- Dautbašić M., Čabaravdić A. 2001:** Upotreba agregacionih feromona za kontrolu i suzbijanje potkornjaka (fam. Scolytidae) smrče u Bosni i Hercegovini. Radovi Šumarskog fakulteta Univerziteta u Sarajevu, 31(1): 19-33.
- Dautbašić M., Treštić T. 2006:** Zdravstveno stanje šuma parka prirode «Skakavac». Zbornik radova. Naučna konferencija «Gazdovanje šumskim ekosistemima nacionalnih parkova i drugih zaštićenih područja», str. 367-372.
- Debazac E.F. 1964:** Manuel des conifères. École nationale des eaux et forêts. str. 1-172.
- de Klerk P. 2004:** Confusing concepts in Lateglacial stratigraphy and geochronology: origin, consequences, conclusions (with special emphasis on type locality Bøllingsø). Review of Palaeobotany and Palynology, 129: 265–298.
- de Vries S.M.G., Alan M., Bozzano M., Burianek V., Collin E., Cottorel J., Ivanković M., Kelleher C.T., Koskela J., Rotach P., Vietto L., Yrjänä 2015:** Pan European strategy for genetic conservation of forest trees and establishment of core network of dynamic conservation units. European Forest Genetic Resources Programme, Biodiversity International, Rome, Italy, str. 12+40.
- Dietrich. A.G. 1824:** Flora der Gegend um Berlin oder Aufzählung und Beschreibung der in der Mittelmark wildwachsenden und angebauten Pflanzen. Erster Teil Phanerogamen. Erste & Zweite Abteilung, Berlin, str. 1-944.
- Döffler W. 2013:** Prokoško Jezero: An environmental record from a subalpine lake in Bosnia-Herzegovina. In: Müller J. U.a. (Hrsg.), Okolište 1 – Untersuchungen einer spätneolithischen Siedlungskammer in Zentralbosnien. Univforsch. Prähist. Arch., 228: 311-340.
- Ducci F. 1991:** Morphological variation in silver fir (*Abies alba* Mill.) seedlings from provenances in central and southern Italy. Annali del 'Istituto Sperimentale per la Selvicoltura, (publ. 1994), 22: 53-73.
- Eckert C.G., Samis K.E., Loughheed S.C. 2008:** Genetic variation across species geographical ranges: The central–marginal hypothesis and beyond. Molecular Ecology 17: 1170–1188.
- Eisenhut G. 1961:** Untersuchungen über die Morphologie und Ökologie der Pollenkörner heimischer und fremdländischer Waldbäume. Forstwissenschaftliche Forschungen, Beihefte zum Forstwissenschaftlichen Centralblatt, 15: 1–68.
- Ek L.G. 2004:** The establishment of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) on two mountains in the Årearea - a follow-up of the macrofossil finds on Mount Åreskutan. Examensarbeten nr 1.Handledare: Ulf Segerström & Henrik von Stedingk, str. 1-17.

- Ellstrand N.C. 1992:** Gene flow by pollen: implications for plant conservation genetics. *Oikos*, 63: 77-86
- Eriksson G., Nankoong G., Roberds J.H. 1993:** Dynamic gene conservation for uncertain futures. *Forest Ecology and Management*. 62:15-37.
- Fægri K. 1950:** Studies on the Pleistocene of Western Norway IV. On the immigration of *Picea abies* (L.) Karst. Bergen: Årbok 1949, Naturvitenskapelig rekke Universitetet Bergen, 1: 1-52.
- Fægri K., Iversen J. 1964:** Textbook of pollen analysis. Munksgaard, Copenhagen. str. 1-295.
- Falush D., Stephens M., Pritchard J.K. 2007:** Inference of population structure using multilocus genotype data: dominant markers and null allele. *Molecular Ecology Notes*, 7: 574–578.
- Farjon A. 1990:** Pinaceae: drawings and descriptions of the genera *Abies*, *Cedrus*, *Pseudolarix*, *Keteleeria*, *Nothotsuga*, *Tsuga*, *Cathaya*, *Pseudotsuga*, *Larix* and *Picea*. *Regnum Vegetabile* 121. Königstein, Germany: Koeltz Scientific Books. str. 1-300.
- Feurdean A., Wohlfarth B., Björkman L., Tantau I., Bennike O., Katherine J. Willis K.J., Farcas S., Robertsson A.M. 2007:** The influence of refugial population on Lateglacial and early Holocene vegetational changes in Romania. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 145: 305–320.
- Finkeldey R. 1993:** Die Bedeutung allelischer Profile für die Konservierung genetischer Ressourcen bei Waldbäumen, Göttingen Forstgenetische Berichte, 14: 1-176.
- Firbas F. 1949:** Spät- und nacheiszeitliche Waldgeschichte Mitteleuropas nördlich der Alpen. Fischer, Jena. str. 1-736.
- Fossati T., Grassi F., Sala F., Castiglione S. 2003:** Molecular analysis of natural populations of *Populus nigra* L. intermingled with cultivated hybrids. *Molecular Ecology*, 12: 2033–2043.
- Foster D., Swanson F., Aber J., Burke I., Brokaw N., Tilman D., Knapp A. 2003:** The importance of land-use legacies to ecology and conservation. *BioScience* 53: 77–88.
- Frankis M.P. 1989:** Generic inter-relationships in Pinaceae. *Notes Royal Botanic Garden, Edinburgh*, 45: 527-548.
- Frankis M.P. 1992:** *Picea*. In: A. Huxley, M. Griffiths & M. Levy (ed.) *The New RHS Dictionary of Gardening*, 3: 570-573.
- Franklin J.F., Mitchell R.J., Palik B. 2007:** Natural disturbance and stand development principles for ecological forestry. USDA Forest Service, GTR-NRS-19. str. 1-44.
- Frenzel B. 1960:** Die Vegetations-und Landschaftszonen Nord-Eurasiens während der letzten Eiszeit und während der postglazialen Wärmezeit. Akademie der Wissenschaften und der Literatur in Mainz, Abhandlungen der Mathematisch-naturwissenschaftlichen Klasse, 6: 1-167.

- Friesen N., Brandes A., Heslop-Harrison J.S. 2001:** Diversity, origin, and distribution of retrotransposons (*gypsy* and *copla*) in conifers. *Molecular Biology and Evolution*, 18(7): 1176-1188.
- Fukarek P. 1959:** Pregled dendroflore Bosne i Hercegovine. Narodni šumar. Sarajevo. 13. 5/6:263-286.
- Fukarek P. 1962:** Prašumski rezervat Perućica. Narodni šumar, Sarajevo, str. 10-12.
- Fukarek P. 1964a:** Prašuma Perućica nekad i danas (I). Narodni šumar, Sarajevo, 9-10: 433-456.
- Fukarek P. 1964b:** Prašuma Perućica nekad i danas (II). Narodni šumar, Sarajevo, 1-2: 29-50.
- Fukarek P. 1970:** Die Fichte und Fichtenwälder an ihren südlichen Arealgrenzen in den Balkanländern. *Akademija Nauka Bosne i Hercegovine, Radovi* 39, Odjeljenje prirodnih i matematičkih nauka 11: 147-174.
- Fukarek P. 1970:** Rasprostranjenje i raprostranjenosti bukve, jele i smrče na području Bosne i Hercegovine, *Akad. nauka i umjetnosti BiH, Radovi* 39, Odjeljenje prirodnih i matematičkih nauka 11: 231-256.
- Fukarek P. 1980:** Smrča, Šumarska enciklopedija II, Zagreb, str. 188.
- Gamache I., Jaramillo-Correa J.P., Payette S., Bousquet J. 2003:** Diverging patterns of mitochondrial and nuclear DNA diversity in subarctic black spruce: imprint of a founder effect associated with postglacial colonization. *Molecular Ecology*, 12: 891-901.
- Gausson H. 1966:** Les gymnospermes actuelles et fossiles. *Trav. Lab. Forest. Toulouse* 2(1), 8: 481-672.
- Geburek T. 1999:** Genetic variation of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) populations in Austria. III. Macrospatial allozyme patterns of high elevation populations. *Forest Genetics*, 6(3): 201-211
- Giannini R., Morgante M., Vendramin G.G., 1991:** Allozyme variation in Italian populations of *Picea abies* (L.) Karst. *Silvae Genetica*, 40: 160-166
- Giertych M. 1973:** Przyczynek do dyskusji o zasięgach i pochodzeniu świerka w Polsce. *Sylwan*, 117 (10): 14-25.
- Giertych M. 1998:** Zmienność proveniencyjna i dziedziczenie. Provenance variability and heredity. In: Boratyński, A., Bugała, W. (Eds.), *Biologia świerka pospolitego*. Bogucki Wyd. Naukowe, Poznań, str. 213-240.
- Giesecke T. 2004:** The Holocene spread of spruce in Scandinavia. *Acta Universitatis Upsaliensis. Comprehensive Summaries of Uppsala Dissertations from the Faculty of Science and Technology* 1027: 46.
- Giesecke T., Bennett K.D. 2004:** The Holocene spread of *Picea abies* (L.) Karst. in Fennoscandia and adjacent areas. *Journal of Biogeography*, 31: 1523-1548.
- Gillet E. 1993:** Genmarker Als Entscheidungshilfe fuer Die Genkonservierung. I. Zweckdienliche Auswahl Vom Markertypen. *Allgemeine Forst und Jagdzeitung*, 164: 30-35.

- Gillet, E.M. 1998:** GSED – Genetic Structures from Electrophoresis Data, Version 1.1e. Institut fuer Forstgenetik und Forstpflanzenzuechtung Universitaet Gettingen, str. 1-49.
- Gliemeroth A.K. 1995:** Paläoökologische Untersuchungen über die letzten 22'000 Jahre in Europa—Vegetation, Biomasse und Einwanderungsgeschichte der wichtigsten Waldbäume. Paläoklimaforschung, 18: 1–252.
- Goncharenko G.G., Potenko V.V., Slobodyan J.N., Sidor A.I. 1990:** Genetic and taxonomic relations between *Picea abies* (L.): *montana* Schur and *P. obovata* Ledeb. Doklady Akademii Nauk BSSR, 34: 361-364.
- Goncharenko G.G., Potenko, V.V. 1992:** Genetic variability and differentiation in Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) and Siberian spruce (*Picea obovata* Ledeb.) populations. Soviet Genetics, 27: 1235-1246.
- Govindaraju D.R., Cullis C.A. 1991:** Modulation of genome size in plants—the influence of breeding systems and neighborhood size. Trends in Plant Evolution 5:43–51.
- 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.
- Gregorius H.R. 1974:** Genetischer Abstand zwischen Populationen. I. Zur Konzeption der genetischen Abstandsmessung. Silvae Genetica, 23: 22-27.
- Gregorius H.R. 1978.** The concept of genetic diversity and differentiation. Theoretical Applied Genetics, 74: 397 - 401.
- Gregorius, H.R. 1980:** The probability of losing an allele when diploid genotypes are sampled. Biometrics, 36:643-652.
- Gregorius H.R 1983:** Grundzüge der Populationsgenetik. Lecture Notes.
- 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.
- Gross H. 1937:** Nachweis der Allerødschwankung im süd- und ostbaltischen Gebiet. Botanisches Zentralblatt, 57: 167–318.
- Grozohankin I.N. 1904:** Lektsii po morfologii i sistematike archegonialnykh rastenij. II—Pteridophyta, I—Archispermae, A.I. Mamontov, Moscow, 2 idanje. str. 1-104.
- Gugerli F., Sperisen C., Büchler U., Magni F., Geburek T., Jeandroz S., Senn J. 2001:** Haplotype variation in a mitochondrial tandem repeat of Norway spruce (*Picea abies*) populations suggests a serious founder effect during postglacial re-colonization of the western Alps. Molecular Ecology, 10: 1255–1263.



- Hadžiselimović R., 2005:** Bioantropologija – Biodiverzitet recentnog čovjeka. INGEB – Sarajevo. str. 1-270.
- Hafsten U. 1992:** The immigration and spread of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) in Norway. Norsk Geografisk Tidsskrift, 46: 121–158.
- Hamrick J.L., Godt M.J. 1990:** Allozyme diversity in plant species. In: Brown, A.D.D., Clegg, M.T., Kahler, A.L., Weir, B.S. (ed.): Plant Population Genetics. Breeding, and Genetic Resources, Sinauer, str. 43-63.
- Harmata K. 1987:** Late-Glacial and Holocene history of vegetation at Rostoki and Tarnowiec near Jasło (Jasło-Sanok Depression). Acta Palaeobotanica, 27: 43–65.
- Hartig G.L. 1791:** Anweisung zur Holzzucht für Förster. Neue Akademische Buchhandlung, Marburg, str. 1-197.
- Hattemer H.H., Gregorius H.-R., Ziehe M., Müller-Starck G. 1982:** Klonanzahl forstlicher Samenplantagen und genetische Vielfalt. Allgemeine Forst Und Jagdzeitung, 153: 183–191.
- Hattemer H.H. Mueller-Starck G. 1988a:** Genetische Aspekte der kuenstlichen Bestandesbegruendung. Forstarchiv, 59: 12-17.
- Hattemer H.H., Mueller-Starck G. 1988b:** Genetik, Zuechtung und kuenstliche Bestandesbegruendung. Forstarchiv, 59: 196-200.
- Hattemer H.H., Bergmann F., Ziehe M. 1993:** Einführung in die Genetik für Studierende der Forstwissenschaft. Frankfurt am Main: J.D. Sauerländers Verlag, str. 1-492.
- Herman J. 1971:** Šumarska dendrologija. Stanbiro. Zagreb, str. 1-470.
- Heuertz M., Fineschi S., Anzidei M., Pastorelli R., Salvini D., Paule L., Frascaria-Lacoste N., Hardy O.J., Vekemans X., Vendramin G.G. 2004a:** Chloroplast DNA variation and postglacial recolonization of common ash (*Fraxinus excelsior*) in Europe. Molecular Ecology, 13: 3437–3452.
- Heuertz M., Hausman J.F., Hardy O.J., Vendramin G.G., Frascaria-Lacoste N., Vekemans X. 2004b:** Nuclear microsatellites reveal contrasting patterns of genetic structure between western and southeastern European populations of the common ash (*Fraxinus excelsior* L.). Evolution, 58: 976–988.
- Heuertz M, De Paoli E, Källman T., Larsson H., Jurman I., Morgante M., Lascoux M., Gyllenstrand N. 2006:** Multilocus patterns of nucleotide diversity, linkage disequilibrium and demographic history of Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst]. Genetics, 174: 2095–2105.
- Hewitt G.M. 1996:** Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. Biological Journal of the Linnean Society, 58: 247–276.
- Hewitt G.M. 1999:** Post-glacial re-colonization of European biota. Biological Journal of the Linnean Society, 68: 87–112.
- Hewitt G.M. 2001:** Speciation, hybrid zones and phylogeography — or seeing genes in space and time. Molecular Ecology, 10: 537–549.

- Hewitt G.M. 2004:** Genetic consequences of climate oscillations in the Quaternary. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 359: 183–195.
- Hicks S. 1994:** Present and past pollen records of Lapland forests. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 82: 17–35.
- Hicks S. 2001:** The use of annual arboreal pollen deposition values for delimiting tree-lines in the landscape and exploring models of pollen dispersal. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 117: 1–29.
- Hicks S. 2006:** When no pollen does not mean no trees. *Vegetation History and Archaeobotany*, 15: 253–261.
- Hipkins V.D., Krutovski K.V., Strauss S.H. 1994:** Organelle genomes in conifers: structure, evolution, and diversity. *Forest Genetics*, 1(4):179-189
- Holzer K. 1970:** Die Rassenfrage bei der alpinen Fichte. Forst. Bundesversuchsanstalt. Inform. str. 1-127.
- Holzer K. 1978:** Die Kulturkammertestung zur Erkennung des Erbwertes bei der Fichte (*Picea abies* (L.) Karst.). 2. Merkmale des Vegetationsablaufes. *Centralblatt für das gesamte Forstwesen*, 93: 217-236.
- Horvat I. 1959:** Die Pflanzenwelt als Ausdruck der erd- und vegetationsgeschichtlichen Vorgaenge. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, 28: 381-405.
- Hosius B. 1993:** Wird die genetische Struktur eines Fichtenbestandes von Durchforstungseingriffen beeinflusst? *Forst und Holz*, 48(11): 306-308
- Hosius B., Bergmann F. 1993:** Adaptation of Norway spruce to heavy metal contaminated soil. In: Rone, V. (ed.): *Norway spruce Provenances and Breeding*. Latvian Forest Research Institute 'Silva', Riga, str. 200-207.
- 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.
- Hultén E., Fries M. 1986.** Atlas of North European vascular plants north of the Tropic of Cancer 1. Koeltz Scientific Books, Koenigstein. 3 vol. str. 1-1172.
- Huntley B. 1988:** Europe. In: Huntley, B., Webb III, T. (Ed.), *Vegetation History*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, str. 341–383.
- Huntley B., Birks H.J.B. 1983:** An atlas of past and present maps for Europe: 0–13000 years ago. Cambridge University Press, Cambridge. str. 1-688.
- Hussendörfer E., Konnert M., Bergmann F. 1995:** Inheritance and linkage of isozyme variants of silver fir (*Abies alba* Mill.). *Forest Genetics*, 2(1): 29-40.
- Hussendörfer E. 1996:** Untersuchungen über die genetische Variation der Weißtanne (*Abies alba* Mill.) unter dem Aspekt der in situ Erhaltung genetischer Ressourcen in der Schweiz. *Disertacija*, Zürich, ETH. str. 1-132.
- Jalas J., Suominen J. 1973:** Atlas Florae Europaeae. Distribution of vascular plants in Europe. 2 Gymnospermae (Pinaceae to Ephedraceae). The Committee for Mapping the Flora of Europe and Societas Biologica Fennica Vanamo, Helsinki. str. 1-250.

- Jedliński W. 1928:** O naturalnym zasięgu świerka w Polsce i jego znaczeniu gospodarczem. On natural range of spruce in Poland and its economic significance. *Sylwan* 46 (1): 1–33.
- Jovančević M 1964:** Dvospolni cvjetovi u smrče. *Narodni šumar* 5-6: 225-230.
- 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.536.
- Johann E., Agnoletti M., Axelsson A.L., Bürgi M., Östlund L., Rochel X., Schmidt U.E., Schuler A., Skovsgaard J.P., Winiwarter V. 2004:** History of secondary Norway spruce forest in Europe. In: **Spiecker, H., Hansen, J., Klimo, E., Skovsgaard, J.P., Streba, H., Von Teuffel, K. (Ed): 2004** Norway spruce Conversion: Options and Consequences. Brill Academic Publishers. EFI. Research Report 18. 1-269.
- Kabailiené M. 1996:** Lithuania. In: Berglund, B.E., Birks, H.J.B., Ralska-Jasiewiczowa, M., Wright, H.E. (Ed.), *Palaeoecological Events during the Last 15 000 Years. Regional Syntheses of Palaeoecological Studies of Lakes and Mires in Europe.* Wiley, Chichester, str. 395–401.
- Kalis A.J., van der Knaap W.O., Schweizer A., Urz R. 2006:** Three thousand years succession of plant communities on a valley bottom in the Vosges Mountains, NE France, reconstructed from fossil pollen, plant macrofossils, and modern phytosociological communities. *Vegetation History and Archaeobotany*, 15(4): 377-390
- Karsten H. 1881:** Deutsche Fichte. str. 1-324.
- Kelleher C.T., de Vries S.M.G., Baliuckas V., Bozzano M., Frydl J., Goicoechea P.G., Ivanković M., Kandemir G., Koskela J., Kozioł C., Liesebach M., Rudow A., Vietto L., Zhelev-Stoyanov P. 2015:** Approaches to the conservation of forest genetic resources in Europe in the context of climate change. *European Forest Genetic Resources Programme, Biodiversity International, Rome, Italy*, str. 14+46.
- Kelty M.J., Cameron I.R. 1995:** Plot design for the analysis of species interactions in mixed stands. *Commonwealth Forestry Review*, 74: 322–332.
- Kennel R. 1965:** Untersuchungen über die Leistung von Fichte und Buche im Rein- und Mischbestand. *Allgemeine Forst und Jagdzeitung*, 136: 149–161, 173–189.
- Khoshoo T.N. 1961:** Chromosome numbers in gymnosperms. *Silvae Genetica*, 10: 1-9.
- Klimo E. 2007:** Glavni ekološki problemi češkog šumarstva nekada i sada. *Radovi Šumarskog instituta Jastrebarsko, izvanredno izdanje* 10: 113-122.
- Koff T., Kangur M. 2003:** Vegetation history in northern Estonia during the Holocene based on pollen diagrams from small kettlehole and lake sediments. In: **Tonkov, S. (Ed.), Aspects of Palynology and Palaeoecology—Festschrift in honour of Elisaveta Bozilova.** Pensoft, Sofia–Moscow, str. 113–126.

- Konnert M. 1992:** Genetic studies in damaged silver fir (*Abies alba*) stands in southwest Germany. Freiburg, Germany Mitteilungen der forstlichen Versuch und forschungsanstalt Baden Württemberg, 167: str. 119 .
- Konnert M. 1995:** Isoenzymuntersuchungen bei Fichte (*Picea abies* (L.) Karst.) und Weißtanne (*Abies alba* Mill.) – Anleitung zur Trennmethode und Auswertung der Zymogramme, Teisendorf, str. 1-32.
- 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/fgfgrdeu/blag/iso-handbuecher](http://www.genre.de/fgfgrdeu/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., Fady B., Gömöry D., A'Hara S., Wolter F., Ducci F., Koskela J., Bozzano M., Maaten T., Kowalczyk J. 2015:** Use and transfer of forest reproductive material in Europe in the context of climate change. European Forest Genetic Resources Programme, Biodiversity International, Rome, Italy, str. 16+75.
- Koperowa W. 1962:** Późnoglacialna i holocenska historia roślinności Kotliny Nowotarskiej. The history of the Late-Glacial and Holocene vegetation in Nowy Targ Basin. Acta Palaeobotanica, 2: 3–62.
- Koski, V. 1993.** Norway spruce gene conservation network. 2nd Interim Reports on the Follow-up Work with the Strasbourg Resolutions. Ministry of Agriculture and Forestry, Helsinki. str. 41-45.
- Koski V., Skrøppa T., Paule L., Wolf H., Turok J. 1997:** Technical guidelines for genetic conservation of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). European Forest Genetic Resources Programme (Euforgen), Roma, str. 1-51.
- Krajmerová D., Longauer R. 2000:** Genetická diverzita smreka obyčajného na Slovensku. Forestry Journal, 46(3):273-286.
- Kral F. 1977:** Verbreitungsgesichte der Fichte in Alpenraum. V: Schmidt-Vogt H. Die Fichte. Taxonomie, Verbreitung, Morphologie, Ökologie, Waldgesellschaften, 1: 180-186.
- Kräuchi N., Brang P., Schönenberger W. 2000:** Forests of mountainous regions: gaps in knowledge and research needs. Forest Ecology and Management 132: 73–82.
- Kremenetski C., Vaschalova T., Sulerzhitsky L. 1999:** The Holocene vegetation history of the Khibiny Mountains; implications for the post-glacial expansion of spruce and alder on the Kola Peninsula, northwestern Russia. Journal of Quaternary Science, 14: 29–43.

- Krutovskii V.K., Bergmann F. 1995:** Introgressive hybridization and phylogenetic relationships between Norway, *Picea abies* (L.) Karst., and Siberian, *Picea obovata* Ledeb., spruce species studied by isozyme loci. *Heredity*, 74: 464-480
- Krüssmann G. 1972:** Handbuch der Nadelgehölze. Berlin. str. 1-366.
- Krüssmann G. 1983:** Handbuch der Nadelgehölze. Paul Parey Verlag, Berlin/Hamburg. Vol II, str. 1-396.
- Krutzsch P. 1974:** The IUFRO 1964/68 provenance test with Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). *Silvae Genetica*, 23: 58-62.
- Krutzsch P. 1992:** IUFRO's role in coniferous tree improvement: Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). *Silvae Genetica* 41: 143-150.
- Kullman L. 1995:** New and firm evidence for Mid-Holocene appearance of *Picea abies* in the Scandes Mountains, Sweden. *Journal of Ecology*, 83: 439-447.
- Kullman L. 2000:** The geocological history of *Picea abies* in northern Sweden and adjacent parts of Norway. A contrarian hypothesis of postglacial tree immigration patterns. *Geoöko*, 21: 141-172.
- Kullman L. 2001:** Immigration of *Picea abies* into North-Central Sweden. New evidence of regional expansion and tree-limit evolution. *Nordic Journal of Botany*, 21: 39-54.
- Kullman L. 2002:** Boreal tree taxa in the central Scandes during the Late-Glacial: implications for Late-Quaternary forest history. *Journal of Biogeography*, 29: 1117-1124.
- Kuusela K. 1990:** The Dynamics of Boreal Coniferous Forest. Finnish National Fund for Research and Development (SITRA). Gummerus Jyväskylä, 112: 1-172.
- Lacassagne M. 1934:** Étude morphologique, anatomique et systématique du genre *Picea*. *Trav. Lab. Forest. Toulouse* 2(3): 1-291.
- Lagercrantz U., Ryman N. 1990:** Genetic Structure of Norway Spruce (*Picea abies*): Concordance of Morphological and Allozymic Variation. *Evolution*, 44 (1): 38-53.
- Lagner W. 1953:** Eine Mendelspaltung bei Aurea Formen von *Picea abies* (L.) Karst. als Mittel zur Klärung der Befruchtungsverhältnisse im Wald. *Zeitschrift für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung*, 2: 49-51.
- Laikre L., Palmé A., Josefsson M., Utter F., Ryman N. 2006:** Release of alien populations in Sweden. *Ambio*, 35: 255-261.
- Lamedica S., Lingua E., Popa I., Motta R., Carrer M. 2011.** Spatial structure in four Norway spruce stands with different management history in the Alps and Carpathians. *Silva Fennica*, 45(5): 865-873.
- Lang G. 1994:** Quartäre Vegetationsgeschichte Europas—Methoden und Ergebnisse. Gustav Fischer, Jena. str. 1-462.
- Larsen J.B. 1986a:** Geography variation in silver fir (*Abies alba*) growth rate and frost resistance. *Fortwissenschaftliches 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.), Fortwissenschaftliches Centralblatt, 105(5): 381-396.
- Latałowa M. 1982:** Postglacial vegetational changes in the eastern Baltic coastal zone of Poland. Acta Palaeobotanica, 22: 179-249.
- Latałowa M., van der Knaap W.O. 2006:** Late Quaternary expansion of Norway spruce *Picea abies* (L.) Karst. in Europe according to pollen data. Quaternary Science Reviews, 25: 2780-2805.
- Latch E.K., Dharmarajan G., Glaubitz J.C., Rhodes O.E.Jr. 2006:** Relative performance of Bayesian clustering software for inferring population substructure and individual assignment at low levels of population differentiation. Conservation Genetics, 7: 295-302.
- Ledig F.T. 1992:** Human impacts on genetic diversity in forest ecosystems. Oikos, 63: 87-108.
- Leibundgut H. 1982:** Europäische Urwälder der Bergstufe. Bern-Stuttgart, Haupt, str. 1-308.
- Leibenguth F., Shoghi F. 1998:** Analysis of Random Amplified Polymorphic DNA Markers in Three Conifer Species. Silvae Genetica 47: 2-3.
- LePage B.A. 2001.** New species of *Picea* A. Dietrich (Pinaceae) from the middle Eocene of Axel Heiberg Island, Arctic Canada. Biological Journal of the Linnean Society, 135:137-167.
- Lewandowski A., Burczyk J. 2002:** Allozyme Variation of *Picea abies* in Poland. Scandinavian Journal of Forest Research, 17. 487-492.
- Lewandowski A., Burczyk J., Chałupka W. 1997:** Preliminary results of allozyme diversity and differentiation of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) in Poland based on plus tree investigations. Acta Societatis Botanicorum Poloniae, 66: 197-200.
- Ligholm J., Gustafsson P. 1991:** Homologues of the green algal *gidA* gene and the liverwort *frx C* gene are present on the chloroplast genomes of conifers. Plant Molecular Biology, 17: 787-798.
- Linnaeus C.1753:** Species Plantarum, Exhibentes plantas rite cognitatas ad genera relatas. Tomus II, Laurentius Salvius, Stockholm, vol. II, str. 561-1231.
- Litt T., Brauer A., Goslar T., Merkt J., Bałaga K., Müller H., Ralska-Jasiewiczowa M., Stebich M., Negedank J.F.W. 2001:** Correlation and synchronisation of lateglacial continental sequences in northern central Europe based on annually laminated lacustrine sediments. Quaternary Science Reviews, 20: 1233-1249.
- Liu T.S. 1982:** A new proposal for the classification of the genus *Picea*. Acta phytotaxonomica et geobotanica, 33: 227-244.
- Lojo A., Balić B. 2011:** Prikaz površina šuma i šumskih zemljišta. In: Lojo A., Balić B., Hočevar M., Vojniković S. Višnjić Č., Musić J., Delić S., Treštić T., Čabaravdić A., Gurda S., Ibrahimspahić A., Dautbašić M., Mujezinović O., Stanje šuma i



šumskih zemljišta u Bosni i Hercegovini nakon provedene Druge inventure šuma na velikim površinama u periodu 2006 do 2009 godine. str.34-48.

- Longauer R., Gömöry D., Paule L., Karnosky D.F., Maňková B., Müller-Starck G., Percy K., Szaro R. 2001:** Selection effects of air pollution on gene pools of Norway spruce, European silver fir and European beech. *Environmental Pollution*, 115: 405-411.
- Lundkvist K., Rudin D. 1977:** Genetic variation in eleven population of *Picea abies* as determined by isozyme analysis. *Hereditas*, 85: 67-74.
- Luomajoki A. 1993:** Climatic adaptation of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karsten) in Finland based on male flowering phenology. *Acta For Fenn* 242: 1-26.
- MacDonald G.M., Velichko A.A., Kremenetski C.V., Borisova O.K., Goleva A.A., Andreev A.A., Cwynar L.C., Riding R.T., Forman S.L., Edwards T.W.D., Aravena R., Hammarlund D., Szeicz J.M., Gattaulin V.N. 2000:** Holocene treeline history and climate change across Northern Eurasia. *Quaternary Research*, 53: 302-311.
- Mägdefrau K., Ehrendorfer F. 1997:** Botanika, sistematika, evolucija i geobotanika. Školska knjiga, Zagreb, str. 1- 443.
- Maghuly F., Nittinger F., Pinsker W., Praznik W., Fluch S. 2007:** Differentiation among Austrian populations of Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst.] assayed by mitochondrial DNA markers. *Tree Genetics and Genomes*, 3: 199-206.
- Magini E., Pelizzo A., Proietti-Placidi A.M., Tonarelli F. 1980:** La picea dell'Alpe delle Tre Potenze. Areale-Characteristiche-Posizione sistematica. *Annali Accademia Italiana di Scienze Forestali*, 29: 107-210.
- Magyari E.K., Major Á., Bálint M., Nédli J., Braun M., Rácz I., Parducci L. 2011:** Population dynamics and genetic changes of *Picea abies* in the South Carpathians revealed by pollen and ancient DNA analyses. *BMC Evolutionary Biology*, 11: 66. doi:10.1186/1471-2148-11-66
- 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.
- Mangerud J., Andersen S.T., Berglund B.E., Donner J.J. 1974:** Quaternary stratigraphy of Norden, a proposal for terminology and classification. *Boreas*, 3: 109-126.
- Marinšek A., Diaci J. 2011:** A comparison of structural characteristics and ecological factors between forest reserves and managed silver fir – Norway spruce forests in Slovenia. *Ekológia*, 30(1): 51-66.
- Markgraf V. 1970:** Palaeohistory of the Spruce in Switzerland. *Nature*, 228: 249-251.

- Mataruga M., Isajev V., Orlović S., Đurić G., Brujić J., Daničić V., Cvjetković B., Čopić M., Balotić P. 2013:** Program očuvanja šumskih genetskih resura Republike Srpske, 2013-2025. Ministarstvo poljoprivrede, šumarstva i vodoprivrede Republike Srpske, str. 1-176.
- 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.
- Matyas C. 1998:** Setting priorities in the conservation of genetic diversity - with special reference to widely distributed conifer species. V: Turok J., Palmberg-Lerche C, Skroppa T, Ouedraogo A. (Ed.). Conservation of forest genetic resources in Europe, European Forest Genetic Resources Programme, 21. November 1995, Sopron, Hungary, IPGRI, Rome, Italy: str. 11-18
- 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.
- Mekić F., Curić N., Memišević M, Ahmetak Z., Buljina Dž., Mešanović N. 2002:** Mjere njege u nenjegovanim kulturama. Seminar BH šuma: Provođenje mjera njege u nenjegovanim kulturama, Fojnica 03-04. 06. 2002. str. 1-30.
- Mettin C. 1985:** Betriebswirtschaftliche und ökologische Zusammenhänge zwischen Standortskraft und Leistung in Fichtenreinbeständen und Fichten/Buchen-Mischbeständen. AFZ-DerWald 40: 803–810.
- Meusel H., Jäger E., Rauschert S., Weinert E. 1978:** Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Karten. Gustav Fischer Verlag, Jena. str. 1-583.
- 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.
- Moe D. 1970:** The postglacial immigration of *Picea abies* into Fennoscandia. Botaniska Notiser, 123: 61–66.
- Möller K. 1986:** Genetische Untersuchungen bei der Tanne mit Hilfe von Enzyme Genmarkern. Allgemeine Forstzeitung, 97(3): 60 – 61.
- Morgante M., Vendramin G.G. 1991:** Genetic variation in Italian populations of *Picea abies* (L.) Karst. and *Pinus leucodermis* Ant. V: Müller-Starck G., Ziehe M. (ur.). Genetic Variation in European Populations of Forest Trees. J. D. Sauerländer's Verlag, Frankfurt am Main, str. 205-227.
- Morgenstern E.K. 1996:** Geographic Variation in Forest Trees. University of British Columbia, str. 1-209.
- Motta R., Berretti R., Castagneri D., Lingua E., Nola P., Vacchiano G. 2010:** Stand and coarse woody debris dynamics in subalpine Norway spruce forests withdrawn from regular management. Annals of Forest Science 67: 803.

- Muhs H.J. 1997.** Characterisation, testing and use of forest genetic resources. U: Jurc M., Hočevar, M. (Ed.). Znanje za gozd: zbornik ob 50. obletnici obstoja in delovanja Gozdarskega inštituta Slovenije, Ljubljana: Gozdarski inštitut Slovenije, str. 331-340
- Muhs H.J., Von Wuehlich G. 1993:** Research on the evaluation of forest genetic resources of beech – A proposal for a long range experiment. In: Muhs H. J., Von Wuehlich G. (Ed.). The scientific basis for the evaluation of forest genetic resources of beech. Working document on the EC, DG 6, Brussels, str. 257-261
- 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. 1995:** Genetic Variation in High Elevated Populations of Norway Spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) in Switzerland. *Silvae Genetica*, 44(5-6): 356-362.
- Müller-Starck G., Ziehe M. 1991:** Genetic variation in European populations of forest trees. JD Sauerlaender's Verlag, Frankfurt am Main. str. 1-271.
- 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.
- 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.
- Murray B.G. 1998:** Nuclear DNA amounts in gymnosperms. *Annals of Botany* 82: 3-15.
- Murray B.G., Friesen N., Heslop-Harrison J.S. 2002:** Molecular Cytogenetic Analysis of *Podocarpus* and comparison with other gymnosperm species. *Annals of Botany*, 89:483-489.
- Neale B., Sederoff R.R. 1989:** Paternal inheritance of chloroplast DNA and maternal inheritance of mitochondrial DNA in Loblolly pine. *Theoretical and Applied Genetics*, 77: 212-216.
- Nei M. 1972:** Genetic distance between populations. *American Naturalist*, 106: 283-291.
- Nei M. 1978:** Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics*, 89: 583-590.
- Nožička J. 1972:** Original occurrence of Norway spruce in Czech lands. Praha: SZN. str. 1-177.
- Neustadt M.I. 1957:** Istorija lesov i paleogeografija SSSR w golocenie. Forest history and palaeogeography of Soviet Union in the Holocene. Akad. Nauk SSSR, Institute of Geography, Moscow. str. 1-xxx.
- Obidowicz A., Ralska-Jasiewiczowa M., Kupryanowicz M., Szczepanek K., Latałowa M., Nalepka D. 2004:** *Picea abies* (L.) Karst—Spruce. In: Ralska-Jasiewiczowa, M., Latałowa, M., Wasylkowska, K., Tobolski, K., Madeyska, E., Wright, Jr., H.E., Turner, C. (Ed.), Late Glacial and Holocene history of

- vegetation in Poland based on isopollen maps. W. Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Sciences, Kraków, str. 147–158.
- Ouborg, N.J., Vergeer P., Mix C. 2006:** The rough edges of the conservation genetics paradigm for plants. *Journal of Ecology*, 94: 1233–1248.
- 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.
- Page C.N., Hollands R.C. 1987:** The taxonomic and biogeographic position of Sitka spruce. *Proceedings Royal Society Edinburgh*, 93B: 13–24.
- Paglia G.P., Olivieri A.M., Morgante M. 1998:** Towards second-generation STS (sequence-tagged sites) linkage maps in conifers: a genetic map of Norway spruce (*Picea abies* K.). *Molecular Genetics and Genomics*, 258: 466–478.
- Parducci L., Jørgensen T., Tollefsrud M.M., Elverland E., Alm T., Fontana S.L., Bennett K.D., Haile J., Matetovici I., Suyama Y., Edwards M.E., Andersen K., Rasmussen M., Boessenkool S., Coissac E., Brochmann C., Taberlet P., Houmark-Nielsen M., Larsen N.K., Orlando L., Gilbert M.T.P., Kjær K.H., Alsos I.G., Willerslev E. 2012:** Glacial Survival of Boreal Trees in Northern Scandinavia. *Science*, 335 (2): 1083–1086.
- Paule L., Gömöry D., Longauer R., Krajmerová D. 2002:** Patterns of genetic diversity distribution in three main Central European montane tree species: *Picea abies* Karst., *Abies alba* Mill. and *Fagus sylvatica* L.. *Journal of Forest Science*, article in press.
- Pawlikowa B. 1965:** Materiały do postglacialnej historii roślinności Karpat Zachodnich, torfowisko na Bryjarce. *Folia Quaternaria*, 18: 1–9.
- Pernek M. 2000:** Feromonske klopke u integralnoj zaštiti smrekovih šuma od potkornjaka. *Radovi Šumarskog instituta Jastrebarsko*, 35 (2): 89–100.
- Petit J.R., Basile I., Leruyet A., Raynaud D., Lorius C., Jouzel J., Stievenard M., Lipenkov V.Y., Barkov N.I., Kudryashov B.B., Davis M., Saltzman E., Kotlyakov V. 1997:** Four climate cycles in Vostok ice core. *Nature*, 387: 359–360.
- Petit J.R., Jouzel J., Raynaud D., Barkov N.I., Barnola J.-M., Basile I., Benders M., Chappellaz J., Davis M., Delayque G., Delmotte M., Kotlyakov V.M., Legrand M., Lipenkov V.Y., Lorius C., Pépin L., Ritz C., Saltzman E., Stievenard M. 1999:** Climate and atmospheric history of the past 420,000 years from the Vostok ice core, Antarctica. *Nature*, 399: 429–436.
- Petit J.R., Brewer S., Bordács S., Burg K., Cheddadi R., Coart E., Cottrell J., Csai Kl U.M., Van Dam B., Deans J.D., Espinel S., Fineschi S., Finkeldey R., Glaz I., Goicoechea P. G., Jensen J.S., König A.O., Lowe A.J., Madsen S.F., Mátyás C., Munro R.C., Popescu F., Slade D., Tabbener H., De Vries, S.G.M., Ziegenhagen B., De Beaulieu J-L., Kremer A. 2002:** Identification of refugia and post-glacial colonisation routes of European white oaks

- based on chloroplast DNA and fossil pollen evidence. *Forest Ecology and Management*, 156: 49-74.
- Petri H. 1966:** Versuch einer standortgerechten, waldbaulichen und wirtschaftlichen Standraumregelung von Buchen-Fichten-Mischbeständen. *Mitt Landesforstverwaltung Rheinland-Pfalz*, 13: 1-145.
- Pintarić K. 1978:** Urwald Perućica als natürliches Forschungslaboratorium. *Allgemeine Forstzeitschrift*, 33(24): 702-707.
- Pintarić K. 1997:** Forestry and forest reserves in Bosnia and Herzegovina. COST Action E4 Forest reserves research network, Ljubljana, str.. 1-15.
- Pintarić K. 2002:** Šumsko-uzgojna svojstva i život važnijih vrsta šumskog drveća, UŠIT-Sarajevo, str. 1-221.
- Pravdin L.F. 1975:** Ela evropejskaja i ela sibirskaja v SSSR. Izdat. Nauka, str. 1-176.
- Pretzsch H., Schütze G. 2005:** Crown allometry and growing space efficiency of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) in pure and mixed stands. *Plant Biology*, 7: 628-639.
- Pretzsch H., Schütze G. 2009:** Transgressive overyielding in mixed compared with pure stands of Norway spruce and European beech in Central Europe: Evidence on stand level and explanation on individual tree level. *European Journal of Forest Research*, 128: 183-204.
- Pretzsch H., Block J, Dieler J., Dong P.H., Kohnle U., Nagel J., Spellmann H., Zingg A. 2010:** Comparison between the productivity of pure and mixed stands of Norway spruce and European beech along an ecological gradient. *Annals of Forest Science*, 67 (7): 712-712.
- Ralska-Jasiewiczowa M. 1980:** Late-Glacial and Holocene vegetation of the Bieszczady Mts. (Polish Eastern Carpathians). Państwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa-Kraków.
- Ralska-Jasiewiczowa M. 1983:** Isopollen maps for Poland: 0-11 000 years BP. *New Phytologist*, 94: 133-175.
- Ravazzi C, 2002:** Late Quaternary history of spruce in southern Europe. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 120: 131-177.
- Raymond M., Rousset F. 1995:** GENEPOP (version 1.2) population genetics software for exact tests and ecumenicism. *Heredity*, 86: 248-249.
- Rivoli J. 1921:** Badania nad wpływem klimatu na wzrost niektórych drzew europejskich. *Investigations on climate influence on the growth of some European trees. Prace Nauk. Uniw. Pozn., Sekcja Roln.-Leśna 1: 1-100.*
- Rotach P. 1994:** Genetische Vielfalt und praktische forstliche Taetigkeit: Probleme und Handlungsbedarf. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen - LFI*, 145: 999-1020.
- Rothe A. 1997:** Einfluß des Baumartenanteils auf Durchwurzelung, Wasserhaushalt, Stoffhaushalt und Zuwachsleistung eines Fichten-Buchen-Mischbestandes am Standort Höglwald. *Forstl Forschungsber München*, 163: 1-174.

- Rubner K. 1932:** Das ursprüngliche Areal der Fichte in Europa. *Beih. Bot. Cbl.* 49: 396-407.
- Rubner, K., 1960:** Die pflanzengeographischen Grundlagen des Waldbaues. Neumann Verlag, Radebeul. Berlin, Germany. str. 1-620.
- Rudolphi F.K.L. 1830:** *Systema orbis vegetabilium. Gryphiae.* Kunike. str. 1-80.
- Ruetz, W. F., Konnert, M., Behm, A., 1996:** Sind Waldschäden auch eine Frage der Herkunft?, *Der Wald*, 14: 2-3.
- Rushforth K.D. 1987.** *Conifers.* New York, str. 1-232.
- Rybniček K., Rybničková E. 2002:** Vegetation of the Upper Orava region (NW Slovakia) in the last 11 000 years. *Acta Palaeobotanica*, 42: 153–170.
- Rybničková E., Rybniček K. 1988:** Isopollen maps of *Picea abies*, *Fagus sylvatica* and *Abies alba* in Czechoslovakia—Their application and limitations. In: Lang, G., Schlüchter, C. (Ed.), *Lake, Mire and River Environments.* Balkema, Rotterdam. str. 51–66.
- Saarse L., Poska A., Veski S. 1999:** Spread of *Alnus* and *Picea* in Estonia. *Proceedings of the Estonian Academy of Sciences*, 48: 170–186.
- Safford L.O. 1974:** *Picea a.* Dietr. spruce. In: Schopmeyer, C.S. (Ed.) *Seeds of woody plants in the United States.* Agric. Handb. 450. Washington, DC: U.S. Department of Agriculture, Forest Service: str. 587-597.
- Sakai A., Larcher W. 1987:** *Frost Survival of Plants.* Ecological Studies 62. Springer, Berlin, str. 1-321.
- Sarvas R. 1957:** Studies on the seed setting of Norway spruce. In: Mork E, Bonnevie-Svendsen C (eds). *Studies on the seed setting of Norway Spruce.* J.Chr. Gundersen boktrykkeri og bokbinderi: Oslo. str. 533–556.
- Sax K., Sax H.J. 1933:** Chromosome number and morphology in conifers. *Journal of the Arnold Arboretum*, 14: 356-375.
- Scotti I., Troggi, M., Soranzo N., Vendramin G.G., Bucci G. 1998:** A new set of PCR-based, locus-specific markers for *Picea abies* (L.) Karst.. *Molecular Ecology*, 7: 783-792.
- Scotti I., Vendramin G.G., Matteotti L.S., Scarponi C., Sari-Gorla M., Binelli G. 2000a:** Postglacial recolonization routes for *Picea abies* K. in Italy as suggested by the analysis of sequence-characterized amplified (SCAR) markers. *Molecular Ecology*, 9: 699-708.
- Scotti I., Magni F., Fink R., Binelli G., Powell W., Hedley P.E. 2000b:** Microsatellite repeats are not randomly distributed within Norway spruce (*Picea abies* K.) expressed sequences. *Genome*, 43: 41-46.
- Scotti I., Paglia G.P., Magni F., Morgante M. 2002:** Efficient development of dinucleotide microsatellite markers in Norway spruce (*Picea abies* Karst.) through dot-blot selection. *Theoretical and Applied Genetics*, 104: 1035-1041.
- Scotti I., Gugerli F., Pastorelli R., Sebastiani F., Vendramin G.G. 2008:** Maternally and paternally inherited molecular markers elucidate population patterns and inferred dispersal processes on a small scale within a subalpine



- stand of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.). *Forest Ecology and Management*, 255: 3806–3812.
- Schmidt-Vogt H. 1977:** Die Fichte. Taxonomie, Verbreitung, Morphologie, Ökologie, Waldgesellschaften. Str. 1-674.
- Schmidt-Vogt H. 1978:** Genetics of *Picea abies* (L.) Karst. *Anali za šumarstvo, Razred za prirodne znanosti, JAZU*, 7(5): 147-186
- Schmidt-Vogt H. 1986:** Die Fichte, Band II/1, Wachstum-Züchtung-Boden-Umwelt-Holz. Paul Parey Verlag Hamburg – Berlin. Str. 1- 563.
- Schmitt H.P., Hayder J. 2009:** *Picea abies* in Northrhine-Westphalia. *Dendrobiology*, 61. Supplement: 91 - 93.
- Schmidt P.A. 1989:** Beitrag zur Systematik und Evolution der Gattung *Picea*. *Flora*, 182: 435-461.
- Schmidt A., Doudrick R.L., Heslop-Harrison J.S., Schmidt T. 2000:** The contribution of short repeats of low sequence complexity to large conifer genomes. *Theoretical and Applied Genetics*, 101: 7-14
- Sercelj A. 1996:** The origins and development of forests in Slovenia. *Academia Scientiarum et Artium Slovenica, Classis IV: Historia Naturalis Opera*, 35: 1–142.
- Sigurgeirsson A., Szmidt A.E. 1993:** Phylogenetic and biogeographic implications of chloroplast DNA variation in *Picea*. *Nordic Journal of Botany*, 13: 233-246.
- Siiskonen H. 2007.** The conflict between traditional and scientific forest management in the 20th century Finland. *Forest Ecology and Management*, 249, 125–133.
- Silvertown J.W., Doust J.L. 1995:** Introduction to plant population biology. Blackwell Science, str. 1-210.
- Simakova G. 1999:** Peculiarities of the palaeogeography in the vicinity of the Krivina peat-bog in the Late Glacial and Holocene. *Acta Palaeobotanica*, 2: 609–614.
- Sitte P., Ziegler H., Ehrendorfer F., Bresinsky A. 1998:** Strasburger Lehrbuch der Botanik. Gustav Fischer, Stuttgart-Jena-Lübeck-Ulm. str. 1-1007.
- Skrøppa T. 2003:** EUFORGEN Technical Guidelines for genetic conservation and use for Norway spruce (*Picea abies*). International Plant Genetic Resources Institute, Rome, Italy. str. 1-6.
- Slatkin M. 1993:** Isolation by distance in equilibrium and non-equilibrium populations. *Evolution*, 47: 264-279.
- Solovieva N., Jones V.J. 2002:** A multiproxy record of Holocene environmental changes in the central Kola Peninsula, northwest Russia. *Journal of Quaternary Science*, 17: 303–318.
- Sperisen C., Büchler U., Gugerli F., Mátyás C., Geburek T., Vendramin G.G. 2001:** Tandem repeats in plant mitochondrial genomes: application to the analysis of population differentiation in the conifer Norway spruce. *Molecular Ecology*, 10: 257–263.

- Sperisen C., Buchler U., Mátyás C. 1998:** Genetic variation of mitochondrial DNA reveals subdivision of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). In: Karp, A., Isaac, P.G., Ingram, D.S. (Ed.), *Molecular Tools for Screening Biodiversity. Plant and Animals*. Chapman & Hall, London, str. 413–417.
- Spiecker H. 2003:** Silvicultural management in maintaining biodiversity and resistance of forests in Europe – temperate zone. *Journal of Environmental Management*, 67: 55–65.
- Stefanović V. 1970:** Jedan pogled na recentnu sukcesiju bukovo-jelovih šuma prašumskog karaktera u Bosni. Posebna izdanja Akademije nauka i umjetnosti BiH 15, Odjeljenje prirodnih i matematičkih nauka 4, Sarajevo: 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, 1983, Šumarski fakultet, Posebna izdanja br. 17: 1–44.
- Strauss S.H., Palmer J.D., Howe G.T., Doerksen A.H. 1988:** Chloroplast genomes of two conifers lack a large inverted repeat and are extensively rearranged. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 85: 3898–3909.
- Stutz H.P. 1990:** Genetische Differenzierung und natürliche Selektionsfaktoren der Fichte (*Picea abies* (L.) Karst.) in einem zentralalpinen Gebiet der Schweiz. Disertacija, Zürich, ETH, str. 1–127.
- Sugita S. 1994:** Pollen representation of vegetation in Quaternary sediments: theory and method in patchy vegetation. *Journal of Ecology*, 82: 881–897.
- Sugita S. 1998:** Modelling pollen representation of vegetation. *Palaeoclimate Research* 27, 1–16.
- Sugita S., Gaillard, M.-J., Broström, A., 1999:** Landscape openness and pollen records: a simulation approach. *The Holocene*, 9: 409–421.
- Susmel L. 1953:** Saggio su polimorfismo della *Picea* nell' alto Cadee. *Accademia Italiana di Scienze Forestali*.
- Sutton B.C.S., Flanagan D.J., Gawley J.R., Newton C.H., Leister D.T., El-Kassaby Y.A. 1991:** Inheritance of chloroplast and mitochondrial DNA in *Picea* and composition of hybrids from introgression zones. *Theoretical and Applied genetics*, 82: 242–248.
- Svendsen J.I., Alexanderson H., Astakhov V.I., Demidov I., Dowdeswell J.A., Funder S., Gataullin V., Henriksen M., Hjort C., Houmark-Nielsen M., Hubberten H.W., Ingolfsson O., Jakobsson M., Kjaer K.H., Larsen E., Lokrantz H., Lunkka J.P., Lysa A., Mangerud J., Matiouchkov A., Murray A., Moller P., Niessen F., Nikolskaya O., Polyak L., Saarnisto M., Siegert C., Siegert M., Spielhagen R.F., Stein R. 2004:** Late Quaternary ice sheet history of northern Eurasia. *Quaternary Science Reviews*, 23: 1229–1271.

- Svoboda M., Fraver S., Janda P., Bace R., Zenáhliíková J. 2010:** Natural development and regeneration of a Central European montane spruce forest. *Forest Ecology and Management*, 260: 707–714.
- 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.
- Szafer W. 1921:** Nieco o rozmieszczeniu geograficznem świerka w Polsce. *Sylwan* 39(7/9): 76–91.
- Szafer W. 1935:** The significance of isopollen lines for the investigation of the geographical distribution of trees in the Postglacial period. *Bulletin de l'Academie Polonaise des Sciences*, str. 235–239.
- Środoń A. 1957:** Flora interglacialna z Gościęcina koło Koźla. *Biuletyn Instytutu Geologicznego*, 118: 7–60.
- Środoń A. 1967:** Świerk pospolity w czwartorzędzie Polski. *Acta Palaeobotanica*, 8: 3–59.
- Środoń A. 1977:** Świerk w historii naszych lasów. In: Białobok, S. (Ed.), *Świerk pospolity *Picea abies* (L.) Karst*. Państwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa–Poznań, str. 7–19.
- Šilić Č. 1983:** Atlas drveća i gmlja. Svjetlost Sarajevo, Bosna i Hercegovina. str. 1–218.
- 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.
- Tahvonena O., Pukkala T., Laihoc O., Lähded E., Niinimäkia S. 2010:** Optimal management of uneven-aged Norway spruce stands. *Forest Ecology and Management*, 260: 106–115.
- Tallantire P.A. 1980:** The postglacial immigration and spread of spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) in Fennoscandia. Ph.D. Dissertation, Umeå University, Umeå. str. 1–62.
- Tautz D., Schlötterer C. 1994:** Simple sequences. *Current Opinion in Genetics & Development*, 4: 832–837.
- Terhürne-Berson R. 2005:** Changing distribution patterns of selected conifers in the Quaternary of Europe caused by climatic variations. Ph.D. Thesis, Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn, Bonn, str. 1–141.
- Thormann R., Stephan B.R. 1993:** Interpretation of isozyme patterns of malate dehydrogenase in Scots pine using two different standing methods. *Silvae genetica*, 42: 5–8.
- Tollefsrud M.M., Brochmann C., Sperisen C. 2008a:** Paternal introgression from Siberian spruce (*Picea obovata*) to Norway spruce (*P. abies*): tracing pollen and seed flow with chloroplast and mitochondrial DNA. In: Tollefsrud MM's PhD Thesis: *Phylogeography, diversity and hybridization in Norway spruce*. University of Oslo, Norway, str. 1–168.

- Tollefsrud M.M., Kissling R., Gugerli F., Johnsen Ø., Skrøppa T., Cheddadi R., van der Knaap W.O., Latałowa M., Terhürne-Berson R., Litt T., Geburek T., Brochmann C., Sperisen C. 2008b: Genetic consequences of glacial survival and postglacial colonization in Norway spruce: combined analysis of mitochondrial DNA and fossil pollen. *Molecular Ecology*, 17: 4134–4150.
- Tollefsrud M.M., Sønstebo J.H., Brochmann C., Johnsen Ø., Skrøppa T., Vendramin G.G. 2009: Combined analysis of nuclear and mitochondrial markers provide new insight into the genetic structure of North European *Picea abies*. *Heredity*, 102: 549–562.
- Tolmatchev A.I. 1974: Flora Regionis Boreali-Orientalis Territoriae Europaeae URSS, Vol. 1: Polypodiaceae–Gramineae. Nauka, Leningrad. str. 1-275.
- Tranquillini W. 1979: *Physiological Ecology of the Alpine Timberline*. Springer, Berlin, str. 1-137.
- Tremli V., Banaš M. 2000: Alpine timberline in the High Sudetes. *Acta Universitatis Carolinae Geographica*, 15(2):83–99.
- Tutin T.G., Heywood V.H., Burgus N.A., Valentine D.H., Walters S.M., Webb D.A. 1964: *Flora Europaea*, Vol. 1. Cambridge University Press, Cambridge. str. 1-416.
- Tyszkiewicz S. 1968: *Population Studies of Norway Spruce in Poland*. Forest Research Institute, Warsaw, str. 1-180.
- Vallejos C.E. 1983: Enzyme Activity Staining. In: Tanksley, S.D., Orton, T.J. (ed.): *Isozymes in Plant Genetics and Breeding (part A)*. Elsevier, Amsterdam, str. 1-516.
- van der Knaap W.O., van Leeuwen J.F.N., Finsinger W., Gobet E., Pini R., Schweizer A., Valsecchi V., Ammann B. 2005: Migration and population expansion of *Abies*, *Fagus*, *Picea*, and *Quercus* since 15000 years in and across the Alps, based on pollen-percentage threshold values. *Quaternary Science Reviews*, 24: 645–680.
- Vandekerkhove K., De Keersmaeker L., Menke N., Meyer P., Verschelde P. 2009: When nature takes over from man: Dead wood accumulation in previously managed oak and beech woodlands in North-western and Central Europe. *Forest Ecology and Management* 258: 425–435.
- Velichko A.A., Catto N., Drenova A.N., Klimanov V.A., Kremenetski K.V., Nechaev V.P. 2002: Climate changes in East Europe and Siberia at the Late glacial–Holocene transition. *Quaternary International*, 91: 75–99.
- Vendramin G.G., Ziegenhagen B. 1997: Characterisation and inheritance of polymorphic plastid microsatellites in *Abies*. *Genome*, 40: 857–864.
- Vendramin G.G., Degen B., Petit R.J., Anzidei M., Madaghiale A., Ziegenhagen B. 1999: High level of variation at *Abies alba* chloroplast microsatellite loci in Europe. *Molecular Ecology*, 8(7): 1117–1126.
- Vendramin G.G., Anzidei M., Madaghiale A., Sperisen C., Bucci G. 2000: Chloroplast microsatellite analysis reveals the presence of population subdivision in Norway spruce (*Picea abies* Karst.). *Genome*, 43: 68–78.

- Vidaković M. 1982:** Četinjače - morfologija i varijabilnost, JAZU i Sveuč. nakl. Liber, Zagreb, str. 1-710.
- Vidaković M. 1993:** Četinjače - morfologija i varijabilnost, Grafički zavod Hrvatska i Hrvatske šume, p.o. Zagreb, Zagreb, str. 1-741.
- Vidaković M., Franjić J. 2005:** Golosjemenjače, Šumarski fakultet Sveučilišta u Zagrebu. str. 1-823.
- Vincent G., Kantor J. 1971:** Das frühzeitige Tannensterben. Seine Ursachen und Vorbeugung. Centralblatt für das gesamte Forstwesen, 88(2): 101-115.
- Višnjic Č., Vojnikovic 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.
- von Wuhlisch G., Muhs H.J. 1986: Influence of age on sylleptic and proleptic free growth of Norway spruce seedlings. *Silvae Genetica* 35: 42-48.
- Walker M.J.C., Bohncke S.J.P., Coope G.R., O'Connel M., Usinger H., Verbruggen C. 1994:** The Devensian/Weichselian Late-glacial in northwest Europe (Ireland, Britain, north Belgium, The Netherlands, northwest Germany). *Journal of Quaternary Science*, 9(2): 109-118.
- Webb T., Bartlein P.J. 1992:** Global changes during the last 3 million years: climatic controls and biotic response. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 23: 141-173.
- Welch H.J. 1991:** The conifer manual. Vol. 1. Kluwer Academic Publishers, Boston, str. 1-436.
- Wendel, J.F., Weeden, N. F., 1989:** Visualization and Interpretation of Plant Isoenzymes. (ed.) Soltis, D.E., Soltis, P.S.: *Isozymes in Plant Biology*, London, str. 5- 45.
- Wermelinger B. 2004:** Ecology and management of the spruce bark beetle *Ips typographus*—a review of recent research. *Forest Ecology and Management* 202: 67-82.
- Wiedemann E. 1942:** Der gleichaltrige Fichten-Buchen-Mischbestand. *Mitteilungen aus Forstwirtschaft und Forstwissenschaften*, 13: 1-88.
- 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.
- Willkomm M. 1887:** Forstliche Flora von Deutschland und Oesterrich. Leipzig: C.F. Winter'sche Berlagshandlung, str. 1-968.
- Wilson L.R., Webster R.M. 1946:** Plant microfossils from a Fort Union Coal of Montana. *American Journal of Botany*, 33:271-278.
- Wohlfarth B., Filimonova L., Bennike O., Björkman L., Brunberg L., Lavrova N., Demidov I., Possnert G. 2002:** Late-glacial and Early Holocene environmental and climatic change at Lake Tambichozero, Southeastern Russian Karelia. *Quaternary Research*, 58: 261-272.

- Wohlfarth B., Hannon G., Feurdean A., Ghergari L., Onac B.P., Possnert G. 2001:** Reconstruction of climatic and environmental changes in NW Romania during the early part of the last deglaciation (15,000–13,600 cal yr BP). *Quaternary Science Reviews*, 20: 1897–1914.
- Wright J.W. 1955:** Species crossability in spruce in relation to distribution and taxonomy. *Forest Science* 1: 319–349.
- Wright S. 1978:** *Evolution and the Genetics of Populations. Volume 4: Variability Within and Among Natural Populations.* University of Chicago Press.
- Yeh F.C., Yang R.C., Boyle T.B.J., Ye Z.H., Mao J.X. 1999:** POPGENE 3.2, the user-friendly shareware for population genetic analysis. Molecular Biology and Biotechnology Center, University of Alberta, Edmonton.
- Zelikson E.M. 1995:** Vegetation of eastern Europe during interstadials and interglacials of the middle and late Pleistocene. In: Velichko, A.A. (Ed.), *PAGES, PEP III: Climate and Environment Changes of East Europe during Holocene and Late-Middle Pleistocene.* Institute of Geography of Russian Academy of Science, Moscow, str. 80–92.
- Zernitskaya V.P. 1995:** Stages of the main forest species distribution in Belarus in the Late Glacial time and the Holocene. In: Velichko, A.A. (Ed.), *PAGES, PEP III: Climate and Environment Changes of East Europe during Holocene and Late-Middle Pleistocene.* Institute of Geography of Russian Academy of Science, Moscow, str. 28–37.
- Ziehe M., Gregorius H.R., Glock H., Hattemer H.H., Herzog S. 1989:** Gene resources and gene conservation in forest trees: General concept. In: Scholch, F., Gregorius, H. R., Rudin, D. (ed.): *Genetic Effects of Air Pollutants in Forest Tree Populations,* Springer-Verlag, Berlin, str. 173–185.
- Zupančič M. 1999.** Smrekovi gozdovi Slovenije. *SAZU, Ljubljana, Dela*, 4 (36): 1– 222.



## BIOKEMIJSKA VARIJABILNOST SMREKE (*Picea abies* Karst) U BOSNI I HERCEGOVINI

### SAŽETAK

Smreka je jedna od najvažnijih vrsta europskih šuma. Njena su uloga u okolišu, komercijalna uporaba i osjetljivost na nedavna onečišćenja zraka i druge oblike utjecaja čovjeka među razlozima posebnog interesa. Od prije 200 godina smreka se intenzivno sadi unutar i izvan njezina prirodna raširenja te se razvija jedan poseban vid gospodarenja njom. To je utjecalo na prirodnu rasprostranjenost populacija i njihovu prilagodbu lokalnim ili regionalnim uvjetima.

Za Bosnu i Hercegovinu smreka predstavlja jednu od najznačajnijih vrsta šumskog drveća s gospodarskog i ekološkog stajališta u Bosni i Hercegovini. Dobra kvaliteta drveta, koje ima široku uporabu u gospodarstvu, pridonijela je intenzivnom korištenju ove vrste kroz jednostavnu rasadničku proizvodnju te jednostavnu introdukciju u područja koja joj pak ekološki ne odgovaraju.



Slika 99. Sađene smreke na Bjelašnici, Ljubovčićki potok

Prema podacima provedene Druge državne inventure šuma u Bosni i Hercegovini (2006-2009), ukupna površina šuma i šumskih zemljišta iznosi 3 231 500 ha ili 63,08% od ukupne površine Bosne i Hercegovine. Ukupna površina koju prekrivaju šume iznosi 2 904 600 ha ili 56,7% od ukupne površine naše zemlje. Od ukupne površine svih visokih šuma u Bosni i Hercegovini, koja iznosi 1 652 400 ha, šume četinjača i listača, šume bukve i jele (sa smrekom) zauzimaju 702 200 hektara ili 42,5%, što je znatno više nego je bilo u prvoj inventuri šuma. Ova fitocenološka jedinica ima i najveću prosječnu zalihu krupnog drveta od 310 m<sup>3</sup>/ha i godišnji zapreminski prirast od 7,91 m<sup>3</sup>/ha, **što znači** da ove šume u zalihama sudjeluju sa 42,6%, dok u prirastu zaliha sa čak 51,8% svih dostupnih šuma proizvodnog karaktera u Bosni i Hercegovini, što ih čini našim najvrjednijim šumama. Prema procentualnoj strukturi zaliha drva u državnim visokim šumama po vrstama drveća, smreka participira sa 16,1%, dok u privatnim šumama sa 10,1%.

U ontogenetskom razvoju smreke i njenih populacija javlja se svojstvena genetska struktura koja je prilagođena određenim uvjetima. Tako je svaka od tih genetskih struktura podložna izmjenama pod djelovanjem izmijenjenih uvjeta te se to izravno odražava na genetsku strukturu populacija jer populacije teže novim prilagodbama, a čovjek im treba pomagati i brže ih usmjeravati u tom pravcu, no to za sada nije slučaj. Nadajmo se da će nove generacije šumara u Bosni i Hercegovini prihvatiti dostignuća genetike i primjenjivati ih kroz intenzivno šumarstvo da bi se u budućim generacijama mogao pratiti slijed promjena i pravac razvoja smreke, ali i drugih vrsta drveća, u manjem ili većem obimu. .

Iz tog razloga je kod nas provedeno više istraživanja genetske strukture na smreci, s ciljem razvoja što optimalnijeg sustava gospodarenja njenom genetskom strukturom te zbog što boljeg očuvanja njene autohtone strukture metodama *in situ* i *ex situ*.

Tako smo uporabom izoenzimskih biljega analizirali 13 populacija smreke. Varijabilnost smo analizirali uporabom 13 enzimskih sustava te proveli analize na 20 polimorfnihih lokusa sa 73 alela. Prosječan broj alela po lokusu kretao se od 1,80 do 2,60. Analizom smo utvrdili postojanje velike varijabilnosti unutar populacija te za gen lokus *Got-C* postojanje klinalne varijabilnosti. Genetski multilokusni diverzitet je iznosio od 27,5 do 37,0, a gene pool diverzitet od 1,277 do 1,380. Provedeno istraživanje je pokazalo da populacija Vlašić ne pripada

autohtonim, prirodnim populacijama smreke u Bosni i Hercegovini. Dobivena srednja alelna odstojanja između analiziranih populacija kretala su se od 0,18% do 2,06% te postoji povezanost između genetskih i zemljopisnih odstojanja, sa izuzetkom populacije Vlačić.

Analizom 20 izoenzimskih gen lokusa utvrdili smo postojanje statistički značajnih razlika između istraživanih populacija, a utvrđena varijabilnost smreke kod nekih gen lokusa je klinalnog karaktera na ovom dijelu rasprostiranja. Smreka iz mrazišnih populacija ima specifičnost po sadržaju rijetkih alela u svojim populacijama. Veća vrijednost heterozigotnosti istraživanih populacija spram populacija smreke iz zapadne Europe pokazuje da istraživane populacije nisu mnogo izgubile od svoga genetskog potencijala za adaptaciju te vjerovatno nisu suviše udaljene od svoga pribježišta. Stoga su te populacije vjerovatno prilično otpornije na propadanje i sušenje od populacija sa zapada jer posjeduju dovoljno genetske varijabilnosti.

Priznatim biokemijskim biljezima određena je genetska struktura smreke na planini Vlačić u centralnom području Bosne i Hercegovine. Uporabili su se izoenzimski biljezi i to 13 enzimskih sustava, sa 20 polimorfni gen lokusa i sa 36 alela. Prosječan broj alela po lokusu je 1,80. Genetski multilokusni diverzitet je iznosio od 27,5, a gene pool diverzitet od 1,277, dok je stvarna heterozigotnost iznosila 21 %. Analizom 20 izoenzimskih gen lokusa, od čega je 13 polimorfno, utvrdili smo da je istraživana populacija Vlačić alohtonog podrijetla, ali da je ne možemo povezati s populacijama iz Europe jer je miješanog podrijetla. Veća vrijednost heterozigotnosti istraživanih populacija spram populacija smreke iz drugih dijelova Bosne i Hercegovine pokazuje da istraživana populacija nije autohtona te da u njoj vladaju drugačiji selekcijski pritisci. Stoga je populacija Vlačić vjerovatno prilično neotpornija prema propadanju od populacija iz susjedstva jer ne posjeduje dovoljno genetske varijabilnosti izuzev heterozigotnosti. U gospodarenju ovakvim populacijama njihovoj obnovi treba pristupiti veoma oprezno uz stalno praćenje genetske strukture kako bi se pravodobno mogle poduzeti mjere za sprječavanje širenja neželjenih gena u druge populacije te zamjenu alohtone genetske strukture autohtonom koja bi trebala karakterizirati ovu populaciju.

Provedena je analiza genetskih struktura dvije autohtone subpopulacije smreke na planini Igman uporabom izoenzimskih biljega. Materijal za analizu smo sabrali u dvije različite biljne zajednice.

Subpopulaciju A predstavlja šuma jele i smreke s mjestimično zastupljenim stablima bijelog bora (*Abieti-Piceetum illyricum* Stef. 1960), dok subpopulaciju B predstavlja šuma smreke mrazišnog tipa u brdskom pojasu (*Piceetum illyricum montanum* Fuk. et Stef., 1958, emend. Horv. et al., 1974). Između subpopulacija je razlika u nadmorskoj visini od 110 m.

Analizirali smo sljedeće sustave: Acotinase (*Aco-A*), Glutamate dehidrogenase (*Gdh-A*), Glutamate oxaloacetate transaminase (*Got-A, Got-B, Got-C*), Izocitrate dehidrogenase (*Idh-A, Idh-B*), Leucine aminopeptidase (*Lap-B*), Malate dehidrogenase (*Mdh-A, Mdh-B, Mdh-C*), Menadione reductase (*Mnr-A, Mnr-C*), Phosphoglucose isomerase (*Pgi-B*), Phosphoglucomutase (*Pgm-A*), Shikimate dehidrogenase (*Skdh-A*), 6-Phosphogluconate dehidrogenase (*6Pdh-A, 6Pdh-B, 6Pdh-C*) i Fluorescentesterase (*Fest-B*).

Statističkim proračunom smo dobili prosječan broj alela po lokusu te je kod populacije A broj alela po lokusu 2,3500, a efektivni 1,3532, a u populaciji B je 2,4500, dok je efektivni broj 1,3353. Također, stvarna heterozigotnost u populaciji A je 0,2070, a očekivana prema Nei ju (1973) 0,1197, a u populaciji B 0,2230 stvarna te očekivana 0,2117. Broj polimorfni h lokusa u obje populacije iznosi 17, a procenat polimorfni h



Slika 100. Smrekova šuma na planini Vitorog

lokusa iznosi 85,00 %. Dobivena distanca između populacija je očekivano mala te iznosi 0,0018 po Neiju iz 1972., odnosno 0,0005 po Neiju iz 1978.

Uporabljene statistički parametri za uspoređivanje populacija nisu pokazali velike razlike, ali analiza izravnog uspoređivanja pojavljivanja alela i njihovih frekvencija ukazuje na prisutne razlike, odnosno na djelovanje različitih selekcijskih pritisaka na populacije.

Uspoređivali smo genetsku strukturu triju populacija smreke s tri u ekološkom pogledu interesantne lokacije za koje je svojstvena pojava sa ekstremnih *Sphagno – Piceetum* staništa u Sloveniji i Bosni. U tom istraživanju javlja se posebna specifičnost koja nam omogućava da sagledamo razvojni put populacija smreke te njen razvoj kroz specifična selekcijska djelovanja ekstremnih uvjeta staništa na jednom prilično širokom području, kao i da pokaže moguću primjenu tih rezultata u praksi.

Populacije su pokazale visoku razinu varijabilnosti, odnosno alelnog i genotipskog diverziteta. Neki od nađenih alela su rijetki i pokazuju svojstvenost samo za odgovarajuću populaciju, kao i heterozigotnost pojedinih alela, a po tome je značajna populacija Jelovica s dva specifična gen lokusa (*Mdh-B*, *Got-A*) i Nišići s jednim specifičnim gen lokusom koji je specifičan samo za tu populaciju (*Got-B*). Genetska varijabilnost unutar populacija se ponaša slično heterozigotnosti gdje pojedini gen lokusi pridonose znatno više varijabilnosti od drugih, kao i između populacija. Visoka heterozigotnost lokusa *Lap-B*, *Got-C*, *Pgi-A*, *6Pgdh-B*, *C 6Pgdh-C* i *Fest-B* upućuje na to da selekcijski procesi djeluju pozitivno na te lokuse, dok je kod lokusa efekt slabije izražen ili izostaje, što je vidljivo iz male heterozigotnosti tih lokusa. Za populaciju Pohorje ovim također možemo potvrditi moguće selekcijske pritiske koji favoriziraju visoku heterozigotnost lokusa *Fest-B*, dok kod četiri lokusa postoji monomorfnost te taj tip selekcije izostaje. Tako dobivene heterozigotnosti nas upućuju na različite selekcijske pritiske koji djeluju u te tri subpopulacije te na njihove razlike, a što je bilo i za očekivati s obzirom na zemljopisnu udaljenost i razlike u klimatskim čimbenicima.

Analizom genetskih odstojanja ( $d_{ij}$ ) možemo primijetiti da su prisutna odstojanja sukladna genetskim odstojanjima između smreke sa tresetišta i tipičnog staništa na Pokljuki (populacija Jelovica) u Sloveniji. Ipak je interesantno da populacije iz Slovenije (Jelovica i

Pohorje) pokazuju bliskost, ali bosanska populacija pokazuje veću bliskost s populacijom Pohorje nego s Jelovicom. Razlog za manje razlike može biti u djelovanju sličnijih selekcijskih pritiska koji nastaju klimatskim djelovanjem od onoga koji nastaje djelovanjem tala. Ovo se može primijetiti i kroz alelne, genotipske analize, kao i na temelju heterozigotnosti. Tako alelne genetske distance pokazuju najmanje udaljenosti između populacija za odstojanje - između populacije Jelovica i Pohorje u 6 slučajeva, za distance između Jelovice i Nišića u 3 slučaja, a između Pohorja i Nišića u 4 slučaja. Što se tiče maksimalnih odstojanja, situacija je drugačija te su maksimalne distance između Pohorja i Nišića u 8 slučajeva, Jelovice i Pohorja u 6 slučajeva te Jelovice i Nišića također u 6 slučajeva. Iako je prisutna i vertikalna raslojenost istraživanih populacija, na temelju toga ne možemo donijeti valjani zaključak jer su prisutne velike zemljopisne udaljenosti između njih. Inače, u mnogim radovima se potvrđuje vertikalna izdiferenciranost smreke.

Pristupilo se usporedbi odgovarajućih genetskih parametara s podacima o brojnosti insekata i propadanju stabala u populacijama. Ipak, prilikom usporedbe pojavljuju se i određene otežavajuće okolnosti, a razlog je u tome što je vrlo teško primijeniti istu metodologiju i princip procjene. Tu je i neuniforman broj postavljenih klopki po jedinici površine, ali ipak broj osušenih stabala pokazuje pravo stanje na terenu. I pored određenih manjkavosti, rezultati daju interesantne detalje koji mogu odigrati veoma važnu ulogu u gospodarenju smrekom.

Radi bolje preglednosti situacije na terenu, stanje je prikazano na dendrogramima u poglavlju 10.5. Tako je iz dendrograma vidljivo da je različito grupiranje populacije prema genetičkoj strukturi i brojnosti insekata *Ips typographus* i *Pityogenes chalcographus*. Ovdje treba naglasiti da su dendrogrami za insekte urađeni prema hijerarhijskom modelu jer smo raspolagali samo sa srednjim veličinama. Ipak je evidentno u sva tri slučaja da populacija Vlašić odstupa od svih drugih populacija obuhvaćenih u ovom istraživanju. Ona se potpuno izdvaja prema genetičkoj strukturi, o čemu smo već ranije pisali, kao i prema izrazitoj brojnosti obje vrste insekta.

Pomnom usporedbom rezultata odmah je vidljivo da populacija Vlašić znatno odstupa od ostalih populacija koje su uključene u ovo istraživanje. U populaciji Vlašić registriran je najveći prosječni broj insekta, kao i najveći broj suhih stabala, dok na molekularno-



genetičkoj razini imamo jako niske vrijednosti genetskih parametara, izuzev stvarne heterozigotnosti, što je pak posljedica pomiješanosti genetskih materijala. Tako je za populaciju Vlašić u dvije šumarije koje gospodare na ovoj planini registrirano prosječno preko 2500 osušenih stabala godišnje. Ovo je i za očekivati ako se zna da je ova populacija umjetna, a podrijetlo reprodukcijskog materijala nepoznato. Također, i ratna djelovanja su ostavila traga na stanje šuma, kao i neplanska izgradnja sportskih objekata. Oba čimbenika mogu se povezati s velikom brojnošću pojavljivanja potkornjaka *Ips typographus* i *P. chalcographus*, ali ipak mnogo više genetska struktura. Ipak, ako analiziramo odvojeno šumarije koje gospodare Vlašićem, mogu se primijetiti razlike u brojnosti pojavljivanja insekata te se može zaključiti da je veoma teška situacija u području šumarije Turbe. U toj šumariji je s manjim brojem klopki ulovljen daleko veći broj insekata.

S druge strane, prema brojnosti tu je i populacija Igman koja je predstavljena s dvije subpopulacije (fitocenzom *Piceetum illyricum montanum*, Fukarek i Stefanović 1958. emend. Horv. et al., 1974 i *Picetum illyricum*). U ovom slučaju su u pitanju čiste prirodne populacije te se bilo kakvo objašnjenje ne može povezivati s alohtonom genetičkom strukturom kao što je to slučaj s populacijom Vlašić. Ovdje razloge trebamo tražiti prije svega u jakom antropogenom utjecaju na ovu populaciju. Problemi s jakim sušenjem smreke povlače se još od vremena održavanja olimpijade kad se zbog gradnje sportskih objekata poremetila struktura šuma, s brojnim oštećenim stablima. Tu je također uključeno i ratno djelovanje kada su šume devastirane ratnim djelovanjem i neplanskim sječama. Zbog toga je neposredno nakon rata u jednom kratkom periodu od 1996. do 1998. godine registrirano preko 10 000 osušenih stabala. Nakon toga stanje se veoma lagano popravlja, a danas je na tom području uređeno gradsko izletišta. Zbog toga ovu populaciju treba promatrati s posebnim interesom u narednom periodu. Ovdje se trebamo osvrnuti i na sustav gospodarenja koji vjerojatno nije prikladan ovom tipu šuma na planini Igman.

Ovim dvjema populacijama može se pridružiti i populacija Preodac iz zapadne Bosne gdje je također registrirana veća brojnost insekata *P. chalcographus* kao i prilično pojačano sušenje. Što se pak tiče broja osušenih stabala, to treba uzeti s rezervom jer lokalni stručnjaci nisu razdvajali osušena stabla smreke i obične jele. Inače, ova populacija

ima veoma kvalitetnu genetsku strukturu, a osnovni razlog moramo tražiti i u ratnim djelovanjima i ranijim lošim gospodarskim zahvatima, ali ne smijemo zaboraviti i lokalne ekstremne uvjete staništa koji se ogledaju prije svega u jakoj karstifikaciji terena gdje smreka raste na kamenim blokovima.

Veoma interesantna je situacija s populacijom Han Kram koja je predstavljena fitocenzom *Pino-Betuletum pubescentis*, Stef., 1964 *piceetosum subass.* Beus 2007 in Mataruga i sur. 2007, a koja pokazuje visoke genetske vrijednosti što bi trebalo ukazivati na njenu stabilnost. Ipak, ta populacija pokazuje i veliku brojnost insekta, kao i visok broj osušenih stabala te veliku posječenu masu suhih stabala. Kako su u pitanju i ekstremni klimatski uvjeti, a u kombinaciji s visokom nadmorskom visinom, tu je za očekivati da i brojnost insekta bude manja. Iz mase posječenih stabala koja je velika, možemo zaključiti da se većinom suše stara prezrela stabla koja su već pred kraj svog životnog vijeka te koja zbog toga pokazuju slabu adaptabilnost prema i najmanjim promjenama u svom okruženju.

Među istraživanim populacijama smreke je i populacija Bistrica koja se nalazi u masivu Vranice na velikoj nadmorskoj visini (predstavljena fitocenzom *Piceetum illyricum subalpinum* Horv. et al., 1974) gdje su stabla osrednje debljine, s malim učešćem jako debelih stabala. Ova populacija pokazuje visoke vrijednosti genetskih parametara. U isto vrijeme u ovoj populaciji je registriran najmanji broj insekata, uz relativno veći broj tanjih osušenih stabala. Kako je riječ o populaciji na većoj nadmorskoj visini, za očekivati je i manji broj (jedna) generacija insekta tijekom godine, a što ide u prilog stabilnosti ove populacije. Kako se u populaciji gospodari čistim sječama na malim površinama (grupimični prebor), u narednom periodu ćemo vidjeti kako će se razvijati populacija smreke i njena otpornost na insekte.

Ovdje se moramo osvrnuti i na jednu veoma interesantnu populaciju, populaciju Tibija, u kojoj je registriran izrazito veliki broj potkornjaka *P. chalcographus*, ali bez većih utjecaja na sušenje smreke u tom području. Kako je to zona s veoma nepovoljnim klimatskim čimbenicima, suhim i jako toplim ljetima te slabim rasporedom padalina, osnovni razlog stabilnosti smreke u tom području trebali bismo tražiti u kvalitetnim gospodarskim zahvatima. Ipak, nije nevažno napomenuti da se i u ovom području, kao i u ostalim populacijama, gospodari metodom grupimičnog prebora.

Kada su u pitanju ostale istraživane populacije, a koje imaju dobre genetske parametre, u njima nije registriran jak napad insekta kao što je slučaj kod populacija Vlačić i Igman te on nije prouzrokovao jače sušenje smreke. Pored toga, za ove populacije je značajno da se u njima provode sve potrebne gospodarske mjere, od zaštite do njege i obnove. U ovom slučaju, kao najstabilniju bi trebalo izdvojiti populaciju Rastićevo, s jako malim brojem osušenih stabala, uz osrednji napad obje vrste potkornjaka.

Radi održavanja prirodnih genetskih izvora smreke u Bosni i Hercegovini trebalo bi uspostaviti što gušću mrežu banki gena *in situ* i *ex situ* (sjemenske sastojine, sjemenske zone i sjemenske plantaže), nužnih za održanje genetske raznolikosti u populacija. Na temelju provedenih istraživanja, to bi značilo da bi svaka važna ekološka niša za smreku trebala imati svoju banku gena s odgovarajućim brojem jedinki kako bi se očuvala ekološko-fiziološka osobnost populacija.

U gospodarenju prirodnim šumama smreke te u njihovoj obnovi uvijek treba prednost dati prirodnoj obnovi uz stalno praćenje genetske strukture kako bi se pravodobno mogle poduzeti mjere za održanje optimalne prirodne genetske raznolikosti koja je svojstvena za svaku populaciju.



Slika 101. Sjemenska sastojina smreke u istočnoj Poljskoj, rajon Goldap

## BIOCHEMICAL VARIABILITY OF NORWAY SPRUCE (*Picea abies* L. Karst.) IN BOSNIA AND HERZEGOVINA

### SUMMARY

Norway spruce is one of the most important species in Europe. Its environmental role, commercial use, and sensitivity to air pollution and other anthropogenic influences are among reasons for the special interest it garners. The Norway spruce was intensively planted in and outside of its natural distribution range in the last 200 years. All this contributed to the way it is naturally distributed today and its adaptability to various environmental conditions on local or regional scale. From the economic and ecological point of view, the spruce is one of the most important forest tree species for Bosnia and Herzegovina. It is widely used in industry and has a noted effect on economy because of its high quality wood, relatively simple nursery production and easier introduction into the areas which don't necessarily environmentally correspond to its native base.

The data provided by the second state forest inventory in Bosnia and Herzegovina (2006-2009) shows that the total area of forests and forest land is 3,231,500 ha or 63.1% of the total country area. Forests take up 2,904,600 ha (56.7%). Of the total area of high forest in Bosnia and Herzegovina (1.652.400 ha) the coniferous and deciduous forests, being beech and fir (with inclusions of spruce) forests, cover 702,200 ha, or 42.5% which is significantly higher than it was originally recorded in the first state forest inventory.

This phytocoenological unit has the highest average of growing stock being  $310 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$  and the annual increment of  $7.91 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ . The beech and fir (with spruce) forest contributed 42.6% of the growing stock of all production forest, with the increment as much as 51.8% of all accessible forest with production character in Bosnia and Herzegovina. This makes them the most valuable forests in the country. According to the percentage structure of the high forests growing stock by tree species, spruce contributes with 16.1% and 10.1% in state and private forests respectively.

In the ontogenetic development of spruce and its populations there appears an inherent genetic structure adapted to specific site conditions. In turn this means that each of these genetic structures is



subject to change under the influence of variable conditions, and this is directly reflected in the genetic structure of the population, because the population strives to achieve adaptation to new conditions. A man ought to assist with population adaptations in this direction as much as possible; unfortunately this is not the case currently. Let us hope that a new generation of foresters in Bosnia and Herzegovina will accept the task of furthering these genetic achievements in their future. It is of utmost importance to use them especially through intensive forest management so the future generations can keep track of the changes and direction of development of spruce in a greater or lesser extent; this is of course inclusive of other types of trees.

For this reason, more research has been done regarding the investigation of genetic structure of the Norway spruce in Bosnia and Herzegovina. The main focus is the development of the most optimal economic management within its genetic structure as well as better conservation of its autochthonous structure by the *in situ* and *ex situ* methods.

We analyzed the following systems of Acotinase (*Aco-A*), Glutamate dehydrogenase (*Gdh-A*), Glutamate oxaloacetate transaminase (*Got-A*, *Got-B*, *Got-C*), Isocitrate dehydrogenase (*Idh-A*, *Idh-B*), Leucine Aminopeptidase (*Lap-B*), Malate dehydrogenase (*Mdh-A*, *Mdh-B*, *Mdh-C*), Menadione reductase (*Mnr-A*, *Mnr-C*), Phosphoglucose isomerase (*Pgi-B*), Phosphoglucomutase (*Pgm-A*), Shikimate dehydrogenase (*Skdh-A*), 6-phosphogluconate dehydrogenase (*6Pgdh-A*, *6Pgdh-B*, *6Pgdh-C*) and Fluorescentesterase (*Fest-B*). With the use of isoenzyme markers we analyzed thirteen (13) spruce populations by further using thirteen (13) enzyme systems we also studied the genetic variability. We carried out the analysis of twenty (20) polymorphic gene loci with seventy three (73) alleles, and we obtained an average number of analyzed alleles per locus which ranged between 1.80 and 2.60. The analysis thus confirmed the existence of major variability within the populations, and for gene locus GOT the existence of clinal variability. The genetic multi-locus diversity ranged between 27.5 to 37.0, and the gen-pool diversity from 1.277 to 1,380, while a mean allele distance ranged from 0.18% to 2.06%, thus confirming there is a relationship between genetic and geographic distance among the studied populations, except for the Vlašić population. Based on the studies that were carried out the



Vlašić population does not belong to the autochthonous, natural populations of spruce in Bosnia and Herzegovina.

The analysis of twenty (20) isoenzyme gene loci confirmed the presence of statistically significant differences between the studied populations, and the variability of some of the gene loci and alleles as clinal one on this distribution range. The data also showed that spruce populations in frost hollows show specificity in the content of rare alleles in its own populations.

Higher value of heterozygosity for the studied populations as opposed to the populations of the Western Europe show that the studied populations have not lost much from their own genetic adaptability potential, hence they appear to not be too far removed from their origin. Therefore, these populations appear to be more resistant to decay and drying of the whole population from their Western counterparts and it is due to their genetic variability.

The genetic structure of spruce on the Vlašić Mountain located in the central Bosnia and Herzegovina has been determined with the use of biochemical analysis. Isoenzymes gene markers were used to analyse the genetic structure, thirteen (13) enzymatic systems, at twenty (20) polymorphic gene loci, with thirty six (36) alleles were studied. The average number of alleles per locus is 1.80. Multilocus genetic diversity ranged from 27.5, gene pool diversity ranged from 1.277, while the heterozygosity was 21%. In the analysis of twenty (20) isoenzymes gene loci, of which thirteen (13) are polymorphic gene loci, we found that the studied Vlašić population has allochthonic origin and is not connected to other European populations as it is of mixed origin. Higher heterozygosity levels of studied populations, in comparison with spruce populations from the other parts of Bosnia and Herzegovina show that the studied population Vlašić is not indigenous, and that within this population varying selection pressures are prevailing.

Therefore, the population from Vlašić is most likely not as immune to deterioration, when compared to its neighboring populations, as the level of genetical variability is not high enough except for heterozygotry.

In regards to the genetic wealth of these kinds of populations and its regeneration when managing forests, extreme care should be taken to ensure this valuable genetic structure is not disrupted.

This will further result in important preventatives when it comes to spreading of undesired genes to other populations and replacement of healthy genetical material of indigenous populations which are characteristic for the same.

Isoenzymes markers were used to analyze the genetic structure of two autochthonous spruce subpopulations of Igman mountain. The material for analysis was collected in two different plant communities. The subpopulation A was represented by the fir-spruce forests with haphazardly present white pine trees (*Abieti - Piceetum illyricum* Stef. 1960), while the subpopulation B was represented by the spruce forest of frost type in the montane belt (*Piceetum illyricum montanum* Fuk. et Stef., 1958, emend. Horv. et al., 1974). The altitude difference between the two subpopulations was 110 m.

According to the statistical evaluation we obtained an average number of alleles per locus in the population A was 2.3500, while the effective number was 1.3532. In the population B the number of allele per locus was noted at 2.4500, and the effective number was 1.3353. Also the actual heterozygosity in population A was noted at 0.2070, and the expected, according to Nei (1973) was 0.1197. In population B the actual number was 0.2230, and the expected was 0.2117. The number of polymorphous loci in both populations was 17; the percentage of polymorphous loci was 85.00%. The obtained genetic distance between the populations is low, as was expected, and it was 0.0018 according to Nei, in 1972, i.e. 0.0005 according to Nei, in 1978.

The applied statistical parameters for comparison of populations showed no significant differences. While the analysis of direct comparison of alleles and their frequencies, point to the existing differences, that is, to the influence of different selection pressures on the populations.

We compared the genetic structure of three (3) spruce populations within three, in ecological point of view, specific location which presents the unique appearance of extreme *Sphagno-Piceetum* sites in Slovenia and Bosnia. In this study, there is a special feature that allows us to perceive the development path of spruce populations, as well as its development through specific selection of extreme site conditions in a fairly wide area, and to also show the possibilities of the application of these results in practical terms.

Comparison of the appropriate genetic parameters with data on numbers of insects and decay of trees in populations has been completed. Due to certain aggravating and limiting circumstances it was very difficult to apply the same methodology and principles of assessment to this. Among them are also numbers of set traps per unit area, but the number of dried trees shows real situation on the ground. Despite some disadvantages, results provide interesting details that can play a very important role in the management of the spruce.

The dendrogram in section 10.5 shows the situation on the ground, as well as it shows the various groupings in population according to genetic structure and the number of insects *Ips typographus* and *P. chalcographus*. The dendrograms for insects are done to the hierarchical model because we only could explore with medium sizes. Yet it is evidential that in all three cases of the Vlašić population it differs from all other populations included in this study. It is fully allocated to the genetic structure of what we have already written, as well as extreme numbers of both types of insect.

The population Vlašić significantly deviates from the other populations that are involved in this research. The population Vlašić has registered the highest average number of insects, as well as the largest number of dead trees, while at the molecular genetic level, we have a very low value of genetic parameters, except for the actual heterozygosity as a consequence mixed genetic material. Thus, the population of Vlašić has registered over 2500 dried trees annually in two forest districts on this mountain. This is to be expected due to the artificial population and the unknown origin of forest reproductive materials. It has to be noted that the war left a great mark on the forests, which has been further ascribed by unplanned construction of sports and leisure facilities. These factors are linked to abundant occurrences of bark beetles *Ips typographus* and *P. chalcographus*, however it is still more related to the genetic structure itself.

According to the analysis of forest districts that manage the population Vlašić the differences in numbers of insect appearance were notable, while at the forest district of Turbe smaller number of traps showed a far higher number of insects.

The population of Igman has, based on the high number of insects, two sub-populations (phytocoenoses *Piceetum illyricum montanum*, Stefanović and Fukarek 1958. emend. Horv. et al., 1974 and *Picetum*

*illyricum*). These are pure natural populations, and very different according to the alien genetic structure as noticed with the population of Vlašić. The reason lies in a strong anthropogenic impacts on this particular population. We must again note that the war devastation and further cutting and mismanagement (building of Olympic games facilities, leisure centrest etc) there has existed an ever more visible problem of drying spruce. In a very short period of time from 1996 to 1998 the whole area has recorded over ten thousand (10,000) dried trees. The forest in the area of Igman is now slowly improving however. Nowadays this area has been transformed into an excursion spot. Therefore, this population should be viewed with a special interest in the future. We should also reflect on the current management system at the location as it does not appear to be suited to this type of forest.

These two populations are further of very similar characteristics to the population of Preodac from western Bosnia, where a higher number of insect *P. chalcographus*, and increased number of dry trees has also been registered.

Further to the above data, the number of dried trees needs to be considered with a healthy dose of reserve as the local experts have not gone to the trouble of separating the spruce and fir when accounting for the numbers of these. It also has to be noted that this population has an extremely high level of genetic structure and the main reasons must be related to previous poor management, the war and include the extreme conditions for the local habitat and which are observed more so within the high carstification of the soils and ground cover as the spruce literally grows on blocks of rock. Thus, this population has a high quality genetic structure.

The population of Han Kram is very interesting. It belongs to phytocenosis *Pino-Betuletum pubescentis*, Stef., 1964 *piceetosum* subass. Beus 2007 Mataruga et al. 2007 and shows high genetic values, which should indicate its stability. However, this population shows a large number of insects, as well as the high number of dried trees and a large number of dead trees being removed. According to the extreme climate conditions and the high altitude, the number of insect is expected to be lower. The large number of felled trees shows that mostly of all of the drought-olds overripe trees are already at the end of their life span and therefore show the poor adaptability to even the smallest changes in their environments.

As the population is managed with clean cutting over small areas (group selection) in the following period we will be able to observe how the population of spruce is developing and what its resistance to insects will be like.

Among the investigated populations of spruce there is a population of Bistrica, which is located in the massif of Vranica, at a high altitude (presented by phytocoenosis *Piceetum illyricum subalpinum* Horv. et al., 1974), where the trees are moderately thick, with a small portion of very thick trees. This population shows high values of genetic parameters. This population has registered the least number of insects, and a relatively larger number of dried thinner trees. According to the higher altitude, also a small number of insects (one generation) should be registered annually which refers to its stability. As the population is managed by clear cutting in small areas (group selection) the development of the spruce population and its resistance to insects will be definitely noted in the coming times. One of the most interesting populations with an extremely large presence of bark beetle *P. Chalcographus* is the population of Tibija. There is no noted major effects that impact on the drying spruce in this area. Economic effects of applying group selection method in the population of Tibija showed high stability of spruce even though the area of Tibija has unfavorable climatic factors like dry and very hot summers, as well as poor layout of rainfall.

Populations with good genetic parameters show low registered attacks by insects, as well as low number of drying spruce trees. Unfortunately the same cannot be said for the populations of Vlačić and Igman. In addition, in relation to these populations, it is important to mention that all the necessary economic measures for protection, care and restoration were implemented. The population with the greatest stability is the population of Rastičevo with small number of dried trees, as well as low record of infestation by both types of bark beetles.

A dense network of a Genebank *in situ* i *ex situ* (seed stands, seed zones and seed orchards) is a necessity in order to maintain the genetic diversity in the population of the spruce origin in Bosnia and Herzegovina. Thus every important ecological niche for the spruce should have its own Genebank with the matching number of individuals, in order to preserve the ecological and physiological characters of the population.

The management of natural forests of spruce follows the principle of sustainable development, natural regeneration with constant monitoring of genetic structure. Natural regeneration is based on the optimal maintenance of natural genetic diversity of each population.



Slika 102. Muški cvjetovi smreke





## 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 transekta 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



MINISTARSTVO POLJOPRIVREDE, VODOPRIVREDE  
I ŠUMARSTVA SREDNJOBOSANSKOG KANTONA  
KANTONALNA UPRAVA ZA ŠUMARSTVO



REPUBLIKA SLOVENIJA  
MINISTRSTVO ZA OKOLJE IN PROSTOR

ISBN 978-9926-8245-0-1