

GENETSKA DIFERENCIJACIJA OBIČNE BUKVE (*Fagus sylvatica* L.) U BOSNI I HERCEGOVINI

GENETIC DIFFERENTIATION OF EUROPEAN BEECH (*Fagus sylvatica* L.) IN BOSNIA AND HERZEGOVINA

Dalibor BALLIAN¹, Faruk BOGUNIĆ¹; Osman MUJEZINOVIĆ¹, Davorin KAJBA²

Sažetak:

Biokemijska genetička identifikacija obične bukve (*Fagus sylvatica* L.), provedena je korištenjem izoenzimskih biljega u osam prirodnih populacija na širem području Bosne i Hercegovine. Genetska varijabilnost analizirana je pomoću 10 izoenzimskih sustava, sa 16 polimorfnih lokusa i 52 alela. Utvrđena je statistički značajna razlika između populacija, uz nešto nižu vrijednost prosječne diferenciranosti. Dobiveni rezultati upućuju na zaključak, da bi se u svrhu održavanja prirodnih genetskih izvora obične bukve u Bosni i Hercegovini trebala uspostaviti što gušća mreža banki gena metodama *in situ* i *ex situ* (banke sjemena, sjemenske sastojine i sjemenske plantaže) potrebna za održavanje genetske raznolikosti populacija. Na temelju rezultata istraživanja, svaka ekološka niša obične bukve trebala bi imati svoju banku gena, uz odgovarajući broj populacija i jedinki, kako bi se očuvale ekološke i fiziološke značajke ove vrijedne gospodarske vrste.

KLJUČNE RIJEČI: obična bukva, izoenzimi, genetska raznolikost i diferencijacija.

Uvod

Introduction

Obična bukva (*Fagus sylvatica* L.) je jedna od najvažnijih vrsta šumskog drveća u Bosni i Hercegovini, kako s gospodarskog, tako i s ekološkog gledišta. Bosna i Hercegovina raspolaže sa 3.231.500 ha šuma i šumskog zemljišta, što je oko 60 % od njene ukupne površine (Lojo i Balić 2011). U strukturi šuma i šumskih zemljišta visoke šume zastupljene su na 51,10 % ukupne površine šuma, panjače na 38,70 %, šikare na 4,00 % te goleti i čistine sudjeluju sa 5,80 %, dok ostale neproduktivne površine imaju udio od 0,40 % (Višnjjić i sur. 2010). Uz to, obična bukva raste u mješovitim šumama bukve i jele, te bukve, jele i smreke koje zauzimaju

46 % svih visokih šuma. Ukupna površina šuma sa zastupljenošću obične bukve iznosi oko 1.652.400 ha.

U Bosni i Hercegovini obična bukva pokazuje jako dobru horizontalnu i vertikalnu raslojenost (Stefanović 1977; Stefanović i sur 1983; Beus 1984), pa se javlja od najnižih šumskih pojasa, gdje je u asocijaciji s hrastom lužnjakom i kitnjakom (*Fagetum submontanum*), potom raste u brdskom pojasu gdje čini čiste sastojine (*Fagetum montanum*), te u najvažnijem gorskom pojasu gdje u zajednici s običnom jelom ili sa jelom i smrekom čini najznačajniju šumsku zajednicu bukovo-jelovih šuma (*Abieti fagetum*). Prema Fukareku (1970) najveće šumske površine u Bosni i Hercegovini zauzima obična bukva. Inače areal bukovih šuma u BiH znatno

¹ Prof. dr. sc. Dalibor Ballian, Doc. dr. sc. Faruk Bogunić, Doc. dr. sc. Osman Mujeginović, Šumarski fakultet Univerziteta u Sarajevu, Zagrebačka 20, Sarajevo, Bosna i Hercegovina, balliandalibor9@gmail.com

² prof. dr. sc. Davorin Kajba, Šumarski fakultet Sveučilišta u Zagrebu, Svetošimunska 25, Zagreb, Hrvatska

je uži od areala bukve, koja, kao pojedinačna ili grupna primjesa, raste i u šumama hrasta i graba, ili se penje zajedno s borom krivuljom daleko iznad gornje šumske granice.

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

Pregled sustava za gospodarenje bukovim šumama u Bosni i Hercegovini polazi od osnovne činjenice da i uz zajedničko prašumsko porijeklo (do prije 90–100 godina bile su prašume) te sastojine u Bosni i Hercegovini nemaju sličnu strukturnu izgrađenost. Današnji sastav bukovih šuma ne odgovara ni jednom osnovnom uzgojnom obliku visoke uređene šume. Tako prema Bozalu (1991) postoje velike razlike u gustoći obrasta i strukturi sklopa i između sastojina i unutar iste sastojine. Prema navedenom sastavu i strukturnoj izgrađenosti bukovih sastojina, uvođenje sustava gospodarenja golim i oplodnim sječama nije zaživio. Kako ni sustav prebornih sječa u bukovim šumama, koji je do sada najčešće primjenjivan, nije predstavljao prihvatljivo rješenje, bilo je više pokušaja razrada novog primjenjivijeg načina gospodarenja u okviru jednog od afirmiranih sustava, te stoga Pintarić (1991) zagovara kombinirani način prirodnog obnavljanja, uz zadovoljenje sljedeća tri uvjeta: da prirast bude trajno sto veći i kvalitetniji; da mehanizacija radova bude sto veća, posebice u fazi privlačenja šumskih sortimenta i da se očuvaju i unaprijede ostale trajne općekorisne funkcije bukovih šuma. Tako Bozalo (1991) i Pintarić (1991, 2000) polazeći od zatečenog stanja i strukturne izgrađenosti bukovih šuma rješenje nalaze u okviru sustava gospodarenja skupinastim sječama.

Što se tiče niskih bukovih šuma (panjača) u njima se ranije gospodarilo samo čistim sječama u cilju konverzije istih u šume četinjača, da bi već Pintarić (1986) zagovarao provođenje prorde u cilju popravljivanja kvalitetne strukture. Tako je u posljednjih pet godina razvijen sustav gospodarenja selektivnim proredama prema Matiću (1985) kod starosti sastojine od 40–60 godina (Koričić, 2004). Na temelju tih saznanja u zapadnoj Bosni se već niz godina provode manje površine u viši uzgojni oblik.

Budući je područje Dinarida specifično i svojom morfologijom i svojom klimom, osnovni je razlog da u ovom području imamo jedan od važnih središta biljnog i genetičkog

diverziteta. Stoga mnogi stručnjaci smatraju da vrste šumskog drveća s područja Dinarida pokazuju veliku genetičku varijabilnost, u usporedbi s istim vrstama sa sjevera, pa se tako ponaša i obična bukva. Ovo je potvrđeno u istraživanjima koja su proveli Gömory i sur. (1999), te Brus (1999), a analizirali su i neke od populacija iz Bosne i Hercegovine. Dobivena je visoka varijabilnost koja nije toliko karakteristična za središnju Europu, nego više za balkansko područje, posebice za područje centralnih Dinarida, a što je potvrđeno kroz istraživanja i na drugim vrstama (Ballian i sur. 2008, 2010). Slični su rezultati za kvantitativnu genetsku varijabilnost provenijencija obične bukve (*Fagus sylvatica* L.) iz jugoistočne Europe (Jazbec i sur. 2007, Ivanković i sur. 2011) dobiveni i u testovima provenijencija osnovanim u Hrvatskoj i Sloveniji (Ivanković i sur. 2008).

Kako je u posljednjih petnaest godina obična bukva u Bosni i Hercegovini dobila na važnosti, pristupilo se i stvaranju autohtone sjemenske baze. Izdvojeno je 13 sjemenskih objekata koji trenutno predstavljaju objekte značajne za očuvanje autohtonog genofonda. Posebne aktivnosti vode se na izdvajanju zaštitnih šuma bukve, obično oko vodozaštitnim područjima, te je na taj način izdvojeno više sastojina u raznim dijelovima BiH. Ipak u zaštiti genetske raznolikosti obične bukve posebno mjesto zauzimaju prašume, u čijoj strukturi bukva igra jednu od glavnih uloga, jer sve prašume pripadaju šumskoj zajednici bukovo-jelovih šuma (*Abieti fagetum*) koje su pod trajnom zaštitom. Tako će i ovo istraživanje biti temelj svih budućih aktivnosti na očuvanju i korištenju autohtonog genofonda.

Materijal i metode rada

Material and methods

Prema priznatoj metodologiji za analize izoenzima, provedeno je istraživanje u osam prirodnih populacija obične bukve u Bosni i Hercegovini, a svaka je populacija zastupljena sa po 50 stabala (Tablica 1). Za analizu genetičke strukture upotrijebljeni su izoenzimski biljezi, a interpretacija zimograma rađena je prema protokolu koji je dat od Konnert (2004) i prikazan je u tablici 2.

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

- genetska raznolikost, prosječan broj alele po lokusu (A/L), prosječan broj genotipova po lokusu (G/L),
- raznolikost genofonda (V_p) i multilokusna raznolikost (V_{gam}) (Gregorius 1987), heterozigotnost (H_{st} stvarna i H_{te} teoretska heterozigotnost (Nei 1978) te fiksacijski indeks i subpopulacijska diferencijacija (D_j) prema Gregorius i Roberds (1986).

Tablica 1. Podaci o istraživanim populacijama obične bukve u Bosni i Hercegovini
Table 1. Data of investigated populations of European beech in Bosnia and Herzegovina

Populacija Population	Lokalitet Locality	Nadm. visina Altitude (m)	Geograf. širina Longitude	Geograf. dužina Latitude	Prosječna temp. Average temperature (°C)		Prosječna količina padalina Average precipitation (mm)		Dužina vegetacije (dana) Vegetation period (days)
					God. Year	Između Between IV. – IX.	God. Year	Između Between IV. – IX.	
					Čemerno	Čemerno	1290	43° 14' 49"	
Dinara	Crni lug	886	44° 03' 33"	16° 33' 09"	8,2	13,9	1356	558	166
Drvar	Jadovnik	926	44° 18' 04"	16° 24' 25"	9,4	15,5	1135	529	184
Igrište	Igrište	1005	44° 09' 26"	18° 55' 52"	9,4	13,6	1111	607	186
Posušje	Bosiljna	1289	43° 32' 53"	17° 28' 35"	9,4	14,8	1983	624	173
Sjemeć	Sjemeć	1103	43° 47' 45"	19° 08' 03"	5,3	11,3	925	522	126
Tešanj	Crni vrh	503	44° 34' 39"	17° 58' 28"	9,6	15,9	1069	579	180
Velež	Grebak	1058	43° 44' 56"	18° 05' 32"	8,9	14,5	1771	621	173

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

Rezultati istraživanja Results of research

Iz dobivenih alelnih frekvencija analiziranih lokusa vidljivo je da svih 16 analiziranih genskih lokusa pokazuju određeni stupanj polimorfnosti, iako u određenim populacijama genski lokus (*Pgi*) pokazuje monomorfizam, kao što je slučaj s populacijom Posušje i Velež. Za istraživane genske lokuse alelnu frekvenciju, prikazane su u tablici 3.

Tablica 2 Enzimski sustavi, E.C. referentni broj, broj lokusa i broj alela
Table 2. Enzyme systems, E.C. referential number, scored loci and number of alleles

Enzimski sustav Enzyme systems	E.C. broj E.C. Number	Gen lokus Scored loci	Broj alela Number of alleles
Phosphoglucose isomerase	5.3.1.9	Pgi –B	3,
Glutamate oxalacetate transaminase	2.6.1.1	Got –A, –B,	3, 3,
Acotinase	4.2.1.3	Aco – A, -B,	3, 4,
Phosphoglucomutase	2.7.5.1	Pgm –A,	4,
Menadion reductase	1.6.99.2	Mnr –A,	5,
Isocitrate dehydrogenase	1.1.1.42	Idh –A,	3,
Malatdehidrogenase	1.1.1.37	Mdh –B, -C.	5, 2,
6Phosphogluconate dehydrogenase	1.1.1.44	6-Pgdh –A, –B, -C,	3, 2, 4,
Shikimate dehydrogenase	1.1.1.25	Sdh –A,	3,
Peroxidase	1.11.1.7	Per –A, -B,	2, 3,
Ukupno – Total	10	16	52

Varijabilnost alela – Variability of alleles

Iz dobivenih alelnih frekvencija analiziranih lokusa vidljivo je da svih 16 analiziranih genskih lokusa pokazuju određeni stupanj polimorfnosti, iako u određenim populacijama genski lokus (*Pgi*) pokazuje monomorfizam, kao što je slučaj s populacijom Posušje i Velež. Za istraživane genske lokuse alelnu frekvenciju, prikazane su u tablici 3. Primjetno je i pojavljivanje rijetkih alela u populacijama. U populaciji Drvar imamo pojavljivanje rijetkog alela *Pgi-B1*, dok se alel *Aco-A1* pojavljuje samo u toj populaciji. Tako možemo za njega reći da se ova dva rijetka alela mogu povezati sa zapadnim rasprostriranjem bukve u Bosni i Hercegovini. Ovdje se ipak moramo osvrnuti i na alel *Aco-A3*, koji ima malo učešće pojavljivanja, a pretežito se javlja u populacijama zapadne Bosne uz Hrvatsku granicu, te u sjevernobosanskoj populaciji Tešanj. Uz navedeno, tu je i rijetki aleli *Mnr-A2* vezan za populaciju Dinara i Posušje, te *Mdh-B2*, *6-Pgdh-A1* i *Sdh-A1*, vezani za populaciju Posušje. Ovdje moramo spomenuti i rijetki alel *Sdh-A6* u populaciji Velež. Posebnu sliku učešća pojedinih alela daje genski alel *Per-A1* i *A2*, gdje imamo specifičnost kod populacija Drvar i Posušje, s većim učešćem alela *A1* u odnosu na *A2*, dok je u drugim populacijama situacija obrnuta.

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

Genetska raznolikost – Genetic variability

Dobivene veličine za unutarpopulacijsku genetsku varijabilnost predstavljene su u tablici 4. Srednji broj alela po lokusu kretao se od 2,3750 kod populacije Velež do 2,7500 kod populacije Dinara. Inače je ova veličina u izravnoj vezi

Tablica 3. Alelne frekvencije (%)

Table 3. Alleles frequencies (%)

Gen lokusi Gene locus	Aleli Alleles	Čemerno	Dinara	Drvar	Igrište	Posušje	Sjemeć	Tešanj	Velež
Pgi	B1	0,0000	0,0000	0,0111	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
	B2	0,9800	0,9796	0,9778	0,9900	1,0000	0,9900	0,9900	1,0000
	B3	0,0200	0,0204	0,0111	0,0100	0,0000	0,0100	0,0100	0,0000
Got	A1	0,2800	0,1837	0,3140	0,1667	0,3500	0,1915	0,1400	0,1304
	A2	0,7200	0,8163	0,6860	0,8333	0,6500	0,8085	0,8600	0,8696
Got	B1	0,0000	0,0102	0,0227	0,0000	0,0000	0,0100	0,0000	0,0000
	B2	0,2600	0,2347	0,1250	0,2300	0,1837	0,2800	0,3600	0,2100
	B3	0,7400	0,7551	0,8523	0,7700	0,8163	0,7100	0,6400	0,7900
Aco	A1	0,0000	0,0000	0,0114	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
	A2	0,9000	0,9468	0,9432	0,9100	0,8800	0,9600	0,9200	0,9600
	A3	0,0000	0,0106	0,0114	0,0000	0,0200	0,0000	0,0100	0,0000
	A4	0,1000	0,0426	0,0341	0,0900	0,1000	0,0400	0,0700	0,0400
Aco	B2	0,2800	0,1630	0,1705	0,1400	0,3000	0,1000	0,2700	0,1000
	B3	0,6800	0,8261	0,8068	0,8300	0,6900	0,8800	0,6800	0,8800
	B4	0,0400	0,0109	0,0227	0,0300	0,0100	0,0200	0,0500	0,0200
Pgm	A1	0,0000	0,0000	0,0000	0,0100	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
	A2	0,1100	0,1400	0,1364	0,0600	0,0200	0,0400	0,0600	0,0200
	A3	0,8900	0,8400	0,8636	0,8900	0,9800	0,9600	0,9000	0,9700
	A4	0,0000	0,0200	0,0000	0,0400	0,0000	0,0000	0,0400	0,0100
Mnr	A1	0,0000	0,0102	0,0222	0,0100	0,0000	0,0500	0,0100	0,0100
	A2	0,0000	0,0102	0,0000	0,0000	0,0500	0,0000	0,0000	0,0000
	A3	0,9300	0,9388	0,9222	0,9700	0,9300	0,8700	0,9800	0,9600
	A4	0,0000	0,0102	0,0000	0,0000	0,0000	0,0200	0,0000	0,0000
	A5	0,0700	0,0306	0,0556	0,0200	0,0200	0,0600	0,0100	0,0300
ldh	A2	0,2800	0,2551	0,3333	0,3300	0,3200	0,2500	0,3800	0,1800
	A3	0,7100	0,7347	0,6444	0,6700	0,6800	0,7300	0,6100	0,8200
	A4	0,0100	0,0102	0,0222	0,0000	0,0000	0,0200	0,0100	0,0000
Mdh	B1	0,1400	0,0306	0,0341	0,0900	0,0400	0,0300	0,0700	0,1600
	B2	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0300	0,0000	0,0000	0,0000
	B3	0,7800	0,8571	0,8523	0,8200	0,9000	0,8500	0,8700	0,7600
	B4	0,0800	0,1122	0,1136	0,0900	0,0300	0,1000	0,0600	0,0800
	B5	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0200	0,0000	0,0000
Mdh	C1	0,1400	0,1633	0,1395	0,1300	0,1300	0,1000	0,1900	0,1633
	C2	0,8600	0,8367	0,8605	0,8700	0,8700	0,9000	0,8100	0,8367
6-Pgdh	A1	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0100	0,0000	0,0000	0,0000
	A2	0,9900	0,8878	0,8977	0,9600	0,9400	0,9600	0,9400	0,9500
	A4	0,0100	0,1122	0,1023	0,0400	0,0500	0,0400	0,0600	0,0500
6-Pgdh	B1	0,1100	0,0918	0,1477	0,0900	0,0800	0,1300	0,0900	0,0700
	B2	0,8900	0,9082	0,8523	0,9100	0,9200	0,8700	0,9100	0,9300
6-Pgdh	C1	0,8200	0,8367	0,8182	0,8200	0,8700	0,9500	0,9200	0,8500
	C3	0,0400	0,0102	0,0227	0,0500	0,0300	0,0000	0,0100	0,0800
	C4	0,1200	0,1020	0,1023	0,1000	0,1000	0,0500	0,0600	0,0700
	C5	0,0200	0,0510	0,0568	0,0300	0,0000	0,0000	0,0100	0,0000
	C6	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
Sdh	A1	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0600	0,0000	0,0000	0,0000
	A2	0,0100	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0200	0,0000	0,0000
	A3	0,9700	0,9898	0,9659	0,9800	0,9400	0,9100	0,9700	0,9500
	A5	0,0200	0,0102	0,0341	0,0200	0,0000	0,0700	0,0300	0,0400
	A6	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0100
	A7	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
Per	A1	0,3776	0,3587	0,5116	0,3659	0,6071	0,3367	0,4583	0,3800
	A2	0,6224	0,6413	0,4884	0,6341	0,3929	0,6633	0,5417	0,6200
Per	B1	0,1100	0,2041	0,2778	0,1200	0,0800	0,1500	0,0800	0,1900
	B2	0,8200	0,7653	0,7111	0,8200	0,9100	0,8200	0,9000	0,7800
	B3	0,0700	0,0306	0,0111	0,0600	0,0100	0,0300	0,0200	0,0300



Slika 1. Dobro obnovljena šuma obične bukve
Figure 1. Well reregenerated forests of European beech

s brojem analiziranih individua, ali smo broj analiziranih individua u ovom istraživanju ujednačili na 50. Tako dobivene visoke veličine za populacije Dinara i Drvar ne možemo povezati s brojem analiziranih individua. Interesantno je da je veličina prosječnog broja alela u lokusu populacije Dinara i Drvar vjerojatno izravno povezana s njenim podrijetlom, koje je autohton, i proizlazi iz istog glacijalnog pribježišta. Ostale populacije iz ovog istraživanja također pokazuju visoke vrijednosti ovog svojstva. Prosječan broj genotipova u lokusu (G/L) prilično je visok u svim populacijama izuzev u populacijama Posušje i Velež, a što povežemo s pozicijom i specifičnim djelovanjem selekcijskih procesa i genetičkog drifta u njima, kao submediteranskim populacijama i relativnom izoliranosti.

Analizirana je stvarna (H_{st}) i teoretska heterozigotnost (H_{te}). Stvarna heterozigotnost je varirala od 0,1921 kod populacije Velež do 0,2506 kod populacije Čemerno. Veličina teoretske heterozigotnosti je kod sedam populacija veća od stvarne, što nam ukazuje na pojavu pozitivnih veličina fiksijskog koeficijenta, odnosno na pojavu prisutnog inbridinga u istraživanim populacijama (tablica 4). Samo u populaciji Posušje utvrđena je manja vrijednost, što upućuje na odsutnost inbridinga u toj populaciji.

Parametri genetičke varijabilnosti ukazuju na postojanje velike raznolikosti u učestalosti alela između osam populacija obične bukve u Bosni i Hercegovini. Tako je najveća raznolikost nađena u populaciji Drvar, koja je i najistočnija ($V_{gem} = 185,298$ i $V_p = 1,3616$), kako je prikazano u tablici 5. Kod populacije Velež utvrđena je jako mala veličina raznolikosti, značajno ispod prosjeka u odnosu na ostale istraživane populacije ($V_{gem} = 55,266$ i $V_p = 1,2000$), iako se s obzirom na položaj te populacije očekivala veća vrijednost. Taj rezultat može se povezati sa specifičnim djelovanjem genetičkog drifta koji djeluje u toj rubnoj submediteranskoj populaciji. Ostale populacije imaju veličine raznolikosti veće od $V_{gem} = 66,799$, koja je registrirana u populaciji Sjemeč, do 173,877 u populaciji Čemerno (Tablica 5).

Ako analiziramo rezultate genetičke diferenciranosti (δ_T) prikazane u tablici 5, možemo primijetiti da se diferencijacija kreće od 0,2121 kod populacije Velež do 0,2686 kod populacije Drvar, što je najveći raspon kod analiziranih populacija. Najveću srednju diferencijaciju genofonda (Dj) unutar populacije (subpopulacije) pokazuje populacija Drvar, sa 5,70 % (Tablica 5), a najmanju populacija Igrište sa 3,13 %. Srednja je vrijednost 4,86 % i označava međupopulacijsku diferencijaciju u ovom istraživanju. Ta vrijednost ukazuje da od totalnoga genetičkog diverziteta 4,86 % možemo pripisati diferencijaciji između populacija, a ostalih 95,14 % alelnom variranju između jedinki u populaciji.

Rasprava Discussion

Na osnovi dobivenih rezultata može se zaključiti da je za genetičku varijabilnost i razlike između populacija odgovorna i postglacijalna migracija, o čemu je izvjestilo više autora (Comes i Kadereit 1998, Taberlet i sur. 1998, Hewitt 1999, 2000, Cruzan i Templeton 2000, Willis i Whittaker 2000, Stewart i Lister 2001, Petit i sur. 2002, Taberlet i Cheddadi 2003, Lascoux i sur. 2004, Magri i sur. 2006), odnosno možda prilagodljivost određenih genotipova na neka specifična staništa u kojima djeluju specifični selekcijski procesi (Ballian i Kajba 2011).

Zbog vrlo loše strukture u brojnim prirodnim šumama bukve, koje su u raznim fazama degradacije, u budućnosti moramo prići umjetnom pomlađivanju, moramo raspolažati genetičkom slikom svih potencijalnih izvora reprodukcijanskog materijala. Samo dobra genetička struktura garantira dobru umjetnu obnovu u izmijenjenim uvjetima staništa, a kasnije i dobre priraste. Problem je vezan i uz proizvodnju sadnog materijala, ponajprije od zahtjevne proizvodnje u rasadnicima zbog posebnih ekoloških zahtjeva vrste do slabo zastupljenog genofonda u proizvedenom materijalu. Zato pri umjetnoj obnovi obične bukve treba voditi računa o sljedećem:

Tablica 4. Prosječan broj alela i genotipova u lokusu, stvarna heterozigotnost (H_{st}) i teoretska heterozigotnost (H_{te}), fiksacijski indeks

Table 4. Average number of alleles and genotypes per locus, observed heterozygosity (H_{st}) and expected heterozygosity (H_{te}), fixation index

Populacija Population	Prosječan broj alela u lokusu Average number of alleles per locus A/L	Prosječan broj genotipova u lokusu Average number of genotypes per locus G/L	Stvarna heterozigotnost Observed heterozygosity H_{st}	Teoretska Heterozigotnost Expected heterozygosity H_{te}	Fiksacijski indeks Fixation index
Čemerno	2,4375	3,2500	0,2506	0,2613	0,0298
Dinara	2,7500	3,5625	0,2280	0,2452	0,0533
Drvar	2,6875	3,3750	0,2415	0,2656	0,0679
Igrište	2,5000	3,3750	0,2192	0,2322	0,0694
Posušje	2,4375	2,8750	0,2349	0,2295	-0,0217
Sjemeć	2,5625	3,1875	0,2054	0,2199	0,0615
Tešanj	2,5625	3,3750	0,2149	0,2342	0,1009
Velež	2,3750	2,9375	0,1921	0,2099	0,0738

- 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 jedinica, kao što su za Hrvatsku predložili Gračan i sur. (1999). U Bosni i Hercegovini trebalo bi se pridržavati rezultata ovih istraživanja i ekološko vegetacijske razdjelbe koju su dali Stefanović i sur. (1983), dok se za svaku pojedinu vrstu ne napravi posebna genetička razdjelba na sjemenske jedinice.
- o određivanju optimalnog broja biljaka u procesu obnove, kako bi se u kasnijim stadijima dobio zadovoljavajući broj biljaka, a reprezentirale bi genetičku strukturu populacije kako navodi Ziehe i sur. (1989).
- o korištenju sjemena bukve koje je sabrano sa što više stabala ravnomjerno raspoređenih u populaciji, a uz to, po mogućnosti, sjemena i sadnica koje su različitih godišta sabiranja. Time bi se smanjilo moguće štetno djelovanje inbridinga koji je prisutan u svakoj populaciji u većem ili manjem obimu (Hadžiselimović 2005). Bolje bi se očuvala genetička struktura populacije, jer se može dogoditi da zbog nekih razloga dio stabala u godini sabiranja nije cvjetao ili plodonosio (Müller-Starck 1991, Konnert 1996) ili se javlja usmjerena oplodnja zbog konstantnosti smjera vjetrova iz istog kvadranta.
- o održavanju što je moguće veće heterogenosti nasada, uz provođenje samo minimalnih uzgojno tehničkih zahvata ili bilo kakvih mjera njege ili nekih drugih radova u obnovljenoj populaciji bukve, a to znači da je poželjno omogućiti prirodnoj selekciji eliminiranje što više neprilagođenih genotipova na nekom staništu (Muonai sur. 1988).

Na temelju dobivenih rezultata i utvrđene velike genetičke raznolikosti u analizi samo osam populacija, postavlja se temeljno pitanje "koji broj populacija može predstavljati genetičku strukturu obične bukve u Bosni i Hercegovini?". S obzirom na veliko područje rasprostranjenja (Fukarek 1970),

odgovor nije jednostavan budući da obična bukva u Bosni i Hercegovini raste u različitim ekološkim nišama i brojnim šumskim zajednicama.

Prilikom provođenja obnove obične bukve, bilo kojom metodom javlja se i problem hoće li biti obuhvaćeni svi aleli i genotipovi. Stoga bi u području poput Bosne i Hercegovine, gdje se na vrlo malom prostoru imamo vrlo raznolike ekološke uvjete, s brojnim šumskim zajednicama (Stefanović i sur. 1983, Stefanović 1977), trebalo primijeniti Metodu višestrukog populacijskog oplemenjivanja (Ballian i Kajba 2011).

Osnovna je pak postavka da pri umjetnoj obnovi populacija obične bukve u Bosni i Hercegovini treba posebnu pozornost obratiti na lokalne populacije, odnosno populacije iz jedne sjemenske regije. Bukva pokazuje veliku plastičnost i prilagodbeni potencijal, a što bi za Bosnu i Hercegovinu trebalo i dokazati kroz seriju terenskih pokusa kao što se već radi kroz međunarodni test provenijencija obične bukve kod Kaknja (Ballian i Zukić 2011).

Tablica 5. Genetska raznolikost i veličine diferencijacije

Table 5. Genetic diversity and values of differentiation

Populacija Population	Raznolikost Diversity		Diferencijacija Differentiation	Subpopulacijska diferencijacija Subpopulation differentiation
	V_{gem}	V_p	δ_T	Dj (%)
Čemerno	173,877	1,3537	0,2639	4,49
Dinara	112,078	1,3249	0,2478	3,20
Drvar	185,298	1,3616	0,2686	5,70
Igrište	87,801	1,3024	0,2346	3,13
Posušje	88,546	1,2978	0,2319	7,58
Sjemeć	66,799	1,2819	0,2221	4,94
Tešanj	103,946	1,3057	0,2365	4,88
Velež	55,266	1,2000	0,2121	4,97

Prilikom istraživanja ili aplikativnih radova s bukvom, a i s drugim vrstama, treba obratiti pažnju na genetičku strukturu populacije prema njenim starosnim stadijima, jer se tijekom starenja, zbog sustavnih djelovanja selekcije, smanjuje broj stabala i mijenja njezina genetička struktura, kako je utvrđeno kod obične smreke (Ruetza i sur. 1996). Zbog toga kod obnove obične bukve treba povremeno kontrolirati genetičku strukturu i usmjeravati je u željenom smjeru (Behm i Konnert 1999), jer se genetičke razlike između starih i mladih stabala u jednoj populaciji, uz odgovarajuće uzgojne mjere, mogu svesti na minimum, o čemu posebno treba voditi računa u budućnosti.

Zaključci Conclusions

Provedenom biokemijskom analizom genetičke strukture osam populacija bukve, uz uporabu 16 izoenzimskih genskih lokusa dobivena je značajna genetska diferenciranost. Varijabilnost je kod nekih genskih lokusa velika, dok je kod nekih populacija samo za neke genske lokuse utvrđen monomorfizam.

Prosječan broj alela po lokusu kretao se od 2,3750 kod populacije Velež do 2,7500 kod populacije Dinara, dok se prosječni broj genotipova u lokusu kretao od 2,8750 kod Posušja do 3,5625 kod populacije Dinara. Najveća heterozigotnost utvrđena je u populaciji Čemerno, a najmanja u populaciji Velež.

Neki od alela koji su registrirani predstavljaju rijetke alele, kao što je Pgi-B1, što je veoma korisno kod kasnijih utvrđivanja podrijetla sjemena i sadnog materijala i predstavlja specifične biljege sastojina. Uz važnost za određivanje podrijetla šumskog reprodukcijskog materijala, jako je bitno i za uspješno provođenje mjera gospodarenja.

Negativne vrijednosti fiksacijskog indeksa, u istraživanim sjemenskim sastojinama, pokazatelji su da se može slobodnije gospodariti jer ne bi izgubile mnogo od svoga genetičkog potencijala za adaptaciju, budući da posjeduju dovoljno genetičke varijabilnosti o čemu svjedoče ova istraživanja.

Genetska multilokusna raznolikost kretala se između 55,26 i 185,29, a raznolikost genofonda je bila između 1,2000 i 1,3616. Dobivena je srednja veličina diferencijacije za sve populacije, koja je bila prilično niska i iznosila je $D_j = 4,86$. Ova veličina ukazuje nam na udio ukupne raznolikosti i može se procijeniti s oko 95,14 %. Ova je vrijednost uvjetovana međupopulacijskom i unutarpopulacijskom genetskom raznolikošću, te slabijom diferencijacijom među populacijama. Najveću diferencijaciju imala je populacija Posušje ($D_j = 7,58$), što ukazuje na njezinu veliku stabilnost i homogenost spram drugih u ovim istraživanjima.

Kako je ovim istraživanjem samo dana djelomična genetička struktura obične bukve u Bosni i Hercegovini, po-

trebno je nastaviti s daljnjim istraživanjima kako bi se napravila genetička raspodjela sjemenskih jedinica ove vrijedne gospodarske vrste. U tim poslovima posebnu pozornost treba posvetiti razgraničenju provenijencija (sjemenskih sastojina), kao i na eksperimentalnu razdjelbu temeljenu na pokusima provenijencija i putem istraživanja ekološko-fizioloških svojstava.

Literatura References

- Ballian, D., T. Mikić, 2002: Changes in the structure of the virgin forest preserve Trstionica, Mitteilungen aus der Forschungsanstalt für Waldökologie und Forstwirtschaft Reinland-Pfalz, No. 50/03, S:238–247.
- Ballian, D., I. Monteleone, D. Ferrazzini, D. Kajba, P. Belletti, 2008: Genetic characterization of common ash (*Fraxinus excelsior* L.) population in Bosnia and Herzegovina. Periodicum Biologorum, Vol. 110 (4): 323–328.
- Ballian, D., P. Belletti, D. Ferrazzini, F. Bogunić, D. Kajba, 2010: Genetic variability of pedunculate oak (*Quercus robur* L.) in Bosnia and Herzegovina. Periodicum biologorum, Vol. 112 (3): 353–362.
- Ballian, D., N. Zukić, 2011: Analysis of the growth of common beech provenances (*Fagus sylvatica* L.) in the international experiment near Kakanj. Radovi Šumarskog fakulteta u Sarajevu 41(2):75–91.
- Ballian, D., D. Kajba, 2011: Oplemenjivanje šumskog drveta i očuvanje njegove genetske raznolikosti. Šumarski fakultet Sarajevo, Šumarski fakultet Zagreb, 299 str., Sarajevo-Zagreb.
- Behm, A., M. Konnert, 1999: Conservation of Forest Genetic Resources by Ecologically Oriented Forest Management- a Realistic Chance?. Forst und Holzwirtschaft 194: 215–235.
- Beus, V., 1984: Vertikalno raščlanjenje šuma u svijetlu odnosa realne i primarne vegetacije u Jugoslaviji, ANU BiH, Radovi LXXVI, Odjelj. Prir. i matemat. nauka, knjiga 23.
- Beus, V., 1997: Fitocenologija. FBiH Ministarstvo obrazovanja, nauke, kulture i sporta. Sarajevo.
- Bozalo, G. 1991: Proučavanje sistema gazdovanja u prirodnim šumama, Izvještaj za period 1989–1990 u okviru D.C, VII. Sarajevo.
- Brus, R. 1999: Genetska varijabilnost bukve (*Fagus sylvatica* L.) v Sloveniji in primerjava z njenoj varijabilnosti v srednji in juvzhodni Evropi, Disertacija, Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Ljubljana, 130 str.
- Comes, H.P, J. W. Kadereit, 1998: The effect of Quaternary climatic changes on plant distribution and evolution. Trends in Plant Science 3:432–438.
- Cruzan, M.B, A. R. Templeton, 2000: Paleogeography and coalescence: phylogeographic analysis of hypotheses from the fossil record. Trends in Ecology and Evolution 15:491–496.
- Drinić, P. 1956: Taksacioni elementi sastojina jele, smrče i bukve prašumskog tipa u Bosni, Radovi Poljoprivredno-šumarskog fakulteta Sarajevo, 1 Bd:107–160.
- Fukarek, P. 1962: Prašumski rezervat Peručica, Narodni šumar Sarajevo:10–12.
- Fukarek, P. 1964: Prašuma Peručica nekad i danas (I), Narodni šumar Sarajevo 9–10: 433–456,

- Fukarek, P. 1964a: Prašuma Peručica nekad i danas (II), Narodni šumar Sarajevo, 1–2: 29–50.
- Fukarek, P. 1970: Rasprostranjenje i raprostranjenosti bukve, jele i smrčce na području Bosne i Hercegovine, Akad. nauka i umjetnosti BiH, radovi XXXIX, knjiga 11:231–256.
- Gömöry, D., L. Paule, R. Brus, P. Zhelev, Z. Tomović, J. Gračan, 1999: Genetic differentiation and phylogeny of beech on the Balkan peninsula, J. Evol. Biol. 12:746–754,
- Gračan, J., A. Krstinić, S. Matic, Đ. Rauš, Z. Seletković, 1999: Šumski sjemenski rajoni (jedinice) u Hrvatskoj, Rad. Šumar. inst. Jastrebarsko, 34 (1):55–93.
- Gregorius, H. R., 1978: The concept of genetic diversity and differentiation. Theor. Appl. Genet. 74:397–401.
- Gregorius, H. R., J. H. Roberds, 1986: Measurement of genetical differentiation among subpopulations. Theor. App. Genet. 71: 826–834.
- Hadžiselimović, R., 2005: Bioantropologija – Biodiverzitet recentnog čovjeka. INGEB, Sarajevo, 198 str.
- Hewitt, G.M., 1999: Post-glacial re-colonization of European biota. Biological Journal of the Linnean Society 68:87–112.
- Hewitt, G.M., 2000: The genetic legacy of the Quaternary ice ages. Nature 405:907–913.
- Ivanković, M., Bogdan, S., Božić, G., 2008: Varijabilnost visinskog rasta obične bukve (*Fagus sylvatica* L.) u testovima provenijencija u Hrvatskoj i Sloveniji. Šum. list 11–12: 529–541, Zagreb
- Ivanković, M., Popović, M., Katičić, I., von Wuehlich, G., Bogdan, S., 2011: Kvantitativna genetska varijabilnost provenijencija obične bukve (*Fagus sylvatica* L.) iz jugoistočne Europe. Šum. list 13:25–37.
- Jazbec, A., Šegotić, K., Ivanković, M., Marjanović, H., Perić, S., 2007: Ranking of European beech provenances in Croatia using statistical analysis and analytical hierarchy process. Forestry, 80(2); 151–162.
- Konnert, M., 1996: Beeinflussen Nutzungen einzelner Bäume die genetische Struktur von Beständen? Die Wald, 23:1284–1291.
- Konnert, M., 2004: Handbücher für Isoenzymanalyse. www.genre.de/fgrdeu/blag/iso-handbuecher.
- Koričić, Š. 2004: Biološki, ekološki i ekonomski pokazatelji uspješnosti proreda u panjačama bukve. Doktorska disertacija, Šumarski fakultet u Sarajevu, 230 str.
- Lascoux, M., A. E. Palmé, r. Cheddadi, R. G. Latta, 2004: Impact of Ice Ages on the genetic structure of trees and shrubs. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Biological Sciences 359:197–207.
- Leibundgut, H., 1982: Europäische Urwälder der Bergstufe, Bern-Stuttgart, Haupt, 308 str.
- Lojo, A., B. Balić, 2011: Prikaz površina šuma i šumskih zemljišta. U: 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. (u tisku)
- Magri, D., G. G. Vendramin, B. Comps, I. Dupanloup, T. Geburek, D. Gömöry, M. Latalowa, T. Litt, L. Paule, J. M. Roure, I. Tantau, O.W. van der Knaap, R. J. Petit, J. L. de Beaulieu, 2006: A new scenario for the Quaternary history of European beech populations: palaeobotanical evidence and genetic consequences. New Phytologist : 10.1111/j.1469-8137.2006.01740.x
- Matic, S. 1985: Intenzitet prorede i njegov utjecaj na stabilnost, proizvodnost i pomlađivanje sastojina hrasta lužnjaka, Savjetovanje povodom 125. godišnjice Šumarskog fakulteta u Zagrebu, Zagreb, 1–25.
- Maunaga, Z., Z. Govedar, Č. Burlica, Z. Stanivuković, J. Brujić, V. Lazarev, M. Mataruga, 2001: Plan gazdovanja za šume sa posebnom namjenom u strogim rezervatima prirode Janj i Lom, Studija šumarskog fakulteta u Banja Luci, 143 str..
- Mešković, D., 2007: Analiza strukture prirodnog pomlatka u prašumskom rezervatu "Mačen do" (Bosna i Hercegovina), Radovi Šumar. Ins. Jastrebar, Vol, 42 (2):85–94.
- Müller-Starck, G. 1991: Genetic processes in seed orchards. In: Giertych, M., Mátyás, C. (ed.): Genetics of Scots Pine. Elsevier, Amsterdam, 147–162.
- Muona, O., A. Harju, K. Kärkkäinen, 1988: Genetic comparison of natural and nursery grown seedlings of *Pinus sylvestris* using allozymes, Scand. J. of Forest. Res. 3:37–46.
- Nei, M. 1978: Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. Genetics 89: 583–590.
- Petit, R.J., S. Brewer, S. Bordács, K. Burg, R. Cheddadi, E. Coart, J. Cottrell, U. M. Csaikl, B. van Dam, J. D. Deans, S. Espinel, S. Fineschi, R. Finkeldey, I. Glaz, P. G. Goicoechea, J. S. Jensen, A. O. König, A. J. Lowe, S. F. Madsen, C. Mátyás, R. C. Munro, F. Popescu, D. Slade, H. Tabbener, S. M. G. de Vries, B. Ziegenhagen, J. L. de Beaulieu, A. Kremer, 2002: Identification of refugia and post-glacial colonization routes of European white oaks based on chloroplast DNA and fossil pollen evidence. Forest Ecology and Management 156:49–74.
- Pintarić, K., 1978: Urwald Peručica als natürliches Forschungslaboratorium, Allgemeine Jg. Forstzeitschrift. 24:702–707.
- Pintarić, K., 1986: Problem rekonstrukcije degradiranih šuma u SR Bosni i Hercegovini, Naučni skup: Rekonstrukcija degradiranih šuma, Sarajevo, 32–37.
- Pintarić, K., 2000: Analiza strukture i kvalitete prirodnog pomlatka nekih bukovih šuma u Bosni i Hercegovini, Šumarski list 11/12:627–635.
- Pintarić, K., 1997: Foresry and forest reserves in Bosnia and Herzegovina, COST Action E4 -Forest reserves research network, Ljubljana, 1–15.
- Ruetz, W.F., M. Konnert, A. Behm, 1996: Sind Waldschäden auch eine Frage der Herkunft?, Der Wald 14:2–3.
- Stauber, A., H. Hertel, 1997: MACGEN. <http://www.mol.schuttele.de/wspc/genetik1.htm>.
- Stefanović, V. 1970: Jedan pogled na recentnu sukcesiju bukovo-jelovih šuma prašumskog karaktera u Bosni, Radovi Akademije nauka i umjetnosti BiH, Sarajevo, XV-4:141–150.
- Stefanović, V. 1977: Fitocenologija sa pregledom šumskih fitocenoza Jugoslavije, Zavod za udžbenike Sarajevo, 283 str.
- Stefanović, V. 1988: Prašumski rezervati Jugoslavije, dragulji iskonske prirode, Biološki list, Sarajevo, 9–10:1–5.
- Stefanović, V., V. Beus, Č. Burlica, H. Dizdarević, I. Vukorep, 1983: Ekološko vegetacijska rejonizacija Bosne i Hercegovine, Šumarski fakultet u Sarajevu, Posebna izdanja br. 17, Sarajevo, str. 51.

- Stewart, J. R., A. M. Lister, 2001: Cryptic northern refugia and the origins of the modern biota. *Trends in Ecology and Evolution* 16:608–613.
- Taberlet, P., R. Cheddadi, 2003: Quaternary refugia and persistence of biodiversity. *Science* 297:2009–2010.
- Taberlet, P., L. Fumagalli, A. G. Wust-Saucy, J. F. Cosson, 1998: Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular Ecology* 7:453–464.
- Višnjić, Ć., S. Vojniković, F. Ioras, M. Dautbašić, I. V. Abrudan, D. Gurean, A. Lojo, T. Trešić, D. Ballian, M. Bajrić, M. 2009: Virgin Status Assessment of Plješevica Forest in Bosnia – Herzegovina. *Not. Bot. Hort. Agrobot. Cluj* 37(2):22–27.
- Višnjić, Ć., F. Mekić, S. Vojniković, B. Balić, D. Ballian, S. Ivojević, 2010: Ekološko-Uzgojne karakteristike panjača bukve u Bosni i Hercegovini. Šumarski fakultet u Sarajevu, 154 str.
- Willis, K.J., R. J. Whittaker, 2000: The refugial debate. *Science* 287:1406–1407.
- Ziehe, M., H. R. Gregorius, H. Glock, H. H. Hattermer, S. Herzog, 1989: Gene resources and gene conservation in forest trees: General concept. In: Scholz, F., Gregorius, H. R., Rudin, D. (ed.): *Genetic Effects of Air Pollutants in Forest Tree Populations*, Springer-Verlag, Berlin, 173–185.

Summary:

European beech (*Fagus sylvatica* L.) is one of the most important forest tree species in Bosnia and Herzegovina from both the economic and ecological aspect. Bosnia and Herzegovina has 3,231,500 ha of forests and forestland, accounting for about 60 % of its total area. In the structure of forests and forestland, high forests cover 51.10 %, coppices 38.70 %, scrubland 4.00 %, bare land and clearings 5.80 % of the total forest area, while other unproductive areas account for 0.40 %. In addition, European beech also occurs in mixed forests of beech and fir, and beech, fir and spruce, which is 46 % of all high forests. Consequently, the total area of forests featuring European beech is about 1,652,400 ha. The European beech (*Fagus sylvatica* L.) showed very good horizontal stratification in Bosnia and Herzegovina. It grows, in combination with Sessile oak (*Fagetum submontanum*), in the lowest forest belts, further it can be found in hills, where it forms pure stands (*Fagetum montanum*), and finally in mountain areas, mixed with common fir or with both fir and spruce, forming most important community of mixed beech and fir forests (*Abieti fagetum*). The forests growing in the Central Dinarides are very specific; on a very small space there is a broad variety of climate, edaphic, orographic and other factors which all have direct influence on the differentiation of various ecotypes. Biochemical analysis of genetic structure of eight beech populations using 16 isoenzyme gene loci provided significant genetic differentiation. In some of the gene loci variability was high, whereas in some populations monomorphism was identified only for some gene loci. The average number of alleles per locus ranged from 2.3750 in the Velež population to 2.7500 in the Dinara population, while the average number of genotypes in a locus ranged from 2.8750 in the Posušje population to 3.5625 in the Dinara population. The highest heterozygosity was found in the Čemerno population and the lowest in the Velež population. Some of the observed alleles, such as Pgi-B1, represent rare alleles, which is very useful for subsequent determination of seed and plant material provenance, and indicates specific stand markers. Apart from their importance in determining the origin of forest reproductive material, they are also vital for the successful application of management measures. The negative fixation index values in the studied seed stands are indicators of more liberal management. They would not lose much of their genetic potential for adaptation since they possess sufficient genetic variability, as confirmed by this research. Genetic multilocus diversity ranged from 55.26 to 185.29, and genofund diversity was between 1.2000 and 1.3616. The obtained parameter of mean differentiation for all the populations was relatively low and amounted to $D_j = 4.86$. This parameter indicates the proportion of total diversity and can be assessed with about 95.14 %. This value is conditioned by inter-population and intra-population genetic diversity and by lower differentiation between the populations. The highest differentiation was found in the Posušje population ($D_j = 7.58$), which points to its high stability and homogeneity in comparison with other populations from this research. In order to maintain natural genetic resources of European beech in Bosnia and Herzegovina, it should be establish dense network of gene banks *in situ* and *ex situ* (seed zones, seed stands, clonal and seedling seed orchards), which are necessary for maintaining genetic diversity of the populations. On the basis of research each important ecological niche for European beech should have its gene bank, with appropriate collection of genotypes, in order to preserve ecological and physiological features of the populations. Since only partial genetic structure of European beech in Bosnia and Herzegovina was provided by this research, further study is needed in order to perform genetic distribution of seed units of this valuable commercial species. Particular attention should be paid to the delineation of provenances (seed stands), as well as to experimental division based on provenance tests and the study of ecological-physiological properties.

KEY WORDS: European beech, izoenzymes, genetic diversity and differentiation.