

GDK 165.3 + 176.1 *Fagus sylvatica* (L.) : (497.12)

Prispelo / Received: 01. 10. 1999
Sprejeto / Accepted: 10. 11. 1999

Izvorni znanstveni članek
Original scientific paper

GENETSKA VARIABILNOST BUKVE (*Fagus sylvatica* L.) V SLOVENIJI

Robert BRUS*, Sonja HORVAT-MAROLT**, Ladislav PAULE***, Dušan GÖMÖRY****

Izvleček

Raziskava obravnava genetsko variabilnost, genetsko raznolikost in genetsko diferenciacijo bukve (*Fagus sylvatica* L.) v Sloveniji. S pomočjo izoencimske analize smo pregledali 13 avtohtonih bukovih populacij. Polimorfizem smo odkrili na 11 od 12 analiziranih izoencimskih lokusih, 9 lokusov je polimorfni v vseh populacijah. Opazen je rahel trend naraščanja genetske variabilnosti v smeri od severa proti jugu, medtem ko povprečna ugotovljena heterozigotnost H_o od severa proti jugu upada. Genetska diferenciranost je razmeroma majhna, med populacijami pa nismo odkrili diferenciranosti, ki bi ji lahko pripisali jasno geografsko pogojenost.

Ključne besede: bukev (*Fagus sylvatica* L.), izoencimi, genetska variabilnost, genetska raznolikost, genetska diferenciacija, Slovenija

GENETIC VARIATION OF THE BEECH (*Fagus sylvatica* L.) IN SLOVENIA

Abstract

The study investigates the genetic variability, genetic diversity and genetic differentiation of the beech (*Fagus sylvatica* L.) in Slovenia. On the basis of isozyme analysis, 13 indigenous beech populations were examined. Polymorphism was revealed in 11 isozyme loci, 9 loci show polymorphism in all treated populations. The trend of slight north-south increase of genetic variability is present, while mean observed heterozygosity H_o decreases in the north-south direction. Genetic differentiation is relatively weak and we revealed no geographically conditioned differentiation among the populations.

Key words: beech (*Fagus sylvatica* L.), isozymes, genetic variability, genetic diversity, genetic differentiation, Slovenia

* asist., dr., Biotehniška fakulteta, Oddelek za gozdarstvo in obnovljive gozdne vire, Večna pot 83, 1000, Ljubljana, SVN

** prof., dr., Biotehniška fakulteta, Oddelek za gozdarstvo in obnovljive gozdne vire, Večna pot 83, 1000, Ljubljana, SVN

*** prof., dr., Tehniška univerza, Gozdarska fakulteta, Masarykova 24, 96053, Zvolen, SVK

**** doc., dr., Tehniška univerza, Gozdarska fakulteta, Masarykova 24, 96053, Zvolen, SVK

VSEBINA
CONTENTS

1	UVOD IN PREDSTAVITEV PROBLEMA	
	INTRODUCTION AND PROBLEM PRESENTATION	87
2	MATERIAL IN METODE	
	MATERIALS AND METHODS	88
3	REZULTATI	
	RESULTS	89
4	RAZPRAVA Z ZAKLJUČKI	
	DISCUSSION WITH CONCLUSIONS	96
5	POVZETEK	99
6	SUMMARY	101
7	VIRI	
	REFERENCES.....	102
8	ZAHVALA	
	ACKNOWLEDGEMENTS	106

1 UVOD IN PREDSTAVITEV PROBLEMA INTRODUCTION AND PROBLEM PRESENTATION

Med nujno potrebnimi temelji uspešnega gospodarjenja z gozdovi so tudi dobro poznavanje genetske variabilnosti drevesnih vrst, ne samo gospodarsko pomembnih, ampak tudi spremljevalnih, ohranjevanje gozdnih genskih virov in vzdrževanje visoke stopnje variabilnosti populacij gozdnega drevja. Populacije s temi lastnostmi so stabilne, odporne in prilagodljive, to pa so bistvene lastnosti, ki zagotavljajo trajnost kot eno osnovnih vodil pri gospodarjenju z gozdovi.

Raziskava obravnava bukev (*Fagus sylvatica* L.), ki je klimaksna drevesna vrsta, razširjena po večjem delu Evrope. Naravno raste v zahodni in srednji Evropi, v južni Skandinaviji ter na Balkanskem, Apeninskem in Pirenejskem polotoku. Na tako velikem arealu so rastiščne razmere izredno heterogene, posledica pa je genetska diferenciacija, ki jo povzročata predvsem selekcija in fenološka izolacija. Genetska variabilnost oziroma genetska diferenciranost bukve je v večini Evrope že dobro preučena. Prve raziskave geografsko in ekološko pogojene genetske variabilnosti bukve so opravili v Franciji (BARRIERRE *et al.* 1984, CUGUEN *et al.* 1985, MERZEAU *et al.* 1989). V začetku 90-ih let se je tovrstno raziskovanje populacijskogenetskih značilnosti bukve iz zahodne Evrope (THIEBAUT *et al.* 1990, ROSSI *et al.* 1991, GÖMÖRY *et al.* 1992a) razširilo tudi v nekatere druge dele Evrope. Ugotavljali so genetsko variabilnost nekaterih hrvaških populacij (COMPS *et al.* 1991), prav tako v nekaterih deželah srednje in vzhodne Evrope, kjer so poleg ugotavljanja geografsko pogojene variabilnosti (GÖMÖRY *et al.* 1992b) izoencime poskušali uporabiti za ugotavljanje razlik med različnimi vrstami in drugimi taksoni bukve, na primer med bukvijo *Fagus sylvatica*, vzhodno bukvijo (*Fagus orientalis*), krimsko bukvijo (*Fagus taurica* Popl.) in mezijsko bukvijo (*Fagus moesiaca*) (GÖMÖRY / PAULE / VYŠNÝ 1993). V zadnjem času intenzivno preučujejo bukove populacije tudi v drugih delih Evrope, na primer na Danskem (LARSEN 1996), v Italiji (BELLETTI / LANTERI 1996), v Alpah (COMPS *et al.* 1998) in na Češkem (GÖMÖRY / HYNEK / PAULE 1998a). Objavljen je tudi obsežen pregled dosedanjih aktivnosti pri ohranjanju genofonda bukve v Evropi (PAULE 1997). V jugovzhodni Evropi so skušali s pomočjo izoencimskih analiz ugotavljati tudi postglacialne migracijske poti bukve (HAZLER *et al.* 1998), vendar na osnovi majhnega števila populacij, s katerimi so pokrili le razmeroma majhen del

jugovzhodne Evrope. Populacijskogenetske značilnosti bukve v Sloveniji do sedaj niso bile natančneje preučene.

V Sloveniji je bukev z 29 % v skupni lesni zalogi druga najpogostejša drevesna vrsta, v okviru naravne potencialne vegetacije pa bi njen delež dosegel celo 58 %. Bukev je ena naših gospodarsko in okoljetvorno najpomembnejših drevesnih vrst in v Sloveniji s svojo izredno rastnostjo dosega enega svojih optimumov. Dobro poznavanje njene genetske variabilnosti, populacijskogenetskih lastnosti in njene zgodovine je neogiben temelj za uspešno in pravilno usmerjeno gospodarjenje z njo.

Cilj pričujoče raziskave je bil predvsem odgovoriti na naslednja vprašanja:

- kakšna je genetska struktura in variabilnost bukovih populacij v Sloveniji in na jugovzhodnem obrobju Alp;
- kakšna je genetska variabilnost slovenskih bukovih populacij v primerjavi z variabilnostjo bukovih populacij v drugih delih Evrope in
- ali je mogoče z izoencimsko analizo potrditi domnevni obstoj različnih ras oziroma tipov bukve v Sloveniji.

2 MATERIAL IN METODE **MATERIALS AND METHODS**

Analizirali smo 13 avtohtonih bukovih populacij iz vse Slovenije. Natančni podatki o njihovih lokacijah so v preglednici 1, geografsko razporejenost prikazuje slika 1.

Preglednica 1: Natančne lokacije populacij

Table 1: Exact locations of the populations

POPULACIJA POPULATION	GEOGRAFSKA DOLŽINA LONGITUDE	GEOGRAFSKA ŠIRINA LATITUDE	NADMORSKA VIŠINA (m) ALTITUDE
1. Bohinj	13°55'	46°15'	570
2. Gornji Grad	14°50'	46°18'	670
3. Prapretno	15°04'	46°08'	480
4. Zavodnje	15°05'	46°20'	780
5. Marno	15°09'	46°08'	400
6. Šmartno	15°15'	46°18'	440
7. Celje	15°19'	46°14'	300
8. Maribor	15°38'	46°33'	250
9. Labor	13°47'	45°29'	200
10. Hotedršica	14°07'	45°50'	570
11. Postojna	14°14'	45°43'	850
12. Krokari	14°46'	45°33'	1150
13. Luknja	15°07'	45°49'	250



Slika 1: Razporeditev analiziranih bukovih populacij v Sloveniji

Figure 1: Geographic location of the analyzed beech populations

Na vseh lokacijah smo nabirali vzorce iz samoniklih, naravnih bukovih populacij. Na ploskvah velikosti 2–3 ha smo naključno izbrali 50–100 odraslih bukovih dreves, z vsakega smo uporabili 5–9 dormantnih listnih brstov in manjše količine skorje. Encime smo izločili iz dormantnih brstov in skorje vsakega osebka, separacijo smo opravili s pomočjo horizontalne škrobne elektroforeze. Pri separaciji beljakovin in postopkov obarvanja smo se držali postopkov, ki jih opisujeta Müller-Starck in Starke (1993).

Analizirali smo 9 izoenzimskih sistemov, ki so kodirani z naslednjimi 12 lokusi: dve peroksidazi (*Px-1* in *Px-2*) - E.C. koda 1.11.1.7, levcin aminopeptidaza (*Lap-1*) - E.C. koda 3.4.11.1, glutamat oksalacetat transaminaza (*Got-2*) - E.C. koda 2.6.1.1, menadion reduktaza (*Mnr*) - E.C. koda 1.6.99.2, izocitrat dehidrogenaza (*Idh*) - E.C. koda 1.1.1.42, tri malat dehidrogenaze (*Mdh-1*, *Mdh-2*, *Mdh-3*) - E.C. koda 1.1.1.37, fosfogluukoza izomeraza (*Pgi-2*) - E.C. koda 5.3.1.9, fosfoglukomutaza (*Pgm-1*) - E.C. koda 2.7.5.1 in šikimat dehidrogenaza (*Skdh-1*) - E.C. koda 1.1.1.25. Laboratorijski del, torej elektroforezo in odčitavanje elektroforegramov, smo izvedli v biokemičnem laboratoriju Gozdarske fakultete Tehniške univerze v Zvolenu na Slovaškem. Rezultati analize populacij, vključenih v raziskavo, so plod večletnega sodelovanja med Gozdarsko fakulteto TU v Zvolenu in Oddelkom za gozdarstvo in obnovljive vire BF v Ljubljani z namenom skupnega preučevanja genetskih značilnosti bukve v srednji in jugovzhodni Evropi.

Alelne frekvence na posameznih lokusih ter ugotovljene in pričakovane deleže heterozigotov smo izračunali na osnovi diploidnih genotipov po postopkih, kot jih utemeljuje Nei (1978). Za ocenitev genetske diferenciacije med populacijami smo uporabili Neievo popravljeno genetsko distanco (NEI 1978). Matriko genetskih distanc smo interpretirali s pomočjo analize glavnih koordinat. Večino izračunov smo opravili s programom BIOSYS (SWOFFORD / SELANDER 1989), analizo glavnih koordinat pa s programom PRINCOOR.

3 REZULTATI **RESULTS**

3.1 GENETSKA VARIABILNOST **GENETIC VARIABILITY**

Relativne frekvence alelov kažejo precejšen polimorfizem, saj smo ga odkrili na 11 od 12 lokusov. Monomorfen je bil samo lokus *Mdh-1*, ki kaže večji polimorfizem predvsem na osrednjem in vzhodnem delu Balkanskega polotoka. 9 lokusov (*Px-1*, *Px-2*, *Lap-1*, *Got-2*,

Mnr, Idh, Mdh-2, Mdh-3 in Skdh) je bilo polimorfnih v vseh populacijah, v večini populacij je polimorfen tudi lokus *Pgi-2*, lokus *Pgm* pa je polimorfen samo v štirih.

Skupaj smo na območju Slovenije odkrili 34 različnih alelov oziroma v povprečju 2,8 alela na lokus za vso Slovenijo (preglednica 3). Med posameznimi populacijami po številu različnih alelov izstopajo Luknja z 29, Labor z 28 in Šmartno z 28 aleli, po drugi strani pa smo samo 25 alelov odkrili v več populacijah (preglednica 2). Največjo genetsko variabilnost v vseh kazalcih kaže populacija Luknja, precejšnje pa tudi populacije Šmartno, Labor in Krokcar. Na splošno je zaznaven rahel trend naraščanja genetske variabilnosti od severa proti jugu.

Preglednica 2: Nekateri kazalniki genetske variabilnosti bukve v Sloveniji

Table 2: Some measures of genetic variability of the beech in Slovenia

POPULACIJA	POVPREČNA VELIKOST VZORCA NA LOKUS	POVPREČNO ŠTEVILO ALELOV NA LOKUS	ODSTOTEK POLIMORFNIH LOKUSOV	SKUPNO ŠTEVILO ALELOV
POPULATION	MEAN SAMPLE SIZE PER LOCUS	MEAN NUMBER OF ALLELES PER LOCUS	PERCENTAGE OF LOCI POLYMORPHIC	TOTAL NUMBER OF ALLELES
1. Bohinj	50	2,25	75,0	27
2. Gornji Grad	58	2,17	83,3	27
3. Prapretno	50	2,08	91,7	25
4. Zavodnje	68	2,17	83,3	26
5. Mamo	50	2,08	83,3	25
6. Šmartno	50	2,33	83,3	28
7. Celje	50	2,08	83,3	25
8. Maribor	50	2,17	83,3	26
9. Labor	94	2,33	83,3	28
10. Hotedršica	48	2,25	83,3	27
11. Postojna	50	2,08	83,3	25
12. Krokcar	99	2,25	91,7	27
13. Luknja	99	2,42	91,7	29

Preglednica 3: Relativne frekvence alelov slovenskih bukovih populacij po analiziranih lokusih
 Table 3: Allelic frequencies of Slovenian beech populations in the loci analyzed

		Populacija / Population												
Lokus	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	
	Bohinj	Gor.Gr.	Prapret.	Zavodnje	Mamo	Šmartno	Celje	Maribor	Labor	Hotedrš.	Postojna	Krokar	Luknja	
<i>Px-1</i>														
(N)	50	59	50	69	50	47	50	50	94	38	50	98	98	
A	0,500	0,424	0,540	0,471	0,330	0,532	0,310	0,370	0,415	0,368	0,400	0,332	0,360	
B	0,500	0,576	0,460	0,529	0,670	0,468	0,690	0,630	0,585	0,632	0,600	0,668	0,640	
<i>Px-2</i>														
(N)	50	59	50	67	49	48	50	50	92	45	50	98	87	
A	0,190	0,153	0,120	0,201	0,140	0,156	0,340	0,230	0,201	0,178	0,270	0,250	0,260	
B	0,730	0,686	0,840	0,634	0,820	0,802	0,650	0,680	0,777	0,744	0,620	0,714	0,720	
C	0,080	0,161	0,040	0,164	0,040	0,042	0,010	0,090	0,022	0,078	0,110	0,036	0,020	
<i>Lap-1</i>														
(N)	50	58	49	68	50	50	50	50	92	45	50	98	77	
A	0,030	0,009	0,000	0,007	0,000	0,040	0,000	0,030	0,005	0,078	0,000	0,031	0,010	
B	0,330	0,517	0,408	0,419	0,420	0,450	0,560	0,440	0,614	0,378	0,410	0,332	0,490	
C	0,420	0,233	0,337	0,360	0,400	0,340	0,260	0,290	0,207	0,344	0,290	0,459	0,290	
D	0,220	0,241	0,255	0,213	0,180	0,170	0,180	0,240	0,174	0,200	0,300	0,179	0,210	
<i>Got-2</i>														
(N)	46	59	49	55	50	50	50	49	93	46	50	98	101	
A	0,359	0,297	0,316	0,300	0,330	0,340	0,440	0,439	0,360	0,370	0,370	0,347	0,440	
B	0,641	0,703	0,684	0,700	0,670	0,660	0,560	0,561	0,640	0,630	0,630	0,653	0,560	
<i>Mnr</i>														
(N)	50	58	50	70	50	50	50	50	98	50	50	100	104	
A	0,020	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,010	0,000	0,000	0,000	
B	0,830	0,940	0,940	0,914	0,890	0,990	0,940	0,950	0,913	0,890	0,980	0,9250	0,930	
C	0,010	0,000	0,000	0,043	0,000	0,000	0,020	0,000	0,020	0,000	0,000	0,015	0,000	
D	0,140	0,060	0,060	0,043	0,110	0,010	0,040	0,050	0,066	0,100	0,020	0,060	0,070	
<i>Idh</i>														
(N)	50	59	50	69	50	50	50	50	91	50	50	96	103	
A	0,320	0,237	0,290	0,283	0,290	0,200	0,190	0,210	0,258	0,360	0,310	0,292	0,290	
B	0,670	0,746	0,710	0,717	0,710	0,780	0,810	0,790	0,731	0,630	0,690	0,708	0,710	
C	0,010	0,017	0,000	0,000	0,000	0,020	0,000	0,000	0,011	0,010	0,000	0,000	0,010	
<i>Mdh-1</i>														
(N)	50	56	50	69	50	50	50	50	98	50	50	100	104	
A	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	
B	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	
C	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	
<i>Mdh-2</i>														
(N)	50	56	50	69	50	50	50	50	98	49	50	100	104	
A	0,010	0,063	0,040	0,072	0,020	0,070	0,100	0,050	0,036	0,020	0,010	0,005	0,060	
B	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,010	0,000	0,000	0,015	0,000	0,000	0,000	0,010	
C	0,990	0,938	0,960	0,928	0,980	0,920	0,900	0,950	0,949	0,980	0,990	0,995	0,930	
<i>Mdh-3</i>														
(N)	50	59	50	68	45	50	50	50	94	50	50	99	101	
A	0,400	0,288	0,300	0,162	0,300	0,290	0,440	0,290	0,223	0,310	0,370	0,288	0,300	
B	0,600	0,712	0,700	0,838	0,700	0,710	0,560	0,710	0,777	0,690	0,630	0,712	0,700	

Preglednica 3: Nadaljevanje

Table 3: Continuation

Populacija / Population													
Lokus	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
	Bohinj	Gor.Gr.	Prapret.	Zavodnje	Marno	Šmartno	Celje	Maribor	Labor	Hotedrš.	Postojna	Krokar	Luknja
<i>Pgi-2</i>													
(N)	50	59	50	70	50	50	50	50	97	50	50	100	104
A	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,040	0,010	0,000	0,000	0,020	0,000	0,000	0,000
B	1,000	0,983	0,980	1,000	0,990	0,950	0,990	0,990	0,923	0,980	0,960	0,995	0,990
C	0,000	0,017	0,020	0,000	0,010	0,010	0,000	0,010	0,077	0,000	0,040	0,005	0,010
<i>Pgm</i>													
(N)	50	59	50	69	50	50	50	50	98	50	50	100	104
A	0,000	0,000	0,010	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
B	1,000	1,000	0,990	0,993	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	0,975	0,995
C	0,000	0,000	0,000	0,007	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,025	0,005
<i>Skdh</i>													
(N)	50	57	50	70	50	50	50	50	84	50	50	97	101
A	0,010	0,000	0,000	0,000	0,030	0,020	0,010	0,020	0,000	0,010	0,020	0,000	0,015
B	0,990	0,991	0,990	0,993	0,960	0,980	0,990	0,970	0,994	0,990	0,970	0,995	0,980
C	0,000	0,000	0,000	0,000	0,010	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,010	0,005	0,000
D	0,000	0,009	0,010	0,007	0,000	0,000	0,000	0,010	0,006	0,000	0,000	0,000	0,005

Razlike v frekvencah alelov med posameznimi populacijami v Sloveniji so razmeroma majhne. Na nobenem lokusu ni zaznavno njihovo morebitno geografsko pogojeno spreminjanje, prav tako ni značilnih razlik med različnimi deli Slovenije. Klinalna variabilnost alelnih frekvenc, ki smo jo pri lokusih *Lap-1*, *Got-2* in *Mdh-3* odkrili na vsem območju srednje in jugovzhodne Evrope (BRUS 1999), tu ni izrazita in se v analiziranem materialu ne kaže.

Med aleli, ki jih v okviru srednje in jugovzhodne Evrope lahko opredelimo kot alele, značilne za posamezna geografska območja (BRUS 1999), se jih v Sloveniji pojavlja 10. Alel *Pgi-2/C* najdemo v kar 9 različnih populacijah, po pogostnosti mu sledita alela *Idh/C* in *Skdh/D*, ki ju najdemo v po 6 populacijah. Najredkejši je alel *Pgm/A*, ki je bil s frekvenco 0,01 odkrit samo v populaciji Prapretno, redek pa je tudi alel *Mnr-A*, ki sicer ni območno značilen, saj je z majhno frekvenco prisoten v vsem območju, v Sloveniji pa ga kar v 11 populacijah nismo odkrili. Z redkimi aleli najbogatejša je populacija Luknja (6 alelov), po številu redkih alelov pa ji s po 5 sledita Labor in Šmartno, ki sta tudi med genetsko najbolj variabilnimi populacijami. Pri nobenem od obravnavanih redkih alelov ali alelov, značilnih za posamezna geografska območja v večjem merilu, se geografsko pogojena razporeditev znotraj Slovenije ne kaže. Vzrok je morda razmeroma majhen geografski prostor, ki ga 13 slovenskih populacij pokriva.

3.2 GENETSKA RAZNOLIKOST GENETIC DIVERSITY

Povprečne ugotovljene heterozigotnosti H_o , ki smo jih izračunali kot aritmetično sredino deležev heterozigotov po posameznih lokusih (GREGORIUS 1977), se gibljejo v razponu od 0,220 v populaciji Krokra do 0,273 v populaciji Bohinj (preglednica 4). Izrazito majhne vrednosti imata poleg Krokra tudi populaciji Luknja in Labor. Povprečne pričakovane heterozigotnosti H_e se gibljejo v precej manjšem razponu med 0,249 (Prapretno) in 0,279 (Bohinj). Splošna značilnost je, da je povprečna ugotovljena heterozigotnost H_o v prav vseh populacijah manjša od povprečne pričakovane heterozigotnosti H_e , kakršno naj bi imela populacija v Hardy-Weinbergovem ravnotežju. Razlika med H_o in H_e je večinoma majhna, občutnejša je le pri populacijah Krokra in Luknja, kar kaže na izrazitejši primanjkljaj heterozigotov pri teh dveh populacijah.

Preglednica 4: Povprečna ugotovljena (H_o) in povprečna pričakovana (H_e) heterozigotnost v posameznih slovenskih bukovih populacijah

Table 4: Mean observed (H_o) and mean expected heterozygosity (H_e) in Slovenian beech populations

	Bohinj	Gor. Gr.	Prap.	Zavod.	Mamo	Šmart.	Celje	Marib.	Labor	Hoted.	Post.	Krokra	Luknja
H_o	0,273	0,253	0,244	0,255	0,239	0,235	0,240	0,247	0,231	0,266	0,262	0,220	0,231
H_e	0,279	0,259	0,249	0,260	0,252	0,252	0,261	0,262	0,252	0,272	0,271	0,252	0,266

Na splošno je opazen trend zmanjševanja heterozigotnosti v smeri od severa proti jugu, heterozigotnost pa najmanjše vrednosti doseže prav pri populacijah, pri katerih smo ugotovili največjo genetsko variabilnost (Luknja, Krokra, Labor). Ugotovitev se v grobem ujema tudi z zmanjševanjem heterozigotnosti v vsej srednji in jugovzhodni Evropi od severa proti jugu (BRUS 1999).

3.3 GENETSKA DIFERENCIACIJA GENETIC DIFFERENTIATION

Multilokusni vzorec genetske diferenciranosti v poskus vključenih bukovih populacij smo ocenili s pomočjo popravljenih genetskih distanc D (NEI 1978). Genetske distance

med slovenskimi bukovimi populacijami so na splošno sicer majhne, vendar razmeroma visoke v primerjavi z genetskimi distancami med večjimi geografskimi območji. Največja je genetska distanca med populacijama Zavodnje in Celje (0,016). Genetske razdalje oziroma genetske distance med slovenskimi populacijami so vedno največje, kadar je v primerjavo vključena ena ali sta vključeni dve od populacij Celje, Prapretno in Zavodnje, razen njih se razmeroma močno razlikujeta samo še populaciji Bohinj in Labor (preglednica 5).

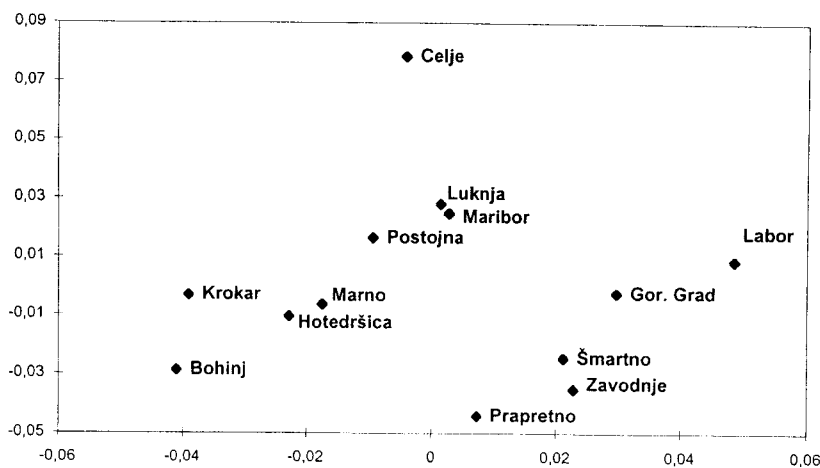
Preglednica 5: Popravljenе genetske distance D (NEI 1978) med slovenskimi bukovimi populacijami

Table 5: Unbiased genetic distances D (NEI 1978) between Slovenian beech populations

	Bohinj	Go.Gr.	Prap.	Zavod.	Marno	Šmart.	Celje	Marib.	Labor	Hoted.	Post.	Krokar	Lukn
Bohinj	****												
Go.Gr.	0,006	****											
Prap.	0,001	0,002	****										
Zavod.	0,007	0,001	0,004	****									
Marno	0,002	0,003	0,003	0,005	****								
Šmart.	0,004	0,002	0,000	0,004	0,004	****							
Celje	0,012	0,007	0,015	0,016	0,008	0,011	****						
Marib.	0,005	0,001	0,005	0,004	0,002	0,003	0,002	****					
Labor	0,011	0,002	0,005	0,006	0,004	0,004	0,009	0,003	****				
Hoted.	0,000	0,002	0,002	0,004	0,000	0,004	0,009	0,001	0,005	****			
Post.	0,003	0,001	0,004	0,005	0,004	0,005	0,004	0,000	0,006	0,001	****		
Krokar	0,003	0,006	0,006	0,005	0,000	0,006	0,009	0,002	0,009	0,000	0,003	****	
Luknja	0,005	0,002	0,005	0,006	0,002	0,004	0,002	0,000	0,002	0,000	0,001	0,003	****

Genetske distance med analiziranimi populacijami smo interpretirali s pomočjo analize glavnih koordinat. Grafikon 1 kaže, da se med slovenskimi populacijami od drugih še zlasti izrazito razlikuje celjska, od drugih populacij pa razmeroma močno odstopajo še populacije Labor, Bohinj in Krokar. Sicer pa med slovenskimi populacijami nismo odkrili diferenciranosti, ki bi ji lahko pripisali jasno geografsko pogojenost. Nekoliko so diferencirane populacije Prapretno, Zavodnje, Šmartno in Gornji Grad, ki so si tudi geografsko precej blizu, genetsko precej podobna pa ji je precej oddaljena bukev iz Laborja. V drugo skupino se združujejo večinoma populacije iz zahodnega in jugozahodnega dela Slovenije, mednje pa sta pomešani tudi populaciji Marno in Maribor.

Slednja kaže precej več podobnosti z bukvi iz Luknje in iz Postojne kot pa s populacijami iz Šmartnega ali Zavodnj, katerima je po geografskem položaju precej bližje.



Grafikon 2: Dvorazsežni ordinacijski diagram genetske diferenciacije med posameznimi populacijami bukve v Sloveniji. Analizo glavnih koordinat smo izvedli na osnovi Neievih popravljenih genetskih distanc D . Prvi dve osi prikazujeta 69,25 % skupne variabilnosti.

Graph 2: Two-dimensional scatter diagram of the genetic differentiation between beech populations in Slovenia. The principal coordinate analysis was based on Nei's (1978) unbiased genetic distances. The first two axes display 69.25 % of the total variation.

4 RAZPRAVA Z ZAKLJUČKI DISCUSSION WITH CONCLUSIONS

Večina parametrov genetske variabilnosti iz naše raziskave se v svojem velikostnem redu dobro ujema s parametri, ugotovljenimi v drugih raziskavah v drugih delih Evrope. Povprečno število alelov na lokus 2,8 v Sloveniji je razmeroma veliko in primerljivo z

tako navajajo (GÖMÖRY *et al.* 1998b) skupno 3,0 alele na lokus, za vso Evropo pa 3,33 alelov na lokus. Vrednost 2,7 za Evropo navaja Müller-Starck (1991). Na območju zahodne Nemčije so raziskovalci ugotovili v povprečju 2,6 (TUROK 1993, LÖCHELT / FRANKE 1995) oziroma 2,5 (KONNERT 1995) alela na lokus, na Saškem 2,3 alela na lokus (TRÖBER 1995), v italijanskih Apeninih 2,25 (ROSSI *et al.* 1991), na Danskem 2,3 (LARSEN 1996), v severozahodni Italiji 2,1 (BELLETTI / LANTERI 1996).

Ugotovili smo rahlo povečevanje genetske variabilnosti od severa proti jugu, saj so od štirih močnejše variabilnih populacij kar tri (Luknja, Labor in Krokari) iz južnega dela Slovenije. Tu so tudi našli največ ostankov, ki nakazujejo možen obstoj ledenodobnih zatočišč bukve. Populacija Labor predstavlja vzorec iz združbe *Seslerio autumnalis-Fagetum* (Ht.) M. Wraber ex Borhidi 1963 in sicer z nahajališča na 200 m nm. v., kjer bukev sega globoko v submediteransko fitogeografsko območje in kjer se že močno približa morju. Združbe s teh nahajališč se fitocenološko precej razlikujejo od drugih podobnih združb v Sloveniji (DAKSKOBLER 1996). Populacija Luknja je nabrana po strmih apnenčastih stenah, ki so večinoma usmerjene proti jugu in kjer je imela bukev domnevno enega svojih ledenodobnih zatočišč, saj so v paleolitski jami ob njenem vznožju našli ostanke bukovega oglja iz poznega pleistocena (OSOLE 1983), populacija Krokari pa prihaja iz pragozdnega ostanka, ki leži na nadmorski višini okrog 1150 m na težko dostopnem planotastem svetu med Goteniškim Snežnikom in Kolpsko dolino.

Povprečne ugotovljene heterozigotnosti H_o kot kazalniki genetske raznolikosti so pri bukvi razmeroma velike v primerjavi z golosemenkami, pri katerih znaša 0,169 (EDWARDS / HAMRICK 1995). Heterozigotnost je podobno velika tudi pri hrastih, saj Kremer in sodelavci (1991) za graden navajajo H_o 0,275, Müller-Starck in Ziehe (1991) pa za dob vrednost H_o 0,219. Zmanjševanje genetske raznolikosti oziroma heterozigotnosti H_o od severa proti jugu je v nasprotju s pričakovanji. Pojav zbuja pozornost, saj je obraten kot pri jelki, kjer so na skoraj vsem območju njenega naravnega areala odkrili povečevanje vrednosti H_o od severa proti jugu (LONGAUER 1996). Razen tega so vrednosti H_o za bukev (0,22–0,27) bistveno večje od vrednosti za jelko, kjer so v intervalu 0,10–0,18. Poleg že prej naštetih kazalnikov genetske variabilnosti je morda tudi večja heterozigotnost eden od vzrokov za večjo prilagodljivost in manjšo prizadetost bukve kot vrste v primerjavi z jelko, pri kateri so že večkrat dokazali odvisnost stopnje umiranja od stopnje heterozigotnosti in genetske raznolikosti (LARSEN 1986,

LONGAUER 1996). Zmanjševanje genetske raznolikosti v smeri sever–jug so pri bukvi odkrili tudi v Franciji (GÖMÖRY *et al.* 1992), na območju Karpatov v zahodni Ukrajini pa se heterozigotnost povečuje z večanjem nadmorske višine (VYŠNÝ *et al.* 1995).

Kako lahko razložimo upadanje heterozigotnosti proti jugu in primanjkljaj heterozigotov? Pri velikih populacijah so relativne frekvence genotipov teoretično razporejene v Hardy-Weinbergovem ravnotežju, če je zagotovljeno naključno oplojevanje in če niso prisotni migracije, mutacije, selekcija in genetski drift (LARSEN 1996). Če pa v populaciji prihaja do oplojevanja s sorodniki iz okolice oziroma do inbridinga, se Hardy-Weinbergovo ravnotežje poruši in pričakujemo lahko presežek homozigotov. Velik delež heterozigotov v populaciji pa je lahko vzrok za njeno večjo prilagodljivost na spremembe rastiščnih razmer (ZIEHE / GREGORIUS / MÜLLER-STARCK 1990). Kot enega od vzrokov za primanjkljaj heterozigotov so predlagali tudi t.i. hipotezo o 'izolaciji zaradi oddaljenosti' (COMPS *et al.* 1990). Deficit heterozigotov je pri bukvi pogost pojav, ki so ga ugotovili že v drugih raziskavah (CUGUEN *et al.* 1988, GÖMÖRY *et al.* 1992, TUROK 1993, LARSEN 1996). Kateri od mehanizmov je bil najpomembnejši v primeru slovenskih populacij, je težko oceniti, najverjetneje pa je do deficita heterozigotov pripeljalo njihovo kombinirano delovanje.

Majhna genetska diferenciranost bukve v Sloveniji je tudi sicer splošna lastnost bukovih populacij. Tako kot za druge drevesne vrste je namreč tudi za bukev značilno, da je genetska diferenciacija mnogo večja znotraj populacij kot med populacijami (COMPS *et al.* 1990, MÜLLER-STARCK / ZIEHE 1991, KONNERT 1995, BELLETI / LANTERI 1996). Kljub temu pa je diferenciranost bukve na območju Slovenije izrazitejša kot diferenciranost jelke. Največja ugotovljena genetska distanca med dvema populacijama bukve tako znaša 0,016, med dvema jelovima populacijama pa največ 0,007 (BRUS / LONGAUER 1995). Med bukovimi populacijami se od vseh drugih najbolj razlikuje populacija Celje. Do odklona je nedvomno prišlo zaradi onesnaževanja, za katero so že prejšnje raziskave pokazale, da pri bukovih populacijah povzroča močne in nepojasnjene odklone v genetski strukturi (BRUS 1996).

Raziskava ni pokazala jasnega geografsko pogojenega združevanja populacij v skupine. V dveh razmeroma dobro razločnih skupinah se namreč prekrivajo populacije iz različnih geografskih območij. To pomeni, da na osnovi ugotovljene genetske diferenciranosti nismo uspeli nedvoumno odkriti obstoja različnih geografsko pogojenih ras oziroma

tipov bukve v Sloveniji, kar pa seveda še ne pomeni, da ne obstajajo. Nekatere fiziološke in morfološke raziskave bukve v preteklosti so na primer že kazale možnosti njihovega obstoja (BRINAR 1967, 1975). Naši rezultati sicer nakazujejo genetske razlike med bukvijo iz celinskega in bukvijo iz submediteranskega dela Slovenije, od koder pa je bila v analizo vključena samo populacija Labor. Analiza večjega števila vzorcev iz submediteranskega dela Slovenije bi lahko v prihodnosti omogočila preveriti tudi te razlike. Različnih geografsko pogojenih ras ali tipov bukve morda nismo odkrili zaradi razmeroma majhnega prostora, na katerem ležijo obravnavane slovenske populacije, čeprav smo po drugi strani prav na ozemlju Slovenije pri jelki ugotovili razlike v genetski strukturi med skupino populacij iz vzhodnega in skupino iz zahodnega dela Slovenije (BRUS / LONGAUER 1995), kar kaže na to, da je kljub manjši stopnji diferenciranosti razlike mogoče zaznati tudi na geografsko tako majhnem območju. Geografsko pogojenega grupiranja pa pri bukvi niso odkrili niti na nekaterih drugih podobno velikih območjih v Evropi (GÖMÖRY *et al.* 1992, TUROK 1993, BELLETI / LANTERI 1996, KONNERT 1995, LARSEN 1996).

Med vzroke majhne diferenciranosti lahko štejemo skupne lastnosti nekaterih drevesnih vrst, kot so veliki in gosti sestoji, ki jih gradijo, vetrocvetnost in s tem raznos peloda na velike razdalje ter velika izmenjava genov. Genetska podobnost populacij je lahko prav tako posledica porekla populacij iz skupnega ledenodobnega zatočišča, še zlasti, ker je od ponovne naselitve do danes potekel razmeroma kratek čas, v katerem se je zamenjalo le malo generacij in torej ni bilo dovolj časa za značilno selekcijo in genetski drift (BELLETI / LANTERI 1996). Res je tudi, da je bilo v Sloveniji, predvsem v njenem južnem in zahodnem delu verjetno območje ledenodobnih zatočišč (ŠERCELJ 1996). Razlog za razmeroma majhno genetsko diferenciacijo je lahko tudi odsotnost velikih preprek, na primer gorskih hrbtov, ki povzročijo nenadne spremembe okoljskih razmer (LARSEN 1996). V Sloveniji nikjer ni tako odločilnih preprek, čeprav je površina zelo raznovrstna in razčlenjena, prav zato pa je pretok genov razmeroma neoviran.

5 POVZETEK

Analizirali smo 13 avtohtonih bukovih populacij iz vse Slovenije. Iz vsake populacije smo na ploskvi velikosti 2–3 ha naključno izbrali 50–100 odraslih bukovih dreves.

Encime za analizo smo izločili iz dormantnih brstov in skorje vsakega osebka, separacijo smo opravili s pomočjo horizontalne škrobne elektroforeze. Separacija in obarvanje beljakovin so potekali po standardnih postopkih.

Polimorfizem smo odkrili na 11 od 12 lokusov. 9 lokusov (*Px-1*, *Px-2*, *Lap-1*, *Got-2*, *Mnr*, *Idh*, *Mdh-2*, *Mdh-3* in *Skdh*) je bilo polimorfnih v vseh populacijah, v večini populacij je polimorfen tudi lokus *Pgi-2*, lokus *Pgm* pa je polimorfen samo v štirih. Skupaj smo na območju Slovenije odkrili 34 različnih alelov ali v povprečju 2,8 alela na lokus. Na splošno je zaznaven rahel trend naraščanja genetske variabilnosti od severa proti jugu, kar se zlasti kaže pri populacijah Luknja, Labor, Krokari in Šmartno. Razlike v frekvencah alelov med populacijami so razmeroma majhne in nikjer nismo odkrili njihovega klinalnega spreminjanja.

Povprečne ugotovljene heterozigotnosti H_o se gibljejo med 0,220 in 0,273. Splošna značilnost je, da je povprečna ugotovljena heterozigotnost H_o v prav vseh populacijah manjša od povprečne pričakovane heterozigotnosti H_e . Razlika je največja pri populacijah Krokari in Luknja, kar kaže na izrazitejši primanjkljaj heterozigotov pri teh dveh populacijah. Opazno je zmanjševanje heterozigotnosti v smeri od severa proti jugu, heterozigotnost pa najmanjše vrednosti doseže prav pri populacijah, pri katerih smo ugotovili največjo genetsko variabilnost (Luknja, Krokari, Labor). Primanjkljaj heterozigotov v teh populacijah je lahko povezan z oplojevanjem s sorodniki iz okolice oziroma z inbridinom, lahko je tudi rezultat izolacije.

Genetske distance med slovenskimi bukovimi populacijami so na splošno majhne, vendar razmeroma visoke v primerjavi z genetskimi distancami med večjimi geografskimi območji in višje kot med slovenskimi jelovimi populacijami. Raziskava ni pokazala jasnega geografsko pogojenega združevanja populacij v skupine, saj se v dveh razmeroma dobro razločnih skupinah prekrivajo populacije iz različnih geografskih območij. To pomeni, da na osnovi ugotovljene genetske diferenciranosti v Sloveniji nismo odkrili različnih geografsko pogojenih ras oziroma tipov bukve.

6 SUMMARY

Thirteen indigenous European beech (*Fagus sylvatica* L.) populations from Slovenia were analyzed. For each population, 50–100 adult beech trees on an experimental plot of 2–3 ha were randomly selected. The enzymes for the analyses were extracted from the dormant buds and bark of all samples, and a separation through horizontal starch electrophoresis was performed. The separation and staining of proteins were performed following standard procedures.

Polymorphism was established on 11 of all 12 loci. 9 loci (*Px-1*, *Px-2*, *Lap-1*, *Got-2*, *Mnr*, *Idh*, *Mdh-2*, *Mdh-3* in *Skdh*) were polymorphic in all populations, locus *Pgi-2* was polymorphic in most of the populations, while locus *Pgm* showed polymorphism in four populations only. In the territory of Slovenia, we established 34 different alleles in total, i.e. an average of 2.8 alleles per locus. In general, the trend of slight north-south increases of genetic variability is present which is best shown in the populations at Luknja, Labor, Krokár and Šmartno. The differences between populations in allelic frequencies are relatively low, and no clinal variability of allele frequencies was established.

The average observed heterozygosities H_o are between 0.220 and 0.273. Generally, the average observed heterozygosities H_o is smaller than average expected heterozygosity H_e in all populations. The difference is biggest in the populations Krokár and Luknja which emphasises the deficit of heterozygotes in these two populations. Heterozygosity decreases in the north-south direction and is lowest in the populations at Luknja, Krokár and Labor where the highest genetic variability was established. The deficit of heterozygotes in these populations is probably connected with inbreeding or, it might be a result of isolation.

Genetic distances between Slovenian beech populations are small in general, but relatively large in comparison with the genetic distances between larger geographical areas and also larger than between Slovenian silver fir populations. Among the Slovenian populations, no geographically conditioned grouping was established. In the two quite distinct groups the populations from different geographic areas are mixed. This means that the hypothesis about the existence of different beech races in Slovenia could not be proven.

7 VIRI REFERENCES

- BARRIERE, G. / COMPS, B. / CUGUEN, J. / NTSIBA, F. / THIEBAUT, B., 1984. The genetical ecological variability of beech (*Fagus sylvatica* L.) in Europe. An alloenzymatic study: genetic isolations of beechwoods.- V: Improvement and Sylviculture of Beech, Grosshansdorf, s. 24–50.
- BELLETTI, P. / LANTERI, S., 1996. Allozyme variation among European beech (*Fagus sylvatica* L.) stands in Piedmont, North-Western Italy.- *Silvae Genetica*, 45, 1, s. 33–37.
- BRINAR, M., 1967. Nekaterne morfološke značilnosti bukve in njihova odvisnost od reliefa in genetske divergence.- *Zbornik gozdarstva in lesarstva*, 5, s. 7–50.
- BRINAR, M., 1975. Kalivost bukovega semena in razvoj iz njega zraslih mladice v zvezi z nekaterimi značilnostmi provenienčnih rastišč.- *Zbornik gozdarstva in lesarstva*, 13, s. 61–79.
- BRUS, R. / LONGAUER, R., 1995. Nekaterne genetske značilnosti jelke (*Abies alba* Mill.) v Sloveniji.- *Zbornik gozdarstva in lesarstva* 46, s. 45–74.
- BRUS, R., 1996. Vpliv onesnaževanja ozračja na genetsko strukturo bukovih populacij v Sloveniji.- *Zbornik gozdarstva in lesarstva*, 49, s. 67–103.
- BRUS, R., 1999. Genetska variabilnost bukve v Sloveniji in primerjava z njeno variabilnostjo v srednji in jugovzhodni Evropi.- Doktorska disertacija. Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, 130 s.
- COMPS, B. / THIEBAUT, B. / PAULE, L. / MERZEAU, D. / LETOUZEY, J., 1990. Allozymic variability in beechwoods (*Fagus sylvatica* L.) over central Europe: spatial differentiation among and within populations.- *Heredity*, 65, s. 407–417.
- COMPS, B. / THIEBAUT, B. / SUGAR, I. / TRINAJSTIĆ, I. / PLAZIBAT, M., 1991. Genetic variation of the Croatian beech stands (*Fagus sylvatica* L.): spatial differentiation in connection with the environment.- *Ann. Sci. For.*, 48, s. 15–28.
- COMPS, B. / MATYAS, C. / GEBUREK, T. / LETOUZEY, J., 1998. Genetic variation in beech populations (*Fagus sylvatica* L.) along the Alp chain and in the Hungarian basin.- *Forest Genetics*, 5, 1, s. 1–10.
- CUGUEN, J. / THIEBAUT, B. / NTSIBA, F. / BARRIERE, G., 1985. Enzymatic variability of beechstands (*Fagus sylvatica* L.) on three scales in Europe:

- evolutionary mechanisms.- V: Jacquard *et al.* (eds.), Genetic Differentiation and Dispersal in Plants, NATO ASI Series Vol. G5, s. 17–39.
- CUGUEN, J. / MERZEAU, D. / THIEBAUT, B., 1988. Genetic structure of the European beech stands (*Fagus sylvatica* L.): *F*-statistics and importance of mating system characteristics in their evolution.- *Heredity*, 60, s. 91–100.
- DAKSKOBLER, I., 1996. Združba *Seslerio autumnalis-Fagetum* (Ht.) M. Wraber ex Borhidi 1963 v Koprskem gričevju.- *Annales*, 9, s. 181–200.
- EDWARDS, M. A. / HAMRICK, J. L., 1995. Genetic variation in shortleaf pine, *Pinus echinata* Mill.- *Forest Genetics*, 2, 1, s. 21–28.
- GÖMÖRY, D. / VYŠNÝ, J. / COMPS, B. / THIEBAUT, B., 1992a. Geographical patterns of genetic differentiation and diversity in European beech (*Fagus sylvatica* L.) populations in France.- *Biologia (Bratislava)*, 47, 4, s. 571–579.
- GÖMÖRY, D. / VYŠNÝ, J. / PAULE, L. / COMPS, B., 1992b. Genetic structure of European beech (*Fagus sylvatica* L.) populations in Czecho-Slovakia.- V: Zborník medzinárodnej vedeckej konferencie Fytotechnika a hospodárska úprava lesov v súčasných ekologických podmienkach, Technická Univerzita, Zvolen, s. 27–33.
- GÖMÖRY, D. / PAULE, L. / VYŠNÝ, J., 1993. Isozyme polymorphism of beech populations in the transition zone between *Fagus sylvatica* and *Fagus orientalis*.- V: EC Workshop on the Evaluation of Genetic Resources of Beech, Großhansdorf, s. 1–10.
- GÖMÖRY, D. / HYNEK, V. / PAULE, L., 1998a. Delineation of seed zones for European beech (*Fagus sylvatica* L.) in the Czech republic based on isozyme gene markers.- *Ann. Sci. For.*, 55, s. 425–436.
- GÖMÖRY, D. / SHVADCHAK, I. / PAULE, L. / VYŠNÝ, J., 1998b. Genetic diversity and differentiation of beech populations in Crimea.- *Russ. J. Genet.*, 34, s. 63–70.
- GÖMÖRY, D. / PAULE, L. / BRUS, R. / ZHELEV, P. / TOMOVIĆ, Z. / GRAČAN, J., 1999. Genetic structure and taxonomy of beech on the Balkan peninsula.- *Journal of Evolutionary Biology*, 4, s. 746–754.
- GREGORIUS, H. R., 1977. Some fundamental relationships between genetics and genotypic multiplicity in diploid populations.- *Math. Biosciences*, 34, s. 267–277.
- HAZLER, K. / COMPS, B. / ŠUGAR, I. / MELOVSKI, Lj. / TASHEV, A. / GRAČAN, J., 1997. Genetic structure of *Fagus sylvatica* L. populations in Southeastern Europe.- *Silvae Genetica*, 46, 4, s. 229–236.

- KONNERT, M., 1995. Investigations on the genetic variation of beech (*Fagus sylvatica* L.) in Bavaria.- *Silvae Genetica*, 44, 5-6, s. 346-351.
- KREMER, A. / PETIT, B. / ZANETTO, A. / FOUGERE, V. / DUCOUSSO, A. / WAGNER, W. / CHAUVIN, C., 1991. Nuclear and organelle diversity in *Quercus robur* and *Q. petraea*. V: Müller-Starck, G., Ziehe, M. (eds.), Genetic Variation in European Populations of Forest Trees, Frankfurt am Main, Sauerländer's Verlag, s. 141-166.
- LARSEN, A. B., 1996. Genetic structure of populations of beech (*Fagus sylvatica* L.) in Denmark.- *Scand. J. For. Res.*, 11, s. 220-232.
- LÖCHELT, S. / FRANKE, A., 1995. Bestimmung der genetischen Konstitution von Buchen-Beständen (*Fagus sylvatica* L.) entlang eines Höhen transektes von Freiburg auf den Schauinsland.- *Silvae Genetica*, 44, 5-6, s. 312-318.
- LONGAUER, R., 1996. Genetic diversity of European silver fir (*Abies alba* Mill.).- Doktorska disertacija, Zvolen, 154 s.
- MERZEAU, D. / DI GIUSTO, F. / COMPS, B. / THIEBAUT, B. / LETOUZEY, J. / CUGUEN, J., 1989. Genetic control of isozyme systems and heterogeneity of pollen contribution in beech (*Fagus sylvatica* L.).- *Silvae Genetica*, 38, s. 195-201.
- MÜLLER-STARCK, G., 1991. Survey of genetic variation as inferred from enzyme gene markers.- V: Müller-Starck, G., Ziehe, M. (eds.), Genetic Variation in European Populations of Forest Trees, Frankfurt am Main, Sauerländer's Verlag, s. 20-37.
- MÜLLER-STARCK, G. / ZIEHE, M., 1991. Genetic variation in populations of *Fagus sylvatica* L., *Quercus robur* L. and *Q. petraea* Liebl. in Germany.- V: Müller-Starck, G., Ziehe, M. (eds.). Genetic Variation in European Populations of Forest Trees, Frankfurt am Main, Sauerländer's Verlag, s. 125-140.
- MÜLLER-STARCK, G. / STARKE, R., 1993. Inheritance of isoenzymes in European beech (*Fagus sylvatica* L.).- *Journal of Heredity*, 84, s. 291-296.
- NEI, M., 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small numbers of individuals.- *Genetics*, 89, s. 583-590.
- OSOLE, F., 1983. Epigravettien iz Lukenjske jame pri Prečni.- Poročilo o raziskovanju paleolita, neolita in eneolita v Sloveniji, 11, s. 7-32.
- PAULE, L. 1997. Gene conservation in European beech (*Fagus sylvatica* L.).- *Bocconea*, 7, s. 367-381.

- ROSSI, V. / LEONARDI, S. / BORGHETTI, M. / MENOZZI, P., 1991. Allozyme variation in a beech (*Fagus sylvatica* L.) population.- V: Giannini, R. (ed.), Effects of pollution on the structure of forest tree populations, Firenze, s. 47-55.
- SWOFFORD, D. L. / SELANDER, R. B., 1989. Biosys-1. A computer program for the analysis of allelic variation in population genetics and biochemical systematics. Release 1.7. 43 s.
- ŠERCELJ, A., 1996. Začetki in razvoj gozdov v Sloveniji.- SAZU, Razred za naravoslovne vede, Dela, 35, 142 s.
- THIEBAUT, B. / LUMARET, R. / VERNET, PH., 1982. The bud enzymes of beech (*Fagus sylvatica* L.) genetic distinction and analysis of polymorphysm in several French populations.- *Silvae Genetica*, 32, 2-3, s. 51-59.
- THIEBAUT, B. / CUGUEN, J. / COMPS, B. / MERZEAU, D., 1990. Genetic differentiation in beech (*Fagus sylvatica* L.) during periods of invasion and regeneration.- V: Castri, F., Hansen, A. J., Debussche, M. (eds.), Biological Invasions in Europe and the Mediterranean Basin, Kluwer Academic Publishers, s. 379-390.
- TRÖBER, U., 1995. The genetic variation in Saxon beech populations (*Fagus sylvatica* L.) – preliminary results.- V: Madsen, S. F. (ed.). Genetics end Silviculture of Beech, Proceedings from the 5th Beech Symposium IUFRO, Mogenstrup, s.169-179.
- TUROK, J., 1993. Levels of genetic variation in 20 beech (*Fagus sylvatica* L.) populations from Western Germany.- V: Muhs, H. J. (ed.). The Scientific Basis for the Evaluation of the Genetic Resources of Beech, Proceedings of an EC workshop, Ahrensberg, 1-2 July 1993, s. 181-195.
- VYŠNÝ, J. / SHVADCHAK, I. / COMPS, B. / GÖMÖRY, D. / PAULE, L., 1995. Genetic diversity and differentiation of beech populations (*Fagus sylvatica* L.) in Western Ukraine: The Ukrainian Carpathians and adjacent territories.- *Russian Journal of Genetics*, 31, 11, s. 1309-1319.
- ZIEHE, M. / GREGORIUS, H.-R. / MÜLLER-STARCK, G., 1990. Zur Bedeutung der Heterozygotie für die dynamische Genkonservierung.- V: Hattemer, H. H. (ed.). Erhaltung forstlicher Genressourcen, Schriften aus der Forstl. Fakultät d. Universität Göttingen, Bd. 98, s. 46-57.

8 ZAHVALA **ACKNOWLEDGEMENTS**

Članek je nastal v okviru projekta CRP Gozd: Populacijskogenetske raziskave gozdnih drevesnih vrst ter rasti in razvoja gozdnega semenja in sadik (V4-6912-0404-99, V4-6912-0488-99), ki ga financirata Ministrstvo za znanost in tehnologijo ter Ministrstvo za kmetijstvo, gozdarstvo in prehrano.