



**Stowarzyszenie
Inżynierów
i Techników
Leśnictwa
i Drzewnictwa**

postępy techniki w leśnictwie 156

**Genetyczne uwarunkowania
prowadzenia i wykorzystania
leśnej bazy nasiennej**

postępy techniki w leśnictwie 156

**Genetyczne uwarunkowania
prowadzenia i wykorzystania
leśnej bazy nasiennej**



**Stowarzyszenie
Inżynierów
i Techników
Leśnictwa
i Drzewnictwa**

Dyrekcja Generalna Lasów Państwowych rekomenduje publikację do celów szkoleniowych kadry leśnej.

Komitety Redakcyjne „Postępów Techniki w Leśnictwie”:

Przewodniczący i redaktor naczelny – *Krzysztof Jodłowski*

Zastępca przewodniczącego – *Marek Berft*

Redaktorzy – *Tomasz Jabłoński, Olgierd Łęski, Tadeusz Moskalik,
Anna Tylman, Jerzy Zieliński*

Redaktor wiodący zeszytu – *Jan Kowalczyk*

Treść artykułów zamieszczanych w „Postęпах Techniki w Leśnictwie” jest wyrazem poglądów prezentowanych przez Autorów opracowań.

Komitet Redakcyjny zastrzega sobie prawo do dokonywania zmian wynikających z opracowania redakcyjnego artykułów.

© Copyright by Zarząd Główny SITLiD, Warszawa 2022 r.

ISSN 0562-1445



Wydawnictwo „Świat”

Okładka: Wyznaczanie cięć w plantacji nasiennej brzozy brodawkowatej w Nadleśnictwie Spała
(fot. T. Wojda)

Nakład 2000 egz., ark. wyd. 3,50, ark. druk. 4,00 + 0,25 (wkl. barwna) = 4,25.

Spis treści

Od Komitetu Redakcyjnego	5
<i>Jerzy Skrzyszewski, Kinga Skrzyszewska</i>	
Hodowlane uwarunkowania odnowień naturalnych w karpackich lasach regla dolnego	7
<i>Jan Kowalczyk, Marcin Koniecznyński</i>	
Wybór i wykorzystanie leśnej bazy nasiennej	14
<i>Szymon Jastrzębowski, Magdalena Janek, Adam Guziejko</i>	
Biologiczne i antropogeniczne czynniki kształtujące zmienność genetyczną nasion . .	23
<i>Włodzimierz Buraczyk, Henryk Szeligowski, Agata Konecka</i>	
Wpływ sposobu produkcji sadzonek w szkółkach gruntowych na zmienność genetyczną i jakość upraw	31
<i>Jacek Banach, Marta Kempf</i>	
Szkółkarstwo kontenerowe a zmienność genetyczna	36
<i>Wojciech Kowalkowski, Robert Korzeniewicz, Marlena Baranowska, Adrian Łukowski</i>	
Wpływ rozmiaru i zakresu zabiegów hodowlanych na jakość, zdrowotność oraz zmienność drzewostanu	43
<i>Daniel J. Chmura</i>	
Strategie hodowli selekcyjnej – teoria a praktyka	49
<i>Weronika B. Żukowska, Andrzej Lewandowski</i>	
Zmienność genetyczna populacji drzew leśnych na poziomie markerów molekularnych: drogi migracji a reguły przenoszenia nasion	54
Literatura uzupełniająca	58

Od Komitetu Redakcyjnego,

Leśna Baza Nasienna to pojęcie tradycyjne używane dla lasów dostarczających nasiona do odnowień i zalesień. Przez wiele lat bazę nasienną rozumiano jako: źródła nasion (grupy drzew z których pozyskiwano nasiona), gospodarcze drzewostany nasienne (podlegające wyrębowi w wieku rębności), wyłączone drzewostany nasienne (wyłączone od wyrębu i przeznaczone dla zbioru nasion), drzewa doborowe i plantacje nasienne (wegetatywne i generatywne). Po wstąpieniu Polski do Unii Europejskiej, w ramach ujednolicania terminologii i prawa, wprowadzono pojęcie leśny materiał podstawowy, który zastąpił leśną bazę nasienną. Leśny materiał podstawowy służy do produkcji i pozyskiwania leśnego materiału rozmnożeniowego (nasion i sadzonek). Leśny materiał podstawowy podobnie jak leśna baza nasiennej wcześniej podlegała rejestracji, a rejestr został podzielony na cztery części. Części te odpowiadają kategoriom leśnego materiału rozmnożeniowego.

Zostawiając na boku sprawy terminologiczne, w tej zbiorowej pracy podejmowane są zagadnienia dotyczące wpływu gospodarki leśnej na kształt przyszłych lasów i ich zmienność genetyczną. Leśne zasoby genetyczne rozpatrywane są tu w ujęciu globalnym, obejmującym zarówno lasy, z których pozyskujemy nasiona, jak i lasy gospodarcze powstające na drodze odnowień i zalesień. Ingerencja człowieka w zasoby genetyczne lasów wynika z wpływu różnych działań: (i) hodowli i selekcji, (ii) przemieszczania nasion, (iii) działań związanych z gospodarowaniem lasami, (iv) zmian w środowisku i zjawisk kłaskowych. Ponieważ większość lasów w Polsce jest odnawianych sztucznie, to zasadniczą sprawą jest, jak typujemy, zagospodarowujemy i prowadzimy LMP (leśną bazę nasienną) i jaki materiał stosujemy do zalesień i odnowień. Przewidywane konsekwencje genetyczne tych działań zostały tu poddane szerszemu przeglądowi i zweryfikowane zgodnie z najnowszą wiedzą zespołu autorów. Koncentrowano się nad zagadnieniami praktycznymi. Badania nad udomowieniem roślin uprawnych wykazują, że selekcja trwająca wiele pokoleń i bardzo ostra może nadal zachować znaczny poziom różnorodności genetycznej. Wśród praktyk hodowlanych, sposób odnowienia może znacznie wpłynąć na zmniejszanie różnorodności genetycznej. Inne zabiegi hodowlane, jak czyszczenia i trzebież, mogą również zakłócać parametry demograficzne, które kształtują różnorodność genetyczną. Tak więc różne systemy hodowli będą miały różny wpływ na zasoby genetyczne głównych gatunków lasotwórczych, ale nie można w tym względzie przeprowadzić prostej klasyfikacji.

Ważniejszy od wpływu hodowli i selekcji u drzew jest wpływ przemieszczania nasion na populacje drzew leśnych, zależny od pochodzenia i różnorodności genetycznej wprowadzanego materiału, a także od warunków środowiskowych i różnorodności genetycznej populacji lokalnej. Jak dotychczas niewiele wiadomo jaki wpływ będą miały zmiany środowiskowe i modyfikacje w środowisku biotycznym i abiotycznym, podejrzewa się, że duży. Aby ocenić stan bazy nasiennej obiektywnie wymagane jest stałe monitorowanie obiektów nasiennych i zasobów genowych w skali kraju.

**Komitet Redakcyjny
Postępów Techniki w Leśnictwie
Zarządu Głównego SITLiD**



*Jerzy Skrzyszewski
Kinga Skrzyszewska*

Uniwersytet Rolniczy im. H. Kołłątaja w Krakowie

Hodowlane uwarunkowania odnowień naturalnych w karpackich lasach regla dolnego

Współcześnie największe znaczenie w hodowli lasu ma zachowanie trwałości i stabilności drzewostanów. Prowadzona gospodarka leśna jest ukierunkowana na dostosowanie składu gatunkowego do siedliska i maksymalne rozproszenie ryzyka hodowlanego. Zachodzi też konieczność podporządkowania postaci lasu do bardzo szerokiego spektrum interesariuszy. Spośród gatunków lasotwórczych szczególne znaczenie w Krainie Karpackiej ma jodła pospolita (21,6% powierzchni) dynamicznie odnawiająca się w drzewostanach mieszanych ze świerkiem i bukiem. W wielu drzewostanach regla dolnego biologiczną przewagę uzyskuje buk. Jest to jeden z najbardziej ekspansywnych gatunków w lasach górskich, któremu w tym momencie, sprzyjają zachodzące zmiany klimatyczne. Aktualnie największe obawy budzi stabilność drzewostanów świerkowych, a co za tym idzie możliwość wypełniania przez nie funkcji produkcyjnych i pozaprodukcyjnych. Z dotychczasowych obserwacji wynika, że w hodowli drzewostanów górskich należy stosować rębnie złożone z dominującym udziałem stopniowej gniazdowej udoskonalonej i przerębowej, ewentualnie częściowe dla buczyn, ale z zachowaniem pełnej zmienności genetycznej następnego pokolenia lasu. W przypadku przebudowy genetycznej drzewostanów i wspieranej migracji gatunków należy wykorzystać wyniki badań z doświadczeń proveniencyjnych oraz upraw testowych Programu Testowania Potomstwa.

Znaczenie lasów górskich

Hodowla lasów górskich jest kompromisem między produkcją drewna, potrzebami społecznymi i ochroną przyrody. Wszystkie lasy w górach mają status lasów ochronnych. Specyfiką tego regionu są wysokie opady, które w terenach źródliskowych, mogą zasilać zasoby wód podziemnych, ale mogą być również przyczyną niebezpiecznych wezbrań i procesów erozyjnych. Stąd, wodochronna i glebochronna funkcja lasu ma priorytetowe znaczenie. Tereny górskie są atrakcyjne turystycznie co stanowi szansę rozwoju dla lokalnych społeczności. O atrakcyjności doznań estetycznych związanych z percepcją krajobrazu decydują cele hodowlane realizowane w bardzo różnych skalach przestrzennych od obrębu (funkcja krajobrazowa kształtowana przez sposoby zagospodarowania) do wydzielenia – modelowanie estetyki lasu w ramach np. rębni stopniowej krajobrazowej (Jaworski 2000). Nie bez znaczenia są również działania na styku kultury i edukacji (funkcja kulturotwórcza lasu). Unikalność siedliskowa oraz różnorodność i specyfika nisz ekologicznych nakłada na gospodarzy lasów górskich bardzo duże obowiązki w zakresie ochrony przyrody. W Polsce obszary górskie stanowią ponad 5,2% (16 308 km²)

powierzchni kraju, a w ich obrębie zlokalizowane jest 12,4% (6 419 km²) krajowej powierzchni obszarów Natura 2000. Oznacza to, że 39,4% powierzchni polskich gór jest chronionych w sieci Natura 2000, dla porównania średnia dla Europy wynosi 28,0% (raport „Europe’s ecological backbone: recognising the true value of our mountains”).

Współcześnie, najważniejszym celem hodowlanym jest zachowanie trwałości lasu. Zachowaniu trwałości służy zasada rozproszenia ryzyka hodowlanego (Bernadzki 1994) na wiele gatunków oraz faz rozwojowych drzewostanu. Promowanie naturalnego odnowienia z wykorzystaniem wielu lat nasiennych jest formą realizacji zasady zmniejszania ryzyka mającej na celu uzyskanie zróżnicowania genetycznego populacji potomnej na poziomie nie mniejszym niż obserwowana w drzewostanie macierzystym. Przyjmuje się założenie, że im większy stopień urozmaicenia składu gatunkowego, wiekowego, pierśnic i wysokości drzewostanu, zróżnicowania genetycznego tym większa jego stabilność ekologiczna, odporność na czynniki szkodotwórcze, zdolność do przystosowywania się do zmian zachodzących w środowisku oraz bogactwo potencjalnych nisz ekologicznych (Brzezicki 2013). Przy trwale wielopiętrowej, grupowo-kępowej lub przerębowej budowie, amplituda wahań zasobności w cyklu rozwojowym zmniejsza się, w drzewostanie występują zawsze drzewa dojrzałe a obraz lasu jest mało zmienny w czasie.

Siedliska i dobór składu gatunkowego

Niezależnie od funkcji ochronnych, dominującym typem siedliskowym w Krainie Karpackiej w reglu dolnym jest las górski, stanowiący 59,2% udziału powierzchniowego i las mieszany górski o udziale 10,8% (SPHL 2004). Są to bardzo żyzne siedliska i produkcyjna funkcja lasu powinna być realizowana na wysokim poziomie. Bór mieszany górski zajmuje 2,3% powierzchni.

Regiel dolny sięga w Karpatach do wysokości 1100–1150 m n.p.m. (Staszkiewicz, Witkowski 1976), a niekiedy do wysokości 1050 m n.p.m. (Matuszkiewicz 2001). W Zasadach hodowli lasu (2012) proponuje się dla siedliska lasu górskiego typy drzewostanu: Bk-Jd, Jd-Bk, Bk, Św-Jd i Jd. Na siedlisku lasu mieszanego górskiego będą to typy drzewostanu: Bk-Jd, Bk-Św, Św-Jd i Jd-Św. Większość propozycji to lasy wielogatunkowe. Wyjątkiem jest bukowy i jodłowy typ drzewostanu, tam jednak udział gatunków domieszkowych nie powinien być mniejszy niż 20–30%. Gatunkiem, którego udział powinien zyskiwać na znaczeniu jest jawor (Jaworski i in. 1995). Na siedliskach lasu górskiego wszystkie wymienione gatunki mogą osiągać bonitację I-II, na siedlisku lasu mieszanego górskiego bonitacja może być porównywalna ewentualnie o jedną klasę niższą.

Na borze mieszanym górskim zalecany jest świerkowy a w niższych położeniach Św-So typ drzewostanu. Aktualnie wątpliwości budzi możliwość prowadzenia świerkowego typu drzewostanu z wysokim 80% udziałem tego gatunku (jest to skład gatunkowy podawany jako przykładowy w Zasadach hodowli lasu z 2012). Biorąc pod uwagę stopień osłabienia a nawet zamierania tego gatunku, bezpieczny udział powinien być zdecydowanie mniejszy. Natomiast wartość techniczna surowca świerkowego zachęca do utrzymania wysokiego ok. 60% udziału tego gatunku na siedlisku boru mieszanego górskiego i uwzględnienia jako gatunku głównego (20–30%) na siedlisku lasu mieszanego górskiego, zwłaszcza na terenie Beskidu Śląskiego i Żywieckiego.

Gatunki lasotwórcze

Szczególne znaczenie w Krainie Karpackiej ma jodła zajmująca 21,6% powierzchni (na drugim miejscu znajduje się Kraina Małopolska z udziałem wynoszącym 3,2%). Jest to jednocześnie najbardziej produkcyjny gatunek naszej strefy klimatycznej (Szymkiewicz 2001). Znaczenie jodły potęgują jej wyjątkowe walory w kształtowaniu wodochronnej i glebochronnej funkcji lasu. Gatunek ten rozwija silny system korzeniowy z długo trwającą dominacją korzenia

palowego a później ukośnych (Jaworski 2011b). Cechą szczególną jest większa niż u innych gatunków zdolność czasowego przeżywania korzeni w warunkach strefy beztlenowej i przeraśnięcia warstw nieprzepuszczalnych co w konsekwencji umożliwia przenikanie wody opadowej do głębszych poziomów geologicznych. Warunkiem pełnienia tej funkcji jest trwałe występowanie w drzewostanie drzew dojrzałych, taką cechą posiadają lasy przerębrowe oraz prowadzone rębnią stopniową gniazdową udoskonaloną z bardzo długim okresem odnowienia. Z drugiej strony drzewostany z dominacją jodły na żyznych siedliskach charakteryzują się wyraźnym zahamowaniem procesów odnowieniowych (Paluch, Jastrzębski 2013). Natomiast dynamiczne odnawianie się jodły w drzewostanach mieszanych ze świerkiem i bukiem było sygnalizowane przez wielu autorów (cyt za: Paluch i Jastrzębski 2013). Aktualnie, metodami odnawiania jodły jest wykorzystanie rębni stopniowej gniazdowej udoskonalonej oraz przerębrowej. W tym drugim drzewostan powinien posiadać strukturę, przynajmniej, zbliżoną do przerębrowej.

W górnym pasie regla dolnego (powyżej 900 m) zmniejsza się udział jodły, nad którą biologiczną przewagę uzyskuje buk (większy udział i intensywne odnawianie) a świerk jest mniej narażony na choroby i szkodniki (Sikorska 1999). Buk preferuje zwietrzliny skalne z zawartością węglanu wapnia, przepuszczalne, przewiewne, niezbyt wilgotne. W warunkach stagnującej wody i oglejenia wykształca płytki system korzeniowy i jest podatny na wiatrowały. Pełną charakterystykę postępowań hodowlanych dedykowanych temu gatunkowi zamieszczono w opracowaniu Buk (Skrzyszewski 2012). Aktualnie jest to jeden z najbardziej ekspansywnych gatunków w lasach górskich gdyż, w tym momencie, sprzyjają mu zachodzące zmiany klimatyczne. Prognozy dotyczące modyfikacji składu gatunkowego w obliczu zmian klimatycznych wskazują jednak, że przy niedostatku opadów rola tego gatunku będzie się zmniejszać (Hanewinkel 2014) na korzyść dębów. Zachodzi pytanie czy nie należy, wyprzedzająco, wprowadzać dąb w niższych położeniach regla dolnego na siedliskach grądu górskiego. W przypadku buka dominującą metodą odnawiania jest zastosowanie rębni częściowej wielkopowierzchniowej z okresem odnowienia zwykle krótszym niż jedna klasa wieku. W lasach górskich cięciami częściowymi obejmuje się z reguły całe wydzielanie. W efekcie takiego postępowania, przy dobrym urodzaju nasion, uzyskuje się drzewostany jednogeneracyjne o wyrównanej wysokości. Taka budowa jest korzystna z pielęgnacyjnego punktu widzenia, gdyż buk ma skłonność do tworzenia rozpierzaczy a duże zwarcie i wyrównany pułap koron ogranicza rozwój koron na szerokość. Wadą tego postępowania może być ograniczenie zróżnicowania genetycznego następnego pokolenia lasu jeżeli obsiew nastąpi tylko z części drzew drzewostanu głównego. Stąd wydłużenie okresu odnowienia i wykorzystanie więcej niż jednego roku nasiennego daje możliwość uzyskania większego zróżnicowania wiekowego i genetycznego w obrębie wydzielenia. Drzewostany bukowe kwalifikowane jako tzw. negatywne nie powinny być odnawiane naturalnie ze względu na ryzyko obciążenia genetycznego wadami pokroju i innymi cechami np. skrętem włókien. W takich przypadkach pożądanym byłaby całkowita lub częściowa przebudowa genetyczna z wykorzystaniem wyników doświadczeń proveniencyjnych.

Z analizy dotychczasowych doświadczeń wynika, że buk wykazuje raczej zmienność eko-typową niż klonalną, a jego wzrost charakteryzuje silna interakcja genotypu ze środowiskiem. Wnioski te potwierdza jedno z największych przedsięwzięć badawczych z bukiem doświadczenie BkPL 92-95. W doświadczeniu uczestniczy 45 pochodzeń buka pomorskiego i górsko-wyżynnego z 3 stref klimatycznych o różnej długości okresu wegetacyjnego (I - 220, II - 215 do 205 dni i III - 195 dni) testowanych na 6 powierzchniach badawczych zlokalizowanych w zróżnicowanych warunkach klimatycznych w Nadleśnictwach: Choczew, Łobzów, Łopuchówko, Brzeziny, Bystrzyca Kłodzka oraz Krynica. Różnice we wzroście (wysokość, pierśnica) między potomstwem różnych drzewostanów dochodzą nawet do 50%. Stosując do odnowienia materiał sadzeniowy z najlepszych drzewostanów, można znacząco poprawić produktywność drzewostanów bukowych. Jest to spowodowane dużą specjalizacją pojedynczych drzew (genotypów) rosnących w różnych warunkach środowiskowych. Dlatego ze względu na występowanie u buka lokalnych ras, ukształtowanych w wyniku klimatu i gleby, nie zaleca się przenoszenia nasion

i sadzonek w odległe geograficzne lokalizacje. W terenach górskich należy uwzględniać strefy wysokościowe, a dopuszczalny transfer może odbywać się w zakresie $\pm 1^{\circ}\text{C}$. Najcenniejsza baza nasienna buka występuje aktualnie w 8 regionach matecznych leśnego materiału rozmnożeniowego w tym 4 na północy i 4 na południu Polski.

Bardzo ważnym gatunkiem iglastym w lasach górskich jest świerk. Surowiec świerkowy cieszy się szerokim zastosowaniem i dużym popytem. W Europie Środkowej świerk występuje licznie we wszystkich lasach górskich i wysokogórskich. Jest gatunkiem umiarkowanie cienioznośnym ale w gorszych warunkach siedliskowych i wraz z wiekiem jego światłożądność wyraźnie wzrasta. Posiada płaski system korzeniowy przenikający glebę na niewielką głębokość, z wyjątkiem pionowych korzeni kotwiczących. Jest gatunkiem wymagającym stabilnych warunków wilgotnościowych i wrażliwym na susze. Świerk jest szczególnie podatny na szkody od śniegu i wiatru, posiada również szereg szkodników owadzych o dużym potencjale gradacyjnym i patogenów grzybowych. Jego igliwie zakwasza wierzchnie warstwy gleby. Lite świerczyny negatywnie wpływają na jakość wód źródłanych (Małek i in. 2010). Klasyczne rębnie związane z odnowieniem świerczyny (zupełna i częściowa smugowa) będą tracić na znaczeniu na korzyść przebudowy tych drzewostanów oraz rębni stopniowych i przerebowej (Jaworski i Skrzyszewski 2012). Warunkiem będzie przygotowanie jednogieracyjnych świerczyn do przebudowy oraz cięć częściowych i gniazdowych przez poprawę ich odporności na szkody abiotyczne.

Ważnym zagadnieniem dotyczącym stabilności drzewostanów jest problem wpływu zmian klimatu na lokalnie dostosowane populacje. Szanse przetrwania będą miały te gatunki i populacje, które charakteryzuje szeroka tolerancja względem warunków siedliskowych, zarówno w układzie wysokościowym, jak i geograficznym (Skrzyszewska 2013). Dlatego bardzo ważnym staje się poznanie zmienności wewnątrzgatunkowej drzew leśnych, jako źródła potencjału adaptacyjnego do zmian klimatu i innych czynników ekologicznych (Alfaro i in. 2014). Poznanie tej zmienności pozwoli na przemyślane przemieszczanie leśnego materiału rozmnożeniowego, tj. stosowanie wspieranej migracji jako działania przeciwdziałającego negatywnym skutkom zmian klimatu.

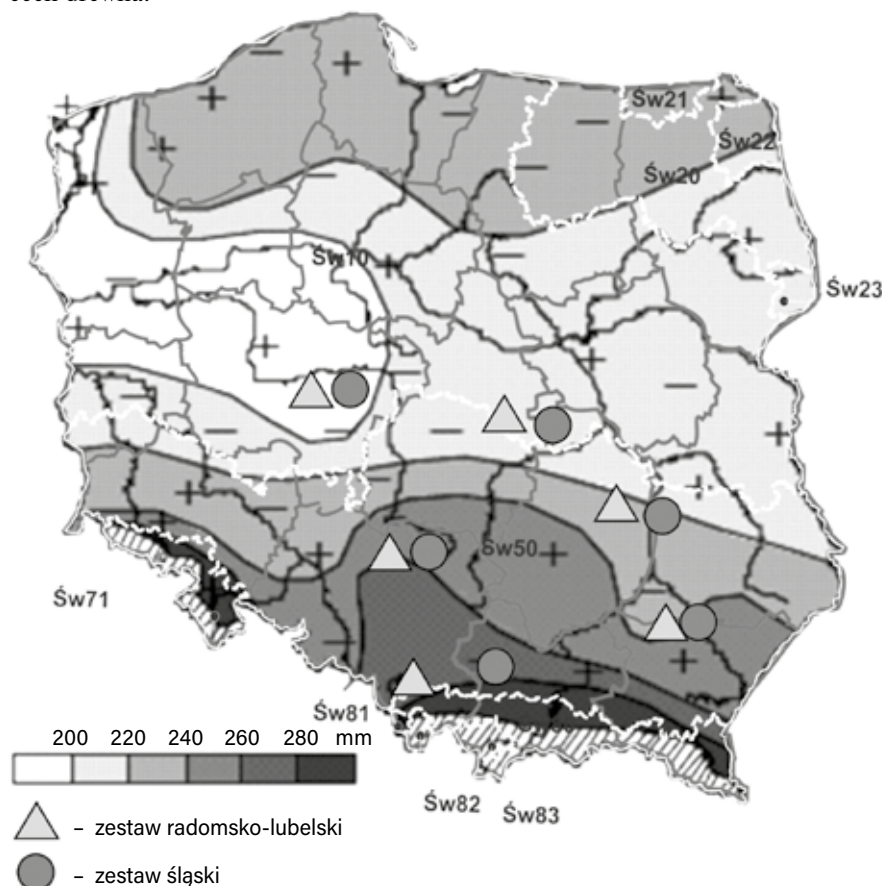
Aktualnie największe obawy budzi stabilność drzewostanów, a co za tym idzie możliwość wypełniania funkcji produkcyjnych i pozaprodukcyjnych przez świerk. Dramatycznym przykładem regresji tego cennego gatunku są lasy Beskidu Śląskiego i Żywieckiego.

W górach istotne jest dostosowanie określonych ekotypów do poszczególnych stref klimatycznych pasm górskich. Katastrofę ekologiczną świerka w Karpatach wywołała między innymi susza. Osłabione brakiem wody świerki stały się łatwą zdobyczą dla korników. Także częste wichury sprzyjały katastrofie.

Stwierdzono, że na przyrost świerka w warunkach Polski niekorzystny wpływ wywiera niedobór opadów w okresie wegetacyjnym zwłaszcza niskie opady czerwca i lipca, a także silne mrozy końca zimy i początku wiosny (Feliksik, Wilczyński 1998). Według Irrgang (2002a) w większości wypadków czynnikiem limitującym rozmieszczenie drzew w warunkach górskich jest rosnąca temperatura, a w warunkach nizinnych, decydujący wpływ będą miały stosunki wilgotnościowe, tj. ilość opadów (zwłaszcza w okresie wegetacyjnym) oraz wielkość transpiracji. W przypadku ocieplenia klimatu, gatunkiem który najbardziej ucierpi na terytorium Polski będzie właśnie świerk, którego udział w składzie gatunkowym i areal występowania będzie się zmniejszał. Prognozowane zmiany klimatu bardzo niekorzystnie będą wpływać na rozmieszczenie drzewostanów świerkowych, zwłaszcza na obszarach o średniej rocznej temperaturze ponad 7°C oraz poziomie opadów atmosferycznych poniżej 800 mm, ich egzystencja tam będzie bardzo silnie zagrożona (Heidelbauer 2004).

Istotnym uzupełnieniem badań nad zmiennością i wartością hodowlaną są populacyjne i rodowe powierzchnie ze świerkiem Programu Testowania Potomstwa (Skrzyszewska i in. 2017). Ich lokalizację, biorąc pod uwagę zasięg świerka pospolitego, czas trwania meteorologicznego okresu wegetacyjnego oraz średnie sezonowe sumy opadów atmosferycznych przedstawio-

no na rycinie 1. Celem nadrzędnym rozpoczętych badań jest ocena stabilności drzewostanów z udziałem świerka oraz postawiony cel hodowlany, który obejmuje – oszacowanie odporności na suszę, patogeny grzybowe i szkodniki owadzie, selekcję ze względu na fenologię kwitnienia – odporność przymrozkową świerka (lokalizacja upraw z uwzględnieniem różnic w wysokości n.p.m.), selekcję świerków o wąskich koronach, dostosowanych do wysokości miejsca wzrostu. W przyszłości – poprawa produkcyjności genotypów skorelowana z poprawą jakości wybranych cech drewna.



Rycina 1. Lokalizacja upraw testowych świerka w zależności od wielkości sumy opadów atmosferycznych w latach 1951–2010; objaśnienia: +/- tendencja dodatnia/ujemna, w kwadratach wartości istotne dla $\alpha = 0,01$

W etapie I, realizację którego rozpoczęto w latach 2017–2019 badaniami objęto zestaw świerka śląskiego (region testowania IV), a w etapie II (realizacja rozpoczęta w 2018–2020) zestaw świerka radomsko-lubelskiego (region testowania V).

Ze względu na młody wiek testowanego świerka na wyniki będziemy musieli jeszcze poczekać.

Znaczenie rębni stopniowej gniazdowej udoskonalonej

Zadania rębni stopniowej gniazdowej udoskonalonej polegają na kształtowaniu lasu wielogatunkowego o zróżnicowanej teksturze i strukturze wieku, który doskonale wypełnia rolę ochron-

na i krajobrazową. Wykorzystanie wielu lat nasiennych zwiększa zróżnicowanie genetyczne odnowienia. Rębnia stopniowa gniazdowa udoskonalona opiera się na zasadach (Jaworski 2011a): wychowywania (brak izolacji czasowej rodzajów cięć), pielęgnacji zapasu i ładu przestrzennego. Cechą wyróżniającą tego postępowania jest również elastyczność cięć oznaczająca dowolność doboru sposobu cięć (zupełne, częściowe, brzegowe, gniazdowe, przerębowe) odnowieniowych do lokalnych (skala wydzielenia) warunków siedliskowych oraz składu gatunkowego i struktury drzewostanu. Ład przestrzenny oznacza prowadzenie cięć (inicjowanie odnowienia) od granicy transportowej (np. grzbietu góry) czyli linii najbardziej odległej od drogi wywozowej (np. drogi dolinowej). Ideą tej zasady jest ograniczenie do minimum zrywki drewna przez drzewostan w którym występuje odnowienie. Możliwość realizacji tej zasady napotyka jednak na szereg ograniczeń. Podręcznikowa zasada inicjowania odnowienia w rębni stopniowej opiera się na przekonaniu, że czynnikiem minimum ograniczającym przeżywanie siewek do nalotu jest brak światła. Wyniki badań (Paluch 2005b, Paluch i Stępniewska 2012) sugerują, że inicjowanie odnowienia cięciami, w miejscach arbitralnie wybranych jako bezpieczne z punktu widzenia prac pozyskania, może skutkować zahamowaniem postępu odnowienia. Bezpieczniejszą strategią jest odsłanianie już istniejących odnowień co nie musi być zbieżne z planowanym porządkiem cięć. Sprawia to, że dominuje forma nieuporządkowana tej rębni a warunkiem ograniczenia szkód od pozyskania jest gęsta sieć szlaków zrywkowych (co 50–80 m) i dróg stokowych zapewniających odległość zrywki w granicach 100–200 m (Jaworski 2011a).

Idea pielęgnacji zapasu w rębni stopniowej gniazdowej udoskonalonej (i przerębowej) zasadniczo odróżnia te metody od pozostałych rębni złożonych. W rębniach częściowych i stopniowych schematycznych priorytetem jest odnowienie. Potrzeby świetlne odnowienia decydują o intensywności cięć rębnych a pielęgnacja zapasu jest działaniem drugoplanowym. W rębni stopniowej udoskonalonej (i przerębowej) dążymy do wykorzystania pełnego potencjału przyrostowego każdego drzewa w drzewostanie. Usuwamy te drzewa, dla których wartość 1 m^3 pozyskanego surowca będzie największa. Następuje to przy określonej pierśnicy nazywanej pierśnicą docelową. Drzew cieńszych nie powinno się usuwać tylko poczekać aż wartość ich sprzedaży osiągnie maksymalny możliwy pułap. Aby to postępowanie było efektywne pozostawione na pniu drzewa muszą dobrze przyrastać. Niezbędne jest indywidualne wyważenie tego celu gdyż ceną pielęgnacji zapasu będzie opóźnienie wzrostu odnowienia (późniejsze osiągnięcie dojrzałości). Ryzykowne byłoby doprowadzenie do zaniku odnowienia i oczekiwanie na jego powtórne pojawienie się w drzewostanie o zaawansowanym wieku potencjalnych nasienników. Pielęgnacja zapasu wydłuża okres odnowienia umożliwiając powstanie wielu generacji drzew i wykorzystanie wielu lat nasiennych. Przy długim okresie odnowienia (ponad 50 lat) postępowanie to może prowadzić do przemiany drzewostanów jednopiętrowych na grupowo i jednostkowo przerębowe, zależnie od gatunku.

Znaczenie rębni przerębowej

Las jednostkowo-przerębowy (charakterystyczny dla jedlin) cechuje się wszechgeneracyjną strukturą wieku, wielopiętrową budową ze zwarciem pionowym, oraz stopniowo zmniejszającą się frekwencją drzew w miarę przechodzenia od najcieńszych do najgrubszych stopni grubości. Trwałe utrzymanie takiej postaci lasu wymaga wykonywania cięć, przy czym najistotniejszą rolę odgrywają cięcia prowadzone w środkowej i górnej warstwie drzewostanu, które utrudniają wykształcenie zwartego pułapu koron oraz pozwalają na ciągłą rekrutację drzew z warstwy odnowienia (Schütz 2001). W naszych warunkach drzewostany przerębowe tworzy przede wszystkim jodła, rzadziej świerk czy buk (Jaworski 2000).

Przyrodnicze zalety struktury przerębowej, związane z dużą stabilnością i żywotnością drzew oraz dużym stopniem naturalności drzewostanów, zostały dawno rozpoznane (Schütz

2001). W ostatnich latach, szczególnie w krajach wysoko rozwiniętych charakteryzujących się wysokimi i stale rosnącymi kosztami osobowymi, zwraca się również uwagę na produkcyjno-ekonomiczne walory lasów o złożonej postaci, w których zapewnienie trwałości oraz wysokiej jakości produkcji jest możliwe przy stosunkowo niewielkiej liczbie drzew odnowienia oraz mniej pracochłonnych zabiegach pielęgnacyjnych (Knoke 1998, Mohr i Schori 1999, Hanewinkel 2001a i 2001b, Nord-Larsen et al. 2003). W tym kontekście opanowanie oraz dalsze doskonalenie metod hodowlanych pozwalających na kształtowanie takich drzewostanów wydaje się być szczególnie uzasadnione (Buongiorno 2001).

Lasy przerębowe wzrastające w tych samych warunkach siedliskowych ale kształtowane według różnych koncepcji hodowlanych będą istotnie różnić się strukturą pierśnic, wielkością zapasu, przyrostem miąższości oraz wartością produkcji (Schütz 1975).

Do głównych zalet gospodarstwa przerębowego zaliczyć należy.

1. Stabilność i odporność drzewostanów przeciwko rodzajowi czynnikom szkodliwym, zapewnienie trwałej osłony gleby przez drzewostan, co decyduje o wysokich walorach glebo- oraz wodochronnych takiego sposobu zagospodarowania. Utrzymanie wysokiej bioróżnorodności wynikające z występowania w drzewostanach o złożonej postaci bogactwa nisz ekologicznych. Duże walory estetyczne i krajobrazowe drzewostanów związane z ich naturalnym wyglądem i trwałą obecnością dojrzałych drzew.

2. Mniejsza koncentracja surowca (w jednorazowym cięciu pozyskuje się około 100 m³/ha) zabezpiecza w terenach górskich przed wystąpienia zjawisk erozyjnych oraz ogranicza ryzyko przeciążenia szlaków zrywkowych.

3. Rozproszenie ryzyka hodowlanego wynikające z występowania w obrębie małych powierzchni (wielkości 0,3–0,5 ha) drzew wszystkich faz rozwojowych oraz niewielkiej liczby odnowienia gwarantującej trwałość wielopiętrowej budowy drzewostanu. Rozproszenie ryzyka niepowodzenia przy pracach odnowieniowych lasu na bardzo długi okres czasu oraz płyty drzewostanów o małej powierzchni.

4. Biologiczną racjonalizację przejawiającą się mniejszą kosztocłonnością ekonomicznie nieatrakcyjnych zabiegów prowadzonych wśród drzew najmłodszych faz rozwojowych (podrost, żerdziowina, drągowina).

5. Korzystne oddziaływanie zwarcia pionowego na cechy jakościowe i biomorfologiczne drzew. Możliwość utrzymywania długich koron o delikatnym ugałżeniu pozwalającym z jednej strony na zachowanie wysokiej żywotności, a z drugiej na uzyskanie w przyszłości bezszęcnego surowca o równomiernym usłojeniu, gdyż okres wzmożonego przyrostu grubości następuje po okresie kształtowania cech jakościowych stąd największy przyrost odkłada się na bezszęcnym pniach.

6. Większa efektywność prac zrywkowych i pozyskaniowych wynikająca z większych wymiarów drzew. Większa rentowność w porównaniu z drzewostanami jedno- i kilkugeneracyjnymi, przy czym dysproporcja ta powiększa się tym bardziej im bardziej znaczący w ogólnym bilansie kosztów jest udział kosztów ponoszonych na odnowienia i cięcia pielęgnacyjne.

Do wad gospodarstwa przerębowego zaliczyć można:

1. Bezpośrednie zastosowanie cięć przerębowych jest możliwe w obiektach o budowie zbliżonej do przerębowej, w drzewostanach o prostszej postaci wymaga okresu przemiany. Wdrożenie rębni ciągłej wymaga okresowego zmniejszenia etatu pozyskania w drzewostanach w klasie odnowienia (ograniczenia rozmiaru cięć odslaniających i uprzążających), który jest rekompensowany przez większą intensywność cięć w drzewostanach średniowiekowych (związanych z prowadzeniem w nich przemiany).

2. Ograniczone możliwości wprowadzania gatunków światłolubnych.



Jan Kowalczyk



Marcin Koniecznyński

*Jan Kowalczyk
Marcin Koniecznyński
Instytut Badawczy Leśnictwa*

Wybór i wykorzystanie leśnej bazy nasiennej

Wybór, sposób zagospodarowania i prowadzenia szeroko pojętej bazy nasiennej, a następnie pozyskania z niej nasion do odnowień i zalesień w zasadniczy sposób wpływa na zróżnicowanie genetyczne oraz jakość i odporność zakładanych drzewostanów. W celu zapewnienia minimalnego poziomu zmienności genetycznej należy unikać zbioru nasion z pojedynczych drzew. Ich zbiór powinien być wykonywany z co najmniej 30-dziestu niespokrewnionych osobników. Plenność jest cechą dziedziczną. Wykluczając ze zbioru drzewa z małą liczbą nasion eliminujemy pewne genotypy, nieświadomie prowadząc selekcję w tym kierunku. Posiadanie i prowadzenie rejestrów bazy nasiennej jest niezwykle ważne. Dokumentacja pozwala na śledzenie losów potomstwa danej populacji lub osobnika. Obserwacja reakcji wzrostowej potomstwa pomaga wnioskować o przystosowaniu do warunków środowiska.

Dlaczego istnieje konieczność używania nasion znanego pochodzenia i jak definiujemy leśną bazę nasienną

Powszechnie wiadomo, iż istnieją dwa sposoby odnowienia lasu: naturalny i sztuczny. Przy odnowieniu naturalnym ingerencja człowieka jest siłą rzeczy ograniczona do popierania lub hamowania tego procesu i sprowadza się ona raczej do kontroli naturalnych procesów. Natomiast w odnowieniu sztucznym ingerencja człowieka w drzewostan jest ogromna. Przez wprowadzanie określonego materiału sadzeniowego, leśnicy wpływają na cechy przyszłego drzewostanu. Decydują o jego składzie gatunkowym, jakości, zasobności, zdrowotności i trwałości, czyli ogólnie mówiąc o wartości, odporności i jakości odnawianego sztucznie drzewostanu. W naszych lasach odnowienia sztuczne stanowią około 85% wszystkich odnowień. W skali kraju generuje to potrzebę produkcji ponad 500 mln sadzonek rocznie. Zaspokojenie tak ogromnych potrzeb może zapewnić tylko posiadanie odpowiednio dużej leśnej bazy nasiennej. Samo określenie „leśna baza nasienna” jest pojęciem potocznym, choć funkcjonuje w naszej rzeczywistości od wielu lat. Spróbujemy wyjaśnić, co kryje się pod tym określeniem – niejako zdefiniować leśną bazę nasienną.

W Europie, już ponad 200 lat temu zauważono wpływ pochodzenia nasion na jakość upraw, co w konsekwencji przekładało się na cechy powstających z nich drzewostanów. Ta ważna informacja dała podstawę do dalszych działań (Kocięcki 1970). Bazując na niej oraz korzystając z obserwacji, iż rosnące w naszym kraju od pokoleń drzewostany rodzime są dobrze przystosowane do zmiennych, lokalnych warunków klimatycznych i glebowych, leśnicy już w przedwojennej Polsce zaczęli wybierać najlepsze, rodzime drzewostany sosnowe do zbioru nasion (Tyszkiewicz 1951). Nie brano pod uwagę drzewostanów powstałych z nasion o nieznanym pochodzeniu – drzewostany te były wyraźnie gorsze pod względem jakościowym

i zdrowotnościowym od drzewostanów rodzimych. Działania te stały się podstawą do utworzenia i opisanie pewnej bazy, którą z czasem zaczęto określać jako leśna baza nasienna. Kontynuowano je po wojnie i znacznie rozszerzono ich zakres – włączając do bazy najlepsze drzewa oraz potomstwo drzew i drzewostanów. Aktualnie, w skład szeroko rozumianej leśnej bazy nasiennej można zaliczyć:

- wybierane, najlepsze, rodzime gospodarcze i wyłączone drzewostany nasienne, będące w odpowiednio zaawansowanym wieku.

- wybierane w tych drzewostanach najlepsze drzewa, tzw. drzewa mateczne (poprzednia nazwa: drzewa doborowe).

- zakładane plantacje nasienne (ze szczepów pozyskanych z drzew matecznych)

- zakładane plantacyjne uprawy nasienne (z nasion zebranych z drzew matecznych)

- drzewostany zachowawcze

- źródła nasion

- archiwa klonów

- bloki upraw pochodnych (z nasion zebranych w wyłączonych drzewostanach nasiennych i plantacjach nasiennych)

Całość działań związanych z tworzeniem i wykorzystaniem leśnej bazy nasiennej przez lata była regulowana przez wewnętrzne przepisy Lasów Państwowych. Do roku 2001 obowiązywało zarządzenie nr 7 naczelnego dyrektora LP w sprawie selekcji drzew leśnych na potrzeby nasiennictwa leśnego. Po wejściu Polski do Unii Europejskiej, wystąpiła potrzeba dostosowania przepisów lokalnych do wymogów UE. W 2001 r. opracowano Ustawę o LMR – leśnym materiale rozmnożeniowym. Stosownie też zaktualizowano przepisy dotyczące leśnej bazy nasiennej - zostały one ujęte w zarządzeniu nr 7A z kwietnia 2006 r. dyrektora generalnego LP i załączniku nr 1 w sprawie ochrony leśnych zasobów genowych na potrzeby nasiennictwa i hodowli drzew leśnych (Matras i Fonder 2006). Należy jednak zaznaczyć, że w Ustawie o LMR nie istnieje określenie „leśna baza nasienna”. Sprecyzowano w niej dwie inne definicje: LMR – leśny materiał rozmnożeniowy i LMP – leśny materiał podstawowy. W myśl Ustawy, za leśny materiał rozmnożeniowy – LMR uznajemy:

- a) jednostki nasienne – szyszki, owocostany, owoce i nasiona przeznaczone do produkcji materiału sadzeniowego,

- b) części roślin przeznaczone do produkcji materiału sadzeniowego,

- c) materiał sadzeniowy – rośliny wyhodowane z jednostek nasiennych, z części roślin lub rośliny z odnowienia naturalnego.

- d) Natomiast zgodnie z Ustawą, leśny materiał podstawowy – LMP służy do produkcji LMR i stanowią go:

- e) źródło nasion – drzewa rosnące na określonym obszarze, z których pobierane są nasiona,

- f) drzewostan – zespół drzew o zbliżonych cechach morfologicznych, rosnących w bezpośrednim sąsiedztwie i wzajemnie na siebie oddziałujących,

- g) plantacja nasienna – grupa wyselekcjonowanych klonów lub rodów, zagospodarowana lub izolowana w sposób zapobiegający zapyleniu ze źródeł zewnętrznych, prowadzona w celu uzyskania obfitych zbiorów łatwo pozyskiwanych nasion,

- h) drzewo mateczne – drzewo wykorzystywane do pozyskiwania leśnego materiału rozmnożeniowego poprzez kontrolowane lub niekontrolowane zapylenie określonego drzewa wykorzystywanego jako osobnik żeński pyłkiem jednego lub wielu drzew,

- i) klon – grupa osobników o jednakowym składzie genetycznym pozyskanych z jednego osobnika w drodze rozmnażania bezpłciowego,

- j) mieszanek klonów – grupa różnych, zidentyfikowanych klonów zmieszanych w określonych proporcjach.

Ustawa precyzuje wiele innych ważnych pojęć. Określa ród jako potomstwo drzew matecznych powstałe w drodze rozmnażania płciowego. Definiuje też pojęcie pochodzenia auto-

chtonicznego drzewostanu – na tej podstawie określa się rodzimność drzewostanów. Definicje te mają zastosowanie w praktyce – odpowiadają im pojęcia, czy też podziały istniejące w leśnej bazie nasiennej. Jednak Ustawa to tylko pewne zwężone wytyczne. Na przykład podana jest w niej tylko krótka definicja drzewostanu. Dopiero w praktyce drzewostany wybierane są i kwalifikowane do różnych kategorii, stąd w praktyce, czyli w leśnej bazie nasiennej istnieją gospodarcze drzewostany nasienne – GDN oraz wyłączone drzewostany nasienne – WDN. Także w Ustawie mowa jest jedynie o plantacji nasiennej, bez różnicy, czy pochodzi ona z klonów, czy z rodów. Natomiast w praktyce, w leśnej bazie nasiennej rozróżniamy: plantację nasienną – PN, powstałą z klonów drzew matecznych oraz plantacyjną uprawę nasienną – PUN, którą tworzą sadzonki wyhodowane z nasion zebranych z drzew matecznych (rody). Reasumując, Ustawa o LMR precyzuje ściśle pewne pojęcia i definicje. Natomiast określenie „leśna baza nasienne” jest pojęciem potocznym, znacznie szerszym, choć siłą rzeczy będącym w zgodzie z Ustawą.

W myśl Ustawy o LMR, całość wymienionego w niej leśnego materiału podstawowego to poszczególne rodzaje LMP. Zatem jeśli mówimy o źródle nasion, drzewostanie, plantacji nasiennej, drzewie/drzewach matecznych, klonie lub mieszance klonów, to wymieniamy właśnie kolejne rodzaje LMP. Z kolei LMR – leśny materiał rozmnożeniowy został zgodnie z Ustawą podzielony na cztery kategorie:

- I. ze zidentyfikowanego źródła;
- II. wyselekcjonowany;
- III. kwalifikowany;
- IV. przetestowany.

Każdej kategorii LMR przypisano rodzaj LMP, z którego można pozyskać lub wytworzyć dany LMR. Stąd wynika poniższy podział:

1. Kategoria I – „ze zidentyfikowanego źródła”
 - a) źródło nasion,
 - b) drzewostan.
2. Kategoria II – „wyselekcjonowana”
 - a) drzewostan.
3. Kategoria III – „kwalifikowana”
 - a) drzewa mateczne,
 - b) plantacje nasienne,
 - c) plantacyjne uprawy nasienne,
 - d) klony,
 - e) mieszanki klonów.
4. Kategoria IV – „przetestowana”
 - a) drzewostan,
 - b) drzewa mateczne,
 - c) plantacje nasienne,
 - d) plantacyjne uprawy nasienne,
 - e) klony,
 - f) mieszanki klonów.

Dodatkowo, w przepisach końcowych i przejściowych Ustawy podano, do których kategorii LMR mają zostać zakwalifikowane już istniejące w Lasach (w leśnej bazie nasiennej) obiekty. Zgodnie z tymi wskazaniem:

- 1) rodzaj LMP drzewostan – zarejestrowany w Lasach jako GDN – zakwalifikowano do kategorii I LMR
- 2) rodzaj LMP drzewostan – zarejestrowany w Lasach jako WDN lub uprawa pochodna – zakwalifikowano do kategorii II LMR

3) rodzaj LMP plantacja nasienna i drzewo mateczne – zarejestrowane w Lasach jako plantacje nasienne, plantacyjne uprawy nasienne i drzewa doborowe – zakwalifikowano do kategorii III LMR.

Cały podział, zarówno na rodzaje LMP, jak i kategorie LMR, dotyczy w myśl Ustawy tylko 48 gatunków drzew w niej wymienionych. Owszem, wśród nich są wszystkie nasze podstawowe gatunki lasotwórcze i wiele innych, ale np. brak wiązów, klonu polnego, jarzębu szwedzkiego i pospolitego.

Ustawa o LMR definiuje również pojęcia regionu nasiennego i regionalizacji nasiennej – choć to także dotyczy tylko tych wspomnianych 48 gatunków drzew. Co ważne, Ustawa zezwala na wykorzystanie danego LMR tylko w regionie jego pochodzenia. W praktyce oznacza to, że dany LMR, można użyć tylko w regionie nasiennym, w którym rośnie drzewostan, źródło nasion lub drzewo mateczne (rodzaje LMP), z którego zebrano lub wyprodukowano dany LMR. Dopiero, minister właściwy dla spraw środowiska ma oddzielnym rozporządzeniem określić zasady użycia LMR poza regionem jego pochodzenia – co, de facto miało miejsce. W 2015 r. minister środowiska wydał Rozporządzenie w sprawie wykorzystywania leśnego materiału rozmnożeniowego poza regionem pochodzenia. Niemniej rozporządzenie to dotyczy tylko i wyłącznie 9 podstawowych gatunków: brzozy brodawkowatej, buka zwyczajnego, dębów – bezszypułkowego i szypułkowego, jodły pospolitej, modrzewia europejskiego, olszy czarnej, sosny zwyczajnej i świerka pospolitego.

Leśna Baza Nasienna, jak już wspomniano, to pojęcie znane i używane, ale nie występujące w Ustawie o LMR. Obecnie całość leśnej bazy nasiennej utożsamiana jest z leśnym materiałem podstawowym – „LMP”. Ta nowa terminologia może być nieco myląca dla czytelnika przyzwyczajonego do klasycznego terminu. W wyborze, zagospodarowaniu i prowadzeniu leśnej bazy nasiennej celem nadrzędnym jest zapewnienie trwałości i poprawa produktywności oraz odporności ekosystemów leśnych. Praktycznie oznacza to gospodarkę polepszającą jakość i funkcjonalność lasu. Za realizację tych założeń odpowiada leśnik-hodowca. Cel hodowli lasu jest więc zwykle definiowany ogólnie, jako uzyskanie trwałych, produkcyjnych i dobrych jakościowo drzewostanów. Aby to było możliwe należy odpowiednio wybierać, zagospodarować i użytkować LMP. Będzie można wtedy pozyskać odpowiedni LMR do odtwarzania lasów i zalesiania nowych terenów. „Odpowiedni” w tym przypadku oznacza przede wszystkim materiał o dostatecznej dużej zmienności genetycznej oraz jakości, zapewniający uzyskanie zaplanowanego celu. Niezależnie od realizacji celu ogólnego, hodowcy przeważnie dążą do poprawy pewnych cech – np. produktywności lub zdrowotności, odporności. Chęć poprawienia jakiegoś parametru generuje potrzebę prowadzenia hodowli selekcyjnej, nastawionej na uzyskanie drzewostanów/drzew charakteryzujących się najwyższymi wartościami konkretnych cech.

Krajowy Rejestr LMP – dokumentacja leśnej bazy nasiennej

Ustawa o LMR wprowadziła obowiązek prowadzenia Krajowego Rejestru LMP. Rejestr podzielono na cztery części – I, II, III i IV – odpowiadające kategoriom LMR. Poniżej omówione zostały poszczególne rodzaje LMP, z uwzględnieniem przypisania ich do kategorii LMR oraz specyfika danego rodzaju LMP w odniesieniu do genetyki i selekcji drzew leśnych.

Obiekty w pierwszej części rejestru – LMR etykieta zielona

Z obiektów zarejestrowanych w części pierwszej LMP pozyskujemy LMR należący do kategorii pierwszej „ze zidentyfikowanego źródła”. Świadczenia pochodzenia oznaczane są etykietą o kolorze zielonym. W tej kategorii mamy źródła nasion, które wyznaczamy dla gatunków do-

mieszkowych. W naszym kraju nie można wyznaczać źródeł nasion dla gatunków głównych np. sosny, dębów, buka itp. Źródło nasion jest to w praktyce znana w terenie lokalizacja, w której rośnie grupa kilku, kilkunastu osobników (drzew lub krzewów) – z nich pozyskujemy nasiona (LMR). Pomimo, że trudno tu mówić o zagospodarowaniu takiego obiektu, należy zwracać uwagę przy pozyskiwaniu LMR, aby materiał nie był zbierany wyłącznie z jednego osobnika. Nasiona należy zbierać z jak największej liczby drzew, aby zapewnić minimalne zróżnicowanie genetyczne. Praktycznie jednak dla gatunków domieszkowych rzadkich, np. wiąz polny, zbiór wykonywany jest z dwóch, trzech obradzających osobników rosnących w danym miejscu. Z punktu widzenia zróżnicowania genetycznego LMR i trwałości przyszłych lasów nie jest to dobre. Takie potomstwo cechuje się niewielkim zróżnicowaniem genetycznym i może być bardziej podatne na choroby i trudniej dostosowywać się do niekorzystnych warunków środowiska. Dlatego w LP dla takich gatunków rozpoczęto tworzenie plantacji nasiennych (generatywnych – PUN lub wegetatywnych – PN), aby zapewnić jak najlepszy materiał do odnowień i zalesień. Z plantacji nasiennych łatwiej jest również pozyskać nasiona. Należy jednak zachować pewną rezerwę w przenoszeniu takiego materiału na obszar całego kraju.

Drugim typem obiektu rejestrowanym w części pierwszej rejestru są **gospodarcze drzewostany nasienne (GDN)**. Drzewostany te podlegają wyrębowi, a przy okazji zbierane są z nich nasiona. Są to obiekty, które w Polsce dostarczają najwięcej nasion. Często jednak, niektóre z nich stanowią tylko pewną rezerwę i nie zawsze zbierane są z nich nasiona przed ich wyrębem. Drzewostany te typuje komisja regionalna. Przy typowaniu zwraca się uwagę na wiek i jakość drzewostanu. Jakość i zdrowotność GDN-u powinna wyróżniać się na tle regionu. Różnie z tym bywa. Często wybiera się średnie drzewostany, bo innych nie ma. Taki drzewostan przed zbiorom nasion należy zagospodarować tak, aby poprawić, jak się da, jakość pozyskiwanego LMR. Jest to szczególnie istotne, bo z tej grupy pochodzi najwięcej nasion. Nasiona te mogą mieć korzystne lub niekorzystne cechy, w zależności od wcześniejszego postępowania hodowlanego. W praktyce sprowadza się to do cięć sanitarno-selekcyjnych wykonywanych minimum pięć lat przed planowanymi zrębami dla drzewostanów gatunków iglastych (sosna, świerk). W przypadku gatunków liściastych ciężkonasiennych cięcia takie należy wykonać wcześniej, przygotowując drzewostan do zbioru nasion z ziemi. W cięciach należy usunąć osobniki chore, słabe oraz takie, które posiadają cechy wybitnie niekorzystne dla hodowcy (np. skręt włókien, guzy).

Kluczowym zadaniem jest zbiór nasion w GDN. Należy starać się, aby nasiona zbierać w latach dobrego urodzaju (Chalupka 1997). Wtedy więcej drzew kwitnie i tym samym, większa ilość osobników bierze udział w produkcji nasion. Stąd też nasiona pozyskane w latach nasiennych są bardziej wartościowe. Powstaje pytanie: jak dużo osobników powinna liczyć próba przeznaczona do zbioru nasion, aby zawierała dużą część zróżnicowania genetycznego. Jedną z propozycji głosi, że należy zebrać taką próbę, w której z prawdopodobieństwem 0,95 znajdzie się co najmniej jedna kopia allelu o częstości większej niż $q=0,05$. Wynika to z funkcji opisującej zależność pomiędzy liczbą gamet, a częstością allelu (proporcją alleli) w próbkowanej populacji w stosunku do całej populacji. Wymaganie to teoretycznie spełnia próba 59 niespokrewnionych gamet. Dla gatunku kojarzącego się w sposób losowy oznacza to 30 niespokrewnionych osobników. Natomiast dla gatunku rozmnażającego się przez samozapłodnienie to 59 niespokrewnionych osobników. Często jako kompromis uwzględniający zmienność systemu kojarzenia przyjmuje się minimalną próbę 50 osobników niespokrewnionych. Liczba ta jest uznawana za wystarczającą do zachowania zmienności genetycznej na odpowiednim poziomie dla zapewnienia ciągłości procesów ewolucyjnych (Kowalczyk 2021). Zatem w latach słabego urodzaju należy szczególnie zwracać uwagę na liczbę drzew, z których zbieramy nasiona. Im ich liczba jest mniejsza, tym uboższą pulę genową reprezentują zebrane przez nas nasiona. Dodatkowo trzeba też pamiętać, aby nie wykluczać ze zbioru osobników mających mało nasion. Plenność jest cechą dziedziczną. Wykluczając ze zbioru drzewa o niewielkiej ilości nasion, eliminujemy pewne genotypy, nieświadomie prowadząc selekcję fenotypową w tym kierunku.

Natomiast świadomie stosujemy elementy selekcji fenotypowej w trakcie cięć sanitarno-selekcyjnych, o których wcześniej wspominaliśmy. W ich trakcie prowadzimy selekcję fenotypową negatywną, usuwając drzewa, które zdaniem leśnika-hodowcy mają cechy niepożądane. Z kolei fenotypowa selekcja pozytywna, polega na wytypowaniu w drzewostanie drzew korzystnych i popieraniu ich. Z doświadczeń leśników-praktyków wynika, że oznaczanie drzew tzw. docelowych dorodnych przynosi pozytywne efekty. Ułatwia prowadzenie takich drzewostanów i warto tę metodę stosować. Pomimo tego, że selekcja fenotypowa nie zawsze jest skorelowana z wartością genetyczną i nie ma dużej intensywności, to taka praktyka systematycznie powtarzana i prowadzona na dużą skalę z pewnością oddziałuje na strukturę genetyczną przyszłych lasów, które powstaną z zebranego w GDN-ach LMR.

Obiekty w drugiej części rejestru – LMR etykieta żółta

W drugiej części rejestru, w naszym kraju, rejestrowane są **wyłączone drzewostany nasienne (WDN)**. Z tej części rejestru pochodzi LMR tzw. „wyselekcjonowany”. W niektórych krajach UE do tej części należą również gospodarcze drzewostany nasienne – wtedy ta część podzielona jest na grupy A i B. W Polsce wyłączone drzewostany nasienne nie podlegają wyrębowi. Z założenia mają pozostać na gruncie do naturalnego rozpadu. W praktyce, u schyłku ich życia, gdy wydają jeszcze dostateczną ilość nasion, można przystąpić do użytkowania rębego. Warto wtedy wykorzystywać naturalne odnowienie w celu ich odtworzenia. Zgodę na takie użytkowanie wydaje odpowiednia „Komisja”. Dla WDN-ów projektuje się otulinę. Pełni ona funkcję buforu oddzielającego drzewostan od innych drzewostanów tego samego gatunku.

Drzewostany po wyborze podlegają cięciom selekcyjno-sanitarnym przygotowującym do zbioru nasion. Cięcia polegają na usunięciu drzew chorych i wadliwych o słabej jakości. Zwarcie należy rozluźnić, aby do koron swobodnie docierało światło i stymulowało kwitnienie i obradzanie. Przed rozpoczęciem pozyskiwania nasion konieczne jest też właściwe przygotowanie i zagospodarowanie drzewostanu tak, aby funkcja nasienna mogła być realizowana. Przykładem tego mogą być cięcia rozluźniające i prześwietlające, czy też usunięcie podrostów, w celu ułatwienia zbioru nasion na płachty w drzewostanach bukowych i dębowych. W przypadku drzewostanów sosny, świerka, jodły i pozostałych gatunków, dla których nie jest możliwy zbiór nasion z ziemi – nasiona zbiera się z drzew stojących. W takiej sytuacji zalecenie, aby zbioru dokonywać z 50 losowo rozmieszczonych drzew, jest tak samo aktualne, jak dla drzewostanów gospodarczych. W praktyce jest to jednak trudne do wykonania. Na przykład w drzewostanach brzoźowych często zbiera się nasiona ze ściętych gałęzi lub kilku ściętych drzew. Jest to dopuszczalne, ale tylko pod warunkami: nie osłabiania drzew przez wycinanie zbyt dużej części korony i niezbyt intensywnej redukcji liczby drzew w drzewostanie. W WDN-ach również należy pamiętać, aby preferować zbiór nasion w latach dobrego urodzaju.

Uprawy pochodne i bloki upraw pochodnych, zakładane z nasion pozyskanych w WDN-ach, mają na celu powielenie tych drzewostanów i utrwalenie ich cech w ekosystemach leśnych. W tym przypadku selekcja nie ogranicza się, jak ujęciu klasycznym, do wąskiej populacji hodowlanej, lecz obejmuje udoskonalanie drzewostanów gospodarczych. Uprawy pochodne zaleca się zakładać na siedlisku podobnym do tego, na którym wyrósł wyłączony drzewostan nasienny. Wszędzie, gdzie jest to możliwe (warunki siedliskowe, dostępność materiału sadzeniowego) zaleca się zakładanie wielogatunkowych upraw pochodnych. Skład gatunkowy tych upraw powinien być możliwie zbliżony do proponowanych w ZHL składów gatunkowych upraw. W przypadku uprawy pochodnej jednogatunkowej udział gatunku pochodnego nie może być mniejszy niż 50%. W uprawach dwugatunkowych udział gatunków pochodnych powinien wynosić po 40%, a w trzygatunkowych, po ok. 30%. Nie zaleca się zakładania upraw pochodnych z udziałem więcej niż trzech gatunków. W dokumentacji dla upraw wielogatunkowych, w opisie dla gatunku, podaje się powierzchnię całkowitą uprawy i powierzchnię zredukowaną dla gatunku.

Rejestracja pochodzenia w dokumentacji i prowadzenie kart drzewostanu i kart uprawy pochodnej jest niezwykle ważne. Umożliwia obserwację reakcji wzrostowej potomstwa w środowisku. Pomaga to wnioskować o przystosowaniu obserwowanej populacji do różnych warunków.

Obiekty w trzeciej części rejestru – LMR etykieta różowa

Do tej kategorii należą **drzewa mateczne i plantacje nasienne**. Drzewa wybierane są w celu zakładania plantacji nasiennych pierwszej generacji. Następnym powodem wyboru drzew matecznych jest włączenie ich do programu testowania potomstw. Obecnie nie ma innych powodów wybierania drzew matecznych. W rejestrach LP jest obecnie zarejestrowanych 11 219 drzew matecznych, z czego wciąż żyje blisko 8 000. Przy wyborze drzew matecznych należy zwrócić szczególną uwagę na oznaczenie gatunku. Jest to ważne szczególnie dla drzew, u których mogą występować mieszańce międzygatunkowe (np. modrzew, dęby, brzozy). Drzewa oznacza się trwale w terenie i nie podlegają one wyrębowi. Pozostawia się je wraz z otuliną o szerokości ok 40 m. w przypadku użytkowania drzewostanu. Drzewa objęte programem testowania, a tym samym należące do populacji hodowlanej dobrze jest zachować również w archiwach klonów.

Plantacje nasienne są istotnym elementem gospodarki leśnej. Znajdują swoje miejsce w wielofunkcyjnym leśnictwie, chociaż ich odbiór przez leśników jest różny. Wyróżniamy Plantacje Nasienne (PN) – zakładane z klonów drzew matecznych, z wegetatywnego mnożenia



Rycina 1. Drzewo mateczne wiązu szypułkowego, uznane w 2022 r, nr w Rejestrze IBL 11194 (fot. J. Kowalczyk)

przez szczepienie (lub uzyskane przy wykorzystaniu innych metod rozmnażania wegetatywnego) i Plantacyjne Uprawy Nasienne (PUN) – zakładane drogą rozmnażania generatywnego. W Polsce mamy zarejestrowanych w systemie informatycznym Lasów Państwowych 346 obiektów tego typu, dla 22 gatunków drzew leśnych. Przez cały czas obradzanía plantacja powinna być jak najlepiej izolowana. Trzeba mieć świadomość, że zapewnienie dobrej izolacji dla plantacji sosny w naszych warunkach jest bardzo trudne. Jak wykazały badania, najlepiej izolowane plantacje mają ograniczone zanieczyszczenie pyłkiem do 20% (EL-Kassaby, Rudin, i Yazdani 1989; Burczyk 1998; Gömöry, Bruchánik, i Longauer 2003; Burczyk i in. 2004). Plantację ulokowaną wewnątrz drzewostanu izoluje sam drzewostan. Gdy plantację zakłada się wśród pól, należy stworzyć dla niej sztuczną otulinę. Najskuteczniejsza jest otulina o następującej budowie: 3 lub 4 rzędy gatunku szybko rosnącego podbudowane krzewami. Ogrodzenie powinno być utrzymywane do końca istnienia plantacji. W terenach, gdzie występuje zwierzyna, dzięki i jelenie potrafią w relatywnie krótkim czasie wyrządzić duże szkody na plantacji po rozebraniu ogrodzenia.

Każda plantacja może obejmować potomstwo (szczepy lub sadzonki) drzew z jednego regionu pochodzenia lub grupy sąsiednich regionów, które zgodnie z zasadami regionalizacji nasiennej mogą korzystać ze wspólnej bazy nasiennej. W przypadku tworzenia zespołu plantacji nie mogą ze sobą sąsiadować plantacje tego samego gatunku, reprezentujące różne kompleksy lasów lub regiony. Według zasad przyjętych w Lasach Państwowych liczba potomstw w plantacji sosny zwyczajnej i świerka pospolitego, nie może być mniejsza niż 40. W plantacjach pozostałych gatunków za minimalną uznaje się liczbę 30 potomstw. Powierzchnia plantacji powinna wynikać z zapotrzebowania na nasiona, jednak nie zaleca się zakładać plantacji mniejszych niż 2 ha. Na zbyt małej plantacji, jeżeli nie jest dodatkowo zapyłana pyłkiem wcześniej zgromadzonym, mogą występować problemy z dostępnością pyłku (Funda 2012). Liczna klonów na plantacji wynika z jednej strony z chęci osiągnięcia zysku genetycznego, a z drugiej z potrzeby zapewnienia różnorodności. Jednakże, im większa różnorodność tym mniejszy zysk (Kowalczyk i Filipowicz 2007; Funda i in. 2009). Prawidłowość ta dotyczy klonów znanej wartości hodowlanej, która została potwierdzona w testach. W przypadku materiału o nieznanym wartości hodowlanej należy dążyć, aby liczba klonów w plantacji była jak największa, ze względu na większe możliwości krzyżowania się poszczególnych genotypów klonów lub rodów. Pomimo wykorzystania dużej liczby genotypów w plantacji, nie ma pewności, że wszystkie z nich będą uczestniczyły w produkcji nasion w równym stopniu.

Jak wykazały badania na plantacjach istnieją grupy genotypów często i obficie obradzające oraz grupy obradzające słabo lub w ogóle nie obradzające (Burczyk i in. 1997). Zdolność poszczególnych klonów do obradzanía i kwitnienia żeńskiego i męskiego dotychczas w Polsce była mało badana. Brak jest dostępnych informacji o fenologii kwitnienia i średniej zdolności obradzanía większości klonów. W przyszłości, na potrzeby produkcji nasion, warto pod tym względem charakteryzować genotypy i uzupełniać opis klonów. Aby rozwiązać problem z produkcją nasion stosowano zróżnicowane metody stymulacji kwitnienia. Poczynając od zmiany warunków mikroklimatycznych wzrostu w warunkach szklarniowych (podwyższona temperatura, susza glebowa, zmiana oświetlenia, deficyt składników pokarmowych, ograniczanie wzrostu i podtapianie korzeni), poprzez nawożenie mineralne, zabiegi mechaniczne (obraczkowanie, opaski uciskowe, podcinanie korzeni, przycinanie i przyginanie gałęzi), aż po podawanie regulatorów wzrostu (auksyn i giberelin). Zabiegi te były dość często stosowane naprzemiennie lub łącznie. Skuteczność metod stymulujących kwitnienie była bardzo zróżnicowana, w dużym stopniu uzależniona od gatunku i wieku drzewa oraz sposobu i czasu zastosowania zabiegu. Wyniki różnych metod stymulacji kwitnienia wskazują na możliwości poprawy intensywności i równomierności obradzanía klonów. Na przykładzie sosny zwyczajnej wykazano, że niektóre zabiegi (np. podawanie regulatorów wzrostu), zastosowane we właściwym czasie, mogą wpływać na zawiązywanie kwiatów zarówno żeńskich, jak i męskich. W przypadku braku obradzanía

lub trudności z obradzeniem należy obowiązkowo podjąć działania stymulujące. Mogą się one okazać bardzo skuteczne i wyeliminować problemy z brakiem kwitnienia.

Warto maksymalnie wykorzystać nasiona z istniejących plantacji nasiennych. Przy zbiorze LMR na plantacjach trzeba uwzględnić podstawowe czynniki obniżające genetyczną jakość nasion (nierównomierność kwitnienia, lata nasienne, szkody od owadów), dlatego zbiory nasion z drzewostanów i plantacji nasiennych powinno się wykonywać z, co najmniej 30–50 genotypów. Preferowany jest LMR pozyskiwany w latach dobrego kwitnienia. W przypadku dużych drzew rosnących w plantacjach nasiennych (nie ogławianych), w dolnej części korony jest więcej nasion pustych, natomiast w górnej części więcej nasion powstałych z zapylenia obcym pyłkiem pochodzącym z poza plantacji. Dlatego gospodarowanie na plantacjach nasiennych wymaga ciągłej uwagi, w miarę potrzeby przersedzania plantacji oraz aktywnego wdrażania programów ochrony przed szkodnikami nasion.

Obiekty w czwartej części rejestru – LMR etykieta niebieska

Jak dotychczas w Polsce nie ma wielu obiektów w tej części rejestru. Program testowania pozwala na rejestrację sporej liczby drzewostanów i drzew matecznych objętych testowaniem (jodły pospolitej, buka zwyczajnego, świerka pospolitego i sosny zwyczajnej). W najbliższym czasie zostaną one formalnie zarejestrowane. Ich wykorzystanie i zagospodarowanie nie powinno się różnić od obiektów LMP zarejestrowanych w kategorii drugiej lub trzeciej. Wymienione wcześniej specyficzne problemy dla drzewostanów nasiennych (LMR wyselekcjonowany) i plantacji nasiennych pierwszej generacji (LMR kwalifikowany) będą także dotyczyły obiektów z części czwartej rejestru i trzeba będzie je uwzględniać w prowadzeniu drzewostanów, plantacji i zbiorze nasion.



Szymon Jastrzębowski



Magdalena Janek



Adam Guziejko

*Szymon Jastrzębowski
Magdalena Janek
Adam Guziejko
Instytut Badawczy Leśnictwa*

Biologiczne i antropogeniczne czynniki kształtujące zmienność genetyczną nasion

W dotychczasowych rozważaniach na temat ochrony zasobów genowych, szczególnie omawiano zwykle zagrożenia ze strony czynników biotycznych (choroby grzybowe, owadzie szkodniki nasion). Rzadko, o ile w ogóle, podejmowano to zagadnienie w kontekście możliwości erozji zmienności genetycznej spowodowanej czynnikami innymi niż biotyczne, tj. wynikającymi ze sposobu zbioru, obróbki oraz przechowywania materiału rozmnożeniowego. W artykule przedstawiono ogólne informacje z zakresu genetyki populacyjnej oraz omówiono zagrożenia biologiczne i antropogeniczne, jakie mogą wpłynąć na zmienność genetyczną nasion od momentu ich zawiązywania się, dojrzewania i pozyskania, aż do chwili wysiania w szkółce leśnej lub przekazania do krótko- lub długoterminowego przechowywania.

Zmienność genetyczna i jej znaczenie dla populacji drzew leśnych

W świecie roślin wyższych nasiona są głównym przekąznikiem życia z pokolenia na pokolenie. Tylko zdrowe i w pełni żywotne nasiona mogą wydawać silne rośliny. Biologiczna wartość nasion zależy przede wszystkim od ich cech genetycznych. W leśnictwie nasiona i owoce są podstawowym źródłem rozmnażania (w sposób naturalny lub wspomagany przez człowieka) drzew i krzewów. Pozyskanie nasion odbywa się poprzez ich zbiór ze ściśle określonych drzew i drzewostanów (tzw. leśny materiał podstawowy – LMP). Postęp w nasiennictwie leśnym polega natomiast głównie na doskonaleniu technik zbioru, wyłuszczenia, oczyszczania i przechowywania nasion oraz na podnoszeniu ich wartości genetycznej. Na wszystkich tych etapach możliwe są jednak zmiany, które mogą w istotny (zamierzony lub nie) sposób wpłynąć na strukturę genetyczną przyszłych pokoleń lasu.

Zmienność genetyczna stała się przedmiotem badań naukowych pod koniec XIX wieku, głównie za przyczyną Francisca Galtona, który był również pionierem zastosowania statystyki w biologii. Poszczególne organizmy charakteryzują się określonym **genotypem** (konstrukcją genetyczną) oraz **fenotypem**, który uwiadamia się w cechach tych organizmów widocznych na zewnątrz. Istotnym składnikiem zmienności fenotypowej jest ich unikatowa konstrukcja genetyczna czyli **zmienność genetyczna**. Ponadto, na fenotyp istotny wpływ wywiera także środowisko. Fenotyp jest zatem wypadkową interakcji genotyp $\times$ środowisko. Natomiast na strukturę genetyczną populacji wpływa wiele czynników (sprzyjających lub niekorzystnych dla utrzyma-

nia zmienności genetycznej), takich jak: mutacje, dopływ nowych genów do istniejącej puli, fragmentacja populacji, dobór naturalny, dryf genetyczny czy rekombinacja. Mutacje powodują dziedziczne zmiany w informacji genetycznej i niosą ze sobą różne konsekwencje dla zdolności adaptacyjnych organizmu. Mutacje mogą bowiem być korzystne (zwiększające szanse przeżycia), niekorzystne (często letalne) lub neutralne (najczęściej na poziomie populacji). Można zatem uznać je za siłę napędową ewolucji. Inną siłą powodującą zwiększenie zmienności genetycznej jest rekombinacja, będąca konsekwencją niezależnej segregacji chromosomów i wymiany odcinków chromatyd w procesie *crossing-over* w mejozie oraz losowego łączenia się gamet u organizmów wyższych. Dzięki rekombinacji następuje przetasowanie materiału genetycznego i powstanie nowych, unikalnych genotypów. Mutacje w organizmach wyższych zachodzą jednak stosunkowo wolno, zatem dla zmienności genetycznej organizmów rozmnażających się płciowo, kluczowe znacznie ma rekombinacja. W lesie naturalnym funkcjonują także mechanizmy sprzyjające utrzymaniu zmienności genetycznej. Należą do nich między innymi krzyżowy system kojarzenia i przepływ genów. Wysoka częstość zapłodnień krzyżowych sprzyja ponadto **heterozygotyczności**, dzięki której osobniki i całe populacje mogą wykazywać dużą plastyczność, czyli zdolność do dostosowywania się do zmiennych warunków środowiskowych. U drzew leśnych zapłodnienie krzyżowe stanowi ponad 75% wszystkich kojarzeń, a u gatunków wiatropylnych przekracza nawet 90%.

W populacji zmienność genetyczna opisywana jest jako częstość występowania różnych alleli i genotypów w puli wszystkich tworzących ją osobników. Pozostaje zatem ona pod wpływem wspomnianych wcześniej naturalnych procesów ewolucyjnych, takich jak dobór naturalny, dryf genetyczny i przepływ genów (dyspersja). Dobór naturalny, poprzez zmianę częstości alleli wpływa na dostosowanie osobników tworzących populację. Dzieje się to stopniowo, z pokolenia na pokolenie. W zmianie częstości alleli pewną rolę odgrywa także przypadek. Takie losowe zmiany określane są jako **dryf genetyczny**. W efekcie jego działania utrwalane są lub eliminowane poszczególne allele, a poprzez gwałtowne zmniejszanie się liczby osobników dochodzi do wystąpienia **efektu „wąskiego gardła”** (ang. bottleneck), mogącego spowodować poważny spadek zmienności genetycznej populacji.

Przepływ genów u drzew leśnych odbywa się poprzez dwa procesy oddalone od siebie w cyklu życiowym osobnika, tj. poprzez dyspersję pyłku oraz dyspersję nasion. Intensywnemu przepływowi genów sprzyja intensywna produkcja pyłku. Powstanie pyłku poprzedzone jest podziałami mejotycznymi, dzięki którym możliwe jest powstanie męskich i żeńskich komórek rozrodczych. Drzewa leśne można pod tym względem podzielić na trzy typy: 1) rozpoczynające i kończące powstawanie komórek rozrodczych wiosną (np. jodła, jałowiec, sosna, świerk); 2) rozpoczynające podziały jesienią i kończące je wiosną (np. pyłek u modrzewia, daglezi, choiny i żywotnika); 3) rozpoczynające i kończące podziały jesienią (np. cis). Pewnym wyjątkiem od tej reguły jest brzoza, leszczyna i olsza, gdzie podziały mejotyczne zachodzą późnym latem. Czynniki środowiskowe, a zwłaszcza wpływ niskich i wysokich temperatur w trakcie podziałów mejotycznych, mogą w istotny sposób wpływać na zaburzenia w produkcji pyłku, a tym samym negatywnie oddziaływać na zmienność genetyczną nasion. Transfer genów za pomocą pyłku odgrywa znacznie większą rolę w przypadku drzew wiatropylnych niż owadopylnych. Z kolei przepływ genów za pośrednictwem nasion, ze względu na ograniczone możliwości dyspersji, w porównaniu z pyłkiem, uważany jest za mniej istotny, choć także bardzo ważny.

Częstość genotypów z pokolenia na pokolenie nie ulega zmianom tylko w populacjach, w których kojarzenie się par następuje całkowicie losowo. Oznacza to, że osobniki płci przeciwnych nie dobierają się przy kojarzeniu ani pod względem fenotypów, ani genotypów. Warunki takie spełniane są bardzo rzadko w populacjach rzeczywiście istniejących. Wpływa na to m.in. mniej lub bardziej świadome oddziaływanie człowieka na fenotypowy i genotypowy skład populacji, np. poprzez cięcia (np. trzebieże), różnice w przeżywalności osobników, ilości wytwarzanych kwiatów żeńskich i różnicowany udział osobników męskich w zapylaniu, jak również feno-

fazach kwitnienia, preferujące kojarzenie osobników wytwarzających w jednym czasie dojrzałe kwiaty męskie i żeńskie. Oddziaływanie wymienionych czynników powoduje, że w istniejących w rzeczywistości populacjach stosunki ilościowe homozygot i heterozygot w kolejnych pokoleniach określonej populacji będą różne. Zmienność genetyczna polega zatem na utrzymywaniu zróżnicowanej konstrukcji genetycznej osobników w populacji i służy do utrzymywania tej populacji w swego rodzaju równowadze ze środowiskiem.

Czynniki sprzyjające utrzymywaniu dużej zmienności genetycznej nasion

Nasiona są złożonymi tworam i roślinnymi. Są także produktem ewolucyjnego przystosowania się roślin do rozmnażania generatywnego. Dzięki trwającym przez pewien okres powiązaniom nasion z organizmem matecznym gromadzą się w nich znaczne ilości składników pokarmowych, umożliwiających wejście w pierwszy, autonomiczny okres życia nowego pokolenia. Do czynników sprzyjających utrzymywaniu dużej zmienności genetycznej należy zaliczyć długowieczność drzew leśnych. Stosunkowo późne wchodzenie w okres dojrzałości generatywnej sprawia, że są one bardziej odporne na działanie dryfu genetycznego. W związku z długim trwaniem pokoleń, w skład populacji wchodzi osobniki powstałe w różnych latach, a tym samym charakteryzujące się odmiennym składem genetycznym i różną wrażliwością na czynniki selekcyjne. Jest to z kolei bardzo korzystne z punktu widzenia zdolności do szybkiej adaptacji do zmieniających się warunków środowiska. Innym, endogennym, czynnikiem prowadzącym do zwiększenia różnorodności genetycznej potomstwa, jest zjawisko **metandrii** czyli opóźnionego wysypywania pyłku na tym samym osobniku. Dzięki wcześniejszemu rozwojowi kwiatów żeńskich wzrasta szansa na dotarcie do tych kwiatów, pyłku z innych drzew i maleje tym samym możliwość samozapylenia czyli **chowu wsobnego**, który najczęściej prowadzi do degeneracji genetycznej gatunku.

Innym podstawowym czynnikiem kształtującym długość życia nasion jest rodzaj i głębokość ich spoczynku. Na długość życia nasion istotnie wpływa tylko spoczynek głęboki (bezwzględny). Generalnie, im czynniki środowiska mają mniejszy wpływ na przerwanie tego typu spoczynku, tym dłuższy jest okres życia nasion.

Czynniki wpływające na utratę zmienności genetycznej nasion

Czynniki biologiczne

Właściwości biologiczne nasion zależą nie tylko od cech osobniczych drzew, ale również od wielu czynników środowiska, które wywierają wpływ na rozwój pyłku, przebieg zapyłania oraz zawiązywania się, wykształcania i dojrzewania nasion. Duży wpływ na procesy biochemiczne i fizjologiczne dojrzewających nasion i w następstwie na zmienność właściwości nasion wywierają warunki świetlne, termiczne i wilgotnościowe. Układ warunków atmosferycznych w tym okresie może wpływać na obniżenie żywotności nasion, powodując zmiany ich właściwości biologicznych, przejawiające się m.in. zmniejszoną grubością i konsystencją zarodka. W konsekwencji, prowadzić to może do utraty zapasów nasion w skali regionalnej lub nawet krajowej. Tego typu zjawiska miały miejsce np. w sezonie 1986/1987 i 1997/1998, kiedy stwierdzono znaczny udział nasion o zdolności kiełkowania poniżej 70%. W obu tych przypadkach stwierdzono, iż bezpośrednią przyczyną obniżonej żywotności były znacznie cieńsze zarodki, różniące się istotnie pod tym względem, od standardów krajowych dla nasion I klasy jakości.

Znaczny wpływ na obfitość kwitnienia wywiera wysokość drzew i wielkość ich koron. Według badań Messera, 80% ogólnej liczby szyszek w drzewostanie świerkowym, zawiązywanych jest na drzewach należących do I i II klasy Krafsta (stanowią one około 25% wszystkich drzew). Zdarza się także, iż niektóre drzewa, pomimo znacznych rozmiarów koron oraz dostępu światła,

nie kwitną przez wiele lat, a inne kwitną obficie każdego roku. W przypadku buka zwyczajnego, osobniki rosnące w określonych warunkach środowiska, nigdy nie kwitną i tym samym nie biorą udziału w wytwarzaniu nasion oraz nie wpływają na zróżnicowanie genetyczne potomstwa drzewostanu. Udział pewnej tylko liczby osobników rodzicielskich w ciągu życia populacji, może sprawić, że jej potomstwo będzie efektem chowu wsobnego. Z drugiej strony, docieranie pyłku (zwłaszcza w przypadku gatunków wiatropylnych) z zewnątrz populacji może wpływać zarówno pozytywnie (wzbogacając pulę genową) lub negatywnie (pyłek z drzewostanów charakteryzujących się np. złymi cechami jakościowymi). Jest to szczególnie istotne w przypadku populacji chronionych.

Nasiona wytwarzane nawet na tej samej roślinie mogą różnić się pod względem rozmiaru, kształtu lub koloru okrywy. Ta zmienność, nazywana **polimorfizmem nasion**, może być powiązana z żywotnością nasion i ich zdolnością kiełkowania. Cechy morfologiczne mogą ulegać zmianie pod wpływem warunków środowiska w jakich rośnie roślina mateczna. Na podstawie licznych badań odmian, klonów, genotypów, szczepów, linii wsobnych oraz kultuwarów, wykazano, że u wielu gatunków polimorfizm nasion jest cechą dziedziczną. Konsekwencje występowania polimorfizmu nasion mogą być także istotne dla powstawania nowego pokolenia siewek. Kształt i rozmiar nasion (w tym ich masa), mogą je różnicować pod względem czasu, dynamiki i całkowitej zdolności kiełkowania. Tym samym wyrosłe z takich nasion siewki, również będą cechować się różnymi rozmiarami, żywotnością i ogólną przeżywalnością, co wpłynie między innymi na ich możliwości konkurencyjne względem innych roślin wchodzących w skład zbiorowiska roślinnego.

Zmienność genetyczna nasion uwarunkowana jest przede wszystkim jakością łączących się gamet. Fizjologiczna i biochemiczna różnorodność ziaren pyłku trafiających na znamiona słupków, a także ich różna zdolność kiełkowania (stopień przenikania łagiewki pyłkowej do zalążków) w istotny sposób wpływa na jakość formujących się nasion. Na ogół im większą wybiórczością charakteryzują się woreczki zalążkowe, względem gamet męskich (pyłku), tym nasiona mają większą żywotność. Genetyczna zmienność nasion kształtowana jest także poprzez wzajemne proporcje masy poszczególnych tkanek w nasionach oraz ich niejednorodną aktywność. Spowodowane jest to z kolei różnorodnością kariologiczną tkanek nasiennych. Komórki zarodka posiadają podwójny zestaw chromosomów ($2n$; po $1n$ od każdego z rodziców), komórki bielma mają $3n$ chromosomów ($2n$ żeńskie i $1n$ męskie), natomiast łupina nasienna $2n$ (żeńskie). Na długość życia nasion, wpływa także stopień ich dojrzałości. Zagadnienie to jednak jest dość słabo poznane. Stwierdzono jednak, że nasiona sosny i świerka zebrane z szyszkami przed ich zdrewnieniem, szybciej wysychają niż nasiona dojrzałe, co powoduje ich szybsze zamieranie.

Starzenie się nasion

Procesowi starzenia podlegają wszystkie nasiona, zarówno w stanie spoczynku względnego jak i bezwzględnego. W miarę starzenia się nasion komórki embrionalne osi zarodkowej tracą stopniowo swój potencjał mitotyczny. Śmierć nawet części komórek może w tym przypadku prowadzić do utraty żywotności nasion. Zmiany destrukcyjne w obrębie jąder komórkowych w powietrznie suchych nasionach w trakcie przechowywania pojawiają się w początkowym okresie kiełkowania w postaci zmian strukturalnych chromosomów (tzw. **aberracji chromosomowych**). W nasionach przechowywanych przy dużej wilgotności powietrza zmiany degeneracyjne mogą dotyczyć nawet 15% dzielących się komórek. Nasiona takie umieszczone w warunkach sprzyjających kiełkowaniu są atakowane przez mikroorganizmy i giną. Procesy oksydacyjne i dysymilacyjne zachodzące w nasionach długo przechowywanych przy wilgotności krytycznej mogą doprowadzić do całkowitego zaniku zdolności kiełkowania. Zmiany destrukcyjne zachodzące w tkankach starzejących się nasion odbijają się negatywnie także na ich aktywności metabolicznej oraz na aktywności genomu i biosyntezie białek. W nasionach niezdolnych do kiełkowania

zostaje więc uszkodzony cały układ cytomembran, biosyntezy białek, aparat genetyczny jądra komórkowego, a wiele enzymów traci aktywność. Jednak natężenie i kierunek zmian destrukcyjnych zależą od warunków przechowywania i gatunku rośliny, z której pochodzą nasiona.

Czynniki antropogeniczne

Zmiany klimatu

Działalność człowieka w sposób niezamierzony i zamierzony wywołuje bardzo poważne konsekwencje w zmianach puli genowej populacji drzew leśnych. Do jednych z najważniejszych należą zmiany wywołane globalnym ociepleniem klimatu. Odnosnie produkcji nasion, zwiększone temperatury i dobrze nawodniona gleba stwarzają korzystne warunki dla wzrostu roślin, a tym samym kwitnieniu i produkcji nasion. Jednakże stres suszy może przekreślić wszelkie korzyści rosnących temperatur na produkcję nasion i doprowadzić do pogorszenia ich jakości. Z drugiej strony rosnąca depozycja azotu atmosferycznego, przy nieograniczonej wilgotności gleby, prowadzić może także do zwiększenia wzrostu roślin i produkcji nasion. Podobnie jest w przypadku wzrostu CO₂, aczkolwiek reakcja na ten czynnik jest wysoce zależna od gatunku. W wyższych położeniach górskich oraz wysokich szerokościach geograficznych, ocieplenie wczesną wiosną wydłuża co prawda długość bezśnieżnego okresu wegetacyjnego ale późne przymrozki wiosenne i/lub letnie susze, mogą prowadzić do zróżnicowania w kwitnieniu i owocowania. W strefie umiarkowanej nasiona wielu gatunków roślin posiadają spoczynek fizjologiczny, który może zostać przerwany przez chłodną stratyfikację w trakcie zimy. W ich przypadku, brak wystarczającej ilości chłodnych dni (z temp. 0–10°C) skutkować będzie kiełkowaniem w wyższych temperaturach na wiosnę, w porównaniu do tych, w których kiełkowałyby po przejściu pełnej stratyfikacji. Wiele z takich nasion nie przejdzie okresu stratyfikacji i może w ogóle nie wykiełkować, zmniejszając tym samym ogólną pulę genową danej populacji.

Bardzo duży wpływ na jakość nasion wywiera dostępność składników odżywczych, w tym makro i mikroelementów. Na ilość wykształconych nasion największy wpływ wywiera niedobór związków azotowych. Nasiona otrzymywane z takich roślin szybko tracą zdolność kiełkowania. Ujemny wpływ na jakość nasion wywiera także niedobór fosforu, potasu, wapnia i mikroelementów. Jednakże obserwowana obecnie zwiększająca się depozycja azotu atmosferycznego sprzyjająca gromadzeniu w nasionach dużych ilości białek, może jednocześnie pogorszyć ich zdolność przechowalniczą.

Zbiór nasion

Jakość nasion zależy także od sposobu zbioru nasion, typu ich uszkodzeń oraz zakażenia chorobami i porażenia szkodnikami. Do zmniejszenia zmienności może dojść także w momencie wyboru drzew do zbioru nasion. Subiektywny, oparty jedynie na fenotypie, wybór osobników najlepszych pod względem jakościowym i przyrostowym, prowadzić może do zwiększenia częstości niektórych alleli, kosztem innych (zwłaszcza alleli rzadkich). Jeszcze ważniejsza wydaje się kwestia zbioru nasion z odpowiedniej liczby drzew. Obecnie przyjmuje się, że do reprezentacji zmienności genetycznej populacji potrzebnych jest 150 drzew. W praktyce często przyjmuje się minimalną liczbę drzew tj. 50 osobników. Niedopuszczalny jest natomiast zbiór z pojedynczych osobników. W niektórych przypadkach, istnieje możliwość szybkiej weryfikacji poprawności zbioru. Sosna zwyczajna charakteryzuje się osobniczą zmiennością koloru okrywy nasiennej. Oznacza to, że cecha ta jest specyficzna dla poszczególnych drzew. Tym samym, dość łatwo stwierdzić czy dana partia nasion pochodzi z jednego czy z kilku drzew. Im większa zmienność tej cechy (barwa płowa, brązowa, czarna i różne warianty pośrednie) tym większe

prawdopodobieństwo, że reprezentują one większą zmienność genetyczną. Należy jednak pamiętać, że jest to jedynie cecha pomocnicza, gdyż generalnie w populacjach sosny zwyczajnej, tworzy się więcej nasion ciemnych (46–63%) niż jasnych (brązowych 28–37%; płowych 9–16%).

Kwestia wielkości populacji jest także niezwykle istotna w momencie, gdy podejmowane są działania zmierzające do ochrony zasobów genowych, niewielkich izolowanych populacji. Jeśli populacja ta składa się z osobników zbliżonych do siebie pod względem fenotypu, istnieje szansa, że są to homozygoty, a ich potomstwo będzie efektem krzyżowania wewnątrzpopulacyjnego, prowadzącego w tym wypadku do zwiększenia wsobności (zwykle efektywna liczba osobników biorących udział w zapylaniu jest znacznie mniejsza niż całkowita liczba osobników w populacji).

Wpływ na strukturę genetyczną młodego pokolenia mają także stosowane w leśnictwie zabiegi pielęgnacyjne i cięcia odnowieniowe (rębnie). Wszystkie te działania mają na celu poprawę jakości młodego pokolenia, co realizowane jest poprzez usuwanie części drzew gorszych jakościowo lub w różny sposób przeszkadzających we wzroście drzewom docelowym. Podobny cel przyświeca w trakcie wykonywania cięć w rębniach częściowych, gdzie w trakcie cięć przygotowawczych (lub w ostatnich trzebieżach) usuwa się osobniki, których udział w odnowieniu jest niepożądany. Wybór tych drzew jedynie w oparciu o cechy fenotypowe, może prowadzić do zwiększenia udziału homozygot w ogólnej puli genowej. Lokalnie zaadaptowane populacje często charakteryzują się znacznym udziałem homozygot ale w sytuacji postępujących zmian klimatu, istotna będzie możliwość szybkiej adaptacji drzew do nowych warunków środowiska. Taki stan rzeczy możliwy jest jedynie na drodze naturalnej selekcji lub wspomaganych przez człowieka działań, pod ogólną nazwą „wspomaganej migracji”. Jednakże, aby procesy ewolucyjne mogły zadziałać musi istnieć odpowiednio duża zmienność genetyczna populacji. W przeciwnym wypadku, przy zmieniających się gwałtownie warunkach życia, to co do tej pory dawało przewagę, może stać się przyczyną wyginięcia.

Procesy technologiczne

Na każdym z etapów pozyskania, tymczasowego przechowywania, czy magazynowania nasion istnieje ryzyko uszkodzenia nasion, a tym samym obniżenia ich jakości. Skutkować to może zmniejszeniem ich energii i zdolności kiełkowania, co w konsekwencji prowadzi do usunięcia części genotypów z puli genowej populacji. W przypadku wyluszczenia nasion gatunków iglastych należy bezwzględnie przestrzegać zakresów temperatur w jakich dochodzi do otwierania się szyszek (40–60°C). Na tym etapie pozbawienie nasion sosny zwyczajnej, woskowego nalotu również może skutkować obniżeniem zdolności kiełkowania (lub jej całkowitej utraty), a także brakiem możliwości przechowywania takich nasion. W trakcie przysposabiania nasion do siewu, możliwe są także błędy na etapie przeprowadzania procesu stratyfikacji nasion spoczynkowych. Jest to szczególnie widoczne w przypadku bukw. Niewłaściwie stratyfikowane nasiona mogą nie kiełkować po siewie lub przelegiwać do następnej wiosny, co naraża je na choroby grzybowe lub uszkodzenia przez inne szkodniki nasion. Ponadto, w trakcie przysposabiania bukw do siewu, w celu uruchomienia procesów enzymatycznych pozwalających na wzrost kielka, jest ona intensywnie nawilżana. Niestety jest to także bardzo korzystne dla wzrostu zarodników, przetrwalników i grzybní znajdujących się na powierzchni łupin i na liścieniach, co niejednokrotnie prowadzi do pleśnienia nasion i czasem bardzo dotkliwych strat w materiale rozmnożeniowym. Także nieodpowiednie warunki składowania np. w zbyt grubej warstwie lub nieprzepuszczających powietrza opakowaniach, ograniczających możliwość oddychania nasion, powodują u owoców wysoko uwilgotnionych (np. żółędzie, skrzydlaki klonu jaworu), zamieranie komórek zarodka lub przesuszenie liścieni. Stwarza to znakomite warunki do rozwoju grzybów pleśniowych z rodzaju *Penicillium*. Organizmy te czynią także wiele szkód w nasionach drzew iglastych. Mechaniczne uszkodzenia okryw nasiennych naruszają izolację

wewnętrzną nasiona od środowiska i skracają okres jego życia. Również warunki przechowywania nasion mogą u niektórych gatunków zwiększać lub zmniejszać przepuszczalność okryw nasiennych.

Przechowywanie długoterminowe i banki genów

Obrządzanie gatunków drzew leśnych ma charakter periodyczny, choć niejednokrotnie nieregularny. Fakt ten motywuje leśników do tworzenia rezerw nasiennych i właściwego przechowywania nasion. Przechowywanie nasion można podzielić na naukowo-doświadczalne (banki genów) i gospodarcze. Przechowalnictwo naukowo-doświadczalne może mieć na celu utrzymanie kolekcji nasiennej lub badania naukowe. Natomiast w przechowalnictwie gospodarczym można wyróżnić przechowywanie krótko- i długookresowe. Dla erozji zmienności genetycznej istotne znaczenie będzie miało głównie przechowywanie długookresowe.

Długość okresu żywotności nasion zależy od czynników wewnętrznych (genetycznych, strukturalnych i fizjologicznych) oraz czynników zewnętrznych (wilgotność, temperatura, oświetlenie). Najczęściej wpływ obu grup jest wzajemnie powiązany i warunkowany. Rozpiętość okresu życia nasion warunkowana jest jednak głównie czynnikami genetycznymi, ponieważ budowa nasion oraz ich właściwości biochemiczne i fizjologiczne są dziedziczne i typowe dla określonego gatunku. Najkrócej (kilka tygodni) żyją nasiona wierzby, topoli, osiki, klonu i wiązu. Nasiona gatunków iglastych oraz brzozy i jesionu charakteryzują się średnim okresem żywotności. Jednym z czynników o dużym znaczeniu dla żywotności nasion jest budowa okryw nasiennych oraz ich mechaniczne uszkodzenia. Im okrywy są mniej przepuszczalne dla wody i gazów, tym dłuższa jest żywotność nasion. Pod tym względem najlepiej przystosowane są nasiona twarde (np. robinia akacjowa), których okrywy niemal całkowicie izolują zarodek od wpływów środowiskowych. Dzięki temu nasiona te są w stanie przelegiwać w glebie przez bardzo długi czas (nawet do 100 lat). Jest to jednak ryzykowna strategia w sytuacji dynamicznie zmieniającego się środowiska, gdyż zawarta w nasionach informacja genetyczna może być niewystarczająca do przystosowania się do warunków całkowicie odmiennych od warunków, w których te nasiona powstawały. W przechowalnictwie nasion uważa się nasiona skrobiowe jako nasiona o dłuższym okresie życia w porównaniu do nasion białkowych czy oleistych. Taki podział nie jest do końca prawidłowy. Co prawda przeważająca ilość substancji zapasowych danego rodzaju wpływa na długość przechowywania ale w praktyce długość okresu żywotności zależy głównie od właściwości gatunkowych. Optymalne warunki długoterminowego przechowywania nasion większości gatunków drzew leśnych to: niska zawartość wody (5–10%) oraz obniżona temperatura (ok. 0°C). Nasiona buka zwyczajnego, o początkowej zdolności kiełkowania powyżej 90%, poduszane do 9–10% wilgotności, podczas przechowywania w szczelnie zamkniętych pojemnikach zachowują niezmienną zdolność kiełkowania przez pierwsze dwie zimy w temperaturze 3°C lub przez trzy zimy w temperaturze -10°C. Niska zawartość wody w nasionach pozwala na przedłużenie okresu życia nasion w niskich temperaturach (-4 do -5°C). Duże wahania temperatur, podobnie jak niewielkie nawet wahania wilgotności, obniżają żywotność nasion.

Śród czynników zewnętrznych warunkujących długość okresu życia przechowywanych nasion wymienić należy: zawartość wody w nasionach, wilgotność atmosfery, temperatura, światło, wymiana gazów, stopień zakażenia mikroflorą i mikrofauną. Żywotność nasion przeznaczonych do przechowywania zależy także od stanu fizjologicznego roślin macierzystych, warunków klimatycznych w jakich dojrzewają nasiona oraz od wielkości uszkodzeń podczas zbioru. Nie bez wpływu jest także wyjściowa żywotność nasion. Te mające obniżoną żywotność przed przechowywaniem, tracą ją znacznie szybciej w trakcie przechowywania niż nasiona tego samego gatunku, charakteryzujące się wysoką żywotnością określoną tuż po zbiorze. W praktyce (głównie w krajach anglosaskich), stosowana jest dość prosta zasada (zwana zasadą Jamesa), polegająca na tym, że suma temperatury przechowywania (w stopniach Fahrenheita) i wilgotności powie-

trza (w %) nie powinna przekraczać 100. Tym samym, jeśli wilgotność powietrza w przechowalni wynosi 50%, temperatura nie powinna przekraczać 50°F (10°C). Inną często stosowaną zasadą jest zasada Harringtona, która mówi, że długość okresu przechowywania będzie się podwajać przy każdym obniżeniu temperatury o 10°F (5,6°C) i każdorazowym obniżeniu zawartości wody w nasionach o 1%. Zasada ta „działa” w zakresie temperatur od 0 do 40°C i wilgotności nasion w zakresie od 5 do 14%. Istnieją także matematyczne modele pozwalające na precyzyjne określanie relacji pomiędzy temperaturą i wilgotnością a długowiecznością nasion w warunkach długoterminowego przechowywania (np. Seed Viability Equation).

Podczas przechowywania pożądane zatem jest utrzymywanie nasion w optymalnych warunkach. Jest to szczególnie istotne w przypadku tworzenia banków genów *ex situ*. Zasoby genowe są tracone między innymi w wyniku fragmentacji i industrializacji środowiska. Możliwość utraty potencjalnie wartościowych genów, które mogłyby być wykorzystane do ulepszania genetycznego roślin w przyszłości (szczególnie w odniesieniu do odporności na szkodniki, choroby czy stres środowiskowy np. suszę) stała się przyczynkiem do aranżowania, w różnych częściach świata, banków nasion (genów). Według rygorystycznie opracowanych protokołów postępowania z przechowywanymi tam próbkami nasion, zasoby genowe muszą być sukcesywnie oceniane pod względem jakości i możliwości dalszego przechowywania. W tym celu tworzy się próbki laboratoryjne (robocze), które pozwalają na dokonywanie analiz bez sięgania do głównego zapasu. Aby zachować jak największą zmienność genetyczną i uniknąć dryfu genetycznego, w wielu bankach genów stosuje się zasadę, że gdy żywotność nasion spada poniżej 85% należy dokonać wymiany zasobów. Wymaga to tym samym corocznego odnawiania próbek. Jeśli duży bank genów zawiera 500 000 rekordów, a próbka nasion może przetrwać 50 lat w optymalnych warunkach, zanim będzie wymagała regeneracji (wiele nie osiąga tego poziomu), to co najmniej 10 000 próbek musi być regenerowanych każdego roku. Podczas odtwarzania zasobów także może wystąpić dryf genetyczny, ponieważ gatunki prawdopodobnie nie będą odtwarzane w ich rodzimym środowisku a presja selekcyjna będzie inna. Dlatego też ważne jest, aby zidentyfikować warunki, które pozwolą wydłużyć żywotność nasion podczas przechowywania, aby zmniejszyć częstotliwość pobierania próbek potrzebnych do monitorowania żywotności oraz ograniczyć liczbę cykli regeneracyjnych.

Podsumowanie

W czasach gwałtownych zmian środowiska, powodowanych w głównej mierze przez działalność człowieka, zachowanie jak największej części bioróżnorodności i związanego z nią bogactwa genetycznego, jest najważniejszym wyzwaniem ludzkości. W przypadku roślin wyższych pula genowa przenoszona jest w czasie i przestrzeni za pomocą nasion. W warunkach naturalnych, dyspersja pyłku i nasion prowadzi do mieszania się informacji genetycznej, a dzięki selekcji naturalnej możliwe jest stopniowe adaptowanie się organizmów do warunków wzrostu. Działalność człowieka, w tym gospodarka leśna, może wpływać na naturalne procesy ewolucyjne. Świadomość istnienia zagrożeń zawężania puli genowej na różnych etapach postępowania z nasionami i tym samym osłabienia potencjału adaptacyjnego przyszłych pokoleń lasu, stwarza możliwość przeciwdziałania tym niekorzystnym zjawiskom. Dbłość o zachowanie bogactwa genetycznego i wysoką jakość materiału rozmnożeniowego jest istotnym elementem ochrony leśnych zasobów genowych i z całą pewnością przyczyni się do zachowania trwałości naszych lasów.



Włodzimierz Buraczyk



Henryk Szeligowski



Agata Konecka

**Włodzimierz Buraczyk
Henryk Szeligowski
Agata Konecka**

Szkoła Główna Gospodarstwa Wiejskiego w Warszawie

Wpływ sposobu produkcji sadzonek w szkółkach gruntowych na zmienność genetyczną i jakość upraw

Brak możliwości lokalizacji w strukturach genomu genów odpowiedzialnych za cechy drzew, nie pozwala na pełne wyjaśnienie wielu zjawisk naturalnych i procesów gospodarczych zachodzących w lasach, w tym też określenia wpływu sposobu produkcji sadzonek w szkółkach gruntowych na zmienność genetyczną i jakość upraw. Obecne możliwości określenia tylko zróżnicowania alleli także nie dają możliwości oceny wpływu zabiegów hodowlanych na cechy odpornościowe i przyrostowe. Jednak korzystając z dotychczas zdobytej wiedzy o lesie, można przeprowadzić szczegółową analizę wpływu najważniejszych szkółkarskich czynności technologicznych na charakter i kierunek genetycznej selekcji materiału sadzeniowego w odniesieniu do analogicznych procesów zachodzących w miejscach powstawania odnowień naturalnych drzew leśnych. Selekcja drzew jest tym czynnikiem, który w największym stopniu i najkrótszym okresie może zmienić strukturę ilościową i jakościową puli genowej kolejnego pokolenia drzewostanów.

Podstawą stabilności ekosystemów leśnych są duże i zróżnicowane pule genetyczne gatunków je tworzących. Bogactwo to można określić na podstawie frekwencji różnych wariantów alleli poszczególnych genów tworzących łańcuch DNA (Neale, Ingvarsson 2008, Wójcikiewicz B. i in. 2016). Obecnie jeszcze nie da się powiązać zmienności alleli z cechami drzew i drzewostanów, ale od dawna już wiadomo, że zmienność genetyczna populacji drzew leśnych została ukształtowana głównie na drodze szeroko rozumianej selekcji naturalnej oraz mutacji. Ingerencja człowieka w ekosystemy leśne wprowadziła kolejne źródło zmienności, jakim jest selekcja sztuczna.

Wpływ selekcji sztucznej na strukturę przyszłych drzewostanów dotychczas nie jest jednoznacznie określony. Problem ten w Polsce poruszył już w 2003 roku Sabor, natomiast w ostatnich latach Konecka (2018) wzbogaciła to o wyniki badań molekularnych nad zmiennością alleli między sadzonkami wyprodukowanymi w szkółkach tradycyjnych i kontenerowych w odniesieniu do drzewostanu macierzystego. Z tych informacji wynika, że ingerencja człowieka poprzez wybór osobników na etapie (poziomie) nasion, sadzonek, a później w ramach czyszczeń i trzebieży może mieć wpływ na strukturę genetyczną przyszłych pokoleń drzew. Ogromnym wyzwaniem pozostaje też porównanie selekcji sztucznej z naturalną. Zgodnie z licznymi

informacjami (Pszczółkowska i in. 2017), selekcja sztuczna może prowadzić do zubożenia puli genetycznej drzewostanów powstałych z sztucznego odnowienia i tym samym osłabić ich odporność na czynniki zewnętrzne. Natomiast selekcja naturalna najczęściej charakteryzuje się bardzo dużą ostrością, co prowadzi do ukształtowania potomstwa bardziej odpornego na działające na nie czynniki zewnętrzne. Długowieczność drzew może jednak komplikować skuteczność efektów takiej selekcji, ponieważ na kolejne pokolenia mogą działać zupełnie inne czynniki niż te, które kształtowały pokolenie mateczne. Nasilenie obecnych zmian klimatycznych może być właśnie tym czynnikiem, który będzie wywierał inną presję na kolejne pokolenia drzew w porównaniu z aktualnymi drzewostanami.

Dlatego z punktu widzenia genetyki, najważniejszym czynnikiem, który w przyszłości będzie kształtować stabilność i zdolności adaptacyjne przyszłych lasów, pozostaje bogata i mocno zróżnicowana pula genetyczna populacji. Bogactwo i zróżnicowanie dotychczas oceniane na podstawie frekwencji różnych alleli, można też uzupełnić szczegółową analizą selekcji sztucznej realizowanej w kolejnych etapach hodowli lasu. Przydatnym do tego może być analiza nasilenia selekcji sztucznej wynikającej z stosowanych technologii gospodarczych, np. w szkółkarstwie leśnym i odniesienie do analogicznych procesów zachodzących w odnowieniach naturalnych drzew leśnych.

Roczna produkcja sadzonek drzew i krzewów w Lasach Państwowych wynosi około 800 mln sztuk, z czego około 80% jest produkowanych w szkółkach gruntowych (dane źródłowe LP 2020). Dane te wskazują na dominującą rolę produkcji w szkółkach gruntowych sadzonek z odkrytym systemem korzeniowym. W porównaniu z produkcją w warunkach kontrolowanych, szkółki gruntowe zapewniają warunki wzrostu w pewnym stopniu zbliżone do naturalnych, wzorcem których mogą być miejsca powstawania odnowień naturalnych drzew leśnych.

W odnowieniach naturalnych obserwuje się bardzo ostrą selekcję osobniczą, czego skutkiem jest zysk genetyczny nowego pokolenia wyrażony głównie cechami odpornościowymi w stosunku do drzewostanów matecznych. Ten proces może mieć ogromne znaczenie w świetle zachodzących zmian klimatycznych ukierunkowanych na znaczne ocieplenie.

W szkółkach gruntowych ostrość selekcji można określić wydajnością siewek z nasion, która wykazuje bardzo duże zróżnicowanie między gatunkami. Przeżywalność (wydajność) połowa może wahać się od kilku procent w przypadku takich gatunków jak brzoza, olsza, osika do 90% w przypadku dębów i buka (Gunia 1978). Oznacza to, że z wysianych 100 nasion w warunkach szkółki gruntowej, w zależności od gatunku może powstać od kilku do 90 jednorocznych siewek. W pełnym cyklu produkcji szkółkarskiej można wyróżnić kilka etapów selekcji.

Pierwszy jest związany z budową anatomiczną oraz właściwościami biochemicznymi nasion. W praktyce szkółkarskiej oznacza to brak możliwości kiełkowania wywołany wadami nasion, takimi np. jak brak zarodka. Nasiona gatunków iglastych mogą mieć słabo wykształcone prąbielmo lub u liściastych może być zaburzony rozwój części liścieniowych. Wszystkie takie wady można określić mianem wad budowy anatomicznej nasion. Przyczyną braku lub zaburzenia procesu kiełkowania mogą też być wady natury biochemicznej. Proces kiełkowania jest sterowany przez hormony roślinne, zaburzenia których mogą być bezpośrednią przyczyną, tego, że nasiono nie wykielekuje. Procesy biochemiczne jak i budowa anatomiczna w dużym stopniu może być uwarunkowana genetycznie i bezpośrednio powiązana z określoną populacją lub rodem. Zatem można przyjąć, że zaburzenia budowy i składu biochemicznego nasion jest pierwszą fazą selekcji uwarunkowaną genetycznie.

Druga faza selekcji w produkcji sadzonek w szkółkach gruntowych przebiega od momentu rozpoczęcia procesu kiełkowania do fazy pojawienia się siewek. Jest to okres kiedy zarodek wydobywa się z okryw nasiennych i rozpoczyna się wzrost i rozwój rośliny. W tym czasie młoda siewka korzysta wyłącznie z materiałów pokarmowych zgromadzonych w nasionach i jest narażona na działanie patogenów. Szczególnie w odniesieniu do gatunków podatnych na zgorzel grzybową, w produkcji szkółkarskiej mówi się o zgorzeli przedwschodowej. W tym okresie grzy-

by zgorzelowe mogą spowodować spustoszenie wschodów i dlatego powszechnie są stosowane opryski fungicydami przeciwko zgorzeli przedwschodowej.

Zabieg ten w istotny sposób zmienia przebieg selekcji młodego pokolenia drzew w szkółkach gruntowych. W procesie produkcji szkółkarskiej, właśnie na tym etapie po raz pierwszy uwiadacznią się ograniczenie selekcji genetycznej w porównaniu z analogicznymi procesami zachodzącymi w warunkach odnowień naturalnych. Literatura naukowa z tego zakresu nie wyjaśnia omawianych zjawisk, a szczególnie zmienności genetycznej w fazie tzw. zgorzeli przedwschodowej. Można sądzić, że w odnowieniach naturalnych szanse pokonania zgorzeli przedwschodowej mają osobniki posiadające bardzo silne mechanizmy obronne przed grzybami zgorzelowymi. Zastosowanie fungicydów przeciwzgorzelowych zwiększa przeżycie także osobników mało odpornych na zgorzele, co można uznać za zjawisko mało korzystne z punktu widzenia strategii przetrwania gatunku, ale bardzo pozytywne w zwiększeniu wydajności produkcji szkółkarskiej. Przetrwanie osobników mało odpornych lub nie odpornych na zgorzel przekazuje te uwarunkowania następnemu pokoleniu drzew, ale na obecnym etapie badania genetyczne nie są w stanie zweryfikować tego stwierdzenia.

Walka ze zgorzelą w szkółkach gruntowych trwa do około czwartego tygodnia życia siewek, licząc od momentu ich wschodu. Dlatego opisane relacje między siewkami a grzybami zgorzelowymi zachodzą do momentu, gdy siewki przejdą na pełną fotosyntezę i tym samym uniezależnią się od zapasów zgromadzonych w nasionach. Zgodnie z literaturą naukową (Mańka 2005) siewki w czwartym tygodniu życia wchodzą w symbiozę z grzybami mikoryzowymi, które chronią je przed patogenami glebowymi. Jest to kolejny okres życia materiału siewnego, w którym stosowane opryski fungicydami w szkółkach gruntowych znacząco ograniczają ostrość selekcji w porównaniu z tym, co zachodzi w odnowieniach naturalnych.

Zatem można przyjąć, że sadzonki wyprodukowane w technologii szkółek gruntowych nie są poddane pełnej selekcji ukierunkowanej na odporność na grzyby zgorzelowe. W odnowieniach naturalnych procesy te mogą zachodzić bez ingerencji chemicznymi środkami ochrony roślin. W sytuacji, gdy w szkółkach gruntowych można dokładnie określić zagęszczenie siewek pochodzących z siewu sztucznego, tak w odnowieniach naturalnych proces ten jest bardziej złożony. Bardzo często odnowienie naturalne powstaje w okresie kilku lub kilkunastu kolejnych lat. Proces kiełkowania nasion i dynamikę zmian liczebności siewek w pierwszym roku ich życia jest bardzo trudno prześledzić i dlatego zagadnienie to nie jest poparte szczegółowymi badaniami naukowymi.

Pierwszy rok produkcji w szkółkach gruntowych bezwzględnie jest związany z ostrą konkurencją wzrostową między siewkami tego samego gatunku. Podobne zjawisko zachodzi też w odnowieniach naturalnych, ale w konkurencji często uczestniczą też inne gatunki drzew oraz bogaty zestaw roślin zielnych. Różnice te wskazują na ostrzejszą selekcję konkurencyjną w odnowieniach naturalnych niż w szkółkach gruntowych.

W szkółkach leśnych produkuje się sadzonki kilkunastu gatunków drzew i krzewów, z których każdy ma inne cechy i może wymagać odmiennych technologii produkcyjnych. Sadzonki większości gatunków są produkowane jako dwuletni materiał sadzeniowy. Główny gatunek lasotwórczy w Polsce jakim jest sosna zwyczajna najczęściej produkowana jako jednoroczne sadzonki, natomiast jodła pospolita wymaga kilku lat do wyprodukowania sadzonek spełniających wymogi aktualnie obowiązujących norm na materiał sadzeniowy stosowany do odnowień i zalesień.

W szkółkach gruntowych powszechnie jest stosowany siew częściowy, który pozwala wykorzystać maszyny do zabiegów pielęgnacyjnych gleby, takich jak odchwaszczanie i spulchnianie wierzchniej warstwy gleby między taśmami lub rzędami sadzonek. Drugim rodzajem siewu możliwym do zastosowania w szkółkach gruntowych jest siew pełny. Oba te siewy różnią się roz-

mieszczeniem sadzonek na powierzchni produkcyjnej, ale najważniejszym z punktu widzenia selekcji jest zagęszczenie sadzonek, od którego zależy charakter konkurencji między sadzonkami. Przy siewie pełnym założenie jest takie, że wysiewane nasiona, a potem siewki są rozmieszczone luźniej na powierzchni całej grzędy o szerokości około 120 cm. Natomiast przy siewach częściowych nasiona są zgromadzone na taśmach o szerokości od 2 do 10 cm (w zależności od gatunku), między którymi jest przerwa o szerokości około 20-30 cm przeznaczona do mechanicznej pielęgnacji gleby. To oznacza, że przy siewach częściowych w pierwszym roku powinno być większe zagęszczenie siewek na taśmie, a zatem może dochodzić do większej konkurencji między siewkami w porównaniu z siewami pełnymi. Siew pełny częściej jest stosowany w produkcji pod osłonami (tunele foliowe) oraz w systemie tzw. korytowym (zmodyfikowana metoda Dünnemana). Są to technologie szkółkarskie oparte o warunki kontrolowane, gdzie selekcja między siewkami przebiega inaczej niż w szkółkach gruntowych oraz samosiewach. W produkcji gruntowej wieloletnich sadzonek, celowo stosuje się zmniejszone normy siewu, co skutkuje słabszą selekcją między siewkami, szczególnie w pierwszym roku wzrostu.

Wpływ na ostrość selekcji może też mieć termin siewu. Jesienne siewy nasion spoczynkowych zwiększają ostrość selekcji na etapie kiełkowania, ponieważ w okresie zimy i wczesnej wiosny są poddane różnym, niekorzystnym czynnikom zewnętrznym. Znaczące spadki temperatur zimą, przy jednoczesnym braku pokrywy śnieżnej, mogą uszkodzić nasiona, szczególnie takich gatunków jak dęby. Nasiona spoczynkowe gatunków takich jak: buk, jodła i klony przy bardzo niskich zimowych temperaturach mogą mieć zakłócony proces naturalnej stratyfikacji, natomiast zbyt wysoka wilgotność gleby może spowodować ich rozkład beztlenowy.

W szkółkach gruntowych powszechnie są stosowane zabiegi kształtujące jakość materiału sadzeniowego, takie jak szkółkowanie, podcinanie korzeni, nawożenie, deszczowanie oraz sterylna mikoryzacja sadzonek. Z grupy tych czynności, największy wpływ na strukturę genetyczną materiału sadzeniowego może mieć szkółkowanie, polegające na posadzeniu wyselekcjonowanych sadzonek w luźnej więźbie. Do szkółkowania jest stosowany młodociany (najczęściej jednoroczny) materiał, który musi spełniać określone wymogi jakościowe. To oznacza potrzebę wykonania selekcji materiału sadzeniowego i przeznaczenie do dalszej produkcji sadzonek najlepszych pod względem cech morfologicznych. Po szkółkowaniu sadzonki rosną w bardzo luźnej więźbie i przez to może nie dochodzić do konkurencji wzrostowej, a to oznacza mniejszą selekcję.

Inne zabiegi poprawiające jakość materiału sadzeniowego, takie jak deszczowanie i nawożenie mineralne, także zwiększają szanse przeżycia sadzonek w odniesieniu do warunków naturalnych. To może sugerować, że więcej osobników o „słabszych” cechach, szczególnie odpornościowych, będzie uczestniczyło w budowie przyszłych drzewostanów.

W analizach wpływu technologii produkcji sadzonek na zmienność genetyczną sadzonek należy też uwzględnić kategorie leśnego materiału rozmnożeniowego obecnie wykorzystywanego w szkółkarstwie leśnym. Każda z 4 kategorii charakteryzuje się inną wartością genetyczną i dlatego należy rozpatrzyć ewentualny wpływ produkcji szkółkarskiej na zmianę struktury genetycznej, przynajmniej dwóch grup jakościowych materiału siewnego. Grupę o słabszej jakości genetycznej można uznać LMR pochodzący ze źródeł zidentyfikowanych takich jakimi są pojedyncze drzewa, grupy drzew, aleje oraz drzewostany nasienne (GDN i WDN). Grupę o wyższej jakości tworzą obiekty zarejestrowane w kategorii wyselekcjonowany, kwalifikowany i przetestowany. Kategorię kwalifikowany tworzą drzewa mateczne, plantacje nasienne, plantacyjne uprawy nasienne, natomiast kategoria LMR przetestowany jeszcze nie ma dużego znaczenia gospodarczego, ze względu na bardzo małą liczbę zarejestrowanych obiektów. Wcześniej opisane przykłady wpływu elementów technologicznych na zmienność genetyczną przyszłych drzewostanów, mogą sugerować, że te mechanizmy powinny działać podobnie na każdą kategorię LMR. Na podstawie obecnej wiedzy można jedynie wskazać w jakiej technologii powinno się wykorzystywać LMR z poszczególnych kategorii.

Bardzo ostra selekcja w warunkach szkółek gruntowych, szczególnie przy stosowaniu siewów częściowych, skłania do wykorzystywania tam materiału nasienneo o słabszej jakości genetycznej, takich kategorii jak zidentyfikowany. Można przyjąć, że ostra selekcja wśród siewek i sadzonek pochodzących z nasion o słabszej wartości genetycznej, podniesie finalną jakość materiału sadzeniowego ocenianego według norm jakościowych. Dlatego stosowanie nasion z GDN i WDN głównie w szkółkach gruntowych ma gospodarcze uzasadnienie, ponieważ selekcja wynikająca z tej technologii, wyeliminuje większość osobników o gorszych właściwościach wzrostowych w młodym wieku. Natomiast materiał nasenny pochodzący z plantacji nasennych, plantacyjnych upraw nasennych, drzew matecznych, jak też z powstającej bazy nasiennej kategorii przetestowany, powinien być przeznaczony do produkcji w warunkach kontrolowanych takich jak tunele foliowe, systemy korytowe i szkółki kontenerowe. W tych obiektach stosuje się inne technologie niż w szkółkach gruntowych, przez co selekcja w fazie siewek i sadzonek jest znacznie słabsza. W warunkach kontrolowanych uzyskuje się większą wydajność siewek z nasion, co jest korzystne z ekonomicznego punktu widzenia. Dlatego w tunelach foliowych i systemach korytowych można zalecać niższe normy siewu dla materiału nasienneo o wysokiej jakości genetycznej oraz zwiększone dla nasion o niższej wartości. W warunkach szkółek kontenerowych są najbardziej komfortowe warunki do wzrostu i rozwoju siewek, co w największym stopniu ogranicza selekcję i tym samym genetyczną weryfikację materiału nasienneo. Skutki takiej selekcji zostały przedstawione w kolejnej części opracowania.

Przedstawiony materiał jednoznacznie wskazuje na to, że każda z obecnie stosowanych w Lasach Państwowych technologii szkółkarskich ma inny wpływ na strukturę genetyczną materiału sadzeniowego oraz powstałych z niego upraw i dalej drzewostanów. Aktualnie największym problemem w tym temacie, jest brak możliwości weryfikacji stawianych hipotez na drodze molekularnych badań genetycznych. Możliwość określenia liczebności i form alleli w poszczególnych populacjach pozwala wyjaśnić zróżnicowanie na poziomie ogólnej zmienności genetycznej, bez możliwości określenia jej charakteru i powiązań z cechami drzew i drzewostanów.

Materiał sadzeniowy wyprodukowany w szkółkach służy do założenia upraw leśnych, od których zaczyna się długi okres wzrostu i rozwoju nowego drzewostanu. Wielkość i zróżnicowanie puli genetycznej upraw stanowi podstawę do dalszej selekcji i adaptacji do zazwyczaj innych warunków glebowych niż te, w których rósł drzewostan mateczny. Odnowienia naturalne powstają najczęściej w warunkach glebowo-siedliskowych takich samych lub bardzo podobnych do tych w jakich rozwijał się drzewostan mateczny. Tam też może być kontynuowana selekcja naturalna kolejnego pokolenia i jego dalsza adaptacja do podobnych warunków glebowych i ewentualnie zmieniających się warunków klimatycznych. Natomiast uprawy sztuczne najczęściej są zakładane w odmiennych lokalizacjach niż rósł drzewostan mateczny i dlatego mogą być poddane ostrzejszej selekcji środowiskowej lub mieć problemy z adaptacją do nowych warunków glebowych.

Jednak w drzewostanach gospodarczych takie zjawiska trudno jest ocenić na podstawie cech morfologicznych drzew, co może wynikać z dużej plastyczności populacji gatunków drzewiastych. Drugim czynnikiem łagodzącym skutki ostrej selekcji może być bogata pula genetyczna związana z dużą liczbą drzew w fazie uprawy. Na powierzchni 1 ha upraw sadi się po kilka tysięcy sadzonek, natomiast w wieku dojrzałym drzewostany liczą po kilkaset drzew na tej samej powierzchni.

Oslabienie selekcji sadzonek na etapie produkcji szkółkarskiej może skutkować tym, że do fazy uprawy może przejść więcej osobników, które w odnowieniach naturalnych nie miałyby szans przeżycia. Dlatego bez badań molekularnych trudno jest stwierdzić, czy selekcja genetyczna materiału sadzeniowego na poziomie szkółki ma pozytywny, czy negatywny wpływ na stabilność i zdolność adaptacyjną drzewostanów powstałych z upraw sztucznie zakładanych.



Jacek Banach



Marta Kempf

**Jacek Banach
Marta Kempf**

Uniwersytet Rolniczy im. H. Kołłątaja w Krakowie

Szkołkarstwo kontenerowe a zmienność genetyczna

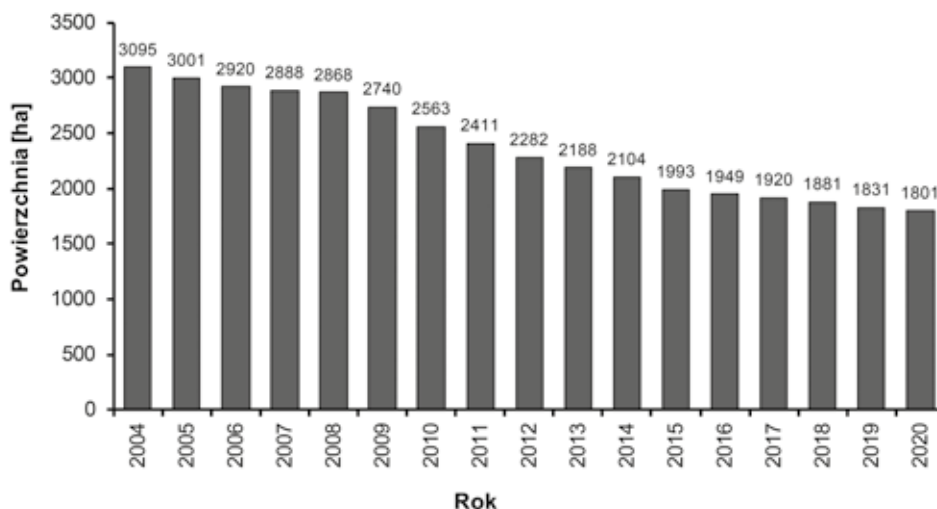
Produkcja szkółkarska ma na celu zapewnienie jak największej liczby dobrej jakości sadzonek hodowanych z posiadanego zasobu nasion, które będą charakteryzowały się maksymalną przeżywalnością na uprawie, a jednocześnie powinna zmniejszać ryzyko wystąpienia zawężenia zróżnicowania genetycznego. W szkółkach leśnych presja selekcyjna na hodowane sadzonki zmniejsza się, gdy warunki uprawy są korzystne, dzięki czemu nawet słabsze genotypy, które przegrałyby konkurencję w warunkach naturalnych, mogą rozwinąć się w wysokiej jakości sadzonki. Różne badania wskazują, że zróżnicowanie genetyczne materiału odnowieniowego hodowanego w szkółkach kontenerowych jest wyższe, albo równe wyjściowemu zróżnicowaniu w partii nasion, z których zostały wyhodowane. Czasem nawet to zróżnicowanie jest wyższe w porównaniu do stwierdzonego w odnowieniu naturalnym, czy hodowli w szkółkach gruntowych. Nie uzyskano wystarczająco wyraźnego dowodu, że zabiegi szkółkarskie mogą obniżyć zróżnicowanie genetyczne. Z kolei klasyfikacja jakościowa wyhodowanego materiału odnowieniowego z uwzględnieniem tylko cech wzrostowych będzie miała duży wpływ na zmniejszenie zróżnicowania genetycznego. Aby zapobiec dalszemu zawężeniu zróżnicowania genetycznego, zaleca się uprawę wszystkich roślin, także tych, które po przeprowadzeniu sortowania zostały odrzucone, gdyż nie spełniały kryterium wielkości. Mogą one być hodowane dodatkowy rok w szkółce i wykorzystane do wykonywania poprawek. Wielu badaczy wskazuje, że normy do określania jakości sadzonek, bazujące na ocenie parametrów wzrostowych, powinny w większym stopniu uwzględniać pochodzenie wyhodowanego materiału sadzeniowego (proweniencja, ród) oraz ostatecznego jego przeznaczenia. Do klasyfikacji jakościowej sadzonek tylko na podstawie cech wzrostowych należy więc podchodzić bardzo ostrożnie, także z tego powodu, że wysokie sadzonki nie zawsze dadzą spodziewany efekt adaptacyjny. Dla niektórych gatunków wykazywano szybszy wzrost sadzonek na uprawie, które były niższe po etapie hodowli w szkółce.

Wstęp

Odnowienia w Lasach Państwowych prowadzone są głównie z wykorzystaniem materiału sadzeniowego wyhodowanego w szkółkach leśnych. Sadzonki mogą być hodowane w szkółkach polowych (gruntowych) lub w warunkach kontrolowanych z wykorzystaniem inspektów Düne-manna, namiotów foliowych i szklarni. Najbardziej zaawansowaną technologią hodowli materiału odnowieniowego są szkółki kontenerowe, w których warunki wzrostu sadzonek są kontrolowane przez większą część okresu wegetacyjnego. W polskim szkołkarstwie leśnym główną część sadzonek hoduje się w szkółkach gruntowych. Wraz ze zmniejszającym się zapotrzebowaniem

na sadzonki, od początku XXI wieku następuje systematyczne zmniejszanie się powierzchni produkcyjnej szkółek. W 2020 r. ta powierzchnia zmniejszyła się do wartości ok. 1,8 tys. ha z poziomu ok. 3,1 tys. ha w 2004 r. (ryc. 1).

Obserwowana zmiana wynika przede wszystkim z wygaszania produkcji sadzonek w szkołkach gruntowych. W przypadku utrzymania się takiego trendu, w najbliższych latach pojawi się wzrost relatywnego udziału produkcji sadzonek w warunkach kontrolowanych, który obecnie kształtuje się na poziomie 9–12%, a sadzonki będą hodowane głównie w szkołkach kontenerowych (Banach i in. 2017).



Rycina 1. Zmiana powierzchni produkcyjnej szkółek leśnych w latach 2004–2020 (źródło: dane GUS)

W obliczu zmian klimatu, przed produkcją szkółkarską stoją wyzwania zapewnienia ciągłości produkcji sadzonek dobrej jakości, adaptujących się do zmieniających się warunków, a jednocześnie niezubożonych genetycznie. Kontenerowa hodowla sadzonek pozwala skrócić efektywnie cykl produkcyjny, a sadzonki dzięki swoim większym rozmiarom lepiej przeżywają i rosną w warunkach stresowych (Erickson, Halford 2020). W krajach skandynawskich hodowla kontenerowa wynosi ponad 90% ogólnej produkcji sadzonek (Mattsson 2005).

Podczas hodowli materiału sadzeniowego, już od momentu zbioru nasion, poprzez przygotowanie do przechowywania, aż po proces wysiania, następuje ciągła selekcja materiału genetycznego. Kolejnym ważnym elementem prac szkółkarskich, podczas którego dochodzi do możliwości utraty bogactwa allelicznego, jest klasyfikacja jakościowa materiału sadzeniowego. Wybór sadzonek o najlepszych właściwościach, przeznaczony do wysadzenia na uprawach, bądź do dalszego przechowywania, w głównej mierze opiera się na cechach fenotypowych. Podczas selekcji sadzonek nie uwzględnia się ich genotypu. Tymczasem osiągnięcie sukcesu hodowlanego w gospodarce leśnej, tj. zakładanie upraw leśnych z dobrze adaptującymi się sadzonkami, zależy od różnorodności genetycznej drzewostanów matecznych i poziomu zróżnicowania ich potomstwa (Konecka i in. 2018) oraz od zastosowanych technik nasienniczo-szkółkarskich. Ponieważ każdy etap produkcji leśnego materiału rozmnożeniowego, od zbioru nasion aż po wyhodowanie sadzonek gotowych do posadzenia na uprawie, wpływa na różnorodność genetyczną, wszystkie etapy powinny wykorzystywać metody, które zachowują wewnętrzną różnorodność genetyczną. To nie tylko ochroni zasoby genetyczne, ale także pomoże poprawić początkowy sukces odnawiania i zapewni odporność na presje środowiskowe oraz zmieniające się warunki w przyszłości (Rogers, Montalvo 2004; Basey i in. 2015).

Oczekiwania względem poziomu zróżnicowania osobników potomnych ściśle wiążą się z rodzajem zakładanych obiektów. W uprawie plantacyjnej drzew szybko rosnących pożądana jest mała różnorodność genetyczna, a produkowany materiał rozmnożeniowy stanowią kłony wyselekcjonowanych osobników. W leśnictwie klasycznym, które można określić, jako zachowawcze, koniecznością jest zachowanie możliwie szerokiego zakresu różnorodności genetycznej. Przy organizmach drzewiastych, szczególnie wolno rosnących, charakteryzujących się długim cyklem życiowym, wyjściowe zmniejszenie różnorodności genetycznej przy zakładaniu uprawy, zwiększa ryzyko niepowodzenia z przyczyn nieznanych lub niespodziewanych w momencie sadzenia. Związane jest to głównie z efektem szybkich zmian klimatycznych, modyfikujących środowisko wzrostu drzew (Ivetić i in. 2016).

Zbiorowiska drzew każdego gatunku ewoluowały przez stulecia naturalnej selekcji, wskutek czego wytworzył się zespół osobników, które odpowiadają klimatowi strefy nasiennej, a nawet mikroklimatowi konkretnej lokalizacji w tej strefie. Wykorzystanie w odnowieniu sztucznym potomstwa lokalnych populacji, pozwala przetrwać stres w pierwszych latach po posadzeniu oraz dawać właściwą odpowiedź na zmieniające się warunki środowiskowe. Zatem najmniej ryzykownym zabiegiem związanym z hodowlą sadzonek na w szkółce jest utrzymanie maksymalnie dużej mieszanki genetycznej w partii nasion, odpowiadającej mieszaninie osobników rodzicielskich (Campbell, Sorensen 1984). Jednocześnie jednak duże zróżnicowanie genetyczne poszczególnych partii nasion po zbiorze może być utrudnieniem w masowej produkcji sadzonek, gdzie pożądana jest homogeniczność wzrostu i rozwoju poszczególnych osobników. W praktyce nasiona o jednolitym kiełkowaniu i siewki o stałym wzroście są łatwiejsze do uprawy w szkółce. Ponadto działania szkółkarskie są bardziej efektywne, gdy prowadzone są w jednorodnym środowisku (Ivetić i in. 2016).

Zmniejszenie się zmienności genetycznej może mieć miejsce na etapie hodowli materiału sadzeniowego, będąc następstwem warunków środowiskowych występujących w szkółce oraz zastosowanej metody produkcji (Ivetić i in. 2016). Produkcja sadzonek w warunkach środowiskowych znacznie różniących się od tych występujących w miejscu zbioru nasion, może powodować selekcję kierunkową (Campbell, Sorensen 1984). Według Konnert i Hosiusa (2010) optymalne byłoby hodowanie sadzonek w warunkach klimatycznych podobnych do tych, które pojawiają się w miejscu zakładania uprawy, aby uniknąć środowiskowego czynnika selekcyjnego. Z praktycznego punktu widzenia te wskazania są jednak mało prawdopodobne do zrealizowania w praktyce szkółkarskiej. Jednakże strefy nasienne i wytyczne dotyczące przemieszczania się nasion i sadzonek dostarczają narzędzi do pozyskiwania materiału rozmnożeniowego o zmniejszonym ryzyku niedostosowania. Ramy stref nasiennych ułatwiają również planowanie wykorzystania nasion i przyczyniają się do stabilności i przewidywalności zapotrzebowania, co zmniejsza koszty i poprawia dostępność dostosowanych dostaw nasion (Erickson, Halford 2020).

Po zebraniu nasion, szereg praktyk szkółkarskich na kolejnych etapach cyklu produkcji roślinnej może również potencjalnie wpłynąć na integralność i różnorodność genetyczną materiału źródłowego (Schröder, Prasse 2013). Potencjalnie na zróżnicowanie genetyczne hodowanych sadzonek wpływ może mieć subiektywny wybór nasion podczas procesu czyszczenia lub samego siewu (np. sortowanie według wielkości nasion, oddzielanie dużych nasion od małych, selekcja na podstawie koloru nasion). Zmniejszenie różnorodności populacji może powodować również selekcja sztuczna podczas nawadniania, nawożenia lub innych praktyk hodowlanych, faworyzujących pewne typy roślin (Erickson, Halford 2020).

Czynniki hodowlane a zmienność genetyczna materiału sadzeniowego

Nasiona zazwyczaj kiełkują bardzo nierównomiernie. Zaobserwowano to m.in. w badaniach ze świerkiem pospolitym (Himanen, Nygren 2014), czy dębem szypułkowym (Skrzyszevska i in. 2019). Wolniej wschodzące siewki częściej obumierają w trakcie hodowli lub stają się sadzonkami pozaklasowymi. Wolno wschodzące osobniki cierpią z powodu konkurencji ze strony otaczających je siewek lub środków wzrostu w szkółce mogą być źle dobrane do ich etapu rozwoju, powodując zahamowanie wzrostu i większe prawdopodobieństwo poddania się szkodnikom. Dlatego różnice w reakcji kiełkowania nasion niektórych rodów na różne czynniki środowiskowe lub różnice w ich spoczynku mogą być przyczyną niezamierzonego niedoreprezentowania niektórych rodów w uprawach siewek. Jednakże powolne kiełkowanie może również wskazywać na defekt genetyczny, w którym to przypadku wysokie prawdopodobieństwo odrzucenia sadzonki jest związane z tymi kwestiami, a nie z miarami wzrostu (Gömöry i in. 2021).

Środowiskowa presja selekcyjna jest słabsza w szkółkach kontenerowych w porównaniu do szkółek gruntowych, ze względu na łatwiejsze warunki podczas kiełkowania. Jednolitość warunków uprawy jest kluczowym czynnikiem w komercyjnej produkcji szkółkarskiej. Czasowo niejednorodne warunki środowiskowe mogą sprzyjać większej przeżywalności genotypów heterozygotycznych, podczas gdy homozygotyczność może być faworyzowana w warunkach stosunkowo jednorodnych (Finkeldey, Ziehe 2004), czyli takich jakie stwarzamy w szkółkach kontenerowych. W większości badań nie potwierdzono jednak obniżonej heterozygotyczności sadzonek hodowanych w optymalnych, homogenicznych warunkach środowiskowych (Ivetić i in. 2016).

Produkcja sadzonek w pojemnikach może czasem prowadzić do zmniejszenia zróżnicowania genetycznego sadzonek. W praktyce na jedną celę pojemnika wysiewa się zwykle więcej niż jedno nasiono, a wykiełkowaniu usuwa się mniejsze siewki. Powoduje to niepożądaną selekcję kierunkową faworyzującą potomstwo osobników cechujących się szybciej kiełkującymi nasionami, co niekoniecznie przekłada się na lepszy wzrost w przyszłości. Edwards i El-Kassaby (1996) zalecają wysiew jednego nasiona na celę oraz oddzielny wysiew rodów, a nie dużych partii pochodzących ze zmieszania nasion zebranych z wielu drzew w drzewostanie. Różnice we wzroście sadzonek między rodami na etapie hodowli w szkółce zostały potwierdzone w wielu badaniach (Jacobs i in. 2005; Mathew, Vasudeva 2005; Woeste i in. 2011; Devetaković i in. 2013). Sugestia Edwardsa i El-Kassaby'ego (1996) stoi w sprzeczności z obecnie stosowanymi procedurami w krajowych szkółkach kontenerowych, co ma swoje uzasadnienie ekonomiczne. W przypadku hodowli sadzonek oddzielnie dla każdego rodzaju generowane będą duże koszty związane ze zbiorem nasion z pojedynczych drzew, indywidualnym ich traktowaniem przy wyluszczeniu, czyszczeniu, przechowywaniu i wysiewie. Dodatkowo badania dotyczące porównania struktury genetycznej między początkową partią nasion, a końcowym zapasem sadzonek wykazały, że zazwyczaj różnica nie jest na tyle istotna, aby uzasadnić zwiększone koszty produkcji sadzonek, realizowanej oddzielnie dla każdego rodzaju (Ivetić i in. 2016).

Produkcja materiału odnowieniowego z tzw. nagim systemem korzeniowym realizowana jest w szkółkach gruntowych, inspektach i szklarniach, natomiast z zakrytym systemem korzeniowym w szkółkach kontenerowych. W szkółkach kontenerowych staramy się stworzyć jak najbardziej wyrównane i optymalne warunki do wzrostu sadzonek danego gatunku. Ryzyko redukcji zróżnicowania genetycznego przez selekcję kierunkową jest mniejsze w produkcji sadzonek w gruncie, niż przy wysiewie nasion do pojemników. Na etapie produkcji sadzonek może dochodzić do selekcji kierunkowej, która pojawia się wtedy, gdy następuje faworyzowanie pewnego typu osobników w danej grupie (populacji) roślin, gdy jeden skrajny typ sadzonek będzie zachowywany, a przeciwny, niepożądany typ zostanie odrzucony. Na przykład redukcja wszystkich sadzonek poniżej pewnej granicy średnicy szyi korzeniowej spowoduje selekcję na siewki o większej średnicy. Ponieważ fenotyp zależy częściowo od genotypu, selekcja kierunkowa fenotypów zmienia proporcję genotypów w selekcyjowanej populacji (Campbell, Sorensen 1984).

Krajowe badania przeprowadzone w dwóch szkółkach, gdzie prowadzona jest hodowla z zakrytym i odkrytym systemem korzeniowym wykazały, że sadzonki z hodowli kontenerowej mają większą pulę genową i są bardziej zróżnicowane genetycznie od sadzonek z hodowli tradycyjnej. Świadczy o tym wyższa wartość obserwowanej i oczekiwanej liczby alleli w locus, heterozygotyczności oczekiwanej i heterozygotyczności. Dla sadzonek z zakrytym systemem korzeniowym zaobserwowano większy przyrost heterozygotyczności względem pokolenia rodzicielskiego, niż dla sadzonek gruntowych. Stwierdzono także, że zróżnicowanie genetyczne między pokoleniem potomnym i matecznym było mniejsze w przypadku sadzonek z produkcji kontenerowej (Konecka i in. 2018).

Badania wykazują, że produkcja sadzonek w szkółce utrzymuje zróżnicowanie genetyczne obserwowane w początkowej partii nasion, niezależnie od gatunku i metody produkcji, zarówno przy produkcji z nagim systemem korzeniowym (Clair, Adams 1993), jak i w produkcji kontenerowej (Konnert, Ruetz 2006).

Wpływ zabiegów szkółkarskich

W produkcji szkółkarskiej, a zwłaszcza hodowli sadzonek prowadzonej w warunkach kontrolowanych, steruje się parametrami kiełkowania nasion i wzrostu sadzonek. Takie czynniki jak temperatura, wartość pH, wilgotność, itp., osiągają optymalne wartości dla hodowanego gatunku, aby zapewnić jednakowy start i warunki wzrostu dla wszystkich sadzonek. Z punktu widzenia zachowania genetycznego zróżnicowania na etapie hodowli sadzonek w szkółce, ważniejsza jest reakcja sadzonek danej proveniencji, rodzaju lub klonu na te same warunki wzrostu. Przykładowo temperatura, którą stosuje się na etapie kiełkowania może być optymalna dla nasion niektórych rodów, ale może równocześnie hamować ten proces u innych. W przypadku nasion spoczynkowych może pojawić się nawet spoczynek wtóry, który uniemożliwi kiełkowanie, pomimo stworzenia sprzyjających warunków. Potwierdzają to badania dotyczące warunków termicznych kiełkowania nasion sosny zwyczajnej. Nasiona pochodzące z niektórych drzew szybko kiełkowały w temperaturze 17°C, podczas gdy inne potrzebowały nieco wyższych temperatur (Gömöry i in. 2021).

W hodowli sadzonek w warunkach kontrolowanych, a szczególnie w szkółkarstwie kontenerowym, jedną z kluczowych kwestii jest odpowiedni czas zatrzymania wzrostu sadzonek w cyklu wegetacyjnym, ponieważ możliwe są uszkodzenia mrozowe zarówno w szkółce, jak i w nasadzeniach jesiennych. Termin zatrzymania wzrostu jest kontrolowany poprzez nawożenie, a także inne praktyki uprawowe. Nieodpowiednie metody nawożenia mogą przyczynić się do złych wyników sadzenia, a także strat ekonomicznych. Podobnie, różne reakcje rodów na nawożenie mogą zmienić skład genetyczny partii sadzonek, ponieważ różnice te mogą zmienić wielkość sadzonek, a tym samym ich szanse na stanie się sadzonkami selekcyjnymi (Gömöry i in. 2021). Partie nasion o różnych wartościach hodowlanych mogą również różnie reagować na te same metody uprawy. W badaniach nad sosną błotną (*Pinus elliotii*), sadzonki rodów szybko i wolno rosnących były uprawiane w szklarni przez jeden sezon wegetacyjny w 10 wariantach nawożenia azotem. W optymalnych i wysokich stężeniach azotu sadzonki rodów szybko rosnących miały wyższe stężenie azotu w igliwiu i wyższe proporcje pędów do korzeni w porównaniu z rodami wolno rosnącymi. Wskazuje to na występowanie interakcji poziomu nawożenia i wartość hodowlanej sadzonek (Dewald i in. 1992), a uzyskane zróżnicowanie może mieć podłoże genetyczne. Potwierdzają to badania Li i innych (1991) wskazujące, że efektywność wykorzystania azotu jest pod kontrolą genetyczną u sadzonek *Pinus taeda*, z różnicami rodowymi w wykorzystaniu tego pierwiastka.

Liczne badania nie wykazały istotnego zróżnicowania parametrów genetycznych między partiami nasion a wyrosłych z nich sadzonek, które określano przy użyciu markerów izoenzy-

mowych (Stoehr, El-Kassaby 1997; Adams i in. 1998; Borovics i in. 2012), mikrosatelitarnych (Burgarella i in. 2007; Borovics i in. 2012) oraz RAPD (random amplified polymorphic DNA) (Thomas i in. 1999). Zatem nie ma wyraźnego dowodu, że zabiegi szkółkarskie mogą obniżać zróżnicowanie genetyczne. W tych badaniach uzyskano również inny ciekawy wynik w zakresie zróżnicowania genetycznego. Sadzonki *Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii* użyte do założenia uprawy leśnej charakteryzował istotnie wyższy poziom zmienności genetycznej w porównaniu z odnowieniem naturalnym (Thomas i in. 1999). Zbliżony rezultat względem odnowienia naturalnego otrzymano dla sadzonek *Pinus contorta* var. *latifolia*, przy podobnym zakresie zróżnicowania genetycznego jak w drzewostanach niezagospodarowanych (Thomas i in. 1999). Duża część badań wskazuje na zbliżone zróżnicowanie genetyczne wyhodowanych sadzonek w porównaniu z populacją pierwotną. Taki rezultat otrzymano dla *Pseudotsuga menziesii* (Clair, Adams 1993; Konnert, Ruetz 2006) oraz *Fagus sylvatica* (Konnert, Ruetz 2003), co według tych autorów może być efektem małej presji selekcyjnej w szkółce. Jedynie w badaniach z *Quercus ilex* stwierdzono istotnie niższe wartości parametrów zróżnicowania genetycznego u sadzonek w porównaniu z macierzystym drzewostanem nasiennym, co autorzy wytłumaczyli nieprawidłowym zbiorem nasion, który był ograniczony do niewielkiej liczby drzew rosnących blisko siebie.

Wpływ klasyfikacji jakościowej sadzonek

Genetyczną kontrolę wielu cech związanych z rozwojem siewek opisał Wu i Yeh (1997), choć wiele czynników niegenetycznych może również wpływać na wielkość siewek (Ivetic i in. 2016). Sortowanie i selekcja jakościowa sadzonek jest rutynową procedurą jako integralna część przygotowania materiału sadzeniowego do wydania ze szkółki. Ocenę przeprowadza się najczęściej na podstawie wysokości sadzonki, średnicy w szyjce korzeniowej, długości systemu korzeniowego i uszkodzeń fizycznych, ponieważ te cechy są związane z przeżywalnością i tempem wzrostu sadzonki po posadzeniu na uprawie (Ward i in. 2000; Aphalo, Rikala 2003). Klasyfikowanie sadzonek na podstawie uszkodzeń fizycznych, które mogą być pochodzenia biotycznego lub abiotycznego, nie jest selekcją kierunkową, ponieważ tego typu uszkodzenia są najczęściej przypadkowe. Z kolei wybieranie sadzonek na podstawie ich wielkości może już mieć charakter kierunkowy, gdyż cechy wzrostowe sadzonek podlegają w pewnym stopniu kontroli genetycznej (Campbell, Sorensen 1984). Badania wykazują, że morfologia sadzonek wielu gatunków drzew ma wyraźny komponent genetyczny (Kormanik i in. 1998; Lamhamedi i in. 2000; Himanen, Nygren 2014) i ten czynnik może być wyraźniej wpływać na feontyp drzewa w początkowych latach jego rozwoju (Ununger i in. 1988).

Selekcja na podstawie cech wzrostowych częściowo odrzuca rośliny słabe lub nieprawidłowe, mogące być efektem chowu wsobnego, zwiększając w ten sposób zdolności adaptacyjne i wrostowe przesortowanego materiału sadzeniowego. Zabieg taki zazwyczaj nie jest selekcją kierunkową, gdyż siewki inbredowe są zwykle gorsze, osłabione, podatne na choroby i często nie mogą przetrwać w warunkach polowych. Jednak usuwanie mniejszych roślin z zapasu siewek może również spowodować odrzucenie genotypów o możliwym szybszym wzroście w późniejszych etapach. Nadmierna selekcja sadzonek o szybkim wzroście może stanowić najważniejszy czynnik wpływający na różnorodność genetyczną (Davidson i in. 1996). Z drugiej strony nie zawsze wysokie sadzonki zapewnią pożądany efekt przyrostowy. Istnieją przykłady badań, w których wykazywano szybszy wzrost sadzonek na uprawie, które były niższe po etapie hodowli w szkółce (Thompson, Schultz 1995; Jurásek i in. 2009). Efektywniejsza w tym aspekcie może być selekcja sadzonek o optymalnej średnicy w szyjce korzeniowej (Banach 2022), w szczególności, że sadzonki o małej średnicy szyi korzeniowej są bardziej narażone po posadzeniu na uszkodzenia spowodowane np. atakiem szeliniaka (Thorsén i in. 2001) i w rezultacie mogą one zostać wykluczone z końcowego drzewostanu, mimo że stanowiły część materiału sadzeniowego (Gömöry i in. 2021). W związku z tym standardy selekcji sadzonek powinny być uzależnione od

pochodzenia nasion (drzewostany nasienne, plantacje nasienne) oraz warunków szkółkarskich. Aby zapobiec dalszemu zawężaniu różnicowania genetycznego, zaleca się uprawę wszystkich roślin, także tych, które po przeprowadzeniu sortowania zostały odrzucone, gdyż nie spełniały kryterium wielkości. Mogą one być hodowane dodatkowy rok w szkółce i wykorzystane do nasadzeń (np. poprawek) na tej samej uprawie (Jurásek i in. 2009). Aby zapobiec dalszemu zawężaniu różnicowania genetycznego, zaleca się uprawę wszystkich roślin, także tych, które po przeprowadzeniu sortowania zostały odrzucone, gdyż nie spełniały kryterium wielkości. Mogą one być hodowane dodatkowy rok w szkółce i wykorzystane do wykonywania poprawek. Wielu badaczy wskazuje, że normy do określania jakości sadzonek, bazujące na ocenie parametrów wzrostowych, powinny w większym stopniu uwzględniać pochodzenie wyhodowanego materiału sadzeniowego (proweniencja, ród) oraz ostatecznego jego przeznaczenia. Do klasyfikacji jakościowej sadzonek tylko na podstawie cech wzrostowych należy więc podchodzić bardzo ostrożnie, także z tego powodu, że wysokie sadzonki nie zawsze dadzą spodziewany efekt adaptacyjny. Dla niektórych gatunków wykazywano szybszy wzrost sadzonek na uprawie, które były niższe po etapie hodowli w szkółce.



Wojciech Kowalkowski



Robert Korzeniewicz



Marlena Baranowska



Adrian Łukowski

**Wojciech Kowalkowski
Robert Korzeniewicz
Marlena Baranowska
Adrian Łukowski**

Uniwersytet Przyrodniczy w Poznaniu

Wpływ rozmiaru i zakresu zabiegów hodowlanych na jakość, zdrowotność oraz zmienność drzewostanu

Zabiegi pielęgnacyjne wykonywane w kolejnych fazach rozwojowych są czynnością decydującą o końcowym efekcie jakim jest dojrzały drzewostan. Ich prawidłowe wykonanie, zgodne z obowiązującymi zasadami ale także wiedzą i doświadczeniem leśnika, decyduje o jakości, zdrowotności i zmienności drzewostanu. Ciągłe uzupełniania wiedza ułatwia podejmowane działania, z niewątpliwą korzyścią dla lasu. Pielęgnowanie lasu wymaga również cierpliwości, skrupulatności ale często także podejmowania trudnych decyzji, których efekty będą widoczne dopiero za wiele lat.

Wstęp

Pielęgnowanie lasu to postępowanie, które polega na sterowaniu naturalnymi procesami zachodzącymi w drzewostanie. W praktyce sprowadza się ono do połączenia następujących po sobie szeregu różnych czynności gospodarczych, dostosowanych do fazy rozwojowej drzewostanu, związanych z pielęgnowaniem siedliska i środowiska leśnego oraz samego drzewostanu lub nawet pojedynczych drzew.

Zadania związane z pielęgnowaniem lasu niezależnie od jego wieku, struktury i siedliska są takie same i obejmują: zapobieganie szkodom, selekcję i związany z nią dobór drzew do wycięcia, „wychowanie”, zabiegi dodatkowe np. podkrzesywanie, kształtowanie korony. Las systematycznie pielęgnowany jest bardziej odporny na działanie szkodliwych czynników abiotycznych, biotycznych i antropogenicznych. Poprzez stosowaną w pielęgnowaniu selekcję dochodzi do stałej poprawy wartości produkcji oraz przyspieszenia rozwoju drzewostanu i produkcji wartościowego surowca. Tym ostatnim celem służą także indywidualne zabiegi pielęgnowania drzew. Szczególnie istotne znaczenie dla osiągnięcia poszczególnych celów jest „wychowanie”, rozumiane jako stwarzanie optymalnych warunków wzrostu i rozwoju poprzez kształtowanie warunków siedliskowych i środowiskowych w lesie. Wszystkie czynności pielęgnowania lasu są związane z kolejnymi fazami rozwoju drzewostanów. Wynika to z zależności różnych cech drzewostanu od wieku (wysokość, skład gatunkowy, budowa piętrowa, zagęszczenie, zwarcie, jakość).

Przeprowadzenie zabiegów pielęgnacyjnych zakłóca naturalne procesy związane z różnicowaniem się struktury na każdym etapie życia drzewostanu. Próba sterowania doбором naturalnym poprzez wyprzedzanie zabiegami pielęgnacyjnym naturalnych procesów jest uzasadniana nie tylko względami gospodarczymi. Wynika ona z potrzeby zwiększenia odporności drzewostanu na czynniki ograniczające jego rozwój a przy okazji zwiększa szansę na poprawę wartości produkcji oraz przyspieszenia rozwoju drzewostanu. Zdarza się także, że dają one w ogóle szansę na uzyskanie odnowienia (np. przy silnej konkurencji ze strony chwastów). Rodzaj wykonywanych zabiegów pielęgnacyjnych jest uzależniony od fazy rozwojowej drzewostanu. Zgodnie z ogólną istotą zabiegów pielęgnacyjnych, pielęgnowanie wykonywane we wcześniejszym okresie życia powinno kształtować takie cechy drzewostanu, które umożliwią jego harmonijny rozwój w okresie następnym. Obowiązujące Zasady Hodowli Lasu w Państwowym Gospodarstwie Leśnym Lasy Państwowe wskazują, że celem pielęgnowania młodników są drzewostany dojrzewające (tyczkowiny, dragowiny i drzewostany dojrzewające) składające się z odpowiedniej liczby dobrze ukształtowanych drzew dorodnych, natomiast celem pielęgnowania drzewostanów dojrzewających są drzewostany dojrzałe zbudowane z biogrup tworzonych przez drzewa o możliwie najlepszej jakości i największej miąższości.

Genetyczne aspekty zabiegów pielęgnacyjnych

W gospodarce leśnej i jej wielofunkcyjnej roli, istotne jest zdefiniowanie wpływu wszystkich rutynowych działań (urządzanie lasu, hodowla lasu, ochrona i użytkowanie lasu) na strukturę genetyczną populacji drzew. W hodowli lasu, jednym z najważniejszych elementów prowadzenia zabiegów pielęgnacyjnych jest potrzeba zachowania zmienności genetycznej (zasobów genowych) przyszłych drzewostanów. Dzięki prawidłowo wykonywanym czynnościom gospodarczym zaspokajamy przyszłe potrzeby ekonomiczne w postaci doskonalenia jakości drzewostanów, potrzeby ekologiczne jako zachowanie zdolności populacji do przetrwania w niekorzystnych warunkach (zmiany globalne, stres biotyczny i abiotyczny), potrzeby ewolucyjne jako zachowanie potencjału adaptacyjnego populacji/gatunku (w długim horyzoncie czasowym), oraz potrzeby etyczne jako zachowanie jak największego wachlarza zmienności genetycznej drzew dla przyszłych pokoleń. Pogodzenie i zaspokojenie tych potrzeb gwarantuje uzyskanie założonych efektów, co oczywiście nie jest prostym zadaniem i wymaga głębokiej wiedzy i umiejętności. Drzewa leśne są gatunkami, u których zmienność genetyczna zarówno na poziomie indywidualnym, jak i populacyjnym jest najwyższa spośród wszystkich organizmów roślinnych. W przeciwieństwie do roślin rolniczych, w przypadku drzew leśnych nie ma praktycznie różnicy między zakresem zmienności genetycznej drzewostanów naturalnych a zmiennością populacji sztucznych, tworzonych przez człowieka. W przypadku odnowienia sztucznego podstawowym wymogiem staje się jedynie użycie wystarczająco zróżnicowanego genetycznie materiału sadzeniowego. Ważnym czynnikiem stabilizującym poziom zróżnicowania genetycznego w populacjach jest przepływ genów między nimi. Odbyna się on za pośrednictwem pyłku (nawet na bardzo znaczne odległości) oraz nasion (dystans znacznie krótszy). Dzięki przepływowi genów możliwe jest utrzymanie odpowiedniego poziomu zróżnicowania genetycznego w populacjach i ich zdolności adaptacyjnych. Fakt „przechowywania” przeważającej części puli zmienności genetycznej w obrębie populacji ma ważne konsekwencje dla działalności gospodarczej, bowiem uzasadnia merytorycznie selekcję populacyjną jako właściwy sposób postępowania hodowlanego, spełniający warunek zachowania odpowiedniego poziomu zróżnicowania genetycznego gatunku. Wyniki badań wskazują, że usunięcie 75% drzew w drzewostanie spowodowało utratę 80% rzadkich alleli, co oznaczało redukcję ogólnych zasobów alleli o 25%; co ciekawe, nie wykazano utraty żadnego allelu z grupy pospolitych. Niewykluczone więc, że przy tak drastycznym zmniejszeniu puli alleli, populacja pozbywa się przede wszystkim alleli recesywnych i defektywnych, powodujących tzw. obciążenie genetyczne i nie wpływających istotnie na formowanie zdolności adaptacyjnych populacji.

Przeprowadzane zabiegi hodowlane prowadzą do usuwania większości drzew w stosunku do stanu początkowego, co może rodzić obawy o ich zubożenie genetyczne, ale problemem w tym procesie nie jest to, czy selekcja prowadzi do redukcji zmienności, ale jak tę zmienność w selekcji wykorzystać.

Uprawa, nalot

Zabiegi wykonywane w najmłodszej fazie rozwojowej drzewostanu odnoszą się do uprawy lub nalotu. Nadrzędnym celem pielęgnowania upraw (nalotów) jest wytworzenie młodnika (podrostu) o strukturze właściwej dla danego siedliska i możliwie najlepszej jakości, czyli doprowadzenie drzewostanu do następnej fazy rozwojowej. Prowadzona w tej fazie rozwojowej pielęgnacja upraw zmierza do doprowadzenia do jak najszybszego zwarcia. Dlatego w fazie uprawy rzadko prowadzi się cięcia rozluźniające, ograniczając się jedynie do selekcji negatywnej. Odmianą formę mogą przybrać zabiegi prowadzone w nalocie i siewach. W odnowieniu naturalnym sposób prowadzenia zabiegów pielęgnacyjnych określa uzyskane w wyniku samosiewu zagęszczenie i jego stopień pokrycia. Problemem są zarówno naloty przegęszczone jak i miejsca, w których odnowienie naturalne nie pojawiło się. W miejscach przegęszczonych selekcji dokonuje się schematycznie, natomiast w miejscach słabo obsianych pielęgnowanie odnowień naturalnych i siewów upodabnia się do działań prowadzonych w odnowieniu sztucznym. Zabiegi takie należy rozpocząć wcześniej i powtarzać z umiarkowaną intensywnością od 4 do 8 roku życia. Czynność ta może być odrębnym zabiegiem lub realizowana podczas czyszczeń wczesnych (CW).

W trakcie zabiegów pielęgnacyjnych prowadzonych w uprawach i nalotach należy skoncentrować się m.in. na: pielęgnowaniu gleby, zwalczaniu chwastów, przerzedzaniu siewów i samosiewów, usuwaniu odrośli, krzewów i zbędnych nalotów, poprawianiu formy drzew i czyszczeniach wczesnych. Usuwanie roślinności konkurencyjnej (zwalczanie chwastów) łączy się najczęściej z pielęgnowaniem gleby. Za roślinność konkurencyjną uznaje się: odrośla i naloty niepożądanych gatunków drzew i krzewów oraz rośliny zielne. Mechanizm oddziaływania roślinności konkurencyjnej dla odnowienia może być różny w zależności od pory roku i dynamiki ich wzrostu. Potwierdzono także oddziaływanie allelopacyjne niektórych chwastów, polegające na ograniczaniu zdolności kiełkowania i wzrostu odnowienia. Zachwaszczenie upraw może doprowadzić też do zwiększenia szkodliwego wpływu przymrozków oraz grzybów patogennych na odnowienie. Z tego względu należy dostosować intensywność zabiegów do istniejących potrzeb i czynników sprzyjających rozwojowi chwastów (temperatura i wilgotność).

Poprawianie formy drzewek przeprowadza się rzadko i głównie w odnowieniach gatunków liściastych, ponieważ wykazują one genetyczną skłonność do rozwidlania się lub wielopędowości. Zabieg ten wpływa jedynie na cechy fenotypowe drzew. Kształtowanie prawidłowego przebiegu pędu przewodniego odbywa się poprzez cięcia korygujące pokrój. Przykładem takich cięć są cięcia proste i specjalne tj.: walcowe, stożkowe i Rümelina, a u dębów cięcia na tzw. bezpieńkę.

Pierwszymi cięciami pielęgnacyjnymi w uprawach i nalotach są czyszczenia wczesne (CW). W czyszczeniach wczesnych dokonuje się selekcji negatywnej z dobrem sztucznym i naturalnym. W nalotach i uprawach gatunków iglastych (poza sosną) CW prowadzi się głównie w warstwie dolnej, a w sosnowych i liściastych wśród drzewek najwyższych. Do zadań CW należy regulowanie: składu gatunkowego, formy zmieszania i rozmieszczenia gatunków, tempa wzrostu (rozwiązanie problemu potencjalnych przerostów i rozpieraczy), zagęszczenia (samosiewy i siewów), poprawy jakości i stanu zdrowotnego. Podczas prowadzenia CW popiera się gatunki rosnące w skupieniach kosztem pojedynczych osobników, zgodne z przyjętym składem gatunkowym i siedliskiem. Najważniejszym problemem w uprawach sosnowych, dębowych i bukowych są rozpieracze, których boczne gałęzie cechują się silnym wzrostem przy ostrym kącie

osadzenia bocznych gałęzi. Ich problem należy rozwiązać ok. 7–8 roku życia drzew ogławiając je (podobnie jak przerosty cechujące się wybujalym wzrostem) poniżej drugiego okółka od góry lub przycinając ich gałęzie, ogławiając je, a w nalotach wycinając takie drzewka. Problem przerostów eliminuje się poprzez ich wycięcie lub podkrzesanie. Wycinając rozpieracze dokonujemy ingerencji w strukturę genetyczną odnawianych drzewostanów, które w rozwoju stadialnym wg Ilmurzyńskiego zaliczane są do typu A. Typ ten wyróżnia się szybkim wzrostem w młodości, szybkim dojrzewaniem, ale też szybkim starzeniem się. Usuwanie rozpieraczy w istotny sposób ingeruje w dobór naturalny, ponieważ to one wygrywają konkurencję ze słabszymi osobnikami.

Poprawa jakości i stanu zdrowotnego odnowień polega także na usuwaniu osobników chorych, zasiedlonych przez owady, wadliwie rozwiniętych lub silnie zdeformowanych. W tych przypadkach również wpływamy na tempo doboru naturalnego. Odnosi to jednak pozytywne skutki, ponieważ wpływamy w ten sposób pozytywnie na rozwój i stabilność przyszłego młodnika.

Młodnik, podrost

Istotą prowadzenia zabiegów pielęgnacyjnych w młodnikach i podrościach jest doprowadzenie drzewostanu o założonej strukturze, do następnej fazy rozwojowej jaką jest tyczkowina. W przeciwieństwie do zabiegów prowadzonych we wcześniejszej fazie rozwojowej w młodnikach i podrościach silnie ingeruje się w ich zagęszczenie. Za pomocą prowadzonych cięć zwiększa się przestrzeń życiową drzew stanowiących szkielet przyszłego drzewostanu.

Cięcia pielęgnacyjne prowadzone w młodniku lub podroście to czyszczenia późne (CP). Zadaniami CP są: regulowanie składu gatunkowego, formy zmieszania i rozmieszczenia gatunków; wyrównywanie tempa wzrostu wewnątrz gatunku (problem przerostów i rozpieraczy) i między gatunkami, regulowanie zwarcia, poprawianie jakości i zdrowotności drzewostanu poprzez usuwanie drzew wadliwych, szkodliwych i chorych. Czyszczenia późne opiera się na selekcji negatywnej, choć w niektórych sytuacjach możliwe jest stosowanie selekcji pozytywnej. Dotyczy ona zwłaszcza młodników lub podrości, których jakość jest silnie zróżnicowana, gdzie mamy do czynienia z niedoborem drzew w określonym składzie gatunkowym drzewostanu oraz niewystarczającym udziałem drzew o cechach pozytywnych. W młodnikach iglastych (przy dwuwarstwowej budowie), poza sosnowymi CP wykonuje się przede wszystkim w warstwie dolnej, natomiast w młodnikach liściastych i sosnowych (trójwarstwowa budowa) prowadzi się je głównie w warstwie górnej, przy czym pielęgnacji w tych młodnikach podlega warstwa środkowa. Prowadzone cięcia mają zapobiegać nadmiernemu skróceniu koron i wysmukleniu drzew i tym samym zwiększać ich odporność na okiść śnieżną, usuwa się także drzewa z poważnymi wadami pnia lub korony. Czyszczenia późne prowadzone przy przejściu drzewostanu do fazy tyczkowiny zmieniają charakter selekcji z negatywnej na pozytywną. Zabieg CP powinien być powtarzany dwu- lub trzykrotnie w nawrocie 2–3-letnim zgodnie z zasadą: wcześniej, słabo i często.

Regulowanie składu gatunkowego w CP jest kontynuacją czynności zapoczątkowanych w czyszczeniach wczesnych i opiera się ono głównie na wycinaniu drzewek zbędnych o jednostkowej formie zmieszania. Problem rozpieraczy i przerostów w młodnikach (podrościach) bezwzględnie musi być w tej fazie rozwiązany. W tym celu w początkowej fazie młodnika lub uprawy nadal stosuje się ogławianie lub obrączkowanie, w przegęszczonych nalotach wycina się takie drzewa, natomiast w obu przypadkach w kolejnych nawrotach CP należy takie drzewa wyciąć.

Na jakość przyszłego drzewostanu w istotny sposób wpływa jego zwarcie. Kształtowane jest ono poprzez zagęszczenie i wielkość koron drzew. Cięcia, które doprowadzają do nadmiernego rozluźnienia zwarcia zapewniają szybszy wzrost drzew, ale ograniczają naturalny proces oczyszczania się drzew z gałęzi. Ze wszystkich warstw powinno usuwać się drzewa chore, osłabione i zasiedlone przez owady, co ogranicza szkody i zwiększa jakość pielęgnowanych drzewostanów.

Starsze fazy rozwojowe drzewostanu (tyczkowina, drągowina i drzewostan dojrzewający)

Trzebieżami nazywamy cięcia pielęgnacyjne dokonywane w drzewostanach starszych faz rozwojowych drzewostanu, będące dalszym etapem ich kształtowania. Fundamentem trzebieży jest stopniowe wykluczanie z drzewostanu drzew niepożądanych. Z ekologicznego punktu widzenia trzebież wpływa dodatnio na wzrost pozostających drzew dzięki kontrolowanemu zmniejszeniu konkurencji między korzeniami i koronami drzew. W następstwie zwiększonego przenikania światła i ciepła do wnętrza lasu i gleby dochodzi także do akceleracji dekompozycji substancji organicznej. Z gospodarczego punktu widzenia trzebież wzmacnia przyrost grubości i wysokości pni (ogólnej miąższości), wielkości koron drzew, a także polepsza jakości drzewostanu wskutek eliminacji egzemplarzy wadliwych. Równocześnie regulacyjna rola trzebieży rozciąga się na elementy środowiska leśnego (glebę i fitoklimat). Konsekwencją prawidłowego i systematycznego przeprowadzania trzebieży jest przyczynienie się do wzmożenia naturalnej odporności drzewostanów i polepszenia stanu sanitarnego.

Zabiegi pielęgnacyjne prowadzone w początkowym okresie dojrzewania drzewostanu, zaraz po okresie uprawy i młodnika, nazywa się trzebieżami wczesnymi (TW). Terminu zakończenia CP i przystąpienia do TW nie można sprecyzować, gdyż zależy on od wielu czynników (głównie od składu gatunkowego, pochodzenia i struktury drzewostanu, warunków siedliskowych, czy ustalonego celu produkcyjnego). Faza tyczkowiny charakteryzuje się najintensywniejszym wzrostem drzew z jednoczesną maksymalizacją nasilenia procesu ich wydzielania się. Przykładowo, w drzewostanach sosnowych na siedlisku boru świeżego faza ta przypada w wieku od 20 do 35–40 lat.

Trzebieże późne (TP) są ostatnim etapem cięć pielęgnacyjnych. Wykonuje się je w drzewostanach, które przeszły już okres najbardziej intensywnego przyrostu na wysokość, a w których proces wydzielania się drzew znacząco się osłabił. Zatem do TP przystępuje się w drzewostanach w wieku 30–50 lat, a dokładny czas rozpoczęcia uzależniony jest od składu gatunkowego drzewostanu, siedliska i pochodzenia drzewostanu. Nadrzędnym celem TP jest doprowadzenie drzewostanu do wieku rębności, a drzewostan przed rębnią powinien cechować się właściwym dla danego siedliska składem gatunkowy, wysoką jakością i prawidłowym zwarcie. Prawidłowo wykonywane zabiegi TP powinny skrócić okres produkcji oczekiwanych sortymentów, zmaksymalizować produktywność siedliska i przyszykować drzewostan do odnowienia naturalnego.

Na CP kończy się etap selekcji negatywnej w cięciach pielęgnacyjnych. Selekcja pozytywna w TW i TP polega na wyborze i popieraniu odpowiedniej liczby drzew najlepszej jakości i o dużym przyroście, rozmieszczonych równomiernie w całym drzewostanie (w miarę możliwości). Obecnie, aby postępowanie było zgodne z ideą selekcji pozytywnej, w cięciach pielęgnacyjnych wykorzystuje się podział drzew na trzy kategorie: drzewa dorodne, drzewa pożyteczne, drzewa przeszkadzające. Pojęcie dorodność poszczególnych drzew w drzewostanie jest względne i zależy od wielu czynników. Za drzewa dorodne uważa się drzewa jakościowo najlepsze przy uwzględnieniu ich stosunku do ogólnej jakości drzewostanu, a zatem w drzewostanach o ogólnie słabszej jakości wymagania dotyczące drzew dorodnych powinny być niższe. Drzewa należące do grupy pożytecznych cechują się dobrą zdrowotnością, a ich pozostawienie w drzewostanie jest nieodzowne ze względu na utrzymanie optymalnego stopnia zwarcia, a także zapasu produkcyjnego lub w celach ekologicznych (np. drzewa dziuplaste, niekiedy także martwe). Drzewa przeszkadzające eliminuje się z drzewostanu obligatoryjnie, jednakże w taki sposób aby w jednym zabiegu wyciąć tylko pewną ich część nie doprowadzając przy tym do zbytniego zmniejszenia się zwarcia.

Na skład genetyczny dzisiejszych lasów ma przede wszystkim wpływ historia migracji w czasie ostatniego zlodowacenia, procesy doboru naturalnego oraz aktywność człowieka. Go-

spodarowanie przez człowieka w ramach prac pielęgnacyjnych w drzewostanach starszych klas wieku wydają się mieć mniejszy wpływ na strukturę genetyczną niż działania w fazie uprawy i w młodniku, ponieważ liczba drzew usuwanych podczas tych zabiegów jest znacząco mniejsza. Dostępnych jest niewiele publikacji na temat wpływu cięć pielęgnacyjnych (CW, CP, TW i TP) na różnorodność genetyczną drzew leśnych. Stwierdzono dla podstawowych gatunków lasotwórczych, że jeśli intensywność zabiegu TW i TP jest niska lub umiarkowana to obserwowano jedynie niewielkie zmiany w strukturach genetycznych. Dopóki wybrana zostaje duża liczba drzew dorodnych, dopóty efekt działań człowieka nie będzie znacząco różnił się od doboru naturalnego. Tylko drastyczne zmniejszenie zagęszczenia drzew w drzewostanie (np. jak to często bywa w przypadku trzebieży dolnej) doprowadzi do utraty rzadkich alleli, co może skutkować spadkiem zmienności genetycznej. Jednakże należy pamiętać, że cięcia wśród gorszych drzew mogą mieć pewne konsekwencje genetyczne, gdyż gorsze fenotypy mogą być oparte na specyficznym genotypie. Zachowanie leśnych zasobów genowych, jak pokazują badania interdyscyplinarne, jest możliwe poprzez ekologicznie zorientowaną pielęgnację (zgodną z naturalnymi procesami). Zatem ingerencja człowieka jest przydatna dla zapewnienia zdolności adaptacyjnych lasów i zmniejszenia ryzyka (np. następujących bardzo szybko zmian klimatycznych).

Podsumowanie

W efekcie naturalnych procesów selekcji, wykształciło się wiele cennych populacji, które są przedmiotem szczególnej ochrony i służą jako baza rozmnożeniowa. Poprzez świadomą i kierowaną selekcję próbuje się także utworzyć wartościowe drzewostany w sposób nienaturalny, co oczywiście nie dyskwalifikuje takiego toku postępowania. Wiadomym jest, że zmienne geograficzne takie jak klimat, topografia, gleby, izolacja – wpływają na zmienność genetyczną wewnątrz i między populacjami. Doświadczenia porównawcze udowodniły, że istnieją istotne różnice między proveniencjami tego samego gatunku dla szeregu cech ważnych adaptacyjnie (fenologia, tempo wzrostu itd.). To wskazuje, że są różne regiony geograficzne, które mogą być miejscem występowania odrębnych proveniencji. Tak udowodniona koncepcja proveniencji, stanowi istotne ogniwo wiążące metody in-situ i ex-situ ochrony zasobów genowych drzew leśnych.

Rozpatrując wszystkie działania gospodarcze, obawiamy się utraty zmienności w kontekście nieprzewidywalnej przyszłości i zachowania się drzew leśnych w świetle potencjalnych zagrożeń. Z drugiej jednak strony, nasze działania hodowlane, dla większości gatunków pospolitych drzew leśnych nie są w stanie ograniczyć ich zmienności genetycznej. Świadoma selekcja lepszych fenotypowo osobników i populacji nie jest zagrożeniem, ponieważ drzewa z racji długowieczności wskazały, że te wartościowsze fenotypowo lepiej sobie poradziły. Z technicznego punktu widzenia, problemem jest wycinanie najlepszych fenotypowo osobników a pozostawianie do rozmnażania osobników o słabszych fenotypach. Zabiegi hodowlane wykonane zgodnie ze sztuką leśną pozwalają na uzyskanie drzewostanów o wystarczającej zmienności genetycznej, wysokiej jakości oraz produktywności. Wyzwaniem być może najbliższej przeszłości, będzie ochrona i rozmnażanie drzewostanów odporniejszych kosztem, preferowanych do tej pory, wydajniejszych i lepszych jakościowo.



Daniel J. Chmura

Instytut Dendrologii Polskiej Akademii Nauk

Strategie hodowli selekcyjnej – teoria a praktyka

Hodowla selekcyjna ukierunkowana jest na genetyczne ulepszanie wybranych cech. Obejmuje ona wybór i rozmnażanie osobników spełniających określone kryteria selekcji w kierunku osiągnięcia wyznaczonego celu hodowlanego. Założenia teoretyczne są podobne dla wszystkich programów (strategii) hodowli selekcyjnej drzew na świecie. W praktyce, w zależności od lokalnych uwarunkowań i potrzeb ulegają one modyfikacji. W artykule prześledzimy te cechy wspólne i założenia teoretyczne oraz zwrócimy uwagę na cechy specyficzne dla programu hodowli selekcyjnej prowadzonego w Lasach Państwowych. Przedyskutujemy także co osiągnęliśmy do tej pory oraz wyznaczymy kierunki na przyszłość w kontekście wpływu na strukturę i zmienność genetyczną drzewostanów.

Strategie hodowli selekcyjnej drzew leśnych realizowane w wielu krajach różnią się w zależności od założonego celu hodowlanego oraz lokalnych uwarunkowań przyrodniczych i gospodarczych. W warunkach naszego kraju, gdzie lesistość sięga prawie 30%, a zdecydowana większość lasów znajduje się w zarządzie Państwowego Gospodarstwa Leśnego Lasy Państwowe, realizowany jest „Program zachowania leśnych zasobów genowych i hodowli selekcyjnej drzew w Polsce na lata 2011–2035” (zwany dalej w skrócie „Programem zachowania LZG”), który określa zasady postępowania w kierunku ochrony leśnych zasobów genowych oraz doskonalenia bazy nasiennej i hodowli selekcyjnej obowiązujące w Lasach Państwowych. Program ten będzie punktem odniesienia w dyskusji o teorii i praktyce strategii hodowli selekcyjnej drzew.

Hodowla selekcyjna jest zespołem działań obejmujących wybór i rozmnażanie osobników spełniających wyznaczone kryteria selekcji, w kierunku osiągnięcia założonego celu hodowlanego. W przypadku drzew leśnych, celem hodowlanym jest z reguły poprawa przyrostu masy drzewnej oraz jakości technicznej drzew. W ostatnich latach szczególnego znaczenia nabiera odporność na choroby i szkodniki oraz zdolność przystosowania do zmian klimatu (Isabel i in. 2020). Podobne cele określone są w Programie zachowania LZG: poprawa jakości i zwiększenie produktywności populacji, selekcja populacji i genotypów o zwiększonej plastyczności, zwiększenie stabilności przyszłych drzewostanów, poprawa cech jakościowych, zwiększenie odporności na czynniki biotyczne i abiotyczne, zwiększenie produkcji masy drzewnej w krótkich i średnich cyklach produkcyjnych (Chałupka i in. 2011).

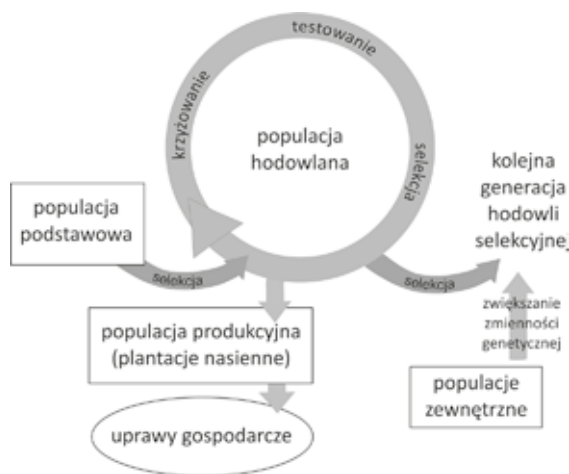
Działania hodowli selekcyjnej powinny być zintegrowane z ogólną wizją rozwoju leśnictwa czy polityką leśną. W ramach zrównoważonej gospodarki leśnej lasy powinny pełnić różnorodne funkcje, jednak oczywiste jest, że las rosnący na danym obszarze spełnia te funkcje w niejednakowym stopniu. Możliwe jest zatem określenie wiodącej funkcji lasu, szczególnie w odniesieniu do lasów zagospodarowanych. Hodowla selekcyjna pełni rolę służebną przede wszystkim dla funkcji produkcyjnej lasu i powinna być z nią ściśle związana. Program hodowli selekcyjnej, powiązany z systemem lasów, których wiodącą funkcją jest produkcja drewna, powinien zatem być elementem zarządzania lasami w szerszej skali przestrzennej.

Należy zdawać sobie sprawę, że każdy program hodowli selekcyjnej jest przedsięwzięciem kosztownym, a zysk ekonomiczny uzyskany w toku wykorzystania ulepszanego materiału sadzeniowego, powinien usprawiedliwiać koszty prowadzenia tego programu (selekcji, hodowli i testowania potomstwa). Dlatego materiał sadzeniowy z plantacji nasiennych uzyskany w toku hodowli selekcyjnej powinien być sadzony na specjalnie wyznaczonych obszarach, których głównym zadaniem jest realizacja celu hodowlanego. W takim przypadku możliwe jest skupienie funkcji produkcyjnej w intensywnie zagospodarowanych uprawach leśnych, a zniesienie czy ograniczenie tego wymagania w stosunku do innych obszarów, które mogą być zarządzane w sposób mniej intensywny, a nawet zbliżony do naturalnego. Takie są założenia teoretyczne. W naszych warunkach, gdzie większość odnowień wykonywana jest sztucznie, niekiedy łatwo zgubić tę perspektywę. Warto jednak uzmysłowić sobie, że jeśli naszym podstawowym celem nie jest ulepszanie cech produkcyjnych, a tym bardziej jeśli zależy nam na zwiększaniu bioróżnorodności i złożoności ekosystemów leśnych – prowadzenie programu intensywnej hodowli selekcyjnej ma mały sens, z jednym wyjątkiem – prowadzenia hodowli odpornościowej (o czym niżej).

Twierdzenie to może wydawać się rewolucyjne, ale jest tak tylko z pozoru. Należy postawić pytanie – jakimi kryteriami kierujemy się wybierając materiał sadzeniowy do odnowień? W samym Programie zachowania LZG zawarte jest stwierdzenie: „Musimy utrzymywać określoną wielkość (powierzchnię) leśnego materiału podstawowego (bazy nasiennej), która służy do zbioru nasion na realizację bieżących zadań odnowieniowych i zalesieniowych w nadleśnictwach” (Chalupka i in. 2011). Jest to stwierdzenie jak najbardziej słuszne, jednak również dobrze obrazujące podejście do hodowli selekcyjnej: najpierw myślimy o zapewnieniu potrzeb na materiał sadzeniowy, a kryterium jego jakości genetycznej, mimo podkreślanej ważności pochodzenia nasion – wydaje się kwestią nieco poboczną. Właściwie, przy braku możliwości prowadzenia plantacji leśnych w intensywnej uprawie, nie dziwi mała dotychczasowa skala wykorzystania nasion z plantacji nasiennych. W przypadku wielu programów hodowli selekcyjnej na świecie, udziałowcami są firmy prywatne, nastawione wyłącznie na zysk z produkcji leśnej. Dlatego korzystają one z genetycznie ulepszanego materiału i produkują drewno w intensywnie zagospodarowanych plantacjach. W przypadku Lasów Państwowych funkcja produkcyjna musi być zrównoważona z innymi funkcjami lasu. To zrównoważenie funkcji powinno jednak obejmować większą skalę przestrzenną niż pojedynczy drzewostan (np. skalę nadleśnictwa). Wydaje się, że warto wykorzystywać możliwości zwiększenia produkcji surowca drzewnego i pewną część zakładanych upraw przeznaczyć na lasy o wiodącej funkcji produkcyjnej z wykorzystaniem efektów hodowli selekcyjnej w postaci nasion z plantacji nasiennych. Koszty i wysiłki poniesione dotychczas na prowadzenie programu hodowli selekcyjnej również uzasadniałyby takie podejście. Dodatkowo, produkcja drewna w skróconych cyklach jest proponowana jako element rozpraszania ryzyka w stosunku do funkcji produkcyjnej w obliczu zmian klimatu.

Argumentem często podnoszonym przez przeciwników hodowli selekcyjnej drzew jest obawa przed zawężeniem zmienności genetycznej w materiale sadzeniowym. Jest prawdą, że hodowla selekcyjna programowo wiąże się z zawężeniem zmienności genetycznej, ponieważ ulepszanie cech odbywa się na zasadzie selekcji i dopuszczania do rozrodu wybranych osobników, przez co w populacji zwiększa się frekwencja alleli powiązanych z interesującą nas cechą. Należy jednak pamiętać, że hodowlę selekcyjną stosuje się nie do całości gatunku, a do wybranej jego części – **populacji hodowlanej**. W każdym programie hodowli selekcyjnej wyróżniamy odpowiednią hierarchię populacji (Ryc. 1). Wszystkie drzewa danego gatunku, które mogą zostać wybrane w danym etapie selekcji stanowią **populację podstawową**. Z populacji podstawowej wybiera się osobniki spełniające kryteria selekcji: one stanowią **populację selekcyjną**. Następnie, całość populacji selekcyjnej, lub tylko wybrana jej część, czyli **populacja hodowlana** podlega wzajemnemu krzyżowaniu. W danym etapie selekcji najlepsze osobniki przeznaczają się do produkcji ulepszonych genetycznie nasion w celu wprowadzenia zysku genetycznego do praktyki,

Ogromną wagę przypisuje się zachowaniu zmienności genetycznej w Programie zachowania LZG. Jest to kierunek jak najbardziej słuszny, szczególnie w odniesieniu do zachowania zdolności przystosowawczych populacji drzew do zachodzących i prognozowanych zmian klimatu. Należy jednakże zdawać sobie sprawę z tego, że utrata zmienności grozi jedynie w przypadku populacji hodowlanych (a więc tylko wybranej części gatunku podlegającej selekcji) i tylko w przypadku zaawansowanych programów hodowli selekcyjnej. W celu zapobieżenia przyrostowi wsobności i utracie zróżnicowania genetycznego w populacji hodowlanej nadaje się jej odpowiednią strukturę, dzięki której łatwiej zarządzać stopniem pokrewieństwa w kolejnych cyklach hodowlanych, a potomstwo uzyskiwane z plantacji nasiennych jest zróżnicowane genetycznie w możliwie największym stopniu. Przykładowo, populację hodowlaną można podzielić na grupę główną i elitarną, różniące się intensywnością selekcji. Można ją również podzielić na populacje równoległe różniące się kryteriami selekcji (np. różne cechy), czy na grupy hodowlane, w których pokrewieństwo jest ograniczane do grup, a plantacje nasienne składają się z reprezentantów różnych grup (White i in. 2007). W odniesieniu do naszych drzew leśnych, hodowla selekcyjna na razie nie wyszła poza pierwszą generację cyklu, a zmienność genetyczna jest wciąż ogromna. Nie mamy jednak ściśle określonej struktury populacji hodowlanych drzew, co powinno zostać unormowane przed przejściem do kolejnego cyklu hodowli selekcyjnej. W naszych warunkach w następnych etapach selekcji podział populacji hodowlanej na grupy hodowlane wydaje się najlepszym podejściem.



Rycina 1. Hierarchia populacji oraz zabiegi prowadzone w cyklu hodowli selekcyjnej drzew. W każdym kolejnym cyklu będzie występowała podobna hierarchia populacji, lecz dobór drzew do nowego cyklu odbywa się spośród drzew populacji hodowlanej poprzedniego cyklu. Dodawanie nowych drzew z populacji zewnętrznych przeciwdziała redukcji zmienności.

W tym punkcie należy znowu podkreślić, że ulepszony materiał z selekcji indywidualnej powinien trafiać do produkcyjnych upraw leśnych, które nie powinny stanowić całości, czy nawet większości odnowień i zalesień. Dlatego zmienność genetyczna reprezentowana w tych lasach, których celem jest głównie produkcja surowca drzewnego, nie powinna przykuwać nadmiernej uwagi. Zasoby genowe powinny być zachowane w wystarczającym stopniu poza populacją hodowlaną. Nie należy tym bardziej obawiać się utraty zmienności przy zastosowaniu selekcji populacyjnej o niewielkiej intensywności, która jest głównym nurtem selekcji stosowanym w Polsce. Istnieją badania potwierdzające, że zmienność genetyczna w drzewostanach nasiennych jest dobrze reprezentowana w ich populacjach potomnych, szczególnie z odnowienia naturalnego

(Działuk i Burczyk 2006; Kosińska i in. 2007; Dering i Chybicki 2012, W. Żukowska – dane niepubl.). Co więcej, selekcja populacyjna, czyli wykorzystanie proveniencji, z reguły jest uznawana tylko za wstępny krok do hodowli selekcyjnej (ang. tree improvement) w celu określenia dopuszczalnego zakresu przenoszenia nasion oraz dalszego ulepszania genetycznego w toku hodowli selekcyjnej. White i wsp. (2007) identyfikują trzy główne cele selekcji proveniencyjnej:

- 1) zachowanie naturalnego wzorca zmienności genetycznej w regionach nasiennych oraz zachowanie zasobów genowych;
- 2) zapewnienie zdolności przystosowawczych populacji w odniesieniu do ich kondycji wzrostowej i rozmnażania;
- 3) maksymalizacja wzrostu i zdolności produkcyjnych w odnowieniach.

Właściwie tylko w przypadku celu 3) wymagane są specjalne działania ukierunkowane na zachowanie zasobów genowych, gdy do odnowień i zalesień wykorzystywane jest potomstwo wąsko zdefiniowanych populacji. Przy selekcji populacyjnej realizowanej w Lasach Państwowych wszystkie te trzy cele są zrównoważone.

W obliczu coraz częściej obserwowanych negatywnych skutków masowych pojawów owadów i innych organizmów osłabiających kondycję drzewostanów, znaczenia nabiera hodowla w kierunku odporności. Zachodzące i prognozowane zmiany klimatu, a szczególnie częstsze i intensywniejsze susze, wskazują na konieczność zwrócenia uwagi na ten aspekt hodowli selekcyjnej. W Programie zachowania LZG odporność na czynniki biotyczne i abiotyczne jest zdefiniowana jako cel selekcji w hodowli dla celów specjalnych w odniesieniu do świerka, jesionu i wiązów. O ile w odniesieniu do jesionu i wiązów możemy mówić właściwie o programie restytucji, to w przypadku świerka zależy nam na utrzymaniu roli produkcyjnej tego gatunku. Niestety, pogarszająca się w ostatnich latach kondycja drzewostanów sosnowych wskazuje, że hodowla odpornościowa być może będzie konieczna również dla sosny – naszego najważniejszego gatunku drzewa leśnego, jednak jak do tej pory nie była brana pod uwagę.

Hodowla odpornościowa drzew z wykorzystaniem tradycyjnych metod hodowli selekcyjnej jest trudna. O ile w odniesieniu do odporności na choroby grzybowe atakujące wczesne stadia rozwojowe drzew możliwe są badania przesiewowe po sztucznej inokulacji w warunkach kontrolowanych, to w odniesieniu do odporności na owady, szczególnie atakujące drzewa w stadium dojrzałym, takie badania są bardzo trudne. Podobnie w przypadku czynników abiotycznych, np. suszy, gdzie odporność warunkowana jest całym zespołem cech, których znaczenie dodatkowo zmienia się z wiekiem drzew, niezmiennie trudno jest nawet określić cechy, które miałyby podlegać selekcji. Obiecująco na tym polu wyglądają nowe narzędzia z zakresu genomiki, które stwarzają możliwość identyfikacji i wykorzystania w programach hodowlanych i ochronnych zmienności na poziomie markerów genomowych (np. polimorfizmu pojedynczych nukleotydów – SNP) związanej z odpornością na czynniki stresowe i owady (Cullingham i in. 2020; Lenz i in. 2020; Cuervo-Alarcon i in. 2021; Pfenniger i in. 2021). Dodatkowo, metody genomiczne będą odgrywały rosnącą rolę w selekcji cech związanych z przystosowaniem i produktywnością umożliwiając większy zysk genetyczny poprzez zwiększenie intensywności selekcji i skrócenie cyklu selekcyjnego (Grattapaglia i in. 2018; Pyhäjärvi i in. 2020). Badania związków między cechami fenotypowymi a zmiennością genomową wymagają jednak dalszych badań dla wielu gatunków drzew. W obecnej chwili konieczne byłoby podjęcie decyzji, czy takie działania wchodzić w zakres zainteresowania Lasów Państwowych. Występujące susze i gradacje owadów stwarzają okazję, aby przynajmniej zidentyfikować osobniki, które przeżyły na powierzchni narażonych na działanie tych czynników, oraz zachować je w formie szczepów do dalszych badań i prac selekcyjnych.

Założenia teoretyczne hodowli selekcyjnej są podobne dla wszystkich programów selekcyjnych. W praktyce, w zależności od lokalnych uwarunkowań i potrzeb założenia te ulegają modyfikacji. Na zakończenie wypada spojrzeć z refleksją jak wygląda praktyka hodowli selek-

cyjnej drzew w naszym kraju – co osiągnęliśmy, czego brakuje, co warto wziąć pod uwagę na przyszłość? Czy działania z zakresu hodowli selekcyjnej odpowiadają założonym celom? Należy odpowiedzieć na pytanie, czy przy rosnącej presji na dostarczanie pozaprodukcyjnych funkcji lasu, zwiększanie bioróżnorodności i złożoności struktury przestrzennej i gatunkowej drzewostanów oraz rosnącej roli ochrony przyrody gospodarka leśna będzie w stanie sprostać rosnącemu zapotrzebowaniu na surowiec drzewny? Oceniając z punktu widzenia selekcji populacyjnej – głównego nurtu selekcji prowadzonego w Lasach Państwowych, można osiągnąć niewiele więcej ponad to, co już osiągnięto. Produkcyjność i jakość drzewostanów systematycznie się polepsza, dzięki stosowaniu nasion o określonym pochodzeniu. Mamy zidentyfikowane cenne populacje, które należy zachować i propagować, przy jednoczesnym wykorzystaniu szerokiej bazy lokalnych drzewostanów. W tym aspekcie nacisk położony jest głównie na zachowanie zasobów genowych i naturalnych zdolności adaptacyjnych. Ciągłe jednak nie mamy przekonujących danych doświadczalnych, które w jasny sposób weryfikowałyby wyznaczone regiony nasienne lub pozwalały na rozszerzenie zakresu zastosowania nasion.

Z drugiej strony mamy nurt selekcji indywidualnej, która spotyka się z nieuzasadnioną obawą o zawężenie zmienności genetycznej i nie jest wykorzystana w wystarczającym stopniu, co jednak nie dziwi przy braku możliwości właściwego wykorzystania ulepszanego materiału w intensywnie prowadzonych uprawach leśnych. Z ambitnego planu, nakreślonego w długookresowej strategii hodowlanej zawartej w Programie zachowania LZG nie zrealizowano praktycznie nic, a tym bardziej w odniesieniu do hodowli dla celów specjalnych. Jak dotąd, dysponujemy jedynie plantacjami nasiennymi 1. generacji, do których drzewa mateczne zostały wybrane na podstawie ich cech fenotypowych, i jesteśmy dopiero na wstępnym etapie uzyskiwania informacji z testów potomstwa na temat ich wartości hodowlanej uwarunkowanej genetycznie (pierwsze rekomendacje do rejestracji w kategorii IV-przetestowana w Krajowym Rejestrze Leśnego Materiału Podstawowego). Jakiego kroki należy podjąć w tym nurcie?

W obliczu postępujących zmian klimatu i związanej z nimi rosnącej presji czynników stresowych, chorób i szkodników, nurt selekcji indywidualnej należy jak najbardziej rozwijać, również z wykorzystaniem najnowszych zdobyczy genomiki. Niestety, w tej materii stracono wiele możliwości dla hodowli odpornościowej, chociażby poprzez utratę drzew prawdopodobnie bardziej odpornych, podczas uprzątnięcia powierzchni po gradacjach kornika drukarza. Często podkreślana jest ważność zdolności przystosowawczych naturalnych i hodowlanych populacji drzew do zmian klimatu, co wiąże się z ideą wspomaganą migracji (przepływu) genów (Aitken i Bemmels 2016). W tym kontekście program testowania potomstwa, który jest integralną częścią programu hodowli selekcyjnej, powinien być zmodyfikowany. Obecnie testowanie odbywa się w rozdrobnionych regionach testowania, co wynika z zapisów legislacyjnych (regionalizacji nasiennej). Testowanie potomstwa powinno obejmować szerszy zakres zmienności środowiskowej, również obejmujący transfery w kierunku spodziewanych zmian klimatu, aby uzyskać informacje o zdolnościach przystosowawczych badanych potomstw. Potrzebujemy wiedzy, aby istniejące zapisy nie ograniczały możliwości reagowania na zmieniające się warunki środowiska.



Weronika B. Żukowska



Andrzej Lewandowski

Weronika B. Żukowska
Andrzej Lewandowski

Instytut Dendrologii Polskiej Akademii Nauk

Zmienność genetyczna populacji drzew leśnych na poziomie markerów molekularnych: drogi migracji a reguły przenoszenia nasion

Poziom i rozmieszczenie zmienności genetycznej gatunków drzew leśnych są konsekwencją ich migracji i zmian zasięgów po ostatnim zlodowaceniu oraz działalności człowieka. Na ogół drzewa charakteryzują się wysokim poziomem zmienności genetycznej i niskim zróżnicowaniem międzypopulacyjnym. W celu zachowania odrębności naturalnych populacji głównych gatunków lasotwórczych, uważanych za cenne z punktu widzenia ich plastyczności oraz wartości hodowlanej, opracowano regionalizację nasienną. W założeniu ma ona zapobiegać niekontrolowanemu rozprzestrzenianiu leśnego materiału rozmnożeniowego, tak aby zachować potencjał adaptacyjny i trwałość lasów oraz zwiększyć bazę nasienną najcenniejszych proveniencji. Choć idee regionalizacji nasiennej wydają się słuszne, należy zaznaczyć, że nie jest ona oparta na rzetelnych badaniach genetycznych. Biorąc pod uwagę tempo zachodzących zmian klimatycznych, należy rozważyć zmianę zasad przenoszenia leśnego materiału rozmnożeniowego, tak aby umożliwić bardziej efektywną wymianę genów pomiędzy populacjami oraz przetestowanie poszczególnych proveniencji w szerszym gradiencie zmienności środowiskowej. Pewnym kompromisem mogłoby być odstępnie od zasad regionalizacji nasiennej na obszarach, które pełniłyby główną funkcję produkcyjną, np. w formie bloków upraw specjalnych.

Gospodarka leśna i zarządzanie populacjami drzew leśnych mają bezpośredni wpływ na kształtowanie ich zmienności genetycznej. W obliczu postępujących zmian klimatycznych ochrona i odpowiednie administrowanie leśnymi zasobami genetycznymi nabierają nowego znaczenia. Zmienność genetyczna stanowi bowiem swego rodzaju zabezpieczenie dla drzew i decyduje o stabilności całych ekosystemów leśnych. Mamy nadzieję, że dzięki utrzymaniu odpowiedniego poziomu zmienności genetycznej i wymianie genów pomiędzy populacjami gatunki będą dysponowały wyższym potencjałem adaptacyjnym oraz łatwiej i szybciej przystosują się do zachodzących zmian.

Zmienność genetyczna oznacza występowanie różnic w DNA u osobników tworzących populacje, które z kolei składają się na zmienność w obrębie całego gatunku. Na swoim najbardziej elementarnym poziomie dotyczy różnic w sekwencji nukleotydów budujących DNA. Zmienność genetyczna jest dziedziczna, czyli przekazywana z pokolenia na pokolenie, a jej podstawowym źródłem są zjawiska mutacji i rekombinacji. Mutacje, czyli zmiany w obrębie sekwencji nukleotydów, zachodzą spontanicznie i mogą dotyczyć pojedynczych genów, ale także chromosomów, a nawet całych genomów. W wyniku mutacji powstają nowe allele, czyli inne

wersje genów. Należy pamiętać, że mutacje mają różne konsekwencje dla zdolności adaptacyjnych danego osobnika (korzystne, neutralne bądź niekorzystne), a o ich utrwaleniu decyduje selekcja naturalna (= dobór naturalny), która jako jeden z mechanizmów ewolucji prowadzi do ukierunkowanych zmian w populacji, zwiększających ich dostosowanie. Z kolei zmienność rekombinacyjna jest wynikiem niezależnej segregacji chromosomów i wymiany ich odcinków podczas podziału mejotycznego komórek, a także losowego łączenia się gamet podczas zapłodnienia. Połączenie unikalnych zestawów genów zawartych w żeńskiej i męskiej komórce rozrodczej daje jedyną i niepowtarzalną kombinację genów u osobnika potomnego.

Zmienność genetyczną możemy podzielić na neutralną, czyli niepodlegającą selekcji naturalnej, oraz adaptacyjną. Na poziom zmienności genetycznej populacji drzew leśnych wpływają zarówno czynniki działające w przeszłości, jak i obecnie. Do czynników tych możemy zaliczyć mutacje, migrację (dyspersję pyłku i nasion), nielosowe kojarzenie i presję selekcyjną, jaką wywierają np. zmiany warunków środowiskowych czy też konkurencja. Znaczący wpływ na zmienność genetyczną mają także zmiany losowe, określane mianem dryfu genetycznego. Nie mają one charakteru przystosowawczego. W dużej losowo rozmnażającej się populacji, przy założeniu braku mutacji, migracji osobników i losowości ich kojarzenia, występuje stan równowagi, w którym poziom częstości alleli jest stały. W rzeczywistości jednak taka modelowa populacja nie istnieje, a częstości alleli zmieniają się w kolejnych pokoleniach potomnych. Człowiek może przyczynić się zarówno do zwiększenia, jak i zmniejszenia zmienności genetycznej populacji. Właściwie każdy aspekt gospodarki leśnej ma określone konsekwencje genetyczne.

Poziom i rozmieszczenie zmienności genetycznej gatunków drzew leśnych są w dużej mierze konsekwencją ich migracji i zmian zasięgów po ostatnim zlodowaceniu. Lokalizacja refugium glacialnych, czyli miejsc, w których gatunki mogły przetrwać niesprzyjające warunki podczas okresu ostatniego zlodowacenia, jest możliwa dzięki badaniom palinologicznym, analizie skamieniałości oraz wykorzystaniu markerów molekularnych. Markery te służą także do odtworzenia szlaków połodowcowej rekolonizacji. Liczne prace potwierdzają lokalizację trzech podstawowych refugium dla większości gatunków europejskich – tzw. refugium południowych – Półwyspu Iberyjskiego, Apenińskiego i Bałkańskiego. Coraz więcej badań dostarcza dowodów na istnienie obok refugium południowych tzw. refugium kryptycznych, czyli położonych na wyższych szerokościach geograficznych, w rejonach Alp, Karpat, a nawet Skandynawii.

Zmienność genetyczna populacji gatunków drzew leśnych jest zwykle wysoka. Jednocześnie zróżnicowanie genetyczne między populacjami jest niewielkie. Wynika to z właściwości biologicznych gatunków drzewiastych, które mają duże genomy i są długowieczne, co sprzyja kumulowaniu się mutacji. Drzewa charakteryzują się także wysoką częstością zapłodnień krzyżowych i silną depresją wsobną na wczesnych stadiach rozwoju, zapobiegającą samozapłodnieniu. Z kolei duża produkcja pyłku i nasion sprzyja intensywnemu przepływowi genów między populacjami. Dotyczy to zwłaszcza gatunków wiatropylnych i lekkonasiennych. Pomimo tego obserwuje się wysokie lokalne zróżnicowanie cech adaptacyjnych. O zmienności cech fenotypowych drzew, które są ważne pod względem ekonomicznym, decyduje wiele genów i do tej pory mamy jedynie szczątkowe informacje na temat tego, które geny warunkują poszczególne cechy. Stanowi to dodatkową przesłankę ku temu, aby chronić jak największy zakres zmienności genetycznej populacji drzew leśnych.

Wybór odpowiedniego materiału rozmnożeniowego i zasady tworzenia i utrzymania leśnej bazy nasiennej mają fundamentalne znaczenie dla racjonalnego gospodarowania leśnymi zasobami genetycznymi. Zachodzące w coraz szybszym tempie zmiany klimatyczne zagrażają drzewom w stopniu znacznie wyższym niż w przypadku innych grup organizmów ze względu na ich długowieczność. Dlatego też gospodarka leśna nie może skupiać się wyłącznie na bieżących potrzebach, a również na działaniach długoterminowych. Działania te wymagają wyboru takiego materiału rozmnożeniowego, który będzie dobrze wzrastał zarówno w obecnym, jak i w przy-

szłym klimacie. Należy zatem traktować dobór przyszłego materiału rozmnożeniowego jako inwestycję na przyszłość, która dobrze zaplanowana da najwyższą możliwą stopę zwrotu, czyli drzewostany o wysokim stopniu dostosowania do nowych warunków środowiska.

Ze względu na bardzo ograniczone informacje na temat genetycznych podstaw zmienności adaptacyjnej, a także w kwestii jej relacji względem zmienności neutralnej, to doświadczenia proveniencyjne w dalszym ciągu stanowią bazę, na podstawie której wnioskuje się, jaka jest plastyczność, potencjał wzrostowy i adaptacyjny poszczególnych populacji. Ustawa o leśnym materiale rozmnożeniowym (Dz.U. 2001 nr 73 poz. 761), oprócz rejestracji i kontroli leśnego materiału podstawowego i rozmnożeniowego, reguluje także kwestię regionalizacji nasiennej, mającej zapobiegać negatywnym skutkom niekontrolowanego przenoszenia nasion. W założeniu regiony te obejmują obszary o zbliżonych uwarunkowaniach ekologicznych, zajmowane przez drzewostany o podobnych cechach fenotypowych (a więc i genetycznych). Celem regionalizacji nasiennej jest zachowanie odrębności jak największej liczby najcenniejszych, przypuszczalnie rodzimych populacji. Regionalizacja obejmuje dziewięć podstawowych gatunków lasotwórczych w Polsce. Wyróżnione zostało 26 makroregionów nasiennych – obszarów o możliwie jednorodnych warunkach klimatycznych i geomorfologicznych, uwzględniając przy tym podział administracyjny kraju (gminy). W ich obrębie ustanowiono 108 mikroregionów nasiennych podzielonych na dwa rodzaje: 56 mikroregionów matecznych i 52 mikroregiony zwykłe. Na terenie mikroregionów matecznych rosną te proveniencje, które uważane są za najcenniejsze jako wyróżniające się pod względem jakości i cech przyrostowych. Mikroregiony zwykłe obejmują obszary o ograniczonej bazie nasiennej, przy czym zabrania się wprowadzania do mikroregionów matecznych materiału rozmnożeniowego z innej proveniencji.

Regionalizacja nasienne jest nierozzerwalnie powiązana z kwestią rodzimości naszych drzewostanów, która z uwagi na przemiany, jakie zachodziły od okresu średniowiecza aż do połowy XX wieku, jest dość wątpliwa. Nadmierna eksploatacja lasów, zwłaszcza w czasach rewolucji przemysłowej, doprowadziła do znacznego zmniejszenia lesistości Europy. W konsekwencji konieczne było opracowanie wielkoskalowych programów zalesiania. Jednakże w wielu przypadkach pozostałe lasy nie były w stanie zaspokoić tak dużego zapotrzebowania na materiał rozmnożeniowy. Z tego powodu duże ilości nasion były przenoszone w niekontrolowany sposób na terenie Europy w XIX i na początku XX wieku. W rezultacie na większości obszaru Europy niemal nie spotyka się pierwotnych lasów naturalnych. Praktycznie wszystkie zasoby genetyczne lasów europejskich zostały ukształtowane przez połączenie procesów naturalnych, takich jak polodowcowa rekolonizacja i lokalna adaptacja, oraz wpływu człowieka w związku z transferem materiału rozmnożeniowego, fragmentacją i sztucznym odnowieniem lasów oraz zabiegami hodowlanymi. Trudno zatem założyć, że to, co próbujemy chronić w regionach nasiennych, jest efektem wielopokoleniowej selekcji naturalnej, czy też rodzimą, pierwotną pulą genową danego gatunku. Stworzenie granic dla przenoszenia leśnego materiału rozmnożeniowego i korzystanie z niego zgodnie z ogólnie ustalonymi zasadami w rzeczywistości ogranicza działanie selekcji naturalnej. Co więcej, długodystansowa dyspersja pyłku powoduje, że regiony nasienne i tak nie są w rzeczywistości zachowane.

Biorąc pod uwagę zachodzące zmiany klimatyczne, obecnie powinniśmy skupić się na poszukiwaniu i zachowaniu populacji plastycznych, zdolnych do przeżycia i wydania potomstwa w różnych warunkach środowiskowych. Oprócz tego wydaje się, że wskazanym byłoby wymieszanie materiału genetycznego polegające na przeniesieniu na dany teren osobników lepiej przystosowanych do prognozowanych zmian klimatycznych. Działania te określane są mianem migracji wspomaganej, jednak zastosowanie jej w naszych warunkach wymagałoby radykalnej zmiany obecnych przepisów dotyczących regionalizacji nasiennej. Aktualne tempo zmian klimatycznych w połączeniu z negatywnie oddziałującymi czynnikami o charakterze lokalnym, jak katastrofy naturalne, powoduje, że dostosowanie populacji drzew leśnych poprzez mechanizmy naturalnej selekcji może być niewystarczające w dłuższej perspektywie czasowej. W związku

z tym, że większość głównych gatunków lasotwórczych w Polsce odznacza się dobrą plastycznością, należy opracować i wdrożyć strategię wspomaganej migracji. Regionalizacja nasienna nie powinna stanowić przeszkody w elastycznym wykorzystaniu leśnego materiału rozmnożeniowego. Materiał pochodzący z wybranych populacji mógłby być wysadzany bezpośrednio w innych lokalizacjach lub wykorzystywany do krzyżowania z osobnikami z populacji lokalnej, np. na założonych w tym celu plantacjach nasiennych. W ten sposób istnieje realna szansa, że nowo powstała pula genowa zwiększy możliwości adaptacyjne utworzonych w ten sposób populacji. Coraz częściej pojawiają się postulaty dotyczące rozdzielenia podstawowych funkcji lasu (patrz rozdział D. J. Chmury pt. Strategie hodowli selekcyjnej – teoria i praktyka), dzięki czemu możliwe będzie dużo efektywniejsze osiąganie założonych celów. Dotyczy to zwłaszcza funkcji produkcyjnej, która niestety w obecnej polityce leśnej nie jest priorytetem. Naszym zdaniem początkowo rolę tę mogłyby spełniać wydzielone bloki upraw specjalnych (BUS-y) zakładane na zasadach analogicznych do tych, jakie obowiązują w przypadku bloków upraw pochodnych, co postulujemy od pewnego czasu.

Podsumowując, obowiązująca regionalizacja nasienna nie opiera się na danych doświadczalnych, które w rzetelny sposób weryfikowałyby wytyczone granice i jednorodność regionów nasiennych oraz zakres i kierunek wykorzystania leśnego materiału rozmnożeniowego. Co więcej, nie jesteśmy w stanie określić ponad wszelką wątpliwość, które populacje są rodzime dla poszczególnych regionów Polski. Badania genetyczne, choć rozwijające się w bardzo dynamicznym tempie, nadal nie pozwalają na identyfikację genów związanych z cechami adaptacyjnymi. Tym samym wybór takich, a nie innych mikroregionów matecznych nie ma szczególnego uzasadnienia. Szybkie tempo zmian klimatycznych wymusza rewizję dotychczasowych poglądów na temat tego, które populacje, a nawet całe gatunki, są tak naprawdę cenne. Najnowsze badania mogą w krótkim czasie dostarczyć wiedzy, która pozwoli nam na podjęcie naukowo uzasadnionych decyzji ukierunkowanych na efektywne zarządzanie leśnymi zasobami genetycznymi.

Literatura uzupełniająca

- Adams W. T., Zuo J., Shimizu J. Y., Tappeiner J. C. 1998. Impact of alternative regeneration methods on genetic diversity in coastal Douglas-fir. *Forest Science*, 44 (3), 390–396.
- Aitken S. N., Bemmels J. B. 2016. Time to get moving: assisted gene flow of forest trees. *Evolutionary Applications* 9: 271–290.
- Alfaro R.L., Fady B., Vendramin G.G., Dawson I.L., Fleming R.A., Sáenz-Romero C., Lindig-Cisneros R.A., Murdock T., Vinceti B., Navarro C.M., Skrøppa T., Baldinelli G., El-Kassaby Y.A., Loo J. 2014. The role of forest genetic resources in responding to biotic and abiotic factors in the context of anthropogenic climate change. *Forest Ecology and Management*, 333: 76–87.
- Aphalo P., Rikala R. 2003. Field performance of silver-birch planting-stock grown at different spacing and in containers of different volume. *New Forests*, 25 (2), 93–108. DOI: 10.1023/A:1022618810937
- Banach J. 2022. Wzrost i przydatność hodowlana sadzonek buka zwyczajnego (*Fagus sylvatica* L.) wyhodowanych na różnych podłożach szkółkarskich. *Zeszyty Naukowe Uniwersytetu Rolniczego im. Hugona Kołłątaja w Krakowie*, nr 557, seria Rozprawy, nr 434. Wyd. Uniwersytetu Rolniczego w Krakowie, ss. 94.
- Banach J., Skrzyszewska K., Skrzyszewski J. 2017. Reforestation in Poland: History, Current Practice and Future Perspectives. *Reforesta*, 3, 185–195. DOI: 10.21750/REFOR.3.14.38
- Basey A. C., Fant J. B., Kramer A. T. 2015. Producing native plant materials for restoration: 10 rules to collect and maintain genetic diversity. *Native Plants Journal*, 16 (1), 37–53. DOI: 10.3368/npj.16.1.37
- Bernadzki E. 1994. Półnaturalna hodowla lasu jest nadal aktualna. *Las Polski* 4.
- Borovics A., Cseke K., Molnár T. 2012. Genetic Consequences of Utilization Artificial Populations in Forestry. W: *Seed Orchards and Breeding Theory Conference*, N. Bilir (red.) (s. 67–71). Forestry Faculty of Suleyman Demirel University, Antalya, Turkey.
- Brzeziecki B., Drozdowski S., Bielak K., Gawron L., Burczyk W. 2013. Kształtowanie się zróżnicowanej struktury drzewostanów w warunkach nizinnych. *Sylvan* 8, 597–606.
- Buongiorno J. 2001. Quantifying the implications of transformation from even to uneven-aged forest stands. *For. Ecol. Manage.* 151: 121–132.
- Burczyk, J. 1998. Mating system variation in a Scots pine clonal seed orchard. *Silvae genetica* 47 (2–3): 155–58.
- Burczyk J. 2014. Czy selekcja drzew leśnych prowadzi do redukcji zmienności genetycznej. VI Zimowa Szkoła Leśna IBL – Przyrodnicze, społeczne i gospodarcze uwarunkowania oraz cele i metody hodowli lasu, Sękocin Stary, 18–20 marca 2014
- Burczyk, J., T. Nikkanen, i A. Lewandowski. 1997. Evidence of an unbalanced mating pattern in a seed orchard composed of two larch species. *Silvae Genet* 46: 176–81.
- Burczyk J., Lewandowski A., i Chalupka W. 2004. Local pollen dispersal and distant gene flow in Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.). *Forest Ecology and Management* 197 (1–3): 39–48.
- Burgarella C., Navascués M., Soto Á., Lora Á., Fici S. 2007. Narrow genetic base in forest restoration with holm oak (*Quercus ilex* L.) in Sicily. *Annals of Forest Science*, 64 (7), 757–763. DOI: 10.1051/forest:2007055
- Campbell R. K., Sorensen F. C. 1984. Genetic Implications of Nursery Practices. W: *Forestry Nursery Manual: Production of Bareroot Seedlings*, M. L. Duryea, T. D. Landis, C. R. Perry (red.). Springer Netherlands, Dordrecht. DOI: 10.1007/978-94-009-6110-4_17
- Chalupka R., Matras J., Barzdajn W., Burczyk J., Fonder W., Grądzki T., Gryzłó Z., Kacprzak P., Kowalczyk J., Kozioł C., Pytko T., Rzońca Z., Sabor J., Szeląg Z., Tarasiuk S. 2011. Program zachowania leśnych zasobów genowych i hodowli selekcyjnej drzew w Polsce na lata 2011–2035. Centrum Informacyjne Lasów Państwowych, Warszawa. 142 pp.

- Chalupka W., Koziol Cz., Matras J. 2014.** Ochrona leśnej różnorodności genetycznej. VI Zimowa Szkoła Leśna IBL – Przyrodnicze, społeczne i gospodarcze uwarunkowania oraz cele i metody hodowli lasu, Sękocin Stary, 18–20 marca 2014
- Chalupka, W. 1997.** Produkcja ulepszonych genetycznie nasion na potrzeby hodowli lasu. *Sylwan* 141 (04): 77–84.
- Clair J. B. S., Adams W. T. 1993.** Family composition of Douglas-fir nursery stock as influenced by seed characters, mortality, and culling practices. *New Forests*, 7, 319–329. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00036752>
- Comparison of the genetic variability of Scots pine trees and their progeny from nursery production based on DNA analyses
- Cuervo-Alarcon L., Arend M., Müller M., Sperisen C., Finkeldey R., Krutovsky K. V. 2021.** A candidate gene association analysis identifies SNPs potentially involved in drought tolerance in European beech (*Fagus sylvatica* L.). *Scientific Reports* 11 (1): 2386.
- Cullingham C. I., Peery R. M., Fortier C. E., Mahon E. L., Cooke J. E. K., Coltman D. W. 2020.** Linking genotype to phenotype to identify genetic variation relating to host susceptibility in the mountain pine beetle system. *Evolutionary Applications* 13 (1): 48–61.
- Davidson R. H., Edwards D. G. W., Sziklai O., El-Kassaby Y. A. 1996.** Genetic variation in germination parameters among Pacific silver fir populations. *Silvae Genetica*, 45, 165–171.
- Dering M., Chybicki I. 2012.** Assessment of genetic diversity in two-species oak seed stands and their progeny populations. *Scandinavian Journal of Forest Research* 27 (1): 2–9.
- Devetaković J., M. Š.-N., Ivetić V. 2013.** Variability of morphometric characteristics of one-year seedlings of different half-sib European White Elm (*Ulmus effusa* Wild.) from the Great War Island. *Biologica Nyssana*, 4, 87–92.
- Dewald L., White T. L., Duryea M. L. 1992.** Growth and phenology of seedlings of four contrasting slash pine families in ten nitrogen regimes. *Tree Physiology*, 11 (3), 255–269. DOI: 10.1093/treephys/11.3.255
- Działuk A., Burczyk J. 2006.** Zmiany struktury genetycznej pomiędzy populacją rodzicielską a potomną w drzewostanie nasiennym sosny zwyczajnej (*Pinus sylvestris* L.). *Sylwan* (10): 30–38.
- Edwards D. G. W., El-Kassaby Y. A. 1996.** The biology and management of coniferous forest seeds: Genetic perspectives. *The Forestry Chronicle*, 72 (5), 4.
- EL-Kassaby, Yousry A., Dag Rudin, i Reza Yazdani. 1989.** Levels of outcrossing and contamination in two *Pinus sylvestris* L. seed orchards in northern Sweden. *Scandinavian Journal of Forest Research* 4 (1–4): 41–49.
- Erickson V. J., Halford A. 2020.** Seed planning, sourcing, and procurement. *Restoration Ecology*, 28 (S3). DOI: 10.1111/rec.13199
- Feliksik E., Wilczyński S. 1998.** Wpływ temperatury i opadów na przyrost roczny drewna świerka, sosny, modrzewia występujących w leśnictwie Pierściec u podnóża pogórza Wilamowickiego. *Probl. Zagospod. Ziemi Gór. PAN* 44: 77–86.
- Finkeldey R., Ziehe M. 2004.** Genetic implications of silvicultural regimes. *Forest Ecology and Management*, 197 (1–3), 231–244. DOI: 10.1016/j.foreco.2004.05.036
- Funda, T. 2012.** Seed Orchard Genetics. *CAB Reviews: Perspectives in Agriculture, Veterinary Science, Nutrition and Natural Resources* 7 (13). <https://doi.org/10.1079/PAVSNNR20127013>.
- Funda, T., M. Lstiburek, P. Lachout, J. Klápvtve, i Y. A. El-Kassaby. 2009.** „Optimization of combined genetic gain and diversity for collection and deployment of seed orchard crops”. *Tree Genetics & Genomes* 5 (4): 583–93.
- Gömöry D., Himanen K., Tollefsrud M. M., Uggla C., Kraigher H., Bordacs S., Alizoti P., A'Hara S., Frank A., Proschowsky G. F. 2021.** Genetic aspects linked to production and use of forest reproductive material (FRM) collecting scientific evidence for developing guidelines and decision support tools for effective FRM management. European Forest Institute, EUFORGEN Secretariat, Barcelona.
- Gömöry D., Bruchánik R., Longauer R. 2003.** „Fertility variation and flowering asynchrony in *Pinus sylvestris*: consequences for the genetic structure of progeny in seed orchards”. *Forest Ecology and Management* 174 (1): 117–26. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(02\)00031-2](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(02)00031-2).
- Grattapaglia D., Silva-Junior O. B., Resende R. T., Cappa E. P., Müller B. S. F., Tan B., Isik F., Ratcliffe B., El-Kassaby Y. A. 2018.** Quantitative genetics and genomics converge to accelerate forest tree breeding. *Frontiers in Plant Science* 871 (November): 1–10.

- Hanewinkel M. 2001a.** Economic aspects of the transformation from even-aged pure stands of Norway spruce to uneven-aged mixed stands of Norway spruce and beech. *For. Ecol. Manage.* 151, 181–193.
- Hanewinkel M. 2001b.** Financial results of selection forest enterprises with high proportions of valuable timber - results of an empirical study and their Application. *Schweiz. Z. Forstwes.* 152, 343–349.
- Hanewinkel M. 2014.** Ryzyko hodowlane w zmieniającym się klimacie. W: *Przyrodnicze, społeczne i gospodarcze uwarunkowania oraz cele i metody hodowli lasu*. Zimowa Szkoła Leśna przy Instytucie Badawczym Leśnictwa, VI Sesja. Sękocin Stary, 18–20 marca 2014 r., 88–100.
- Hess M. 1965.** Piętra klimatyczne w polskich Karpatach Zachodnich. *Zeszyty Naukowe UJ nr 115, Prace Geograficzne* 11.
- Himanen K., Nygren M. 2014.** Effects of seed pre-soaking on the emergence and early growth of containerized Norway spruce seedlings. *New Forests*, 45 (1), 71–82. DOI: 10.1007/s11056-013-9392-6
- Irrgang S. 2002.** Klimaänderung und Waldentwicklung in Sachsen – Auswirkungen auf die Forstwirtschaft. *Forstarchiv*, 73, 137–148.
- Isabel N., Holliday J. A., Aitken S. N. 2020.** Forest genomics: Advancing climate adaptation, forest health, productivity, and conservation. *Evolutionary Applications* 13 (1): 3–10.
- Ivetić V., Devetaković J., Nonić M., Stanković D., Šijačić-Nikolić M. 2016.** Genetic diversity and forest reproductive material - from seed source selection to planting. *IForest - Biogeosciences and Forestry*, 9 (5), 801–812. DOI: 10.3832/for1577-009
- Jacobs D. F., Salifu K. F., Seifert J. R. 2005.** Growth and nutritional response of hardwood seedlings to controlled-release fertilization at outplanting. *Forest Ecology and Management*, 214 (1), 28–39. DOI: 10.1016/j.foreco.2005.03.053
- Jaworski A., Skrzyszewski J. 2013.** Ocena hodowlanych efektów dotychczasowej przebudowy świerczyn w różnych klasach wieku i warunkach siedliskowych oraz postępowanie hodowlane na powierzchniach z odnowieniem naturalnym. Barszcz J (red.) *Doskonalenie metod przebudowy zagrożonych świerczyn w Beskidach: Śląskim i Żywieckim w oparciu o hodowlę lasu bliską naturze i wzmoczoną różnorodność biologiczną*. Msk. Sprawozdanie z tematu badawczego finansowanego przez DGLP.
- Jurásek A., Leugner J., Martincová J. 2009.** Effect of initial height of seedlings on the growth of planting material of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) in mountain conditions. *Journal of Forest Science*, 55 (No. 3), 112–118. DOI: 10.17221/97/2008-JFS
- Knocke, Th. 1998.** Analyse und Optimierung der Holzproduktion in einem Plenterwald - zur Forstbetriebsplanung in ungleichaltrigen Wäldern. *Forstliche Forschungsberichte* 100.
- Kocięcki, S. 1970.** „Drzewostany uznane i plantacje nasienne jako środek zwiększania produktywności lasu”. *Sylvan* 114 (08–09).
- Konecka A., Tereba A., Bieniek J., Nowakowska J. A. 2018.** Porównanie zmienności genetycznej pokoleń materialnych i sztucznie wyhodowanego potomstwa sosny zwyczajnej na podstawie analiz DNA. *Sylvan* 162 (1): 32–40. DOI: 10.26202/SYLVAN.2017092
- Konnert M., Hosius B. 2010.** Contribution of forest genetics for a sustainable forest management. *Forstarchiv*, 81 (4), 170–174.
- Konnert M., Ruetz W. 2003.** Influence of nursery practices on the genetic structure of beech (*Fagus sylvatica* L.) seedling populations. *Forest Ecology and Management*, 184 (1–3), 193–200. DOI: 10.1016/S0378-1127(03)00206-8
- Konnert M., Ruetz W. 2006.** Genetic aspects of artificial regeneration of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) in Bavaria. *European Journal of Forest Research*, 125 (3), 261–270. DOI: 10.1007/s10342-006-0116-8
- Konnert, M., Hosius, B. 2010.** Contribution of forest genetics for a sustainable forest management. *Forstarchiv*, 81(4), 170–174.
- Kormanik P. P., Sung S.-J. S., Zarnoch S. J. 1998.** Immature Loblolly Pine Growth and Biomass Accumulation: Correlations with Seedlings Initial First-Order Lateral Roots. *Journal of Applied Forestry*, 22 (2), 117–123.
- Kosińska J., Lewandowski A., Chałupka W. 2007.** Genetic variability of scots pine maternal populations and their progenies. *Silva Fennica* 41 (1): 5–12.
- Kowalczyk, J., i M. Filipovics. 2007.** „The impact of different selection methods on genetic diversity and genetic gain of the Scots pine breeding population.” *Leśne Prace Badawcze*, nr No.4: 107–23.

- Kowalczyk, Jan. 2021.** „Ochrona leśnych zasobów genowych”. Biblioteczka leśniczego, nr 409.
- Lamhamedi M. S., Ammari Y., Fecteau B., André Fortin J., Margolis H. 2000.** Problématique des pépinières forestières en Afrique du Nord et stratégies de développement. Cahiers Agricultures, 9 (5), 369–380.
- Leibundgut H. 1972.** Pielęgnowanie drzewostanów. PWRiL, Warszawa.
- Lenz P. R. N., Nadeau S., Mottet M. J., Perron M., Isabel N., Beaulieu J., Bousquet J. 2020.** Multi-trait genomic selection for weevil resistance, growth, and wood quality in orway spruce. Evolutionary Applications 13 (1): 76–94.
- Li B., McKeand S. E., Allen H. L. 1991.** Genetic variation in nitrogen use efficiency of loblolly pine seedlings. Forest Science, 37 (2), 613–626. DOI: 10.1093/forestscience/37.2.613
- Małek S., Astel A., Krakowian K., Opalacz J. 2010.** Ocena jakości wód źródłanych w rejonie Skrzycznego i Baraniej Góry. Sylwan 154(7), 499–505.
- Mathew J., Vasudeva R. 2005.** Variation of seedling vigour among half-sib families of teak (*Tectona grandis*). Journal of Tropical Forest Science, 17 (1), 170–172.
- Matras, Jan, i Wojciech Fonder. 2006.** „Wytyczne w sprawie ochrony leśnych zasobów genowych na potrzeby nasiennictwa leśnego. Załącznik nr 1 do zarządzenia nr 7 A z 7 kwietnia 2006 r. dyrektora generalnego LP (zn. sp. ZG/7130/7/2006) w sprawie ochrony leśnych zasobów genowych na potrzeby nasiennictwa i hodowli drzew leśnych”. IBL, DGLP, Warszawa.
- Mattsson A. 2005.** Regeneration practices in Scandinavia: State-of-the-art and new trends. W: The thin green line: a symposium on the State-of-the-Art in reforestation ; proceedings, July 26–28, 2005, Thunder Bay, Ontario, Canada, S. J. Colombo (red.). Ontario Forest Research Institute, Ontario Ministry of Natural Resources, Sault Ste. Marie, Ont.
- Mohr C., Schori Ch. 1999.** Femelschlag oder Plenterung - Ein Vergleich aus betriebswirtschaftlicher Sicht. Schweiz. Z. Forstwes. 150, 49–55.
- Neale D. B., Ingvarsson P. K. 2008.** Population, quantitative and comparative genomics of adaptation in forest trees. Plant Biology 11 (2): 149–155. Populacyjna, ilościowa i porównawcza genomika adaptacji drzew leśnych. Biologia roślin
- Nord-Larsen Th., Bechsgaard A., Holm M., Holten-Andersen P. 2003.** Economic analysis of near-natural beech stand management in Northern Germany. For. Ecol. Manage. 184, 149–165.
- Paluch J. 2005b.** Spatial distribution of regeneration in West-Carpathian uneven-aged silver fir forests. European Journal of Forest Research 124, 47–54
- Paluch J., Jastrzębski R. 2013.** Natural regeneration of shade-tolerant *Abies alba* Mill. in gradients of stand species compositions: Limitation by seed availability or safe microsites? Forest Ecology and Management 307, 322–332.
- Paluch J., Stępniewska H. 2012.** Effect of microsites on the survival, density, and ectomycorrhizal status of shade-tolerant *Abies alba* Mill. regeneration attacked by fungal pathogens. Canadian Journal of Forest Research 42, 720–732.
- Pfenninger M., Reuss F., Kiebler A., Schönnenbeck P., Caliendo C., Gerber S., Cocchiara B., Reuter S., Blüthgen N., Mody K., Mishra B., Bálint M., Thines M., Feldmeyer B. 2021.** Genomic basis for drought resistance in european beech forests threatened by climate change. Elife 10: 1–17.
- Pszczółkowska A., Okorski A., Jastrzębski J. P., Paukszto Ł., Gorzkowska A., Chreska A., Makowczenko K. 2017.** First report of *Fagus sylvatica* leafspot infection by *Colletotrichum fioriniae* in forest nurseries in Northeastern Poland. Plant Disease. <https://doi.org/10.1094/PDIS-04-17-0471-PDN>
- Pyhäjärvi T., Kujala S. T., Savolainen O. 2020.** 275 years of forestry meets genomics in *Pinus sylvestris*. Evolutionary Applications 13 (1): 11–30.
- Ratnam W., Rajora O. P., Finkeldey R., Aravanopoulos, F., Bouvet J. M., Vaillancourt R. Vinson, C. (2014).** Genetic effects of forest management practices: global synthesis and perspectives. Forest ecology and management, 333, 52–65.
- Rogers D., Montalvo A. 2004.** Genetically appropriate choices for plant materials to maintain biological diversity (s. 335). Rocky Mountain Region, Lakewood, CO.: University of California. Report to the USDA Forest Service. Pobrano z <http://www.fs.fed.us/r2/publications/botany/plantgenetics.pdf>
- Sabor J. 2003.** Wpływ stosowanych zabiegów pielęgnacyjnych i rębni na zmianę struktury genetycznej drzewostanów. The effect of tending treatments and cutting systems on the genetic structure of stands. Sylwan 147 (2):39–48, DOI: <https://doi.org/10.26202/sylwan.2003015>

- Sabor J. (red.), Barzdajn W., Blonkowski S., Chalupka W., Fonder W., Giertych M., Korczyk A., Matras J., Potyralski A., Szelaż Z., Zajaczkowski S. 2004. Program testowania potomstwa wyłączonych drzewostanów nasiennych drzew doborowych, plantacji nasiennych i plantacyjnych upraw nasiennych. DGLP, Warszawa ([https://www.ibles.pl/documents/17120/123539/ Program%20testowania%20potomstwa.pdf](https://www.ibles.pl/documents/17120/123539/Program%20testowania%20potomstwa.pdf)).
- Savolainen, O., and R. Yazdani. 1991. Genetic comparison of natural and artificial populations of *Pinus sylvestris*. Genetic variation in European populations of forest trees: 228–34.
- Schröder R., Prasse R. 2013. From nursery into nature: A study on performance of cultivated varieties of native plants used in re-vegetation, their wild relatives and evolving wild×cultivar hybrids. *Ecological Engineering*, 60, 428–437. DOI: 10.1016/j.ecoleng.2013.09.036
- Schütz, J.P. 1975. Dynamique et conditions d'équilibre de peuplements jardinés sur les stations de la hêtre à sapin. *Schweiz. Z. Forstwes.* 126, 637–671.
- Schütz J.P. 2001. Der Plenterwald - und weitere Formen strukturierter und gemischten Wälder. Parey Buchverlag, Berlin.
- Skroppa T. 1994. Impacts of tree improvement on genetic structure and diversity of planted forests. *Silva Fennica*. 1994. 28(4): 265–274.
- Skrzyszevska K. 2013. Wartość selekcyjna jodły pospolitej (*Abies alba* Mill.) polskich pochodzeń w okresie juvenilnego wzrostu w zróżnicowanych warunkach siedliskowych. *Zeszyty Naukowe Akademii Rolniczej w Krakowie* 377: 7–313.
- Skrzyszevska K., Banach J., Bownik G. 2019. Wpływ sposobu przedsięwzięcia przygotowania żołądki i terminu siewu na kiełkowanie nasion i wzrost sadzonek dębu szypułkowego. *Sylvan*, 163 (09), 716–725. DOI: 10.26202/sylvan.2019043
- Skrzyszevska K., Banach J., Kulej M. 2017. Znaczenie i realizacja testowania leśnego materiału podstawowego dla rozwoju zasobów genowych. Wyzwania gospodarki leśnej na terenie RDLP w Krakowie na początku XXI wieku. Wydawnictwo Uniwersytetu Rolniczego w Krakowie, Kraków 2017
- Skrzyszevska J. 2012. Pielęgnacja. W: Buk zwyczajny. (red. J. Skrzyszevska), PWRiL Warszawa, 295–354.
- Skrzyszevska J., Paluch J., Piszczek M., Kożuch A., Pach M., Kołodziej Z., Karczmarski J., Szczegółne cele i metody hodowli lasów górskich. 2014. W: Przyrodnicze, społeczne i gospodarcze uwarunkowania oraz cele i metody hodowli lasu. Zimowa Szkoła Leśna przy Instytucie Badawczym Leśnictwa, VI Sesja. Sękocin Stary, 18–20 marca 2014 r., 113–133.
- Stahl, P., Koski, V. 2000. Impacts of silviculture and forest management on genetic diversity of trees. In: Krishnapillay, B. et al. (ed.). *Forests and Society: The Role of Research*, XXI IUFRO World Congress, 7–12 August 2000, Kuala Lumpur, Malaysia. Volume 1, Sub-plenary sessions. p. 110–119.
- Stoehr M. U., El-Kassaby Y. A. 1997. Levels of genetic diversity at different stages of the domestication cycle of interior spruce in British Columbia. *Theoretical and Applied Genetics*, 94 (1), 83–90. DOI: 10.1007/s001220050385
- Szczerbiński W., Szymański S. 1959. Problem przerostów i rozpięzacz w litych młodnikach sosnowych oraz ocena zastosowania metod ich unieszkodliwiania. *Poznańskie Towarzystwo Przyjaciół Nauk*, Wydział Nauk Matematyczno-Przyrodniczych, Prace Komisji Nauk Rolniczych i Leśnych, tom VI (1), Poznań
- Szymański S. 1962. Wpływ przerostów i rozpięzacz na wzrost i wydzielanie się drzew w niepielęgnowanym młodniku sosnowym. *SYLVAN* 106 (3):11–24
- Thomas B. R., Macdonald S. E., Hicks M., Adams D. L., Hodgetts R. B. 1999. Effects of reforestation methods on genetic diversity of lodgepole pine: an assessment using microsatellite and randomly amplified polymorphic DNA markers: *Theoretical and Applied Genetics*, 98 (5), 793–801. DOI: 10.1007/s001220051136
- Thompson J. R., Schultz R. C. 1995. Root system morphology of *Quercus rubra* L. planting stock and 3-year field performance in Iowa. *New Forests*, 9 (3), 225–236. DOI: 10.1007/BF00035489
- Thorsén Å., Mattsson S., Weslien J. 2001. Influence of Stem Diameter on the Survival and Growth of Containerized Norway Spruce Seedlings Attacked by Pine Weevils (*Hylobius* spp.). *Scandinavian Journal of Forest Research*, 16 (1), 54–66. DOI: 10.1080/028275801300004415
- Tyszkiewicz, S. 1951. Doświadczalnictwo nasiennicze w latach 1946–1950. *Sylvan* 95 (01).
- Ununger J., Ekberg I., Kang H. 1988. Genetic control and age related changes of juvenile growth characters in *Picea abies*. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 3 (1–4), 55–66. DOI: 10.1080/02827588809382495

- Ward J. S., Gent M. P. N., Stephens G. R. 2000.** Effects of planting stock quality and browse protection-type on height growth of northern red oak and eastern white pine. *Forest Ecology and Management*, 127 (1–3), 205–216. DOI: 10.1016/S0378-1127(99)00132-2
- White T. L., Adams W. T., Neale D. B. 2007.** *Forest genetics*. CABI Publishing, Cambridge, MA, USA. 682 pp.
- Woeste K. E., Jacobs D. F., McKenna J. R. 2011.** Half-sib seed source and nursery sowing density affect black walnut (*Juglans nigra*) growth after 5 years. *New Forests*, 41 (2), 235–245. DOI: 10.1007/s11056-010-9224-x
- Wójkiewicz B., Cavers S., Wachowiak W. 2016.** Current approaches and perspectives in population genetics of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Forest Science* 62 (3): 343–354.
- Wu H. X. M., Yeh F. C. 1997.** Genetic effect on biomass partition and breeding for tree architecture in *Pinus contorta* spp. *latifolia* from central Alberta. *Forest Genetics*, 4 (3), 123–131.
- Zajączkowski J. 1981.** Ciecia pielęgnacyjne w uprawach i młodnikach sosnowych oraz możliwości ich racjonalizacji. *Sylvan*, 3, 1–9.



Rycina 1. Przycinanie młodych drzewek modrzewia w plantacji nasiennej ułatwia zbiór szyszek
(*fot. J. Kowalczyk*)



Rycina 2. Drzewostan sosny zwyczajnej w Nadleśnictwie Ostrów Mazowiecka (*fot. J. Kowalczyk*)



Rycina 3. Zbiór nasion brzozy brodawkowatej z drzew ściętych (*fot. J. Kowalczyk*)



Rycina 4. Plantacja nasienna dębu bezszypułkowego w Nadleśnictwie Krzystkowie (*fot. J. Kowalczyk*)



Rycina 5. Nadleśnictwo Chojnów, Sękocin Stary – plantacja nasienna modrzewia europejskiego 1,5 generacji, ogławiana (fot. J. Kowalczyk)



Rycina 6. Czeremcha amerykańska jest jednym z najgroźniejszych konkurentów w stosunku do sosny zwyczajnej (fot. M. Baranowska)



Rycina 7. Efekt zaniedbań pielęgnacyjnych (fot. M. Baranowska)



Rycina 8. Osutki stanowią naturalny czynnik „regulujący zwarcie” nalotów sosnowych (fot. M. Baranowska)



Rycina 9. Wykonany zabieg z pozostawieniem wadliwego drzewa (fot. M. Baranowska)



Rycina 10. Plantacyjna uprawa nasienna czereśni ptasiej dostarcza dobrej jakości nasion (fot. T. Wojda)



Rycina 11. Równomierne wschody buka w szkółce kontenerowej w Jarocinie (fot. J. Kowalczyk)



Rycina 12. Niezagospodarowany wyłączony drzewostan nasienny buka zwyczajnego w granicach rezerwatu przyrody w Nadleśnictwie Łądek Zdrój (fot. J. Kowalczyk)