

## ROZDZIAŁ 7

### GENETYKA

#### 7.1. Zmienność proveniencyjna i dziedziczenie (Maciej Giertych)

##### 7.1.1. Wstęp

Poznaniu naturalnej zmienności genetycznej służą badania proveniencyjne polegające na porównaniu, w jednakowych warunkach, przedstawicieli różnych populacji. Najstarsze metodycznie założone doświadczenie ze świerkiem pospolitym pochodzi z 1938 roku. Międzynarodowa Unia Leśnych Placówek Badawczych (IUFRO) zorganizowała wtedy serię doświadczeń w wielu krajach, wykorzystując wspólny materiał nasienny z 36 stanowisk z różnych części zasięgu tego gatunku. W roku 1939 założono następną serię doświadczeń z 14 pochodzonymi, która jednak ze względu na wybuch wojny objęła małą liczbę kooperantów. W roku 1964 IUFRO podjęła następną serię doświadczeń, ze zbiorem nasion ze 1100 stanowisk, reprezentujących europejski zasięg tego gatunku. W 1972 roku powstała seria doświadczeń w różnych krajach z nasionami pochodzącymi z polskich drzewostanów nasiennych. Otrzymała ona status doświadczenia IUFRO. Pozostałe doświadczenia rozsiane po całej Europie mają charakter krajowy, choć niekiedy uwzględniają też proveniencje obce.

Do doświadczenia z 1938 roku Polska dostarczyła nasiona z 6 stanowisk (Białowieża, Istebna, Radom, Stąpce, Wilno i Dolina), z czego trzy ostatnie znajdują się dziś za naszą wschodnią granicą, natomiast jedno stanowisko, znane w literaturze jako Pforten, znajduje się obecnie w grani-

cach Polski (Nadleśnictwo Brody nad Nysą Łużycką). Nasiona te były wysiane w szkółkach i przygotowywano się do założenia kilku powierzchni doświadczalnych w Polsce. Powierzchnie w nadleśnictwach Andrychów i Rycerka (Beskidy), w czasie wojny utraciły dokumentację. W 1941 roku założono powierzchnię w Nadleśnictwie Lubień, jednak z powodu dużych wypadów sadzonek zaraz po posadzeniu, została ona uzupełniona świerkiem nieznanego pochodzenia przez ludzi nie zorientowanych w znaczeniu tej powierzchni, dlatego też nie nadaje się do wykorzystania naukowego. Niemcy założyli powierzchnię doświadczalną na terenie obecnego Nadleśnictwa Dobrodzień, nie została ona jednak odnaleziona z powodu braku dokumentacji.

W serii doświadczeń z 1939 roku Polska nie uczestniczyła. Figuruje tam pod numerem 10 proveniencja Polska, ale nie wiadomo jakie to pochodzenie.

Do doświadczenia z roku 1964 Polska dostarczyła nasion z 91 stanowisk. Sadzonki były wyhodowane w szkółkach firmy PEIN i PEIN koło Hamburga w RFN, wspólnie dla wszystkich doświadczeń i rozprowadzone w roku 1968 do 20 kooperantów, w tym do prof. BAŁUTA z Wydziału Leśnego Akademii Rolniczej w Krakowie. Założył on, na terenie Lasów Doświadczalnych Akademii Rolniczej Kraków koło Krynicy, jedną powierzchnię obejmującą wszystkie 1100 proveniencji.

Dla doświadczenia z 1972 roku nasiona dostarczyła tylko Polska (IBL) z 20 drzewo-



stanów nasiennych. W Polsce założono 5 powierzchni doświadczalnych (Knyszyn, Kórnik, Siemianice, Niepołomice, Głuchów) (MATRAS 1993).

Niezależnie od doświadczeń międzynarodowych zakładano też wiele krajowych. W Polsce zajmuje się tym Wydział Leśny Szkoły Głównej Gospodarstwa Wiejskiego od 1958 roku oraz Instytut Dendrologii Polskiej Akademii Nauk od 1964 roku (GIERTYCH 1970). Niektóre stare doświadczenia niemieckie są również dla nas ciekawe z tego tytułu, że uwzględniają proveniencje z naszych ziem zachodnich i północnych, a mianowicie Borki (Borken), Stronie Śląskie (Seitenberg), Piechowice (Petersdorf) i Brody (Pforthen).

Udział Polski w doświadczeniach proveniencyjnych nad świerkiem nie odbiega od zakresu tych badań w krajach zachodnio-europejskich, a publikacji krajowych i zagranicznych jest na tyle dużo, że można pokusić się o pewną syntezę wyników.

## 7.1.2. Zróżnicowanie cech

### 7.1.2.1. Cechy wzrostowe

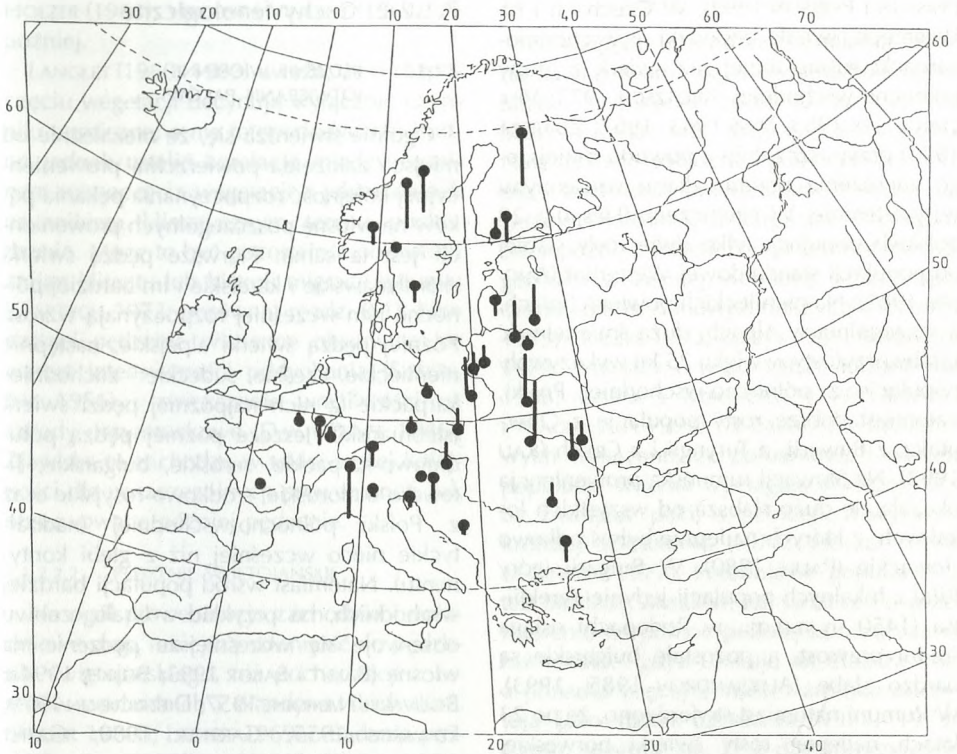
Dosyć powszechna jest opinia, że największą masę, wysokość i pierśnicę, najlepszy przyrost na wysokość i na grubość osiągają świerki z tak zwanej grupy północno-wschodniej (z Polski północno-wschodniej, Litwy, Łotwy, Estoni, północnej Białorusi i zachodniej Rosji) oraz świerki z Karpat od Biharu (Rumunia) aż po Beskid Śląski. Często też wspomiana jest populacja niemiecka Westerhof jako dobrze rosnąca. Używana jest ona w Niemczech jako standardowa do porównań. Nieco słabiej rosną świerki czesko-morawskie, południowo-skandynawskie i środkowo-niemieckie. Jeszcze gorsze przyrosty mają świerki alpejskie, środkowo- i północno-skandynawskie północno- i południowo-rosyjskie oraz bałkańskie. Na ogół świerki pochodzące z wyższych stanowisk mają słabszy wzrost niż świerki ze stanowisk niższych (ALEKSANDROV

1985, 1993; ANONIM 1981; BALDWIN 1967; BALDWIN i wsp. 1973; BALUT i SABOR 1993; BERAN 1993; BOUVAREL i LEMOINE 1957; CORRIEU i wsp. 1989; DANUSEVICIUS 1993; DIETRICHSON 1963, 1967a, 1979; EDWARDS 1955; ERICKSSON i wsp. 1975; FOTTLAND i SKRÖPPA 1989; FOWLER 1979; FRÖHLICH 1966; GÄRTNER E. 1975, 1980; GATHY 1960a, 1960b; GIERTYCH 1976a, 1979, 1984; GØHRN 1966; GÜNZL 1969, 1979ab; HAGMAN 1971, 1979; HEIKINHEIMO 1956/58; HÉOIS i VAN DE SYPE 1991; HOLST 1963; HOLUBČÍK 1984; JANSON 1968; KIELLANDER 1970a; KING i RUDOLF 1969; KÖNIG 1981; KORABLEV i wsp. 1975; KRUTZSCH 1973, 1974, 1975; KNUDSEN 1956; KUPČINSKIJ i wsp. 1980; LACAZE 1969a, 1970; LANGLET 1960, 1963, 1964; LINES 1973a, b, 1974, 1979; MAGNESEN 1972; NANSON 1964, 1981; NATSVLIŠVILI 1981; PAL'CEV 1980; PAVES 1982; PERSSON i PERSSON 1992; PRESCHER 1982; RAU 1983; REDKO i DURSIN 1982; ROHMEDEK i BEUSCHEL 1970; ROLLER 1971; ROSTOVCEV 1967; ROSTOVCEV i KURAKIN 1981; RUBNER 1957; RUDOLF i SLABAUGH 1958; SCHMIDT-VOGT i KOCIĘCKI 1985; SLABAUGH i RUDOLF 1957; SZÖNYI i UJVÁRI 1975; TEICH i MORGENSTERN 1969; TROEGER 1958; UJVÁRI 1986; UJVÁRI i UJVÁRI 1979; VANČURA i VINŠ 1983; VENN 1964; VINCENT i FLEK 1953; VINCENT i VINCENT 1964; VINŠ 1963, 1967, 1976; VINŠ i VANČURA 1977, 1979; VIŠNJAKOV 1969; WEISGERBER 1979; WEISGERBER i wsp. 1977, 1984, 1985; WEISS 1981; WEISS i HOFFMANN 1968, 1969; WERNER 1976; ŽDÁRSKÁ 1968, 1973, 1980).

Typowym przykładem otrzymywanych wyników jest masa drewna uzyskiwana średnio poprzez wiele powierzchni doświadczalnych IUFRO z 1938 roku, wyrażona w jednostkach odchylenia standardowego na mapie zasięgu gatunku w Europie (Ryc. 7.1).

Od tego ogólnego obrazu zmienności produkcji masy są jednak pewne odchylenia w zależności od miejsca założenia powierzchni. Gdy powierzchnie są blisko siebie, na przykład 3 niemieckie lokalizacje doświadczalne z 1964/68, wówczas zgodność wyników (korelacja rankingu proveniencji)





**Ryc. 7.1.** Masa drewna *Picea abies* (L.) KARST. uzyskana średnio poprzez różne powierzchnie doświadczenia IUFRO 1938 wyrażona w jednostkach odchylenia standardowego od średniej powierzchniowej i naniesiona graficznie na mapę Europy. Słupki w górę oznaczają, że masa danej proveniencji przewyższa średnią, a słupki w dół że jest poniżej średniej. Odchylenia w zakresie od  $-0.1$  do  $+0.1$  mieszczą się w średnicy kropki. W oparciu o dane z ostatniego raportu o tym doświadczeniu (GIERTYCH 1984)

jest wysoka (KÖNIG 1976). Z wiekiem jednak ta zgodność maleje (GIERTYCH 1989; PLIURA i GABRILAVICIUS 1993) jak również maleją różnice między proveniencjami (RONE 1984). Na powierzchniach przestrzennie lub siedliskowo odległych wyniki bywają bardziej zróżnicowane. W porównaniu 20 polskich populacji świerka na 5-letnich uprawach w Polsce (Knyszyn), wyższe były drzewa z Polski północno-wschodniej a we Francji z Beskidu Wysokiego (LACAZE i KOCIĘCKI 1979). W okolicach Archangielska fińskie i północno-rosyjskie świerki rosną lepiej niż południowo-rosyjskie (VOJČAL 1968; DURSIN 1976). Tak samo w Karelii przewaga

południowych populacji zanika do 10 lat gdyż w klimatycznie ekstremalnych warunkach rasy lokalne okazują się lepiej przystosowane (ŠČERBAKOVA 1989). W Skandynawii karpackie populacje z czasem tracą swą przewagę przyrostową a ponadto drzewa miewają wiele splekań pionowych, które je dyskwalifikują, natomiast w wieku 23 lat nadal dobrze przyrastają populacje z pogranicza litewsko-białorusko-polskiego (PERSSON i PERSSON 1992), podczas gdy na dalekiej północy czy na dużych wysokościach lokalne rasy skandynawskie lub z południowej Finlandii i Szwecji są lepsze niż kontynentalne (DIETRICHSON 1963; LANGLET 1960;



PERSSON i PERSSON 1992). W Czechach i na Węgrzech świerk beskidzki i wschodnio-karpacki rośnie lepiej niż świerk z grupy północno-wschodniej (KRUTZSCH 1973; VINCENT i FLEK 1953; VINS 1963, 1967; ŽDÁRSKÁ 1973) przypuszczalnie z powodu mniejszego zagrożenia przymrozkami wiosennymi w tym terenie. W Niemczech (Hesja) z 20 polskich populacji tylko dwie rosły słabiej od populacji standardowej Westerhof (ANONIM 1981). Na niemieckich powierzchniach, a szczególnie w Alpach, dużą śmiertelność i słabe przyrosty w wieku 25 lat wykazywały populacje z północno-wschodniej Polski, natomiast dobrze rosły populacje z Oberpfaltz, z Bawarii, z Turynii i z Czech (RAU 1993). Na Słowacji rumuńska proveniencja okazała się dużo słabsza od wszystkich lokalnych, z których najlepsze były środkowo-słowackie (PAULE 1980). W Bułgarii (góry Rila) z lokalnych populacji jedynie Terekliitsa (1450 m n.p.m., w Rodopach) osiąga średni przyrost, a pozostałe bułgarskie są bardzo słabe (ALEKSANDROV 1985, 1993). W Rumuni natomiast stwierdzono, że po 23 latach najlepiej rosły świerki norweskie, włoskie, dolnośląskie i południowo-czeskie, a najgorzej istebniańskie i z pogranicza polsko-litewsko-białoruskiego (LĂZĂRESCU i CARNIACHI 1963); po 35 latach najlepsze były francuskie, fińskie i lokalne (LĂZĂRESCU i BENEA 1973). Jest to jednak wynik zupełnie odbiegający od uzyskanych we wszystkich pozostałych doświadczeniach. Na Altaju (południowo-wschodni Kazachstan) lepiej rosła populacja z okolic Petersburga niż populacje z bardziej centralnej części europejskiej Rosji (VIŠNJAKOV 1969).

Na wyniki doświadczeń proveniencyjnych ma wpływ nie tylko ich lokalizacja (interakcja genotypu ze środowiskiem), ale i wiek doświadczeń (GIERTYCH 1989) oraz rodzaj przeprowadzonych zabiegów, na przykład trzebież (GIERTYCH 1996).

Szerokość korony to cecha niezależna od pozostałych cech przyrostowych. Alpejskie świerki mają korony szerokie, skandynawskie – wąskie, a środkowo-europejskie – pośrednie (ANTOINE 1974).

## 7.1.2.2. Cechy fenologiczne

### 7.1.2.2.1. PĘDZENIE WIOSENNE (OTWIERANIE PĄKÓW)

Ogólnie stwierdza się, że niezależnie od miejsca założenia powierzchni proveniencyjnej kolejność rozpoczynania pęknięcia pąków na wiosnę poszczególnych proveniencji jest ta sama. Pierwsze pędzą świerki skandynawskie i karelskie i im bardziej północne tym wcześniej rozpoczynają wzrost. Później pędzą świerki alpejskie, następnie niemieckie, czeskie, sudeckie i zachodnio-karpackie (z nich najpóźniej pędzi świerk istebniański). Jeszcze później pędzą południowo-karpackie, serbskie, bułgarskie, litewsko-białoruskie, środkowo-rosyjskie oraz z Polski północno-wschodniej (nadbałtyckie nieco wcześniej niż z głębi kontynentu). Natomiast wśród populacji bardziej wschodnich, na przykład z Uralu, znowu obserwuje się wcześniejsze pędzenie na wiosnę (BAŁUT i SABOR 1993; BEUKER 1994a; BOUVAREL i LEMOINE 1957; DIETRICHSON 1979; EDWARDS 1955; GARTNER 1980; GATHY 1960a, 1960b; GIERTYCH 1972; GÖHRN 1966; GÜNZL 1979b; HÉOIS i VAN DE SYPE 1991; HOLUBČÍK 1973; KIELLANDER 1966, 1970b; KIELLANDER i NILSSON 1967; KRUTZSCH 1973, 1975; LACAZE 1968, 1969a, 1970; LANGLET 1960, 1963, 1964; LINES 1960, 1973a, b, 1974; MAMAEV i wsp. 1982; NANSON 1964, 1981; PAL'CEV 1980; PRESCHER 1982; REDKO i DURSIN 1982; SABOR 1984; SCHÖNBACH 1957; SKRØPPA i MAGNUSSEN 1993; TROEGER 1958; TYSZKIEWICZ 1968; VANČURA i VINS 1983; VINS i VANČURA 1977, 1979; WEISGERBER i wsp. 1977; WEISS i HOFFMANN 1969; ŽDÁRSKÁ 1968, 1973). Każda populacja świerka potrzebuje genetycznie określonej sumy ciepła na wiosnę by rozpocząć pędzenie (LINDGREN i ERIKSSON 1976).

Rozmieszczenie pionowe świerka nie wydaje się odgrywać większej roli w kształtowaniu tej cechy (DIETRICHSON 1969, LACAZE 1969a). LANGLET (1963) i ŽDÁRSKÁ (1973) sugerują, że świerki pochodzące z wyższych stanowisk pędzą wcześniej, natomiast



HOLZER (1963), VINCENT i VINCENT (1964), że później.

LANGLET (1960, 1963) uważa, że o rozpoczęciu wegetacji decydują wyłącznie czynniki termiczne, a nie fotoperiodyczne; trudno jednak ustalić korelację między terminem rozpoczęcia wegetacji a jakimkolwiek czynnikiem klimatycznym terenu pochodzenia. Może to być pozostałość po historii zmian klimatu lub historii migracji gatunku (GIERTYCH 1972; porównaj rozdz. 9.1). Nim nastąpi pędzenie wiosenne obserwuje się wzrost intensywności oddychania (SÆTERS-DAL 1956) i zwiększenie wrażliwości na szkody przymrozkowe (DAY i PEACE 1946). Zjawiska te zachodzą w takiej samej kolejności dla poszczególnych proveniencji, jak obserwowane później pędzenie.

#### 7.1.2.2.2. PĘDZENIE ŚWIĘTOJAŃSKIE

Na ogół proveniencje zachodnie i południowe mają mniejszą skłonność do pędzenia świętojańskiego, niż pochodzące z terenów wschodnich i skandynawskich (KIELLANDER 1970b; LACAZE 1969a). Badania prowadzone w Kórniku wykazały, że z polskich proveniencji najczęściej pędzą latem świerki ze środkowej Polski, z Beskidów i z Gorców. Pozostałe górskie proveniencje rzadziej wykazują pędzenie świętojańskie, niż świerki z niższych stanowisk (BEDA 1988; HOLZER 1993; LACAZE i ARBEZ 1971; SCHMIDT-VOGT 1964; WÜHLISCH i MUHS 1987). Rody wewnątrz populacji wykazują większe zróżnicowanie w występowaniu tej cechy niż między populacjami (NANSON 1971). HOLZER (1967b) uważa, że pędzenie świętojańskie jest skorelowane z wczesnym pędzeniem na wiosnę, a więc i z częstszym uszkodzaniem przez późne przymrozki. Korelacja ta może być tylko lokalnie prawdziwa, głównie w porównaniach na stokach górskich i wewnątrzpopulacyjnych, gdyż na przykład świerk z Polski północno-wschodniej i przyległych regionów ZSRR ma większą skłonność do wzrostu letniego niż świerk z Europy południowej czy zachodniej, ale na wiosnę pędzi o wiele później.

#### 7.1.2.2.3. ZAWIĄZYWANIE PĄKÓW

Ze względu na trudności ustalenia terminu zawiązywania pąków wierzchołkowych latem czy jesienią, cecha ta rzadziej była obserwowana niż rozpoczęcie wzrostu. Niewątpliwie północne i północno-wschodnie i wschodnie proveniencje kończą wegetację wcześniej, a karpackie i alpejskie dużo później. Świerki z wyższych stanowisk górskich wcześniej wchodzą w stan spoczynku niż ze stanowisk niższych (HOLUBČÍK 1973; HOLZER 1993; GENYS 1969; MAGNESEN 1972; MAMAEV i wsp. 1982; MODRZYŃSKI 1988; ROBAK i MAGNESEN 1970; SKRÖPPA i MAGNUSSEN 1993). W badaniach fitotronowych wykazano, że południowe i nizinne populacje świerka wymagają dłuższej nocy by zawiązać pąki, a północne i wyżynne krótszej (DORMLING 1976; HOLZER 1978; MAGNESEN 1977). Południowe populacje są też bardziej wrażliwe na światło. Po przeniesieniu na północ później kończą wzrost niż lokalne, gdyż czekają na dłuższą noc, a ponadto więcej z świtu i zmroku odczytują jako dzień (DORMLING 1977, 1979). Często sugeruje się, że o dużym przyroście decyduje nie termin rozpoczęcia wzrostu, ale właśnie późne jego zakończenie (BOUVAREL 1961; GENYS 1969; KIELLANDER 1970; LANGLET 1963; MAGNESEN 1971; MAMAEV i wsp. 1982; SKRÖPPA i MAGNUSSEN 1993). Nie dotyczy to jednak wszystkich proveniencji (KIELLANDER 1970). W ocenie tej odgrywa też rolę miejsce założenia powierzchni, i tak na przykład świerk z Polski północno-wschodniej i przyległych terenów, jako relatywnie wcześniej wchodzący w stan spoczynku, jest wyraźnie lepszy w Szwecji niż później kończący wzrost świerk czesko-morawski, natomiast na Węgrzech ten ostatni rośnie lepiej przypuszczalnie dlatego, że wykorzystuje dłuższy sezon wegetacyjny, co nie było możliwe w Szwecji ze względu na wczesne przymrozki (KRUTZSCH 1973).

Pędzenie wiosenne nie jest skorelowane z terminem zakończenia wzrostu (KIELLANDER i NILSSON 1967). Przypuszcza się, że dla niektórych proveniencji o terminie wejścia



pąków w stan spoczynku decyduje skracanie się fotoperiodu (HOLZER 1978; LANGLET 1963; MAGNESEN 1969; ROBAK 1962b). Północne proveniencje są niewątpliwie bardziej czułe na zmianę fotoperiodu (MAGNESEN 1972). W każdym razie temperatura powietrza odgrywa tu też pewną rolę, przynajmniej w rozwoju powstałego pąka i jego zimowej aklimatyzacji (MAGNESEN 1969).

#### 7.1.2.2.4. ZAKOŃCZENIE PRZYROSTU JESIENIĄ

DIETRICHSON (1963) zauważył interesującą korelację między zakończeniem przyrostu z jednej strony, a stosunkiem między niezłignifikowanym drewnem i szerokością przyrostu rocznego (grubością słoja) z drugiej. Umożliwia to relatywną ocenę czasu zakończenia wegetacji poprzez badania anatomiczne przekroju pędów. Obserwacje dokonane tą metodą nie pokrywają się z obserwacjami dotyczącymi terminu zakończenia wzrostu na wysokość. Co prawda lignifikacja następuje wcześniej u świerka z terenów północnych i północno-wschodnich niż z terenów zachodnio-europejskich i alpejskich (DIETRICHSON 1963, 1964; WORRALL 1975), podobnie jak i zawiązywanie pąków, ale u wschodniokarpaccich ma ona charakter pośredni (DIETRICHSON 1969a), podczas gdy drzewa tych populacji kończą wzrost zdecydowanie późno (MAGNESEN 1972). Termin lignifikacji drewna nie koreluje ani z wysokością nad poziomem morza terenu pochodzenia (DIETRICHSON 1969a), ani z ogólnym przyrostem masy (najlepiej rosną świerki o średnim terminie lignifikacji). Pędy świerków wcześniej pędzących na wiosnę ulegają lignifikacji późną jesienią, prawdopodobnie bez wyraźnej zależności od fotoperiodu (DIETRICHSON 1963).

#### 7.1.2.3. Odporność

##### 7.1.2.3.1. PÓŹNE PRZYMROZKI

Na późne przymrozki odporniejsze są na ogół świerki późno pędzące na wiosnę (BALUT i SABOR 1993; DAY i PACE 1946; DIETRICHSON 1969a; GÜNZL 1979b; HOLZER 1967b, 1969a, 1993; KIELLANDER 1970b; KIELLANDER

i NILSON 1967; KRUTZSCH 1973; LACAZE 1969a; LANGLET 1963; PRESCHER 1982; SABOR 1989; ŠINDELAŘ 1984; SLABAUGH i RUDOLF 1957; STERN 1966; WEISGERBER i wsp. 1977; WERNER 1976) chociaż nie wszyscy podzielają tą opinię (EDWARDS 1955; TYSZKIEWICZ 1968; REDKO i DURSIN 1982). Jak wykazano w Szwecji (HANNERZ 1994) w miejscu posadzenia przewidzieć można ryzyko szkód przymrozkowych w oparciu o sumę ciepła potrzebną do rozpoczęcia pędzenia danej populacji świerka, co jest wartością stałą, oraz o prawdopodobieństwo przymrozków w okresie następnych 2 tygodni po osiągnięciu tej sumy ciepła (suma ciepła to obszar na wykresie temperatury powietrza powyżej 5°C).

##### 7.1.2.3.2. WCZESNE PRZYMROZKI

Przez jesienne przymrozki uszkodzane są świerki proveniencji wykazujących skłonność do pędzenia świętojańskiego (KIELLANDER 1970b), głównie alpejskie (DIETRICHSON 1963). Są to w zasadzie te same populacje, których drzewa późno kończą przyrost na wysokość. Wczesne zawiązanie pąka zimowego wiąże się z wcześniejszą odpornością na szkody zimowe (HOLZER i wsp. 1991). Zależność ta jest adaptacyjnie zrozumiała. Uszkodzenia przez wczesne przymrozki poważnie ograniczają przyrost pędów na wysokość w następnym roku (DIETRICHSON 1967a), ale odporność na jesienne przymrozki tylko w niektórych warunkach bywa skorelowana ze słabym przyrostem (DIETRICHSON 1979; KIELLANDER 1970b). W sumie późne przymrozki wiosenne powodują więcej strat niż wczesne jesienne. Odporność na te dwa czynniki klimatyczne nie jest skorelowana (KIELLANDER i NILLSON 1967).

W Finlandii bardziej północne populacje wcześniej osiągają jesienne przystosowanie do zima (aklimację) zarówno pąków jak i igieł, niż populacje południowe, natomiast nie ma różnic w zimowej odporności ani w terminie jej utraty na wiosnę (BEUKER 1996). W Szwecji najodporniejsze były populacje skandynawskie i z pogranicza białorusko-litewsko-polskiego (PERSSON i PERSSON 1992).



MAGNESEN (1969) sugeruje, że o przygotowaniu do zimy decydują warunki termiczne, po kontrolowanym przez fotoperiod zawiązaniu pąków. Świerkom proveniencji południowych rosnącym w Norwegii może zabraknąć czasu na to przygotowanie (ROBAK 1962b). Krzyżówki ras środkowo-europejskich ze skandynawskimi łączą w sobie dobry wzrost i odporność na późne i wczesne przymrozki (NILLSON 1958).

#### 7.1.2.3.3. MROZY ZIMOWE

Na mrozy zimowe najodporniejsze są świerki ze Skandynawii i z północnej i północno-zachodniej Rosji, a najwrażliwsze są rumuńskie i z Ukrainy oraz zachodnio-europejskie (DURSIN 1976; HOLST 1963; ROSTOVCEV 1967; SCHEUMANN i HOFFMANN 1967; SKRØPPA i DIETRICHSON 1986; SLABAUGH i RUDOLF 1957). Dane o odporności mrozowej świerka ze środkowej i zachodniej Europy są bardzo niejednoznaczne. Wysokogórskie populacje są chyba odporniejsze, ale i wśród niżowych (np. Brody znad Nysy Łużyckiej) bywają bardzo odporne. Trudności w odróżnieniu uszkodzeń powstałych jesienią i zimą, które są od siebie niezależne (SÆTERSDAL 1963), mogą być przyczyną tych niezgodności. Na ogół świerk dobrze znosi silne mrozy, niezależnie od pochodzenia, pod warunkiem, że drzewa weszły już w stan spoczynku zimowego, o czym była mowa powyżej (HOLZER 1969b). Jednak drzewa najszybciej przyrastających proveniencji, szczególnie karpaccich, ulegają spękaniom pionowym, co przypisywano nagłym spadkom temperatury zimą (SKRØPPA i DIETRICHSON 1986). Dziś jednak sądzi się, że spękania te powstają jesienią w czasie formowania się drewna późnego (PERSSON i PERSSON 1992; PERSSON 1994). Uszkodzenia przez zimowe mrozy w kolejnych latach powtarzają się w obrębie tych samych proveniencji i na tych samych drzewach (DIETRICHSON 1986).

Na wszystkie szkody mrozowe bardziej odporne są populacje z wyższych położań górskich (HOLZER 1993).

#### 7.1.2.3.4. ŚNIEG

Uszkodzenia śniegowe stanowią osobne zagadnienie. Na ogół odporne są tylko świerki środkowo-europejskie (ale nie alpejskie) i zachodnio-karpaccie (BALDWIN i wsp. 1973; BRAUN i wsp. 1983; ROHMEDEK i BEUSCHEL 1970; VENN 1964; WEISS i HOFFMANN 1968, 1969). W Belgii odpornymi też były rumuńskie (NANSON 1981). Natomiast wschodnie i północne rasy świerka są podatne na uszkodzenia śniegowe – dotyczy to głównie śniegu mokrego, który oblepiając pędy bardzo je obciąża (por. rozdz. 9.1).

Znane jest powszechnie zróżnicowanie morfologiczne świerków w terenach górskich. Płaskogałęzny typ ugałęzienia u świerków z wysokich stanowisk sprzyja osypywaniu się śniegu i oceniany jest jako genetyczne przystosowanie (HOLZER 1993), jednak nie obserwuje się wyraźnej korelacji proveniencyjnej między wysokością nad poziomem morza a odpornością na śniegołomy. Tym niemniej powszechnie ostrzega się przed przenoszeniem szybko rosnących ras w wyższe stanowiska, bo najczęstszą przyczyną śniegołomów jest właśnie brak odporności na to zagrożenie u introdukowanych populacji (SCHMIDT-VOGT 1972; patrz także rozdz. 9.1).

#### 7.1.2.3.5. LETNIA SUSZA

Odporność na suszę letnią zaobserwowano u świerka z Polski i Jugosławii, podczas gdy ucierpiały proveniencje alpejskie i północne, a niemieckie były pośrednie (FRÖHLICH 1960; HOLST 1963; SLABAUGH i RUDOLF 1957). W Norwegii ocenia się, że susza późnym latem powoduje liczne pionowe spęknięcia pni, szczególnie u szybko rosnących populacji kontynentalnych, utrzymywanych w luźnej więźbie na dobrych glebach a posiadających nierówne przyrosty roczne. Jest tu więc zależność zarówno genetyczna jak i środowiskowa (DIETRICHSON i wsp. 1985). Na środkowym Powołżu zaobserwowano, że w latach przeciętnych lepiej przyrastają populacje z zachodnich, zachodnio-północnych i centralnych części europejskiej ZSRR, natomiast



w latach suchych lepiej rosły lokalne, a szczególnie zauralskie (to już *P. obovata*) proveniencje (KAMALTIŃOV i LIBRECHT 1984). Susza letnia w jednakowym stopniu powodowała redukcję przyrostu rocznego u świerków różnych polskich pochodzeń (URBAŃSKI 1987; BURCZYK i GIERTYCH 1991). Susza późnym latem powoduje spękania pionowe drzew o szybkim przyroście na grubość i niskim ciężarze właściwym drewna. W Skandynawii zjawisko to dyskwalifikuje niektóre najszybciej przyrastające populacje świerka, na przykład z Istebnej (PERSSON 1994).

#### 7.1.2.3.6. ZIMOWA SUSZA

Susza zimowa bywa groźna, ale nie przy bardzo niskich temperaturach, bo wówczas drewno zamarza i cały transport wody jest zatrzymany, co świerk dobrze znosi (HOLZER 1969b). Natomiast gdy korzenie wraz z glebą zamarzną, a transpiracja odbywa się, wówczas świerki niemieckich proveniencji lepiej znoszą wysuszenie niż norweskich (SÆTERSDAL 1963). GÜNZL (1979b) ocenia, że najbardziej podatne są te proveniencje, którym najbardziej zmieniono wysokość n.p.m. Po uszkodzeniu miazgi w okresie zimy wierzchołki pędów częściej wysychają u świerka pochodzenia kontynentalnego niż skandynawskiego (DIETRICHSON 1967a).

Po ścięciu na choinki u świerków z Polski szybciej usychają igły niż u austriackich (THOR 1976).

#### 7.1.2.3.7. CIEN

Odporność na zacienianie też różnicuje populacje. Potomstwo populacji powstałej pod okapen rosło lepiej w warunkach zacienienia a gorzej w nasłonecznieniu, w porównaniu z potomstwem populacji powstałej na otwartej przestrzeni (DUTKIEWICZ 1979).

#### 7.1.2.3.8. SZKODNIKI SPOŚRÓD SSAKÓW

Szkodniki spośród ssaków atakują świerki różnych pochodzeń w sposób zróżnicowany. W Kanadzie czerwona wiewiórka czyni wyraźnie więcej szkód w populacjach nie-

mieckich niż w innych (VIIDIK 1973). W Finlandii i Norwegii norniki (*Microtus agrestis* L.) bardziej atakują świerki kontynentalne niż lokalne (HAGMAN 1973; EIKELAND i BLINGSMO 1991). W Belgii uszkodzenia kory przez zwierzynę płową są niestety najsilniejsze u populacji najszybciej rosnących, na przykład z Istebnej, choć populacje z południowych Karpat są mniej uszkadzane (NANSON 1981).

#### 7.1.2.3.9. OWADY

Odporność na owady była oceniana wielokrotnie. W Austrii oraz we Francji obserwowano atak zawodnicy świerkowej (*Pristiphora abietina* HART.) na powierzchniach proveniencyjnych. We Francji stwierdzono, że wcześniej pędzące świerki są odporniejsze na tego owada (BOUVAREL i LEMOINE 1957), natomiast w Austrii zarówno najwcześniejsze jak i najpóźniej pędzące populacje uniknęły porażenia, ale w kolejnych latach większa była zgodność porażenia na szczeblu pojedynczych drzew niż na szczeblu proveniencyjnym, co sugeruje zmienność genetyczną niezależnie od roli zgodności fenologicznej owada i świerka (HOLZER i SCHULTZE 1988). Istnieje indywidualne oraz populacyjne zróżnicowanie w odporności na ochojnika świerkowego (*Sacchiphantes viridis* RATZ.) (FRIEND i WILFORD 1933). Według BALDWINA i współpracowników (1973) bardziej podatne są południowe rasy (jugosłowiańskie, rumuńskie i alpejskie), chociaż NANSON (1971) stwierdził brak zależności geograficznych, a dużą zmienność wewnątrz populacji. Natomiast BAŁUT i SABOR (1984, 1993) stwierdzili silny geografizm tej cechy wśród 1100 populacji testowanych w Krynicy Górskiej. Północne, północno-wschodnie i ekstremalnie południowe (również w Alpach) populacje są bardziej odporne, a pozostałe (w tym większość alpejskich) bardziej wrażliwe. Na Węgrzech JEREB (1977) uzyskał wynik odwrotny. Węgierskie Alpy wschodnie świerki były bardziej odporne niż szwedzkie. Podobnie koło Petersburga najbardziej podatne były populacje zachodnie (z krajów



bałtyckich, tarnopolska, pskowska) a najmniej lokalne (REDKO i DURSIN 1982). W Czechach w zasadzie różnic populacyjnych nie stwierdzono (ŠINDELÁŘ 1984). W Ameryce Północnej częstym problemem jest żerowanie ryjkowca wejmutki (*Pissodes strobi* HART.) na świerku pospolitym. Skandynawskie i łotewskie świerki są nań odporne, jak również zachodnio-karpackie i niektóre alpejskie. Rumuńskie i jugosłowiańskie są bardzo podatne, jak również z Polski północno-wschodniej i z Litwy (BALDWIN i wsp. 1973; HOLST 1963; SLABAUGH i RUDOLF 1957).

#### 7.1.2.3.10. GRZYBY

Odporność na choroby grzybowe jest mniej udokumentowana. Nie stwierdzono różnicowanej odporności na hubę korzeni (*Heterobasidion annosum* (Fr.) BREF.) między proveniencjami po sztucznym zakażeniu (TRESCHOW 1958), ale na powierzchni porównawczej w Bułgarii lokalne proveniencje były mniej zaatakowane niż introdukowane z północy (ALEKSANDROV 1985). Poszukiwania genetycznej odporności świerka na tego grzyba są ciągle w kręgu zainteresowań badaczy (DIMITRI i FRÖHLICH 1971). Opieńka miodowa (*Armillaria mellea* (VAHL.: FR.) KUMMER s.l.) często atakuje pniaki świerkowe. W Kórniku nie stwierdziliśmy by na pniakach po trzebieżach w doświadczeniu proveniencyjnym było jakiegokolwiek zróżnicowanie w stopniu porażenia. Istnieje zróżnicowanie między proveniencjami w łatwości nawiązywania mikoryz z różnymi szczepami grzybów glebowych (GÖBL i HOLZER 1976).

#### 7.1.2.3.11. SO<sub>2</sub> I INNE ZANIECZYSZCZENIA

Odporność na SO<sub>2</sub> jest nieco zróżnicowana. Świerki z gór i z północnej Europy wykazują większą wytrzymałość na zanieczyszczenie tym gazem, niż świerki nizinne i południowe (TZSCHACKSCH i WEISS 1972). Najodporniejsze okazały się populacje z Wyżyn Czesko-Morawskich, z Harcu, Karkonoszy i Gór Kruszcowych (VANČURA 1993). Jest też zróżnicowanie provenien-

cyjne we wrażliwości na zatrucie gleby metalami ciężkimi (Cu(NO<sub>3</sub>)<sub>2</sub>, ZnCl<sub>2</sub>, PbCl<sub>2</sub>, CuSO<sub>4</sub>), ale brak powiązań geograficznych i nie odnotowano interakcji proveniencji z rodzajem zatrucia (FOBER 1979). Natomiast traktowanie SO<sub>2</sub>, Al oraz SO<sub>2</sub> + Al różnicowało proveniencje i to na różny sposób w zależności od stosowanego czynnika (GEBUREK i SCHOLZ. 1992).

Odporność na napromieniowanie nasion (LD-50 od 500 do 100 kiloradów) populacji bułgarskich jest zróżnicowana, od najodporniejszych z Rodopów do najwrażliwszych z gór Ossogovo (ALEKSANDROV 1976). Nasiona z górskich terenów łatwiej doznają uszkodzeń chromosomów, ale w teście kiełkowania lepiej niż nizinne znoszą napromieniowanie (GANČEV i CVETKOVA 1977).

#### 7.1.2.4. Cechy jakościowe drewna

Dobra jakość strzały zwykle towarzyszy intensywniejszemu wzrostowi, a więc i proveniencjom rekomendowanym ze względu na cechy przyrostowe (NITU i wsp. 1984), jednak na ogół nie stwierdza się wyraźnych różnic proveniencyjnych w procencie prostych drzew (WEISGERBER i wsp. 1985). Oczyszczanie pnia jest bardzo słabe u świerka alpejskiego i szwarcwaldzkiego, natomiast ulega poprawie w kierunku północno-wschodnim poprzez Harz i Sudety do terenów nadbałtyckich (FRÖHLICH 1966). Alpejski świerk wykazuje w warunkach belgijskich (NANSON 1964) wyjątkową skłonność do rozwidleń, a osobniki pochodzące z Rumuni do tworzenia suchoczubów (baionnettes). W Szwecji podwójne wierzchołki i sęki po nich najrzadziej występują u populacji z pogranicza białorusko-litewsko-polskiego, najczęściej u alpejskich i południowych a średnio u skandynawskich (PERSSON i PERSSON 1992). W Norwegii lokalne populacje mają mniej defektów pnia niż kontynentalne (EIKELAND i BLINGSMO 1991).

W warunkach francuskich stwierdzono duże różnice w ciężarze właściwym drewna między świerkiem różnych pochodzeń (PARROT 1960; LACAZE i POLGE 1970; SARTER



1986). Stwierdzono też negatywną korelację z terminem pędzenia wiosennego, a pozytywną z pędzeniem świętojańskim. Proweniencje bałtyckie charakteryzują się wyjątkowo niskim ciężarem drewna (LACAZE i POLGE 1970; NANSON i wsp. 1975). We Francji populacje karpackie (np. Istebna, Orawa) dobrze przystają, ale jakość techniczna drewna nie jest dobra natomiast populacje z Polski północno-wschodniej i z Brdy z Czech łączą dobry przyrost i dobrą jakość drewna, znaczenie górując nad populacjami francuskimi (SARTER 1986). W innej pracy wykazano, że świerk z Niemiec ma większy ciężar właściwy drewna niż wcześniej pędzący na wiosnę świerk z Norwegii, a to z powodu większego udziału drewna późnego; dlatego otrzymuje się z niego więcej miazgi drzewnej, co czyni go wartościowszym dla przemysłu papierniczego, mimo lepszej jakości celulozy ze świerka norweskich pochodzeń (KLEM 1957). NANSON i współpracownicy (1975) twierdzą, że w Belgii nie ma zróżnicowania proveniencyjnego grubości kory i procentu drewna późnego. W Bułgarii lokalne populacje mają relatywnie dobre cechy drewna (ALEKSANDROV 1985). Inni autorzy, jak KNUDSEN (1956) oraz STAIRS i ADAPA (1969) raczej nie obserwują zmienności w ciężarze właściwym drewna, szczególnie po uwzględnieniu wpływu szybkiego przyrostu na grubość, który zawsze obniża ciężar właściwy drewna (STAIRS i ADAPA 1969; BLOUIN i wsp. 1994). Wewnątrzpopulacyjne zróżnicowanie w ciężarze drewna, zarówno osobnicze, jak i między rodami z wolnego zapylenia bywa duże (KNUDSEN 1956; MERGEN i wsp. 1964; NILSON 1963b; WORRALL 1975; BLOUIN i wsp. 1994), choć nie zawsze (RONE 1970). Korelacja tej cechy z pędzeniem wiosennym jest pozytywna w warunkach USA i RFN, gdzie później pędzące osobniki posiadają cięższe drewno, gdyż mają proporcjonalnie więcej drewna późnego (LANGNER i STERN 1964; MERGEN i wsp. 1964), a negatywna we Francji, gdzie później pędzące świerki mają drewno lżejsze (THIERCELIN 1970).

### 7.1.3. Korelacje z pochodzeniem geograficznym

#### 7.1.3.1. Wysokość nad poziomem morza

Najwyraźniejsze są korelacje z wysokością nad poziomem morza. Świerki pochodzące z wyższych stanowisk posadzone na niżej:

- mają niższą przeżywalność (VINŠ i VANČURA 1979),
- rosną słabiej (BARZDAJN 1982; GENYS 1969; HOLZER 1993; KONŌPKA i ŠIMAK 1990; KRAL 1961; LACAZE 1969, 1970; MODRZYŃSKI 1993; NIU i wsp. 1984; SCHMIDT-VOGT 1972; VINCENT i VINCENT 1964),
- mają większy procent suchej masy w siewkach (MAGNESEN 1972),
- większą wymianę gazową (OLEKSYN i wsp. 1997),
- większą zbieżność strzały (LINES 1979; BARZDAJN 1982),
- większą zmienność wewnątrzpopulacyjną (FISCHER 1949),
- mniejszą skłonność do pędzenia świętojańskiego (BARZDAJN 1982; HOLZER 1993),
- wcześniej zawiązują pąki (BOSSEL 1983; GENYS 1969; HOLZER 1993; MAGNESEN 1972; MODRZYŃSKI 1988; ROBAK i MAGNESEN 1970; SKRŌPPA i MAGNUSSEN 1993),
- maleje u nich wymaganie odnośnie długości nocy potrzebnej do zawiązania pąków (DORMLING 1973),
- są odporniejsze na wczesne i późne przymrozki (NITU 1979; NITU i wsp. 1984),
- wrażliwsze na szkody spowodowane przez mokry śnieg (SCHMIDT-VOGT 1972)
- i suszę (FRÖHLICH 1960),
- maleje u nich wrażliwość na SO<sub>2</sub> (TZSCHACKSCH i WEISS 1972),
- mają mniejszą liczbę liścieni (HOLZER 1960),
- mniejsze stężenie chlorofilu i karotenoidów (LINDER 1972),



- mniejszą zdolność do produkcji antocjanin, a więc bardziej zielone igły (HOFFMANN i SCHEUMANN 1967)
- i większy procent drzew o niebieskich igłach (LACAZE i ARBEZ 1971),
- większą zawartość azotu, fosforu i wapnia w suchej masie liści (KRAL 1961; FÖBER i GIERTYCH 1971; OLEKSYN i wsp. 1997),
- oraz gorzej oczyszczające się pnie (FRÖHLICH 1960).

Odnosnie pędzenia wiosennego doniesienia są sprzeczne. BOSSEL (1983) twierdzi, że w Szwajcarii świerki pochodzące z wyższych stanowisk pędzą później, natomiast BARZDAJN (1982) stwierdził odwrotną korelację dla populacji polskich. Korelacje cech siewek z wysokością n.p.m. pozwalają na identyfikację prawdopodobnego regła pochodzenia drzewostanów o nie znanym pochodzeniu (BARZDAJN i MODRZYŃSKI 1981). Interesującą zależność zauważyli OLEKSYN i współpracownicy (1997). Siewki z wyższych stanowisk, od 1000 do 1400 m n.p.m., mają większy proporcjonalny udział masy korzeni w masie całych roślin (20-40%) natomiast u populacji ze stanowisk poniżej 1000 m n.p.m. masa korzeni ma stałą wartość rzędu 17% masy rośliny.

### 7.1.3.2. Długość geograficzna

Wraz ze wzrostem długości geograficznej wschodniej terenu pochodzenie świerka stwierdzono w uprawach porównawczych w USA i w Czechach zwiększenie wysokości drzew (GENYS 1969; ŽDÁRSKÁ 1968) ale dla populacji z ZSRR PAL'CEV (1989) stwierdza koło Moskwy a ŠUTJAEV (1995b) koło Woroneża, że największą wartość przyrostową mają populacje zachodnie natomiast im pochodzą z bardziej północno-wschodnich terenów tym są słabsze. Wraz z rosnącą długością geograficzną terenu pochodzenia maleje waga igieł ale wzrasta ich gęstość na pędzie (ŽDÁRSKÁ 1968). Wzrasta również odporność na późne przymrozki, chociaż w ramach tylko populacji austriackich zmienność ta ma kierunek odwrotny

(DIETRICHSON 1969a). ČŽAN ŠI-CZJUI (1969) i KURAKIN (1990) twierdzą, że z rosnącą długością geograficzną w ZSRR wzrasta liczba liścieni, a POPOV (1982) i ŠUTJAEV (1989), że maleje. W sumie korelacje z długością geograficzną bardzo zależą od zestawu testowanych proveniencji i mają tylko regionalnie znaczenie przyrodnicze.

### 7.1.3.3. Szerokość geograficzna

Korelacje między szerokością geograficzną, a cechami świerka ujawnionymi w doświadczeniach proveniencyjnych, omawiano wielokrotnie. Wiele z tych obserwacji dotyczy tylko porównań świerka skandynawskiego z środkowo europejskim bez uwzględnienia świerka wschodniego i południowego. Podawano, że wraz ze wzrostem szerokości geograficznej:

- maleje przyrost wysokości drzew (ŽDÁRSKÁ 1968; NITU 1979),
- strzały są mniej smukłe (LINES 1979),
- rośnie procent suchej masy w rocznych siewkach (VENN 1964),
- maleje liczba liścieni (ŠUTJAEV 1989; KURAKIN 1990),
- maleje waga igieł, ich długość i liczba na pędzie (BALDWIN i wsp. 1967; ETVERK 1970; ŽDÁRSKÁ 1968)
- oraz długość szyszek (BALDWIN i wsp. 1967),
- wcześniejsze jest pędzenie wiosenne (GIERTYCH 1972; WORRALL i MERGEN 1967; WORRALL 1975; KRUTZSCH 1986),
- a więc i większa wrażliwość na późne przymrozki (DIETRICHSON 1969a; SKRØPPA i wsp. 1994),
- wcześniejsze jest zawiązywanie pąków (GENYS 1969; MAGNESEN 1969; ROBAK i MAGNESEN 1970; WORRALL 1975),
- wzrasta wrażliwość na fotoperiod (MAGNESEN 1972),
- potrzebna jest krótsza noc by zawiązać pąki (DORMLING 1973),
- mniejsza jest wrażliwość nasion na temperaturę kiełkowania (ŠIMAK i KAMRA 1970),



- wzrasta wrażliwość na zimowe wysuszenie (SÆTERS DAL 1963),
- oraz rośnie odporność na  $SO_2$  (TZSCHACKSCH i WEISS 1972).

Wśród szwedzkich populacji obserwuje się klinalne zróżnicowanie w zestawie izoenzymów na osi północ – południe (BERGMANN 1973). W Finlandii podobny gradient obserwuje się dla stopnia homozygotyczności różnych systemów enzymowych (TIGERSTEDT 1974). LINES (1960, 1973b) stwierdził na powierzchni w Szkocji malejące owłosienia pędów świerków różnych proveniencji z północy na południe. Tutaj dodać trzeba, że na samej północy Skandynawii, na skraju zasięgu, świerki mają jednak pędy nagie (LINDQUIST 1948). Potwierdza to ŠUTJAEV (1995a). Na powierzchni w Woroneżu zaobserwował on nagie pędy u drzew ze skrajnie północnych populacji, silnie owłosione z obszaru od Petersburga po Wiatkę, a potem malejące owłosienie ku południowi. BARZDAJN (1982) zwraca uwagę na korelację w Polsce szerokości geograficznej z wysokością n.p.m., stąd też podobna jest korelacja cech z tymi dwoma parametrami geograficznymi.

Dane o cechach wzrostowych proveniencji zarówno północnych, jak i południowych prowadzą do wniosku, że najlepiej rosną populacje ze środkowej Europy (ok.  $51^\circ$  szerokości geograficznej), podczas gdy zarówno bardziej południowe, jak i bardziej północne rosną coraz słabiej (BALDWIN i wsp. 1973; UJVÁRI i UJVÁRI 1993; VINCENT i VINCENT 1964; VINS 1967; VINS i VANČURA 1979). Istnieje więc też zmienność szerokościowa na północ i południe od Europy środkowej. Dotyczy to także procentu żywych drzew (przeżywalności) (VINS i VANČURA 1979).

#### 7.1.3.4. Długość okresu wegetacyjnego

BOUVAREL (1961, 1962) zwrócił uwagę, że wśród francuskich proveniencji występują korelacje między długością okresu wegetacyjnego terenu pochodzenia a późnością

zawijzywania pąków, wysokością siewek i skłonnością do pędzenia świętojańskiego. Do identycznych wniosków doszedł NANSON (1974) na materiale z całej Europy w doświadczeniu belgijskim. Z wyjątkiem pędzenia świętojańskiego, które występuje w samym środku lata, powyższe korelacje wynikają z omawianej wyżej korelacji tych cech z wysokością nad poziomem morza.

#### 7.1.4. Rejonizacja genetyczna świerka

Z omawianych powyżej doświadczeń proveniencyjnych wyłania się pewien obraz podziału naturalnego zasięgu świerka na regiony zróżnicowane pod względem cech dziedzicznych (ryc. 7.2). Granice między regionami są oczywiście orientacyjne i bynajmniej nie wykluczają możliwości istnienia zmienności ciągłej poprzez nie. Poniżej przedstawiono krótką charakterystykę proponowanych regionów. Omówione cechy dotyczą porównań w ramach doświadczeń proveniencyjnych, a nie drzewostanów w naturalnych warunkach. Ponieważ najczęściej brak jest interakcji między pochodzeniem a miejscem sadzenia, omawiane różnice obserwuje się niezależnie od lokalizacji doświadczenia.

##### 1 – Bułgaria

Jest to stanowisko wyspowe na południowym krańcu zasięgu gatunku. Świerk z tego regionu uprawiany na dużo wyższych szerokościach geograficznych rośnie na ogół słabo. Pędzi późno na wiosnę, jest więc odporny na późne przymrozki, ale na wczesne przymrozki jesienne wykazuje odporność średnią i jest podatny na atak zarodnicy świerkowej (*Pristiophora abietina* HART.).

##### 2 – Region wschodnio-adriatycki

W Górach Dynarskich występuje świerk łączący się z resztą zasięgu tylko na granicy włosko-słoweńskiej. Przyrasta on słabo lub średnio, pędzi na wiosnę nieco później niż średnio, jest odporny na przymrozki, zarów-





Ryc. 7.2. Rozmieszczenie *Picea abies* (L.) KARST. w Europie według Atlas Florae Europaeae (JALAS i SUOMINEN 1973) z podziałem na 13 regionów wydzielonych na podstawie wyników badań proveniencyjnych

no późne jak i wczesne. Wykazuje pewną odporność na ryjkowca wejmutki (*Pissodes strobi* HART.), ale bywa atakowany przez karmazynka (*Adelges tardus* DREYF.) i zawodnicę świerkową (*Pristiophora abietina* HART.).

### 3 – Alpy

Region ten obejmuje całe Alpy i Szwarzwald. Świerk z tego regionu jest najbardziej zróżnicowany, głównie na skutek dużej rozpiętości rozmieszczenia pionowego. Na ogół rośnie bardzo słabo, chociaż niektóre proveniencje, na przykład Winterthur lub Val di Fiemme czy Lankowitz wykazują przyrost średni, a nawet dobry w niektórych doświadczeniach. Na wiosnę świerk ten pędzi wczesnie lub średnio wczesnie. Stąd też odporność na późne przymrozki jest średnia. Skłonność do pędzenia świętojańskiego

sprzyja wrażliwości na wczesne przymrozki jesienne. Jest on również wrażliwy na mrozy zimowe, szczególnie w bardziej północnych terenach przy krótkich fotoperiodach. Świerki te odporne są na ryjkowca wejmutki (*Pissodes strobi* HART.) i zawodnicę świerkową (*Pristiophora abietina* HART.), natomiast brak im odporności na karmazynka (*Adelges tardus* DREYF.). Mają one skłonność do rozwidleń.

### 4 – Karpaty Wschodnie i Południowe

Region ten obejmuje całe Karpaty wschodnie i południowe wraz z Biharem. Świerk z tego regionu z reguły osiąga bardzo duże rozmiary, pędzi późno, a więc jest odporny na późne przymrozki wiosenne, a raczej podatny na wczesne przymrozki jesienne, niskie temperatury zimowe i śniegołomy. Również podatny jest na ryj-



kowca wejmutki (*Pissodes strobi* HART.) i na karmazynka (*Adelges tardus* DREYF.) oraz ma skłonność do tworzenia suchoczubów. W Rumunii w szkółkach czasem świerki z Biharu rosną lepiej niż wschodniokarpaccie (LĂZĂRESCU 1966), a czasem jest odwrotnie (ENESCU i wsp. 1979), natomiast we wschodnich Karpatach najlepiej rosną proveniencje lokalne (GOLUBEC i POLOVNIKOV 1973).

#### 5 – Karpaty Zachodnie i Sudety

Region ten obejmuje zachodnie Karpaty i Sudety aż po Łabę, sięgając na południu po Dunaj, a na północy po Górny Śląsk i Podkarpacie. Świerk z tego regionu Śląskiego rośnie bardzo intensywnie, szczególnie z Beskidu. Dotyczy to również czeskiej strony gór (ŠINDELÁŘ 1983). Pędzenie odbywa się w terminie średnim, ma długi okres przyrostu na wysokość, wykształca pędy świętojańskie i kończy vegetację późno, jest więc średnio podatny zarówno na wczesne, jak i na późne przymrozki i mrozy. Odporny jest na suszę, średnio odporny na śniegołomy i bardzo odporny na ryjkowca wejmutki (*Pissodes strobi* HART.). Z tego regionu wyróżnia się świerk z Beskidu Wysokiego, a szczególnie istebniański, charakteryzujący się bardzo intensywnym wzrostem i późniejszym pędzeniem wiosennym, a więc i większą odpornością na późne wiosenne przymrozki.

#### 6 – Środkowa Europa

Region ten obejmuje Niemcy na zachód od Łaby, i na północ od Dunaju, ale bez Szwarzwaldu, oraz Czechy na południe od Łaby. Świerk z tego regionu na ogół przyrasta nieco powyżej średniej w poszczególnych porównaniach proveniencyjnych. Pędzi na wiosnę również nieco później niż średnio, stąd też jest dość odporny na późne przymrozki wiosenne. Wykazuje również więcej niż średnią odporność na wczesne przymrozki jesienne, mrozy zimowe i wyjątkowo dużą odporność na śnieg i oblodzenie. Wykazuje niewielką skłonność do rozwidlenia pnia. Z regionu tego korzystnie wyróżnia się świerk z Lasu Bawarskiego i z Gór Kruszczo-

wych lepszym wzrostem i nieco wcześniejszym pędzeniem.

#### 7 – Region północno-wschodni

Region ten obejmuje Białoruś, Litwę i Polskę aż po Góry Świętokrzyskie i Puszczę Solską, ale nie obejmuje świerka z przybrzeżnych terenów nadbałtyckich. Granicę przeprowadzam nie na lini Bugu, ale zaraz na północ od Karpat i Sudetów gdyż świerk środkowo-polski wydaje się być genetycznie podobniejszy do północno-wschodniego niż do górskiego (GIERTYCH 1973). Świerk z tego regionu charakteryzuje się przyrostem dużo lepszym niż średnim, bardzo późnym pędzeniem, wczesnym zakończeniem vegetacji, jest więc bardzo odporny na późne wiosenne przymrozki, a średnio na wczesne jesienne przymrozki i na mrozy, ale nie wykazuje odporności na mokry śnieg. Jest również podatny na ryjkowca wejmutki (*Pissodes strobi* HART.).

#### 8 – Region wschodnio-bałtycki

Jest to w zasadzie ta sama populacja świerka co w regionie poprzednim (7), ale z terenów bardziej przymorskich. Obejmuje obszar od zatoki Gdańskiej aż po Estonię, w tym całą Łotwę. Świerk z tego regionu charakteryzuje się na ogół dobrym wzrostem, ale wcześniejszym, prawie średnim pędzeniem wiosennym i średnią odpornością na ryjkowca wejmutki (*Pissodes strobi* HART.). Wykazuje też nieco większą skłonność do pędzenia świętojańskiego. Pod względem pozostałych cech jest bardzo podobny do świerka z regionu 7.

#### 9 – Południowa Szwecja

Region ten obejmuje Szwecję do około 60° szerokości północnej. Świerki z tego regionu charakteryzują się niżej niż średnim przyrostem masy drewna (w zachodniej części bywają rasy lepiej rosące, ale są to przypuszczalnie świerki pochodzenia środkowo europejskiego) (KRUTZSCH 1973), wczesnym pędzeniem wiosennym i wczesnym zakończeniem vegetacji, stąd też są podatne na późne przymrozki wiosenne, ale odporne na przymrozki wczesne, przymrozki jesienne i na niskie temperatury występujące zimą. Odporności na śniegołomy nie posia-



dają. Wśród skandynawskich świerków są to niewątpliwie najlepsze rasy tego gatunku.

#### 10 – Zachodnia Norwegia

Region ten obejmuje Norwegię do granicy ze Szwecją po około 64° szerokości północnej. Świerk z tego regionu rośnie słabo, pędzi i kończy wzrost bardzo wczesnie, jest więc podatny na późne przymrozki wiosenne, a odporny na wczesne przymrozki jesienne i na mrozy, podatny na szkody śniegowe, odporny na ryjkowca wejmutki (*Pissodes strobi* HART.). Wykazuje skłonność do tworzenia płaskich systemów korzeniowych (ŠIKA 1966).

#### 11 – Środkowa Skandynawia

Obszar zajęty przez ten świerk sięga od regionów 9 i 10 do koła podbiegunowego, obejmuje południową Finlandię i Rosję do linii Archangielsk – Petersburg. Cechy wymienione dla regionu 10 są tu jeszcze bardziej zaakcentowane: słaby wzrost, wczesne pędzenie, wrażliwość na późne przymrozki wiosenne i osnieżenie, a odporność na wczesne przymrozki jesienne, na niskie temperatury zimowe i na ryjkowca wejmutki (*Pissodes strobi* HART.). Fińskie świerki na ogół lepiej rosną niż norweskie czy szwedzkie z tego regionu.

#### 12 – Północna Skandynawia

Świerk zza koła podbiegunowego rośnie skrajnie słabo, pędzi na wiosnę bardzo wczesnie i kończy wzrost wczesnie. Jedyne w północnej Skandynawii może on konkurować we wzroście z niektórymi południowymi rasami.

#### 13 – Nizina Wschodnio-europejska

Jest to region rozległy i niewątpliwie zróżnicowany, ale w doświadczeniach proveniencyjnych mało poznany. Interesujące zróżnicowanie ukazują dane uzyskane koło Woroneża, co pokazano na rycinie 7.3 (ŠUTJAEV 1995b). Na wschodzie świerk tego regionu przenika, w procesie introgresji, do populacji *Picea obovata* (ČŽAN ŠI-CZJUI 1969). We wzroście populacje z tego regionu dają wyniki średnie, a z partii południowych lepsze niż średnie, pędzą późno, a wchodzi w stan spoczynku zimowego wczesnie, stąd też są odporne na późne

wiosenne i wczesne jesienne przymrozki oraz niskie temperatury zimowe. W sumie populacje z części środkoworosyjskiej tego regionu są zbliżone do świerka z regionu 7, z którym nie mają wyraźnej granicy, a w częściach północnych i wschodnich – do świerka z regionu 11.

### 7.1.5. Przemieszczanie nasion

Podstawowym celem badań proveniencyjnych jest ustalenie możliwości przenoszenia nasion, by zwiększyć produkcję drewna. Niektórzy autorzy próbowali już sformułować warunki skutecznego przenoszenia.

Jako bezpieczne uważa się przenoszenie do stanowisk położonych wyżej o 200 m n.p.m. (BERGMAN 1965; KONÓPKA i ŠIMAK 1990; REMRÖD i wsp. 1972), a nawet nieco wyżej (STEFANSSON 1953; NITU 1979; NITU i wsp. 1984; PRAVDIN i ROSTOVCEV 1979; ROSVALL i ERICSSON 1981), chociaż nie oznacza to, że wyniki będą lepsze niż przy stosowaniu ras lokalnych (KOWALSKI i WŁOCZEWSKI 1972a; PAULE 1986). Na wysokich stanowiskach przemieszczenia nie powinny przekraczać 50–100 m wysokości n.p.m. (GÜNZL 1979b). W terenach zagrożonych opadami mokrego śniegu takie przenoszenie może być ryzykowne (SCHMIDT-VOGT 1972). Przenoszenie nasion na niższe stanowisko sprzyja wzrostowi siewek z tych nasion, można więc szkółki lokalizować niżej (DAKEV 1969), ale nie daje to sadzonek lepszych niż z nasion lokalnych (KOWALSKI i WŁOCZEWSKI 1972a). Na Słowacji stwierdzono, że niezależnie od wysokości n.p.m., z której świerki pochodzą, wszystkie rosną najlepiej na wysokościach ok. 800–900 m (KONÓPKA i ŠIMAK 1990).

Przenoszenie nasion w Skandynawii na północ o około 2,5 – 3° szerokości geograficznej daje lepszy wzrost osobników (BERGMAN 1965; HEIKINHEIMO 1954; REMRÖD i wsp. 1972; PERSSON i PERSSON 1992; ROSVALL i ERICSSON 1981). Na skrajnie północnych, wysokogórskich, suchych lub ubogich sied-



liskach zakres dopuszczalnego przemieszczania na północ jest nieco mniejszy (REMRÖD 1976; ROSVALL i ERICSSON 1981). W Norwegii ostrzega się, że lokalne rasy mogą po wielu latach okazać się lepsze (DIETRICHSON 1961). Przenosząc nasiona w inne miejsca uprawy trzeba być świadomym zmian warunków fotoperiodycznych, co nie każda rasa znieśie bez szkód (MAGNESEN 1972). Zaleca się jednak dla zachodniej Norwegii populacje z Harz, Sudetów i Beskidu Wysokiego, a dla południowej i wschodniej Norwegii z Polski północno-wschodniej, Litwy i Białorusi. W Islandii jedynie populacje z północnej Norwegii są zdolne przeżyć, osiągając w wieku 13 lat mniej niż 1 metr wysokości (BENEDIKZ 1974).

Długoletnie doświadczenie z kontynentalnymi rasami w Skandynawii wskazuje, że najodpowiedniejsze są świerki z Europy Środkowej. Od dawna uprawiane w Skandynawii rasy niemieckie są lepsze niż lokalne, a więc zalecane do stosowania (KLEM 1956; KIELLANDER 1951; LANGLET 1964; MASCHNING i LANGNER 1971; ROBAK 1962a). Wyniki doświadczeń proveniencyjnych coraz wyraźniej wskazują jednak, że najlepsze dla warunków skandynawskich są rasy świerka z regionu północno-wschodniego (region 7, ryc. 7.2) oraz z Beskidu Śląskiego, szczególnie z Istebnej (region 5) i z Karpat Wschodnich i Południowych (region 4) (DIETRICHSON 1979; KIELLANDER 1966, 1970a, b; KRUTZSCH 1973, 1974, LANGLET 1960). Korzystanie z nasion istebniańskich (region 5) i rumuńskich (region 4) zalecają właściwie wszyscy autorzy oceniający wyniki doświadczenia IUFRO z 1938 roku i późniejsze. W północnej Skandynawii ostatnio pojawiły się wątpliwości odnośnie świerka istebniańskiego w związku z pojawianiem się spękań pionowych na starych drzewach (SKRØPPA i DIETRICHSON 1986; PERSSON i PERSSON 1992; PERSSON 1994). Interesujące, że w samej Rumunii też obserwuje się większy pożytek z przenoszenia nasion z połud-

nia na północ niż z północy na południe (NITU 1979).

Również na terenach byłego ZSRR zalecano przenoszenie nasion z południa na północ a nie odwrotnie (PRAVDIN i ROSTOVCEV 1979, 1980), ale są też wyniki prowadzące do nieco innych wniosków. Na Uralu (Permskij Leskhov) zaobserwowano pożytek z przenoszenia świerka z północnej tajgi do południowej, ale nie dotyczy to przemieszczania na południe świerka z Karelii (KORABLEV i wsp. 1975). W południowo-zachodniej Syberii również zalecane jest wprowadzanie świerka z północno-wschodniej części Rosji (DEMIDENKO i wsp. 1984). Na Łotwie zalecane są do uprawy populacje z okolic Petersburga a chwalone gdzie indziej karpackie się nie nadają (RONE 1984). Również w Gruzji świerki z regionu 7 (północno-wschodni) rosły zdecydowanie lepiej niż bardziej południowe i lokalne\* choć autor ostrzega przed ryzykiem tak odległych przemieszczeń (NATSVLIŠVILI 1981).

Przemieszczanie z zachodu na wschód dało korzystne wyniki tylko w centralnej europejskiej Rosji (PRAVDIN i ROSTOVCEV 1979, 1980; PAL'CEV 1978, 1989), na Uralu (KORABLEV i wsp. 1975, 1976; KUPČINSKIJ i wsp. 1980; TIŠEČKIN i KORABLEV 1980), w górach Ałtaju (VIŠNIAKOV 1969) czy Dżungarskiego Ała-tau (KOROBKO i wsp. 1983) i w południowo-zachodniej Syberii (DEMIDENKO i wsp. 1984), natomiast w innych regionach okazało się niekorzystne (DANUSEVICIUS 1993). W południowej Rosji, koło Woroneża, 300 km na południe od naturalnej granicy występowania świerka, najlepiej rosły populacje znad rzeki Ob (przypuszczalnie *Picea obovata?*), podczas gdy zachodnio-karpackie, karelskie i przeduralskie rosły słabo (VERESIN i IVANOV 1970). Jest to nietypowy wynik dla bardzo odmiennych warunków niż te, w których świerk rośnie naturalnie. W Korei Południowej też uzyskano nietypowy wynik. 50-letnie świerki pochodzące z Niemiec okazały się lepsze niż lokalna forma modrzewia japońskiego

\* *Picea orientalis* (L.) L.K. [przyp. red.]





**Ryc. 7.3.** Masa drewna różnych proveniencji świerka *Picea abies* (L.) KARST. uzyskana na powierzchni doświadczalnej w centralnej Rosji (Woroneż), wyrażona graficznie wg konwencji jak na ryc. 7.1. W oparciu o dane ŠUTJAIEVA 1995b

(*Larix kaempferi* SARG.), z tym, że przewaga ta maleje im bardziej na południu kraju dokonuje się porównania (HWANG i HYUN 1979). Porównywano tam też na 10 powierzchniach świerk 12 proveniencji rumuńskich i 12 niemieckich z lokalną jodłą mandżurską (*Abies holophylla* MAXIM.). Niemieckie świerki przewyższyły jodłę na wszystkich powierzchniach (średnio o 27%), a rumuńskie tylko na 6 (średnio o 4%). W wieku 8 lat najwyższe były populacje z Palatynatu i Szwarcwaldu (HAN i wsp. 1984). W innym doświadczeniu porównywano 9 populacji rumuńskich ze słowacką, francuską, serbską i białoruską. Te dwie ostatnie były w wieku 9 lat zdecydowanie słabsze a francuska porównywalna z gorszymi populacjami z Rumunii. Najlepszymi były dwie populacje rumuńskie i słowacka z Karpat Wschodnich (HAN i wsp. 1987).

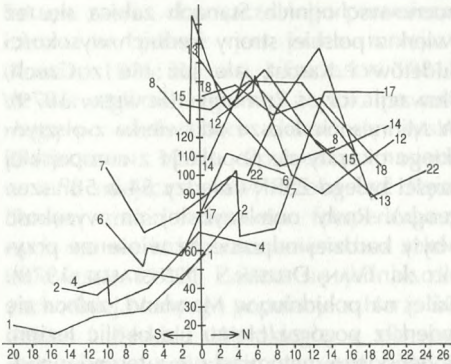
Przenoszenie nasion na zachód, nawet do Ameryki daje na ogół dobre wyniki. Świerki z regionu 7 oraz późno pędzące z Karpat zalecane są dla potrzeb leśnictwa we Francji (LACAZE 1969a; HÉOIS 1992), Belgii (GATHY 1957; NANSON 1972), Holandii (KRIEK 1975) i dla regionu Wielkich Jezior i Zatoki Świętego Wawrzyńca w Kanadzie (FOWLER 1979; HOLST 1973). We wschodniej Kanadzie i pół-

nocno-wschodnich Stanach zaleca się też świerk z polskiej strony średnich wysokości Sudetów i Karpat, ale już nie z Czech, Słowacji czy Rumunii (FOWLER 1979). W Minnesocie lepsze od świerka z olsztyńskiego okazały się populacje z europejskiej części byłego ZSRR (między 54 a 58° szer. geogr.). Rosły one szybciej na wysokość i były bardziej odporne na wiosenne przymrozki (VAN DEUSEN i NIENSTAEDT 1978). Dalej na południu, w Maryland, zaleca się świerk z pogórza Harzu i z okolic Jeziora Bodeńskiego, natomiast nie z terenów nadbałtyckich, z Karpat czy z Rumunii (GENYS 1979). W północnej Dakocie powtarzające się co parę lat susze eliminują wszystkie proveniencje (VAN DEUSEN i NIENSTAEDT 1978). Również na Wyżynie Środkoworozyjskiej (Solehnogorsk) zaleca się świerki ze wschodu i północno-wschodu, ale tylko dla produkcji choinek (PAL'CEV 1978). W środkowo-północnej Kanadzie (Manitoba) najlepiej rosły świerki z Baszkirii i południowo zachodniej Syberii (KLEIN 1977). Jest to przemieszczenie niemalże na drugą stronę globu. Dorównywały im świerki drugiego pokolenia w Kanadzie (nasiona ze starej plantacji tego gatunku w Chalk River, Ontario).

Niekiedy introdukcji nie zaleca się w ogóle, gdyż w doświadczeniach porównawczych lokalne świerki rosną najlepiej, na przykład na Łotwie (GAILIS 1993)

Bardzo trudno jest przeprowadzić doświadczenie w warunkach na tyle wyrównanych, by móc definitywnie stwierdzić, gdzie są najlepsze warunki dla danej rasy. Pewną wskazówką mogą tu być dane HEIKINHEIMO (1954) uzyskane na siewkach. Z danej populacji najwyższą świeżą masę uzyskiwały siewki sadzone około 6° szer. geogr. na północ od miejsca pochodzenia (ryc. 7.4). Dalsze przenoszenie na północ ogranicza już przyrosty. Z drugiej strony BEUKER (1994b) twierdzi na podstawie analizy starych doświadczeń rozlokowanych w 7 regionach Finlandii, że dla danej rasy przenoszenie na południe zwiększa jej produktywność drewna.





**Ryc. 7.4.** Świeża masa siewek *Picea abies* (L.) KARST. rosnących w różnych odległościach na północ lub południe od terenu pochodzenia. Wykres otrzymany po przeliczeniu danych HEIKIN-HEIMO (1954)

#### 7.1.6. Zmienność rasowa świerka w Polsce

Osobnego omówienia wymaga zmienność świerka w Polsce. Fragmentaryczne dane z literatury światowej wykorzystano w ogólnym omówieniu w poprzednim rozdziale. Poniżej wykorzystano dodatkowo podsumowanie wyników ze wszystkich polskich doświadczeń proveniencyjnych nad świerkiem (GIERTYCH 1997), oraz doświadczenia zagraniczne z polskimi populacjami świerka.

Wyniki zbiorcze dla polskich doświadczeń przedstawia rycina 7.5, na której podane są wartości przyrostowe drzew wyrażone jako odchylenia od średnich powierzchniowych. Są to średnie dla różnych kompleksów leśnych poprzez wiele powierzchni, na których świerk z danego obszaru występuje. Jak widzimy lepiej i gorzej rosnące populacje obserwujemy na terenie całego kraju. Wyniki zdecydowanie poniżej średniej dają populacje tatrzańskie i bieszczadzkie, jak również z Kotliny Kłodzkiej. W Beskidzie Wysokim są obszary ze słabymi populacjami (Ustroń, Brenna, Żywiec, Orawa) ale i z najlepszymi (Istebna, Wisła, Ujszoły) czy też bardzo zróżnicowanymi (Rycerka). Interesujące są populacje z Wyżyn

Środkowo-Polskich, ale nie wszystkie. Z okolic Szadka czy też z Wyżyny Krakowsko-Częstochowskiej są słabe. W Polsce północnej są na ogół populacje o średnich wartościach przyrostowych lub słabszych niż średnie. Dobre wyniki dają świerki z Karkonoszy i z Puszczy Solskiej a także z Wysockizny Mazowieckiej (Międzyrzec).

Ocena polskich ras świerka dokonana na trzech powierzchniach w Quebec (Kanada) w zasadzie potwierdza wyniki uzyskane w Polsce (GIERTYCH i KRUPSKI 1996). Świerk istebniański nadaje się do szerokiego zastosowania, jak i niektóre populacje z Polski północno-wschodniej, w zależności od stopnia kontynentalizmu terenu, gdzie są testowane (CORRIVEAU i wsp. 1989).

Populacje świerka z Puszczy Białowieskiej, mimo posiadania na ogół dobrej opinii za granicą oraz wynikającej z doświadczenia KOWALSKIEGO i WŁOCZEWSKIEGO (1972b), okazały się stosunkowo słabo przyrastające na wysokość, szczególnie te ze Zwierzyńca Białowieskiego, i to zarówno w górach (Międzylesie, Orawa, Krynica) jak i na niżu



**Ryc. 7.5.** Wartość polskich populacji *Picea abies* (L.) KARST., oceniona w oparciu o różne cechy przyrostowe, uzyskana średnio z różnych powierzchni doświadczalnych w Polsce, wyrażona graficznie wg konwencji jak na rycinie 7.1. W oparciu o opracowanie zbiorcze (GIERTYCH 1997)



(Kórnik, Gołdap). Podobną ocenę uzyskano w Kanadzie. Analiza bieżących przyrostów rocznych na wysokość nie wykazuje tendencji zwykłych, a więc drzewa te raczej pozostaną wśród niższych. Chodzi tu o wzrost relatywny do innych polskich ras świerka. W porównaniu z świerkami skandynawskimi czy alpejskimi wszystkie polskie świerki rosną znacznie lepiej. Świerk białowieski późno pędzi na wiosnę co chroni go przed późnymi przymrozkami, a więc cecha ta daje mu przewagę w terenach nimi zagrożonych.

Znamienne jest, że z biegiem lat świerk z zachodniej części strefy rozrzedzonego występowania w Polsce (Brody, Konstancjewo) traci na wysokości relatywnie do innych pochodzeń. Słabe przyrosty roczne pozwalają przypuszczać, że relatywna wartość tych proveniencji będzie się nadal pogarszać. Natomiast relatywna poprawa świerków świętokrzyskich, podlaskich i z Myszynca, a więc ze wschodnich krańców tak zwanej dysjunkcji, zapewne jeszcze bardziej się zaznaczy, na co wskazują dobre przyrosty roczne na wysokość w wieku lat 20-u (GIERTYCH 1988).

Świerki bieszczadzkie i tatrzańskie pozostaną chyba wśród najniższych, chociaż nie jest to pewne. Roczne siewki z tych populacji miały znacznie większy udział wagi korzeni w ogólnej suchej masie niż siewki pozostałych pochodzeń (FOBER i GIERTYCH 1968). Podobnie rzecz się ma z świerkami alpejskimi (HOLZER 1979). Można przypuszczać, że w warunkach wysokogórskich skuteczne zakorzenienie się siewek jest ważniejsze niż intensywny wzrost (por. rozdz. 9.1). Z wiekiem obserwuje się stale niewielką relatywną poprawę we wzroście świerków tatrzańskich (GIERTYCH 1988), chyba jednak nie dołączą one do świerków najlepszych, nawet na powierzchniach górskich (Międzlesie, Orawa). Podobnie na powierzchni górskiej w Krynicy najlepsze przyrosty na wysokość wykazują świerki bieszczadzkie, świętokrzyskie, knyszyńskie i z nieznanego pochodzenia z Pomorza Zachodniego. Średnio przrastają sudeckie i mazurskie

a tatrzańskie są jednak wśród najślabszych, razem z białowieskimi (BAŁUT 1984).

W doświadczeniu IUFRO-72, obejmującym 20 polskich drzewostanów nasienych, potwierdziły się powyższe informacje, również za granicą. Wyróżniają się populacje z Istebnej, ze Zwierzyńca Lubelskiego i z Wigier (HOLUBČÍK 1980; MATRAS 1993).

Odnosnie pędzenia na wiosnę, niezależnie od miejsca posadzenia, najwcześniej pędzą świerki sudeckie, potem z zachodniej części strefy rozrzedzonego występowania (Brody, Konstancjewo), następnie pozostałe górskie (z tym że isticbniańskie najpóźniej), dalej z Polski środkowej (Bliżyn, Garbatka) i białowieskie (GIERTYCH 1972, 1976b). Wyniki te potwierdzają się w dalszych latach obserwacji i są zgodne z omówieniem podanym wyżej dla całego zasięgu świerka.

Zakończenie wzrostu na wysokość najwcześniej obserwuje się u świerków tatrzańskich, a potem bieszczadzskich. Dalej wcześniej kończą wzrost świerki sudeckie, potem niektóre północne i z zachodniej części strefy rozrzedzonego występowania (Konstancjewo, Iława, Szadek, Brody). Dużo później kończą wzrost świerki z Beskidu Śląskiego, a najpóźniej białowieskie, północno-wschodnie i ogólnie ze wschodniej części strefy rozrzedzonego występowania (Międzyrzec Podlaski, Myszyniec, Sławki i Puszcza Świętokrzyska) (GIERTYCH 1976b).

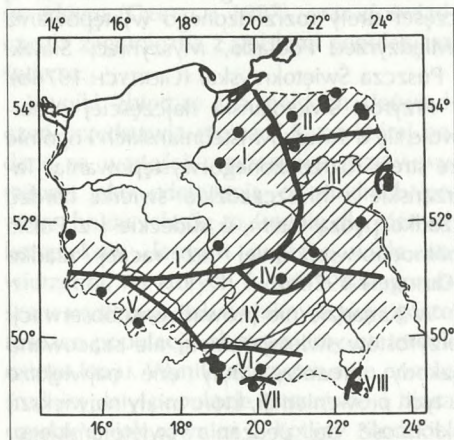
Przyrost świętojański najczęściej obserwuje się u świerków isticbniańskich i ogólnie ze strefy rozrzedzonego występowania. Tatrzańskie i bieszczadzkie świerki bardzo rzadko pędzą latem, a sudeckie i z Polski północno-wschodniej też raczej rzadko (GIERTYCH 1976b).

W Kanadzie nie prowadzono obserwacji przyrostów świętojańskich, ale szacowano szkody mrozowe. Były one największe u tych proveniencji, które miały największą skłonność do pędzenia świętojańskiego. Znamienne, że świerk isticbniański, mimo iż wykazywał najwyższy procent uszkodzenia siewek przez mrozy, należy do najlepszych pod względem cech przyrostowych. Podobnie procent siewek z wieloma wierchoł-



kami był większy w warunkach kanadyjskich u tych proveniencji, które u nas miały skłonność do pędzenia świętojańskiego (CORRIVEAU i wsp. 1989).

W doświadczeniach z polskimi rasami świerka na ogół obserwowano się brak interakcji między proveniencjami a miejscem posadzenia. Świadczy to o dużej plastyczności populacji i jednolitości wyników, niezależnie od miejsca testowania. Ten wniosek potwierdza dla całego gatunku duża zgodność między różnymi doświadczeniami międzynarodowymi. Wymaga on jednak skorygowania w związku z konsekwencjami częstych okresów długotrwałej suszy w Wielkopolsce na przykład w latach 1982/83 (BURCZYK i GIERTYCH 1991), poza naturalnym zasięgiem występowania świerka. Nastąpiły tu poważne zmiany w uszeregowaniu proveniencji, a więc i interakcja proveniencji z lokalizacjami (GIERTYCH i KRUPSKI 1996). Szczególnie dla Kórnika trudno dziś zaproponować najlepszą populację gdyż przyrostowo górują środkowopolskie a jakościowo północno-wschodnie. Na pozostałych terenach, zarówno pod względem jakości jak i przyrostu, ciągle najlepsze są świerki z Beskidu Wysokiego.



Ryc. 7.6. Zasięg świerka *Picea abies* (L.) KARST. w Polsce (zmodyfikowany na podstawie danych ŚRODONIA (1967), JALAS i SUOMINEN (1973) i własnych) z podziałem na strefy wyróżnione na podstawie obserwowanej zmienności rasowej

Na podstawie powyższego omówienia zmienności rasowej świerka w Polsce autor proponuje podział zasięgu na strefy, jak na rycinie 7.6. Są to: I – zachodnia strefa rozrzedzonego występowania od Nysy Łużyckiej po ujście Wisły, II – Polska północno-wschodnia, III – wschodnia strefa rozrzedzonego występowania, z wydzielonym, jako odrębny, kompleksem Puszczy Białowieskiej, IV – Góry Świętokrzyskie, V – Sudety, VI – Beskid Śląski, Żywiecki i Gorce z wydzielonym kompleksem świerka istebniańskiego, VII – Tatry, VIII – Bieszczady, IX – strefa domieszkowego występowania świerka na niżu i wyżynach południowej Polski.

### 7.1.7. Zmienność klonowa

Zjawisko słabego kwitnienia świerka na plantacjach nasiennych przez większość lat oraz problemy z pyłkiem spoza plantacji powodują, że roślinie zainteresowanie rozmnożeniem wegetatywnym (NAPOLA 1992). W związku z tym powstały plantacje testujące różnice klonowe między drzewami z perspektywą wyboru osobników do upraw plantacyjnych (jak topole). Zmienność między klonami jest duża, większa niż rodowa czy proveniencyjna (VAN DE SYPE i ROMAN-AMAT 1989; ELERSEK i JERMAN 1988; KLEINSCHMIT i SVOLBA 1991). Tą drogą szybko można uzyskać imponujące efekty selekcyjne. Są jednak wątpliwości czy jest to droga właściwa.

Dla niektórych cech, jak na przykład wczesność zawiązywania pąka zimowego (HOLZER i wsp., 1991) czy wczesność pędzenia na wiosnę, uzyskuje się duże różnice między klonami i zgodność między sadzonkami a osobnikiem wyjściowym, ale dla cech wzrostowych o taką zgodność już trudniej (LECHNER i wsp. 1977). Z wiekiem odziedziczalność klonowa wysokości drzew maleje (VAN DE SYPE i ROMAN-AMAT 1989)

W Norwegii wybrano najlepsze osobniki, spośród najlepszych 8-letnich rodów, z najlepszych proveniencji. Po rozmnożeniu



wegetatywnym 20 najlepiej mnożących się klonów (z 336 wybranych) i wielokrotnych wtórnych mnożeniach wegetatywnych (cyklach mnożeniowych) stwierdzono brak korelacji cech sadzonek z cechami ortetów (matek pochodzących z nasion) oraz brak korelacji między cechami tych samych klonów z różnych cykli mnożeniowych. Dotyczy to zarówno cech wzrostowych jak i fenologicznych (DIETRICHSON i KIERULF 1982). By zminimalizować rolę łatwości mnożenia selekcję wykonuje się obecnie na coraz młodszych ortetach, wręcz siewkach. Wtedy zgodność wyników jest lepsza, ale i cechy mają mniejszy związek z tymi, które nas interesują w sensie produkcyjnym. Użykuje się szybko rosnące sadzonki, błyskawicznie wyrastające ponad chwasty i zasięg żeru przez zwierzynę. Chętnie są kupowane do zalesień i odnowień, bo koszt budowy nowego drzewostanu jest mniejszy. Ale korelacje z późniejszym wzrostem też nas muszą interesować. Celem selekcji nie jest łatwe odnowienie, ale wartościowszy produkt końcowy. Dopiero starsze drzewa pozwalają na ocenę przydatności klonów. Są klony szybko rosnące w młodości, a potem słabnące we wzroście. Są inne o wolniejszym starcie, ale potem nadrabiające straty i wyprzedzające te pierwotnie szybciej rosnące. Nie uniknie się etapu długotrwałego testowania w terenie.

Niewiele jest starszych porównań klonowych dla świerka. Na sześciu powierzchniach w Niemczech stwierdzono, że wybór najlepszych klonów w wieku 17 lat zapewnia zyski genetyczne rzędu 9% dla wysokości drzew, 24% dla pierśnicy i 70% dla masy pojedynczych drzew. Selekcja w wieku 4 lat dałaby o 40% mniejsze pożytki (KLEINSCHMIT i SVOLBA 1991). Na tych samych powierzchniach stwierdzono również, że klony wyższe w szkółce wykazywały większą śmiertelność w terenie, a wybór w szkółce pod względem wysokości nie pokrywa się z oceną wysokości w terenie (Isik i wsp. 1995). Istnieje też duże zróżnicowanie wewnątrzklonowe oraz różne wyniki uzyskuje się na różnych powierzch-

niach (NAPOLA 1989). Na starszych powierzchniach w Szwecji stwierdzono już zróżnicowanie między klonowe w odporności na spełkania pionowe pni (PERSSON 1994).

W 6 lat po posadzeniu (9 lat po ukorzenieniu) można już wykazać znaczące różnice w ciężarze właściwym drewna (CHANTRE i GOUMA 1994). Na sadzonkach otrzymanych przez ukorzenianie zrzezów z siewek pochodzących z kontrolowanych krzyżówek uzyskano interesujące dane o dziedziczeniu się odporności na nagłe zmiany temperatury zimą. Odporność ta jest skorelowana z cechą późnego pędzenia wiosennego (DIETRICHSON 1993).

Mnożenie wegetatywne świerka na drodze embriogenezy bywa reklamowane jako zapewniające tożsamość genetyczną (MO i wsp. 1989), zdarza się jednak, że zachodzą zmiany genetyczne. Zaobserwowano pojawianie się dodatkowych chromosomów lub ich duplikacje (FOURRE 1992; LELU 1988), co oczywiście daje zupełnie inną roślinę. Może też występować wzmożona mutageneza, czyli drobne zmiany mutacyjne, czego nie da się ani zauważyć wcześniej ani wykluczyć.

### 7.1.8. Sprawdzanie potomstwa i odziedziczalność cech

Dla hodowcy bardzo istotnym zagadnieniem jest ustalenie, w jakim zakresie potomstwo dziedziczy cechy rodziców. Do mierzenia stopnia dziedziczenia stosuje się współczynnik odziedziczalności ( $h^2$ ), który jest miarą zmienności genetycznej w stosunku do zmienności ogólnej (fenotypowej), a więc i uwzględniającej zmienność spowodowaną przez środowisko. Inaczej mówiąc jest to różnica między potomstwem wybranych i nie selekcionowanych drzew (zysk genetyczny) w stosunku do różnicy między wybranymi i nie selekcionowanymi rodzicami (do ostrości selekcji). Informacje na ten temat uzyskuje się z porównań rodowych, względnie z korelacji między potomstwem a rodzicami. Dla każdej cechy i dla każdego zestawu warunków środowiska



uzyskuje się inną odziedziczalność. Stąd też opublikowane wartości odziedziczalności nie są w pełni porównywalne ze względu na różne sposoby ich wyliczenia jak i ze względu na bardzo różny zakres zmienności środowiska w terenie badań, ale wyłaniają się z nich pewne prawidłowości.

Przy krzyżówkach kontrolowanych korelacje cech wzrostowych rodziców z cechami potomstwa są na ogół słabe (DANUSEVICIUS 1993). Natomiast cecha późnego pędzenia, która jest skorelowana nie tylko z odpornością na późne przymrozki wiosenne, ale również z odpornością na gwałtowne spadki temperatury zimą po okresach względnie łagodnej pogody, jest przekazywana potomstwu i daje silne korelacje między rodzicami i potomstwem (DIETRICHSON 1993). Krzyżowanie późno pędzących i późno zawiązujących pąki świerków z Francji z wczesnymi pod względem obu tych cech świerkami ze Szwecji dało potomstwo o pośredniej fenologii (w porównaniu z potomstwem z wolnego zapylenia form rodzicielskich). Sugeruje to dziedziczenie addytywne (bez dominowania którejkolwiek formy), zaznacza się jednak spory rozrzut umożliwiający selekcję pod względem tych cech w drugim pokoleniu (ERIKSSON i wsp. 1978).

Na poprawę cech wzrostowych bardzo korzystnie wpływa kojarzenie zdalne (outbreeding), czyli między osobnikami z odległych geograficznie pochodzeń. Niektóre mieszańce form skandynawskich i kontynentalnych przewyższają o około 17% niemieszańcowe potomstwa obu form rodzicielskich rosnących w Skandynawii. W cechach fenologicznych mieszańce te wykazują cechy pośrednie (NILSSON 1958, 1963a; NILSSON i ANDERSSON 1969, 1970). W celu stymulowania heterozji poprzez odległe kojarzenia założono plantację nasienną z drzew elitarnych wybranych w ramach 5 najlepszych (spośród 1100) populacji o dużej zdolności adaptacyjnej a pochodzących z bardzo odległych terenów (GIERTYCH 1993).

Najwięcej danych o dziedziczeniu cech uzyskano z porównań rodów z wolnego zapy-

lenia, względnie z porównań proveniencyjnych. Na przykładzie doświadczenia z świerkiem z Beskidu Wysokiego (KRUPSKI i wsp. 1996) wykazano, że odziedziczalność proveniencyjna ma dla większości cech wysokie wartości w Kórniku (poza zasięgiem świerka, częste susze) natomiast lokalnie (w Nowym Targu) uzyskano wartości niewielkie. Z drugiej strony odziedziczalność rodowa jest wysoka nie tylko w Kórniku ale i w Nowym Targu. Odziedziczalność indywidualna z kolei jest niska i podobna na obu powierzchniach. W praktyce oznacza to, że najskuteczniejsza jest selekcja rodowa, a proveniencyjna jedynie w warunkach siedliskowych trudnych dla świerka.

HOLUBČÍK (1972) sugeruje, że u świerka odziedziczalność *sensu stricto* i odziedziczalność *sensu lato* (czyli stopień dziedziczenia addytywnego oraz dziedziczenia całościowego w stosunku do zmienności fenotypowej) są do siebie bardzo zbliżone ( $h^2_{ss} \approx h^2_{sl}$ ). Oznacza to, że przeważa dziedziczenie addytywne, podczas gdy skutki dominowania genów odgrywają niewielką rolę w dziedziczeniu cech przez świerka. Jest to niezgodne z obserwacją NILSSONA i ANDERSSONA (1969) wskazującą na duże znaczenie doboru konkretnej pary rodzicielskiej (specyficznej zdolności łączeniowej). Obliczanie ogólnej zdolności łączeniowej na materiale z wolnego zapylenia i z kontrolowanych krzyżówek daje jednak wyniki podobne (NILSSON 1967).

Najwyższe wartości odziedziczalności ma cecha pędzenia wiosennego (LACAZE 1969b; LANGNER i STERN 1964; DIETRICHSON i KIERULF 1982; MERGEN 1960; NANSON 1971, 1981; VAN DE SYPE i ROMAN-AMAT 1989; HÉOIS i wsp. 1991) i związana z nią odporność na późne przymrozki wiosenne (LANGNER i STERN 1967). Cechy drewna również mają wysoką odziedziczalność, szczególnie ciężar właściwy drewna (KENNEDY 1966; KLEINSCHMIT i KNIGGE 1967; NANSON i wsp. 1975; NILSSON 1963b; RONE 1970; WORRALL 1975), procent drewna późnego (KLEINSCHMIT i KNIGGE 1967; KENNEDY 1966; WORRALL



1975) oraz wg. NANSONA i współpracowników (1975) długość cewek. Cechy jakościowe takie jak prostota, szablatość pni, grubość gałęzi, czy skłonność do suchoczubów mają na ogół wysoką odziedziczalność (KRUPSKI i wsp. 1996; NANSON 1971; KLEINSCHMIT i KNIGGE 1967). Do cech o wysokiej odziedziczalności należą też odporność na uszkodzenia śniegowe (NANSON 1981), roczny przyrost masy (NANSON 1981) i udział gałęzi w wadze ogólnej drzewa (KNIGGE 1967).

Średnie wartości odziedziczalności wykazują takie cechy jak: pędzenie świętojańskie (DIETRICHSON 1967b; LANGNER i STERN 1964; NANSON 1971), zakończenie przyrostu na wysokość (WORRALL 1975), łatwość ukorzenia sadzonek i wielkość uzyskanego systemu korzeniowego (MERGEN 1960), długość korzeni (NITU 1974), odporność na ochojniaka świerkowego (*Sacchiphantes viridis* RATZ.) (NANSON 1971), długość i trwałość igieł (NANSON 1971), uszkodzanie kory przez zwierzynę (NANSON 1981), a z cech drewna wytrzymałość fizyczna drewna (KENNEDY 1966) i długość cewek (KENNEDY 1966; RONE 1970).

Cechy wzrostowe wykazują bardzo różne stopnie odziedziczalności w różnych doświadczeniach, co wynika z dużej zależności tych cech od środowiska, które jest mniej lub bardziej zróżnicowane. I tak odziedziczalność wysokości drzew jest na ogół duża i rosnąca z ich wiekiem (DIETRICHSON 1967b; DIETRICHSON i KIERULF 1982; HOLUBČÍK 1972; GIERTYCH 1969; KLEINSCHMIT i KNIGGE 1967; LANGNER i STERN 1964; NANSON 1971, 1981; NANSON i wsp. 1975; NILSSON 1963a; NITU 1974; ŠINDELÁŘ 1983; VAN DE SYPE i ROMAN-AMAT 1989; WORRALL 1975), choć zdarza się i wynik odwrotny (HÉOIS i wsp. 1991). Średnica pnia jak i przyrost średnicy wykazują na ogół niższą odziedziczalność niż wysokość i to malejącą z wiekiem (HOLUBČÍK 1972; NANSON 1971, 1981; NANSON i wsp. 1975; NITU 1974; WORRALL 1975). Przeżywalność należy do cech o średniej odziedziczalności (KRUPSKI i wsp. 1996; NITU 1974; ŠINDELÁŘ 1983).

Do cech o najniższych odziedziczalnościach należą: kształt pąków (HOLUBČÍK 1972), rozpoczęcie wzrostu na wysokość (w odróżnieniu od pędzenia wiosennego) i intensywność wzrostu pędów bocznych (WORRALL 1975; HOLUBČÍK 1972), odporność na niskie temperatury zimowe (DIETRICHSON 1993) oraz kąt osadzenia gałęzi na pnium (HÉOIS i wsp. 1991)

Ocenia się, że plantacje nasienne powstałe z generatywnego potomstwa z wolnego zapylenia drzew doborowych dają w następnym pokoleniu 15–17% zwiększenie wzrostu i 12% opóźnienia pędzenia wiosennego w stosunku do populacji z nasion zbieranych gospodarczo z tych samych drzewostanów (TERRASSON 1992).

Potomstwo później pędzących osobników na ogół lepiej rośnie niż potomstwo wcześniej pędzących i wcześniej kończących wzrost (DIETRICHSON 1969b; ETVERK i HAINLA 1972). Różnice te jednak z czasem maleją (MOULALIS 1973). Są też opinie, że potomstwo drzew o szyszkach var. *europaea* lub pośrednich między *acuminata* i *europaea*, czy *obovata* i *europaea* rośnie lepiej niż potomstwo drzew o szyszkach var. *acuminata* czy var. *obovata* (ETVERK i HAINLA 1972; ORLENKO i RUDENKOVA 1972). Potomstwo drzew doborowych rośnie lepiej niż potomstwo z drzew nie selekcyjnowanych (RUDEN 1963; TEICH 1972). DIETRICHSON uważa jednak (1967b), że selekcja proveniencyjna szybciej doprowadzi do zwiększenia przyrostu niż selekcja indywidualna.

Ze względu na wysoką odziedziczalność terminu pędzenia wiosennego selekcja pod względem tej cechy jest bardzo skuteczna (LACAZE 1969; LANGNER i STERN 1964; MOULALIS 1973; NANSON 1971).

Grubość kory jest cechą przekazywaną potomstwu vegetatywnemu. Można więc selekcjonować pod względem tej cechy, by uzyskać drzewa odporne na uszkodzenia mechaniczne przy trzebieżach (ROHMEDER 1971). Natomiast typ łuszczenia się kory jest cechą fenotypową zależną od warunków wzrostowych (ETVERK 1972).



Tabela 7.1. Krzyżówki międzygatunkowe obejmujące *Picea abies* (L.) KARST.

<i>Picea abies</i> jako matka	<i>Picea abies</i> jako ojciec	Literatura
Udane sprawdzone		
<i>P. asperata</i>	<i>P. mariana</i>	JEFFERS 1971
<i>P. koyamai</i> , <i>P. asperata</i>	<i>P. asperata</i> , <i>P. omorica</i>	ROULUND 1971
<i>P. orientalis</i>	<i>P. asperata</i> , <i>P. montigena</i>	WRIGHT 1955
<i>P. obovata</i>	<i>P. mariana</i> , <i>P. rubens</i>	HEIMBURGER (w WRIGHT 1955)
	<i>P. pungens</i>	LINDQUIST (w WRIGHT 1955)
	<i>P. sitchensis</i>	ZABOLOTNOVA 1972
<i>P. koyamai</i> , <i>P. sitchensis</i>	<i>P. glauca</i>	LANGNER (w WRIGHT 1955)
<i>P. (mariana x rubens)</i>		ANONIM 1971
<i>P. obovata</i> , <i>P. sitchensis</i>		JOHNSON 1939
<i>P. asperata</i>	<i>P. asperata</i>	VIDAKOVIĆ 1982
<i>P. asperata</i> , <i>P. glauca</i>	<i>P. glauca</i> , <i>P. omorica</i>	KOBLIHA 1993
<i>P. omorica</i>	<i>P. pungens</i>	
<i>P. sitchensis</i> , <i>P. glauca</i>		HOFFMANN 1985
<i>P. omorica</i>		
Udane nie sprawdzone		
<i>P. montigena</i>	<i>P. glauca</i> , <i>P. engelmannii</i>	WRIGHT 1955
<i>P. maximowiczii</i>	<i>P. retroflexa</i> , <i>P. omorica</i>	
<i>P. asperata</i>	<i>P. asperata</i> , <i>P. glauca</i>	JEFFERS 1971
<i>P. ilkiangensis</i>	<i>P. orientalis</i> , <i>P. omorica</i>	
<i>P. asperata</i> , <i>P. koyamai</i>		MIKKOLA 1969, 1970
<i>P. obovata</i>	<i>P. glauca</i>	RAUTER 1971
<i>P. orientalis</i>		NEFES (WRIGHT 1955)
Nie udane		
<i>P. glauca</i> , <i>P. orientalis</i>	<i>P. sitchensis</i>	FAULKNER i wsp. 1970
<i>P. omorica</i>		JEFFERS 1971
<i>P. glauca</i>		KLAEHN i WHEELER 1961
<i>P. glauca</i> , <i>P. mariana</i>	<i>P. (sitchensis x glauca)</i>	RAUTER 1971
<i>P. rubens</i>		
<i>P. omorica</i> , <i>P. sitchensis</i>	<i>P. sitchensis</i> , <i>P. jezoensis</i>	ROULUND 1969
<i>P. jezoensis</i>		
<i>P. glauca</i> , <i>P. retroflexa</i>	<i>P. mariana</i> , <i>P. maximowiczii</i>	WRIGHT 1955
<i>P. glauca</i>	<i>P. glauca</i> , <i>P. mariana</i>	HEIMBURGER (w WRIGHT 1955)
	<i>P. rubens</i>	
<i>P. glauca</i>	<i>P. glauca</i> , <i>P. orientalis</i>	NEFES (w WRIGHT 1955)
<i>P. glauca</i> , <i>P. mariana</i>	<i>P. glauca</i> , <i>P. mariana</i>	MIKKOLA 1969
<i>P. jezoensis</i> , <i>P. omorica</i>	<i>P. sitchensis</i> , <i>P. jezoensis</i>	
	<i>P. engelmannii</i>	WRIGHT 1962
<i>P. pungens</i>	<i>P. rubens</i>	KOBLIHA 1993



Cecha wężowatości (f. *virgata*) u świerka jest zależna od szeregu genów, stąd też istnieje duża zmienność wśród wężowatych form (HOLZER 1968).

### 7.1.9. Hybrydyzacja (krzyżowanie)

W tabeli 7.1 zestawiono dane z literatury dotyczące krzyżowania świerka pospolitego z innymi gatunkami. W części udane, nie sprawdzone, umieszczono krzyżówki, które wydały nasiona i siewki, ale jeszcze nie udowodniono istnienia u nich cech mieszańcowych. Informacja HEIMBURGERA, którą cytuje WRIGHT (1955), dotycząca krzyżówek *P. abies* x *mariana* i *P. abies* x *rubens*, jest wątpliwa. Krzyżówki te są wymienione jako nieudane w zestawieniu RAUTER (1971) pochodzącym z tej samej stacji badawczej, gdzie prowadził swe badania HEIMBURGER.

Najłatwiejsza wydaje się krzyżówka świerka pospolitego z *P. asperata*, szczególnie gdy *P. abies* jest drzewem ojcowskim (ROULUND 1969). Zapewne jeszcze łatwiejsze jest krzyżowanie ze świerkiem syberyjskim, gdyż na styku zasięgu *P. abies* i *P. obovata* jest duża strefa przejściowa z wyraźną introgresją między tymi gatunkami (ČŽAN ŠI-CZJUJ 1969; PRAVDIN 1972). Sztucznym krzyżowaniem tych gatunków zajmowano się jednak rzadko. Także ze świerkiem serbskim (*P. omorica*) krzyżowanie nie jest trudne. Wielokrotnie, na ogół nieskutecznie, próbowano krzyżować *Picea abies* z *P. glauca*. Ten ostatni gatunek jest odporny na ryjkowca wejmutki (*Pissodes strobi* HART.), owada, który czyni duże szkody na plantacjach świerka pospolitego w Ameryce Północnej. HOLST (1955) sugerował możliwość przeniesienia odporności na tego owada z *P. glauca* do *P. abies* za pośrednictwem gatunków *P. koyamai* albo *P. sitchensis*. Zamiaru tego jednak nie zrealizowano. Krzyżowanie *P. sitchensis* z *P. abies* jest też trudne do osiągnięcia.

Krzyżowanie między sobą różnych odmian świerka pospolitego następuje bez ograniczeń (POLANSKY i VAEL 1933).

Krzyżówki wykonane w południowej Finlandii między odległymi populacjami świerka pospolitego (między-proveniencyjne, fińsko-środkowo-europejskie) dają potomstwo heterozyjne, o wzroście znacznie przewyższającym potomstwo z wolnego zapylania tych samych drzew matecznych, jak i lokalnych standardów (NAPOLA 1989). Krzyżówki te mogą mieć jednak ograniczoną przydatność ze względu na ich mniejsze przystosowanie do warunków pogodowych (NAPOLA 1993).

Krzyżówki między sąsiednimi drzewami w drzewostanach wskazują głównie na addytywne dziedziczenie cech. Efekty dominacyjne (nieaddytywne), podobnie jak i mateczne (dziedziczenie cytoplazmatyczne) zanikają po okresie szkółkarskim (SKRØPPA 1993).

### 7.1.10. Samozapłodnienie

Kontrolowane samozapłodnienie świerka pospolitego daje żywotne nasiona tej samej wagi i rozmiarów co przy zapylaniu krzyżowym ale w szyszce jest ich mniej (DIECKERT 1964) i procent pełnych nasion jest dużo niższy, a wzrost siewek (ANDERSON i wsp. 1974; KLAHEHN i WHEELER 1961; DIECKERT 1964) i nawet starszych drzew pochodzenia wsobnego słaby (ERIKSSON i wsp. 1973; LANGLET 1940; SKRØPPA 1993). Stopień samosterylności u drzew w tym samym drzewostanie jest bardzo różny, co oznacza, że obciążenie genetyczne (zawartość letalnych i subletalnych genów) jest bardzo zróżnicowane (SKRØPPA 1993). KOSKI (1970) szacuje na podstawie badań z radioaktywnie znakowanym pyłkiem, że w naturalnych warunkach 7% własnego pyłku pada na kwiaty żeńskie z tym, że na odwietrznej stronie może go być do 24%. Za pomocą genów markerowych ocenia się, że u świerka 3–10% pyłków powstaje przy udziale własnego pyłku (KOSKI 1970; WALLIS 1967). Jednak stopień homozygotyczności w izolowanej populacji z Wysp Alandzkich jest mały (TIGERSTEDT 1974).



Redukcja przyrostu spowodowana krzyżowaniem form spokrewnionych (wsobnością) jest lepiej zauważalna w złych warunkach wzrostowych niż w dobrych (ERIKSSON i LINDGREN 1975; ANDERSSON i wsp. 1974).

### 7.1.11. Prawdopodobieństwa genetyczne na przykładzie świerka

Okazało się, że podobnie jak dla wielu innych drzew, potomstwo z wolnego zapylenia drzew doborowych nie wyróżnia się wiele (ok. 103%) pod względem cech przyrostowych od potomstwa drzew wybranych losowo (NAPOLA 1993).

W doświadczeniach proweniencyjnych ujawniają się zmiany wyników wraz z wiekiem. Traktując ostatnie pomiary jako najbardziej wiarygodne można wykazać niewiarygodność danych młodocianych, szczególnie dla porównań rodowych z bliskiego sąsiedztwa (MIKOLA 1989). KÖNIG (1989) ocenia, że dopiero w wieku 7–10 lat uzyskuje się oceny wysokości i pierśnicy nadające się do wykorzystania w selekcji, gdyż wcześniejsze słabo korelują z pomiarami w wieku lat 21. Natomiast zupełnie niespodziewanie wraz z wiekiem wzrasta korelacja cech wzrostowych z wyjściową wagą nasion (GIERTYCH 1989). Trudno wyjaśnić co to oznacza praktycznie.

W Finlandii porównywano starsze doświadczenie proweniencyjne z młodszym (BEUKER 1994a). W starszym stwierdzono większą zgodność fenologiczną z lokalnym klimatem, co może świadczyć o wzrastającym przystosowaniu osiąganym poprzez trzebieże i naturalne wydzielanie (selekcję). Z drugiej strony przystosowanie nabyte w szkółce może wpływać na porównania proweniencyjne co najmniej do stadium drągowiny, co wykazało 20-letnie doświadczenie niemieckie z 15 proweniencjami wyhodowanymi w 3 szkółkach na różnych wysokościach n.p.m. (MELZER i KARGE 1991).

Porównanie potomstw wybranych drzewostanów nasiennych w Danii wykazało,

że wcześniej wybrane drzewostany dały słabiej rosnące potomstwa, niż te pochodzące z późniejszego wyboru (MADSEN 1989). Oznacza to, że z czasem wzrastała umiejętność selekcji.

U świerka ujawniono niemendlowskie efekty, których nikt się wcześniej nie spodziewał. Nasiona zebrane z drzew rosnących w łagodniejszym klimacie (na plantacjach nasiennych zlokalizowanych na niższych wysokościach n.p.m., lub bardziej na południe od miejsca pochodzenia klonów; w cieplejszych latach, w warunkach szklarniowych itd.) nawet przy kontrolowanym krzyżowaniu wydały potomstwo w jakimś stopniu przystosowane do miejsca powstania nasion, a nie do warunków skąd pochodziły drzewa rodzicielskie. Porównanie 9 par rodów z kontrolowanych krzyżówek tych samych klonów uzyskanych w południowej i w północnej Norwegii wykazało, że u 8 z nich była większa odporność na jesienne przymrozki, gdy powstały na północy niż gdy powstały na południu (SKRØPPA i JOHNSEN 1990). W Finlandii uzyskano 11 par pełnego rodzeństwa na północy i południu kraju a potomstwo poddano w warunkach fitotronu sztucznym przymrozkom. Rody powstałe na północy były odporniejsze (SKRØPPA i wsp. 1994). Podobne wyniki dają porównania krzyżówek wykonanych na różnych wysokościach n.p.m. (SKRØPPA 1994). Może to być wpływ środowiska (również podkładki) na osobnicze przystosowanie na etapie embrionalnym. Podejrzewa się też, że mamy do czynienia z selekcją gametyczną lub embrionalną, czyli obce środowisko ma wpływ na genetyczną jakość powstającego tam potomstwa (JOHNSEN 1988).

Innym efektem niemendlowskim zdemontowanym na świerku jest występowanie cechy morfologicznej dziedziczonej tylko od matki czyli cytoplazmatycznie. U wszystkich potomków jednego drzewa z łuskami szyszek odgiętymi na zewnątrz (*f. deflexa*) stwierdzono występowanie tej cechy (GIERTYCH 1992).

Dysponując genem markerowym, np albinosem, można potwierdzić mendlowskie



prawa dziedziczności na przykładzie świerka. Drzewa posiadające cechę albino jako recesywną w wyniku samozapylenia dadzą siewki normalne zielone, siewki początkowo zielono-żółte, później nabierające kolorów normalnych (*f. aurea*) oraz ginące albinozy zupełnie niezdolne do samodzielnego życia (*f. xantha*), w stosunku 1:2:1 (ANDERSSON i wsp. 1974, WALLIS 1967), podczas gdy po zapyleniu takiego drzewa pyłkiem z drzewa normalnego (backcross) uzyskuje się siewki zielone i żółtawe (*f. aurea*) w stosunku 1:1 (LANGNER 1953). Uzyskane z wolnego zapylenia takiego drzewa 4% albinosów oznacza, że najwyżej 16% nasion pochodzi z samozapylenia (WALLIS 1967). Dzisiaj mendlowanie cech markerowych u świerka obserwuje się przy pomocy badań z zakresu genetyki molekularnej (patrz rozdz. 7.2).

WETTSTEIN-WESTERSHEIM (1961) sugeruje, że o pędzeniu wiosennym decydują dwa czynniki genetyczne. Twierdzi to na podstawie obserwacji, że potomstwo drzewa wcześniej pędzącego ma rozkład siewek bardzo wcześnie i późno pędzących w stosunku 2:2:1, podczas gdy potomstwo drzewa późno pędzącego ma rozkład 1:2:2, a siewki z ogólnego zbioru nasion rozkład 1:2:1.

### 7.1.12. Cytogenetyka i mutageniza

Świerk pospolity wykazuje haploidalną liczbę chromosomów  $n = 12$  (BIAŁOBOK i BARTKOWIAK 1967; KIELLANDER 1950; SANTAMOUR 1960; SAX i SAX 1933; TERASMA 1971), z czego 9 ma centromer metacentryczny (stosunek długości ramion 1,0 – 1,7), a 3 – submetacentryczny (stosunek ramion 1,7 – 3,0) (BIAŁOBOK i BARTKOWIAK 1967; TERASMA 1971). Chromosom III posiada przewężenie wtórne (BIAŁOBOK i BARTKOWIAK 1967). Mieją je również inne chromosomy, przewę-

żenia te nie są jednak zawsze widoczne, niekiedy występują tylko na jednym z homologów (TERASMA 1971). Chromosom I posiada największe wahania długości w zależności od populacji (BIAŁOBOK i BARTKOWIAK 1967; TERASMA 1971). Szczególnie w populacji świerka z Istebnej jest on długi (BIAŁOBOK i BARTKOWIAK 1967). Zmiany w długości chromosomów i inne aberacje uzyskać można przez napromieniowanie promieniami gamma (BEVILACQUA i VIDACOVIC 1963) i przez wysokie temperatury (ERIKSSON i wsp. 1970). Potraktowanie nasion kolchicyną doprowadziło do uzyskania roślin lub tkanki tetraploidalnej (KIELLANDER 1950), morfologicznie różniącej się w wielkości szperek (EIFLER 1955). Siewki anormalnie niskie i o grubych pędach znalezione wśród potomstwa jednego drzewa posiadały tkankę z różną liczbą chromosomów w różnych komórkach (miksploidalną), co również stwierdzono u szeregu karłowatych form świerka (ILLIES 1958). Występowanie po dwa lub więcej zarodków w jednym nasieniu (poliembrionia) zdarza się często u świerka pospolitego. Na 220 nasion dwuzarodkowych wybranych za pomocą promieni X jedno posiadało zarodek diploidalny (normalny) i zarodek mozaikowo aneuploidalny o liczbie chromosomów 12–24 (ŠIMAK i wsp. 1968). ILLIES (1959) uważa, że nie ma związku między poliembrinią, a anormalną liczbą chromosomów. Zdarzające się niekiedy triploidy i miksploidy są słabsze od diploidów i w naturalnych warunkach giną (KIELLANDER 1950).

Dotychczas badania mutagenetyczne i cytogenetyczne nie doprowadziły do jakichkolwiek osiągnięć rokujących pożytek dla hodowli świerka. Formy anormalne mogą ewentualnie dać nowe odmiany ozdobne świerka, ale prawidłowy wzrost drzew wydaje się być osiągalny tylko poprzez osobniki o normalnym, diploidalnym kariotypie.