

MACIEJ GIERTYCH

GENETYKA

WYBÓR FENOTYPOWY

OSOBNICZY

Normalny program genetycznej hodowli drzew leśnych zwykle rozpoczyna się wyborem drzew doborowych i zakładaniem plantacji nasiennych ze szczepów. Gdy genetyka leśna przeżywała swą młodość, w latach pięćdziesiątych i sześćdziesiątych, w większości krajów podjęto tego typu prace również w odniesieniu do buka.

Na tej drodze nie osiągnięto jednak wiele. W większości krajów, gdzie buk jest ważnym gatunkiem leśnym, dokonano wyboru doborowych egzemplarzy, m.in. w Wielkiej Brytanii (Matthews 1951, 1954), RFN (Krahl-Urban 1955, 1972b), Rumunii (Enescu 1975), Bułgarii (Christov 1978) i w Polsce (Białobok i in. 1964, 1966). Na ogół podjęto też szczepienie drzew doborowych (Matthews 1951, 1954, 1959, Christov 1978, Lafférs 1960, Schaffalitzky de Muckadell 1952, 1955, Białobok i in. 1964, 1966), a szczepy wysadzono w archiwach klonów. Natomiast o plantacjach nasiennych buka na ogół się nie słyszy. We Francji w ogóle ich nie zakładano (Teissier du Cros 1980). W Anglii założono w 1953 r. jedną na małą skalę doświadczalną (Matthews 1954). W tamtejszych warunkach szczepy buka obradzają prawie co drugi rok, ale dopiero w 3—8 lat po szczepieniu, w zależności od klonu (Matthews 1959). Obserwowano też jednak powrót szczepów do stanu wegetatywnego (Schaffalitzky de Muckadell 1955). Vidaković (1962) proponował, by lokalizować je na

południu w celu intensyfikacji kwitnienia. Syrach Larsen (1956) oceniał, że plantacje nasienne buka i dębu będą mniej przydatne ze względu na mały ich potencjał produkcyjny oraz przewidywany długi okres czekania na plon.

Krahl-Urban (1972b) pisze o plantacjach ze szczepów założonych w trzech miejscowościach w RFN w latach 1949—1965, ale z myślą nie o obradzaniu nasion, tylko o ocenie drzew doborowych poprzez wygląd szczepów. Uważa on, że szczególnie buk nadaje się do tego typu oceny, gdyż szczepy (9-letnie) wiernie oddają cechy jakościowe drzew matecznych. Ten kierunek prac został zaniechany na świecie ze względu na zjawisko topofizy (utrzymywania się fizjologicznie zróżnicowanych cech gałęzi, z których wzięto zraz). W RFN zrezygnowano zupełnie z bukowych plantacji nasiennych, bo kwitnienie drzew następuje późno, plon nasion jest mały, a trzeba by wielkiej liczby plantacji, by zapewnić produkcję wielu ras najodpowiedniejszych dla różnych regionów (Teissier du Cros 1980).

DRZEWOSTANY NASIENNE

Większe znaczenie ma wybór drzewostanów nasiennych (Krahl-Urban 1955, Gøhrn 1972, Enescu 1975, Teissier du Cros 1980, Kocięcki 1981), ponieważ zawsze przy urodzaju bukwi można dokonywać w nich zbioru orzeszków z ziemi, otrzymując tym samym populację wiernie reprezentującą wybrany drzewostan. Drzewostan ten można mocno przereździć, usuwając wadliwe drzewa, a utrzymując obfitość nasion dzięki luźniejszym koronom. Ponieważ normalny zbiór nasion dokonuje się z ziemi, wybór w tym celu najlepszych drzewostanów jest czymś oczywistym i wszędzie praktykowanym niezależnie od tego czy dany drzewostan jest formalnie uznany za drzewostan nasienne, czy też nie.

Niekiedy stałe korzystanie z określonego źródła nasion doprowadziło do ustalenia się określonej opinii o nim i stąd też są w użyciu ich nazwy, np. „Wetterau”, „Hessische Rhön” czy „Hessischer Spessart”, określające pewne, rosnące już w wielu miejscach populacje (Rau 1980).

WYBÓR RAS

Odnosnie do buka jest sporo literatury, głównie niemieckiej i to właściwie jednego autora, prof. J. Krahl-Urbana (1952, 1953a, 1954a, 1954b, 1957, 1958a, 1972a) dotyczącej zróżnicowania „rasowego” na podstawie różnic fenotypowych. Jest to w zasadzie literatura dotycząca zmienności morfologicznej gatunku, a terminologia genetyczna stosowana przez Krahl-Urbana wynika ze swoistego pojęcia terminu „rasa”. Jak słusznie ocenia Schmidt (1955), Krahl-Urban za małą uwagę przyznaje czynnikom środowiskowym w kształtowaniu cech, które używa do wyróżnienia swoich „ras”. Broniąc się przed tym zarzutem Krahl-Urban (1957) odwołuje się również do doświadczeń proveniencyjnych i w tym przypadku oczywiście mówi już o zmienności genetycznej. Ma on w tym zakresie ogromne zasługi, założył bowiem wiele doświadczeń proveniencyjnych z bukiem, na ogół jednak nie zdążył sam opracować ich wyników. Natomiast zmienność fenotypowa może, ale nie musi mieć podłoża genetycznego.

Różnice między wschodnim bukiem (Karawanki) a zachodnim (Schwarzwald, północne Alpy) Krahl-Urban (1954b) przypisuje pochodzeniu z odrębnych refugium w czasie ostatniego zlodowacenia. Jeżeli przypuszczenie to jest prawdziwe, obserwowane różnice miałyby podłoże genetyczne, ale brak dowodów na to.

Teissier du Cros (1981) podaje, że górskie buki mają mniej rozwidleń pnia niż nizinne, choć rumuńskie górskie populacje też są często rozwidlone. Przypisuje to późnym przymrozkom, gdyż na ogół górskie buki sprowadzone niżej tracą tę formę. Krahl-Urban (1954b, 1958b) szczególnie dużo miejsca poświęca zróżnicowaniu form buka w górach w korelacji z wysokością nad poziom morza. Uznaje on, że mokry śnieg i słoneczna oparzelina są tu czynnikami selekcyjnymi, co zapewne jest prawdziwe, ale równie dobrze śnieg i słońce mogą powodować zmiany osobnicze.

Rozważanie więc tych spraw bez doświadczeń proveniencyjnych jest bezpodmiotowe, nie prowadzi też do żadnych praktycznych wniosków.

WYBÓR GENOTYPOWY

ZMIENNOŚĆ PROWENIENCYJNA

By udowodnić różnice genetyczne między populacjami trzeba założyć powierzchnie porównawcze, gdzie będą one rosły w wyrównanych warunkach. Są to doświadczenia proveniencyjne, których dla buka założono niewiele i na ogół stosunkowo niedawno. Międzynarodowego doświadczenia z bukiem jeszcze nie było.

Mamy więc w tym zakresie jedynie dane fragmentaryczne i to raczej oparte na materiale młodocianym. Obecne opracowanie jest pierwszą próbą podsumowania tych wyników nie licząc krótkiego przeglądu Paule i in. (1984).

Zmiany z wiekiem

Różnice genetyczne mogą z wiekiem ulegać zmianom, czyli że jest możliwa interakcja genotypu z wiekiem. Przykład tego podaje Hoffmann (1962). W 35-letnim doświadczeniu w Tharandtzie (NRD), założonym przez Müncha (1949), w pierwszych latach zdecydowanie najwyższe były siewki proveniencji Spessart. Z czasem jednak jej przewaga maleje, natomiast rośnie wartość początkowo najsłabszej proveniencji Sihlwald (pod Zurychem), tak że w wieku 35 lat mają one zbliżone wysokości. Wynik ten niech służy jako ostrzeżenie przed wczesnym wyciąganiem wniosków, ale nie należy tego niebezpieczeństwa przeceniać. W doświadczeniu tym zmiany zachodzące w ocenie wysokości były widoczne bardzo wcześnie. Natomiast w innych doświadczeniach, np. w Belgii (Galoux 1966) na 11-letnich drzewach uzyskano bardzo silną korelację wyników między wysokością 5-letnich a 11-letnich buków ($r = 0,92$). Dla innych cech stabilność w czasie jest jeszcze lepsza.

Interakcja genotypu ze środowiskiem

Różnice genetyczne mogą być jednakowo widoczne w różnych warunkach, ale mogą też być zależne od czynników środowiska, czyli może występować tzw. interakcja genotypu ze środowiskiem.

W przypadku buka ta interakcja wydaje się ważna i występować często.

Najważniejsza jest tu informacja z Alzacji i Lotaryngii, że występują rasy glebowe buka. Analiza wzrostu 3 proveniencji z gleby kwaśnej (pH 4,0—5,0) oraz 3 z gleby wapiennej (pH 5,0—8,4), badanych w wyrównanych warunkach gleby kwaśnej (pH 4,9) z wapnowaniem (do pH 7,5—8,0) lub bez, wykazała po roku, że przeżycie, wysokości siewek oraz powierzchnia i waga liści były najwyższe dla populacji z gleb wapiennych po wapnowaniu, a dla populacji z gleb kwaśnych bez wapnowania. Analiza mineralna liści wykazała normalne proporcje makroelementów dla populacji z gleb wapiennych w obu warunkach, natomiast populacje z gleb kwaśnych rosnące na wapnowanej glebie miały w liściach nadmiar Ca, a niedobór Mn i P (Lepoutre, Teissier du Cros 1979, Teissier du Cros 1980, 1981).

Podobną analizę wykonano po 3 latach (Teissier du Cros, Lepoutre 1983), która potwierdziła istnienie silnej interakcji proveniencji z glebą, szczególnie dla wysokości siewek, średnicy pnia, długości liści, ale już nie dla wagi liści. Dwie proveniencje z gleby wapiennej wykorzystały wapnowanie, a w przypadku jednej, z gleby kwaśnej wapnowanie zaszkodziło. Dla pozostałych trzech proveniencji rodzaj podłoża był już nieistotny. Poziom Ca i Mg w liściach skorelowany był z glebą pochodzenia populacji drzew, ale inne pierwiastki już nie wykazały tej zależności. Zmiany te wskazują, że odbywa się stopniowa adaptacja do wapnowanego środowiska. W przypadku pewnych populacji proces ten zachodzi łatwiej niż u innych. Może więc z czasem, w wyniku naturalnej selekcji, w ogóle interakcja ta zaniknie, ale niewątpliwie odgrywa ona rolę na etapie siewek.

Do podobnych wniosków prowadzą badania Krahl-Urbana (1962b). Na powierzchni w Idstein (Hesja) posadził on w 1953 r. 13 populacji buka z 6 nadleśnictw, stosując wapnowanie na połowie areału. Dało ono poprawę wzrostu 6-letnich siewek od 7—76% w zależności od populacji, z tym że różnice między populacjami z tego samego nadleśnictwa były bardzo duże, np. od 25—72% dla nadl. Überlingen czy od 11—48% dla nadl.

Lichtenstein (Jura Szwabska). To również może wskazywać na istnienie ras glebowych w obrębie gatunku.

Interakcje gleby z proveniencją obserwuje się też w cechach anatomicznych drewna (Polge i in. 1972).

Przy odnowieniach nie można więc przenosić buków w siedliska o innym odczynie gleby.

Sposób sadzenia także może wywołać interakcje genotypu ze środowiskiem. Burger (1948) miał powierzchnie doświadczalne w Lengnau (Szwajcaria) z 4 proveniencjami, stosując sadzenie w jamkę i w szparę. Po 10 latach oceniono śmiertelność drzew (Hoffmann 1962). W obu wariantach najwyższą była dla proveniencji Sihlwald, ale już proveniencja Balsthal, mająca po posadzeniu w jamkę niewiele niższą śmiertelność niż prow. Sihlwald, miała najmniej wypadów po posadzeniu w szparę. Pozostałe dwie proveniencje nie różniły się w śmiertelności sadzonek, gdy były sadzone w szparę, sadzone jednak w jamkę populacje z Schwaffhausen miały dużo wyższą śmiertelność od populacji Sachseln.

Wpływ sposobu sadzenia na wysokość 26-letnich drzew (Burger 1948) był zróżnicowany. Co prawda sadzenie w szparę zawsze powodowało wyższą wysokość drzew, średnio o 8%, ale dla najlepiej rosnącej proveniencji z Sihlwald różnica wynosiła tylko 1%, a dla najsłabszej proveniencji Balsthal aż 23%. Z pierśnicą było odwrotnie. Drzewa sadzone w jamkę zawsze były grubsze, od 4% dla najcieńszych drzew prow. Balsthal do 25% u prow. Sachseln. Uszeregowanie proveniencji według wysokości i pierśnicy było w rezultacie różne w zależności od sposobu sadzenia. Warto podkreślić, że na tym samym materiale nie obserwuje się podobnej interakcji dla cech formy pnia i pędzenia wiosennego.

W innym 25-letnim doświadczeniu koło Zurychu porównano dwie proveniencje sadzone w szparę i w jamkę (Burger 1948). Proveniencja Käferberg dała wyższe buki niż Sihlwald gdy posadzone były w jamkę, a po posadzeniu w szparę wynik był odwrotny. Podobnie jest z śmiertelnością, formą pnia i wysokością do pierwszej gałęzi. Natomiast nie ma interakcji dla pierśnicy. Jak widzimy więc metoda sadzenia może znacznie wpłynąć na wynik porównań proveniencyjnych.

Podobnie rzecz się ma z więźbą sadzenia. Przy gęstym sadzeniu dolne gałęzie szybko obumierają i drzewa są proste. Dopiero luźna więźba pozwala na obserwacje różnicy w naturalnej zdolności do oczyszczania pni z dolnych gałęzi (Teissier du Cros 1980). Doświadczenie testujące to zjawisko założył Krahl-Urbán w 1963 r. dla 5 proveniencji i 2 do 4 poziomów zagęszczenia. Analiza wyników (Muhle, Kappich 1979) wykazała, że dla wielu cech różnice proveniencyjne są znikome podczas gdy więźba ma znaczenie bardzo duże. Na przykład przy dużej więźbie (1,3 m × 1,3 m) największe pierśnice miały buki proveniencji Kirchheimelanden (Palatynat), które zarazem były najcieńsze przy więźbie 1,3 × 0,8. Ta sama proveniencja miała jedne z najgrubszych gałęzi przy dużej więźbie, a jedne z najcieńszych przy małej. Jest to proveniencja intensywnie rosnąca w luźnej więźbie, ale o złej formie pnia, natomiast o prostym i oczyszczonym pniu, ale słabym przyroście w zagęszczeniu. Odwrotne właściwości ma proveniencja Kupferhütte (Dolna Saksonia), słabo rosnąca gdy posadzona rzadko (1,3 × 1,3), ale o relatywnie dobrej formie, natomiast dobrze rosnąca w zagęszczeniu (1,3 × 0,8), choć ma złą formę (grube gałęzie). Rzecz ciekawa, że ta właśnie proveniencja w podobnym zagęszczeniu, ale w więźbie kwadratowej (1,0 × 1,0) przyrasta słabo, a gałęzie ma cienkie.

W nielicznych doświadczeniach, gdzie ten sam materiał nasieny wykorzystano do założenia dwóch lub więcej powierzchni, zawsze obserwuje się różne wyniki na różnych powierzchniach. Uszeregowanie proveniencji zarówno pod względem cech wzrostowych jak i w ocenie formy pnia bardzo zależy od miejsca wysadzenia (Wood, Pinchin 1951, Gøhrn 1972, Peik 1976, Kleinschmit 1977, Teissier du Cros 1980).

Jak widzimy, porównawcze wyniki doświadczeń proveniencyjnych bardzo zależą od siedliska i sposobu wysadzenia.

Zróznicowanie cech wzrostowych

Jak zawsze największe zainteresowanie budzą różnice proveniencyjne pod względem przyrostowym. Mając na uwadze inter-

akcje omówione powyżej, wyniki traktować należy z rezerwą i pamiętać trzeba, że mają one jedynie lokalne znaczenie.

Zasięg buka (ryc. 1) choć w zasadzie ciągły, ma dosyć poszarpane granice, stąd też spodziewać się należy większego zróżnicowania między populacjami na skraju zasięgu, niż w jego partiach centralnych. Zaczynając więc od południa przypatrzmy się zmienności na obrzeżach nim dojdziemy do centralnej części zasięgu.

Jugosławia

Jedno 10-letnie doświadczenie założone w Słowenii w 1952 r. na 310 m n.p.m., obejmujące 29 pobliskich proveniencji wykazało (Brinar 1963), że lepiej rosną buki z wyższych stanowisk (do 1360 m) niż lokalne.

Bułgaria

Botew (1973) badał zróżnicowanie różnych cech jednorocznych siewek czterech bułgarskich proveniencji buka pochodzących z różnych wysokości nad poziomem morza, od 650 m do 1100 m. Zebrane nasiona wysiewał w Lešačoicy (Lepiansk) na 850 m n.p.m. Najwyższe i najgrubsze pędy miały siewki populacji z Boatin (810 m), potem z Petrohan (960 m), dalej Lopssen (1100 m), a najmniejsze z Ajtos (650 m). Podobnie kształtuje się długość korzeni, choć buki z Petrohan mają je dłuższe od boatyńskich.

Podobne doświadczenie Botew (1983) wykonał 10 lat później, porównując rozmiary dwuletnich buków 3 proveniencji. Najwyższe były z Boatin (810 m), potem z Petrohan (960 m), najmniejsze z Etropole (1100 m n.p.m.), a więc wynik był podobny, choć zróżnicowania grubości pędów nie było. W długości korzeni kolejność była: Petrohan, Etropole i Boatin. Tak więc dla proveniencji Petrohan i Boatin uzyskano powtarzalność wyników z dwóch różnych lat nasiennych.

ZSRR

W Mołdawskiej Republice Związkowej Tyškiewič (1977b) dokonał porównania wysokości i grubości pędów oraz wydajności fotosyntetycznej u dwuletnich buków z 5 dosyć odległych prove-



Ryc. 1. Rozmieszczenie geograficzne buka (*Fagus sylvatica* L.) (wg Bora-tyńskiego 1989)

niencki. Uszeregowanie dla tych trzech cech było prawie identyczne. Najwyższe były buki z Mołdawii (lokalne), potem z Podola, dalej z Czernichowszczyzny, Stanisławowskiego, a najmniejsze z Rusi Podkarpackiej.

ČSSR

Na Słowacji koło Zvolen'a Balkovič (1973) porównał 3 czternastoletnie populacje buka pod względem wielu cech. Populacje ze Zvolen'a i z Pezinok rosły lepiej niż z Trenczyna.

Na innej 5-letniej powierzchni koło Zvolen'a z 20 prowenien-

cjami Balkovič (1978) stwierdził kolejno najlepsze przyrosty wysokości w 1974 r. na drzewkach z zachodniej Słowacji, potem ze wschodniej Słowacji, dalej z centralnej, a najslabiej przyrastała jedna populacja z Rumunii. W przyroście średnicy pnia buki z zachodniej i wschodniej Słowacji górowały nad populacjami z centralnej Słowacji i z Rumunii. Populacje bliskie pochodzeniem są trudne do rozróżnienia na podstawie wzrostu. Następną 12-letnią oceną tego doświadczenia (Paule 1982) wykazała, że najwyższa wysokość drzew osiągnięta jest przez buki lokalne (Zvolen) oraz z północno-wschodniej Słowacji (Lozorno, Ulič, Remetské, Hámre, Horna Mariková). Średnica pnia daje podobne zróżnicowanie. Praca niestety nie podaje wyników dla proveniencji z Rumunii.

Polska

W Polsce jest tylko jedna praca na ten temat (Rzeźnik 1976), dotycząca sześciu ośmioletnich powierzchni doświadczalnych obejmujących 7 polskich proveniencji buka. Najwyższe i najgrubsze były buki z Klimontowa (Lubelskie), a najslabiej rosły z Karpat (Rytró, Brzegi Dolne). Siewki populacji Wierchowó z Pomorza zaczęły rosnać bardzo słabo, ale mają dużą dynamikę przyrostu wysokości i grubości, mogą więc dorównać najlepszym. Pozostałe populacje z Łagowa, Kątów i Rozdołów zajmowały pozycje pośrednie. Autor wyróżnia dwa ekotypy, nizinny i górski i ocenia, że ten ostatni ma gorszą udatność.

NRD

W Tharandt'cie (pod Dreznem) założono doświadczenie w 1925 r. obejmujące 7 proveniencji (Münch 1949). Po 18 latach najwyższe drzewa pochodziły ze Spessart (Hesja), potem z Palatynatu i Nassau (Hesja), dalej z Czech (pogranicze Śląska), Sihlwald (pod Zurychem) i Saksonii, a na końcu znalazły się z Jury Szwabskiej. W 1959 r. po 35 latach dokonano tam nowego pomiaru (Hoffmann 1961). Kolejność populacji we wzoście utrzymuje się, jedynie Szwajcarska z Sihlwald poprawiła nieco relatywną wysokość, a z Palatynatu trochę zmniejszyła tempo wzrostu.

Dania

Już w 1915 r. *H a u c h* dokonał porównania siewek 3 duńskich proveniencji buka (*K a l e l a* 1937/1938) w Bregentved (pod Kopenhagą). Lokalne były niskie, grube, z wyspy Lageland wyższe, a „południowe” (?) najwyższe i cienkie.

G ø h r n (1972) dokonał przeglądu wyników z wielu duńskich powierzchni porównawczych założonych w latach 1910—1961. Na ogół buki z nadbrzeżnych części Danii, o łagodniejszym klimacie rosły lepiej niż te z mniej żyznych, środkowych części kraju o surowszym klimacie. Różne obce rasy rosły na ogół lepiej. Tylko duńska populacja z Stenderup charakteryzuje się wyraźnie lepszym wzrostem. Z obcych populacje południowoszwedzkie, holenderskie, belgijskie, z Schleswiku-Holsztyna, z Dolnej Saksonii i Hesji oraz karpackie są podobne do najlepszych duńskich. Populacje z Rugii oraz francuska rosły bardzo słabo, gorzej od dobrych duńskich, natomiast populacje z Harcu rosną dużo lepiej. Trzy proveniencje z południowych Niemiec choć młode, wyglądają bardzo obiecująco. Szwajcarskie populacje Sihlwald i Adlisberg rosną dużo lepiej od najlepszych duńskich, a z Winterthur nieco gorzej. Dane te potwierdzają wcześniejszą ocenę opartą na materiale jedenasto- i trzynastoletnim na 3 powierzchniach doświadczalnych (*T u l s t r u p* 1950).

Wielka Brytania

Jak podaje *W o o d* i *P i n c h i n* (1951) przed 1942 r. założono bukowy pas ochronny w Tintern Forest (hrabstwo Monmouth) wykorzystując 3 proveniencje, z których po 10 latach najwyższe były drzewa z Aberdeen, potem z New Forest, a najniższe z Dean.

W 1949 r. wysiano w Alice Holt (Surrey) nasiona buka z 20 brytyjskich pochodzeń, a po roku w szkółce sklasyfikowano siewki według wzrostu na 3 kategorie (*M a t t h e w s* 1951). Trudno się w tych wynikach dopatrzeć jakiegokolwiek zależności od geograficznego rozmieszczenia.

W 1942 r. założono w Savernake (Wilts.) i w Dean (Glos.) powierzchnie obejmujące 4 wspólne proveniencje buka (*W o o d*, *P i n c h i n* 1951). Po 8 latach w Savernake holenderska populacja

była wyższa od populacji z Dean, a w Dean było odwrotnie, natomiast populacje karpackie były znacznie niższe na obu powierzchniach. W Dean testowano jeszcze szereg innych populacji lokalnych (z Forest of Dean). Wśród nich zmienność sięga od najslabiej rosnących do najwyższych.

Belgia

W Groenendaal zakładano w latach 1953, 1956 i 1964 doświadczenia rodowe mające ocenić zmienność wewnątrz sześciu populacji buka. Doświadczenia te wykazały istotność różnic rodowych, a jej brak dla różnic proveniencyjnych (Galoux 1966). Uszeregowanie proveniencji według wysokości siewek od najwyższych do najmniejszych było następujące: Brabancja, Vallées Superieures, Gaume, Holsztyn RFN, Średnie Ardeny i Wysokie Ardeny.

Francja

Z Francji jest jedno doniesienie (Teissier du Cros 1980), z którego wynika, że w wieku 3 lat siewki pochodzące ze słynnej buczyny Lyons-la-Forêt (Eure) mają przeszło 60 cm wysokości, podczas gdy w tych samych warunkach z Auberive (Haute-Marne) miały mniej niż 40 cm.

W 1976 r. założono w Champenoux doświadczenie obejmujące nasiona 52 pochodzeń. Opierając się na danych ze szkółki zaleca się stosowanie jedynie francuskich populacji. Rozważa się możliwość stosowania populacji rumuńskich, a w szczególności proveniencji Fintinele z Mołdawii, ale zalecenia czekać muszą na starsze wyniki (Teissier du Cros 1977).

RFN

W swej pierwszej pracy o wynikach z wielu powierzchni proveniencyjnych, które założył Krahl-Urban (1958a), podaje on jedynie informacje, że zróżnicowanie wysokości w wieku do 7 lat jest niewielkie. Dopiero dla doświadczenia z wapnowaniem (Krahl-Urban 1962b) podaje on konkretne wyniki wzrostowe dla sześcioletnich buków. Najwyższe były buki z Jury Szwab-

skiej i okolic Würzburga, średnie z okolic Jeziora Bodeńskiego, a najniższe ze Schwarzwaldu na niewapnowanej glebie oraz z Holstynu, gdy były wapnowane.

Analizując dwa doświadczenia założone przez K r a h l - U r b a n a w 1961 r. w Hesji i Dolnej Saksonii P e i k (1976) stwierdził, że jedynie w Medingen (Dolna Saksonia) były znaczniejsze różnice między proveniencjami w zakresie wysokości 11-letnich drzew. Wahala się ona od 1,84 m dla proveniencji Lemgo (Północna Westfalia) poprzez 2,34 m dla Metzingen (Badenia-Wirtembergia), 2,36 m dla Merzalben (Palatynat Reński), 2,65 m dla Baint (Badenia-Wirtembergia), 2,77 m dla Ettlingen (Badenia-Wirtembergia), 3,12 m dla Uslav (Dolna Saksonia), 3,21 dla Marquartstein O. (Bawaria), po 3,41 m dla Eisenkappel (Karyntia). Wydaje się więc, że jest tu coś jakby zmienność klinalna, ze wzrostem produktywności populacji w kierunku południowo-wschodnim. Jest to jedyna tego rodzaju obserwacja.

W innym doświadczeniu K r a h l - U r b a n a założonym w roku 1963 w Bramwald (Dolna Saksonia) obejmującym proveniencje z południowo-zachodnich Niemiec nie stwierdzono większych różnic proveniencyjnych (M u h l e , K a p p i c h 1979).

W Dolnej Saksonii K l e i n s c h m i t (1977) stwierdził, że bułgarska proveniencja Gabrovo dała dobry wzrost drzew w porównaniu z wolno rosnącymi bukami z proveniencji Weverberglandes.

W roku 1967 dokonano pomiarów (K l e i n s c h m i t 1977) na wielu powierzchniach doświadczalnych założonych przez K r a h l - U r b a n a w latach 1951, 1954 i 1959. Najstarsza seria obejmuje 6 powierzchni i 29 proveniencji. Seria z 1954 r. obejmuje 8 powierzchni i 55 proveniencji, a seria z 1959 r. liczy 4 powierzchnie i 45 proveniencji. Generalny wynik tej zbiorczej analizy opartej na pomiarach z 1967 r. sprowadza się do stwierdzenia, że zróżnicowanie wzrostowe bardzo zależne jest od miejsca wysadzenia. Tak więc powszechnym zjawiskiem jest tu interakcja genotypu ze środowiskiem (K l e i n s c h m i t 1977, T e i s s i e r d u C r o s 1980).

Sumując informacje o tych samych proveniencjach z wielu

Tabela 1

Zestawienie najwyższych i najniższych populacji buka uzyskanych w trzech seriach doświadczalnych Krahl-Urbana na podstawie pomiaru w 1967 r. na wielu powierzchniach. Dane z pracy Kleinschmita (1977)

Rok założenia	1951	1954	1959
Liczba pow. dośw.	6	8	4
Liczba prow.	29	55	45
Populacje o drzewach najwyższych średnio poprzez szereg powierzchni	Metzingen Lichtenstein Altdorfer Wald Waldbrunn	Grünberg Biedenkopf Saarburg Rhorbrunn	Schwarzenfels (Taunus) Eisenkappel (Karawanki) Metzingen, Potsdam (NRD) Lichtenstein Merzalben (Palatynat Westf.) Zurych (Szwajc.) Lauenau. Selters.
Populacje o drzewach najniższych średnio poprzez szereg powierzchni	Schwarzwald południowy Schönbuch	Szwecja Holandia Belgia	Belgia Corvey Kattenforst Rennerod Nattenberg Rendsburg Bovenden

powierzchni można uzyskać pewne uszeregowanie populacji. Tabela 1 przedstawia zestaw najlepiej i najslabiej rosnących dla omawianych trzech serii. Dominującą cechą jest tu brak jakichkolwiek prawidłowości. Reasumując, Kleinschmit (1977) w swoich zaleceniach dla Dolnej Saksonii odradza stosowanie jakichkolwiek zagranicznych populacji, jak i tych z Szlezewiku, Holsztynu i północnej Dolnej Saksonii, natomiast poleca sprowadzanie buka z Hesji i części Badenii-Wirtembergii.

Szwajcaria

Dwa stare doświadczenia założone w okolicach Zurychu na początku wieku opisane były w 1933 r. przez Burgera (Cyt. według Kalela 1937/1938). Na powierzchni w Adlisberg były 3 proveniencje. Po 23 latach najwyższe były drzewa z pobliskiego Dengenried, a najniższe z Danii. Lokalne z Sihlwald były w wieku 6 lat pośrednie (potem brak danych). Na powierzchni w Egli-sau były 4 proveniencje. Po 14 latach najwyższe były buki z Sihlwald, potem z Nalsthal (pod Solurą), dalej z Winterthur, a najgorsze duńskie.

Doświadczenia te, jak i szereg innych obejmujących tylko szwajcarskie proveniencje, należą do najlepiej udokumentowanych w literaturze nad zmiennością proveniencyjną buka (Burger 1948). Obejmują one powierzchnie w Megglingen z 1909 i 1910 r. położone na 1050 m n.p.m., opracowane w wieku lat 42 i obejmujące 11 proveniencji. Roczne siewki miały średnią wysokość 9,3 cm dla pochodzeń z 1100—1300 m n.p.m., 11,6 cm dla pochodzeń z 700—1100 m n.p.m. i 12,2 cm dla pochodzeń z 400—700 m n.p.m. Po 42 latach różnice te znikły. Najwyższe były z najwyższych stanowisk, a najgrubsze pochodzące z południowych stoków.

W młodszym, 26-letnim doświadczeniu szwajcarskim występuje 14 proveniencji buka na trzech powierzchniach. Nie jest to doświadczenie kompletne (tab. 2), jest jednak szereg populacji testowanych na dwóch lub nawet trzech powierzchniach. Wyróżnia się tu populacja z Sihlwald (pod Zurychem) posiadająca na trzech powierzchniach średnią wysokość i pierśnicę drzew wśród najwyższych. Generalnie zarysowuje się tendencja do intensywniejszego wzrostu populacji z niższych wys. n.p.m., nie można tu jednak mówić o wyraźnej korelacji. Autor (Burger 1948) stwierdza również brak wpływu ekspozycji miejsca pochodzenia na przyrost drzew w populacji.

Reasumując te wyniki Burger (1948) ocenia, że subalpejskie proveniencje Sihlwald i Käferberg rosną lepiej niż pochodzące z podobnych wysokości n.p.m. w Jurze. W ostrych warunkach klimatycznych, np. na 1050 m n.p.m. w Megglingen, lepsze są po-

Tabela 2

Wysokość i pierśnica 26-letnich buków różnych szwajcarskich proveniencji wyrażona jako procent średniej na trzech powierzchniach doświadczalnych (wg Burgera 1948)

Proveniencja	Wys. n.p.m.	Powierzchnie doświadczalne		
		Lengnau 590 m	Oberwenin- gen 660 m	Roggen 910 m
		Wys. Ø	Wys. Ø	Wys. Ø
Käferberg (Zür.)	500 m		118 105	116 112
Sihlwald (Zür.)	550 m	106 104	120 112	110 105
Aedermansdorf (Sol.)	550 m		91 97	
Oberbopp	550 m			89 102
Balsthal (Sol.)	600 m	101 94		102 95
Schaffhausen (Scha.)	600 m	104 108		
Lodano	700 m			86 91
Sachseln (Luc.)	800 m	93 86		120 119
Bözingen (Bern)	900 m		90 99	
Attiswyl (Bern)	1000 m		83 86	
Gänsbrunnen (Sol.)	1100 m			89 103
Matzendorf (Sol.)	1150 m		98 101	
Genttal	1500 m	97 108		104 92
Rusco	1500 m			83 81
Średnia wysokość w m		8,0	8,2	6,3
Średnia pierśnica w cm		2,8	6,4	6,3

pulacje z wyższych stanowisk, bo mniej cierpią od późnych przymrozków. Na ogół celowe jest wykorzystanie materiału siewnego z lokalnych lub z nieco wyższych stanowisk.

*

Powyższe zestawienie danych o zróżnicowaniu wzrostowym proveniencji buka jest kompletne. Sumując te wyniki trudno jest dopatrzeć się jakichkolwiek prawidłowości. Jedynie buk duński wydaje się wyraźnie słabiej rosnący od kontynentalnego. Nieliczne dane o buku z południowo-wschodniego krańca zasięgu

(Karpaty, Karyntia) sugerują, że mogą one mieć szersze znaczenie dla leśnictwa. Na ogół jednak najlepiej rosną populacje lokalne. Dominuje zjawisko interakcji genotypu ze środowiskiem, stąd też wszelkie przenoszenie nasion w odmienne warunki siedliskowe pociąga za sobą ryzyko obniżenia efektów wzrostowych.

Zróżnicowanie cech fenologicznych

Pędzenie wiosenne

Najwięcej informacji dotyczy cechy pędzenia wiosennego. Wiek drzew nie odgrywa tu żadnej roli. Szereg autorów stwierdza, że jest to cecha pod silną kontrolą genetyczną (Galoux 1966, Hejtmánek 1958, Teissier du Cros 1980), co na ogół stwierdza się u wielu gatunków. Jedynie Gøhrn (1972), opierając się na doświadczeniach duńskich uważa, że kolejność pędzenia może być zależna od siedliska (interakcja genotypu ze środowiskiem). Hejtmánek (1956) wiąże to z zespołem roślinnym. Według niego buki w *Fagetum luzuletosum* pędzą wcześniej niż w *Fagetum herbosum*.

Według Brinara (1963) pędzenie wiosenne związane jest z wysokością n.p.m. miejsca pochodzenia populacji. W Słowenii buki pochodzące z wyższych stanowisk pędzą mniej więcej dzień później na każde 122 m wys. n.p.m. Natomiast w Bułgarii (Botev 1973) uzyskano wynik odwrotny. Buki z najniższych stanowisk pędziły najpóźniej.

Badania szwajcarskie (Burger 1948), najbogatsze w tej dziedzinie, wykazały, że na wysokości 1050 m n.p.m. 42-letnie drzewa z niskich stanowisk pędzą wyraźnie wcześniej niż z wyższych, ale na 3 innych powierzchniach, na 910, 690 i 660 m n.p.m. najszybciej pędzą populacje pochodzące z wysokości około 600—900 m n.p.m., a z wyższych i niższych stanowisk później. Burger (1948) sugeruje, że przeważa tendencja do wcześniejszego pędzenia u populacji z niższych stanowisk i z południowych stoków, ale że są wyjątki, gdzie buki z wysokich stanowisk pędzą wcześniej. Wyjątki te tłumaczy on częstotliwością wiatru halnego na tych wyższych stanowiskach.

Jest też szereg informacji szczegółowych z innych krajów na ten temat. Na Słowacji z trzech populacji pierwsza pędziła pochodząca z Pezinok (pod Bratysławą), potem z Trenčína (Centralna Słowacja), a najpóźniej pędziła populacja ze Zvolenia (Balkovič 1973).

W Danii obserwuje się, że najwcześniej pędzą buki słowackie, potem z okolic Zurychu, dalej ze Stebnitz (RFN), a na końcu belgijskie (Tulstrup 1950). Na innej powierzchni karpackie buki pędziły pierwsze, potem duńskie, a na końcu z Belgii i Holandii (Morville 1960). Przeglądowa praca Gøhrna (1972) podaje, że francuskie, holenderskie i belgijskie buki pędzą tydzień później niż duńskie, natomiast szwajcarskie (z okolic Zurychu) o parę dni wcześniej niż duńskie, a karpackie o tydzień wcześniej niż duńskie.

Również w Szwajcarii koło Zurychu lokalne buki pędzą wcześniej niż duńskie (Kalela 1937/1938, Burger 1948).

W Tharandcie (NRD) pierwsze pędzą populacje czeskie (pogranicze Śląska) i lokalne saksońskie oraz z Nassau (Hesja), potem szwajcarskie (pod Zurychem) dalej z Palatynatu i z Jury Szwabskiej, a na końcu ze Spessart (Münch 1949). Późniejsze oceny potwierdzają to uszeregowanie kolejności pędzenia (Hoffmann 1961, 1963).

Tak więc powyższe dane z 3 krajów potwierdzają się. Wschodnioeuropejskie buki są wczesne, centralne pośrednie, duńskie późne, a zachodnie najpóźniejsze. Wiąże się to niewątpliwie z częstością występowania późnych przymrozków.

Wielu autorów zaleca szukanie późno pędzących populacji, gdyż te mają większą szansę uniknąć późnych przymrozków. Według Teissier du Cros (1980) we Francji średnia proveniencyjna początku pędzenia ma rozrzut 10 dni, a różnica ta oznacza redukcję ryzyka szkód przymrozkowych o połowę. Z drugiej strony zdarza się, że wyjątkowo późny przymrozek oszczędzi wcześniejsze formy, a uszkodzi pędy najpóźniej pędzącej populacji (np. Brabant w Belgii) znajdującej się w najwrażliwszym stadium rozwijania liści (Galoux 1966).

Pędy świętojańskie

W doświadczeniu szwajcarskim lokalna populacja buka z De-genried (Zurych) miała relatywnie większy przyrost wagi w pędach świętojańskich niż duńska (Kalela 1937/1938).

W Danii, w populacji lokalnej ze Spelland (pod Kopenhagą) nie rozwijały się pędy świętojańskie, natomiast populacja z wyspy Lageland miała ich sporo, a „południowa” miała ich najwięcej i to bardzo silnych (Kalela 1937/1938).

W Belgii stwierdzono tylko różnice rodowe w występowaniu pędów świętojańskich, a nie proveniencyjne (Galoux 1966).

W podsumowaniu należy stwierdzić, że kontynentalne buki mają większą skłonność do pędzenia świętojańskiego niż duńskie, ale właściwie to danych na ten temat ciągle jest jeszcze bardzo mało.

Długość sezonu wegetacyjnego

W Szwajcarii duńskie buki w wyniku późniejszego pędzenia miały krótszy sezon wegetacyjny niż lokalne (Kalela 1937/1938).

Stwierdzono na Słowacji, że najdłuższy sezon miały buki z Pezinok (pod Bratysławą), potem z okolic Zvolena, a najkrótszy z Trenčína (Centralna Słowacja). Wiąże się to nie tylko z wcześniejszym pędzeniem populacji z Pezinok, lecz także późniejszym zakończeniem wzrostu (Balkovič 1973).

Na Słowenii Brinar (1963) stwierdził, że ze wzrostem wysokości n.p.m. proveniencji o 53 m następuje na powierzchni porównawczej jeden dzień wydłużenia sezonu wegetacyjnego.

Przebarwianie jesienne liści

Wiele na temat przebarwiania jesiennego liści w Szwajcarii pisał Burger (1948). Na podstawie jego wcześniejszej pracy z 1933 r. Kalela (1937/1938) podaje, że początkowo lokalne buki przebarwiała się pierwsze, a duńskie później, w późniejszych jednak latach kolejność ta się odwróciła.

W późniejszej pracy *Burgera* (1948) jest więcej danych na ten temat odnośnie do populacji szwajcarskich. Na ogół cecha ta nie jest związana z wysokością n.p.m., ani z ekspozycją proveniencji. Brak jest powtórzeń, by ocenić zjawisko jako zróżnicowanie proveniencyjne, gdyż wydaje się bardzo przypadkowe.

W RFN (Hann. Münden) górskie proveniencje pierwsze się przebarwiają, potem północne, a na samym końcu te z Wogezów, Schwarzwald, Nadreńskiej Hesji, okręgu Lah, Grindelwald (Szwajcaria) i Arvaer Komitat (Węgry). W obrębie samego Schwarzwaldu populacje z wyższych stanowisk przebarwiały się wcześniej (*Kalela* 1937/1938). Również *Brinar* (1963) stwierdził tę zależność na Słowenii. Wcześniejsze przebarwienie o 1 dzień osiągają buki pochodzące z terenów średnio o 113 m wyżej. W Belgii pierwsze przebarwiały się populacje z Jamoigne, a ostatnie z Brabancji. Na ogół buki, które pędzą wcześniej przebarwiają się też wcześniej (*Galoux* 1966).

Zrzucanie liści

Na ogół młodociane buki nie zrzucają liści jesienią, tylko pozostają one suche na drzewach do wiosny. Z wiekiem cecha ta ustępuje. Według *Burgera* (1948) młode buki z okolic Zurychu wcześniej zaczynają gubić liście na zimę niż buki duńskie.

Cechy odpornościowe

Tyškiewicz (1977b) podaje, że lokalne populacje buka z Mołdawii mają niższą siłę ssącą i dlatego są bardziej odporne na niedosyt wody niż populacje czernichowskie, podolskie, stanisławowskie i z Rusi Podkarpackiej.

Wielu autorów łączy odporność na późne przymrozki z późnym pędzeniem wiosennym, co omawiano wyżej w związku z analizą cech fenologicznych. *Peik* (1976) twierdzi ponadto opierając się na dwóch powierzchniach doświadczalnych Krahl-Urbana założonych w Medingen (Dolna Saksonia) i w Spessart (Hesja), że śmiertelność drzew jest szczególnie duża tam, gdzie przymrozki

łączą się z nadmiarem wody w glebie. Na powierzchni bardziej zagrożonej przymrozkami (Spessart) wszelkie różnice proveniencyjne zostały zakłócone, podczas gdy w Medingen obserwuje się wyraźne ich zróżnicowanie.

Forma pnia

W literaturze dużo miejsca poświęca się zagadnieniu zróżnicowania genetycznego w jakości pni. Dużą rolę odgrywają tu warunki wzrostu. Do najważniejszych z nich należy zwarcie. Przy gęstej wieźbie drzewa rosną prostsze, są mniej rozwidłone i lepiej oczyszczone (Burger 1948, Krahl-Urban 1955). W doświadczeniu Krahl-Urbana z 1963 r. z różnymi wieźbami na ogół ocena jakości drzew była zależna od zwarcia (Muhle, Kappich 1979). Na 5 porównywanych proveniencji jedna, z Kupferhütte różnie reagowała na zwarcie. Procent drzew z rozwidloną koroną przy większym zagęszczeniu był taki sam, natomiast doprowadziło to do lepszego oczyszczenia pnia. Również grubość gałęzi u dwóch proveniencji, Kupferhütte i Oberaula była mniejsza przy rzadszej wieźbie, natomiast u pozostałych wystąpiło zjawisko odwrotne. Tak więc zróżnicowanie proveniencyjne w jakości drzew jest nieco zależne od wieźby.

Sposób sadzenia nie wpłynął u 4 proveniencji na jakość 25-letnich pni, ale u proveniencji Sachseln sadzenie w jamkę dało więcej drzew o złej formie pnia niż sadzenie w szparę. Również u proveniencji Sihlwald w jednym doświadczeniu przy sadzeniu w jamkę było więcej złych pni niż u sadzonych w szparę, a w innym te różnice nie wystąpiły (Burger 1948).

Według Burgera (1948) forma pnia nie jest skorelowana z datą pędzenia, a więc jest niezależna od wczesnych przymrozków. Deformacje pnia powstają jednak, gdy rytm wzrostowy bardzo odbiega od lokalnych warunków klimatycznych. Według Krahl-Urbana (1954b, 1958b) głównym czynnikiem selekcyjnym pod względem jakości pni jest mokry śnieg i oblodzenie.

W sumie wypada więc uznać, że również w przypadku formy

pnia sporą rolę odgrywa interakcja genotypu ze środowiskiem. Potwierdzają to obserwacje na materiale z 25 duńskich drzewostanów nasiennych (G ø h r n 1972).

Forma pnia wydaje się przede wszystkim zależna od warunków miejsca pochodzenia. W Szwajcarii buki pochodzące z południowych stoków mają wyższy procent pni o złym kształcie niż te z północnych (B u r g e r 1948). Według tego samego autora buki z wyższych stanowisk mają lepszą formę pnia gdy rosną na 1050 m n.p.m., natomiast posadzone na niższych stanowiskach nie wykazują zależności od wysokości n.p.m. Również K r a h l - U r b a n (1958b) ocenia, że buki z wyższych stanowisk mają lepsze pnie. Ponadto w doświadczeniu z siewkami stwierdził też (K r a h l - U r b a n 1962c), że przy bocznym oświetleniu zgięcie strzałki ku światłu było mniejsze u bardziej północnych populacji.

Szereg autorów podaje dane szczegółowe o krajowym zróżnicowaniu formy pnia. W Wielkiej Brytanii populacja z Mobie Woods miała 100% deformowanych strzałek, podczas gdy pozostałe populacje tylko od 37—54% (M a t t h e w s 1951). W innym doświadczeniu proveniencja z Dean charakteryzowała się szczególnie dużą liczbą drzew rozwidlonych i skręconych (dwa lub więcej pędów wokół siebie) (W o o d, P i n c h i n 1951). W Danii buki południowe i z wyspy Langeland miały smuklejsze korony niż z okolic Kopenhagi (K a l e l a 1937/1938).

H o f f m a n n (1962) podaje, że na powierzchni Müncha w NRD z 1925 r. proveniencja z Jury Szwabskiej ma 78% drzew z widelkowatym wierzchołkiem, a z Nassau (Hesja) tylko 29%. K l e i n s c h m i t (1977) analizując 6 powierzchni K r a h l - U r b a n a z 1951 r. w RFN ocenia, że z kilkadziesiątu proveniencji najlepszą formę pnia mają buki z Tagernsee, Lasu Bawarskiego i z Koberg. Na innej powierzchni K r a h l - U r b a n a z 1963 r. (M u h l e, K a p p i c h 1979) stwierdzono niewielkie różnice w formie pni między proveniencjami.

W Szwajcarii, jak ocenia B u r g e r (1948), najlepszą formę mają populacje z okolic Zurychu, Sihlwald i Käferberg, które dają dobre pnie, gdy posadzone są w niezbyt surowych warunkach klimatycznych. K r a h l - U r b a n (1957) analizując po paru la-

tach powierzchni Burgera ocenia, że populacja Sihlwald ma średnią jakość pni, ale wiele drzew jest rozwidlonych, a prawie wszystkie są gałęziste. Za najlepszą pod względem formy pnia ocenia populację z Genttal, z 1500 m n.p.m., o niewielu rozwidleniach i o cienkich gałęziach. Na innej powierzchni Burgera, z jurajskimi populacjami buki z Rigi (1300 m n.p.m.) i Jury Solurskiej (1200 m n.p.m.) miały najlepszą jakość, ale z niższych stanowisk charakteryzowały się najbardziej krzaczastymi koronami.

W porównaniach obejmujących proveniencje z kilku krajów wyłania się pewien obraz zmienności geograficznej. W doświadczeniu w Szwajcarii stwierdzono po 23 latach, że duńskie buki mają najgorszą formę pnia (Kalela 1937/1938, Burger 1948). W Danii wyniki 13-letniego doświadczenia obejmującego buki z szeregu krajów wykazały, że szwajcarskie i słowackie buki mają najbardziej proste pnie, ale mają więcej rozwidleń, niż belgijskie i holenderskie. Natomiast w przerośniętej szkółce dwie populacje szwajcarskie (Adlisberg i Sihlwald, obie z okolic Zurychu) były najbardziej proste i miały najmniej rozwidleń (Tulstrup 1950). Na ogół złą formę pnia wykazują nieselekcjonowane populacje duńskie (Bang 1968), jak również buki z Szlezewiku i Holsztyna, z Belgii i Holandii oraz z Rugii (NRD). Te ostatnie charakteryzują się dużą liczbą drzew krzywych i obecnością różnych „dziwolągów” (Gøhrn 1972). Natomiast buki z Hartzu są w Danii raczej proste. Ze szwajcarskich wyróżniają się prostością buki Sihlwald. Karpackie tworzą bardziej proste strzały niż duńskie, ale z Kokošovic (ČSR) mają rozwidlenia pod ostrym kątem (Gøhrn 1972).

Na powierzchni Müncha (1948) w wieku 35 lat w Tharandcie (NRD) Hoffmann (1961) dokonał szczegółowej analizy proporcji drzew w różnych klasach prostości oraz w różnych klasach stopnia rozwidlenia (od pojedynczej strzały po miotłową koronę). Są to dwie cechy niezależne. Pod względem rozwidleń najwięcej ich miały buki z Jury Szwabskiej, potem z Czech (pogranicze Śląska) i Palatynatu Reńskiego, a najlepsze pod względem tej cechy pochodziły z Saksonii i Nassau (Hesja). Populacja szwaj-

carska i ze Spessart były pośredniej jakości. Najbardziej proste pnie miały proveniencje szwajcarskie i z Nassau, gorsze ze Spessart i Saksonii, dalej z Palatynatu Reńskiego i Jury Szwabskiej, a najgorsze czeskie.

Kleinschmit (1977) analizując 8 powierzchni doświadczalnych Krahl-Urbana z 1954 r. ocenia, że w jakości pnia najlepsze są populacje holenderskie, dwie niemieckie (Eifel i Todtnau) i belgijskie. Szwedzkie są pośrednie, a pozostałe niemieckie są gorsze.

Reasumując uzyskane dane dotyczące prostości pnia stwierdzono, że populacje z centralnych części zasięgu wydają się lepsze, natomiast nie dotyczy to skłonności do rozwidleń, która to cecha pojawia się sporadycznie w różnych częściach zasięgu.

Jakość drewna

Krahl-Urban (1953b) uważa, że skręt włókien rozpoznąć można morfologicznie, gdyż związany jest ze skłonnością do częstych skrzywień pnia. Potwierdziły to badania ze znakowanym potasem (Birot i in. 1980), polegające na wstrzykiwaniu roztworu ^{42}K do zewnętrznych słoików drewna podczas ruszania soków i obserwowaniu autoradiograficznym jego wędrowki w górę. Szlak nie przebiegał pionowo u 75% drzew. U 20% drzew skręt przebiegu potasu świadczył o wyraźnie wadliwym drewnie. Na tych drzewach spękania kory na ogół odbiegały od pionu, co pozwala na zewnętrzną identyfikację.

Krahl-Urban (1960) ocenia, że skręty lewostronne są częstsze niż prawostronne, podczas gdy inni autorzy (Teissier du Cros i in. 1980a, Birot i in. 1980) uzyskiwali wyniki odwrotne. Defekt ten występuje nie tylko w pniu, ale i w gałęziach. Jest to cecha pod silną kontrolą genetyczną (Krahl-Urban 1960, Teissier du Cros 1980), ale nie związana z pochodzeniem. Gdy jednak drzewostan mateczny charakteryzuje się dużą liczbą drzew ze skrętem włókien, to ujawni się też ta cecha w drzewostanach pochodnych (Krahl-Urban 1962a). Odnośnie do zmienności proveniencyjnej Oppermann (1929—1930) poda-

je, że podłużne przecięcie pni karpackiego pochodzenia daje prostą linię rdzenia, podczas gdy u drzew lokalnych, duńskich, linia ta jest falista.

Według *Krahl-Urbana* (1960) skręt włókien to cecha niezależna od wieku drzew, można ją więc obserwować na materiale młodocianym. To samo dotyczy ciężaru właściwego drewna (*Nepveu* 1981). Natomiast osiowe i styczne kurczenie się drewna, jak i jego homogeniczności i tempa przyrostu nie można stwierdzić na materiale młodocianym (*Nepveu* 1981). Według *Polge i in.* (1972) ciężar właściwy drewna, liczba promieni drzewnych i porowatość naczyń trudniej ustalić, bo są zależne od warunków glebowych; występuje tu interakcja genotypu ze środowiskiem.

Według *Brinara* (1965) po formie korony zidentyfikować można również drzewa z fałszywą twardzielą i skłonnością do uszkodzeń towarzyszących nawiercaniu świdrem *Presslera*.

Reasumując te dane stwierdzić wypada, że żadna cecha drewna w sposób udokumentowany nie różnicuje proveniencji buka.

Korelacje geograficzne

Omówienie zmienności proveniencyjnej buka wskazuje na duże lokalne zróżnicowanie populacji od drzewostanu do drzewostanu, natomiast na ogół brak jest trendów ogólnogeograficznych. *Krahl-Urban* (1958a) ocenia, że cechy fenologiczne zależne są od wysokości n.p.m. z jakiej buki pochodzą. W tym zakresie jednak dane są sprzeczne. *Brinar* (1963) i *Burger* (1948) podają, że populacje z wyższych stanowisk pędzą później na wiosnę, ale na innej powierzchni *Burgera* (1948) tego trendu nie było, a *Botev* (1973) stwierdził istnienie trendu odwrotnego. Według *Burgera* (1948) buki z południowych ekspozycji mają pędzić wcześniej.

Buki z wyższych stanowisk, szczególnie gdy są posadzone na dużych wysokościach n.p.m., mają lepszą formę pnia (*Burger* 1948, *Krahl-Urban* 1957) i mniejsze krzywizny wywołane fototropizmem (bocznym oświetleniem) (*Krahl-Urban* 1962c).

Rosną jednak na wysokość słabiej przy określonej grubości pnia (Galoux 1966). Według Gøhrn'a (1972) buki z łagodnego klimatu przybrzeżnego rosną lepiej niż z surowych warunków wewnątrz łądu.

To w zasadzie wyczerpuje obserwacje o korelacjach geograficznych. Częściej autorzy piszą wprost o ich braku (Burger 1948, Hoffmann 1961, Paule 1982).

Przenoszenie nasion

Powszechnie zaleca się, by nasion buka nie przenosić z miejsca na miejsce. Burger (1948) sugeruje jedynie, że najlepszy do odnowień materiał nasienny pochodzi z nieco wyższych stanowisk, ale ostrzega, że wiele jest wyjątków od tej zasady. Teissier du Cros (1981) ostrzega, że przenoszenie buków w dół nie zawsze oznacza przenoszenia ich lepszej jakości, bo mogą się pojawić niekorzystne cechy, które nie występowały w wyższych położeniach. Kleinschmit (1977) zaleca dla Dolnej Saksonii buki z Hesji i Badenii Wirtembergii, a nie z północnej Dolnej Saksonii, ani ze Szlezwiku, a więc radzi niewielkie przenoszenie na północ. Również w Danii kontynentalne buki dają lepsze wyniki niż nie-selekcjonowane populacje lokalne, Gøhrn (1972) zaleca jednak korzystanie z wybranych lokalnych, które dorównują introdukowanym z południa. Podobny wniosek podaje Bang (1968).

Brak efektów gospodarczych z przenoszenia buków na dalsze odległości jest chyba najważniejszym wnioskiem, jaki wylania się z powyższego podsumowania wyników doświadczeń proweniencyjnych. Buk ma rasy lokalne, związane z klimatem i glebą i nasiona jego nie powinny być przemieszczane.

SPRAWDZANIE POTOMSTWA

Powyższy wniosek wylaniający się z doświadczeń proweniencyjnych nie oznacza jednak jakoby brak było możliwości poprawienia produktywności buka. Wręcz przeciwnie. Możliwości są duże i w praktyce łatwe do zrealizowania, wymagają jednak dzia-

łania na skalę lokalną. Świadczą o tym doświadczenia z potomstwem określonych drzew.

Założono takich doświadczeń niewiele i nie wszystkie dały już wyniki (Matthews 1954), te jednak które opracowano dały wyniki bardzo ciekawe.

Fenologia

Najwięcej danych dotyczy pędzenia wiosennego. Już Holm (1937) opisuje duńskie doświadczenie z 1909 r., kiedy to korzystając z dużego urodzaju bukwi zebrano nasiona osobno z czterech kategorii drzew, I dobrych, II złych, III bardzo złych lub krzywulców IV płożących się. Obserwował potomstwo w wieku lat 27. Okazało się, że im gorsza była grupa drzew matecznych, tym później pędziły na wiosnę. Różnice były duże, a korelacja wyraźna.

Krahl-Urban (1953b) obserwował w szkółce pędzenie wiosenne potomstwa z wolnego zapylenia z dwóch drzew matecznych różniących się terminem pędzenia wiosennego. Potomstwo wcześniej pędzonego drzewa dało 51% siewek wczesnych, 27% średnich i 22% późnych, natomiast potomstwo później ruszającego dało 14% siewek wczesnych, 17% średnich i 69% późnych. Gdy podobne doświadczenie wykonano dla dwu populacji różniących się terminem pędzenia wynik był w zasadzie ten sam, choć mniej ostro zarysowany, odpowiednio 44, 49 i 70% oraz 23, 19 i 58%.

W innym doświadczeniu Krahl-Urbana (1962a), obejmującym 60 potomstw z wolnego zapylenia drzew z nadleśnictwa Bramwald (pod Getyngą) autor zaobserwował na 10-letnich drzewach, że generalnie potomstwo później pędzi niż drzewa mateczne, ale na ogół w tej samej kolejności. Oddziaływanie genotypów matek jest więc wyraźne. Krahl-Urban ocenia, że jest to cecha dziedziczna.

Najdokładniejsze dane na ten temat podał Galoux (1966) z Belgii. W latach 1953—1956 posadzono rody z wolnego zapylenia (półrodzeństwa) pochodzące z 6 drzewostanów bukowych. Oceniono, że odziedziczalność pędzenia wiosennego jest bliska jedności. Jest to cecha silnie dziedziczona, stabilna przez lata, a zależna jedynie od temperatury w danym roku. Dla tej cechy wariancja

addytywna dzieli się pół na pół między proveniencyjną (drzewostanową) a rodową.

Autorzy również oceniali przebarwienie jesienne liści. Według Holma (1937) im gorsza grupa matek pod względem formy, tym wcześniej potomstwo przebarwiała liście, czyli była też korelacja z późnością pędzenia wiosennego. Galoux (1966) podaje związek odwrotny. Wcześniej pędzące potomstwa również wcześniej przebarwiała liście, zarówno na poziomie rodów jak i drzewostanów. Z terminem przebarwiania więc sprawa nie jest jednoznaczna.

Galoux (1966) wspomina też pędzenie świętojańskie. Według niego są różnice rodowe w występowaniu tej cechy, a odziedziczalność jest wysoka ($h^2 = 0,75$). Udział wariacji rodowej jest większy niż drzewostanowej.

Cechy wzrostowe

W duńskim doświadczeniu (Holm 1937), gdzie analizowano wpływ klas jakości drzew matecznych na zróżnicowanie wzrostowe potomstwa, stwierdzono, że im gorszej jakości były drzewa mateczne, tym niższe 27-letnie drzewa potomne. W doświadczeniu Krahl-Urbana (1962a) obejmującym 60 rodów uzyskano korelacje wysokości matek z wysokością potomstwa, jest to więc cecha dziedziczna. Galoux (1966) ocenia odziedziczalność wzrostu jako bardzo wysoką ($h^2 = 0,84$). Wariancja drzewostanowa jest większa od rodowej. Różnice rodowe we wzroście utrzymywały się między 1958 a 1964 r. bardzo dobrze ($r = 0,92$), czyli że są stabilne. Również na Słowacji oceniono, że wysokość i średnica u potomstw drzew doborowych jest pod kontrolą genetyczną (Červenka, Paule 1979). Tak więc selekcja rodowa pod względem cech przyrostowych winna dać bardzo korzystne efekty gospodarcze.

Forma pnia

Doświadczenie duńskie (Holm 1937) poświęcone było głównie zagadnieniu formy pnia. Badane 4 klasy osobników matecznych

dały wyraźnie lepsze potomstwo w klasie I, a więc z najlepszych matek, natomiast 3 pozostałe klasy nie różniły się wiele. Wśród potomstwa drzew płożących się (klasa IV) zaledwie kilka drzew miało ten typ wzrostu.

Krahl-Urban (1953b), obserwując odnowienie pod okapem drzew o różnej formie pnia, stwierdzał podobieństwo między formą potomstwa a formą domniemanych drzew matecznych. W doświadczeniu rodowym (Krahl-Urban 1962a) stwierdził, że 10-letnie drzewa o dobrej formie dominowały rzadko, zdarzyło się to jednak u potomstwa jedynych 2 drzew matecznych, które oceniano jako posiadające dobrą formę.

Według Gøhrna (1972) potomstwo drzew doborowych selekcyjonowanych na prostotę pnia miało proste strzały jedynie przy stosowaniu bardzo ostrych kryteriów selekcji i testowaniu na dobrym siedlisku blisko miejsca pochodzenia.

Na Słowacji Červenka i Paule (1979) stwierdzili istotne różnice między potomstwami drzew doborowych w formie i prostości pnia oraz w kącie osadzenia gałęzi.

Jakość drewna

Obserwując siewki z naturalnego odnowienia pod starymi bukami Krahl-Urban (1953b) zaobserwował, że istnieje podobieństwo między potomstwem a przypuszczalnym drzewem matecznym w występowaniu stopnia skrętu włókien w drewnie. Porównując w Bramwald rody z wolnego zapylenia pod względem tej cechy, Krahl-Urban (1960) ocenił, że jest to cecha o dominującym wpływie genetycznym, niezależna od wieku ani od ekspozycji, a do zaobserwowania również w gałęziach. Wśród potomstwa matek ze skrętem włókien od 30 do 81% (średnio 56%) drzew dziedziczy tę cechę (Krahl-Urban 1961). Stanowi to dwukrotnie więcej, niż u potomstw drzew bez tego defektu (Krahl-Urban 1962a).

Teissier du Cros i in. (1980a, b) oceniając po 30 latach doświadczenie Krahl-Urbana w Bramwald obliczyli odziedziczalność tego defektu uzyskując wartość $h^2 = 0,66$. Mowa tu o odziedziczalności sensu stricto. Wysoki komponent wariacji

addytywnej sugeruje, że selekcja pod względem tej cechy będzie bardzo efektywna. Szczególnie ważna jest tu zgodność kierunku skrętu u drzew matecznych i u potomstwa, co świadczy o silnej transmisji defektu z matki na potomstwo. Wbrew opinii K r a h l - U r b a n a (1953b), skręty spękań kory nie zawsze korelują ze skrętem włókien.

Wykazano brak korelacji między oceną skrętu gałęzi dokonaną przez K r a h l - U r b a n a (1962a) w wieku lat 10 a kątem skrętu włókien w wieku lat 30 ($r = 0,04$), ale gdy porówna się tę wczesną ocenę z procentem drzew w każdym rodzie ze skrętem powyżej 1° , wówczas korelacja jest wysoka ($r = 0,68^{++}$). Oznacza to, że wczesna ocena skrętu gałęzi mierzy skłonność do występowania defektu, ale nie jego wielkość (Teissier du Cros 1980b).

Wrażliwość na choroby

Znam tylko jedną obserwację na ten temat. Potomstwo buków porażonych przez raka *Nectria ditissima* (forma konidialna *Cylindrocarpon willkommii*) jest na ogół bardziej podatne na tę chorobę niż potomstwo drzew bez raka (Perrin 1981).

* * *

Reasumując, ustalono bardzo wyraźną i silną odziedziczalność dla trzech cech: wczesności pędzenia wiosennego, wzrostu i skłonności do skrętu włókien. Co więcej, cechy te są stabilne, a więc do zaobserwowania na materiale młodocianym. Stwarza to możliwość oparcia trzebieży w drzewostanach nasiennych na wynikach szkółkarskich sprawdzania potomstwa. Wystarczy ponumerować drzewa, zebrać spod nich nasiona, osobno je wysiać w kilku powtórzeniach i po paru latach na podstawie potomstwa ocenić, które matki należy usunąć. Również w drzewostanach pochodnych (potomstwie drzewostanów nasiennych) można bezpośrednio dokonać selekcji w wieku młodocianym i opierając się na niej przeprowadzić czyszczenie zostawiając drzewa wysokie, bez skrętu włókien i późno pędzące. Oczywiście należy też eliminować drzewa o złym pokroju i cho-

re, ale stopień dziedziczenia tych cech jest mniej udokumentowany i wydają się bardziej zależne od warunków środowiska.

U buka selekcja indywidualna, a szczególnie rodowa, rokuje największe nadzieje na poprawę genetycznej jakości i produktywności buczyn. Szukanie szczególnie dobrych ras wydaje się stwarzać mniejsze szanse, a przenoszenie populacji jest ryzykowne.

HYBRYDYZACJA

MIESZAŃCE NATURALNE

Na Krymie został opisany naturalny mieszaniec między *Fagus orientalis* Lipsky i *F. sylvatica* L., który został nazwany *F. taurica* Popl. (Flora SSSR Tom V, 1936). Charakteryzuje się on ulistnieniem pędu jak u *F. orientalis*, a podkwiatki przy kwiatostanach męskich ma jak u *F. sylvatica*. Bywają też formy o cechach odwrotnych.

Mieszkańca tego zaobserwowano również nad jeziorem Snagov w Rumunii, w towarzystwie obu form rodzicielskich (Floricić a 1973). *F. × taurica* Popl. podawany jest też dla flory rumuńskiej przez Ocksay i Dumitriu-Tataranu (1950). Stwierdzają oni też (Dumitriu-Tataranu, Ocskay 1953) obecność form pośrednich między *F. sylvatica* i *F. taurica*. Najważniejsze dwie to *F. sylvatica* var. *moesiaca* i *F. sylvatica* var. *leucodermis*.

Tyškevič (1977a) porównywał morfologię liści różnych buków wysadzonych w Mołdawii. Stwierdził, że lokalny mołdawski buk należy do *F. sylvatica* var. *podolica* z okolic Tarnopola, Winnicy i Chmielnika i bardzo się różni od *F. taurica* z Krymu i *F. orientalis* z Kaukazu.

KONTROLOWANE KRZYŻOWANIE

Niewiele jest prac nad kontrolowanym krzyżowaniem buków. Nadzieje na postęp hodowlany tą drogą (Hoffmann 1963) raczej się nie spełniły. Sama operacja jest technicznie trudna. Kwiaty są wysoko w koronie, a obrządzanie zdarza się rzadko.

Tabela 3

Kontrolowane krzyżowanie międzygatunkowe

<i>F. sylvatica</i> jako matka	<i>F. sylvatica</i> jako ojciec	Literatura
Krzyżówki udane		
<i>F. orientalis</i>		Schaffalitzky de Muckadell 1952, Nielsen 1950, Nielsen i Schaffalitzky de Muckadell 1954, Blinkenberg i in. 1958
<i>F. grandifolia</i> <i>F. Sieboldii</i> *	<i>F. Sieboldii</i> *	Blinkenberg i in. 1958 — „ —
Nasiona pełne, ale nie dały siewek		
	<i>F. grandifolia</i>	Heimbürger 1948 (cyt. wg Nielsen i Schaffalitzky de Muckadell 1954)
	<i>F. orientalis</i>	Nielsen i Schaffalitzky de Muckadell 1954
Krzyżówki nieudane		
<i>F. grandifolia</i>	<i>F. grandifolia</i> <i>F. Sieboldii</i> *	Blinkenberg i in. 1958 — „ —
<i>F. grandifolia</i> <i>F. Sieboldii</i> *		Schaffalitzky de Muckadell 1952 — „ —
<i>F. engleriana</i>		— „ —
<i>F. japonica</i>		— „ —

* obecnie coraz częściej używa się nazwy *F. crenata*

Szczególnie trudno zdobyć wystarczającą ilość pyłku, ponieważ występuje metandria, czyli żeńskie kwiaty pojawiają się pierwsze. Blinkenberg i in. (1958) proponują domieszać zarodniki *Lycopodium* w proporcji 1:1, ale i proporcja 1: (5—50) również daje zapłodnienie. Są też trudności z wykonaniem pełnej kastracji, bo późne, małe kwiaty męskie rozwijają się w izola-

torze i pyłą. Konieczne więc jest sprawdzanie izolatorów po pewnym czasie (Syrach-Larsen 1956). Pyłek trudno się przechowuje, nawet przez parę tygodni (Syrach-Larsen 1956). Tak więc trzeba podtrzymywać receptywność (żywoćność) żeńskich kwiatów w izolatorach, aż się pojawi świeży pyłek.

Wszystkie znane mi próby hybrydyzacji buków zestawiono w tabeli 3. Nie jest ich wiele. Krzyżowanie *F. sylvatica* × *F. sylvatica* daje 18—85% pełnych nasion, jak przy wolnym zapyleniu (Nielsen, Schaffalitzky de Muckadell 1954), nie technika krzyżowania jest tu więc przyczyną nieskuteczności wielu krzyżówek. Właściwie tylko z *F. orientalis* krzyżówki łatwo się otrzymuje, a więc podobnie jak w naturze.

Mieszaniec *F. sylvatica* × *F. orientalis* jest nieco większy niż potomstwo drzew matecznych z wolnego zapylenia (Nielsen, Schaffalitzky de Muckadell 1954), ale chyba nie jest to heterozja, bo młodociane egzemplarze *F. orientalis* rosną szybko, tu jednak naturalne potomstwo formy ojcowskiej nie było testowane.

Mieszaniec *F. sylvatica* × *F. grandifolia* ma pośrednie cechy liści i pośredni wzrost (Blinkenberg i in. 1958).

SAMOZAPŁODNIENIE

Równocześnie z pracami hybrydyzacyjnymi autorzy na ogół sprawdzali zdolność do samozapłodnienia. Czasami uzyskuje się nasiona (Nielsen 1950), a nawet i siewkę po samozapyleniu, ale zwykle obejmuje to znikomy procent zapylnych kwiatów (około 3%). Stąd też powszechna jest opinia o dużej samosterylności buka (Nielsen 1950, Nielsen, Schaffalitzky de Muckadell 1954, Blinkenberg i in. 1958).

Syrach-Larsen (1937) znalazł anormalnego buka, nazywanego „Fasanbøgen”, który był zdolny do wyprodukowania wyższego procentu (6%) pełnych nasion po samozapyleniu. W sumie jednak i tak to bardzo mało, obawy więc Syracha-Larsena (1956) o niepełną kastrację w izolatorach wydają się przesadzone. Samozapylenie większej roli nie odgrywa.

PARTENOKARPIA

Isolacja kwiatów jest zawsze skuteczna, nie daje bowiem pełnych nasion (Blinkenberg i in. 1958). Tak więc u buka nie obserwuje się zjawiska partenokarpji.

POLIMORFIZM GENETYCZNY

Kontrolowane zapłodnienie wewnątrzgatunkowe pozwala na ujawnienie kontroli genetycznej niektórych cech. Najwięcej danych dotyczy czerwonego buka *F. sylvatica* cv. 'Atropunicea'.

Pojedyncze drzewo o czerwonych liściach znalezione w lesie dało w wyniku wolnego zapylenia 93 zielone siewki i 96 czerwonych, czyli proporcję 1:1 (Jahn 1934), zgodną z założeniem o heterozygotycznej naturze buka czerwonego (Czcz), z czerwonością jako cechą dominującą i brakiem samozapłodniania. Oczywiście zieloność nie jest tu zmienną. Czerwone buki też mają chlorofil, tylko obfitość antocjanin maskuje go. Zielonolistne buki nie mają zdolności do masowej produkcji antocjanin w liściach, stanowią więc pod względem tej cechy homozygotę recesywną (zczz). Wynik ten potwierdzili Blinkenberg i in. (1958) po kontrolowanym zapyleniu, uzyskując w potomstwie przybliżoną segregację 1:1. Krzyżówka buk czerwonolistny × zielonolistny dała 43% czerwonolistnych, a trzy krzyżówki — zielonolistny × czerwonolistny dały 48—57% czerwonolistnych. Natomiast wolne zapylenie 7 czerwonolistnych buków dało w potomstwie 39—52% czerwonolistnych osobników. Zielonolistne buki nie izolowane, ale potraktowane obficie pyłkiem buka czerwonolistnego ostrożnie na każde znamię dało 9—29% czerwonolistnych buków, czyli zabieg był dwukrotnie bardziej (17—57%) skuteczny.

Ponieważ samozapłodnienie jest rzadkie, genotyp homozygotyczny na czerwoność (CzCz) jest w przyrodzie mało prawdopodobny, a wszystkie obserwowane osobniki czerwonolistne mają zapewne genotyp Czcz.

W szczepie *F. sylvatica* cv. 'Rohani', również czerwonolistnym, na normalnej zielonolistnej podkładce zaobserwowano powstawa-

nie heterogenicznej chimery w niektórych korzeniach. Pewne tkanki w nich były normalne, a pewne czerwone jak u szczepu (S v o b o d a 1974).

L a m p r e c h t (1966) podaje, że udokumentował dwa znane mutanty *Fagus sylvatica* cv. 'Laciniata' i cv. 'Asplenifolia' jako allele formy normalnej. Jest to jedyny przykład trzech alleli jednego genu determinujących odrębne taksony.

POLIMORFIZM IZOENZYMOWY

W ostatnich czasach metody elektroforetyczne pozwalają na identyfikację większej liczby alleli różnych genów poprzez analizę zmienności enzymów. Nie wiadomo czy i jaki mają związek poszczególne izozymy z cechami osobnika. Wiadomo natomiast z analizy porównawczej tkanek haploidalnych i diploidalnych oraz rodziców i potomstwa, że zdolność do produkcji określonych izozymów dziedziczy się zgodnie z prawami Mendla jako cechy jednogenowe. Tą drogą można więc obserwować większą liczbę genów markerowych, co pozwala na ocenę polimorfizmu genetycznego w populacji.

Odnosnie do buka wykonano dwie większe prace w tym zakresie, w RFN i we Francji.

Praca niemiecka (K i m 1979, K i m 1980, H a t t e m e r i i n. 1981) dotyczy dwóch systemów enzymatycznych, leukoaminopeptydazy (LAP) oraz kwaśnej fosfatazy (ACP), każdy kodowany w jednym locus. Analiza potomstwa 15 drzew z wolnego zapyleńia i 2 kontrolowanych krzyżówek (K i m 1979) wykazała brak sprzężenia między tymi loci oraz obecność 4 alleli w każdym, LAP-A₁, LAP-A₂, LAP-A₃, LAP-A₀ oraz ACP-A₁, ACP-A₂, ACP-A₃, ACP-A₄. Opierając się na analizie tych potomstw autor postuluje, że genotypy w kontrolowanych krzyżówkach mają następującą postać:

a. Rodzice LAP-A₀A₂/ACP-A₂A₄ i LAP-A₁A₁/ACP-A₂A₁

czyli 02/24 × 11/24

gamety 0/2; 0/4; 2/2; 2/4 × 1/2; 1/4

Potomstwo	01/22	01/24	01/44	12/22	12/24	12/44
Przewidywane proporcje	1	2	1	1	2	1
Przewidywane liczebności	2,6	5,2	2,6	2,6	5,2	2,6
Obserwowane liczebności	4	5	2	3	6	1

b. Rodzice LAP-A₀A₂/ACP-A₂A₄ i LAP-A₁A₀/ACP-A₂A₂

czyli 02/24 × 10/22

gamety 0/2; 0/4; 2/2; 2/4 × 1/2; 0/2

Potomstwo	01/22:00/22	01/24:00/24	12/22:02/22	12/24	02/24
Przewidywane proporcje	1	1	1	1	1
Przewidywana liczebność	2,6	2,6	2,6	2,6	2,6
Obserwowane liczebności	2	3	3	0	2

W obu przypadkach nie ma powodu uważać, by obserwowane liczebności istotnie odbiegały od przewidywanych.

W innej serii (Kim 1980, Hattemer i in. 1981) porównanie buka z RFN i Rumunii wykazało 4 allele LAP o częstości występowania A₁ — 0,36, A₂ — 0,29, A₃ — 0,31 i A₄ — 0,3, ale brak allelu null (A₀). Ponadto stwierdzono drugie loci tego enzymu z 3 allelami (LAP-B₁, LAP-B₂ i LAP-B₃). Obserwowano tu: a) nasiona z drzew matecznych, b) naturalne odnowienie w lesie oraz c) siewki skielkowane w szklarni. Różnice między populacjami obserwowano zarówno na nasionach, jak i po selekcji. W naturalnych warunkach w lesie b) obserwowano selekcję preferującą heterozygoty, szczególnie z udziałem allelu A₂, natomiast w szklarni c) preferowanie homozygot, szczególnie A₂A₂. Tak więc przy kiełkowaniu selekcja na żywotność może trwale zmienić strukturę genetyczną populacji.

W populacji niemieckiej najczęstszym genotypem był A₂A₂, a w populacji rumuńskiej A₃A₃.

Doświadczenia francuskie dotyczyły peroksydazy, P_x oraz transaminazy glutano-szczawiooctowej GOT. Stwierdzono dwa loci peroksydazy, P_{x_1} z 3 allelami (w tym jeden null) i P_{x_2} z trzema allelami (Thiébaud i in. 1982). Pracę wykonano na żywych łuskach w paku, bez weryfikacji w tkankach haploidalnych, analizując konkretne krzyżówki z Danii oraz 13 francuskich populacji. Duńskie krzyżówki to potomstwo jednej matki heterozygotycznej w P_{x_1} i 5 ojców, dwóch homozygotycznych, dwóch heterozygotycznych oraz heterozygotyczny *F. orientalis*. Potomstwa miały proporcje genotypów zgodne z przewidywaniami. W P_{x_2} matka była homozygotyczna, a 4 ojców, w tym *F. orientalis*, homozygotycznych i jeden heterozygotyczny.

Tylko w jednej populacji (Auberive) na 13 stwierdzono istotne odchylenie od wartości przewidywanych zakładając panmiksję: było tam za mało heterozygot w locus P_{x_1} . W P_{x_2} nie było istotnych odchyłek od panmiksji.

Odnosnie do GOT w materiale duńskim wszystkie drzewa były homozygotami jednego allelu. We Francji stwierdzono jednak 3 allele.

W allelach P_x *F. sylvatica* jest podobna do *F. taurica*, *F. orientalis* i *F. grandifolia*. Gatunki azjatyckie *F. engleriana*, *F. lucida* i *F. multinervis* stanowią odrębną grupę spokrewnioną z *Notofagus procea* i *N. oblica*. F.s. 'Atropunicea' i F.s. 'Fastigiata' nie różniły się od *F. sylvatica* (Thiébaud i in. 1982).

W pracy tej wykazano zależność częstotliwości poszczególnych alleli od warunków środowiska. P_{x_1} wrażliwy jest na warunki wilgotnościowe. Zmienność alleliczna była mała; gdy wilgotność duża oraz wysoka w warunkach suchych. W zbiorowiskach ze związku *Quercion* występował liczniej allel P_{x_1} 1,05, a w związku *Fagion* było go dużo mniej (Feller i Thiébaud 1982).

W P_{x_2} zaobserwowano wrażliwość na temperaturę. Zmienność alleliczna była większa w górach niż na niżu. W górach mniej było allelu P_{x_2} 0,26, a na podgórzu więcej. Zmienność P_{x_2} 0,13 i P_{x_2} 0,40 miała charakter odwrotny (Thiébaud i in. 1982, Feller, Thiébaud 1982).

W dalszych badaniach na 80 europejskich populacjach (Thié-

baut 1984) stwierdzono, że polimorfizm genetyczny jest większy na skrajach zasięgu, w warunkach ekstremalnych, niż w centralnych partiach. Najciekawsze jest to, że podobne typy zmienności enzymatycznej pojawiają się w identycznych warunkach ekologicznych u geograficznie bardzo odległych populacji. Świadczy to o adaptacji do siedliska.

* * *

Reasumując, analiza polimorfizmu genetycznego potwierdza wyniki z badań proveniencyjnych i rodowych. Buk nie ma zmienności klinalnej, tylko ekotypową. Każda populacja związana jest ze swoim mikrosiedliskiem, ze swoją historią pielęgnacyjną itd. W normalnych warunkach naturalne odnowienie daje liczne potomstwo, na które, poczynając od kielkowania, oddziaływa silna selekcja redukująca populację do zaadaptowanych osobników. W tych warunkach odległe przenoszenie buka nie może rokować nadziei na dobre efekty gospodarcze.

Populacja jest zaadaptowana do swego siedliska i do warunków w jakich przyszło jej żyć (wapnowanie, sposób sadzenia, więźba). Wartość populacji w innych warunkach siedliskowych zależeć będzie od tego, na ile są one podobne do warunków w jakich wzrastała populacja macierzysta. Umiejscowienie jej w bardzo innych warunkach jest wysoce ryzykowne.

Natomiast potencjał selekcyjny lokalnie jest bardzo duży i wart wykorzystania. Dla wartości genetycznej populacji szczególnego znaczenia nabierają trzebieże i czyszczenia selekcyjne. Mechaniczne redukcowanie zwarcia przez cięcia systematyczne (np. co drugie drzewo) w przypadku buka prowadzić będzie do znacznych strat. Nie należy ich stosować.

LITERATURA

- Balkovič Z. 1973. Niektóre aspekty ročného rytmu fenologických a rastových prejavov buka. Zborník Vedeckých Prác, Lesn. Fak. VŠLD v Zvolene 15(1): 87—101.
- Balkovič Z. 1978. Rast buka a mažnosti jeho hodnotenia v provenienčných pokusoch. Vedecké Práce Vyzk. Ust. Lesn. Hosp. v Zvolene 27: 83—106.
- Bang C. 1968. A study of the progeny of some forest trees in Denmark. Dansk. Skovforen. Tidskr. 53(11): 351—373. For. Abs. 30 Nr 3823.
- Białobok S., Giertych M., Jakuszcwski T., Przybylski T., Młynarczyk B., Wilusz Z. 1964. A report on the studies in the field of forest genetics. Arboretum Kórnickie 9: 289—292.
- Białobok S., Giertych M., Jakuszcwski T., Przybylski T. 1966. A report on the studies in the field of forest genetics 1964/65. Arboretum Kórnickie 11: 267—271.
- Biro Y., Dufour J., Ferrandes P., Teissier du Cros E., Azoeuf P., Hoslin R. 1980. Variabilité de l'angle du fil du bois chez quelques feuillus: hêtre, chêne et *Eucalyptus dalrympleana*. Ann. Sci. For. 37(1): 19—36. For. Abs. 41 nr 7549.
- Blinkenberg C., Brix H., Schaffalitzky de Muckadell M. 1968. Controlled pollination in *Fagus*. Silvae Genet. 7(4): 116—122.
- Boratyńska K., Boratyński A. 1989. Systematyka i geograficzne rozmieszczenie. W: Białobok S. (red.). Buk zwyczajny, Nasze drzewa leśne 10: 28—79.
- Botev N. 1973. Predvarimelni rezultati za vlijanie na proishoda na ž'l'dime za racmeža na obiknovenija buk. Gorsko Štopanstvo 29(8): 14—18.
- Botev N. 1983. Vlijanie na proizhoda na ž'l'dite v'rhru rasteža na obiknovenija buk. Gorsko Štopanska Nauka 20(6): 24—31.
- Brinar M. 1963. O rozvojom ritmu različnih bukovich provenienc oziroma ekotipov. Gozdarski Vestnik 21(3/4): 65—90.
- Brinar M. 1965. Races of beech and the differentiation of varieties by certain physiological and technological properties Gozd. Vestn. 23(9/10): 257—288. For. Abs. 27 Nr 5401.
- Burger H. 1948. Einfluss der Herkunft des Samens auf die Eigenschaften forstlicher Holzgewachse. VI Mitteilung. Die Buche. Mitt. Schweiz. Anst. forstl. Versuchsw. 25(2): 287—326.
- Červenka E., Paule L. 1979. Das Wachstum der freiabgeblühten Nachkommenschaften der Ausleseebäume der Buche (*Fagus sylvatica* L.). Acta Fac. For. Zvolene 21: 47—66.
- Christov Ch. P. 1978. Za prisadžaneto na buka. Gorsko Štopanstvo 34(7): 16—20.

- Dumitriu-Tătăranu I., Ocskay S. 1953. Schița monografică a fagilor din R.P.R. Rev. Pădurilor 68(5): 5—10.
- Enescu V. 1975. Ameliorarea principalelor specii forestiere. Editura "Ceres" București, pp 314: Fagul (*Fagus sylvatica* L.): 255—276.
- Feller F., Thiébaud B. 1982. La hêtraie méridionale française: structure génétique en relation avec les conditions écologiques. In Struktur und Dynamik von Wäldern. Bericht des 25 Int. Symp. Intern. Verexinigung für vegetationskunde Rinteln 13—16.04.1981 Vaduz, Lichtenstein, Gautner Verlag: 459—473. For. Abs. 45 nr 2164.
- Floriciă N. 1973. Prezentă fagulii în pădurile Ocolului silvic Snagov. Revista Pădurilor 88(7): 367—370.
- Galoux A. 1966. La variabilité généologique du hêtre commun (*Fagus sylvatica* L.) en Belgique. Trav. Sta. Rech. Groenendaal Sér. A. No. 11.
- Gøhrn V. 1972. Proveniensi-og afkomsforsøg med bøg (*Fagus sylvatica* L.) Forstliche Forsøgsvaesen i Danmark 33(2): 83—213.
- Hattemer H. H., Bergmann E., Kim Z. S., Gregorius H. R., Müller-Starck G. 1981. Über genetische Merkmale von Ausgangsmaterial, Saatgut und Pflanzgut von Waldbäumen. Allgemeine Forstzeitschrift (9/10): 190—193.
- Hejtmánek J. 1956. Časně a pozdně rašící forma buku, Lesn. Práce 35(4): 167—171.
- Hejtmánek J. 1958. K fenologické variabilitě buku. Prace Vyzkum. Ust. Lesn. ČSR 15: 193—210.
- Hoffmann J. 1961. Ergebnisse eines Anbauversuchs mit Buchen Verschiedener Herkunft im Tharandter Wald. Forstwiss. Cbl. 80(7/8): 240—252.
- Hoffmann J. 1962. Die bisherigen Ergebnisse von Buchenprovenienzversuchen. Allg. Forstz. 17(8): 121—123.
- Hoffmann J. 1963. Möglichkeiten und Erfolgsaussichten in der Buchenzüchtung. Arch. Forstw. 12(6): 643—654.
- Holm F. 1937. Bøgeracer. Det Forstlige Forsøgsvaesen i Danmark 14(123): 193—264.
- Jahn E. 1934. Die Nachkommenschaft einer Blutbuche. Mitt. deutsch. Dendr. Ges. 46: 132—133.
- Kalela A. 1937/1938. Zur Synthese der experimentellen Untersuchungen über Klimarassen der Holzarten. Comm. Inst. For. Fenn. 26: 1—445.
- Kim Z. S. 1979. Inheritance of leucine-amino-peptidase and acid phosphatase isozymes in beech (*Fagus sylvatica* L.). Silvae Genet. 28(2—3): 63—71.
- Kim Z. S. 1980. Veränderungen der genetischen Struktur von Buchenpopulationen durch Viabilitätsselektion im Keimlingsstadium Forstw. Diss. Göttingen (ex Hattemer et al. 1981).
- Kleinschmit J. 1977. Forstpflanzenzüchtung und Saatgutbereitstellung beim Laubholz. Forst. und Holzwirt. 32(21): 427—433.

- Kocięcki S. 1981. Wykaz uznanych drzewostanów nasiennych. IBL Warszawa 1—49.
- Krahl-Urban J. 1952. Erbanlangen und Züchtungsmöglichkeiten bei Rotbuche, Stiel- und Traubeneiche. Z. Forstgenet. 1(4): 114—120.
- Krahl-Urban J. 1953a. Rassenfragen bei Eichen und Buchen, Allg. Forstzeitschr. 8(44): 477—480, (45): 491—494.
- Krahl-Urban J. 1953b. Hinweise auf individuelle Erbanlangen bei Eichen und Buchen. Z. Forstgenet. 2(3): 51—59.
- Krahl-Urban J. 1954a. Buchenrassenstudien im Bayerisch-Böhmischen Wald in den Bayerischen Alpen und in den Karawanken. Forstwiss. Cbl. 73(9/10): 309—325.
- Krahl-Urban J. 1954b. Einige neue Ergebnisse von Rassenstudien bei der Rotbuche. Z. Forstgenet. 3(6): 137—138.
- Krahl-Urban J. 1955. Forstgenetik in der Eichen- und Buchenwirtschaft. Forstarchiv. 26(6): 121—131. For. Abs. 18 nr 1316.
- Krahl-Urban J. 1957. Zur genetischen Beurteilung der Buche in den bayerischen Alpen und im Bayerischen Wald. Forstwiss. Cbl. 76(7/8): 246—254.
- Krahl-Urban J. 1958a. Vorläufige Ergebnisse von Buchen Provenienzversuchen, Allg. Forst. u. Jagdztg. 129(11/12): 245—251.
- Krahl-Urban J. 1958b. Eichen- und Buchenrassenstudien in Österreich. Cbl. ges. Forstw. 75(1): 34—60.
- Krahl-Urban J. 1960. Einige Ergebnisse von Drehwuchs Untersuchungen bei Rotbuchen. Abstr. in Silvae Genet. 9(5): 139.
- Krahl-Urban J. 1961. Über den Drehwuchs bei Buchen. Forstarchiv. 32(10): 197—201.
- Krahl-Urban J. 1962a. Buchen Nachkommenschaften. Allg. Forst. u. Jagdztg. 133(2): 29—38.
- Krahl-Urban J. 1962b. Ergebnisse einer Kalkung gepflanzter Buchen. Sonderheft Forstkultur. Forst. u. Holzw. 17(5): 95—97.
- Krahl-Urban J. 1962c. Untersuchungen über Phototropismus bei Buchen-Keimlingen. Silvae Genet. 11(3): 63—66.
- Krahl-Urban J. 1972a. Ergebnisse genetischer Untersuchungen an Rotbuchen. Forst. u. Holzw. 27(3): 55—56.
- Krahl-Urban J. 1972b. Die Eignung von Pfropfplanzen der Traubeneiche der Stieleiche und der Rotbuche zu Veranlangung's Klonprüfungen. Silvae. Genet. 21(5): 198—201.
- Lafférs A. 1960. Über Beobachtungen beim Pfropfen von Buchen. „Forstliche Samenplantagen II“ Sonderheft in Forst. u. Jagd. 1960: 37—39.
- Lamprecht H. 1966. The two exmutants *laciniata* and *asplenifolia* of *Fagus sylvatica* and their genetic basis. Phytion Horn 11: 188—198. For. Abs. 29 Nr 180.
- Lepoutre B., Teissier du Cros E. 1979. Croissance et nutrition

- de semis d'un an de hêtre (*Fagus sylvatica* L.) de différentes provenances élevés sur substratum naturel acide et sur même substratum calcaire. Ann. Sci. For. 36(3): 239—262, For. Abs. 41 Nr 1891.
- Matthews J. D. 1951. Forest genetics. Rep. For. Res. For. Comm. London 1949/50: 40—47.
- Matthews J. D. 1954. Forest genetics. For. Comm. Rep. on For. Res. for yr. ending March 1953: 56—60.
- Matthews J. D. 1959. The flowering of some clones of beech (*Fagus sylvatica* L.). Abstr. in Proc. 9th International Bot. Congr. Montreal 2: 255.
- Morville K. 1960. Karpaterbøgens udsprægstid. Dansk. Skovforen. Tidsskr. 45(8): 324—330. For. Abs. 22 nr 1440.
- Muhle O., Kappich I. 1979. Erste Ergebnisse eines Buchen-Provenienz- und Verbandsversuchs im Forstamt Bramwald. Forstarchiv 50(4): 65—69.
- Münch E. 1949. Vergleichender Anbauversuch mit Buchen verschiedener Herkunft. In „Beiträge zur Forstpflanzenzüchtung“ Bayer. Landwirtschaftsverlag G.m.b.H. München Ed. B. Huber: 103—108.
- Nepveu G. Prédiction juvénile de la qualité bois de hêtre. Ann. Sci. For. 38(4): 425—448.
- Nielsen P. C. 1950. Experiments with controlled pollination within the genus *Fagus*. Abstr. of Papers, 7th International Bot. Congress, Stockholm ppl X. For. Abs. 12 nr 2685.
- Nielsen P. C., Schaffalitzky de Muckadel M. 1954. Flower observations and controlled pollinations in *Fagus*. Z. Forstgenet. 3(1): 6—17.
- Ocskay S., Dumitriu-Tătăranu I. 1950. Contributiwni la studine fagului din R.P.R. Analele Academici Republici Populare Române București. Seria: Geologie, Geografie, Biologie, Stiinte Technice si Agricole 3(4): 1—18. For. Abs. 15 nr 1139.
- Oppermann A. 1928—30. Karpaterbøg i Danske skove. Forstl. For-søgsv. Danm. 10(92): 221—260.
- Paule L. 1982. Untersuchungen zum Wachstum slowakisches Rotbuchenprovenienzen (*Fagus sylvatica* L.). Silvae Genet. 31(4): 131—136.
- Paule L., Križo M., Pagan J. 1984. Genetics and improvement of common beech (*Fagus sylvatica* L.). Annales Forestales 11(1): 1—26.
- Peik K. 1976. Auswirkungen von Spätfrostschäden auf das Höhenwachstum junger Buchen verschiedener Herkunft. Allgemeine Forst — u. Jagdzeitung 147(6/7): 142—146.
- Perrin R. 1981. Rameaux branches et tronc. In „Le Hêtre“ INRA Ed Teissier du Cros: 474—494.
- Polge H., Thiercelin F., Keller R. 1972. Effects du sol et de l'hérédité sur la croissance et les caractéristiques anatomiques de jeunes plants de Hêtre. Champenoux INRA. Station de Recherches sur la

- Qualité du Bois 1—24 (ex. G. Nepveu, Chpt, 7.6 in „Le Hêtre” Ed. Teissier du Cros: 423—431).
- Rau H. M. 1980. Herkunftsempfehlungen für Hessen. In H. Weisgerber 25 Jahre Forstpflanzenzüchtung in Hessen. Allgemeine Forstzeitschrift 35(26): 680—681.
- Rzeźnik Z. 1976. Badania buka zwyczajnego (*Fagus sylvatica* L.) polskich proveniencji (obszerne streszczenie). Roczniki AR Poznań, Rozpr. Naukowe: 72: 5—37.
- Schaffalitzky de Muckadell M. 1952. Bøgeforaedlingens arbejde og opgaver. Dansk Skovforen. Tidsskr. 37(6): 323—329. For. Abs. 15 nr 3257.
- Schaffalitzky de Muckadell M. 1955. A development stage in *Fagus silvatica* characterized abundant flowering. Physiol. Plant. 8(2): 370—373. For. Abs. 16 nr 3989.
- Schmidt H. 1955. Zur genetischen Beurteilung der Buche in der bayerischen Alpen und Bayerischen Wald. Forstwiss. Cbl. 74(5/6): 154—163.
- Svoboda A. M. 1974. Chiméry na kořenech červenolistých bukú, Předběžné sdělení. Folia Dendrologica 1: 80—83.
- Syrach-Larsen C. 1937. The employment of species types and individuals in forestry. Roy. Vet. and Agric. Yearbook 1937 p. 69. Ex Nielsen i Schaffalitzky de Muckadell 1954.
- Syrach-Larsen C. 1956. Genetics in Silviculture. Oliver and Boyd, Edinburgh.
- Teissier du Cros E. 1977. Étude de la variabilité du hêtre. Rev. Forestière Française 29(5): 355—362. For. Abs. 39 nr 3671.
- Teissier du Cros E. 1980. Oú en est l'amélioration des feuillus? Situation en République Fédérale d'Allemagne et en France. Rev. For. Franc. 32(2): 149—166.
- Teissier du Cros E. 1981. Amélioration génétique du hêtre. In „Le Hêtre” INRA, Ed. Teissier du Cros: 447—466.
- Teissier du Cros E., Lepoutre B. 1983. Soil x provenance interaction in beech (*Fagus sylvatica* L.) For. Sci. 29(2): 403—411.
- Teissier du Cros E., Kleinschmitt J., Azoeuf P., Holslin R. 1980a. Drehwuchs bei Buche, Variabilität und Erblichkeit. Forstarchiv 51(3): 41—47.
- Teissier du Cros E., Kleinschmitt J., Azoeuf P., Holslin R. 1980b. Spiral grain in beech variability and heredity. Silvae Genet. 29(1): 5—13.
- Thiébaud B. 1984. Variabilité génétique écologique d'hêtre commun (*Fagus sylvatica* L.) en Europe, application à la sylviculture. Colloque sciences et industries du bois. Grenoble 20—22 IX 1982, 1.2 Qualité du bois — Génétique Physiologie, Paris France, Min. de la Rech. et de la Technologie. For. Abs. 45 nr 4159.
- Thiébaud B., Lumaret R., Vernet P. 1982. The bud enzymes

- of beech (*Fagus sylvatica* L.) Genetic distribution and analysis of polymorphism. *Silvae Genet.* 31(2/3): 51—60.
- Tulstrup N. P. 1950, Provenienschforsøg med nogle vigtige udenlandske bøgeracer. *Dansk. Skovforen. Tidsskr.* 35(3): 166—178. *For. Abs.* 13 nr 224.
- Tyškevič G. L. 1977a. Sravnitel'nyj analiz morfoložičeskikh priznakov list'ev buka. *Lesovedenie* (3): 53—59.
- Tyškevič G. L. 1977b. Vyrašćivanje posadočnogo materiala buka v Moldavii. *Lesnoe Hozjajstvo* (4): 50—54.
- Vidaković M. 1962. Podizanje semenskih plantaža izvan prirodnog područja. *Topla Beograd* 6(25/26): 15—19.
- Wood R. F., Pinchin R. D. 1951. Provenance studies. *Rep. For. Res. For. Comm. London* 1949/50: 48—55.

GENETICS

Summary

In beech (*Fagus sylvatica* L.) phenotypic selection on individual, stand or region level has not led to any significant genetic improvement. Genotypic selection through provenance experiments has demonstrated very large genotype x environment interactions in growth and quality parameters. Soil races exist and generally the pattern of variation is ecotypic and not clinal. Usually selected local beech is best. If there are any regions with more adaptable populations they come from the central parts of the species range.

Half-sib progeny trials have shown strong heritabilities for time of flushing, height growth and spiral grain. Thus potential for improvement is great. Tree form appears more dependent on the environment.

There are few beech hybrids on record, only with *F. orientalis*, *F. grandifolia* and *F. Sieboldii**. Self-fertility is very low. Several *F. sylvatica* cultivars are single gene variants. Controlled crosses demonstrate clear Mendelian segregations.

Isozyme studies identified greater genetic polymorphism on edges of the natural range than in the centre. Similar enzymatic patterns appear in ecologically similar conditions even in geographically distant populations. Germination conditions strongly effect the genetic composition of seedling populations.

Beech populations appear to be adapted to specific sites and therefore should not be transferred to very different conditions. However locally selection through progeny testing can be very effective.

* *F. crenata*