

## 7. GENETYKA

MACIEJ GIERTYCH

### 7.1. GENETYKA POPULACYJNA

#### 7.1.2. PRACE SELEKCYJNE

W Polsce główną strategią uszlachetniania drzew leśnych jest selekcja populacyjna. W ogólnych zasadach wyróżnia się dwie kategorie drzewostanów nasienne: gospodarcze i wyłączone. Gospodarcze wycina się w roku urodzaju nasion, a wyłączone są zagospodarowane pod kątem produkcji nasion. W odniesieniu do dębu, którego nasiona zbiera się z ziemi, różnica między gospodarczymi i wyłączonymi drzewostanami nie jest wielka, bowiem w jednych i drugich nasiona zbiera się w ten sam sposób. Natomiast drzewostany gospodarcze są wycinane, zgodnie z planami urzędnika lasu, a wyłączone są poddawane cięciom selekcyjnym, z nastawieniem na promocję produkcji nasion określonego gatunku, oraz chronione do wieku rozpadu drzewostanu. W odniesieniu do dębu cięcia selekcyjne w wyłączonych drzewostanach nasiennych obejmują nie tylko usuwanie drzew wadliwych, z których nasion zbierać nie chcemy, ale również usuwanie drzew gatunku dębu, który jest w mniejszości, oraz podejrzanych o pochodzenie mieszańcowe (mających cechy pośrednie), aby w zbiorze nasion zachować jednolitość gatunkową. Istnieją tylko trzy wyłączone drzewostany nasienne (w RDLP Toruń), w których proporcje *Quercus robur* i *Q. petraea* są prawie równe i dlatego zachowane zostały oba gatunki. Według stanu na koniec czerwca 2001 roku wyłączone drzewostany nasienne zajmują w sumie powierzchnię 2463,8 ha, z czego 1318,5 ha przypada na *Q. robur*, 1125,1 ha na *Q. petraea* i 20,2 ha na drzewostany mieszane (tab. 1).

Tabela 1.  
Wyniki prac selekcyjnych nad dębem w Lasach Państwowych Polski; dane dla drzew dobowych (dd) i dla wyłączonych drzewostanów nasiennych (wdn) wg MATRASA (1996, 2001), dane o gospodarczych drzewostanach nasiennych (gdn) i uprawach pochodnych (up) wg rocznika GUS (2000)

RDLP	<i>Q. robur</i>			<i>Q. petraea</i>			<i>Q. robur</i> + <i>Q. petraea</i>			
	dd	wdn		dd	wdn		wdn		gdn	V <sub>up</sub>
	szt.	szt.	ha	szt.	szt.	ha	szt.	ha	szt.	szt.
Białystok	143	699,0					7	8683		
Gdańsk	11	5	30,2	38	5	42,8			863	188
Katowice	53	4	90,1	40					1061	95
Kraków	43	3	70,8						307	31
Krosno	71	8	70,61					498	76	
Lublin	45	8	129,1						1187	129
Łódź		1	4,2						789	4
Olsztyn	10	11	111,8						2868	217
Piła	10	4	31,9	40	6104,7			8	76177	
Poznań	3611	280,3	50	5	,386			3085	81	
Radom	7	3	57,8		1	29,0			519	42
Szczecin	61	13,83	12	,4356			2092	92		
Szczecinek	1	1	15,0	61	6	233,1			688	44
Toruń	49	2	25,8	2	6110,6	20,2	902	110		
Warszawa									298	
Wrocław		13	233,7		2	31,5			1713	117
Zielona Góra		3	54,7		2	30,7			798	81
Ogółem	485	84	1318,5	315	45	1125,1	3	20,2	19303	1567

Aby zachować pulę genetyczną wyłączonych drzewostanów nasiennych na wypadek ich utraty z powodu kłesk żywiołowych czy ostatecznego rozpadu zakłada się uprawy pochodne, czyli powierzchnie odnowione z nasion określonego drzewostanu. Tu statystyka GUS nie wyróżnia gatunków dębów. Na koniec roku 1999 powierzchnie odnowione zajmowały ogółem 1567 ha (tab. 1), jednak w bazie danych IBL na koniec czerwca 2001 roku zawarta jest informacja z

Tabela 2.

Klonowe plantacje nasienne i plantacyjne uprawy nasienne dębów w Polsce

Rok założenia	Nadleśnictwo	Leśnictwo	RDLP	Powierzchnia (ha)	Liczba klonów	Liczba szczepów
Klonowe plantacje nasienne						
<i>Quercus robur</i>						
2000	Łomża	Giełczyn	Białystok	5,95	71	1323
2000	Leżajsk	Wydrze	Krosno	4,0644	6	96
<i>Quercus petraea</i>						
2000	Syców	Ślizów	Poznań	5,00	81	
2000	Namysłów	Gola	Katowice	6,47	30	1621
2000	Smolarz	Czarny Las	Szczecin	5,50	41	1273
2001	Złocieniec		Szczecinek		planowane	
2001	Siedlce		Warszawa		planowane	
2001	Krzystkowice		Zielona Góra	7,85	planowane	
Plantacyjne uprawy nasienne						
<i>Quercus robur</i>						
2000	Lutówko	Doręgowice	Toruń	6,00	planowane	

uwzględnieniem dwóch gatunków – 1307 ha dla *Q. robur* i 676 ha dla *Q. petraea*, czyli o około 400 ha więcej.

W statystyce gospodarczych drzewostanów nasiennych dębu nie prowadzi się rozróżnienia na gatunki. Na koniec 1999 roku było ich 19303 ha (tab. 1).

Program wyboru drzew doborowych dębów w zasadzie niczym nie różni się od programu dla innych gatunków. W Polsce do końca czerwca 2001 roku wybrano 485 egzemplarzy dębu szypułkowego i 315 dębu bezszypułkowego (tab. 1). Na koniec 1995 r. (MATRAS 1996) wybranych było 120 drzew doborowych *Quercus robur* i 148 *Q. petraea*. Jak widać, w ciągu ostatnich 5 lat nastąpił gwałtowny wzrost liczby wybranych drzew doborowych. Oznacza to, że ostatnio zainteresowanie selekcją i genetycznym uszlachetnianiem dębów w Polsce znacząco wzrosło. Z drzew doborowych zakłada się klonowe plantacje nasienne. Ich wykaz przedstawia tabela 2. Jak widać, plantacje nasienne w Polsce są bardzo młode.

Oznacza to, że dopiero teraz Lasy Państwowe przystąpiły do tworzenia bazy nasiennej dębu, szczególnie intensywnie dębu bezszypułkowego, wykorzystując plantacje klonowe. Obecnie plantacje nasienne zakłada się z drzew doborowych, pochodzących z lokalnych mikroregionów nasiennych.

Wśród istniejących plantacyjnych upraw nasiennych dębów nie figuruje. Jedną jest w planie. Wynika to z tego, że raczej trudno liczyć w tym wypadku na rychłą produkcję nasion przez plantacje zakładane z siewek.

W zachodniej Ukrainie wybrano przeszło 600 ha mieszanych drzewostanów nasiennych z dębem szypułkowym i bezszypułkowym, a w nich również mieszańcowe drzewa doborowe, które przewyższają do 30% drzewa *Q. robur*. Klony drzew doborowych przechowywane są jako szczepy w matecznikach (BELOUS 1989).

Przy wyborze drzew doborowych, a także przy zbiorze nasion należy unikać drzew stojących samotnie. Mają one zwykle silne, nisko osadzone gałęzie i cechą tą rzutuje na jakość potomstwa (RICHEMS 1945). Solitery mogą ponadto produkować w nadmiarze nasiona pochodzące z samozapylenia. Nie jest wykluczone, że stare solitery ostały się dlatego, że ich wartość techniczna była niska i z tego powodu nie nadawały się do użytkowania. W Rosji opracowano specjalną instrukcję wyboru doborowych dębów i zakładania doświadczeń rodowych, testujących ich wartość (SHUTYAEV 1995).

Na Ukrainie przystąpiono już do selekcji drzew elitarnych dębu szypułkowego poprzez analizę 16-letniego potomstwa drzew doborowych (DAVYDOVA i KOZHOKINA 1975). GATHY (1969) opisał jedno drzewo elitarne, którego potomstwo wyróżnia się intensywnym wzrostem i odpornością na *Oidium* spp.

Nasiona dębu zbiera się zwykle z ziemi (patrz rozdz. 5.1). W zbiorach z pojedynczych drzew prawie zawsze zdarza się, że do zbioru trafią nasiona z sąsiednich drzew. Dzisiaj, za pomocą analizy mikrosatelitarnej cytoplazmatycznego DNA można wykazać z ilu matek pochodzi dany zbiór nasion, względnie, jaki procent nasion nie pochodzi z głównej matki (LEXER i in. 1999).

W Niemczech KLEINSCHMIT (1998) zaproponował 30-letni program uszlachetniania dębów, obejmujący: wybór drzewostanów nasiennych, wśród nich wybór drzew doborowych, zakładanie z nich klonowych plantacji nasiennych, równoległe testowanie rodów z wolnego zapylenia drzew doborowych, na tej podstawie wybór drzew elitarnych, zakładanie z nich plantacji nasiennych II generacji; i na końcu rozmnażanie wegetatywne siewek uzyskanych z nasion z plantacji nasiennych II generacji. W zasadzie jest to ten sam program, który hodowcy stosują w tym rejonie dla świerka, jedynie bardziej rozłożony w czasie, gdyż pierwsze efekty mogą pojawić się dopiero po 30 latach. Pierwsze wyniki doświadczeń z

plantacjami nasiennymi dębu nie były zbyt zachęcające ze względu na rzadkie obrodzenie nasion i to z niewielkiej liczby klonów (KLEINSCHMIDT i in. 1975; KLEINSCHMIDT 1986).

### 7.1.2. KARIOTYP

W zasadzie wszystkie gatunki dębów mają tę samą liczbę chromosomów,  $2n = 24$ , dlatego nie ma z tego tytułu żadnych problemów przy hybrydyzacji (DARLINGTON i WYLIE 1955). Jest tylko jeden gatunek o 48 chromosomach (diploidalny), *Quercus paludosa*, nie wymieniany w kontekście hybrydyzacji.

Chromosomy dębów są bardzo krótkie, od 0,5 do  $2,0\mu$ . U drzew o cechach mieszańcowych HØEG (1929) stwierdził obecność uniwalentów w czasie anafazy przy podziale redukcyjnym. W moich własnych (niepublikowanych) badaniach nie potwierdziłem tego (GIERTYCH 1958), stwierdziłem natomiast spore różnice w terminach mejozy w ramach jednego kwiatostanu męskiego. Proces ten rozpoczyna się na wierzchołku kwiatostanu i na jego zewnętrznej stronie w stosunku do pozycji kwiatostanu w pąku. W ramach jednego woreczka pyłkowego mejoza odbywa się równocześnie.

Koło Woroneża znaleziono dwa bardzo duże drzewa *Quercus robur*, które funkcjonalnie są triploidami, choć mają też komórki aneuploidalne, więc właściwie są mixoploidami (BUTORINA 1993). U prawie wszystkich gametofitów męskich występowały poważne zakłócenia w podziale redukcyjnym; takich samych należy się spodziewać w gametofitach żeńskich. U potomstwa tych drzew występuje wiele anomalii. Ponieważ u diploidalnych dębów zdarza się występowanie diploidalnych pyłków, te triploidalne drzewa mogły powstać w wyniku zapylenia haploidalnej komórki jajowej diploidalnym pyłkiem.

JOHNSON (1946) przetestował 75 000 osobników *Q. robur* i stwierdził triploidalność u 0,41%.

U dębów chloroplastowe i mitochondrialne DNA dziedziczone jest od matek (DUMOLIN i in. 1995), co wykorzystuje się w analizie zmienności geograficznej dębów.

### 7.1.3. MUTAGENEZA

Po traktowaniu żołędzi *Quercus robur* promieniami gamma (5000–6000 r) i dwumetylosiarczanem (0,01–0,03%) uzyskano owocowanie siewek już w 5. roku. Działanie  $(Me)_2SO_4$  było skuteczniejsze niż promieniowanie. Siewki z tych na-

sion miały różne anomalie. Uzyskano formy płaczące, piramidalne, sztandarowe, miskowe, płozące, karłowate, krzaczaste i szybko rosnące. Pojawiły się również anomalie w kształcie liści i aberracje chromosomowe (SHCHEPOTEV i SUMSKAYA 1977, 1978).

FUNK (1938) badał potomstwo z wolnego zapylenia drzewa o białych blaszkach liściowych i tylko nerwach zielonych (*Q. robur*, f. *albi-viridinervis*). Uzyskał on 71% siewek o liściach normalnych, które były po dwóch latach dwukrotnie wyższe od pozostałych 29% w, różnym stopniu anormalnych. Siewek o liściach analogicznych jak liście matki było 2%, z białymi plamkami 1%, z białymi plamami 5%, pół na pół zielone i białe 13%, białe z zielonymi plamami 4,5% oraz wyłącznie białe 3,5%. Wskazuje to albo na różny stopień zawirusowania, albo na mutację kontrolowaną przez szereg genów.

## 7.1.4. KRZYŻOWANIE

### 7.1.4.1. Mieszańce naturalne

W literaturze botanicznej wielokrotnie podawane są informacje o osobnikach mających pośrednie cechy między *Q. robur* i *Q. petraea*. Występują one pod różnymi nazwami (*Q. brevipens* HEUFF., *Q. scatoi* BORB., *Q. erioneurea* BORB., *Q. feketei* SIMK., *Q. hungarica* KIT., *Q. hybrida* BECHST., *Q. intermedia* VOENN., *Q. jahnii* SIMK., *Q. superlata* BORB.) obecnie ujednoliconymi pod nazwą *Q. × rosacea* BECHST. (JOVANOVIĆ i TUCOVIĆ 1975; VIDAKOVIĆ 1996) (patrz także rozdz. 2).

W populacjach naturalnych mieszańce między *Q. robur* i *Q. petraea* są często odnotowywane (JOHNSON 1939; GATHY 1969; COUSENS 1963; MÁTYÁS 1971; MIHAILESCU i CIOBANU 1990; STANESCU i SOFLETEA 1992; MULLER i SCHNECK 1997), w niektórych populacjach do 42% (na podstawie indeksów mieszańcowości – BELOUS i BOBOSHKO 1974), na dużych obszarach odnotowywano nawet całe roje mieszańcowe (BELOUS 1972, 1989; BELOUS i BOBOSHKO 1974, KISLING 1980), i introgresję (MALCOLM 1963/64; OLSSON 1975a, b, c; RUSHTON 1978; IETSWAART i FEIJ 1989), szczególnie silną w kierunku *Q. petraea* (AAS 1993). Jednak oceny częstotliwości mieszańcowych kojarzeń są raczej niskie, rzędu 1–2% (STAF i TEERINK 1936; DENGLER 1941; HADFIELD 1960; GATHY 1969; GARDINER 1970; AAS 1993). Dla drzewostanów gatunkowo mieszanych RUSHTON (1993) zestawiał podany w literaturze szacunkowy udział procentowy form pośrednich w dwu wersjach, „prawdziwie pośrednich” i „pośrednich”. W pierwszej kategorii podawane są wartości od 2% do 29% – średnio 12,5%;

w drugiej od 10% do 50% – średnio 27,8%. Druga kategoria obejmuje introgresanty, czyli formy z dominacją jednego gatunku, ale i pewnym udziałem drugiego, zwykle pochodzące z krzyżowania wstecznego mieszańców z którąś z form rodzicielskich. Na podstawie analizy wieloczynnikowej cech morfologicznych AAS (1993) twierdzi, że introgresja jest silniejsza w kierunku *Q. petraea*, natomiast BACILIERI in. (1993), kierując się analizą cech molekularnych, są przeciwnego zdania.

Istnieją pewne różnice w preferencjach siedliskowych dla *Q. robur* i *Q. petraea*. RUSHTON (1978) ocenia, że częstotliwość występowania mieszańców i introgresantów jest większa na siedliskach o przejściowym charakterze. Niekiedy odnotowywano, że naturalne mieszańce *Q. robur* z *Q. petraea* charakteryzowały się heterozją, były większych rozmiarów niż obie formy rodzicielskie (BELOUS 1989; BELOUS i BOBOSHKO 1974). Jednak niektórzy badacze twierdzą, że efekt heterozji nie wstępuje u naturalnych mieszańców powstałych ze skrzyżowania dębu szypułkowego i bezszypułkowego (KRAHL-URBAN 1959).

Z drugiej strony warto odnotować, że morfologia liści może mylić (STAF i TERINK 1936). Nawet na jednym egzemplarzu bywają spore różnice w kształcie liści sugerujące, że niektóre z nich są mieszańcowego pochodzenia (DENGLER 1941). AAS (1993) twierdzi, że nie ma cech dyskryminujących, ale łączna analiza wielu cech pozwala odróżnić te gatunki i ukazać formy pośrednie, których jest zaledwie 3%. Analiza DNA, za pomocą markerów RAPD, wykazała, że drzewa w drzewostanie *Q. robur*, oceniane jako formy mieszańcowe z *Q. petraea* na podstawie morfologii liści, wcale nie były mieszańcami (BATIC i in. 1994).

Wyniki badań molekularnych nie są jednoznaczne. SAMUEL (1999), stosując tę samą technikę markerów RAPD, wśród 147 fragmentów PCR znalazł 11 specyficznie związanych z jednym lub drugim gatunkiem. Natomiast u osobników morfologicznie zaliczonych do mieszańców stwierdził różne kombinacje tych gatunkowo specyficznych fragmentów, czyli potwierdzenie ich mieszańcowości.

Niektórzy uważają, że ze względu na częstotliwość występowania mieszańców tych dwóch gatunków należałoby traktować je łącznie jako jeden gatunek (OLSSON 1975a; KLEINSCHMIT i in. 1995), inni sprzeciwiają się jednak takim poglądom (RUSHTON 1978). Trudności z uzyskaniem kontrolowanych mieszańców mogłyby sugerować, że również naturalne mieszańce powinny być rzadkością. RUSHTON (1977) sugeruje, że duża liczba naturalnych mieszańców i introgresantów może wynikać z ich właściwości heterozyjnych i w rezultacie częstszego pozostawiania w długowiekowych drzewostanach, niżby to wynikało z częstotliwości ich powstawania. Liczne badania naturalnych populacji o mieszańcowym charakterze doprowadziły RUSHTONA (1993) do przekonania, że trudności z kontrolowanym krzyżowaniem nie uprawniają do kwestionowania mieszańcowe-

go pochodzenia znajdujących osobników o pośrednich cechach. Na podstawie mojej nie publikowanej pracy dyplomowej (GIERTYCH 1958), w lasach okolic Oksfordu można było znaleźć drzewa o prawie wszystkich (12 na 16) możliwych kombinacjach czterech cech liści zwykle traktowanych jako różnicujące *Q. robur* i *Q. petraea* nerwy do wrębów, uszkowanie podstawy, obecność gwiaździstego owłosienia przy nerwach, kształt blaszek liściowych (GIERTYCH 1958, niepubl.). Świadczy to o obustronnej introgresji. W moim przekonaniu kontrolowane krzyżowanie może być trudne z powodu braku odpowiedniego pyłku na znamieniu, co może powodować jego zamieranie. W warunkach naturalnych, gdy na znamię pada pyłek dwóch lub więcej gatunków, może być ono podtrzymywane przy życiu przez pyłek właściwego gatunku, a do komórki jajowej ma szansę dotrzeć jako pierwsza łagiewka pyłku obcego.

SHUTILOV (1968) udokumentował w dwóch drzewostanach w Gruzji słabą introgresję między *Q. robur* i *Q. hartwissiana*. BROWICZ (1982) ocenia, że *Q. hartwissiana* jest morfologicznie pośredni między *Q. robur* i *Q. petraea*. Naturalnego mieszańca *Q. robur* × *Q. pedunculiflora* wielokrotnie odnotowywano w literaturze botanicznej południowej Europy i Azji Mniejszej (LĂZĂRESCU i in. 1954; LUPE 1954; JOVANOVIĆ i TUCOVIĆ 1975). Niektóre z tych mieszańców uzyskiwały nazwy gatunkowe, na przykład *Q. virgiliiana* TEN. Jak sądzi MENITSKY (1971) *Q. pedunculiflora* KOCH. powstał jako mieszaniec *Q. pubescens* × *Q. robur* ssp. *robur*, czyli jego mieszańce z *Q. robur* byłyby introgresantami *Q. pubescens* do populacji *Q. robur*. Mieszańce *Q. pubescens* × *Q. robur* były znajdowane na Węgrzech i znane są pod nazwą *Q. × sublanuginosa* BORB. (MÁTYÁS 1971). Introgresję między tymi gatunkami udokumentował SHUTILOV (1968) dla czterech badanych populacji, gdzie gatunki te współżyją, w tym w jednym przypadku bardzo wyraźną. Opisuje je też KISSLING (1980) dla Jury Szwajcarskiej.

Podobnie rzecz się ma z niekiedy uważanymi za odrębne gatunki *Q. dalechampii* TEN. i *Q. polycarpa* ACHUR. Uznane zostały (GEORGESCU i CIOBANU 1965) na podstawie ich występowania jedynie w strefie nakładania się zasięgów *Q. petraea* i *Q. pubescens* za naturalne mieszańce między tymi gatunkami. Stąd też obserwowane na Węgrzech mieszańce *Q. dalechampii* i *Q. polycarpa* z *Q. robur* i *Q. petraea* (MÁTYÁS 1971) należy uznać za introgresanty *Q. pubescens* do *Q. robur* za pośrednictwem *Q. petraea* lub odwrotnie. BROWICZ (1982) zalicza *Q. dalechampii* i *Q. polycarpa* do synonimów *Q. petraea*.

MÁTYÁS (1971) sugeruje, że występują mieszańce *Q. robur* i *Q. petraea* z *Q. frainetto* TEN. Również BROWICZ (1982) pisze o mieszańcach *Q. frainetto* z *Q. petraea*.



*Q. × turneri* var. *pseudoturneri* uważany jest za naturalnego mieszańca *Q. ilex* z *Q. robur* (KOVALOVSKY 1978/79). Mieszaniec ten, podobnie jak *Q. ilex × Q. petraea*, odnotowany został przez REHDERA (1927). Tego ostatniego opisuje też WETZEL (1929). Na Węgrzech odnotowano mieszańce *Q. robur* i *Q. petraea* z *Q. virgiliana* (MÁTYÁS 1971).

U REHDERA (1927) znajdujemy też informację o naturalnym mieszańcu *Q. montana × Q. robur*. Naturalność tego mieszańca jest względna, ponieważ do jego powstania pośrednio przyczynił się człowiek, sprowadzając z Ameryki *Q. montana*.

#### 7.1.4.2. Kontrolowane krzyżowanie

Kontrolowane zapylanie dębów jest technicznie bardzo trudne od strony organizacyjnej, stąd też uzyskuje się tą drogą niewielki procent mieszańców, nawet w kojarzeniach wewnątrzgatunkowych. Problem jest jeszcze większy, gdy mamy do czynienia z osobnikami o różnej fenologii. JOVANOVIĆ i in (1973) kojarzyli różne odmiany *Q. robur*, uzyskując w miarę pozytywne wyniki przy kojarzeniach wewnątrzodmiano-

Tabela 3.  
Kojarzenia między odmianami *Quercus robur* (za JOVANOVIĆ i in. 1973)

Kojarzenie		Procent udanych zapyteń dających nasiona
var. <i>praecox</i>	var. <i>praecox</i>	12,0
var. <i>tardiflora</i>	var. <i>tardiflora</i>	7,2
var. <i>praecox</i>	var. <i>pendula</i>	7,0
var. <i>tardiflora</i>	var. <i>praecox</i>	1,4
var. <i>tardiflora</i>	var. <i>pyramidalis</i>	5,4
var. <i>tardiflora</i>	var. <i>pinatifida</i>	0,0
var. <i>tardiflora</i>	var. <i>montana</i>	0,0
var. <i>pyramidalis</i>	var. <i>praecox</i>	0,3
var. <i>pyramidalis</i>	var. <i>pendula</i>	0,5
var. <i>montana</i>	var. <i>praecox</i>	0,6
var. <i>montana</i>	var. <i>tardiflora</i>	0,0
var. <i>montana</i>	var. <i>pyramidalis</i>	0,4
var. <i>montana</i>	var. <i>pendula</i>	0,4

Tabela 4.  
Uzyskiwanie nasion przy kontrolowanych zapyleniach *Quercus robur* i *Quercus petraea*  
(procent zapylnych kwiatów dających nasiona)

Samozapylenie		Krzyżowanie wewnątrzgatunkowe		Krzyżowanie międzygatunkowe		Źródło
<i>Q. robur</i> × <i>Q. robur</i>	<i>Q. petraea</i> × <i>Q. petraea</i>	<i>Q. robur</i> × <i>Q. robur</i>	<i>Q. petraea</i> × <i>Q. petraea</i>	<i>Q. robur</i> × <i>Q. petraea</i>	<i>Q. petraea</i> × <i>Q. robur</i>	
Ogółem						
0,8	1,7	4,4	35,646	4,1	0,6	DENGLER 1941
w 1936 roku						
				15,0	6,0	
19,3	40,2	51,4	43,60,56	R		USHTON 1977
0,0	0,0	23,0	10,0	8,0	0,1	AAS 1991
1,9	0,6	12,6	17,6	11,5	1,8	STEINHOFF 1993
1,3	0,0	11,3	5,8	5,3	0,8	STEINHOFF 1998
2,0	1,0	17,0	18,0	6,5	2,0	SCHÜTE 1995

wych, ale bardzo skromne na poziomie międzyodmianowym. Nie podejmowali prób zapylenia odmiany wczesnej pyłkiem odmiany późnej (tab. 3).

Porównanie niektórych rezultatów kojarzeń wewnątrz- i międzygatunkowych dla *Q. robur* i *Q. petraea* przedstawia tabela 4. Udatność kojarzeń międzygatunkowych i samozapylenia rozpatrywać należy na tle udatności wewnątrzgatunkowej, która świadczy o skuteczności danego badacza oraz zależy od roku, w którym przeprowadzone było krzyżowanie. STEINHOFF (1993) podaje dla wewnątrzgatunkowych kojarzeń w 1989 roku udatność dla *Q. robur* i *Q. petraea* odpowiednio 12,6% i 17,6%, a dla międzygatunkowych *Q. robur* × *Q. petraea* i odwrotnie – 11,5% i 1,8%. Po kilkuletnich doświadczeniach (STEINHOFF 1998) obniżył je odpowiednio do 11,3% i 5,8%, oraz 5,3% i 0,8%. Dużo większa udatność krzyżówki *Q. robur* × *Q. petraea* niż odwrotnej wydaje się być normą. RUSHTON (1977) uzyskał najlepsze wyniki w kojarzeniach wewnątrzgatunkowych, odpowiednio 51,4% i 43,6%, a dla krzyżówki *Q. robur* × *Q. petraea* tylko 0,56%. Jednak wysoka udatność samozapylenia w jego pracach (w stosunku do innych) budzi wątpliwości, co do skuteczności zastosowanych metod izolacji. W sumie powiedzieć trzeba, że

wyniki są bardzo skromne i tylko w niektórych latach pozytywne (DENGLER 1941), maksymalnie 15% dla krzyżówki *Q. robur* x *Q. petraea* i 6% dla krzyżówki odwrotnej. Po 60 latach mieszańce DENGLERA nadal żyją (ENDTMANN 1994).

W zdolności do kojarzeń międzygatunkowych występują duże różnice osobnicze. Osobniki łatwe do kojarzenia wewnątrzgatunkowego dają się skuteczniej zapłodnić pyłkiem obcym (STEINHOFF 1993). Z siedmiu matek *Q. robur* zapyłanych pyłkiem *Q. petraea* zaledwie dwie dawały liczne mieszańce, a pozostałe pięć nie dawało ich wcale lub prawie wcale (AAS 1991).

Nasiona pochodzące z kontrolowanych krzyżówek *Q. robur* pyłkiem *Q. petraea*, które uzyskał AAS (1991), nie różniły się wyglądem ani kiełkowaniem od normalnych nasion *Q. robur*. Natomiast RUSHTON (1977) twierdzi, że żołądźce mieszańcowe są łatwe do odróżnienia na podstawie kształtu, koloru i paskowania – na ogół są mniejsze, pośrednie w cechach i bardziej zróżnicowane. Według SCHÜTE (1995) wzrost mieszańców w warunkach szkółki jest pośredni między gatunkami rodzicielskimi.

Z przedstawionego zestawienia (tab. 4) i powyższego omówienia można wnioskować, że obserwowane mieszańce naturalne powstały głównie w wyniku zapylenia kwiatów żeńskich *Q. robur* pyłkiem *Q. petraea* (AAS 1991).

Wszystkie znane w literaturze udane kojarzenia międzygatunkowe zostały zestawione w tabeli 5.

PYATNITSKIĀ (1952) donosi, że uzyskiwał 14-procentową udatność przy kontrolowanym zapyłaniu kwiatów *Q. macranthera* pyłkiem *Q. robur*. Mieszaniec ten dobrze rośnie na Ukrainie. Jego potomstwo z wolnego zapylenia odnośnie do cech liści, pędów i kory było bliższe *Q. macranthera* niż *Q. robur* (KHMALADZE 1980b); to samo dotyczy intensywności wzrostu oraz kseromorfizmu (KHMALADZE 1980a). Wspomniane mieszańce wykazywały jedynie większą odporność na *Sphaerotheca lanestris* niż *Q. macranthera* (KHMALADZE 1980b).

Po kontrolowanym krzyżowaniu *Q. alba* pyłkiem *Q. robur* (SCHREINER i DUFFIELD 1942) zaobserwowano zjawisko metaksenii, czyli wpływu pyłku na cechy owocu – w tym przypadku na kolor żołądźci. Tę samą krzyżówkę przeprowadzili JOVANOVIĆ i in. (1973), uzyskując 1,1% mieszańców, natomiast JOVANOVIĆ i TUCOVIĆ (1975) nie wymieniają jej, czyli zapewne uzyskane mieszańce nie żyły długo. Odwrotna krzyżówka, była mniej skuteczna (0,4%), ale otrzymane mieszańce żyły dłużej; wspomniana jest w obu publikacjach. TUCOVIĆ (1994) zwraca uwagę na te krzyżówki, ale w kontekście zjawiska niekompatybilności międzygatunkowej, również na drodze zamierania powstałych mieszańców.

JOVANOVIĆ i in. (1973) uzyskali też mieszańce z krzyżówki *Q. robur* × *Q. pubescens* (1,6%). Jak wspomniano wyżej, *Q. pedunculiflora* uważany jest za mie-

Tabela 5.

Mieszzańce *Quercus robur* i *Quercus petraea* z innymi gatunkami dębów

<i>Quercus robur</i> jako matka	<i>Quercus robur</i> jako ojciec	Źródło
<i>Q. petraea</i>	<i>Q. petraea</i>	DENGLER 1941; RUSHTON 1977; AAS 1991;
	<i>Q. macranthera</i>	PYATNITSKIÍ 1939, 1941, 1961; KHAMALADZE 1980b
<i>Q. macrocarpa</i>	<i>Q. macrocarpa</i>	KOLESNIKOV 1933; GEGELSKIÍ 1979; CULLY 2000
<i>Q. borealis maxina</i> , <i>Q. macranthera</i> , <i>Q. macrocarpa</i> , <i>Q. alba</i>		PYATNITSKIÍ 1939, 1954;
<i>Q. stellata</i>	<i>Q. alba</i> , <i>Q. macranthera</i>	LÁZÁRESCU i in. 1954
	<i>Q. alba</i>	SCHREINER i DUFFIELD 1942
	<i>Q. conferta</i> , <i>Q. pontica</i> , <i>Q. lanuginosa</i>	RICHENS 1945
<i>Q. pubescens</i> , <i>Q. pedunculiflora</i> , <i>Q. alba</i>	<i>Q. pedunculiflora</i> , <i>Q. alba</i>	JOVANOVIĆ i in. 1973
<b><i>Quercus robur fastigiata</i></b> jako matka		
<i>Q. bicolor</i>		CULLY 2000
<b><i>Quercus petraea</i></b> jako matka	<b><i>Quercus petraea</i></b> jako ojciec	
<i>Q. robur</i>	<i>Q. robur</i>	DENGLER 1941; AAS 1991; RICHENS 1945;
<b><i>Quercus petraea</i> subsp. <i>iberica</i></b> jako matka		
<i>Q. hartwissiana</i> , <i>Q. ilex</i> , <i>Q. lanuginosa</i>		GEGELSKIÍ 1979
	Krzyżowania nieudane	
<i>Q. robur</i> × <i>Q. petraea</i> ; <i>Q. borealis maxina</i> × <i>Q. robur</i>		PYATNITSKIÍ 1939

szańca powstałego w wyniku takiej właśnie krzyżówki. Kontrolowana krzyżówka wsteczna (JOVANOVIĆ i in. 1973), czyli *Q. pedunculiflora* × *Q. robur*, dała sporo potomstwa (30,7%), ale krzyżówka odwrotna zaledwie 0,9%. Można więc uznać, że postulowana z badań populacyjnych introgresja *Q. pubescens* do *Q. robur*, o

czym była mowa wyżej, znajduje potwierdzenie w badaniach nad kontrolowanymi krzyżowaniami.

W katalogach odmian hodowlanych (kultivarów) można też znaleźć informacje o mieszańcach *Q. robur* × *Q. macrocarpa* (CULLY 2000), *Q. macrocarpa* × *Q. robur* (GEGEL'SKIÍ 1979), *Q. robur fastigiata* × *Q. bicolor* (CULLY 2000), *Q. petraea* susp. *iberica* × *Q. hartwissiana* (GEGEL'SKIÍ 1979).

Raport o drzewach liściastych testowanych w Nowej Zelandii wymienia mieszańce *Q. petraea* × *Q. robur* i *Q. canarensis* × *Q. robur* (LEDGARD i GILLER 1998). Brak informacji, czy chodzi o mieszańce sztuczne, czy powstałe spontanicznie.

U niektórych mieszańców obserwuje się heterozję wzrostu (PYATNITSKIÍ 1946). Lepiej rosną od rodziców mieszańce *Q. macrocarpa* × *Q. robur* (KOLESNIKOV 1933 za RICHENS 1945), *Q. robur* × *Q. borealis maxima* (PYATNITSKIÍ 1939), *Q. macranthera* × *Q. robur* (PYATNITSKIÍ 1941) i *Q. robur* × *Q. pedunculiflora* (LUPE 1954). Mieszańce *Q. macrocarpa* × *Q. robur* czy *Q. petraea iberica* × *Q. hartwissiana* mają też większą odporność na *Sphaerotheca lanestrís* niż formy rodzicielskie (GEGEL'SKIÍ 1979).

Analizując różne krzyżówki, TUCOVIĆ (1994) ocenia, że kompatybilność międzygatunkowa jest tym większa, im bliższe genetycznie są dane gatunki. Również nie jest obojętne, który gatunek jest matką, a który ojcem, gdyż obserwuje się duże różnice w udatności kojarzeń między kombinacjami odwrotnymi.

### 7.1.5. SAMOZAPYLENIE

WETTSTEIN (1935) uważa, że *Quercus robur*, a przypuszczalnie i *Q. petraea*, są zdolne do samozapłodnienia. RUSHTON (1977) uzyskał udane samozapylenie u 19,3% kwiatów *Q. robur* i 40,2% kwiatów *Q. petraea*, a więc niewiele niższe niż dla kojarzeń wewnątrzgatunkowych (odpowiednio 51,4% i 43,6%, tab. 4). AAS (1991) uważa jednak kontrolowane samozapylenie u obu gatunków za bardzo trudne i w rezultacie traktuje je jako samosterylne. Zestawienie w tabeli 4. raczej wskazuje na dużą samosterylność, dlatego wynik RUSHTONA (1977) można uznać za nietypowy, dotyczący wyjątkowego drzewa czy roku, lub pomyłkę wynikającą z niedokładności przy izolacji kwiatów żeńskich.

Kielkowanie pyłku na znamionach kwiatów tego samego drzewa jest słabsze niż na znamionach innych drzew, dlatego barierą dla samozapłodnienia mogą już być trudności z kielkowaniem na swoim znamieniu (PYATNITSKIÍ 1947, 1954).

Badania molekularne potwierdzają rzadkość samozapłodnienia i ukazują dominujący, allogamiczny sposób rozmnażania rzędu 96% dla obu gatunków (BA-

CILIERI i in. 1993). W drzewostanie, w którym na powierzchni 5,76ha rosło 296 dorosłych drzew, 65% potomstwa drzew *Q. robur* i 69% potomstwa drzew *Q. petraea* otrzymało pyłek spoza drzewostanu (STREIF i in. 1999), tak więc nawet zapylanie przez sąsiadów nie jest zjawiskiem dominującym.

### 7.1.6. ZMIENNOŚĆ PROWENIENCYJNA

Badania proveniencyjne nad dębem w większości przypadków obejmują jedynie populację jednego kraju. W kilku przypadkach istnieje niewielka współpraca międzynarodowa, ale tak naprawdę międzynarodowe doświadczenie założono dopiero w roku 1989 dla dębu bezszypułkowego (w ramach IUFRO – Międzynarodowej Unii Leśnych Placówek Badawczych). Założenie doświadczenia IUFRO planowano już w 1941 r. (IUFRO Commission 1941).

Dla potrzeb niniejszego opracowania dokonano zestawienia wszystkich doświadczeń proveniencyjnych z udziałem *Q. robur* i *Q. petraea* (tab. 5). Jak widać, często na tej samej powierzchni znajdują się zarówno populacje *Q. robur*, jak i *Q. petraea*. Ostatnie wyniki przyrostowe z tych powierzchni doświadczalnych, na których występują więcej niż dwie proveniencje, zebrano w tabeli zbiorczej (tu nie prezentowanej). Zawiera ona zestawienie wszystkich dostępnych w literaturze wyników z badań proveniencyjnych nad dębem szypułkowym i bezszypułkowym. Nie można jednak wykluczyć, że istnieją jeszcze publikacje, do których nie zdołano dotrzeć, ale zamiarem autora było dokonanie kompletnego przeglądu dostępnych badań. Dla zapewnienia kompletności danych w tabeli 5 wymienionych jest kilka powierzchni doświadczalnych, o których powstaniu jest informacja w literaturze, niekiedy z jakimiś obserwacjami, ale bez danych pomiarowych, stąd też nie trafiły do omawianej tabeli zbiorczej.

Cechą charakterystyczną dokonanego przeglądu jest znikoma liczba doświadczeń, które uwzględniają ten sam zbiór żołądździ na kilku powierzchniach doświadczalnych. W rezultacie omawiana tabela jest ogromna, ma 39 955 klatek (655 proveniencji  $\times$  61 lokalizacji), ale w większości pustych. Najczęściej na danej powierzchni doświadczalnej znajdują się jedynie populacje rodzime lub z niewielką liczbą populacji z innych krajów. Ostatnie dostępne dane pomiarowe dotyczące cech wzrostowych, niezależnie od wieku i jednostek (wysokość, pierśnica, powierzchnia przekroju, miąższość), zostały przekształcone w odchylenia od średniej lokalizacyjnej w jednostkach odchylenia standardowego. Sumując uzyskane wartości dla każdej proveniencji poprzez różne lokalizacje (jeżeli było co sumować) i dzieląc przez liczbę odczytów dla danej proveniencji (najczęściej jest tylko jedna wartość – z jednej lokalizacji), uzyskujemy średnią wartość tego

Tabela 6.  
Doświadczenia proweniencyjne z *Quercus robur* i *Quercus petraea* (symbole literowe oznaczają kraje wg międzynarodowych znaków rejestracyjnych)

Miejsce założenia	Proweniencje <i>Q. robur</i>	Proweniencje <i>Q. petraea</i>	Rok założenia	Rok ostatniego pomiaru	Źródło
Münden D	D53; PL1; CZ1; H1; YU1	D8	1877	1879	KIENITZ 1879
Bregentved DK	DK3; NL1		1888	1931	OPPERMANN 1932
Ravnholt DK	DK3; D1		1897	1931	OPPERMANN 1932
Steinbachtal, Wierwald A	F1; S2; D2; PL1; SK1; CZ5; RO3; SLO1; HR3; BiH1; YU1		1905	1921	CIESLAR 1923
Sorø, Sjælland DK	RUS1; DK4; D1; NL1; UA1; SK1; H1; SLO1; YU1		1909–1912	1913	HAUCH 1914–1928
Sofia	BG2		1911	1946D	AKOV 1950
Tula, Zaseki	RUS3		1912	1949	DAKOV 1950
Winznau CH	CH3	CH61922	1948	B	URGER 1949
Schalunen CH	CH3	CH2	19261947	B	URGER 1949
Rostov RUS	RUS4		1937	1975	SHUTYAEV i TERTYAN 1980
Rostov RUS	BY1; UA1; RUS7		1939	1989	KULYGIN i in. 1991
Corcelles CH	CH6; YU1	CH2; H1	1934	1949	BURGER 1949
Ermatingen CH	CH3; YU1	CH1; H1	1934	1949	BURGER 1949

Miejsce założenia	Prowienicje <i>Q. robur</i>	Prowienicje <i>Q. petraea</i>	Rok założenia	Rok ostatniego pomiaru	Źródło
Suhr CH	CH1; YU1	CH1	1934	1949	BURGER 1949
Neskuchansk UA	BY1; UA13; RUS2		1931	1971	PATLAI i in. 1975
Lyudzhansk UA	BY1; RUS17		1940	1971	PATLAI i in. 1975
Bramwald D	D52	D115; A2	1950	1989	KLEINSCHMIT i SVOLBA 1996
Bramwald D	D17; A1	D22	1950	1956K	RAHL-URBAN 1957
Syke D	D5	D5	1950	1956K	RAHL-URBAN 1957
Grafraath D	D5	D5	1950	1956K	RAHL-URBAN 1957
Shipov, Voronezh. RUS	RUS13; UA1; BY1		1952	1986S	HUTYAEV 1998
Krasnodarsk. Ar- mawirsk RUS	RUS12; UA4; BY1		1952	1986S	HUTYAEV 1998
Kursk RUS	BY1; MD1; UA6 RUS12		1954-8	1982	SHUTYAEV i PO- ZDOROVKINA 1983
Bărăgan RO	RO7		5	1956196	ĂZĂRESCU i in. 1967
Sătu Mare	RO5		1958	1967	LĂZĂRESCU i in. 1967
Mihăești RO		RO4	1958	1965	LĂZĂRESCU i in. 1967



Noroieni RO	RO5	1958	1968	LĂZĂRESCU i in. 1972
Satu Mare RO	RO5	1958	1965	LĂZĂRESCUU i in. 1967
Mihăești RO	RO5	1958	1967	LĂZĂRESCU i in. 1967
Zürich CH	CH2; F1; NL3; B1; D2; YU8	1959		LEIBUNDGUT 1969
Sadova RO	RO2	1959	1965	LĂZĂRESCU i in. 1967
Mihăești RO	RO3	1959	1965	LĂZĂRESCU i in. 1967
Satu Mare RO	RO2	1959	1965	LĂZĂRESCU i in. 1967
Bărăgan RO	RO2	1959	1965	LĂZĂRESCU i in. 1967
Mihăești RO	RO2	1960	1965	LĂZĂRESCU i in. 1967
Sadova RO	RO4	1961	1965	LĂZĂRESCU i in. 1967
Vinnitsa UA	EW1; LV1; LT1; BY3; MD1; UA21; RUS15	1963	1976	PATLAÍ i BOÍKO 1978
Byala Slatina BG	UA1; H1; BG3	1967	1980	KOSTOV 1983
Wschodnia Dania	NL4; DK4	1967	1990	JENSEN 1993
Kórník PL	PL7	1968	2001	FOBER i ROŻKOW- SKI 2001

Miejsce założenia	Prowienicje <i>Q. robur</i>	Prowienicje <i>Q. petraea</i>	Rok założenia	Rok ostatniego pomiaru	Źródło
Puszcza Nie- potomicka	PL14	PL1	1976R		ACHWAŁ 1982
Bacau RO I		RO12	1978	1981	NIȚU i RAȚIU 1987
Bacau RO II		RO12	1978	1981	NIȚU i RAȚIU 1987
Bacau RO III		RO9	1979	1982	NIȚU i RAȚIU 1987
Larserbos NL	NL23	NL1	1980	1995	JENSEN i in. 1997
Liebenburg D		F11; D61983	1992	K	LEINSCHMIT i SVOLBA 1996
Medingen D		F11; D61983	1992	K	LEINSCHMIT i SVOLBA 1996
Oerrel D		F11; D61983	1992	K	LEINSCHMIT i SVOLBA 1996
Rotenburg D		F11; D61983	1992	K	LEINSCHMIT i SVOLBA 1996
Osterholz-Scharm- beck D		F11; D61983	1992	K	LEINSCHMIT i SVOLBA 1996
Syke D		F11; D61983	1992	K	LEINSCHMIT i SVOLBA 1996
Ahlhorn D		F11; D61983	1992	K	LEINSCHMIT i SVOLBA 1996
Hasbruch D		F11; D61983	1992	K	LEINSCHMIT i SVOLBA 1996
Grünenplan D		F11; D61983	1992	K	LEINSCHMIT i SVOLBA 1996

Schöningen D	F11; D61983	1992	K	LEINSCHMIT i SVOLBA 1996
Taczanów PL	PL361985	1989	B	ARZDAJN 1993
Slavir HR	HR161988	2000	G	RAČAN i PERIĆ 2001
Gajno HR	HR161988	2000	G	RAČAN i PERIĆ 2001
Sumy UA	BY1; UA5	1988	1991	PATLAJ i GAJDA 1992
Kórnik PL		1988	2000	FOBER 2000
Saarburg D	NLAMD261990	1996		AURER i in. 2000
Wittlich D	NLAMD261990	1996		AURER i in. 2000
Neupfalz D	NLAMD261990	1996		AURER i in. 2000
Eppebrunn D		F4; B1; GB3; DK2; B2; D4; PL1; TR1	1998	MAURER i in. 2000
Knesebeck D		F4; B1; GB3; DK2; A3; D17; PL1;	1990	
Walkenried D		F3; GB3; N1; DK2; D4; PL1; TR1	1990	KLEINSCHMIT 1998
Schleswig D	GB3; D2	F4; GB3; DK2; D3	1990	KLEINSCHMIT 1998
Hajderovac, HR	HR5	F7; GB1; D3	1991	STEINHOFF 1999
Choczewo PL	F1; PL2	1995	1998	ZELIC i BENCIC 1999
GB		1996/1999	F	OBER 1999
		F1; GB4; N1; DK1; S2; D4; SK1		WORRELL 1992

odchylenia dla danej proveniencji. Dokonano też obliczenia wartości średnich dla pewnych obszarów, łącząc różne proveniencje. W Niemczech obliczenia wykonywano dla landów, a w Polsce dla jednostek wynikających z podziału geobotanicznego Polski (SZAFER i PAWŁOWSKI, za Małą Encyklopedią Leśną 1980). Na terenie byłego ZSRR wykorzystano podział zaproponowany przez VERESINA (1963). Na Słowacji wykorzystano podział na kompleksy leśne zastosowany w pracy ŠIMIÁKA (1994). W Rumunii podzielono kraj na dwie części, na północ i na południe od Karpat (w Karpatach dęb nie występuje). Francję podzielono na trzy obszary (NW, NE i S), ale tylko dla dębu bezszypułkowego, dla którego jest nieco więcej danych. W pozostałych krajach nie wydzielono żadnych obszarów ze względu na niewielką liczbę testowanych populacji.

Średnie dane dla obszarów zostały przedstawione w postaci ideogramów naniesionych na mapę dla *Q. robur* (ryc. 1) i *Q. petraea* (ryc. 3). Średnie dotyczące bardziej szczegółowych wydzieleń w ramach Polski przedstawiono dla *Q. robur* (ryc. 2) i *Q. petraea* (ryc. 3). Ze względu na to, że nie można było ustawić wszystkich wyników we właściwej lokalizacji, pochodzące z tego samego kompleksu leśnego są ustawione szeregowo, a środek szeregu oznacza właściwy punkt lokalizacji. Dla *Q. petraea* populacji Syców mamy wyniki z trzech lokalizacji dla tej samej populacji (tego samego zbioru żołądździ) – jest to jedyna polska populacja dębu, dla której są wyniki z kilku miejsc.

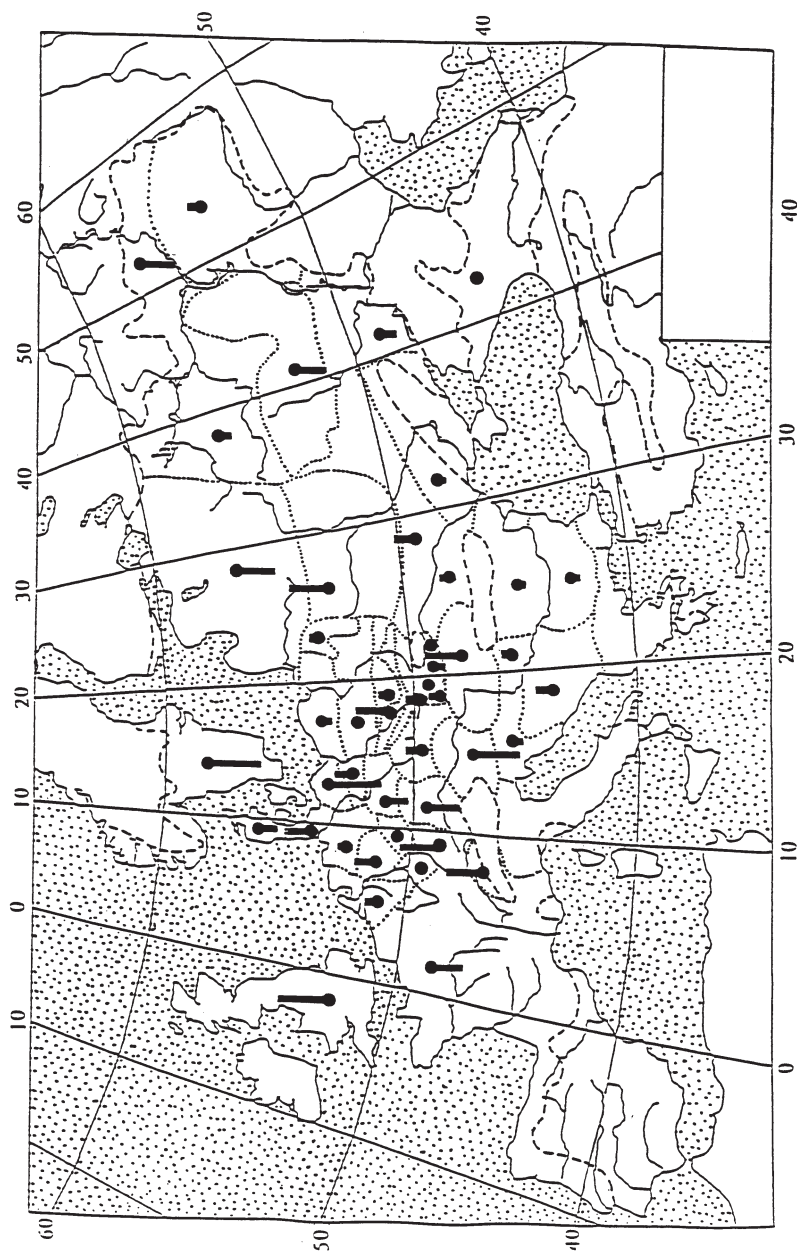
Podsumowanie wyników doświadczeń proveniencyjnych zostało wykonane oddzielnie dla *Q. robur* i *Q. petraea*, choć najczęściej dane pochodzą z tych samych powierzchni doświadczalnych.

#### 7.1.6.1. *Q. robur*

##### PRZYROST

Pomiary cech wzrostowych młodych siewek nie mają większego znaczenia, ponieważ na ich wyniki wpływają różnice w masie żołądździ. Dopiero po 9–10 latach zaczynają się pojawiać korelacje wysokości młodych osobników z wysokością drzew w wieku lat 40 (KLEINSCHMIT i SVOLBA 1996). ZACHAR (1953), w oparciu o doświadczenia własne w Czechach oraz dane literaturowe twierdzi, że wielkość żołądździ z tego samego drzewa ma związek z wielkością przyrostów w pierwszym roku, ale zależność ta nie dotyczy już różnic proveniencyjnych. Z drugiej strony DAVYDOVA (1977) uważa, że szybki wzrost w ciągu pierwszych 2–5 lat jest nadal utrzymywany po 17 latach, zatem możliwa jest wczesna selekcja.

W Danii holenderskie populacje *Q. robur* na ogół rosną lepiej niż populacje duńskie (BANG 1968).

Ryc. 1. Wartość przyrostowa *Quercus robur* z różnych regionów Europy

Naniesienie tych danych zbiorczych na mapę Europy (ryc. 1) i Polski (ryc. 2) ukazuje charakter zmienności proveniencyjnej dębu szypułkowego i prowadzi do następujących wniosków:

1) Dąb z północnego krańca zasięgu przyrasta słabo.

2) Dęby populacji południowych, bałkańskich, z południowej Ukrainy i Rosji mają na ogół przyrosty średnie.

3) Dęby populacji austriackich, niemieckich (bawarskie) i francuskich rosną słabo.

4) Do najlepiej rosnących należą dęby z populacji brytyjskich, szwajcarskich, południowych obrzeży Morza Północnego, ze środkowych Niemiec, z południowej Polski, czeskich, zachodnio-słowackich, węgierskich, białoruskich i północno-ukraińskich.

5) W Polsce dobre dęby występują zarówno na środkowym wybrzeżu, jak i w Puszczy Kozienickiej. Te z środkowo-zachodniej Polski, z nad Zalewu Wiślanego, z okolic Warszawy rosną słabo, a z południa kraju dają wyniki średnie. Szczegółowa analiza (ryc. 2) populacji z Dolnego Śląska wykazuje, że wynik zbiorczy może być częściowo artefaktem spowodowanym jednym szczególnie ekstremalnym (w tym wypadku dobrym) wynikiem. Ogólnie populacje z tego terenu są powyżej średniej, ale nie aż tak zdecydowanie, jakby się mogło wydawać na podstawie ryc. 1. W strefie od Durowa po Górę Śląską wyniki są bardzo zróżnicowane. Na samej Płycie Krotoszyńskiej, skąd do doświadczeń trafiło aż 7 zbiorów nasion, wyniki wahają się od +1,07 do -1,55 odchyłeń standardowych (ryc. 2). Niestety, każdy z tych siedmiu wyników dotyczy innego zbioru żółędzi i innej lokalizacji doświadczenia. Zmusza to do wielkiej ostrożności w formułowaniu wniosków. Danych jest ciągle za mało.

#### PROSTOŚĆ PNI

W 40-letnim doświadczeniu KRAHL-URBANA w Bramwald, obejmującym 52 niemieckie populacje, zaledwie kilka z nich można uznać za wyróżniające się prostością pni (Harsfeld, Gifhorn, Ütze, Haste, Rotenburg, Danndorf) (KLEIN-SCHMIT i SVOLBA 1996). W szkółce w Bramwald, 3–4-letnie siewki tureckie



Ryc. 2. Wartość przyrostowa polskich proveniencji *Quercus robur*

miały 100% dwójek, chorwackie 77–78%, z Istrii 39%, a austriacka 48% (KRAHL-URBAN 1959).

Na Ukrainie, przy porównaniu 20 populacji z europejskiej części byłego ZSRR, zaobserwowano dodatnią korelację między prostością pnia z tempem wzrostu (PATLAÍ i BOÍKO 1977).

Wśród populacji holenderskich prostocień pnia i niski poziom pojawiania się pędów przybyszowych na pniach są skorelowane ze wzrostem 17-letnich drzew o różnym pochodzeniu, stąd też równoczesna selekcja na te cechy jest możliwa (JENSEN i in. 1997). W Polsce natomiast w 28-letnim doświadczeniu prostocień pnia nie jest skorelowana z cechami przyrostowymi. Najbardziej proste pnie mają dęby z Białowieży, a najlepiej rosną drzewa populacji z zachodniej Polski (FOBER 1998).

Koło Sofii lokalna populacja dębu szypułkowego miała w wieku 35 lat bardzo proste pnie, a pochodząca ze wschodniej Bułgarii bardzo krzywe (DAKOV 1950).

W Bośni, w szkółce koło Sarajewa, dęby podgatunku górskiego *Q. robur* subsp. *montana* miały o wiele gorsze parametry wzrostowe i jakości strzałki niż dęby nizinne (JOVANČEVIĆ 1968).

W doświadczeniu CIESLARA (za KALELA 1937/38) założonym w Wienerwald (Austria) prostocień pnia silnie różnicuje populacje, ale nie ma związku z klimatem terenu pochodzenia. Ponieważ w tym doświadczeniu populacje to głównie zbiory z pojedynczych drzew, duże zróżnicowanie w prostoci pnia jest niewątpliwie odzwierciedleniem cech osobniczych drzew matecznych, a nie ich pochodzenia. Podobnie w doświadczeniu duńskim (HAUCH 1914–28) zróżnicowanie proveniencyjne prostoci pnia trudno tłumaczyć klimatem terenu pochodzenia. BURGER (1949) uważa, że jakość pnia jest w dużym stopniu dziedziczna.

#### PĘDZENIE WIOSENNE I USZKODZENIA PRZYMROZKOWE

Pędzenie wiosenne populacji pochodzących z terenów cieplejszych (CIESLAR 1923, za KALELA 1937/38, HAUCH 1914–28) i suchszych (OPPERMANN 1932) jest wcześniejsze. W Szwajcarii bałkańska populacja pędziła wcześniej niż lokalne (BURGER 1949). Danych tych nie potwierdza 40-letnie doświadczenie niemieckie. Zdarza się nawet, że populacje z tego samego regionu różnią się znacznie pod względem fenologii. Populacje o prostych i najbardziej krzywych pniach pędzą na ogół późną wiosną (KLEINSCHMIT i SVOLBA 1996). Wśród chorwackich proveniencji występuje zróżnicowanie w rozpoczęciu pędzenia wiosennego, ale nie jest ono skorelowane ani z kontynentalizmem, ani z wysokością nad poziomem morza (GRAČAN i in. 1995). Koło Sofii 35-letnie dęby szypułkowe lokalnej populacji pędziły na wiosnę o dwa tygodnie później niż pochodzące ze wschod-

niej Bułgarii, w wyniku czego były mniej uszkodzane przez późne przymrozki (DAKOV 1950). Wcześniej pędzące drzewa na 16-letniej plantacji rosły lepiej niż pędzące późno (KOSTOV 1983).

Dęby populacji z cieplejszego klimatu ruszają wczesną wiosną i są najbardziej wrażliwe na uszkodzenia spowodowane późnymi przymrozkami, natomiast szwedzkie i bawarskie są najodporniejsze (CIESLAR 1923, za KALELA 1937/38). Podobne wyniki obserwacji uzyskał HAUCH (1914–28) w doświadczeniu założonym w Danii (Sorø, Sjælland) w latach 1909–1911, obejmującym 12 populacji od Holandii po Połtawę i od Istrii po Kołomyję. Późny przymrozek w 1913 roku uszkodził tam dęby pochodzące z południowych i kontynentalnych terenów, natomiast dęby holenderskie, duńskie i z Hanoweru nie ucierpiały.

W szkółce Nadleśnictwa Bramwald dęby trzech populacji angielskich były bardziej uszkodzone przez późny przymrozek (80–99%) niż pięć populacji skandynawskich (53–84%) (KRAHL-URBAN 1959). W trzech doświadczeniach na terenie Nadrenii-Palatynatu (MAURER i in. 2000) najodporniejsze były dęby z zachodniej Dolnej Saksonii. Uszkodzenia drzew populacji holenderskich były na ogół mniejsze niż przeciętnie w doświadczeniach. To samo dotyczy najbliższych Holandii populacji z Westfalii, ale pozostałe, także ze Szlezwika-Holsztynu, na ogół miały więcej uszkodzeń. Najbardziej wrażliwe były drzewa populacji lokalnej z południowego Palatynatu. Również mocno uszkodzone były populacje bawarskie.

KOSTOV (1981) sugeruje, na podstawie obserwacji w Bułgarii, że termin pędzenia jest coraz późniejszy proporcjonalnie do średniej rocznej temperatury terenu pochodzenia do 7°C, a powyżej tej średniej maleje, stąd też najkorzystniejsze dla terenu badań (Byala Slatina) są populacje z obszarów o średniej rocznej temperaturze w zakresie 7–8°C. W świetle powyższych danych sugerowanie słoweńskiego pochodzenia zaobserwowanej w Nadrenii-Westfalii populacji, której drzewa pędziły dużo później niż lokalne, unikając w ten sposób późnych przymrozków, miały proste pnie o dużej miąższości (HESMER 1955) jest chyba błędne.

#### PĘDZENIE ŚWIĘTOJAŃSKIE

Im cieplejszy jest teren, z którego dana populacja pochodzi, tym więcej obserwuje się drzew z pędzeniem świętojańskim, (CIESLAR 1923, za KALELA 1937/38; HAUCH 1914–28; PATLAŃ i BOŃKO 1977; SHKUTKO i ANTANYUK 1989). Na Ukrainie (k. Winnicy) w doświadczeniu proveniencyjnym zauważono, że u niektórych drzew pojawia się jeszcze trzeci etap wzrostu na wysokość, na przełomie sierpnia i września, z hodowlanego punktu widzenia niekorzystny, bo niezdrew-



niałe pędy są uszkodzane przez wczesne przymrozki. Zróżnicowanie proveniencyjne w tym względzie nie ma charakteru geograficznego (PATLAÍ i BOÍKO 1977).

#### ZAKAŃCZANIE WZROSTU

Pąki u dębów rosnących w Danii wydają się tym wcześniej osiągać dojrzałość, im z bardziej chłodnego, kontynentalnego i suchego klimatu dana populacja pochodzi (HAUCH 1914–28). Zawiązywanie pąków w Niemczech różnicuje proveniencje, ale są ogromne różnice między sąsiednimi populacjami i różnice kolejności w poszczególnych latach, trudno więc o generalizacje geograficzne. Ogólnie, drzewa populacji austriackich i z południowo-zachodnich Niemiec zawiązują pąki wcześniej (KLEINSCHMIT i SVOLBA 1996). Na ogół drzewa później kończące wzrost są wyższe w wieku lat 40, choć niekoniecznie proste (KLEINSCHMIT i SVOLBA 1996).

Zmienność proveniencyjną jesienno przebarwiania się liści obserwował już w 1879 roku KIENITZ (za KALELA 1937/38) na 57 populacjach rosnących w szkółce w Münden koło Hanoweru. Stwierdził on u jednorocznych siewek, że liście populacji z północnych Niemiec wcześniej (już 12 października) przebarwiały się niż w siewek czeskich (Frauenberg), polskich (Galicja) czy węgierskich (Monkàs, Theissgebiet), a siewki ze środkowej Słowenii były zielone do końca listopada. W Austrii CIESLAR (1923, za KALELA 1937/38) stwierdził, że im chłodniejszy lub bardziej kontynentalny teren pochodzenia populacji, tym wcześniejsze jest przebarwianie jesienne liści. W rezultacie czas ulistnienia jest dłuższy u drzew populacji z terenów ciepłych czy nadmorskich. Podobne wyniki uzyskał w Danii OPPERMANN (1932). Natomiast w Szwajcarii odwrotnie, drzewa populacji bałkańskich traciły liście wcześniej niż lokalne (BURGER 1949). W szkółce w Bramwald KRAHL-URBAN (1959) stwierdził 20 października przebarwienie u 69–76% siewek z populacji skandynawskich, a tylko u 32–61% siewek z populacji angielskich.

Zimowe utrzymywanie suchych liści na drzewach jest zróżnicowane genetycznie. Na powierzchni doświadczalnej w Kursku wykazano, że w populacjach z centralnych części zasięgu więcej drzew zachowywało liście zimą niż w populacjach z bardziej północnych, południowych czy wschodnich terenów. Zaznaczył się silny wpływ położenia geograficznego. Szczególnie populacje ze wschodniego krańca zasięgu miały bardzo mało drzew z zimowym listowiem (KRASNITSKIÍ 1968).

#### ODPORNOŚĆ NA CZYNNIKI BIOTYCZNE

Dęby późno pędzące w Nadrenii-Westfalii uniknęły porażenia przez zwójkę zielonczkę (*Tortrix viridiana*), ale we Francji są podatne na jesienne przymrozki i mączniaka (HESMER 1955).

Porażenie mączniakiem (*Microsphaera quercina*) jest tym silniejsze, im większa skłonność do pędzenia świętojańskiego, a ta jest większa u populacji z cieplejszych terenów (CIESLAR 1923, za KALELA 1937/38). Do podobnego wniosku prowadzą wyniki uzyskane w Danii (HAUCH 1914–28; OPPERMANN 1932). W Szwajcarii drzewa populacji bałkańskiej bardziej ucierpiały niż lokalne, co ma związek z wcześniejszym pędzeniem (BURGER 1949). LEIBUNDGUT (1969), pisząc o podatności siewek i 9-letnich drzewek hodowanych pod Zurychem na *Microsphaera alphitoides* twierdzi, że jest ona mniejsza u populacji zachodnich – im bardziej na wschód, tym podatność siewek na porażenie mączniakiem jest większa.

W 35-letnim doświadczeniu założonym w Armavir k. Krasnodaru (północny Kaukaz), obejmującym populację dębu z europejskiej części byłego ZSRR, zamieranie drzew było najsilniejsze u populacji środkowego Powołża (Rjazań, Saratów, Orenburg, Wołgograd), a najtrwalsze okazały się populacje z pobliskich terenów (Krasnodar, Rostów) i z Brześcia (SHUTYAEV 1991). Obserwacje dotyczyły porażenia naczyń grzybami rodzaju *Ceratocystis* (głównie *C. kubanicum*), czarną nekrozą pni, powodowaną przez grzyba *Diatrype stigma*, oraz rakiem wywoływanym przez bakterie z rodzaju *Erwinia* (głównie *E. multivora* i *E. lignifilla*) (patrz także podrozdz. 8.2), ale ocena zamierania była zbiorcza. Biorąc pod uwagę również cechy wzrostowe, autor zaleca dla północnego Kaukazu populacje z Charkowa, Winnicy, Pińska, Briańska i lokalną z okolic Maikopu.

Koło Kurska, na terenie lasostepu, na 6-letniej uprawie pączki wierzchołkowe dębów lokalnych i populacji mohylewskiej zostały w znacznym stopniu uszkodzone w wyniku oddziaływania różnych czynników, wskutek czego pęd wierzchołkowy zastępowany był często bocznym. Drzewa z populacji tulskiej, a szczególnie krasnodarskiej i baszkirskiej były znacznie mniej podatne na uszkodzenia (SHUTYAEV 1969).

#### CECHY DREWNA

Podczas testowania w okolicy Woroneża okazało się, że potomstwo drzew pochodzenia górskiego ma gęstsze i silniejsze drewno niż potomstwo drzew z niżu (LUK'YANETS 1977). Na starych doświadczeniach proveniencyjnych z lat 1931 i 1940 koło Sumy na Ukrainie stwierdzono zróżnicowanie gęstości drewna mającej wraz z szerokością geograficzną miejsca pochodzenia (PATLAÍ 1982).

## INNE CECHY

Owłosienie dolnej strony liści, obserwowane na powierzchni doświadczalnej koło Kurska, ukazuje gradient od nagich form z zachodu i południa (Białoruś, Ukraina, Kaukaz) po owłosione z północy i wschodu (SHUTYAEV 1987).

Badania nad transpiracją 6-letnich drzewek populacji dębu koło Kurska, na terenie lasostepu, wykazały, że w stosunku do populacji lokalnej, północne mają wyższą transpirację a południowe niższą. Podobnie drzewka z populacji zachodniej odznaczają się wyższą transpiracją, a ze wschodniej niższą. Poziom transpiracji nie ma związku ze wzrostem drzew (SHUTYAEV 1964b).

Badania nad fotosyntezą i wzrostem siewek prowadzone w Bułgarii wykazały związek tych dwóch cech. Drzewka populacji północnych (z Rosji, Polski i Niemiec) miały słabszą fotosyntezę i wzrost niż z populacji bałkańskich, a szczególnie rumuńskich (Maramuresz). Na tej podstawie autorzy (NAÍBENOVA i KOSTOV 1979) sugerują, że optimum dla dębu szypułkowego jest średnia roczna temperatura nie 6,5°C a 8°C.

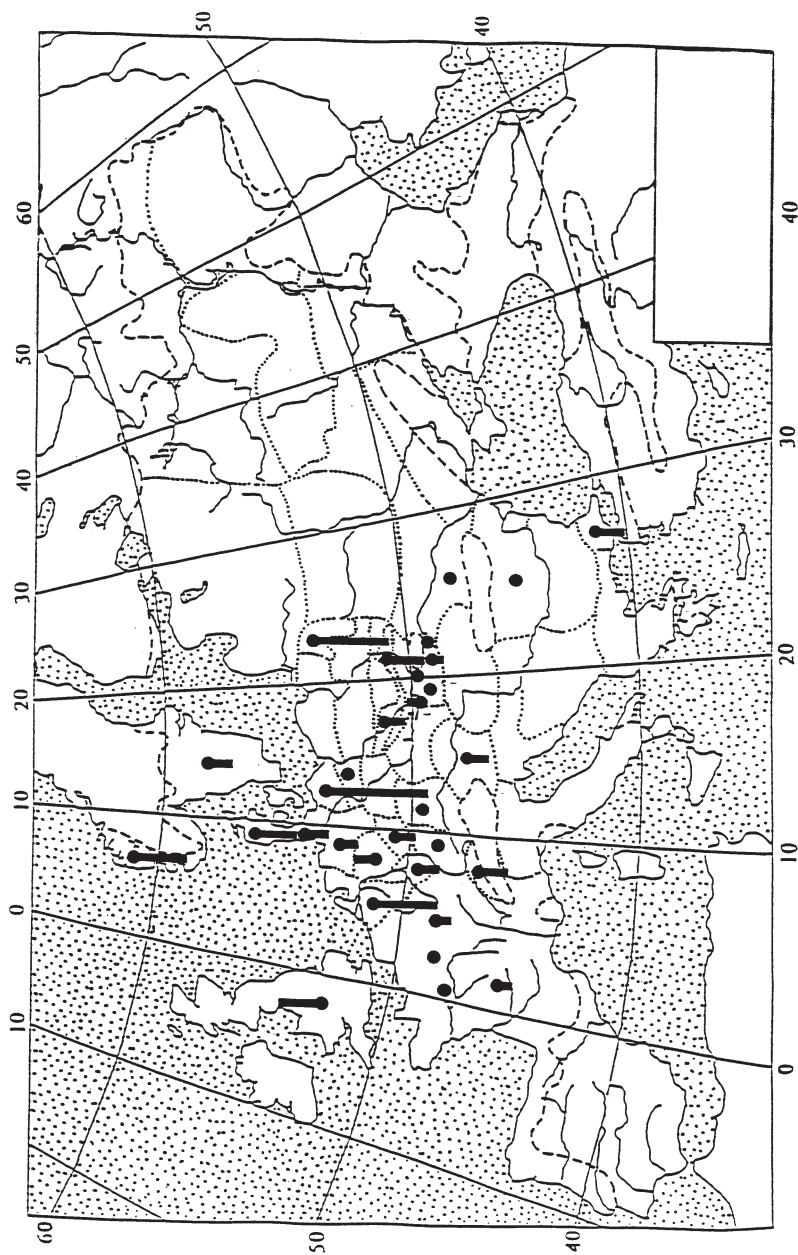
Zawartość chlorofilu w liściach dębu różnych proveniencji analizowana na powierzchni w centralnej europejskiej części Rosji (Kursku) była wyższa dla populacji północnej (Tuła), a niższa dla populacji południowej (Krasnodar), natomiast populacje wschodnia (Baszkiria) i zachodnia (Mohylew) nie różniły się wiele od lokalnej (SHUTYAEV 1964a).

7.1.6.2. *Quercus petraea*

## PRZYROST

W doświadczeniu międzynarodowym IUFRO z dębem bezszypułkowym wielkość rocznych siewek była skorelowana z masą żołędzi, ale w drugim roku ta korelacja już znikła (FOBER 1994). Zbiórcze dane przyrostowe opracowano w ten sam sposób jak dla *Q. robur* dla całego zasięgu (ryc. 3) i dla Polski (ryc. 4). Wnioski:

- 1) Wyniki przyrostu *Q. petraea* są dużo słabsze niż *Q. robur*.
- 2) Zdecydowanie dobre populacje pochodzą jedynie z Anglii i Nadrenii-Westfalii.
- 3) W okolicy równoleżników 48–49°, od Francji poprzez południowe Niemcy po Słowację i Rumunię, biegnie pas nieco lepszych populacji o średnich wynikach wzrostowych. Biorąc pod uwagę fakt, że najczęściej w doświadczeniach łączono oba gatunki dębu, a *Q. petraea*, przynajmniej w młodszym wieku, rośnie wolniej niż *Q. robur*, wyniki średnie dla omawianego



Ryc. 3. Wartość przyrostowa *Quercus petraea* z różnych regionów Europy

regionu uznać można za dobre w ramach porównań dla tego tylko gatunku.

- 4) Tylko trzy polskie populacje *Q. petraea* trafiły do doświadczeń proveniencyjnych. Rosną one słabo, a białowieska populacja bardzo słabo.
- 5) Populacja Syców, jedyna testowana równocześnie w trzech miejscach, posiada trzy ideogramy, z czego bardzo słaby wzrost zanotowano w północnych Niemczech, a średni w Nadrenii i Kórniku.
- 6) W ramach byłego ZSRR nie ma danych o *Q. petraea*, ale prawdopodobnie po prostu nie wyróżniano tam tego gatunku w doświadczeniach proveniencyjnych i dane przedstawione dla *Q. robur* mogą niekiedy dotyczyć też *Q. petraea* lub populacji mieszanych.



Ryc. 4. Wartość przyrostowa polskich proveniencji *Quercus petraea*

## PROSTOŚĆ PNI

W 40-letnim doświadczeniu KRAHL-URBANA w Bramwald, obejmującym 63 niemieckie i 2 austriackie populacje, zaledwie kilka można uznać za wyróżniające się prostością pni (Rohrbrunn, Johanniskreutz, Lüß, Gifhorn, Drehna). Są to populacje od dawna znane z wysokiej jakości i ceny drewna dębowego. Tak więc fenotypowy opis drzewostanów matecznych znajduje odzwierciedlenie w jakości potomstwa (KLEINSCHMIT i SVOLBA 1996).

Na 3–4-letnich siewkach w szkółce Bramwald KRAHL-URBAN (1959) zauważył dwójki w wszystkich siewkach z populacji tureckiej, u 67% z populacji niemieckiej i u 59% z populacji austriackiej.

Na dwóch 8-letnich powierzchniach proveniencyjnych z dębem bezszypułkowym, które założył SOEREN MADSEN w północnych Niemczech (jedna nizinna Knesebeck, a druga górską Walkenried) stwierdzono (KLEINSCHMIT 1998), że najprostsze drzewa pochodzą z Lüß (Niemcy), Soegne (Norwegia) i Dean Blackney (Anglia), a najbardziej krzywe z Rantzau (Niemcy), Berce (Francja), Bolu (Turcja) i Sycowa. Wpływu położenia geograficznego raczej nie widać, choć autor sugeruje, że północne mogą być bardziej proste. Na powierzchni w Eppenbrunn (południowy Palatynat), obejmującej niektóre te same populacje, w wieku lat 8

drzewa były na ogół krzywe (średnio 4 w skali od 1 proste, do 5 bardzo krzywe), a zmienność stopnia krzywizny była niewielka – od 3,6u populacji Göhrde z Dolnej Saksonii do 4,5 u populacji Klostermarienburg z Austrii. Jednak te dane ekstremalne słabo wpisują się w ogólny trend, gdyż drzewa populacji z północnych Niemiec są bardziej krzywe niż z południowych. Drzewa populacji angielskich są najprostsze, francuskich średnie, a austriackie bardziej krzywe. Jednak wpływ szerokości geograficznej jest raczej niewidoczny (MAURER i in. 2000).

W doświadczeniu założonym na 9 powierzchniach w Niemczech, obejmującym 11 francuskich i 6niemieckich populacji dębu bezszypułkowego, te z Francji miały na ogół niższe oceny formy pnia. Najlepszą formę pnia i najlepszy przyrost w wieku lat 10 miały drzewa populacji z plantacji nasiennej (KLEINSCHMIT i SVOLBA 1996; KLEINSCHMIT 1998).

W Szkocji drzewa populacji niemieckich miały bardziej krzywe pnie, a ze wschodniej Słowacji bardziej proste, natomiast populacje lokalne, skandynawskie i francuskie – pośrednie (WORRELL 1992).

#### PĘDZENIE WIOSENNE I USZKODZENIA PRZYMROZKOWE

Jak wykazuje 40-letnie doświadczenie niemieckie, zróżnicowanie fenologiczne jest duże, ale bez wyraźnego rozkładu geograficznego. Nawet drzewa populacji z tego samego regionu znacznie się różnią terminem pędzenia wiosennego, co może mieć związek z lokalnymi warunkami ekologicznymi. Drzewa populacji o dobrym kształcie pnia na ogół późno pędzą na wiosnę, ale drzewa najbardziej krzywych populacji także pędzą późno (KLEINSCHMIT i SVOLBA 1996). Podobnie w międzynarodowym doświadczeniu IUFRO, obejmującym populacje z 9 krajów, na powierzchni w Kórniku (FOBER 1994), zarówno najwcześniej, jak i najpóźniej pędzące pochodziły z Francji (różnica 22 dni). W doświadczeniu szkockim (DEANS i HARVEY 1995), obejmującym 6 populacji (z Anglii, Austrii, Danii, Francji, Niemiec i Polski), stwierdzono, że pędzenie wiosenne 4-letnich siewek jest skorelowane z wysokością nad poziomem morza (z wyżej położonych stanowisk pędzą wcześniej) i szerokością geograficzną (południowe pędzą wcześniej). We Francji drzewa populacji północnych i nadmorskich oraz z Anglii i Irlandii pędziły później w porównaniu z drzewami z południowej Francji i z Niemiec, dzięki czemu były uszkodzane w mniejszym stopniu przez późne przymrozki (DUCOUSSO i in. 1996). Zróżnicowanie geograficzne pędzenia wiosennego u siewek dębu bezszypułkowego zaobserwowali też STEPHAN i in. (1996) w warunkach szkółki, szklarni i namiotów koło Hamburga. Do wcześniej pędzących należały drzewka populacji południowo-wschodnich (Turcja, Węgry, Austria) i francuskich, natomiast brytyjskie, belgijskie i niemieckie pędziły później.

W szkółce Bramwald (Niemcy) siewki angielskie, francuskie i skandynawskie nie różniły się stopniem przemarzania na wiosnę (KRAHL-URBAN 1959). Natomiast koło Edynburga ustalono (DEANS i HARVEY 1996) metodą konduktometryczną, że odporność na mrozy 4- i 5-letnich siewek jest silnie związana z fenologią. Siewki wcześniej ruszające na wiosnę wcześniej tracą odporność na późne przymrozki.

W Rosji wyraźnie odróżniane są wcześniej i późno pędzące osobniki jako nie nakładające się na siebie części każdej populacji dębowej. Skłonność ta jest dziedziczna, co widać przy badaniu potomstwa. Długie zimowe utrzymywanie suchych liści na drzewach zdecydowanie częściej występuje u rodów późno pędzących na wiosnę (SHUTYAEV 1986).

#### PĘDZENIE ŚWIĘTOJAŃSKIE

Skłonność do pędzenia letniego (świętojańskiego), i to często w kilku nawrotach, zaobserwowano na siewkach pod Hamburgiem u populacji francuskich i belgijskich, ale dużo rzadziej u duńskich, niemieckich, polskich i tureckich (STEPHAN i in 1996).

#### ZAKAŃCZANIE WZROSTU

W doświadczeniu w Bramwald obserwowano 63 populacje niemieckie i dwie austriackie. Drzewa populacji austriackich (Wienerwald) i pochodzących z południowo-zachodnich Niemiec zawiązywały pąki jesienne wcześniej od pozostałych (KLEINSCHMIT i SVOLBA 1996). Koło Edynburga ustalono (DEANS i HARVEY 1996) metodą konduktometryczną, że jesienią siewki, które wcześniej kończą wzrost, wcześniej uodparniają się na wczesne przymrozki. Polskie, niemieckie i duńskie populacje były bardziej mrozoodporne niż austriackie, angielskie czy francuskie. Te ostatnie były najbardziej podatne na uszkodzenia mrozowe, szczególnie jesienne. W środku zimy różnic konduktometrycznych nie było.

W szkółce Bramwald siewki populacji szwedzkiej wcześniej przebarwiały liście niż siewki w populacji francuskiej i angielskiej (KRAHL-URBAN 1959). Podobnie w Szkocji siewki populacji francuskiej najpóźniej zawiązywały pąki jesienią i najpóźniej przebarwiały liście, w porównaniu z populacją austriacką, niemiecką, duńską, angielską i polską (DEANS i HARVEY 1995). Ten sam materiał testowany pod Hamburgiem wykazywał podobne zróżnicowanie geograficzne (STEPHAN i in. 1996).

## ODPORNOŚĆ NA CZYNNIKI BIOTYCZNE

LEIBUNDGUT (1969), pisząc o podatności siewek i 9-letnich drzewek hodowanych pod Zurychem na *Microsphaera alphitoides*, twierdzi, że jest ona mniejsza u populacji zachodnich, a wzrasta u bardziej wschodnich.

7.1.6.3. Porównanie *Q. robur* i *Q. petraea*

W Niemczech różnice we wzroście 3-letnich siewek *Q. robur* i *Q. petraea* odzwierciedlały różnice w masie żołędzi (KLEINSCHMIT 1998). W Holandii, w wieku 17 lat, drzewa *Q. robur* były wyższe i grubsze niż drzewa *Q. petraea* (JENSEN i in 1997). W Szwajcarii dąb szypułkowy rósł szybciej niż bezszypułkowy we wcześniejszych latach, ale w wieku około lat 20–30 ich potencjał wzrostowy się wyrównywał (BURGER 1949). W Niemczech w wieku lat 40 nie było różnic między gatunkami w wysokości drzew (KLEINSCHMIT i SVOLBA 1996). W Polsce w wieku 28 lat drzewa populacji dębu szypułkowego miały większe rozmiary niż drzewa dębu bezszypułkowego (FOBER 1998).

Reasumując można stwierdzić, że informacje o zmienności proveniencyjnej obu gatunków dębów w zakresie cech wzrostowych są jeszcze bardzo fragmentaryczne i trudno formułować daleko idące uogólnienia. Główną przyczyną takiego stanu rzeczy są problemy z utrzymaniem żywotności nasion. Z reguły nie udawało się założyć z tego samego zbioru żołędzi kilku powierzchni doświadczalnych. Stąd też prawie każdy wynik dotyczy jednego zbioru testowanego na jednej powierzchni. Natomiast w ramach kolejnych zbiorów z danego regionu, niestety testowanych w różnych warunkach, wynika, że zróżnicowanie lokalne jest duże (ryc. 2). Generalnie, przynajmniej w młodym wieku, *Q. petraea* rośnie wolniej niż *Q. robur*, co ukazuje porównanie ryciny 1 z 3.

W Holandii drzewa *Q. robur* miały prostsze pnie niż *Q. petraea* (JENSEN i in 1997). Podobny wynik uzyskał STEINHOFF (1999) na 9-letnim materiale pochodzącym z Anglii, Francji i Niemiec.

W Szwajcarii *Q. petraea* pędził wcześniej niż *Q. robur* tej samej proveniencji i przez to był bardziej podatny na późne przymroski (BURGER 1949). Natomiast KRAHL-URBAN (1955) zauważył, że na ogół *Q. petraea* jest odporniejszy na zimowe mrozy. W szkółce Bramwald silne mrozy zimowe wyeliminowały dęba szypułkowego pochodzącego z Francji, Anglii, Szwecji i Szwajcarii, natomiast o wiele lepiej przeżyły populacje *Q. petraea* ze Szwecji i Anglii oraz trzy duńskie (KRAHL-URBAN 1955). Jednak porównanie średnich dla wielu proveniencji (w Niemczech) nie wykazuje różnic między tymi gatunkami (KLEINSCHMIT i SVOLBA 1996, KLEINSCHMIT 1998).



W Holandii było więcej pędów przybyszowych na pniach *Q. robur* niż na pniach *Q. petraea* (JENSEN i in 1997). Również w Szwajcarii u *Q. robur*, obserwowano więcej pędów świętojańskich niż u *Q. petraea* (BURGER 1949).

W Niemczech dąb bezszypułkowy szybciej zawiązuje pączki jesienne niż szypułkowy (KLEINSCHMIT 1998). W Szwajcarii dąb bezszypułkowy szybciej traci liście jesienią niż szypułkowy i w rezultacie jest w mniejszym stopniu narażony na uszkodzenia z powodu wczesnych śniegów (BURGER 1949).

W Holandii *Q. petraea* jest bardziej odporny na uszkodzenia przez owady niż *Q. robur* (STAF i TEERINK 1937). W Szwajcarii, w porównaniu gatunkowym, *Q. robur*, który ma więcej pędów świętojańskich niż *Q. petraea*, obserwowano większą podatność w młodym wieku na rdzę (BURGER 1949). Potwierdza to LEIBUNDGUT (1969), pisząc o porażeniu przez mączniaka (*Microspheera alphitoides*) siewek i 9-letnich drzewek hodowanych pod Zurychem. Jego zdaniem drzewka *Q. robur* są bardziej podatne na porażenie niż *Q. petraea*. Natomiast w Niemczech (Bramwald i Syke) uzyskano we wrzeźniu odwrotny wynik – *Q. petraea* miał więcej młodych pędów z pędzenia świętojańskiego, które były szczególnie często atakowane (RACK 1957).

Producenci win zwracają uwagę na jakość drewna dębowego na beczki, w których wino ma dojrzewać. W regionie Bordeaux używa się dębu z Limousine (głównie *Q. robur*) oraz ze środkowej Francji (głównie *Q. petraea*). Ten pierwszy ma 10% tanin w suchej masie drewna, a przyrosty duże, co daje mniej aromatyczny smak wina, bardziej goryczkowy i ostry. Natomiast ten drugi ma 6% tanin w drewnie a przyrosty małe, co daje smak bardziej intesywny, stonowany i miły (PONTALIER 1991). Analiza substancji fenolowych w drewnie dębowym wykazała spore różnice między gatunkami (MOSEDALE i SAVILL 1996). *Q. petraea* miał niższy poziom tych substancji, ale za to więcej laktonów niż *Q. robur*. Różnice te były mniejsze u drzew z drzewostanów gatunkowo mieszanych niż przy porównaniach proweniencyjnych, natomiast nie zaobserwowano różnic między wczesno i późno pędzącymi drzewami. Poziom substancji fenolowych, szczególnie elegantyn oraz laktonów, wpływa na smak trunków przechowywanych w beczkach dębowych.

### 7.1.7. ZMIENNOŚĆ RODOWA

Doświadczenia rodowe pozwalają ustalić stopień dziedziczenia poszczególnych cech. Zestawienie wszystkich opublikowanych danych o odziedziczalności cech u dębów (tab. 7) ukazuje, że do dziedziczonych w dużym stopniu należą: termin pędzenia wiosennego, przeżycie, cechy wzrostowe, prostosc pni, gęstość

Tabela 7.  
 Odziedziczalność cech dębów:  $h^2_G$  = odziedziczalność ogólna (sensu lato),  $h^2_f$  = odziedziczalność rodowa,  $h^2_i$  = odziedziczalność in-  
 dywidualna,  $r = Q. robur$ ,  $p = Q. petraea$ ,  $r+p = Q. robur$  i  $Q. petraea$

Cecha	Gatunek	Wiek	Odziedziczalność			Źródło
			$h^2_G$	$h^2_f$	$h^2_i$	
Przeżywalność	r	7	0,94			OLIVIERI i ZILIOITTO 1987
Wysokość	r	23	0,87			JENSEN 1993
	r+p	17	0,65	0,34		JENSEN i in. 1997
	r	5	0,48	0,66	0,35	FOBER 1999
	r	9		0,83		VIĐAKOVIĆ i in. 2000
	r	23	0,61			JENSEN 1993
Piersńnica	r+p	17	0,44	0,07		JENSEN i in. 1997
Miaższość/drzewo	r	23	0,72			JENSEN 1993
Zapas na 1 ha	r	23	0,77			JENSEN 1993
Przyrost (hxd)	r	2-3	0,02-0,06D			AVYDOVA 1977
	r	60,07-0,12			D	AVYDOVA 1977
Średnia grubość pędów bocznych	r	17	0,50-0,56D			AVYDOVA 1977
	r	4	0,58	0,50	0,19	FOBER 1999
	r	23	0,95			JENSEN 1993
Prostość pni	r		Wysoka			IRGENS-MOLLER 1955
Rozwidlenia pnia	r+p	17	0,73	0,59		JENSEN i in. 1997
Utrzymanie osi pnia	r	23	0,23			JENSEN 1993
Kąt osadzenia gałęzi	r	23	0,83			JENSEN 1993
	r	23	0,54			JENSEN 1993

Obfitość pędów przybyszowych	r	23	0,78		JENSEN 1993
	r+p			0,38	SAVILL i KANOWSKI 1993
	r+p	17	0,20	0,38	JENSEN i in. 1997
Obfitość pędów odrosłowych	p	1	0,13		NEPVEU 1982
Długość pędu odrosłowego	p	1	0,58		NEPVEU 1982
Średnica najdłuższego pędu odrosłowego	p	1	0,66		NEPVEU 1982
Odechylenie pędu odrosłowego od pionu	p	1	0,10		NEPVEU 1982
Rozbudowa korony	r	20	0,15		KLEINSCHMIT i in. 1975
	p	20	0,12		KLEINSCHMIT i in. 1975
Pędzenie wiosenne	r	5	1,10		STOJKOVIĆ 1991
	r	23	0,54		JENSEN 1993
	r	5	0,89	0,87	FOBER 1999
Powierzchnia naczyń drewna wczesnego	r+p	35	0,93		KANOWSKI i in. 1991
Powierzchnia naczyń drewna wczesnego	r	40		0,79	KANOWSKI i in. 1991
Gęstość drewna	p	1	0,65		NEPVEU 1982
	p	24	0,55		NEPVEU 1984b
	r	22	0,58		NEPVEU 1984b
Gęstość drewna twardzieli	r	15	0,69		RINK i MCBRIDE 1993
Gęstość drewna bieli	r	15	0,78		RINK i MCBRIDE 1993
Kurczliwość osiowa drewna	r	22	0,24		NEPVEU 1984b
Kurczliwość styczna drewna	r	22	0,30		NEPVEU 1984b
Kurczliwość styczna drewna	p	24	0,32		NEPVEU 1984b
Kurczliwość promieniowa drewna	r	22	0,12		NEPVEU 1984b
Kurczliwość promieniowa drewna	p	24	0,14		NEPVEU 1984b

Cecha	Gatunek	Wiek	Odziedziczalność			Źródło
			$h^2_G$	$h^2_f$	$h^2_i$	
Kurczliwość objętościowa drewna	r	22	0,28			NEPVEU 1984b
Kurczliwość objętościowa drewna	p	24	0,30			NEPVEU 1984b
Anizotropia kurczenia drewna	p	24	0,14			NEPVEU 1984b
Udział drewna wczesnego	r	22	wysoka			NEPVEU 1984a
Udział drewna późnego	r	22	niska			NEPVEU 1984a
Liczba słoł bielu a twardzieli	r	40		0,57		SAVILL i in. 1993
Liczba słoł bielu a twardzieli	r+p	35	0,83			SAVILL i in. 1993
% naczyń w drewnie wczesnym	r	22	średnia			NEPVEU 1984a
% włókien w drewnie późnym	r	22	niska			NEPVEU 1984a
Szerokość słoja	p	24	0,25			NEPVEU 1984b
	r	22	0,21			NEPVEU 1984b
Długość liścia	p			34,8		SEMERIKOV 1975*
Szerokość liścia	p			31,2		SEMERIKOV 1975*
Głębokość zatok liścia	p			70,4		SEMERIKOV 1975*
Długość ogonka liścia	p			100,0		SEMERIKOV 1975*
Liczba kłap	p			90,0		SEMERIKOV 1975*

\* Wyliczone z danych o komponentach wariancji.

drewna oraz cechy liścia różnicujące oba gatunki. Natomiast do najsłabiej dziedziczonych zaliczyć wypada cechy korony, cechy technologiczne drewna, obfitość pędów odroślowych i przybyszowych oraz cechy rocznego przyrostu masy. Tam, gdzie są możliwe porównania gatunkowe, różnic w odziedziczalności cech nie ma.

W doświadczeniu założonym koło Woroneża porównanie potomstwa drzew doborowych *Q. robur* z potomstwem drzew przeciętnych i negatywnych w wieku lat 16nie tylko nie dało przewagi wzrostowej (wysokość i pierśnica) potomstwa drzew doborowych, ale wypadło ono gorzej od obu kontroli, szczególnie pod względem pierśnicy (SHUTYAEV i KAZANTSEV 1996). Bardziej szczegółowe badanie (SHUTYAEV 2000) wykazało, że wśród potomstw drzew doborowych niektóre wyróżniają się wzrostem, podczas gdy nie ma takich rodów wśród potomstw drzew negatywnych; nie stwierdzono natomiast korelacji między rozmiarami drzew matecznych a potomstwem ( $r = -0,37$  do  $+0,37$ ).

KOVALEVICH i PODZHAROVA (1989) analizowali 2- i 10-letnie potomstwo drzew doborowych z wolnego zapylenia. Tylko 20–30% potomstwa było istotnie lepsze od populacji kontrolnej. Lepsze wyniki uzyskano na Ukrainie, gdzie na podstawie analizy 130 rodów z 8 populacji stwierdzono, że średnio 63% potomstwa drzew doborowych rośnie lepiej niż lokalny standard, 69% jest odporniejsze na owady i 63% ma lepszą klasę jakości w wieku 17 lat (DAVYDOVA 1977). Różnice mogą wynikać z wartości zastosowanego standardu jako kontroli.

W Chorwacji odziedziczalność wysokości drzew *Q. robur* rośnie z wiekiem w przedziale wiekowym od 5 do 9 lat (VIDAKOVIĆ i in.2000).

W ramach doświadczenia rodowego *Q. petraea* (w Dolnej Saksonii) potomstwo drzew o cechach pośrednich między *Q. robur* i *Q. petraea* roślo (w wieku lat 3) lepiej od pozostałych (KLEINSCHMIT i SVOLBA 1979).

W doświadczeniu rodowym założonym w Bośni, w szkółce pod Sarajewem, stwierdzono, że potomstwa *Q. robur* ssp. *montana* pod względem wielu cech miały gorszą jakość w porównaniu z rodami z populacji nizinnej, co autor tłumaczy krewniaczymi kojarzeniami w warunkach izolowanych stanowisk górskich (JOVANČEVIĆ 1968).

Niektórzy autorzy odnotowują korelację między wielkością żołądździ, a wzrostem siewek (KLEINSCHMIT i SVOLBA 1979), co sugeruje, że cecha ta stanowi posag mateczny i odgrywa rolę w porównaniach rodowych.

Forma ozdobna o kolumnowym pokroju *Q. robur* 'Fastigiata' przekazuje swoją cechę pokrojową potomstwu z wolnego zapylenia. U trzech 35-letnich drzew, stanowiących potomstwo tej formy, jedno miało średnicę korony 0,7 m (gałęzie rosnące pionowo), a dwa – 1,5 m (gałęzie pod kątem około 45°). Jedno z

nich miało gałęzie poskręcane (f. *tortuosa*). Potomstwo wegetatywne utrzymuje te cechy (BARABITS 1970).

Dziedziczeniem formy korony zajmował się też KRAHL-URBAN (1959). Opisuje on trzy typy koron u matek: miotlastą (wiele konarów biegnących z jednego miejsca ku obrzeżom korony), widlastą (o gałęziach często rozdwarzających się) i osiową (z głównym pniem do szczytu). U potomstwa czterech drzew *Q. petraea*, różniących się typem korony, zaobserwował następujący udział procentowy drzew mających taką samą koronę jak matka: miotlaste – 74% i 100%, widlaste 73%, osiowe 85%.

W wyniku analogicznej analizy formy pnia (KRAHL-URBAN 1959) potomstwa drzew o dobrym pniu zaobserwowano: 61% pni dobrych, 25% średnich i 14% złych, a dla drzew o złej formie pnia – 15% dobrych, 26% średnich i 59% złych.

U obu dębów wczesność pędzenia wiosennego jest cechą silnie dziedziczną i w rezultacie istnieje dobra korelacja tej cechy u matek i potomstwa z wolnego zapylenia (GATHY 1969). Na podstawie takiej korelacji STOJKOVIĆ (1991) otrzymał odziedziczalność nawet powyżej 1 ( $h^2 = 1,104$ ), co sugeruje większy pożytek z selekcji u potomstwa niż w pokoleniu selekcyjonowanym. Jest to oczywiście artefakt, ale świadczący o rzeczywiście wysokiej odziedziczalności.

GATHY (1969) znalazł ród z wolnego zapylenia drzewa doborowego *Q. petraea*, który charakteryzuje się nie tylko szczególnie dobrym wzrostem, ale i odpornością na grzyby z rodzaju *Oidium*.

Gęstość drewna i zawartość elegantyny w twardzieli to cechy pod silną kontrolą genetyczną, natomiast barwa bieli i twardzieli pod słabą. Różnice między rodami bardziej wynikają z różnic pochodzeniowych (proweniencyjnych) niż rodowych (MOSEDALE i in. 1996).

Reasumując można stwierdzić, że wiele gospodarczo ważnych cech dębów dziedziczy się w dużym stopniu, stąd też selekcja na podstawie porównań rodowych powinna dać pozytywne wyniki. Ten kierunek prac selekcyjnych najbardziej zasługuje na rekomendację

Polska Akademia Nauk,  
Instytut Dendrologii  
ul. Parkowa 5  
62-035 Kórnik

## LITERATURA

- AAS G. 1991. Kreuzungsversuche mit Stiel- und Traubeneichen [*Quercus robur* L. and *Q. petraea* (MATT.) LIEBL.]. Allg. Forst-., Jagdztg. 162(8): 141–145.
- AAS G. 1993. Taxonomical impact of morphological variation in *Quercus robur* and *Q. petraea*: a contribution to the hybrid controversy. Ann. Sci. Forest. 50(Suppl 1): 107–113.
- BACILIERI R., ROUSSEL G., DUCOUSSO A. 1993. Hybridization and mating system in a mixed stand of sessile and pedunculate oak. Ann. Sci. Forest. 50(Suppl 1): 122–127.
- BANG C. 1968. (A study of the progeny of some forest trees in Denmark) Dansk Skovforen. Tidsskr. 53(11): (351–73). [FA. 30, #3823].
- BARABITS E. 1970. New forms of Hungarian fastigiata Oaks. Deutsche Baumschule, Aachen 22(5): 155–156.
- BARZDAJN W. 1993. Preliminary results of an experiment with Polish provenances of pedunculate oak (*Quercus robur* L.) and sessile oak (*Q. petraea* [Matt.] Liebl). Ann. Sci. For. 50(Suppl 1): 222–227.
- BATIC F., SINKOVIC T., JAVORNIK B., JAVORNIK B., BOHANEK B., KREFT I. 1994. Evaluation of pedunculate oak (*Quercus robur* L.) populations in Slovenia. Proceedings of the International Colloquium on Impact of Plant Biotechnology on Agriculture, Rogla, Slovenia, December 1994.: 251–265.
- BELOUS V. I. 1972. Gibrindze populatsii duba chereschatogo I skelnogo na Ukraine. Lesoved. 1972(6): 37–46.
- BELOUS V. I. 1989. The results of the investigations on selection and seed growing of oak tree in the forests of right-bank Ukraine. Forest genetics, breeding and physiology of woody plants., Proc. International Symposium, Voronezh, 25–30.08.1989.: 125–127.
- BELOUS V. I., BOBOSHKO A. A. 1974. Ispolzyovanie estestvennoy gobridizatsii dlya masovogo proizvodstva semyan dub. Les. Khoz. 1974(4): 36–40.
- BROWICZ K. 1982. Chorology of trees and shrubs in south-west Asia and adjacent regions. 1. PWN, Warszawa-Poznań. 172 ss.
- BURGER H. 1949. Einfluss der Herkunft des Samens auf die Eigenschaften der forstlichen Holzgewachse. VII. Mitteilung. Die Eiche. Mitt. Schweiz. Anst. Forstl. Versuchsw. 26(1): 59–90.
- BUTORINA A. K. 1993. Cytogenetic study of diploid and spontaneous triploid oaks, *Quercus robur* L. Ann. Sci. Forest. 50(Suppl 1): 144–150.
- CIESLAR A. 1923. Untersuchungen über die wirtschaftliche Bedeutung der Herkunft des Saatgutes Stieleiche. Centralbl. Forstwes.: 97–149. (za KALELA 1937/38) .
- COUSENS J. E. 1963. Variation and some diagnostic characters of the sessile and pedunculate oaks and their hybrids in Scotland. Watsonia 5: 161–176.
- CULLY E. 2000 New trees for the 21st century. Holly society Journal 18: 1, 17–21.
- DAKOV M. P. 1950. Vlijanie geograficeskogo proishozdenija zeludei na rost i ziznestoikostj duba. Les. Khoz. 1950(3): 25–29.
- DARLINGTON C. D., WYLIE A. P. 1955. Chromosome Atlas of Flowering Plants. Allen and Unwin, London. 520 ss.
- DAVYDOVA N. I. 1977. Itogi mnogoletnego ispytaniya semennogo potomstva duba obyknovennogo. Lesoved. Agrolesomeliator. 48: 10–15.

- DAVYDOVA N. I., KOZHOKINA A. I. 1975. Semennoe potomstvo elitnykh derev duba obyknovennogo Trostyanetskogo leskhozsada. Lesovod. Agrolesomel. 42: 88–91. [RZh. (1975) 10.56.139]
- DEANS J. D., HARVEY F. J. 1995. Phenologies of sixteen European provenances of sessile oak growing in Scotland. *Forestry*, Oxford. 68(3): 265–273.
- DEANS J. D., HARVEY F. J. 1996. Frost hardiness of 16 European provenances of sessile oak growing in Scotland. *Forestry*, Oxford. 69(1): 5–11.
- DENGLER A. 1941. Bericht über Kreuzungsversuche zwischen Trauben- und Stieleiche (*Quercus sessiliflora* Smith u. *Q. pendunculata* EHRH. bzw. *Robur* L.) und zwischen europäischer und japanischer Lärche (*Larix leptolepis* MURRAY bzw. Kaempferi SARGENT). *Mitt. H. Göring Akad. Dtsch. Forstwiss.* 1: 87–109.
- DUCOUSSO A., GUYON J. P., KREMER A., DREYER E., AUSSENAC G. 1996. Latitudinal and altitudinal variation of bud burst in western populations of sessile oak (*Quercus petraea* (MATT.) LIEBL.). Ecology and physiology of oaks in a changing environment. Selected papers from an International Symposium, held September 1994 at Nancy, France. *Ann. Sci. Forest.* 53(2–3): 775–782.
- DUMOLIN S., DEMESURE B., PETIT R. J. 1995. Inheritance of chloroplast and mitochondrial genomes in pedunculate oak investigated with an efficient PCR method. *Theor. Applied Genetics.* 91(8): 1253–1256.
- ENDTMANN K. J. 1994. Forstgeschichtliche Stellung und Bedeutung des Versuchsgartens ALFRED DENGLERS im System seiner waldbaulich-okologischen Arbeiten. *Beitr. Forstwirt. Landschaftsokol.* 28(4): 145–152.
- FOBER H. 1994. Międzynarodowe doświadczenie proweniencyjne nad debem bezszypułkowym *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. *Arbor. Kórnickie* 39: 109–124.
- FOBER H. 1998. Provenance experiment with pedunculate (*Quercus robur* L.) and sessile (*Q. petraea* (Matt.) Liebl.) oaks established in 1968. *Arbor. Kórnickie* 43: 67–78.
- FOBER H. 1999. Wewnatrzgatunkowa zmienność debu szypułkowego (*Quercus robur* L.) w doświadczeniu proweniencyjno-rodowym. *Arbor. Kórnickie* 44: 59–72.
- FOBER H. 2000. Populacje dębu bezszypułkowego (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) w międzynarodowym doświadczeniu proweniencyjnym założonym w Kórniku w 1992 roku. Sprawozdanie dla Dyrekcji Generalnej Lasów Państwowych z tematu „Przeciwdziałanie redukcji bioróżnorodności genetycznej w hodowli selekcyjnej drzew leśnych”, kierownik: M. Giertych: 18–23.
- FOBER H., ROŻKOWSKI R. 2001. Doświadczenie porównawcze z polskimi proweniencjami dębu szypułkowego (*Quercus robur* L.) i bezszypułkowego (*Q. petraea* Liebl). Sprawozdanie dla Dyrekcji Generalnej Lasów Państwowych z tematu „Przeciwdziałanie redukcji bioróżnorodności genetycznej w hodowli selekcyjnej drzew leśnych”, kierownik: M. Giertych: 3–11.
- FUNK G. 1938. Über die Nachkommenschaft einer weiß-bunten Eiche (*Quercus robur. albi-viridinervis*). *Beih. Bot. Cbl.* 58(1/2): 151–163.
- GARDINER A. S. 1970. Pedunculate and Sessile Oak (*Quercus robur* L. and *Quercus petraea* (MATTUSCHKA) LIEBL.). A review of the hybrid controversy. *Forestry* 43(2): 151–160.
- GATHY P. 1969 Contribution a l'etude de la genetique des chenes [Pap.] 2nd FAO/IUFRO World Consult. For. Tree Breed., Washington 1969 No. FO-FTB-69-8/11, 1969. pp. 9.
- GEGEL'SKII I. N. 1979. (Growth and development in hybrid forms of oak). *Nauchnye Trudy Ukrainsk. Selsk.-Khoz. Akad.* 233: 125–127. [FA 42 #4467]



- GEORGESCU C. C., CIOBANU P. 1965. Considerations géographiques et écologiques sur les espèces de *Quercus* des *Lanuginosae* et *Sessiliflorae* de Roumanie. Rev. Rom. Bid., Ser. Bot. 10(3): 199–207.
- GIERTYCH M. 1958. A study of the natural hybrids between *Quercus robur* and *Q. petraea* in the vicinity of Oxford. Mscr., Oxford University Faculty of Forestry special subject report: 1–18.
- GRAČAN J., PERIĆ S. 2001. Success and production of stemwood in 16 provenances of Pedunculata oak (*Quercus robur* L.) in Croatia. Conference on „Nursery Production and Stand Establishment of Broad-leaves to Promote Sustainable Forest Management”. Rome 7–10.V.2001 (poster).
- GRAČAN J., TRINAJSTIĆ I., PERIĆ Z., OREŠKOVIĆ Ž., FRANJIĆ J. 1995. Growth of common oak (*Quercus robur* L.) provenances in Croatia. IUFRO XX World Congress, Tampere, Finland, 6–12 August 1995. Radovi Sumarsk. Institut Jastrebarsko 30(2): 109–123.
- GUS 2000 (Główny Urząd Statystyczny). Leśnictwo 2000, Warszawa: dane na dzień 31.XII.99.
- HADFIELD M. 1960. Random notes on British Oaks. Quart. J. For. 54(2): 141–5.
- HAUCH L. A. 1914–1928. Proveniensenforsøg med Eg. I 1914, II 1920, III 1928 Det forst. Forsøgsvaes, i Danm. 4: 295–318; 5: 195–224; 10: 1–30.
- HESMER H. 1955. Die Späteiche in Westfalen und im Rheinland. Forstarchiv 26(9): 197–203. [FA. 18, #2619].
- HØEG E. 1929. On Melleformerne mellem *Q. robur* L. og *Q. sessiliflora* Martyn. Dansk. Bot. Tidsk 40: 411–427.
- IETSWAART J. H., FEIJ A. E. 1989. A multivariate analysis of introgression between *Quercus robur* and *Q. petraea* in the Netherlands. Acta. Bot. Neerl. 38(3): 313–325.
- IRGENS-MOLLER H. 1955. Forest-tree genetics research: *Quercus* L. Economic Botany 9: 53–71.
- IUFRO Commission on forest seeds and tree race problems. 1941, Cron. Bot. 6: 207. [FAB. 3, #10903].
- JENSEN J. S. 1993. variation of growth in Danish provenance trials with oak (*Quercus robur* L. and *Q. petraea* MATTUSCHKA LIEBL). Ann. Sci. Forest. 50(Suppl 1): 203–207.
- JENSEN J. S., WELLENDOFF H., JAGER K., DE VRIES S. M. G., JENSEN V. 1997. Analysis of a 17-year old Dutch open-pollinated progeny trial with *Quercus robur* (L.). For. Genet. 4(3): 139–147.
- JOHNSON L. P. V. 1939. A descriptive list of natural and artificial interspecific hybrids in North American forest tree genera. Can. J. For. Res. 17: 411–444.
- JOHNSON H. 1946. Chromosome numbers of twin plants of *Quercus robur* and *Fagus sylvatica*. Hereditas 32 (za KRAHL-URBAN 1959).
- JOVANČEVIĆ M. 1968. Brdski lužnjak – posebna rasa (II). Rano testiranje genetsko-fizioloških osobina. Šumarstvo 21(7/8): 3–16.
- JOVANOVIĆ M., TUCOVIĆ A. 1975. Genetics of common and sessile oak (*Quercus robur* L. and *Q. petraea* LIEBL.). Ann. Forest. 7(2): 23–53.
- JOVANOVIĆ M., TUCOVIĆ A., VULETIĆ D. 1973. Kontrolisana unutarvrsna i međuvrsna hibridizacija hrastova. Šumarstvo 26(9/10): 3–14.
- KALELA A. 1937/38. Zur Synthese der experimentellen Untersuchungen über Klimarassen der Holzarten. Commun. Inst. For. Fenniae 26: 1–445.

- KANOWSKI P. J., MATHER R. A., SAVILL P. S. 1991. Genetic control of oak shake, some preliminary results. *Silvae Genet.* 40(3/4): 166–168.
- KHMALADZE S. I. 1980a. Semennoe i vegetativnoe potomstvo gibrinov duba selektsii S. S. PYATNITSKOGO Vopr. Introduk. Zel. Stroitelstva 13: 105–111. [Ref. Zhur.(1981) 1.56.92.].
- KHMALADZE S. I. 1980b. (Segregation characteristics of second-generation hybrid forms of oak bred by S. S. PYATNITSKII.). Vopr. Adaptatsii : 54–55. [Ref. Zhur. (1981) 5.65.54.].
- KIENITZ M. 1879. Über Formen und Abarten heimischer Waldbäume. *Forstl. Zeitschr.:* 241–260, 297–327. (Za KALELA 1937/38)
- KISSLING P. 1980. Un réseau de corrélations entre les chênes (*Quercus*) du jura. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 90(1–2): 1–28. [Ref. Zhur. (1981) 8.56.89.].
- KLEINSCHMIDT J. 1986. Oak breeding in Germany, experiences and problems. Proc. Joint Meeting of Working Parties Breedint Theory, Progeny Testing and Seed Orchard, Williamsburg, Virginia 12–17.10.86: 250–258.
- KLEINSCHMIT J. 1998. Breeding strategies for hardwoods: oak, cherry and birch. Proc. Symp. on Forest Genetics, Dublin, Ireland 9.03.98: 37–62.
- KLEINSCHMIT J. R. G., BACILIERI R., KREMER A., ROLOFF A. 1995. Comparison of morphological and genetic traits of pedunculate oak (*Q. robur* L.) and sessile oak (*Q. petraea* (MATT.) LIEBL.). *Silvae Genet.* 44(5–6): 255–269.
- KLEINSCHMIT J., OTTO H., SAUER A. 1975. Möglichkeiten der züchterischen Verbesserung von Stiel- und Traubeneichen (*Quercus robur* und *Quercus petraea*). *Allg. Forst- Jagdztg* 146(9): 157–166.
- KLEINSCHMIT J., SVOLBA J. 1979. Möglichkeiten der züchterischen Verbesserung von Stiel- und Traubeneichen (*Quercus robur* und *Quercus petraea*). III. Nachkommenschaftsprüfung von Eichenzuchtbaumen. *Allg. Forst- Jagdztg.* 150(6): 111–120.
- KLEINSCHMIT J., SVOLBA J. 1996. Intraspecific variation of growth and stem form in *Quercus robur* and *Quercus petraea*. W: Inter- and intra-specific variation in European oaks: Evolutionary implications and practical consequences. Bruksela 15–16.06.1994, European Commission Directorate General XII Science, Research and Development: 217–238.
- KOLESNIKOV A. I. 1933. [On the methods of obtaining rapidly growing forms] *Bull. Appl. Bot., Leningrad, Ser.A* (5–6): 83–101 (za JOHNSON 1939 i RICHENS 1945).
- KOSTOV K. D. 1981. Vliyanie na proizkhoda na semenata v'rkuh nyakoi fenologichni proyavi i rastezha na fidanki ot leten d'b Gorskostopanska-Nauka 18(4): 3–16.
- KOSTOV K. D. 1983. Ustoichivost i izmenchivost po rastezh v'v visochina i diamet'r na nyakou proizhodu na letniya d'b (*Quercus robur* L.). *Gorskostopanska Nauka* 20(6): 4–14.
- KOVALEVICH A. I., PODZHAROVA Z. S. 1989. (Breeding oak in Byelorussia). *Sovershenstvovanie vedeniya lesnogo khozyaistva Belorussii.*: 92–102. [Ref. Zhur. (1990) 7Y-a3413.].
- KOVALOVSKY D. 1978/79. Zimozelene duby v Arborete Mlynany a ich vegetativne mnozhenie vo vol'nej prirode. *Acta Dendrobiologica* 147(1–2): 149–188.
- KRAHL-URBAN J. 1955. Winterfrostscha den an Trauben-, Stiel- und Roteichen. *Forst- u. Holzw.* 10(6): 111–113.
- KRAHL-URBAN J. 1957. Über Eichen-Provenienzversuche Erster Bericht über Anlage und vorläufige Ergebnisse meiner Versuchsfächen. *Silvae Genet.* 6(1/2): (15–31).

- KRAHL-URBAN J. 1959. Die Eichen. Forstliche Monographie der Traubeneiche und Stieleiche. Hamburg u. Berlin. 288 ss.
- KRASNITSKI A. M. 1968. Geograficheskaya èkologicheskaya i individual'naya izmenchivost' sokhraneniya list'ev dubom v zimnee vremya. Lesoved., Moskva (6): 42–49.
- KULYGIN A. A., GNINENKO T. S., LYSENKO P. V. 1991. Geograficheskie kul'tury duba cheshchatogo v rostovskoi oblasti. Les. Khoz. 1991(4): 35–36.
- LĂZĂRESCU C. et al. 1967. Cercetari privind influența provenienței asupra dezvoltării culturilor la molid, pin silvestru, gorun, stejar și frasin 1961–1965. Institutul de Cercetari Forestiere, Ministerul Economiei Forestiere, Bucharest.
- LĂZĂRESCU C., COCALCU T. PURCELEAN S. 1954. Contributii la hibridarea sexuata a stejarului. Bul. s. ti. Acad. Rep. Rom., Sect. Sti. biol. 6(4): 1071–1085.
- LĂZĂRESCU C., STRIMBEI M., LUPE I. 1972. Comportarea unor proveniențe de stejar pedunculat (*Quercus robur* L.) în culturi forestiere din câmpia. Revista Padurilor. 87(1): 7–10.
- LEDGARD N., GILLER M. 1998. Deciduous hardwood species – early silvicultural options for growing timber on farms. New Zealand Forestry 42(4): 16–21; Paper presented to the ANZIF [Australian and New Zealand Institutes of Foresters] conference, April 21–24, 1997, Canberra.
- LEIBUNDGUT H. 1969. Untersuchungen über die Anfälligkeit verschiedener Eichenherkünfte für die Erkrankung an Mehltan. Schweiz. Z. Forstw. 120(9): 486–493.
- LEXER C., HEINZE B., STEINKELLNER H., KAMPFER S., ZIEGENHAGEN B., GLÖSSL J. 1999. Microsatelite analysis of maternal half-sib families of *Quercus robur*, pedunculate oak: inference of the seed parents from the offspring. Theor. Appl. Genet. 99: 185–191.
- LUK'YANETS V. B. 1977. Svoistva drevesiny semennogo potomstva ekotipov i semennikov duba. Les. Zhurn. 1977(4): 48–52.
- LUPE I. Z. 1954. Cercetari privind cultura speciilor de *Quercus* de diferite proveniente in stepa centrala a Dobrogei. Bul. sti. Acad. Repub. Rom., sect. Sti. biol. 6(3): 803–836.
- MALCOLM D. C. 1963/64. Oak population studies: VI. Oak surveys in Scotland. 1963, Extr. from Rep. For. Res. For. Comm., Lond. 1963/64, 1965:127–129.
- MATRAS J. 1996. Rejestr bazy nasiennej w Polsce. Dyrekcja generalna Lasów Państwowych i Instytut Badawczy Leśnictwa, Warszawa. 328 ss.
- MATRAS J. 2001. (22 maj). Suplement do Matras 1996.
- MÁTYÁS V. 1971. Short taxonomic review of the oaks of Hungary. Erdészeti Kutatások 67: 43–68.
- MAURER W. D., TABEL U., KÖNIG A. O., STEPHAN B. R., MÜLLER-STARC G. 2000. Provenance trials of *Quercus robur* L. and *Quercus petraea* (MATT.) LIEBL. in Rhineland-Palatinate. Preliminary results of phenotypic and genetic surveys. Glas.šum. pokuse (Zagreb) 37: 329–345.
- MENITSKY J. L. 1971. Duby Kavkaza. Izd. Nauka. AN SSSR, Leningrad. 196 ss.
- MIHAILESCU A., CIOBANU C. 1990. Poluarea industrială a solurilor și a vegetatiei forestiere in zona Zlatna. Revista Padurilor 105(3–4): 129–135.
- MOSEDALE J. R., CHARRIER B., JANIN G. 1996. Genetic control of wood colour, density and heartwood ellagitannin concentration in European oak (*Quercus petraea* and *Q. robur*). Forestry, Oxford. 69(2): 111–124.

- MOSEDALE J. R., SAVILL P. S. 1996. Variation of heartwood phenolics and oak lactones between the species and phenological types of *Quercus petraea* and *Q. robur*. *Forestry*, Oxford. 69(1): 47–55.
- MULLER M., SCHNECK D. 1997. Mischung von Stiel- und Traubeneiche in zugelassenen Erntebeständen. *Allg. Forst-Ztschr.* 52(5): 266–268.
- NAÍBENOVA T., KOSTOV K. D. 1979. Intenzivnost na fotosintezata i transpiratsyata na letnaya d'b v zavisimostot proizkhoda na semenata. *Gorskostopanska Nauka*. 16: 2, 3–10.
- NEPVEU G. 1982. Variabilité clonale de l'infradensité chez *Quercus petraea*. Premiers résultats obtenus sur boutures d'un an. *Ann. Sci. For.* 39: 151–164.
- NEPVEU G. 1984a. Déterminisme génotypique de la structure anatomique du bois chez *Quercus robur*. *Silvae Genet.* 33 (2/3): 91–95.
- NEPVEU G. 1984b. Contrôle héréditaire de la densité et de la rétractabilité du bois de trois espèces de chêne (*Quercus petraea*, *Quercus robur* et *Quercus rubra*). *Silvae Genet.* 33(4/5): 110–115.
- NIȚU C., RAȚIU M. 1987. Contributions to knowledge of common oak provenances variability studied in definitive comparative cultures. *Bulletin Acad. Sci. Agricol. Forest. Romania* 16: 67–80.
- OLIVIERI A. M., ZILLOTTO U. 1987. Inheritance in survival of half sib oaks (*Quercus robur* L.) outside the area of origin. *Genetica-Agraria*. 41(2): 155–162.
- OLSSON U. 1975a. A morphological analysis of phenotypes in populations of *Quercus* (Fagaceae) in Sweden. *Botaniska Notiser*. 128(1): 55–68.
- OLSSON U. 1975b. Oaks with subtentire leaves from Skane, Sweden, A new critical attempt to explain their origin. W: OLSSON U. (red.). A morphological analysis of phenotypes in populations of *Quercus* (Fagaceae) in Sweden. *Botaniska Notiser* 128(2): 265–274.
- OLSSON U. 1975c. Peroxydase isozymes in *Quercus petraea* and *Quercus robur*. W: Olsson U. (red.). A morphological analysis of phenotypes in populations of *Quercus* (Fagaceae) in Sweden. *Botaniska Notiser* 128(4): 408–411.
- OPPERMANN A. 1932. Egens Traeformer og Racer. *Det forstl. Forsøgsvaes. i Danm* 12: 1–400.
- PATLAÍ I. N. 1982. Fiziko-mekhanicheskie svoístva drevesiny duba i yasenya v geograficheskikh kul'turakh. *Les. Khoz.* 1982(9): 50–51.
- PATLAÍ I. N., BELOUS V. I., BOIKO A. V. 1975. Geograficheskie kul'tury duba v lesostepi Ukrainy. *Lesovod. Agrolesomeliór.*, Kiev 42, 9–16.
- PATLAÍ I. N., BOÍKO A. V. 1977. Nekotorye osobennosti pobegoobrazovaniya u duba chereshchatogo raznogo geograficheskogo proiskhozhdeniya. *Lesovod. Agrolesomeliór.*, Kiev 48: 79–83.
- PATLAÍ I. N., BOÍKO A. V. 1978. Soderzhanie azota i zol'nykh makroelementov v list'yakh duba chereshchatogo v geograficheskikh kul'turakh. *Lesoved.* 1978(4): 100–103.
- PATLAÍ I. N., GAIDA YU. I. 1992. Geograficheskie kul'tury duba chereshchatogo vtorogo pokoleniya. *Izvest. Les. Zhurn.* 1992(3): 109–112.
- PONTALIER P. 1991. Influence du chêne dans l'élevage des vins rouges. *Revue Forest. Franc.* 43(1): 35–39.
- PYATNICKÍĪ S. S. 1952. Massovoe vosproizvodstvo gibridnykh zeludei. *Les. Khoz.* (8): 42–44.
- PYATNITSKI S. S. 1941. Neue experimentell erhaltene Hybridformen der Fichen: X *Quercus miczurinii* und X *Quercus wyssotskyi*. *C.R. Acad. Sci. URSS* 30: 851–853.
- PYATNITSKIĪ S. S. 1939. [The hybridization of Oaks.] *Les. Khoz.* 1939(7): 38–43.

- PYATNITSKIĪ S. S. 1946. [Experimental production of interspecific hybrids of the genus *Quercus*.] javascript:s('%221946CR%22 in SO')Doklady Acad. Sci. URSS 52(4): 343–5. [Ukrainian Research Institute of Agriculture and Silviculture, Kharkov.].
- PYATNITSKIĪ S. S. 1947. Ob opylenii u dubov i prorastanii pyltsy na ryl'tsakh. Akad. Nauk SSSR 56(5): 545–547. [Ukrainian Nauchno-issledovatel'ski Institut Agrolesomeliorsii i Lesnogo Khozyaystva, Kharkov.].
- PYATNITSKIĪ S. S. 1954. Seleksiya duba. Goslesubumizdat, Moskwa-Leningrad. 147 ss.
- PYATNITSKIĪ S. S. 1961. Praktikum po lesnoĭ selektsii. Izd. Selskohozyaistvennoĭ Lit., Moskwa.
- RACHWAŁ L. 1982. Doświadczenia proveniencyjne z różnymi gatunkami drzew w Puszczy Niepołomickiej. Arbor. Kórnickie 27: 367–389.
- RACK K. 1957. Untersuchungen über die Anfälligkeit verschiedener Eichenprovenienzen gegenüber dem Eichenmehltau. Allg. Forst- Jagdztg. 128(7): 150–156. [FA. 19, #1979].
- REHDER A. 1927. Manual of cultivated trees and shrubs MacMillan Co., NY, USA
- RICHENS R. H. 1945. Forest Tree Breeding and Genetics. Imperial Agricultural Bureau, Joint Publication 8: 1–79.
- RINK G., MCBRIDE F. D. 1993. Variation in 15-year-old *Quercus robur* L and *Quercus alba* L. heartwood luminance and specific gravity. Ann. Sci. For. 50(Suppl 1): 430–434.
- RUSHTON B. S. 1977. Artificial hybridization between *Quercus robur* L. and *Quercus petraea* (MATT) LIEBL. Watsonia 11(3): 229–236.
- RUSHTON B. S. 1978. *Quercus robur* L. and *Quercus petraea* (Matt.) Leibl.: a multivariate approach to the hybrid problem. 1. Data acquisition, analysis and interpretation. 2. The geographical distribution of population types. Watsonia. 12(2): 81–101; (3): 209–224.
- RUSHTON B. S. 1993. Natural hybridisation within the genus *Quercus* L. Ann. Sci. For. 50(Suppl 1): 73–90.
- SAMUEL R. 1999. Identification of hybrids between *Quercus petraea* and *Q. robur* (Fagaceae): results obtained with RAPD markers confirm allozyme studies based on the Got-2 locus. Plant Syst. Evol. 217 (1–2): 137–146.
- SAVILL P. S., KANOWSKI P. J. 1993. Tree improvement programs for European oaks: goals and strategies. Ann. Sci. For. 50(Suppl 1): 368–383.
- SAVILL P. S., KANOWSKI P. J., GOURLAY I. D., JARVIS A. R. 1993. Genetic and intra-tree variation in the number of sapwood rings in *Quercus robur* and *Q. petraea*. Silvae Genet. 42 (6): 371–375.
- SCHREINER E. J., DUFFIELD J. W. 1942. Metaxenia in an oak species cross. J. Heredity 33: 97–98. (za RICHENS 1945).
- SCHÜTE G. 1995. Kontrollierte Kreuzungen und Entwicklung der Hybriden von Stiel- und Traubeneiche (*Quercus robur* L. und *Quercus petraea* [MATT.] LIEBL.). Mitt. Forstlichen Versuchsanstalt Rheinland-Pfalz. 34: 38–49.
- SEMERIKOV L. F. 1975. Izuchenie struktury populyatsii skal'nogo duba (*Quercus petraea* LIEBL.). W: MAMAEV S. A., MAKHNEV A. K. (red.). Zakonomernosti vnutrividovoi izmienchivosti listvennykh drevesnykh porod. AN SSSR, Ural'skiĭ Nauchnyĭ Tsentr., Sverdlovsk: 98–103.
- SHCHEPOT'EV F. L., SUMSKAYA A. N. 1977. Vliyanie khimicheskikh i fizicheskikh mutagenov na perekhod k plodonosheniyu duba obyknovennogo i na potomstvo M2. Lesoved. 1977(3): 72–76.

- SHCHEPOTEV F. L., SUMSKAYA A. N. 1978. Eksperimental'nyi mutagenez i mutagennaya selektsiya duba obyknovennogo s primeneniem gamma-oblucheni. Lesoved. 1978(1): 86–90.
- SHKUTKO M. V., ANTANYUK A. D. 1989. Rost i razvitsie roznykh klimatynai *Quercus robur* L u Minsku. Vestsi AN BSSR, Ser. Biyalagichnykh Navuk 2: 3–8.
- SHUTILOV V. A. 1968. Introgresivnaya gibridizatsiya i izmienchivost' kavkazekih vidov duba. Z. 53(2): 243–253.
- SHUTYAEV A. M. 1964a. [Determination of chlorophyll content in leaves of *Quercus robur* climatypes (provenances)]. Lesn. Z., Arhangel'sk 7(1): 24–26. [FA. 26 # 183].
- SHUTYAEV A. M. 1964b. Osobennosti transpiratsii klimatipov duba chereshchatogo. Fiziol. Rast. 11(5): (906–911).
- SHUTYAEV A. M. 1969. Vliyaniye povrezhdeniya verkhushhechnoi pochki na rost duba chereshchatogo. Lesoved. 1969(6): 60–65.
- SHUTYAEV A. M. 1986. Osobennosti sokhraneniya list'ev u duba chereshchatogo v zimnee vremya. Lesoved. 1986(5): 59–68.
- SHUTYAEV A. M. 1987. [Population-geographical variation in the pubescence of leaves of *Quercus robur*]. Lesoved. 1987(3): 17–26.
- SHUTYAEV A. M. 1991. Sostoyaniye 35–letnikh geograficheskikh kul'tur duba chereshchatogo v stepi krasnodarskogo kraya. Lesoved. 1991(4): 25–36.
- SHUTYAEV A. M. 1995. Metodika otbora plusovykh derev'ev duba chereshchatogo i otsenki ikh semennykh potomstv. Federal'naya sluzhba lesnogo khozyaistva Rossii. NIILGiS, Voronezh: 1–13.
- SHUTYAEV A. M. 1998. Bioraznoobrazie duba chereshchatogo (*Quercus robur* L.) i ego ispol'zovaniye v selektsii i lesorazvedeni. Autoreferat of a doctoral dissertation. NIILGiS. Voronezh: 1–43.
- SHUTYAEV A. M. 2000. Ispytaniye potomstva plusovykh i minusovykh derev'ev duba chereshchatogo v Shipovom lesu. Lesoved. 2000(2): 37–43.
- SHUTYAEV A. M., KAZANTSEV I. YA. 1996. Ispytatel'nye kul'tury duba chereshchatogo. Les. Khoz. 1996(2): 39–40.
- SHUTYAEV A. M., POZDOROVKINA O. B. 1983. Otsenka nasazhdenii duba chereshchatogo, vyrosshikh iz zheludei raznogo proiskhozhdeniya. Les. Khoz. 1983(11): 28–31.
- SHUTYAEV A. M., TERTERYAN V. A. 1980. Geograficheskie kul'tury duba v rostovskoi oblasti. Les. Khoz. 1980(3): 30–33.
- ŠIMIÁK M. 1994. Výsledky porovnania rastu proveniencií duba (*Quercus robur* L. a *Q. petraea* LIEBL.) na výskumnej ploche Kajlovka. Zprávy Lesnického Výzkumu 39(4): 5–11.
- STAF C. TEERINK E. 1936. De wintereik (*Quercus sessiliflora* SALISB.). Tijdschr. Ned. Heidemaatsch 48: 123–137; 168–188; 201–212. (za RICHENS 1945).
- STAF C. TEERINK E. 1937. Het Woold een centrum van wintereik. Tijdschr. Ned. Heidemaatsch 49: 276–277. (za RICHENS 1945).
- STANESCU V., SOFLETEA N. 1992. Unele consideratii in legatura cu hibridii de stejari din padurea Bejan (Deva). Revista Padurilor 107(2): 2–3.
- STEINHOFF S. 1993. Results of Species hybridization with *Quercus robur* L. and *Quercus petraea* (MATT.) LIEBL.. Ann. Sci. For. 50 Suppl.1: 137–143.
- STEINHOFF S. 1998. Kontrollierte Kreuzungen zwischen Stiel- und Traubeneiche: Ergebnisse und Folgerungen. Allg. Forst- Jagdztg. 169(9): 163–168.

- STEINHOFF S. 1999. Entwicklung deutscher, französischer und schottischer Eichenherkunft. Forst u. Holz 54(5): 141–144.
- STEPHAN B. R., VENN H., LIEPE K. 1996. Intraspecific variation of *Quercus petraea* in relation to budburst and growth cessation. W materiałach konferencji European Commission: Inter- and intra-specific variation in European oaks: Evolutionary applications and practical consequences. Bruksela 15–16.06.1994: 165–183.
- STOJKOVIĆ M. 1991. Varijabilnost i nasljednost listanja hrasta lužnjaka (*Quercus robur* L.). Glas. šum. pokuse 27: 227–259.
- STREIFF R., DUCOUSSO A., LEXER C., STEINKELLNER H., GLOESSL J., KREMER A. 1999. Pollen dispersal inferred from paternity analysis in a mixed oak stand of *Quercus robur* L. and *Q. petraea* (MATT.) LIEBL. Mol. Ecol. 8(5): 831–841.
- TUCOVIĆ A. 1994. Mezhuvrsna inkompatibilnost khtractova. Glasnik Šum. Fak. Univ. Beograd. 75–76: 31–38.
- TYSZKIEWICZ S. 1980 (red.). Mała Encyklopedia Leśna. PWN, Warszawa.
- VERESIN M. M. 1963. Lesnoe semenovodstvo. Goselzbumizdat, Moskwa. 160 ss.
- VIDAKOVIĆ M. 1996. Međuvrsna hibridizacija. W: KLEPAC D. (red.). Hast lužnjak (*Quercus robur* L.) u Hrvatskoj. Hrvatska Akademija Znanosti i Umjetnosti: 138–139.
- VIDAKOVIĆ M., KAJBA D., BOGDAN S., PODNAR V., BEČAREVIĆ J. 2000. Estimation of genetic gain in a progeny trial of pedunculate oak (*Quercus robur* L.). Glasnik za šumske pokuse 37: 375–381.
- WETTSTEIN W. 1935. Selbstbefruchtung bei Eiche. Forstarchiv 11: 247–48.
- WETZEL G. 1929. Chromosomen bei den Fagales. Botan. Arch. 25: 258–284. (za JOHNSON 1939).
- WORREL R. 1992. A comparison between European continental and British provenances of some British native trees: growth, survival and stem form. Forestry, Oxford. 65(3): 253–280.
- ZACHAR D. 1953. Vliv vahy zaludov na rast a vyvoj semenackov duba letneho. Lesn. Prace 32(1): 17–23.
- ZELIC J., BENCIC P. 1999. Pokus lokalnih populacija hrasta lužnjaka (*Quercus robur* L.) u Požeškoj kotlini. Šumarski List. 123(5–6): 227–239.
- STREIFF R., DUCOUSSO A., LEXER C., STEINKELLNER H., GLOESSL J., KREMER A. 1999. Pollen dispersal inferred from paternity analysis in a mixed oak stand of *Quercus robur* L. and *Q. petraea* (MATT.) LIEBL. Mol. Ecol. 8(5): 831–841.
- ZANETTO A. 1989. Polymorphisme enzymatique du chêne sessile (*Quercus petraea* (MTT.) LIEBL.) en France. Pau. France: Mémoire de DEA, Université de Pau et des Pays de l'Adour.
- ZANETTO A., KREMER A. 1995. Geographical structure of gene diversity in *Quercus petraea* (MATT.) LIEBL. I. Monocus patterns of variation. Heredity. 75: 506–517.
- ZANETTO A., KREMER A., LABBÉ 1993. Difference of genetic variation based on isozymes of primary and secondary metabolism in *Quercus petraea*. Ann. Sci. For. 50 :245–252.
- ZANETTO A., KREMER A., MÜLLER-STARCK G., HATTEMER H. H. 1996. Inheritance of isozymes in pedunculate oak (*Quercus robur* L.). J. Heredity. 87: 64–370.
- ZANETTO A., ROUSSEL G., KREMER A. 1994. Geographic variation of inter-specific differentiation between *Quercus robur* L. and *Quercus petraea* (MATT.) LIEBL. For. Gen. 1(2): 111–123.

ZOLDOS V., PAPES D., CERBAH M., PANAUD O., BESENDORFER V., SILYAK-YAKOVLEV S. 1999. Molecular-cytogenetic studies of ribosomal genes and heterochromatin reveal conserved genome organization among 11 *Quercus* species. *Theor. Appl. Gen.* 99(6): 969–977.

## GENETICS

### Summary

Work on the selection of oaks and their genetic improvement has been late to start in view of the difficulties involved in obtaining seeds in clonal seed orchards. Many plus trees have been selected (Table 1) but few clonal seed orchards established (Table 2). So far the work mainly concentrates on the selection of superior stands (Table 1) in which acorns are to be collected for reforestation needs.

The karyotype has normally  $2n=24$  chromosomes but occasionally (under 0,5%) triploids occur, which often have mixoploid or aneuploid cells and aberrant reduction divisions. Various ornamental forms are mutants, some of which can be induced artificially, but these do not breed true due to various chromosomal aberrations.

Intermediate forms between *Quercus robur* and *Q. petraea* have often been reported and these are considered to be hybrids or introgressants. However artificial hybrids between these species are difficult to obtain (Table 4). In fact even crosses between individuals of the same species are difficult to obtain artificially (Table 3 and 4), and selfing is almost impossible (Table 4). Crossings with a few other oak species have been reported (Table 5) but usually with poor survival of the hybrids later on.

Numerous provenance experiments have been established (Table 5), but usually only in single places, because of the difficulty of co-ordinating viable seed transfers. As a result it is difficult to compare the relative performance of a population on various locations. A review of the available data is summarised for *Q. robur* in Fig. 1 for Europe and in Fig. 2 for Poland and for *Q. petraea* in Fig. 3 for Europe and in Fig. 4 for Poland. Geographic trends are difficult to decipher and can only be treated as preliminary.

*Quercus robur* from the northern limit of its range grows slowly. The same is true for Austrian, Bavarian and French populations. Southern populations, from the Balkans, southern Ukraine and southern Russia are medium in tree growth. Best growing ones are from the British Isles, Switzerland, southern shores of the North Sea, central Germany, southern Poland, the Czech republic, western Slovakia, Hungary, Belarus and northern Ukraine. Spring flushing of buds is earlier in populations from warmer and drier climates and these are more damaged by late frosts. Autumn termination of growth and leaf turning is earlier in populations from more continental or colder climates.

*Quercus petraea* has been less intensively studied. Decidedly well growing populations come only from England and the Rhineland. In a belt between Latitudes 48° and 49° running from France through southern Germany, Slovakia to Romania there are populations growing slightly better than average. Trees of Polish populations grow poorly.



Comparison of the species indicates that generally *Q. petraea* grows more slowly than *Q. robur* in young age but the differences disappear around age 40. *Q. robur* has straighter stems than *Q. petraea*. The latter flushes earlier in spring and therefore is more endangered by late frosts, but it also terminates autumn growth and leaf fall earlier and is more resistant to snow and winter colds. *Q. petraea* also has a greater tendency for Lamma's growth and more adventitious shoots on their stems.

Various progeny trials, almost exclusively based on half-sib seed collections from plus trees, indicate that heritabilities (Table 7) are high for spring flushing date, survival, growth traits, stem straightness, wood density and leaf traits, but low for crown shapes, wood technological traits, abundance of coppice and adventitious shoots and volume increments. Where comparisons are available there are no differences in heritabilities between the two species. It appears that tree improvement through individual and progeny selection is likely to yield positive results more readily than through provenance comparisons.

LEON MEINARTOWICZ

## 7.2. GENETYKA BIOCHEMICZNA

Wyniki badań z zakresu genetyki biochemicznej w znacznym stopniu wpłynęły na wyjaśnienie statusu systematycznego i ekologicznego oraz struktury genetycznej populacji dwóch najważniejszych gatunków dębów europejskich, dębu szypułkowego (*Quercus robur* L. synonym *Q. pedunculata* EHRH.) i bezszypułkowego [*Quercus petraea* (MATT.) LIEBL.], a także innych, południowoeuropejskich gatunków – dębu omszonego (*Quercus pubescens* WILLD.), występującego także na jednym stanowisku w Polsce, hiszpańskiego dębu *Quercus toza* BOSC. i dębu korkowego (*Quercus suber* L.) (JIMENEZ i in. 1999).

Nie znaleziono istotnych danych z wcześniejszych badań z zakresu genetyki biochemicznej dębów europejskich. Dopiero ostatnie dziesięciolecie dostarczyło wiele nowych informacji w tym zakresie. Wiąże się to z podjęciem kompleksowych międzynarodowych badań genetycznych nad dębami, o zasięgu ogólnoeuropejskim. Zamieranie drzewostanów dębowych w Europie zmusiło liczne zespoły genetyków do podjęcia prac dotyczących ochrony ekosystemów z udziałem dębów, a także do podjęcia badań nad strukturą genetyczną, zmiennością i różnorodnością genetyczną populacji dębów. Dęby odgrywają bowiem bardzo ważną rolę w niezwykle długowiecznych ekosystemach leśnych. Długowieczność dębów wiąże się z ich fenotypową plastycznością i wielką zmiennością genetyczną. Na podstawie badań markerów izoenzymowych i DNA chloroplastowego