

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

DUCOUSSO i wsp. (1997) sądzą, że zakres rozpoznanej zmienności genetycznej u dębów należy do największej wśród dotychczas poznanej u drzew.

W aktualnie wykonywanych badaniach genetycznych dębów stosuje się szereg najnowszych metod. Analizowane są molekularne markery genetyczne – DNA oraz markery izoenzymowe i białka ogólne. Istotną rolę odegrało też przygotowanie na wielką skalę, specjalnie dla tych badań, kontrolowanych mieszańców wewnątrz- i międzygatunkowych. Wyniki tych badań wpłynęły w znacznym stopniu na aktualne poglądy na taksonomię rodzaju *Quercus*.

Dotychczasowa analiza zmienności genetycznej krajowych dębów w znacznej mierze reprezentowana jest przez doświadczenia porównawcze różnych populacji, czyli doświadczenia proveniencyjne. Dotyczą one głównie poznania zmienności morfologicznej i fizjologicznej cech mających związek z produktywnością drzewostanów dębowych (patrz rozdz. 7.1). Wszystkie cechy analizowane w badaniach proveniencyjnych są kodowane przez wiele genów, czyli są cechami poligenicznymi, jak na przykład odporność na mróz, fazy fenologiczne, wrażliwość na mączniaka i inne grzyby. Podlegają one w znacznym stopniu oddziaływaniu środowiska i tym zasadniczo różnią się od markerów genowych i markerów DNA.

Zupełnie inne założenia leżą u podstaw analizy genów markerowych – enzymowych lub markerów otrzymanych z bezpośredniego trawienia DNA, czy też innych markerów biochemicznych, odnoszących się zwykle do wtórnych metabolitów, jak terpeny czy fenole. Wiele ograniczeń, jakie winny mieć dobre markery molekularne, omówiono w pracy MÜLLERA-STARCKA i ZIEHE'GO (1991). Geny markerowe są z reguły cechami jednogennymi, o charakterze dziedziczenia dominującym, kodominującym lub recesywnym. Analiza genetyczna takich cech w materiale diploidalnym i poliploidalnym stwarza trudności w badaniach roślin okrytozalążkowych, do których zaliczamy dęby. Aby pokonać te trudności, wykonuje się kontrolowane zapylenia wewnątrz- i międzygatunkowe w celu otrzymania mieszańców rodziców o znanych genotypach.

W genetyce biochemicznej stosuje się wiele bardzo specyficznych terminów, określeń i skrótów, których liczba, wraz z rozwojem metod analitycznych, wciąż rośnie. Poniżej przedstawiamy niektóre podstawowe pojęcia mające związek z genetyką biochemiczną.

7.2.1. PODSTAWOWE POJĘCIA GENETYCZNE

Obok badań enzymów, genetyka biochemiczna zajmuje się również analizą białek innego typu (np. strukturalnych) oraz związków fenolowych, cukrowców, a w genetyce dębów szczególne zainteresowanie budzą bezpośrednie nośniki infor-

macji genetycznej, jakimi są DNA – kwas dezoksyrybonukleinowy, i RNA – kwas rybonukleinowy. Są one zawarte w jądrze komórkowym, chloroplastach i w mitochondriach. Markery DNA, podobnie jak markery genowe, aby mogły być wykorzystane w analizie genetycznej, muszą występować w formie allelicznej.

Ogromne organizmy, jakimi są drzewa, składają się z bilionów komórek, które pochodzą od jednej zapłodnionej komórki – zygoty. Oznacza to, że zawiera ona informację genetyczną ojcowską, przekazaną przez pyłek, i mateczną, zawartą w komórce jajowej, oraz że ma zdolność dokładnego przekazywania tej informacji tysiącom komórek następnych generacji. W zapłodnionej komórce jajowej – zygocie, znajduje się informacja dotycząca wzrostu, rozwoju, rozmnażania się i również, jak się ostatnio okazało, śmierci organizmu. Jest to niezwykle właściwość żywej komórki – zdolność precyzyjnego przekazywania cech dziedzicznych kolejnym pokoleniom komórek. Występujące niekiedy zmiany w sekwencji nukleotydów w DNA nazywamy mutacjami.

Materiał genetyczny u organizmów eukariotycznych, czyli takich, w których komórki zawierają jądra komórkowe otoczone błonami, ułożony jest liniowo w skomplikowane struktury zwane chromosomami, zawierającymi obok DNA i RNA, kwaśne i zasadowe białka – histony. Wszystkie drzewa należą do eukariota. Ich chromosomy zawierają tysiące razy więcej DNA niż niezawierające jądra komórkowego organizmy prokariotyczne, do których należą wirusy i bakterie. Zwykle, choć nie zawsze, im większa komplikacja organizmu, tym więcej DNA znajduje się w jądrze komórkowym. Cała informacja genetyczna organizmu znajduje się w genomie. Jest to haploidalny (pojedynczy) zespół chromosomów, który u każdego gatunku dębu składa się z 12 chromosomów ($n=12$). Komórki somatyczne dębów są diploidalne, czyli występują w nich dwa genomy, zawierające łącznie 24 chromosomy ($2n=24$). Dla porównania, genom człowieka zawiera 23 chromosomy (tzn. w komórkach somatycznych człowieka występuje 46 chromosomów), a u słynnej muszki owocowej znajdujemy jedynie 4 chromosomy, co przesądziło o jej wielkim znaczeniu dla podstawowych badań genetycznych.

Z definicji zatem wynika, że w komórkach somatycznych organizmu diploidalnego znajdują się zawsze dwa genomy – jeden zespół chromosomów pochodzący od ojca (u drzew przekazywany przez pyłek) i drugi od matki (przekazywany przez komórkę jajową).

Prawie wszystkie nasze drzewa leśne są diploidami. U poliploidów gamety zawierają połowę liczby chromosomów znajdujących się w komórkach somatycznych. Poliploidy występują bardzo rzadko. Spotykamy je wyłącznie wśród krajowych drzew liściastych: na przykład niektóre osiki są triploidalne, brzoza omszo-

na ($4n = 56$) i jawor ($4n = 52$) są tetraploidami, a część wierzb jest poliploidalna. Poliploidy nie zawsze różnią się zewnętrznie od diploidów.

Zewnętrzny wygląd organizmu lub cechy (wysokość, grubość, pokrój, barwa, itp.) nazywamy fenotypem. Organizmy o tym samym składzie genetycznym mogą różnić się zewnętrznie, to znaczy mieć różne fenotypy, bowiem fenotyp jest sumą współdziałania czynników środowiskowych i genetycznych. Również osobniki o jednakowych fenotypach mogą mieć różne genotypy. Cała selekcja i hodowla drzew opierała się dotychczas na ocenie wartości fenotypowej. Pojęcie genotypu, jakkolwiek powszechnie używane w genetyce, jest niejednoznaczne. Ma ono przynajmniej trzy znaczenia. Może oznaczać:

- całkowity zespół genów znajdujących się w organizmie;
- zbiór alleli danego locus lub kilku badanych loci;
- grupę organizmów posiadających identyczną budowę genetyczną.

W literaturze genetycznej możemy też spotkać określenie genotypu jako: „opis genetycznej zawartości organizmu”.

Genotyp może być określony na podstawie krzyżowania dwóch osobników, czyli tak jak to robił twórca genetyki – GRZEGORZ MENDEL. Metoda ta została zastosowana również, na wielką skalę, w genetyce dębów. Formy rodzicielskie i potomstwo są następnie poddawane bezpośredniej analizie DNA lub jego produktów w postaci izoenzymów.

Fundamentalnym pojęciem w genetyce, od którego pochodzi nazwa tej dziedziny nauki, jest gen. Jest to jednostka dziedziczenia wyrażona liniowym układem nukleotydów w DNA lub RNA, określająca, dzięki zawartej informacji genetycznej, kolejność aminokwasów w polipeptydzie lub nukleotydów w cząsteczkach RNA. Przyjmuje się, że geny zajmują określoną pozycję w chromosomie, nazywaną locus genu. W wyniku działania czynników zewnętrznych, lecz także i wewnętrznych, może dochodzić do zmian w strukturach DNA (mutacji), w wyniku czego powstają różne formy danego genu nazywane allelami.

Bardzo wielka część, bo ponad 90%, DNA u eukariota jest „bezsensowna”, to znaczy taki DNA nie niesie żadnej informacji. Odwrotnie u prokariota – zaledwie 10% stanowi DNA bezsensowny. Taki DNA nosi też nazwę „śmieciowego” albo „pasożytniczego, samolubnego DNA”. U człowieka stanowi on aż 97% całego DNA. Bezsensowny DNA zawiera błędy w kodzie genetycznym, może być nie przepisywany i może mieć sekwencje zasad powtórzone nawet setki i tysiące razy w genomie. Ostatnio odkryto pewne funkcje DNA bezsensownego w komórce. Niekodujące fragmenty DNA mimo wszystko są użyteczne w badaniach zmienności wewnątrz- i międzygatunkowej. Nie należy mylić wielu kopii jednego genu z pojęciem poligeny.

Zmienność genetyczna cech ilościowych, wywołana równoczesną segregacją wielu genów, nazwana jest zmiennością poligeniczną, a powodujące ją geny noszą wtedy nazwę poligenów (lub genów kumulatywnych). Zmianom fenotypowym wywoływanym przez mutacje zapobiegają geny supresorowe.

Jeżeli chromosomy homologiczne zawierają w danym locus lub loci odmienne allele, to organizm taki nazywamy heterozygotycznym. Heterozygota zawiera dwa różne allele danego genu – jeden pochodzi od ojca, natomiast drugi od matki. U homozygoty oba allele tego samego genu są identyczne. W genetyce biochemicznej populacji terminu „heterozygotyczność” używa się powszechnie dla określenia częstości heterozygot. Heterozygotyczność obserwowana w danym momencie w populacji oznaczana jest symbolem *Ho* (lub jako heterozygotyczność aktualna – *Ha*). Heterozygotyczność oczekiwaną w badanej populacji z prawa HARDY’EGO-WEINBERGA, oznaczamy symbolem *He*.

Geny letalne (nazywane niekiedy czynnikami letalnym) badane były u wielu organizmów, w tym także u drzew. Powodują one śmierć organizmu, gdy wystąpią w stanie homozygotycznym lub gdy mają charakter allelu dominującego. Oszacowana liczba czynników letalnych u drzew wynosiła około 7 genów. Geny półletalne (semiletalne) nie powodują śmierci drzew, a jedynie obniżają ich żywotność. Geny letalne i półletalne mają istotny wpływ na osobniczy sukces reprodukcyjny, zmniejszają bowiem liczebność potomstwa powstałego z samozapłodnienia, czyli zmniejszają chów wsobny.

U organizmów heterozygotycznych w pierwszym pokoleniu już MENDEL (1865) zauważył, że niektóre cechy (i odpowiadające im allele) mają charakter dominujący, podczas gdy inne są przez nie maskowane. Geny te nazywamy recesywnymi. W analizie bezpośredniej DNA u dębów stwierdzono występowanie

Tabela 1.

Częstość heterozygot i liczba alleli w loci izoenzymowych genów markerowych u europejskich drzew nago- i okrytozalążkowych w porównaniu z innymi gatunkami jedno- i dwuliściennych roślin (MÜLLER-STARCK 1995, zmienione)

Rodzaje	Liczba zbadanych gatunków	Średnia częstość heterozygot	Średnia liczba alleli w locus
<i>Abies, Larix, Picea, Pinus</i>	10	25,1% ³⁾	2,2 ³⁾
<i>Castanea, Fagus, Quercus</i>	5	23,4% ³⁾	2,7 ³⁾
Gatunki dwuliścienne*	74 ¹⁾ , 338 ²⁾	11,3% ¹⁾	1,4 ²⁾
Gatunki jednoliścienne	28 ¹⁾ , 80 ²⁾	16,5% ¹⁾	1,4 ²⁾

* Gatunki drzewiaste wyłączono; 1) MITTON 1983; 2) HAMRICK i GODT 1989; 3) MÜLLER-STARCK 1991

obydwu typów tych genów, a ponadto w badaniach nad dziedziczeniem enzymów, okazało się też, że bardzo wiele genów nie ma charakteru ani dominującego, ani recesywnego. Są to tak zwane geny kodominujące. Enzymy mogą mieć formy alleliczne, które nazywane są izoenzymami (izozymami) albo allozymami. Termin „izoenzym”, zalecany przez Międzynarodową Unię Biochemiczną, zaproponowali MARKERT i MØLLER (1959) dla określenia różnych form cząsteczkowych enzymu o tej samej specyficzności substratowej.

Można oczekiwać, że allele różnych loci (geny niealleliczne) są losowo łączone przy losowym kojarzeniu w populacji. Jednakże geny leżące na tym samym chromosomie często nie rozdzielają się w procesie mejozy, tylko przechodzą do tych samych gamet. Zjawisko to nazywamy sprzężeniem genów. Im bliżej siebie leżą geny, tym większe jest ich sprzężenie i tym większe jest prawdopodobieństwo ich wspólnego przechodzenia do powstających gamet. W populacji panmiktycznej, w której kojarzenie zachodzi losowo (teoretycznie tak jest w większości populacji drzew leśnych), przy sprzężeniu loci obserwowane częstości dwóch lub więcej genotypów mają inne częstości niż oczekiwane z częstości genów. Zjawisko to nazywamy nierównowagą sprzężeniową.

W czasie mejozy może dochodzić do pęknięć chromatyd i wymiany odcinków między homologicznymi chromosomami. Dzięki temu zjawisku, zwanemu „crossing over”, dochodzi do rozerwania sprzężeń między genami.

7.2.2. GENY MARKEROWE

Geny markerowe stosowane są w analizie zmienności międzygatunkowej, wewnątrzgatunkowej, wewnątrzsobniczej, a nawet wewnątrztkankowej i wewnątrzkomórkowej. Uważa się, że geny takie powinny:

- mieć charakter alleliczny,
- wykazywać łatwy do określenia charakter dziedziczenia,
- nie wykazywać wrażliwości na wpływy środowiska,
- nie zmieniać się w trakcie rozwoju ontogenetycznego,
- umożliwiać wykrywanie zmian w genomie,
- pozwalać na wykrywanie tak zwanych cichych zmian nukleotydowych, czyli takich, które nie przejawiają efektu fenotypowego.

W genetyce biochemicznej dębów wykorzystywane są głównie geny markerowe oznaczane z bezpośredniej analizy DNA oraz geny izoenzymowe i markery otrzymane po elektroforezie tak zwanego białka ogólnego. Z częstości alleli w populacji obliczany jest dystans genetyczny między populacjami (mówimy wtedy o allelicznym dystansie) lub z częstości genotypów obliczany jest dystans genoty-

powy. Najczęściej stosowaną metodą obliczania dystansu genetycznego jest metoda NEIEGO (1972), która umieszcza populacje na ciągłej skali, zawartej między zerem a jednością. Wartość zerową uzyskuje dystans wtedy, gdy populacje są identyczne genetycznie, a wartość 1, gdy populacje nie mają wspólnych alleli lub genotypów. Nieco inaczej podchodzi do oceny dystansu genetycznego GREGORIUS (1974). W metodzie tej dystans nie ma ograniczonej wartości.

7.2.3. REKOMBINACJA DNA *IN VITRO* U DĘBÓW

Informacja genetyczna u drzew zawarta jest nie tylko w DNA jądrowym, który oznaczamy skrótem nDNA (od angielskiej nazwy „nuclear DNA”), lecz także w DNA znajdującym się w chloroplastach, oznaczanym jako ctDNA lub cpDNA, oraz w DNA mitochondrialnym, określanym skrótem mtDNA. W ciągu ostatnich 15 lat zostały znacznie ulepszone metody analizy i sekwencjonowania DNA, które umożliwiły zbadanie całego genomu człowieka, a dzięki rozwiniętych w tym celu technikom analitycznym i statystycznym, znacznie wzrosła wiedza o genomie drzew. Pozwalająca namnażać DNA, metoda PCR, wynaleziona w 1983 roku przez KARY MULLISA, uważana jest za jedno z największych osiągnięć naukowych minionego stulecia. Spirala, a dokładniej helisa DNA, składa się z dwóch bardzo długich łańcuchów polinukleotydowych. Helisa może zostać rozwinięta pod wpływem czynników denaturujących, na przykład wysokiej temperatury, kwasów czy zasad, lub rozcięta przez enzymy – endonukleazy, dla których substratem jest dwuniciowy DNA. Nici komplementarnego DNA oznaczana jest skrótem cDNA. Może ona zostać ponownie połączona w procesie renaturacji z ze swoją nicią komplementarną lub dołączyć do fragmentu DNA innego gatunku. W ten sposób uzyskuje się nowy, hybrydowy, rekombinacyjny DNA (rDNA). Na przykład DNA dębów, świerka, sosny czy daglezi łączy się z DNA petunii, która jest często używana w takich badaniach (NEALE i in. 1988; PETIT i in. 1993). Komplementarność nici DNA wynika z sekwencji połączeń między parami zasad: adenina – tymina (A–T) i guanina – cytozyna (G–C).

Z DNA związane są polisacharydy, które pełnią funkcję związków ochronnych, utrudniających reakcje chemiczne z DNA. Szybką metodę izolacji czystego DNA z zawiesiny komórkowej i kalusa opracowali RETHER i wsp. (1993). Metody dotyczące bezpośredniej analizy DNA można zgrupować w kategorie:

- niewykorzystujące PCR,
- oparte na metodzie PCR.

Do metod niewykorzystujących PCR (non-PCR) należy na przykład RFLP – najstarsza technika analizująca polimorfizm miejsc restrykcyjnych (restriction

fragment length polymorphism). Jak wspomniano wyżej, w DNA wyższych organizmów znajdują się liczne powtórzenia sekwencji zasad. Podobnie RNA nie jest wolny od powtórzeń. W najnowszej pracy ZOLDOS i wsp. (1999) ujawnili obecność 2200 powtórzeń pewnych genów (18S-5,8 S-26S) w rRNA u *Q. robur* i *Q. petraea* i aż 4000 powtórzeń tych genów u *Q. pubescens*.

Regiony DNA z wyjątkowo dużą liczbą powtórzeń to tak zwane mikrosatelity lub inaczej proste powtórzenia tandemowe (STR – simple tandem repeats). Zawierają one około 2–8 par nukleotydów w liniowym powtórzeniu oraz minisatelity, inaczej: zmienna liczba powtórzeń tandemowych (VNTR), zawierająca dłuższe fragmenty powtórzeń – od 16 do 100 nukleotydów. Mikrosatelity i minisatelity są hiperzmiennymi regionami DNA. Analiza mikrosatelitów i minisatelitów odgrywa szczególnie dużą rolę we współczesnej genetyce dębów, pozwalając na skonstruowanie map genomów jądrowych i cytoplazmatycznych (BARRENECHE i in. 1998; DUMOLIN-LAPEAGUE i in. 1997a). Analiza mikro- i minisatelitów ujawnia różnice w liczbie powtórzeń par zasad (VNTR) już na poziomie zmienności wewnątrzgatunkowej i wewnątrzpopulacyjnej. Mikrosatelity jako markery DNA pozwoliły na przykład na wykrycie niepożądanych domieszek w zbiorach nasion *Q. robur* oraz na określenie genotypu matek na podstawie analizy półrodzeństw (LEXER i in. 1999).

Do tej pory nie ustalono, jaka jest funkcja mini- i mikrosatelitów. Znajdujemy je głównie w regionach centromerów, telomerów oraz w pętłach chromatyny, które odgrywają prawdopodobnie pewną rolę w czasie łączenia się w pary homologicznych chromosomów. Fragment nici DNA można namnożyć w milionach kopii i przenieść (klonować) za pomocą plazmidów bakteryjnych znajdujących się w bakteriach patogenicznych, takich jak *Agrobacterium tumefaciens* czy *Agrobacterium rhizogenes*. Plazmidy są pozachromosomowymi, superzwiniętymi, kolistymi cząstkami dwuniciowego DNA. Mają one region zdolny do samopowieliania i powieliania połączonych z nim genów. Informacja genetyczna dotycząca kodowania białek jest wysoce konserwatywna i podobna nawet u oddalonych grup roślin. Metoda RFLP pozwala na wykorzystanie około 150–200 genów markerych u drzew (u człowieka około 2000 genów), podczas gdy metoda izoenzymowa około 30–50 genów. RFLP jest tak czułą metodą, że pozwoliła na wykrycie znacznej zmienności genetycznej nawet w liniach roślin otrzymanych z zapylenia wsobnego.

Metoda PCR – reakcja łańcuchowa polimerazy (PCR – polymerase chain reaction), pozwala powielać przez polimerazę dowolne sekwencje jednoniciowego DNA (ang. ssDNA – single-stranded DNA), służącego jako matryca do syntezy nici komplementarnej. Starterami są oligonukleotydy hybrydujące specyficznie

z określonym regionem jednoniciowego DNA (matrycy). Przeprowadza się wiele cykli syntezy DNA z wykorzystaniem starterów (primerów) flankujących określony odcinek DNA. Starter umożliwia rozpoczęcie reakcji, w wyniku której tworzy się dwuniciowy fragment DNA, oraz wyznacza na matrycy sekwencjonowany region. Jedną z metod należących do grupy PCR jest RAPD – analiza polimorfizmu DNA amplifikowanego losowo (*Randomly Amplified Polymorphic DNA*). Jest to metoda prosta, szybka i wydajna, w której stosuje się nieskomplikowaną aparaturę w postaci termocyklera.

Markery RAPD mają dominujący charakter dziedziczenia. Genotypy homozygot są zatem odróżnialne tylko przez obecność lub brak prążka na żelu, na którym wykonuje się elektroforezę. Dość częstym błędem jest przyjmowanie obecności prążka o tym samym ciężarze cząsteczkowym na żelu RAPD z jego identycznością u dwóch porównywanych organizmów. Jednakże prążki o tym samym ciężarze cząsteczkowym nie zawsze są identyczne.

W odróżnieniu od drzew nagozależkowych, drzewa okrytozależkowe sprawiają znaczne trudności w badaniach przepływu genów między populacjami, wewnątrz populacji, a także między generacjami drzew. Ostatnio problem ten próbuje się rozwiązać poprzez analizę mikrosatelitarnego DNA. LEXER i wsp. (2000) opracowali metodę śledzenia dawców gamet męskich w półrodzeństwach (half-sib) dębu szypułkowego, stosując analizę sześciu kodominujących, niesprzężonych loci mikrosatelitarnych w gametach ojców, mających wspólne 3 sprzężenia. Wyniki sugerują, że większość gamet pochodziła od jednego ojca. Zdaniem autorów metoda ta może być stosowana także w badaniach innych gatunków drzew. MUIR i wsp. (2000), stosując analizę porównawczą 20 odcinków mikrosatelitarnego DNA pochodzącego od *Q. petraea* i *Q. robur*, doszli do wniosku, że jest to bardzo dobry marker genetyczny, znacznie lepszy od chloroplastowego DNA. Z analizy obydwu markerów genetycznych MUIR i wsp. (l.c.) wyciągają wniosek, że jakkolwiek pomiędzy *Q. robur* i *Q. petraea* zachodzi intensywny przepływ genów, to są to odrębne jednostki taksonomiczne. Autorzy stwierdzają, że w 78% dane molekularne i morfologiczne były zbieżne przy ustaleniu statusu taksonomicznego badanych dębów. MOREAU i wsp. (1994), a także BODENS i wsp. (1997), zastosowali analizę dużej liczby fragmentów DNA dębów szypułkowego i bezszypułkowego, wytworzonych metodą PCR za pomocą losowych starterów. Wśród wytworzonych fragmentów DNA 7 miało profile, które istotnie różniły obydwie gatunki dębów, a 14 różniło się istotnie częstością występowania w populacji. Jednakże nie znaleziono ani jednego takiego fragmentu, który byłby specyficzny tylko dla jednego gatunku dębu. Autorzy interpretują taki

rezultat przepływem genów między gatunkami w mieszanych drzewostanach dębowych, które były obiektem badań.

7.2.4. GENOM CHLOROPLASTOWY (cpDNA, ctDNA) I JEGO ZMIENNOŚĆ W RODZAJU *QUERCUS*

W genetyce dębów wielką rolę odgrywają badania DNA zawartego w jądrze komórkowym, ale szczególnie znaczenie ma analiza chloroplastowego i mitochondrialnego DNA. Jakkolwiek ogromna większość prac nad cpDNA dotyczy chloroplastów, to warto zauważyć, że ten sam DNA musi znajdować się we wszystkich plastydach, ponieważ fotosyntetyzujące, zawierające chlorofil chloroplasty, są tylko stanem rozwojowym plastydowych organelli. Wszystkie plastydy mają nie tylko DNA, lecz także RNA, (rRNA, mRNA) pozwalający odczytywać chloroplastowy tRNA oraz mechanizmy powielające kwasy nukleinowe i syntetyzujące białka. Co więcej, uzależniony od światła rozwój chloroplastów z etioplastów nie zależy od aktywacji (transkrypcji) nowych genów (KRUPIŃSKA i APEL 1989). DNA zawarty w chloroplastach stanowi tylko małą część (1–15%) całego DNA znajdującego się w komórkach rośliny. Cechą charakterystyczną DNA chloroplastowego jest to, że tworzy on koliste, dwuniciowe cząsteczki, zawierające dużą liczbę powtórzonych sekwencji nukleotydowych o identycznej budowie. Informacja genetyczna w cpDNA jest bardzo „upakowana”.

Chloroplastowy DNA jest ewolucyjnie bardzo konserwatywny, z wyjątkiem niektórych regionów, tak zwanych „hot spots”, gdzie zmienność jego jest duża. Okazało się, że ogromna większość okrytozalążkowych dziedziczy cpDNA po matce (matroklinalny sposób przekazywania cpDNA) chociaż na przykład wiewiółki (*Oenothera*) i pelargonie (*Pelargonium*) dziedziczą cpDNA od obu rodziców (SEARS 1980).

Analiza mutantów chloroplastowych siewek szydlicy japońskiej (*Cryptomeria japonica*) wykonana przez OHBE i in. (1971) wskazywała na możliwość przekazywania cpDNA także przez pyłek, czyli na ojcowskie dziedziczenie. Stosując cięcie cpDNA enzymami restrykcyjnymi (np. Hind-III, w miejscu A/AGCTT), można następnie metodą elektroforetyczną rozdzielić fragmenty pociętego DNA. Długość fragmentów restrykcyjnych określa się, oceniając ich ruchliwość elektroforetyczną (RFLP). Na tej podstawie stwierdzono, że ojcowskie przekazywanie cpDNA jest regułą u *Picea*, *Pinus*, *Larix*, *Pseudotsuga*, a także u *Taxodiaceae* (HOWE i in. 1988; NEALE i in. 1986, NEALE i in. 1988; OWENS i SIMPSON 1988; SIGURGEIRSSON i SZMIDT 1988). Metoda równoczesnej analizy cpDNA i izoen-

zymów, jaką zastosowała SABSCH (1992) w badaniach rodzaju *Populus*, umożliwia identyfikację klonów i opisanie struktury genetycznej populacji.

Pierwsze prace nad dziedziczeniem cpDNA u dębów wykonane zostały stosunkowo niedawno. W 1995 roku DUMOLIN i wsp., wykorzystując metodę PCR, zbadali dziedziczenie cpDNA w 143 rodach *Q. robur* z kontrolowanych zapyleń. Autorzy doszli do wniosku, że cpDNA u dębów dziedziczony jest matroklinalnie. Znacznie obszerniejsze badania wykonali DUMOLIN-LAPEGUE i wsp. (1997a), badając zmienność cpDNA u ośmiu europejskich gatunków dębów: *Q. robur*, *Q. petraea*, *Q. pubescens*, *Q. pyrenaica*, *Q. faginea*, *Q. frainetto*, *Q. macranthera* i *Q. canariensis*. Badania wykonane w 345 populacjach metodą PCR ujawniły znaczny polimorfizm cpDNA. Stwierdzono istnienie 23 haplotypów wskazujących na istnienie stałej hybrydyzacji i introgresji międzygatunkowej. Umieszczając poszczególne haplotypy na mapie, autorzy doszli do wniosku, że obok znanych już refugium karpacckich istniały również refugia na Półwyspie Iberyjskim, we Włoszech i na Bałkanach. Markery chloroplastowego DNA odróżniają na tyle dobrze dęby wschodnioeuropejskie od zachodnioeuropejskich, że mogą być pomocne w ustaleniu obcych proveniencji i translokacji populacji dębów (FERRIS i wsp. 1997; TUTKOVA VAN LOO i BURG 2004).

Analizę cpDNA kombinowaną metodą PCR-RFLP wykorzystano do zbadania dróg migracji i refugium dębów szypułkowego i bezszypułkowego w ostatnim postglacjale. FERRIS i wsp. (1998) sądzą, że obydwa gatunki dębów miały trzy odrębne refugia na południu Europy. Odkryli oni istnienie czterech polimorficznych miejsc na cpDNA, pozwalających wyodrębnić cztery warianty chloroplastowego DNA nazwane przez autorów „cytotypami”. Mają one charakterystyczny, południkowy układ geograficzny: (a) wschodnioeuropejski, (b) centralny i (c) zachodnioeuropejski. Wszystkie te cytotypy zajmują obszar od południowej do północnej Europy. Czwarty, marginalny cytotyp (d), występujący we wschodniej Anglii, powstał z zachodnioeuropejskiego cytotypu.

Skraj północnego zasięgu izolowanego stanowiska dębów w południowej Finlandii (region Salpausselka) jest obszarem kontaktu dwu cytotypów – wschodniego i zachodniego, które dotarły tu poprzez Bałtyk. Obecność co najmniej trzech refugium dębu sugeruje również FERRIS i wsp. (1993) na podstawie analizy chloroplastowego tRNA metodą PCR. Stwierdzono istnienie u obydwu gatunków dębu – szypułkowego i bezszypułkowego, typu wschodniego – z przewagą cytozyny w intronach, i typu zachodniego, z przewagą tyminy. Z analiz cpDNA wynika, że na terytorium Polski dęby dotarły w holocenie z ostoju na Półwyspie Apenińskim trzema szlakami – przez Alpy Zachodnie i Nizinę Niemiecką, przez Alpy

Wschodnie i północnym przedpołem Sudetów, oraz przez Nizinę Węgierską i Karpaty (CSAIKL i in. 2002; PETIT i in. 2002a) (patrz podrozdz. 1.1).

7.2.5. GENOM MITOCHONDRIALNY

Genom mitochondrialny, jakkolwiek bardzo ważny dla organizmu ze względu na kodowane w nim enzymy oddychania tlenowego, jest bardzo mały. Około 95% białek, z jakich składa się mitochondrium, kodowane jest przez DNA jądrowy. Mitochondrialny DNA (mtDNA) koduje rRNA i tRNA, potrzebne do translacji mitochondrialnego mRNA. Mniej niż 1% całego DNA znajduje się w mitochondriach. U wielu roślin, w tym u świerka pospolitego, mtDNA dziedziczy się przeważnie w sposób maceczny, chociaż u *Sequoia sempervirens* i być może u innych *Taxodiaceae* występuje ojcowskie dziedziczenie mtDNA (NEALE i in. 1988). U dębu szypułkowego DNA mitochondrialny dziedziczony jest po matce, co wykazali DUMOLIN i wsp. (1995). Autorzy ci potwierdzili możliwość wykorzystania mtDNA do określenia pochodzenia nasion dębów i do badań nad strukturą genetyczną populacji.

W mtDNA występuje, w odróżnieniu od cpDNA, duża zmienność wyrażona szeregiem punktowych mutacji, które można badać za pomocą metody RFLP. U dębu szypułkowego, stosując metodę PCR-RFLP i analizę polimorfizmu struktury pojedynczej nici DNA (metoda znana jako: SSCP – od angielskiej nazwy Single Strand Conformation Polymorphism), wykryto aż 12 typów zmienności mtDNA (DUMOLIN-LAPEGUE i in. 1996).

Zdaniem cytowanych autorów połączenie metody SSCP z klasyczną metodą PCR-RFLP pozwala na znaczne poszerzenie badań zmienności wewnątrzgatunkowej DNA u drzew, gdzie głównym problemem jest wykrycie polimorfizmu rzadkich sekwencji, zwykle obecnych w mitochondrialnym genomie. Do takich rzadkich mutacji należą wykryte u dębu szypułkowego substytucje pojedynczych zasad i inwersja czterech par zasad, powstała prawdopodobnie na drodze wewnątrzcząsteczkowej rekombinacji. Grupowanie populacji dębu szypułkowego, z obszaru południowej Francji dało wyniki o dużej zbieżności przy zastosowaniu metod analizy cpDNA i mtDNA (DUMOLIN-LAPEGUE i in. 1998).

7.2.6. IZOENZYMOWE GENY MARKEROWE

Pierwsza obszerniejsza praca, w której wykorzystano analizę polimorfizmu izoenzymów w celu poznania zmienności dębów europejskich, wykonana została

we Francji na *Q. petraea* (ZANETTO 1989). W późniejszej pracy ZANETTO i wsp. (1993) odkryli u *Q. petraea* znacznie większą heterozygotyczność w populacjach z zachodniej części zasięgu niż w populacjach pochodzących ze wschodniej części, a szczególnie dużą w populacjach z południowej części zasięgu. Na podstawie analizy częstości genów izoenzymowych oszacowano, że około 95% zmienności genetycznej ulokowane jest wewnątrz populacji *Q. petraea*, a zaledwie 2–5% stanowią różnice genetyczne między populacjami (ZANETTO i in. 1993). Podane wartości zmienności między populacyjnej są podobne do tych, jakie opisano dla sosny zwyczajnej i daglezi zielonej (MEJNARTOWICZ 1976, MEJNARTOWICZ i BERGMANN 1985).

Badania izoenzymowe populacji w rejonach zamierania dębów ujawniły zwiększenie homozygotyczności wśród osobników odporniejszych (HERTEL i ZASPEL 1996), co jest trendem zaskakująco podobnym do opisanego wcześniej u sosny zwyczajnej (MEJNARTOWICZ 1983). FINKELDEY i MÁTYÁS (2003), analizując genomy izoenzymowe i cpDNA w populacjach *Q. petraea*, *Q. pubescens* i *Q. robur*, doszli do wniosku, że postglacjalna historia rekolonizacji nowych obszarów nie miała wpływu na geny kodowane w loci jądrowych, jakimi są izoenzymy.

Dziedziczenie genów izoenzymowych u dębu szypułkowego i bezszypułkowego analizuje się klasycznymi metodami genetycznymi, wykorzystując kontrolowane mieszańce wewnątrzgatunkowe i międzygatunkowe (MÜLLER-STARCK i HATTEMER 1990; ZANETTO i in. 1994, 1996). U mieszańców takich poszukuje się izoenzymów wykazujących segregację mendlowską (1 : 1, 1 : 2 : 1 lub 1 : 1 : 1 : 1). Testuje się trzy możliwe przypadki rekombinacji:

- oboje rodzice są heterozygotami w obydwu loci,
- tylko jeden z rodziców jest podwójną heterozygotą, a drugi heterozygotą w jednym locus,
- jeden rodzic jest podwójną heterozygotą, a drugi podwójną homozygotą.

Rekombinacje u dębów występują dość rzadko. Najczęściej potomstwo dziedziczy morfologiczne, formy rodzicielskie (ZANETTO i in. 1996), chociaż mieszańce, w stadium młodocianym, są zwykle podobne do drzew matecznych. W niektórych badaniach wyłącza się z analiz genetycznych izoenzymy, na które może oddziaływać środowisko (np. peroksydazy lub niektóre esterazy), jak i enzymy monomorficzne. O ile zabieg taki może mieć pewne uzasadnienie w odniesieniu do pierwszej grupy enzymów, o tyle trudniej jest uzasadnić wyłączenie z analiz izoenzymów monomorficznych. Izoenzym monomorficzny zwykle nie ma takiego charakteru we wszystkich populacjach całego badanego gatunku.

Dla porównania izoenzymowej zmienności dębów szypułkowego i bezszypułkowego oraz *Fagus sylvatica* MÜLLER-STARCK i ZIEHE (1991) wykorzystali

elektroforezę na żelu skrobiowym oraz ogniskowanie w punkcie izoelektrycznym (IEF). Badania te, a także późniejsze, wykazały wielką zmienność wewnątrzpopulacyjną i stosunkowo małą międzypopulacyjną dębów. Obydwa typy zmienności u dębu szypułkowego i bezszypułkowego były większe niż w populacjach buka (GEHLE 1999).

7.2.7. IZOENZYMOWA RÓŻNORODNOŚĆ GENETYCZNA

Przez różnorodność genetyczną rozumiemy średnią liczbę alleli i genotypów w locus. Prawie wszystkie allozomy są wspólne dla *Q. robur* i *Q. petraea*. Średnia liczba alleli w locus wynosi 3,2. Wartość ta w badaniach MÜLLER-STARCKA i wsp. (1993) jest identyczna u dębu szypułkowego i bezszypułkowego i bardzo podobna w pracy KLEINSCHMITA i wsp. (1995), wynosząc 2,9 dla *Q. robur* i 3,1 dla *Q. petraea*. Być może, że niektóre rzadko występujące allele izoenzymowe, które wydają się być specyficznymi gatunkowo (GÖMÖRY 2000; GÖMÖRY i in. 2001), są tylko wyrazem niedostatecznie dużej próby osobników wziętych z populacji do analiz.

Średnia heterozygotyczność obserwowana (H_a) u obydwu gatunków dębów jest bardzo podobna i wynosi 21,3% w populacjach *Q. robur* i 21,9% w populacjach *Q. petraea*. U tego ostatniego gatunku heterozygotyczność w centrum zasięgu jest większa niż na jego obrzeżach, pomimo tego, że liczba alleli jest mniejsza w centrum zasięgu. Większość (11) spośród 13 badanych loci była polimorficzna, a częstość występowania alleli wykazywała zmienność klinalną, korelując z długością geograficzną (ZANETTO i KREMER 1995).

Strukturę genetyczną czystych i mieszanych drzewostanów dębowych w Szwajcarii, za pomocą analizy loci izoenzymowych badał FINKELDEY (2001). Mieszane drzewostany *Q. petraea* i *Q. robur* miały oczekiwaną heterozygotyczność (H_e) większą niż drzewostany jednogatunkowe, jednak heterozygotyczność obserwowana miała wartości H_o pośrednie między *Q. petraea* i *Q. robur*. FINKELDEY (l.c.) sądzi, że zjawisko to można wyjaśnić częściową izolacją reprodukcyjną badanych gatunków dębów, dającą w rezultacie „efekt WAHLUNDA” lub inaczej „efekt założyciela”.

Podobnie jak u innych gatunków, także u dębów obserwuje się duże różnice w heterozygotyczności poszczególnych loci. Największą heterozygotyczność stwierdzono w loci AP-A, DIA-A, IDH-A, PER-B i PGM-A (MÜLLER-STARCK i in. 1993). Późniejsze badania wykonane przez FINKELDEY'A (2001) wykazały również dużą zmienność genetyczną populacji dębów, na poziomie loci izoenzymowych.

W loci izoenzymowych, lecz także rDNA i RAPD obserwuje się zakłócenia w segregacji. U około 60% markerów molekularnych obserwowano nadmiar geno-

typów heterozygotycznych (BARRENECHE i in. 1998). Niektóre loci mikrosatelitarne (np. AG16) u *Q. robur* posiadają aż 9 alleli (LEFORT i in. 1998). W przeciwieństwie do markerów mikrosatelitarnych, w badaniach izoenzymowych heterozygotyczność obydwu gatunków dębów nie była wielka (MÜLLER-STARCK i in. 1993). Być może wiąże się to z tym, że materiał badawczy stanowiły przeważnie młode siewki lub żołądźcie. Nadmiar homozygot w niektórych loci izoenzymowych, w stosunku do oczekiwanej liczby z prawa HARDY'EGO-WEINBERGA, obserwował również FINKELDEY (2001). W badaniach LE CORRE i wsp. (1997) allozymowa zmienność u dębów szypułkowego i bezszypułkowego nie była skorelowana z lokalizacją geograficzną populacji. Korelacja taka natomiast występowała w odniesieniu do zmienności cpDNA.

7.2.8. SPRZĘŻENIA LOCI IZOENZYMOWYCH

KREMER i ZANETTO (1997), badając 8 loci izoenzymowych w 81 populacjach *Q. petraea* z całego europejskiego zasięgu, stwierdzili występowanie sprzężeń między locus *Aap-A* (alaninowa, mikrosomalna aminopeptydaza) i *Lap-A* (cytozolowa aminopeptydaza) oraz sprzężenie *Mnr-A* (menadionowa reduktaza) i *Dia-A* (diaforaza). Podobne sprzężenia znaleziono wcześniej również w populacjach *Q. robur* (ZANETTO i in. 1996). W wyniku testowania odchyleń od losowej segregacji 88 kombinacji loci izoenzymowych w potomstwie z kontrolowanych zapyleń odkryto 5 grup sprzężeń:

- *Lap-A/Pgi-B*,
- *Aap-A/Lap-A*,
- *Acp-C/Lap-A*,
- *AcpC/Aap-A*,
- *Idh-B/6pgd-B*.

Sprzężenia te są identyczne u dotychczas zbadanych gatunków dębów z sekcji *Lepidobalanus*. Wskazuje to na duże podobieństwo genetyczne dębów. MÜLLER-STARCK i wsp. (1996) sądzą, że cztery z wymienionych loci leżą liniowo, ściśle ze sobą połączone w kolejności: *Pgi-B*, *Lap-A*, *Aap-A*, *Acp-C*, i że w bliskiej odległości od nich leżą loci *Idh-B*, *6pgd-B* i *Mdh-C*, tworząc wspólnie jedną grupę sprzężeniową ośmiu loci. Prócz wymienionych sprzężeń ZANETTO i wsp. (1996) odkryli jeszcze występowanie ścisłego sprzężenia między loci: *Dia-A* / *Mnr-A*.

7.2.9. ANALIZA BIAŁKA OGÓLNEGO

Bardzo wielkie podobieństwo genetyczne obydwu gatunków dębów potwierdzają również wyniki dwukierunkowej elektroforezy białka ogólnego, rozdzielonego na kilkaset polipeptydów. Badania takie wykonano w populacjach dębów pochodzących z sześciu krajów Europy, w tym w czterech populacjach z Polski. Niektóre jednak z wyodrębnionych polipeptydów występowały znacznie częściej u jednego gatunku niż u drugiego (BARRENECHE i in. 1996).

7.2.10. OCENA PRZEPLYWU INFORMACJI GENETYCZNEJ I POWSTAWANIA MIESZAŃCÓW POMIĘDZY *Q. ROBUR* I *Q. PETRAEA*

Między genomami każdego gatunku istnieje stały przepływ informacji DNA jądrowego w trakcie powstawania zygot w procesie zapłodnienia. Obserwuje się również przepływ informacji genetycznej między DNA znajdującym się w organellach – mitochondriach i chloroplastach, a także między organellami i DNA jądrowym.

Specyficzny przepływ informacji odbywa się dzięki istnieniu transpozonów, czyli ruchomych elementów genetycznych. Transpozony (podobnie jak mini- i mikrosatelity) są pozagenowymi odcinkami DNA. Ponieważ są zaopatrzone w wewnętrzne promotory, mogą być transkrybowane przez polimerazę, dzięki czemu mają zdolność przemieszczania się w DNA, czyli retrotranspozycji. Transpozony zwiększają zmienność genetyczną gatunku przez inwersje, duplikacje i delecje fragmentów DNA.

Znacznie łatwiej można zaobserwować w naturze przepływ informacji genetycznej pomiędzy różnymi gatunkami dębów, dzięki któremu powstają mieszańce międzygatunkowe. Od dawna sądzono, że wśród dębów europejskich istnieją mieszańce międzygatunkowe. GIERTYCH (1967), na podstawie pomiarów biometrycznych żołądźi zebranych w 5 drzewostanach *Q. petraea* i w 14 drzewostanach *Q. robur* z terenu Polski, doszedł do wniosku, że głównym źródłem zmienności morfologicznej żołądźi może być krzyżowanie się obydwu gatunków.

Jednak wielka zmienność wewnątrzgatunkowa dębów, wyrażająca się na przykład różnorodnością form występujących w naturze i form ogrodniczych, nasuwała wątpliwości co do poprawności oznaczeń mieszańców na podstawie morfologicznych cech ilościowych i jakościowych. Takie podejrzenie wynika z faktu, że w warunkach kontrolowanych bardzo trudno uzyskać mieszańce *Q. robur* × *Q. petraea*, zarówno między- jak i wewnątrzgatunkowe.

Quercus robur i *Q. petraea* są prawie wyłącznie gatunkami allogamicznymi. Analiza przepływu informacji genetycznej wykazała, że ponad 96% nasion powstaje z zapyleń krzyżowego (BACILIERI i in. 1996). Dlatego skrajnie trudno jest uzyskać potomstwo z kontrolowanego, wsobnego zapylania dębów. Otrzymanie takiego potomstwa jest jednak niekiedy nieodzowne w analizie dziedziczenia i segregacji niektórych markerów molekularnych oraz cech morfologicznych. Otrzymano zaledwie 1,3% siewek wsobnych u *Q. robur* i jeszcze mniej, bo od 0 do 0,8% u *Q. petraea* (AAS 1991; ZANETTO i in. 1996; STEINHOFF 1998).

W kombinacji kontrolowanych zapyleń międzygatunkowych, gdy dawcą pyłku było drzewo *Q. petraea*, a matką *Q. robur*, uzyskiwano 5,3–11,5% płodnych nasion i zaledwie 0,8–1,8% płodnych nasion w odwrotnej kombinacji, gdy matką było drzewo *Q. petraea*, a ojcem *Q. robur* (DUCOUSSO i in. 1992; STEINHOFF 1993, 1998). Wskazuje to na jednokierunkowość przepływu informacji genetycznej przy powstawaniu mieszańców międzygatunkowych u dębów. SAMUEL (1999) badał drzewa dębów, będących morfologicznie pośrednimi formami pomiędzy *Q. robur* i *Q. petraea*. Domniemane mieszańce międzygatunkowe udało się odróżnić za pomocą analizy RAPD i izoenzymów w locus *GOT-B*.

STEINHOFF (1998), analizując wyniki bardzo dużej liczby (40485) kontrolowanych zapyleń u *Q. robur* i *Q. petraea*, otrzymała zaledwie 1,3% wsobnych nasion u *Q. robur* i 0% u *Q. petraea*. Nieco lepsze rezultaty otrzymano z kontrolowanych zapyleń wewnątrzgatunkowych. Krzyżówki wsobne mają również duże znaczenie w badaniach sposobów dziedziczenia izoenzymów i innych genów markerowych u dębów. Z zapyleń *Q. robur* × *Q. robur* otrzymano 11,3% mieszańców wewnątrzgatunkowych. Indywidualne bariery przed zapłodnieniem wsobnym lub krewniaczym są znacznie większe u *Q. petraea*, niż u *Q. robur*. Z zapyleń wewnątrzgatunkowych *Q. petraea* × *Q. petraea* STEINHOFF (1998) otrzymała zaledwie 5,8% mieszańców. Jest to wartość identyczna jak dla wcześniej opisanych krzyżówek międzygatunkowych *Q. robur* × *Q. petraea*.

W ostatnich latach oszacowano przepływ genów między dębami szypułkowymi i bezszypułkowymi w jednym z modelowych, mieszanych drzewostanów dębowych na terenie Francji, w którym występowały obydwa gatunki: *Q. robur* i *Q. petraea*. W badaniach tych wykorzystano metody bezpośredniej analizy DNA oraz komputerową analizę danych dla rozszerzonego modelu mieszanego kojarzenia (BACILIERI i in. 1996). Otrzymano zaskakujące wyniki. W części potwierdzają one bowiem, wcześniejsze dane o intensywnym przepływie informacji genetycznej między obydwooma gatunkami, lecz okazało się, że strumień przepływu tej informacji w naturalnych populacjach dębów ma charakter zdecydowanie jednokierunkowy – od *Q. petraea* do *Q. robur*. W pokoleniu F₁ występowało od 17% do

48% mieszańców, lecz były to wyłącznie siewki *Q. robur* × *petraea*. Co więcej, u *Q. petraea* istniała tendencja do zapładniania komórek jajowych rzadko występującymi genotypami ojcowskimi. Ponadto w badanym drzewostanie, podobnie jak w innych omówionych wcześniej badaniach, zarówno dąb szypułkowy jak i bezszypułkowy okazały się prawie całkowicie pozbawione zdolności do samozapłodnienia (ZANETTO i in. 1996).

Zastosowanie analizy genów mikrosatelitarnych w badaniach nad przemieszczaniem się pyłku u 300 drzew, w 120-letnim mieszanym drzewostanie dębowym, z naturalnym odnowieniem *Q. robur* i *Q. petraea*, ujawniło zdecydowanie nierównomierny sukces reprodukcyjny ojców. U siedmiu z 13 badanych rodów stwierdzono zbyt duży udział pyłku z drzew sąsiednich, w stosunku do oczekiwanego, z preferencją zapyleń z niektórych kierunków. Być może wiąże się to z kierunkami lokalnych wiatrów (np. zachodnich lub północnych) lub z lokalnymi warunkami orograficznymi i siedliskowymi. W pozostałych rodach nie stwierdzono istotnych odchyłeń udziału gamet męskich od oczekiwanych. Badania licznych prób nasion z 300 drzew matecznych, przeprowadzone za pomocą godcinków mikrosatelitarnych, wykazały również, że pyłek dębu szypułkowego i bezszypułkowego może być przenoszony na duże odległości. W efekcie 65% potomstwa u *Q. petraea* i 69% u *Q. robur* pochodziło z zapylenia pyłkiem spoza lokalnego drzewostanu. Analiza genetyczna chmury pyłku wykazała znaczną jego jednorodność genetyczną – niezależnie od pochodzenia lokalnego czy z dalekiego transportu (LEXER i in. 1997; STREIFF i in. 1999).

Wyniki badań genetycznych z zastosowaniem molekularnych markerów izoenzymowych i DNA pozwalają na wyciągnięcie kilku wniosków:

- Dąb szypułkowy i bezszypułkowy są odrębnymi gatunkami, lub może tylko podgatunkami, o różnych wymaganiach siedliskowych.
- Pomędzy rodzimymi gatunkami dębów istnieje znaczny przepływ informacji genetycznej, lecz strumień tej informacji skierowany jest głównie od *Q. petraea* do *Q. robur*, w wyniku czego w warunkach naturalnych znajdujemy prawie wyłącznie mieszańce *Q. robur* × *petraea*.
- Dotychczas nie udało się wyjaśnić w jaki sposób utrzymywana jest odrębność taksonomiczna *Q. robur* i *Q. petraea* przy istnieniu znacznego przepływu genów między obydwojma gatunkami.
- Chociaż zbadano kilka tysięcy fragmentów DNA u *Q. robur* i *Q. petraea*, nie znaleziono żadnego markeru molekularnego, charakterystycznego wyłącznie dla jednego z gatunków dębów; zaledwie 2% markerów istotnie różnicuje gatunki.

- Ze względu na charakter zmienności i różnorodności genetycznej występującej u dębów, nasiona do produkcji siewek w szkółkach leśnych powinny być pozyskiwane z lokalnych dużych drzewostanów (ponad 15 ha) w wielu w miejscach, z rozproszeniem zbioru na całej powierzchni drzewostanu.

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

LITERATURA

- AAS G. 1991. Kreuzungsversuche mit Stiel- und Traubeneiche [*Quercus robur* L. und *Q. petraea* (MATT.) LIEBL.] Allg. Forst. Jagdztg. 162: 141–145.
- BACILIERI R., DUCOUSSO A., PETIT R. J., KREMER A. 1996. Mating system and asymmetric hybridization in a mixed stand of European oaks. *Evolution* 50(2): 900–908.
- BARRENECHE T., BAHRMAN N., KREMER A. 1996. Two dimensional gel electrophoresis confirms the low level of genetic differentiation between *Quercus robur* L. and *Quercus petraea* (MATT.) LIEBL. *Forest Gen.* 1996, 3: 2, 89–92.
- BARRENECHE T., BODENES C., LEXER C., TRONTIN J. F., FLUCHS S., STREIFF R., PLOMION C., ROUSSEL G., STEINKELLNER H., BURG K., FAVRE J. M., GLOSSL J., KREMER A. 1998. A genetic linkage map of *Quercus robur* L. (pedunculate oak) based on RAPD, SCAR, microsatellite, minisatellite, isozyme and 55 rDNA markers. *Theor. Appl. Gen.* 97(7): 1090–1103.
- BODENES C., JOANDET S., LAIGRET F., KREMER A. 1997. Detection of genomic regions differentiating two closely related oak species *Quercus petraea* (MATT.) LIEBL. and *Quercus robur* L. *Heredity* 78: 433–444.
- CORRE V. Le, DUMILIN-LEPEGUE S., KREMER A., LE-CORRE V. 1997. Genetic variation at allozyme and RAPD loci in sessile oak *Quercus petraea* (MATT.) LIEBL.: the role of history and geography. *Mol. Ecol.* 6(6): 519–529.
- CSAIK U. M., GLAZ I., BALIUCKAS V., PETIT R. J., JENSEN J. S. 2002. Chloroplast DNA variation of white oak in the Baltic countries and Poland. *Forest Ecol. Manage.* 156(1–3): 211–222.
- DEGUILLOUX M. F., DUMOLIN-LEPEGUE S., GIELLY L., GRIVET D., PETIT R. J. 2003. A set of primers for the amplification of chloroplast microsatellites in *Quercus*. *Mol. Ecol. Notes* 3(1): 24–27.
- DUCOUSSO A., BACILIERI R., DEMESURE B., DUMOLIN-LEPEGUE S., KREMER A., PETIT R., ZANETTO A. 1997. Structuration géographique de la diversité génétique chez les chênes à feuilles caduques européens. *Bull. Techn. Office Nat. Forêts* 33: 7–19.
- DUCOUSSO A., BACILIERI R., EXPERT F., PETIT R., ROUSSEL G., ZANETTO A., KREMER A. 1992. Existe-t-il des hybrides entre chêne sessile et pédoncule? *Bull. Techn. Office Nat. Forêts* 23: 37–43.

- DUMOLIN S., DEMESURE B., PETIT R. J. 1995. Inheritance of chloroplast and mitochondrial genomes in pedunculate oak investigated with an efficient PCR method. *Theor. Appl. Gen.* 91(8): 1253–1256.
- DUMOLIN-LAPEGUE S., BODENDE C., PETIT R. J. 1996. Detection of rare polymorphisms in mitochondrial DNA of oaks with PCR–RFLP combined to SSCP analysis. *For. Gen.* 3(4): 227–230.
- DUMOLIN-LAPEGUE S., DEMESURE B., FINESCHI S., LE CORRE V., PETIT R. J. 1997a. Phylogeographic structure of white oaks throughout the European continent. *Genetics*. 146(4): 1475–1487.
- DUMOLIN-LAPEGUE S., KREMER A., LE CORRE V. 1997b. Genetic variation at allozyme and RAPD loci in sessile oak *Quercus petraea* (MATT.) LIEBL.: the role of history and geography. *Mol. Ecol.* 6(6): 519–529.
- DUMOLIN-LAPEGUE S., PEMONGE M. H., PETIT R. J. 1998. Association between chloroplast and mitochondrial lineages in oaks. *Mol. Biol. Evol.* 15(10): 1321–1331.
- FERRIS C., DAVY A. J., HEWITT G. M. 1997. A strategy for identifying introduced provenances and translocations. *Forestry, Oxford.* 70(3): 211–222.
- FERRIS C., KING R. A., VAINOLA R., HEWITT G. M. 1998. Chloroplast DNA recognizes three refugial sources of European oaks and suggests independent eastern and western immigrations to Finland. *Heredity* 80: 584–593.
- FERRIS C., OLIVER R. P., DAVY A. J., HEWITT G. M. 1993. Native oak chloroplasts reveal an ancient divide across Europe. *Mol. Ecol.* 2: 237–344.
- FERRIS C., OLIVER R. P., DAVY A. J., HEWITT G. M. 1995. Using chloroplast DNA to trace postglacial migration routes of oaks into Britain. *Mol. Ecol.* 4(6): 731–738.
- FINKELDEY R. 2001. Genetic variation of oaks (*Quercus* sp.) in Switzerland. 2. Genetic structure in „pure“ and „mixed“ forests of pedunculate oak (*Q. robur* L.) and sessile oak [*Q. petraea* (MATT.) LIEBL.]. *Silvae Gen.* 50: 22–30.
- FINKELDEY R., MÁTYÁS G. 2003. Genetic variation of oaks (*Quercus* sp.) in Switzerland. 3. Lack of impact of postglacial recolonization history on nuclear gene loci. *Theor. Appl. Gen.* 106(2): 346–352.
- GEHLE T. 1999. Genetic differentiation of oak (*Quercus robur*) in Nordrhein-Westfalen, Germany. *Allg. Forst Jagdztg.* 170(10–11): 183–188.
- GIERTYCH M. 1967. Indication of introgression between *Quercus robur* and *Quercus petraea* on the basis of a biometric study of acorns. *Proc. International Symposium on Biology of Woody Plants*. Nitra, May 10–17th, 1967: 39–48.
- GLOSSL J. 2000. Microsatellite analysis of maternal half-sib families of *Quercus robur*, pedunculate oak. II inferring the number of pollen donors from the offspring. *Theor. Appl. Gen.* 100(6): 858–865.
- GÖMÖRY D. 2000. A gene coding for a non-specific NAD-dependent dehydrogenase shows a strong differentiation between *Quercus robur* and *Quercus petraea*. *For. Gen.* 7(2): 167–170.
- GÖMÖRY D., YAKOVLEV I., ZHELEV P., JEDINAKOVA J., PAULE L. 2001. Genetic differentiation of oak populations within the *Quercus robur/Quercus petraea* complex in Central and Eastern Europe. *Heredity* 86: 557–563.
- GREGORIUS H. R. 1974. Genetischer Abstand zwischen Populationen. 1. Zur Konzeption der genetischen Abstandsmessung. *Silvae Gen.* 23: 22–27.

- HAMRICK J. L., GODT M. J. 1989. Allozyme diversity in plant species. W: BROWN A. H. D., CLEGG M. T., KAHLER A. L., WEIR B. S. (red.). Plant Population Genetic, Breeding and Genetic Resources. Sinauer Associates, Sunderland MA.: 43–63.
- HERTEL H., ZASPEL I. 1996. Investigations on vitality and genetic structure in oak stands. *Ann. Sci. For.* 53 (2–3): 761–773
- HOWE G. T., STRAUSS S. H., DOERKSEN A. H., PALMER J. D. 1988. Gene and restriction site maps of Douglas-fir [*Pseudotsuga menziesii* (MIRB.) FRANCO.] and radiata pine (*Pinus radiata*. D. DON). W: CHELIAK W. M., YAPA A. C., PETAWAWA (red.). Molecular Genetics of Forest Trees. Nat. For. Inst. Report PI-X-8: 54–66.
- JIMENEZ P., AGUNDEX D., ALIA R., GIL L. 1999. Genetic variation in central and marginal populations of *Quercus suber* L. *Silvae Gen.* 48(6): 278–284.
- 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 Gen.* 44(5–6): 256–269.
- KREMER A., ZANETTO A. 1997. Geographical structure of gene diversity in *Quercus petraea* (MATT.) LIEBL. II: Multilocus patterns of variation. *Heredity* 78: 476–489.
- KRUPIŃSKA H., APEL K. 1989. Light-induced transformation of etioplasts to chloroplasts of barley without transcriptional control of plastid gene expression. *Mol. Gen.* 219: 467–473.
- LEFORT F., LALLY M., THOMPSON D., DOUGLAS G. C. 1998. Morphological traits, microsatellite fingerprinting and genetic relatedness of a stand of elite oaks (*Q. robur* L.) at Tullynally, Ireland. *Silvae Gen.* 47(5–6): 257–262.
- LEXER C., HEINZE B., MACALKA-KAMPFERS S., STEINKELLNER H., KREMER A., GLOSSL J. 2000. Microsatellite analysis of maternal half-sib families *Quercus robur*, pedunculate oak: II. Inferring the number of pollen donors from the offspring. *Theor. Appl. Gen.* 100(6): 858–865.
- LEXER C., HEINZE B., STEINKELLNER H., KAMPFERS S., ZIEGENHAGEN B., GLOSSL J. 1999. Microsatellite analysis of maternal half-sib families *Quercus robur*, pedunculate oak: detection of seed contaminations and inference of the seed parents from the offspring. *Theor. Appl. Gen.* 99(1–2): 185–191.
- LEXER C., STREIFF R., STEINKELLNER H., GLOSSL J. 1997. Vaterschaftstests für Baume mit Mikrosatelliten. Österreich. Forstztg. 108(6): 43–44.
- MARKERT C. L., MØLLER F. 1959. Multiple forms of enzymes: tissue, ontogenetic, and species specific patterns. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 45: 753–763.
- MEJNARTOWICZ L. 1976. Genetic investigations on Douglas-fir [*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) FRANCO.] populations. *Arbor. Kórnickie* 21: 125–187.
- MEJNARTOWICZ L. 1983. Changes in genetic structure of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) population affected by industrial emission of fluoride and sulphur dioxide. *Genetica Polonica* 24(1): 41–50.
- MEJNARTOWICZ L., BERGMANN F. 1985. Genetic differentiation among Scots pine populations from the lowlands and the mountains in Poland. *Lecture Notes in Biomathematics* 60: 242–252. Springer Verlag Berlin N.Y. Tokyo.
- MENDEL G. 1885. Versuche über Pflanzenhybriden. *Verhandl. Naturforsch. Brünn.* 4 Abhandlungen: 3–47.
- MITTON J. 1983. Conifers. W: TANSKLEY S. D., ORTON T. J. (red.). Isozymes in Plant Genetics and Breeding. Part B. Elsevier, Amsterdam: 443–472.

- MOREAU F., KLEINSCHMIT J., KREMER A. 1994. Molecular differentiation between *Q. petraea* and *Q. robur* assessed by random amplified DNA fragments. *For. Gen.* 1(1): 51–61.
- MUIR G., FLEMING C. C., SCHLÖTTERER C. H. 2000. Species status of hybridizing oaks. *Nature* 405: 1016.
- MÜLLER-STARCK G. 1991. Survey of genetic variation as inferred from enzyme gene markers. W: MÜLLER-STARCK G., ZIEHE M. (red.). *Genetic Variation in European Populations of Forest Trees*. Sauerländer, Frankfurt a. Main: 20–37.
- MÜLLER-STARCK G. 1995. Protection of genetic variability in forest trees. *For. Gen.* 2(3): 121–124.
- MÜLLER-STARCK G., HATTEMER H. H. 1990. Genetics and breeding of oaks. Project 4.: Genetic studies in *Quercus robur* L. and *Quercus petraea* LIEBL. in the Fed. Rep. of Germany. Final Report, EC Project MA 1B-0012-D (AM), Directorate General XII, Brussels: 1–32.
- MÜLLER-STARCK G., HERZOG S., HATTEMER H. H. 1993. Intra- and interpopulation genetic variation in juvenile populations of *Quercus robur* L. and *Quercus petraea* LIEBL. *Ann. Sci. For.* 50(Supl. 1): 233–244.
- MÜLLER-STARCK G., ZANETTO A., KREMER A., HERZOG S. 1996. Inheritance of isoenzymes in sessile oak [*Quercus petraea* (MATT.) LIEBL.] and offspring from interspecific crosses. *For. Gen.* 3(1): 1–12.
- MÜLLER-STARCK G., ZIEHE M. 1991. Genetic variation in populations of *Fagus sylvatica* L., *Quercus robur* L. and *Q. petraea* LIEBL in Germany. W: MÜLLER-STARCK G., ZIEHE M. (red.). *Genetic Variation in European Populations of Forest Trees*. Sauerländer, Frankfurt am Main: 125–140.
- NEALE D. B., KIMBERLY A., MARSHALL K. A., SEDOROFF R. R. 1988. Inheritance of Chloroplast and Mitochondrial DNA in Conifers. W: HÄLLGREN J. E. (red.). *Molecular Genetics of Forest Trees*. Frans Kempe Symposium, Umea 14–16.06.1988: 89–100.
- NEALE D. B., WHEELER N. C., ALLARD R. W. 1986. Paternal inheritance of chloroplast DNA in Douglas-fir. *Can. J. For. Res.* 16: 1152–1154.
- NEI M. 1972. Genetic distance between populations. *Amer. Natur.* 106: 283–292.
- OWENS J. N., SIMPSON S. J. 1988. An ultrastructural study of fertilisation and cytoplasmic inheritance in Douglas-fir. W: HANOVER J. W., KEATHLEY D. E. (red.). *Genetic Manipulation of Woody Plants*. Plenum Press, New York. 483 ss.
- PETIT R. J., WAGNER D. B., KREMER A. 1993. Ribosomal DNA and chloroplast DNA Polymorphisms in a mixed stand of *Quercus robur* and *Quercus petraea*. *Ann. Sci. For.* 50: 41–47.
- PETIT R. J., BREWERS S., BORDACS S., BURG K., CHEDDADI R., COART E., COTTRELL J., CSAIKL U. M., VAN DAM B., DEABS J. D., ESPINEL S., FINESCHI S., FINKELDEY R., GLAZ I., GOICOECHEA P. G., JENSEN J. S., KONIG A. O., LOWE A. J., MADESN S. F., MATYAS G., MUNRO R. C., POPESCU F., SLADE D., TABBENER H., DE VRIES S. G. M., ZIEGENHAGEN B., DE BEAULIEU J. L., KREMER A. 2002. Identification of refugia and postglacial colonization routes of European white oaks based on chloroplast DNA and fossil pollen evidence. *For. Ecol. Manage.* 156(103): 49–74.
- PETIT R. J., BREWERS S., BORDACS S., BURG K., CHEDDADI R., COART E., COTTRELL J., CSAIKL U. M., VAN DAM B., DEABS J. D., ESPINEL S., FINESCHI S., FINKELDEY R., GLAZ I., GOICOECHEA P. G., JENSEN J. S., KONIG A. O., LOWE A. J., MADESN S. F.,

- MATYAS G., MUNRO R. C., POPESCU F., SLADE D., TABBENER H., DE VRIES S. G. M., ZIEGENHAGEN B., DE BEAULIEU J. L., KREMER A. 2002a. Chloroplast DNA variation in European white oaks – Phylogeography and patterns of diversity based on data from over 2600 populations. *Forest Ecol. Managment.* 156 (1–3): 5–26.
- RETHET B., OELMAS G., LAOUED A. 1993. Isolation of polysaccharide – free DNA plants. *Plant Mol. Biol. Rep.* 11(4): 333–337.
- SABSCH M. 1992. Untersuchungen über inter- und intraspezifische Variation der cpDNA in der Gattung *Populus*. Dissertation. Georg-August Uni. Göttingen: 1–141.
- SAMUEL R. 1999. Identifications 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.
- SIGURGEIRSSON A., SZMIDT A. 1988. Chloroplast DNA variation among North-American *Picea* species, and its phylogenetic implications. W: HÄLLGREN. J. E. (red.). *Molecular Genetics of Forest Trees*. Frans Kempe Symposium, Umea 14–16.06.1988: 89–100.
- STEINHOFF S. 1993. Results species hybridization with *Quercus robur* L. and *Quercus petraea* (MATT.) LIEBL. *Ann. Sci. Frest.* 50(Suppl. 1): 137–143.
- STEINHOFF S. 1998. Kontrollierte Kreuzungen zwischen Stiel- und Traubeneiche: Ergebnisse und Folgerungen. *Allg. Forst- Jagdztg.* 169(9): 163–168.
- STREIFF R., DUCOUSO 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.

BIOCHEMICAL GENETICS

Summary

The chapter presents results of a review of literature in the field of biochemical genetics of oak populations: *Quercus robur* and *Quercus petraea*. The basic genetic terms are defined. The role and significance of marker genes for description of population structure, genetic diversity and variation are described. Results of studies of the different type of DNA for analysis of oak populations are presented. In addition results of extensive research on isoenzymes as marker genes in European oak populations are reviewed, with particular reference to investigation carried out on the hybridization between species. When discussing natural hybrids, the literature was reviewed on variation of cpDNA and of isozymes in oak populations with connection to the postglacial species history. Results of genetic investigation based on the molecular markers, isozymes and DNA allow drawing a several conclusions:

- *Q. robur* and *Q. petraea* are separate species or maybe *Q.* subspecies with different ecological requirements.
- There is considerable movement of genetic information between endogenous oak species, however predominantly directed from the *Q. petraea* to the *Q. robur*, resulting almost exclusively *Q. robur* × *petraea* hybrids.
- Recent research findings offer no good explanation for maintaining oak species autonomy in spite of intensive movement of genetic information between species.
- So far none of the molecular markers were exclusively typical for any of the oak species.

Because of the genetic variation and diversity of oak populations, it is recommended for the forest nursery production seeds to collect only from the large, above 15 hectares, local stands.

WŁADYSŁAW BARZDAJN

7.3. MOŻLIWOŚCI I PERSPEKTYWY ZASTOSOWANIA OSIĄGNIĘĆ GENETYKI

Podstawą wszelkich prac z zakresu hodowli uszlachetniającej (pomijając inżynierię genetyczną) jest genetyczna zmienność materiału wyjściowego. Hodowca korzysta z naturalnej zmienności lub zwiększa ją sztucznie, drogą krzyżowania i mutagenyzy. Dzięki istnieniu zmienności możliwa jest selekcja, a więc wybór wartościowych genotypów, co oznacza zmniejszenie ogólnej zmienności. Celami prac hodowlanych nad drzewami leśnymi są: zwiększenie stabilności drzewosta-