

WŁADYSŁAW BARZDAJN

Zróżnicowanie wewnątrzpopulacyjne świerka [*Picea abies* (L.) Karst.] w górach

Intrapopulation Diversity in Spruce [*Picea abies* (L.) Karst.]
in the Mountains

Świerk pospolity jest najważniejszym gospodarczo gatunkiem gór Środkowej Europy. Zawdzięcza to swojej dużej przydatności gospodarczej, zdolności do wzrostu na otwartych powierzchniach, rozległym zalesieniom niegdyś porzuconych górskich pastwisk oraz zrębowemu sposobowi zagospodarowania lasów, także górskich.

Góry są obszarami, na których występuje szczególnie wysoka zmienność cech klimatu, zależnych od wzniesienia nad poziom morza oraz ekspozycji stoku. W toku ewolucji świerk pospolity przystosował strukturę genetyczną swoich populacji do warunków panujących w ich środowisku. Zmienność klimatu wydaje się mieć większe znaczenie dla świerka od zmienności gleby. Można przypuszczać, że ekotypy świerka w górach są przede wszystkim klimatypami. Ma to duże znaczenie dla wszelkich regionalizacji nasiennych.

Populacje świerka w górach występują we wszystkich piętrach roślinnych. Najmniejszy i mało znaczący (w naturalnych zespołach leśnych) jego udział ma miejsce w piętrze pogórza. Większy udział świerka jest charakterystyczny dla piętra regla dolnego, w którym świerk współwystępuje z jodłą i z bukiem. Królestwem świerka jest regiel górny, w którym warunki klimatyczne eliminują największych jego konkurentów, tj. jodłę i buka. W piętrze subalpejskim świerk nie obradza już nasion a w piętrze alpejskim nie występuje.

Zróżnicowane warunki klimatyczne sprawiają, że świerk nie wszędzie tworzy drzewostany wysokiej jakości i wartości gospodarczej. Przydatność świerczyn górnoreglowych do produkcji surowca drzewnego jest ograniczona. Świerk tworzy tu strzały krótkie i silnie zbieżyste. Długie często do ziemi korony i powolne oczyszczanie się pni sprawiają, że drewno jest sęcate. Warunki terenowe podrażają koszty pozyskania, zrywki i wywozu, a także koszty hodowli lasu i administracji. Względnie mało użyteczny surowiec jest więc

drogi. Dlatego funkcje ochronne (gleby, wody i przyrody żywej) lasów górnoreglowych będą przeważały nad funkcjami produkcyjnymi.

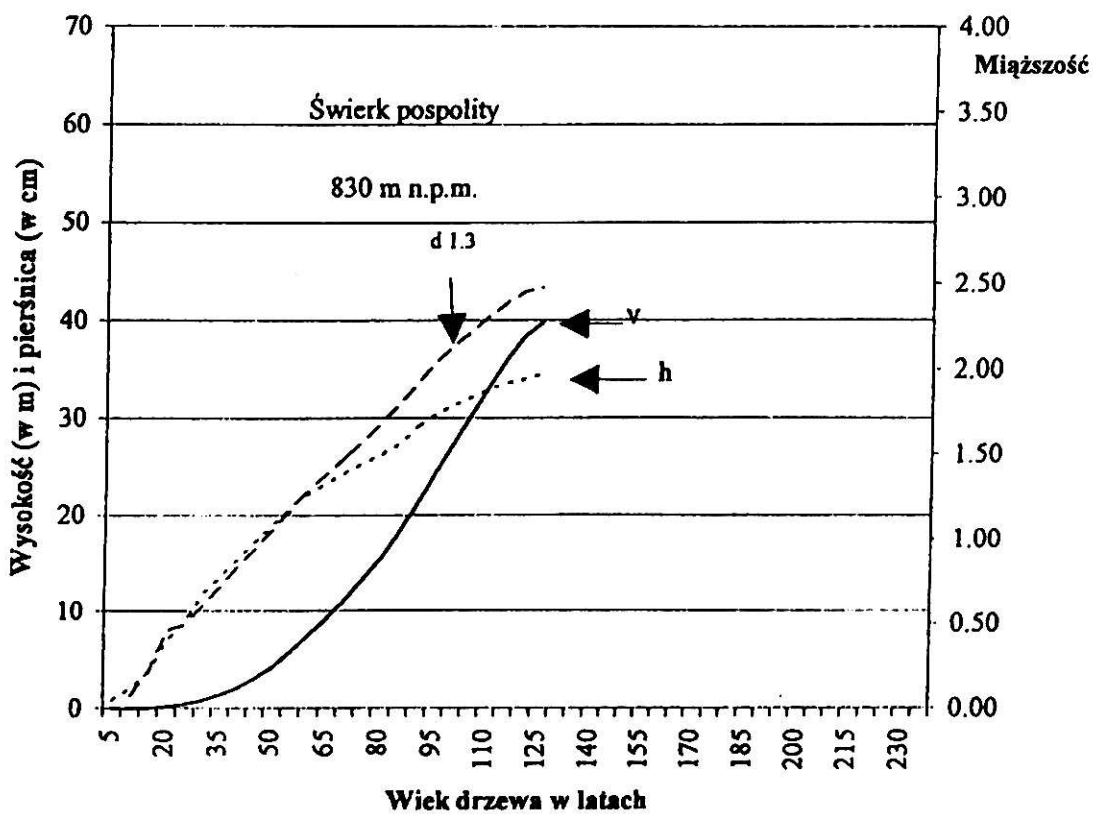
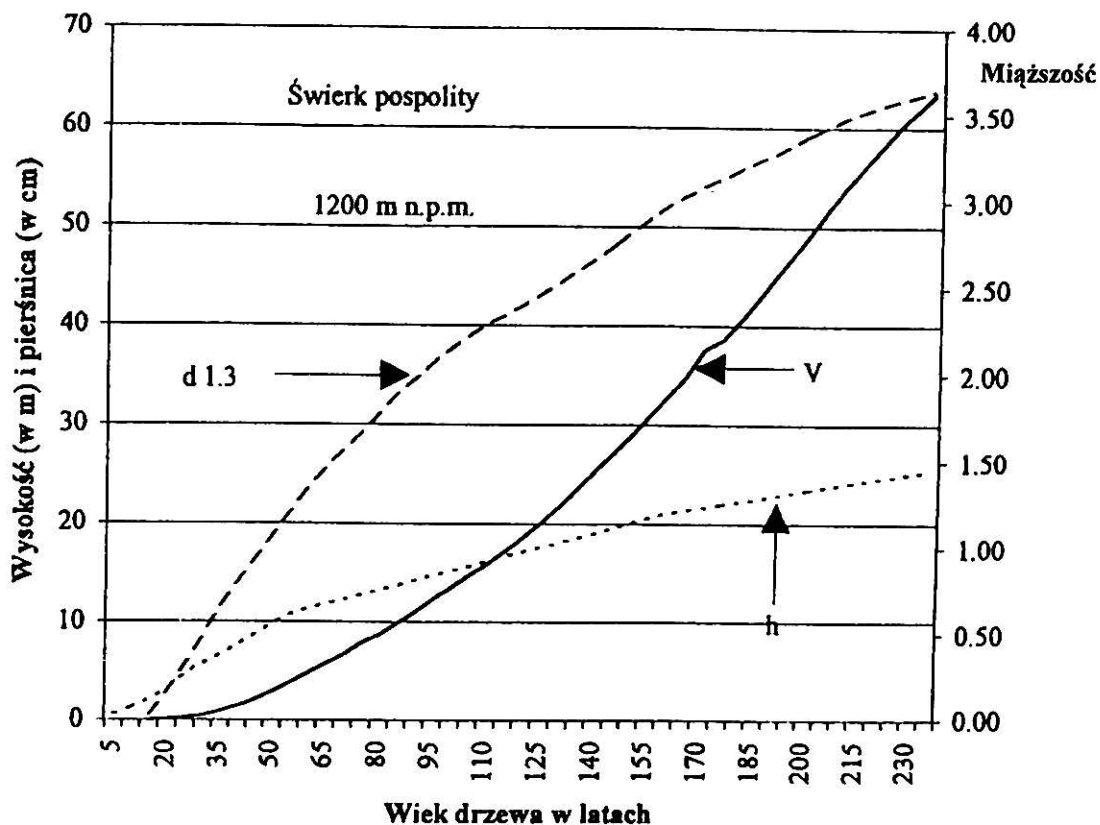
W dolnym reglu świerk tworzy drzewostany o najwyższej wartości gospodarczej. Warunki siedliskowe regła dolnego są optymalne dla świerka, lecz też są optymalne dla jego najsilniejszych konkurentów. Lite świerczyny są więc w tym reglu drzewostanami najczęściej sztucznymi.

Cechy wzrostowe

Ilustracją wpływu położenia wysokościowego na wzrost świerków jest rycina (1). Zaprezentowano na niej krzywe wzrostu pierśnic bez kory ($d_{1.3}$), wysokości (h) oraz miąższosci drzew bez kory (V) dwóch drzew, ściętych w drzewostanach na wysokości 1200 m n.p.m. i 830 m n.p.m., w Karkonoskim Parku Narodowym. Drzewostany te rosną na tym samym stoku i mają tę samą wystawę. Drzewa poddano analizie pniowej na krążkach wyciętych co 2 m. Drzewo z drzewostanu położonego wyżej (w reglu górnym) miało w chwili ścięcia 235 lat, a drzewo z drzewostanu położonego niżej (w reglu dolnym) miało 125 lat. Przebieg krzywych wzrostu pierśnic obu drzew jest niemal identyczny. Natomiast krzywe wzrostu i miąższosci drzewa z regła dolnego przebiegają o wiele bardziej stromo. Oznacza to intensywniejszy wzrost drzewa. Na podstawie tego przykładu nie można powiedzieć na ile różnice te wynikają z różnic siedliskowych, a na ile ze struktury genotypów. Doświadczenia proveniencyjne pouczają jednak, że w tych samych warunkach siedliskowych proveniencje z wysokich położení górskich charakteryzują się większą zbieżnością pni od pochodzeń z niższych położení (3, 7). Można zaryzykować hipotezę, że ma to związek z przystosowaniem się wyżej rosnących populacji świerka do większych obciążeń koron masą śniegu i szadzi oraz do większego naporu wiatru.

Pokrój koron

Zmienność budowy koron u świerka pospolitego, w tym wewnątrz jego populacji, jest wyjątkowo duża. Schmidt-Vogt (18) uważa, że nie ma innego gatunku, u którego typy budowy koron, mające związek z jakością hodowlaną drzew, były aż tak różne jak u świerka. Toteż przy charakterystyce populacji świerków prawie zawsze są opisywane cechy koron. Wyróżnione przez Sylvena (19) formy ugałęzienia II rzędu są do dziś używane. Formy te to: ugałęzienie grzebieniaste, szczotkowate i płaskie. Nie wyczerpują one całego bogactwa spotykanych form, zatem wyróżnia się jeszcze formy pośrednie oraz kombinacje form podstawowych. Morfologia koron ma wpływ na wielkość aparatu asymilacyjnego oraz na odporność drzewa na abiotyczne czynniki środowiska: wiatr, okiślenie i szadź. Największy aparat asymilacyjny mają świerki o ugałęzieniu grzebieniastym, toteż przyrastają one szybciej od drzew o innym ugałęzieniu. Gałęzie grzebieniaste współwystępują zwykle z szeroką, paraboliczną koroną oraz z gałęziami I rzędu prostopadłymi do strzały. Drzewa grzebieniaste są nieodporne na wiatr i utrzymują się tylko w zacisznych położeniach (8, 12, 18, 21). Ugałęzienie szczotkowate wiąże się z węższymi, stożkowatymi koronami i wzniesionymi gałęziami I rzędu. Gałęzie II rzędu są krótkie, wzrastają początkowo we wszystkich kierunkach a następnie przewieszają się. U świerków płaskogałęźnych



RYC. Krzywe wzrostu wysokości oraz miąższości (w m³) drzew bez kory (dwóch drzew ściętych w drzewostanach na wysokości 1200 m n.p.m. i 830 m n.p.m. w Karkonoskim Parku Narodowym

obserwuje się wąskie, cylindryczne (kolumnowe) korony. Gałęzie I rzędu często zwieszają się a gałęzie II rzędu rosną poziomo (17, 18).

Priehäusser (15) poszedł dalej w kierunku powiązania ze sobą cech morfologicznych i pokusił się o pełniejsze scharakteryzowanie wyróżnionych na podstawie kształtu łusek nasiennych wewnątrzgatunkowych taksonów świerka. I tak, wg Priehäussera (15):

- ☐ *Var. acuminata* — charakteryzuje się ugałęzieniem grzebieniastym, intensywnym wzrostem wysokości, silnie rosnącymi gałęziami wszystkich rzędów i silnym wzrostem grubości pnia. Kora gładka, czerwono-brunatna, drobno spękana.
- ☐ *Var. europaea* — ugałęzienie szcztokowate, intensywny przyrost wysokości, gałęzie I rzędu również silnie rosnące, grube, wzniesione. Przyrost grubości pnia znaczny. Kora czarno-brunatna, w starszym wieku grubo łuskowato spękana.
- ☐ *Var. montana, fennica, obovata* i *rotundata* — ugałęzienie płaskie, igły krótkie, grube i o szarym zabarwieniu. Wzrost pnia i gałęzi umiarkowany tak na długość jak i na grubość. Gałęzie I rzędu łukowato zwieszane. Korona kolumnowa. Kora szara, szorstka, w późniejszym wieku podłużnie spękana.

Ponadto Priehäusser (l.c.) wyróżnił i opisał jeszcze sześć odmian, będących kombinacjami trzech podstawowych. Formy pokrojowe mają więc wpływ na cechy wzrostowe drzew a tym samym mają znaczenie w hodowli lasu. Dlatego Chodzicki (4, 5) apelował o ich uwzględnianie we wszelkich zabiegach pielęgnacyjnych w drzewostanach świerkowych.

Drzewa różnych form pokrojowych często współwystępują w tym samym drzewostanie. Poszczególne populacje różnią się między sobą udziałem drzew tych form. Im trudniejsze warunki środowiskowe: zagrożenie wiatrem, okiścią i szadzią, tym mniejszy jest udział świerków grzebieniastych i większy udział świerków płaskogałęźnych. Populacje rosnące u alpejskiej granicy lasu (11) i u polarnej granicy lasu (10) charakteryzują się szczególnie wysokim udziałem świerków płaskogałęźnych. Wpływ na strukturę typów ugałęzienia wykazuje także ekspozycja stoku (12, 21).

Analiza 14 drzewostanów w Karkonoszach zgrupowanych wzdłuż dwóch linii poprowadzonych po stokach od wysokości 600 m n.p.m. do 1200 m n.p.m., w odstopniowaniu co 100 m wzniesienia, wykazała słusność wcześniejszych spostrzeżeń. Na jednym z tych transektów wraz z wysokością położenia rósł udział świerków płaskogałęźnych, kosztem udziału drzew grzebieniastych i szcztokowatych. Na drugim z nich wraz z wysokością położenia rósł udział świerków szcztokowatych kosztem drzew grzebieniastych (1). W ramach tych samych badań, na siedmiu powierzchniach próbnych w jednopiętrowych drzewostanach porównano udziały świerków poszczególnych typów ugałęzienia w klasach wzrostu i w klasach grubości pni. Dla dwóch powierzchni udowodniono statystycznie (testem χ^2) większy udział świerków grzebieniastych i szcztokowatych w wyższych klasach wzrostu. Dla czterech powierzchni wykazano grupowanie się świerków grzebieniastych i szcztokowatych w wyższych klasach grubości pni. W zasadzie potwierdzono więc słusność spostrzeżeń Rubnera (16), Schmidta-Vogta (17, 18) i Priehäussera (15), choć zależności te są bardzo dalekie od ścisłości.

Dyskutowaną do dziś sprawą jest dziedziczenie się typów ugałęzienia. Definitywnie można to rozstrzygnąć tylko eksperymentalnie, w doświadczeniach rodowych lub testując potom-

stwo z kontrolowanego zapylenia. Do dziś nie ma jeszcze takich rozstrzygających argumentów. Łączenie przez Priehäussera form ugałęzienia z systematyką botaniczną musi opierać się na założeniu, że formy te dziedziczą się. Są one brane pod uwagę dla wstępnej oceny rodzimości populacji drzew na terenach, na które w przeszłości importowano nasiona, np. w Sudetach (6, 13, 14, 20). Z drugiej strony Zawada (21) wyraża pogląd, że właściwa dla świerka jest wyłącznie forma grzebieniasta a wszystkie inne powstają przez jej modyfikacje pod wpływem wiatru, szadzi i okiści. Najnowsze badania Grubera (8, 9) porządkują nieco ten obszar dyskusji. Przede wszystkim stwierdził on, że charakterystyczne formy ugałęzienia związane są ze zdolnością do regeneracji uszkodzonych gałęzi przez tzw. pędy prowentywne, tj. rozwijające się z pączków starszych niż ostatnio-roczne, po uszkodzeniu pędów regularnych. Zdolność ta pojawia się w wieku ponad 30 lat, dlatego młodsze świerki nie wykazują zróżnicowania form ugałęzienia II rzędu. Po wtóre, u dojrzałych drzew, określonych już morfologicznie, rosnących w zwartych drzewostanach, wyróżnił on pięć następujących stref korony, poczynając od wierzchołka:

- strefa występowania ugałęzienia młodocianego, czyli pędów regularnych;
- strefa występowania ugałęzienia grzebieniastego;
- strefa występowania ugałęzienia szczotkowatego;
- strefa występowania ugałęzienia płaskiego;
- strefa występowania gałęzi suchych.

Zatem forma ugałęzienia może zależeć od położenia gałęzi w koronie, co tłumaczy występowanie w przyrodzie świerków o kombinowanym ugałęzieniu. Jest to pewien model, od którego obserwuje się odstępstwa na skutek istniejącego zróżnicowania siedliskowego oraz także genetycznego. Wzrastające obciążenie korony jest przyczyną tego, że forma grzebieniasta przechodzi stopniowo do: nieregularnie grzebieniastej, szczotkowatej, rurowatej (Röhrenform), płaskiej i zwartej (Bandform). Świerk z genotypem grzebieniastym może utworzyć więc fenotyp każdej formy. Drzewa z genotypem szczotkowatym nie mogą utworzyć formy grzebieniastej, lecz mogą utworzyć wszystkie inne formy. Forma płaskogałęźna powstaje przez modyfikację genotypów grzebieniastego i szczotkowatego lub jest uwarunkowana genetycznie. Środowisko nie modyfikuje więc przejawów genotypu płaskogałęźnego.

Podsumowanie

Wnioski z badań Grubera (8, 9) są następujące:

- Typy ugałęzienia należy oceniać u świerków starszych niż trzydziestoletnie i tylko w oświetlonej części korony, tuż poniżej wierzchołka.
- Na podstawie struktury typów ugałęzienia można wnioskować o warunkach siedliskowych, zwłaszcza klimatycznych.
- Genetyczne podłoże innych form ugałęzienia niż grzebieniasta można stwierdzić tylko w badaniach genetycznych. Obserwacje terenowe dają niepewne wyniki i nie mogą służyć do identyfikacji ras świerka.

Ten ostatni zwłaszcza wniosek jest bardzo nieprzyjemny, gdyż potrzeba identyfikacji populacji świerka w górach jest ogromna, na skutek zaśmiecenia tych obszarów obcymi, najczęściej mało cennymi ekotypami tego gatunku. Łatwo uchwytnie morfologiczne cechy koron nie mogą tu mieć zastosowania. Badania stają się więc trudniejsze, kosztowniejsze i bardziej długotrwałe. Dla celów identyfikacji bardziej przydatne wydają się być cechy szyszek, zwłaszcza kształt łusek nasiennych, zgodnie z sugestią Schmidta-Vogta [17].

Obserwowana zmienność ma duże znaczenie dla prac hodowlanych (selekcyjnych), zwłaszcza przy tworzeniu bazy nasiennej dla wyższych położeń. Ugałęzienie grzebieniaste świerka jest korzystne dla niskich i zacisznych położeń. Dla trudniejszych warunków siedliskowych należałoby wybierać trudno weryfikowalne genotypy płaskogałęznie oraz drzewa z kolumnową koroną.

Większość cech ważnych gospodarczo lub dla uprawy tego gatunku wykazuje znaczną odziedziczalność. Dotyczy to np. terminu pędzenia na wiosnę, wysokości drzew, grubości drzew, ciężaru drewna, liczby gałęzi i ich udziale w miąższości drzewa itd. (7, 18). Oznacza to, że w ramach programów hodowlanych cechy świerka można poprawić lub względnie dowolnie kształtować. Prace hodowlane nad świerkiem są jednak dosyć kłopotliwe ze względu na jego późne i mało obfite obradzanie w plantacjach nasiennych. Dlatego najważniejszym zadaniem nasiennictwa świerka jest zachowanie jego zasobów genowych i uprawa rodzimych ekotypów, zgodnie z sugestiami zawartymi w oddzielnym opracowaniu (2).

Literatura

1. **Barzdajn W.**, 1991. Struktura drzewostanów i cechy morfologiczne świerka pospolitego (*Picea abies* (L.) Karst.) w Karkonoszach. Roczniki AR w Poznaniu, z. 212: 1-58.
2. **Barzdajn W.**, 1993. Podstawy ochrony zasobów genowych świerka pospolitego (*Picea abies* (L.) Karst.) w Sudetach. Sylwan 137 (11): 39-47.
3. **Barzdajn W.**, 1994. Dwudziestoletnie doświadczenie proweniencyjne ze świerkiem (*Picea abies* (L.) Karst.) serii IUFRO 1972 w Leśnym Zakładzie Doświadczalnym Siemianice I. Cechy wzrostowe. Sylwan 138 (11): 25-36.
4. **Chodzicki E.**, 1966 a. Kompleksowe ujmowanie morfologicznej zmienności świerka (*Picea abies* (L.) Karst.) w powiązaniu z niektórymi właściwościami biologicznymi drzew. Sylwan 110 (1): 41-52.
5. **Chodzicki E.**, 1966 b. O potrzebie i kierunkach badań nad wewnątrzgatunkową zmiennością świerka w ramach subpopulacji. Sylwan 110 (3): 21-30.
6. **Fanta J.**, 1974. Morphologische Variabilität der Fichte und Grundzüge der genetischen Rekonstruktion der Gebirgsfichtenwäldern im Krkonoše Nationalpark (ČSSR). Arch. Naturschutz u. Landschaftsforsch. 14 (3): 179-200.
7. **Giertych M.**, 1977. Genetyka. W: Białobok S. (red.). Świerk pospolity (*Picea abies* (L.) Karst.). PWN Warszawa – Poznań.

8. **Gruber F.**, 1988. Aufbau und Anpassungsfähigkeit der Krone von (*Picea abies* (L.) Karst.). Flora 181: 205-242.
9. **Gruber F.**, 1989. Phänotypen der Fichte (*Picea abies* (L.) Karst.) I. Verzweigungsphänotypen: Genotyp und Modifikation. Allg. Forst-u. J.-Ztg. 160 (8): 157-165.
10. **Heikinheimo O.**, 1920. Über die Fichtenformen und ihren forstwirtschaftlichen Wert. Commun. Inst. Forest. Fenn. 2: 1-102.
11. **Holzer K.**, 1967. Das Wachstum des Baumes in seiner Anpassung an zunehmende Seehöhe. In: Ökologie der alpinen Waldgrenze. Mitt. Forstl. Bundes-Versuchsanst. 75: 427-456.
12. **Kulig L.**, 1968. The variation of spruce in Babia Góra and Romanka massifs in relation to the elevation above sea level and to exposure. In: Population studies of Norway spruce in Poland. Forest Research Institute, Warsaw: 141-147.
13. **Modrzyński J.**, 1989. Środowiskowe przystosowanie i pochodzenie świerka pospolitego (*Picea abies* (L.) Karst.) w Karkonoskim Parku Narodowym. Roczniki AR w Poznaniu, z. 192:1-103.
14. **Pokorný J.**, 1965. Formy zavětvení smrku ve vztahu k nadmořské výšce. Sborník Vědeckého Lesnického Ústavu Vysoké Školy Zemědělské v Praze 8: 327-335.
15. **Priehäusser G.**, 1958. Die Fichten-Variationen und Kombinationen des Bayr. Waldes nach phänotypischen Merkmalen mit Bestimmungsschlüssel. Forstwiss. Cbl. 77: 151-171.
16. **Rubner K.**, 1934. Die pflanzengeographische-ökologischen Grundlagen des Waldbaus. Neumann, Neudam.
17. **Schmidt-Vogt H.** 1972. Studien zur morphologischen variabilität der Fichte (*Picea abies* (L.) Karst.). Allg. Forst- u. JgZtg 143 (7): 133-144, (9): 177-186, (11): 221-240.
18. **Schmidt-Vogt H.**, 1986. Die Fichte Band II/1. Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin.
19. **Sylvén N.**, 1909. Studien über den Formenreichtum der Fichte, besonders die Verzweigungstypen derselben und ihren forstlichen Wert. Mitt. Forstl. Vers. Anst. Schwedens 6: 57-117.
20. **Wilczkiewicz M.**, 1956. Przyczyny powstawania klęsk żywiołowych od wichrów i śniegu w Sudetach. Sylwan 100 (4): 17-25.
21. **Zawada J.**, 1973. O rozwoju świerków na zboczach nawietrznych Romanki. Sylwan 117 (11): 56-64.

Summary

Intrapopulation diversity in spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) in the mountains

The following statements result from the literature review inserted in the paper and from author's own studies:

- Branching type should be estimated in spruce trees more than 30-year-old, and only in the enlightened part of the crown, just below the top.
- The concluding on site conditions, especially on climatic ones, is possible on the background of the structure of branching types.
- Genetic background of branching forms other than the comby one can be stated only through genetic studies. Field observations give uncertain results and they cannot serve to identification of spruce provenances.

This last conclusion is especially unpleasant, because the need for identification of spruce population in the mountains is very important, in the result of polluting of those areas with foreign ecotypes of this species, most often of little value. Morphological features of crows, easily perceptible, are out of use here. The studies become then more difficult, costly and longlasting. The traits of cones, especially the shape of seed scales, according to the Smidt-Vogt suggestion (17) seem to be more useful for identification goals.

The observed variability is of great importance for silvicultural works (selection), especially at the establishing of seed base for higher altitudes. The comby branching in spruce trees is favourable for low and homely sites.

Flat-branch genotypes, hardly verifiable, and trees with column crown should rather be selected for more difficult site conditions.

The majority of features economically important or suitable for the culture of this species show a considerable inheritance potential. This concerns, e.g. the term of shooting in the spring, tree height, tree diameter, wood weight, number of branches and their deal in tree volume, etc. (7, 18). This signifies, that in the framework of silvicultural programmes the features of spruce can be improved or shaped relatively freely. The silvicultural works with spruce are however rather troublesome because of late and scarce cropping of this species in seed orchards. For this reason conservation of gene resources and the culture of native ecotypes are the most important tasks of seed science, according to the suggestions contained in a separate elaboration (2).