

MAŁGORZATA SUŁKOWSKA

Zróznicowanie ekotypowe populacji buka zwyczajnego (*Fagus sylvatica* L.) w Polsce

Ecotype differentiation of European beech (*Fagus sylvatica* L.) populations in Poland

ABSTRACT

Sułkowska M. 2006. Zróznicowanie ekotypowe populacji buka zwyczajnego (*Fagus sylvatica* L.) w Polsce. Sylwan 7: 38-50.

The aim of the study was to estimate the ecotype diversity of *Fagus sylvatica* L. in the context of the genetic variation within the natural range of its distribution in Poland. The study covered 13 beech provenances from the selected seed stand. Additionally, 13 natural beech populations were subjected to analysis with special consideration taken of the diversity of this species in the forest complexes of the Bieszczady region. The high inter-population variation was proved by way of natural selection processes depending on site-climate conditions. The results point out to the need of selection of provenances to match the individual environmental conditions.

KEY WORDS

Fagus sylvatica, provenance test, genetic variation, izoenzyme analysis

ADDRESSES

Małgorzata Sułkowska – Zakład Genetyki i Fizjologii Drzew Leśnych; Instytut Badawczy Leśnictwa; ul. Bitwy Warszawskiej 1920 r. nr 3; 00-973 Warszawa; e-mail: sulkowsm@ibles.waw.pl

Wstęp

Buk zwyczajny (*Fagus sylvatica* L.) zajmuje 4,9% ogólnej powierzchni leśnej w Polsce i jest jednym z podstawowych gatunków lasotwórczych. Buk uważany jest za gatunek subatlantycki. W północnej części swojego zasięgu występuje na nizinach, zaś w środkowej i południowej części zasięgu zajmuje tereny wyżej położone o klimacie górskim i podgórskim. Jego naturalny zasięg omija wyraźnie klimat kontynentalny.

Gatunek zasiedla obecne tereny Polski już od około 5 000 lat, od czasu, kiedy wkroczył powtórnie po okresie zlodowacenia na nasze ziemie – Szafer [1935, 1952], Ralska-Jasiewiczowa [1983], oraz Środoń [1985, 1990], ale jego biologia w szerokim sensie mimo licznych prac między innymi: Matuszkiewicz i Matuszkiewicz [1973], Dzwonko [1990], Giertych [1990], ani potencjalne możliwości zasiedlania nowych terenów mimo licznych badań nie są jeszcze do końca znane [Brzeziecki 1995; Tarasiuk 1999].

Już w początkach XIX wieku rozpoczęto badania proveniencyjne umożliwiające ocenę wzrostu i dostosowania gatunku do danych warunków siedliskowych [Kienitz 1879a, 1879b; Oppermann 1908]. Ostatnie dekady lat otworzyły nowe możliwości badań różnorodności genetycznej dzięki zastosowaniu technik biologii molekularnej, między innymi badań białek i kwasów nukleinowych [Thiébaud i in. 1992; Paule i in. 1995; Demesure i in. 1996].

Uzyskanie nowych narzędzi i teorii analityki matematycznej przyczyniło się do lepszego zrozumienia złożonych procesów interakcji genotypów ze środowiskiem [Finlay, Wilkinson 1963; Kundu i in. 1998].

Celem badań była ocena różnorodności biologicznej buka zwyczajnego (*Fagus sylvatica* L.) w aspektach zmienności genetycznej, fizjologicznej oraz ekologicznej wybranych populacji w jego naturalnym zasięgu występowania w Polsce w zakresie:

- badań siewek w szkółce umożliwiających obserwacje cech wzrostowych i adaptacyjnych,
- założenia powierzchni proveniencyjnej i badania cech przyrostowych i odporności na niekorzystne czynniki środowiska w określonych warunkach siedliskowych,
- oceny zmienności genetycznej, na podstawie analiz izoenzymatycznych, populacji buka w Polsce w naturalnym zasięgu występowania, ze szczególnym uwzględnieniem zwartych kompleksów leśnych w Bieszczadach oraz wyłączonych drzewostanów nasienych wybranych do badań proveniencji.

Material i metody

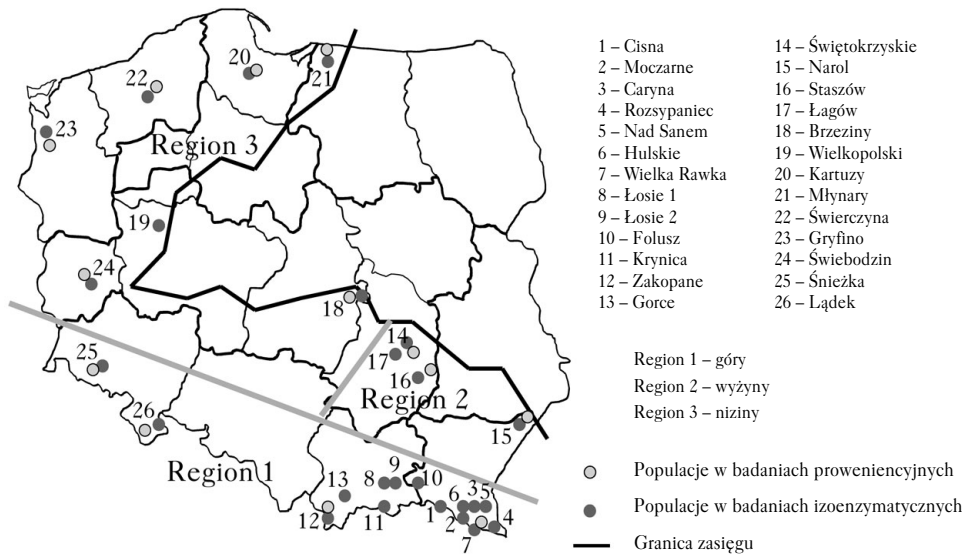
Do badań proveniencyjnych wybrano pochodzenia buka z wyłączonych drzewostanów nasienych, reprezentujące naturalny zasięg geograficzny gatunku w Polsce – tabela 1, rycina 1. Są one drzewostanami rodzimego pochodzenia i reprezentują największe zwarte kompleksy leśne z dużym udziałem buka między innymi: bieszczadzkiego, roztoczańskiego, świętokrzyskiego i pomorskiego.

Tabela 1.

Lokalizacja pochodzeń buka w Polsce objętych badaniami
Location of analysed beech provenances in Poland

Proweniencja	Wysokość m n.p.m.	Położenie geograf. (N/E)
Cisna		49°11' 22°18'
Moczarne	800	49°06' 22°29'
Caryna	950	49°08' 22°46'
Rozsypaniec		49°05' 22°50'
Nad Sanem	750	49°15' 22°42'
Hulskie	650	49°12' 22°38'
Wielka Rawka		49°05' 22°30'
Łosie 1	500	49°35' 21°04'
Łosie 2	850	49°35' 21°05'
Folusz		49°34' 21°24'
Krynica		49°21' 20°58'
Zakopane		49°16' 19°57'
Górcze	900	49°32' 20°05'
Świętokrzyskie		50°48' 20°48'
Narol*	345	50°20' 23°20'
Staszów*	200	50°30' 21°20'
Łągów*	450	50°50' 21°10'
Brzeziny*	200	51°50' 19°40'
Wielkopolski PN		52°40' 17°32'
Kartuzy*	200	54°15' 18°10'
Młynary*	120	54°00' 20°00'
Świerczyna*	180	53°25' 16°15'
Gryfino*	95	53°20' 14°45'
Świebodzin*	170	52°20' 15°20'
Śnieżka*	755	50°50' 15°40'
Łądek*	965	50°15' 16°50'

* pochodzenia buka objęte badaniami proveniencyjnymi – beech provenances under study



Ryc. 1.

Lokalizacja badanych populacji buka w Polsce
Location of the analysed beech populations in Poland

Do oceny zmienności genetycznej buka w Polsce wybrano populacje w naturalnym zasięgu występowania gatunku, reprezentujące dobrze zachowane fragmenty dużych kompleksów leśnych, ze szczególnym uwzględnieniem buka bieszczadzkiego, o jednogatunkowej często strukturze drzewostanów.

Po okresie wzrostu sadzonek (1993-1996), w szkółce Nadl. Chojnów (RDLP Warszawa) jesienią 1996 r. założono powierzchnię doświadczalną w Nadl. Oleszyce (RDLP Krosno). Sadzonki buka posadzone zostały w więźbie: 1 × 2 m z 50 roślinami na poletku.

Do potrzeb obserwacji fenologicznych opracowano i stosowano w 1995 r. następującą skalę: 0 – pąki śpiące, 1 – pąki pękające, 2 – zwinięte liście, 3 – liście częściowo rozwinięte, 4 – liście rozwinięte. Obserwacje wykonywano dla tych samych roślin cztery razy, w odstępach kilkudniowych (od 4 do 22 maja).

W latach 1997–2002 stadia rozwojowe liści w badaniach fenologicznych oceniano według 7-stopniowej skali: 1 – pąki śpiące, 2 – pąki nabrzmiałe i wydłużone, 3 – pąki zaczynające pękać i pojawia się zieleń liści, 4 – zaczynające pojawiać się zwinięte i owłosione liście, 5 – widoczne pojedyncze pozwijane i owłosione liście, 6 – liście są rozprostowane, ale jeszcze wachlarzowato zwinięte, 7 – liście rozprostowane, wygładzone i błyszczące. Skala ta opracowana została przez międzynarodową grupę badaczy koordynowaną przez Prof. H. Muhsa na podstawie Mallaise [1964], a obserwacje wykonywano tylko raz w sezonie wegetacyjnym, mniej więcej w połowie długości fazy rozwoju liści.

Wykonano analizę wariancji wykorzystując procedurę GLM (Generalised Linear Mode), dla modeli analizy hierarchicznej do oceny zróżnicowania wzrostu siewek w szkółce w 1993 roku, oceny badanych cech w wyróżnionych regionach geograficznych oraz cech morfologicznych liści. Obliczenia statystyczne wykonano za pomocą pakietu statystycznego SAS.

Wykonano analizę korelacji cech morfologicznych nasion i liści z warunkami siedliskowo-klimatycznymi wyłączonych drzewostanów nasiennych, których nasiona wykorzystano do badań, stosując współczynniki korelacji Pearsona i Spearmana.

W opisie wyników użyto skrótów nazw badanych cech, których wykaz przedstawiono w tabeli 2.

Analiza białek polegała na wyróżnieniu prążków obserwowanych na żelu, w celu określenia częstości występowania poszczególnych form alleli danego enzymu. Obliczono parametry zmienności genetycznej populacji takie jak: stopień polimorfizmu (procent loci polimorficznych), średnia liczba alleli na locus i efektywna liczba alleli w locus [Crow, Kimura 1970], heterozygotyczność obserwowana, jak i oczekiwana [Nei 1978] oraz dystans genetyczny – nieobciążony [Nei 1972]. Obliczenia wykonano używając programu BIOSYS 1.

Tabela 2.

Skróty stosowane w pracy

Abbreviations used in the study

Charakterystyka klimatyczno-siedliskowa	
Wys.	– wysokość n.p.m.; height a.s.l.
Tp.R.	– średnia temperatura roczna; mean annual temperature
Tp.S	– średnia temperatura stycznia; mean temperature of January
Tp.L.	– średnia temperatura lipca; mean temperature of June
Dł.W.	– długość okresu wegetacyjnego; growing season length
Op.R.	– suma opadów rocznie; annual precipitation sum
Op.W.	– suma opadów w okresie wegetacyjnym; precipitation sum during the growing season
Charakterystyka morfologiczna	
M.T.N	– masa 1000 sztuk nasion; 1000 seed mass
D.N.	– długość nasion; seed length
S.N.	– szerokość nasion; seed width
D/S.N.	– stosunek długości do szerokości nasion; seed length to seed width ratio
D.L.	– długość liści; leaf length
S.L.	– szerokość liści; leaf width
D/S.L.	– stosunek długości do szerokości liści; leaf length to leaf width ratio
Charakterystyka wzrostu w szkółce	
W93	– wysokość siewek w 1993 r.; seedling height in 1993
W94	– wysokość sadzonek w 1994 r.; seedling height in 1994
W95	– wysokość sadzonek w 1995 r.; seedling height in 1995
Charakterystyka wzrostu na powierzchni doświadczalnej	
W96	– wysokość drzewek w 1996 r.; seedling height on provenance plot 1996
W97	– wysokość drzewek w 1997 r.; seedling height on provenance plot 1997
W98	– wysokość drzewek w 1998 r.; seedling height on provenance plot 1998
W99	– wysokość drzewek w 1999 r.; seedling height on provenance plot 1999
W00	– wysokość drzewek w 2000 r.; seedling height on provenance plot 2000
W01	– wysokość drzewek w 2001 r.; seedling height on provenance plot 2001
P96-97	– przyrost wysokości w latach 1996-1997; height growth in 1996-1997
P96-01	– przyrost wysokości w latach 1996-2001; height growth in 1996-2001
Charakterystyka fenologiczna w szkółce	
FW95.15	– fenologia wiosna – 15.05.1995 r.; spring phenology – 15.05.1995
FW95.17	– fenologia wiosna – 17.05.1995 r.; spring phenology – 17.05.1995
FW95.22	– fenologia wiosna – 22.05.1995 r.; spring phenology – 22.05.1995
Charakterystyka fenologiczna na powierzchni doświadczalnej	
FW97	– fenologia wiosna – 1997 r.; spring phenology – 1997
FW98	– fenologia wiosna – 1998 r.; spring phenology – 1998
FW99	– fenologia wiosna – 1999 r.; spring phenology – 1999
FW01	– fenologia wiosna – 2001 r.; spring phenology – 2001
FW02	– fenologia wiosna – 2002 r.; spring phenology – 2002

W celu zilustrowania genetycznego podobieństwa między populacjami polskimi oraz innymi z regionów sąsiadujących geograficznie w Europie, na podstawie częstości genetycznych [Nei 1972], wykreślono dendrogram oparty na grupowaniu metodą UPGMA [Sneath, Sokal 1973].

Wyniki

CHARAKTERYSTYKA CECH MORFOLOGICZNYCH LIŚCI I NASION. Proweniencje buka Polski Północnej i Środkowej charakteryzowały się większymi nasionami niż populacje górskie (Południowa Polska). Analiza wariancji (tab. 3), przy poziomie istotności $\alpha=0,05$ wykazała różnice długości nasion i szerokości (D.N. i S.N.) wyróżnionych regionów geograficznych Polski (góry – region 1, wyżyny – region 2, niziny – region 3). Współczynnik kształtu nasion (D/S.N.) nie umożliwił wydzielenia regionów geograficznych różnicujących populacje buka na podstawie tej cechy. Pomiar wielkości nasion wykazały różnice średnich populacyjnych charakteryzujących: D.N., S.N. oraz D/S.N. przy poziomie istotności $\alpha=0,001$

D.N. i S.N. (tabela 4) były ujemnie skorelowane z wysokością nad poziom morza miejsc, w których zbierano nasiona (siedlisk drzewostanów macierzystych) i ich warunkami klimatycznymi. Stwierdzono zależność D.N. od czynników klimatycznych jak temperatura styczniowa (Tp.S.) i lipca (Tp.L.), opady roczne (Op.R.) i opady w okresie wegetacyjnym (Op.W.) – przy poziomie istotności w granicach: $\alpha=0,05-0,01$ i zależne wysokości n.p.m. (Wys.) – $\alpha=0,01$.

Analiza wariancji (tab. 3), przy poziomie istotności $\alpha=0,001$, wykazała różnice S.L. wyróżnionych regionów geograficznych Polski. Inne analizowane cechy wielkości liści: D.L. i D/S.L. nie były istotnie różne w wydzielonych regionach geograficznych. Pomiar wielkości liści wykazały różnice średnich proveniencyjnych charakteryzujących długość i szerokość liści (D.L. i S.L.), przy poziomie istotności $\alpha=0,001$. Wielkość zróżnicowania poszczególnych mierzonych liści danej rośliny była duża ($\alpha=0,001$).

Analizowane wielkości D.L. i S.L. (tab. 5) były ujemnie skorelowane z wysokością nad poziom morza miejsc, w których zbierano nasiona (siedlisk drzewostanów macierzystych) i ich warunkami klimatycznymi. Stwierdzono zależność D.L. i S.L., od czynników klimatycznych jak Op.R. i w okresie wegetacyjnym Op.W. – przy poziomie istotności $\alpha=0,05$.

CHARAKTERYSTYKA WZROSTU. Średnie wartości charakteryzujące wzrost na wysokość badanych proveniencji w kolejnych latach badań (1997-2001): W97, W98, W99, W00, W01 dotyczyły pomiarów na powierzchni proveniencyjnej w Oleszycach. Na podstawie rankingu wysokości i przyrostu poszczególnych proveniencji w analizowanym okresie (ryc. 2) można wyróżnić proveniencje, które były najwyższe i miały duże przyrosty w każdym roku obserwacji – górskie: Śnieżka (25) i Łądek (26), następnie te, które charakteryzowały się mniejszym przyrostem i zajmowały miejsca środkowe w rankingu wysokości: Brzeziny (18), Świerczyna (22) oraz o najmniejszych przyrostach jak Kartuzy (20). Intensywnym wzrostem charakteryzowała się proveniencja Sucha (13), która po okresie adaptacji po posadzeniu zaczęła od 1998 roku intensywnie przyrastać na wysokość.

Wyniki analizy wariancji (tab. 3) wysokości w 1993r. (W93), w wyróżnionych regionach geograficznych Polski wykazały istotne różnice między regionami, przy poziomie istotności $\alpha=0,01$, jak i między proveniencjami w regionie ($\alpha=0,01$). Analiza wariancji W94 i W95 wykazała istotne różnice we wzroście badanych proveniencji przy poziomie istotności $\alpha=0,001$, zarówno między poszczególnymi proveniencjami jak w wydzielonych regionach geograficznych. Ze względu na zachodzące procesy adaptacyjne sadzonek buka po przeszkólkowaniu, różnice między regionami były istotne dla W94 przy poziomie istotności $\alpha=0,05$, dla W95 zróżnicowanie wzrostu proveniencji w regionach nie było istotne.

Tabela 3.

Wyniki analizy wariancji dla charakterystyki morfologicznej nasion i liści, cech przyrostowych oraz fenologii badanych proveniencji buka w wydziałonych regionach geograficznych Polski
ANOVA results for morphological characteristic of seeds and leaves, growth traits and phenology of analysed beech provenances in the selected geographical regions of Poland

Cecha	DF	MSR	DF	MSP(R)	DF	MSD(P)	DF	MSE	R	F-test P	D(P)
D.N.	2	125,14	10	21,09	1192	1,79	5,93*	11,76***			
S.N.	2	28,25	10	53,33	1192	0,87	5,30*	6,15***			
D/S.N.	2	0,07	10	0,15	1192	0,04	0,45NS	4,20***			
D.L.	2	2255,64	7	729,07	176	375,62	3,09NS	1,94NS	4,51***		
S.L.	2	1079,24	7	384,01	176	152,85	29,37***	2,51**	4,16***		
D/S.L.	2	0,02	7	0,08	176	0,07	0,32NS	1,05NS	3,25***		
W93	2	6301,52	10	767,84	4256	24,04	8,21**	31,93***			
W94	2	1342,72	10	208,35	1237	30,34	6,44*	6,87***			
W95	2	712,78	9	1855,29	339	176,41	0,38NS	10,52***			
W96	2	5345,99	7	3224,65	644	330,9	1,66NS	9,75***			
W97	2	5126,73	7	2744,93	644	330,9	1,87NS	6,15***			
W98	2	9432,71	7	6051,6	441	1027,82	1,56NS	5,89***			
W99	2	29594,16	7	1919,26	390	2046,21	15,42**	0,94NS			
W00	2	40298,96	7	5871,94	494	3165,38	6,86*	1,86NS			
W01	2	65320,19	7	5888,65	492	4977,8	11,09**	1,18NS			
P96-97	2	128,74	7	185,11	644	40,77	0,70NS	4,54***			
P96-01	2	43264,55	7	6191,75	380	4439,69	0,22*	1,39NS			
FW95,15	2	9,08	9	6,49	341	0,69	1,40NS	9,45***			
FW95,17	2	6,43	9	3,16	341	0,42	2,04NS	7,59***			
FW95,22	2	0,38	9	0,3	341	0,05	1,29NS	5,52***			
FW97	2	0,14	7	9,07	574	2,58	0,02NS	3,51**			
FW98	2	0,92	7	1,09	524	0,69	0,84NS	1,59NS			
FW99	2	9,53	7	14,68	425	1,55	0,65NS	9,45***			
FW01	2	4,1	7	0,93	552	0,2	4,41NS	4,74***			
FW02	2	26,1	7	7,43	509	1,85	3,51NS	4,01***			

MSR – średni kwadrat zmienności między regionami; MSP(R) – średni kwadrat zmienności między proveniencjami w regionie; MSDD(P) – średni kwadrat zmienności drzewek wewnątrz powtórzeń; MSE – średni kwadrat błęd; R – regiony; P – proveniencje; D(P) – drzewka wewnątrz w powtórzeń; Poziom istotność: * $\alpha=0,05$; ** $\alpha=0,01$; *** $\alpha=0,001$
MSR – mean square of variation among regions; MSP(R) – mean square of variation among provenances in a region; MSDD(P) – mean square of variation in saplings within replication; MS_P – error mean square; R – regions; P – provenance; D(P) – saplings within replication; Significance level: * $\alpha=0,05$; ** $\alpha=0,01$; *** $\alpha=0,001$

Analiza wariancji cech wzrostowych buka (tab. 3) wskazuje na istotne różnice analizowanych cech poszczególnych badanych proveniencji, przy poziomie istotności $\alpha=0,001$.

Wyniki analizy wariancji wysokości buka (W96, W97, W98) oraz przyrostów (P96–97) badanych proveniencji wykazały istotne różnice wszystkich cech dla poszczególnych

Tabela 4.

Wartości współczynników korelacji Pearsona i Spearmana pomiędzy cechami morfologicznymi nasion oraz charakterystyką warunków klimatycznych siedlisk badanych proveniencji buka w Polsce

Values of Pearson and Spearman's correlation coefficients between seed morphological characteristics and characteristic of site climatic conditions of beech provenances in Poland

Współczynnik korelacji	Cecha	D.N.	S.N.	D/S.N.
r_p	Wys.	-0,65**	-0,58*	-0,30
	Tp.R.	0,45a	0,46a	0,10
	Tp.S	0,35a	0,13	0,43
	Tp.L.	0,56*	0,54*	0,19
	Dł.W.	0,51*	0,50*	0,15
	Op.R.	-0,62**	-0,49*	-0,39
	Op.W.	-0,49*	-0,30	-0,47a
r_s	Wys	-0,39	-0,28	-0,15
	Tp.R.	0,55*	0,43	0,04
	Tp.S	0,52*	0,42	0,03
	Tp.L.	0,29	0,02	0,40
	Dł.W.	0,50*	0,40	0,01
	Op.R.	-0,45a	-0,36	0,10
	Op.W.	-0,28	-0,11	-0,32

r_p – współczynnik korelacji Pearsona; r_s – współczynnik korelacji Spearmana; Poziom istotność: a – $\alpha=0,10$; * – $\alpha=0,05$; ** – $\alpha=0,01$
 r_p – Pearson's correlation coefficient; r_s – Spearman's correlation coefficient; significance level: a – $\alpha=0,10$; * – $\alpha=0,05$; ** – $\alpha=0,01$

Tabela 5.

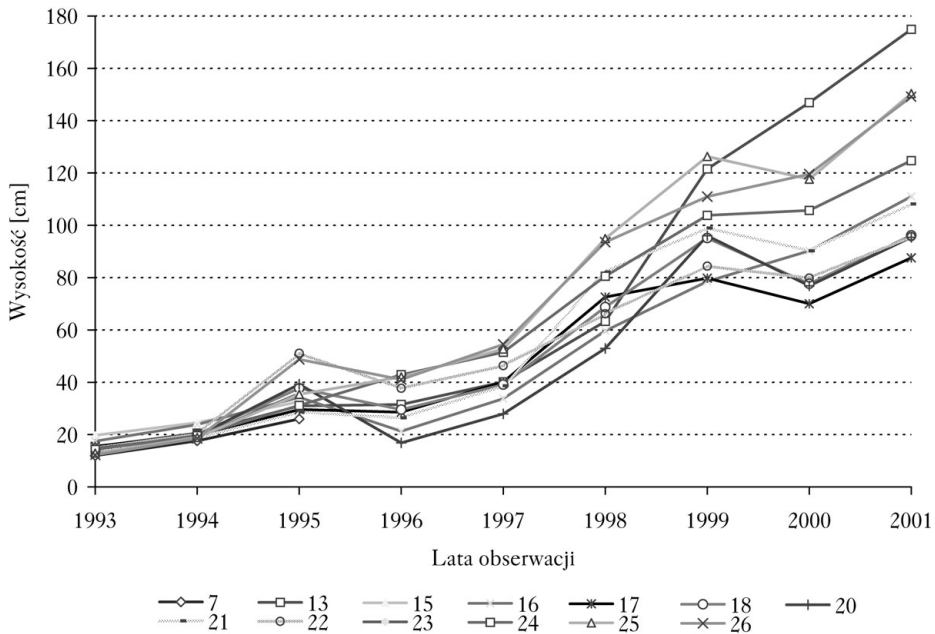
Wartości współczynników korelacji Pearsona i Spearmana pomiędzy cechami morfologicznymi liści oraz charakterystyką warunków klimatycznych siedlisk badanych proveniencji buka

Values of Pearson and Spearman's correlation coefficients between leaf morphological characteristics and characteristic of site climatic conditions of beech provenances

Współczynnik korelacji	Cecha	D.L.	S.L.	D/S.L.
r_p	Wys.	-0,44	-0,52a	0,4
	Tp.R.	0,32	0,4	-0,35
	Tp.S	0,04	0,09	-0,19
	Tp.L.	0,37	0,45	-0,39
	Dł.W.	0,39	0,48a	-0,49a
	Op.R.	-0,60*	-0,68*	0,54a
	Op.W.	-0,65*	-0,70*	0,36
r_s	Wys	-0,57a	-0,69*	0,39
	Tp.R.	0,38	0,41	-0,44
	Tp.S	0,41	0,45	-0,43
	Tp.L.	0,33	0,38	-0,35
	Dł.W.	0,41	0,45	-0,49a
	Op.R.	-0,39	-0,45	0,70*
	Op.W.	-0,58a	-0,57a	0,25

r_p – współczynnik korelacji Pearsona; r_s – współczynnik korelacji Spearmana; Poziom istotność: a – $\alpha=0,10$; * – $\alpha=0,05$
 r_p – Pearson's correlation coefficient; r_s – Spearman's correlation coefficient; significance level: a – $\alpha=0,10$; * – $\alpha=0,05$

pochodzeń w wydzielonych regionach geograficznych, przy poziomie istotności $\alpha=0,001$. Cechy proveniencji: W99, W00, W01 oraz P96–01 były istotnie różne tylko między regionami przy poziomie ufności $\geq \alpha=0,01$. Przyczyny braku różnicowania między proveniencjami upatrywać można w uszkodzeniach mrozowych, jakie wystąpiły na powierzchni wiosną 1999 i 2001 roku.



Ryc. 2.

Charakterystyka wzrostu badanych proveniencji buka w latach 1993-2001

Height growth characteristic of the analysed beech populations in 1993-2002

CHARAKTERYSTYKA FENOLOGICZNA. Przeprowadzone w szkółce Nadleśnictwa Chojnów w 1995 r., obserwacje fenologiczne dotyczące charakterystyki fazy rozpoczęcia wegetacji sadzonek buka badanych proveniencji (tab. 6), w trzech terminach 15, 17 i 22 maja (FW95.15, FW95.17 i FW95.22), wykazały, że najszybciej rozpoczynały wegetację proveniencje górskie i wyżynne: Śnieżka (25), Łądek (26) i Łągów (17), w porównaniu z nizinnymi: Kartuzy (20), Młynary (21).

Wyniki analizy wariancji (tab. 3) wskazują na istotne różnice między badanymi proveniencjami przy poziomie istotności $\alpha=0,001$. Różnice te są nieistotne pomiędzy wyróżnionymi regionami geograficznymi Polski

Średnie wartości charakteryzujące fazę fenologiczną terminu wiosennego rozwoju liści badanych proveniencji (tab. 7), w kolejnych latach obserwacji (1997-2002): FW97, FW98, FW99, FW01 i FW02 dotyczą obserwacji prowadzonych jednorazowo w sezonie wegetacyjnym. Różne stopnie zaawansowania rozwoju liści w czasie jednorazowych w sezonie wegetacyjnym obserwacji powodują, że zróżnicowanie między proveniencjami średniej fazy wiosną nie jest dla każdej z cech równie wiarygodne. Obserwacje FW98, przeprowadzono zbyt późno, gdy już większość roślin miała w pełni rozwinięte liście, zaś zbyt wcześnie FW01, kiedy pąki wegetatywne zaczynały ledwo pękać, co wyjaśnia małe zróżnicowanie współczynników zmienności między proveniencjami i ich niskie wartości.

Na podstawie analiz rankingu badanych cech fenologii wyróżnić można proveniencje, które bardzo szybko rozwijają liście jak: Łągów (17), Śnieżka (25) i Łądek (26), których współczynniki zmienności średniej fazy fenologii charakteryzują małe wartości oraz wolniej rozpoczynające jak: Staszów (16), Brzeziny (18) i Kartuzy (20).

BADANIA POPULACYJNO-GENETYCZNE. Obliczone parametry zmienności genetycznej badanych populacji buka zestawiono w tabeli 8. Największą średnią liczbą alleli na locus charakteryzowała

Tabela 6.

Wyniki obserwacji fenologicznych terminu rozpoczęcia okresu wegetacji badanych polskich proveniencji buka w 1995 r.

Results of phenological observations of the beginning of the growing season of the analysed beech provenances in 1995

Nr	Proveniencja	N	FW95.15		FW95.17		FW95.22	
			średnia faza	współ. zmienności [%]	średnia faza	współ. zmienności [%]	średnia faza	współ. zmienności [%]
7	Wetlina	30	3,27	28,91	3,53	17,80	4,00	0,00
13	Sucha	30	2,93	8,65	3,77	13,38	4,00	0,00
15	Narol	30	3,17	27,61	3,57	14,13	4,00	0,00
16	Staszów	30	2,90	34,3	3,27	22,64	4,00	0,00
17	Łągów	30	3,77	15,09	3,83	9,89	4,00	0,00
20	Kartuzy	24	2,38	46,14	2,67	39,36	3,63	21,23
21	Młynary	30	2,3	48,64	3,10	33,19	3,90	10,32
22	Świerczyna	30	3,33	21,33	3,63	15,30	4,00	0,00
23	Gryfino	30	3,43	25,00	3,77	19,33	4,00	0,00
24	Świebodzin	29	3,00	28,17	3,45	16,60	4,00	0,00
25	Śnieżka	30	3,9	10,32	3,93	6,45	4,00	0,00
26	Łądek	30	3,47	24,82	3,83	9,89	4,00	0,00
1601	Staszów Uk	30	3,10	33,19	3,47	23,63	4,00	0,00
2001	Kartuzy Uk	30	2,67	33,15	3,30	24,07	3,87	8,94
2201	Świerczyna Uk	30	2,57	44,23	2,90	33,09	3,87	11,23
2401	Świebodzin Uk.	30	3,63	16,93	3,83	9,89	4,00	0,00

się populacja Moczarne (2), zaś najniższą populację Młynary (21) i Świerczyna (22). Wysoka wartość efektywnej liczby alleli w locus zaobserwowana została w populacji Łądek (26). Najmniejszą efektywną liczbę alleli w locus stwierdzono w populacji Łosie 2.

Największym średnim procentem loci polimorficznych, podobnie jak i liczbą alleli na locus, charakteryzowały się populacje Polski Południowej – między innymi Caryna (3), Rozsypaniec (4), Łosie 2 (9) oraz Śnieżka (25). Dużym procentem loci polimorficznych wyróżniała się populacja z granicy naturalnego zasięgu Brzeziny (18). Małe wartości tej cechy obserwuje się w nizinach – Młynary (21) i Świebodzin (24).

Największe wartości heterozygotyczności obserwowanej, jak i oczekiwanej, stwierdzono w populacjach karpaccich Fólusz (10) i Gorce (13). Dendrogram przedstawiony na rycinie 3, wskazuje odrębność populacji Świebodzin (24) – drzewostan sadzony – dane Nadleśnictwa. W bliskim sobie położeniu znajdują populacje bardzo odległe geograficznie populacje, jak np. Caryna (3) i Nad Sanem (5), względem Kartuz (20) i Młynar (21).

Wnioski

Potwierdzono znaczenie zróżnicowania badanych proveniencji buka w zakresie charakterystyki morfologicznej nasion i liści oraz cech adaptacyjnych, wzrostowych i fenologicznych. Podkreślono duże znaczenie zmienności wewnątrz-proveniencyjnej dla ogólnej oceny zmienności proveniencji, uwarunkowanej selekcją osobniczą zachodzącą w populacjach podlegających określonym czynnikom klimatyczno-siedliskowym. Badania wykonane w pracy podkreślają konieczność doboru proveniencji do warunków środowiska, ze szczególnym uwzględnieniem ich zróżnicowania fenologicznego. Z uzyskanych wyników badań wypływają następujące wnioski:

Tabela 7.
Wyniki obserwacji fenologicznych terminu rozpoczynania okresu wegetacji badanych proveniencji buka w 1995 r.
Results of phenological observations of the beginning of the growing season of the analysed beech provenances in 1995

Nr Prowientencja	FW97			FW98			FW99			FW01			FW02			Średnia Ranga FW					
	N	Śr.	R	N	Śr.	R	N	Śr.	R	N	Śr.	R	N	Śr.	R						
13 Sucha	30	2,32	53,96	10	19	6,56	7,8	1	18	3,5	41,73	6	9	1,67	30	2	9	5,56	28,62	3	4
16 Staszów	44	2,96	59,37	7	22	5,95	9,66	10	33	2,15	41,73	10	7	1,29	37,95	6	7	4,17	35,33	8	9
17 Łągów	98	3,52	47,71	2	88	6,4	15,04	3	84	4,8	24,04	1	56	1,23	34,58	7	50	6,13	11,6	1	2
18 Brzeziny	192	2,72	56,89	9	151	6,07	18,94	9	147	2,82	42,19	9	103	1,21	33,94	8	98	3,97	39,36	10	10
20 Kartuzy	23	3,39	46,83	6	17	6,47	7,95	2	14	3,43	43,88	8	8	1	0	10	7	4,33	27,95	7	8
21 Młynary	123	2,89	49,79	8	105	6,19	9,83	8	105	3,56	33,19	4	66	1,33	35,63	5	63	4,64	30,24	6	7
22 Świerczyna	48	3,39	54,61	5	41	6,29	10,24	5	40	3,45	39,31	7	26	1,38	35,83	4	25	4,16	41,45	9	6
24 Świebodzin	96	3,48	43,14	3	91	6,26	9,11	6	87	3,51	31,91	5	57	1,05	21,4	9	55	4,7	32,68	5	5
25 Śnieżka	142	3,68	41,99	1	131	6,24	9,94	7	129	3,99	36,13	3	105	1,49	35,07	3	104	5,27	27,1	4	3
26 Łądek	183	3,48	50,84	4	154	6,34	13,84	4	154	4,26	28,24	2	125	1,71	26,56	1	120	5,58	19,78	2	1

N – liczba osobników; Śr. – Średnia faza; W – współczynnik zmienności [%], R – ranga średniej fazy

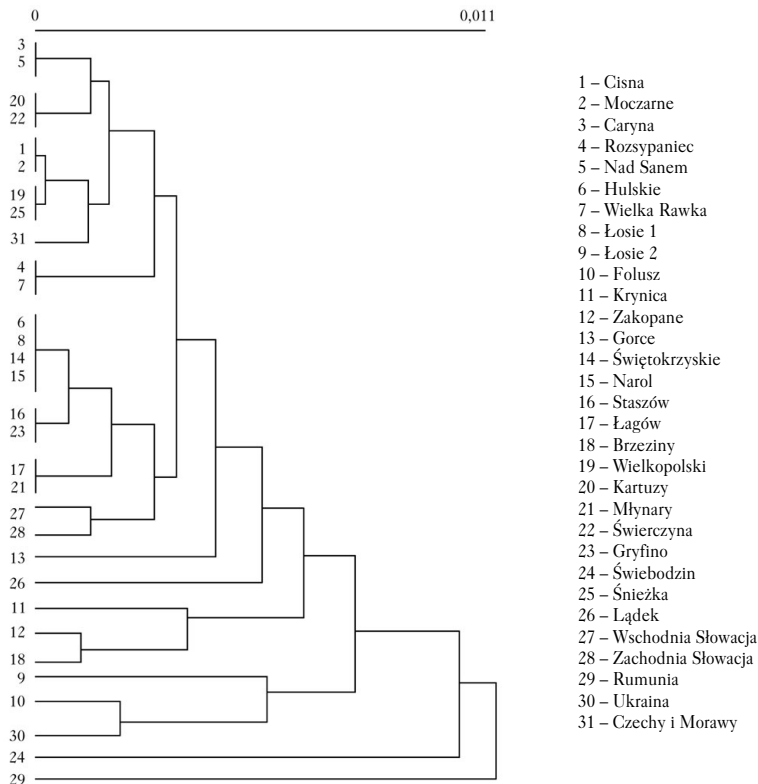
N – number of individuals; Śr. – medium phase; W – coefficient of variance [%]; R – medium phase rank

Tabela 8.

Charakterystyka zmienności genetycznej populacji buka zwyczajnego w Polsce
Characteristic of European beech genetic variation in Poland

Region	Średnia liczba osob.	Średnia liczba alleli na locus	Efektywna liczba alleli na locus	Procent loci polimorf.	Średnia heterozygotyczność obserwowana	Średnia heterozygotyczność oczekiwana
Cisna	49,8	2,1	1,46	83,3	0,25	0,249
Moczarne	59,7	2,5	1,46	83,3	0,241	0,255
Caryna	49,7	2,4	1,48	91,7	0,249	0,278
Rozsypaniec	49,4	2,2	1,47	91,7	0,248	0,254
Nad Sanem	57,5	2,3	1,51	83,3	0,265	0,269
Hulskie	58,2	2,3	1,46	83,3	0,242	0,25
Wielka Rawka	50,9	2,3	1,43	83,3	0,223	0,244
Łosie 1	49,3	2,3	1,5	83,3	0,241	0,262
Łosie 2	45,5	2,1	1,4	91,7	0,23	0,229
Folusz	45,8	2,3	1,5	91,7	0,29	0,308
Krynica	48,2	2,2	1,53	83,3	0,266	0,28
Zakopane	49,9	2,4	1,52	91,7	0,268	0,274
Gorce	59,7	2,3	1,41	91,7	0,218	0,231
Świątokrzyskie	47,4	2,1	1,51	83,3	0,271	0,268
Narol	48,4	2,2	1,52	83,3	0,259	0,272
Staszów	49,8	2	1,46	75	0,242	0,255
Łagów	49,7	2,1	1,51	75	0,263	0,271
Brzeziny	49,4	2,1	1,5	91,7	0,233	0,264
Wielkopolski PN	50,5	2,1	1,44	75	0,223	0,237
Kartuzy	48,6	2	1,41	75	0,224	0,236
Młynary	49,3	1,9	1,51	66,7	0,242	0,269
Świerczyna	49,8	1,9	1,42	75	0,236	0,249
Gryfino	46,8	2,3	1,52	83,3	0,246	0,268
Świebodzin	48,6	2	1,49	66,7	0,222	0,258
Śnieżka	48,8	2,3	1,49	91,7	0,254	0,262
Łądek	47,8	2,2	1,54	83,3	0,27	0,277

- ✦ Zmienność wielkości nasion i liści jest cechą umożliwiającą rozróżnienie proveniencji buka typowych dla siedlisk górskich i nizinnych.
- ✦ Obserwacje fenologiczne pozwalają wyróżnić proveniencje buka wczesnie rozpoczynające sezon wegetacyjny (przy niemal jednoczesnym terminie rozpoczęcia pędzenia przez wszystkie osobniki), o wysokiej odporności na przymrozki (głównie pochodzenia górskie) oraz proveniencje charakteryzujące się dłuższym okresem rozwoju liści, przy dużej zmienności wyróżnionych faz fenologicznych (proveniencje z niższych położeń względem poziomu morza).
- ✦ Charakterystyka cech wzrostowych pozwala wyróżnić proveniencje plastyczne, dobrze adaptujące się do nowych warunków środowiska, o dużej przeżywalności i przyrostach rocznych (proveniencje sudeckie) i mało plastyczne z granicy zasięgu (proveniencja Kartuzy).
- ✦ Uzyskane wyniki oceny zmienności genetycznej na podstawie analiz izoenzymatycznych wskazują na nieznaczne zubożenie genetyczne populacji z północy Polski w stosunku do populacji południowych, co może potwierdzić główne kierunki migracji gatunku po okresie zlodowacenia.



Ryc. 3.

Dendrogram skonstruowany na podstawie dystansów genetycznych NEI (1972)

Dendrogram constructed on the basis of genetic distances NEI (1972)

Serdeczne podziękowania dla Ladislava Paule, Uniwersytet Techniczny, Zvolen, Słowacja, za pomoc w opracowaniu i udostępnieniu danych dotyczących zmienności buka w Europie.

Literatura

- Brzeziecki B. 1995. Skale nominalne wymagań klimatycznych gatunków leśnych. Sylwan 139 (3): 53-65.
- Crow J. F., Kimura M. 1970. Introduction to Population Genetics Theory. Harper and Row, New-York.
- Demesure B., Comps B., Petit R. J. 1996. Chloroplast DNA phylogeography of the common beech (*Fagus sylvatica* L.) in Europe. Evolution 50 (6): 2515-2520.
- Dzwonko Z. 1990. Ekologia. W: Buk zwyczajny *Fagus sylvatica*. Warszawa – Poznań: PWN. 237-328.
- Finlay K. W., Wilkinson G. N. 1963. The analysis of adaptation in plant breeding programme. Australian Journal of Agricultural Research 14: 742-754.
- Giertych M. 1990. Genetyka. W: Buk zwyczajny *Fagus sylvatica*. Warszawa – Poznań: PWN: 193-237.
- Kienitz M. 1879. Über Formen und Abarten heimischer Waldbäume. Forstliche Zeitschrift 5: 241-261.
- Kienitz M. 1879. Über Formen und Abarten heimischer Waldbäume. Forstliche Zeitschrift 6: 298-327.
- Kundu S. K., Islam K. N., Emmanuel C. J. S. K., Tigersted P. M. A. 1998. Observations of genotype x environment interactions and stability in the national neem (*Azadirachta indica* A. Juss. provenance trials in Bangladesh and India. Forest Genetics 5(2): 85-96.
- Mallaise F. 1964. Elaboration of beech phonologic observations [French]. Bull. Soc. R. Bot. Belg., 97: 85-97.
- Matuszkiewicz W., Matuszkiewicz A. 1973. Przegląd fitosocjologiczny zbiorowisk leśnych Polski. Cz. 1. Lasy bukowe. Phytocoenosis 2.2: 143-201.
- Nei M. 1972. Genetic distance between populations. Am. Nature 106: 283-292.
- Nei M. 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. Genetics 89: 583-590.

- Oppermann E. 1908. Wrange bølge i det nordøstlige Sjaelland. Forstl. Forsøgsv. Danm. 2: 29-246.
- Paule L., Gömöry D., Vyšný J. 1995. Genetic diversity and differentiation of beech populations in Eastern Europe. Genetics and Sylviculture of Beech. Proceedings from 5th Beech Symposium of the IUFRO Project Group P1.10-00, 19-24 September 1994, Mogenstrup, Denmark. Forskningsserien 11: 159-167.
- Ralska-Jasiewiczowa M. 1983. Isopollen maps for Poland: 0-11,000 years B.P. New Phytology 94: 133-175.
- Sneath P. H. A., Sokal R. R. 1973. Numerical Taxonomy. W. H. Freeman. San Francisco. 230-234.
- Stachak A. 1965. Fenologia buka zwyczajnego na tle warunków siedliskowych w Puszczy Bukowej pod Szczecinem w latach 1957-1961. STN Szczecin. XX. 2.
- Szafer W. 1935. The significance of isopollen lines for the investigation of the geographical distribution of trees in the Post-glacial period. Bulletin l'Academie Polonaise Sciences et Letters. B: 235-239.
- Szafer W. 1952. Stratygrafia plejstocenu w Polsce na podstawie florystycznej. Roczniki Polskiego Towarzystwa Geologicznego 22: 1-99.
- Środoń A. 1985. Fagus in the forest history of Poland. Acta Paleobotanica 25 (1-2): 119-137.
- Środoń A. 1990. Buk w historii lasów Polski. W: Buk zwyczajny *Fagus sylvatica*. Warszawa – Poznań: PWN. 7-25.
- Tarasiuk St. 1999. Buk zwyczajny (*Fagus sylvatica* L.) na obrzeżach zasięgu w Polsce. Warunki wzrostu i problemy hodowlane. Fundacja „Rozwój SGGW” Warszawa.
- Thiebaut B., Comps B., Leroux A. 1992. Relation hauteur-génotype dans une régénération naturelle de hêtre (*Fagus sylvatica* L.), équienne et âgée de 18. Annales des Sciences Forestieres 49: 321-335.

SUMMARY

Ecotype differentiation of European beech (*Fagus sylvatica* L.) populations in Poland

The aim of the study was to estimate the ecotype diversity of *Fagus sylvatica* L. in the context of the genetic variation within the natural range of its distribution in Poland. The study embraced 13 beech provenances from the selected seed stand. The genetic variation analysis was based on 9 enzyme systems (glutamate-oxaloacetate transaminase (GOT – EC 2.6.1.1 – Got-2), leucine aminopeptidase (LAP – EC 3.4.11.1 Lap-1), isocitrate dehydrogenase (IDH – EC 1.1.1.42 – Idh-1), malate dehydrogenase (MDH – EC 1.1.1.37 – Mdh1, Mdh-2, Mdh-3), manadione rductase (MNR – EC 1.6.99.2), fosfoglucomutase (PGM – EC 2.7.5.1), fosfoglucoze izomeraze (PGI – EC 5.3.1.9 – Pgi-2), peroxydase (PX – EC 1.11.17 – Px-1, Px-2) and shikimate dehydrogenase (SKDH – EC 1.1.1.25). Additionally, 13 natural beech populations were subjected to analysis with special consideration taken of the diversity of this species in the forest complexes of the Bieszczady Region.

A 10-year study on beech provenance variation took in the measurements and observations of seed and leaf morphological characteristics, phenology and growth of seedlings in a forest nursery in the Chojnów Forest District and experimental area in the Oleszyce Forest District. It was demonstrated that Polish beech populations reveal a slight decrease in genetic variation towards the north-eastern limit of its distribution. The provenance variation in the Oleszyce trial showed better morphological characteristics of seeds and leaves, as well as adaptive and growth traits in the three distinguished beech ecotypes representing lowlands, uplands and mountains. The high inter-population variation was proved by way of natural selection processes depending on site-climate conditions. The results indicate the need of selection of provenances to match the individual environmental conditions.