

ELŻBIETA CHOMICZ

*Instytut Badawczy Leśnictwa
Zakład Gospodarki Leśnej Regionów Górskich
Fredry 39, 30-605 Kraków
E-mail: E.Chomicz@ibles.waw.pl*

CZYNNIKI KSZTAŁTUJĄCE ZMIENNOŚĆ GENETYCZNĄ DRZEW LEŚNYCH

ZMIENNOŚĆ GENETYCZNA

Zmienność genetyczna odnosi się do występującej wśród organizmów zmienności nukleotydów, genów, chromosomów lub całych genomów i na najbardziej elementarnym poziomie jest reprezentowana przez różnice w sekwencjach nukleotydów budujących DNA. Podstawowymi źródłami zmienności genetycznej organizmów są zjawiska mutacji i rekombinacji. Mutacje powodują trwałe (dziedziczne) zmiany w informacji genetycznej, o różnych konsekwencjach dla zdolności adaptacyjnych organizmu (korzystne, niekorzystne, neutralne) i jako takie stanowią „paliwo ewolucji”. Zaś rekombinacja, będąca konsekwencją niezależnej segregacji chromosomów i wymiany odcinków chromatyd w procesie crossing-over w mejozie oraz losowego łączenia się gamet u organizmów wyższych, powoduje przetasowanie materiału genetycznego i powstanie nowych, unikalnych genotypów. Tempo mutacji w genomach organizmów wyższych jest niewielkie, stąd rekombinacja jest dominującą siłą kształtującą genotypy organizmów rozmnażających się płciowo (POSADA i współaut. 2002).

Osobniki danego gatunku, reprezentujące genotypy ukształtowane w różny sposób przez rekombinacje i mutacje, występują równocześnie w określonym środowisku tworząc populacje. Zmienność genetyczna populacji, określana przez częstość występowania różnych alleli i genotypów w puli osobników tworzących populację, znajduje się pod wpływem naturalnych procesów ewolucyjnych, takich jak dobór naturalny,

dryf genetyczny i przepływ genów. Dobór naturalny działa poprzez zmianę częstości alleli w puli genowej populacji w celu lepszego dostosowania (ang. fitness) tworzących ją osobników. Częstości alleli zwiększających szanse przetrwania i rozrodu wzrastają stopniowo z pokolenia na pokolenia, przez co zdolności populacji do przetrwania i rozrodu w danym środowisku stają się coraz większe. W rzeczywistych populacjach, mających skończoną wielkość, o częstości alleli decyduje także przypadek. Zjawisko losowych zmian częstości alleli w populacji, znane pod nazwą dryfu genetycznego, prowadzi do utrwalenia bądź eliminacji poszczególnych alleli, zauważalnych szybciej w przypadku małych populacji. W efekcie działania dryfu genetycznego, pojedynczy okres drastycznego zmniejszenia liczby osobników, tzw. wąskie gardło (ang. bottleneck), może powodować poważny spadek zmienności genetycznej populacji. Redukcja puli genetycznej na skutek odtworzenia populacji z niewielkiej liczby osobników nazywana jest z kolei efektem założyciela (ang. founder effect). Działanie doboru naturalnego oraz dryfu genetycznego powodują powstawanie i utrwalanie się różnic pomiędzy populacjami, tymczasem siłą przeciwdziałającą tej dywergencji jest przepływ genów. Przepływ genów obejmuje wszystkie mechanizmy powodujące transfer genów pomiędzy populacjami i bywa używany zamiennie z pojęciem migracji, opisującym przemieszczanie się między populacjami osobników, ale także gamet (np. pyłku) czy zygot (np. nasion).

CZYNNIKI NATURALNE

W efekcie specyficznego współdziałania opisanych procesów ewolucyjnych, drzewa leśne charakteryzują się wysokim poziomem zmienności genetycznej wewnątrz gatunku i wewnątrz populacji, a jednocześnie stosunkowo niewielkim zróżnicowaniem genetycznym pomiędzy populacjami. Właściwości te, wyraźnie odróżniające drzewa od roślin reprezentujących inne formy życiowe (HAMRICK i GODT 1996), wynikają z określonej historii życia i właściwości ekologicznych gatunków (HAMRICK i współaut. 1992). Typowe cechy drzew, takie jak znaczne rozmiary, duża płodność oraz długowieczność mają istotny wpływ na ich dynamikę ewolucyjną (PETIT i HAMPE 2006).

Przepływ genów u drzew odbywa się zasadniczo poprzez dwa procesy zachodzące w różnych stadiach cyklu życiowego: dyspersję pyłku (przed zapłodnieniem) oraz dyspersję nasion (po zapłodnieniu). Duża produkcja pyłku i nasion wraz z uwalnianiem ich ze znacznej wysokości sprzyjają intensywnemu przepływowi genów, który uważa się za jeden z głównych czynników odpowiedzialnych za utrzymanie wysokiego poziomu zmienności genetycznej w populacjach drzew leśnych (ADAMS 1992, BURCZYK i współaut. 2004). Stwierdzono na przykład, że u drzew, których pyłek i nasiona przenoszone są przez wiatr, wysokość ich uwalniania jest często związana z medianą odległości ich transportu (OKUBO i LEVIN 1989, NATHAN i współaut. 2002). Ze względu na łatwość przemieszczania uważa się, że dyspersja pyłku ma generalnie większe znaczenie w przepływie genów u drzew leśnych aniżeli dyspersja nasion, przy czym u drzew owadopylnych jest ona bardziej ograniczona niż u drzew wiatropylnych (HAMRICK i współaut. 1992, BURCZYK i współaut. 2004). Przepływ genów za pomocą nasion odgrywa natomiast zdecydowanie większą rolę u drzew lekkonasiennych niż u ciężkonasiennych (BURCZYK i współaut. 2006). PETIT i HAMPE (2006) przytaczają szereg udokumentowanych przykładów dyspersji pyłku na odległość ponad 5 czy 10 km, zarówno u drzew wiatropylnych, jak i zapylanych przez zwierzęta, a także przykłady regularnej dyspersji nasion na odległość kilku kilometrów u niektórych gatunków drzew. Opisano także przykłady transportu pyłku nawet na setki kilometrów u gatunków lekkonasiennych o szerokim zasięgu (HJELMROOS 1991, LINDGREN i współaut.

1995). Nawet jeśli dyspersja genów na bardzo duże odległości jest wydarzeniem stosunkowo rzadkim i trudnym do stwierdzenia, to jednak może mieć duże znaczenie dla struktury genetycznej i zdolności adaptacyjnych naturalnych populacji. Intensywny przepływ genów jest także często przyczyną znikomej przestrzennej struktury genetycznej w populacjach drzew leśnych, a właściwej dla gatunków zielnych (PETIT i HAMPE 2006).

Kolejnym czynnikiem kształtującym wysoki poziom zmienności genetycznej w populacjach drzew leśnych jest system kojarzenia, charakteryzujący się wysoką częstością zapłodnień krzyżowych. Pomimo że wiele drzew ma zdolność samozapłodnienia, to jednak u żadnego gatunku nie jest to główny sposób kojarzenia. W naturalnym odnowieniu (młode pokolenie drzewostanu powstałe z samosiewu), siewki powstałe na drodze samozapłodnienia stanowią tylko niewielki procent, często mniejszy niż 10% w przypadku drzew iglastych (ADAMS 1992, MITTON 1992). Mechanizmem wspomagającym taki stan rzeczy jest silna depresja wsobna, występująca szczególnie często u drzew we wczesnej fazie rozwoju. Osobniki homozygotyczne powstałe z samozapylenia eliminowane są z populacji przez selekcję naturalną już jako siewki (BERGMANN i RUETZ 1991). Duża śmiertelność w stadium młodocianym zapewnia, że ostatecznie wszystkie drzewa dorosłe pochodzą z zapylenia krzyżowego. Dodatkowym źródłem zmienności genetycznej w procesie rozmnażania generatywnego może być wysoka podstawowa liczba chromosomów u drzew, mająca wpływ na rekombinację (PETIT i HAMPE 2006). Według szacunków LEVINA i WILSONA (1976) średnia liczba chromosomów u drzew jest wyższa niż u roślin zielnych.

Długowieczność jest cechą sprzyjającą dużej zmienności genetycznej populacji drzew leśnych w dwojaki sposób. Po pierwsze, jest związana ze stosunkowo późnym osiąganiem dojrzałości generatywnej i długim czasem trwania pokoleń. Powoduje to, że podatność drzew leśnych na ograniczenie zmienności genetycznej wskutek działanie dryfu genetycznego, jako konsekwencji znacznych fluktuacji liczebności populacji, jest istotnie mniejsza niż w przypadku roślin o krótkim cyklu życiowym. Kiedy dany osobnik rozpoczyna reprodukcję, znaczna część przestrzeni odpowiednia dla odnowienia jest już zaję-

ta przez młode osobniki powstałe z nasion, które skiełkowały w poprzednich latach. W skład populacji mogą jednocześnie wchodzić osobniki należące do różnych, często odmiennych genetycznie klas wiekowych, a zróżnicowana wrażliwość tych klas na selekcję może powodować wzrost zmienności genetycznej. Po drugie, długowieczność drzew związana jest z działaniem różnorodnej presji selekcyjnej, sprzyjającej utrzymywaniu wysokiego poziomu zmienności genetycznej i wynikającej stąd zdolności szybkiej adaptacji do zmieniających się warunków środowiska (PETIT i współaut. 2004, SAVOLAINEN i współaut. 2007). W czasie pojedynczego cyklu życiowego i w ramach szerokiego zasięgu występowania drzewa są narażone na działanie bardzo różnorodnych warunków biotycznych i abiotycznych, co skutkuje większą kompleksowością selekcji, faworyzującej utrzymanie wysokiej heterozygotyczności w populacjach. Wydaje się ponadto, że szeroki zakres przepływu genów u drzew leśnych nie niweczy lokalnych adaptacji, jakkolwiek relacje pomiędzy długodystansowym przepływem genów a adaptacją u drzew wymagają jeszcze szczegółowych wyjaśnień.

Długi cykl życiowy i pokaźne rozmiary genomu drzew sprzyjają także kumulowaniu mutacji. Pomimo spodziewanego, wyższego tempa mutacji somatycznych na pokolenie, drzewa gromadzą jednak mniej mutacji w odniesieniu do jednostki czasu niż rośliny jednoroczne (PETIT i HAMPE 2006). Z ewolucyjnego punktu widzenia drzewa posiadają kilka intrygujących i wyraźnie paradoksalnych cech. W szczególności charakteryzują się zwykle wysokim poziomem zmienności genetycznej, ale niskim tempem substytucji nukleotydowych i niskim tempem specjacji; ponadto łączą wysokie, lokalne zróżnicowanie w zakresie cech adaptacyjnych z szerokim przepływem genów i generalnie utrzymują integralność gatunku wobec obfitego

przepływu genów pomiędzy gatunkami (PETIT i HAMPE 2006).

Poziom i rozmieszczenie zmienności genetycznej drzew leśnych są także zdeterminowane ewolucyjną przeszłością poszczególnych gatunków. Ważną częścią tej przeszłości jest historia zlodowaceń. Współczesne zasięgi geograficzne drzew wykształciły się w różnych okresach holocenu, a liczba i typy ostoi lodowcowych oraz drogi migracji w okresie polodowcowym zdecydowały o pierwotnym składzie genetycznym istniejących populacji (PETIT i współaut. 2003, TOLLEFSRUD i współaut. 2008). W czasie migracji holocenińskiej w środkowej Europie, między innymi na terenie Polski, doszło do spotkania i przekrzyżowania się populacji z różnych ostoi, co doprowadziło do dodatkowego, znacznego zróżnicowania populacji lokalnych. Według HAMRICK i współaut. (1992), to właśnie zasięg geograficzny jest najlepszym prognozykiem poziomu zmienności genetycznej u drzew. Gatunki o szerokim zasięgu występowania, historycznie tworzące duże, zwarte populacje, charakteryzują się największą zmiennością genetyczną, w przeciwieństwie do gatunków występujących w małych izolowanych populacjach, w których zmienność genetyczna została zredukowana w efekcie działania dryfu genetycznego. MÜLLER-STARCK i współaut. (1992) wyróżnili cztery kategorie zasięgów występowania gatunków, według malejącej zmienności genetycznej, tj. gatunki o zasięgu ciągłym, wyspowym, endemicznym i gatunki reliktowe. Z kolei w obrębie jednego gatunku, zmienność genetyczna może być większa w populacjach zlokalizowanych w centralnym obszarze zasięgu lub w okolicy dawnej ostoi lodowcowej aniżeli w populacjach znajdujących się na granicach zasięgu. Spadek zmienności genetycznej w populacjach brzegowych został zaobserwowany u niektórych okrytonasiennych, jak i nagonasiennych (COLLIGNON i FAVRE 2000).

CZYNNIKI ANTROPOGENICZNE

Historia powstawania zasięgów poszczególnych gatunków drzew leśnych jest ściśle związana z historią zlodowaceń, jednakże począwszy od ostatniego odcinka holocenu, w okresie subatlantyckim, decydujący wpływ na kształtowanie szaty leśnej wywierała gospodarka człowieka. Jakkolwiek trudno jest udokumentować wpływ człowieka na zmienność genetyczną drzew leśnych, to jed-

nak każda ludzka działalność i każdy aspekt gospodarki leśnej ma określone ekologiczne i genetyczne konsekwencje dla ich populacji. Człowiek może oddziaływać na pule genowe drzew leśnych bezpośrednio, poprzez deforestację, nadmierną eksploatację drzewostanów, fragmentację siedlisk, zmiany składów gatunkowych, wprowadzanie obcych gatunków, sztuczną selekcję oraz planowe zabie-

gi hodowlane, jak też pośrednio poprzez zanieczyszczenie środowiska i związane z tym degradację siedlisk i zmiany warunków klimatycznych. Wydaje się przy tym, że właśnie ten pośredni, niezamierzony efekt ludzkiej działalności w postaci globalnych zmian środowiska jest najistotniejszym sposobem oddziaływania na leśne zasoby genowe (LEF VRE 2004).

Według MATRASA (2006), chociaż w niektórych przypadkach różnorodności genetycznej mogą silnie zagrażać czynniki lokalne, to jednak w najbliższym okresie największe znaczenie będzie miał wpływ globalnych zmian klimatycznych, będących pośrednim skutkiem rozwoju cywilizacyjnego. Przewidywane skutki globalnego ocieplenia obejmują zmiany zasięgów występowania gatunków oraz składów gatunkowych drzewostanów, np. w kierunku większego udziału gatunków liściastych w lasach europejskich (THUILLER i współaut. 2006). Przystosowanie populacji drzew leśnych do zmian klimatycznych nie dotyczy jednak tylko wyższych średnich temperatur, ale także większego prawdopodobieństwa występowania zakłóceń abiotycznych (długotrwałe susze, silne wiatry, powodzie, pożary) i biotycznych (gradacje chorób czy fitofagów owadzych), stanowiących dodatkowe czynniki selekcji. Wysoki poziom zmienności genetycznej populacji oraz duże zdolności adaptacyjne pozwalają sądzić, że wiele gatunków drzew leśnych jest w stanie przetrwać przewidywane zmiany klimatyczne bez znaczącego ograniczenia ich różnorodności genetycznej, jednakże przyszłość gatunków uzależniona jest od nasilenia i szybkości zmian (HAMRICK 2004). Zbyt gwałtowne zmiany mogą doprowadzić nawet do wyginięcia niektórych gatunków, przy czym zagrożenie to dotyczy w pierwszej kolejności drzew o ograniczonym zasięgu lub populacji o ograniczonej zmienności genetycznej.

Antropogeniczne zanieczyszczenia środowiska mogą przyczynić się do globalnego ocieplenia klimatu poprzez wzrost stężenia gazów cieplarnianych, ale mogą także wywierać bezpośredni wpływ na żywotność i strukturę genetyczną populacji drzew leśnych. Wyniki wielu badań wskazują, że w drzewostanach znajdujących się pod długotrwałym oddziaływaniem zanieczyszczeń przemysłowych często następuje selekcja faworyzująca heterozygoty (np. OLEKSYN i współaut. 1994, PRUS-GŁOWACKI i GODZIK 1995). Obserwacje te pozostają w zgodzie z generalnym stwier-

dzeniem, że różnorodność genetyczna zwiększa szansę populacji na przetrwanie stresów środowiskowych poprzez większe możliwości adaptacji. Z drugiej strony, śmiertelność powodowana przez działanie emisji przemysłowych może powodować utratę niektórych genów z populacji, szczególnie rzadkich alleli obecnych jedynie u osobników wrażliwych na zanieczyszczenia, przyczyniając się w ten sposób do zubożenia puli genetycznej drzewostanu. Należy także zwrócić uwagę na uszkodzenia warstwy ozonowej przez antropogeniczne emisje freonów i potencjalny wzrost tempa mutacji na skutek zwiększonego dopływu promieniowania ultrafioletowego.

Deforestacja i nadmierna eksploatacja drzewostanów towarzysząca rozwojowi rolnictwa i osadnictwa ma wymiar historyczny w odniesieniu do obszarów leśnych krajów rozwiniętych, a jednocześnie stanowi aktualny problem w lasach tropikalnych. Eliminacja lokalnych populacji może powodować redukcję zmienności genetycznej w obrębie gatunku, aż do najbardziej ekstremalnej formy jaką jest wyginięcie gatunku. Z utratą powierzchni leśnych związane jest także zagadnienie fragmentacji, czyli podziału zwartych obszarów leśnych na mniejsze jednostki, skutkującego zmianami w dynamice przepływu genów pomiędzy powstałymi subpopulacjami. Wpływ fragmentacji siedlisk na modyfikację zasobów genetycznych drzew leśnych zależy od wielkości i liczby pozostających fragmentów, a także przestrzennej struktury genetycznej istniejącej w pierwotnej populacji. W wielu przypadkach intensywny przepływ genów u drzew przeciwdziała utracie zmienności genetycznej spodziewanej na skutek działania dryfu genetycznego i wzrostu wsobności charakterystycznych dla małych, izolowanych populacji (KRAMER i współaut. 2008, BACLES i JUMP 2011). Co więcej, zaobserwowano, że dyspersja pyłku i nasion w krajobrazie otwartym na skutek fragmentacji może odbywać się na większe odległości aniżeli w zwartym kompleksie leśnym (WHITE i współaut. 2002). Trzeba jednak mieć na uwadze, że wpływ fragmentacji na zmienność genetyczną populacji drzew leśnych zależy także od specyficznych właściwości ekologicznych poszczególnych gatunków. HOSIUS i współaut. (2006) stwierdzają, że na skutek przeszłej deforestacji, eksploatacji lasów, fragmentacji siedlisk, a także następujących później zalesień, rozmieszczenie i struktura obecnie istniejących lasów w Europie jest

diametralnie różna od tej, która istniałaby naturalnie, bez wpływu człowieka.

Najszerzej udokumentowany i prawdopodobnie najbardziej znaczący wpływ człowieka na strukturę genetyczną drzew leśnych polega na przemieszczaniu roślin, zwierząt oraz towarzyszących im mikroorganizmów (LEDIG 1992). W odniesieniu do rodzimych gatunków drzew leśnych dzieje się to w drodze sztucznego odnowienia i zalesień, które mogą modyfikować naturalne zasięgi występowania gatunków. Odrębne zagadnienie stanowi wprowadzanie do lasów gatunków obcych. Ze względu na nieznane możliwości ekspansji gatunki introdukowane mogą stać się gatunkami inwazyjnymi i jako takie wypierać rodzime gatunki drzewiaste z ich naturalnych siedlisk. Wśród gatunków drzewiastych introdukowanych w polskich lasach, gatunkami wyjątkowo ekspansywnymi okazały się: czeremcha amerykańska (*Padus serotina*), robinia akacjowa (*Robinia pseudacacia*) oraz klon jesionolistny (*Acer negundo*). Znanymi są także przykłady hybrydyzacji obcych gatunków drzew z gatunkami rodzimymi, zagrażające zachowaniu integralności genetycznej rodzimych gatunków drzew leśnych (w Polsce np. modrzew eurojapoński *Larix x eurolepis* będący mieszańcem rodzimego modrzewia europejskiego *L. decidua* z modrzewiem japońskim *L. kaempferi*, czy topola kanadyjska *Populus x canadensis* będąca efektem hybrydyzacji rodzimej topoli czarnej *P. nigra* z topolami amerykańskimi, głównie *P. deltoides* wraz z odmianami). Wraz z introdukcją obcych gatunków drzew następuje często niezamierzone przenoszenie związanych z nimi czynników chorobotwórczych, które zmieniają dotychczasowy układ czynników selekcyjnych działających na populację. Opisano liczne przykłady introdukcji do ekosystemów leśnych szkodliwych owadów i grzybów, które w nowym środowisku stały się gatunkami inwazyjnymi (HUMBLE i ALLEN 2006). Możliwość hybrydyzacji między obcymi i rodzimymi gatunkami patogenów może dodatkowo wpływać na zasoby genowe populacji poprzez modyfikacje interakcji pomiędzy rośliną i patogenem na poziomie ich genotypów.

Kolejnym czynnikiem antropogenicznym w sposób bezpośredni kształtującym pulę genową populacji drzew leśnych jest gospodarka leśna. Zabiegi hodowlane prowadzone na różnych etapach życia drzewostanu związane są z selekcją ukierunkowaną na osiągnięcie wyznaczonych celów gospodarczych,

w tym produkcję dobrej jakości surowca drzewnego. Prowadzona z różną intensywnością sztuczna selekcja, mająca zwykle na celu maksymalizację wzrostu wegetatywnego, zakłóca działanie selekcji naturalnej, która zmierza do jak najlepszego przystosowania populacji poprzez wpływ na jej żywotność i płodność. Już na etapie odnawiania drzewostanu człowiek bezpośrednio lub pośrednio determinuje skład genetyczny przyszłego pokolenia drzewostanu. W przypadku odnawiania przez samosiew (odnowienie naturalne), to przeprowadzone cięcia decydują, czy liczba osobników pozostawionych do obsiewu, efektywnie uczestniczących w reprodukcji, będzie wystarczająco duża dla zachowania różnorodności genetycznej w młodym pokoleniu drzewostanu. Uwzględniając potencjał działania dryfu genetycznego, obsiew z nielicznych drzew, tzw. nasienników, może powodować redukcję zmienności genetycznej przyszłego pokolenia drzewostanu. Natomiast uzyskiwanie odnowienia w efekcie stopniowego przerzedzania drzewostanu zapewniającego długi okres odnowienia wydaje się być najlepszym gwarantem zachowania zasobów genetycznych populacji w kolejnych generacjach. Badania przeprowadzone dla różnych gatunków drzew leśnych wskazują, że poziom zmienności genetycznej w populacjach rodzicielskich i w populacjach potomnych powstałych z samosiewu jest zasadniczo podobny (np. KOSINSKA i współaut. 2007, NYÁRI 2010). Pula genetyczna potomstwa nie jest jednak identyczna z pulą drzewostanu rodzicielskiego, a zmiany dotyczą przede wszystkim obecności rzadkich alleli.

Utrata rzadkich alleli może także towarzyszyć różnego rodzaju cięciom pielęgnacyjnym, opierającym się na selekcji fenotypowej. SCHABERG i współaut. (2004, 2008) zaobserwowali, że sukcesywne usuwanie mniejszych i gorzej ukształtowanych drzew powoduje redukcję występowania rzadkich alleli, z kolei usuwanie drzew o największych średnicach powoduje ich upowszechnienie w pozostającym drzewostanie. Znaczenie rzadkich alleli dla dostosowania populacji nie jest jednoznaczne. Mogą one reprezentować lokalne adaptacje korzystne w specyficznych warunkach środowiska, jednakże z drugiej strony, niska frekwencja może świadczyć o eliminowaniu ich przez dobór naturalny jako elementów ewolucyjnie niepożądanych. SCHABERG i współaut. (2004) zwracają jednak uwagę, że nawet jeśli rzadkie allele wpływają na obniżenie aktualnego dostosowania popu-

lacji, to jednocześnie mogą być cennym źródłem zdolności adaptacyjnych przy zmianie presji selekcyjnej w przyszłości (np. wystąpienie nowej choroby). Według GIERTYCHA (2006), cięcia popierające osobniki o najkorzystniejszych cechach hodowlanych (tzw. trzebież selekcyjna) zwiększają dziedziczną wartość populacji pod względem ilości i jakości przyrastającej masy drzewnej, ale jednocześnie mogą zredukować intensywność selekcji pod względem odporności na czynniki biotyczne i abiotyczne.

W przypadku odnowienia sztucznego (przez sadzenie), skład genetyczny powstającej populacji zasadniczo różni się od poprzedzającego ją pokolenia drzewostanu i zdeteminowany jest przede wszystkim poprzez wybór drzewostanu, z którego pochodzą będą nasiona oraz sposób zbioru nasion. Większą różnorodność genetyczną można osiągnąć stosując równomierny zbiór nasion z jak największej liczby drzew, rozmieszczonych na całej powierzchni danego drzewostanu, oraz mieszając nasiona zebrane w różnych latach nasiennych. W drzewostanach powstałych z sadzenia notowano zarówno redukcję (np. RAJORA 1999, LI i współaut. 2005), wzrost (np. ADAMS i współaut. 1998, RAJA i współaut. 1998), jak i brak znaczących różnic (np. ZHANG i współaut. 2006, WANG i współaut. 2010) w poziomie zmienności genetycznej w porównaniu do populacji powstałych z samosiewu (odnowienie naturalne).

Wpływ poszczególnych zabiegów hodowlanych na strukturę genetyczną populacji drzew leśnych stał się przedmiotem badań stosunkowo niedawno, stąd wiedza w tym zakresie jest fragmentaryczna i w znacznej mierze opiera się na rozważaniach teoretycznych. Można ogólnie stwierdzić, że genetyczne konsekwencje gospodarki leśnej zależą od zdolności adaptacyjnych, sposobu reprodukcji i historii życia poszczególnych gatunków drzew, a także właściwości siedliska oraz czynników losowych. Stąd jeden, uniwersalny opis wpływu zabiegów hodowlanych na zmienność genetyczną drzew leśnych nie jest właściwy przy ogromnej różnorodności

istniejących sytuacji i warunków. Jak dotąd nie stwierdzono jednoznacznie negatywnego wpływu prowadzonej gospodarki leśnej na zmienność genetyczną populacji drzew leśnych (KRAKOWSKI i EL-KASSABY 2004, KONNERT 2010). Ze względu na wagę problemu konieczne jest jednak podejmowanie dalszych badań w tym zakresie, pozwalających empirycznie zweryfikować poprawność przyjętych metod hodowlanych z punktu widzenia genetyki populacji.

Opisywane możliwości zmian w pulach genowych populacji drzew leśnych na skutek różnych zabiegów hodowlanych są zazwyczaj niezamierzonym efektem prowadzonej gospodarki leśnej. Inaczej jest w przypadku hodowli selekcyjnej drzew leśnych, tzw. hodowli uszlachetniającej, której istotą są zmiany składu genetycznego populacji w celu polepszenia cech użytkowych lub przystosowawczych drzew. Poprawa wartości genetycznej populacji odbywać się może poprzez selekcję populacyjną lub selekcję indywidualną (klonalną i rodową), przy czym ta druga ma większe implikacje genetyczne dla drzew leśnych (SKROPPA 1994). Wydaje się, że prowadzona obecnie selekcja fenotypowa, bazująca na wyborze i reprodukcji drzewostanów nasiennych i drzew matecznych (doborowych) wyróżniających się jakością hodowlaną, pozwala zachować przeważającą część zmienności genetycznej obecnej w naturalnych populacjach drzew leśnych (HOSIUS i współaut. 2006). Redukcja zmienności genetycznej w drodze selekcji indywidualnej może mieć jednak miejsce w przypadku plantacji nasiennych (potomstwo wegetatywne drzew matecznych) zakładanych z ograniczonej liczby klonów. Wykorzystanie nasion pochodzących z plantacji nasiennych jest zasadniczo ograniczone do zakładania drzewostanów o charakterze plantacji, jednakże przepływ genów z tychże plantacji może mieć negatywny wpływ na skład genetyczny przyszłego pokolenia drzewostanów sąsiednich. Podobne zagrożenia związane są z potencjalną hodowlą drzew transgenicznych (DIFAZIO i współaut. 2004).

ZAKOŃCZENIE

Zmienność genetyczna ma kluczowe znaczenie dla przetrwania gatunku, ponieważ determinuje jego zdolności adaptacyjne. Zakłada się, że im bardziej zróżnicowana jest pula genowa gatunku, tym większe istnieje

prawdopodobieństwo wystąpienia korzystnych alleli lub kombinacji alleli, które zagwarantują przeżywalność i przystosowanie do zmieniających się warunków otoczenia. Zachowanie możliwie szerokiej zmienności

genetycznej drzew leśnych ma zatem fundamentalne znaczenie dla stabilności drzewostanów i całych ekosystemów leśnych, szczególnie istotne w kontekście przewidywanych globalnych zmian klimatu i warunków wegetacji.

Drzewa leśne ze swymi zasobami genowymi stanowią najważniejszy składnik ekosystemów leśnych, kształtujący nisze ekologiczne dla innych gatunków roślin, a także zwierząt, grzybów i innych organizmów środowiska leśnego. W związku z tym zachowanie jak najbardziej zróżnicowanych pul genetycznych poszczególnych gatunków drzew leśnych jest jednym z najistotniejszych zadań współczesnego leśnictwa.

W Polsce ochronę leśnej różnorodności biologicznej na poziomie gatunkowym i genetycznym realizują Lasy Państwowe w opracowywanych cyklicznie programach ochrony leśnych zasobów genowych i hodowli selekcyjnej drzew. Obecnie obowiązujący Program ochrony leśnych zasobów genowych i hodowli selekcyjnej drzew w Polsce obejmuje okres 2011–2035 (CHAŁUPKA i współaut. 2011), a jednym z jego strategicznych celów jest ochrona i wzbogacanie istniejącej w lasach różnorodności genetycznej. Realizacji tego celu służy wybór tzw. obiektów zachowawczych, drzew i drzewostanów, oraz tworzenie ich pokoleń potomnych (upraw

zachowawczych dla populacji i archiwów klonów dla pojedynczych genotypów), restytucja lasów na siedliskach zdegradowanych, a także restytucja określonych gatunków roślin, w tym gatunków drzew lasotwórczych, domieszkowych i rzadkich na danym stanowisku. Do priorytetowych działań w tym zakresie należy restytucja jodły pospolitej (*Abies alba* Mill.) w Sudetach, ochrona i restytucja cisa pospolitego (*Taxus baccata* L.) w Polsce oraz restytucja jarzębu brekinii (*Sorbus torminalis* (L.) Crantz). Niebagatelną rolę w realizacji Programu odgrywa Leśny Bank Genów Kostrzyca, który od 1996 r. zajmuje się gromadzeniem oraz długookresowym przechowywaniem zasobów genowych drzew i krzewów leśnych (nasion, pyłku i innych części roślin) oraz monitorowaniem jakości nasion pochodzących z najcenniejszych obiektów nasiennych Lasów Państwowych oraz innych obiektów ważnych dla ochrony przyrody (parków narodowych, rezerwatów, pomników przyrody). Dla prawidłowej realizacji założeń Programu ochrony leśnych zasobów genowych i hodowli selekcyjnej drzew, a co za tym idzie ochrony i zrównoważonego zarządzania leśnymi zasobami genetycznymi, istotne jest dobre zrozumienie procesów kształtujących zmienność genetyczną drzew leśnych.

CZYNNIKI KSZTAŁTUJĄCE ZMIENNOŚĆ GENETYCZNĄ DRZEW LEŚNYCH

Streszczenie

Podstawowymi źródłami zmienności genetycznej organizmów są zjawiska mutacji i rekombinacji. Zmienność genetyczna populacji znajduje się z kolei pod wpływem naturalnych procesów ewolucyjnych, takich jak dobór naturalny, dryf genetyczny i przepływ genów. Drzewa leśne charakteryzują się generalnie wysokim poziomem zmienności genetycznej wewnątrz gatunku i wewnątrz populacji, a jednocześnie niewielkim zróżnicowaniem genetycznym pomiędzy populacjami. Na zmienność genetyczną drzew leśnych mają wpływ czynniki naturalne, związane z określoną historią życia, właściwościami ekologicznymi i przeszłością ewolucyjną gatunków oraz

czynniki antropogeniczne, w tym prowadzona gospodarka leśna. W pracy omówiono wpływ czynników naturalnych i antropogenicznych na zmienność genetyczną drzew leśnych w świetle istniejącej wiedzy teoretycznej i najnowszych wyników badań. Dobre zrozumienie procesów kształtujących zmienność genetyczną drzew leśnych jest istotne z perspektywy ochrony i zrównoważonego zarządzania leśnymi zasobami genowymi. Zachowanie jak najbardziej zróżnicowanych pul genetycznych drzew leśnych ma fundamentalne znaczenie dla stabilności drzewostanów i całych ekosystemów leśnych, stanowiąc jedno z najważniejszych zadań współczesnego leśnictwa.

FACTORS SHAPING GENETIC DIVERSITY OF FOREST TREES

Summary

The primary sources of genetic variation of any organism are mutation and recombination. Genetic diversity in a population is influenced also by other evolutionary forces, including natural selection, ge-

netic drift and gene flow. Forest trees maintain generally high level of genetic diversity within species and within population but little genetic divergence among populations. Genetic diversity of forest trees

is influenced by natural factors related with specific life history, ecological characteristics and evolutionary past of the species as well as anthropogenic factors, including forest management practices. In this paper the influence of natural and anthropogenic factors on genetic diversity of forest trees is carefully considered in the light of existing theoretical knowledge and the most recent research results.

A thorough understanding of processes shaping genetic diversity of forest trees is important in view of conservation and sustainable management of forest genetic resources. Maintenance of the most diverse genetic pools of forest trees is of fundamental significance for stands and whole forest ecosystems stability, being one of the most important tasks for modern forestry.

LITERATURA

- ADAMS W. T., 1992. *Gene dispersal within forest tree populations*. New Forests 6, 217-240.
- ADAMS W. T., ZUO J. H., SHIMIZU J., TAPPEINER J. C., 1998. *Impact of alternative regeneration methods on genetic diversity in coastal douglas-fir*. Forest Sci. 44, 390-396.
- BACLES C. F. E., JUMP A. S., 2011. *Taking a tree's perspective on forest fragmentation genetics*. Trends Plant Sci. 16, 13-18.
- BERGMANN F., RUETZ W., 1991. *Isozyme genetic variation and heterozygosity in random tree samples and selected orchard clones from the same Norway spruce populations*. Forest Ecol. Manage. 46, 39-47.
- BURCZYK J., DIFAZIO S. P., ADAMS W. T., 2004. *Gene flow in forest trees: how far do genes really travel?* Forest Genet. 11, 179-192.
- BURCZYK J., ADAMS W. T., BIRKES D. S., CHYBICKI I. J., 2006. *Using genetic markers to directly estimate gene flow and reproductive success parameters in plants based on naturally regenerated seedlings*. Genetics 173, 363-372.
- CHALUPKA W., MATRAS J., BARZDAJN W., BLONKOWSKI S., BURCZYK J., FONDER W., GRADZKI T., GRYZŁO Z., KACPRZAK P., KOWALCZYK J., KOZIOŁ C., PYTKO T., RZOŃCA Z., SABOR J., SZELĄG Z., TARASIUK S., 2011. *Program zachowania leśnych zasobów genowych i hodowli selekcyjnej drzew w Polsce na lata 2011-2035*. Centrum Informacyjne Lasów Państwowych. Warszawa.
- COLLIGNON A. M., FAVRE J. M., 2000. *Contribution to the postglacial history at the western margin of Picea abies' natural area using RAPD markers*. Ann. Bot. 85, 713-722.
- DIFAZIO S. P., SLAVOV G. T., BURCZYK J., LEONARDI S., STRAUSS S. H., 2004. *Gene flow from tree plantations and implications for transgenic risk assessment*. [W:] *Forest Biotechnology for the 21st Century*. WALTER C., CARSON M. (red.). Research Signpost, Kerala, India, 405-422.
- GIERTYCH M., 2006. *Pozytywne oddziaływanie człowieka na strukturę genetyczną populacji drzew leśnych*. [W:] *Elementy genetyki i hodowli selekcyjnej drzew leśnych*. SABOR J. (red.). Centrum Informacyjne Lasów Państwowych, Warszawa, 429-437.
- HAMRICK J., 2004. *Response of forest trees to global environmental changes*. Forest Ecol. Manage. 197, 323-335.
- HAMRICK J. L., GODT M. J. W., 1996. *Effects of life history traits on genetic diversity in plant species*. Philosoph. Transact. Royal Soc. B, Biol. Sci. 351, 1291-1298.
- HAMRICK J. L., GODT M. J. W., SHERMAN-BROYLES S. L., 1992. *Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species*. New Forests 6, 95-124.
- HJELMROOS M., 1991. *Evidence of long-distance transport of Betula pollen*. Grana 30, 215-228.
- HOSIUS B., LEINEMANN L., KONNERT M., BERGMANN F., 2006. *Genetic aspects of forestry in the central Europe*. Eur. J. Forest Res. 125, 407-417.
- HUMBLE Ł. M., ALLEN E. A., 2006. *Forest biosecurity: alien invasive species and vectored organisms*. Canad. J. Plant Pathol. 28, S256-S269.
- KONNERT M., 2010. *Contribution of forest genetics for a sustainable forest management*. [W:] *Postęp badań w zakresie genetyki populacyjnej i biochemicznej drzew leśnych*. SABOR J. (red.). Prace Komisji Nauk Rolniczych, Leśnych i Weterynaryjnych PAU 13, 67-78.
- KOSINSKA J., LEWANDOWSKI A., CHALUPKA W., 2007. *Genetic variability of Scots pine maternal populations and their progenies*. Silva Fennica 41, 5-12.
- KRAKOWSKI J., EL-KASSABY Y.A., 2004. *Impacts of alternative silviculture systems on mating systems and genetic diversity of forest tree species*. [W:] *Silviculture and the conservation of genetic resources for sustainable forest management*. BEAULIEU J. (red.). Proc. Symp. North Am. Forest Commission, Forest Genetic Resources and Silviculture Working Groups and IUFRO, 2003 September 21, Quebec City, Canada, Natural Resources Canada, Canadian Forest Service, 75-87.
- KRAMER A. T., ISON J. L., ASHLEY M. V., HOWE H. F., 2008. *The paradox of forest fragmentation genetics*. Conserv. Biol. 22, 878-885.
- LEDIG F. T., 1992. *Human impacts on genetic diversity in forest ecosystems*. Oikos 63, 87-108.
- LEFVRE F., 2004. *Human impacts on forest genetic resources in the temperate zone: an updated review*. Forest Ecol. Manage. 197, 257-271.
- LEVIN D. A., WILSON A. C., 1976. *Rates of evolution in seed plants: net increase in diversity of chromosome numbers and species numbers through time*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 73, 2086-2090.
- LI Y. Y., CHEN X. Y., ZHANG X., WU T. Y., LU H. P., CAI Y. W., 2005. *Genetic differences between wild and artificial populations of Metasequoia glyptostroboides: implications for species recovery*. Conserv. Biol. 19, 224-231.
- LINDGREN D., PAULE L., SHEN X. H., YAZDANI R., SEGERSTROM U., WALLIN J. E., LEJDEBRO M. L., 1995. *Can viable pollen carry Scots pine genes over long distances?* Grana 34, 64-69.
- MATRAS J., 2006. *Ochrona leśnych zasobów genowych*. [W:] *Elementy genetyki i hodowli selekcyjnej drzew leśnych*. SABOR J. (red.). Centrum Informacyjne Lasów Państwowych, Warszawa, 573-577.
- MITTON J. B., 1992. *The dynamic mating systems of conifers*. New Forests 6, 197-216.
- MÜLLER-STARCK G., BARADAT P., BERGMANN F., 1992. *Genetic variation within European tree species*. New Forests 6, 23-47.
- NATHAN R., KATUL G. G., HORN H. S., TOMAS S. M., OREN R., AVISSAR R., PASCALA S. W., LEVIN S. A., 2002. *Mechanisms of long-distance dispersal of seed by wind*. Nature 418, 409-413.

- NYÁRI L., 2010. *Genetic diversity, differentiation and spatial genetic structures in differently managed adult European beech (*Fagus sylvatica* L.) stands and their regeneration*. Forstarchiv 81, 156–164.
- OKUBO A., LEVIN S. A., 1989. *A theoretical framework for data analysis of wind dispersal of seeds and pollen*. Ecology 70, 329–338.
- OLEKSYN J., PRUS-GŁOWACKI W., GIERTYCH M., REICH P. B., 1994. *Relation between genetic diversity and pollution impact in a 1912 experiment with East European *Pinus sylvestris* provenances*. Canad. J. Forest Res. 24, 2390–2394.
- PETTIT R. J., HAMPE A., 2006. *Some evolutionary consequences of being a tree*. Ann. Rev. Ecol. Evol. Systemat. 37, 187–214.
- PETTIT R. J., AGUINAGALDE I., DE BEAULIEU J. L., BITTKAU C., BREWER S., CHEDDADI R., ENNOS R., FINESCHI S., GRIVET D., LASCoux M., MOHANTY A., MÜLLER-STARCK G., DEMESURE-MUSCH B., PALMÉ A., PEDRO MARTI J., RENDELL S., VENDRAMIN G. G., 2003. *Glacial refugia: hotspots but not melting pots of genetic diversity*. Science 300, 1563–1565.
- PETTIT R. J., BIALOZYT R., GARNIER-GÉRÉ P., HAMPE A., 2004. *Ecology and genetics of tree invasions: from recent introductions to Quaternary migrations*. Forest Ecol. Manage. 197, 117–137.
- POSADA D., CRANDALL K. A., HOLMES E. C., 2002. *Recombination in evolutionary genomics*. Ann. Rev. Genet. 36, 75–97.
- PRUS-GŁOWACKI W., GODZIK S., 1995. *Genetic structure of *Picea abies* trees tolerant and sensitive to industrial pollution*. Silvae Genetica 44, 62–65.
- RAJA R. G., TAUER C. G., WITTWER R. F., HUANG Y., 1998. *Regeneration methods affect genetic variation and structure in shortleaf pine (*Pinus echinata* Mill.)*. Forest Genet. 5, 171–178.
- RAJORA O. P., 1999. *Genetic biodiversity impacts of silvicultural practices and phenotypic selection in white spruce*. Theor. Appl. Genet. 99, 954–961.
- SAVOLAINEN O., PYHÄJÄRVI T., KNÜRR T., 2007. *Gene flow and local adaptation in trees*. Ann. Rev. Ecol. Evol. Systemat. 38, 595–619.
- SCHABERG P. G., HAWLEY G. J., DEHAYES D. H., NIJENSOHN S. E., 2004. *Silvicultural management and the manipulation of rare alleles*. [W:] *Silviculture and the conservation of genetic resources for sustainable forest management*. BEAULIEU J. (red.). Proc. Symp. North Am. Forest Commission, Forest Genetic Resources and Silviculture Working Groups and IUFRO, 2003 September 21, Quebec City, Canada, Natural Resources Canada, Canadian Forest Service, 67–74.
- SCHABERG P. G., DEHAYES D. H., HAWLEY G. J., NIJENSOHN S. E., 2008. *Anthropogenic alterations of genetic diversity within tree populations: Implications for forest ecosystem resilience*. Forest Ecol. Manage. 256, 855–862.
- SKROPPA T., 1994. *Impacts of tree improvement on genetic structure and diversity of planted forests*. Silva Fennica 28, 265–274.
- THUILLER W., LAVOREL S., SYKES M. T., ARAUJO M. B., 2006. *Using niche-based modelling to assess the impact of climate change on tree functional diversity in Europe*. Divers. Distribut. 12, 49–60.
- TOLLEFSRUD M. M., KISSLING R., GUGERLI F., JOHNSEN Ø., SKRØPPA T., CHEDDADI R., VAN DER KNAAP W. O., LATAŁOWA M., TERHÜRNE-BERSON R., LITT T., GEBUREK T., BROCHMANN C., SPERISEN C., 2008. *Genetic consequences of glacial survival and postglacial colonization in Norway spruce: combined analysis of mitochondrial DNA and fossil pollen*. Mol. Ecol. 17, 4134–4150.
- WANG Z.-S., LIU H., XU W.-X., WEI N., AN S. Q., 2010. *Genetic diversity in young and mature cohorts of cultivated and wild populations of *Picea asperata* Mast (Pinaceae), a spruce endemic in western China*. Eur. J. Forest Res. 129, 719–728.
- WHITE G. M., BOSHIER D. H., POWELL W., 2002. *Increased pollen flow counteracts fragmentation in a tropical dry forest: an example from *Swietenia humilis* Zuccarini*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 99, 2038–2042.
- ZHANG X., CHEN X. Y., ZHANG D., 2006. *Effect of Regeneration Method on RAPD-Based Genetic Variation of *Cyclobalanopsis glauca* (Fagaceae)*. New Forests 32, 347–356.