

Intensywność przepływu genów u drzew leśnych

Artur DZIALUK, Jarosław BURCZYK

DZIALUK A. & BURCZYK J. 2005. **Gene flow capacity in forest trees.** *Wiadomości Botaniczne* 49(3/4): 15–27.

Plants disperse their genes during two independent life cycle stages: pollen dispersal before fertilization and seed dispersal after fertilization and embryo development. Dispersal of genes is an extremely important factor in shaping the genetic structure of forest tree populations. Patterns of gene flow between populations and differential reproductive success influence the levels of inbreeding, as well as effective population size and distribution of genetic diversity between and within populations. Potential gene flow (gene dispersal) refers to the deposition of the pollen and seeds from a source as a function of distance. Actual gene flow refers to the incidence of fertilization (in the case of pollen) and establishment of reproductive individuals (in the case of seeds) as a function of the distance from a source. Despite its important consequences for the genetic composition of tree populations, accurate estimates of gene flow rates are relatively rare. In this paper we review data on gene flow estimates in many forest trees species, indicating that gene flow in many cases is extensive.

KEY WORDS: tree, gene flow, pollen dispersal, seed dispersal

Artur Działuk, Jarosław Burczyk, Uniwersytet Kazimierza Wielkiego, Instytut Biologii i Ochrony Środowiska, Zakład Genetyki, ul. Chodkiewicza 30, 85-064 Bydgoszcz, e-mail: dzialuk@ukw.edu.pl

WSTĘP

Drzewa leśne charakteryzuje wysoki poziom zmienności genetycznej wewnątrz populacji oraz niski stopień zróżnicowania genetycznego między populacjami. Świadczyć to może o bardzo intensywnym przepływie genów u tej grupy roślin. Zmienność międzypopulacyjna u drzew rzadko przekracza 10–15%, a u drzew wiatropylnych osiąga poziom poniżej 10% (Hamrick et al. 1992) (Tab. 1). U gatunków o szerokim i ciągłym zasięgu występowania zróżnicowanie międzypopulacyjne wynosi często poniżej 3%, np. u *Pinus sylvestris*, *Picea abies*, *Quercus petraea*, *Fagus sylvatica* (Müller-Starck et al. 1992); *Pinus pon-*

derosa, *P. contorta* (El-Kassaby 1991); *Quercus chrysolepis* (Montalvo et al. 1997). Z kolei u gatunków występujących w małych i izolowanych populacjach zróżnicowanie międzypopulacyjne przyjmuje wartości w przedziale 15–30%, np. u *Pinus cembra*, *P. halepensis*, *P. nigra*, *Castanea sativa* (Müller-Starck et al. 1992); *Pinus torreyana*, *P. muricata* (Hamrick et al. 1992). Stosunkowo wysokie zróżnicowanie pomiędzy małymi, izolowanymi populacjami świadczy o ograniczonym wzajemnym przepływie genów (Slavov et al. 2002). Gatunki drzew zapylane przez zwierzęta charakteryzują się wyższym stopniem zróżnicowania genetycznego w porównaniu do drzew wiatropylnych, co świadczyć

Tabela 1. Poziom zróżnicowania międzypopulacyjnego (G_{st}) oraz efektywna liczba emigrantów na pokolenie ($N_e m$) w populacjach roślin (Hamrick, Nason 2000, Slavov et al. 2002).

Table 1. Among population differentiation (G_{st}) and effective number of emigrants per generation ($N_e m$) in populations of plants (Hamrick, Nason 2000, Slavov et al. 2002).

Rodzaj Genus	G_{st}	$N_e m$
ROŚLINY ZIELNE	0,305	0,51
DRZEWA	0,084	2,73
Nagonasienne	0,073	3,17
<i>Abies</i>	0,063	3,72
<i>Picea</i>	0,055	4,30
<i>Pseudotsuga</i>	0,074	3,13
<i>Pinus</i>	0,065	3,60
Okrytonasienne	0,102	2,20
<i>Quercus</i>	0,107	2,09
<i>Populus</i>	0,041	5,85
<i>Eucalyptus</i>	0,169	1,23

może o mniej intensywnym przepływie genów u tej grupy roślin. Hamrick i współautorzy (1992) oszacowali średnie zróżnicowanie międzypopulacyjne u gatunków zapylanych przez zwierzęta na poziomie 10%. Moran (1992) podaje, że zróżnicowanie międzypopulacyjne u australijskich eukaliptusów wynosi: 8–12% u *Eucalyptus saligna*, *E. cloeziana*, *E. delegatensis* (gatunki o szerokim zasięgu występowania), 30% u *E. nitens* (szeroki zasięg występowania, ale mocno rozdrobione populacje), 60% u *E. caesia* (populacje izolowane). Z drugiej jednak strony przepływ genów między przestrzennie izolowanymi populacjami może być również znaczny. W rozdrobionych i prawdopodobnie izolowanych populacjach *Sorbus torminalis*, Demesure i współautorzy (2000) stwierdzili, że jedynie 15% zmienności genetycznej wynika z różnic międzypopulacyjnych. Generalnie, różnice intensywności przepływu genów między gatunkami wiatro- a owadopylnymi powinny być znaczne. Dotychczasowe wyniki wydają się jednak temu przeczyć. Problem może wynikać z tego, że nie należy wiązać stopnia zróżnicowania genetycznego wyłącznie ze sposobem rozsiewania pyłku, ponieważ na przepływ genów i zróżnicowanie genetyczne między populacjami wpływa również

sposób dyspersji nasion. Znaczenie ma także niespełnienie podstawowych założeń pośredniej metody oceny przepływu genów, tzn. równowagi między migracją a dryfem genetycznym. Jeśli duża populacja uległa fragmentacji stosunkowo niedawno, to populacje mogą być podobne genetycznie, chociaż przepływ genów między nimi może zachodzić w stopniu nieznacznym.

PRZEPLÝW GENÓW POPRZEZ PYLEK

Pyłek większości gatunków roślin przenoszony jest przez wiatr lub zwierzęta, a znacznie rzadziej przez wodę. Wiatropylność (anemogamia) występuje częściej u gatunków zajmujących tereny otwarte i suche o zmiennym klimacie, np.: prerie, lasy strefy umiarkowanej i sawanny, które charakteryzują się względnie niskimi opadami, oraz małą różnorodnością gatunkową (Levin, Kerster 1974). Większość europejskich gatunków drzew leśnych, w tym wszystkie iglaste oraz gatunki liściaste z rodzajów *Alnus*, *Betula*, *Carpinus*, *Castanea*, *Corylus*, *Fagus*, *Fraxinus*, *Populus*, *Quercus* i *Ulmus*, są zapylane przez wiatr. Z kolei *Acer*, *Salix* oraz *Tilia* są wtórnie wiatropylne (ang. *secondarily wind-pollinated*), ponieważ w pierwszej fazie kwitnienia zapylają je owady.

Wiatropylność jest typem transportu bezkierunkowego i dlatego, aby zwiększyć prawdopodobieństwo zapylenia, gatunki wiatropylne produkują ogromne ilości pyłku. Zapylenie przez zwierzęta jest bardziej wydajne, ponieważ zwiększa prawdopodobieństwo zapylenia i umożliwia zmniejszenie produkcji pyłku. Ten typ zapylenia preferowany jest przez gatunki występujące we względnie małych grupach, głównie w lasach tropikalnych.

Wypełnienie przez pyłek swoich funkcji życiowych wymaga oderwania się i oddalenia od rośliny macierzystej. Pyłek nie jest zdolny do samodzielnego ruchu i dlatego droga, którą przebywa, jest zależna od transportującego go czynnika. W przypadku gatunków wiatropylnych istotne znaczenie ma głównie kierunek i siła wiatru oraz deszcze, które oczyszczają atmosferę z zawartego w niej pyłku.

Powietrze otaczające kulę ziemską znajduje się w ciągłym ruchu. Nawet w momentach pozornie zupełnie cichych, blisko powierzchni ziemi mają miejsce poziome przesunięcia mas powietrza. Poruszające się w ten sposób powietrze napotyka na swojej drodze rozmaite przeszkody, np. nierówności terenu, które powodują odchylenia prądu powietrza w różnych kierunkach. Powoduje to turbulencje, czyli mieszanie mas powietrza, a następnie wynoszenie ich z rosnącą prędkością w górę. Jeszcze większe znaczenie dla transportu pyłku ma turbulencja termiczna, wywoływana niejednorodnym nagrzewaniem się warstw powietrza. Powietrze ogrzane, jako lżejsze, wznosi się, a jego miejsce zajmuje chłodniejsze. Wstępujące powietrze ochładza się o 1°C na każde 100 m wzniesienia. Jeżeli gradient temperatur w atmosferze obniża się o więcej niż 1°C na każde 100 m, to wznoszące powietrze jest zawsze cieplejsze od otaczających go, nieruchomych mas powietrza i dlatego prąd wstępujący trwa, a nawet przybiera na prędkości. Towarzyszą mu zawsze prądy zstępujące, ale ich prędkość jest zazwyczaj mniejsza. Rzeźba terenu, pokrywająca roślinność oraz zmiany temperatur w ciągu dnia powodują, że nagrzewanie powierzchni ziemi jest niejednolite, a powstające turbulencje charakteryzują się ogromną zmiennością (Di-Giovanni, Kevan 1991). U drzew tylko znikomy procent pyłku opada pod koronami. Dzięki prądom wstępującym znakomita większość pyłku wznosi się ponad pułap lasu, tak, że ponad koronami spotykamy większe zagęszczenie pyłku niż w lesie w obrębie koron. Wznosząca się nad pułap kwitnącego lasu chmura pyłkowa może być następnie porwana i uniesiona daleko przez wiatr (Di-Giovanni, Kevan 1991).

Przyjmuje się, że na długość lotu pyłku wpływają także wysokość, na jakiej zostaje on uwolniony oraz prędkość opadania w powietrzu nieruchomym (tzw. stała sedymentacji). Im ta prędkość jest mniejsza, tym dłuższa może być droga, którą przebywa pyłek unoszony przez wiatr. O prędkości opadania pyłku decyduje głównie jego ciężar oraz kształt. Ziarna pyłku wielu drzew iglastych utrzymują się w powietrzu

nieruchomym znacznie dłużej niż ziarna mniejsze, lecz pozbawione aparatów lotnych. Prędkość sedymentacji różni się znacząco pomiędzy gatunkami. Wśród drzew iglastych, jodły oraz modrzewie charakteryzują się bardzo ciężkim pyłkiem, podczas gdy pyłek cisa i sosny, a także drzew liściastych: olszy oraz brzozy jest bardzo lotny (Tab. 2). Niezwykle istotny jest również czas, w którym opada największa część pyłku oraz czas utrzymywania się w powietrzu jego niewielkich ilości, bowiem im dłużej pewna, choćby niewielka część pyłku jest w stanie utrzymać się w powietrzu nieruchomym, tym większe są możliwości dalekiego transportu. Unoszący się w powietrzu pyłek po pewnym czasie opada na ziemię, bądź to pod wpływem deszczu, bądź w momentach ciszy pod wpływem siły grawitacji, stanowiąc tzw. opad, czyli deszcz pyłkowy. Lindgren i Lindgren (1997) uważają, że transport pyłku odbywa się etapami. Ziarna pyłku wraz z zapadnięciem zmierzchu opadają na dno lasu bądź na korony drzew, a kolejnego dnia zostają ponownie wyniesione przez ciepłe prądy powietrza.

Badania prowadzone z wykorzystaniem pułapek pyłkowych wskazują, że u gatunków wiatropylnych stężenie pyłku uwalnianego z pojedynczych drzew gwałtownie maleje wraz ze wzrostem odległości od drzewa, a większość pyłku opada blisko źródła. Skośny, leptokurtyczny rozkład dyspersji pyłku stał się wręcz dogmatem (Ellstrand 1992), bowiem najwięcej pyłku opada w odległości od 50 do 100 m od rośliny macierzystej, a niewielkie ilości można odnotować kilkaset metrów od źródła (Levin, Kerster 1974). Wyniki te wskazują, że większość kojarzeń wewnątrz lokalnej populacji może zachodzić pomiędzy osobnikami sąsiednimi. Z drugiej jednak strony, dyspersja na duże odległości małych ilości pyłku pochodzących z wielu drzew kumuluje się i umożliwia stosunkowo intensywny przepływ genów pomiędzy populacjami (Adams 1992). Pyłek może przebywać niekiedy olbrzymie odległości dochodzące do setek kilometrów. Najdalsze loty (dochodzące do 1000 km) można stwierdzić chwytną deszcz pyłkowy na oceanach. Najliczniejszy udział mają

Tabela 2. Prędkość opadania pyłku drzew w powietrzu nieruchomym.

Table 2. Forest tree pollen sedimentation velocity in still air.

Gatunek <i>Species</i>	Prędkość opadania <i>Sedimentation velocity</i> (cm/s)			Gatunek <i>Species</i>	Prędkość opadania <i>Sedimentation velocity</i> (cm/s)		
	a	b	c		a	b	c
<i>Abies alba</i>	12,0	–	–	<i>Larix polonica</i>	–	12,3	12,29
<i>Abies cephalonica</i>	11,9	–	–	<i>Picea abies</i>	5,6	–	–
<i>Abies nordmanniana</i>	11,3	–	–	<i>Picea excelsa*</i>	–	8,7	6,84
<i>Abies pectinata</i>	–	38,7	38,71	<i>Picea omorica</i>	5,2	–	–
<i>Alnus glutinosa</i>	2,0	–	2,77	<i>Picea orientalis</i>	6,1	–	–
<i>Alnus incana</i>	2,1	–	–	<i>Pinus cembra</i>	4,5	4,5	4,46
<i>Alnus viridis</i>	–	1,7	–	<i>Pinus mugo</i>	3,3	–	–
<i>Betula alba</i>	–	2,4	–	<i>Pinus nigra</i>	3,3	–	–
<i>Betula maximowicziana</i>	2,3	–	–	<i>Pinus sylvestris</i>	3,7	2,5	3,69
<i>Betula pubescens</i>	2,2	–	2,94	<i>Populus tremula</i>	2,5	–	3,39
<i>Betula verrucosa</i>	2,6	–	2,94	<i>Quercus robur</i>	3,5	2,9	3,96
<i>Carpinus betulus</i>	4,2	–	6,79	<i>Taxus baccata</i>	1,6	–	2,30
<i>Fagus sylvatica</i>	6,0	5,5	6,03	<i>Tilia cordata</i>	–	3,2	3,24
<i>Fraxinus excelsior</i>	2,2	–	5,21	<i>Tilia platyphyllos</i>	–	3,2	–
<i>Larix decidua</i>	12,6	9,9–22,0	–	<i>Ulmus campestris</i>	3,2	–	–
<i>Larix gemelinii</i>	10,8	–	–	<i>Ulmus glabra</i>	–	3,2	3,24

a – według Eisenhut (1961) za Geburek (2001)

b – według Gregory (1973) za Levin, Kerster (1974)

c – Dyakowska (1937) za Dyakowska (1959)

* – *Picea excelsa* = *P. abies*

w nim ziarna pyłku drzew iglastych, w tym głównie sosny, które opatrzone są w worki powietrzne (Koski 1970).

Badania genetyczne w znacznym stopniu poszerzyły naszą wiedzę na temat rozprzestrzeniania pyłku oraz umożliwiły badanie poziomu zapylenia krzyżowego (Geburek 2001). Bezpośrednie obserwacje zdolności dyspersji pyłku u poszczególnych gatunków drzew świadczą jedynie o potencjalnym przepływie genów poprzez pyłek. Faktyczny poziom przepływu genów można szacować jedynie badając nasiona za pomocą markerów genetycznych, bowiem transport pyłku nawet na znaczne odległości może mieć znaczenie marginalne dla strategii reprodukcyjnej gatunku, jeśli nie prowadzi do wytworzenia zdolnych do kiełkowania nasion. Wieloletnie badania wskazują, że poziom samozapłodnienia u drzew iglastych jest zwykle niższy niż 10%, a zapłodnienie krzyżowe stanowi zazwyczaj ponad 90% wszystkich kojarzeń,

sprzyjając intensywnemu przepływowi genów (Burczyk 1998).

Jednym z podstawowych źródeł informacji o przepływie genów poprzez pyłek u drzew leśnych są badania zanieczyszczenia plantacji nasiennych obcym pyłkiem. Plantacje nasienne są specjalnym rodzajem upraw leśnych zakładanych w celu produkcji nasion o wysokich wartościach użytkowych wykorzystywanych do zalesień (Burczyk 1998). Tworzy się je z zestawu klonów lub rodów z wolnego zapylenia, które w założeniu powinny kojarzyć się w obrębie plantacji wyłącznie pomiędzy sobą. Pyłek pochodzący od osobników rosnących poza tym obszarem, z praktycznego punktu widzenia traktowany jest jako zanieczyszczenie. Zabiegi hodowlane sprowadzają się do tego, aby jak najefektywniej izolować plantacje nasienne od potencjalnych źródeł obcego pyłku. Zanieczyszczenie ocenione dla szeregu plantacji nasiennych drzew iglastych o zróżnicowanym wieku, stopniu

izolacji (odległości do najbliższych drzewostanów tego samego gatunku) i wielkości plantacji, waha się w szerokich granicach (1–91%), ale średnio jest stosunkowo wysokie (45%) (Adams, Burczyk 2000). Szczegółowego przeglądu literatury dotyczącej poziomu zanieczyszczenia obcym pyłkiem na plantacjach drzew leśnych dokonał ostatnio Burczyk (1998).

W przeciwieństwie do plantacji nasiennych, badania przepływu genów poprzez pyłek w populacjach naturalnych są stosunkowo rzadkie. U gatunków wiatropylnych, zapylenie pyłkiem imigrującym spoza badanej populacji obserwuje się stosunkowo często (Tab. 3). W większości przypadków częstość tego zjawiska przekracza 30% wszystkich zapyleń, np. 31% u *Pinus densiflora* (Lian et al. 2001), 57% u *Quercus macrocarpa* (Dow, Ashley 1998), 65% u *Quercus robur* i 69% u *Quercus petraea* (Streiff et al. 1999). W przypadku drzew zapylianych przez zwierzęta, obserwuje się nieznacznie niższy poziom imigracji pyłku, np. u *Gleditsia triacanthos* 17–30% (Schnabel, Hamrick 1995), 20–30% u *Rhododendron metternichii* (Kameyama et al. 2000), 74% u *Magnolia obovata* (Isagi et al. 2000), 21–69%

u *Neobalanocarpus heimii* (Konuma et al. 2000). Wyniki te wskazują, że zwierzęta mogą również powodować efektywny przepływ genów na duże odległości (Godt et al. 2002). Na przykład u *Dierivilla lunicerna*, pyłek może być przenoszony przez zapylaczy z pierwszego odwiedzanego kwiatu, aż na pięćdziesiąty czwarty (Thomson, Ploverwright 1980). Na znaczne niedoszacowanie przepływu genów poprzez pyłek u gatunków owadopylnych wskazują zarówno badania wykorzystujące analizę ojcostwa (Cambell 1991), jak i szacunki zrealizowanego przepływu genów (Levin 1981).

PRZEPIYU GENÓW POPRZEZ NASIONA

Na duże znaczenie dyspersji nasion wskazywał już Darwin (1859). Naukowe badania tego procesu nabrały jednak impetu dopiero w latach 80-tych XX wieku (Wang, Smith 2002). Początkowo skupiały się one na pierwotnej dyspersji, szukając odpowiedzi na pytanie: kiedy i jak daleko nasiona są transportowane? Nasiona mogą być rozprzestrzeniane z wykorzystaniem sił samej rośliny (samosiewność, autochoria) lub

Tabela 3. Intensywność przepływu genów u wybranych gatunków drzew wiatropylnych.

Table 3. Long distance pollen gene flow in selected wind-pollinated forest trees.

Gatunek <i>Species</i>	Imigrujący pyłek <i>Immigrant pollen</i>		Źródło <i>Source</i>
	Odległość <i>Distance</i> (m)	Imigranci <i>Immigrants</i> (%)	
POPULACJE NATURALNE / <i>NATURAL POPULATIONS</i>			
<i>Pinus attenuata</i>	>11	56	Burczyk et al. 1996
<i>Pinus densiflora</i>	>325	31	Lian et al. 2001
<i>Quercus macrocarpa</i>	>200	70	Dow, Ashley 1996
<i>Quercus petraea</i>	>165	69	Streiff et al. 1999
<i>Quercus robur</i>	>140	65	Streiff et al. 1999
PLANTACJE NASIENNE / <i>SEED ORCHARDS</i>			
<i>Pinus sylvestris</i>	>200	26	Harju, Muona 1989
	>100	38	Nagasaka, Szmidt 1985
	>100	21–36	El-Kassaby et al. 1989
	>2000	48	Harju, Nikkanen 1996
<i>Pinus taeda</i>	>200	28–48	Friedman, Adams 1985
	>100	40	Neale 1984
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	>100	29–52	Smith, Adams 1983
	>500	4–25	Wheeler, Jech 1986

poprzez środki transportu, takie jak grawitacja, woda, zwierzęta. Większość gatunków drzew strefy umiarkowanej (w tym drzewa iglaste) charakteryzuje wiatrosiewność (anemochoria). Z kolei grawitacja jest głównym sposobem rozprzestrzeniania nasion takich gatunków jak: kasztanowiec, buk, dąb (Podbielkowski, Podbielkowska 1992).

Na początku XX wieku badania dyspersji nasion polegały głównie na obserwacji zachowania nasion w czasie lotu oraz pomiarze zdolności ich rozsiewania w różnych warunkach. Nasiona uwalniano z balonów, latawców, szybów wind, wież obserwacyjnych (Farmer 1997), co pozwalało określić, jaki procent nasion może pokonywać daną odległość, a z drugiej, szacować prawdopodobieństwo pokonania specyficznej odległości. Uzyskany w ten sposób rozkład częstości lądowania nazywany jest krzywą dyspersji.

Nasiona gatunków wiatrosiewnych są porywane i przenoszone przez wiatr na duże odległości. U wielu gatunków krzywa dyspersji nasion przyjmuje podobny, charakterystyczny kształt. Początkowo, wraz ze wzrostem odległości od drzewa matecznego obserwuje się szybki spadek liczby nasion, później następuje ustalenie się mniej więcej stałego, niskiego poziomu. Podobnie jak w przypadku pyłku, większość nasion opada w odległości do 50–100 m od źródła, a tylko niewielka ich liczba osiąga odległość kilkuset metrów (Adams 1992). U drzew iglastych, nawet na otwartym terenie (np. zrąb zupełny), większość nasion ląduje w obrębie 60 m od drzewa matecznego. Dane dostępne autorom, dotyczące zdolności dyspersji nasion poszczególnych gatunków drzew leśnych, zostały przedstawione w Tabeli 4. Należy jednak zaznaczyć, że zdaniem niektórych badaczy, wewnątrz drzewostanu nasiona wędrują na znacznie mniejsze odległości (<30 m) (Farmer 1997).

Krzywa dyspersji nasion ma podobny kształt zarówno od strony nawietrznej, jak i zawietrznej, przy czym od strony nawietrznej całkowita odległość rozsiewania oraz liczba nasion jest znacznie mniejsza. Reguła ta dotyczy oczywiście gatunków anemochorycznych. Gatunki

posiadające bezskrzydłe nasiona (np. jałowiec czy pinią), których nasiona przenoszone są przez ptaki i ssaki, lub opadają pod własnym ciężarem, mogą mieć odmienną krzywą dyspersji nasion. Chociaż kształt krzywej dyspersji nasion u wszystkich gatunków wiatrosiewnych pozostaje podobny, to różnią się one znacznie procentem nasion w poszczególnych klasach dystansu. Dla przykładu, odległość 50 m od źródła pokonuje aż 70% nasion *Tsuga heterophylla* i jedynie 20% nasion *Pinus contorta* (McCaughey et al. 1986). Charakterystyczne jest również to, że gatunki tego samego rodzaju mogą charakteryzować się odmienną zdolnością rozprzestrzeniania nasion. Na przykład, odległość 50 m od źródła osiąga prawie dwukrotnie więcej nasion *Picea glauca* niż *Picea mariana* (McCaughey et al. 1986).

Na dyspersję nasion wpływają takie czynniki jak: adaptacje morfologiczne (długość nasienia i skrzydełka), wysokość drzewa matecznego, zagęszczenie drzew, intensywność produkcji nasion, czas rozsiewania, prędkość i kierunek wiatru, wilgotność powietrza, prędkość opadania (stała sedymentacji). Głównym czynnikiem wpływającym na ten proces jest ciężar nasion (Lanner 1998). Gatunki sosen, których nasiona ważą poniżej 90 mg są dobrze przystosowane do wiatrosiewności. Z kolei gatunki o cięższych nasionach są przystosowane zazwyczaj do dyspersji przez ptaki (Benkmann 1995, Greenie, Johnson 1993). W obrębie gatunku, pomimo znacznych różnic morfologicznych i ciężaru nasion, cechy te nie wpływają w istotny sposób na właściwości aerodynamiczne nasion oraz zdolność ich dyspersji (Nathan et al. 1996, Horn et al. 2001, Nathan et al. 2002).

Znaczącą rolę w procesie przepływu genów poprzez nasiona przypisuje się kierunkowi oraz sile wiatrów podczas uwalniania nasion. Wiatry wiejące z dużą prędkością mają dynamiczny charakter, co powoduje zmienność prędkości wiatru oraz opadania nasion. To głównie turbulencje powodowane przez zmienne wiatry horyzontalne lub wertykalne, determinują zdolność nasion do dyspersji (Horn et al. 2001). Warunki pogodowe znacznie różnią się na poszczególnych poziomach lasu. Średnia prędkość wiatru

poniżej szczytu korony maleje wykładniczo wraz ze spadkiem wysokości. Powyżej korony prędkość wiatru stopniowo (w przybliżeniu logarytmicznie) rośnie wraz ze wzrostem wysokości. Największy gradient prędkości występuje w okolicach szczytu korony. Tutaj także występują silne wiry powietrzne, sprzyjające wynoszeniu nasion w górę i ich transportowi na duże odległości. Mogą one osiągać rozmiary do jednej trzeciej wysokości korony, a w ich obrębie może występować jeszcze wiele mniejszych wirów (Horn et al. 2001). Krytycznym momentem decydującym o dalszych losach nasion jest moment uwalniania z korony. Te, które zostaną wyniesione przez prądy ponad koronę, natrafiają na coraz silniejsze wiatry, które spowodują daleki transport. Większość nasion, nie napotkawszy jednak silnych wiatrów wznoszących, będzie przenoszona na odległości znacznie mniejsze (Horn et al. 2001, Nathan et al. 2002). Biorąc pod uwagę zmienność wiatrów oraz fakt, że różnice w wysokości i długości korony pomiędzy drzewami mogą być znaczne, zrozumiała jest duża zmienność zdolności dyspersji nasion.

Prędkość opadania jest głównym kryterium zdolności nasion do dyspersji, bowiem określa czas, przez jaki nasienie jest przenoszone przez wiatr od momentu uwolnienia ze źródła do chwili opadnięcia na dno lasu. Prędkość opadania większości uskrzydłonych nasion waha się w granicach $0,5\text{--}1,5\text{ ms}^{-1}$ (Horn et al. 2001) i zależy od ciężaru nasienia oraz długości skrzydełka (Lanner 1998). Jeśli wiatry wznoszące przekraczają te prędkości przez kilka sekund, powstające wiry mogą wynosić nasiona powyżej korony, gdzie siła wiatru zależy od wysokości ponad koronami drzew. Innym, niezwykle istotnym parametrem aerodynamicznym charakteryzującym zdolność dyspersji, jest odległość relaksacji (ang. *relaxation distance*), czyli odległość w pionie, pokonywana przez nasienie zanim wpadnie w autorotację i osiągnie właściwą sobie prędkość opadania (Nathan et al. 1996).

Wynoszeniu nasion ponad korony sprzyja także wyginanie się drzew pod wpływem wiatru. Energia nagłego podmuchu wiatru może być zmagazynowana przez elastyczne wygięcie

drzewa, a następnie oddana w czasie jego odginania. Powrót do pozycji statycznej zajmuje kilka sekund. Każde drzewo o danej wysokości i sztywności posiada naturalną zdolność do tego typu wibracji. Synchroniczne wyginanie kilku sąsiednich drzew jest wystarczające do powstania wiatrów wznoszących, zdolnych do unoszenia nasion (Horn et al. 2001).

Prezentowany przegląd literatury dotyczy głównie jakościowego aspektu dyspersji nasion. Problem ten leży głównie w kręgu zainteresowań ekologów i leśników, stąd też literatura w tym zakresie jest dość bogata. Biorąc pod uwagę rodzaj informacji przenoszonej przez nasienie (zarówno geny mateczne jak i ojcowskie), zrozumiałą stała się fakt, że problem przepływu genów poprzez nasiona interesuje również genetyków. Różnica jednak polega na tym, że przy zastosowaniu metod genetycznych możliwe jest szacowanie nie tylko odległości, jaką pokonują nasiona, ale również analiza rodzicielstwa, czy szacowanie wpływu różnych czynników na intensywność dyspersji nasion. Pomimo istotnych zalet, badania przepływu genów poprzez nasiona z wykorzystaniem markerów genetycznych były podejmowane stosunkowo rzadko. Fakt ten spowodowany jest znacznymi trudnościami metodologicznymi. U roślin geny ojcowskie podlegają dyspersji poprzez pyłek, jak i nasiona, podczas gdy geny mateczne – wyłącznie poprzez nasiona (Hamilton 1999). Badania przepływu genów poprzez nasiona obejmują zatem zarówno przepływ genów poprzez pyłek, który doprowadził do powstania nasienia, a następnie dyspersję nasion. Kiedy badania prowadzone są na poziomie odnowienia naturalnego (siewki), obserwowany poziom przepływu genów jest także efektem selekcji, która nastąpiła po wysianiu nasion, co daje pełniejszy obraz przepływu genów w badanej populacji. Yazdani i współautorzy (1989) stwierdzili, że u *Pinus sylvestris*, zaledwie 25% siewek rosnących wokół drzewa pochodziło z danego drzewa matecznego. Szacowali oni, że geny pochodzące z danego drzewa, stanowiły mniej niż 10% genów występujących u siewek rosnących w promieniu 15 m wokół niego. Oznacza to, że aż 90% puli genowej na-

Tabela 4. Zdolność dyspersji nasion u drzew leśnych.

Table 4. Seed dispersal ability in forest trees.

Gatunek <i>Species</i>	Odległość dyspersji nasion <i>Seed dispersal distance</i>	Źródło <i>Source</i>
<i>Abies amabilis</i>	większość do 30 m, maksymalnie 120 m	Heatherington 1965 ^{a, f}
<i>Abies alba</i>	liczebność odnowienia spada jedynie o 50% między 18 m a 48 m, znaczna część odnowienia poza 38 m od źródła	Levin, Kerster 1974
<i>Abies concolor</i>	większość do 60 m, liczba nasion spada gwałtownie do 38 m a potem poziom wyrównany, do co najmniej 114 m	Franklin, Smith 1974 ^a
<i>Abies grandis</i>	średnio 46–61 m, maksymalnie do 122 m, w górach do 244 m	Haig et al. 1941, Shearer 1985 ^a
<i>Abies lasiocarpa</i>	na zrębie zupełnym liczba nasion spada gwałtownie do 30 m od ściany lasu i zostaje na niskim poziomie do 80 m	Noble, Ronco 1980 ^a
<i>Abies magnifica</i>	większość do 60 m	Franklin, Smith 1974 ^a
<i>Eucalyptus regnans</i>	średnio 40 m, niewiele aż do 125 m	Gilbert 1958 ^b
<i>Fraxinus</i> sp.	10 m – 26%, 20 m – 22%, 30 m – 14%, 40 m – 12%, 50 m – 10%, 60 m – 6%, 70 m – 4%, 80 m – 3%, 90 m – 2%	Kohlermann (?) ^b
<i>Larix laricina</i>	większość 15–20 m, niewiele powyżej 30–50 m	Duncan 1954 ^a
<i>Larix occidentalis</i>	liczba nasion spada gwałtownie do 122 m i zostaje na niskim poziomie do co najmniej 250 m, w latach słabego urodzaju nie dalej niż 80 m	Boe 1953, Shearer 1959, Schmidt et al. 1976, Shearer 1985 ^a
<i>Picea engelmannii</i>	liczebność nasion szybko spada wraz ze wzrostem odległości od źródła, część dolatuje aż do 60 m; liczebność nasion początkowo gwałtownie spada, potem wyrównuje się lub lekko spada do 100 m, maksymalnie do 244 m; większość 60, maksymalnie 180 m; ^a większość 70 m, maksymalnie 200	Roe 1967, Ronco 1970 ^{b, f} Noble, Ronco 1978 ^a Aleksander 1986 ^{a, f} Roe 1967
<i>Picea glauca</i>	najbliżej 2 m, 4% poza 100 m, średnio 33–24 m, najdalej 110 m; liczebność nasion gwałtownie spada do 140 m i wyrównuje się, 20% poza 100 m, 9% poza 200 m, maksymalnie do 300 m; większość 80 m, maksymalnie 200 m	Zasada, Lovig 1983 Rowe 1955 ^a Crossley 1955, Dobbs 1976 ^{a, f} Dobbs 1976 ^a
<i>Picea mariana</i>	większość do 30 m, najdalej 100 m; większość 20 m	LeBarron 1948, Payandeh, Haavisto 1982 ^a Haavisto 1975, 1978 ^a
<i>Pinus banksiana</i>	34–40 m	McCaughey et al. 1986
<i>Pinus contorta</i>	do 61 m, w górach do 244 m; odnowienie 18 km od źródła nasion	Boe 1956, Perry, Lotan 1977 ^a Bannister 1965
<i>Pinus echinata</i>	80% nasion w odległości mniejszej niż 40 m od źródła nasion, 85% – 50 m, najwięcej 10 m od źródła nasion	Yocom 1968 ^{a, c} , Kerr 2000
<i>Pinus halepensis</i>	97% do 20 m, 2,68 % dalej niż 20 m, maksymalnie 87–95 m; nie dalej niż 20 m	Nathan, Muller-Landau 2000 Acherar 1984
<i>Pinus lambertiana</i>	niewiele nasion poza 55–64 m od źródła nasion	Fowells 1950 ^c

Tabela 4. Kontynuacja. – Table 4. Continued.

Gatunek <i>Species</i>	Odległość dyspersji nasion <i>Seed dispersal distance</i>	Źródło <i>Source</i>
<i>Pinus monticola</i>	rzadko dalej niż 122 m; przynajmniej do 244 m w górach	Haig et al. 1941 ^a Shearer 1985 ^a
<i>Pinus nigra</i>	odnowienie w odległości 100 m od źródła nasion; większość nasion 40-60 m od źródła nasion	Johnson 1976 ^d Farmer 1997
<i>Pinus palustris</i>	najwięcej w obrębie 10 m od drzewa, maksymalnie do 40 m; liczba nasion malała o połowę na każde 11 m od ściany lasu, niewiele ponad 100 m, większość 30 m	Buttrick 1914 ^c Boyer 1958 ^{b, f}
<i>Pinus pinaster</i>	większość par rodzic–potomstwo w promieniu 15 m od drzewa rodzicielskiego	Gonzalez-Martinez et al. 2002
<i>Pinus ponderosa</i>	większość 20–40 m, niewielkie ilości do 160–244 m	Curtis i Foiles 1961, Barrett 1966 ^a
<i>Pinus radiata</i>	większość blisko źródła, niewiele poza 100 m, choć w niektórych latach aż do 10 mil, odnowienie 3 km od źródła nasion	Bannister 1965
<i>Pinus sylvestris</i>	50 do 100 m; odnowienie co najmniej 1 km od źródła nasion; mniej niż 10% siewek w obrębie 10 m od drzewa matecznego pochodzi z niego; 99% siewek w odległości do 20 m wokół źródła nasion; 75% do 18 m, 93% do 30 m, do 100 m	Skilling 1990 York et al. 1942 ^e , Paczoski 1928 Yazdani et al. 1989 Scott et al. 2000 Miles, Kinnaird 1979
<i>Pinus taeda</i>	większość blisko źródła, niewiele poza 100 m	Jemison, Korstian 1944 ^b
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	większość do 60 m, niewiele do 300 m; najdalej 900 m, większość do 80 m, niewiele do 241 m; odnowienie w promieniu 91–183 m wokół pojedyn- czych drzew	Isaak 1930 ^{a, b, f} Boe 1953 ^a Frothingham 1909 ^a
<i>Thuja plicata</i>	nie dalej niż 122 m; odnowienie 201 m od źródła nasion; 80% 15–30 m, 17% 61–76 m, 4% 107–122 m; większość 30 m, maksymalnie 120 m	Isaac 1930 ^a Clark 1970 ^a Gashwiler 1969 ^a Heatherington 1965 ^{a, f}
<i>Tsuga heterophylla</i>	odnowienie głównie w obrębie 24 m od źródła nason, ale obserwuje się także aż do 72 m; znaczące ilości w odległości 610 m od źródła nasion; większość do 60 m, najdalej 500 m	Levin, Kerster 1974 McCaughey et al. 1986, Heatherington 1965 ^{a, f}
<i>Tsuga mertensiana</i>	liczba nasion spada do 38 m od drzew matecznych, większość do 60 m, spada wolno do 114 m, do 120 m dolatuje 10%	Franklin, Smith 1974 ^{a, f}

^a Cyt. za McCaughey et al. 1986^b Cyt. za Levin, Kerster 1974^c Cyt. za Lanner 1998^d Cyt. za Kerr 2000^e Cyt. za Skilling 1990^f Cyt. za Farmer 1997

turalnego odnowienia pochodziło od osobników rodzicielskich rosnących w odległości większej niż 15 m lub od osobników, które zostały już usunięte (wycięte) z badanej populacji. W kolejnych badaniach Yazdani i Lindgren (1992) potwierdzili, że rodzicami siewki są zazwyczaj osobniki rosnące w odległości dalszej niż najbliższy, dojrzały osobnik. Jednocześnie, mniej niż 10% siewek ma tego samego rodzica, co znacznie ogranicza możliwość występowania depresji wsobnej w populacjach powstających w wyniku odnowienia naturalnego.

Z uwagi na charakterystyczną budowę nasienia, największe możliwości badania przepływu genów poprzez nasiona występują u drzew iglastych. Umożliwia ona jednoznaczny identyfikację haplotypu gamety żeńskiej i na tej podstawie wnioskowanie o intensywności dyspersji nasion. Niestety, prawdopodobieństwo wykluczenia rodzicielstwa w badaniach prowadzonych z wykorzystaniem izoenzymów jako markerów genetycznych jest najczęściej zbyt małe, by jednoznacznie przypisać „macierzyństwo” (ang. *maternity*) konkretnym osobnikom. W takiej sytuacji konieczne jest stosowanie zaawansowanych metod statystycznych, które posiadają liczne ograniczenia (Działuk, Burczyk 2005). U pozostałych gatunków roślin, z uwagi na brak możliwości rozróżnienia alleli pochodzenia ojcowskiego lub matecznego, badania przepływu genów poprzez nasiona oparte na analizie izoenzymowej nasion zebranych w pułapkach przypominają analizy prowadzone w oparciu o genotypy siewek. Z powodu znacznych trudności były one rzadko podejmowane.

Wprowadzenie do badań populacyjnych sekwencji mikrosatelitarnych, czyli markerów genetycznych charakteryzujących zmienność genetyczną bezpośrednio na poziomie DNA, otworzyło nowe możliwości badania przepływu genów. Dzięki wysokiemu prawdopodobieństwu wykluczenia (powyżej 0,9) możliwa jest szczegółowa analiza rodzicielstwa. Dow i Ashley (1996) zbadały przepływ genów poprzez nasiona oraz żeński sukces reprodukcyjny obserwowany w stadium siewek u *Quercus macrocarpa*. Okazało się, że producentami nasion było zaledwie

29% dorosłych osobników w populacji. Co więcej, zróżnicowanie intensywności produkcji nasion było znaczne, bowiem zaledwie 6% osobników brało udział w wytworzeniu ponad 78% badanych siewek. Średnia odległość siewek od pnia drzewa matecznego wyniosła 26 m, przy czym dla ok. 69% siewek nie była ona większa niż 15 m, a dla ok. 82% nie większa niż 30 m. Całkowita liczba nasion, które były rozsiewane przez zwierzęta, wyniosła 48%, z czego 62% wyrosła w obrębie 30 m, 22% w obrębie 30–90 m, a 16% powyżej 90 m od drzewa matecznego. Dodatkowo, dla sześciu siewek nie znaleziono rodziców w obrębie badanej populacji, co wskazuje na pochodzenie nasion spoza badanej populacji. Z kolei Gonzalez-Martinez i współautorzy (2002) stwierdzili u *Pinus pinaster* istotny nadmiar par rodzic-siewka w promieniu 15 m od drzew rodzicielskich, niż wynikałoby to z losowej dyspersji nasion.

PODSUMOWANIE

Wiedza na temat przepływu genów w populacjach drzew leśnych jest nadal niewystarczająca. Przepływ genów poprzez pyłek pomiędzy populacjami jest bardzo intensywny, jednak dyspersja pyłku w ramach lokalnej populacji ma często charakter bardzo lokalny. Z drugiej strony, przepływ genów między populacjami poprzez nasiona jest znacznie bardziej ograniczony i charakteryzuje się wyraźną sezonowością. W populacjach drzew leśnych istnieje zatem duży potencjał do zmian składu genetycznego pokolenia potomnego (imigracja pyłku), np. na skutek gwałtownych zmian środowiskowych. Z drugiej strony, istnieje mechanizm zachowywania w populacji danej struktury genetycznej (mała imigracja nasion), która często jest idealnie dostosowana do lokalnych warunków siedliskowych. Intensywne rozprzestrzenianie nasion w ramach lokalnej populacji zapobiega powstawaniu silnie auto-skorelowanej struktury genetycznej, która mogłaby prowadzić do wzrostu wsobności i depresji wsobnej populacji potomnych (Chybicki, Burczyk 2002). Ostateczna struktura genetyczna odnawiającej się populacji

potomnej jest wynikiem pewnej równowagi pomiędzy procesami migracji pyłku i nasion, a procesami selekcji dotyczącymi szczególnie cech o znaczeniu adaptacyjnym.

LITERATURA

- ACHERAR M., LEPART J., DEBUSSCHE M. 1984. La colonisation des friches par le Pin d'Alep (*Pinus halepensis* Miller) en Languedoc méditerranéen. *Oecol. Plant.* **19**: 179–189.
- ADAMS W. T. 1992. Gene dispersal within forest tree populations. *New Forests* **6**: 217–240.
- ADAMS W. T., BURCZYK J. 2000. Magnitude and implications of gene flow in gene conservation reserves. W: A. YOUNG, D. BOSHER, T. BOYLE, Forest Conservation genetics: principles and practice. SCIRO Publishing, Collingwood, Australia, s. 215–244.
- BANNISTER M. H. 1965. Variation in the breeding systems of *Pinus radiata*. W: H. G. BAKER, G. WELLS, Reforestation practices in southwestern Oregon and Northern California. Oregon State University, Corvallis, s. 353–372.
- BENKMANN C. G. 1995. Wind dispersal capacity of pine seeds and the evolution of different seed dispersal modes in pines. *Oikos* **73**: 221–224.
- BURCZYK J. 1998. Systemy kojarzenia drzew iglastych. Wydawnictwo Uczelniane WSP, Bydgoszcz.
- BURCZYK J., ADAMS W. T., SHIMIZU J. Y. 1996. Mating patterns and pollen dispersal in a natural knobcone pine (*Pinus attenuata* Lemmon) stand. *Heredity* **77**: 251–260.
- CAMBELL D. R. 1991. Comparing pollen dispersal and gene flow in a natural population. *Evolution* **45**: 1965–1968.
- CHYBICKI I., BURCZYK J. 2002. Wykorzystanie metod autokorelacji przestrzennej w badaniach zmienności genetycznej i modelowaniu procesów demograficznych populacji roślin. *Wiad. Bot.* **46**: 7–18.
- DARWIN C. 1859. The origin of species. John Murray, London.
- DEMASURE B., LE GUERROUE G., LUCCHI G., PRAT D., PETIT R. 2000. Genetic variability of a scattered temperate forest tree: *Sorbus torminalis* L. (Crantz). *Ann. Forest Sci.* **57**: 63–71.
- DI-GIOVANNI F., KEVAN P. G. 1991. Factors affecting pollen dynamics and its importance to pollen contamination: a review. *Canad. J. Forest Res.* **21**: 1155–1170.
- DOW B. D., ASHLEY M. V. 1996. Microsatellite analysis of seed dispersal and parentage of saplings in bur oak (*Quercus macrocarpa*). *Mol. Ecol.* **5**: 615–627.
- DOW B. D., ASHLEY M. V. 1998. High levels of gene flow in bur oak revealed by paternity analysis using microsatellites. *J. Hered.* **89**: 62–70.
- DZIAŁUK A. I BURCZYK J. 2005. Metody badania przepływu genów u drzew leśnych. *Wiad. Bot.* **49**(1/2): 7–18.
- DYAKOWSKA J. 1959. Podręcznik palynologii. Wydawnictwo Geologiczne, Warszawa.
- EL-KASSABY Y. A. 1991. Genetic variation within and among conifer populations: review and evaluation of methods. W: S. FINESCHI, M. E. MALVOLTI, F. CANNATA, H. H. HATTEMER, Biochemical markers in the population genetics of forest trees. S.P.B. Academic Publishing, Haga, s. 61–76.
- EL-KASSABY Y. A., RUDIN D., YAZDANI R. 1989. Levels of outcrossing and contamination in two *Pinus sylvestris* L. seed orchards in northern Sweden. *Scand. J. Forest Res.* **4**: 41–49.
- ELLSTRAND N. C. 1992. Gene flow among seed plant populations. *New Forests* **6**: 241–256.
- FARMER R.E. 1997. Seed ecophysiology of temperate and boreal zone forest trees. Dispersal. St. Lucie Press, Delray Beach, s. 45–65.
- FRIEDMAN S. T., ADAMS W. T. 1985. Estimation of gene flow into two seed orchards of loblolly pine (*Pinus taeda* L.). *Theor. Appl. Genet.* **69**: 609–615.
- GEBUREK T. 2001. Sexual reproduction. W: Training Manual: International Training Programme: Conservation and Management of Forest Genetic Resources in Eastern Europe. Gmunden.
- GODT M. J. W., HAMRICK J. L. 1993. Patterns and levels of pollen-mediated gene flow in *Lathyrus latifolius*. *Evolution* **47**: 98–110.
- GONZALEZ-MARTINEZ S. C., GERBER S., CERVERA M. T., MARTINEZ-ZAPATER J. M. GIL L., ALIA R. 2002. Seed gene flow and fine-scale structure in a Mediterranean pine (*Pinus pinaster* Ait.) using nuclear microsatellite markers. *Theor. Appl. Genet.* **104**: 1290–1297.
- GREENIE D. F., JOHNSON E. A. 1993. Seed mass and dispersal capacity in wind-dispersed diaspores. *Oikos* **67**: 69–74.
- HAMILTON M. B. 1999. Tropical tree gene flow and seed dispersal. *Nature* **401**: 129–130.
- HAMRICK J. L., GODT M. J., SHERMAN-BROYLES S. L. 1992. Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species. *New Forests* **6**: 95–124.
- HAMRICK J. L., NASON J. D. 2000. Gene flow in forest trees. W: A. YOUNG, D. BOSHER, T. BOYLE, Forest Conservation genetics: principles and practice. SCIRO Publishing, Collingwood, Australia: 81–90.
- HARJU A., MUONA O. 1989. Background pollination in *Pinus sylvestris* seed orchards. *Scand. J. Forest Res.* **4**: 513–520.

- HARJU A., NIKKANEN T. 1996. Reproductive success of orchard and nonorchard pollens during different stages of pollen shedding in Scots pine seed orchard. *Canad. J. Forest Res.* **26**: 1096–1102.
- HORN S. H., NATHAN R., KAPLAN S. R. 2001. Long-distance dispersal of tree seeds by wind. *Ecol. Res.* **16**: 877–885.
- ISAGI Y., KANAZASHI T., SUZUKI W., TANAKA H., ABE T. 2000. Microsatellite analysis of regeneration process of *Magnolia obovata* Thunb. *Heredity* **84**: 143–151.
- KAMEYAMA Y., ISAGI Y., NAITO K., NAKAGOSHI N. 2000. Microsatellite analysis of pollen flow in *Rhododendron metternichii* var. *hondoense*. *Ecol. Res.* **15**: 263–269.
- KERR G. 2000. Natural regeneration of Corsian pine (*Pinus nigra* subsp. *laricio*) in Great Britain. *Forestry* **73**: 479–488.
- KONUMA A., TSUMURA Y., LEE C. T., LEE S. L., OKUDA T. 2000. Estimation of gene flow in the tropical rainforest tree *Neobalanocarpus heimii* (Dipterocarpaceae), inferred from paternity analysis. *Mol. Ecol.* **9**: 1843–1852.
- KOSKI V. 1970. A study of pollen dispersal as mechanism of gene flow in conifers. *Commun. Inst. Forest Fenn.* **70**(4).
- LANNER R. M. 1998. Seed dispersal in *Pinus*. W: D. M. RICHARDSON, Ecology and Biogeography of *Pinus*. Cambridge University Press. Cambridge, s. 281–295.
- LEVIN D. A. 1981. Dispersal versus gene flow in plants. *Ann. Mo. Bot. Gard.* **68**: 233–253.
- LEVIN D. A., KERSTER H. W. 1974. Gene flow in seed plants. W: T. DOBZHANSKY, M. T. HECHT, W. C. STEEVE, Evolutionary biology. Plenum Press, New York, s. 139–220.
- LIAN CH., MIWA M., HOGETSU T. 2001. Outcrossing and paternity analysis of *Pinus densiflora* (Japanese red pine) by microsatellite polymorphism. *Heredity* **87**: 88–98.
- LINDGREN D., LINDGREN K. 1997. Long distance pollen transfer may make gene conservation difficult. W: M. KUHRN, Y. TAMM, Conservation of forest genetic resources. *For. Stud.* **28**: 51–62.
- MCCAUGHEY W. W., SCHMIDT W. C., SHEARER R. C. 1986. Seed-dispersal characteristics of conifers in the inland mountain West. W: R. C. SHEARER, Proceedings – Conifer Tree Seed in the Inland Mountain West Symposium. Ogden, s. 50–62.
- MILES J., KINNAIRD J. W. 1979. The establishment and regeneration of birch, juniper and scots pine in the Scottish highlands. *Scott. Forest* **33**: 102–119.
- MONTALVO A. M., CONRAD S. G., CONKLE M. T., HODGSKISS P. D. 1997. Population structure, genetic diversity and clone formation in *Quercus chrysolepis* (Fagaceae). *Am. J. Bot.* **84**: 1553–1564.
- MORAN G. F. 1992. Patterns of genetic diversity in Australian tree species. *New Forests* **6**: 49–66.
- MÜLLER-STARCK G., BARADAT PH., BERGMANN F. 1992. Genetic variation within European tree species. *New Foresta* **6**: 23–47.
- NAGASAKA K., SZMIDT A. E. 1985. Multilocus analysis of external pollen contamination of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) seed orchard. W: H. R. GREGORIUS, Population genetics in forestry. Springer Verlag, s. 134–138.
- NATHAN R., SAFRIEL I., NOY-MEIR I., SCHILLER G. 1996. Samara's aerodynamic properties in *Pinus halepensis* Mill., a colonizing tree species, remain constant despite considerable variation in morphology. W: Y. STEINBERGER, Preservation of our world in the wake of change. Israel Society for Ecology and Environmental Quality Sciences, Jerolimia, s. 553–556.
- NATHAN R., KATUL G. G., HORN H. S., THOMAS S. M., OREN M., AVISSAR R., PACALA S. W., LEVIN S. A. 2002. Mechanism of long-distance dispersal of seeds by wind. *Nature* **418**: 409–413.
- NATHAN R., MULLER-LANDAU H. C. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends Ecol. Evol.* **15**: 278–285.
- NEALE D. B. 1984. Population genetic structure of the Douglas-fir shelterwood regeneration system in south-west Oregon. Oregon State University, Corvallis.
- PACZOSKI J. 1928. Rezerwat cisowy w Puszczy Tucholskiej. *Ochr. Przyr.* **8**: 3–9.
- PODBIELKOWSKI Z., PODBIELKOWSKA M. 1992. Przystosowania roślin do środowiska. Wydawnictwa Szkolne i Pedagogiczne. Warszawa.
- SCHNABEL A., HAMRICK J. L. 1995. Understanding the population genetic structure of *Gleditsia triacanthos* L.: the scale and pattern of pollen gene flow. *Evolution* **49**: 921–931.
- SCOTT D., WELCH D., THURLOW M., ELSTON D. A. 2000. Regeneration of *Pinus sylvestris* in a natural pinewood in NE Scotland following reduction in grazing by *Cervus elaphus*. *Forest Ecol. Manage.* **130**: 199–211.
- SKILLING D. D. 1990. *Pinus sylvestris* L. Scotch pine. W: R. M. BURNS, B. H. HONKALA, Silvics of North America. Volume 1. Conifers. U.S. Department of Agriculture, Forest Service. Washington, s. 489–496.
- SLAVOV G. T., DIFAZIO S. P., STRAUSS S. H. 2002. Gene flow in forest trees: From empirical estimates to transgenic risk assessment. W: Meeting Proceedings: Ecological and Agronomic Consequences of Gene Flow from Transgenic Crops to Wild Relatives. Columbus.
- SMITH D. B., ADAMS W. T. 1983. Measuring pollen contamination in clonal seed orchards with the aid of genetic markers. Proceedings of 17th Southern forest Tree Improvement Conference. University of Georgia, Athens, s. 69–77.

- STREIFF R., DUCOUSO A., LEXER C., STEINKELLNER H., GLOESSL J., KREMER A. 1999. Pollen dispersal inferred from paternity analysis in a mixed oak stand of *Quercus robur* L. and *Q. petraea* (Matt.) Liebl. *Mol. Ecol.* **8**: 831–841.
- THOMSON J. D., PLOWRIGHT R. C. 1980. Pollen carryover, nectar rewards, and pollinator behavior with special reference to *Diervilla lonicera*. *Oecologia* **46**: 68–74.
- WANG B. J., SMITH T. B. 2002. Closing the seed dispersal loop. *Trends Ecol. Evol.* **17**: 379–395.
- WHEELER N., JECH K. 1986. Pollen contamination in a mature Douglas-fir seed orchard. W: Proceedings of IUFRO Conference on Breeding Theory, Progeny Testing and Seed Orchards. Williamsburg, s. 13–17.
- YAZDANI R., LINDGREN D. 1992. Gene dispersion after natural regeneration under a widely-spaced seed-tree stand of *Pinus sylvestris* L. *Silvae Genet.* **41**: 1–5.
- YAZDANI R., LINDGREN D., STEWART S. 1989. Gene dispersion within a population of *Pinus sylvestris*. *Scand. J. Forest Res.* **4**: 295–306.
- ZASADA J. C., LOVIG D. 1983. Observation on primary dispersal of white spruce, *Picea glauca*, seed. *Can. Field Naturalist* **97**: 104–106.