Lesnícky časopis - Forestry Journal
ročník 57, číslo 4, 2011, s. 251-260
Section: Forestry
DOI: 10.2478/v10114-011-0009-8

MODELOVANIE DOPADOV PRIRODZENEJ A UMELEJ OBNOVY NA GENETICKÚ ŠTRUKTÚRU

2. nezmiešaný jedľový porast

Marian Pacalaj[1)], Dušan Gömöry[2)], Roman Longauer[1)]
[1)]*Národné lesnícke centrum – Lesnícky výskumný ústav Zvolen, T. G. Masaryka 22, SK – 960 92 Zvolen*
[2)]*Technická univerzita vo Zvolene, Lesnícka fakulta, T. G. Masaryka 24, SK – 960 53 Zvolen*

Pacalaj M., Gömöry D., Longauer R., 2011: Modeling of impacts of natural and artificial regeneration on genetic structure. 2. single stand of silver fir. Lesn. Čas. – Forestry Journal, **57**(4): 251-260, 11 fig., tab. 6, ref. 18. Original paper. ISSN 0323 – 1046.

The paper deals with variation in fertility of adult trees and genetic effects of selected regeneration cuts in single stands of European silver fir. The study was carried out on 165 adult trees in a 120 year old semi natural stand situated near Stare Hory (Central Slovakia), located at an altitude of 850 m. The following characteristics were assessed for each tree with exactly determined position in a stand: height, diameter at the breast height, crown length and its ground projection, production of cones in 4 years and male flowers in one year. Multilocus genotypes of all trees were determined using 17 isozyme gene loci.

Genetic effects of several regeneration cuts were analyzed subsequently, using the Eco-Gene programe (Degen & Gregorius & Scholz 1996): two-phase edge, group shelterwood, progressive group shelterwood cut, single tree selection and group selection. Evaluation of their fitness for natural regeneration of European silver fir followed 3 criteria: avoiding spatial genetic structure in the progeny stand; minimal differentiation between the parent and progeny generation, and conservation of genetic variability. Progressive group shelterwood regeneration appeared to be most appropriate according to these criteria. The other regeneration systems were less appropriate, with more or less equal value with regard to their genetic effects.

Key words: *European silver fir, stand, variation in fertility, regeneration cuts, genotypes, genetic effects*

V príspevku je hodnotená variabilita plodnosti materských stromov a vplyv vybraných obnovných rubov v nezmiešanom poraste jedle bielej. V tomto 120-ročnom, obnovou rozpracovanom poraste na Starých Horách bola vo výške 850 m n. m. založená výskumná plocha so 165 stromami. Pozícia jednotlivých stromov bola zameraná, zistená bola ich výška, prsná hrúbka, veľkosť a projekcia koruny, početnosť šišiek v štyroch po sebe nasledujúcich rokoch a samčích strobilov v jednom roku. Pomocou izoenzýmových genetických markérov boli v 17 lokusoch určené aj genotypy všetkých stromov.

Pomocou programu Eco-Gene (Degen & Gregorius & Scholz 1996) boli postupne testované: dvojfázový okrajový, skupinový, skupinovitý clonný, jednotlivo a skupinovo výberný rub. Na ich vyhodnotenie boli použité 3 kritériá: minimálna tvorba priestorovej genetickej štruktúry v potomstve, minimálna diferenciácia potomstva od materskému porastu a zachovanie genetickej variability v potomstve. Najviac týmto kritériám vyhovoval skupinovitý clonný rub. Ostatné obnovné zásahy boli menej vhodné a ich postavenie bolo viac-menej rovnocenné.

Kľúčové slová: *jedľa biela, porast, variabilita plodnosti, obnovné ruby, genotypy, vplyv na genofond*

1. Úvod a problematika

Jedľa biela patrí medzi naše najvýznamnejšie dreviny. Jej zastúpenie v lesoch celej Európy v posledných desaťročiach výrazne pokleslo. Na Slovensku jej podiel na celkovom drevinovom zložení klesol za 80 rokov z 15 % v roku 1920 len na 4 % (Gecovič 2000). Je preto dôležité

venovať tejto drevine väčšiu pozornosť vo výskumnej aj v prevádzkovej časti lesníckej komunity. Jedľa najmä v súvislosti so spomínaným dlhodobým ústupom patrí medzi najsledovanejšie lesné dreviny. Jej chradnutie sa vysvetľuje ako následok zložitého šírenia v poľadovej dobe, dôsledkom ktorého došlo k ochudobneniu genofondu (redukcii genetickej variability) v severnej časti jej areálu v porovnaní s populáciami v južnej a juhovýchodnej Európe. Dôsledkom ochudobnenia genofondu je dnešná nižšia adaptabilita a následné chradnutie stredoeurópskych populácií jedle. Po dlhšom období dohadov a čiastkových vysvetlení to na medzinárodných provenienčných pokusoch preukázal Larsen (1986). Ďalšie dôkazy poskytli práce zaoberajúce sa variabilitou jedle v ekofyziologických (mrazuvzdornosť, tolerancia k zvýšenej koncentrácii SO_2, životnosť ihličia, intenzita asimilácie – Larsen & Mekič 1991), fenotypových (napr. Mekič & Dohrenbusch 1995) a biochemických (Wolf 1992) vlastnostiach. Definitívnym dôkazom Larsenovho tvrdenia o genetickom pozadí chradnutia jedle sú analýzy genofondu spracované pomocou genetických markérov (Bergmann & Kownatzki 1988, Longauer 1996), ktoré preukázali kontrastne nízku úroveň variability jedle zo strednej Európy v porovnaní s južnejšie položenými časťami jej areálu.

Problematika samotného modelovania vývoja genetickej štruktúry v populáciách lesných drevín bola podrobne uvedená v úvodnom článku v Lesníckom časopise – Forestry Journal, ročník 57, číslo 2, 2011.

Cieľom práce bolo vyhodnotiť priestorovú a časovú variabilitu plodnosti a ich vplyv na relatívnu efektívnu veľkosť materskej populácie. Ďalším cieľom bolo vyhodnotiť vplyv rôznych simulovaných obnovných postupov založených na prirodzenej a umelej obnove, na reprodukciu genofondu materského porastu. Na tento účel sa v 17 lokusoch určil genotyp každého stromu v skúmanom poraste. Následne boli testované rôzne obnovné spôsoby a z nich boli vybrané najvhodnejšie z hľadiska reprodukcie genofondu z materského porastu do potomstva.

2. Materiál a metodika

Metodika bola podrobne uvedená v úvodnom článku v Lesníckom časopise – Forestry Journal, ročník 57, číslo 2, 2011, preto tu uvádzame len stručnú verziu.

V jedľovej génovej základni Haliar na Starých Horách bola v nadmorskej výške 850 m v obnovou rozpracovanom 120-ročnom poraste založená výskumná plocha obdĺžnikového tvaru o výmere 1,31 ha, na ktorej sa nachádzalo 165 stromov. Všetky stromy na ploche boli očíslované, zamerané, pre každý strom boli vypočítané súradnice, bola zmeraná aj jeho prsná hrúbka, výška, nasadenie koruny a korunová projekcia. Odhad početnosti šišiek bol uskutočnený v rokoch 2003 až 2005, odhad počtu samčích strobilov aj šišiek bol v roku 2006 zistený len čiastočne z dôvodu vyrúbania časti plochy. Po odobratí dormantných púčikov bol pomocou izoenzýmových genetických markérov určený genotyp každého stromu v 17 lokusoch.

Genetické dôsledky použitia rôznych spôsobov obnovy sme analyzovali pomocou programu Eco-Gene. Simulovali sme v ňom vývoj genetickej štruktúry následnej generácie po prirodzenej obnove pri použití nasledujúcich rubov: dvojfázový okrajový, skupinový, skupinovitý clonný rub, jednotlivo a skupinovo výberný rub. Výber jedincov odstraňovaných v jednotlivých fázach obnovného postupu bol vykonaný manuálne podľa kritérií uplatňovaných v pestovaní lesa. Vhodnosť jednotlivých rubov z hľadiska reprodukcie genofondu materského porastu do potomstva sme hodnotili podľa 3 kritérií: 1) minimálna tvorba priestorovej genetickej štruktúry v potomstve, 2) minimálna genetická diferenciácia medzi potomstvom a materským porastom, 3) zachovanie genetickej variability v potomstve.

V práci sme sústredili pozornosť aj na umelú obnovu, lebo prirodzená môže byť neúspešná. Zaujímala nás genetická štruktúra potomstva pochádzajúceho z definovaného počtu jedincov materského porastu. Simulovaná bola tvorba potomstva zo zberu z 10, 20, 30 a 40 materských stromov, pričom ako zdroj samčích gamét boli všetky jedince porastu úmerne svojej relatívnej fertilite.

3. Výsledky

3.1. Charakteristiky genetickej premenlivosti – prirodzená obnova

Základné charakteristiky genetickej premenlivosti materského porastu a populácií vzniknutých po aplikácii jednotlivých rubov pre prirodzenú obnovu sú uvedené v tabuľke 1.

Alelická multiplicita sa aplikáciou rôznych hospodárskych postupov výrazne neznižuje. Priemerný pozorovaný počet alel na lokus je v materskom poraste 2,588. Tento počet sa v potomstve pred kompetíciou väčšinou zachováva, výnimkou je jednotlivo výberný rub, po ktorom došlo k redukcii o 2 alely a skupinovo výberný rub s redukciou o 3 alely. K zníženiu počtu alel kompetíciou v porovnaní s materským porastom nedochádza len pri dvojfázovom okrajovom a pri skupinovitom clonnom rube. V ostatných prípadoch redukcia ale nastáva. Najmenej výrazná (o jednu alelu) je pri skupinovom clonnom rube. K redukcii o 3 alely dochádza pri jednotlivo výbernom rube a zníženie až o 5 alel nastáva pri skupinovo výbernom rube. Pri týchto dvoch ruboch je strata alel najvýraznejšia aj pred kompetíciou.

Počet polymorfných lokusov bol vo väčšine sledovaných prípadoch rovnaký ako v materskom poraste (17). K najväčšiemu poklesu (na 15) došlo pri skupinovo výbernom rube po kompetícii. Pri jednotlivo výbernom rube po kompetícii a skupinovo výbernom pred kompetíciou počet polymorfných lokusov klesol na 16. V týchto ruboch došlo aj k najväčšej redukcii alel.

Tabuľka 1. Charakteristiky genetickej premenlivosti materského porastu jedle bielej (1) a jeho následných porastov (2 – 11) vznikajúcimi prirodzenou obnovou po aplikácii rôznych typov obnovných rubov

Table 1. *Characteristics of genetic variability of the mother stand of silver fir (1) and its naturally regenerated progeny stands (2 – 11) established using various types of regeneration cuts*

pop.	n	n_a	s_{na}	PP	n_e	s_{ne}	H_o	s_{ho}	H_e	s_{he}	F_{is}	HW
1	165	2,588	0,712	17	1,287	0,366	0,170	0,178	0,175	0,185	0,023	1
2	11 578	2,588	0,712	17	1,286	0,359	0,156	0,168	0,173	0,187	0,089	17
3	212	2,588	0,712	17	1,279	0,343	0,151	0,161	0,173	0,183	0,130	6
4	7 838	2,471	0,717	17	1,264	0,345	0,140	0,157	0,163	0,181	0,130	16
5	210	2,412	0,795	16	1,258	0,324	0,143	0,160	0,164	0,175	0,132	5
6	10 458	2,412	0,795	16	1,272	0,360	0,144	0,165	0,164	0,187	0,121	15
7	214	2,294	0,772	15	1,274	0,364	0,146	0,167	0,166	0,187	0,137	5
8	9 027	2,588	0,712	17	1,286	0,363	0,155	0,164	0,177	0,186	0,133	17
9	206	2,529	0,624	17	1,290	0,362	0,151	0,164	0,177	0,185	0,178	9
10	9 699	2,588	0,712	17	1,286	0,363	0,153	0,162	0,174	0,184	0,130	17
11	214	2,588	0,712	17	1,302	0,391	0,143	0,156	0,177	0,196	0,147	7

Vysvetlivky – *Explanatory notes*: 1 – materský porast – *mother stand*, 2 – dvojfázový okrajový clonný rub pred kompetíciou – *two-phase edge shelterwood cut before competition*, 3 – dvojfázový okrajový clonný rub po kompetícii – *two-phase edge shelterwood cut after competition*, 4 – jednotlivo výberný rub pred kompetíciou – *single tree selection before competition*, 5 – jednotlivo výberný rub po kompetícii – *single tree selection after competition*, 6 – skupinovo výberný rub pred kompetíciou – *group tree selection before competition*, 7 – skupinovo výberný rub po kompetícii – *group tree selection after competition*, 8 – skupinový clonný rub pred kompetíciou – *group shelterwood cut before competition*, 9 – skupinový clonný rub po kompetícii – *group shelterwood cut after competition*, 10 – skupinovitý clonný rub pred kompetíciou – *progresive group shelterwood cut before competition*, 11 – skupinovitý clonný rub po kompetícii – *progressive group shelterwood cut after competition*, n – rozsah výberu – *sample size*, n_a – priemerný pozorovaný počet alel – *mean observed number of alleles*, s_{na}, s_{ne}, s_{ho}, s_{he} – smerodajná odchýlka – *standard deviation*, PP – počet polymorfných lokusov – *number of polymorphic loci*, n_e – priemerný efektívny počet alel – *mean effective number of alleles*, H_o – priemerná pozorovaná heterozygotnosť – *mean observed heterozygosity*, H_e – priemerná očakávaná heterozygotnosť – *mean expected heterozygosity*, F_{is} – priemerný index fixácie – *mean fixation index*, HW – test odchýlky genotypovej štruktúry potomstva od Hardy-Weinbergovskej rovnováhy – *test of deviation of offspring genotypic structures from the Hardy-Weinberg equilibrium*

Z hľadiska genetickej diverzity charakterizovanej efektívnym počtom alel a očakávanou heterozygotnosťou nedochádza k výrazným zmenám. Všetky hodnoty efektívneho počtu alel potomstva pred kompetíciou boli v porovnaní s materským porastom menšie. Najnižšie hodnoty dosiahli pri jednotlivo a pri skupinovo výbernom rube. Po kompetícii hodnoty efektívneho počtu alel potomstva v porovnaní s materským porastom mierne vzrástli pri skupinovom a skupinovitom clonnom rube, v ostatných prípadoch mierne poklesli. Vývoj u očakávanej heterozygotnosti je veľmi podobný. V potomstve pred kompetíciou všetky jej hodnoty v porovnaní s materským porastom mierne poklesli, pri skupinovom clonnom rube ale nepatrne vzrástli. V potomstve po kompetícii očakávaná heterozygotnosť pri skupinovom a skupinovitom clonnom rube sa nepatrne zvýšila, v ostatných prípadoch mierne poklesla. Po porovnaní trendov v alelickej bohatosti a v génovej diverzite je zrejmé, že diverzita aj napriek miernej redukcii počtu alel klesá len nepatrne, alebo po aplikácii niektorých obnovných rubov aj stúpa, čo súvisí s narastajúcou vyrovnanosťou alelických frekvencií.

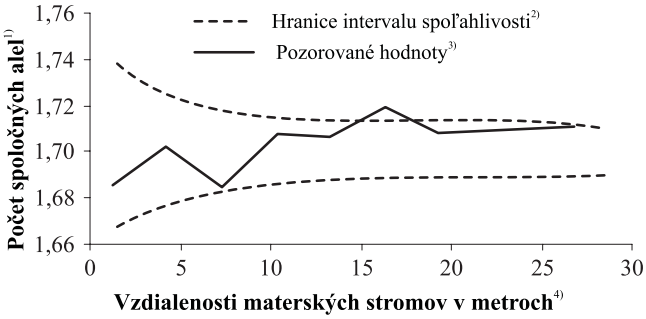
Genotypová štruktúra je charakterizovaná pozorovanou heterozygotnosťou, ktorá je v potomstve pred kompetíciou v porovnaní s materským porastom vo všetkých prípadoch menšia (pri jednotlivo výbernom rube je najmenšia a pri dvojfázovom okrajovom clonnom rube je najväčšia). K poklesu heterozygotov dochádza aj po kompetícii, najviac opäť pri jednotlivo výbernom rube a tiež pri skupinovitom clonnom rube, hoci tento má najvyšší počet efektívnych alel.

Index fixácie indikuje nadbytok alebo nedostatok heterozygotov oproti náhodnej kombinácii génov. V materskom poraste je kladný, jeho hodnota sa ale blížila k nule. Vo väčšine lokusov (okrem dvoch) sa zistila významná odchýlka v genotypovej štruktúre oproti Hardy-Weinbergovskej rovnováhe. Vo všetkých potomstvách pred kompetíciou je index fixácie vyšší ako v materskom poraste. Najvyšší je pri skupinovom clonnom a najnižší pri dvojfázovom okrajovom clonnom rube. Aj po kompetícii bol index fixácie vo všetkých potomstvách výrazne vyšší ako v materskom poraste. Najvyšší je opäť pri skupinovom clonnom rube a najnižší pri dvojfázovom okrajovom clonnom rube, ktorý mal index fixácie najmenší aj pred kompetíciou. Kompetíciou teda nedošlo k zníženiu indexu fixácie (nárastu podielu heterozygotov). Počet lokusov, v ktorých sa genotypová

štruktúra potomstiev významne odlišovala od frekvencií očakávaných v prípade náhodného kríženia (panmixie), bol pred kompetíciou pri všetkých ruboch podobný (15 až 17) a po kompetícii sa počet takýchto lokusov znížil (na 5 až 9).

3.2. Priestorová genetická štruktúra – prirodzená obnova

Priestorová genetická štruktúra materského porastu je znázornená na obrázku 1. Pozorované hodnoty priestorovej korelácie počtu spoločných alel od vzájomnej vzdialenosti stromov sa vo vzdialenostiach do 8 m približujú k spodnej hranici intervalu spoľahlivosti. Pri vzdialenosti 15 m krivka pozorovaných hodnôt vystupuje nad hornú hranicu intervalu spoľahlivosti a aj ďalej sa udržuje v jej blízkosti. Priestorové rozmiestnenie genotypov stromov vzdialených od seba menej ako 15 metrov je teda náhodné. Stromy rastúce vo vzájomnej vzdialenosti 15 až 18 metrov sú ale príbuznejšie, ako by zodpovedalo náhode. Pozorované hodnoty u stromov vo vzájomnej vzdialenosti väčšej ako 18 metrov sa nachádzajú tesne pod hornou hranicou intervalu spoľahlivosti, čo znamená, že priestorové rozmiestnenie ich genotypov je náhodné. Vyššiu než náhodnú mieru príbuzenstva teda vykazujú prekvapivo stromy oddelené väčšími vzdialenosťami, genotypy vykazujú tendenciu k pravidelnému rozmiestneniu.

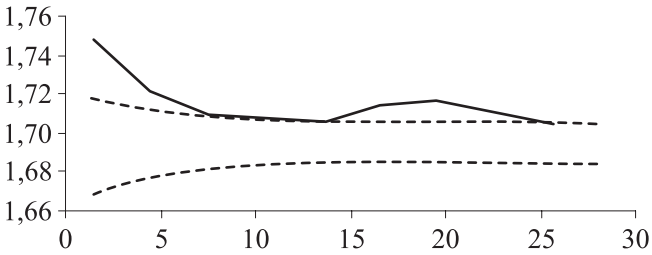


Obr. 1. Závislosť počtu spoločných alel od vzájomnej vzdialenosti stromov v materskom poraste

Fig. 1. *Dependence of the number of shared alleles on the distance of parent trees*

1)Number of shared alleles, 2)Limits of the confidence interval, 3)Observed values, 4)Distances between parent trees in meters

Priestorová genetická štruktúra následného porastu, ktorý vznikol obnovou materského porastu maloplošným dvojfázovým okrajovým clonným rubom je znázornená na obrázku 2. Krivka pozorovaných hodnôt spočiatku klesá a od 7 do 14 metrov je tesne pod hornou hranicou intervalu spoľahlivosti, potom opäť mierne stúpa. Stromy následného porastu vzdialené od seba menej ako 7 metrov sú teda príbuznejšie, ako by zodpovedalo náhode. Vo vzdialenosti 7 až 14 metrov je priestorové rozmiestnenie genotypov stromov náhodné. Stromy vo vzájomnej vzdialenosti 14 až 25 metrov sú opäť príbuznejšie, ako by zodpovedalo náhode a ich náhodné rozmiestnenie sa obnovuje až pri vzájomnej vzdialenosti viac ako 25 metrov. Genotypy tu teda vykazujú skôr tendenciu k zhlukovaniu ako k náhodnému rozmiestneniu.

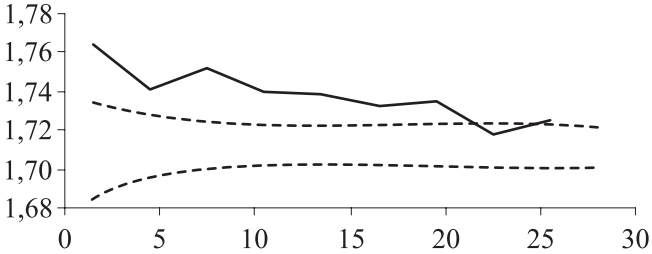


Obr. 2. Závislosť počtu spoločných alel od vzájomnej vzdialenosti stromov v následnom poraste pri použití maloplošného dvojfázového okrajového clonného rubu

Fig. 2. *Dependence of the number of shared alleles on the distance of progeny trees regenerated after small scale, two--phase edge shelterwood cut*

Vysvetlivky – *Explanatory notes:* ako pri obrázku 1 – *see Figure 1.*

Priestorová genetická štruktúra porastu vzniknutého aplikáciou jednotlivo výberného rubu v materskom poraste je znázornená na obrázku 3. V potomstve sa aj tu prejavuje zhlukovanie genotypov. Pozorované hodnoty sú u stromov vo vzájomnej vzdialenosti menšej ako 22 metrov nad hornou hranicou intervalu spoľahlivosti a miera ich príbuzenstva je teda vyššia ako náhodná. Stromy vzdialené od seba 22 až 24 metrov majú priestorové rozmiestnenie genotypov náhodné a stromy vzdialené od seba viac ako 24 metrov sú opäť príbuznejšie, ako by zodpovedalo náhode.

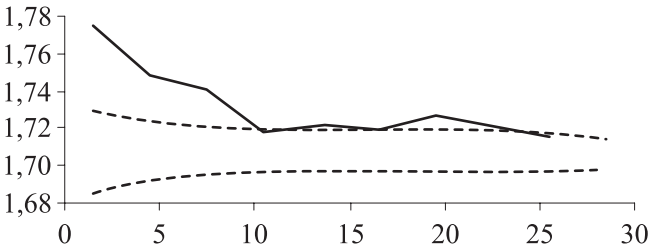


Obr. 3. Závislosť počtu spoločných alel od vzájomnej vzdialenosti stromov v následnom poraste pri použití jednotlivo výberného rubu

Fig. 3. *Dependence of the number of shared alleles on the distance of progeny trees regenerated after single tree selection*

Vysvetlivky – *Explanatory notes:* ako pri obrázku 1 – *see Figure 1.*

Priestorová genetická štruktúra následného porastu, ktorý vznikol obnovou materského porastu skupinovo výberným rubom je na obrázku 4. Aj v tomto prípade



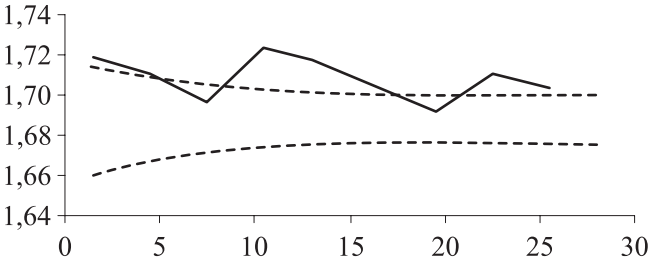
Obr. 4. Závislosť počtu spoločných alel od vzájomnej vzdialenosti stromov v následnom poraste pri použití skupinovo výberného rubu

Fig. 4. *Dependence of the number of shared alleles on the distance of progeny trees regenerated after group tree selection*

Vysvetlivky – *Explanatory notes:* ako pri obrázku 1 – *see Figure 1.*

je zjavná tendencia k zhlukovaniu genotypov. Krivka pozorovaných hodnôt spočiatku klesá, od 10 do 17 metrov je tesne pod hornou hranicou intervalu spoľahlivosti a potom opäť stúpa. Znamená to, že stromy následného porastu vzdialené od seba menej ako 10 metrov sú príbuznejšie, ako by zodpovedalo náhode. Vo vzájomnej vzdialenosti 10 až 17 metrov je ich priestorové rozmiestnenie náhodné, no vo vzájomnej vzdialenosti 17 až 23 metrov sú stromy opäť príbuznejšie, ako by zodpovedalo náhode. Až priestorové rozmiestnenie genotypov stromov vzdialených viac ako 23 metrov je opäť náhodné.

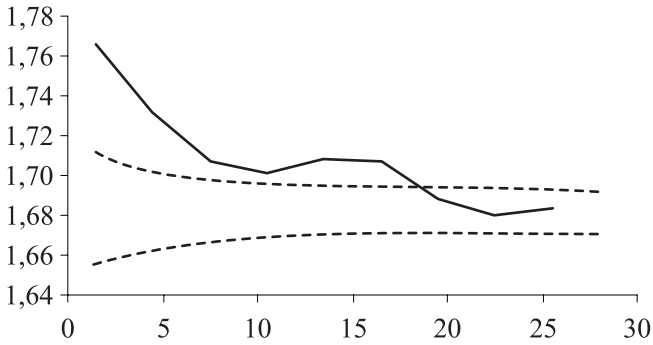
Priestorová genetická štruktúra porastu vzniknutého obnovou materského porastu skupinovým clonným rubom (obr. 5) je nepravidelná, začína sa tu výraznejšie prejavovať zhlukovanie genotypov na krátke vzdialenosti. Stromy vo vzájomnej vzdialenosti do 5 metrov, od 8 do 17 metrov a nad 21 metrov sú príbuznejšie, ako by zodpovedalo náhode, priestorové rozmiestnenie ich genotypov je nenáhodné. Stromy, ktoré sú vo vzájomnej vzdialenosti od 5 do 8 metrov a od 17 do 21 metrov majú priestorové rozmiestnenie genotypov náhodné.



Obr. 5. Závislosť počtu spoločných alel od vzájomnej vzdialenosti stromov v následnom poraste pri použití skupinového clonného rubu

Fig. 5. *Dependence of the number of shared alleles on the distance of progeny trees regenerated after group shelterwood cut*

Vysvetlivky – *Explanatory notes:* ako pri obrázku 1 – *see Figure 1.*



Obr. 6. Závislosť počtu spoločných alel od vzájomnej vzdialenosti stromov v následnom poraste pri použití skupinovitého clonného rubu

Fig. 6. *Dependence of the number of shared alleles on the distance of progeny trees regenerated after progressive group shelterwood cut*

Vysvetlivky – *Explanatory notes:* ako pri obrázku 1 – *see Figure 1.*

Len pri skupinovitom clonnom rube (obr. 6) sa objavuje významná príbuznosť na krátke vzdialenosti, postupne ale s rastúcou vzdialenosťou klesá. Stromy nachádzajúce sa vo vzájomnej vzdialenosti menšej ako 18 metrov sú teda príbuznejšie, ako by zodpovedalo náhode, priestorové rozmiestnenie ich genotypov je nenáhodné. Stromy vzdialené od seba viac ako 18 metrov majú priestorové rozmiestnenie genotypov náhodné.

3.3. Genetické vzdialenosti medzi populáciami – prirodzená obnova

Genetické vzdialenosti medzi materským porastom a potomstvom pred kompetíciou sú vo všetkých prípadoch malé a sú menšie ako po kompetícii (tab. 2). Prirodzená obnova tak pomerne verne kopíruje genetickú štruktúru materského porastu. Najväčšie vzdialenosti sú pri dvojfázovom okrajovom clonnom rube. Významnejšie genetické vzdialenosti sú aj pri jednotlivo výbernom rube, pri ktorom dochádza aj k výraznejšej strate alel (tab. 1). Najmenšie genetické vzdialenosti medzi materským porastom a potomstvom sú pri skupinovo výbernom, skupinovom a skupinovitom clonnom rube. Po kompetícii sú genetické vzdialenosti medzi potomstvom pred kompetíciou a po nej pri všetkých typoch rubov veľmi malé (0,0002 – 0,0004).

3.4. Charakteristiky genetickej premenlivosti – umelá obnova

Základné charakteristiky genetickej premenlivosti v jednotlivých populáciách jedle bielej na ploche Staré Hory pri umelej obnove sú uvedené v tabuľke 3.

Genetická multiplicita v závislosti od rôzneho počtu stromov, z ktorých by sa zbieralo semeno pre umelú obnovu sa výrazne nemení. V materskom poraste bol celkový počet alel 44 a priemerný počet alel na lokus 2,59. V potomstvách zo zberu z 10 najviac plodiacich

Tabuľka 2. Genetické vzdialenosti medzi materských porastom jedle bielej (1) a jeho následnými porastami (2 – 11) vznikajúcimi prirodzenou obnovou po aplikácii rôznych typov obnovných rubov
Table 2. *Genetic distances between mother stand of silver fir (1) and its naturally regenerated progeny stands (2 – 11) established using various types of regeneration cuts*

pop	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1	—										
2	0,0008	—									
3	0,0009	0,0004	—								
4	0,0004	0,0009	0,0007	—							
5	0,0009	0,0013	0,0009	0,0002	—						
6	0,0002	0,0006	0,0006	0,0002	0,0005	—					
7	0,0003	0,0007	0,0009	0,0005	0,0009	0,0002	—				
8	0,0001	0,0009	0,0009	0,0004	0,0008	0,0003	0,0004	—			
9	0,0004	0,0006	0,0005	0,0004	0,0009	0,0003	0,0005	0,0003	—		
10	0,0003	0,0013	0,0010	0,0004	0,0008	0,0005	0,0008	0,0002	0,0005	—	
11	0,0006	0,0015	0,0011	0,0012	0,0018	0,0009	0,0011	0,0004	0,0007	0,0004	—

Vysvetlivky – *Explanatory notes:* ako pri tabuľke 1 – *see Table 1.*

Tabuľka 3. Charakteristiky genetickej premenlivosti materského porastu jedle bielej (1) a jeho následných porastov (2 – 5), ktoré by vznikli umelou obnovou zo semena zozbieraného z rôzneho počtu stromov
Table 3. *Characteristics of genetic variability of mother stand of silver fir (1) and its artificially regenerated progeny stands (2 – 5) established using seeds harvested from different numbers of seed parents*

pop.	n	n_a	s_{na}	PP	n_e	s_{ne}	H_o	s_{ho}	H_e	s_{he}	F_{is}	HW
1	165	2,588	0,712	17	1,287	0,366	0,170	0,178	0,175	0,185	0,023	1
2	1 000	2,412	0,795	15	1,243	0,345	0,145	0,171	0,150	0,177	0,018	4
3	1 000	2,471	0,624	17	1,260	0,336	0,153	0,163	0,164	0,173	0,047	8
4	1 000	2,529	0,624	17	1,276	0,366	0,159	0,175	0,170	0,185	0,029	5
5	1 000	2,588	0,712	17	1,277	0,366	0,155	0,172	0,167	0,188	0,035	3

Vysvetlivky – *Explanatory notes:* ako pri tabuľke 1 – *see Table 1.* 1 – materský porast – *mother stand,* 2 – zber z 10 najviac plodiacich stromov – *progenies of 10 most fertile trees,* 3 – zber z 20 najviac plodiacich stromov – *progenies of 20 most fertile trees,* 4 – zber z 30 najviac plodiacich stromov – *progenies of 30 most fertile trees,* 5 – zber zo 40 najviac plodiacich stromov – *progenies of 40 most fertile trees.*

materských stromov sme zistili redukciu celkového počtu o 3 alely, pri 20 materských stromoch o 2 alely a pri 30 materských stromoch o 1 alelu. Až v potomstve zo zberu zo 40 stromov nedošlo ku strate žiadnej alely. Počet polymorfných lokusov (17) v potomstve zo zberu z 10 stromov klesol na 15, v potomstvách 20, 30 a 40 stromov ostal rovnaký ako v materskom poraste. Ani pri zbere z 10 materských stromov ale v žiadnom lokuse nedošlo k úplnej strate polymorfizmu.

3.5. Genetické vzdialenosti medzi populáciami – umelá obnova

Genetické vzdialenosti medzi materským porastom a potomstvom vzniknutým z umelej obnovy boli veľmi malé a zmenšovali sa s rastúcim počtom stromov, z ktorých by sa semeno zbieralo (tab. 4). Najväčšie rozdiely sú medzi materským porastom a potomstvom zo zberu z 10

Tabuľka 4. Genetické vzdialenosti medzi materským porastom jedle bielej (1) a jeho následnými porastami (2 – 5), ktoré by vznikli umelou obnovou zo semena zozbieraného z rôzneho počtu stromov
Table 4. *Genetic distances between mother stand of silver fir (1) and its artificially regenerated progeny stands (2 – 5) using seeds harvested from different numbers of seed parents*

pop.	1	2	3	4	5
1	—				
2	0,0011	—			
3	0,0007	0,0009	—		
4	0,0003	0,0010	0,0004	—	
5	0,0004	0,0019	0,0012	0,0004	—

Vysvetlivky – *Explanatory notes:* ako pri tabuľke 3 – *see Table 3.*

stromov, najmenšie sú v potomstve pochádzajúcom zo zberu z 30 a zo 40 stromov. S rastúcim počtom stromov, z ktorých by sa zbieralo semeno pre umelú obnovu, sa zmenšujú aj rozdiely medzi ich potomstvami. Na základe toho usudzujeme, že na zber semena pre umelú obnovu je počet 30 – 40 materských stromov dostatočný.

3.6. Variabilita plodnosti a relatívna veľkosť populácie materského porastu

Relatívne efektívne veľkosti materského porastu sú uvedené v tabuľke 5.

Tabuľka 5. Relatívna efektívna veľkosť a plodnosť materského porastu jedle bielej
Table 5. *Relative effective size and fertility of the mother stand of silver fir*

$N_e(v)$ [%]	$N_e(i)$ [%]	$CV_♂$ [%]	$CV_♀$ [%]	$r_{♂♀}$
45,01	52,03	137,36	163,48	0,790

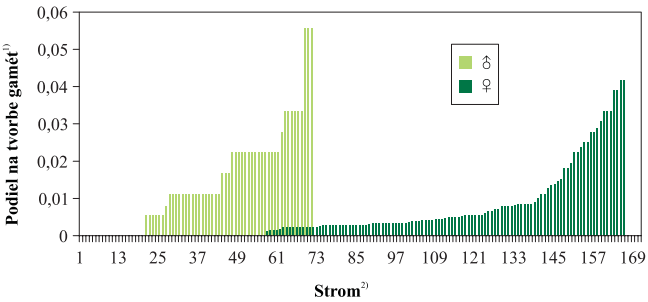
Vysvetlivky – *Explanatory notes*: $N_e(v)$ – efektívna veľkosť populácie s ohľadom na varianciu alelických frekvencií – *effective population size related to the variance of allele frequencies*, $N_e(i)$ – efektívna veľkosť populácie s ohľadom na inbreeding – *effective population size related to the inbreeding*, CV – variačný koeficient podielov na tvorbe gamét – *variation coefficient of single tree gamete contributions*, $r_{♂♀}$ – korelačný koeficient medzi tvorbou samčích a samičích gamét – *correlation coefficient between production of male and female gametes.*

Produkcia samičích gamét je v priebehu rokov relatívne stabilná, korelačný koeficient je pomerne vysoký. V niektorom roku je správanie ale odlišné, ide o roky so slabou úrodou (tab. 6). Efektívna veľkosť dosahuje približne 50 % cenzu populácie (obr. 7). Táto populácia vykazuje vysokú mieru pohlavnej symetrie. Znamená to, že jedince kvitnúce bohato samičími strobilmi zároveň aj bohatšie prášia. Korelačný koeficient medzi samčou a samičou plodnosťou je až 0,79, miera pohlavnej symetrie je vysoká. Efektívna veľkosť populácie s ohľadom na varianciu génových frekvencií je nižšia ako inbrídingová

Tabuľka 6. Fenotypové korelácie medzi tvorbou samičích gamét v jednotlivých rokoch
Table 6. *Phenotypic correlations of the production of female gametes in different years*

Rok[1)]	2003	2004	2005	2006
2003		0,8354	0,9167	0,6602
2004			0,8334	0,5535
2005				0,5512
♀ plodnosť*[2)]	6 910	1 705	5 405	3 915

Vysvetlivky – *Explanatory notes:* * celkový počet vyprodukovaných šišiek – *total number of the produced cones.*
[1)]Year, [2)]Fertility

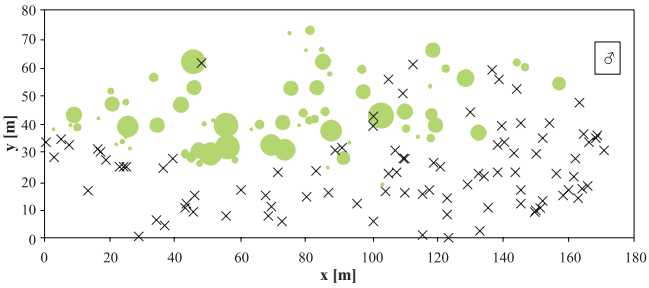


Obr. 7. Rozdelenie podielov jednotlivých stromov na samčej a samičej plodnosti
Fig. 7. *Distribution of single-tree male and female fertility shares*
[1)]Share in the production of the gametes, [2)]Tree

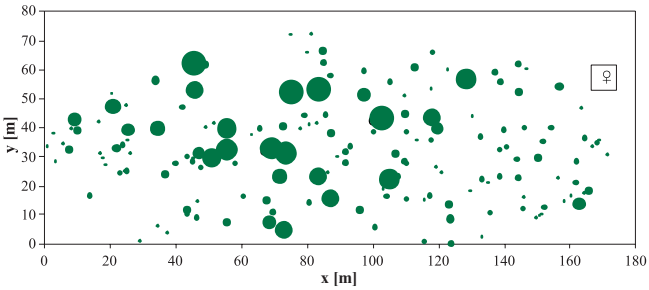
efektívna veľkosť, príbuzenské kríženie je teda menej závažné ako posun v zastúpení génov z generácie na generáciu.

3.7. Hodnotenie priestorového rozdelenia plodnosti v materskom poraste

V materskom poraste jedle je rozdelenie plodnosti náhodné, nedochádzalo k zhlukovaniu bohato kvitnúcich jedincov (obr. 8 až 11).



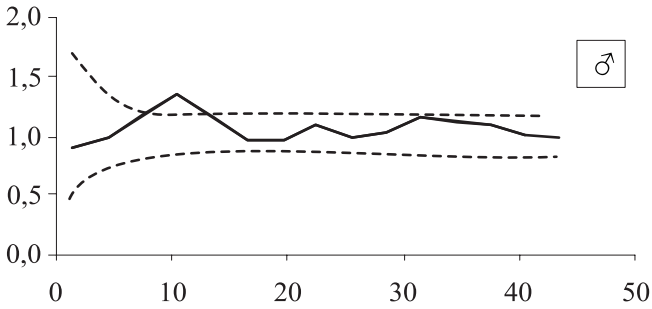
Obr. 8. Rozdelenie relatívnej samčej plodnosti
Fig. 8. *Distribution of relative male fertility*



Obr. 9. Rozdelenie relatívnej samičej plodnosti
Fig. 9. *Distribution of relative female fertility*

4. Diskusia

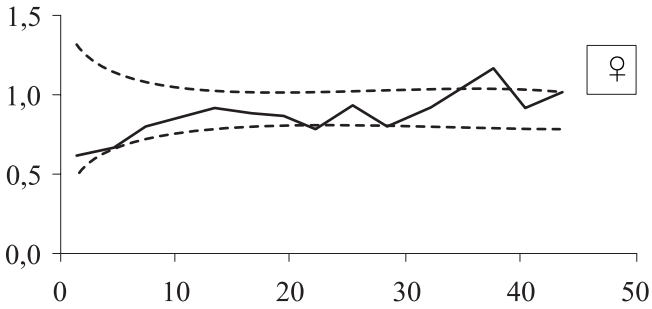
V doteraz najkomplexnejších analýzach genetickej variability jedle bielej Konnert a Bergmann (1995) zanalyzovali 54 a Longauer (1996) až 88 populačných



Obr. 10. Distogram priestorovej autokorelácie samčej plodnosti

Fig. 10. *Distogram of relative male fertility*

Vysvetlivky – *Explanatory notes:* ako pri obrázku 1 – *see Figure 1.*



Obr. 11. Distogram priestorovej autokorelácie samičej plodnosti

Fig. 11. *Distogram of relative female fertility*

Vysvetlivky – *Explanatory notes:* ako pri obrázku 1 – *see Figure 1.*

vzoriek jedle z takmer celého areálu. Pomocou výskytu regionálne špecifických alel odlíšili proveniencie rozdielneho fylogenetického pôvodu z Pyrenejí, Francúzskeho stredohoria, Álp, Apenín a Balkánu. Genofond jedle v Českom masíve a Západných Karpatoch je podľa nich prechodom medzi jej Karpatským a Východoalpským poľadovým migračným prúdom.

Bergmann, Gregorius a Larsen(1990), Konnert a Bergmann (1995) analyzovali vo východnej časti areálu jedle malé vzorky (25 – 60 stromov) 10 populácií v pomerne malom počte 10 lokusov. Variabilitou jedle na Slovensku sa zaoberal Kormuťák *et al.* (1982), Matúšová (1995) a v Poľsku Mejnartowicz (1996). V Rumunsku paralelným použitím monoterpénových a izoenzýmových analýz Lucau Danila (1995) zhodnotila štruktúru 6 populácií a porovnala ju s genofondom jedle z francúzskych Vogéz. Genetickú variabilitu 88 populácií jedle z celej strednej a juhovýchodnej Európy zanalyzoval Longauer (1996). Genetická diverzita v porastoch skúmaných v predloženej práci zodpovedá výsledkom, publikovaným uvedenými autormi. V porovnaní s genetickou štruktúrou 30 populácií jedle z rôznych častí Západných Karpát publikovanej Longauerom (2000) sa náš modelový porast vyznačuje vyššou očakávanou a pozorovanou heterozygotnosťou. V alelických frekvenciách a genetickej diverzite sa ale nevymyká z rámca miestnych populácií. Pomerne vysoká genetická multiplicita (priemerný a celkový počet alel na lokus) poukazuje na to, že genofond nebol nežiaduco ovplyvnený genetickým driftom. Geneticky je teda viac-menej typickou vzorkou miestnej jedle bielej. Porast pravdepodobne pochádza z prirodzenej obnovy, ale môže byť aj potomstvom porastu založeného umelo, pretože umelú obnovu jedle v oblasti Starých Hôr spomínajú písomné pramene z prvej polovice 19. storočia a staršie LHP pri väčšine miestnych ihličnatých porastov uvádzajú „neznámy“ pôvod.

Adams *et al.* (1998) dospel k podobným záverom pri porovnávaní vplyvu skupinového výberného rubu, clonného rubu a holorubu na prímorské populácie *Pseudotsuga menziesii.* Následné porasty vzniknuté po uvedených zásahoch prirodzenou aj umelou obnovou sa v genetickej štruktúre len málo odlišovali od pôvodných materských porastov. Pri clonnom rube vo fáze presvetľovania boli najprv odstránené najmenšie, podúrovňové stromy, pričom síce došlo k strate zriedkavých alel, ale táto strata nebola výrazná. V porovnaní s kontrolnými porastami, ktoré boli bez zásahu, klesol počet pozorovaných alel len o dve. Clonný rub sa preto javí ako najvhodnejší na zachovanie genetickej štruktúry. Vo všeobecnosti sme aj my (aj keď len simulovaním) dospeli k podobným záverom. Na našej ploche sme síce holorub nepoužili, ale analyzovali sme jednofázový okrajový clonný rub, ktorý má veľmi podobný charakter.

Buiteveld *et al.* (2007) skúmala genetickú diverzitu a diferenciácie v bukových porastoch obhospodarovaných rôznou intenzitou. Pri porovnávaní genetickej diverzity medzi porastami s obmedzeným hospodárením a porastami s veľmi intenzívnym hospodárením (väčšinou clonným rubom) neboli zistené výrazné rozdiely v alelickej multiplicite, v efektívnom počte alel, v počte zriedkavých alel, ani v pozorovanej a v očakávanej heterozygotnosti. Vo všetkých porastoch bol zistený významný prebytok homozygotov. V porastoch s obmedzeným hospodárením bol index fixácie (koeficient inbrídingu) väčší ako v intenzívne obhospodarovaných porastoch. Pri porovnávaní materských porastov a potomstiev (najmä po kompetícii) vzniknutých prirodzenou obnovou sme aj my dospeli k zisteniu, že strata alel u všetkých potomstiev nebola výrazná a rozdiely v ostatných charakteristikách sú tiež zanedbateľné. Len index fixácie na rozdiel od Buiteveld *et al.* je vo všetkých potomstvách väčší ako v materskom poraste.

Niekoľko autorov sa venovalo problematike zachovania genetickej štruktúry materského porastu v následnom potomstve vzniknutom po lesnom požiari, ktorý má tiež selekčný charakter podobne ako clonné ruby na našej ploche. Po požiari prežívajú v poraste len najvitálnejšie stromy a potlačené, podúrovňové väčšinou odumierajú bez toho, aby prispeli svojimi génmi do následného porastu. Uchiyama e*t al.* (2006) porovnával genetickú diverzitu a genetickú štruktúru materského porastu

s následným porastom vzniknutým prirodzenou obnovou po požiari v populáciách *Betula maximowicziana*. V parametroch genetickej diverzity medzi materským porastom a jeho potomstvami nezistil výrazné rozdiely. Následný porast si zachováva rovnakú úroveň genetickej variability ako porast materský. Aj v našom prípade sme zistili pri clonných ruboch len veľmi malú stratu alel v potomstvách v porovnaní s materským porastom a rozdiely v ostatných charakteristikách sú prakticky zanedbateľné. Rajora a Pluhar (2003) skúmali vplyv lesných požiarov v populáciách *Picea mariana* na 4 rôznych lokalitách. Na každej porovnávali rozdiely v genetickej diverzite medzi dospelým porastom a mladým porastom, ktoré vznikli prirodzenou obnovou po požiari, ako aj medzi mladým porastom vzniknutým prirodzene po ťažbe a mladým porastom po ťažbe z umelej obnovy, všetky štyri porasty porovnali aj navzájom. Autori nenašli žiadne výrazné rozdiely v genetickej štruktúre medzi týmito porastami. Alelická multiplicita a genetické vzdialenosti medzi populáciami v každom type aj medzi jednotlivými typmi porastov prezrádzajú, že genetická variabilita bola zachovaná. MacDonald *et al.* (2000) zisťoval rozdiely v genetickej štruktúre v populáciách *Pinus contorta* medzi neobhospodarovanými porastami vzniknutými prirodzenou obnovou po požiari a porastami obnovenými prirodzene aj umele po ťažbe. Medzi umelou a prirodzenou obnovou neboli zistené žiadne výrazné rozdiely v genetickej diverzite. Potomstvá po obnovnej ťažbe mali nižšiu populačnú genetickú diverzitu ako potomstvá vzniknuté prirodzenou obnovou po požiari.

5. Záver

V priestorovej genetickej štruktúre potomstvá a materského porastu pri použití rôznych hospodárskych spôsobov sme zistili významnejšie rozdiely. Najvhodnejším spôsobom sa javí skupinovitý clonný rub, pri ktorom sú stromy vo vzájomnej vzdialenosti do 18 metrov príbuznejšie, ako by zodpovedalo náhode, počet spoločných alel je dosť výrazne nad intervalom spoľahlivosti, čo naznačuje silnú priestorovú genetickú štruktúru. Menej vhodnými sú jednotlivo a skupinovo výberný rub spolu s okrajovým dvojfázovým clonným rubom, pri ktorých sú už patrné náznaky zhlukovania genotypov v menších vzdialenostiach. Najmenej vhodným je skupinový clonný rub s výraznou tendenciou k zhlukovaniu genotypov.

V genetických vzdialenostiach sa materský porast a jeho potomstvo po kompetícii odlišovalo len nepatrne. Výnimkami s vyššou diferenciáciou boli jednotlivo výberný a dvojfázový okrajový clonný rub, ktoré preto pokladáme z hľadiska obnovy za najmenej vhodné hospodárske spôsoby. Menej vhodným sa zdá byť aj skupinovitý clonný rub. Najmenšie rozdiely boli pri skupinovo výbernom a skupinovom clonnom rube, ktoré preto pokladáme za najvhodnejšie.

Z pohľadu genetickej diverzity a v genotypovej štruktúre sú rozdiely medzi materským porastom a jednotlivými potomstvami po kompetícii nevýrazné. Alelická bohatosť sa aplikáciou rôznych hospodárskych postupov tiež výrazne neznižuje. Na prvých dvoch pozíciách v poradí vhodnosti sú jednoznačne skupinovitý clonný a dvojfázový okrajový clonný rub, pri ktorých ani po kompetícii nedošlo ku strate žiadnej alely. Na ďalšom mieste je skupinový clonný rub so stratou len jednej alely, potom nasleduje jednotlivo výberný rub, ktorý stratil 3 alely. Na poslednom mieste so stratou 5 alel sa umiestnil ako najmenej vhodný skupinovo výberný rub.

Stanovenie celkového poradia vhodnosti testovaných hospodárskych spôsobov je problematické, lebo niektoré spôsoby sú vhodné podľa jedného kritéria ale nevhodné podľa iného. Napriek tomu sa zdá ako najvhodnejší skupinovitý clonný rub, ktorý sa v hodnoteniach väčšinou umiestnil na prvých miestach. Určiť presné poradie na ďalších pozíciách, ako aj vyhodnotenie najmenej vhodného postupu, je obtiažne. Postavenie zvyšných obnovných zásahov je teda viac-menej rovnocenné.

Prirodzenú obnovu možno nahradiť alebo doplniť umelou obnovou s využitím semena z materského porastu. Naše výsledky dokazujú, že genetická štruktúra potomstva sa približuje materskému porastu s rastúcim počtom stromov, z ktorých sa semeno zbiera. Genofond a genetická štruktúra materského porastu sa reprodukujú v plnej šírke až pri zbere semena zo 40 a viac materských stromov.

Poďakovanie

Táto práca vznikla pri realizácii projektu ITMS 26220220026 „Demonštračný objekt premeny odumierajúcich smrekových lesov na ekologicky stabilnejšie multifunkčné ekosystémy“, na základe podpory operačného programu Výskum a vývoj financovaného z Európskeho fondu regionálneho rozvoja (50 %) a projektu Agentúry na podporu výskumu a vývoja APVV-0441-07 „Analýza adaptácie lesných drevín na zmenu stanovištných podmienok na základe proveniečného výskumu a genetických markérov“ (50 %).

Literatúra

Adams W.T., Zuo J.H., Shimizu J.Y., Tappeiner J.C., 1998: Impact of alternative regeneration methods on genetic diversity in coastal douglas-fir. *Forest science,* **44**(3): 390-396.

Bergmann F., Kownatzki D., 1988: The genetic variation patterns of silver fir (*Abies alba* Mill.) in Europe monitored from isozyme gene loci. In: Paule, L., Korpeľ, Š. (eds.): *5. IUFRO-Tannensymposium*. Zvolen: VŠLD, p. 21-26.

—, Gregorius H.R., Larsen J.B., 1990: Levels of genetic variation in European silver fir (*Abies alba*). Are they related to the species decline? *Genetica,* **82**: 1-10.

Buiteveld J., Vendramin G.G., Leonardi S., Kamer K., Geburek T., 2007: Genetic diversity and differentiation in European beech (*Fagus sylvatica* L.) stands varying in management history. *Forest ecology and management,* **247**: 98-106.

Degen B., Gregorius H.R., Scholz F., 1996: ECO-GENE, a model for simulation studies on the spatial and temporal dynamics of genetic structures of tree populations. *Silvae Genetica,* **45**: 323-329.

GECOVIČ M., 2000: Forests in Slovakia 2000. Zvolen: Forest Research Institute Zvolen, 15 p.

KONNERT M., BERGMANN F., 1995: The geographical distribution of genetic variation of silver fir (*Abies alba* Pinaceae) in relation to its migration history. *Plant Systematics and Evolution,* **196**: 19-30.

KORMUŤÁK A., BENČAŤ F., RUDIN D., SEYEDYAZDANI R., 1982: Isoenzyme variation in the four Slovakian populations of *Abies alba* MILL. Biológia (Bratislava), **37**: 433-440.

LARSEN J.B, 1986: Das Tannensterben: Eine neue Hypothese zur Klärung des Hintergrundes dieser rätselhaften Komplexkrankheit der Weißtanne (*Abies alba* MILL.). *Forstwissenschaftliche Centralblatt,* **105**: 381-396.

—, MEKIČ F., 1991: The geographic variation in European silver fir (*Abies alba* MILL.). Gas exchange and needle cast in relation to needle age, growth rate, dry matter partitioning and wood density by 15 different provenances at the age 6. *Silvae Genetica,* **40**: 188-198.

LUCAU-DANILA A.M., 1995: Studii de variabilitae genetica la brad (*Abies alba* MILL.) realizate cu ajutorul marchelilor enzimatici si terpencini, PhD. Dissertation, Universitatea "Transilvania" Brasov, Facultate de Silvicultura: 147 s.

MACDONALD S.E., THOMAS B.R., CHERNIAWSKY D.M., PURDY B.G., 2000: Managing genetic resources of lodgepole pine in west--central Alberta: patterns of isozyme variation in natural populations and effects of forest management. *Forest ecology and management,* **152**: 45-58.

MATÚŠOVÁ R., 1995: Genetic variation in five populations of silver fir (*Abies alba* MILL.) in Slovakia. Biológia (Bratislava), **50**: 53-59.

MEJNARTOWICZ L., 1996: Cisowka – the relic population of *Abies alba* and its relationship to man-made silver-fir stands in Bialowieźa primeval forest. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae,* **65**: 319-328.

MEKIČ F., DOHRENBUSCH A., 1995: Wachstum und Struktur 12 jähriger Weißtannen (*Abies alba* MILL.) verschiedener Proveniezen. *In*: EDER W. (ed.): *7. IUFRO-Tannesymposium der WP S 1.01-08 „Ökologie und Waldbau der Weißtanne"*: 339-369.

RAJORA O.P., PLUHAR S.A., 2003: Genetic diversity impacts of forest fires, forest harvesting, and alternative reforestation practices in black spruce (*Picea mariana*). *Theoretical and applied genetics* **106**(7): 1203-1212.

UCHIYAMA K., GOTO S., TSUDA Y., TAKAHASHI Y., IDE Y., 2006: Genetic diversity and genetic structure of adult and buried seed populations of *Betula maximowicziana* in mixed and post-fire stands. *Forest ecology and management,* **237**(1–3): 119-126.

WOLF H., 1992: Untersuchungen zur genetische Variation des Monoterpenmusters im Nadelharz der Weißtanne (*Abies alba* MILL.). Schriftenreihe der Forstwissenschaftlichen Fakultät der Universität München und der Bayer. Forstl. Versuchs und Forschungsanstalt, **116**: 201 p.

Summary

The present study aimed to investigate the genetic effects of different regeneration systems in European silver fir. Genetic multiplicity, diversity, heterozygosity and genotypic structure of the parent and progeny stands, and their genetic differentiation were studied. Data analysis and modeling was done using the programme Eco-Gene (DEGEN & GREGORIUS & SCHOLZ 1996).

The study area with 165 adult trees of European silver fir was situated in the gene reserve Haliar – Staré Hory. Exact position of each tree was recorded and the following characteristics assessed: height, diameter at the breast height, crown length and its ground projection, production of cones in 4 years and male flowers in one year. Multilocus genotypes of each tree were determined in 17 isozyme gene loci, using dormant bud tissues.

Genetic effects of different regeneration cuts on the parent stand and its progeny were analyzed using the programme Eco-Gene. Effects of the following regeneration cuts were studied: two-phase edge shelterwood, group shelterwood, progressive group shelterwood, single tree selection and group selection.

Suitability of individual regeneration systems was determined according to the three criteria: (1) Formation of spatial genetic structures, which was assigned the highest weight; (2) Differentiation of progeny from its parent stand with the intermediate weight; and (3) Maintaining genetic variation in the progeny stand was given the lowest weight.

The effects of individual regeneration systems on creation of spatial genetic structures of progeny stands differed. Progressive group shelterwood regeneration appeared to be the most appropriate since the trees of the progeny stand were related more than at random within a radius of 18 meters, and the number of alleles (genetic multiplicity) stayed rather above the confidence interval (Fig. 6). Individual selection, group selection and two-phase edge shelterwood appeared to be less appropriate, due to the signs of genotype clustering (Fig. 2, 3, 4). Group shelterwood regeneration appeared to be the least suitable due to the tendency of a strong genotype clustering (Fig. 5).

Regarding the genetic diversity and genotypic structures, no clear differences were revealed between parent stand and its progenies after competition (Table 1). Nor the alelic richness decreased owing to the application of different regeneration cuts. According to the suitability, progressive group shelterwood and two-phase edge shelterwood cuts reproduced all alleles in the progeny generation. Progressive shelterwood cut resulted in the lost of one allele, followed by the individual selection resulting in the loss of 3 alleles. Group selection resulted in the loss of 5 alleles.

Selection of the generally most suitable regeneration system was difficult. Suitability of individual systems differed according to the criteria. Nevertheless, progressive group shelterwood was ranked among the most appropriate options according to all three criteria. Individual ranking of other regeneration systems, which appeared to be less appropriate, is difficult. Similarly, it does not seem possible to conclude about the least recommendable regeneration cut.

Natural regeneration, on the other hand, can be substituted or enhanced by artificial regeneration with caution: When seeds are collected in a seed stand, the genetic structures of the parent and progeny generation get closer with the increasing number of harvested seed trees (Table 3 and 4).

Our study combined information about physical characteristics of single trees, their flowering, fructification and multilocus genotypes with computer simulation of the effects of various regeneration systems. Since it was carried in single stand only, it is difficult to draw general conclusions, but our results correspond well with the information published by authors who studied this topic.

Translated by authors