Uniwersytet Przyrodniczy w Poznaniu
Wydział Leśny i Technologii Drewna

Mateusz Stopiński

Zmienność szyszek świerka pospolitego (*Picea abies* (L.) Karst.) w drzewostanach położonych na różnych wysokościach nad poziomem morza w Sudetach i Karpatach

Variability of the cones of the Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.)
in stands located at different elevations
above sea level in the Sudetes and the Carpathian Mountains

Autoreferat rozprawy doktorskiej

Promotor:

prof. dr hab. Jerzy Modrzyński
Katedra Hodowli Lasu
Wydział Leśny i Technologii Drewna
Uniwersytet Przyrodniczy w Poznaniu

Recenzenci:

Prof. dr hab. Adam Boratyński
Instytut Dendrologii
Polskiej Akademii Nauk w Kórniku

Dr hab. inż. Jerzy Skrzyszewski, prof. URK
Katedra Ekologii i Hodowli Lasu
Wydział Leśny
Uniwersytet Rolniczy im. H. Kołłątaja w Krakowie

Poznań 2023

SPIS TREŚCI

1. WSTĘP 5

2. CEL PRACY 6

3. TEREN BADAŃ 6

4. MATERIAŁ I METODY 10

4.1. Zakładanie powierzchni próbnych i ich opis 10
4.2. Zbiór szyszek i ich pomiary 11
4.3. Analiza zebranych danych 12

5. WYNIKI 13

5.1. Ogólna charakterystyka szyszek i łusek 13
5.1.1. Ogólna charakterystyka cech szyszek 13
5.1.2. Ogólna charakterystyka cech łusek 14
5.1.3. Źródła zmienności ilościowych cech szyszek i łusek 15
5.2. Zależności między cechami szyszek i łusek a zmiennymi niezależnymi 16
5.2.1. Korelacje cech szyszek i łusek z wysokością n.p.m. drzew matecznych 16
5.2.1.1. Korelacje cech szyszek z wysokością n.p.m. drzew matecznych 16
5.2.1.2. Korelacje cech łusek z wysokością n.p.m. drzew matecznych 17
5.2.1.3. Korelacje cech szyszek i łusek z pozostałymi czynnikami siedliska i właściwościami drzewostanów matecznych 19
5.2.2. Zależności między cechami szyszek i łusek a czynnikami siedliska oraz właściwościami drzewostanów matecznych, obliczone z wykorzystaniem uogólnionych modeli addytywnych 20
5.2.2.1. Wybrane zależności między cechami szyszek a zmiennymi niezależnymi 22
5.2.2.2. Zależność między cechami łusek a zmiennymi niezależnymi 24
5.3. Porównanie cech szyszek i łusek z różnych regli 27
5.3.1. Porównanie cech szyszek z różnych regli 27
5.3.2. Porównanie cech łusek z różnych regli 28
5.4. Porównanie cech szyszek i łusek z różnych jednostek geograficznych 29
5.4.1. Porównanie cech szyszek z różnych jednostek geograficznych 29
5.4.2. Porównanie cech łusek z różnych jednostek geograficznych 29
5.4.3. Analiza skupień dla jednostek geograficznych pod względem cech szyszek i łusek 29
5.4.4. Analiza dyskryminacyjna dla jednostek geograficznych pod względem cech szyszek i łusek 30
5.5. Zależności między cechami szyszek i łusek 31
5.5.1. Zależności między cechami szyszek 31
5.5.2. Zależności między cechami łusek 32
5.5.3. Zależności między cechami szyszek i łusek 34

6. DYSKUSJA 35

6.1. Zmienność badanych szyszek i łusek 35
6.2. Zależność cech szyszek i łusek od czynników siedliskowych i drzewostanowych 36
6.3. Klasyfikacja form szyszek i łusek oraz identyfikacja ekotypów i ras regionalnych 41
6.4. Porównanie badanych cech szyszek i łusek pochodzących z różnych regli 42
6.5. Porównanie cech szyszek i łusek pochodzących z różnych jednostek geograficznych 42
6.6. Wzajemne zależności między cechami szyszek i łusek 44

7. PODSUMOWANIE I WNIOSKI 45

8. CYTOWANA LITERATURA 48

1. WSTĘP

Niniejsza praca jest kontynuacją badań nad wewnątrzgatunkową zmiennością świerka pospolitego (*Picea abies* (L.) H. Karst.) prowadzoną przez różnych autorów (BARZDAJN i MODRZYŃSKI, 1981; MODRZYŃSKI, 1989, 1991, 1995a, 1995b; MODRZYŃSKI i BARZDAJN, 1985; MODRZYŃSKI i ERIKSSON, 2002). W latach 1986-88 w drzewostanach świerkowych położonych w Sudetach i Karpatach założono powierzchnie próbne, na których zebrano szyszki z drzew stojących, do badań nad potomstwem. Pozyskane z poszczególnych drzew matecznych szyszki przechowano i, w późniejszym okresie, szczegółowo pomierzono i opisano.

Choć wpływ wzniesienia na cechy drzew i drzewostanów świerkowych był w literaturze szeroko opisany, to jednak zależności między cechami szyszek i łusek a poszczególnymi czynnikami położenia, klimatu i właściwościami drzewostanów matecznych badano dotychczas wybiórczo. W literaturze brakuje między innymi wyczerpującej analizy zmienności geograficznej szyszek świerka pospolitego. Konieczność poznania tej zmienności i prawdopodobnych ras geograficznych tego gatunku w warunkach niezakończonej migracji widział już na początku ubiegłego wieku SZAFER (1921). Potrzebę zbadania czy kształt łuski nasiennej wiąże się w Polsce z rozmieszczeniem geograficznym świerka lub z określonymi czynnikami ekologicznymi siedliska dostrzegali też BIAŁOBOK i BARTKOWIAK (1967). Przeanalizowanie wzajemnych korelacji cech morfologicznych świerka, a także związku zmienności morfologicznej z poszczególnymi regionami i dzielnicami oraz lokalnym położeniem postulował również CHODZICKI (1966b). Autor ten podkreślał, że analiza rozprzestrzenienia „odmian szyszkowych" i typów ugałęzienia w parkach narodowych i rezerwatach przyczynić mogłaby się do ustalenia zmienności rodzimych świerczyn w różnych dzielnicach przyrodniczo-leśnych i piętrach leśno-roślinnych. Badania miałyby pomóc w uzyskaniu wskazówek do przebudowy i właściwym doborze pochodzeń do lokalnych warunków klimatycznych z uwzględnieniem najcenniejszych, rodzimych drzewostanów.

Zróżnicowanie genetyczne górskich świerczyn jest dzisiaj skutkiem nakładania się na efekty doboru naturalnego i naturalnej migracji tego gatunku, działalności człowieka polegającej na przemieszczaniu ekotypów i sztucznej selekcji. Różne proweniencje świerka były bowiem przenoszone zarówno pomiędzy masywami, pasmami i regionami górskimi, jak też między piętrami wysokościowymi w ramach tego samego masywu. Generalnie, mamy zatem w naszych górach do czynienia z drzewostanami nieznanego środowiskowo pochodzenia (MODRZYŃSKI, 1989). Badania mogłyby zatem wyjaśnić, czy pomimo ingerencji człowieka można nadal zaobserwować jakieś prawidłowości w zmienności szyszek świerka, charakterystyczne dla poszczególnych jednostek geograficznych oraz pięter wysokościowych.

Dokładne poznanie ras świerka i pewne odróżnianie jego ekotypów powinno być podstawą do rozstrzygnięć odnośnie zachowania, przebudowy, eliminacji lub odnawiania drzewostanów. Błędna ocena w tym zakresie oznacza zubożenie puli genowej, niewykorzystywanie zalet naturalnych odnowień w górach, straty przyrostowe lub koszty przedwczesnego pozyskania czy odnawiania (MODRZYŃSKI, 1989). Decyzje dotyczące przyszłości populacji, które różnie reagują na postępujące zmiany klimatyczne są istotne nie tylko z punktu widzenia gospodarczego. Świerk pospolity ma doniosłe znaczenie ekonomiczne, a przy tym wypełnia szereg usług ekosystemowych, wchodząc w skład drzewostanów, zespołów i pięter roślinnych, oddziałując na glebę, wody oraz klimat. Konieczność gospodarowania w drzewostanach nieznanego pochodzenia, nierzadko znajdujących się na geograficznej lub wysokościowej granicy zasięgu gatunku, jest wyzwaniem dla współczesnej gospodarki leśnej. Nowoczesne leśnictwo powinno wyprzedzać zmiany klimatyczne lub na nie reagować poprzez właściwy dobór proweniencji oraz gatunków drzew, wspomagając ich migracje (PACH i in., 2022).

Formułowane już ponad sto lat temu postulaty zbadania zmienności świerka pospolitego nabrały dziś nowego znaczenia. Zachowanie różnorodności genetycznej drzew w zmieniających się warunkach środowiskowych i wykorzystywanie zdolności przystosowawczych poszczególnych ekotypów staje się jedną z najważniejszych dziedzin leśnictwa.

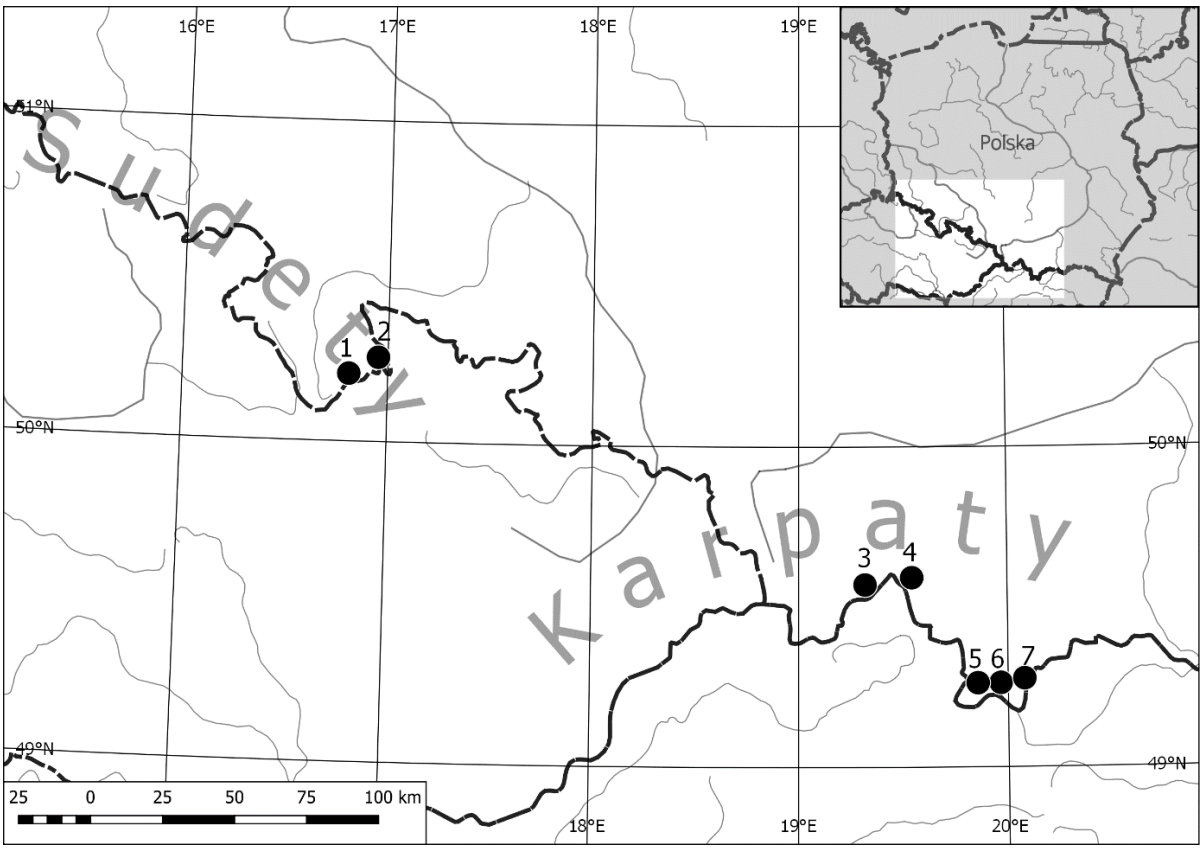
2. CEL PRACY

Zakres niniejszej pracy wykracza daleko poza ramy dotychczasowych badań nad zmiennością szyszek i łusek nasiennych świerka w polskich Sudetach i Karpatach, a jej główne cele można sformułować następująco:

- określenie morfologicznej zmienności cech szyszek i ich łusek nasiennych w ramach badanych masywów, pasm i regionów górskich;
- stwierdzenie czy zmienność ta jest charakterystyczna dla pięter wysokościowych oraz jednostek geograficznych;
- zbadanie zależności między cechami szyszek i łusek, a czynnikami siedliska i fenotypowymi cechami drzew matecznych;
- określenie w całym badanym materiale wzajemnych zależności między cechami szyszek i łusek nasiennych.

3. TEREN BADAŃ

W latach 1986-1988 zebrano szyszki z 54 drzewostanów w dwóch łańcuchach górskich (zwanych dalej regionami): Sudetach (Karkonosze i Kotlina Kłodzka) oraz Karpatach (Beskid Żywiecki i Tatry). W związku z uszkodzeniem w trakcie przechowywania części materiału (pochodzącego głównie z Karkonoszy), do dalszej analizy zakwalifikowano szyszki pochodzące z 42 drzewostanów położonych w 7 transektach (Ryc. 1). Jeden z badanych drzewostanów przedstawiono na Fot. 1.



Ryc. 1. Położenie jednostek geograficznych, w których przeprowadzono badania. Kotlina Kłodzka: 1 – Śnieżnik Kłodzki, 2 – Góry Bialskie; Beskid Żywiecki: 3 – Pilsko, 4 – Babia Góra; Tatry: 5 – Dolina Miętusia, 6 – Dolina Kondratowa, 7 – Dolina Rybiego Potoku

Badane drzewostany zlokalizowane były na terenie nadleśnictw Międzylesie, Lądek Zdrój i Jeleśnia oraz Babiogórskiego Parku Narodowego i Tatrzańskiego Parku Narodowego.

Fot. 1. Powierzchnia badawcza – fragment rozpadającej się obecnie i przebudowywanej świerczyny w Górach Bialskich położonej na wysokości 776 m n.p.m. w oddz. 318 -b na terenie Nadleśnictwa Lądek Zdrój (stan na 30.09.2022 r.)

Na potrzeby analizy statystycznej, przyjęto podział terenu badań na regiony, pasma i masywy (transekty), który przedstawia Tab. 1. Pasmo Kotliny Kłodzkiej reprezentuje jednocześnie Sudety. Tab. 2 przedstawia położenie powierzchni badawczych, natomiast Tab. 3 prezentuje cechy taksacyjne badanych drzewostanów.

Tab. 1. Podział terenu badań na regiony, pasma i masywy/transekty

Region	Pasmo	Masyw/Transekt	Liczba drzewostanów
Sudety	Kotlina Kłodzka	Śnieżnik Kłodzki	13
		Góry Bialskie	10
Karpaty	Beskid Żywiecki	Pilsko	4
		Babia Góra	4
	Tatry	Dol. Miętusia	4
		Dol. Kondratowa	3
		Dol. Rybiego Potoku	4

Tab. 2. Charakterystyka położenia oraz warunków siedliskowych badanych drzewostanów (powierzchni próbnych)

Region, pasmo, masyw/transekt	Nr drzewostanu	Jednostka administracyjna* i oddział	Długość geograficzna E (°)	Szerokość geograficzna N (°)	Wzniesienie drzewostanu (m n.p.m.)	Insolacja (W/m^2)	Średnia temp. roczna (°C)	Suma opadów rocznych (mm)	Bonitacja (m)**	Typ siedliskowy lasu
Region: Karpaty										
Pasmo: Tatry										
Dol. Rybiego Potoku	1	T30i	20,06297	49,31421	829	154	4,9	1125	24,14	LMG
	2	T12g	20,10970	49,28838	1091	145	3,9	1342	28,95	LMG
	3	T46c	20,08953	49,21691	1250	109	3,3	1470	25,51	BWG
	4	T46g	20,09166	49,21386	1468	102	2,4	1652	14,68	BWG
Dol. Kondratowa	5	T173o	19,98333	49,27056	1001	161	4,6	1243	29,75	LMG
	6	T187a	19,97169	49,25477	1180	159	4,2	1269	27,13	LMG
	7	T189d	19,95139	49,24601	1433	146	3,4	1434	23,70	BWG
Dol. Miętusia	8	T235j	19,87142	49,26802	981	193	2,3	1668	14,46	BWG
	9	T236g	19,88081	49,26151	1009	146	4,2	1263	24,46	BG
	10	T243h	19,89860	49,24893	1202	124	3,5	1410	27,76	BG
	11	T239l	19,90722	49,24840	1461	101	2,5	1625	10,35	BWG
Pasmo: Beskid Żywiecki										
Babia Góra	12	B4c	19,57440	49,59218	933	110	4,4	1332	31,12	BMG
	13	B10c	19,52747	49,59016	1006	118	4,0	1375	30,28	LMG
	14	B23a	19,51553	49,58370	1282	120	2,5	1533	15,88	BWG
	15	B24a	19,51083	49,58335	1314	122	2,4	1546	14,55	BWG
Pilsko	16	J132g	19,32152	49,57249	785	154	5,2	1248	30,70	LG
	17	J110a	19,33989	49,53998	1051	166	3,7	1406	27,10	BMG
	18	J111c	19,33079	49,53720	1229	155	2,8	1500	18,10	BWG
	19	J107c	19,33151	49,53257	1315	130	2,3	1554	9,49	BWG
Region: Sudety										
Pasmo: Kotlina Kłodzka										
Góry Bialskie	20	L177f	17,00513	50,28556	708	178	5,6	1024	24,72	BG
	21	L300b	16,97338	50,26274	845	215	4,7	1096	26,37	BMG
	22	L318b	16,98917	50,25833	776	146	5,1	1060	26,29	BMG
	23	L354b	17,00353	50,24333	861	154	4,6	1107	23,74	BG
	25	L175m	16,99976	50,23056	926	155	4,2	1139	24,97	BG
	26	L358g	16,99632	50,22920	980	155	3,9	1165	24,79	BG
	27	L350f	17,00053	50,22326	999	121	3,9	1171	25,16	BWG
	28	L348a	17,01491	50,22844	1050	147	3,5	1203	22,55	BWG
	29	L352c	16,99999	50,21657	1060	130	3,4	1208	16,55	BWG
	31	L343c	17,01610	50,22257	1096	131	3,2	1227	18,81	BWG
Śnieżnik Kłodzki	33	L.128i	16,85316	50,25417	666	166	5,8	1003	30,10	LMG
	34	L.306d	16,84224	50,22111	943	137	4,1	1147	22,22	BG
	35	L.279j	16,86732	50,20695	1052	183	3,5	1204	27,72	BG
	36	L.301c	16,84083	50,21278	1162	112	2,8	1261	20,47	BWG
	38	M173c	16,76627	50,22558	663	104	5,8	1002	31,15	LMG
	39	M163c	16,79202	50,23113	857	157	4,7	1103	24,09	BMG
	40	M206d	16,80488	50,21748	798	122	5,0	1072	28,61	BMG
	41	M203a	16,82115	50,22138	929	110	4,2	1140	25,69	BMG do BWG
	43	M217a	16,82937	50,20457	1181	147	2,7	1271	15,98	BWG
	45	M221c	16,82866	50,20153	1222	135	2,5	1292	17,13	BWG
	46	M251b	16,82504	50,19614	1204	182	2,6	1283	14,49	BWG
	47	M.18b	16,79797	50,18806	1094	135	3,2	1226	19,42	BG z fragm. BMG
	48	M.1a	16,81732	50,19441	1279	133	2,1	1322	11,21	BWG

* B – Babiogórski Park Narodowy; J – Nadleśnictwo Jeleśnia; L – Nadleśnictwo Lądek Zdrój, obręb Strachocin; L. – Nadleśnictwo Lądek Zdrój, obręb Stronie Śląskie, M – Nadleśnictwo Międzylesie, obręb Międzygórze; M. – Nadleśnictwo Międzylesie, obręb Międzylesie;
T – Tatrzański Park Narodowy; ** – Wysokość w wieku 100 lat wg SOCHY (2011)

Tab. 3. Cechy taksacyjne badanych drzewostanów

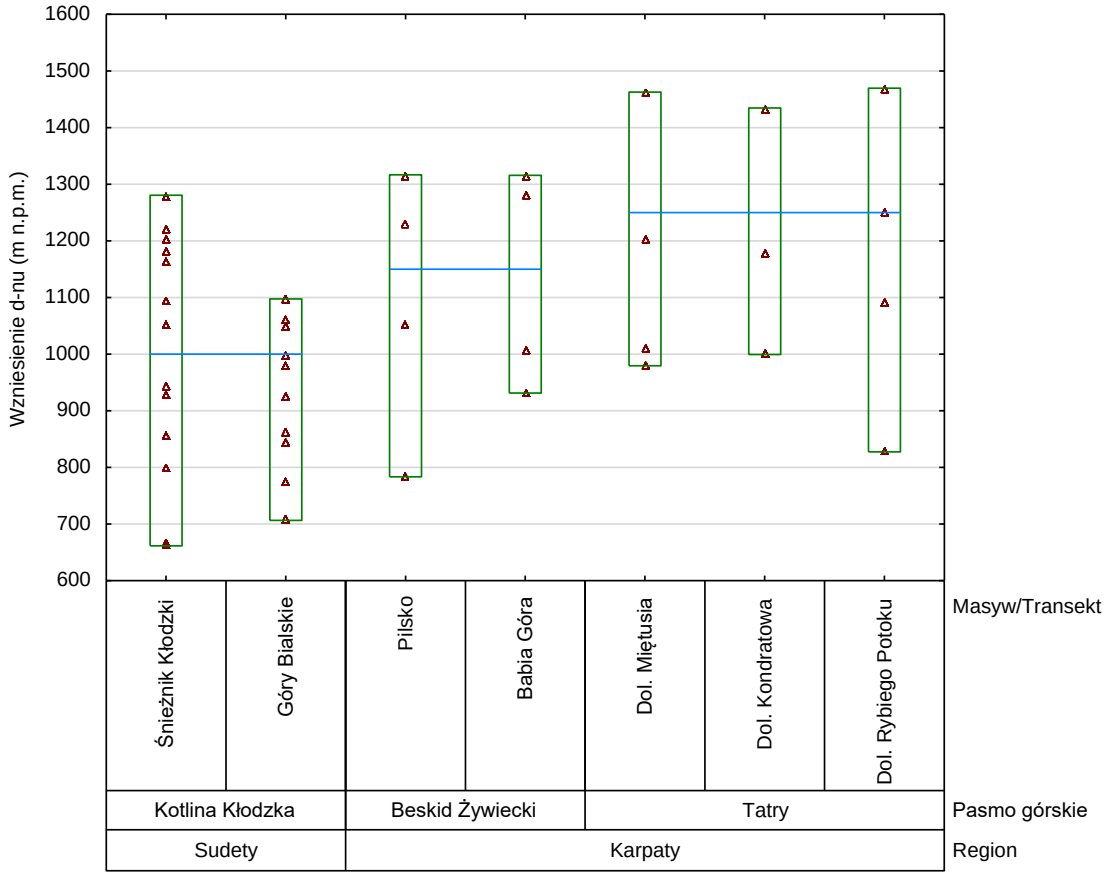
Region, pasmo, masyw/transekt	Nr drzewostanu	Jednostka administracyjna* i oddział	Średnia wysokość drzewostanu (m)	Średnia pierśnica drzewostanu (cm)	Liczba drzew na 1 ha	Pierśnicowa powierzchnia przekroju (m^2/ha)	Zasobność drzewostanu (m^3/ha)	Średni wiek drzewostanu (lata)
Region: Karpaty								
Pasmo: Tatry								
Dol. Rybiego Potoku	1	T30i	22,4	23,7	579	25,54	330	85
	2	T12g	31,3	42,1	192	26,71	407	135
	3	T46c	27,4	30,9	780	58,46	871	125
	4	T46g	19,7	31,7	441	34,79	387	195
Dol. Kondratowa	5	T173o	26,9	41,7	255	34,81	476	135
	6	T187a	25,3	32,2	408	33,21	441	80
	7	T189d	14,2	24,0	636	28,76	242	155
Dol. Miętusia	8	T235j	27,3	31,1	624	47,38	697	80
	9	T236g	25,4	33,8	510	45,74	616	85
	10	T243h	26,4	45,1	285	45,51	630	140
	11	T239l	19,5	31,8	603	47,87	520	195
Babia Góra	12	B4c	29,4	33,7	417	37,18	585	85
	13	B10c	29,2	32,6	315	26,28	406	90
	14	B23a	20,9	38,7	249	29,27	356	200
	15	B24a	19,7	36,4	309	32,14	357	200
Pasmo: Beskid Żywiecki								
Pilsko	16	J132g	30,7	42,8	180	25,88	492	100
	17	J110a	27,1	32,3	387	31,69	450	100
	18	J111c	22,7	34,0	321	29,13	382	190
	19	J107c	14,8	27,9	375	22,91	271	190
Region: Sudety								
Pasmo: Kotlina Kłodzka								
Góry Bialskie	20	L177f	24,2	33,4	414	36,25	410	95
	21	L300b	29,0	40,5	294	37,86	514	140
	22	L318b	25,2	37,6	282	31,30	372	90
	23	L354b	22,0	35,3	408	39,91	400	85
	25	L175m	27,4	37,2	255	27,70	352	135
	26	L358g	23,7	39,9	249	31,12	329	90
	27	L350f	28,4	46,9	150	25,90	330	155
	28	L348a	25,5	51,1	141	28,90	319	145
	29	L352c	19,2	32,2	330	26,86	234	135
	31	L343c	22,3	40,7	186	24,19	244	155
Śnieżnik Kłodzki	33	L.128i	30,1	35,3	423	41,38	594	100
	34	L.306d	21,7	37,7	303	33,81	343	95
	35	L.279j	30,1	48,1	168	30,51	408	135
	36	L.301c	23,7	42,5	249	35,31	381	150
	38	M173c	31,6	44,0	123	18,69	268	105
	39	M163c	26,0	45,0	255	40,54	472	125
	40	M206d	28,1	48,9	186	34,91	429	95
	41	M203a	24,6	34,2	384	35,26	416	90
	43	M217a	20,0	44,9	177	28,01	249	165
	45	M221c	20,7	40,4	180	23,06	218	155
	46	M251b	18,6	35,5	267	26,41	232	165
	47	M.18b	19,9	32,2	369	30,03	290	105
	48	M.1a	15,5	41,8	165	22,63	156	165

* B – Babiogórski Park Narodowy; J – Nadleśnictwo Jeleśnia; L – Nadleśnictwo Lądek Zdrój, obręb Strachocin; L. – Nadleśnictwo Lądek Zdrój, obręb Stronie Śląskie, M – Nadleśnictwo Międzylesie, obręb Międzygórze; M. – Nadleśnictwo Międzylesie, obręb Międzylesie; T – Tatrzański Park Narodowy

4. MATERIAŁ I METODY

4.1. ZAKŁADANIE POWIERZCHNI PRÓBNYCH I ICH OPIS

Drzewostany do badań wytypowano kierując się tym, by miały one ponad 80 lat oraz aby były rozmieszczone na różnych wzniesieniach nad poziomem morza (n.p.m.) – zaczynając od podnóży badanych masywów po górną granicę lasu. Wysokościowe usytuowanie drzewostanów według regionów, pasm górskich oraz masywów/transektów przedstawia Ryc. 2.



Ryc. 2. Wysokościowe usytuowanie drzewostanów według regionów, pasm górskich oraz masywów/transektów. Niebieską linią oznaczono przyjętą w jednostkach geograficznych granicę między reglem dolnym i górnym.

W tych drzewostanach założono następnie powierzchnie próbne o wielkości 0,33 ha. Zmierzono wzniesienie n.p.m. wszystkich drzew matecznych oraz środków powierzchni próbnych, azymut stoku, a także jego nachylenie. Oszacowano także wystawę stoku (wyrażoną ilością docierającego ciepła zależną od współdziałania azymutu i nachylenia), określaną dalej jako „insolację". Średnią temperaturę roczną oraz sumę opadów rocznych zaczerpnięto z wieloletnich danych meteorologicznych, pochodzących z sześciu stacji zlokalizowanych na różnych wzniesieniach w Kotlinie Kłodzkiej, w Beskidzie Żywieckim oraz w Tatrach. Powyższe dane (KONCEK i ORLICZ, 1974; CHOMICZ i SAMEJ, 1974; OBRĘBSKA-STARKLOWA, 1983; Głowicki B., dane niepublikowane) zostały wykorzystane do obliczenia średniej temperatury rocznej oraz sumy opadów rocznych dla poszczególnych drzewostanów. Dla Kotliny Kłodzkiej, Beskidu Żywieckiego i Tatr na każde 100 m wzrostu wysokości n.p.m. przyjęto odpowiednio spadek temperatury o 0,60, 0,53 i 0,41°C oraz wzrost sumy opadów rocznych o 52, 56 i 85 mm.

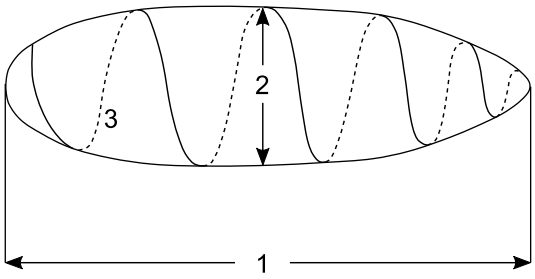
Ogólną charakterystykę siedliskową badanych powierzchni zaczerpnięto z operatów urządzeniowych nadleśnictw i parków narodowych (BULIGL, 1975a, 1975b, 1984, 1986).

Na powierzchniach próbnych pomierzono pierśnicę wszystkich oraz wysokość 20% drzew. Na tej podstawie obliczono odpowiednie parametry dendrometryczne. Obliczono bonitację określoną jako wysokość drzewa w wieku 100 lat dla danej wysokości i pierśnicy drzewa stosując model zaproponowany przez SOCHĘ (2011) dla drzewostanów świerkowych na siedliskach górskich.

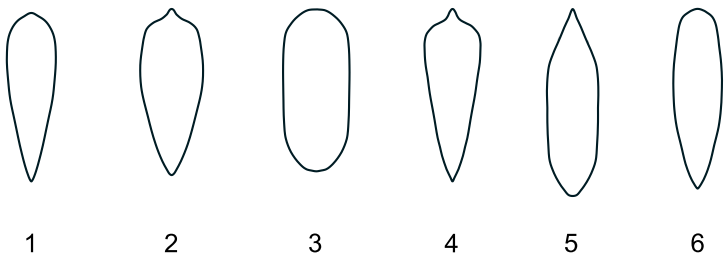
4.2. ZBIÓR SZYSZEK I ICH POMIARY

Szyszki zebrano z 10 losowo wybranych drzew stojących, z każdego z badanych drzewostanów. Zbierano je z dobrze oświetlonych okółków koron, tworzących główny pułap drzewostanu. Nasiona wyłuskane z szyszek posłużyły do założenia doświadczeń nad potomstwem *ex situ*, opisanych w innych pracach. Z każdego drzewa matecznego zachowano po około 100 szyszek. Do dalszych badań losowo pobierano 10 z nich. W sumie przebadano 4200 szyszek.

Powietrznosuche szyszki zostały zważone, a następnie były moczone w wodzie przez 24 godziny. Po namoczeniu została zmierzona długość szyszek oraz ich szerokość w połowie długości (Ryc. 3), a także została określona skrętność spirali łusek w szyszce (prawoskrętne – skręt zgodny z ruchem wskazówek zegara) oraz liczba łusek w spirali i kształt szyszek według HOLUBČÍKA (1969, Ryc. 4). Z każdej szyszki, w połowie jej długości, zostały pobrane do pomiarów po dwie przeciwległe łuski. Pomierzona została długość łuski, jej maksymalna szerokość oraz długość szczytowej części łuski, czyli odległość między linią maksymalnej szerokości i wierzchołkiem łuski (Ryc. 5). Typ łuski – według Mezery (1939; za: HOLUBČÍK 1966) – określano wspólnie dla wszystkich szyszek z danego drzewa (Ryc. 6), w odróżnieniu od pozostałych cech jakościowych (skrętność spirali łusek w szyszce i kształt szyszki), które mogły być odmienne dla każdej z szyszek. Zatem udział szyszek lewo- i prawoskrętnych oraz udział poszczególnych kształtów szyszek obliczano dla drzewa, natomiast udział poszczególnych typów łusek obliczano dla drzewostanu.

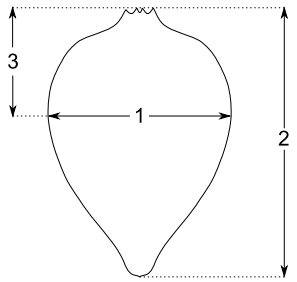


Ryc. 3. Sposób pomiaru/określania cech szyszek: 1 – długość szyszki, 2 – szerokość szyszki, 3 – skrętność spirali łusek w szyszce i liczba łusek w spirali

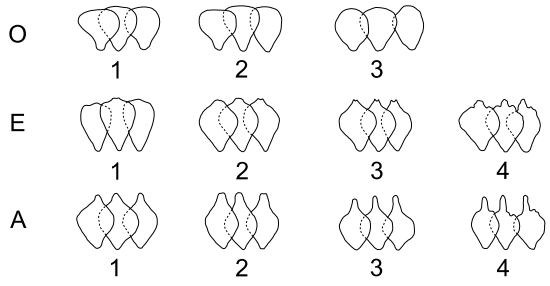


Ryc. 4. Kształty szyszek (HOLUBČÍK, 1969): 1 – podłużny, 2 – jajowaty, 3 – walcowaty, 4 – wrzecionowaty, 5 – łódkowaty, 6 – wydłużony

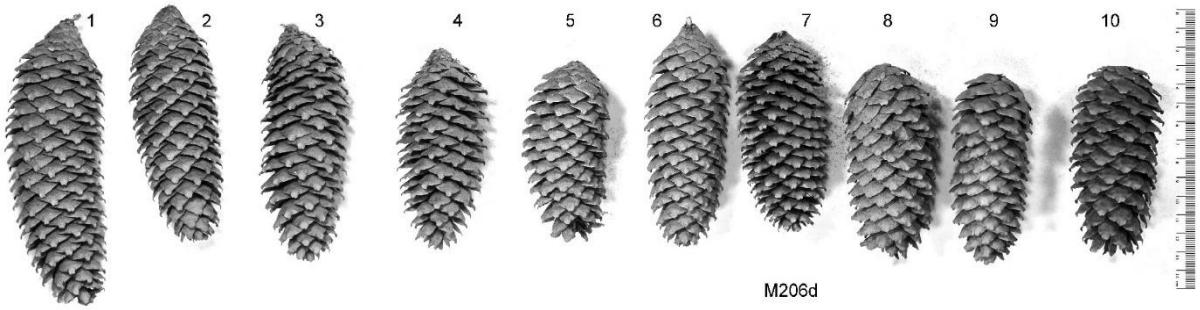
Pomiary liniowe szyszek i łusek wykonane były suwmiarką. Powierzchnia łusek została pomierzona za pomocą systemu analizy i przetwarzania obrazu z wykorzystaniem kamery. Na potrzeby archiwizacji, szyszki i łuski zostały sfotografowane. Przykładową dokumentację fotograficzną zaprezentowano na Fot. 2 i Fot. 3.



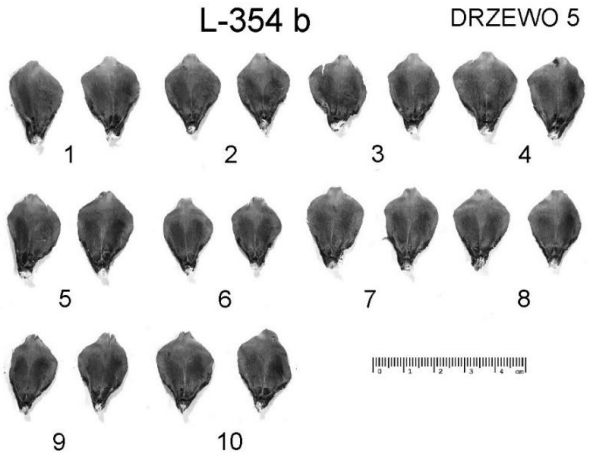
Ryc. 5. Sposób pomiaru cech łusek: 1 – szerokość łuski, 2 – długość łuski, 3 – długość szczytu łuski



Ryc. 6. Typy łusek wg Mezery (1939, za: HOLUBČÍK, 1966): O1 – var. *obovata* f. *transversa*; O2 – var. *obovata* f. *typica*; O3 – var. *obovata* f. *fennica*; E1 – var. *europaea* f. *cunneata*; E2 – var. *europaea* f. *typica*; E3 – var. *europaea* f. *biloba*; E4 – var. *europaea* f. *triloba*; A1 – var. *acuminata* f. *apiculata*; A2 – var. *acuminata* f. *ligulata*; A3 – var. *acuminata* f. *typica*; A4 – var. *acuminata* f. *squarrosa*



Fot. 2. Przykładowa dokumentacja fotograficzna szyszek pochodzących z dziesięciu drzew matecznych jednego drzewostanu matecznego; w tym przypadku – z oddziału 206 -d obrębu Międzygórze Nadleśnictwa Międzylesie



Fot. 3. Przykładowa dokumentacja fotograficzna dziesięciu par łusek pochodzących z dziesięciu szyszek jednego drzewa matecznego; w tym przypadku – z oddziału 354 -b obrębu Strachocin Nadleśnictwa Lądek Zdrój

4.3. ANALIZA ZEBRANYCH DANYCH

Wyniki pomiarów były zapisywane w raptularzach pomiarowych, na podstawie których utworzono następnie bazę danych w programie Microsoft Excel. Obliczono dodatkowo współczynniki obrazujące wzajemny stosunek różnych parametrów morfologicznych (stosunek szerokości szyszki do jej długości, stosunek szerokości łuski do jej długości, stosunek długości szczytu łuski do długości łuski oraz stosunek długości szczytu łuski do szerokości łuski). W bazie uwzględniono dane dotyczące położenia, siedliska i cech dendrometrycznych drzewostanów.

Otrzymane wyniki zostały wszechstronnie przeanalizowane za pomocą pakietu programu matematyczno-statystycznego StatSoft STATISTICA. Do obliczeń przyjęto poziom istotności α=0,05.

W przypadku większości badanych cech stosowano parametryczne metody testowania. W przypadku udziału poszczególnych kształtów szyszki na drzewie oraz udziału typów łusek w drzewostanie zastosowano metody nieparametryczne (znaczące odchylenie rozkładu od rozkładu normalnego). Dla każdej zbadanej cechy szyszek i łusek policzono wartość średnią, wartości ekstremalne wraz z rozstępem, odchylenie standardowe, błąd standardowy średniej oraz współczynnik zmienności, z uwzględnieniem podziału na regiony, pasma i masywy/transekty.

W celu wykrycia istotnych różnic pomiędzy średnimi wykonano jednoczynnikową analizę wariancji, traktując region, pasmo oraz masyw/transekt jako źródło zmienności. Do zbadania różnic między średnimi korzystano też z testu *t*-Studenta. W przypadku udowodnienia różnic, przeprowadzano test porównań wielokrotnych *post hoc* Tukeya dla nierównych liczebności prób, wyznaczając grupy jednorodne. Oszacowano komponenty wariancji dla określenia jej źródeł. W celu oceny istotności różnic pomiędzy rozkładem teoretycznym a rzeczywistym lub grupami zmiennych jakościowych zastosowano testy zgodności i niezależności Chi-kwadrat. Dokonano analizy skupień w oparciu o wszystkie zmienne ilościowe i jakościowe szyszek oraz łusek, według podziału na masywy/transekty. W celu wyodrębnienia zmiennych szyszek i łusek najlepiej różnicujących poszczególne jednostki geograficzne (regiony, pasma górskie oraz masywy/transekty), przeprowadzono analizę dyskryminacyjną metodą krokową postępującą.

Zbadano zależności między cechami szyszek i łusek a czynnikami położenia, bonitacji oraz czynnikami klimatycznymi. W tym celu wyznaczono współczynniki korelacji Pearsona *r* według interpretacji: do 0,20 – bardzo słaba; 0,21-0,39 – słaba; 0,40-0,69 – umiarkowana; 0,70-0,89 – silna; powyżej 0,89 – bardzo silna. Z powodu dużych odchyleń rozkładów udziałów procentowych poszczególnych kształtów szyszek oraz typów łusek od rozkładu normalnego, zastosowano nieparametryczny współczynnik korelacji Spearmana *R*. Obliczono korelacje, osobno dla regla dolnego i regla górnego, przyjmując za SZYMAŃSKIM (2000) piętrowy układ roślinności według następującego schematu: Sudety – regiel dolny: 400-1000 m n.p.m., regiel górny: 1001-1250 m n.p.m.; Karpaty – regiel dolny: 550-1150 m n.p.m., regiel górny: 1151-1400 m n.p.m.; Tatry – regiel dolny: 600-1250 m n.p.m., regiel górny: 1251-1550 m n.p.m. (Ryc. 2).

W związku z dużą ilością i różnorodnością zmiennych niezależnych (czynniki położenia, klimatu, bonitacja oraz właściwości drzewostanów), zdecydowano się na zastosowanie uogólnionych modeli addytywnych (GAM – generalized additive models; HASTIE i TIBSHIRANI, 1990), ponieważ przewidywano, że część zależności będzie miała nieliniowy charakter. Modele budowano w taki sposób, aby nie wprowadzać do nich jednocześnie zmiennych współliniowych (np. wzniesienia n.p.m. razem ze średnią temperaturą roczną lub bonitacji z wysokością drzew oraz ich wiekiem).

W celu uchwycenia wzajemnych zależności cech szyszek i łusek zastosowano modelowanie z wykorzystaniem regresji wielorakiej, co pozwoliło wyprowadzić współczynniki równań regresji.

5. WYNIKI

Poniżej zaprezentowano wybrane wyniki, które zobrazowano z reguły zbiorczo, bez podziału na jednostki geograficzne.

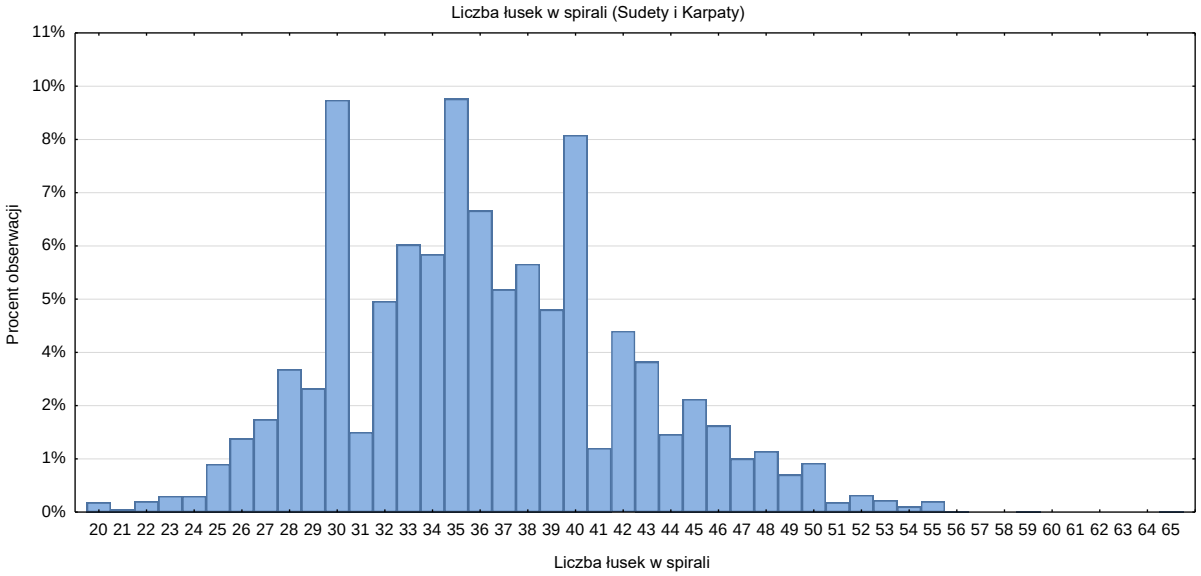
5.1. OGÓLNA CHARAKTERYSTYKA SZYSZEK I ŁUSEK

5.1.1. Ogólna charakterystyka cech szyszek

Tab. 4, Tab. 5 i Ryc. 7 prezentują parametry statystyczne szyszek, zbiorczo dla całego materiału.

Tab. 4. Parametry statystyczne szyszek

Cecha	N	Średnia	Min.	Maks.	Rozstęp	Odch. stand.	Wsp. zmienn.	Błąd stand. średniej
Waga szyszki	4185	18,03	2,28	50,17	47,89	6,02	33,40	0,09
Długość szyszki	4184	99,24	41,90	163,00	121,10	16,22	16,35	0,25
Szerokość szyszki	4184	24,90	13,54	34,32	20,78	2,43	9,77	0,04
Stos. szerokości szyszki do jej długości	4183	0,255	0,160	0,469	0,309	0,034	13,17	0,0005
Liczba łusek w spirali szyszki	4185	36,22 (moda 35)	20	65	45	6,09	16,82	0,09



Ryc. 7. Histogram udziału procentowego poszczególnych liczb łusek w spirali (Sudety i Karpaty łącznie)

Tab. 5. Udział szyszek lewo- i prawoskrętnych w zbadanym materiale

Lewoskrętne		Prawoskrętne	
Ilość	Udział (%)	Ilość	Udział (%)
2170	51,85	2015	48,15

5.1.2. Ogólna charakterystyka cech łusek

Parametry statystyczne cech łusek prezentuje Tab. 6 oraz Tab. 7.

Tab. 6. Parametry statystyczne łusek

Cecha	N ważnych	Średnia	Min.	Maks.	Rozstęp	Odch. stand.	Wsp. zmienn.	Błąd stand. średniej
Długość łuski	4182	24,27	14,59	34,00	19,41	2,64	10,89	0,041
Szerokość łuski	4182	16,27	8,29	23,37	15,08	1,60	9,84	0,025
Stosunek szerokości do długości łuski	4182	0,674	0,480	0,929	0,449	0,064	9,490	0,001
Długość szczytu łuski	4182	9,63	4,78	16,74	11,96	1,32	13,70	0,020
Stos. długości szczytu łuski do długości łuski	4182	0,397	0,263	0,555	0,292	0,040	10,09	0,0006
Stos. długości szczytu łuski do szerokości łuski	4182	0,595	0,387	0,980	0,594	0,081	13,58	0,0012
Powierzchnia łuski	4142	329,39	115,42	548,97	433,55	60,81	18,46	0,94

Tab. 7. Udział typów łusek w badanym materiale

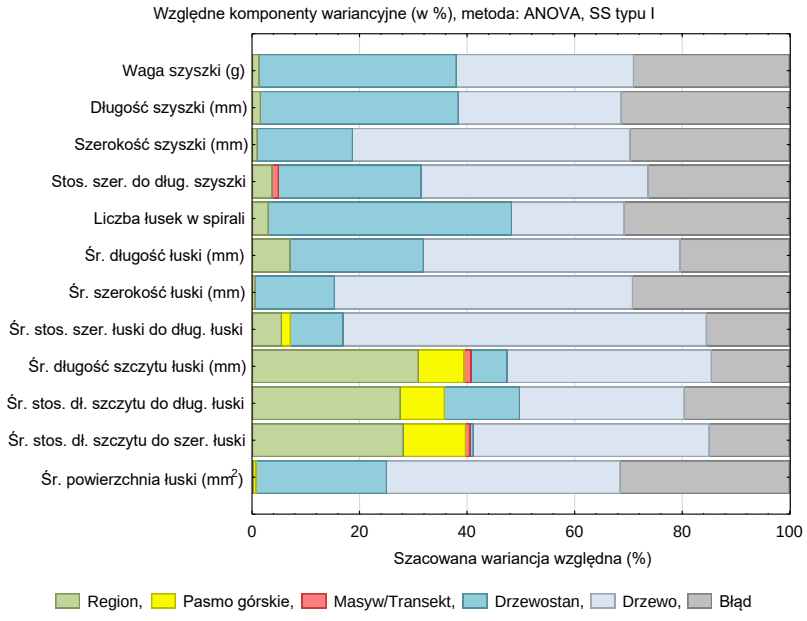
A1 var. *acuminata* f. *apiculata*		A2 var. *acuminata* f. *ligulata*		A3 var. *acuminata* f. *typica*		E2 var. *europaea* f. *typica*		E3 var. *europaea* f. *biloba*		O2 var. *obovata* f. *typica*	
Ilość (szt.)	Udział (%)	Ilość (szt.)	Udział (%)	Ilość (szt.)	Udział (%)	Ilość (szt.)	Udział (%)	Ilość (szt.)	Udział (%)	Ilość (szt.)	Udział (%)
60	1,43	330	7,89	90	2,15	3041	72,66	644	15,39	20	0,48

5.1.3. Źródła zmienności ilościowych cech szyszek i łusek

Ryc. 8 przedstawia szacowaną wariancję względną poszczególnych komponentów wariancyjnych (region, pasmo górskie, masyw/transekt, drzewostan, drzewo, błąd) cech ilościowych szyszek i łusek. Same drzewa mateczne są odpowiedzialne za 21 do 68% wariancji, natomiast łączny udział regionu, pasma górskiego, masywu/transektu i drzewostanu w wariancji wyjaśnionej waha się od 15 do 50%. Najwyższe wartości wariancji wyjaśnionej, bez uwzględnienia wpływu pojedynczych drzew oraz błędu, osiągają: stosunek długości szczytu łuski do długości łuski (50%), liczba łusek w spirali (48%), długość szczytu łuski (47%) oraz stosunek długości szczytu łuski do szerokości łuski (41%). Można zatem traktować je jako cechy o większej wartości diagnostycznej w identyfikowaniu populacji różnej wielkości, reprezentujących regiony, pasma górskie, masywy/transekty oraz drzewostany. Szczególnie niską wartość wariancji wynikającej z ww. źródeł prezentuje szerokość łuski (15%), stosunek szerokości do długości łuski (17%) oraz szerokość szyszki (19%).

Można zauważyć, że w przypadku cech ilościowych szyszek, udział wariancji względnej wynikającej z różnic między drzewostanami jest większy niż w przypadku cech łusek. Silny wpływ zmienności wynikający z drzewostanu ma miejsce w przypadku liczby łusek w spirali, wagi szyszki oraz jej długości (odpowiednio: 45%, 37% i 37% wyjaśnianej zmienności).

W przypadku stosunku długości szczytu łuski do szerokości łuski uwagę zwraca niemal zerowy udział wariancji wynikającej z wpływu drzewostanu. Zmienność cech opartych o długość szczytu łuski jest najpełniej objaśniana przez łączny wpływ regionu, pasma górskiego oraz masywu/transektu.



Ryc. 8. Względne komponenty wariancyjne ilościowych cech szyszek i łusek (według metody ANOVA)

5.2. ZALEŻNOŚCI MIĘDZY CECHAMI SZYSZEK I ŁUSEK A ZMIENNYMI NIEZALEŻNYMI

5.2.1. Korelacje cech szyszek i łusek z wysokością n.p.m. drzew matecznych

5.2.1.1. Korelacje cech szyszek z wysokością n.p.m. drzew matecznych

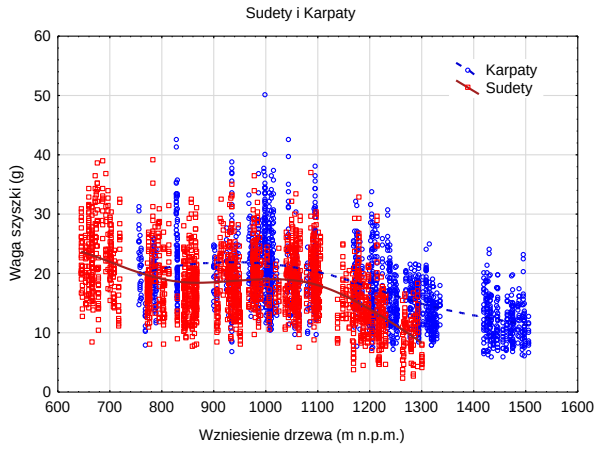
Szczegółowe parametry korelacji cech szyszek ze wzniesieniem n.p.m. drzew matecznych z wszystkich położeń oraz z piętra regla dolnego i regla górnego prezentuje Tab. 8 i Tab. 9, zależności między cechami szyszek a wzniesieniem prezentują Ryc. 9-13 (dopasowanie krzywych metodą najmniejszych kwadratów).

Tab. 8. Parametry korelacji cech szyszek z wysokością n.p.m. drzew matecznych dla wszystkich wzniesień n.p.m. oraz dla regla dolnego i regla górnego (*r* – współczynnik korelacji Pearsona, *p* – prawdopodobieństwo testowe)

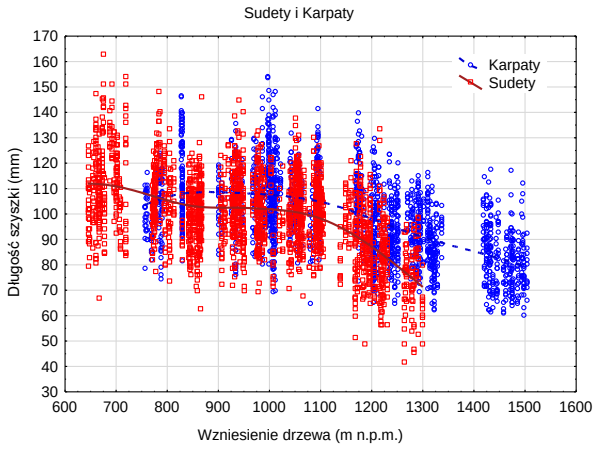
Cecha	Wszystkie wzniesienia		Regiel dolny		Regiel górny	
	r	*p*	*r*	*p*	*r*	*p*
Waga szyszki	-0,44	<0,001	-0,14	<0,001	-0,48	<0,001
Długość szyszki	-0,48	<0,001	-0,18	<0,001	-0,45	<0,001
Szerokość szyszki	-0,24	<0,001	-0,03	0,17	-0,23	<0,001
Stosunek szerokości szyszki do jej długości	0,45	<0,001	0,20	<0,001	0,40	<0,001
Liczba łusek w spirali szyszki	-0,47	<0,001	-0,24	<0,001	-0,23	<0,001
Udział szyszek lewoskrętnych w szyszce	0,03	0,52	0,10	0,12	0,05	0,50

Tab. 9. Parametry korelacji udziału poszczególnych kształtów szyszek z wysokością n.p.m. drzew matecznych dla poszczególnych pięter roślinnych (*R* – współczynnik korelacji Spearmana, *p* – prawdopodobieństwo testowe)

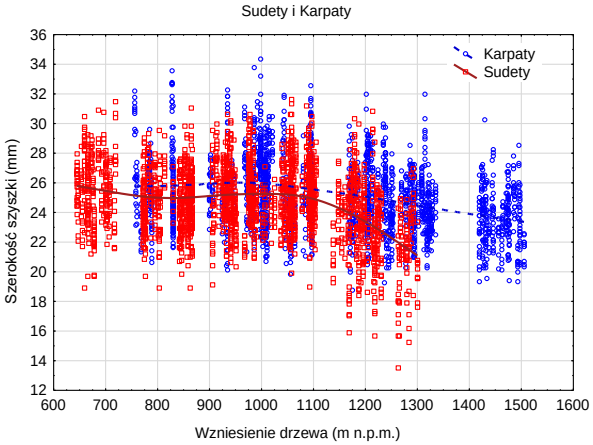
Piętro roślinne	Kształt 1 (podłużny)		Kształt 2 (jajowaty)		Kształt 3 (walcowaty)		Kształt 4 (wrzecionowaty)		Kształt 5 (łódkowaty)		Kształt 6 (wydłużony)	
	R	*p*	*R*	*p*	*R*	*p*	*R*	*p*	*R*	*p*	*R*	*p*
Regiel dolny	0,17	0,08	0,20	0,001	-0,04	0,54	-0,28	<0,001	-0,22	<0,001	-0,21	<0,001
Regiel górny	-0,10	0,18	0,31	<0,001	-0,07	0,35	-0,20	0,007	0,01	0,93	-0,17	0,02
Łącznie	-0,04	0,42	0,22	<0,001	0,05	0,30	-0,27	<0,001	-0,26	<0,001	-0,11	0,03



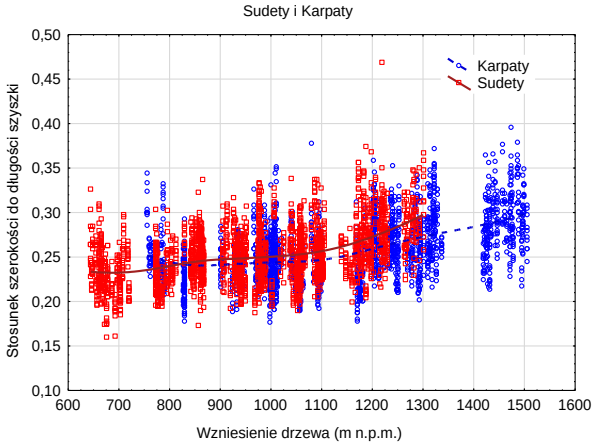
Ryc. 9. Zależność między wagą szyszki a wzniesieniem n.p.m. drzew matecznych dla Sudetów i Karpat



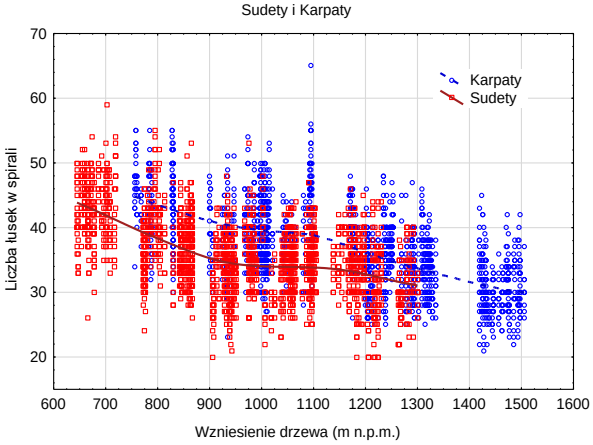
Ryc. 10. Zależność między długością szyszki a wzniesieniem n.p.m. drzew matecznych dla Sudetów i Karpat



Ryc. 11. Zależność między szerokością szyszki a wzniesieniem n.p.m. drzew matecznych dla Sudetów i Karpat



Ryc. 12. Zależność między stosunkiem szerokości do długości szyszki a wzniesieniem n.p.m. drzew matecznych dla Sudetów i Karpat



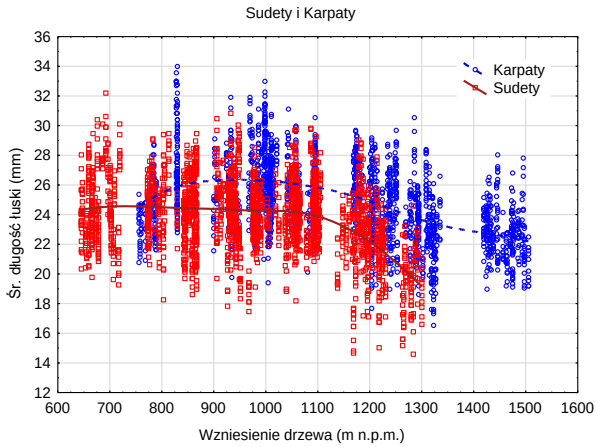
Ryc. 13. Zależność między liczbą łusek w spirali szyszki a wzniesieniem n.p.m. drzew matecznych dla Sudetów i Karpat

5.2.1.2. Korelacje cech łusek z wysokością n.p.m. drzew matecznych

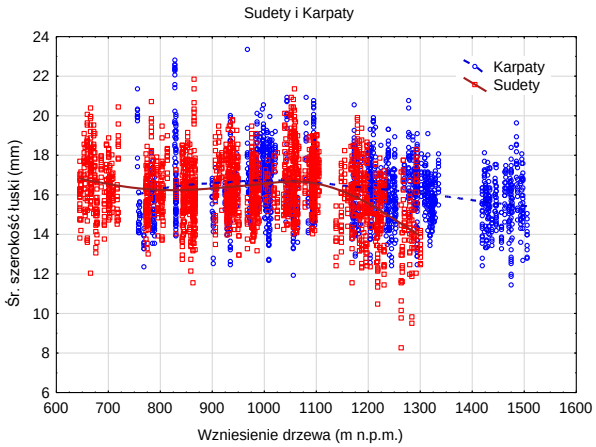
Zależności cech łusek od wzniesienia n.p.m. drzew matecznych prezentują Tab. 10-11 oraz Ryc. 14-20 (dopasowanie krzywych metodą najmniejszych kwadratów).

Tab. 10. Parametry korelacji cech łuski z wysokością n.p.m. drzew matecznych określone dla wszystkich wzniesień n.p.m. oraz dla regla dolnego i regla górnego (*r* – współczynnik korelacji Pearsona, *p* – prawdopodobieństwo testowe)

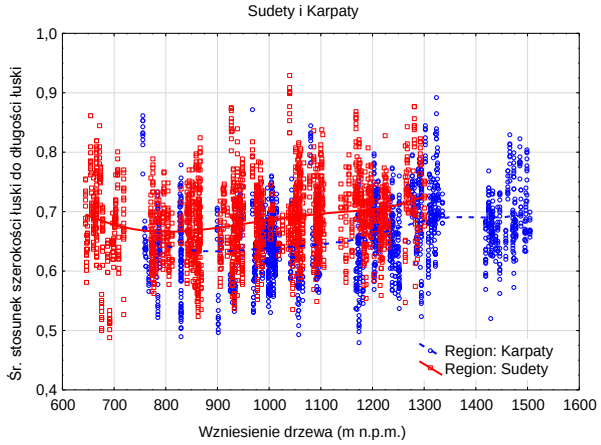
Cecha	Wszystkie wzniesienia		Regiel dolny		Regiel górny	
	r	*p*	*r*	*p*	*r*	*p*
Długość łuski	-0,27	<0,001	0,12	<0,001	-0,26	<0,001
Szerokość łuski	-0,17	<0,001	-0,02	0,31	-0,28	<0,001
Stosunek szerokości do długości łuski	0,14	<0,001	-0,15	<0,001	-0,01	0,65
Długość szczytu łuski	0,13	<0,001	0,42	<0,001	0,13	<0,001
Stosunek długości szczytu łuski do długości łuski	0,48	<0,001	0,47	<0,001	0,48	<0,001
Stosunek długości szczytu łuski do szerokości łuski	0,25	<0,001	0,43	<0,001	0,35	<0,001
Powierzchnia łuski	-0,29	<0,001	-0,08	<0,001	-0,41	<0,001



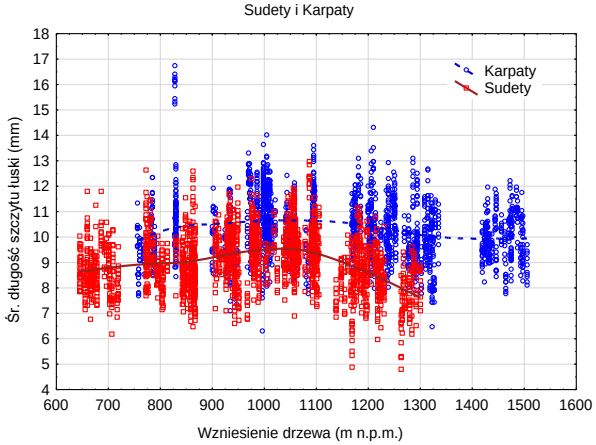
Ryc. 14. Zależność między długością łuski a wzniesieniem n.p.m. drzew matecznych dla Sudetów i Karpat



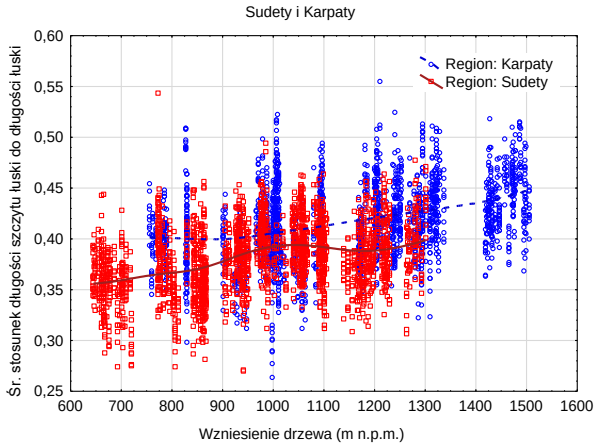
Ryc. 15. Zależność między szerokością łuski a wzniesieniem n.p.m. drzew matecznych dla Sudetów i Karpat



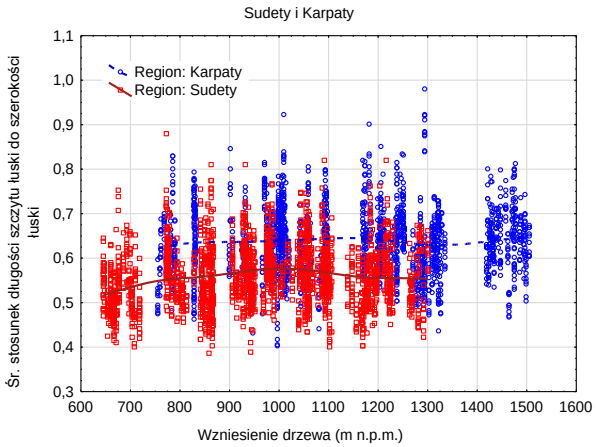
Ryc. 16. Zależność między stosunkiem szerokości do długości łuski a wzniesieniem n.p.m. drzew matecznych dla Sudetów i Karpat



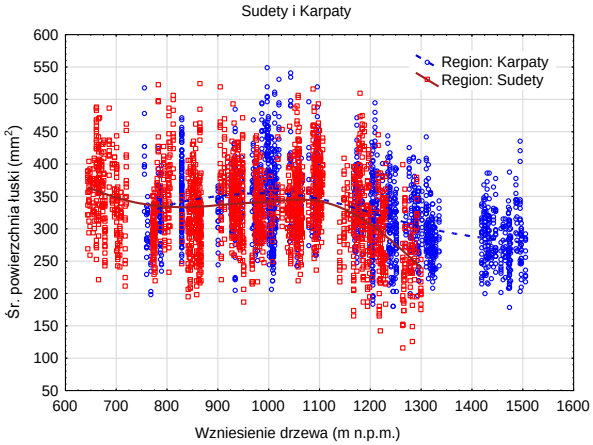
Ryc. 17. Zależność długości szczytu łuski od wzniesienia n.p.m. drzew matecznych dla Sudetów i Karpat



Ryc. 18. Zależność między stosunkiem długości szczytu łuski do długości łuski a wzniesieniem n.p.m. drzew matecznych dla Sudetów i Karpat



Ryc. 19. Zależność między stosunkiem długości szczytu łuski do szerokości łuski a wzniesieniem n.p.m. drzew matecznych dla Sudetów i Karpat



Ryc. 20. Zależność między powierzchnią łuski a wzniesieniem n.p.m. drzew matecznych dla Sudetów i Karpat

Tab. 11. Parametry korelacji Spearmana udziału typu łuski z wysokością n.p.m. drzewostanu matecznego, określone dla drzewostanów wszystkich wzniesień n.p.m. (*R* – współczynnik korelacji Spearmana, *p* – prawdopodobieństwo testowe)

A1 var. *acuminata* f. *apiculata*		A2 var. *acuminata* f. *ligulata*		A3 var. *acuminata* f. *typica*		E2 var. *europaea* f. *typica*		E3 var. *europaea* f. *biloba*		O2 var. *obovata* f. *typica*		łącznie A1+A2+A3 var. *acuminata*		łącznie E2+E3 var. *europaea*	
R	*p*	*R*	*p*	*R*	*p*	*R*	*p*	*R*	*p*	*R*	*p*	*R*	*p*	*R*	*p*
-0,08	0,64	0,09	0,58	0,15	0,35	0,14	0,37	-0,19	0,24	0,21	0,18	0,14	0,37	-0,19	0,24

5.2.1.3. Korelacje cech szyszek i łusek z pozostałymi czynnikami siedliska i właściwościami drzewostanów matecznych

Współczynniki korelacji pozostałych czynników siedliska i właściwości drzewostanów matecznych z cechami szyszek prezentują Tab. 12, zaś z cechami łusek Tab. 14.

Tab. 12. Wartości współczynników korelacji *r* Pearsona oraz *R* Spearmana (dla zmiennych oznaczonych *) cech szyszek z pozostałymi czynnikami siedliska i właściwościami drzewostanów matecznych. Współczynniki istotne (*p*≤0,05) wyróżniono pogrubioną czcionką

	Cecha szyszki												
Czynnik	Waga szyszki (g)	Długość szyszki (mm)	Szerokość szyszki (mm)	Stos. szer. do długości szyszki	Liczba łusek w spirali	Udział szyszek L-skrętnych	Udział szyszek P-skrętnych	Udział szyszek kształtu 1*	Udział szyszek kształtu 2*	Udział szyszek kształtu 3*	Udział szyszek kształtu 4*	Udział szyszek kształtu 5*	Udział szyszek kształtu 6*
Insolacja (W/m²)	**0,04**	0,02	-0,01	-0,03	**0,05**	0,05	-0,05	0,05	-0,07	-0,08	0,02	**0,15**	0,04
Długość geogr. E (°)	-0,01	**-0,04**	**0,07**	**0,11**	**0,09**	0,02	-0,02	**0,18**	**0,19**	**-0,14**	**-0,22**	-0,05	**-0,23**
Szerokość geogr. N (°)	**0,04**	**0,07**	**-0,04**	**-0,13**	**-0,06**	-0,04	0,04	**-0,15**	**-0,25**	0,07	**0,29**	**0,11**	**0,26**
Śr. temp. roczna (°C)	**0,46**	**0,50**	**0,26**	**-0,45**	**0,52**	-0,01	0,01	0,08	**-0,19**	-0,08	**0,22**	**0,26**	0,06
Suma opadów rocz. (mm)	**-0,34**	**-0,38**	**-0,15**	**0,39**	**-0,32**	0,02	-0,02	0,04	**0,27**	-0,00	**-0,28**	**-0,21**	**-0,18**
Bonitacja (m dla 100 lat)	**0,48**	**0,49**	**0,30**	**-0,43**	**0,49**	0,00	-0,00	**0,20**	-0,06	**-0,12**	**0,13**	**0,15**	-0,04
Średnia H d-stanu (m)	**0,44**	**0,43**	**0,28**	**-0,36**	**0,44**	0,01	-0,01	**0,18**	-0,07	**-0,11**	0,09	0,09	-0,01
Średnia d1,3 d-stanu (cm)	**0,07**	**0,03**	0,01	**-0,05**	0,00	0,03	-0,03	-0,09	**-0,16**	0,05	0,07	-0,06	**0,23**
Liczba drzew na 1 ha	**-0,07**	**-0,04**	-0,02	**0,04**	0,02	0,03	-0,03	**0,10**	**0,13**	-0,08	-0,08	**0,10**	**-0,20**
Piersn. pow. przekr. (m²/ha)	**-0,04**	-0,02	0,00	0,01	0,03	0,09	-0,09	0,03	0,03	-0,08	-0,07	0,05	-0,03
Zasobność d-nu (m³/ha)	**0,14**	**0,14**	**0,12**	**-0,10**	**0,23**	0,06	-0,06	**0,15**	0,08	**-0,17**	**-0,10**	0,10	**-0,10**
Średni wiek d-stanu (lata)	**-0,39**	**-0,45**	**-0,22**	**0,43**	**-0,42**	-0,00	0,00	**-0,13**	**0,10**	0,08	**-0,16**	**-0,23**	0,02

W Tab. 13 zaprezentowano wartości współczynników korelacji *R* Spearmana łącznych udziałów typów łusek *acuminata*, *europaea* oraz *obovata* z długością i szerokością geograficzną określonych dla całego badanego materiału. Zależności dla łusek *obovata* są nieistotne, udział łusek *acuminata* rośnie na wschód i maleje na północ, udział łusek *europaea* maleje na wschód i rośnie w kierunku północnym.

Tab. 13. Wartości współczynników korelacji *R* Spearmana łącznych udziałów typów łusek z długością i szerokością geograficzną

Cecha szyszki	Łączny udział łusek typu *acuminata* (A1+A2+A3)		Łączny udział łusek typu *europaea* (E2+E3)		Udział łusek typu *obovata* (O2)	
	R	*p*	*R*	*p*	*R*	*p*
Długość geogr. E (°)	0,77	<0,001	-0,70	<0,001	-0,27	0,09
Szerokość geogr. N (°)	-0,69	<0,001	0,68	<0,001	0,02	0,91

Tab. 14. Wartości współczynników korelacji *r* Pearsona oraz *R* Spearmana (dla zmiennych oznaczonych *) cech łusek z pozostałymi czynnikami siedliska i właściwościami drzewostanów matecznych. Współczynniki istotne ($p \leq 0,05$) wyróżniono pogrubioną czcionką

	Cecha łuski												
Czynnik	Śr. długość łuski (mm)	Śr. szerokość łuski (mm)	Śr. stos. szer. łuski do dł. łuski	Śr. długość szczytu łuski (mm)	Śr. stos. dł. szczytu łuski do dł. łuski	Śr. stos. dł. szczytu łuski do szer. łuski	Śr. powierzchnia łuski (mm^2)	Udział typu łuski A1*	Udział typu łuski A2*	Udział typu łuski A3*	Udział typu łuski E2*	Udział typu łuski E3*	Udział typu łuski O2*
Insolacja (W/m^2)	0,00	0,01	0,01	-0,03	**-0,04**	**-0,03**	-0,02	0,10	0,06	-0,11	-0,01	-0,03	-0,00
Długość geogr. E (°)	**0,21**	0,02	**-0,21**	**0,51**	**0,48**	**0,50**	**-0,07**	**0,35**	**0,73**	**0,61**	**-0,63**	**0,41**	-0,27
Szerokość geogr. N (°)	**-0,18**	0,00	**0,21**	**-0,51**	**-0,50**	**-0,51**	**0,09**	-0,30	**-0,65**	**-0,56**	**0,66**	**-0,44**	0,02
Śr. temp. roczna (°C)	**0,33**	**0,17**	**-0,20**	-0,02	**-0,39**	**-0,14**	**0,27**	0,14	0,09	0,01	0,01	-0,04	-0,30
Suma opadów rocz. (mm)	**-0,14**	**-0,13**	**0,04**	**0,26**	**0,52**	**0,35**	**-0,25**	0,09	**0,36**	0,24	**-0,41**	0,27	0,09
Bonitacja (m dla 100 lat)	**0,40**	**0,19**	**-0,27**	**0,12**	**-0,27**	-0,01	**0,32**	0,17	0,28	0,08	-0,17	0,11	-0,29
Średnia H d-stanu (m)	**0,34**	**0,18**	**-0,20**	**0,11**	**-0,23**	-0,02	**0,30**	0,13	0,20	0,15	-0,09	0,04	-0,28
Średnia d1,3 d-stanu (cm)	**-0,10**	0,02	**0,13**	**-0,24**	**-0,23**	**-0,26**	**0,07**	-0,03	**-0,33**	-0,20	**0,35**	**-0,31**	0,22
Liczba drzew na 1 ha	**0,12**	-0,03	**-0,17**	**0,28**	**0,25**	**0,31**	**-0,10**	0,06	**0,45**	0,29	**-0,44**	**0,38**	**-0,30**
Pierśn. pow. przekr. (m^2/ha)	**0,10**	-0,01	**-0,13**	**0,15**	**0,11**	**0,17**	**-0,07**	-0,11	**0,36**	0,23	-0,29	0,28	-0,25
Zasobność d-nu (m^3/ha)	**0,24**	**0,06**	**-0,22**	**0,27**	**0,10**	**0,23**	**0,04**	0,14	**0,57**	**0,35**	**-0,45**	0,30	**-0,32**
Średni wiek d-stanu (lata)	**-0,35**	**-0,13**	**0,27**	**-0,06**	**0,30**	0,03	**-0,26**	-0,12	**-0,32**	-0,05	0,24	-0,18	0,25

5.2.2. Zależności między cechami szyszek i łusek a czynnikami siedliska oraz właściwościami drzewostanów matecznych, obliczone z wykorzystaniem uogólnionych modeli addytywnych

W odróżnieniu od wcześniej przedstawionej analizy zależności cech szyszek i łusek od wzniesienia n.p.m. i pozostałych czynników położenia, klimatu, bonitacją oraz cechami drzew matecznych, które bywają wzajemnie skorelowane, wnioskowanie w oparciu o uogólnione modele addytywne pozwala ocenić nieliniowy wpływ poszczególnych czynników na cechy szyszek i łusek w sposób nieobarczony wpływem pozostałych zmiennych niezależnych.

Wykorzystując uogólnione modele addytywne (GAM – generalized additive model) przetestowano osiem zestawów zmiennych objaśniających w celu uchwycenia ich wpływu na badane cechy szyszek i łusek (Tab. 15). Są to zestawy zmiennych niezależnych opisujących warunki siedliskowe (w tym czynniki położenia, możliwości produkcyjne siedliska wyrażone bonitacją oraz czynniki klimatyczne), a także zmienne niezależne, opisujące właściwości drzewostanu matecznego. Porównując współczynniki determinacji (*100) różnych modeli GAM w Tab. 16, widać, że – oprócz wzniesienia lub temperatury i opadów – włączenie do modeli GAM pozostałych czynników siedliska i drzewostanu wydatnie podnosi wartość współczynników determinacji.

Modelem o przeciętnie najwyższym dopasowaniu jest model 2, korzystający ze wszystkich zmiennych dotyczących siedliska oraz drzewostanu, z wyjątkiem wzniesienia n.p.m., zastąpionego średnią temperaturą roczną i sumą opadów rocznych. Drugim modelem o niewiele niższych współczynnikach determinacji był model 1, biorący pod uwagę wzniesienie n.p.m., zamiast średniej temperatury rocznej i sumy opadów rocznych. W dwóch najlepszych modelach (modelu 2 i modelu 1), najwyższe współczynniki determinacji osiągają zmienne: liczba łusek w spirali oraz stosunek długości szczytu łuski do długości łuski, a także długość szczytu łuski i długość szyszki. Skrętność szyszek, udział poszczególnych kształtów szyszek, szerokość szyszki oraz szerokość łuski i średni stosunek szerokości do długości łuski mają bardzo niskie współczynniki. Warto zauważyć, że wszystkie modele wyjaśniają jedynie część zmienności badanych cech (poniżej połowy).

Tab. 15. Modele GAM wykorzystujące zmienne siedliska i drzewostanu matecznego do objaśniania zmienności cech szyszek i łusek

Numer modelu	Zmienne objaśniające (niezależne)	Liczba parametrów równania bez wyrazu wolnego:
Model 1	wzniesienie d-nu, insolacja, długość geogr., szerokość geogr., średnia H d-nu, średnia d1,3 d-nu, liczba drzew/ha, średni wiek d-nu	8
Model 2	insolacja, długość geogr., szerokość geogr., śr. temp. roczna, suma opadów, średnia H d-nu, średnia d1,3 d-nu, liczba drzew/ha, średni wiek d-nu	9
Model 3	wzniesienie d-nu, insolacja, długość geogr., szerokość geogr., bonitacja, średnia d1,3 d-nu, liczba drzew/ha	7
Model 4	insolacja, długość geogr., szerokość geogr., śr. temp. roczna, suma opadów, bonitacja, średnia d1,3 d-nu, liczba drzew/ha	8
Model 5	wzniesienie d-nu, insolacja, długość geogr., szerokość geogr.	4
Model 6	wzniesienie d-nu, insolacja, długość geogr., szerokość geogr., bonitacja	5
Model 7	śr. temp. roczna, suma opadów	2
Model 8	średnia H d-nu, średnia d1,3 d-nu, liczba drzew/ha, średni wiek d-nu	4

Tab. 16. Wartości współczynników determinacji R^2 *100 różnych modeli zależności cech szyszek i łusek od zmiennych zależnych

Zmienna zależna	Model 1	Model 2	Model 3	Model 4	Model 5	Model 6	Model 7	Model 8
Waga szyszki	34,10	34,35	33,60	34,03	31,09	32,10	27,79	29,80
Długość szyszki	36,32	36,43	36,29	36,42	34,01	34,88	30,33	32,50
Szerokość szyszki	17,91	18,23	17,16	17,94	14,10	15,36	13,08	15,08
Stosunek szerokości do długości szyszki	29,11	29,09	29,13	29,04	27,74	28,39	24,13	25,10
Liczba łusek w spirali	41,06	41,80	41,16	41,66	38,56	39,97	35,49	32,27
Udział szyszek L-skrętnych	5,80	6,17	4,96	5,33	3,09	4,08	1,85	3,79
Udział szyszek P-skrętnych	5,80	6,17	4,96	5,33	3,09	4,08	1,85	3,79
Udział kształtu 1 szyszek	14,50	15,26	13,44	14,13	12,41	12,92	7,55	8,68
Udział kształtu 2 szyszek	16,71	17,19	14,04	15,28	11,58	12,18	10,66	11,85
Udział kształtu 3 szyszek	11,02	11,42	8,41	9,91	5,45	6,87	4,52	8,54
Udział kształtu 4 szyszek	16,76	17,97	16,70	17,64	12,82	14,64	10,57	11,98
Udział kształtu 5 szyszek	13,54	13,94	13,33	13,80	10,56	11,30	6,62	7,93
Udział kształtu 6 szyszek	21,23	22,50	18,11	20,99	14,12	15,78	12,41	13,57
Śr. długość łuski	30,66	30,86	30,63	30,83	28,14	29,27	24,99	26,47
Śr. szerokość łuski	14,92	15,15	13,43	14,67	9,13	10,68	7,90	11,07
Śr. stosunek szerokości do długości łuski	17,69	18,23	16,66	17,56	15,78	16,03	13,76	13,41
Śr. długość szczytu łuski	38,06	38,45	36,69	38,04	34,87	35,29	26,92	23,90
Śr. stosunek długości szczytu łuski do długości łuski	39,52	39,99	37,34	38,85	36,29	36,51	29,77	25,88
Śr. stosunek długości szczytu łuski do szerokości łuski	31,37	31,63	30,87	31,18	29,76	30,07	23,00	18,85
Śr. powierzchnia łuski	22,17	22,55	21,20	22,01	17,54	19,51	14,87	18,56

Analizy wpływu wzniesienia n.p.m. drzewostanu matecznego dokonano z wykorzystaniem modelu 1, pozostałych czynników – z zastosowaniem modelu 2 (Tab. 15). W Tab. 17 przedstawiono pomocniczo procentową względem średniej wartości danej cechy reakcję szyszek i łusek (maksimum-

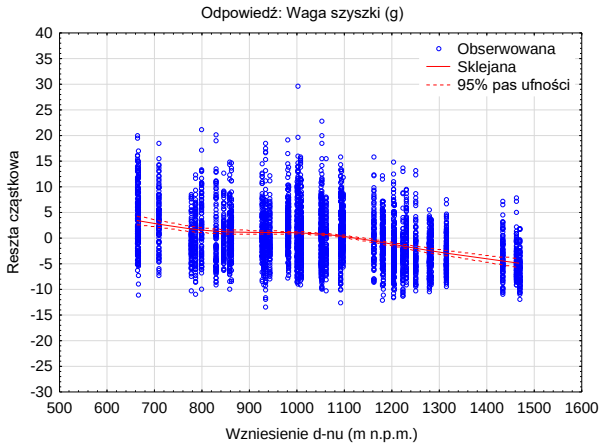
minimum) na poszczególne czynniki (w ich przedziale badanym w pracy) w modelach GAM 2, z wyjątkiem wzniesienia n.p.m. (*) w modelu GAM 1.

Tab. 17. Procentowa reakcja zmienności cech szyszek i łusek (maksimum-minimum względem średniej wartości danej cechy) na zakres oddziaływania poszczególnych czynników w modelu GAM 2 (wzniesienie n.p.m. [*] analizowane w modelu GAM 1). Skala barw zależna w każdym wierszu od siły reakcji danej cechy na czynnik

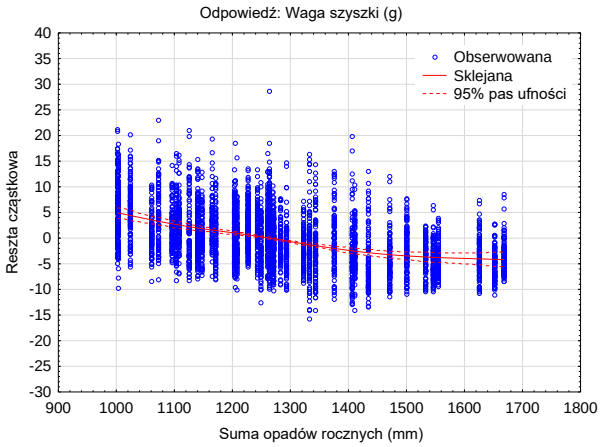
	Wzniesienie n.p.m.*	Insolacja (W/m2)	Długość geogr. E (°)	Szerokość geogr. N (°)	Śr. temp. roczna (°C)	Suma opadów rocz. (mm)	Średnia H d-stanu (m)	Średnia d1,3 d-stanu (cm)	Liczba drzew na 1 ha	Średni wiek d-stanu (lata)	SUMA
Waga szyszki	46,1	24,0	62,1	46,5	11,5	50,5	39,2	37,7	38,8	6,8	363,1
Długość szyszki	19,1	9,5	36,0	30,1	5,5	26,4	11,6	14,3	14,5	5,4	172,4
Szerokość szyszki	6,2	6,9	7,7	5,3	5,1	5,0	10,0	8,5	8,3	3,9	66,9
Stosunek szerokości do długości szyszki	18,2	3,6	26,5	23,9	5,7	24,3	4,0	6,1	5,1	7,7	124,9
Liczba łusek w spirali	35,7	5,4	49,1	37,8	21,6	10,8	6,2	6,3	6,6	9,6	189,1
Śr. długość łuski	16,4	2,5	13,5	5,8	12,1	10,9	6,2	10,6	8,4	2,1	88,5
Śr. szerokość łuski	7,3	6,3	15,2	13,8	8,8	16,2	11,3	8,1	5,9	6,5	99,3
Śr. stos. szer. łuski do dług. łuski	9,6	4,7	5,8	10,2	17,7	8,2	6,1	6,2	8,4	3,9	80,7
Śr. długość szczytu łuski	14,9	3,4	3,4	20,5	14,4	20,5	6,9	13,8	8,5	10,1	116,5
Śr. stos. dług. szczytu łuski do dług. łuski	9,3	4,2	12,4	25,5	14,0	7,1	6,4	3,0	3,1	9,3	94,1
Śr. stos. dług. szczytu łuski do szer. łuski	6,5	3,8	14,1	33,2	8,3	3,4	5,0	8,2	10,5	7,0	100,1
Śr. powierzchnia łuski	10,0	11,9	11,0	11,8	10,0	17,3	27,8	24,2	18,3	6,4	148,5
SUMA	199,1	86,1	256,9	264,3	134,7	200,6	140,6	147,0	136,3	78,6	

5.2.2.1. Wybrane zależności między cechami szyszek a zmiennymi niezależnymi

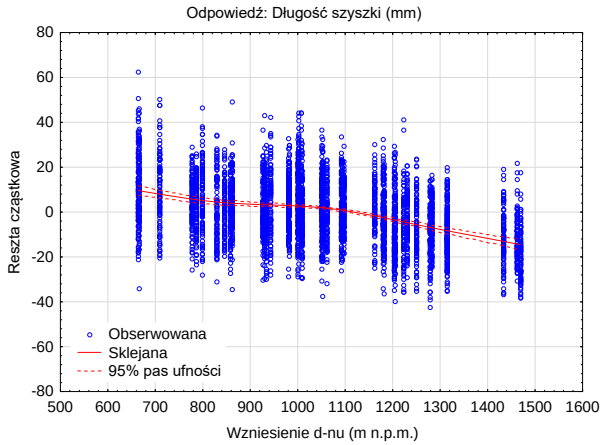
Wyniki kształtowania się reszt cząstkowych wpływu zmiennych objaśniających na cechy szyszek reprezentują Ryc. 21-32. Na podstawie analizy, brak jest podstaw do wnioskowania o wpływie wzniesienia na udział poszczególnych kierunków skrętu spirali. Wśród czynników wywołujących najsilniejszą reakcję udziału poszczególnych kształtów szyszki można wymienić szerokość i długość geograficzną, sumę opadów rocznych oraz średnią temperaturę roczną.



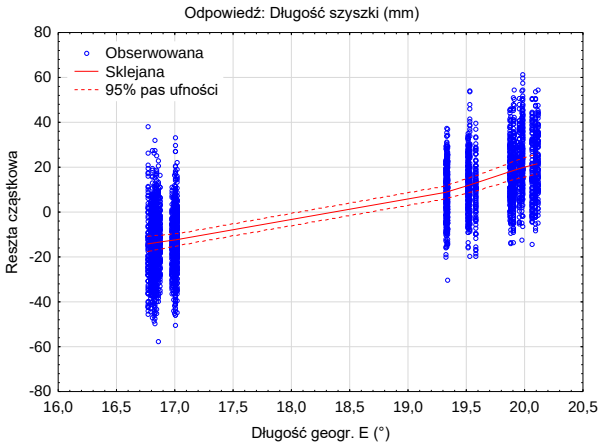
Ryc. 21. Kształtowanie się reszt cząstkowych wagi szyszki w zależności od wzniesienia n.p.m. drzewostanu matecznego – wg modelu 1 GAM



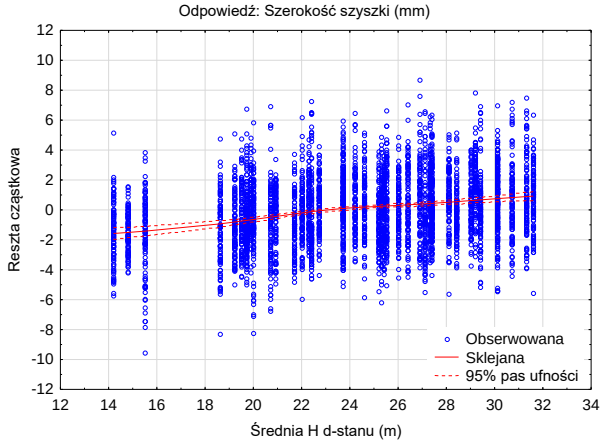
Ryc. 22. Kształtowanie się reszt cząstkowych wagi szyszki w zależności od sumy opadów rocznych dla drzewostanu matecznego – wg modelu 2 GAM



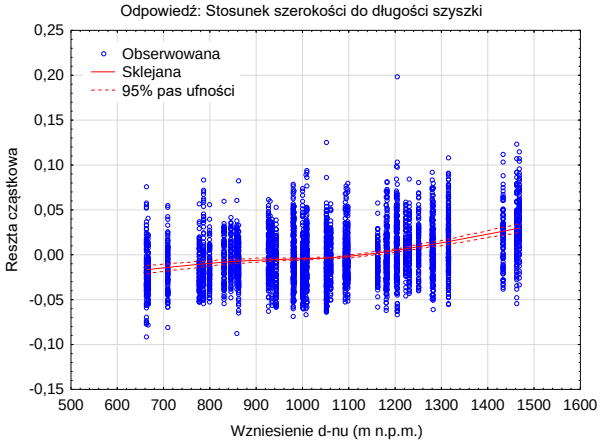
Ryc. 23. Kształtowanie się reszt cząstkowych długości szyszki w zależności od wzniesienia n.p.m. drzewostanu matecznego – wg modelu 1 GAM



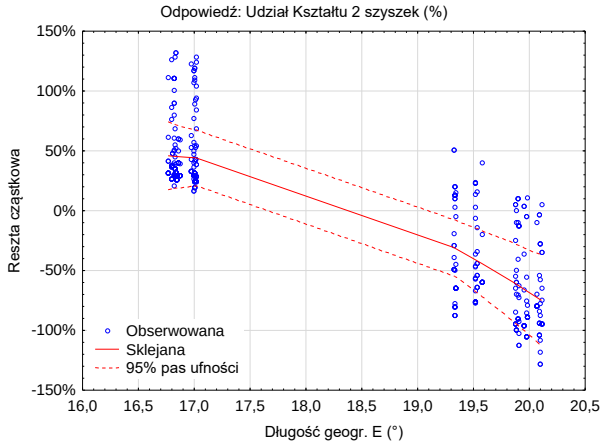
Ryc. 24. Kształtowanie się reszt cząstkowych długości szyszki w zależności od długości geograficznej drzewostanu matecznego – wg modelu 2 GAM



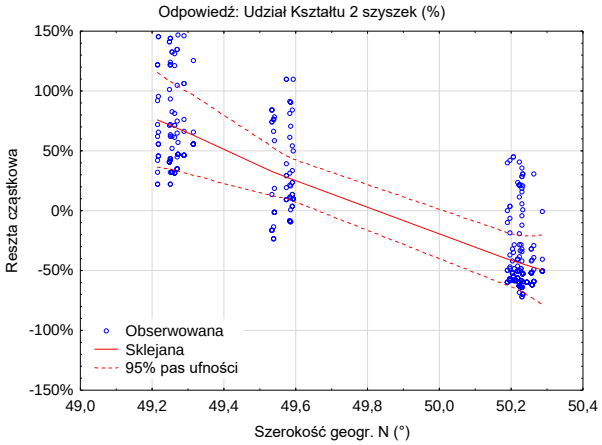
Ryc. 25. Kształtowanie się reszt cząstkowych szerokości szyszki w zależności od średniej wysokości drzewostanu matecznego – wg modelu 2 GAM



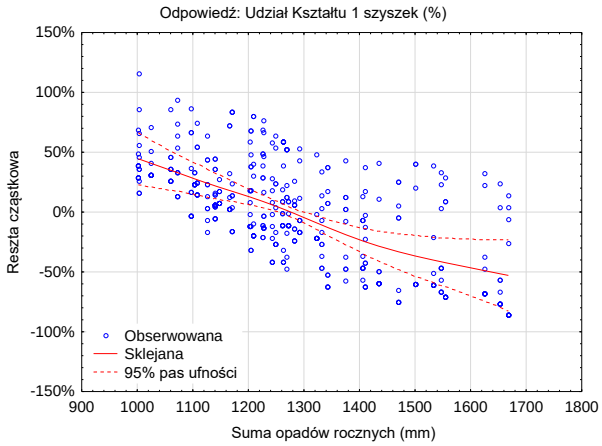
Ryc. 26. Kształtowanie się reszt cząstkowych stosunku szerokości do długości szyszki w zależności od wzniesienia n.p.m. drzewostanu matecznego – wg modelu 1 GAM



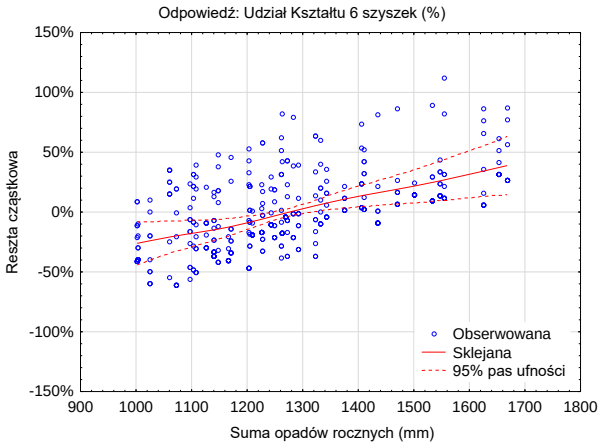
Ryc. 27. Kształtowanie się reszt cząstkowych udziału kształtu 2 szyszek w zależności od długości geograficznej drzewostanu matecznego – wg modelu 2 GAM



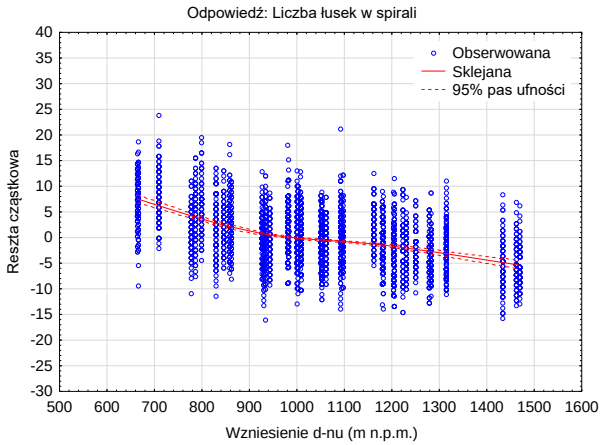
Ryc. 28. Kształtowanie się reszt cząstkowych udziału kształtu 2 szyszek w zależności od szerokości geograficznej drzewostanu matecznego – wg modelu 2 GAM



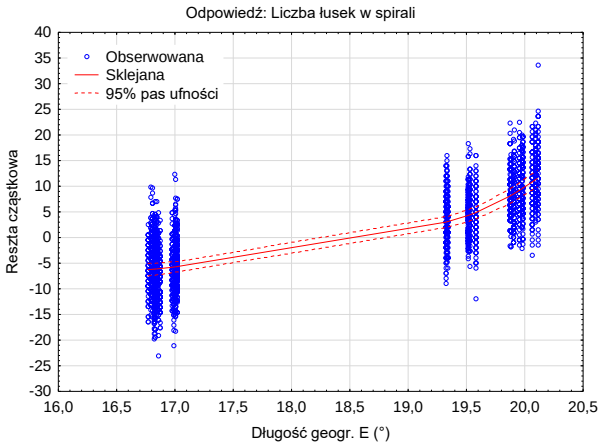
Ryc. 29. Kształtowanie się reszt cząstkowych udziału kształtu 1 szyszek w zależności od sumy opadów rocznych dla drzewostanu matecznego – wg modelu 2 GAM



Ryc. 30. Kształtowanie się reszt cząstkowych udziału kształtu 6 szyszek w zależności od sumy opadów rocznych dla drzewostanu matecznego – wg modelu 2 GAM



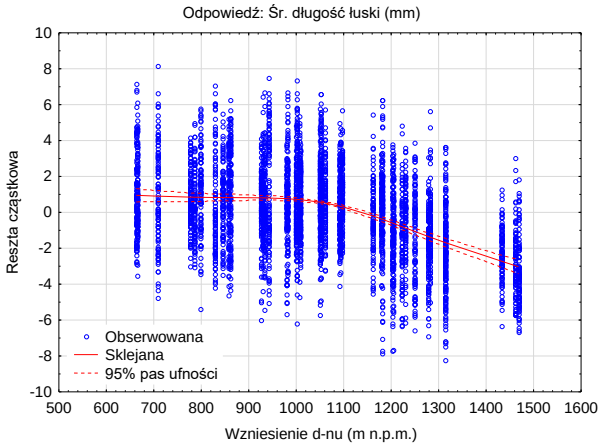
Ryc. 31. Kształtowanie się reszt cząstkowych liczby łusek w spirali szyszki w zależności od wzniesienia n.p.m. drzewostanu matecznego – wg modelu 1 GAM



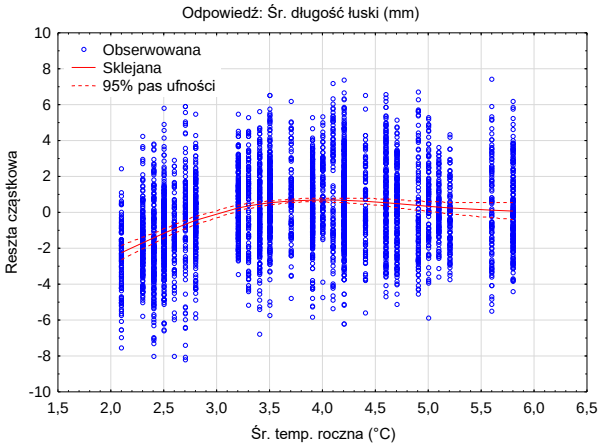
Ryc. 32. Kształtowanie się reszt cząstkowych liczby łusek w spirali szyszki w zależności od długości geograficznej drzewostanu matecznego – wg modelu 2 GAM

5.2.2.2. Zależność między cechami łusek a zmiennymi niezależnymi

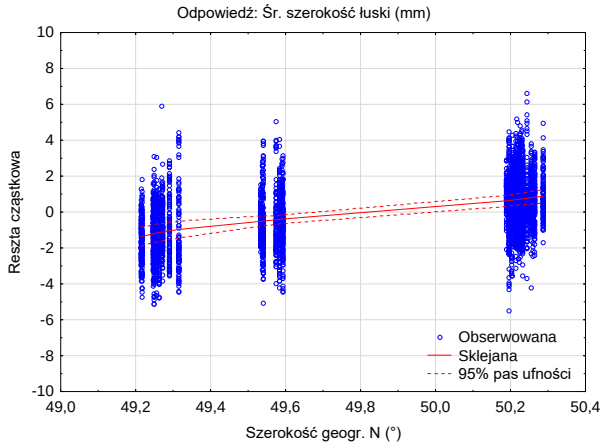
Na Ryc. 33-50 przedstawiono kształtowanie się reszt cząstkowych wybranych cech łusek w zależności od niektórych zmiennych objaśniających.



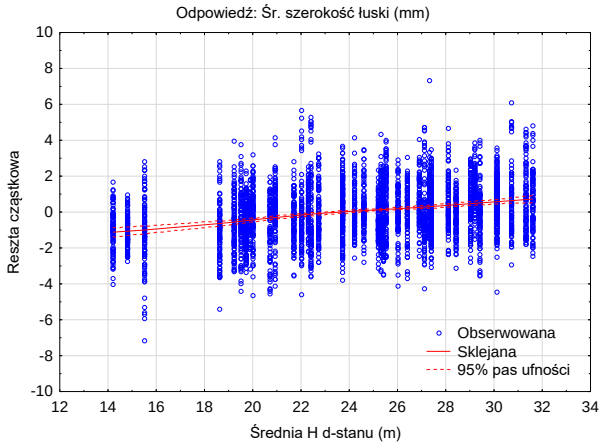
Ryc. 33. Kształtowanie się reszt cząstkowych długości łuski w zależności od wzniesienia n.p.m. drzewostanu matecznego – wg modelu 1 GAM



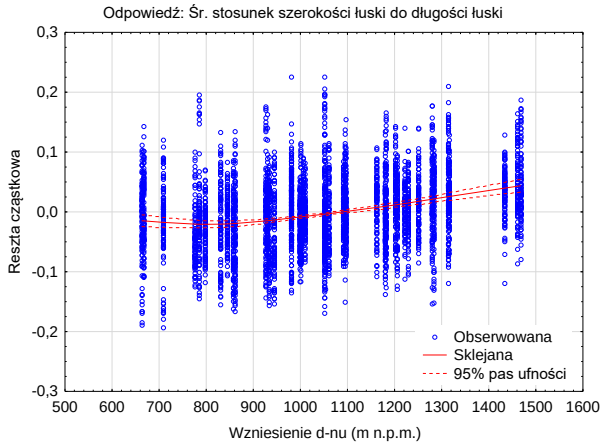
Ryc. 34. Kształtowanie się reszt cząstkowych długości łuski w zależności od średniej temperatury rocznej dla drzewostanu matecznego – wg modelu 2 GAM



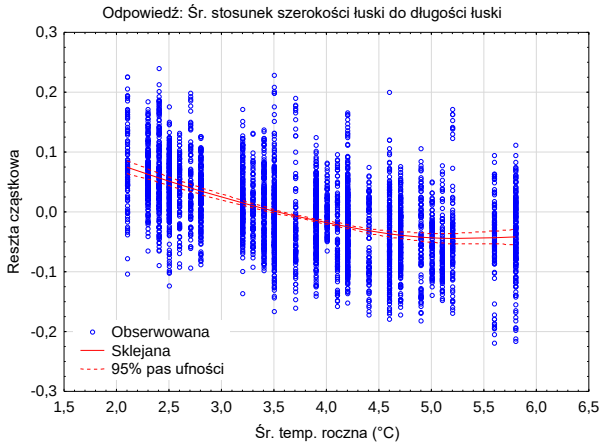
Ryc. 35. Kształtowanie się reszt cząstkowych szerokości łuski w zależności od szerokości geograficznej drzewostanu matecznego – wg modelu 2 GAM



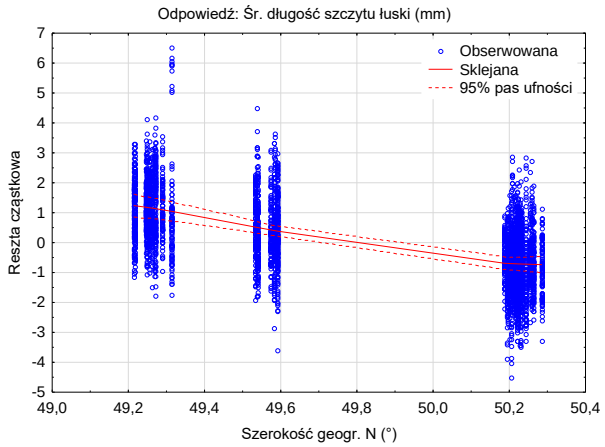
Ryc. 36. Kształtowanie się reszt cząstkowych szerokości łuski w zależności od średniej wysokości drzewostanu matecznego – wg modelu 2 GAM



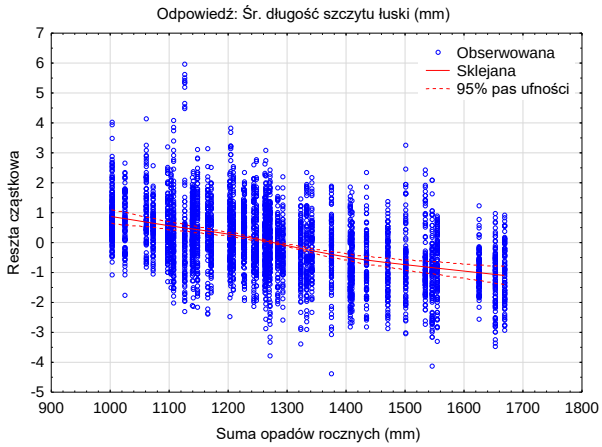
Ryc. 37. Kształtowanie się reszt cząstkowych stosunku szerokości do długości łuski w zależności od wzniesienia n.p.m. drzewostanu matecznego – wg modelu 1 GAM



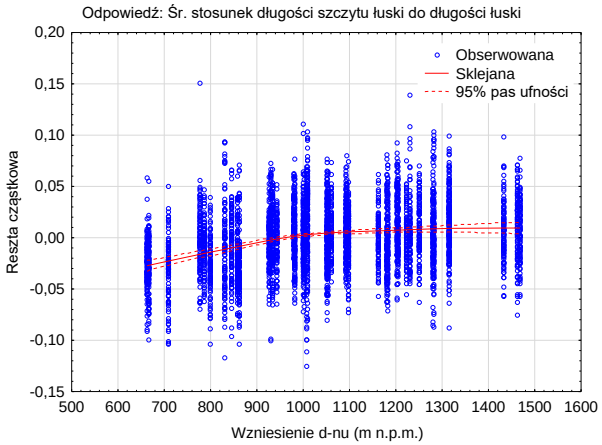
Ryc. 38. Kształtowanie się reszt cząstkowych stosunku szerokości do długości łuski w zależności od średniej temperatury rocznej dla drzewostanu matecznego – wg modelu 2 GAM



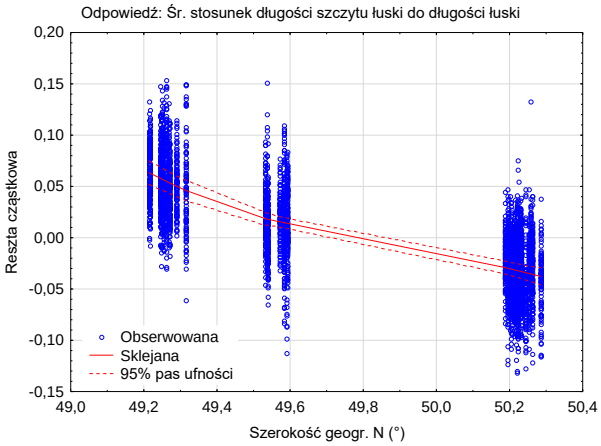
Ryc. 39. Kształtowanie się reszt cząstkowych długości szczytu łuski w zależności od szerokości geograficznej drzewostanu matecznego – wg modelu 2 GAM



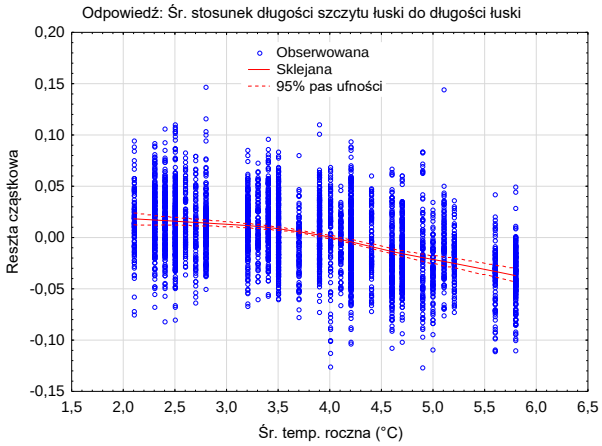
Ryc. 40. Kształtowanie się reszt cząstkowych długości szczytu łuski w zależności od sumy opadów rocznych dla drzewostanu matecznego – wg modelu 2 GAM



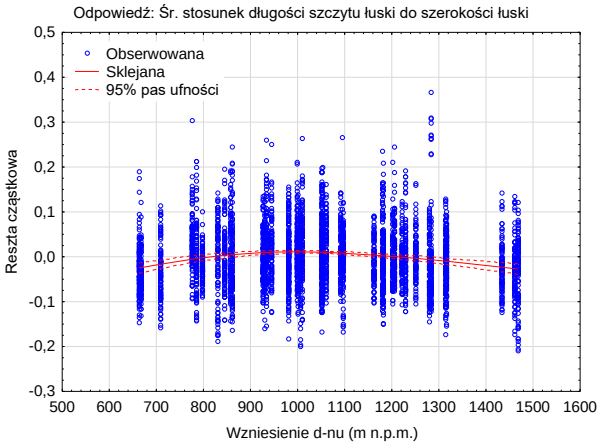
Ryc. 41. Kształtowanie się reszt cząstkowych stosunku długości szczytu łuski do długości łuski w zależności od wzniesienia n.p.m. drzewostanu matecznego – wg modelu 1 GAM



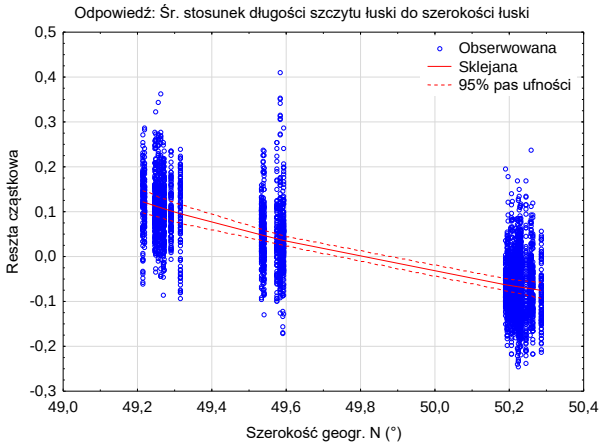
Ryc. 42. Kształtowanie się reszt cząstkowych stosunku długości szczytu łuski do długości łuski w zależności od szerokości geograficznej drzewostanu matecznego – wg modelu 2 GAM



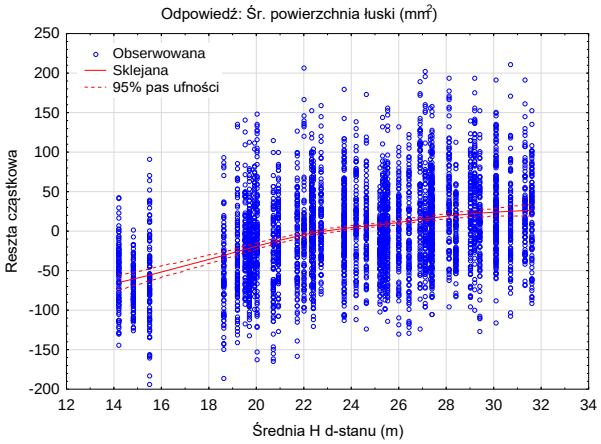
Ryc. 43. Kształtowanie się reszt cząstkowych stosunku długości szczytu łuski do długości łuski w zależności od średniej temperatury rocznej dla drzewostanu matecznego – wg modelu 2 GAM



Ryc. 44. Kształtowanie się reszt cząstkowych stosunku długości szczytu łuski do szerokości łuski w zależności od wzniesienia n.p.m. drzewostanu matecznego – wg modelu 1 GAM



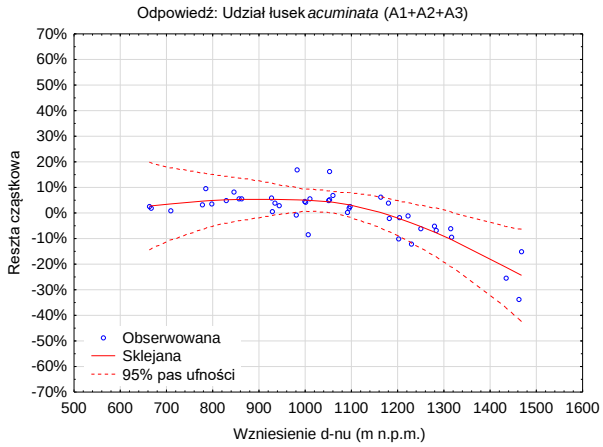
Ryc. 45. Kształtowanie się reszt cząstkowych stosunku długości szczytu łuski do szerokości łuski w zależności od szerokości geograficznej drzewostanu matecznego – wg modelu 2 GAM



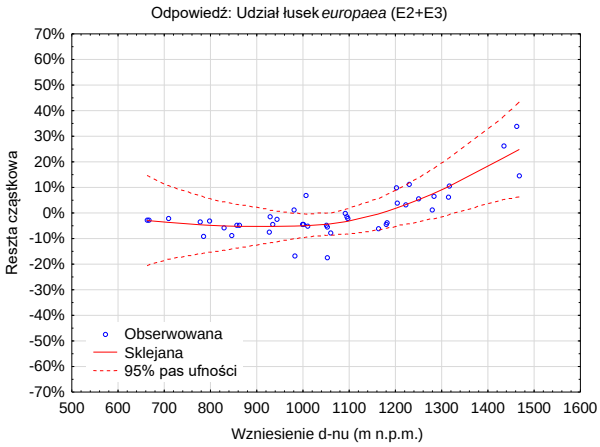
Ryc. 46. Kształtowanie się reszt cząstkowych powierzchni łuski w zależności od średniej wysokości drzewostanu matecznego – wg modelu 2 GAM

Najsilniejszymi zmianami reszt cząstkowych w zależności od zmian czynników objaśniających charakteryzują się łuski typu E2 (var. *europaea* f. *typica*) i E3 (var. *europaea* f. *biloba*), natomiast – przeciętnie wśród typów łusek – najsilniejsze reakcje wywołują długość geograficzna oraz suma opadów rocznych i wzniesienie n.p.m. drzewostanu matecznego. Łącznie, łuski w typie E (var.

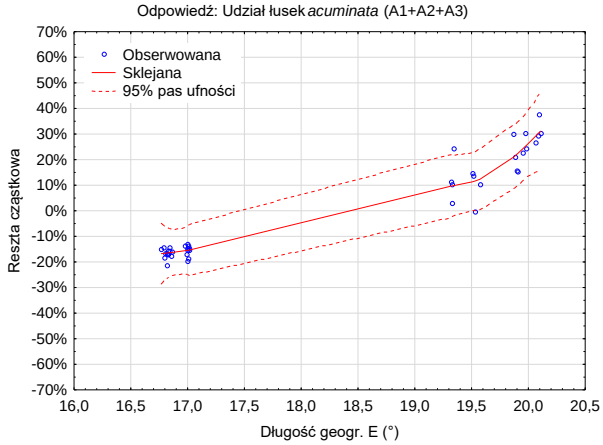
europaea) reagują silniej na zmiany analizowanych czynników niż łuski w typie A (var. *acuminata*). Łuski w typie O (var. *obovata*) przejawiają niewielką reakcję na zmiany analizowanych czynników.



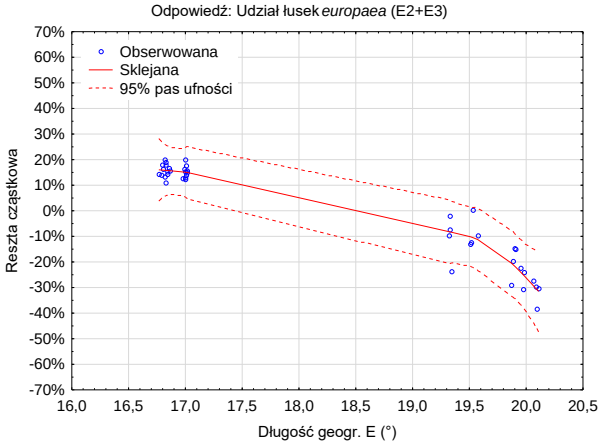
Ryc. 47. Kształtowanie się reszt cząstkowych łącznego udziału typu łusek typu *acuminata* (A1+A2+A3) w zależności od wzniesienia n.p.m. drzewostanu matecznego – wg modelu 1 GAM



Ryc. 48. Kształtowanie się reszt cząstkowych łącznego udziału typu łusek typu *europaea* (E2+E3) w zależności od wzniesienia n.p.m. drzewostanu matecznego – wg modelu 1 GAM



Ryc. 49. Kształtowanie się reszt cząstkowych łącznego udziału typu łusek typu *acuminata* (A1+A2+A3) w zależności od długości geograficznej drzewostanu matecznego – wg modelu 2 GAM



Ryc. 50. Kształtowanie się reszt cząstkowych łącznego udziału typu łusek typu *europaea* (E2+E3) w zależności od długości geograficznej drzewostanu matecznego – wg modelu 2 GAM

5.3. PORÓWNANIE CECH SZYSZEK I ŁUSEK Z RÓŻNYCH REGLI

5.3.1. Porównanie cech szyszek z różnych regli

Tab. 18 przedstawia wyniki testu *t*-Studenta porównującego cechy szyszek dla regla dolnego i regla górnego (według wzniesień określonych w rozdziale 4.3).

Tab. 18. Wyniki testu *t* dla cech szyszek w piętrze regla dolnego i regla górnego

Cecha	Średnia		Wartość *t*	Stopnie swobody *df*	Wartość *p*	N ważnych	
	Regiel dolny	Regiel górny				Regiel dolny	Regiel górny
Waga szyszki	19,98	15,28	26,91	4183	<0,001	2450	1735
Długość szyszki	105,07	91,01	30,53	4182	<0,001	2449	1735
Szerokość szyszki	25,38	24,23	15,59	4182	<0,001	2449	1735
Stosunek szerokości do długości szyszki	0,245	0,271	-26,564	4181	<0,001	2448	1735
Liczba łusek w spirali szyszki	38,54	32,95	32,73	4183	<0,001	2450	1735

Tab. 19 przedstawia frakcje skrętności łusek w spirali szyszki na drzewach (według wzniesień określonych w rozdziale 4.3) wyrażone w procentach udziału wszystkich szyszek, osobno dla regla dolnego i regla górnego oraz statystykę χ^2, na podstawie której można wnioskować o niezależności zmiennych. Zmienne skrętność i piętro nie są powiązane, a struktura skrętności nie różni się istotnie.

Tab. 19. Udział procentowy szyszek lewo- i prawoskrętnych w reglu dolnym i reglu górnym oraz statystyki Chi-kwadrat

Udział L-skrętnych		Udział P-skrętnych		Wartość χ^2	Stopnie swobody *df*	Wartość *p*
Regiel dolny	Regiel górny	Regiel dolny	Regiel górny			
52,24	51,30	47,76	48,70	0,366	1	0,545

Tab. 20 przedstawia frakcje poszczególnych kształtów szyszek na drzewach (według wzniesień określonych w rozdziale 4.3) w poszczególnych jednostkach geograficznych wyrażone w procentach udziału wszystkich kształtów szyszek, osobno dla regla dolnego i regla górnego. Statystyki χ^2 prezentuje Tab. 21. Udowodniono, że struktura kształtów szyszek obu regli różni się we wszystkich jednostkach geograficznych istotnie (wyjątkiem były Góry Bialskie).

Tab. 20. Udział procentowy kształtów szyszek w reglu dolnym i reglu górnym

Kształt 1 podłużny		Kształt 2 jajowaty		Kształt 3 walcowaty		Kształt 4 wrzecionowaty		Kształt 5 łódkowaty		Kształt 6 wydłużony	
Regiel dolny	Regiel górny	Regiel dolny	Regiel górny	Regiel dolny	Regiel górny	Regiel dolny	Regiel górny	Regiel dolny	Regiel górny	Regiel dolny	Regiel górny
28,15	24,55	20,14	27,26	10,95	17,18	14,05	8,24	5,39	0,81	21,32	21,96

Tab. 21. Wyniki testu niezależności Chi-kwadrat kształtu szyszki w obu reglach (* – kształty szyszek 1, 6, a także łącznie 2 i 4 oraz 3 i 5)

Wartość χ^2	Stopnie swobody *df*	Wartość *p*
147,127	5	<0,001

5.3.2. Porównanie cech łusek z różnych regli

Tab. 22 przedstawia wyniki testu *t*-Studenta porównującego cechy łusek dla regla dolnego i regla górnego (według wzniesień określonych w rozdziale 4.3). Udowodniono, że wszystkie ilościowe cechy łusek różnią się istotnie w reglu górnym i dolnym.

Tab. 22. Wyniki testu *t* dla cech łusek w piętrze regla dolnego i regla górnego

Cecha	Średnia		Wartość *t*	Stopnie swobody *df*	Wartość *p*	N ważnych	
	Regiel dolny	Regiel górny				Regiel dolny	Regiel górny
Długość łuski	25,05	23,16	24,38	4180	<0,001	2450	1732
Szerokość łuski	16,42	16,06	7,19	4180	<0,001	2450	1732
Stosunek szerokości do długości łuski	0,659	0,696	-19,444	4180	<0,001	2450	1732
Długość szczytu łuski	9,76	9,43	8,07	4180	<0,001	2450	1732
Stosunek długości szczytu łuski do długości łuski	0,390	0,408	-14,444	4180	<0,001	2450	1732
Stosunek długości szczytu łuski do szerokości łuski	0,598	0,590	2,839	4180	0,005	2450	1732
Powierzchnia łuski	340,07	314,52	13,64	4140	<0,001	2410	1732

Tab. 23 przedstawia frakcje poszczególnych typów łusek w drzewostanach wyrażone w procentach udziału wszystkich typów łusek, osobno dla regla dolnego i regla górnego. Statystyki χ^2 w poszczególnych jednostkach geograficznych prezentuje Tab. 24. Udowodniono, że struktura typów łusek obu regli różni się istotnie.

Tab. 23. Udział procentowy typów łusek liczony osobno dla regla dolnego i regla górnego

A1 var. *acuminata* f. *apiculata*		A2 var. *acuminata* f. *ligulata*		A3 var. *acuminata* f. *typica*		E2 var. *europaea* f. *typica*		E3 var. *europaea* f. *biloba*		O2 var. *obovata* f. *typica*	
Regiel dolny	Regiel górny	Regiel dolny	Regiel górny	Regiel dolny	Regiel górny	Regiel dolny	Regiel górny	Regiel dolny	Regiel górny	Regiel dolny	Regiel górny
2,04	0,58	11,84	2,31	2,04	2,30	64,86	83,69	19,22	9,97	0,00	1,15

Tab. 24. Wyniki testu niezależności Chi-kwadrat typu łuski w obu reglach

Wartość χ^2	Stopnie swobody *df*	Wartość *p*
266,871	5	<0,001

5.4. PORÓWNANIE CECH SZYSZEK I ŁUSEK Z RÓŻNYCH JEDNOSTEK GEOGRAFICZNYCH

Należy mieć w pamięci różną rozpiętość wysokościową transektów w poszczególnych jednostkach. Stwierdzenie występowania istotnych różnic między jednostkami na podstawie materiału zebranego w danych, często przesuniętych, przedziałach wysokościowych należy skonfrontować z wynikami analiz statystycznych uwzględniających wysokości powierzchni badawczych.

5.4.1. Porównanie cech szyszek z różnych jednostek geograficznych

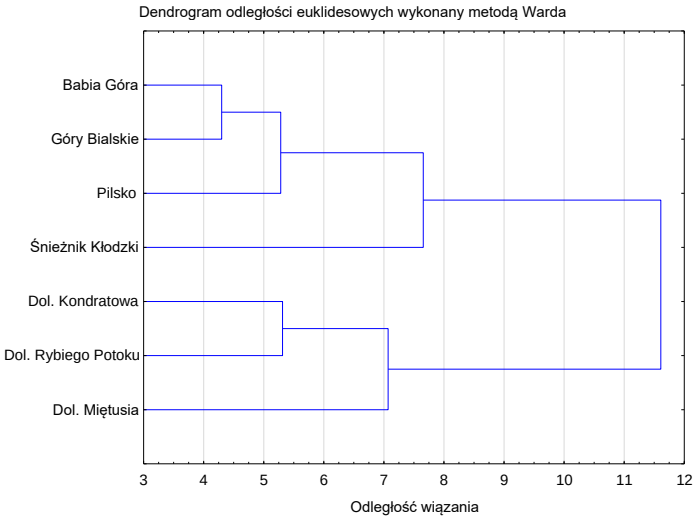
Udowodniono, że wszystkie badane cechy szyszek różniły się pomiędzy regionami z wyjątkiem wagi szyszek (t=-0,80, p=0,42) oraz udziału poszczególnych skrętności spirali (χ^2=0,1272, p=0,910). W Sudetach szyszki były średnio dłuższe (t=-2,87, p=0,004), węższe (t=4,56, p<0,001), smuklejsze (t=7,63, p<0,001), zaopatrzone w mniejszą liczbę łusek (t=5,60, p<0,001) niż w Karpatach. Frakcje kształtów szyszek (1, 2, 4, 6 oraz łącznie 3 i 5) w regionach różniły się istotnie (χ^2=419,629, p<0,001).

5.4.2. Porównanie cech łusek z różnych jednostek geograficznych

Udowodniono, że wszystkie badane cechy łusek różniły się pomiędzy regionami, z wyjątkiem szerokości łusek (t=0,87, p=0,38). Łuski w Sudetach względem Karpat są krótsze (t=12,60, p<0,001), mają wyższy stosunek szerokości do długości łuski (t=-13,18, p<0,001), cechują się krótszym szczytem (t=36,12, p<0,001), niższym stosunkiem długości szczytu łuski do długości łuski (t=33,44 oraz p<0,001), niższym stosunkiem długości szczytu łuski do szerokości łuski (t=35,60, p<0,001) oraz mają większą powierzchnię (t=-3,99 oraz p<0,001). Przeprowadzony test niezależności χ^2 daje podstawę do odrzucenia hipotezy zerowej mówiącej o niezależności zmiennych: typ łuski oraz region (χ^2=861,892, p<0,001), a frakcje typów łusek w regionach różniły się istotnie.

5.4.3. Analiza skupień dla jednostek geograficznych pod względem cech szyszek i łusek

Analiza skupień wszystkich badanych cech szyszek i łusek, zarówno ilościowych, jak i jakościowych pozwoliła pogrupować badane masywy/transekty na podstawie odległości euklidesowych, co prezentuje Ryc. 51. Jak widać z dendrogramu, grupę najbardziej oddaloną od pozostałych stanowią populacje z dolin tatrzańskich. Metoda wskazuje także, że blisko siebie są zgrupowane populacje z Babiej Góry, Gór Bialskich i Pilska, podczas gdy populacje ze Śnieżnika Kłodzkiego grupowane są odrębnie.



Ryc. 51. Dendrogram odległości euklidesowych pomiędzy poszczególnymi masywami/transektami z uwzględnieniem wszystkich badanych cech szyszek i łusek

5.4.4. Analiza dyskryminacyjna dla jednostek geograficznych pod względem cech szyszek i łusek

Wyniki analizy dyskryminacyjnej przeprowadzonej w oparciu o wszystkie zmienne ilościowe szyszek i łusek dla zmiennej grupującej „Region" przedstawia Tab. 25. Model rozróżniający Sudety i Karpaty jest istotny ($p<0{,}001$, Lambda Wilksa=0,61195, F=261,83). Nie znalazła się w nim szerokość szyszki oraz stosunek długości szczytu łuski do szerokości łuski. Największy wkład w dyskryminację regionów mają: liczba łusek w spirali, powierzchnia łuski, długość łuski i stosunek długości szczytu łuski do długości łuski oraz długość szczytu łuski. W oparciu o powyższy model, na podstawie analizowanych szyszek i łusek, udałoby się prawidłowo zakwalifikować do regionu 72% przypadków z Karpat i 84% przypadków z Sudetów (średnio 79% przypadków dla całego badanego materiału).

Modele różnicujące pasma oraz masywy/transekty są mniej skuteczne (średnio, odpowiednio: 70% i 46% prawidłowo zakwalifikowanych przypadków). Wspólnymi cechami najlepiej różnicującymi zarówno regiony, pasma, jak i masywy/transekty są: liczba łusek w spirali, powierzchnia łuski, długość łuski oraz stosunek długości szczytu łuski do długości łuski. Zmienną najmniej różnicującą jednostki geograficzne, zawsze wykluczaną z modeli jest stosunek długości szczytu łuski do szerokości łuski.

Tab. 25. Wyniki analizy funkcji dyskryminacyjnej cech szyszek i łusek dla zmiennej grupującej „Region"

Zmienna w modelu	Lambda Wilksa	Cząstk. Wilksa	F usun.	poziom *p*	Toler.	1-Toler.
Śr. długość szczytu łuski (mm)	0,620676	0,985940	58,8827	0,000000	0,008419	0,991581
Śr. powierzchnia łuski (mm²)	0,639030	0,957622	182,7240	0,000000	0,163920	0,836080
Liczba łusek w spirali	0,649750	0,941822	255,0541	0,000000	0,446954	0,553046
Długość szyszki (mm)	0,614330	0,996125	16,0639	0,000062	0,042662	0,957338
Śr. długość łuski (mm)	0,636409	0,961566	165,0388	0,000000	0,006008	0,993992
Śr. stosunek długości szczytu łuski do długości łuski	0,630523	0,970542	125,3259	0,000000	0,014356	0,985644
Śr. stosunek szerokości do długości łuski	0,614405	0,996002	16,5739	0,000048	0,016826	0,983174
Śr. szerokość łuski (mm)	0,612870	0,998498	6,2127	0,012722	0,014776	0,985224
Waga szyszki (g)	0,612892	0,998461	6,3634	0,011687	0,105964	0,894036
Stosunek szerokości do długości szyszki	0,612589	0,998954	4,3216	0,037692	0,140805	0,859195

5.5. ZALEŻNOŚCI MIĘDZY CECHAMI SZYSZEK I ŁUSEK

5.5.1. Zależności między cechami szyszek

W celu określenia siły i charakteru związków pomiędzy cechami szyszek, obliczono wartości współczynników korelacji liniowej Pearsona oraz Spearmana (Tab. 26).

Tab. 26. Wartości współczynników korelacji *r* Pearsona oraz *R* Spearmana (dla zmiennych oznaczonych *) cech szyszek między sobą. Współczynniki istotne ($p \leq 0,05$) wyróżniono pogrubioną czcionką

Cecha szyszki	Waga szyszki (g)	Długość szyszki (mm)	Szerokość szyszki (mm)	Stos. szer. do długości szyszki	Liczba łusek w spirali	Udział szyszek L-skrętnych	Udział szyszek P-skrętnych	Udział szyszek kształtu 1*	Udział szyszek kształtu 2*	Udział szyszek kształtu 3*	Udział szyszek kształtu 4*	Udział szyszek kształtu 5*	Udział szyszek kształtu 6*
Waga szyszki (g)	1,00												
Długość szyszki (mm)	**0,87**	1,00											
Szerokość szyszki (mm)	**0,82**	**0,63**	1,00										
Stos. szer. do dł. szyszki	**-0,50**	**-0,80**	**-0,07**	1,00									
Liczba łusek w spirali	**0,63**	**0,64**	**0,44**	**-0,49**	1,00								
Udział szyszek L-skrętnych	0,06	0,06	0,05	-0,04	-0,03	1,00							
Udział szyszek P-skrętnych	-0,06	-0,06	-0,05	0,04	0,03	**-1,00**	1,00						
Udział szyszek kształtu 1*	0,01	**0,12**	**-0,16**	**-0,28**	**0,11**	-0,01	0,01	1,00					
Udział szyszek kształtu 2*	-0,03	**-0,21**	**0,24**	**0,48**	**-0,12**	-0,01	0,01	**-0,39**	1,00				
Udział szyszek kształtu 3*	-0,01	-0,06	-0,01	0,07	-0,06	0,04	-0,04	**-0,17**	**-0,21**	1,00			
Udział szyszek kształtu 4*	**0,19**	**0,22**	-0,01	**-0,28**	**0,18**	**-0,10**	**0,10**	-0,06	**-0,27**	-0,02	1,00		
Udział szyszek kształtu 5*	**0,15**	**0,17**	**0,12**	**-0,11**	**0,25**	-0,09	0,09	-0,03	-0,08	-0,04	0,09	1,00	
Udział szyszek kształtu 6*	-0,07	0,00	-0,09	-0,08	-0,06	0,01	-0,01	**-0,16**	**-0,33**	0,02	-0,03	-0,08	1,00

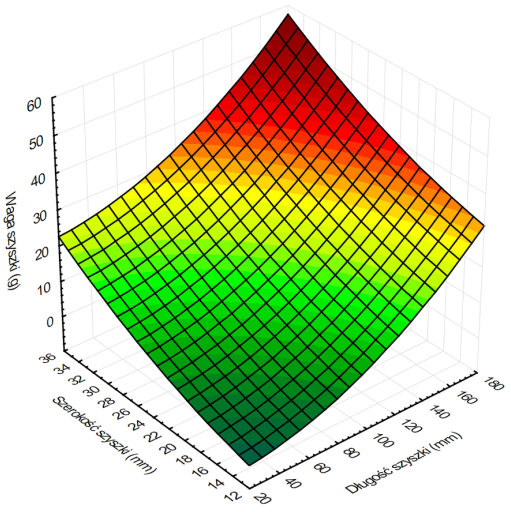
Najsilniej istotnie powiązanymi cechami szyszek okazały się:

- waga szyszki-długość szyszki (silna dodatnia korelacja),
- waga szyszki-szerokość szyszki (silna dodatnia korelacja),
- długość szyszki-stosunek szerokości do długości szyszki (silna ujemna korelacja),
- długość szyszki-liczba łusek w spirali (umiarkowana dodatnia korelacja),
- liczba łusek w spirali-waga szyszki (umiarkowana dodatnia korelacja),
- długość szyszki-szerokość szyszki (umiarkowana dodatnia korelacja),
- waga szyszki-stosunek szerokości do długości szyszki (umiarkowana ujemna korelacja).

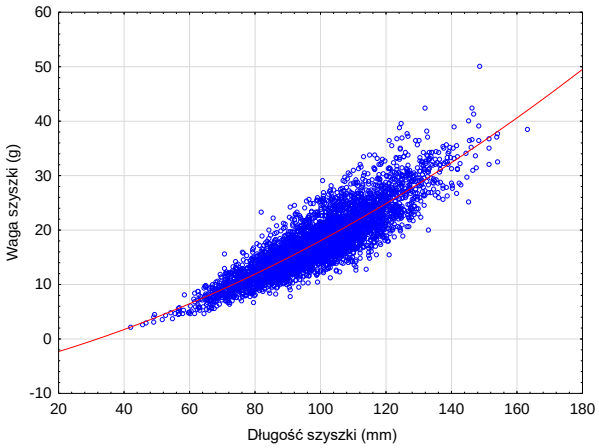
Regresja wieloraka pozwoliła wyodrębnić zmienne niezależne wpływające na zmienne zależne cech szyszek. Poniżej omówiono wybrane zbudowane modele dla wszystkich badanych szyszek łącznie.

Waga szyszki rośnie wraz z jej długością i szerokością. Modelowanie związku cech z wykorzystaniem regresji wielorakiej (metodą krokową) pozwoliło wyprowadzić następujący wzór na wagę szyszek: $Waga\ szyszki\ (g) = -7{,}22753 + 0{,}00109 * x^2 + 0{,}02269 * y^2$; gdzie: x = długość szyszki (mm), y = szerokość szyszki (mm). Współczynnik regresji wielorakiej R wyniósł 0,95, zaś determinacji R^2 0,89 (F=17664, p<0,001). Oznacza to, że łącznie te cechy szyszki odpowiedzialne są za 89% zmienności jej wagi. Zależność opisaną tym równaniem obrazuje Ryc. 52. Wykorzystanie samej długości szyszki do estymowania jej wagi powoduje spadek współczynnika regresji R do wartości 0,87 (i R^2 do poziomu 0,76), a zależność tę prezentuje Ryc. 53 (linia dopasowania według modelu).

Zależność między długością szyszki, a jej szerokością najlepiej opisuje wzór: $Długość\ szyszki\ (mm) = -67{,}229 + 9{,}223 * x - 0{,}101 * x^2$; gdzie: x = szerokość szyszki (mm). Współczynnik regresji równania R wynosi 0,63, a determinacji R^2 0,40 (F=1377,4 i p<0,001).



Ryc. 52. Model zależności między wagą szyszki a jej długością i szerokością



Ryc. 53. Zależność między wagą szyszki i długością szyszki (linia dopasowania wg modelu w tekście)

5.5.2. Zależności między cechami łusek

Współczynniki wzajemnych korelacji cech łusek przedstawia Tab. 27. Najsilniejsze istotne korelacje zaobserwowano pomiędzy cechami:

- szerokość łuski-powierzchnia łuski (silna korelacja dodatnia),
- długość łuski-powierzchnia łuski (silna korelacja dodatnia),
- stosunek długości szczytu łuski do szerokości łuski-długość szczytu łuski (silna korelacja dodatnia),
- stosunek długości szczytu łuski do długości łuski-stosunek długości szczytu łuski do szerokości łuski (silna korelacja dodatnia),
- długość szczytu łuski-długość łuski (umiarkowana korelacja dodatnia),
- stosunek długości szczytu łuski do szerokości łuski-stosunek szerokości do długości łuski (umiarkowana korelacja ujemna).

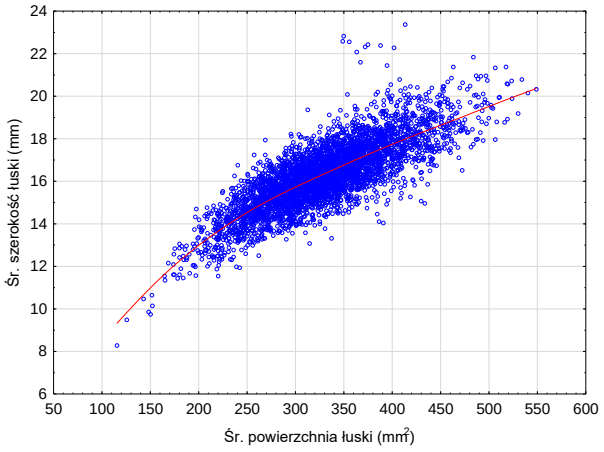
Wybrane, najsilniejsze związki cech szyszek prezentują wykresy rozrzutu (Ryc. 54-55, linia dopasowania metodą najmniejszych kwadratów). Za pomocą regresji wielorakiej wymodelowano (dla całego badanego materiału łącznie) zależności niektórych cech łusek od dwóch lub większej liczby zmiennych niezależnych.

Po usunięciu zmiennych nadmiarowych, możemy otrzymać poniższy wzór na powierzchnię łuski w oparciu o jej długość i szerokość: $Powierzchnia\ łuski\ (mm^2) = -259{,}849 + 10{,}483 * x + 20{,}578 * y$; gdzie: x = długość łuski (mm), y = szerokość łuski (mm). Wymieniony model wyjaśnia 79% zmienności powierzchni łuski (R=0,89, F=7669,4 oraz p<0,001). Model zobrazowano na Ryc. 56.

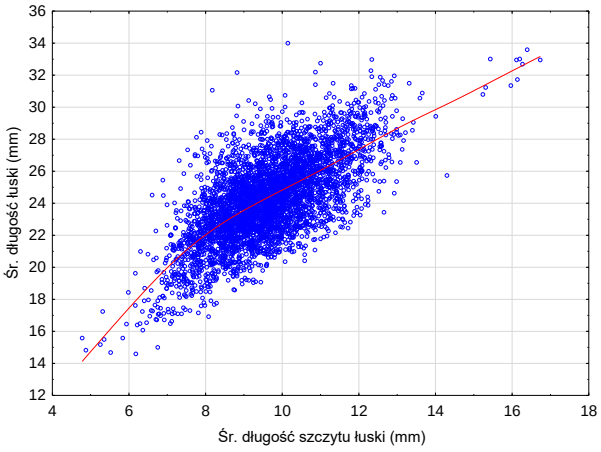
Analiza wariancji oraz test *post hoc* wykazały, że wszystkie formy typów łusek różnią się istotnie pod względem długości szczytu łuski, z wyjątkiem formy *apiculata* oraz *ligulata* należących do odmiany *acuminata*. Odmiana ta wykształca najdłuższy szczyt łuski, nieco krótszy posiada odmiana *europaea*, zaś najkrótszą częścią szczytową charakteryzuje się odmiana *obovata* (Ryc. 57).

Tab. 27. Wartości współczynników korelacji *r* Pearsona oraz *R* Spearmana (dla zmiennych oznaczonych *) między cechami łusek. Współczynniki istotne ($p \leq 0,05$) wyróżniono pogrubioną czcionką

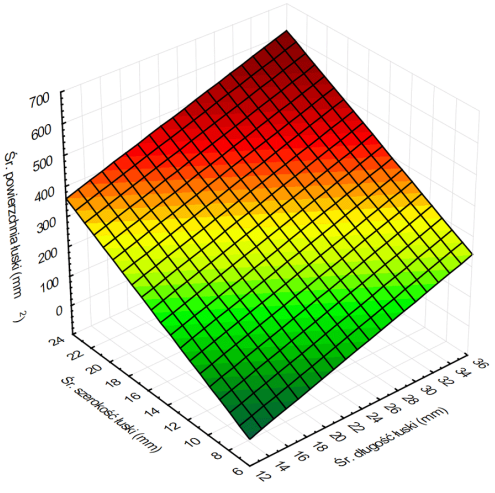
Cecha łuski	Śr. długość łuski (mm)	Śr. szerokość łuski (mm)	Śr. stos. szer. łuski do dł. łuski	Śr. długość szczytu łuski (mm)	Śr. stos. dł. szczytu łuski do dł. łuski	Śr. stos. dł. szczytu łuski do szer. łuski	Śr. powierzchnia łuski (mm^2)	Udział typu łuski A1*	Udział typu łuski A2*	Udział typu łuski A3*	Udział typu łuski E2*	Udział typu łuski E3*	Udział typu łuski O2*
Śr. długość łuski (mm)	1,00												
Śr. szerokość łuski (mm)	**0,58**	1,00											
Śr. stos. szer. łuski do dł. łuski	**-0,55**	**0,36**	1,00										
Śr. długość szczytu łuski (mm)	**0,68**	**0,38**	**-0,39**	1,00									
Śr. stos. dł. szczytu łuski do dł. łuski	**-0,16**	**-0,12**	**0,05**	**0,61**	1,00								
Śr. stos. dł. szczytu łuski do szer. łuski	**0,26**	**-0,35**	**-0,66**	**0,73**	**0,71**	1,00							
Śr. powierzchnia łuski (mm^2)	**0,77**	**0,81**	**-0,05**	**0,40**	**-0,29**	**-0,18**	1,00						
Udział typu łuski A1*	**0,37**	**0,35**	0,04	**0,53**	**0,52**	**0,35**	0,21	1,00					
Udział typu łuski A2*	0,23	-0,06	-0,25	**0,37**	**0,33**	**0,40**	-0,05	**0,34**	1,00				
Udział typu łuski A3*	0,26	-0,03	**-0,34**	**0,33**	0,24	**0,41**	-0,03	0,20	**0,59**	1,00			
Udział typu łuski E2*	-0,15	0,20	**0,33**	-0,28	-0,29	**-0,44**	0,18	**-0,37**	**-0,75**	**-0,57**	1,00		
Udział typu łuski E3*	0,07	-0,30	**-0,43**	0,16	0,16	**0,41**	-0,22	0,17	**0,39**	**0,41**	**-0,84**	1,00	
Udział typu łuski O2*	-0,24	-0,19	0,18	-0,27	-0,05	-0,17	-0,21	-0,08	-0,16	-0,10	0,05	-0,18	1,00



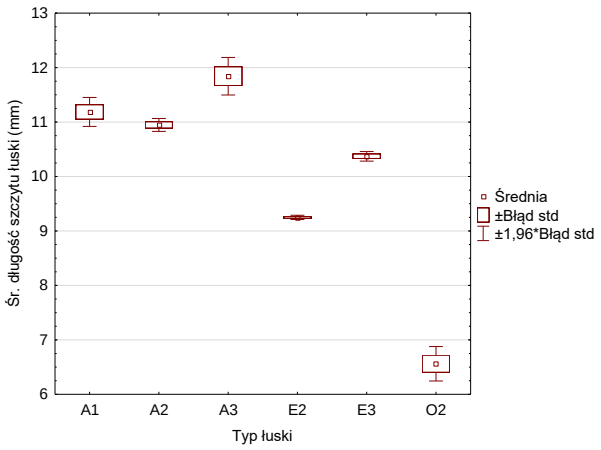
Ryc. 54. Zależność między szerokością łuski a powierzchnią łuski



Ryc. 55. Zależność między długością łuski a długością szczytu łuski



Ryc. 56. Model zależności między powierzchnią łuski a szerokością i długością łuski



Ryc. 57. Długość szczytu łuski w przypadku poszczególnych typów łusek

5.5.3. Zależności między cechami szyszek i łusek

Współczynniki wzajemnych korelacji cech szyszek i łusek zawiera Tab. 28. Najsilniejsze istotne korelacje obserwowano pomiędzy cechami:

- waga szyszki- powierzchnia łuski (silna korelacja dodatnia),
- szerokość szyszki-szerokość łuski (silna korelacja dodatnia),
- szerokość szyszki-powierzchnia łuski (silna korelacja dodatnia),
- długość szyszki-długość łuski (silna korelacja dodatnia),
- długość szyszki-powierzchnia łuski (umiarkowana korelacja dodatnia),
- waga szyszki-długość łuski (umiarkowana korelacja dodatnia),
- waga szyszki-szerokość łuski (umiarkowana korelacja dodatnia),
- szerokość szyszki-długość łuski (umiarkowana korelacja dodatnia).

Wybrane zależności obrazują Ryc. 58-60 (dopasowanie linii metodą najmniejszych kwadratów).

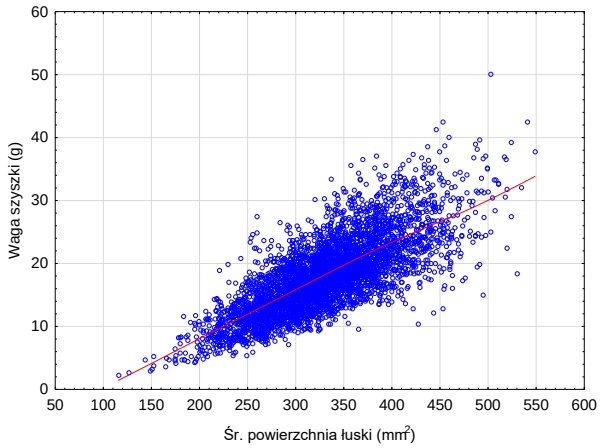
Tab. 28. Wartości współczynników korelacji *r* Pearsona oraz *R* Spearmana (dla zmiennych oznaczonych *) między cechami szyszek i łusek. Współczynniki istotne ($p \leq 0{,}05$) wyróżniono pogrubioną czcionką

Cecha	Śr. dł. łuski (mm)	Śr. szer. łuski (mm)	Śr. stos. szer. łuski do dł. łuski	Śr. dł. szczytu łuski (mm)	Śr. stos. dł. szczytu łuski do dł. łuski	Śr. stos. dł. szczytu łuski do szer. łuski	Śr. pow. łuski (mm^2)	Udział typu łuski A1*	Udział typu łuski A2*	Udział typu łuski A3*	Udział typu łuski E2*	Udział typu łuski E3*	Udział typu łuski O2*
Waga szyszki (g)	**0,68**	**0,68**	-0,05	**0,37**	**-0,24**	**-0,12**	**0,76**	0,27	0,14	0,14	0,03	-0,11	-0,21
Długość szyszki (mm)	**0,72**	**0,57**	**-0,21**	**0,34**	**-0,32**	**-0,07**	**0,69**	0,16	0,08	0,14	0,06	-0,09	-0,23
Szerokość szyszki (mm)	**0,62**	**0,76**	0,07	**0,43**	**-0,09**	**-0,12**	**0,74**	**0,38**	0,13	0,12	0,01	-0,16	-0,22
Stos. szer. do dł. szyszki	**-0,47**	**-0,18**	**0,29**	**-0,12**	**0,35**	0,01	**-0,34**	0,22	0,06	0,00	-0,07	-0,08	0,14
Liczba łusek w spirali	**0,33**	**0,28**	-0,07	**0,13**	**-0,19**	**-0,08**	**0,31**	0,30	0,19	0,03	-0,03	-0,11	-0,06
Udział szyszek L-skrętnych	0,02	0,05	0,03	0,06	0,07	0,03	0,02	0,04	-0,11	0,02	0,10	-0,05	0,03
Udział szyszek P-skrętnych	-0,02	-0,05	-0,03	-0,06	-0,07	-0,03	-0,02	-0,04	0,11	-0,02	-0,10	0,05	-0,03
Udział szyszek kształtu 1*	0,09	**-0,10**	0,04	**0,10**	0,06	**0,19**	-0,04	0,10	0,05	0,11	-0,24	0,30	-0,04
Udział szyszek kształtu 2*	-0,04	**0,12**	-0,25	**0,24**	**0,33**	**0,14**	0,01	0,20	0,25	0,12	-0,05	-0,09	-0,17
Udział szyszek kształtu 3*	-0,08	0,03	**-0,34**	**-0,19**	**-0,17**	**-0,18**	0,02	-0,22	-0,03	-0,10	0,02	-0,06	0,12
Udział szyszek kształtu 4*	0,03	0,00	**0,33**	**-0,20**	**-0,30**	**-0,21**	**0,10**	-0,08	-0,21	-0,16	0,14	-0,11	0,03
Udział szyszek kształtu 5*	**0,11**	0,04	**-0,43**	-0,01	**-0,11**	-0,05	0,09	**0,36**	0,13	0,10	-0,12	0,05	-0,11
Udział szyszek kształtu 6*	-0,03	**-0,11**	0,18	**-0,20**	**-0,24**	**-0,12**	-0,05	**-0,33**	-0,06	0,11	0,00	0,06	**0,30**

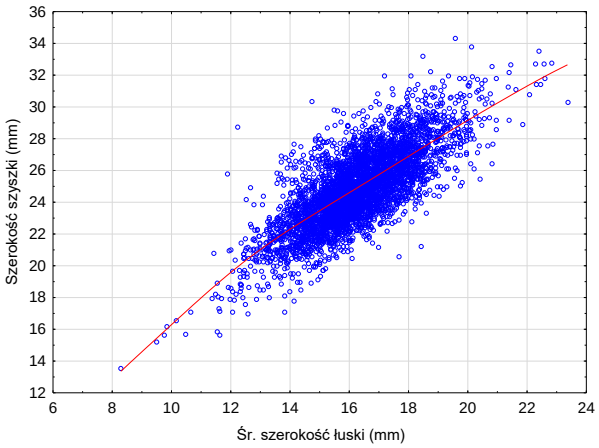
Analizując za pomocą regresji wielorakiej wzajemne zależności cech szyszek i łusek oceniono, że waga szyszki zależy od jej długości, szerokości i powierzchni łuski, co można opisać poniższym równaniem: $Waga\ szyszki\ (g) = -6{,}94785 + 0{,}007 * x^2 + 0{,}007564 * y^2 + 0{,}008047 * z^2$; gdzie: x = długość szyszki (mm), y = szerokość szyszki (mm), z = powierzchnia łuski (mm^2). Powyższy model wyjaśnia 89% zmienności wagi szyszki (R=0,95, F=11761, p<0,001). Ten model, biorący pod uwagę powierzchnię łuski jest nieco lepszy (o 1%) od modelu, który uwzględnia wyłącznie długość i szerokość szyszki i o 27% więcej niż model oparty wyłącznie o cechy łusek.

Na zmienność powierzchni łuski łącznie największy wpływ miały cztery zmienne, co obrazuje wzór: $Powierzchnia\ łuski\ (mm^2) = -116{,}769 + 1{,}53 * x + 8{,}555 * y + 17{,}882 * z - 201{,}325 * a$; gdzie: x = waga szyszki (g), y = długość łuski (mm), z = szerokość łuski (mm), a = stosunek długości szczytu łuski do długości łuski. Powyższy model wyjaśnia 82% zmienności powierzchni łuski (R=0,90, F=4670,2, p<0,001) dla całego materiału. Model posiada większy współczynnik determinacji o 3% od modelu wykorzystującego same cechy łusek i o 18% większy od równania opartego wyłącznie o cechy szyszek.

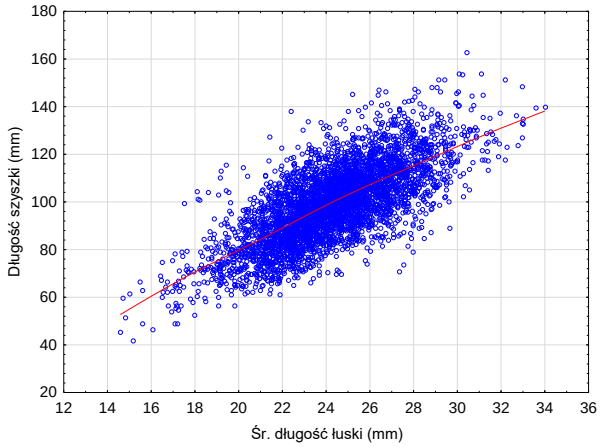
Analiza wariancji długości szyszek w grupach typów łusek wykazała, że długość szyszki różni się w zależności od typu łuski (F=21,02, p<0,001), a forma var. *obovata* f. *typica* (O2) występuje w najkrótszych szyszkach i w testach *post hoc* znajdowała się w odrębnej grupie szyszek najkrótszych.



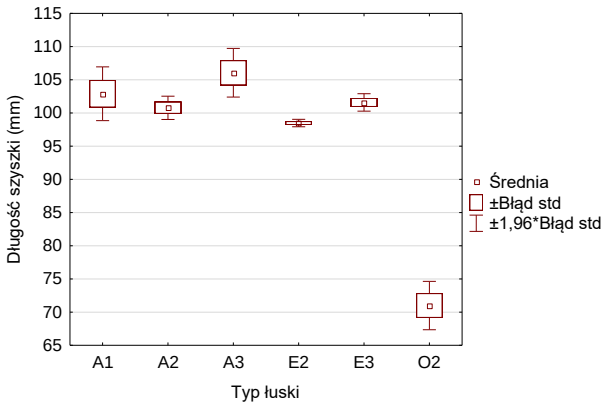
Ryc. 58. Zależność między wagą szyszki a powierzchnią łuski



Ryc. 59. Zależność między szerokością szyszki a szerokością łuski



Ryc. 60. Zależność między długością szyszki a długością łuski



Ryc. 61. Długość szyszki w przypadku poszczególnych typów łusek

6. DYSKUSJA

Niniejsza praca, w odniesieniu do szyszek i łusek nasiennych świerka pospolitego w polskich górach, wypełnia sformułowany ponad 100 lat temu postulat prof. Władysława SZAFERA (1921), dotyczący poznania zmienności tego gatunku. Badania przyczyniły się tym samym do lepszego rozumienia wpływu czynników środowiskowych na to drzewo.

6.1. ZMIENNOŚĆ BADANYCH SZYSZEK I ŁUSEK

Zróżnicowanie zebranego materiału potwierdza opisywany w literaturze pogląd dotyczący wielopostaciowości świerka pospolitego. Przedmiotem badań były wyłącznie szyszki, jednak pozyskane dane o cechach nieanalizowanych w niniejszej pracy (np. dotyczących typów ugałęzienia), dodatkowo ugruntowują fakt ogromnej zmienności tego gatunku. Materiału nie identyfikowano pod kątem pochodzenia drzew matecznych, co mogłoby rzucić nowe światło na problematykę roli czynników genetycznych w zmienności świerka oraz jej dziedziczenie, jednak wykracza to dalece poza zakres tej pracy.

Pomimo sztucznego przemieszczania nasion i niewiadomego pochodzenia badanych drzewostanów, wiele ilościowych cech szyszek i łusek wykazuje klinalną zmienność w obrębie polskich gór, co potwierdza opinię MODRZYŃSKIEGO (1989, 1991, 1995a, 1995b) o przynajmniej częściowej adaptacji górskich świerczyn do zajmowanych przez nie siedlisk. Część populacji obcego pochodzenia prawdopodobnie dostosowała się do miejscowych warunków. Doświadczenia proweniencyjne *ex situ* prowadzone przez tego autora (1989, 1991, 1995a, 1995b) w oparciu o nasiona z szyszek będących przedmiotem niniejszych badań, jednoznacznie wskazują na wykształcanie się mechanizmów przystosowania potomstwa do miejscowych warunków ekologicznych.

Zastosowane w pracy modele wyjaśniają jedynie część zmienności badanych cech, co oznacza, że pozostała frakcja zmienności wynika z innych czynników zewnętrznych, wewnętrznych (np. genetycznych), a także źródeł losowych. Znaczący ładunek w zmienność organów generatywnych świerka pospolitego wnoszą, oprócz wspomnianego czynnika losowego, poszczególne drzewa mateczne. Istotny wkład ma także drzewostan, szczególnie w przypadku ilościowych cech szyszek. W badaniach nie brano pod uwagę wszystkich możliwych do uwzględnienia czynników, np. długości okresu wegetacyjnego, czy wielkości masywu górskiego, niewątpliwie modyfikującego lokalny klimat. Zmienność wynikająca z wpływu jednostek geograficznych (region, pasmo górskie, masyw/transekt) stanowiła zawsze mniej niż połowę zmienności wyjaśnionej. Niemniej, wpływ regionów na zmienność cech związanych z długością szczytu łuski okazał się znaczący, w odróżnieniu od pozostałych cech szyszek i łusek. Potwierdza to wyniki badań opisanych przez BARZDAJNA (1996c).

Najbardziej zmiennymi cechami szyszek okazały się: waga szyszki, liczba łusek w spirali oraz długość szyszki. Najmniej zmiennym parametrem była szerokość szyszki. Wśród cech łusek, najsilniej wahały się wartości: powierzchni łuski, długości szczytu łuski oraz stosunku długości szczytu łuski do szerokości łuski. Najmniej zmienne okazały się: stosunek szerokości łuski do długości łuski oraz szerokość łuski nasiennej. Cechy łusek okazały się przeciętnie mniej zmienne od cech szyszek, co jest zgodne z wynikami TYSZKIEWICZA (1968b). Potwierdzałoby to też przypuszczenia Stebbinsa (1958; za: MODRZYŃSKI, 1989) o tym, że łuski posiadają małą wartość adaptacyjną. Zaobserwowana w badanym materiale klinalna zmienność typów łusek świerka pospolitego mogłaby gruntować obserwacje DAUBENMIRE (1968) dotyczące świerka sitkajskiego.

6.2. ZALEŻNOŚĆ CECH SZYSZEK I ŁUSEK OD CZYNNIKÓW SIEDLISKOWYCH I DRZEWOSTANOWYCH

Szyszki i łuski podlegają wpływowi zarówno czynników położenia, klimatu, jak i oddziaływania drzewostanu matecznego. Analiza modeli pokazuje, iż modele wykorzystujące wszystkie zmienne wyjaśniają największą część zmienności badanych cech. Zatem cechy szyszek i łusek zależą zarówno od czynników siedliska (położenia i klimatu), jak i drzewostanu matecznego. Modele nieliniowe lepiej objaśniają zmienność cech, ponieważ badane zależności mają często nieprostoliniowy przebieg. Potwierdzono tym samym obserwacje ANDERSSONA (1965) oraz HOLUBČÍKA (1973), dotyczące silniejszej reakcji niektórych cech w wyższych położeniach górskich (np. długość szyszki i łuski). Modele uwzględniające łączny wpływ średniej temperatury rocznej i sumy opadów rocznych okazały się nieco lepiej dopasowane od modeli wykorzystujących wzniesienie n.p.m. Różnice nie są jednak znaczne, a łatwość stosowania wzniesienia jako parametru agregującego temperaturę i opady uzasadnia stosowanie wysokości n.p.m. w terenie. Wzniesienie jest parametrem o wyraźnym wpływie na większość cech szyszek i łusek świerka.

Zaskoczeniem okazał się silny wpływ długości i szerokości geograficznej na większość badanych cech szyszek i łusek. W badanych w niniejszej pracy populacjach świerka można dostrzec klinalną zmienność większości cech wywoływaną zmianami długości i szerokości geograficznej. Z drugiej strony, obserwuje się lokalne odchylenia od tej tendencji. Dotyczy to kształtu szyszek oraz cech łusek, w tym jej długości, długości szczytu łuski oraz wskaźników z nim związanych, a także powierzchni łuski oraz udziałów poszczególnych typów łusek. Każe to przypuszczać, że w istocie, cechy jakościowe szyszek oraz cechy łusek mogą być powiązane z pochodzeniem danych populacji i nie są tak silnie kształtowane przez klinalny wpływ czynników siedliska.

W przypadku niektórych cech, wpływ sumy opadów rocznych okazał się silniejszy od wpływu temperatury, co jest zaskakujące. Zgodnie z przemyśleniami WIEZIKA i in. (2020), świerk jest jednak gatunkiem silniej zorientowanym na wilgotność, niż na wzniesienie czy temperaturę, stąd jego naturalne występowanie jest mocno kształtowane przez gradient wilgotnościowy, niekoniecznie zaś przez piętrowość formacji roślinnych. Również przyrost roczny silnie zależy od sumy opadów rocznych (STOPIŃSKI, 2002). Potwierdzać to może dużą zależność niektórych cech szyszek świerka od opadów.

Insolacja okazała się czynnikiem bardzo słabo wpływającym na większość badanych cech, jednak zróżnicowanie tego czynnika, w związku z dominacją wystaw północnych, było stosunkowo nieduże. Z kolei, spośród właściwości drzewostanu matecznego, zmienną słabo wpływającą na cechy szyszek i łusek okazał się jego wiek, co potwierdza pogląd MODRZYŃSKIEGO (1989), że różne cechy szyszek korelują nieporównywalnie słabiej z wiekiem niż z wysokością n.p.m.

Interesującym odkryciem jest fakt, że w tych samych warunkach siedliskowo-drzewostanowych uwzględniających lokalizację geograficzną, niektóre cechy szyszek bądź łusek reagują silniej na zmiany jednego czynnika, podczas gdy pozostałe cechy kształtowane są wyraźniej pod wpływem innego. Przykładem może być długość szyszki, na którą mocno, wpływa suma opadów rocznych, słabiej zaś średnia temperatura roczna. Z kolei liczba łusek w spirali silniej zależy od średniej temperatury rocznej, mniej natomiast od sumy opadów rocznych. Brak na ten temat odniesień w literaturze.

Potwierdzono wykazywany w literaturze spadek średniej wagi szyszki wraz ze wzrostem wysokości n.p.m. (ANDERSSON, 1965; OLEKSYN i in., 1998), a także wykazywany przez DUTKIEWICZA (1968) wyraźniejszy spadek wagi szyszki w wyższych położeniach górskich. Czynnikiem powodującym zdecydowany spadek wagi szyszki jest wzrost sumy opadów rocznych, co znajduje także swoje odzwierciedlenie w ujemnej, istotnej korelacji tych dwu zmiennych.

W odróżnieniu od HOLUBČÍKA (1973), udało się jednak udowodnić różnice średniej długości szyszek pomiędzy niektórymi jednostkami orograficznymi. W przeciwieństwie do wyników jego badań (1966), dodatnia korelacja między współczynnikiem zmienności długości szyszek, a wzniesieniem drzewostanu jest nieistotna. Jednoznacznie potwierdzono utarty w literaturze pogląd, dotyczący spadku długości szyszki wraz ze wzrostem wzniesienia n.p.m. drzew matecznych. Najsilniejszą reakcję długości szyszek na wzrost elewacji notowano w paśmie Tatr, co jest zgodne z wnioskami HOLUBČÍKA (1973). Potwierdziła się także jego obserwacja, że odpowiedź drzew objawiająca się spadkiem długości szyszek jest silniejsza w wyższych położeniach górskich. BARZDAJN (1996c) nie potwierdził zależności długości szyszki od wzniesienia n.p.m., jednakże operował on materiałem zebranym z drzew wyhodowanych na niżu z nasion pochodzących różnych położeń górskich, zebranych w ramach doświadczeń proweniencyjnych. Zatem długość szyszki kształtowana jest raczej przez czynniki środowiska. Modelowanie długości szyszki z zastosowaniem uogólnionych modeli addytywnych pokazuje, że szyszki powinny wydłużać się w kierunku północnym oraz wschodnim. Współrzędne geograficzne okazały się w modelu parametrem wywołującym największe zmiany długości szyszek. Sprawdził się wniosek HOLUBČÍKA (1973) i BURACZYKA (2009) dotyczący wykształcania się dłuższych szyszek w drzewostanach o wyższej bonitacji (lub na żyźniejszych siedliskach). W pracy ujawniono również zależność między długością szyszki a wiekiem drzewostanu matecznego, jednakże spośród badanych zmiennych, okazał się on być czynnikiem najsłabiej oddziałującym na długość szyszek.

Średnia szerokość szyszki w niniejszych badaniach korespondowała z danymi literaturowymi, podobnie jak współczynnik zmienności tej cechy. BARZDAJN (1996c) doszedł do wniosku, że szerokość szyszki jest parametrem o najmniejszej zmienności, co jest zgodne z wynikami niniejszej pracy. Badania potwierdziły stanowisko HOLUBČÍKA (1973) o niezbyt silnej, niższej niż w przypadku długości szyszki, korelacji szerokości szyszki z wysokością n.p.m. drzewa matecznego oraz niższej zmienności szerokości szyszki od zmienności jej długości. Zależność szerokości szyszki od wzniesienia drzewa matecznego określono na podobnym poziomie, jak HOLUBČÍK – na każde 357 m różnicy wzniesienia szyszka zwęża się o około 1 mm.

Obliczenia z wykorzystaniem uogólnionych modeli addytywnych pozwalają potwierdzić wnioski BURACZYKA (2009) dotyczące wpływu żyzności siedliska na szerokość szyszki. Szerokość szyszki rośnie wraz z wysokością drzew, która obrazuje produkcyjność siedliska. Inaczej niż w przypadku wagi i długości szyszki, czynnikami najsilniej wpływającymi na zmiany szerokości szyszki są cechy

drzewostanu, a nie siedliska, a spośród wszystkich analizowanych czynników, wysokość drzew matecznych była parametrem najmocniej determinującym odpowiedź szerokości szyszki.

Wraz ze wzrostem wzniesienia, szyszki stają się mniej smukłe (rośnie stosunek szerokości do długości tego organu), co jest zgodne z wnioskami większości autorów, w tym HOLUBČÍKA (1966). Zbieżny z wynikami badań BARZDAJNA (1996c) okazał się wzrost smukłości wraz przemieszczaniem się na północ. Podobną reakcję wywoływał wzrost długości geograficznej.

Potwierdzono notowany przez MODRZYŃSKIEGO (1989) spadek ilości łusek w spirali szyszki wraz ze wzrostem wzniesienia drzewa matecznego. Interesujący jest zaobserwowany intensywny spadek ilości łusek w niższych położeniach górskich, pomimo iż większość badanych cech szyszek i łusek reaguje wyraźniej w wyższych przedziałach wysokościowych. Szyszek z najliczniejszymi łuskami powinniśmy się spodziewać u drzew w wieku 105 lat w drzewostanach najwyższych (o wysokich bonitacjach), co nie potwierdziło wniosków BURACZYKA (2009) z Puszczy Białowieskiej. Spośród wszystkich badanych cech szyszek i łusek, liczba łusek w spirali okazała się być cechą wysoce zmienną, osiągającą w modelach najwyższe współczynniki determinacji.

Udział szyszek lewoskrętnych i prawoskrętnych, zgodnie z literaturą, okazał się równy i jest cechą bez znaczenia w rozróżnianiu populacji (BARZDAJN, 1996c; KULEJ i SKRZYSZEWSKA, 1996). Co więcej, nie udowodniono zależności tej cechy od wzniesienia, piętra roślinnego, czy jednostki geograficznej.

W całym materiale, najpospolitszy był podłużny i jajowaty kształt szyszek. W Karpatach widać wyraźnie wyższy niż w Sudetach udział szyszek podłużnych i jajowatych. W Sudetach zdecydowanie częściej niż w Karpatach można znaleźć szyszki wydłużone. Zmiany w funkcji współrzędnych geograficznych w całym materiale dotyczą przede wszystkim kształtu wydłużonego, którego udział rośnie w kierunku północno-wschodnim oraz jajowatego, który staje się coraz częstszy w kierunku południowo-zachodnim. Zależność udziału poszczególnych kształtów szyszek u drzew na różnych wysokościach n.p.m. może mieć swoją przyczynę w powiązaniu kształtów szyszek ze stosunkiem szerokości do długości szyszki. Wraz z posuwaniem się w górę stoku, szyszki szerokie u nasady, o długich, zwężających się czubkach ustępują szyszkom, których największa średnica położona jest bliżej połowy długości szyszki. Zmiany te są jednak słabo zaznaczone i na granicy błędu statystycznego, co potwierdza wnioski HOLZERA (1964), który uznał zmiany typów szyszek wraz z wysokością za nieznaczne. Potwierdzono też poniekąd wnioski STACHNIK (1967) o braku powiązania poszczególnych form szyszek i łusek z wystawą północną lub południową, ponieważ nie stwierdzono wpływu insolacji na udział poszczególnych kształtów szyszek oraz typów łusek, z marginalnymi wyjątkami. Udział kształtów szyszek zmienia się w pewien sposób wraz z niektórymi badanymi właściwościami drzewostanu. Wzorzec zmian nie jest jednoznaczny i może świadczyć o powiązaniu kształtu szyszki ze stopniem jej dojrzałości, warunkami wzrostu drzewa lub danej części korony, a także czynnikiem losowym. Kształty niektórych szyszek są komplementarne i spadek udziału jednego z nich powoduje wzrost innego konkretnego, co oznaczać mogłoby, że podział jest dość sztuczny i przynależność do określonego wariantu kształtu wynika z wydłużenia się wierzchołka szyszki, zmiany kształtu jej podstawy lub przesuwania wzdłuż jej osi największej średnicy.

Potwierdza się stwierdzana przez HOLZERA (1964) niewielka zmienność cech łusek w zależności od wysokości n.p.m. Potwierdziło się opisywane w literaturze zjawisko skracania się łusek wraz ze wzrostem wzniesienia (Velkov i Alexandrov, 1968; za: SCHMIDT-VOGT, 1977 oraz MODRZYŃSKI, 1989). Siła lub kierunek korelacji w najniższych partiach gór okazywały się niejednoznaczne, ale przebieg zależności w Tatrach charakteryzował się niemal prostoliniowym przebiegiem w całym zakresie wzniesień. Słabą reakcję długości łusek do wysokości do ok. 1150 m n.p.m. potwierdza analiza GAM. Generalnie jednak, spośród analizowanych cech, długość łuski najsilniej reagowała na zmianę wzniesienia, średniej temperatury rocznej i opadów. BARZDAJN (1996c) w doświadczeniach proweniencyjnych obserwował znacznie silniejszy związek długości łuski z długością geograficzną pochodzenia drzew matecznych. W badaniach okazało się, że przyrost długości łuski, wraz z przemieszczaniem się na wschód, występuje jedynie dla powierzchni założonych w Karpatach. Według modeli, długość łuski w jednolitych warunkach powinna spadać w kierunku wschodnim w Sudetach i rosnąć w Karpatach. Interesującym faktem jest słaba reakcja całkowitej długości łuski na zmiany szerokości geograficznej, pomimo dość wyraźnej reakcji tej cechy na wzrost wysokości n.p.m.

W badaniach częściowo potwierdzono wyniki BURACZYKA (2009) dotyczące występowania krótszych łusek w drzewostanach o niższej bonitacji oraz w drzewostanach najmłodszych.

Szerokość łusek okazała się parametrem mało zmiennym. Na tle działania innych czynników, najwyraźniej reaguje na długość i szerokość geograficzną, rosnąc w kierunku północnym oraz wschodnim. Potwierdzono, opisany przez MODRZYŃSKIEGO (1989) w Karkonoszach, spadek szerokości łuski wraz ze wzrostem wysokości n.p.m. W przeciwieństwie do wymienionych wyników, udało się zaobserwować pewną reakcję w postaci wytwarzania szerszych łusek przez starsze drzewa i jest to zgodne z wynikami badań BURACZYKA (2009). Zwężanie się łusek wraz ze wzrostem wzniesienia nie osiąga takiego nasilenia, jak ich skracanie, co idzie w parze z obserwacjami Velkova i Alexandrova (1968; za: SCHMIDT-VOGT, 1977).

Stosunek szerokości łuski do długości łuski okazał się parametrem o najniższej zmienności wśród cech łusek. Wartość tego współczynnika jest wyższa u górskich ekotypów świerka z uwagi na szybsze zmniejszanie się długości łuski niż szerokości łuski wraz z postępującym wzrostem wzniesienia. Wniosek ten idzie w parze z notowanymi (m.in. przez STASZKIEWICZA, 1967) mniejszymi wartościami tej cechy na niżu. Stosunek szerokości do długości łuski rośnie od pewnego wzniesienia (800 m n.p.m.), co pokazała zarówno analiza metodą GAM, jak i porównanie regli testem *t* i jest to zgodne z obserwacjami Staszkiewicza (1966; za: CHMIELEWSKI, 1968). Średni stosunek szerokości łuski do jej długości jest wyższy w pasmach i regionach położonych bardziej na zachód, a różnice między tymi jednostkami są istotne statystycznie. Jednakże modelowanie uwzględniające wpływ innych zmiennych uwidacznia, że współczynnik ten powinien rosnąć w kierunku wschodnim, przy czym widać odrębność pasma Tatr, w których następuje spadek. Ważniejszy od długości geograficznej jest wpływ szerokości geograficznej, a stosunek szerokości łuski do jej długości rośnie w kierunku północnym. Najsilniej jest on jednak uzależniony (negatywnie) od średniej temperatury rocznej.

Średnia długość szczytu łuski w przebadanym materiale koresponduje z wartościami literaturowymi, przy czym zanotowano większy rozstęp niż w przypadku polskich populacji analizowanych przez STASZKIEWICZA (1967) i wyższy współczynnik zmienności niż w przypadku badań proweniencyjnych prowadzonych przez BARZDAJNA (1996c). Niniejsze prace nie potwierdziły przynależności analizowanego materiału do żadnej z grup (górskiej, wyżynnej lub niżowo północno-wschodniej) wyłonionych przez STASZKIEWICZA, ponieważ zmienność badanych szyszek wykraczała poza zakres zmienności opisanych przez tego autora. W odróżnieniu od wniosków MODRZYŃSKIEGO (1989) z Karkonoszy, spadek długości szczytu łuski wraz z wysokością n.p.m. nie jest jednoznaczny – korelacje w poszczególnych jednostkach geograficznych nierzadko miały przeciwne znaki lub były stosunkowo słabe na tle innych cech, bez względu na piętro roślinne. Dopiero analiza GAM pokazała, że wyraźny spadek długości szczytu łuski następuje od określonego wzniesienia (ok. 1050 m n.p.m.). Analiza korelacji długości szczytu łuski z długością geograficzną jest podobnie istotna i dodatnia, jak w doświadczeniach proweniencyjnych BARZDAJNA (1996c), jednak zaobserwowany w niniejszych badaniach związek może być pozorny i wynikać z nakładających się innych czynników. Wzrost długości szczytu łuski w kierunku wschodnim jest bardzo mały i nie dotyczy Doliny Rybiego Potoku w Tatrach. Cecha ta dużo silniej reaguje na szerokość niż długość geograficzną. Im dalej na północ, tym krótszy powinien być szczyt łuski. Potwierdza to wzorzec średnich wartości długości szczytu łuski notowanych w poszczególnych jednostkach geograficznych. Obserwowano też wydłużanie się szczytów łusek u najstarszych drzew. Co interesujące, dla każdej z jednostek geograficznych cecha ta przyjmuje istotnie różne wartości średnie, a wyjątkiem jest tylko grupa składająca się z masywu/transektu Pilsko oraz Dolina Kondratowa. Nie ma drugiej cechy ilościowej, w której można wyodrębnić tak dużą liczbę oddzielnych grup jednorodnych wśród masywów/transektów. Średnia wartość tej cechy istotnie różni się pomiędzy regionami, wszystkimi pasmami górskimi, jak masywami/transektami, z wyjątkiem Pilska i Doliny Kondratowej, gdzie osiągały podobne wartości.

Korelacja stosunku długości szczytu łuski do długości łuski z długością geograficzną okazała się niższa niż w badaniach BARZDAJNA (1996c). Zmiana tego parametru na wschód ma odmienny kierunek dla powierzchni położonych w Sudetach i w Karpatach (w których jest spadkowy). Parametr najsilniej i jednoznacznie reaguje na zmiany szerokości geograficznej. Im dalej na północ, tym niższy stosunek długości szczytu łuski do długości łuski, co stoi w opozycji do wyników badań wspomnianego autora dotyczących doświadczeń proweniencyjnych – ustalił on brak korelacji z tym czynnikiem. Wraz ze

wzrostem średniej temperatury rocznej spada wielkość stosunku długości szczytu łuski do całkowitej długości łuski, co jest powodowane spadkiem długości szczytu łuski.

Niniejsze badania potwierdzają obserwacje BARZDAJNA (1996c), iż relacja długości szczytu łuski do szerokości łuski ma najwyższą zmienność wśród cech łusek (nie licząc poziomu zmienności powierzchni łuski, której nie brał on pod uwagę). Podobnie, jak w przypadku długości szczytu łuski oraz stosunku długości łuski do jej szerokości, nie potwierdzono grupowania morfologicznego szyszek (grupy niżowej, wyżynnej i górskiej), jakiego dokonał STASZKIEWICZ (1967) na podstawie stosunku długości szyszki do jej szerokości oraz stosunku długości szczytu łuski do szerokości łuski. Badany materiał swoją zmiennością pokrywał wszystkie trzy wyróżnione przez tego autora grupy. Stosunek długości szczytu łuski do szerokości łuski jest parametrem najbardziej stałym na tle różnych wzniesień i reaguje słabiej oraz mniej liniowo niż stosunek długości szczytu łuski do jej długości na zmiany wysokości n.p.m., średniej temperatury rocznej oraz sumy opadów rocznych. Podobnie, jak stosunek długości szczytu łuski do długości łuski, także ten parametr rośnie w kierunku wschodnim w Sudetach i maleje w Karpatach.

Powierzchnia łuski jest parametrem, którego brak w literaturze dotyczącej analiz cech świerka pospolitego. Jest ona najbardziej zmiennym parametrem wśród cech łusek i – w odróżnieniu od wielu innych mierzonych cech szyszek oraz łusek – silniej reaguje na zmiany parametrów drzewostanu niż czynników siedliska. Powierzchnia łuski jest mocno związana z długością i szerokością łuski, zatem niekierunkowe zachowanie się tego parametru w funkcji wzniesienia odzwierciedla zmiany długości i szerokości łuski z wysokością n.p.m.

Niniejsze badania ugruntowały pogląd MODRZYŃSKIEGO (1989), MEZERY (1939) oraz HOLUBČÍKA (1966) o dominacji łusek typu *europaea* w tej części Europy, a także wnioski STASZKIEWICZA (1967) o jej przewadze w polskich górach. Potwierdzono komentowaną przez BARZDAJNA (1996c) dominację form *europaea* i *acuminata*. W Tatrach, zaobserwowano wyższy udział (34%) formy *acuminata* i brak formy *obovata*, co różni się od wyników STASZKIEWICZA (1967). Potwierdziły się wnioski STACHNIK (1967) z Tatr Wysokich o dominacji typu *europaea*, mniejszym od niej udziale form typu *acuminata*, jednakże formy *obovata* nie znaleziono. Podobnie, na stanowiskach na Babiej Górze notowano większy, niż u STASZKIEWICZA, udział odmiany *acuminata* i brak formy *obovata*. Może to być spowodowane odmienną lokalizacją transektów, a także wielością pośrednich kształtów łusek oraz ich różną klasyfikacją, o czym pisał wymieniony badacz. Jeśli chodzi o formy łusek, to wśród łusek typu *acuminata*, w odróżnieniu od wniosków HOLUBČÍKA (1966), stwierdzono dominację formy *ligulata*.

W Karpatach dało się potwierdzić pewne wnioski PRIEHÄUSSERA (1956, 1958) z Lasu Bawarskiego o regularności udziału typów łusek na różnych wysokościach n.p.m. Wraz ze zwiększaniem wzniesienia można zauważyć spadek udziału łusek typu *acuminata* oraz wzrost częstości występowania łusek *europaea*, co odpowiadać miałoby zmienności geograficznej, opisywanej pierwotnie przez Heikinheimo (za: PRIEHÄUSSER, 1958). Nie potwierdzono jedynie zależności udziału łusek typu *obovata* od wzniesienia, szerokości ani długości geograficznej, co z pewnością jest związane z ich małym udziałem w badanym materiale.

Analiza poszczególnych form łusek nie daje tak jednoznacznych wyników, jak rozpatrywanie ich razem w ramach odmian *acuminata* oraz *europaea*, co może świadczyć o dość sztucznym i zbyt głębokim podziale systematycznym kształtów łusek, niemającym pokrycia w różnicach wynikających z wpływu czynników środowiska. W przypadku typów łusek, prędzej można mówić o wpływie długości niż szerokości geograficznej, o której to pisał PRIEHÄUSSER (1958), jako czynniku rzekomo wpływającym na udział poszczególnych typów. Trend zmian udziału łusek *acuminata* oraz *europaea* wraz ze zmianą szerokości geograficznej jest mało wyraźny, a może to wynikać ze zbyt małego gradientu porównywanych szerokości geograficznych, stąd też trudno się odnieść do obserwacji Heikinheimo (1920, za: PRIEHÄUSSER, 1956, 1958). W Sudetach typ łusek *acuminata* jest praktycznie niereprezentowany, a jego udział rośnie w kierunku wschodnim, co jest zgodne z wnioskami HOLUBČÍKA (1966). Wraz ze wzrostem długości geograficznej spada reprezentacja łusek *europaea*.

Bez zwiększenia liczebności badanych drzewostanów oraz włączania analiz genetycznych, trudno jednoznacznie przyjąć lub odrzucić teorię, że formy *obovata* stanowią relikt plejstoceńskich

wędrówek *P. obovata*, o których pisze Poljanskaja (1931, za: STASZKIEWICZ, 1977). Informacje BUGAŁY (1998) oraz ORLOVEJ i in. (2020) dotyczące wykształcania krótszych szyszek u świerków syberyjskich mają swoje odzwierciedlenie w średniej zanotowanej w niniejszych badaniach długości szyszek u świerków w typie *obovata*, która okazała się istotnie mniejsza od szyszek pozostałych form. Szyszki o łuskach w typie *obovata* zdecydowanie różniły się od pozostałych, zatem pogląd CHYLARECKIEGO i GIERTYCHA (1969) o odrębności tej formy jest uzasadniony. Możliwym jest również, iż mutacje odpowiedzialne za wykształcanie takiej formy pojawiają się u tego gatunku spontanicznie i będąc sprzężonymi z innymi genami, mogą decydować jednocześnie o jej większej przeżywalności na wschodzie Eurazji. Jest to hipoteza zbieżna z rozważaniami ROCHE'A (1969).

6.3. KLASYFIKACJA FORM SZYSZEK I ŁUSEK ORAZ IDENTYFIKACJA EKOTYPÓW I RAS REGIONALNYCH

W świetle zebranego materiału, uzasadniona wydaje się opinia BUGAŁY (1998), który przestrzegał przed wyodrębnianiem przesadnej liczby form z uwagi na występowanie szeregu form przejściowych szyszek i łusek. Mamy do czynienia z ciągłością zmienności typów łusek, o czym pisali KORZENIEWSKI (1953), STASZKIEWICZ (1967) oraz KAWECKA (1967). Stąd, chociażby różne kształty nasady szyszek lub formy poszczególnych typów łusek stanowią raczej zbyt daleko idącą próbę systematyzowania organów świerka. W niniejszych badaniach, grupowanie podobnych kształtów szyszek lub łączne rozpatrywanie poszczególnych form łusek należących do określonych typów (łącznie *acuminata* i *europaea*) dawało bardziej wyraźniejsze. Zatem, szczegółowy podział na kształty szyszek i formy łusek w ramach ich typów wprowadzany przez niektórych autorów, wydaje się zbyt daleko idący, a ich systematyka – subiektywna. Z tego punktu widzenia zasadnym jest pogląd SCHMIDT-VOGTA (1977), że kształt łusek nasiennych bywa w systematyce świerka przeceniany, ponieważ jest on wyrazem przystosowania do warunków klimatycznych, kształtowanych zarówno pod wpływem szerokości geograficznej, jak i wzniesienia n.p.m.

Obserwacja KOPROWSKIEGO (2008) z północno-zachodniej Polski, który uznał, że niektóre cechy biometryczne pozwalają na różnicowanie pewnych, węższych populacji, nie sprawdziła się w przypadku polskich gór. Podobnie, pogląd CHMIELEWSKIEGO (1968), że cechy szyszek i łusek mogą być dobrym wskaźnikiem zmienności dziedziczonej w ramach wielu wąskich populacji wydaje się być tylko do pewnego stopnia trafiony. Z drugiej strony, autor ten prawdopodobnie ma rację twierdząc, że na podstawie cech morfologicznych szyszek (i łusek) nie można z całą pewnością klasyfikować populacji świerka, choć istnieją formy szyszkowe charakterystyczne dla badanych przez niego zasięgów świerka (północnego i południowego), jak również dla niektórych regionów w ramach tych zasięgów. Wydaje się, że udziały poszczególnych typów łusek oceniane przez różnych autorów (HOLUBČÍK, 1973; MEZERA, 1939; STASZKIEWICZ, 1977) nie są spójne, podobnie jak odmienne są wnioski płynące z niniejszych badań. Być może subiektywizm oceny kształtów łusek nasiennych oraz pełna gama przejść między typami może skutkować różną interpretacją dokonywaną przez poszczególnych badaczy. Pisał o tym PRIEHÄUSSER w 1962 r. W niniejszych badaniach potwierdza się wniosek CHMIELEWSKIEGO o znacznej zmienności cech morfologicznych szyszek i łusek nasiennych, i ich ciągłym charakterze, co sprawia, że o pochodzeniu z konkretnego regionu lub zasięgu świerka można wnioskować jedynie na podstawie częstości występowania różnych kształtów szyszek oraz średnich arytmetycznych i skrajnych wartości cech. Dowodem na to jest analiza dyskryminacji, która pokazała, że po pierwsze – do dobrej klasyfikacji populacji należy stosować kilka cech naraz, a po drugie – wysokie prawdopodobieństwo poprawnej klasyfikacji osiągniemy w przypadku szyszek i łusek pochodzących z różnych regionów, ew. pasm górskich, ale nie z masywów/transektów. W przypadku dyskryminacji całych regionów na podstawie ilościowych cech szyszek i łusek osiągamy średnio ok. 79% prawidłowych trafień, natomiast w przypadku poszczególnych drzewostanów, już tylko 29%.

Konkludując, w przypadku typów łusek, można się doszukać analogii do wniosków ROCHE'A (1969), który pisząc o kompleksie północnoamerykańskich świerków doszedł do wniosku, że nawet różne gatunki są czasem skrajnymi odmianami zmienności klinalnej. Tak samo, określone typy łusek, a raczej częstość ich występowania, mogą stanowić o wyróżnianiu bardziej odległych populacji.

6.4. PORÓWNANIE BADANYCH CECH SZYSZEK I ŁUSEK POCHODZĄCYCH Z RÓŻNYCH REGLI

Niemal w przypadku wszystkich cech jakościowych oraz ilościowych udowodniono występowanie statystycznie istotnych różnic pomiędzy reglem dolnym i reglem górnym. Analizując piętra, nie potwierdzono jednoznacznie obserwacji JIN-XUN, XIAO-LU, WAN-CHUN (2005) dotyczących występowania wyższych odchyleń standardowych cech szyszek i łusek (z wyjątkiem szerokości łuski) u populacji zasiedlających wyższe wzniesienia. Wydaje się, że przy silnych zmianach wielu cech wraz z wysokością, lepszym do zastosowania parametrem do oceny zróżnicowania jest współczynnik zmienności. W reglu górnym niższą zmiennością wykazywały się jedynie liczba łusek w spirali oraz parametry łuski oparte o jej szczyt oraz stosunek szerokości łuski do jej długości. Nie potwierdzono wniosku ANDERSSONA (1965) co do większych różnic w wadze szyszek pomiędzy populacjami z niższych położeń górskich.

Jednostką, w której najrzadziej potwierdzano występowanie istotnych różnic cech szyszek i łusek pomiędzy piętrami roślinnymi był masyw/transekt Gór Bialskich. Podobnie nietypowe zachowanie, dotyczące niektórych cech, notowano także na Pilsku. Prawdopodobnym powodem tego stanu rzeczy jest mała rozpiętość analizowanych wzniesień, szczególnie w przyjętym piętrze regla górnego w tej jednostce lub teoretyczna granicy regli nieodpowiadająca rzeczywistości. Zatem podział na regle w Górach Bialskich jest prawdopodobnie zbyt arbitralny, ponieważ szyszki i łuski nie wykazują reakcji właściwych dla regla górnego. Poza wyjątkami, szyszki w reglu górnym były lżejsze, krótsze, węższe, o większym współczynniku szerokości do długości i znacznie mniejszej liczbie łusek w spirali. Na wysokim poziomie istotności udowodniono wykształcanie się smuklejszych szyszek w piętrze regla dolnego od szyszek z regla górnego, co jest zgodne z obserwacjami Staszkiewicza (1966; za: CHMIELEWSKI, 1968). Trudno doszukać się regularności w częstości występowania poszczególnych kształtów szyszek, pomimo potwierdzenia występowania statystycznie istotnych różnic w udziale tych kształtów między piętrami. Zresztą, potwierdza to także słaba reakcja udziału poszczególnych kształtów szyszek na wzniesienie. W żadnej analizowanej jednostce geograficznej nie udowodniono występowania różnic w udziale szyszek lewo- i prawoskrętnych w poszczególnych reglach.

Łuski w reglu górnym są przeciętnie krótsze, węższe, o większym stosunku szerokości łuski do długości łuski (mniej smukłe), posiadają mniejszą powierzchnię, większy stosunek długości szczytu łuski do długości łuski i krótszy szczyt łuski. Czyli łuska skraca się głównie w swojej podstawie, przy stosunkowo słabiej skracającym się szczycie łuski. Pomimo odstępstw w przypadku niektórych jednostek geograficznych, określona dla całego materiału długość szczytu łuski w reglu górnym okazała się nieznacznie, ale istotnie mniejsza niż w reglu dolnym. Potwierdzają się tym samym przemyślenia Staszkiewicza (1966; za: CHMIELEWSKI, 1968) co do krótszych górnych części łusek u świerków wysokogórskich. Stosunek długości szczytu łuski do szerokości łuski w reglu górnym jest mniejszy dla całego materiału zbiorczo, regionu Karpat i pasma Tatr. Wyższe wartości tej cechy w reglu górnym zaobserwowano w przypadku Śnieżnika Kłodzkiego. Pozostałe jednostki nie różniły się istotnie.

6.5. PORÓWNANIE CECH SZYSZEK I ŁUSEK POCHODZĄCYCH Z RÓŻNYCH JEDNOSTEK GEOGRAFICZNYCH

Regiony różnią się istotnie pod względem średnich wartości następujących cech ilościowych szyszek: długości i szerokości szyszki, stosunku szerokości do długości szyszki oraz liczby łusek w spirali. Spośród ilościowych cech łusek, regiony różniły się pod względem średnich wartości: długości łuski, stosunku szerokości do długości łuski, długości szczytu łuski, stosunku długości szczytu łuski do całkowitej długości jak i szerokości łuski oraz powierzchni łuski. Jednostki geograficzne niższego rzędu (niż regiony) często różniły się średnimi wartościami cech, tworząc grupy jednorodne, jednakże niekoniecznie w obrębie tych samych jednostek wyższego rzędu. Nie udowodniono istotności różnic średniej wagi szyszek między regionami i pasmami, a także różnic w szerokości łusek pomiędzy regionami.

Należy mieć na uwadze, że powierzchnie badawcze w poszczególnych jednostkach geograficznych były zakładane na różnych wysokościach, stąd pomimo, że np. udowodniono, że szyszki

w Karpatach są średnio krótsze, niż w Sudetach, to średnie wzniesienie drzewostanu w Karpatach wynosiło 1148 m n.p.m., a w Sudetach 972 m n.p.m. Analiza z wykorzystaniem uogólnionych modeli addytywnych pokazała, że w Karpatach szyszki na tych samych wzniesieniach powinny być dłuższe od sudeckich. To samo potwierdza analiza wariancji po odfiltrowaniu drzewostanów z podobnych zakresów wzniesień. Zatem porównanie wartości cech między jednostkami w oparciu o całe masywy/transekty należy traktować z ostrożnością, pamiętając m.in. o różnicach wzniesień i przesunięciach regli jednych regionów i pasm górskich względem drugich.

Analizy pokazały, że u świerków karpackich (Tatry, Beskid Żywiecki) notuje się przeciętnie większy udział szyszek kształtu podłużnego, i jajowatego, a mniejszy szyszek walcowatych, wrzecionowatych, łódkowatych i wydłużonych.

Regiony (Sudety i Karpaty) różnią się frakcjami typów łusek w szyszkach – w Sudetach typ *acuminata* jest praktycznie nienotowany. Szyszki z łuskami o wydłużonych, ostro zakończonych szczytach (w typie *acuminata*) zwiększają swój udział w kierunku wschodnim i częściowo zastępują łuski typu *europaea*, co generalnie potwierdzają prace naukowe. Brak jednak łusek *acuminata* f. *typica* w całych Sudetach oraz w paśmie Beskidu Żywieckiego może potwierdzać odrębność populacji tatrzańskiej, w której łuski tej formy stanowiły 8%. Przejścia między poszczególnymi kształtami szyszek, jak i typami łusek – od Kotliny Kłodzkiej, przez populacje z Beskidu Zachodniego w kierunku Tatr – wydają się stopniowe. Cechy jakościowe (kształt szyszki oraz typ łuski) różniły się pomiędzy jednostkami geograficznymi, choć różnice pomiędzy poszczególnymi masywami/transektami nie były duże. Widać natomiast różnice między udziałem poszczególnych kształtów szyszek oraz typów łusek pomiędzy pasmami górskimi i regionami. Trudno się nie zgodzić z MODRZYŃSKIM (1989), który stwierdza, że typy łusek nie dają możliwości określenia poszczególnych ekotypów świerka, natomiast dają możliwość wyodrębniania większych regionów tego gatunku. Udział poszczególnych typów łusek różnił się pomiędzy jednostkami geograficznymi, jednak zmiany proporcji poszczególnych typów łusek w funkcji długości geograficznej mają również charakter klinalny, co może odzwierciedlać kierunki wędrówek świerka.

Analiza dyskryminacji pozwoliła wyłonić zestaw cech ilościowych szyszek i łusek najlepiej różnicujących wybrane jednostki geograficzne, przy czym największym prawdopodobieństwem prawidłowych klasyfikacji cechowały się regiony, później pasma górskie i na końcu masywy/transekty. W ich przypadku klasyfikacja dawała dużo niższe prawdopodobieństwa prawidłowego zaliczenia losowych szyszek albo łusek do danej jednostki. Cechami najlepiej różnicującymi regiony, pasma górskie oraz masywy/transekty okazały się liczba łusek w spirali, powierzchnia łuski, długość łuski oraz stosunek długości szczytu łuski do długości łuski. Włączanie do dyskryminacji długości łuski oraz liczby łusek w spirali jest całkowicie zgodne z obliczeniami przeprowadzonymi przez CHYLARECKIEGO i GIERTYCHA (1969). Natomiast z modeli dysponującymi pełnym zestawem cech ilościowych zawsze wykluczany był stosunek długości szczytu łuski do szerokości łuski. W przypadku regionów, była to ponadto szerokość szyszki, a w przypadku masywów/transektów – szerokość łuski. Obie cechy charakteryzują się małą zmiennością, co również potwierdza wnioski wymienionych badaczy.

Wyniki szacowania komponentów wariancji wskazują, iż spośród cech szyszek i łusek, cechami, których zmienność jest w najwyższym stopniu warunkowana wpływem regionów, pasm górskich oraz masywów/transektów są stosunek długości szczytu łuski do długości łuski, długość szczytu łuski oraz stosunek długości szczytu łuski do szerokości łuski. Zmienność tych cech wynika w najmniejszym stopniu ze zmienności, której źródłem są drzewostany, drzewa oraz czynnik losowy, zatem powinny najlepiej nadawać się do charakteryzowania szyszek i łusek z poszczególnych jednostek geograficznych. Te same cechy wytypował BARZDAJN (1996c) do charakteryzowania proweniencji, przeprowadzając szacowanie komponentów wariancji wśród wybranych cech szyszek i łusek w ramach doświadczeń proweniencyjnych świerka.

Na ogół zależność cech szyszek i łusek od czynników siedliska i właściwości drzewostanu miała w Tatrach wyraźny przebieg, a różnice między reglami były wysoce istotne. Wskazywać to może na silny wpływ środowiska, ew. na rodzimość pochodzenia świerczyn występujących w tym paśmie lub silny wpływ czynników środowiska. Wydaje się to zbieżne z poglądami o odrębności i cenności tatrzańskich drzewostanów, o czym pisali MYCZKOWSKI (1967, 1977); BODZIARCZYK i in. (2019) oraz

SKAWIŃSKI (2014). Być może, na skutek małej dostępności dla gospodarki leśnej, populacje wysokogórskie (np. tatrzańskie) mogą być rodzime, zachowując swoją odrębność genetyczną, podobnie jak stwierdzali to RUETZ i BERGMANN (1989) w przypadku populacji niemieckich oraz KORECKÝ i in. (2021) w przypadku czeskich świerków z wysokich położeń górskich. Analiza skupień, oparta zarówno o ilościowe, jak i jakościowe cechy szyszek oraz łusek, również potwierdziła odrębność dolin tatrzańskich od pozostałych masywów i transektów. Jako osobną gałąź skupień, algorytm wydzielił szyszki i łuski ze Śnieżnika Kłodzkiego, a Górom Bialskim bliżej jest do Beskidu Żywieckiego.

Śnieżnik Kłodzki wykazuje dość odrębne zachowanie w testach *post hoc*, a średnie parametry łusek lokują go często w odrębnej grupie jednorodnej. Co interesujące, pod względem średnich wartości większości cech, Śnieżnik Kłodzki nigdy nie jest grupowany razem z najbliższymi jemu Górami Bialskimi. Z drugiej strony, analiza wykresów rozrzutu wielu cech z Gór Bialskich (np. względem wzniesienia) swoim przebiegiem przypomina niższe położenia górskie ze Śnieżnika Kłodzkiego. Są to na ogół słabo zaznaczone reakcje. Zmienność cech szyszek i łusek w Górach Bialskich jest stosunkowo mała, jednak analiza samego regla dolnego innych jednostek uwidacznia, że zmienność ta jest podobna do zmienności notowanej na Śnieżniku Kłodzkim, Pilsku czy Babiej Górze. Jeżeli jednak wziąć pod uwagę całe Góry Bialskie oraz powierzchnie badawcze ze Śnieżnika Kłodzkiego rozciągające się do maksymalnych wzniesień badanych w Górach Bialskich (ok. 1100 m n.p.m.), to okazuje się, że cechami odpowiedzialnymi za występowanie statystycznie istotnych różnic między tymi dwoma masywami/transektami są cechy łusek oparte o jej szczyt. W przypadku pozostałych cech łusek, Śnieżnik oraz Góry Bialskie tworzą już wspólną grupę jednorodną w testach *post hoc* w ramach analizy wariancji. Zatem pozorna odrębność Gór Bialskich wynika raczej z ich niskiego położenia.

6.6. WZAJEMNE ZALEŻNOŚCI MIĘDZY CECHAMI SZYSZEK I ŁUSEK

Wiele cech szyszek i łusek jest wzajemnie silnie powiązanych. Najsilniejsze związki wśród cech szyszek odkryto w przypadku długości i wagi szyszki, szerokości szyszki i jej wagi, co jest zbieżne z obserwacjami dotyczącymi świerka chińskiego (*Picea asperata*) poczynionymi przez JIN-XUN i in. (2005). Nie licząc silnej zależności między długością szyszki a stosunkiem szerokości do długości szyszki, kolejna wyraźna relacja dotyczyła liczby łusek w spirali szyszki oraz jej długości, co potwierdza wnioski KORZENIEWSKIEGO (1953) z Czarnohory. Zależność jest niemal prostoliniowa.

Niniejsze badania potwierdziły wnioski BURACZYKA (2009) z Puszczy Białowieskiej, że spośród cech szyszek, liczba łusek w spirali związana jest z wagą szyszki, jej długością i szerokością. Wielkości współczynników korelacji cech szyszek i łusek okazały się podobne do otrzymanych przez tego autora. W odniesieniu do wyników prac BARZDAJNA (1996c) dotyczących szyszek pochodzących z doświadczeń proweniencyjnych, stwierdzono identyczną korelację długości i szerokości szyszek, zbliżony związek szerokości szyszek z długością łusek oraz nieco słabszą korelację długości szyszki do stosunku szerokości do długości szyszki.

Wyniki z Tatr pokazały prawie identyczną korelację długości szyszki z długością łuski ze stwierdzoną w Tatrach przez SKAWIŃSKIEGO (2014), a także nieco słabszą zależność między długością szyszki a szerokością łuski. Podobnie niższa od wartości obliczonej przez tego autora (o 0,23) okazała się korelacja między długością łuski a szerokością łuski stwierdzona w ramach niniejszych badań w Tatrach. Również słabsza (o 0,26) była korelacja między stosunkiem długości szczytu łuski do długości łuski a stosunkiem długości szczytu łuski do szerokości łuski. Zależność między długością szyszki a jej szerokością wyniosła dla Tatr 0,64 i okazała się z kolei silniejsza od korelacji obserwowanej przez SKAWIŃSKIEGO, która wynosiła 0,49.

W badaniach potwierdzono bardzo wysoką, podobną do obserwowanej przez ANDERSSONA (1965) w Szwecji korelację między długością szyszek i ich wagą.

7. PODSUMOWANIE I WNIOSKI

Badania przeprowadzono na wyjątkowo obszernym materiale, z użyciem zaawansowanych metod statystycznych. Wszechstronna analiza około 160 tys. danych charakteryzujących 4 200 szyszek świerka pospolitego rzuca nowe światło na zmienność tych organów w Sudetach i Karpatach. Wyniki przeprowadzonych badań można podsumować następująco:

1. Potwierdzono polimorfizm świerka pospolitego w odniesieniu do jego szyszek i łusek nasiennych. Cechami najbardziej zmiennymi okazały się: waga szyszki, powierzchnia łuski, liczba łusek w spirali oraz długość szyszki. Cechami najmniej zmiennymi były: stosunek szerokości łuski do jej długości, szerokość łuski oraz szerokość szyszki. Cechy łusek charakteryzowały się przeciętnie mniejszą zmiennością od cech szyszek. Pojedyncze drzewa były źródłem znacznej części (21-68%) wyjaśnionej wariancji ilościowych cech szyszek i łusek.

2. Szyszki posiadały średnio wagę około 18 g, mierzyły 99 mm długości i miały 25 mm szerokości. Stosunek ich szerokości do długości wynosił 0,25, a w spirali najczęściej występowało 35 łusek. Udział szyszek lewo- i prawoskrętnych miał charakter losowy, niezależny od czynników siedliskowych i drzewostanowych. Szyszki miały najczęściej kształt podłużny i jajowaty.

   Łuski nasienne posiadały średnio długość 24,3 mm i szerokość 16,3 mm, a stosunek ich szerokości do długości wynosił 0,67. Szczyt łuski cechował się średnią długością 9,6 mm, stosunek długości szczytu łuski do długości łuski wynosił 0,39, zaś stosunek długości szczytu łuski do szerokości łuski – 0,59. Łuski posiadały średnią powierzchnię 329 mm^2 i z reguły należały do typu *europaea,* formy *typica*.

3. Czynniki siedliska oraz właściwości drzewostanów matecznych modyfikowały większość badanych cech szyszek i łusek, przy czym czynniki siedliska generalnie wpływały silniej. Zależności te miały z reguły charakter krzywoliniowy. Najsilniej oddziaływały: długość i szerokość geograficzna, wzniesienie n.p.m. oraz suma opadów rocznych. Najsłabiej – zmiany insolacji oraz średniego wieku drzew matecznych.

4. Wykazano, że wzrost wzniesienia nad poziom morza powoduje spadek wagi, długości, szerokości oraz smukłości szyszek, a także liczby łusek w spirali. Zmiana udziału poszczególnych kształtów szyszek wraz ze wzrostem wysokości n.p.m. jest niewyraźna. Brak jest wpływu wzniesienia na udział szyszek lewo- bądź prawoskrętnych.

   Łuski reagują stosunkowo słabo na zmiany wzniesienia n.p.m. W górę stoku maleje długość łuski i jej szerokość (przez co wzrasta stosunek szerokości do długości), rośnie natomiast stosunek długości szczytu łuski do jej całkowitej długości. Wraz ze wzrostem wzniesienia następuje spadek udziału łusek typu *acuminata* i wzrost częstości występowania łusek *europaea*.

5. Pomimo, iż wzniesienie ma charakter syntetyczny i determinuje inne czynniki siedliska, to miało ono podobny wpływ jak łączne oddziaływanie średniej temperatury rocznej i rocznej sumy opadów. Można było przy tym zauważyć, że część badanych cech reaguje wyraźniej na zmianę średniej temperatury, część natomiast – na zmianę sumy opadów. Ze względu na łatwość i szybkość pomiaru, parametr wzniesienia n.p.m. wydaje się obecnie dogodniejszy do stosowania w badaniach *in situ*.

6. Stwierdzono, że długość i szerokość geograficzna silnie determinują większość cech szyszek i łusek. W kierunku północnym zwiększała się waga, długość i szerokość szyszki, wzrastała też smukłość szyszki oraz liczba łusek w spirali, natomiast spadał udział szyszek jajowatych na rzecz wydłużonych. W tym kierunku rośnie również szerokość łuski i stosunek jej szerokości do długości. Najsłabiej wzrasta całkowita długość łuski, a powierzchnia łuski zmienia się niejednoznacznie. W kierunku północnym wyraźnie za to maleje długość szczytu łuski oraz parametry uwzględniające tę cechę, tj. stosunek długości szczytu łuski do długości łuski oraz do jej szerokości. Trend zmian udziału łusek *acuminata* oraz *europaea* wraz ze zmianą szerokości geograficznej jest mało wyraźny.

W kierunku wschodnim rośnie waga szyszki, jej długość i szerokość, szyszka wysmukla się, łuski w spirali są liczniejsze, rzadziej spotykane są szyszki jajowate, a częściej wydłużone. Ponadto w Karpatach rośnie w tym kierunku długość i szerokość łuski. Na wschód, kosztem udziału łusek *europaea*, częściej pojawiają się łuski typu *acuminata*. Udział poszczególnych typów łusek jest głównie funkcją długości geograficznej oraz wzniesienia.

7. Najsilniejszy wpływ jednostek geograficznych (regionów, pasm górskich oraz masywów/transektów) dotyczy cech opartych o długość szczytu łuski. W ich przypadku, udział zmienności wynikającej z wpływu drzewostanów, pojedynczych drzew oraz błędu jest równocześnie najniższy. Wskazuje to na dużą wartość diagnostyczną cech związanych z długością szczytu łuski w identyfikowaniu populacji.

8. Udział poszczególnych kształtów szyszek zależy najbardziej od szerokości geograficznej i dotyczy głównie spadku udziału szyszek wydłużonych w kierunku północnym oraz wzroście udziału szyszek podłużnych.

9. Cechy szyszek i łusek (oprócz skrętności spirali) pochodzących z regla dolnego i regla górnego, różnią się istotnie niemal we wszystkich analizowanych jednostkach geograficznych. W reglu górnym szyszki są lżejsze, krótsze, węższe, mają wyższy współczynnik szerokości do długości (są mniej smukłe) i posiadają znacznie mniej łusek w spirali niż szyszki pochodzące z regla dolnego. Łuski nasienne w reglu górnym są krótsze, węższe, mają wyższy stosunek szerokości łuski do jej długości (są mniej smukłe) i posiadają mniejszą powierzchnię oraz wyższy stosunek długości szczytu łuski do długości łuski, a także krótszy szczyt łuski. Również struktura typów łusek obu regli różni się istotnie.

10. Regiony różnią się pod względem: długości i szerokości szyszki, stosunku szerokości do długości szyszki, liczby łusek w spirali, a także długości łuski, stosunku szerokości do długości łuski, długości szczytu łuski, stosunku długości szczytu łuski zarówno do długości łuski, jak i jej szerokości oraz powierzchni łuski. Między regionami nie udowodniono występowania istotnych różnic w średniej wadze szyszek i szerokości łusek.

    W Sudetach szyszki są dłuższe, węższe i mają mniejszą liczbę łusek niż w Karpatach. W Sudetach dominują szyszki wydłużone, natomiast w Karpatach – podłużne. Łuski w Sudetach są krótsze i posiadają mniejszą długość szczytów oraz niższą wartość zarówno stosunku długości szczytu łuski do długości łuski, jak i stosunku długości szczytu łuski do szerokości łuski. Mają za to większą powierzchnię od łusek z Karpat. Między regionami występują też różnice we frakcjach poszczególnych typów łusek – w Sudetach stosunkowo częściej niż w Karpatach występują łuski var. *europaea* f. *typica,* rzadziej natomiast var. *europaea* f. *biloba*. W odróżnieniu od Karpat, Sudety cechują się niemal zupełnym brakiem łusek typu *acuminata*.

11. Do najsilniejszych związków między cechami szyszek należały: zależność między wagą szyszki a jej długością i szerokością, a także między długością szyszki a stosunkiem szerokości do długości szyszki. Szyszki dłuższe były jednocześnie bardziej smukłe (posiadały niższy stosunek szerokości do długości). Wysokie współczynniki determinacji osiągają modele statystyczne korzystające z długości szyszki, jej wagi oraz ilości łusek w spirali.

    Cechy łusek, które są ze sobą najmocniej powiązane to: powierzchnia, długość i szerokość łuski. Wszystkie typy i niemal wszystkie formy łusek charakteryzowały się innymi średnimi długościami szczytów łusek. Łuski w typie *obovata* były krótsze i wykształcały się w szyszkach o mniejszej długości.

    Do najsilniej wzajemnie skorelowanych cech szyszek i łusek można zaliczyć pary: waga szyszki-powierzchnia łuski, szerokość szyszki-szerokość łuski oraz szerokość szyszki-powierzchnia łuski, a także długość szyszki-długość łuski.

12. Odmienność świerka sudeckiego od karpackiego może wskazywać na migrację tego gatunku lub wpływ populacji z dwóch różnych ośrodków – hercyńsko-alpejskiego i karpackiego.

13. Klinalna zmienność większości cech szyszek i ich łusek, zgodna z czynnikami położenia, wskazuje na stosunkowo dobre przystosowanie drzewostanów świerkowych do środowiska,

a tym samym na względnie wysoki stopień ich naturalności, pomimo niewątpliwego wpływu człowieka na rozmieszczenie ras świerka w przeszłości. Odstępstwa od klinalnych reakcji na czynniki środowiska mogą świadczyć o wpływie obcych proweniencji i zanieczyszczeniu drzewostanów materiałem obcego pochodzenia. Największym stopniem naturalności cechują się drzewostany świerkowe rosnące w Tatrach, najmniejszym – w Górach Bialskich.

14. Stwierdzenie stosunkowo dobrego środowiskowego przystosowania badanych drzewostanów świerkowych pozwala na potwierdzenie zaleceń odnośnie maksymalnego wykorzystania naturalnego odnowienia świerka, ponieważ wykazuje ono zdecydowaną przewagę nad odnowieniem sztucznym, nawet jeśli dokładne pochodzenie drzewostanów matecznych jest nieznane.

15. W celu jak najpełniejszego wyjaśniania zmienności cech szyszek i łusek, należy wykorzystywać zarówno zestaw czynników opisujących siedlisko jak i drzewostan mateczny.

    Z uwagi na nakładające się zakresy wartości wielu cech ilościowych szyszek i łusek w poszczególnych jednostkach geograficznych, możliwie skuteczna dyskryminacja wymaga korzystania z kilku parametrów jednocześnie. Do klasyfikacji szyszek i łusek najbardziej nadaje się zestaw cech uwzględniający: liczbę łusek w spirali, powierzchnię i długość łuski oraz stosunek długości szczytu łuski do długości łuski. Zastosowanie wymienionych cech oraz długości szczytu łuski pozwala na prawidłowe przyporządkowanie 79% szyszek do regionów.

    Do oceny środowiskowego przystosowania drzewostanów świerkowych zaleca się przede wszystkim korzystanie z następujących cech szyszek i łusek: wagi oraz długości szyszki, liczby łusek w spirali oraz powierzchni łuski nasiennej.

    W związku z tym, że na cechy szyszek i łusek świerka wpływ czynników środowiskowych jest kompleksowy, powinno się korzystać z metod statystycznych uwzględniających ich łączne oddziaływanie oraz nieliniowe reakcje badanych cech.

16. W przyszłości należałoby przeanalizować wpływ czynników nieuwzględnionych w pracy na zmienność cech szyszek i łusek świerka, takich jak wielkość masywu górskiego czy długość okresu wegetacyjnego. Warto byłoby też przeprowadzić porównawcze badania dla regionu zachodniosudeckiego i wschodniokarpackiego.

8. CYTOWANA LITERATURA

Andersson E. 1965. Cone and Seed Studies in Norway Spruce (*Picea abies* L. Karst.). Studia Forestalia Suecica. 23. Skogshögskolan. Stockholm.

Barzdajn W. 1996c. Ocena wartości diagnostycznej morfologicznych cech szyszek świerka pospolitego [*Picea abies* (L.) Karst.] dla wyróżnienia jego proweniencji. Sylwan 140 (9): 61-75.

Barzdajn W., Modrzyński J. 1981. Analiza wzrostu jednorocznych siewek świerkowych wyrosłych z nasion zebranych w karkonoskich drzewostanach nieznanego pochodzenia. Roczniki AR w Poznaniu 132: 3-16.

Białobok S., Bartkowiak E. 1967. Analiza kariotypu i zmienność cech morfologicznych *Picea abies* (L.) Karst z Beskidu Cieszyńskiego. Materiały z konferencji poświęconej badaniom nad świerkiem pospolitym w Polsce. PAN, Kórnik, 23-37.

Bodziarczyk J., Szwagrzyk J., Zwijacz-Kozica T., Zięba A., Szewczyk J., Gazda A. 2019. Struktura drzewostanów Tatrzańskiego Parku Narodowego – wyniki inwentaryzacji z lat 2016-2017. Leśne Prace Badawcze. Vol. 80(1): 13-21.

Bugała W. 1998. Systematyka i rozmieszczenie geograficzne. W: Boratyński A., Bugała W. (red). Biologia świerka pospolitego. Poznań. Polska Akademia Nauk. Instytut Dendrologii. Bogucki Wydawnictwo Naukowe.

Buraczyk W. 2009. Morphological changeability of cones of Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst.] in the Białowieża Forest. Folia Forestalia Polonica. 51 (2), 154-160.

BULiGL. 1975a. Operat Urządzeniowy Nadleśnictwa Strachocin na okres gosp. od 1 X 1975 do 30 X 1985. Maszynopis. Brzeg.

BULiGL. 1975b. Tatrzański Park Narodowy. Operat urządzeniowy Tatrzańskiego Parku Narodowego, 1975.

BULiGL. 1984. Nadleśnictwo Jeleśnia – Plan urządzania gospodarstwa leśnego na okres 01.01.1984-31.12.1993.

BULiGL. 1986. Babiogórski Park Narodowy – Plan urządzania gospodarstwa rezerwatowego na okres 01.01.1986-31.12.1995.

Chmielewski W. 1968. Study on cone variation in spruce in Poland. W: Tyszkiewicz S. (red.). Population studies of Norway spruce in Poland. Forest Research Institute, Warsaw: 28-44.

Chodzicki E. 1966b. O potrzebie i kierunkach badań nad wewnątrzgatunkową zmiennością świerka w ramach subpopulacji. Sylwan, 3: 21-30.

Chomicz K., Samej F., 1974. Precipitation. Klima Tatier. Veda, Bratislava: 443-536.

Chylarecki H., Giertych M., 1969. Variability of *Picea abies* (L.) Karst. cones in Poland. Arbor. Kórnickie XIV: 39-71.

Daubenmire R. 1968. Some geographic variations in Picea sitchensis and their ecologic interpretation. Canadian Journal of Botany. Vol. 46: 787-798.

Hastie T.J., Tibshirani R.J. 1990. Generalized Additive Models (1st ed.). Routledge. New York.

Holubčík, M., 1966. O premenlivosti smreka obyčajného (Picea abies Karst.) na Slovensku podľa šušiek. Lesnícky časopis, 12: 1115-1132.

Holubčík M. 1969. Veľkosť a tvar šišiek smreka obyčajného na Slovensku. Lesn. Studie 1: 1-122.

Holubčík M. 1973. Die sich aus Zapfenuntersuchungen ergebende Variabilität der Gemeinen Fichte (*Picea abies* Karst.) in der Slowakei. International Symposium on Biology of Woody Plants. Bratislava: 95-121

Holzer K. 1964. Die Seehöhengliederun der Fichtentypen in den österreichischen Alpen. W: Schmidt-Vogt H. (red). Forstsamengewinnung und Pflanzenzucht für das Hochgebirge. BLV, München-Basel-Vien, 66-73.

Jin-xun L., Xiao-lu Z., Wan-chun G. 2005. Biogeographic differences in cone, needle and seed morphology among natural *Picea asperata* populations in Western China. Forestry Studies in China. Vol. 7(2).

Kawecka A., 1967. Badania nad morfologicznym zróżnicowaniem świerka w borach i grądach Puszczy Białowieskiej. Materiały z konferencji poświęconej badaniom nad świerkiem pospolitym w Polsce. PAN, Kórnik, 57-68.

Koncek M., Orlicz M., 1974. Thermal conditions. Klima Tatier. Veda, Bratislava: 89-180.

Koprowski M. 2008. Dendrochronologiczna analiza przyrostów rocznych świerka pospolitego (*Picea abies* (L.) Karsten) poza naturalnym zasięgiem a cechy biometryczne szyszek. Sylwan nr 3: 50-57.

Korecký J., Čepl J., Stejskal J., Faltinová Z., Dvořák J., Lstibůrek M., El-Kassaby Y. A. 2021. Genetic diversity of Norway spruce ecotypes assessed by GBS-derived SNPs. Scientific Reports. Vol. 11, 23119.

Korzeniewski L. 1953. Wstęp do zagadnienia zmienności świerka. Monographiae Botanicae. Warszawa. Vol. I.

Kulej M., Skrzyszewska K., 1996. Wstępna ocena zmienności szyszek świerka istebniańskiego na przykładzie wybranych drzewostanów nasiennych Nadleśnictwa Wisła. Sylwan nr 5: 105-120.

Mezera A. 1939. Rozsireni siskovych forem smrku v CSR. Lesn. Prace 18: 35-59.

Modrzyński J. 1989. Środowiskowe przystosowanie i pochodzenie świerka pospolitego (*Picea abies* (L.) Karst.) w Karkonoskim Parku Narodowym. Roczniki Akademii Rolniczej w Poznaniu. Rozprawy Naukowe. Zeszyt 192. ss. 103.

Modrzyński J. 1991. Pochodzenie i ekologiczna adaptacja świerka w Sudetach i Karpatach. W: Fabijanowski J., Jaworski A., Starzyk J., Wróblewska I. (red.). Zagospodarowanie Lasów Górskich. Synteza wyników badań naukowych – CPBR 10.20. Akademia Rolnicza w Krakowie, Wydział Leśny: 56-65.

Modrzyński J. 1995a. Altitudinal adaptation of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) progenies indicates small role of introduced populations in the Karkonosze Mountains. Silvae Genetica 44, 2-3: 70-75.

Modrzyński J. 1995b. The necessity to maintain the ecotypical variation of Norway spruce characteristic for altitudinal zones in the Polish Sudetic and Carpathian Mts. W: Breymeyer A. (red.) - EURO-MAB IV. Mountain zonality facing global change. Conf. Papers, 21, IGiPZ PAN, Warszawa: 97-100.

Modrzyński J., Barzdajn W. 1985. Porównanie niektórych wskaźników wzrostowych, charakteryzujących wybrane populacje świerka [*Picea abies* (L.) Karst.] z Karkonoszy po pierwszym i piątym roku życia. Roczniki AR w Poznaniu 160: 123-130.

Modrzyński J., Eriksson G. 2002. Response of *Picea abies* populations from elevational transects in the Polish Sudety and Carpathian Mountains to simulated drought stress. Forest Ecology and Management, 165: 105-116.

Myczkowski S. 1967. Siedliska i drzewostany rodzimego świerka (*Picea abies* (L.) Karst.) w Tatrzańskim Parku Narodowym. W: Materiały z konferencji poświęconej badaniom nad świerkiem pospolitym w Polsce. PAN, Kórnik, 77-95.

Myczkowski S. 1977. Świerczyny gór i wyżyn w Polsce. W: Białobok S. (red.). Świerk pospolity. Nasze drzewa leśne. Monografie popularnonaukowe. T. 5. Polska Akademia Nauk. Instytut Dendrologii. Warszawa-Poznań. s. 405-461.

Obrębska-Starklowa B. 1983. Climatic relations in the Babia Góra region. Park Narodowy na Babiej Górze. Przyroda i człowiek. Studia Naturae 29: 41-62.

Oleksyn J., Modrzyński J., Tjoelker M. G., Żytkowiak R., Reich P. B., Karolewski P. 1998. Growth and physiology of *Picea abies* populations from elevational transects: common garden evidence for altitudinal ecotypes and cold adaptation. Functional Ecology 12: 573-590.

Orlova, Gussarova, Glazkova, Egorov, Potokin, Ivanov. 2020. Systematics and distribution of spruce species in the North-West of Russia. Dendrobiology. Vol. 84: 12-29.

Pach M., Bielak K., Bončina A., Coll L., Höhn M., Kašanin-Grubin M., Lesiński J., Pretzsch H., Skrzyszewski J., Spathelf P., Tonon G., Weatherall A., Zlatanov T. 2022. Climate-Smart Silviculture in Mountain Regions. W: Managing Forest Ecosystems, vol 40. Springer, Cham. s. 263-315.

Priehäusser, G. 1956. Über den Formenkreis der Fichte in ursprünglichen Beständen des Bayerischen Waldes nach Zapfen und Zapfenschuppenformen. Zeitschrift f. Forstgenetik u. Forstpflanzenzüchtung, 5. Bd., H. 1. s. 14-22.

Priehäusser G. 1958. Die Fichten-Variationen und -Kombinationen des Bayerischen Waldes nach phänotypischen Merkmalen mit Bestimmungsschlüssel. Forstw. Cbl. 77: s. 151-171.

Priehäusser, G. 1962. Die Variabilität der Fichte in systematischer Hinsicht. Berichte der Bayerischen Botanischen Gesellschaft zur Erfoschung der Flora. Vol. 35: 94-104.

Roche L. 1969. A genecological study of the genus *Picea* in British Columbia. New Phytologist. Vol. 68: 505-554.

Schmidt-Vogt H. 1977. Die Fichte. Band I – Taxonomie. Verbreitung. Morphologie. Ökologie. Waldgesellschaften. Verlag Paul Parey, Hamburg i Berlin. 647 s.

Skawiński P. 2014. Pilotażowe badania genetyczne tatrzańskich drzewostanów świerkowych. Tatrzański Park Narodowy, Lasy Państwowe. ss. 48.

Socha J. 2011. Krzywe bonitacyjne świerka pospolitego na siedliskach górskich. Sylwan 155 (12): 816-826.

Stachnik E. 1967. Zmienność świerka w niektórych częściach Karpat Słowackich. W: Materiały z konferencji poświęconej badaniom nad świerkiem pospolitym w Polsce. PAN, Kórnik: 69-76.

Staszkiewicz J. 1967. Zmienność szyszek świerka pospolitego (*Picea abies* (L.) Karst. subsp. *abies*) z Polski. W: Materiały z konferencji poświęconej badaniom nad świerkiem pospolitym w Polsce. PAN, Kórnik: 9-18.

Staszkiewicz J. 1977. Systematyka. W: Białobok S. (red.). Świerk pospolity. Nasze drzewa leśne. Monografie popularnonaukowe. T. 5. Polska Akademia Nauk. Instytut Dendrologii. Warszawa-Poznań. s. 20-36.

Stopiński M. 2002. Naturalne odnowienie świerka w Puszczy Augustowskiej na przykładzie Nadleśnictw Suwałki i Szczebra. Akademia Rolnicza w Poznaniu. Wydział Leśny. Praca magisterska. Poznań. ss. 103.

Szafer W. 1921. Nieco o rozmieszczeniu geograficznem świerka w Polsce w związku z pracą J. Rivolego p.t.: „Badania nad wpływem klimatu na wzrost niektórych drzew europejskich". Sylwan (39): 76-91.

Szymański S. 2000. Ekologiczne podstawy hodowli lasu. PWRiL, Warszawa. ss. 478.

Tyszkiewicz S. 1968b. Review of literature from the period of 1964-1967. W: Tyszkiewicz S. (red.). Population studies of Norway spruce in Poland. Forest Research Institute, Warsaw. s. 148-155.

Wiezik M., Petr L., Jankovská V., Hájková P., Jamrichová E., Hrivnák R., Korená Hillayová M., Jarčuška B., Máliš F., Hájek M. 2020. Western-Carpathian mountain spruce woodlands at their southern margin: natural or anthropogenic origin? Preslia 92: 115-135.