

Genetika a šlechtění rodu *Pinus*, minulost, současnost a další perspektivy

Kaňák J. & Kaňák K.

Úvod

Vedle působnosti G. Vincenta v letech dvacátých až čtyřicátých (dobrovolná kontrola původu lesního osiva a sazenic, založení prvního mezinárodního provenienčního pokusu s borovicí lesní série IUFRO v roce 1940) je výzkum borovice lesní a dalších druhů rodu *Pinus* spojen zejména se jménem K. Kaňáka. Tento autor navázal činnost v rámci výzkumného ústavu, v prvních letech jako pracovník výzkumné stanice v Opočně, na dřívější aktivity na lesnické fakultě v Praze a orientoval se, v prvních etapách, na problematiku zeměpisné proměnlivosti borovice lesní v České republice. Vedle hodnocení produkce a jakosti (tvárnosti kmene a koruny) byly získávány informace o fenologické proměnlivosti, variabilitě anatomických charakteristik jehlic. Po stránce metodické představovaly ve výzkumu v tehdejší Československé republice nový směr analýzu monoterpenů, která měla podat některé základní informace o geneticky podmíněné proměnlivosti populací i jednotlivých stromů borovice lesní. Jedním z významných výsledků studií o variabilitě borovice lesní byly návrhy na třídění lesních porostů podle fenotypových znaků do 4 kategorií. Tato koncepce byla později společně s dalšími informacemi využita pro zpracování návrhů na klasifikaci lesních porostů především pro semenářské účely (kategorie A, B, C, D). V souvislosti s budováním pracoviště a arboreta Plzeň – Bolevec ve druhé polovině let padesátých a v první polovině let šedesátých byly řešeny i některé metodické problémy významné v procesu šlechtění. Jde zejména o problematiku množení borovice roubováním a propracování metodiky kontrolovaného opylování borovic. (Šindelář, ...)

Historie a současnost výzkumu borovice lesní

Výzkum stanovištních odrůd borovice a modřínu začal v roce 1952, rok potom, co byl v Opočně založen Výzkumný ústav pěstování lesa, semenářství a školkařství za spolupráce prozatímního vedoucího Ing. J. Mottla, na návrh a pod patronátem pracovníka generální správy lesů Ing. Miroslava Němce, našťastí člověka s velmi moderními názory. Tehdy bylo totiž hlavním cílem pozornosti v lesním provozu obchodování osivem a sazenicemi a nejdůležitějším problémem byla tedy provenience osiva a sazenic a hledání možností jejich přesunů mimo místo původu, krátce řečeno nákupů z ciziny.

V Opočně, v sídle a pracovišti Ing. Hugo Koniasa, bývalého posluchače profesora Sigmonda, byla naopak atmosféra poněkud odlišná. Přirozená obnova lesa se tam prosazovala ve všech sférách, což příznivě ovlivnilo i pojetí našeho plánovaného provenienčního výzkumu. To, alespoň zpočátku, utlumilo záměr, provenienčním výzkumem hledat pouze oblasti, odkud potomstva, dovezená z tamních porostů k nám, by poskytovala největší výnos, místo objevování prvků životní strategie zkoumaných druhů studiem jejich hluboké minulosti. Tím se výběr pramenů osiva určených k použití v provenienčním výzkumu rozšiřoval na celý areál druhu za ignorování cíle, jak zvýšit uměle produkci dřeva.

Tehdejším světovým trendem provenienčního výzkumu, včetně soustředění na vnitřní vlastnosti a životní potenciály jednotlivých dřevin, bylo zkoumat druh jako celek, nikoliv to, odkud se dají dovézt nejproduktivnější potomstva, ale naopak to, jaké reakce vyvolávají v potomstvech přírodní podmínky našich zkusných ploch. V evolučně pojatých studiích tohoto druhu je pravidlem, použít co nejhorší podmínky prostředí pro zakládání pokusných ploch, kde se totiž daleko lépe diferencují jednotlivé provenience.

Po prostudování životního díla **N. I. Vavilova (1951)**, zakladatele evolučních přístupů na bázi fyto geografické, jsme v první fázi zvolili jeho radu, seznámit se před začátkem výzkumu nejdříve s domácími odrůdami studovaného druhu a jejich variabilitou. Zvolili jsme české oblasti borovice dle Svobodovy mapy rozšíření lesních dřevin v ČSR, tedy oblast severočeskou a východočeskou, třeboňskou a šumavskou a značně se od nich lišící oblast západočeskou. V každé z těchto oblastí hypotetických ekotypů jsme zvolili podle místních podmínek několik stromů. Byl uvolněn jejich kořenový systém, strom povelan, popsána morfologie kořenového systému, rozměry stromu, tloušťka větví u kmene, kmen rozřezán a u každého metru odříznut kotouč pro růstovou analýzu kmene. Po dokončení těchto analýz byly pořízeny obrisy 100letého letokruhu každého vzorníku tak, aby se daly porovnat rozdíly vzorníků z různých oblastí Čech. Z metrové části u pařezu, v polovině výšky kmene a těsně pod korunou byly zajištěny výřezy na přípravu vzorků k mechanicko-technologickým testům a zjištěním podílů pryskyřice ve dřevě. Stručný popis výsledků byl přednesen na I. Lesnické šlechtitelské konferenci v Brně 1956 a v tomtéž roce publikován v ČSAV Sborníku Lesnictví (Kaňák, K. 1956 a, b). Podklad pro vědecké posouzení na první pohled nevyhovujícího rozdělení plochy státu na tzv. „pěstební oblasti“ podle délky vegetačního období, tedy opět s ohledem na prostředí a nikoliv genetiku druhu, podaly velmi názorně diagramy obrysů 100letého letokruhu každého vzorníku, neboť v pěstební oblasti II. byly zahrnuty tři naprosto rozdílné oblasti borovice dávno původní v českých glaciálních refugiích od konce třetihor.

Souhrn všech získaných dat potvrdil Svobodovo dělení (Svoboda, 1953) na ohraničené oblasti s rozdílnými vlastnostmi borového dřeva z různých regionů, podle starých zkušeností dřevařů.

Po skončení této první fáze jsme se seznámili se staršími plochami IUFRO 1938, z toho však zvláště s nejstarší plochou toho druhu v ČSR, založenou v roce 1904 tehdejším ředitelem schwarzenberského panství v Třeboni Dr. Heskem na polesí Koleneč. Plochy jsme vyhodnotili v roce 1959 pro účely tehdejší exkurze účastníků mezinárodní konference „Odrůdy lesních dřevin a jejich využití v praxi“. Z tohoto vyhodnocení se prokázalo, že plánované opakované zakládání dalších pokusů a jejich hodnocení v mladém věku je velmi zavádějící a marnotratné. Analýzou tří 54letých stromů z každé provenience z plochy Koleneč se ukázalo a potvrdilo pak i na hodnocení 44letého souboru IUFRO 1938, jaké jsou rozdíly mezi přírůsty v různém věku u nížinných a horských proveniencí a bylo konstatováno, že rytmus růstu horských typů „v mládí pomalu - později rychleji“ je u typů z nížin a pahorkatin právě opačný. To potvrdilo i měření a hodnocení Kantora (Kantor, 1982) 3 ploch série IUFRO 1938 v jižních Čechách, kde pyrenejská provenience La Matte des Angles, po dlouhou sérii měření výškových hodnot v různém věku patřila i s jednou proveniencí z Třeboně mezi poslední v pořadí, zatímco ve věku 44 let se obě společně objevily na prvních dvou místech. Už to nám tehdy naznačovalo, v čem hledat odrůdové rozdíly.

Nové americko-kanadské pojetí

Jonathan Wright, profesor lesnické genetiky na univerzitě v East Lansing (Mich.) spolu s Markem Holstem, pokračovatelem kanadského nestora šlechtění Carla Heimburgera, spolu podnikli sběr rozsáhlého množství vzorků osiva ze všech částí areálu borovice lesní a banksovky, zatímco borovice pokroucená (*Pinus contorta*) byla doménou kalifornského specialisty W. B. Critchfielda, spolupracujícího s Markem Holstem (Ont.). Značné části jejich souborů se dostaly i na Sofronku. Největší sérií z celé oblasti areálu na sovětském území tehdy přispěl do našich sbírek E. P. Prokazin ze VNILM Puškino, ale v jeho americko-kanadské sbírce chyběla řada položek z této sítě ve srovnání se souborem na Sofronce a jeho vlastní ploše Orechovo - Zuevo nedaleko Moskvy. K nám došlo 120 vzorků populace borovice různé provenience od Ukrajiny až po Jakutsk a Amurskou oblast.

Ekotypy či evoluční varianty ?

Již ve třicátých letech došlo ve Švédsku ke střetu profesora Lundské univerzity Göte Turessona se šéfem genetického oddělení stockholmského ústředního výzkumného ústavu Doc. Olofem Langlem v názorech na vzory proměnlivosti. Turessonovy ekotypy měly

ohraničená území, tedy předpokládanou proměnlivost diskontinuitní (viz P. Svoboda, 1953, Sperlich, 1973). Langlet byl přesvědčen o převaze typu kontinuitního (klinálního) čili postupných změn se změnou prostředí v rámci uceleného areálu. Naše výsledky jsme se pokusili hodnotit z obou pohledů. K tomu ovšem výborně posloužily naše soubory jak *Pinus sylvestris*, tak i celoareálová síť proveniencí *Pinus banksiana*. Pro malé množství našich proveniencí *Pinus contorta* byla u nás využita data z německých pokusných ploch (B. R. Stephan, 1978), kde bylo k dispozici 140 vzorků. Součástí souborů na Sofronce jsou srovnávací plochy v polesí Týniště nad Orlicí. V prostoru Sofronky hraje v klimatu hlavní úlohu dešťový stín, jednak globální, to je parabola s vrcholem na Přimdě a lokální, s vrcholem Krkavcem (515 m.n.m.) v západní části polesí Bolevec. Týniště n. O. se vyznačuje velkými lijáky, jednak pro rozsáhlé lesní plochy v luhu řeky Orlice, jednak pro blízkost předhoří Orlických hor. Prvním bodem bylo tedy srovnat, jak rostou do výšky stejné provenience borovice lesní a banksovky v různém klimatu. Oddělením těch proveniencí, které prospívaly více na Sofronce od těch, jež měly větší výšku v Týništi, se nám rozdělila plocha od západních hranic bývalého SSSR až po Ural a Kazachstán na různá území podle oceanity a kontinentality klimatu jednotlivých lokalit původu vzorků osiva. To by souhlasilo s pojetím klinální proměnlivosti (Langlet, 1959).

Při sestavování sloupcového diagramu pořadí průměrných výšek použitých proveniencí, však vznikla taková směs evropských a asijských proveniencí na počátku pořadí, že bylo jediným řešením zvolit metodu klinálního hodnocení, zanést průměrné výšky každé provenience do mapy na místa jejich původu a interpolací získat izočáry stejných hodnot a ukázal se zcela jiný obraz. Ohromné území na rozhraní Ukrajiny a Bělorusi tvořilo jeden ostrov nejvyšších průměrných výšek, druhý ostrůvek se nacházel na jihovýchodním úpatí Uralu a třetí v podaltajské stepi s okrajovými lesními komplexy. Nikdo z našich i cizích odborníků nám ale nebyl schopen alespoň naznačit jakékoliv vysvětlení tohoto jevu. V roce 1963 jsem při cestě do SSSR navštívil nejlepšího ruského, lesnického akademika L.F.Pravdina, který mně k tomuto problému citoval ihned kapitulu paleontologie borovice lesní do jeho připravované monografie borovice lesní na území SSSR (Pravdin, 1964).

Vstup paleontologie

Všechna centra, která byla jmenovaná, se v Pravdinově popisu nacházela na území ruských refugií v posledním glaciálu a jejich heterozní efekt se projevil totiž stejně ve všech oblastech od Michiganu, přes Sofronku, Týniště n. Orl. a Zvolen až k Moskvě, kde všude byla tato ruská série použita. Stejně nápadný růst (stejného původu) všech původních českých

proveniencí v tomto pokusu jsem podcenil v domnění, že je to efekt zdomácnělých genotypů, jež v podobě refugií prakticky neopustily naši hercynskou kotlinu a dá se u nich tak předpokládat vysoká míra adaptace (fitness). Dalším kaménkem do mozaiky procesu poznávání bylo, když jsme začali podrobně studovat naše horské varianty borovice lesní, prosperující na Šumavě v nadmořských výškách od 700 až do 1100 m nejen na Křišťanovsku, ale i u Plešného jezera. Podle P.Svobody (1953) jde jednoznačně o relikty, čili potomstva zdejších glaciálních refugií. Podle paleontologických dokladů (Mirov 1967), tvořila borovice lesní ke konci třetihor řídkou příměs v bohatých, listnatých lesních společenstvech. Čili vstoupila do ledových období pleistocénu jako klimaxový druh. To na Šumavě souhlasí, jestliže tam tato horská varianta borovice mimořádně prosperuje, o výškách stromů až 40 m i v nadmořské výšce 950 m a roste-li navíc ve smíšeném porostu, pak tu musí být genetická příčina. V blízkosti glaciálních refugií se dnes vyskytují výborně prosperující stromy, pocházející z globálních potomstev s vysokou genetickou diverzitou, jež nijak nesouvisí s vlivy místního prostředí. V Cetlově kapitole „Populační genetika“ (Nečásek et Cetl (eds.) *Obcná genetika*, 1979: 349-376) jsou podrobně popsány genetické okolnosti, jež jsou příčinou nejen této genetické variability, ale i produkční vitality stromů, které se staly z různých důvodů členy „linií“ (roztroušených hlouček) oddělených od souvislých porostů areálu druhu. Jde-li o glaciální refugia v poměrech arktické stepi s převládajícím silným větrem, může většinou dojít v těchto řídkých hloučkách k samoopylení. Při ústupu ledu a šíření potomstev takového typu reprodukce dochází zpravidla k heteroznímu efektu. To bylo aplikováno i při šlechtění zemědělských plodin ve Švédsku v šedesátých letech.

Závěry této 40leté historie hledání souvislostí zní: **Ekotypy v úzkém slova smyslu v našich krajinách blízko okraje ledovce mohly pro krátká období meziledových dob těžko dosáhnout zakotvení ekologických adaptací do svého genetického souboru. Takové případy mohou nastat jen tam, kde hranice zalednění byla tak daleko, že neměla značný vliv na dané prostředí, migrace kamkoliv nebyla ani nutná a tato stanovištní stabilita umožňovala přítomnost genů souvisejících s vlivy místního prostředí v jejich genetickém aparátu (jedle v Kalábrii). Relativně rychlé změny genetického složení mohou nastat v glaciálních refugiích, kde existují řídké hloučky stromů podobně jako na polární hranici druhu a v těch probíhají zmíněné genetické proměny. Po ústupu ledu se šíří do okolí a konzervativní genetická výbava může přežívat v dalších generacích tak, že populace druhu v celém okolním regionu je geneticky tak specifická, že může vyvolávat dojem ekotypů. Jde však jen o genotypy.**

Rytmus růstu individuí s věkem

Nejslabším článkem pěstování dřevin v porostech je otázka probírek, které by měly být kopii přírodní selekce. Od doby zakládání monokultur je tento postup úplně vyloučen. Stromky vysázené v řadách a jistém rozestupu, odstraňujícím to nejdůležitější, zahrnuté v hustém náletu přirozené obnovy, tj. juvenilní stadium čištění populace od rostlin-slabochů. Patří mezi ně i 90% jedinců ze samoopylení, které se vyskytuje ve větší míře než jsou naše představy (Mayr, 1979, Hrdlička, 1996). I to, že dalších 10% přežívá i po 20 letech tvrdé konkurence, je zvláště zajímavé (Tigerstedt et al. 1982). V této souvislosti si dovoluujeme ocitovat výťah ze závěrečné kapitoly izoenzymové studie tohoto autora, zabývající se výzkumem v porostu 3 generací: nejstarší ve věku 400 let, řídce rozptýlený na ploše, jeho potomstvo 200leté a poslední generace ve věku 70 let:

1) Autoři na začátku zdůrazňují konkurenci mezi genotypy v přirozené obnově, jež decimuje počáteční populaci až o 100.000 jedinců na hektar na zbylých cca 100 stromů. Analýza ukazuje, že obnovní populace by mohla po dlouhou dobu udržovat jedince z autogamie, kteří postupně vymírají, když se populace blíží k dospělosti.

2) Ukazuje se, že 2. a 3. generace na téže ploše mohou být velmi geneticky rozdílné. Příčinou může být postupný zánik inbredovaných jedinců, ale může to být také způsobeno skutečnými rozdíly v genových frekvencích v následných populacích. Genetická struktura obnovující se populace je zajímavá s hlediska evoluce, dokud ještě nedosáhla věku plodnosti. Jestliže vývoj porostu pokračuje přirozeně, bude trvat cca 200let (finské poměry), než bude porost schopen se znovuobnovovat, ovšem za změněných podmínek v okolních porostech i prostředí pro opylování. O přílišný inbreeding se postará konkurence v hustém náletu a přírodní výběr.

3) Je ovšem možné, že inbreedingová deprese může vyvolat problémy v obnově umělé, neboť výsadba ve sponu vylučuje konkurenci vyvolaný přírodní výběr. Tedy daleko větší pozornost by měla být věnována otázce inbreedingu v kulturních lesích, kde konkurence a přírodní výběr jsou v prvních fázích vývoje porostu zcela potlačeny. Takové skupiny spodního patra jsou extrémně heterogenní, odchylné od očekávaného genotypového složení a nejvíc matoucí je nijak zvláště extrémní příbuznost s osivem pocházejícím z matečných stromů nad nimi. Je to, jakoby příroda usilovala všemi prostředky o vyproštění populace ze stavu, který by jinak časem vyústil v rozpad populace vlivem těžkého inbreedingu a postupné deprese. Zdá se, že jen těžká konkurence individuí v obnovní populaci je rozhodujícím faktorem při udržení dobře adaptované populace zachráněné od genetického rozpadu. Tedy velké a nepředvídatelné změny, možná i k horšímu, by se měly objevit v takových kulturách dřevin, kde je konkurence

vyloučená. Přírodní a umělý výběr nejsou ovšem vzájemně vyloučené, ale spíš by měly být kombinované v moderní lesnické praxi. (Tigerstedt et al. 1982)

Rytmus růstu populací různého původu

Zkoumáním rytmu růstu s věkem jsme sledovali diferenciaci různých anomálií v různých souvislostech. Výsledkem měření výšek u různých proveniencí v různém věku jsou diagramy, které ukazují, jaké změny se vyskytují uvnitř jednoho vzorku populace od 9 do 23 let (Kaňák, J. 1994). Pohled na tuto nečekanou diverzitu je schopen lesníka odvést od úmyslu zasahovat uměle. A to je náš plán, neboť s hlediska přirozených vlastností dřevin jsou naše zásahy do mlazin i tyčovin nejvýš naivní a lesnickým cílovým záměrům dokonce škodlivé. (Hrdlička, 1996, Tigerstedt et al. 1982)

Z naší strany jsme neustále varovali před ukvapeným převodem našich čísel do provozních opatření, zvláště při snaze prospět provozu co nejdříve. To je zvláště nebezpečné u mladých kultur, což se potvrdilo jak u náhorní varianty borovice lesní (Kaňák, J., 1985), jakož i u borovice černé (Šindelář, 1979, Beran et Šindelář, 1996).

Výsledky těchto výzkumů jasně prokazují, že posuzováním kvality sazenic podle rychlosti růstu v mladém věku se dopouštíme omylu, který nás bude stát ztráty na produkci v budoucnu. Preferujeme totiž tu část populace, která má pionýrský charakter (tzn. rychlý růst v mládí, brzké ukončení růstu a časná fruktifikace = nižší produkce), na úkor populace klimaxového charakteru (pomalejší růst v mládí, ale dlouhodobý = vyšší produkce). Tato selekce probíhá bohužel už ve školkách při třídění sazenic před jejich prodejem.

Všechny naše snahy vedou k tomu, poznat podstatu skrytých projevů našich hospodářských dřevin a nechat se vésti znalostí přírodních zákonů při zacházení s nimi. Ve všech našich výzkumných projektech nejsou ve skutečnosti preferovány přímo zájmy provozu, ale nakonec ze všech, poctivě vědecky založených, vychází najevo, že samočinně vycházející výsledky lze převést s úspěchem do některého z úseků lesnické činnosti. Tak vychází najevo, že největšího úspěchu lze dosáhnout opakováním generací na stále stejném místě, což vyvolává zvyšující se stanovištní adaptaci dalších generací. To znamená samozřejmě také zvyšující produkci dřeva.

Další poučení (Kubíková, J. 1987) ukazuje, jak škodlivá pro lesní ekosystém je holoseč. Není řečeno, že k ní nemůže dojít i přirozenou cestou, třeba vichřicí. Záměrně od šedesátých let se zvyšující celková plocha holosečí změnila makroklima a vyvolala zvyšující se frekvence vichřic a tedy i dalších polomů. Skuhřavý (1987) také prokázal, že nástupem hromadného zavádění holosečí v padesátých letech se ze dvou případů ničivé vichřice na jaře

a na podzim, jejich počet stále zvyšoval, takže dnes se vyskytují takřka po celý rok. Z literatury je známo, že po holoseči smíšeného lesa se totálně změní na místě klimatické poměry. Nejdříve v půdě, kde vyhynou všechna mikrobiální společenstva, která zajišťují výživu všech dalších generací lesa. Návrat původní produkční schopnosti lesní půdy se táhne stovky let a úplný návrat původního stavu se odhaduje po 1.500 až 1.700 letech. I dnešní optimální produkční schopnost lesní půdy se po holoseči vrátí až uprostřed čtvrtého milénia.

Ověřování a testování uznaných porostů

Specifickou etapu prací ve výzkumu problematiky borovice lesní představuje projekt ověření hospodářské hodnoty a adaptační schopnosti vybraných uznaných jednotek kategorie A, testy potomstev (Šindelář). Základem projektu bylo založení pěti ověřovacích ploch s potomstvy 126 jednotek z celé tehdejší Československé republiky od západních oblastí v Čechách až po východní Slovensko. Na základě hodnocení výzkumných ploch založených v přírodní lesní oblasti 10 – Středočeská pahorkatina, 15 – Jihočeské pánve, bylo možno, na základě výsledků získaných ve věku 17 let, formulovat některé významné závěry, zejména: Nelze vyloučit existenci dvou rozdílných klimatypů borovice lesní na území ČR a SR ve smyslu P. Svobody (1953) a to borovice hercynské a karpatské. Tento názor dokládají některé růstové ukazatele souborů potomstev z těchto regionů (výškový a tloušťkový růst, některé morfologické znaky kmene a koruny). Dílčí populace z karpatských oblastí vykazují na lokalitách ve středních a jižních Čechách pomalejší růst a stejné nebo mírně zhoršené ukazatele zdravotního stavu ve srovnání se souborem populací z oblastí hercynskosudetských. Na základě charakteristik zjištěných ve věku 17 let se jeví jako oprávněné rozlišování tzv. borovice nížin a pahorkatin a borovice z horských oblastí. Výsledky pozorování umožnily, aby některé vybrané dílčí populace, resp. jejich mateřské porosty, jichž potomstva se ve výsadbách nejlépe osvědčila, byly předběžně navrženy do kategorie ověřených, resp. pozitivně testovaných.

Podobně jako u smrku ztepilého a modřínu opadavého se výzkum v oboru genetiky a šlechtění borovice lesní nadále orientoval v první polovině devadesátých let minulého století na problematiku ověřování vybraných porostů uznaných ke sklizni osiva. Vedle výsadeb s potomstvy uznaných porostů byly založeny i plochy s potomstvy vybraných semenných sadů. V roce 1994 bylo založeno celkem 10 výzkumných ploch na různých lokalitách v Čechách a na Moravě. Plochy jsou soustavně ošetřovány a sledovány. Dosavadní výsledky měření a hodnocení mají jen předběžný, orientační charakter. Zpracování návrhů pro zařazení

nejhodnotnějších jednotek populací (mateřských porostů, semenných sadů) bude možné až na základě výsledků pozorování v pokročilejších fázích vývoje. (Šindelář, J.)

Výzkum dalších druhů rodu *Pinus*

Výzkum dalších druhů rodu *Pinus* je neodmyslitelně spojen s pracovištěm VÚLHM Arboretum Sofronka v Plzni – Bolevci, které bylo založeno v r. 1956 Ing. Karlem Kaňákem, CSc. a jeho koncepce vychází z principů fyto geografického pojetí N.I.Vavilova (1951). Ve školce ani ve výsadbách se zásadně nepoužívalo hnojení ani chemická ochrana, do výsadeb se nezasahuje probírkou nebo prořezávkou. Kultury se ponechávají svému přirozenému vývoji, který je ovlivňován pouze přírodním výběrem, neboť vědecké pracoviště genetiky a šlechtění a lesních dřevin se nezabývá produkcí dřevní suroviny, nýbrž získáváním informací o vnitřních vlastnostech, schopnostech a evoluci zkoumaných druhů v přirozených podmínkách prostředí (Kaňák J., 1998). Sbírká proveniencí borovice lesní se rozšířila především na dosažitelné druhy rodu *Pinus*, které jsou schopny přežít v našich podmínkách (Kaňák, K., 1971). To zároveň poskytuje možnost využití paralelní variability (homologických sérií podle Vavilova), která umožňuje kontrolu hypotéz a závěrů u jednoho druhu pomocí dalších druhů téhož rodu. Ty totiž prodělaly stejné nebo podobné evoluční epizody, které měly vliv na jejich životní strategii.

Studium životní strategie druhů

V současné době je u introdukovaných druhů v arboretu hlavním cílem studium životní strategie druhu. Od doby založení bylo na ploše 22 ha vysázeno a otestováno 63 druhů borovic, z nichž do dnešní doby přežilo cca 30 druhů. Z toho 16 druhů je zastoupeno reprezentativně v několika proveniencích, úspěšně se adaptovaly, plodí a přirozeně se zmlazují. Dalších 14 druhů přežilo v jednom nebo několika exemplářích. Ostatní zkoušené druhy vyhynuly buď po první zimě, nebo během několika následujících let. U těch, kteří přežili byl potvrzen tzv. Mayrův efekt zakladatele (Mayr, 1942, 1963, 1979), tj. případ, kdy z populace, jež podlehlá extinkci, přežil jeden nebo několik málo jedinců, jež vytvořili zakladatelskou populaci nové varianty druhu se změněnými znaky genetické architektury. Typickým příkladem tohoto efektu v arboretu Sofronka jsou druhy *Pinus pungens*, *Pinus resinosa*, a na řadě jsou *Pinus virginiana*, *Pinus attenuata* a *Pinus serotina*.

Vysvětlení původu životní strategie druhu se dá prokázat evolučními vlivy událostí v paleontologické minulosti (změny pevnin, změny klimatu a prostředí vůbec, migrace před a po ledové době, atd.). Zásadní roli hraje i primární migrace z prapůvodního vývojového

centra druhu (borovice – Wrangelův ostrov, *Pinus peuce* a všechny druhy rodu *Pinus* v jižní Evropě) a jejich adaptace po dlouhodobé migraci z východní Asie podél pobřeží moře Tethys do oblasti od Blízkého Východu až po Kanárské ostrovy (Mirov, 1967).

Interakce provenience (druhu) a stanoviště, paralelní plochy, imise

Ke sbírkám v arboretu Sofronka neodmyslitelně patří paralelní plochy, které byly umístěné na rozdílná stanoviště, aby se dala posuzovat interakce stanoviště a provenience. K borovici lesní a banksovice je paralelní provenienční pokus na plochách v Bědovicích u Týniště (terasy řeky Orlice) a na Mláce u Třeboně (chudý lišejníkový bor). Po roce 1983, kdy jsme začali spolupracovat s lesnickým provozem v imisních oblastech Krušných hor (LZ Klášterec nad Ohří, Ing. Jan Pavliš), byly založeny paralelní provenienční výsadby s druhy *Pinus contorta*, *P. banksiana*, *P. strobus* a klonové pokusy různých proveniencí *P. nigra*, *P. strobiformis*, na nejexponovanějších imisních holinách v okolí Měděnce a Kovářské.

Protože druh *P. contorta* je jedním z nejvýraznějších a nejúspěšnějších pionýrů téměř ve všech stresových podmínkách střední Evropy, věnovali jsme mu největší pozornost. Další paralelní plocha s tímto druhem byla proto založena i na Mláce a rozsáhlé výsadby s tímto druhem jsme realizovali ve spolupráci s Ing. Dimitrovským (VÚMZP) na výsypkových stanovištích na Sokolovsku. Dnes se dá s jistotou říci, že tento druh se osvědčil ve všech podmínkách, od imisí až po výsypky. *Contorta* je tisíce let selektovaná stálou vulkanickou činností v místě svého přirozeného rozšíření, je zvyklá zmlazovat se na popeli a pemze lávových polí (Critchfield, 1980). Dnes jsou jediným jejím problémem v Krušných horách vysoké stavy jelení zvěře. Zdá se však, že je dnes jedinou dřevinou, která může vytvořit souvislý a kvalitní přípravný porost, pod jehož ochranu je možno následně podsazovat místní variantu odolného smrku, který je rozmnožován řízkem, původní buk, jedli a jako příměs náhorní variantu borovice lesní (tzv. hercynská směs). Navíc dřevní surovina *contorty* je na rozdíl od jiných průkopnických dřevin ekonomicky zhodnotitelná.

Porovnáním výsledků rytmu růstu na všech třech paralelních provenienčních plochách jsme pro různé účely použití navrhli oblasti (provenience) areálu tohoto druhu, odkud by bylo vhodné získávat osivo. Pro imisní polohy Krušných hor jsou vhodné především provenience *ssp. latifolia* ze Skalistých hor od Wyomingu, Oregon, až po hranici mezi kanadskými prérijními proveniencemi a oblastí Severozápadních teritorií. V 15 letech (1995) byla jejich průměrná výška na ploše u Kovářské (nejexponovanější imisní poloha Krušných hor) 3,70-4,20m, dnes jsou vysoké cca 6 až 8m, přičemž mortalita se pohybuje okolo 20% od začátku výsadby a nijak výrazně se nemění (Kaňák J., 1996).

K dalším druhům borovic, které jsou prokazatelně odolné, patří především *P. peuce* (viz 70letý porost u Bludné (LS Horní Blatná), který se přirozeně zmlazuje a přibližně stejně staré porosty na saské straně Krušných hor), dále **borovice černá a vejmutovka**. Ta ve vyšších polohách, díky absenci rybízů jako mezihostitele rzi vejmutovkové, touto chorobou netrpí. Z těchto důvodů předpokládáme, že by byla vhodná i borovice pohorská, *P. monticola*. Tento druh je ze všech druhů, zkoušených v arboretu, nejrychleji rostoucí, ale zároveň je nejcitlivější vůči rzi vejmutovkové. Její porost z roku 1958, dosahující dnes v arboretu 15 – 18m, je téměř každoročně decimován touto chorobou, včetně nových výsadeb, potomstev tohoto porostu. U nás bohužel ve zralém věku předčasně hyne. Je velmi citlivá na vlhkost, která byla podmínkou jejího šíření i ubývání během pleistocénu (Mirov, 1967).

Borovice rumelská (*P. peuce*) je sice pomalejšího růstu, ale velmi dobře odolává imisím. Je jako ostatní euroasijské pětijehličné druhy odolná i vůči rzi vejmutovkové. V této souvislosti je zajímavé, že ve výsevech z populací tohoto druhu na Sofronce se objevují jedinci, nápadně podobní vejmutovce a to jak vzrůstem, tak barvou jehlic a prýtků. Na rozdíl od takřka uniformních potomstev z původního osiva z Balkánu působí velmi nevyrovnaným dojmem a jsou velmi variabilní. Nepochybně je to tím, že v jejich blízkosti se nachází porosty *P. monticola* a *P. strobus*, každoročně bohatě kvetoucí, a dochází zde zřejmě k mezidruhové hybridizaci. To ostatně potvrzuje i to, že se mezi těmito sazenicemi se všemi typickými znaky *P. peuce* objevují jedinci napadené rzí vejmutovkovou na kmínku, což je u potomstev z původního osiva z Balkánu vyloučené.

Borovice černá (*P. nigra*) byla v Krušných horách testovaná v meziprovenienčním klonovém pokusu, jehož paralela byla umístěna ve VÚOZ v Průhonicích. Tyto výsadby byly hodnoceny Ing. Wegerem (VÚOZ) a výsledky jsou obsahem jeho příspěvku, stejně jako výsledky klonového pokusu s borovicí kuželovitou (*P. strobiformis*).

Dobré výsledky (vitalita a růst) v imisích prokázala i borovice banksovka a vejmutovka, jejichž tamní provenienční výsadby se zatím nevyhodnocovaly.

Velmi zajímavé byly i výsledky výsadby druhu *P. pungens* v Krušných horách. Tento druh, zmíněný již v úvodu tohoto referátu (Mayrův efekt zakladatele), roste v arboretu více méně šťastnou shodou okolností a jeho výskyt zde je evropskou raritou. Z výsevu (1958) vzešlo cca 1.000 semenáčků, které prošly v první zimě téměř katastrofickou selekcí. Zbylí jedinci byli vyškolkováni a po třech letech zbylo 96 jedinců, kteří byli vysázeni v roce 1961 v arboretu. Do současné doby jich přežilo 24 a ty rostou již cca 20 let naprosto bez poškození, pravidelně plodí a klíčivost jejich semen dosahuje téměř 100%. Jejich potomstvo je již naprosto odolné nejen v našich podmínkách, ale i v Krušných horách. Zde má však význam

pouze výzkumný, protože trpí ledovkou a lámou se sněhem. To je jeden z typických příkladů katastrofické selekce a následného „efektu zakladatele“, když adaptace na nové stanoviště proběhla během pouhé první generace.

U druhu *Pinus resinosa* (borovice smolná) je situace odlišná. Přestože její porost v arboretu (1958) pravidelně plodí, semena jsou často prázdná, klíčivost je špatná a nedaří se vychovat potomstvo. To ovšem souvisí s tím, že tento druh se na území svého přirozeného areálu rozšíření vyskytuje jako řídká příměs smíšených lesů, stromy jsou od sebe vzdálené a proto je velmi náchylná k samoopylení (Fowler, 1964). To má za následek zvýšenou četnost homozygotů, tzn. snížení variability a tím nižší schopnost adaptace. Její orgány z geologických nálezů z období před 100 milióny let jsou kupodivu naprosto stejné jako dnes.

Borovice oslabená (*Pinus attenuata*) je vynikajícím příkladem toho, jak výsledky introdukce jsou nespolehlivé i po mnoha letech. Porost tohoto druhu původem ze Siskiyou County rostl velmi úspěšně bez poškození téměř 20 let a překonal i 30 stupňové mrazy. Ovšem po prudkém poklesu teploty o 27 stupňů během 12 hodin ze Silvestra na Nový rok 1979 zůstalo z celé výsadky torzo a zbyly pouze stromy po obvodu pokusného čtverce, které byly zřejmě pravidelným otužováním odolnější. Nebýt této anomálie, na kterou naše domácí dřeviny vůbec nezareagovaly, zřejmě bychom dnes tvrdili, že tato populace je v našich podmínkách adaptovaná. V současné době zbyly z tohoto porostu 3 stromy, které každoročně plodí a přežívají bez poškození. V současné době provádíme pokusy s jejich generativními potomstvy.

Asijským druhům rodu *Pinus* se v arboretu Sofronka příliš nedaří. Zřejmě to souvisí se zdejší velmi chudou a kyselou (pH cca 3,1-3,5) písčitou půdou a klimatem s nedostatkem srážek (průměrný roční úhrn je 525 mm) a jejich rozložením v průběhu roku. Jejich pěstování je velmi problematické, počínaje výsevem a konče přesazováním.

Strategie zalesnění imisních poloh

Proces extinkce smrkových porostů a následná inventura přežívajících prokázala odolnost i u místních druhů. Ovšem výsadba klimaxového **smrku** na rozsáhlé otevřené paseky je zcela nevhodná. Z našich pionýrských druhů byla použita **bříza**, ovšem ze všech koutů republiky, nížin i pahorkatin, nevhodná do těchto oblastí, takže došlo zákonitě ke kolapsu těchto porostů. **Jeřáb** není schopen sám o sobě vytvořit stabilní porosty a tvoří spíše příměs, navíc není ekonomicky zhodnotitelný jako dřevní surovina. **Jíva** vytvořila přirozené porosty na místech s buldozerovou přípravou půdy a následným vápněním, ovšem tyto porosty nebyly nijak využité. Jedinou výjimkou je **borovice blatka**, která zde byla vysázena

na ploše 140 ha ve sponu 4 x 4m, ovšem k podsadbám klimaxových druhů pod ochranu jejího porostu bohužel dosud nedošlo a není ani plánováno.

Z introdukovaných druhů stojí za zmínku **smrk pichlavý**, který, mimo imisí, jako jediný odolává jelení zvěři, ovšem jeho roční přírůsty jsou cca 10cm. Navíc jeho husté porosty jsou nepřístupné těžbařům, kteří by je uvolnili pro následnou podsadbu.

Naše strategie znovuzalesnění imisních poloh (Kaňák, K., 1988, 1993) spočívala v napodobení přírodních poměrů evoluce lesního ekosystému v Krušných horách v postglaciálu (Jankovská, 1987, 1992): **Vytvoření pionýrského stadia** lesního ekosystému z pionýrských jehličnatých druhů (tzv. jehličnatá tajga) **a do ochrany tohoto porostu sázet původní druhy klimaxové** (sm, bk, jd, bo). Pionýrský porost bude postupně uvolňován ve prospěch této cílové směsi, která časem úplně převládne. Na území LZ Klášterec n.O. se realizovala ale bohužel pouze první část této strategie, k výsadbám klimaxových druhů podle našich informací dosud nedošlo a není ani v plánu. Pouze v západní části Krušných hor, na LS Horní Blatná, se zásluhou Ing. Hrdličky (OI LČR Plzeň) realizuje tato strategie na lokalitě Blatenský vrch. Podle současného stavu této výsadby je možno říci, že tato myšlenka se potvrdila.

Terpenové analýzy

Mimo zmiňované výzkumné práce pokračoval v posledních letech i další výzkum proměnlivosti některých druhů rodu *Pinus* na základě analýzy monoterpenů. Tento výzkum navázal na terpenové studie prováděné v 50. letech ve výzkumné stanici v Opočně.

Výsledky výzkumu vybraných dílčích populací *Pinus mugo* naznačily oprávněnost rozdělení stromových forem tohoto druhového komplexu na dva taxony – *Pinus uncinata* se západním výskytem (Alpy – Pyreneje) a *Pinus rotundata* (východní části areálu).

Při příležitosti roubování výběrových stromů borovice lesní pro semenné sady odebíráme vzorky jehličí i pro terpenové analýzy. V současné době jsou k dispozici vzorky terpenů z porostů (převážně autochtonních) z cca 10 lokalit v ČR a výsledky těchto porovnávacích studií se zpracovávají.

Perspektivy dalšího výzkumu rodu *Pinus*

V lesním hospodářství obecně je třeba konečně začít rozlišovat pěstování lignikultur od pěstování lesa. U lignikultur je těžiště zájmu především v získávání dřevní suroviny bez ohledu na mimoprodukční funkce lesa a nezáleží na druhu či původu sazenic. Na rozdíl od lignikultur, při pěstování lesa v lesních ekosystémech by měl být kladen důraz na původ

sazenic (nejlépe místní, resp. přirozené zmlazení) a pokud možno přírodě blízké hospodaření. To by ovšem mělo platit obecně pro všechny druhy lesních dřevin, včetně borovice.

1) Borovice lesní

Další výzkum by se měl orientovat na nejmodernější metody zkoumání dědičnosti pomocí genových markerů (terpeny, izoenzymy, DNA), přestože jde o finančně náročný výzkum. Především by bylo vhodné použít kombinaci dostupných metod (izoenzymy + terpeny).

Zvláště důležitá je též záchrana genofondu regionálních populací pomocí klonových archivů resp. semenných sadů.

Testování potomstev porostů kategorie A a semenných sadů, které bylo zahájeno v roce 1994 by mohlo přinést zajímavé výsledky i s ohledem na zakládání elitních semenných sadů, které se stalo zejména v severských zemích již samozřejmostí.

2) Introdukované druhy rodu *Pinus*

Introdukce má v současné době velmi omezené pole působnosti. Použití introdukovaných druhů přichází v úvahu pouze na minimálních výměrách, spíše pouze jako příměs, nebo na plochách, kde naše domácí druhy zklamaly (nejzatíženější imisní polohy).

Z rodu *Pinus* mají největší perspektivu druhy s pionýrskou povahou, především v imisích a na rekultivacích již osvědčená *Pinus contorta*, dále u nás již zdomácnělá *Pinus nigra* a na některých místech (České Švýcarsko, Hradec Králové) problematická *Pinus strobus*. Více pozornosti by si zaslouhovala *Pinus peuce*, rostoucí bez problémů v imisích a dále pak druhy tříjehličných borovic, *Pinus ponderosa* a *Pinus jeffreyi*.

V souvislosti s přetrvávajícími problémy v imisních oblastech a s rostoucí potřebou zalesňování rekultivačních ploch a bývalých zemědělských půd mají introdukované druhy velkou perspektivu a je třeba jim věnovat náležitou pozornost.

Literatura

- Bannister, M.H. 1965. Variation in the breeding system of *Pinus radiata*. – In: Baker et Stebbins (eds.) "The Genetics of Colonizing Species" Sbor.ref. symp. Davis 1964: : 353 – 374.
- Beran, F. et J. Šindelář. 1996. Další vývoj proveniencí borovice černé na výzkumné ploše 41-Roblín (Český Kras). – Lesnictví-Forestry 42(11) : 500 – 509.
- Cetl, I. 1979. 14. Genetika populací. – In: Nečásek, J. et I. Cetl (eds.) Obecná genetika : : 349 – 376. SPN Praha.

- Critchfield, W.B. 1957. Geographic variation in *Pinus contorta*. Maria Moors Cabot Foundation, Publ. Nop. 3. 118 pp.
- Critchfield, W.B. 1980. The distribution, genetics and silvics of lodgepole pine. –Proc. IUFRO Joint Meet. WP. Vol.1. Vancouver 1978.
- Freudl, A. 1930. Stanovištní odrůdy našich jehličin a jejich význam... Les.Práce IX.
- Fowler, D.P. 1964. Effect of Inbreeding in Red Pine, (*Pinus resinosa* Ait.). –Silvae Genetica 13, J.D.Sauerländer's Verlag, Frankfurt a.M.
- Hilitzer, A. 1932. Rozšíření borovice na Šumavě. – Les.Práce 11: 9 – 25.
- Hrdlička, O. 1996. Přírodní výběr a školky.- Lesu zdar 8 : 2-3.
- Jankovská, V. 1987. Vývoj vegetace Mostecka na základě pylových analýz sedimentů Komořanského jezera. –Severočes. Přír. Litoměřice 20:111-116.
- Jankovská, V. 1992. Vývoj krušnohorských lesů od konce doby ledové. –Lesnická práce 71(3):73-75.
- Kantor, J. 1982. Vyhodnocení provenienčních pokusných ploch s borovicí (serie IUFRO 1938) v jižních Čechách. . Závěr. zpráva, Les.fakulta Brno.
- Kaňák, J. 1980. Praktický význam studií populací borovice lesní a jejich potomstev. – Les.Práce 59 : 9 – 12.
- Kaňák, J. 1985. Náhorní varianty borovice lesní okrajových pohoří hercynské kotliny. – Sborn.ČSAZV-Lesnictví : 259 – 265.
- Kaňák, J. 1994. Evolution of the Scots pine mountainous variant. Ex: Kaňák.K. et Kaňák,J.(eds.) IUFRO Meet.“Genetics of Scots pine“ Kaunas Indications acquired by the provenance research.
- Kaňák, J. 1996. Hodnocení pokusných výsadeb s cizokrajnými druhy rodu *Pinus*. – Závěrečná zpráva v.ú. č. 9004, et. 03, VÚLHM Jíloviště-Strnady.
- Kaňák, J. 1998. Arboretum Sofronka Plzeň, VÚLHM Jíloviště-Strnady. – SPAS Plzeň.
- Kaňák, J. 1999. Introdukované druhy borovic v Arboretu Sofronka a jejich testování ve stresových podmínkách Krušných hor. – Acta Průhoniciana 68, Průhonice.
- Kaňák, K. 1956a. Současný stav a úkoly šlechtění borovice lesní v ČSR. – Sborník ČSAZV-Lesnictví 29: 595 – 614.
- Kaňák, K. 1956b. O smolnatosti kmenů borovice lesní z různých stanovištních podmínek Čech. – Sbor.ČSAZV-Lesnictví 29 : 645 – 656.
- Kaňák, K. 1959. Exkurzní průvodce mezinár. Konf.“Odrůdy lesních dřevin a jejich využití v praxi“. ČSAZV Praha.
- Kaňák, K. 1971. Druhy a provenience borovic v arboretu Sofronka. Výsledky introdukce v letech 1958 - 1968. - In: Arboretum Sofronka, 70 p., Praha, 1971.
- Kaňák, K. 1974. Preliminary report on the Scots pine provenances growing at Bolevec. –Sbor. IUFRO WP“Genetics of Scots pine“ Sept. 1974 Kórník-Warszawa.
- Kaňák, K. 1979. Provenienční studie s borovicí lesní v českých zemích. – Sborník ref. konf. „Provenienční výzkum lesních dřevin“ : 83 – 104. Praha.
- Kaňák, K. 1983. Zhodnocení provenienčních ploch borovice lesní v ČSR. Závěr.zpráva VÚLHM, Archiv Zbraslav-Strnady.
- Kaňák, K. 1984. Genekologické studie některých druhů rodu *Pinus*. – Zprávy Čs.Bot.Spol.Praha, Materiály 4 : 47- 51.
- Kaňák, K. 1987. Šlechtitelské strategie druhů rodu *Pinus* v imisní oblasti Krušných hor. Práce VÚLHM 70 : 71 – 100.
- Kaňák, K. 1988a. Teoretické podklady pěstební strategie v imisních oblastech. – Sborník ref.konf. „Možnosti obnovy a zajištění stability lesních porostů v oblastech pod vlivem imisí“ Ústí n.L.13.10.1988 : 62 – 80.
- Kaňák, K. 1988b. Práce Arboreta Sofronka v péči o genofond některých lesních dřevin.

- Zpravodaj Botan. zahrad 32 : 12 – 22.
- Kaňák,K. 1988 c. Využití odolnějších druhů borovice k zalesnění imisní oblasti Krušných hor. – Realizační výstup R7, VÚLHM Jíloviště – Strnady, 1988, 14 p.
- Kaňák,K. 1990. Zacházení s genofondem v imisních oblastech Krušných hor. – Sborník konf. o genofondu – Zpravodaj Botan.Zahrad 34 : 114 – 122.
- Kaňák,K. 1993. Alternativní řešení rekonstrukce lesa v imisních oblastech. – Lesnická práce 1, 72/1993. p: 10-13.
- Kaňák,K. 1994. Evolution of the Scots pine mountainous variant .Kaňák K. et Kaňák J. (eds.) II. Hypothesis about its evolutionary events. Kaunas Sept.1994.
- Kaňák,K. et J.Pagan. 1983. Growth rate of the „All-range Jack pine provenance experiment“ (Petawawa No. 255-C-4) in Czechoslovakia. – Acta Facult.Forest. Zvolen XXV. : 9 – 27.
- Kaňák,K. 1999. Historie výzkumu borovice lesní. – Acta Průhoniana 68, Průhonice.
- Kubíková,J. 1987. Cultivated forest stands in Central Bohemia, their floristic composition and history. – In: Schubert,R. et W.Hilbig (eds.)“Erfassung und Bewertung antropogener Vegetationsveränderungen, Teil 3. Materialien des Int.Symp. Halle-Wittenberg, WB 1987(46): 155 – 165.
- Langlet,O. 1936. Studier över tallen fysiologiska variabilitet och des samband med Klimated. Ett bidrag till kannedomen om tallens ekotyper. – Medd. Statens Skogsförsöksanst. 29 : 4 .
- Langlet, O. 1959. A cline or not a cline – a question of Scots pine.- Silv.Gen.8(1) : 1 – 36. Frankfurt.
- Mayr,E. 1942. Systematics and the origin of species. -Columb.Univ.Press.1963.
- Animal species and evolution. -Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.1965.
- Summary -In: BAKER&STEBBINS(eds.) lit.cit.1979. Evolution und die Vielfalt des Lebens. -Springer, Berlin, Heidelberg, New York.
- Mayr, E. 1979. Evolution und die Vielfalt des Lebens. – Springer Verl.
- Mimra,J. 1950. Nejstarší provenienční pokus s borovicí na Třeboňsku.- Lesnická Práce.
- Mirov, N.T. 1967. The genus Pinus. – The Ronald Press Comp. New York.
- Pravdin,L.F. 1964. Sosna obyknovennaja. Izměňčivost', vnutrividovaja sistěmatika i selekcija. – Nauka Moskva , 190 pp.
- Skuhřavý, V. 1987. Souvislost polomů a holosečí se zvyšováním frekvence vichřic. – Osob. sdělení.
- Stephan B.R. 1978. Results from IUFRO Pinus contorta provenance trials in the Federal Republik Germany.- Proc. of IUFRO Joint meet.and working parties. Vancouver, Canada.Vol.2. : 85 – 95.
- Stephan B.R. 1982. Herkunftsversuche mit Pinus contorta in der Bundesrepublik Deutschland.
- Stern,K.& L.Roche. 1974. Genetics of forest ecosystems. - Springer Verlag, Berlin-Heidelberg - New York.
- Svoboda,P. 1953. Lesní dřeviny a jejich porosty. – SZN Praha.
- Šindelář,J. 1979. První výsledky výzkumu provenienci borovice černé v oblasti poškozované průmyslovými exhaláty. – Práce VÚLHM 54 :107 – 124.
- Šindelář,J. Borovice lesní. ????
- Turesson,G. 1936. Rassenökologie und Pflanzengeographie. Einige kritische Bemerkungen. Botaniska Notiser : 420 – 437. Lund.
- Vavilov,N.T. 1951. The origin, variation, immunity and breeding of cultivated plants. Selected writings. Translated by K.Starr Chester.Ronald Press Co.N.Y.
- Wright,J.W.et I.Bull. 1963. Geographic variation in Scotch pine. – Silv.Gen. 12(1) : 1-40.