

WŁADYSŁAW CHAŁUPKA

WYBRANE ZAGADNIENIA ROZWOJOWE I WZROSTOWE

ROCZNY CYKL ŻYCIOWY

Procesy życiowe drzew w umiarkowanej strefie klimatycznej przebiegają w obrębie trzech części cyklu rocznego, obejmującego wymuszony spoczynek zimowy, okres aktywności i głęboki spoczynek jesienny. Przebieg i tempo procesów fizjologicznych odbywających się w poszczególnych fazach cyklu rocznego uzależnione są przede wszystkim od temperatury, będącej wskaźnikiem ilości ciepła „gromadzonego” przez drzewa (S a r v a s 1972, 1974). Procesy życiowe drzew przebiegają najintensywniej w okresie aktywności, który obejmuje wzrost wegetatywny oraz różne fazy wieloletniego cyklu rozmnażania generatywnego.

WZROST WEGETATYWNY

Długoletnie badania fenologiczne w Puszczy Bukowej pod Szczecinem oraz na Wyspie Wolin (S t a c h a k 1968 a i b, 1972 a i b) pozwoliły na wyodrębnienie dwóch form fenologicznych buka pospolitego różniących się terminami rozpoczynania i przebiegu kolejnych faz fenologicznych (tab. 1). Początek aktywności wegetatywnej u buka przejawia się w zmianach morfologicznych pąków. Na Pomorzu Zachodnim, w zależności od przebiegu temperatur powietrza, pąki powiększają się w ciągu drugiej i trzeciej dekady kwietnia, a po 5—9 dniach rozchylają się ich łuski okrywowe. Po następnych 5—10 dniach (średnio około 3 maja) obser-

Tabela 1

Różnice w dniach w występowaniu niektórych pojavów fenologicznych między dwiema formami *Fagus sylvatica* (wg Stachak 1972a)

| Lata | Nabrzmiowanie pąków | Początek listnienia | Początek masowego przebarwienia liści | Pełnia opadania liści |
|------|---------------------|---------------------|---------------------------------------|-----------------------|
| 1963 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 1964 | 9 | 4 | 8 | 4 |
| 1965 | 8 | 5 | 6 | 4 |
| 1967 | 14 | 15 | 10 | 4 |
| 1968 | 9 | 7 | 5 | 4 |
| 1969 | 11 | 11 | 6 | 0 |
| 1970 | 5 | 3 | 6 | 0 |

wuje się rozchylanie blaszek liściowych, przy czym obie omówione fazy postępują od nasady koron ku wierzchołkom drzew i od wnętrza drzewostanu ku jego okrajkom (Stachak 1965, 1975). Na Pomorzu Gdańskim omówione wyżej fazy rozwojowe przebiegają nieco później. Początek rozwoju pąków obserwowano w pierwszych dniach maja, a rozwój liści zaczynał się na przełomie pierwszej i drugiej dekady maja (Wierdak 1924). Pęknięcie pąków liściowych w Arboretum Kórnickim następuje średnio 26 kwietnia, a około 5 dni później zaczynają się rozchyłać blaszki liściowe (Chylarecki, Straus 1968). Również w Karpatach Zachodnich i Wschodnich początkowe fazy rozwoju pąków i liści przebiegają na przełomie kwietnia i maja (Wierdak 1924).

W okolicach Hradec Kralove (Czechosłowacja) rozwój pąków zaczyna się po osiągnięciu sumy temperatur dobowych wyższych od 5°C, wynoszącej 136,7°C, co następuje średnio na początku trzeciej dekady kwietnia. Rozwój liści rozpoczyna się natomiast w końcu trzeciej dekady kwietnia (Chalupa 1969). Przeciętne terminy rozpoczynania rozwoju pąków i ulistnienia są podobne również u buka w Jugosławii, w okolicach Sarajewa, przy czym w miarę wzrostu wysokości n.p.m. występowanie fenofaz opóźnia się (Alikalić 1970).

Przyrost wysokości buka w okolicach Stryja (Karpaty Wschodnie), rozpoczynający się na początku maja, przebiega najintensywniej w początkowych 15–20 dniach. Przyrost dobowy pędu głównego na wysokość wynosi w tym okresie średnio 4,3% przyrostu rocznego, a ogólny przyrost wysokości za ten okres osiąga 72% całkowitego przyrostu rocznego. Później przyrost wysokości przebiega znacznie wolniej i ustaje w połowie czerwca (O d i n a k, Š e v č u k 1980). W środkowej Polsce (Rogów) okres trwania wzrostu na wysokość waha się od 40–60 dni (M i c h a l a k 1977), w Jugosławii (okolice Zagrzebia) wynosi średnio 63 dni (A n i ć 1956), a w Danii średnio 47 dni u najwyższej położonych gałęzi oraz 39 dni w dolnej części koron (L a d e f o g e d 1952).

Pędy boczne mają krótszy okres przyrostu długości, który osiąga swoje maksimum po 6–10 dniach i ustaje na przełomie drugiej i trzeciej dekady maja (O d i n a k, Š e v č u k 1980).

Czas trwania wzrostu na wysokość może ulec przedłużeniu po wystąpieniu wtórnego przyrostu wysokości. W Karpatach Wschodnich przyrost ten występuje u 10–17% drzew (O d i n a k, Š e v č u k 1980), natomiast w okolicach Zagrzebia u 58% drzew, przy czym u 4% drzew występują dwa przyrosty wtórne wysokości w sezonie wegetacyjnym (A n i ć 1956).

Równocześnie z rozpoczęciem przyrostu pędów buka na wysokość z początkiem maja, obserwowano w hali wegetacyjnej w Eberswalde zapoczątkowanie przyrostu korzeni na długość. O ile jednak przyrost wysokości pędów ustawał w końcu lipca, o tyle wydłużanie korzeni przeciągało się aż do połowy listopada (H o f f m a n n 1971).

Rozpoczęcie przyrostu grubości poprzedzone jest przejściem komórek miazgi ze stanu spoczynkowego w fazę wstępnych zmian fizjologicznych, co w Danii ma miejsce w ciągu marca lub kwietnia, przy czym na 1-letnich pędach wierzchołkowych procesy te odbywają się mniej więcej tydzień wcześniej, niż na pniu, na wysokości 1,3 m (L a d e f o g e d 1952). Pierwsze podziały komórek miazgi występują u podstawy pąków średnio na dwa dni przed ich pękaniem. Mniej więcej dwa tygodnie później rozpoczynają się podziały na pniu na wysokości 1,3 m, a 6–7 tygodni póź-

Tabela 2

Procentowy rozkład przyrostu grubości drewna u *Fagus sylvatica* w sezonie wegetacyjnym

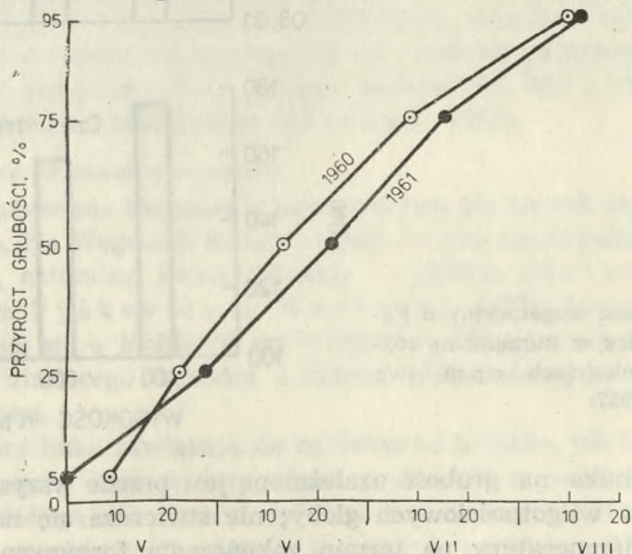
| Lokalizacja | Miesiące | | | | | | |
|--|----------|----|----|-----|------|----|---|
| | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X |
| Dania (Lagefoged 1952) | | 8 | 32 | 35 | 23 | 2 | |
| Niemcy (Schober 1951) | | | | | | | |
| 280 m n.p.m. | | 8 | 32 | 33 | 21 | 6 | |
| 535 m n.p.m. | | 10 | 18 | 32 | 38 | 2 | |
| Czechosłowacja (Chalupa 1965 b) | 3 | 26 | 34 | 24 | 12 | 1 | |
| Austria (Friedrich 1897, wg Ladefogeda 1952) | 2 | 23 | 33 | 28 | 10 | 3 | 1 |

niej w korzeniach (Ladefoged 1952). Również według danych Chalupy (1965 a) przyrost grubości na pniu zaczyna się po około 10 dniach od rozpoczęcia pęknięcia pąków, równocześnie z rozwojem liści. Podobnie rozpoczyna się przyrost grubości u buka na Pogórze Karpackim, gdzie pierwsze podziały komórek miazgi zbiegały się z pękaniem pąków i początkiem rozwoju liści (Ermich 1960).

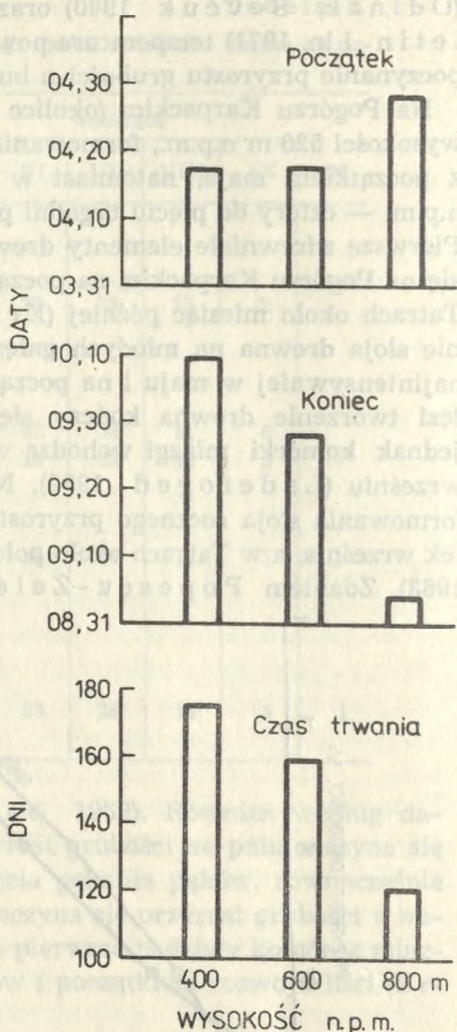
Zapoczątkowanie podziałów komórek miazgi, a tym samym rozpoczęcie odkładania słoja przyrostu rocznego drewna, związane jest u buka z temperaturą. Podziały komórek miazgi rozpoczynały się w Tatrach po kilku dniach ze średnią dobową temperaturą powietrza przekraczającą 5°C oraz temperaturą minimalną powyżej 0°C (Ermich 1963). Również w Karpatach Wschodnich

(O d i n a k, Š e v č u k 1980) oraz w Rumunii (P o p e s c u - Z e l e t i n i in. 1971) temperatura powietrza wywiera wpływ na rozpoczynanie przyrostu grubości u buka.

Na Pogórzu Karpackim (okolice Kalwarii Zebrzydowskiej), na wysokości 520 m n.p.m., formowanie słoja rocznego rozpoczyna się z początkiem maja, natomiast w Tatrach, na wysokości 920 m n.p.m. — cztery do pięciu tygodni później (E r m i c h 1960, 1963). Pierwsze zdrewniałe elementy drewna wczesnego buka pojawiają się na Pogórzu Karpackim na początku trzeciej dekady maja, a w Tatrach około miesiąc później (E r m i c h 1960, 1963). Tworzenie słoja drewna na młodych gałęziach buka w Danii przebiega najintensywniej w maju i na początku czerwca. U większości gałęzi tworzenie drewna kończy się na przełomie czerwca i lipca, jednak komórki miazgi wchodzą w okres spoczynku dopiero we wrześniu (L a d e f o g e d 1952). Na Pogórzu Karpackim koniec formowania słoja rocznego przyrostu drewna przypada na początek września, a w Tatrach około połowy sierpnia (E r m i c h 1960, 1963) Zdaniem P o p e s c u - Z e l e t i n i in. (1971) zakończenie



Ryc. 1. Dynamika formowania słoja przyrostu rocznego drewna u *Fagus sylvatica* w Czechosłowacji (wg Chalupy 1965b)



Ryc. 2. Sezon wegetacyjny u *Fagus sylvatica* w Rumunii na różnych wysokościach n.p.m. (wg Tomescu 1957)

wzrostu buka na grubość uzależnione jest przede wszystkim od warunków wilgotnościowych gleby; nie stwierdza się natomiast wpływu temperatury na termin zakończenia formowania słoja przyrostu rocznego drewna (E r m i c h 1963).

Ogólny czas trwania przyrostu grubości u buka na Pogórzu Kar-

packim wynosi około 4 miesiące, natomiast w Tatrach tylko 2,5 miesiąca (Ermich 1960). W Danii przyrost grubości u buka trwa około 110 dni (Ladefoged 1952), a w Niemczech (okolice Hannover-Münden) około 120 dni (Schober 1951). Przebieg przyrostu grubości buka w sezonie wegetacyjnym w różnych miejscach jego zasięgu przedstawiono w tabeli 2, a jego dynamikę na rycinie 1.

Równoległe ze wzrostem pędów odbywa się zakładanie i wydłużanie nowych pąków. Na Pomorzu Zachodnim pierwsze pąki w kątach liści są zauważalne w ciągu maja, a ich wzrost na długość kończy się na przełomie sierpnia i września (Stachak 1965).

Rozpoczynające się w październiku przebarwienie liści kończy fenologiczny okres wegetacyjny u buka. Jego długość liczona od fazy pełnego ulistnienia do przebarwienia wszystkich liści wynosi na Pomorzu Zachodnim średnio 163 dni (Stachak 1965), a w Czechosłowacji — 153 dni (Chalupa 1969). Długość trwania fenologicznego okresu wegetacyjnego uzależniona jest od wysokości n.p.m., co przedstawiono na rycinie 2. Faza przejścia w stan spoczynku u buka na Pomorzu Zachodnim, określana według kryteriów fenologicznych, rozpoczyna się z końcem października i początkiem listopada utratą „złotego” zabarwienia liści i trwa 10—30 dni, do końca opadania liści (Stachak 1965).

SEZONOWY PRZEBIEG KWITNIENIA

Zawiązywanie kwiatów u buka odbywa się na rok przed kwitnieniem. Na Węgrzech kwiaty męskie tworzą się w pąkach w ciągu lata, natomiast kwiaty żeńskie — jesienią (Matyas 1969). Zdaniem Tyškeviča i Kovšovej (1975) kwiaty żeńskie zawiązują się w Mołdawii już w lipcu lub sierpniu, a w okresie spoczynku zimowego wchodzą z dobrze wykształconymi zalążnikami i słupekami.

Kwiaty buka zawiązują się zarówno na krótko-, jak i na długopędach, przy czym kwiaty męskie występują u podstawy pędów. Większość pąków kwiatowych zawiera kwiaty męskie i żeńskie, jednak w niektórych pąkach, szczególnie zacienionych, zawiązują się tylko kwiaty męskie (Nielsen, Schaffalitzky de Muckadell 1954).

Faza kwitnienia u buka rozpoczyna się wraz z fazą rozwoju liści i trwa 2—4 tygodnie, od ukazania się pierwszych kwiatostanów do końca przekwitania (Stachak 1965, 1968 b). Początek kwitnienia na Pomorzu Zachodnim przypada w różnych latach na koniec kwietnia i pierwszą dekadę maja (Stachak 1965). Na Pomorzu Gdańskim w 1923 r. obserwowano kwitnienie w końcu maja, a w Karpatach Zachodnich i Wschodnich w pierwszej połowie maja (Wierdak 1924). W Arboretum Kórnickim początek kwitnienia w latach 1953—1962 przypadał średnio na koniec pierwszej dekady maja, wykazując rozpiętość terminów od 29 kwietnia do 12 maja (Chylarecki, Straus 1968). Przełom kwietnia i maja jest również porą kwitnienia buka na Wyspach Brytyjskich (Matthews 1955 a i b).

Rozwój kwiatów żeńskich i męskich nie przebiega jednakowo. Obserwuje się u buka zjawisko metandrii, tj. opóźnienia pylenia w stosunku do terminu osiągnięcia przez kwiaty żeńskie zdolności do zapylenia (receptywności). Opóźnienie pylenia wynosi w Danii przeciętnie cztery do pięciu dni, chociaż w pojedynczych przypadkach zdarza się, że okres pylenia pokrywa się z okresem receptywności kwiatów żeńskich u tego samego osobnika, bądź go nieco wyprzedza (Nielsen, Schaffalitzky de Muckadell 1954). Występowanie metandrii uzależnione jest ściśle od warunków pogodowych. Susza i ciepło znacznie bardziej przyspieszają rozwój kwiatów męskich niż żeńskich i mogą skrócić lub całkowicie zlikwidować okres metandrii. Z drugiej strony chłodna i deszczowa pogoda wydłuża znacznie okres między receptywnością kwiatów żeńskich a pyleniem (Nielsen, Schaffalitzky de Muckadell 1954), chociaż zdaniem Hyde'a (1952) opady deszczu nie utrudniają przebiegu pylenia.

Czynnikiem oddziałującym ujemnie na rozwój kwiatów są spóźnione przymrozki (Matthews 1955 a i b, Wachter 1964). Kwiaty męskie są bowiem silnie uszkodzane już w temperaturze -1°C , a dla kwiatów żeńskich zabójcze są temperatury od $-1,4^{\circ}\text{C}$ do -3°C (Oppermann, Bornebusch 1926, wg Holmsgaard 1962).

ANOMALIE W ROZWOJU KWIATÓW

Obok normalnych kwiatostanów jednopłciowych występują też u buka pospolitego kwiatostany obupłciowe. Obserwowali je Nielsen i Schaffalitzky de Muckadell (1954) oraz Černjavski (1957), który łączy ich występowanie z silnymi przymrozkami wiosennymi i wilgotnymi latami.

CZYNNIKI REGULUJĄCE PROCESY WZROSTOWE

REGULATORY WZROSTU

Do naturalnie występujących u buka pospolitego regulatorów wzrostu należą gibereliny. Netien (1963) wykrył w ekstraktach z pąków pachwinowych zbieranych zimą, obecność stymulatora wzrostu o działaniu podobnym do giberelin. Obecność giberelin została potwierdzona także w nasionach i siewkach buka (Králík i in. 1983). W stadium pęknięcia okryw nasiennych zaznaczył się wyraźny wzrost poziomu giberelin, związany najprawdopodobniej z fotosyntetyczną aktywnością liści. Wraz ze wzrostem epikotyli poziom giberelin stopniowo obniżał się, a u starzejących się liści, jeszcze przed ich opadnięciem, pojawiły się substancje o charakterze inhibitorów wzrostu (Králík i in. 1983).

Obecność inhibitora, kwasu abscysynowego (ABA), stwierdził także w pąkach buka pospolitego Wright (1975). Od końca lipca poziom wolnego ABA w pąkach wzrasta i osiąga swoje maksimum na początku listopada, by później opaść, najpierw gwałtownie w ciągu miesiąca, a następnie stopniowo, osiągając minimum tuż przed rozpoczęciem pęknięcia pąków (Wright 1975). Jesienny wzrost poziomu wolnego ABA jest najprawdopodobniej wynikiem syntezy tego inhibitora w pąkach buka lub jego przepływu z liści do pąków na skutek zmniejszającej się zawartości wody w pąkach (Wright 1975).

Poziom związanego ABA rośnie również stopniowo do początku grudnia, po czym przez całą zimę pozostaje ustabilizowany. W końcu lutego, gdy zaczyna się nabrzmiewanie pąków, poziom związanego ABA zaczyna stopniowo podnosić się wraz ze wzros-

tem zawartości wody w pąkach bukowych (Wright 1975). Najwyższy stosunek ilości ABA w formie wolnej do formy związanej występuje na początku grudnia i jest przypuszczalnie związany z początkiem spoczynku zimowego (Wright 1975).

Badano również u buka wpływ egzogennych (podanych z zewnątrz) regulatorów wzrostu na procesy wzrostowe. Kwas gibberelowy (GA₃) podawany od połowy sierpnia do końca listopada nie wpływał ani na termin, ani na tempo jesiennego przebarwiania i opadania liści u buka pospolitego (Brian i in. 1959 a), powodując jednak opóźnienie pęknięcia pąków następnej wiosny o jeden do trzech tygodni (Brian i in. 1959 b). Wydaje się, że właściwie dobrany i zastosowany zabieg podawania GA₃ jesienią mógłby opóźnić rozwój pąków, a tym samym i kwitnienie, co miałoby ogromne znaczenie dla ochrony wrażliwych kwiatów buka przed spóźnionymi przymrozkami wiosennymi (Brian i in. 1959 b).

Kwas gibberelowy oraz kinetyna mogą także stymulować wzrost pąków buka, ale tylko przed spoczynkiem i po spoczynku. Tak więc zarówno kwas gibberelowy, jak i kinetyna nie powodują przyspieszenia ustępowania spoczynku i nie są w stanie zastąpić wpływu chłodu i długiego dnia (Leike 1967).

FOTOPERIODYZM

Buk pospolity należy do tych gatunków drzew, które reagują na długość dnia zmianami w procesach wzrostowych (Nitsch 1957). Rozpoczęcie pędzenia wiosennego przez buka wymaga nie tylko podwyższonej temperatury, ale także odpowiednich warunków świetlnych (Żelawski 1954). Spoczynek w pąkach bezlistnych siewek buka ustępuje w warunkach długiego dnia, chociaż wydaje się, że reakcja ta jest bardziej uzależniona od dobowego okresu ciemności aniżeli długości fotoperiodu (Wareing 1953).

Siewki buka rosnące w nieprzerwanym oświetleniu wykazywały 15—30-dniowe okresy wzrostu, kończące się uformowaniem pąka wierzchołkowego o niezdrewniałych, zielonych łuskach, po czym następował 6—10-dniowy okres spoczynku i rozpoczynał się ko-

lejny okres wzrostu (Bałut 1956). Po trzech takich cyklach wzrostowych tworzył się pęk wierzchołkowy o skutynizowanych łuskach oraz dobrze rozwinięte pąki w pachwinach niektórych liści. Pąki te pozostawały w spoczynku przez około 60 dni, a następnie powtarzały się analogiczne trzy okresy wzrostu. Po drugim 60-dniowym okresie spoczynku wystąpiły liczne zakłócenia w rytmice wzrostu i długościach poszczególnych faz rozwojowych (Bałut 1956). Wyrastanie z pąków wierzchołkowych pojedynczych liści zamiast pędów świadczyło także o zaburzeniach w rozwoju stożków wzrostu. Przypuszczalnie zaburzenia te związane były ze zmianami filtracyjnych właściwości łusek okrywowych pąków. Łuski te, wykształcone w warunkach naturalnych, pochłaniają bowiem całkowicie szkodliwe dla żywych komórek promieniowanie ultrafioletowe, przepuszczając do wnętrza pąków tylko 0,11% światła pełnego (Pukacki i in. 1980).

Ważną rolę we wzroście buka odgrywa ponadto intensywność światła. Doświadczenia fitotronowe wykazały, że u jednorocznych siewek buka, w miarę zwiększenia intensywności oświetlenia zmniejszał się przyrost części nadziemnej, a wzrastała długość korzeni (Gregori 1972).

FAZA GENERATYWNA W ONTOGENEZIE

DOJRZAŁOŚĆ FIZJOLOGICZNA I OKRESOWOŚĆ KWITNIENIA

Rozróżnienie między fazą młodocianą (juwenilną) a fazą dojrzałości w ontogenezie drzewa jest skutkiem pojawienia się pierwszych kwiatów. Po przejściu w fazę dojrzałości kwitnienie staje się dla drzew zjawiskiem normalnym, powtarzającym się co jakiś czas mniej lub bardziej regularnie (Wareing 1959). Na Wyspach Brytyjskich pierwsze kwitnienie występuje u buka w wieku 30—40 lat (Matthews 1955a, Wareing 1959), a zdolność do obfitego kwitnienia i obradzania nasion utrzymuje się mniej więcej od wieku 80 do 200 lat (Matthews 1955a). Na Ukrainie buki rosnące na otwartej przestrzeni zaczynają kwitnąć w wieku 40—50 lat, natomiast w drzewostanie w wieku 60—80 lat (Misnik 1976).

Okresy między obfitymi latami nasiennymi w Wielkiej Brytanii wynoszą 2—10 lat (M a t t h e w s 1955 b), a w Danii lata dobrego urodzaju występują średnio co 6—7 lat (H o l m s g a a r d 1955). Na Pomorzu Zachodnim, w latach 1957—1970, obfite kwitnienie i obradzanie nasion wystąpiło dwukrotnie: w 1964 i 1970 r. (S t a c h a k 1975), natomiast w Rumunii obfite lata nasienne powtarzają się średnio co 5 lat (B a d e a, M i h a l a c h e 1962).

Bardziej wyczerpujące dane na temat obradzania nasion przez buka znajdzie czytelnik w rozdziale „Rozmnażanie generatywne”.

CZYNNIKI WPŁYWAJĄCE NA KWITNIENIE I OBRADZANIE NASION

Zmienność osobnicza

Dane na temat okresowości kwitnienia i obradzania nasion są zwykle przeciętne dla drzewostanów lub większych rejonów zasięgu buka. Obserwacje kwitnienia pojedynczych drzew w drzewostanie pozwalają na wykazanie znacznego wpływu właściwości osobniczych na kwitnienie (M a t t h e w s 1955 b). Wyniki takich obserwacji, wykonanych w drzewostanach bukowych na Krymie i w okolicy Makaczewa (Okręg Zakarpacki Ukrainiejskiej SRR), zamieszczono w tabeli 3.

Tabela 3

Częstotliwość obradzania nasion przez pojedyncze drzewa w drzewostanach *Fagus sylvatica* (wg Kaplunovskiego 1972)

KRYM

| Liczba lat obradzania na 12 lat obserwacji | 12 | 11 | 10 | 9 | 8 | 7 | 6 | 5 | 4 | 3 | 2 | 1 | 0 |
|---|----|----|----|----|----|----|----|---|----|----|----|---|----|
| Liczba drzew | 1 | 5 | 15 | 25 | 43 | 34 | 17 | 9 | 11 | 13 | 11 | 9 | 54 |

ZAKARPACIE

| Liczba lat obradzania na 8 lat obserwacji | 8 | 7 | 6 | 5 | 4 | 3 | 2 | 1 | 0 |
|--|---|---|----|----|----|---|---|---|----|
| Liczba drzew | 1 | 6 | 23 | 39 | 34 | 7 | 2 | 8 | 20 |

Znaczne zróżnicowanie obserwuje się także między klonami buka zarówno w czasie upływającym od szczepienia do pierwszego kwitnienia, jak i w obfitości kwitnienia. Spośród klonów obserwowanych przez Matthews a (1959) jeden zakwitł w 3 lata po szczepieniu, cztery klony — w 4 lata po szczepieniu, a niektóre nie kwitły jeszcze w 8 lat po szczepieniu.

Klimat

Różnice między kolejnymi latami w obfitości kwitnienia powodowane są przez warunki pogodowe poprzedniego roku, kiedy to zawiązują się pąki kwiatowe, natomiast wielkość urodzaju nasion zależy także od układu czynników klimatycznych roku kwitnienia (Matyas 1969).

Stały w każdym roku czynnik, jakim jest długość dnia, nie wpływa na kwitnienie u buka (Wareing, Longman 1960), natomiast intensywność światła słonecznego w postaci podwyższonego usłonecznienia dziennego w ciągu lipca jest w Wielkiej Brytanii dodatnio skorelowana z urodzajem w roku następnym (Matthews 1955 b). Na Węgrzech, zdaniem Matyasa (1969), podwyższone usłonecznienie lipcowe oddziałuje dodatnio przede wszystkim na zawiązywanie kwiatów męskich, natomiast jesiennemu różnicowaniu kwiatów żeńskich sprzyja obniżone usłonecznienie w październiku.

Ważnym czynnikiem klimatycznym wpływającym na kwitnienie i wielkość urodzaju nasion buka jest ciepło. Obserwacje z różnych krajów wskazują na wyraźny dodatni wpływ podwyższonej temperatury dobowej w czerwcu i lipcu na kwitnienie i urodzaj nasion buka w przyszłym roku (Matthews 1955b, Wachter 1964, Matyas 1969, la Bastide, van Vredenburg 1970, Holmsgaard 1972). Podkreśla się także dodatni wpływ suszy w lipcu na przyszłoroczny urodzaj nasion (Holmsgaard 1972).

Na podstawie 100-letnich danych o urodzajach buka w Dolnej Saksonii Borchers (1958, 1961) stwierdził natomiast znacznie częstsze występowanie obfitych lat nasiennych w okresach klima-

tu wilgotnego, niż w okresach suchych, o klimacie kontynentalnym. Pewna rozbieżność w powyższych danych wiąże się być może z faktem, że obfite zawiązywanie kwiatów w sprzyjających warunkach klimatycznych nie zawsze prowadzi do równie obfitego urodzaju nasion. Spóźnione przymrozki wiosenne mogą bowiem znacznie ograniczyć lub nawet całkowicie zlikwidować zapowiadający się urodzaj (W a c h t e r 1964).

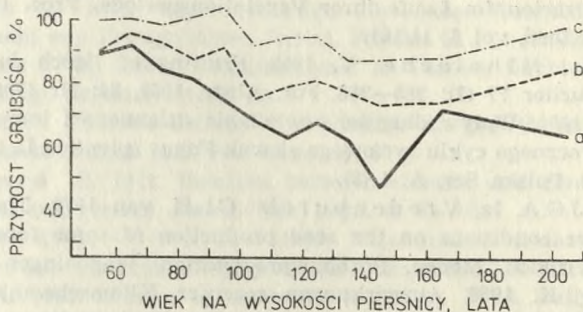
Zabiegi stymulacyjne

Holmsgaard i Olsen (1966) wytworzyli w namiocie foliowym warunki suszy, co zwiększyło znacznie liczbę kwiatów męskich i żeńskich na 2-letnich szczepach bukowych. Spośród wielu terminów, najskuteczniejsze było oddziaływanie suszy w okresie od połowy czerwca do połowy sierpnia. Wytworzona w namiocie foliowym susza spowodowała zawiązanie kwiatów u 86% szczepów, natomiast podobne warunki suszy na zewnątrz namiotu wywołały kwitnienie tylko u 20% szczepów (H o l m s g a a r d, O l s e n 1966).

Usiłowano także zwiększyć obradanie nasion u buka poprzez nawożenie mineralne. Najkorzystniejsze dla kwitnienia buka okazało się we Francji nawożenie azotowe z dodatkiem fosforu. Nawożenie to zwiększyło liczbę kwiatów męskich o 69%, a żeńskich prawie trzykrotnie. Pozytywny wpływ nawożenia utrzymywał się przez 3 lata i występował niezależnie od typu próchnicy glebowej (L e T a c o n, O s w a l d 1977).

OBRADZANIE NASION A PRZYROST

Występujące okresowo obfite urodzaje nasion wywierają znaczny wpływ na procesy wzrostowe u buka pospolitego. Już w XIX wieku H a r t i g (1889) ustalił, że zmniejszenie szerokości słoja rocznego u ponad stuletnich buków w następstwie obfitego urodzaju nasion sięga 50%. Taką samą średnią wartość strat w przyroście grubości podaje H o l m s g a a r d (1955) dla drzewostanów bukowych w wieku powyżej 130 lat. Znaczne zmniejszenie przyrostu utrzymuje się jeszcze w dwa lata po obfitym urodzaju na-



Ryc. 3. Przeciętna szerokość słoja przyrostu rocznego u drzew *Fagus sylvatica* w różnym wieku w latach obfitego urodzaju nasion (a), w rok później (b) i dwa lata później (c) (wg Holmsgaarda 1955)

sion (ryc. 3). Redukcja przyrostu grubości jest największa w górnej części pnia, w strefie koron (Hartig 1889, Holmsgaard 1955).

Prócz spadku bieżącego przyrostu grubości obserwuje się w roku obfitego urodzaju nasion znaczny spadek poziomu substancji zapasowych, wyrażający się w obniżeniu zawartości skrobi i azotu w bieżącym i kilku sąsiednich słojach przyrostów rocznych drewna (Hartig 1889). Obfity urodzaj nasion pociąga za sobą także zużycie znacznych ilości substancji mineralnych, oceniane na około 350 kg/ha (Nemec 1956, wg Lyr i in. 1967). Zmniejszeniu ulega ponadto wielkość aparatu asymilacyjnego drzew. O ile w roku słabego urodzaju względny udział kwiatów męskich, żeńskich i liści wynosi jak 100:10:118, o tyle w roku obfitego kwitnienia stosunek ten przedstawia się odpowiednio jak 100:26:100 (Markus, Matyas 1966).

Instytut Dendrologii PAN
ul. Parkowa 5
62-035 Kórnik

LITERATURA

- Alikalfić F. 1970. Iz fenoloških istraživanja na „Igmanu”. Rad. Šumsk. Fak. i Inst. Šum., Sarajevo 12 (3).
Anić M. 1956. Rhythmus des Hohenwachstums bei Pflanzen verschie-

- dener Holzarten im Laufe ihrer Vegetationsperiode. Proc. 12th IUFRO Congr., Oxford, vol. I, 11/101.
- Badea M., Mihalache V. 1962. Fruiting of Beech in Moldovia. Rev. Pădurilor 77 (7): 385—388. For. Abstr. 1963, 24: Nr 1762.
- Bałut S. 1956. Wpływ długości oświetlenia dziennego i temperatury na przebieg rocznego cyklu życiowego siewek *Fagus sylvatica* L. i *Abies alba* Mill. Ekol. Polska Ser. A. 4 (8).
- Bastide J.G.A. la, Vredenburg C.L.H. van 1970. The influence of weather conditions on the seed production of some forest trees in the Netherlands. Meded. Bosbouwproefstation, Wageningen No. 102.
- Borchers K. 1958. Auswirkungen rezenter Klimaschwankungen auf die Häufigkeit von Buchen-Samenjahren in Niedersachsen. Forst- und Holzwirt 13 (17): 330—333.
- Borchers K. 1961. Zu Olsen: Klimaschwankungen und Buchensamenjahre. Forst- und Holzwirt 16 (12): 268—269.
- Brian P.W., Petty J.H.P., Richmond P.T. 1959 a. Effect of gibberellic acid on development of autumn colour and leaf-fall of deciduous woody plants. Nature Lond. 183 (4653): 58—59.
- Brian P.W., Petty J.H.P., Richmond P.T. 1959 b. Extended dormancy of deciduous woody plants treated in autumn with gibberellic acid. Nature, Lond. 184 (4679): 69.
- Černjavski P. 1957. Anomalii cvetenija buka. Izv. Inst. Gorata bālg. Akad. Nauk, No. 2: 371—383. For. Abstr. 1959, 20: Nr 2789.
- Chalupa V., 1965a. Influence of the reduction of leaves on the beginning and course of radial growth. Comm. Inst. For. Českoslov. 4: 61—73.
- Chalupa V. 1965b. Prubéh tlouštkoveho rustu u lesnich dřevin. Prace vyzkum. ust. lesn. ČSSR, 30: 187—223.
- Chalupa V. 1969. Počatek, trvani a ukončení vegetační činnosti u lesních dřevin. Prace VULHM, 37: 43—68.
- Chylarecki H., Straus H. 1968. Wyniki dziesięcioletnich obserwacji fenologicznych nad drzewami i krzewami w Arboretum Kórnickim. Arbor. Kórnickie 13: 37—120.
- Ermich K. 1960. O sezonowym przebiegu czynności miazgi i tworzenia słoju rocznego u *Fagus sylvatica* L. i *Abies alba* Mill. Roczn. Sekcji Dendrol. PTB 14: 101—109.
- Ermich K. 1963. The inception and the end of the annual tree ring formation in *Fagus sylvatica* L., *Abies alba* Mill. and *Picea excelsa* Lk. in the Tatra mountains. Ekol. Polska 11A (13): 311—336.
- Gregori P. 1972. The influence of light intensity on the early growth of tree seedlings. Annali Academia Ital. Scienze Forest. 21: 389—398.
- Hartig R. 1889. Über den Einfluss der Samenproduktion auf Zuwachsgrösse und Reservastoffvorrathe der Bäume. Allg. Forst- und Jagdztg. 65: 13—17.

- Hoffmann G. 1971. Untersuchungen über die Wachstumsrhythmik der Wurzeln von Forstgehölzen. Sozial. Forstw. 21 (1): 18—19, 26, 31—32.
- Holmsgaard E., 1955. Arringsanalyser af Danske Skovtraeer. Forstl. Forsøgsvaesen Danmark XXII (1).
- Holmsgaard E. 1962. Influence of weather on growth and reproduction of beech. Comm. Inst. For. Fenn. 55. 5.
- Holmsgaard E. 1972. Relation between climate and flowering, seed production and growth. Forest Tree Impr. 4: 53—66.
- Holmsgaard E., Olsen H.C. 1966. Experimental induction of flowering in beech. Forstl. Forsøgsvaesen Danmark XXX (1): 1—17.
- Hyde H.A. 1952. Studies in atmospheric pollen. V. A Daily census of pollens at Cardiff for the six years 1943—1948. New Phytol. 51 (3): 281—293.
- Kaplunovskij P.S. 1972. Osobennosti plodonošenija bukovych lesov. Lesovedenie 1: 51—61.
- Králik J., Šebanek J., Klišova Š., Jež L. 1983. Hladina endogennich gibberelinu v delohach semenačku buku lesního (*Fagus sylvatica* L.) během jejich ontogeneze. Lesnictvi 29 (4): 303—308.
- Ladefoged K. 1952. The periodicity of wood formation. Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab, Biol. Skrift. 7 (3).
- Leike H. 1967. Wirkung von Gibberellinsäure und Kinetin auf ruhende Knospen verschiedener Gehölze. Flora 158A (3): 351—362.
- Lyr H., Polster H., Fiedler H.J. 1967. Gehölzphysiologie. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena.
- Markus L., Matyas V. 1966. Adatok a bükkmakk termésbiológiai-jának ismeretéhez. Erdesz. Kutatás. 62 (1/3): 177—192.
- Matthews J.D. 1955a. Production of seed by forest trees in Britain. For. Comm. Rep. For. Res. Year ending March 1954: 64—78.
- Matthews J.D. 1955b. The influence of weather on the frequency of beech mast years in England. Forestry 28 (2): 107—116.
- Matthews J.D. 1959. The flowering of some clones of Beech (*Fagus sylvatica* L.). Abstr. in Proc. 9th Intern. Bot. Congr., Montreal vol. 2: 255.
- Matyas V. 1969. Weather influence on Beech flowering. Papers 2nd FAO/IUFRO World Consult. For. Tree Breeding, Washington, No. FO—FTB—69—11/12.
- Michalak K. 1977. Wzrost i przyrost wysokości w sezonie wegetacyjnym ważniejszych gatunków drzew leśnych. Sylwan 121 (12): 23—39.
- Misnik G.E. 1976. Sroki i charakter cvetenija derev'ev i kustarnikov. Naukova Dumka, Kiev.
- Netien G. 1963. Presence of a gibberellin-like substance in the buds of woody species. C.R. Acad. Sci. Paris 256 (4): 997—999. For. Abstr. 1963, 24: Nr 4627.

- Nielsen P.C., Schaffalitzky de Muckadell M. 1954. Flower observations and controlled pollinations in *Fagus*. Zeitschr. Forstgenetik 3 (1): 6—17.
- Nitsch J.P. 1957. Photoperiodism in woody plants. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 70: 526—544.
- Odinak J.P., Ševčuk A.I. 1980. Sezonnaja dinamika prirosta nadzemnoj fitomassy bukovych drevostoev. Lesovedenie 6: 74—82.
- Popescu-Zeletin I., Bindiu C., Mocanu V. 1971. Influence of hydric and thermic elements upon Fir and Beech radial growth (in thickness). Proc. 15th IUFRO Congr., Gainsville, IUFRO Sec. 21. For. Abstr. 1973, 34: Nr 2362.
- Pukacki P., Giertych M., Chałupka W. 1980. Light Filtering Function of Bud Scales in Woody Plants. Planta 150: 132—133.
- Sarvas R. 1972. Investigation on the annual cycle of development of forest trees. I. Active period. Comm. Inst. For. Fenn. 76. 3.
- Sarvas R. 1974. Investigation on the annual cycle of development of forest trees. II. Autumn dormancy and winter dormancy. Comm Inst. For. Fenn. 84. 1.
- Schober R. 1951. Zum jahreszeitlichen Ablauf des sekundären Dickenwachstums: Untersuchungen in Lehrforstamt Kattenbühl. Allg. Forst- und Jagdztg. 122 (3): 81—96.
- Stachak A. 1965. Fenologia buka zwyczajnego na tle warunków siedliskowych w Puszczy Bukowej pod Szczecinem w latach 1957—1961. Szczecińskie Tow. Nauk., Wydział Nauk Przyr.-Roln., t. 20, z. 2.
- Stachak A. 1968a. Dwie fenologiczne formy buka w Puszczy Bukowej pod Szczecinem oraz w Szczecinie. Sylwan 8: 59—62.
- Stachak A. 1968b. Fenologia drzew w Puszczy Bukowej pod Szczecinem i w dyluwialnej nadmorskiej części Wyspy Wolin. WSR w Szczecinie, Rozprawy, Nr. 6.
- Stachak A. 1972a. Fenologia buka w nadmorskiej dyluwialnej części Wyspy Wolin. Zeszyty Nauk. AR w Szczecinie, Nr 38, Rolnictwo 9: 399—405.
- Stachak A. 1972b. Fenologia buka zwyczajnego na tle fenologii innych gatunków roślin w Puszczy Bukowej pod Szczecinem (lata 1957—1968). Zeszyty Nauk. AR w Szczecinie, Nr 38, Rolnictwo 9: 407—436.
- Stachak A. 1975. Zestawienie wyników badań nad rytmiką sezonową wybranych fenofaz buka i towarzyszących gatunków drzew w buczynach Puszczy Bukowej pod Szczecinem na siedliskach eutroficznych i mezotroficznych (lata 1957—1970). Zeszyty Nauk. AR w Szczecinie, Nr 50, Rolnictwo 13: 317—336.
- Tacon F. le, Oswald H. 1977. Influence de la fertilisation minéral sur la fructification du hêtre (*Fagus sylvatica*). Ann. Sci. Forest. 34 (2): 89—109.

- Tomescu A. 1957. Fazele periodice de vegetatie la specile forestiere. Inst. Cercetari Silvice S. II. Manuale, Referate, Monografii Nr 9.
- Tyškevič G.L., Kovšova G.A. 1975. Formirovanie ženskogo gametofita i pervye etapy embriogeneza buka. Lesovedenie 4: 93—97.
- Wachter H. 1964. The connexions between weather and Beech mast years. Forstarchiv 35 (4): 69—78. For. Abstr. 1964, 25: Nr 4800.
- Wareing P.F. 1953. Growth studies in woody species. V. Photoperiodism in dormant buds of *Fagus sylvatica* L. Physiol. Plant. 6 (4): 692—706. For. Abstr. 1954, 15: Nr 1163.
- Wareing P.F. 1959. Problems of juvenility and flowering in trees. Journ. Linn. Soc. Bot. 56 (366): 282—289.
- Wareing P.F., Longman K.A. 1960. Studies on the physiology of flowering in forest trees. Rep. For. Res. For. Comm., Lond. 1958/59: 109—110.
- Wierdak S. 1924. Z obserwacji fenologicznych nad rozwojem buka i dębu w r. 1923. Sylwan 42 (4—5): 64—68.
- Wright S.T.C. 1975. Seasonal changes in the level of free and bound abscisic acid in blackcurrent (*Ribes nigrum*) buds and Beech (*Fagus sylvatica*) buds. Journ. Exp. Bot. 26 (91): 161—174.
- Żelawski W. 1954. Czynniki termiczny i świetlny w okresie budzenia się pączków drzew na wiosnę. Sylwan 98 (6): 483—484.

SELECTED GROWTH AND DEVELOPMENT PROBLEMS

Summary

The chapter contains an evaluation of some growth and developmental phenomena in beech including vegetative growth, seasonal pattern of flowering and some factors regulating growth processes (growth regulators and photoperiodism). Then a description is given of the generative phase in ontogeny of beech. Here physiological maturity for reproductive functions, periodicity of flowering, factors affecting flowering and seed bearing and the influence of these processes on growth are discussed.

