

4. FIZJOLOGIA

WŁADYSŁAW CHALUPKA

4.1. WYBRANE ZAGADNIENIA Z FIZJOLOGII ROZWOJU GENERATYWNEGO

4.1.1. OKRES JUWENILNY I FAZA DOJRZAŁOŚCI GENERATYWNEJ

Ontogeneza różnych gatunków drzew leśnych dzieli się na dwie podstawowe części: okres juwenilny i okres dojrzałości. Wskaźniki zewnętrzne trwania fazy juwenilności u drzew leśnych mają często charakter cech morfologicznych (np. kształt, wielkość lub układ liści), różniących się od fazy dojrzałości, lub fizjologicznych (czas utrzymywania liści po sezonie wegetacyjnym czy większa zdolność zrazów z pędów juwenilnych do ukorzeniania) (SCHAFFALITZKY DE MUCKADELL 1954; CHALUPKA i CECICH 1997). Przykładowo można podać, że liście *U. carpinifolia* rozwijające się na pędach juwenilnych, wyrosłych z pąków przybyszowych lub śpiących, są w dotyku szorstkie i chropawe w odróżnieniu od gładkich liści tworzących się w koronach drzew dojrzałych generatywnie (SCHAFFALITZKY DE MUCKADELL 1954).

Na podstawie wyżej wymienionych przejawów aktywności życiowej drzew trudno jednak ustalić zakończenie fazy juwenilnej. Przyjęto więc w fizjologii drzew leśnych, że konkretnym faktem biologicznym, który wyznacza granicę fazy juwenilnej i zapoczątkowuje fazę dojrzałości, jest pojawienie się pierwszych struktur generatywnych – kwiatów męskich i żeńskich (WAREING 1959; VISSER 1964; POETHIG 1990). Otwarte pozostaje pytanie o przyczynę zmiany fazy, aczkolwiek wydaje się, że jest ona następstwem ekspresji pewnych genów „kwitnieniowych”,

które umożliwiają indukcję, czyli wzbudzenie procesów różnicowania organów generatywnych także w latach następnych (CHALUPKA i CECICH 1997).

Wiek, w którym osobniki kończą okres juwenilny, zależy przede wszystkim od gatunku: u *U. laevis* na Wołyniu zmiana fazy następuje w wieku około 20 lat (MISNIK 1956), zaś u *U. glabra* i *U. laevis* w Stanach Zjednoczonych – w wieku 30–40 lat (ANONIM 1974).

4.1.2. ROCZNY CYKL ŻYCIOWY

Zarówno pojedynczy cykl rozmnażania generatywnego, jak i inne procesy generatywne w ontogenezie osobników różnych gatunków drzew leśnych związane są silnie z rocznym cyklem życiowym i różnymi przejawami wzrostu wegetatywnego (np. zawiązywanie pąków, przyrost długości oraz grubości pędów i pnia czy formowanie korony), które stanowią nieodzowne podłoże dla rozmnażania generatywnego.

Procesy wzrostowe i rozwojowe u gatunków drzew leśnych umiarkowanej strefy klimatycznej charakteryzują się wyraźną fazowością w skali rocznej. Najbardziej widoczna faza to tzw. sezon wegetacyjny, zwany także okresem aktywności, w którym odbywa się wzrost pędów na wysokość i grubość, rozwój liści, kwitnienie i formowanie nasion, zawiązywanie pąków liściowych i kwiatowych na następny rok oraz drewnienie pędów itp. (SARVAS 1974). Po ustaniu okresu widocznej aktywności fizjologicznej rozpoczyna się faza jesiennego endospoczynku (spoczynku głębokiego lub rzeczywistego), podczas której drzewa nie są zdolne do wznowienia wyżej wymienionych procesów życiowych. Zakończenie tej fazy wiąże się z wystąpieniem pierwszych mrozów, bowiem ustąpienie endospoczynku spowodowane jest „nagromadzeniem” określonej dla gatunku drzewa „porcji chłodu”. Po spełnieniu tego warunku drzewa są gotowe do podjęcia procesów wzrostowych i rozwojowych w kolejnym okresie aktywności. W umiarkowanej strefie klimatycznej gotowość ta zbiega się jednak zwykle z nadejściem długiego okresu niskich temperatur zimowych. W tak niesprzyjających warunkach zewnętrznych drzewa wchodzi więc w fazę ekospoczynku (wymuszonego spoczynku zimowego), który na północy strefy umiarkowanej jest najdłuższą fazą w rocznym cyklu życiowym. Po ustąpieniu niesprzyjających warunków, wraz z wiosenną zwykłą temperatur powietrza, ekospoczynek przechodzi w kolejny okres aktywności (SARVAS 1972, 1974).

Analiza rocznego przebiegu temperatury powietrza i pojavów fenologicznych pozwala na wykazanie ścisłego związku między ilością energii cieplnej a terminami inicjowania poszczególnych procesów fizjologicznych, co ozna-

cza, że przebieg rocznego cyklu aktywności życiowej u rodzimych populacji drzew leśnych dobrze przystosowuje się do lokalnych, przeciętnych w skali rocznej warunków termicznych (SARVAS 1967).

4.1.3. WZROST WEGETATYWNY W SEZONIE WEGETACYJNYM

Wahania w terminach rozpoczęcia najwcześniejszych wiosennych faz fenologicznych po ustąpieniu ekospoczynku (pękanie pąków, rozwój kwiatów, a potem liści, aktywność mitotyczna w komórkach kambium) sięgają u *U. americana* czterech tygodni w obszarze naturalnego zasięgu tego gatunku w Ameryce Północnej; podobnie dzieje się z fazami kończącymi sezon wegetacyjny, takimi jak ustanie podziałów w komórkach kambium, przebarwienie i opadanie liści (AHLGREN 1957). Zmienność terminów rozpoczęcia pęknięcia pąków lub rozchyłania łusek okrywowych, najwcześniejszych z obserwowanych wiosną faz fenologicznych, wiąże się u wiązów z wieloma czynnikami zewnętrznymi, w tym z temperaturą, wyniesieniem nad poziom morza oraz obniżeniem aktywności substancji o charakterze inhibitorów wzrostu (AHLGREN 1957; TOMESCU i in. 1967; WAREING i SAUNDERS 1971). ROBERTS i MAIN (1965) uważają, że obok odpowiedniego przechłodzenia ustąpienie spoczynku w pąkach *U. americana* wiąże się także z fotoperiodem, jednak ostatnie badania GHELARDINIEGO i in. (2010) na dwóch gatunkach europejskich (*U. glabra* i *U. minor*) oraz na czterech gatunkach azjatyckich (*U. pumila*, *U. parviflora*, *U. macrocarpa* i *U. villosa*) nie potwierdziły tych wyników. W doświadczeniach z klonami *U. minor*, pochodzącymi z dużego areалу zasięgu tego gatunku w Europie, stwierdzono natomiast wyraźną i bezpośrednią zależność terminu pęknięcia pąków zarówno od wyniesienia nad poziom morza, jak i szerokości geograficznej miejsca pochodzenia klonów (GHELARDINI i in. 2006). Z kolei porównawcze badania populacyjne *U. glabra* wykonane w Norwegii wykazały, że faza pęknięcia pąków pojawiała się najpierw u populacji z głębi łądu, a następnie u populacji nadbrzeżnych, zaś szerokość geograficzna miejsca pochodzenia populacji była dla terminu pędzenia wiosennego mniej ważna niż odległość od morza (MYKING i SKRØPPA 2007).

Faza pęknięcia pąków jest jednocześnie początkiem przyrostu pędów na długość. U młodych osobników *U. glabra* (kilkuletnie siewki w szkółce) w warunkach polskich faza wydłużania pędów trwa od 50 do 90 dni, zależnie od warunków klimatycznych danego roku (JÓZEFACIUK 1961). Wielkość przyrostu wysokości i termin ustania wzrostu na wysokość u *U. glabra* w Norwegii koreluje z szerokością geograficzną: w doświadczeniu porównawczym

przyrost wysokości malał wraz ze wzrostem szerokości geograficznej miejsca pochodzenia nasion, a procesy wzrostowe ustawały najpierw u populacji pochodzących z północy, a później – u populacji z południa (MYKING i SKRÖPPA 2007).

W połowie kwietnia, krótko po rozpoczęciu aktywności podziałowej w komórkach kambium (merystem boczny), u *U. americana* obserwuje się początek różnicowania komórek łyka i drewna, który to proces ustaje na przełomie lipca i sierpnia (TUCKER 1968). Nieco później, bo w połowie sierpnia, ustają podziały komórek kambium u wiązów w Rosji, w rejonie Woroneża, gdzie większość (ok. 75%) szerokości słoja przyrostu rocznego tworzy się w pierwszej połowie okresu aktywności kambium (RASKATOV 1951).

U wiązu polnego, w tym samym położeniu geograficznym w Rumunii, przy zwiększeniu wyniesienia nad poziom morza o 200 m opóźnienie pęknięcia pąków, początku rozwoju liści i początku rozwoju kwiatów sięga około 7 dni. Początek fazy przebarwiania liści jesienią ulega natomiast przyspieszeniu o około 4 dni, co w konsekwencji powoduje skrócenie sezonu wegetacyjnego w wyższych partiach Karpat o prawie dwa tygodnie. Podobny kierunek zmian w terminach poszczególnych faz fenologicznych obserwuje się u wiązu polnego wraz z przesuwaniem na wschód i północ. Wszystko to sprawia, że przeciętna długość sezonu wegetacyjnego wiązu polnego (licząc od fazy pęknięcia pąków do rozpoczęcia przebarwiania liści) waha się w Rumunii od 159 do 191 dni (TOMESCU i in. 1967).

4.1.4. OPIS KWIATÓW I ICH ROZMIESZCZENIA NA PĘDACH

Wiązy są gatunkami wiatropylnymi, aczkolwiek w czasie pylenia obserwuje się na kwiatach pszczoły, które mogą ułatwiać zapylenie krzyżowe pyłkiem przeniesionym z innych osobników (DAUMANN 1975). Przeważnie obupłciowe (hermafrodytyczne) lub rzadziej jednopłciowe kwiaty tych gatunków drzew występują na dłuższych lub krótszych szypułkach w postaci pęczków lub gron na pędach jednorocznych i rozwijają się dość wcześnie, przeciętnie na przełomie marca i kwietnia, przed rozwojem liści (CLAPHAM i in. 1952, TOMESCU i in. 1967). Liczba pręcików w pojedynczym kwiecie jest zmienna i zależy od gatunku wynosi przeciętnie 6–8 u *Ulmus laevis*, 5–6 u *Ulmus glabra* i 4–6 u *Ulmus minor* (RICHENS 1976; BUGAŁA 1991). Pylniki zwykle zabarwione są na kolor rdzawy lub fioletowy; różne jest także zabarwienie znamion – biała barwa tych organów u *U. laevis* i *U. carpinifolia* kontrastuje z ich czerwienią u *U. glabra* (BUGAŁA 1991).



Ryc. 1. Gałązki i kwiaty wiązów: wiąz polnego (*U. campestris*) – 1 – gałązka podczas kwitnienia, 2 – gałązka ze skrzydlakami dojrzewającymi, 3 – kwiat jeden, powiększony, 4 – skrzydlaki, 5 – nasienie po odjęciu skrzydelka, w naturalnej wielkości; wiąz limaka (*U. effusa*), 6 – gałązka z kwiatem, 7 – kupka skrzydlaków; wiąz brzoisty (*U. suberosa* v. *sativa*), 8 – gałązka młoda (wg SZUBERTA 1841)

Dla porównania z współczesnymi opisami morfologicznymi organów generatywnych wiązków warto zacytować w oryginalnej pisowni jedną z ich najstarszych charakterystyk w języku polskim (patrz też ryc. 1): „Rodzaj Wiąz (*Ulmus*) należy również do kotkowatych, chociaż kwiaty nie są w kotki zebrane. Poznaie się po kwiatach dwupłciowych, złożonych z kielicha trwałego, dzwonekowanego, pięciorzędkowego, z pręcików 3 – 5 – 8; słupek składa się z guzika owocowego spłaszczonego i z dwóch szyjek krótkich, a jeżeli tych niema, z dwóch blizn. [...] Kwiaty i owoce w kupki zebrane wyrastają z osobnych pączków i miewają krótkie lub nieco dłuższe szypułki, kwitną wczesną wiosną w Marcu albo Kwietniu; a na końcu Maia lub w Czerwcu, najpóźniej zaś na początku Lipca już skrzydlaki dojrzewają. To wczesne kwitnienie jest powodem że spóźnione mrozy niszczą liczne kwiaty które już owocu nie wydadzą” (SZUBERT 1827).

4.1.5. CYKL ROZMNAŻANIA GENERATYWNEGO

4.1.5.1. Zawiązywanie i rozwój organów generatywnych

Podobnie jak u innych gatunków drzew umiarkowanej strefy klimatycznej, różnicowanie męskich i żeńskich struktur generatywnych odbywa się u wiązków latem w roku poprzedzającym kwitnienie. Wierzchołki wzrostu uformowane w początkowej fazie sezonu wegetacyjnego danego roku na pędach *U. americana*, *U. pumila* i *U. carpinifolia*, z których w następnym sezonie wegetacyjnym rozwiną się liście bądź kwiaty, pozostają niezróżnicowane morfologicznie do lata. W zależności od gatunku wiązków i warunków pogodowych roku obserwacji pierwsze struktury organów generatywnych można rozróżnić w okresie od połowy czerwca do połowy trzeciej dekady lipca. W zainicjowanych organach generatywnych w październiku tego samego roku różnicują się komórki macierzyste megaspor, z których powstają woreczki zalążkowe, oraz mikrospor, z których powstają wiosną ziarna pyłku; w takim stadium pozostają one przez całą zimę (HIGGINS i ARISUMI 1959).

Długość okresu spoczynku przed zainicjowaniem mejozy w komórkach macierzystych mikrospor jest zmienna. Zwykle podziały mejozytyczne rozpoczynają się wiosną następnego roku, po kilku miesiącach od inicjacji organów generatywnych, bywa jednak, że proces ten zachodzi dużo wcześniej, bezpośrednio po opadnięciu liści. Czas formowania dojrzałych ziaren pyłku u różnych gatunków wiązków, liczony od rozpoczęcia podziałów redukcyjnych w komórkach macierzystych mikrospor do wysypania z woreczków pyłkowych,

trwa od 12 do 21 dni (GREGUSS 1970). Sam proces mejozy jest bardzo wrażliwy na działanie niskich temperatur wiosennych; szczególnie spadki temperatury powietrza poniżej 0°C prowadzą do licznych zakłóceń w jego przebiegu, powodując obniżenie żywotności oraz utratę zdolności ziaren pyłku do zapłodnienia (D'AMATO 1940, za RICHENS 1976; GREGUSS 1969).

4.1.5.2. Sezonowy i dobowy przebieg kwitnienia

Większość gatunków wiązów (wśród nich także wiąz polny) kwitnie zwykle wiosną następnego roku po uformowaniu struktur generatywnych w pąkach, a ich kwiaty rozwijają się dość wcześnie, przeciętnie na przełomie marca i kwietnia, przed rozwojem liści (SZUBERT 1827; CLAPHAM i in. 1952; MISNIK 1956, TOMESCU i in. 1967; ANONIM 1974). Wśród wiązów można jednak też znaleźć gatunki m.in. północno-amerykańskie – *U. crassifolia*, *U. parvifolia* i *U. serotina*, które kwitną znacznie później, bo w sierpniu i wrześniu (ANONIM 1974).

W skali pojedynczych drzew obserwuje się u wiązów zjawisko protandrii, czyli rozpoczynania pylenia przed osiągnięciem przez znamiona gotowości na przyjęcie pyłku (CLAPHAM i in. 1952). Jak zauważono u *U. pumila*, różnice w fenologii pylenia są większe między osobnikami niż między różnymi strefami koron w obrębie pojedynczych drzew (LATORRE i BIANCHI 1998).

Na przykładzie *U. americana* stwierdzono, że faza wychodzenia pąków kwiatowych z ekospozycynku jest wyraźnie skorelowana z przeciętną dobową temperaturą maksymalną, a pylenie rozpoczyna się w okolicach Ottawy w Kanadzie przeciętnie 26 kwietnia (BASSET i in. 1961). W warunkach bardziej kontynentalnych, w stanie Minnesota w USA, pylenie tego gatunku wiązu rozpoczyna się przeciętnie w pierwszej dekadzie maja, mniej więcej dwa tygodnie po rozpoczęciu fazy pęknięcia pąków (AHLGREN 1957).

Badania w Puszczy Białowieskiej wykazały, że zasadniczy okres pylenia *Ulmus* sp. trwał tam od 4 kwietnia do 3 maja, a procentowy rozkład chwytanego pyłku w poszczególnych terminach obserwacji przedstawiał się następująco: 4 kwietnia – 3,2%, 14 kwietnia – 17,9%, 24 kwietnia – 75,8% i 3 maja – 3,1%. Wydaje się natomiast, że pojedyncze ziarna pyłku chwywane w pułapki po tym zasadniczym okresie pylenia, tzn. w lipcu i sierpniu, miały charakter artefaktu i pochodziły najpewniej z „depozytu” zgromadzonego w różnych miejscach, takich jak powierzchnia kory pędów, liście innych gatunków drzew, ściółka itp. (BREMÓWNA i SOBOLEWSKA 1938).

Na Wołyniu czas wysypywania pyłku u wiązu trwa przeciętnie od 19 kwietnia do 7 maja (MISNIK 1976), czyli 18 dni, a w Czechach – od 4 do 18 dni,

w tym: początkowy czas trwania zdolności znamion na przyjęcie pyłku – od 1 do 4 dni, faza zapylenia – od 2 do 10 dni i końcowa faza zasychania pręcików – od 1 do 4 dni (DAUMANN 1975). W ciągu pięcioletnich obserwacji pylenia wiązków w Eberswalde w Niemczech (lata 1933–1936 i 1949) nie zanotowano żadnej zmienności w terminie rozpoczynania tej fazy, który przypadał na ostatnie dni marca. Okres pylenia trwał tam około trzech tygodni, natomiast dobowe maksimum wysypywania pyłku wiązało się z ciepłą i suchą pogodą (SCAMONI 1955).

W porównaniu z powyższymi danymi pylenie różnych gatunków wiązków w Wielkiej Brytanii rozpoczyna się znacznie wcześniej, bo już na przełomie stycznia i lutego, a trwa do pierwszych dni kwietnia; tak długi czas pylenia wiąże się zapewne z różnicami międzygatunkowymi, bowiem HYDE (1950a) nie odnotował w swych badaniach różnic między gatunkami, chwytając w te same pułapki jednocześnie pyłek kilku gatunków wiązków, głównie *U. procera*, *U. glabra* i *U. stricta*.

Sezonowy przebieg pylenia w 1943 r. w różnych rejonach Wielkiej Brytanii pokazano na rycinie 2. Duże różnice w ilości pyłku chwytanego w pułapki między stacją pomiarową w Cardiff a innymi miejscami, wynikają z kilkunastokrotnie większej liczby drzew w pobliżu punktu pomiarowego we wspomnianym wyżej mieście (HYDE 1950b). Z kolei podczas kilkuletnich obserwacji kwitnienia męskiego wiązków *U. procera* i *U. glabra* w tym samym miejscu, odnotowano znaczne wahania w obfitości pylenia także między kolejnymi latami obserwacji (ryc. 3). Obserwowane wahania dobowe w wysypywaniu pyłku z pylników są też związane z opadami: stężenie pyłku wiązków w powietrzu spada radykalnie po obfitym opadzie deszczu (LATORRE i BIANCHI 1998).

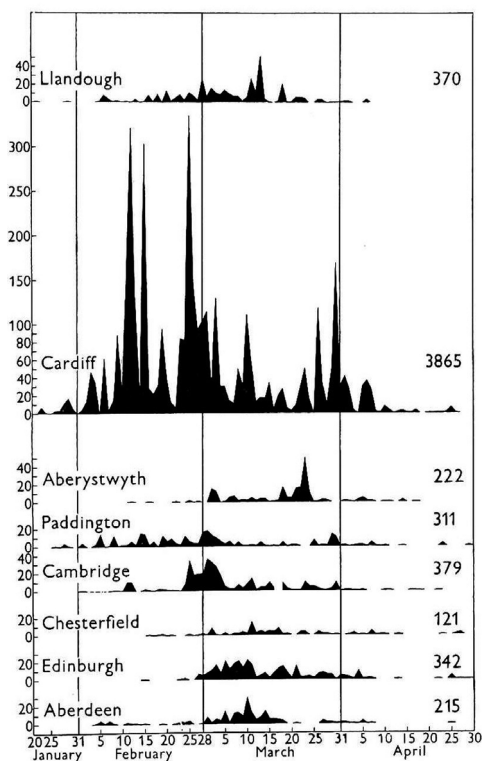
Pyłek wiązków w trakcie pylenia, podobnie jak w trakcie mejozy w komórkach macierzystych, pozostaje nadal wrażliwy na wiosenne spadki temperatury powietrza. Jeśli w porze kwitnienia temperatury są zbyt niskie, mimo niczym niezakłóconego zapylenia pyłek traci zdolność do zapłodnienia, czego efektem jest wysoki udział płonych nasion, o czym pisał już SZUBERT (1827); zjawisko to obserwuje się szczególnie w północnych rejonach zasięgu *U. minor* (RICHENS 1976).

4.1.6. CZĘSTOTLIWOŚĆ KWITNIENIA I OBRADZANIA NASION

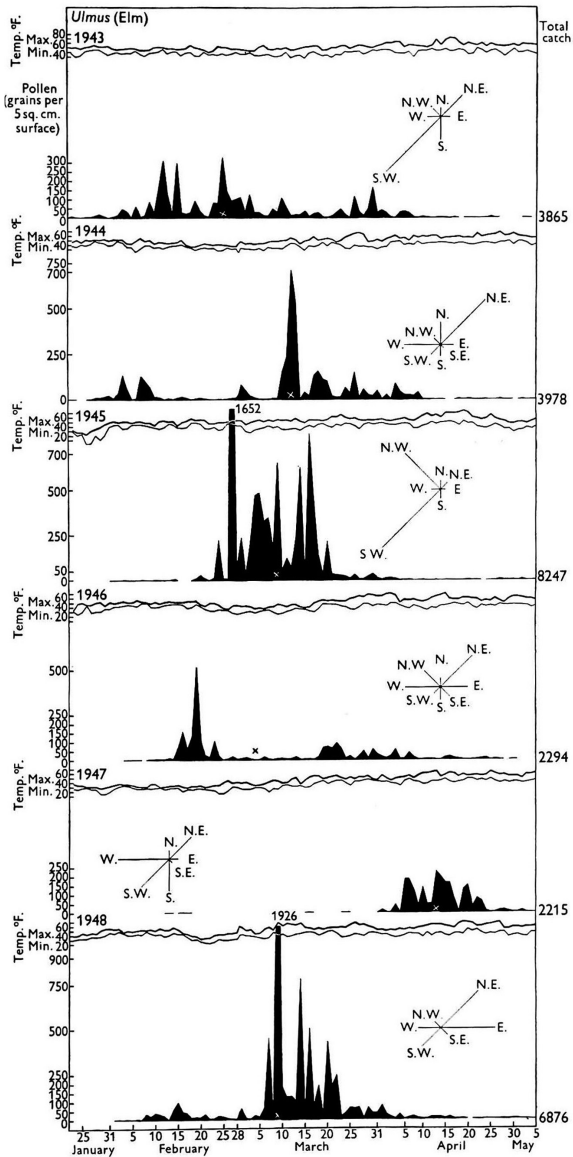
Po osiągnięciu dojrzałości generatywnej wiązy wchodzi w okres stałego kwitnienia i obradzania nasion, co odbywa się jednak z pewną częstotliwością. Na ogół u większości gatunków wiązków dobry urodzaj nasion występuje co

2–3 lata (ANONIM 1974). Częstotliwość występowania dobrych lat nasiennych zmienia się wraz ze wzrostem szerokości geograficznej, np. *U. minor* w północnych rejonach swego zasięgu obradza pełne nasiona co kilkadziesiąt lat (RICHENS 1976).

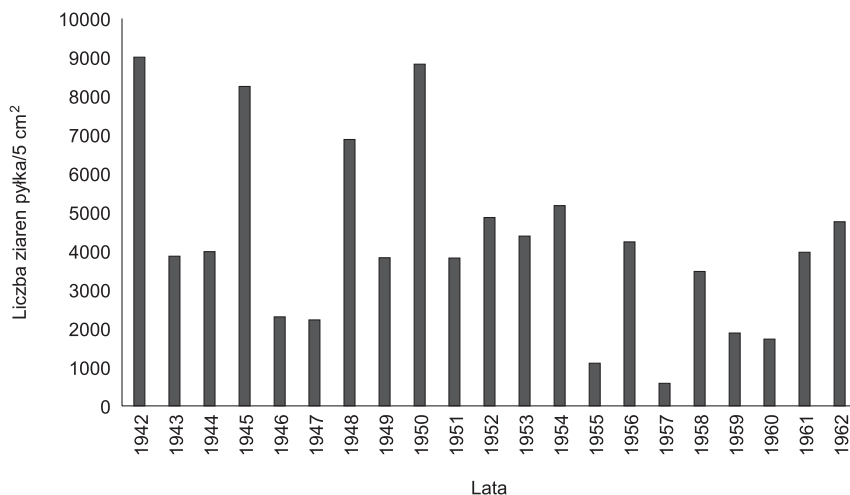
W ciągu 20 lat obserwacji (ryc. 4) odnotowano w Walii 4 lata (1942, 1945, 1948 i 1950), w których liczba ziaren pyłku wyraźnie przekroczyła średnią wartość dla tego okresu (HYDE 1963). Nie stwierdzono jednak żadnej korelacji obfitości pylenia z urodzajem nasion, który na ogół był słaby, osiągając co najwyżej stopień 2. w 5-stopniowej skali oceny; tylko raz w ciągu tego okresu



Ryc. 2. Dobowy przebieg pylenia wiazów w 1943 r. w różnych stacjach pomiarowych w Wielkiej Brytanii. Na osi rzędnych liczba ziaren pyłku chwytnych na powierzchni 5 cm². Z prawej strony podane ogólne liczby ziaren pyłku chwytnych w poszczególnych stacjach (wg HYDE 1950b)



Ryc. 3. Dobowy przebieg pylenia w różnych latach w Cardiff (wg HYDE 1952)



Ryc. 4. Okresowość pylenia wiązów; średnia wieloletnia (lata 1942–1961) wynosi 4240 ziarna pyłku na 5 cm² (wg HYDE 1963)

– w 1960 r. – przy dość niskiej obfitości pylenia (połowa średniej), urodzaj nasion był bardzo dobry, osiągając stopień 5. w przyjętej skali (HYDE 1951, 1963).

Instytut Dendrologii PAN
ul. Parkowa 5
62-035 Kórnik

LITERATURA

- AHLGREN C.E. 1957. Phenological observations of nineteen native tree species in northeastern Minnesota. *Ecology* 38(4): 622–628.
- ANONIM 1974. Seeds of Woody Plants in the United States. Agric. Handbook No. 450, Forest Service U.S.D.A., Washington, D.C.
- BASSET I.J., HOLMES R.M., MACKAY K.H. 1961. Phenology of several plant species at Ottawa, Ontario, and an examination of the influence of air temperature. *Canadian Journal of Plant Science* 41(3): 643–652.
- BREMÓWNA M., SOBOLEWSKA M. 1938. Studia nad opadem pyłków drzew leśnych w Puszczy Białowieskiej. *Sylwan* 56(3–4): 121–134.
- BUGAŁA W. 1991. Drzewa i krzewy dla terenów zieleni. Wyd. II. PWRiL, Warszawa.
- CHALUPKA W., CECICH R.A. 1997. Control of the first flowering in forest trees. *Scandinavian Journal of Forest Research* 12: 102–111.

- CLAPHAM A.R., TUTIN T.G., WARBURG E.F. 1952. Flora of the British isles. University Press, Cambridge.
- DAUMANN E. 1975. Ein rudimentäres Blütennektarium und unterschiedliche Pollenkittreste bei der Rüster (*Ulmus*). *Preslia* 47: 14–21.
- GHELARDINI L., FALUSI M., SANTINI A. 2006. Variation in timing of bud-burst of *Ulmus minor* clones from different geographical origins. *Canadian Journal of Forest Research* 36(8): 1982–1991.
- GHELARDINI L., SANTINI A., BLACK-SAMUELSSON S., MYKING T., FALUSI M. 2010. Bud dormancy release in elm (*Ulmus* spp.) clones – a case study of photoperiod and temperature responses. *Tree Physiology* 30(2): 264–274.
- GREGUSS L. 1969. Trvanie odpočinku samčích generativnych orgánov druhov rodu *Ulmus*. *Lesnícky časopis* 15(4): 305–320.
- GREGUSS L. 1970. Temperature response of pollen mother cells in *Ulmus*. Proceedings of the IUFRO Section 22 Working Group Meeting on Sexual Reproduction of Forest Trees, Varparanta, Finland, 1970, vol. I/9.
- HIGGINS D.J., ARISUMI T. 1959. Time of floral differentiation in *Ulmus americana*, *U. pumila* and *U. carpinifolia*. *Botanical Gazette* 120(3): 177–180.
- HYDE H.A. 1950a. Studies in atmospheric pollen. IV. Pollen deposition in Great Britain, 1943. Part I. The influence of situation and weather. *New Phytologist* 49(3): 398–406.
- HYDE H.A. 1950b. Studies in atmospheric pollen. IV. Pollen deposition in Great Britain, 1943. Part II. The composition of the pollen catch. *New Phytologist* 49(3): 407–420.
- HYDE H.A. 1951. Pollen output and seed production in forest trees. *Quarterly Journal of Forestry* 45: 172–175.
- HYDE H.A. 1952. Studies in atmospheric pollen. V. A daily census of pollens at Cardiff for the six years 1943–8. *New Phytologist* 51(3): 281–293.
- HYDE H.A. 1963. Pollen-fall as a means of seed prediction in certain trees. *Grana Palynologica* 4(2): 217–230.
- JÓZEFACIUK W. 1961. Obserwacje nad wpływem warunków meteorologicznych na przyrost wysokości sadzonek leśnych. *Prace Instytutu Badawczego Leśnictwa* 230: 107–131.
- LATORRE F., BIANCHI M. 1998. Relationships between flowering development of *Ulmus pumila* and *Fraxinus excelsior* and their airborne pollen. *Grana* 37: 233–238.
- MISNIK G.E. 1956. Kalendar' cvetenija derev'ev i kustarnikov. Izd. Ministerstva Kommunal'nogo Chozjajstva RSFSR, Moskva.
- MISNIK G.E. 1976. Sroki i charakter cvetenija derev'ev i kustarnikov. Izd. Naukova Dumka, Kiev.
- MYKING T., SKRÖPPA T. 2007. Variation in phenology and height increment of northern *Ulmus glabra* populations: Implications for conservation. *Scandinavian Journal of Forest Research* 22(5): 369–374.
- POETHIG R.S. 1990. Phase change and the regulation of shoot morphogenesis in plants. *Science* 250: 923–930.

- RASKATOV P.B. 1951. O priroste drevesiny za vegetacionnyj period. Priroda (Moskva) 40(7): 63–65.
- RICHENS R.H. 1976. Variation, cytogenetics and breeding of the European field elm (*Ulmus minor* Miller sensu latissimo = *U. carpiniifolia* Suckow). Annales Forestale, Zagreb, 7. 4: 107–145.
- ROBERTS B.R., MAIN H.V. 1965. The effect of chilling and photoperiod on bud break in American Elm. Journal of Forestry 63(3): 180–181.
- SARVAS R. 1967. The annual period of development of forest trees. Proc. Finn. Acad. Sci Lett. 1965: 211–231.
- 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.
- SCAMONI A. 1955. Beobachtungen über den Pollenflug der Waldbäume in Eberswalde. Z. Forstgenetik 4(4/5): 113–122.
- SCHAFFALITZKY DE MUCKADELL M. 1954. Investigations on aging of apical meristems in woody plants and its importance in silviculture. Forstl. Forsøgsvesen Danm. 25(4): 307–455.
- SZUBERT M. 1827. Opisanie drzew i krzewów leśnych Królestwa Polskiego. Warszawa.
- Szubert M. 1841. Opisanie wiaźów. Sylwan 17: 5–26.
- TOMESCU A., FLORESCU I., MICHALACHE A., STRIMBEI M., AVRAMESCU C. 1967. Cercetări fenologice la principalele specii forestiere autohtone din Republica Socialistă România. Sinteză pentru perioada 1956–1965. Inst. Cercetari Forest., Centrul de Documentare Tehnica pentru Economia Forestiera, București.
- TUCKER C.M. 1968. Seasonal phloem development in *Ulmus americana*. American Journal of Botany 55(6): 716.
- VISSER T. 1964. Juvenile phase and growth of apple and pear seedlings. Euphytica 13: 141–144.
- WAREING P.F. 1959. Problems of juvenility and flowering in trees. J. Linn. Soc. (Bot.) 56: 282–289.
- WAREING P.F., SAUNDERS P.F. 1971. Hormones and dormancy. Ann. Rev. of Plant Physiology 22: 161–288.