

4. FIZJOLOGIA

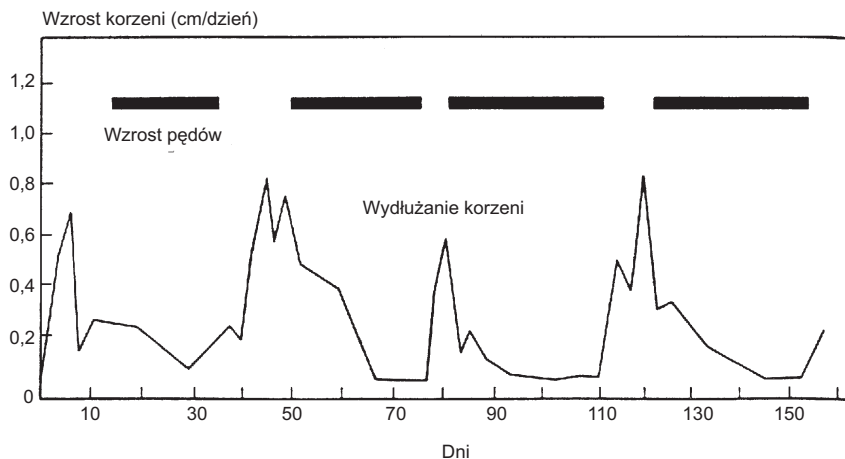
STANISŁAWA PUKACKA

4.1. WZROST I ROZWÓJ

Wzrost i rozwój dębu podobnie jak innych drzew umiarkowanej strefy klimatycznej, zamyka się w trzech fazach cyklu rocznego, które obejmują: wymuszony spoczynek zimowy, okres aktywności i głęboki spoczynek jesienny. Pojęcie „wzrost i rozwój” roślin drzewiastych obejmuje takie zagadnienia, jak: wzrost na wysokość, przyrost pnia na grubość, rozwój pąków wegetatywnych, rozwój organów generatywnych, rozwój nasion. W niniejszym rozdziale zostaną omówione niektóre z tych zagadnień. Przebieg i nasilenie procesów życiowych w poszczególnych fazach cyklu rocznego uzależnione są od czynników zewnętrznych i wewnętrznych. Do czynników zewnętrznych zalicza się przede wszystkim temperaturę, wilgotność i długość dnia. Czynniki wewnętrzne to stymulatory i inhibitory wzrostu, których działanie poddane jest kontroli genetycznej.

4.1.1. WZROST NA WYSOKOŚĆ I FORMOWANIE KORONY

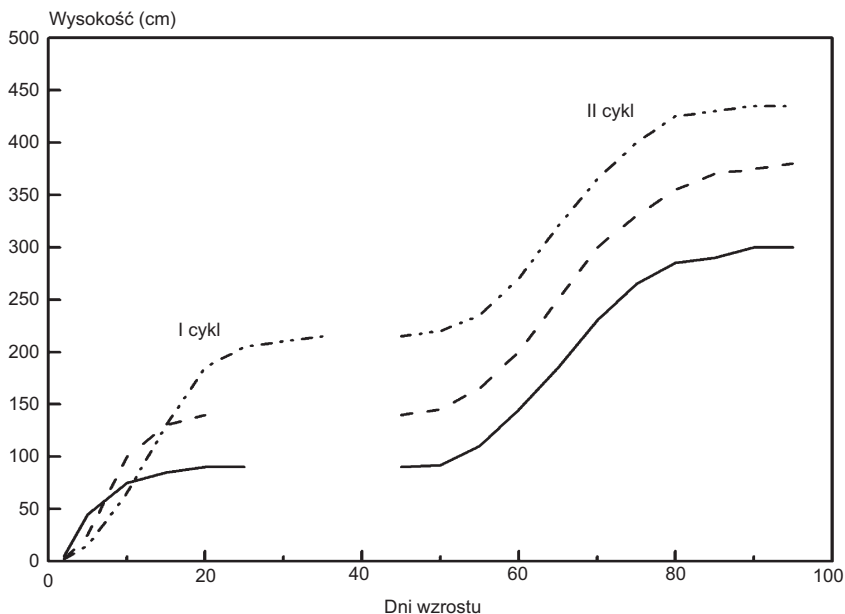
Wiele drzew strefy umiarkowanej charakteryzuje się okresowością (rytmiką) wzrostu na wysokość. Zależy ona od gatunku, wieku drzewa oraz od warunków zewnętrznych. U niektórych gatunków drzew występuje kilka okresów wzrostu pędów, u innych zaś tylko jeden. Do pierwszej grupy można zaliczyć między innymi dąb szypułkowy. Wiele młodych drzew charakteryzuje się ciągłym wzrostem pędów. Badania RIEDACKERA (1968) sugerowały, że wydłużanie się pędów dębu szypułkowego jest regulowane przez temperaturę. LAVARENNE (1969) natomiast twierdził, że rytmika wzrostu u tego gatunku kontrolowana jest przez światło, które hamuje powiększanie się pąków terminalnych. Zauważył on trzy



Ryc. 1. Rytmika wzrostu pędów i korzeni dwuletnich siewek *Quercus alba* (REICH i in. 1980, zmienione)

okresy wzrostu u jedno- i dwuletnich siewek dębu. BORCHERT (1973) wykazał, że w stałych warunkach rytmika wzrostu pędów jest sprzężona z systemem korzeniowym (ryc. 1). Jeśli w pewnym okresie pędy rosną szybciej niż korzenie, to w pędach powstaje deficyt wody, w wyniku którego wzrost ich zostaje zahamowany. Wtedy zaczyna rosnąć system korzeniowy. Gdy nastąpi zrównoważenie wzrostu obu tych systemów i stosunki wodne zostaną wyrównane, wówczas znowu wydłużanie pędów jest kontynuowane. Woda jest więc najważniejszym czynnikiem wpływającym na rytmikę wzrostu pędów oraz na czas jego trwania. Takie wytłumaczenie mechanizmu rytmiki wzrostu odnosi się do większości drzew i dotyczy między innymi *Quercus palustris* MUENCHH. (BORCHERT 1975) oraz *Quercus alba* L. (REICH i in. 1980).

Charakterystykę wzrostu na wysokość dębu *Quercus robur* L. w warunkach klimatu Polski podał MICHALAK (1977). Badania prowadził na 6-letniej powierzchni badawczej, przez trzy sezony wegetacyjne. Wyróżnił on u tego gatunku dwa wyraźne cykle wzrostu (ryc. 2.). Pierwszy cykl trwał od 24 do 34 dni, a drugi – od 45 do 90. Na krzywych obrazujących wzrost można wyróżnić trzy fazy. Faza pierwsza charakteryzowała się powolnym wzrostem i stanowiła 22% długości okresu wzrostu w I cyklu i 14% w II cyklu. Faza druga charakteryzowała się dużymi przyrostami. Stanowiła ona 69% długości okresu wzrostu w I cyklu i 83% w II cyklu. Najkrócej, bo tylko 9% I cyklu i 3% II cyklu, trwała faza trzecia. W tej fazie przyrosty na wysokość były także bardzo małe.



Ryc. 2. Wzrost wysokości 6-letnich osobników dębu szypułkowego w sezonie wegetacyjnym (wg MICHALAKA 1977)

Długości okresów wzrostu zależały od właściwości osobniczych oraz od warunków klimatycznych. Według MICHALAKA (1977) średnia długość okresu wzrostu w sezonie wegetacyjnym u dębu wynosi około 40 dni (18 dni I cykl i 22 dni II cykl). Istniała wysoka dodatnia korelacja pomiędzy długością okresu wzrostu a wartością rocznego przyrostu wysokości. Zwykle pędy kończyły wzrost na długo przed zakończeniem okresu wegetacyjnego. Zahamowanie wzrostu i czas trwania okresu spoczynku pędów nie są zdeterminowane przez warunki zewnętrzne, lecz są wynikiem wewnętrznych zmian fizjologicznych.

4.1.1.1. Wpływ czynników zewnętrznych na wzrost

Wzrost na wysokość zaczyna się od przełamania spoczynku pąka szczytowego na wiosnę. Według ŻELAWSKIEGO (1954) o terminie rozwoju pąków dębu decyduje suma dziennego ciepła otrzymanego przez roślinę (termoperiodyzm), a nie czas trwania dziennego oświetlenia (fotoperiodyzm). Wzrost wydłużeniowy odbywa się szybko, częściowo już przed okresem rozwoju liści. Intensywność wzrostu zależy od ilości materiałów zapasowych zgromadzonych w pąkach szczyto-

wych (ERMICH 1953). Wynika stąd, że na przyrost wysokości wpływają warunki klimatyczne w roku poprzednim, przede wszystkim wielkość opadów, temperatura oraz światło. Światło w istotnym stopniu przyczynia się do powstawania materii organicznej w procesie fotosyntezy.

Wpływ światła jest szczególnie uwidoczniiony podczas rozwoju siewek w naturalnych odnowieniach. WELANDER i OTTOSSON (1998) badali wzrost siewek dębu w warunkach ograniczonego oświetlenia, jakie panuje w podszyciu. Stwierdzili oni wpływ światła na produkcję masy liści, pędów i korzeni. Stosunek produktywności do powierzchni liści był wyższy u dębu niż na przykład u buka. Autorzy uważają, że ten gatunek może lepiej rozwijać się w warunkach słabego dostępu światła w porównaniu z innymi. Wyniki pokazały jednak, że siewki dębu mogą być wrażliwe na wzrastającą konkurencję o światło. Aby procesy wzrostu przebiegały prawidłowo, ilość światła w następnym roku wzrostu siewek powinna być wyższa.

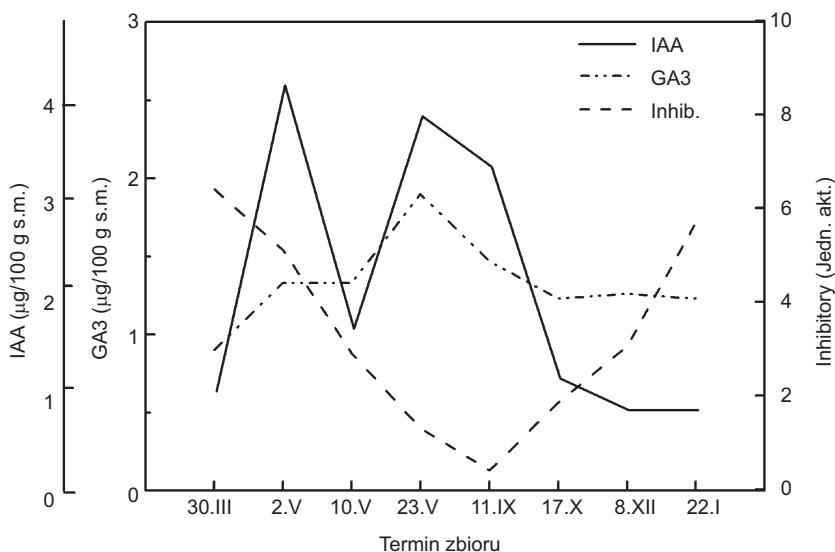
WELANDER i OTTOSSON (2000) przeprowadzili kompleksowe badania wpływu światła, wody i nawożenia na wzrost siewek dębu szypułkowego w celu uzyskania optymalnego materiału szkółkarskiego do odnowień lasu. AMMER (2003) porównywał wzrost na wysokość i biomasę siewek dębu i buka rosnących w różnych warunkach świetlnych. Siewki dębu wykazywały większe przyrosty na wysokość i większą biomasę pędu głównego w warunkach zacinienia niż w warunkach kontrolnych (brak zacinienia). Natomiast zredukowana była u nich biomasa pędów bocznych. Siewki buka reagowały na zacinienie dużym ograniczeniem wszystkich parametrów wzrostu. Wzrost siewek dębu szypułkowego i buka w warunkach konkurencji z roślinami zielnymi na powierzchniach zalesianych badano w Szwecji (LOF 2000; LOF i WELANDER 2004) i Anglii (HARMER i in. 2005). Potwierdzono stosunkowo lepsze zdolności przystosowawcze siewek dębu do wzrostu w trudnych warunkach.

4.1.1.2. Rola hormonów w regulacji wzrostu

Sezonową zmienność poziomu regulatorów wzrostu w pędach i pąkach badano u wielu drzew leśnych. ALLARY (1961) stwierdził występowanie dużych ilości inhibitorów wzrostu w pędach dębu szypułkowego w sezonie zimowym. Zaobserwował też ich zanikanie tuż przed rozpoczęciem wzrostu pędów. MICHALSKI i KRZYŚKO (1970) badali sezonowe zmiany w poziomie regulatorów wzrostu w pąkach dębu szypułkowego. Stwierdzili oni w okresie sezonu wegetacyjnego dwukrotne występowanie maksimum aktywności auksyn i substancji giberelino-podobnych. Pierwsze miało miejsce w napęczniałych pąkach (2 maja), a drugie w

okresie intensywnego wzrostu pędów (23 maja). Pomiedzy nimi (10 maja) występował głęboki spadek zawartości auksyn i giberelin (ryc. 3). Być może był on wynikiem wyczerpania tych substancji na skutek intensywnego podziału komórek miążgi, zanim jeszcze uruchomiona została ich produkcja przez liście. Niski poziom auksyn i substancji giberelinopodobnych występował od momentu żółknięcia liści (17 października) przez całą zimę aż do 30 marca. Zawartości inhibitorów wzrostu były najwyższe w okresie zimowym (od stycznia do końca marca), a najniższe od maja do września. Sezonowa zmienność poziomu hormonów oraz ich bezwzględne zawartości były podobne u dębów w różnym wieku, od 2 do 150 lat.

Sezonową zmienność w poziomie cytokinin w soku 4-letnich drzewek *Q. robur* badali SMITH i SCHWABE (1980). Cytokiny produkowane są głównie w wierzchołkach korzeni i stamtąd transportowane do innych organów. Nie wyklucza się jednak ich biosyntezy w innych tkankach merystematycznych, jak kambium, rozwijające się pąki, a nawet pędy i liście. Według wymienionych autorów, w okresie zimowym (od listopada do stycznia) poziom cytokinin w soku był najniższy. W lutym i marcu obserwowano ich wzrost, który osiągnął maksimum 20–25 dni przed ruszeniem pąków. W kwietniu i maju, w okresie rozwoju liści,



Ryc. 3. Sezonowa zmienność w poziomie regulatorów wzrostu (auksyn, związków giberelinopodobnych, inhibitorów wzrostu) podczas rozwoju pąków 108-letniego dębu szypułkowego (*Quercus robur*) (wg MICHALSKIEGO i KRZYŃSKO 1970, zmienione)

poziom cytokinin spadał, wzrastając ponownie w czerwcu, 10–15 dni przed drugim okresem wzrostu pędów. Następnie obserwowano stopniowy ich spadek, aż do osiągnięcia minimum w listopadzie. Aktywność cytokinin w pędach podczas ich wydłużania nie zmieniała się, natomiast w korzeniach zaobserwowano jej spadek po pierwszym okresie wzrostu pędów.

4.1.1.3. Formowanie korony

Proces formowania korony jest jednym z elementów wytwarzania architektury drzewa, która jest wyrazem równowagi pomiędzy wewnętrznymi procesami wzrostowymi a zewnętrznym oddziaływaniem środowiska. Kształtowanie architektury jest procesem dynamicznym, a jego intensywność zmienia się wraz z wiekiem. Na formowanie korony duży wpływ ma zrzucanie organów, takich jak gałęzie, kwiaty, owoce i liście. Ma ono także znaczenie w życiu drzew, między innymi dla utrzymania równowagi części nadziemnej z podziemną, kontroli liczby owoców i liści, obiegu materii odżywczej, rozprzestrzeniania się gatunku czy hamowania rozwoju pasożytów i epifitów.

Zrzucanie organów jest procesem fizjologicznym i ma miejsce w ściśle określonych regionach pędów, w tak zwanych strefach odcinania, które różnią się anatomicznie od przyległych tkanek. Komórki w strefach odcinania są mniej zróżnicowane, małe, z cienkimi ścianami, słabo z lignifikowanymi, bez włókien. Wyształca się z nich płytka rozdzielająca, w której następuje cytoliza ścian komórkowych, ułatwiająca odpadnięcie organu. U drzew płytka rozdzielająca często nie tworzy się do końca, a odcięcie organu następuje w strefie odcinania na przykład pod wpływem wiatru. Po odpadnięciu organu wytwarza się warstwa ochronna, której komórki dzielą się, wytwarzając dużo suberyny i ligniny. W ten sposób miejsce odpadnięcia organu zostaje zabezpieczone przed wtargnięciem patogenów. Zrzucanie organów jest procesem regulowanym przez roślinę. Działają tu czynniki metaboliczne i hormonalne. W strefie odcinania wzrasta intensywność oddychania, zwiększa się aktywność enzymów hydrolitycznych, takich jak pektynazy i celulazy, odkłada się kaloza. W organach przeznaczonych do zrzucenia zmniejsza się zawartość węglowodanów i soli mineralnych.

Głównym hormonem regulującym proces zrzucania organów jest auksyna. Pozostałe hormony mogą modyfikować jej działanie. W liściach przygotowujących się do opadania spada zawartość IAA (kwas indoliloctowego). Egzogenne podanie auksyny do liści opóźnia ten proces, natomiast aplikacja IAA bezpośrednio do strefy odcinania przyspiesza go. Ważny jest zatem stosunek zawartości auksyny w blaszce liściowej do jej ilości w strefie odcinania. ABA (kwas ab-

scysynowy) przyspiesza opadanie liści, podobnie jak giberelina. Cytokina podana do liści opóźnia ich zrzucanie. Ważnym przyspieszaczem opadania organów jest etylen.

BUCK-SORLIN i BELL (1998) badali zrzucanie organów z 40-letniego dębu szypułkowego w ciągu całego roku. Okazało się, że w sumie opadło około 37 000 fragmentów drzewa. Zrzucanie organów charakteryzowało się sezonowością, z maksimum w czerwcu i październiku. Większość opadłych gałązek to były krótkie pędy, nie starsze niż dwuletnie. W wielu gałązkach opadanie było poprzedzone rozwojem pąków kwiatowych lub defektywnym wzrostem. Były to w większości jedno- lub dwuletnie krótkopędy. Krótkie, wytwarzające dużo pąków kwiatowych gałązki z górnych partii korony były w największym stopniu narażone na opadanie,

BUCK-SORLIN i BELL (2000) wykazali następnie, że na dynamikę wzrostu peryferycznych gałązek u *Quercus robur* i *Q. petraea* największy wpływ ma wiek gałęzi głównej i jej położenie w koronie. Defoliacja i usuwanie pąków wierzchołkowych efektywnie zwiększały procent opadania pędów. RUST i in. (2004) badali proces odcinania gałęzi na 165-letnich osobnikach dębu szypułkowego. Zwrócili oni uwagę na proces przewodzenia wody w gałęziach, a szczególnie w węzłach ze strefą odcinania. W tkance tej średnica naczyń i ich gęstość były znacznie mniejsze niż w międzywęzłach, co zmniejszało przewodzenie wody do liści, a w liściach gorzej uwodnionych spadała intensywność fotosyntezy. Autorzy wysunęli wniosek, że odcinanie gałęzi jest mechanizmem selekcji organów o różnej wydajności.

U starych osobników dębów odpadanie gałęzi wiąże się nie tylko z kształtowaniem architektury drzewa, ale także, w niektórych rejonach Europy, z procesem zamierania tego gatunku. RUST i ROLOFF (2004) w wyniku badań na 6sta - nowiskach dębów we wschodnich Niemczech, wykazali, że ilość opadłych gałęzi w ciągu 3 lat wyraźnie wzrosła, ze 100 na 1 m² w roku 1999 do 250 na 1 m² w 2001 roku. Analiza 30 000 fragmentów gałęzi w ciągu 3 lat potwierdziła częściowo kontrolę drzew nad procesami odcinania. Badania nie potwierdziły przypuszczeń, że opadanie gałęzi było bezpośrednim wynikiem stresu suszy, a jego celem było obniżenie transpiracji liści.

U dębu szypułkowego znane jest zjawisko pozostawiania liści na drzewie przez zimę. HERZOG i KRABEL (1996), badając osobniki, których liście opadają jesienią i takie, u których zostają na zimę, stwierdzili za pomocą analizy izoenzymowej, że różniły się one strukturą genetyczną. Autorzy uznali, że to czynniki genetyczne a nie środowiskowe decydują o tym, że liście dębu szypułkowego nie opadają.

4.1.2. WZROST NA GRUBOŚĆ

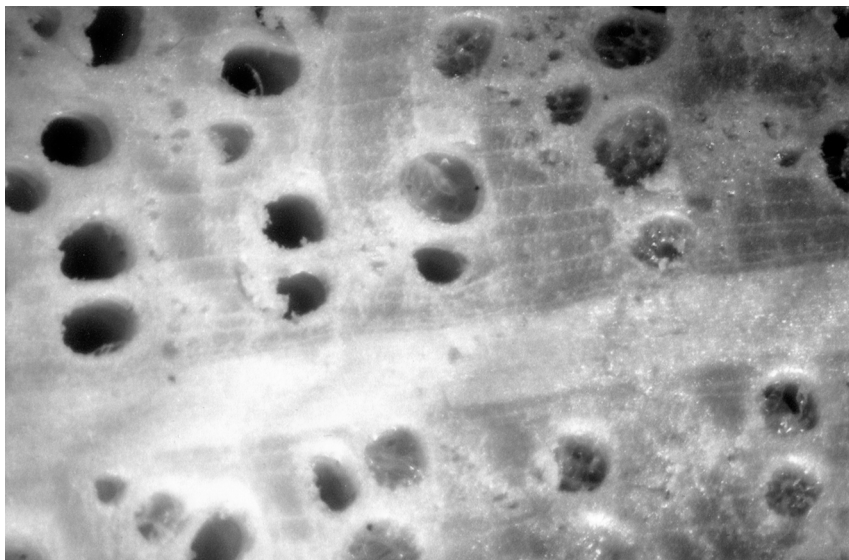
Wzrost drzewa na grubość jest wynikiem sezonowej aktywności komórek miazgi (kambium), które dzieląc się i różnicując, dają co roku przyrost drewna w postaci rocznych słoików. Od ich grubości zależy przyrost masy drewna, surowca o dużym znaczeniu gospodarczym. Przyrost na grubość zależy od czynników zewnętrznych i wewnętrznych. Pierwsze to warunki środowiska, a więc temperatura, wilgotność gleby i powietrza, zasobność gleby. Czynniki wewnętrzne to właściwości gatunkowe, osobnicze, poziom hormonów i asymilatów.

Komórki miazgi u *Quercus robur* uaktywniają się na wiosnę jeszcze przed pękaniem pąków liściowych (ERMICH 1959). Dzieje się to od drugiej połowy kwietnia do początku maja. Podobne terminy podają BÜSGEN (za ERMICH 1959) dla Niemiec Środkowych, TOPÇUOGLU (1942) dla Eberswalde, WICHROW (1954) dla Europy Wschodniej i SCHOBBER (za ERMICH 1959) dla Europy Zachodniej (patrz także rozdz. 3).

Podziały komórek miazgi następują w dwóch fazach. Pierwsza faza daje drewno wczesne (wiosenne), druga natomiast drewno późne (letnie). Tworzenie się drewna wczesnego u dębu zaobserwowano wiele lat temu (HARTIG 1853, RUS-SOW 1883). Według ERMICHA (1959), w warunkach klimatycznych Polski, drewno wczesne tworzy się od połowy kwietnia, to jest od początku podziałów miazgi, do połowy czerwca. Do jego produkcji zużywane są materiały zapasowe z roku ubiegłego. Drewno późne powstaje od połowy czerwca do drugiej połowy września, a w jego syntezie biorą udział asymilaty wyprodukowane przez tegoroczne liście. Drewno wczesne od późnego można łatwo odróżnić na podstawie cech mikroskopowych (ryc. 4).

ZASADA i ZAHNER (1969) badali proces tworzenia się drewna wczesnego u *Quercus rubra* w stanie Michigan. Zaobserwowali oni, że pierwsze elementy naczyń były zainicjowane 2 tygodnie przed rozwinięciem się pąków liściowych. Czas formowania drewna wczesnego wynosił około 10 tygodni. Pierwsze naczynia osiągały dojrzałość po 5 tygodniach od inicjacji, równoległe z rozwinięciem się pierwszych liści. Ulistnienie w pełni rozwinęło się na kilka tygodni przed całkowitą dojrzałością wszystkich naczyń drewna wczesnego.

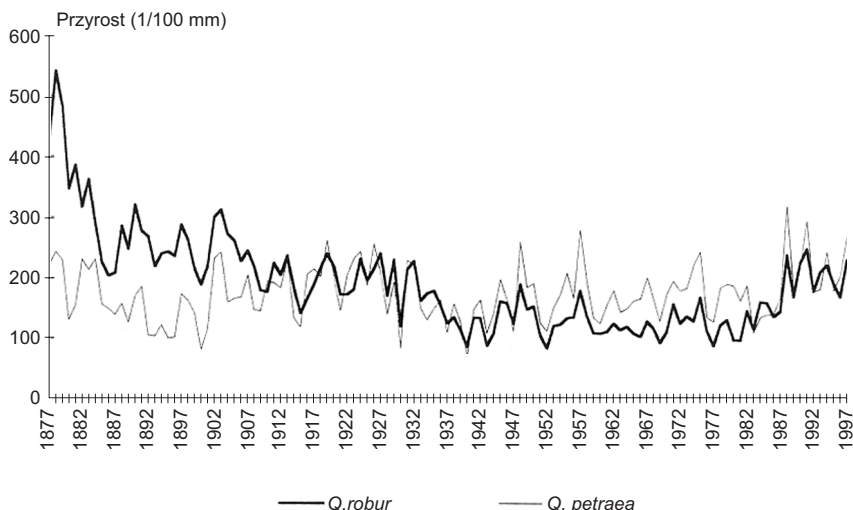
Termin zakończenia przyrostu na grubość zależy od warunków klimatycznych i właściwości osobniczych. Ostatnie komórki z podziału miazgi drewnieją, ich ściany grubieją i wyraźną linią oddzielają tegoroczny pierścień. W ten sposób powstają słoje roczne. Na rozpoczęcie czynności miazgi w dużej mierze wpływa temperatura, natomiast na grubość warstwy przyrostu rocznego największy wpływ mają: wilgotność gleby i powietrza oraz zasobność gleby. Termin zakończenia przyrostu rocznego jest cechą uwarunkowaną genetycznie, która może być jed-



Ryc. 4. Przekrój drewna *Quercus robur*

nak modyfikowana przez warunki zewnętrzne. Na podstawie wielkości przyrostów rocznych można odczytać na przestrzeni lat występowanie okresów trudnych i sprzyjających wzrostowi drzewa na grubość. Warunki niesprzyjające temu procesowi to okresy suszy, występowanie patogenów i pasożytów oraz mroźne, przedłużające się zimy. Badanie historii drzewa na podstawie przyrostów rocznych prowadzi się na drzewach ściętych lub rosnących, używając specjalnych narzędzi do pobierania próbek drewna (patrz rozdz. 1.3). Na podstawie takich badań BEDNARZ (1994) wykazał, że szerokość słoju dębu szypułkowego z terenów Puszczy Niepołomickiej zależy głównie od sumy opadów w okresie czerwca–lipca.

W Instytucie Dendrologii w Kórniku prowadzone były badania dendrochronologiczne na dębie szypułkowym i bezszypułkowym. Celem ich była analiza dynamiki wzrostu na grubość obydwu gatunków, określenie lat szczególnie korzystnych i niekorzystnych dla wzrostu badanych drzew, wyznaczenie trendów wzrostu oraz identyfikacja czynników odpowiedzialnych za wielkość rocznych przyrostów. Z badań tych także wynika, że duża suma opadów w czerwcu daje duże przyrosty bieżącego roku. Liczne analizy na wielu powierzchniach (UFNALSKI 2001) wykazały, że w pierwszych dziesięcioleciach wzrostu dąb szypułkowy przrasta silniej niż bezszypułkowy. Później różnice zmniejszają się, a nawet może być



Ryc. 5. Średnie szerokości rocznych przyrostów radialnych 15 dębów szypułkowych i 15 bezszypułkowych rosnących w drzewostanie mieszanym w Nadleśnictwie Brodnica (wg UFNALSKIEGO 2001)

tak, że przyrosty dębu bezszypułkowego są większe. Jako przykład może służyć analiza wykonana na powierzchni w Nadleśnictwie Brodnica (ryc. 5) (UFNALSKI 2003). Podobne badania dendrochronologiczne prowadzone były na dębach w Słowacji (SMELKO i SCHEER 2000) i w Hiszpanii (ROZAS 2001, 2005).

4.1.2.1. Wpływ hormonów na proces formowania drewna

Proces ksylogenezy jest pod stałą kontrolą substancji hormonalnych. Głównym regulatorem tego procesu jest auksyna – kwas indoliloctowy (IAA). Jest on syntetyzowany w pąkach liściowych oraz młodych liściach i stamtąd transportowany bazypetalnie i polarnie poprzez komórki parenchymy, prokambium, kambium i różnicujące się elementy drewna aż do korzeni. Ciągły przepływ auksyny zapewnia ciągłość naczyń, które łączą korzenie z liśćmi.

Auksyna wpływa na aktywność miazgi i tworzenie się naczyń. Stężenie jej jest różne na różnych wysokościach drzewa. Na całej wysokości drzewa występuje gradient stężeń auksyny. Wyższy poziom auksyny sprzyja powstawaniu naczyń o dużej gęstości i małej średnicy. Gdy stężenie auksyny jest niskie, powstają naczynia o szerokiej średnicy i niskiej gęstości. Gibereliny również mają wpływ na aktywność kambium oraz regulują proces tworzenia się włókien w liściach, ksylenie

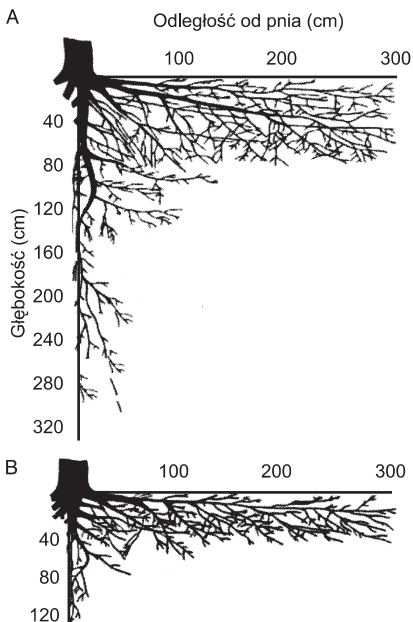
i floemie. Cytokiny stymulują regenerację naczyń w przypadku zranienia oraz zwiększają efekt działania auksyny. Etylen, gaz wytwarzany pod wpływem różnego rodzaju stresów, działa głównie na proces lignifikacji komórek drewna.

BROWNING i WIGNALL (1987) analizowali kambium *Quercus robur* i stwierdzili obecność IAA i jego metylowej pochodnej (IAA-OMe) oraz kwasu abscysonowego (ABA). Badania wykonali przy zastosowaniu chromatografu gazowego w połączeniu ze spektrometrem masowym. EKLUND (1993) wykazał występowanie zwiększonej ilości etylenu w tkance przylegającej do kambium w okresie jego wzmoczonej aktywności i jego spadek, gdy działalność miazgi ustaje. W okresie wzmoczonej aktywności kambium spada wyraźnie zawartość tlenu w komórkach, a wzrasta poziom dwutlenku węgla. Sugeruje to, że procesowi ksylogenezy towarzyszy wzrost intensywności oddychania. Wzrost zawartości CO₂ może stymulować powstawanie drewna twardego (CARRODUS 1971). ZAKRZEWSKI (1983) badał wpływ egzogennych hormonów, takich jak auksyna, giberelina (GA₃), kinetyna, oraz wpływ sacharozy na aktywność kambium i ksylogenezę w pędach *Q. robur*. Wszystkie wymienione czynniki w różny sposób oddziaływały na obydwa procesy. W zależności od pory roku, kinetyna zwiększała lub zmniejszała stymulację aktywności miazgi wywołaną przez IAA i GA₃, ale nie miała wpływu na różnicowanie się naczyń. Sacharoza w dużych stężeniach redukowała ilość naczyń, ale nie zmniejszała aktywności kambium. Giberelina zwiększała aktywność miazgi nie mając wpływu na różnicowanie się naczyń. W połączeniu z auksyną stymulowała jeden i drugi proces. IAA stymulował aktywność miazgi i różnicowanie się naczyń. Autor wykazał także wpływ polarności pędu na ksylogeniczny efekt auksyny. Takie zjawisko nie występowało w przypadku gibereliny.

4.1.3. WZROST I ROZWÓJ KORZENI

System korzeniowy dębu składa się z wyraźnie zaznaczonego korzenia głównego i korzeni bocznych. Jego wielkość i charakter zależy od czynników genetycznych i środowiskowych (patrz także podrozdz. 2.1 i 4.5). Różnice we wzroście korzeni pomiędzy dębem szypułkowym a bezszypułkowym stwierdzili STEUDLE i MESHCHERYAKOV (1996) na 2,5–8-miesięcznych siewkach. Wykazali oni, że w tych samych warunkach korzenie *Q. robur* rosły szybciej niż *Q. petraea* i przewodnictwo wody było w nich także wyższe.

Ważnym czynnikiem środowiskowym wpływającym na wielkość systemu korzeniowego jest gleba, jej zasobność, gęstość, wilgotność i temperatura. KOROTAEV (1989) badał wpływ temperatury gleby na wzrost korzeni dębu szypułkowego oraz świerka, sosny i modrzewia. Stwierdził on, że dąb ma większe wymagania



Ryc. 6. Wertykalna budowa systemu korzeniowego dębu szypułkowego (*Quercus robur*) z okręgu Tuły (A) i Sankt Petersburga (B) (wg KOROTAEVA, 1988)

badał wartości krytyczne gęstości gleby, przy których korzenie penetrują z trudnością. Korzenie dębu były zdolne penetrować glebę o najwyższej gęstości $1,89 \text{ g cm}^{-3}$. Krytyczna gęstość gleby dla korzeni modrzewia wynosiła $1,84$, brzozy $1,80$, sosny $1,72$, świerka $1,61$ i lipy $1,55 \text{ g cm}^{-3}$. Pomimo tych różnic, wszystkie gatunki wytwarzały podobną biomasę korzeni przy końcu sezonu wegetacyjnego. Różnice wystąpiły w ich dystrybucji. W glebach o większej gęstości system korzeniowy rozkładał się pod powierzchnią.

KOROTAEV (1988) podał także charakterystykę systemów korzeniowych dębów rosnących w regionie Sankt Petersburga i Tuły. Pierwszy z nich to granica północnego zasięgu dębu szypułkowego o średnich temperaturach niższych o $2\text{--}3^\circ\text{C}$ niż w okręgu tuskim. Oprócz tego w regionie tym występował wysoki poziom wód gruntowych. Systemy korzeniowe dębów rosnących w tych regionach różniły się zasadniczo (ryc. 6.). Grube korzenie o średnicy większej niż 3 mm tworzyły się w warstwach gleby, gdzie wilgotność i temperatura zachowywały warto-

temperaturowe niż pozostałe gatunki. Największe przyrosty osiągały korzenie dębu w temperaturze $19,4^\circ\text{C}$, gdy tymczasem sosny w $16,5^\circ\text{C}$, świerka $14,0^\circ\text{C}$, a modrzewia – $13,7^\circ\text{C}$. Najniższa temperatura gleby, przy której zaczął się wzrost korzeni dębu, była o $2\text{--}3^\circ\text{C}$ wyższa niż u gatunków iglastych. Korzenie dębu były także wrażliwsze na temperatury ujemne. Ich uszkodzenie następowało w granicach od -8 do -12°C , gdy tymczasem sosny i świerka od -14 do -19°C , a modrzewia od -16 do -21°C . Wzrost korzeni dębu ustawał przy wyższych temperaturach niż drzew iglastych. Dlatego w uprawach mieszanych dębu z modrzewiem wyraźnie system korzeniowy modrzewia dominuje nad systemem korzeniowym dębu. Mniejsze różnice występują w mieszanych uprawach dębu i sosny (KOROTAEV 1991).

Wzrost korzeni zależy od gęstości i spoistości gleby. KOROTAEV (1992)

ści optymalne dla ich wzrostu. Drobne korzenie o 3 mm średnicy skoncentrowane były na powierzchni gleby w warstwie humusu. U dębów rosnących w regionie petersburskim przeważały korzenie drobne i powierzchniowe. Zdolność dębu do wytwarzania tak zróżnicowanego systemu korzeniowego powoduje, że jest to gatunek stosunkowo odporny zarówno na niedobór, jak i nadmiar wody w glebie.

Charakterystyczne jest występowanie dębów na terenach okresowo zalewanych. COLIN-BELGRAND i in. (1991) badali wrażliwość siewek *Quercus robur*, *Q. rubra* i *Q. palustris* na wymakanie. Najbardziej odporne okazały się siewki dębu szypułkowego. W warunkach zalania wodą charakteryzowały się najmniejszymi zmianami w biomacie i dużą zdolnością wytwarzania dodatkowych korzeni.

Wzrost i rozwój korzeni w sezonie wegetacyjnym jest zsynchronizowany z rozwojem pąków i pędów (patrz wyżej). NOUR i RIEDACKER (1984) wykazali, że zarówno w warunkach naturalnych, jak i w rhizotronie wzrost korzeni dębu szypułkowego był zahamowany w momencie wzrostu pędów.

Na wzrost systemu korzeniowego duży wpływ mają niektóre regulatory wzrostu. Auksyna i jej pochodne (NAA i IBA) wzmagają wzrost i regenerację korzeni. ČIŽKOVA (1988) wykazała, że podanie pochodnych auksyn do systemu korzeniowego siewek dębu szypułkowego poprawiało ich kondycję w warunkach stresu abiotycznego wywołanego kwaśnym deszczem. PERCIVAL (1996) badał wpływ auksyny i jej pochodnych na regenerację systemu korzeniowego dębu, w 50% uszkodzonego mechanicznie. Największe właściwości regeneracyjne miała mieszanina IAA i IBA. Autor uważa, że zabieg traktowania korzeni regulatorami wzrostu może mieć znaczenie w utrzymaniu kondycji drzew rosnących na terenach zurbanizowanych. W przeciwieństwie do tych doniesień, badania DAVIESA i wsp. (2002) nie wykazały żadnego wpływu IBA na wzrost korzeni dębu szypułkowego. Korzenie dębu szypułkowego są bardzo wrażliwe na podwyższone zasolenie gleby (EPRON i in. 1999). W tych warunkach zmniejsza się ich oddychanie, wydłużanie i w efekcie drastycznie obniża się biomasa (patrz podrozdz. 6.1 i 8.1).

4.1.4. ROZWÓJ NASION

Kwitnienie dębu szypułkowego wyprzedza często o 1–2 tygodnie kwitnienie dębu bezszypułkowego, jednak opadanie dojrzałych nasion odbywa się w tym samym czasie, to jest w końcu września i w październiku. Obydwa gatunki mają nasiona typu „recalcitrant”, charakteryzujące się tym, że zawartość wody w nich pod koniec fazy dojrzewania utrzymuje się na wysokim poziomie (45–50%), a ich podsuszenie poniżej pewnego, stosunkowo wysokiego poziomu wody, powoduje śmierć (patrz podrozdz. 5.1). Są to nasiona w zasadzie bezspoczynkowe, z pewny-

mi różnicami. Nasiona dębu szypułkowego są zabezpieczone przed przedwczesnym lub natychmiastowym kiełkowaniem, natomiast żołądzie *Quercus petraea* kiełkują zaraz po opadnięciu, a nawet możliwe jest kiełkowanie nasion na drzewie, jeżeli występują sprzyjające warunki pogodowe (SUSZKA i in. 1994). Rozwój nasion *Q. robur*, w początkowych fazach powolny, nabiera przyspieszenia w ciągu ostatnich 30 dni przed opadnięciem. Wtedy można zaobserwować największy przyrost ich suchej masy (FINCH-SAVAGE i in. 1992).

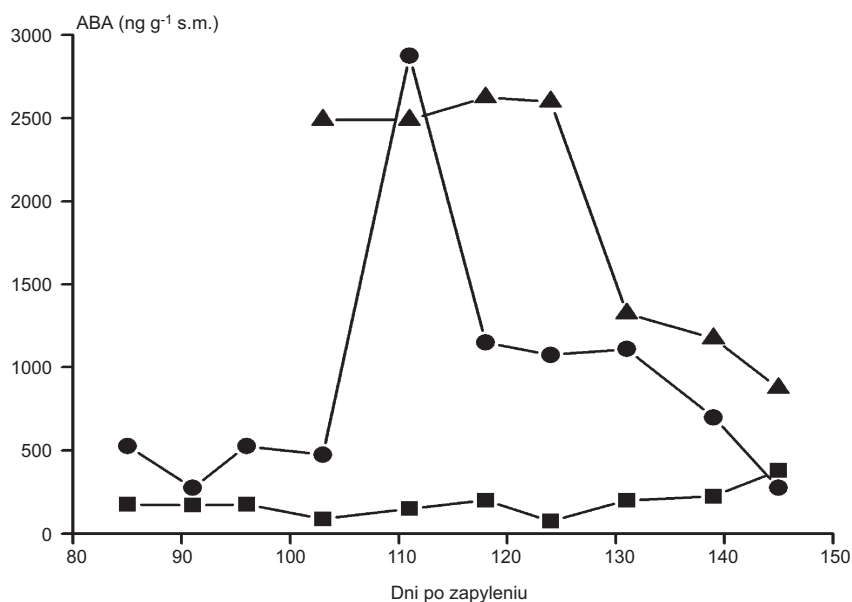
Wzrost osi zarodkowych może być kontynuowany jeszcze przez jakiś czas po opadnięciu nasion, w odpowiedniej temperaturze, co objawia się dalszym przyrostem ich suchej masy. Zawartość wody w początkowych stadiach rozwojowych nasion jest bardzo wysoka i wynosi 80–90%. Pod koniec dojrzewania spada do około 50% (FINCH-SAVAGE i in. 1992). GRANGE i FINCH-SAVAGE (1992) wyznaczyli w nasionach *Q. robur* poziom wody związanej metodą pomiaru potencjału wodnego podczas poduszania nasion. Stwierdzili, że w dojrzałych nasionach dębu poziom wody związanej wynosi dla całych nasion 0,24 g H₂O/g s.m., a dla samych osi zarodkowych jest dużo niższy i wynosi 0,08. Wiele danych wskazywało, że poduszanie nasion dębu szypułkowego poniżej pewnego krytycznego poziomu wody prowadzi do ich śmierci. Ten krytyczny poziom wody, jak się okazało, jest analogiczny do poziomu wody związanej (FINCH-SAVAGE 1992). Nasiona dębu zatem nie przeżywiają spadku wilgotności poniżej poziomu wody wolnej. Podobne zjawisko stwierdzono także dla nasion jaworu, które również należą do kategorii „recalcitrant” (PUKACKA i PUKACKI 1997; PUKACKA i CZUBAK 1998).

Krytyczny poziom wilgotności niezbędny dla przeżycia osi zarodkowych dębu może być dużo niższy niż całych nasion, jeśli poduszane są po odcięciu od liścieni. Duży wpływ na zachowanie żywotności osi zarodkowych ma szybkość poduszania. Zbyt szybka utrata wody prowadzi do wcześniejszego spadku ich żywotności (FINCH-SAVAGE 1992). Odwadnianie nieodciętych osi daje takie same wyniki, jak poduszanie liścieni. Znaczący to, że spadek żywotności liścieni podczas poduszania pociąga za sobą także spadek żywotności osi zarodkowych.

Podczas rozwoju nasion dębu zmienia się w nich również poziom hormonów. Przegląd tych zmian przedstawił MICHALSKI (1968, 1969, 1974). Stwierdził on, że poziom auksyny stopniowo spada w miarę rozwoju nasion, najbardziej w fazie dojrzewania (MICHALSKI 1969). Zawartość giberelin natomiast początkowo wzrasta, osiągając maksimum w niedojrzałych, w pełni morfologicznie wykształconych nasionach, po czym w okresie dojrzewania obserwuje się ich spadek (MICHALSKI 1968). Wysoki poziom substancji kinetynopodobnych stwierdził autor także w rozwijających się żołądziach. W miarę ich dojrzewania poziom ten znacznie się obniżał (MICHALSKI 1974). Wyniki badań FINCH-SAVAGE i FAR-

RANT (1997) dostarczyły nieco innych informacji. Autorzy ci badali poziom IAA i cytokinin w osiach zarodkowych i liścieniach nasion dębu szypułkowego w trakcie ich rozwoju, za pomocą metody radioimmunologicznej. Wykazali oni, że zarówno w liścieniach, jak i w osiach zarodkowych poziom IAA był wysoki aż do samego momentu opadania. Podobnie zachowywały się cytokiny w osiach zarodkowych. Według autorów wysoki poziom tych regulatorów wzrostu w końcowej fazie rozwoju nasion gwarantuje nieustający dopływ materiałów energetycznych od rośliny macierzystej oraz możliwość ich natychmiastowego kiełkowania z nastaniem odpowiednich warunków.

FINCH-SAVAGE i in. (1992) oraz FINCH-SAVAGE i FARRANT (1997), badając poziom ABA w nasionach dębu szypułkowego w trakcie ich rozwoju, wykazali różnice pomiędzy liścieniami i osiami zarodkowymi w zawartości tego hormonu (ryc. 7). Jak wynika z wykresu, w liścieniach poziom ABA gwałtownie wzrastał w 110. dniu rozwoju, po czym następował jego spadek, początkowo równie gwałtowny, a później, w miarę dojrzewania, łagodniejszy. Zawatrosć ABA w liścieniach skorelowana była z przyrostem suchej masy, co potwierdziło rolę tego



Ryc. 7. Stężenie kwasu absycynowego (ABA) w osiach zarodkowych (▲), liścieniach (●) i owocni (■) nasion dębu szypułkowego (*Quercus robur*) w trakcie ich rozwoju (wg FINCH-SAVAGE i in. 1992)

hormonu w regulacji gromadzenia materiałów zapasowych. W osiach zarodkowych spadek zawartości ABA następował później i w trakcie dojrzewania zawsze był wyższy niż w liścieniach. Autorzy są zdania, że może to mieć znaczenie w zapobieganiu przedwczesnemu i natychmiastowemu kiełkowaniu nasion dębu szypułkowego. FINCH-SAVAGE i CLAY (1994) wykazali, że oprócz ABA, na kiełkowanie żołędzi hamujący wpływ ma także światło i etylen. Wszystkie te czynniki razem dają wielokrotny efekt hamowania kiełkowania. Mogą one w ten sposób oddziaływać na nasiona dębu w okresie końcowym dojrzewania i opadania.

Polska Akademia Nauk,
Instytut Dendrologii
ul. Parkowa 5
62-035 Kórnik

LITERATURA

- ALLARY S. 1961. The role of the inhibitor-beta complex in the dormancy of buds of *Q. robur*. C. R. Acad. Sci. Paris 252: 930–932.
- AMMER C. 2003. Growth and biomass partitioning of *Fagus sylvatica* L. and *Quercus robur* L. seedlings in response to shading and small changes in the R/RF-ratio of radiation. Ann. For. Sci. 60: 163–171.
- BEDNARZ Z. 1994. Niedobory wody przyczyną depresji przyrostowych u dębu (*Quercus robur* L.) w Puszczy Niepołomickiej. Sylwan 138(10): 30–41.
- BORCHERT R. 1973. Simulation of rhythmic tree growth under constant conditions. Physiol. Plant. 29: 173–180.
- BORCHERT R. 1975. Endogenous shoot growth rhythms and indeterminate shoot growth in oak. Physiol. Plant. 35: 152–157.
- BROWNING G., WIGNALL T. A. 1987. Identification and quantification of indole-3-acetic acid and abscisic acid in the cambial region of *Quercus robur* by combined gas chromatography mass spectrometry. Tree Physiol. 3: 235–246.
- BUCK-SORLIN G. H., BELL A. D. 1998. A quantification of shoot shedding in pedunculate oak (*Quercus robur* L.). Bot. J. Lin. Soc. 127: 371–391.
- BUCK-SORLIN G. H., BELL A. D. 2000. Crown architecture in *Quercus petraea* and *Q. robur*: the fate of buds and shoots in relation to age, position and environmental perturbation. Forestry 73: 331–349.
- CARRODUS B. B. 1971. Carbon dioxide and the formation of heartwood. New Phytol. 70: 939–943.
- ČIŽKOVA R. 1988. Vliv růstových regulátorů a umělého kyselého deště na semnáčky dubu a buku. Lesnictví 34: 147–160.
- COLIN-BELGRAND M., DREYER E., BIRON P. 1991. Sensitivity seedlings of different oak species to waterlogging: effects on root growth and mineral nutrition. Ann. Sci. For. 48: 193–204.

- DAVIS M. J., HIPPS N. A., KINGSWELL G. 2002. The effect of indole-3-butyric acid root dips on the root development and shoot growth of transplanted *Fagus sylvatica* L. and *Quercus robur* L. seedlings. *J. Hort. Sci. Biotech.* 77: 209–216.
- EKLUND L. 1993. Seasonal variations of O₂, CO₂ and ethylene in oak and maple stem. *Can. J. For. Res.* 23: 2608–2610.
- EPRON D., TOUSSAINT M. L., BADOT P. M. 1999. Effect of sodium chloride salinity on root growth and respiration in oak seedlings. *Ann. Forest Sci.* 56: 41–47.
- ERMICH K. 1953. Wpływ czynników klimatycznych na przyrost dębu szypułkowego (*Quercus robur* L.) oraz sosny zwyczajnej (*Pinus sylvestris* L.). Próba analizy zagadnienia. *Prace Rolniczo-Leśne PAU* 68: 1–60.
- ERMICH K. 1959. Badania nad sezonowym przebiegiem przyrostu grubości pnia u *Pinus sylvestris* L. i *Quercus robur* L. *Acta Soc. Bot. Pol.* 28: 15–63.
- FINCH-SAVAGE W. E. 1992. Embryo water status and survival in the recalcitrant species *Quercus robur* L.: evidence for critical moisture content. *J. Exp. Bot.* 43: 663–669.
- FINCH-SAVAGE W. E., CLAY H. A. 1994. Evidence that ethylene, light and abscisic acid interact to inhibit germination in the recalcitrant seeds of *Quercus robur* L. *J. Exp. Bot.* 45: 1295–1299.
- FINCH-SAVAGE W. E., CLAY H. A., BLAKE P. S., BROWNING G. 1992. Seed development in the recalcitrant species *Quercus robur* L.: water status and endogenous abscisic acid levels. *J. Exp. Bot.* 43: 671–679.
- FINCH-SAVAGE W. E., FARRANT J. M. 1997. The development of desiccation-sensitive seeds in *Quercus robur* L.: Reserve accumulation and plant growth regulators. *Seed Sci. Res.* 7: 35–39.
- GRANGE R. I., FINCH-SAVAGE W. E. 1992. Embryo water status and development of the recalcitrant species *Quercus robur* L.: determination of water relations parameters by pressure-volume analysis. *J. Exp. Bot.* 43: 657–662.
- HARMER R., BOSWELL R., ROBERTSON M. 2005. Survival and growth of tree seedlings in relation to changes in the ground flora during natural regeneration of an oak shelterwood. *Forestry* 78: 21–32.
- HARTIG T. 1853. Über die Entwicklung des Jahresringes der Holzpflanzen. *Bot. Z.* 11: 553–560.
- HERZOG S., KRABEL D. 1996. Genetic studies on leaf retention in *Quercus robur*. *Silvae Genet.* 45(5–6): 272–276.
- KOROTAEV A. A. 1988. Rost i formirovanie kornievych sistem v kulturah duba tcherechtatogo. *Lesovedenie* 1988(3): 38–47.
- KOROTAEV A. A. 1989. Investigation of the effect of the soil temperature on the growth and condition of the root system of young trees. *Lesovodstvo, Lesnye Kultury i Pochvovedenie.* 1989: 65–69.
- KOROTAEV A. A. 1991. Growth and development of the root system of pine, larch and oak in mixed plantations. *Lesovodstvo, Lesnye Kultury i Pochvovedenie.* 1991: 81–98.
- KOROTAEV A. A. 1992. Soil compaction and root growth of trees. *Forstachiv* 63: 116–119.
- LAVARENNE S. 1969. Factors determining continuous growth in oak. *C. R. Acad. Sci. Paris* 269D, 21: 2099–2102.
- LOF M. 2000. Establishment and growth in seedlings of *Fagus sylvatica* and *Quercus robur*: influence of interference from herbaceous vegetation. *Can. J. For. Res.* 30: 855–864.

- LOF M., WELANDER N. T. 2004. Influence of herbaceous competitors on early growth in direct seeded *Fagus sylvatica* L., and *Quercus robur* L. Ann. For. Sci. 61: 781–788.
- MICHALAK K. 1977. Wzrost i przyrost wysokości w sezonie wegetacyjnym ważniejszych gatunków drzew leśnych. Sylwan 121(12): 23–39.
- MICHALSKI L. 1968. Content of plant growth regulators in the developing seeds of oak (*Quercus robur* L. I. Gibberellin-like substances. Acta Soc. Bot. Pol. 27: 541–546.
- MICHALSKI L. 1969. Content of plant growth regulators in the developing seeds of oak (*Quercus robur* L.). II. Auxin-like substances. Acta Soc. Bot. Pol. 28: 157–163.
- MICHALSKI L. 1974. Content of plant growth regulators in the developing seeds of oak (*Quercus robur* L.). III. Kinetin-like substances. Acta Soc. Bot. Pol. 43: 307–312.
- MICHALSKI L., KRZYŚKO K. 1970. Seasonal changes in the dynamics of auxins, gibberellin-like substances during the development of the terminal buds of oak. Zesz. Nauk. UMK w Toruniu 23: 147–152
- NOUR M., RIEDACKER A. 1984. Rythmes de croissance et de la régénération des racines de lants et boutures de chenes pédonculés (*Quercus pedunculata* EHRH.). Ann. Sci. For. 41: 355–370.
- PERCIVAL G. 1996. The influence of auxins on root growth of urban trees following severe root removal. Arboricultural J. 20: 77–78.
- PUKACKA S., PUKACKI P. 1997. Changes in soluble sugars in relation to desiccation tolerance and effects of dehydration on freezing characteristics of *Acer platanoides* and *Acer pseudoplatanus* seeds. Acta Physiol. Plant. 19: 147–154.
- PUKACKA S., CZUBAK A. 1998. The effect of desiccation on viability and membrane lipid composition of *Acer pseudoplatanus* seeds. Acta Soc. Bot. Pol. 67: 249–252.
- REICH P. B., TESKEY R. O., JOHNSON P. S., HINCKLEY T. M. 1980. Periodic root and shoot growth in oak. Forest Sci. 26: 590–598.
- RIEDACKER A. 1968. The „June-Oak” at the Etang de Brin. Rev. For. Franc. 20: 487–492.
- ROZAS V. 2001. Detecting the impact of climate and disturbances on tree-rings of *Fagus sylvatica* L. and *Quercus robur* L. in a lowland forest in Cantabria, Northern Spain. Ann. For. Sci. 58: 237–251.
- ROZAS V. 2005. Dendrochronology of pedunculate oak (*Quercus robur* L.) in an old-growth pollarded woodland in northern Spain: establishment patterns and management history. Ann. For. Sci. 62: 13–22.
- RUSSOW E. I. 1883. Ueber Tüpfelbildung und Inhalt der Bastparenchym und Baststrahlzellen der Dikotylen und Gymnospermen. 2. Ueber den Inhalt der parenchymastriichen Elemente der Rinde vor und während des Knospenaustriebes und Beginn der Cambiumthätigkeit in Stamm und Wurzel der einheimischen Lignosen. Bot. Cbl. 13: 271–275.
- RUST S., ROLOFF A. 2004. Acclimation of crown structure to drought in *Quercus robur* L. -intra- and inter-annual variation of abscission and traits of shed twigs. Basic Appl. Ecol. 5: 283–291.
- RUST S., SOLGER A., ROLOFF A. 2004. Bottlenecks to water transport in *Quercus robur* L.: the abscission zone and its physiological consequence. Basic Appl. Ecol. 5: 293–299.
- SMELKO S., SCHEER L. 2000. Dendrochronological analysis of diameter growth and increment of Pedunculate oak (*Quercus robur* L.) in Danube floodplain forests. Ekologia (Bratislava) 19: 125–140.

- SMITH D. J., SCHWABE W. W. 1980. Cytokinin activity in oak (*Quercus robur*) with particular reference to transplanting. *Physiol. Plant.* 48: 27–32.
- STEUDLE E., MESHCHERYAKOV A. B. 1996. Hydraulic and osmotic properties of oak roots. *J. Exp. Bot.* 47: 387–401.
- SUSZKA B., MULLER C., BONNET-MASIMBERT M. 1994. Nasiona leśnych drzew liściastych. Od zbioru do siewu. PWN, Warszawa: 247 ss.
- TOPÇUOĞLU A. 1942. Die Verteilung des Zuwaches auf die Schaftlänge der Bäume. *Thar. Forstl. Jbuch.* 1942: 8–9.
- UFNALSKI K. 2001. Porównanie dynamiki przyrostu dębu szypułkowego i bezszypułkowego ze szczególnym uwzględnieniem okresów zamierania. Msc. rozprawy doktorskiej, Instytut Dendrologii PAN, Kórnik.
- UFNALSKI K. 2003. Comparison of radial growth dynamics of *Quercus robur* and *Q. petraea* with particular reference to oak decline. *Phytopath. Pol.* 29: 91–92.
- WELANDER N. T., OTTOSSON B. 1998. The influence of shading on growth and morphology of seedlings of *Quercus robur* L. and *Fagus sylvatica* L. *For. Ecol. Manag.* 107: 117–126.
- WELANDER N. T., OTTOSSON B. 2000. The influence of light, drought and fertilization on transpiration and growth in young seedlings *Quercus robur* L. *For. Ecol. Manag.* 127: 139–151.
- WICHROW W. 1954. Stroenie i fiziko-mechanicheskie svoystva drevesiny duba. Izdat. AN SSSR, Moskwa.
- ZAKRZEWSKI J. 1983. Hormonal control of cambial activity and vessel differentiation in *Quercus robur*. *Physiol. Plant.* 57: 537–542.
- ZASADA J. C., ZAHNER R. 1969. Vessel element development in the earlywood of red oak (*Quercus rubra*). *Can. J. Bot.* 47:1965–1971.
- ŻELAWSKI W. 1954. Czynniki termiczny i świetlny w okresie budzenia się pączków drzew na wiosnę. *Sylwan* 98(6): 483–486

GROWTH AND DEVELOPMENT

Summary

This chapter discusses various aspects of oaks growth and development: (1) height growth and crown architecture; (2) diameter growth; (3) root growth and development, and (4) seed development.

Oak trees have a characteristic rhythm of height growth connected with the growth of the root system and regulated to a large extent by water supply. During vegetation season there are two growth periods. Growth in the first period (early spring) depends on the storage reserves accumulated in apical buds. Thus the growth increment in the first period is determined by climatic factors in the preceding year, chiefly by precipitation, temperature and light. In the second period (late spring and summer), the growth increment depends on the same factors but in the current year. In general, oak trees grow well in shade, and oak seedlings tolerate competition with other tree species and herbs. The growth rhythm of shoots is associated with changes in concentrations of growth hormones (auxins, gibberel-

lins and cytokinins) in buds. Their highest levels are observed in periods of shoot growth, and the lowest levels when no growth is recorded. The process of formation of tree architecture is affected by growth processes and environmental factors. An important factor of this process is the abscission of twigs, flowers, fruits and leaves.

Diameter growth of trees depends on external factors (temperature, light, air humidity, soil fertility and water content, pathogens, pests) and internal factors (genetic background, presence of hormones, assimilates). The growth results from the activity of the cambium cells. In oak trees the cambial activity in the spring occurs before bud break. The first early-wood vessels of the current annual ring mature before expansion of the first leaves (mid-April till mid-June). The second cambial activity produces latewood, which is formed from late-June till mid-September. Seasonal activity of the cambium is regulated by hormones emanating from buds and expanding shoots, such as auxins, gibberellins, cytokinins and ethylene. The time of breaking the annual increment is determined genetically but is also modified by environmental conditions. Measurements of the width of annual rings enable distinguishing periods of the lifetime of tree which were favourable or unfavourable to tree diameter growth.

The root system of oaks is composed of a well-developed main root and lateral roots. Its size and shape depends on genetic and environmental factors. The most important factor is the soil: its fertility, density, water content, and temperature. Oak roots tolerate periodical flooding, have a great capacity to penetrate the soil, and are more sensitive to low temperatures than roots of other trees of the temperate climatic zone. Their growth is controlled by hormones, mainly IAA (indole-acetic acid) and its derivatives.

Seeds of both oak species (*Quercus robur* and *Q. petraea*) belong to the recalcitrant category and have no dormancy period, while acorns of *Q. robur* are provided against precocious or immediate germination after shedding whereas those of *Q. petraea* not. At the end of ripening, the moisture content of acorns is about 50%, but the free water content of cotyledons is much higher than of embryo axes. This is important for seed storage. During development of seeds of *Q. robur*, IAA and cytokinin levels in acorns are high till the end of ripening, while the abscisic acid (ABA) content declines at the end of ripening. However, the ABA content of embryo axes is always higher than of cotyledons. This may be of some significance for preventing their precocious or immediate germination.