

ROZDZIAŁ 2

MORFOLOGIA I ZMIENNOŚĆ

(Tadeusz Przybylski)

Zakres tematyczny morfologii świerka pospolitego wiąże się z problematyką zawartą w innych rozdziałach monografii, jak systematyka, genetyka czy ekologia. Omawiany świerk jest drzewem bardzo zmiennym, przy

czym charakter polimorfizmu jego pokroju, pędów, szyszek, kory i tak dalej określają bardzo różne czynniki, pominięto więc ustosunkowanie się do taksonomicznej rangi zmienności i jej trwałości w populacji.

2.1. Pokrój

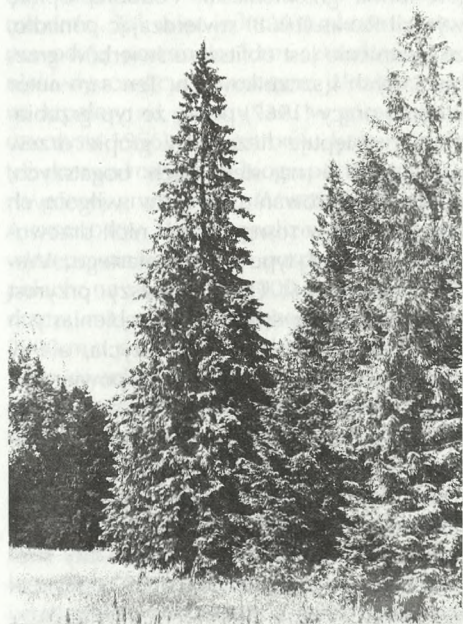
Świerk pospolity ma najczęściej regularną sylwetkę, zachowującą dominujący i wyraźnie widoczny pęd główny aż po kres życia drzewa (ryc. 2.1). Osiąga wysokość do 62 m i średnicę pnia 2 m na wysokości 1,3 m (HEGI 1935). Dzięki stożkowatemu pokrowi jest on w naszym kraju niemal powszechnie używany na choinki w okresie gwiazdkowym, nawet na tych obszarach, gdzie nie występuje w stanie naturalnym.

Kształt i typ korony budzi zainteresowanie z różnych punktów widzenia. GRUBER (1987, 1988 a i b, 1989 a i b, 1990) analizował rolę poszczególnych typów pędów: normalnych, proleptycznych i przybyszowych. Szczególnie dwie ostatnie kategorie powodują, że korona świerków jest pod względem morfologicznym bardzo plastyczna i drzewo to stosunkowo łatwo regeneruje uszkodzenia. Na strukturę korony, zdaniem LÜSCHERA (1989) duży wpływ wywiera kwitnienie, przy czym kwiaty męskie wyraźnie mniejszy, niż żeńskie.

W północnej części zasięgu, głównie w Skandynawii przykłada się spore znaczenie do dwu głównych typów korony: wąskiej i normalnej (PULKKINEN i PÖYKKÖ 1990). Analizowano związek pokroju korony z cechami produkcyjnymi i skonstatowano, że

świerki wąskokoronowe lepiej wykorzystują energię świetlną. Do podobnego wniosku w Estonii doszedł ETVERK (1985).

SYLVEN (1909, cyt. CHODZICKI 1966) wyróżnił pięć typów ugałęzienia świerka, które



Ryc. 2.1. Świerki pospolite. Tatry, Dolina Kościeliska (fot. K. JAKUSZ, 1968)

dość ściśle łączą się z typami korony, a więc również i pokrojem (SCHMIDT-VOGT 1972a). Trzy z nich są dobrze wyodrębnione: grzebieniasty, szczotkowy i płaskogałęźny. Pozostałe: niewłaściwie grzebieniasty i o ugałżeniu zwartym stanowią formy przejściowe między nimi. Podział SYLVENA z drobnymi na ogół modyfikacjami utrzymują autorzy wielu prac późniejszych. Podkreśla się, że dokładne rozróżnienie typów możliwe jest dopiero w wieku kilkudziesięciu lat (CHODZICKI 1966). SCHMIDT-VOGT (1972a) uważa zresztą, że typ szczotkowy jest po prostu formą pośrednią między dwoma pozostałymi. ZAWADA (1973) również operuje określeniami obu skrajnych form: grzebieniastej i płaskogałęźnej, stojąc na stanowisku, że są one wynikiem działania warunków klimatycznych – w danym przypadku sady i śniegu. Autor ten stwierdza wręcz, że z form świerka można wnioskować o klimacie. Na ogół jednak uważa się, że wymienione formy są w pewnym zakresie utrwalone genetycznie. SYLVEN sądził, że najodpowiedniejszą dla gospodarki leśnej i najwyżej produktywną jest forma grzebieniasta. Podobną opinię wyraził RONIS (1968) stwierdzając ponadto, że kwitnienie jest obfitsze u świerków grzebieniastych i szczotkowych. Ten sam autor w innej pracy (1967) pisze, że typ grzebieniasty występuje liczniej w grupie drzew panujących i na siedliskach bogatszych, a po zmeliorowaniu terenów wilgotnych zwiększa się w rosnących na nich drzewostanach udział typu grzebieniastego. Według HOFFMANN (1968) wyższy przyrost obserwowany u świerków grzebieniastych zaznacza się około 30 roku życia, ale w przeliczeniu masy na jednostkę powierzchni poszczególne typy nie różnią się między sobą. SCHMIDT (1952) nie stwierdził wyższości żadnego typu pod względem przyrostu. Istnieje wiele opracowań, podających procentowy udział poszczególnych typów świerka w określonych regionach czy strefach klimatycznych (RUBNER 1957a; POKORNY 1965; APEL i HOFFMANN 1965; ALEKSANDROV 1966, 1971; BIAŁOBOK i BARTKOWIAK 1967; RONIS 1967, 1968; POPOV 1971).

Świerk grzebieniasty (wg. CHODZICKIEGO 1966 – kurtynowy) charakteryzuje się smukłym kształtem: jego gałęzie pochylone są końcami nieco ku dołowi albo zorientowane poziomo. Gałęzie pierwszego rzędu nie są podgięte ku górze. Świerki szczotkowe mają końce gałęzi pierwszego rzędu podniesione ku górze, a na pędzie wierzchołkowym strzały występują krótkie gałęzie międzyokółkowe. Świerki płaskogałęźne wykazują lekkie pochylenie gałęzi ku dołowi, a górny kąt osadzenia starszych gałęzi przekracza 90°.

Klasyfikacja form gałęzi świerka, aczkolwiek okazała się dość trudno uchwytana, nadal jest przedmiotem analiz i badań. VELKOV i DŽORGOV (1973) pomierzyli świerki w górach Bułgarii na wysokości 1250–1730 m n.p.m. Ich zdaniem przeważa ilościowo forma szczotkowa (*brush*) a udział jej wzrasta z wysokością n.p.m. Odznacza się też wyższą niż u pozostałych typów przeciętną wysokością i pierśnicą.

Według SCHMIDT-VOGTA (1972a) typ korony i ugałżenia są ściśle skorelowane ($r = +0,989$): grzebieniasty posiada koronę szeroką, płaskogałęźny – wąską, szczotkowy – pośrednią. Zaznacza się ponadto pewna prawidłowość ogólna w budowie korony: w południowej części zasięgu i na niżu są one raczej szerokie, na północy i w górach – wąskie. Ponadto świerki rosnące na stanowiskach piaszczystych i suchych wykształcają wąskie korony. W warunkach skrajnych (zwykle wyżej położone strefy w górach i na dalekiej północy), ale nie tylko, spotyka się często świerki o bardzo wąskiej koronie, tworzące formy kolumnowe. Opisano między innymi f. *columnaris* w Tatrach (PAWŁOWSKI 1956), na Lubelszczyźnie (FIJAŁKOWSKI i wsp. 1969) i w górach Rumunii (SPIRCHÉZ 1960). SAARNIJOI (1954) podał informację o występowaniu świerków płaczących (f. *pendula*) w naturalnym drzewostanie.

Sporo uwagi poświęcili różni autorzy tak zwanemu świerkowi węzowemu. Pomiędzy znaczenie ogrodnicze tej formy, gdyż interesuje nas tutaj jej występowanie w naturze. Otóż osobniki świerków o silnie zredukowanych pędach bocznych występują

stosunkowo często w lasach Skandynawii (TRESCHOW 1944; GEETE 1944; GUNNERT 1962), znane są też w Rumunii (CIUMAC 1953). Cecha ta przekazywana jest potomstwu generatywnemu w różnym nasileniu (HOLZER 1967b; GUNNERT 1962), na ogół nieco powyżej 1% osobników z wolnego zapylenia charakteryzuje się tą właściwością (TRESCHOW 1944). Na występującą, niekiedy osobliwą, formę świerka o zróżnicowanych gałęziach zwrócił uwagę HOLMGREN (1959). U tej naturalnej formy określanej po angielsku dichotypic występują w górnej części korony gałązki bardzo krótkie, w niższych partiach – normalne. ILLIES (1958) badała formy karłowate, o wybitnie krótkich pędach i szpilkach. Zarówno u małych siewek, jak i u drzew 50-letnich stwierdziła nienormalności tkanek merystematycznych. Karłowatość jest więc wadą rozwojową.

Opisano ponadto wiele naturalnych form świerka stosowanych w selekcji i hodowli. Na przykład SCHRÖTTER (1956) w Szlezwiku-Holsztynie wyróżnił w lasach typ sztandarowy = Fahnentyp, (nie należy mylić z formą sztandarową, powstałą pod wpływem działania jednokierunkowych wiatrów) i skrzydłowy = Fittichtyp. Ten ostatni, zdaniem autora, jest bardziej cienioznośny i cienkogałęzny. VAJDA (1966) podaje, że *Picea abies* var. *viminalis* w Chorwacji jest bardziej odporny na szkody powodowane przez wiatr i śnieg i daje lepsze drewno.

Formę „Lametta”, jako osobliwą odmianę typu grzebieniastego opisali MAGEL i ZIEGLER (1987).

Natomiast SVELI (1975) stwierdził występowanie w Norwegii, na bagnistym siedlisku, świerka o czerwonych (przebarwionych) pędach. Cecha ta zaznacza się tylko we wczesnym okresie rozwoju i jest przekazywana potomstwu wegetatywnemu.

LENTZ (1961) koło Orsiéres na wysokości 1450–1720 m n.p.m. wyróżnił 6 typów koron: wąską, dwa typy pośrednie, szerokokylindryczną, stożkową i podwójnie stożkową. Tylko jedna z form pośrednich miała związające gałęzie, reszta – zorientowane horyzontalnie. Forma pierwsza, typowo górską

obejmuje na badanym terenie 14–16% osobników ale dają one 28% najlepszych drzew (2–4% całej populacji). Typ pośredni daje resztę najlepszych drzew, co stanowi połowę populacji. Grupy o typie korony stożkowej i podwójnie stożkowej obejmują wyłącznie drzewa złej jakości. KULIG (1968) badał stosunek długości korony do jej szerokości. W miarę wzrastania wysokości od 975 do 1320 m n.p.m. stosunek ten rośnie od 2,51 do 4,80, przy czym średnia wysokość drzewa maleje od 36 m (w wieku 115 lat) w niższych położeniach do 23 m (w wieku 150 lat na wysokości 1320 m n.p.m.). Podobną korelację wysokości drzewa i wzniesienia nad poziom morza stwierdził LOKVENC (1962) w Karkonoszach.

Zmiany pokroju w miarę zbliżania się do górnej granicy zasięgu opisywało wielu autorów. Niektóre z nich są efektem niezamierzonej działalności człowieka, jak na przykład forma pastwiskowa (STECKI 1948), kształtująca się pod wpływem ciągłego zgrzyzania przez owce, inne powstają pod naporem uszkadzających je wiatrów, lawin czy warunków wyrastania we wczesnej młodości. Tak więc jednokierunkowe wiatry powodują powstanie form sztandarowych, niekiedy rosnących szeregami jako tak zwane szpalery na granicy lasu w górach (MYCZKOWSKI 1956). Jednostronne korony mają też drzewa rosnące w biogrupach (ryc. 2.2), na górnej granicy lasu (MYCZKOWSKI 1956). ALEKSANDROV (1968) analizował ilościowe występowanie świerków pospolitych o wielu pniach: na wysokości 1000 m n.p.m. 5,5% drzew ma pnie podwójne, na wysokości 2000 m n.p.m. już drzew takich jest 70,8%, a na wysokości 2150 m n.p.m. wszystkie egzemplarze mają więcej niż jeden pień, nawet do sześciu w skrajnych przypadkach. Autor ten uważa, że powyżej 1700 m n.p.m. osobniki wielopniowe są bardziej żywotne i wyżej produkcyjne. Wielopniowość może mieć zresztą różne przyczyny i postać. Trwałe przygięcie przez lawiny pierwotnego pnia i następnie wytworzenie z gałęzi bocznych wielu nowych, pionowo zorientowanych pni daje tak zwaną formę harfową (STECKI 1948):



Ryc. 2.2. Świerki o wielu pniach. Tatry, strefa granicy lasu (fot. K. JAKUSZ, 1968)

czasem, na skutek uszkodzenia pędu głównego powstaje kilka strzał tworząc formę kandelabrową. SOKOŁOWSKI (1966) opisał formę świerka o specyficznym wykształconym pniu bocznym, rosnącą w Tatrach na wysokości 1150 m n.p.m. Nierzadko zdarza się, że nasionko kiełkuje na obumarłym pniaku (patrz rozdz. 9.2.). Jego korzenie obejmują początkowo ów pniak, a po pewnym czasie, gdy jego resztki ulegną całkowitemu rozkładowi, powstaje forma szczudłowa o szyi korzeniowej wyniesionej ponad powierzchnię ziemi i korzeniach głównych, tworzących coś w rodzaju szczudła (STECKI 1948).

Wielopostaciowość pokroju świerka można różnie traktować. Z punktu widzenia produkcji jakościowej najwyższą cenę się formy o prostym, bezszępnym pniu, ale na przykład JEREB (1972) doszedł do wniosku, że najsilniej rosną te świerki, które do lat 20 posiadają gałęzie do samej ziemi, a w średnim wieku korona ich zajmuje 45% długości strzały. LEIBUNDGUT (1955) skonstatował, że drzewa mające tendencję do two-

żenia pędów świętojańskich, co z kolei może być uważane za wadę drewna, często mają szybszy wzrost na wysokość. HOLZER (1967b) natomiast twierdzi, że wyżej w górach, rzadziej tworzą się pędy świętojańskie, ale za to drzewa są bardziej mrozoodporne (por. rozdz. 7 i 9).

Badano również zależności między ciężarem korony, a innymi cechami pokrojowymi świerka (KOROTJAEV 1959).

Szczegółowe studia nad drzewostanami świerkowymi w Karkonoszach pozwalają na interesującą charakterystykę zmienności tego drzewa, związaną z wyniesieniem nad poziom morza (BARZDAJN 1991; BARZDAJN i wsp. 1987). Na przykład na wysokości 1200 m n.p.m. tylko 13,6% drzew tego gatunku ma koronę długości 1/4 wysokości drzewa, natomiast aż 94,5% odpowiednio na wysokości 600 m n.p.m. Natomiast na wysokości 1200 m n.p.m. niemal wszystkie drzewa mają gałęzie na całej długości strzały, a na poziomie 600 m n.p.m. drzew takich nie ma zupełnie.

2.2. Liście

Świerki wykształcają w zasadzie dwa typy liści: liścienie, widoczne już w nasieniu i tworzące po wykiełkowaniu rozetę na szczycie jednorocznej siewki, oraz szpilki (igły), rozwijające się co roku.

Liścienie są delikatne i wiotkie, osiągają długość do 15 mm i są u nasady nieco rozszerzone łuskowato i zrosnięte (HEGI 1935). Siewka tworzy na ogół 8–9 liścieni, choć liczba ich waha się w granicach 6–10.

Szpilki wytwarzane po liścieniach mają 25–35 mm długości i około 1 mm szerokości. W przekroju poprzecznym są romboidalne, a w ocienionych miejscach korony bardziej spłaszczone. Szpilki są dosyć sztywne, ostro zakończone i klujące, zwykle żółtawe na samym szczycie. KAWECKA (1977) stwierdziła, że szpilki świerka pospolitego rosną jeszcze w drugim roku ich życia. WACHTER (1985), analizując trwałość igliwia doszedł do wniosku, że na niżu szpilki żyją średnio 4,2 lata, a w górach 5,5 roku. W latach nasiennych, kiedy przyrost powierzchni przekroju pnia zmniejsza się o 12–21%, maleje również długość szpilek oraz ich ciężar i liczba. PFAUCH (1964) stwierdził, że świerki formy grzebieniastej mają szpilki nieco dłuższe; średnia wynosi 17,6 mm (14,1–20,0 mm), podczas gdy u form płaskogaleźnych – 13,1 mm (10,0–16,0 mm). Osadzone są na wystającym, trwałym wyrostku powierzchni pędu. Po opadnięciu szpilki nadają one pędom charakterystyczny wygląd.

BURGER (1953) analizując liczbę i powierzchnię szpilek stwierdził, że 152-letni świerk o pierśnicy wynoszącej 68 cm miał 25 mln szpilek o łącznej powierzchni 1420 m² i ciężarze 290 kg. Liczba szpilek na 1 kg wynosi średnio 130 tys., ale waha się od 61 do 284 tys. Powierzchnia łączna 1 kg szpilek wynosi średnio 5,5 m², od 7 m² w cieniu do 3,5 m² w słońcu. DISSESCU i FLORESCU (1969) w 60-letnim drzewostanie na wysokości około 1000 m n.p.m. stwier-

dzili średnio na jednym drzewie 2 960 000 szpilek, o suchej masie 11,96 kg, powierzchni 120 m² i objętości 0,026 m³. Wzajemny stosunek całkowitej powierzchni szpilek do rzutu korony wynosił 32:1 i masy korony do masy szpilek 500:1.

Średni ciężar szpilki zwiększa się też w miarę obniżenia się wysokości nad poziom morza. GULIDOVA (1959) analizowała stosunek powierzchni szpilek do ich suchej masy. W wieku 3 lat na 1 g suchej masy przypadało 147 cm², w wieku 100 lat na szczycie korony 64 cm², w jej środku 50 cm², a w dolnej części tylko 48 cm².

Niekiedy tworzą się szpilki chlorotyczne dając odmianę złotą. Siewki mające szpilki kompletnie pozbawione chlorofilu giną po 28 dniach, inne posiadają tę cechę w różnym natężeniu (TRALAU 1958).

W ekstremalnych warunkach ekologicznych, na przykład na wyspach Morza Białego, przystosowania igliwia wyrażają się między innymi w: zmienności liczby szpilek na 1-rocznym przyroście, wieku szpilek itp. nawet na skalę poszczególnych kompleksów; są różnice między drzewami rosnącymi na obrzeżu i w głębi drzewostanu (ZABOTINA i PRUŽINA 1980).

RIEDERER i współpracownicy (1988) metodami nie niszczących badań komputerowych analizowali średnią długość i powierzchnię 3 ostatnich roczników szpilek 48–130-letnich drzew. Nie stwierdzili korelacji zawartości chlorofilu z długością i powierzchnią szpilek, natomiast wyprowadzili równania dla powierzchni szpilek w mm²: $4.400 \times \text{długości igły} - 2,48$ (przy $r = 0,937$) i objętości szpilki w mm³: $0,208 \times \text{rzut powierzchni szpilki}^{-1.35}$ (współczynnik $r = 0,969$).

Zastosowanie nowoczesnej, przenośnej aparatury umożliwia stosunkowo dokładny pomiar współczynnika powierzchni liści (z ang. LAI: *leaf area index*). Według BOLSTÄDA i GOWERA (1990) u świerka wynosi on 10,5.

2.3. Pąki

Świerk pospolity wykształca pąki walcowate, ostro zakończone, nie pokryte żywicą. Okryte są czerwono-brunatnymi łuskami, dość cienkimi i suchymi, u pąków górnej części pędu zwykle nieco rozchylonymi na wierzchołku. Pąki szczytowe mają łuski nieco omszone u podstawy (REHDER 1977). Zróżnicowanie pod względem wielkości jest bardzo znaczne: od około 2 cm w przypadku pąków szczytowych u młodych, egzemplarzy, do drobnych, kilkumilimetrowych pąków bocznych na ocienionych pędach dolnej części korony. Pąk szczytowy jest wyraźnie dominujący, otacza go kilka bocznych, tworzących dość regularny pseudookółek na pędzie głównym. W przypadku pędów bocznych tworzą się zwykle tylko 2 pączki boczne, a powstałe z nich pędy

rozkładają się horyzontalnie. Ponadto na pędzie jednorocznym występuje najczęściej kilka pąków tak zwanych międzyokółkowych. Pędy powstałe z nich są z reguły cienkie i krótsze niż pozostałe.

BARABIN (1967) obserwował w rejonie Archangielska różnicowanie się pąków, generatywnych męskich i generatywnych żeńskich. Stwierdził, że w momencie zakończenia rozwoju (w Archangielsku przypada to w połowie września) zróżnicowanie trzech typów pąków jest już na tyle widoczne, by można było szacować przyszły urodzaj nasion. W Polsce zróżnicowanie to wydaje się być tak nieznaczne, że bez dokonania przekroju pąka określenie płci przyszłego kwiatu nie jest możliwe (por. rozdz. 4).

2.4. Pędy

Pędy jednoroczne świerka pokryte są silnie wykształconymi wyrostkami, na których osadzone są szpilki. Utrzymują się one jeszcze jakiś czas po opadnięciu szpilek, a zanikają dopiero po złuszczeniu się zewnętrznych warstw korowiny. Pędy jednoroczne posiadają zabarwienie brązowe z odcieniem czerwonym, w miarę upływu lat barwa ta szarzeje. Zależy to zresztą od rasy świerka: niżowe zachowują odcień brązu na korowinie strzały i konarów całe życie albo w każdym razie wiele dziesiątków lat, natomiast świerki regla

górnego i dalekiej północy charakteryzują się szarą barwą korowiny.

Młode pędy świerków północnych zaliczanych do typu *obovata* wykształcają na epidermie jedno- lub wielokomórkowe włoski (LINDQUIST 1948; SCHMIDT-VOGT 1972a). W zasadzie jednoroczne, utrzymują się niekiedy do trzech lat; stanowią one cechę stosunkowo trwałą, umożliwiającą odróżnienie podgatunków świerka i rekonstrukcję szlaków migracyjnych *Picea abies* po ostatnim okresie lodowcowym.

2.5. Kwiaty męskie i pyłek

Kwiaty męskie tworzą się jako kotki około 2,5 cm długości, zebrane grupami po kilkanaście między szpilkami pędów jednorocznych. Zabarwienie mają zmienne, najczęściej żółtawo-czerwone. Umiejscowione są zwykle w środkowej i niższej części korony. Każda kotka zawiera kilkadziesiąt pyl-

ników, na których osadzone są po dwa żółtawe woreczki pylnikowe otwierające się podłużną szparą i połączone czerwonym, dość dużym i postrzępionym łącznikiem. W sprzyjających warunkach atmosferycznych (ciepła i sucha pogoda) woreczki pękają i wysypuje się z nich silnie lotny pyłek,

a same kotki wkrótce opadają. Ziarno pyłkowe ma dwa pęcherze lotne, osiąga w położeniu równikowym długość około 150 (DYAKOWSKA 1959). ANDERSSON (1954) stwierdził zmienność rozmiarów pyłku nie tylko między poszczególnymi proveniencjami szwedzkimi, ale również w ramach korony jednego drzewa. DYAKOWSKA (1964) znalazła różnice między ziarnami pyłku świerka pochodzącego z obu obszarów jego zasięgu w Polsce. W Bułgarii PLOŠČAKOVA-BALEVSKA

(1970) badała różnice w terminie rozwoju kwiatów form czerwonokwiatowych (*erythrocarpa*) i zielonokwiatowych (*chlorocarpa*). Formy czerwonokwiatowe tworzą pyłek około jednego miesiąca wcześniej. TABOR (1990) obserwował kwiatostany dwupłciowe z proliferacją (u nasady żeńskie, wyżej męskie kwiaty) na 5 drzewach w Maryland. Zjawisko to wystąpiło po ataku *Oligorynchus ununguis*, w połączeniu z okresem suszy w czasie różnicowania zawiązków pąków.

2.6. Kwiatostany żeńskie

Kwiatostany żeńskie wykształcają się w formie barwnych, czerwonawych, sterczących pionowo szyszek. Rozmieszczone są głównie w górnych warstwach korony. W stanie pełnego rozwoju osiągają długość około 3 do 5 cm.

Szyszki świerka pospolitego zbudowane są z łusek nasiennych i tyłuż wspierających, osadzonych u ich nasady, jednak znacznie mniejszych (około 3–4 mm długości) i dlatego niewidocznych nawet w otwartej szyszce. Zobaczyć je można dopiero po oddzieleniu łusek od trzpienia. Na każdej łusce nasiennej umiejscowione są dwa oskrzydłone nasiona, 4–5 mm długie, zaokrąglone, w zarysie zbliżone do krójkąta prostokątnego. Barwa nasion jest zmienna, najczęściej jednak są brązowawe. Błoniaste skrzydełko łyczekowato obejmuje nasienie z jednej strony.

Łuski szyszki są zdrewniałe, jednak dość cienkie i elastyczne, zabarwione brązowo o różnych odcieniach. Rozmiary i typy łusek, jak zresztą i całej szyszki, są bardzo zmienne, od płasko zaokrąglonych na górnej krawędzi typ *obovata* do znacznie wydłużonych o wyciętych jęczyczkach na szczycie typ *acuminata*. Zagadnieniu zmienności szyszek poświęcono wiele opracowań specjalistycznych. STASZKIEWICZ (1967) stwierdził przewagę typu *acuminata* w zasięgu północnym w Polsce, a pewien udział formy *obovata* u świerków górskich. Do zbliżo-

nych wniosków doszli CHYLARECKI i GIERTYCH (1969). BAKŠEVA (1970) w Karelii wyróżniła cztery formy: *lata*, *acuminata*, *transversa* i *triloba*, wiążąc ich występowanie z określonym siedliskiem. DANILOV (1943) badał *Picea abies* i *P. obovata* i stwierdził, że w Rosji istnieje pełna skala form przejściowych pomiędzy tymi dwoma świerkami. Do podobnych konkluzji doszli PRAVDIN i KOROPACINSKIJ (1969), a także ŠČERBAKOVA (1975). KARPENKO (1968) oraz KARPENKO i ANDREEV (1972) w Udmurtii stwierdzili występowanie około 1% typowej formy łusek *Picea abies* i 2% łusek *P. obovata*. Reszta obejmuje 11 form przejściowych. Zjawisko ciągłości zmienności typów łusek stwierdził również PAL'CEV (1989b) w regionie moskiewskim. HAINLA (1967) w Estonii opisał rozmieszczenie form *europaea*, *acuminata*, *obovata* i pośrednich. Jego badania kontynuował ETVERK (1974), stwierdzając między innymi, że forma *europaea* lepiej niż inne konkuruje z drzewami liściastymi, natomiast forma *deflexa* częściej występuje w drzewostanach starych. VELKOV (1968) badał występowanie różnych form szyszkowych w zależności od wysokości nad poziom morza. Stwierdził, że var. *acuminata* dominuje do 1400 m, *europaea* do około 1800 m, a powyżej – *fennica*, *obovata*, *montana* i *rotundata*.

Próby uporządkowania pojęć w morfologii szyszki podjęli w obszerniejszych studiach MEZERA (1939), PRIEHÄUSER (1956)

i HOLUBČIK (1969a). Pierwszy z nich krytycznie opracował ówczesne poglądy na typy morfologiczne szyszek i wyróżnił następujące jednostki (celowo zachowując dawną nomenklaturę *Picea excelsa* – T.P.).

Picea excelsa var. *obovata* z formami: *transversa*, *typica* i *fennica* (w Sudetach jest ich 3–15%, w Karpatach 0–1%),

Picea excelsa var. *europaea* z formami: *cuneata*, *typica*, *biloba* i *triloba* (w Sudetach jest ich 75–90%, w Karpatach 10–70%),

Picea excelsa var. *acuminata* z formami: *apiculata*, *ligulata*, *typica* i *squarrosa* (w Sudetach 20%, w Karpatach 35–90%).

PRIEHÄUSER (1956) badał bory świerkowe w Bawarii i zaproponował ściśle wskaźniki kształtu łusek szyszkowych (tab. 2.1):

Tabela 2.1. Wskaźniki kształtu łusek z szyszek poszczególnych odmian świerka pospolitego (wg PRIEHÄUSERA 1956)

| Odmiana | Wskaźnik I | Wskaźnik II |
|------------------|------------|-------------|
| <i>rotundata</i> | 1,0 | 1/2 |
| <i>obovata</i> | 4/5–3/4 | 1/4–1/3 |
| <i>fennica</i> | 7/10–3/4 | 1/3–2/5 |

I – maksymalna szerokość do długości

II – odległość maksymalnej szerokości od szczytu do długości.

Autor ten stwierdził, że na następujących wysokościach nad poziomem morza dominują: 1145–1455 m – *fennica* i *obovata*, 700–1150 m – *europaea*, 600–700 m – *acuminata*. Podobną regularność obserwuje się też w kierunku północ – południe: na północ od 63° szerokości geograficznej północnej dominuje *fennica* i *obovata*, na południu zasięgu – *acuminata*. PRIEHÄUSER (1956) za ewolucyjnie najstarsze uważa szyszki typu *acuminata* i *europaea*, znajdowane już w pliocenie. Z nich, zdaniem tego autora, powstały: z *acuminata* – *montana*, a z *europaea* – *fennica*, *obovata* i *rotundata*. HOLUBČIK (1969a) przeanalizował bogate materiały, bo około 50 tysięcy szyszek z gór Czechosłowacji. W ramach odmian wyróż-

nił formy: *deflexa*, *intermedia*, *chlorocarpa* i *dichroa*. Badał również prawo- i lewoskrętność i stwierdził stosunek obu układów 1:1. Potwierdziły ten wynik również badania DOBRY'EGO i ROUDNEJ (1968). BAKŠEVA (1971) w Karelii znajdowała oba te typy szyszek nawet na jednym drzewie. Długość szyszki jest ujemnie skorelowana z wiekiem drzewa i wysokością nad poziomem morza (STEFANOV 1969; HOLUBČIK 1969c, 1971). ANDERSSON (1965) stwierdził również ujemną korelację z szerokością geograficzną.

Pod względem cech szyszek zróżnicowane są również rodzime populacje świerków w Apeninach (BORGHETTI i wsp. 1988). Studia nad zmiennością szyszek świerka pospolitego polskich proveniencji opublikował ostatnio BARZDAIN (1996).

DOBRY i ROUDNA (1968) badali szczegółowo układy prostnic i skończone łusek w szyszkach świerkowych: układ 8/21 stwierdzili u 61% okazów, układ 21/55 – u 31% oraz układ 13/34 – u 4% okazów. Pozostałe 4% okazów to w jednej trzeciej układy parzyste, prawie połowa – układy 5/18 i wreszcie pojedynczo występujące układy nietypowe.

SÄTLER (1952) stwierdził, że zarówno czerwony, jak zielony kolor szyszek jest dziedziczny. Pewną osobliwość stanowi typ szyszki o odgiętych ku nasadzie łuskach. Opisywał go z terenu Polski TYSZKIEWICZ (1934, cyt. KŁAŠTERSKI 1955) i JAKUSZEWSKI (1968), a ze Słowacji HOLUBČIK (1969b). Forma ta trafia się zarówno u szyszek typu *erythrocarpa*, jak *chlorocarpa*. Najczęściej notowano ją u odmiany *acuminata*, choć występuje również u *europaea* i *obovata* (HOLUBČIK 1969b). PRAVDIN i ŠERŠUKOVA (1971) stwierdzili, że forma *deflexa* ma nieco krótsze chromosomy.

Z osobliwych form szyszek świerkowych warto odnotować formę rozdwojoną (forked cone) opisaną ze Szwecji przez LEANDERSSONA (1970), tworzącą się na końcach pędów bocznych, przy czym nie wyjaśniono, co powoduje taką deformację (JONEBORG 1945); wreszcie VOLOŠEVIČ (1971) opisał z okolic Archangielska szyszkę świerkową, przypominającą modrzewiową. Jako przy-

puszczalną przyczynę powstania tej osobliwości autor sugeruje krzyżówkę między *Picea abies* i *P. obovata*.

Ciężar tysiąca nasion świerka waha się od 2,68 g (ANDERSSON 1965) do 10 g (DUTKIEWICZ 1968). Długość nasion jest dodatnio skorelowana z długością szyszki (DUMITRIU-TATARANU i BENEA 1963). Im dalej na północ i wyżej nad poziomem morza, tym mniejszy jest ciężar nasion (ANDERSSON 1965). ALEKSANDROV (1970) stwierdził pewne regularności w zabarwieniu nasion w Bułgarii (tab. 2.2).

ENESCU (1954) stwierdził, że forma *erythrocarpa* daje nasiona bardziej odpowiednie dla terenów położonych powyżej 950 m n.p.m. niż *chlorocarpa*. W Polsce DUTKIEWICZ (1968) badał ciężar tysiąca nasion świerków różnych polskich pochodzeń.

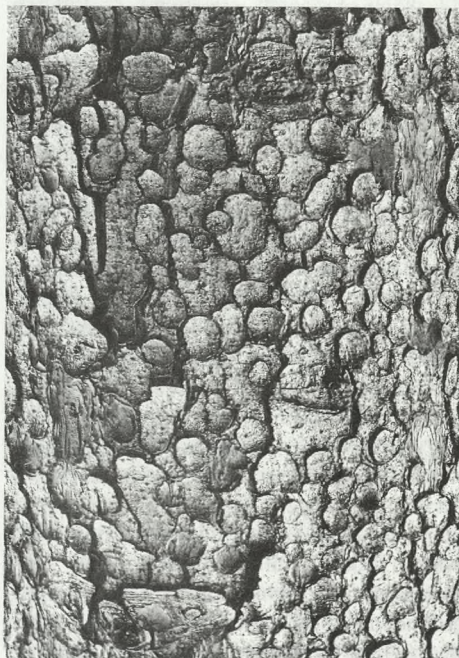
2.7. Korowina

Korowina świerka jest stosunkowo cienka i gładka, w późniejszym wieku nieco splekana i łuszcząca się muszelkowato (ryc. 2.3). Barwa korowiny od czerwonawobrazowej do szarej, zależna jest od wieku i pochodzenia. Populacje niżowe charakteryzują się raczej pierwszym z wymienionych typów, natomiast świerki z północy (skandynawskie) i z wyższych położeń górskich mają korę szarawą (PAWŁOWSKI 1956). Według HOFFMANN (1957/58) grubość kory zależy od siedliska: im jest ono bogatsze, tym grubszą korę wykształcają rosnące na nim świerki. Zdarzają się okazy o wyjątkowo grubej i splekanej korowinie. Przykład takiego świerka z Polski opisał BURSKI (1952). FISCHER (1953) stwierdził, że cecha grubej kory ujawnia się już w 32 roku życia potomstwa, przy czym dziedziczy ją 25% populacji potomnej. Osobniki o takiej korze nieco gorzej rosną. WOLAK (1959) opisał osobliwą formę świerka w Puszczy Białowieskiej o charakterystycznej hipertrofii tkanki korowej. PAWŁOWSKI (1956) opisał trzy typy korowiny świerka: *numularis* –

Tabela 2.2. Pionowe rozmieszczenie form nasion świerka w Bułgarii (wg ALEKSANDROVA 1970)

| Formy nasion | Wysokość nad poziom morza |
|--|---------------------------|
| <i>atrobruneosperma</i> i <i>bruneosperma</i> | 1600–1700 m |
| <i>lucidobruneosperma</i> | 1800 m |
| <i>cinanommesperma</i> | 2000 m |
| <i>leucosperma</i> | 2150 m |

Stwierdził, że zasięg północny charakteryzuje się nasionami o nieco niższym ciężarze (6,88 g 1000 szt.), niż populacje z zasięgu południowego (8,52 g 1000 szt.). Do podobnych wyników doszedł TYSZKIEWICZ (1934).



Ryc. 2.3. Korowina świerka pospolitego (fot. K. JAKUSZ, 1968)



Ryc. 2.4. System korzeniowy świerka pospolitego nad Polaną w Karkonoszach (fot. K. JAKUSZ, 1969)

o łuskach okrągłych, *squamata* – o łuskach nieco wydłużonych i *corticata* – charakteryzujące się znaczną ich grubością. EREMIN (1977) sklasyfikował typy korowiny w 4 kategorie: a – delikatną (smooth), b – łuskowatą (scaly), c – podłużnie spękaną i d – płaską (?) (platy), uzupełniając swój podział cechami anatomicznymi. W pracy z 1982 roku podkreślał różnice środowiskowe: na stanowiskach nasłonecznionych korowina jest grubsza, niż w cieniu. KAWECKA (1967) badała zależność typu korowiny od warunków ekologicznych. Zdaniem autorki kora spękana tafelkowato występuje wyłącznie w borach, gdzie około połowy świerków wykształca ten typ korowiny. Natomiast kora bruzdowana przeważa w grądach (do 81%), w borach wilgotnych sięga 20–26%, a w mieszanych tylko 6% osobników. ETVERK (1972) podjął próbę analizy dziedziczenia cech korowiny. Wyróżnił formy *rimescocarta*, *globocarta* i pośrednią. Po 8 latach okazało się, że typ korowiny zależy od zwarcia: grubsze drzewa miały w większym stopniu korowinę typu *rimescocarta*.



Ryc. 2.5. Szyszki świerka pospolitego (fot. K. JAKUSZ, 1968)

2.8. System korzeniowy

Świerk pospolity wykształca stosunkowo płytki system korzeniowy zwany talerzowym. Głębokość zasięgu korzeni wynosi około 40 cm (KÖSTLER 1962). Według KERNA i współpracowników (1971) największa sieć korzeni występuje na głębokości 10 cm w drzewostanach czystych, a na 35 cm w mieszanych, choć głębokość zasięgu korzeni jest podobna.

Badania BJÖRKHEMA i współpracowników (1975) potwierdzają, że świerk tworzy bardzo płytki system korzeniowy: do 85% korzeni skupia się do głębokości 10 cm, nie mogąc penetrować zbitą warstwę gleby (BABEL 1990). Cecha ta powoduje, że przy szlakach turystycznych 90% drzew ma uszkodzone systemy korzeniowe (OKOŁÓW 1978).

Korzenie na ogół koncentrują się w warstwie humusowej i iluwalnej. Płytkość systemu korzeniowego sprawia, że świerk pospolity jest dość wrażliwy na suszę (LADEFOGED 1943) i wywały (DUBBEL i wsp. 1990). Lepsze wykształcenie korzeni w drzewostanach mieszanych stwierdził MAŠINSKIJ (1964) i SCHOCH (1964). Przy na ogół poziomym rozwoju korzeni charakterystyczne są krótkie odcinki pionowe, umożliwiające lepszą penetrację ryzosfery (ROKITA 1970). Jeśli drzewa rosną tuż nad ciekami wodnymi, to tworzą się wówczas korzeń główny rośnie poziomo pod prąd cieku, umacniając cały system korzeniowy (ROKITA 1970). Stymulujący wpływ rowów melioracyjnych na rozwój systemu korzeniowego stwierdził GOŁOJAD (1979).

System korzeniowy świerka nie zależy od proveniencji drzew, determinują go wyłącznie warunki glebowe (ŠIKA 1966). Znalaziono pozytywną korelację między przyrostem masy a systemem korzeniowym (MELZER 1968) oraz pierśnicą, a ilością drobnych korzeni o średnicy poniżej 1 mm (ŠIKA 1966). Całkowita długość korzeni na 1 m² wynosi około 100 m w drzewostanach 10-letnich, a 450 m w wieku drzew 100–110

lat. Powyżej tej granicy wieku łączna długość korzeni spada (KALELA 1951). Natomiast według badań AITOLATHI (1969) w drzewostanie w wieku 20–90 lat średnia łączna długość korzeni jest dość stała i wynosi 250 m/m², średni ciężar wynosi 618 g/m², przy czym 79,5% długości korzeni znajduje się na 10 cm głębokości, 17,9% w warstwie 10–20 cm głębokiej i tylko 2,6% głębiej. 81,6% korzeni posiada średnicę do 1 mm, 15,7% – 1–2 mm i tylko 2,7% powyżej 2 mm. Według FIEDLERA i współpracowników (1963) uboższe siedliska powodują tworzenie się większej ilości cienkich korzeni na jednostkę objętości gleby. Rozwijają się one ponadto głównie na powierzchni ryzosfery, w humusie.

Tworzenie się korzeni przebiega pewnymi etapami, zarówno w skali całego cyklu życiowego, jak i jednego okresu wegetacyjnego (VEŠČIKOVA 1964). Do piątego roku życia formują się korzenie – główne i boczne, do trzydziestego roku życia – pierwsze korzenie zastępowane są przez przybyszowe, do dziewięćdziesiątego – dominują korzenie przybyszowe. W starszym wieku tworzenie się nowych korzeni jest już utrudnione. W skali roku zaznacza się letnia pauza, spowodowana suszą, oraz zimowa, której przyczyną jest spadek temperatury. Pędzenie korzeni rozpoczyna się u świerków 8 do 20 dni przed pędzeniem pędów (LEIBUNDGUT i wsp. 1963).

System korzeniowy zależy od warunków siedliska i jest specjalnie wrażliwy na stosunki wodne, a właściwie na ich zmiany. Według badań MELZERA (1964a) korzenie mogą żyć nawet do pięciu lat poniżej lustra wody pod warunkiem, że poziom ten się zmienia. Stagnacja, pociągająca za sobą brak tlenu, powoduje śmierć korzeni zanurzonych (PAAVILAINEN 1966). Dlatego melioracja terenu pozytywnie wpływa na intensywność przyrostu pod warunkiem stworzenia właściwych stosunków wodnych w zasięgu korzeni (VOMPERSKIJ 1967). Na te-

renach zmeliorowanych świerk tworzy więcej korzeni krótkich, stąd reakcja jest nieco słabsza, gatunek ten trudniej przystosowuje się do zmian (MELZER 1964a, b). Jako pewną osobliwość można odnotować powstawanie tak zwanych korzeni szczudłowych, opisanych w podrzdziale o pokroju.

Wiele uwagi poświęcono cienkim korzeniom (do 1 mm), gdyż one głównie decydują o żywieniu drzewa. U świerka biomasa tych korzeni sięga 7000–8000 kg/ha, a całkowita ich długość wynosi około 11 km/ha. Dla porównania: u sosny odpowiednio 5000 kg/ha i 12000 km/ha (FINER 1989). Stosunek powierzchni systemu korzeniowego do masy korzeni wynosi 28–29 m²/kg (LÖHMUS i wsp. 1989). Według badań DEBRINJUKA i MJAKUŠA (1988) drzewa dominujące mają niemal trzykrotnie większy obszar żywiający (*feeding area*) niż osobniki zdominowane w drzewostanie. Natomiast objętość ryzosfery (*freeding volume*) jest 3–6 krotnie mniejsza niż u jodły, co wiąże się z płytkim systemem korzeniowym świerka.

Miniaturyzacja aparatury badawczej i komputeryzacja metod umożliwia aktualnie o wiele łatwiejsze uzyskiwanie danych również w terenie nie tylko w laboratorium. Umożliwia to, czy może ułatwia próby tworzenia modeli, uwieńczone zresztą różnymi rezultatami. Praca BJÖRKDAHLA i ERIKSONA (1989) jest tego przykładem: analiza wielu czynników środowiska i parametrów drzew (szpilek, masy przyrostów) pozwoliła na stwierdzenie ogromnej zmienności. NYSTRÖM i GEMMEL (1988) starali się stworzyć model w oparciu o pomiary wysokości i pierśnicy, przy uwzględnieniu czynnika współzawodnictwa. MATSUDA i BAUMGARTNER (1975) analizowali również szereg elementów struktury korony i funkcjonowania igliwia łącznie z gospodarką energią świetlną. Stwierdzili, że w 70-letnim drzewostanie współczynnik powierzchni liści (*leaf area index*) wynosił 23, ale optimum oscyluje wokół 16. KUNLUVAINEN (1988) nawiązał do badań BURGERA, przeprowadzonych w 1953 roku nad strukturą koron. Ponowne opracowanie tego materia-

łu i jego uaktualnienie po 35 latach, gdy drzewa miały od 50 do 110 lat doprowadziły autora do wniosku, że wydajność produkcyjna drzew wąskokoronowych jest wyższa, między innymi dzięki wyższemu współczynnikowi powierzchni szpilek (*leaf area index*).

Konstruowaniu modeli opartych na pomiarach rozległego materiału poświęcone są prace COLLINA i HOULLIERA (1991), DIMITROVA (1976), KÄRHKÄINENA (1972) i innych. Warto może jeszcze wspomnieć o publikacji AKÇA (1984), który na podstawie analizy zdjęć lotniczych, czyli rzutu koron, obliczał przyrost, osiągając współczynnik korelacji 0,63–0,82.

Ostatnio wiele uwagi i wysiłków poświęcono zagadnieniu relacji między uszkadzającym wpływem czynników zewnętrznych, głównie zanieczyszczeń atmosferycznych, a morfologią korony, zdolnością do regeneracji i bioindykacyjnej wartości tych cech. SCHILL (1989) stwierdził dużą zmienność w tym zakresie, podkreśla jednak, że skażenia mogą w znaczącym stopniu nie tylko wywołać uszkodzenia, ale także modyfikować adaptację. KLEIN (1988) badając narastające zjawisko deformacji gałęzi świerka w Bawarii kojarzy je z dominującym typem gałęzi grzebieniastych, a mniejszą liczbą szczotkowych. Sugeruje także, że nie bez znaczenia jest stosowanie herbicydów i przeazotowanie. GRUBER (1989b) uważa, że typ grzebieniasty (*comb*) jest bardziej labilny niż szczotkowy i płaski. Na ostateczny rezultat składają się jego zdaniem łączny wpływ środowiska i dziedziczenie.

Strukturę koron świerka w sytuacji uszkadzającego wpływu skażeń atmosferycznych badał intensywnie LESIŃSKI (1989, 1991), a także LESIŃSKI i LANDMAN (1988) oraz LESIŃSKI i WESTMAN (1987). Konkluzje są dość trudne. Stwierdzono dużą zmienność reakcji, proces zmian dość powolny i zauważono, że uszkodzenia przypominają przejawy starzenia się. Nie można jednak wyciągać zbyt daleko idących wniosków w zakresie bioindykacji.