

MACIEJ GIERTYCH \*

## ROZMNAŻANIE GENERATYWNE

Rozwój organów rozmnażania generatywnego (rozwój filogeniczny; rozwój sezonowy i przemiana pokoleń; faza generatywna w ontogenezie; rozwój anormalny). Dziedziczenie właściwości generatywnych oraz ich zależność od cech wzrostowych. Przewidywanie urodzaju. Rola fotoperiodu w procesie kwitnienia. Rola substancji wzrostowych. Stymulacja kwitnienia.

## ROZWÓJ ORGANÓW ROZMNAŻANIA GENERATYWNEGO

## ROZWÓJ FILOGENICZNY

Szczegółowe badania anatomiczne rozwoju pędów różnych gatunków sosen wykazały występowanie aż 11 wyspecjalizowanych typów liści, z których każdy powstaje w sposób początkowo identyczny z merystem wierzchołkowego (D o a k 1935). Są to: 1) liścienie, 2) liście młodociane, 3) łuski okrywające pączek, 4) łuskowate liście długopędu, 5) łuski wspierające krótkopędy, 6) błoniaste łuski krótkopędów w postaci pochewki na pęczku igłowym, 7) igły, 8) podsadki, 9) mikrosporofile (pręciki), 10) łuski okrywowe i 11) makrosporofile (łuski nasienne).

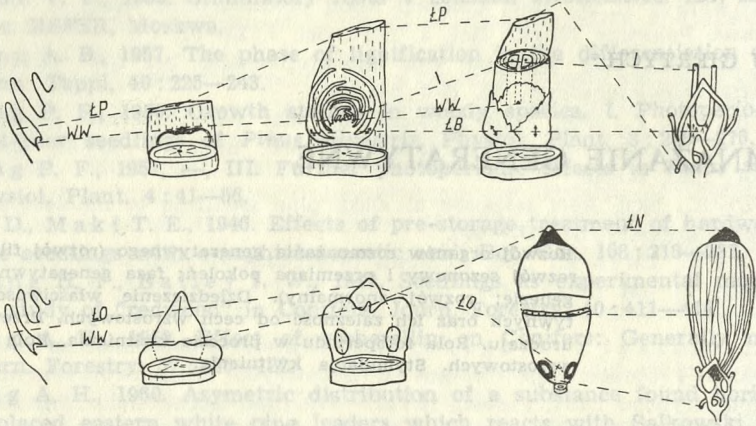
Jaki organ wykształcił się z danego zawiązka liściowego zależy od stadium rozwoju drzewa, od pory sezonu wegetacyjnego, od pozycji zawiązka w roślinie oraz od modyfikujących czynników środowiskowych. Zagadnienie jest tym bardziej ciekawe, że, mimo pozornie identycznych warunków środowiskowych, na tym samym drzewie i na podobnych pędach jednocześnie pojawiają się organy płciowe oraz pozornie identyczne zawiązki rozwijają się w organy wegetatywne.

Badania z zakresu paleobotaniki i anatomii rozwojowej już dawno ustaliły, że pręciki oraz łuski nasienne są to organy filogenicznie homologiczne z liśćmi. D o a k (1935) wykazał (rys. 1) homologię między rozwojem łuski nasiennej i krótkopędu sosny. Cała szyszka, zawierająca wiele łusek nasiennych jest homologiczna z długopędem o dużej ilości

\* Zakład Dendrologii i Arboretum Kórnickie Polskiej Akademii Nauk, Kórnik.

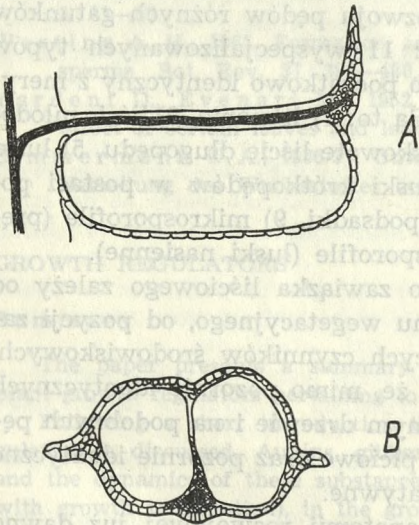
krótkopędów. W koronie zajmuje to samo miejsce co długopędy boczne. Najlepiej widać to na wiosnę, kiedy jednoroczne szyszki znajdują się na szczytach pędów w gronie pączków bocznych długopędów.

Mikrosporofile zawierające tylko jedną wiązkę naczyniową (rys. 2)



Rys. 1. Filogeniczne porównanie rozwoju łuski nasiennej i krótkopędu (wg Doak 1935)

LP — łuska na pączku, WW — wierzchołek wzrostu, I — igły, LB — łuski błoniastej pochewki krótkopędu, LO — łuska okrywowa, LN — łuska nasienna

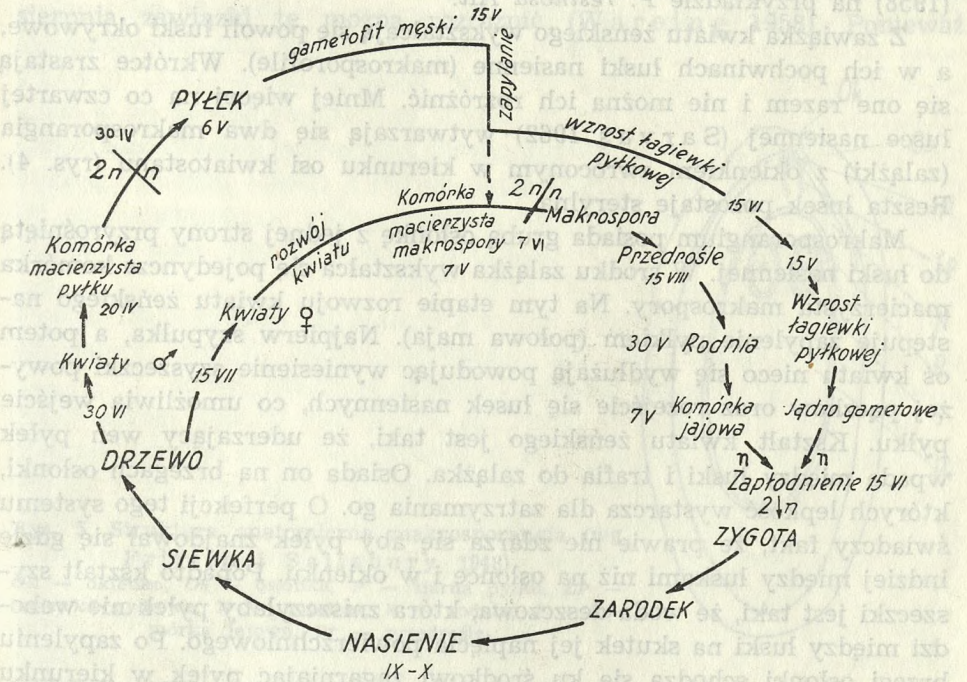


Rys. 2. Mikrosporofil (przecik) (wg Strasburgera 1930). A — przekrój podłużny, B — przekrój poprzeczny

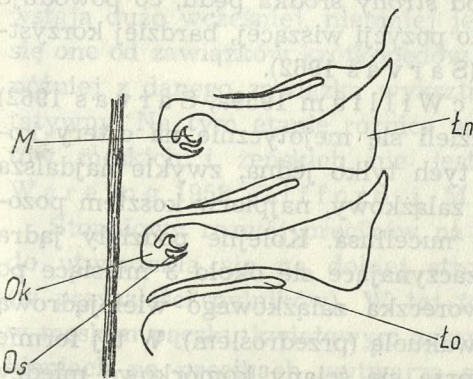
są homologiczne z pojedynczym liściem łuskowanym, a zatem kwiat męski, na który składa się wiele mikrosporofili odpowiada krótkopędowi. Na długopędzie kwiaty męskie zajmują te same pozycje co krótkopędy (patrz rys. 7). Szyszeczki oraz „kotki” męskie nie są kwiatami w ścisłym tego słowa znaczeniu, dla uproszczenia jednak w niniejszej pracy określane będą jako kwiaty żeńskie i kwiaty męskie.

ROZWÓJ SEZONOWY I PRZEMIANA POKOLEŃ

Na rysunku 3 pokazany jest schemat przemiany pokoleń u sosny. Na dorosłym drzewie powstają zawiązki kwiatowe, osobno męskie i żeńskie. Według Wareinga (1958) aktywność merystemu wierzchołko-



Rys. 3. Przemiana pokoleń u sosny



Rys. 4. Podłużny przekrój przez kwiat żeński

ŁN — łuska nasienna, ŁO — łuska okrywowa, Ok — okienko, Os — ostionka, M — makrosporangium

wego zaczyna się w maju kiedy trwa jeszcze proces wydłużania się pędów. Polega ona na odkładaniu zawiązków organów bocznych na razie nie różniących się od siebie. Trwa to przez cały miesiąc czerwiec i lipiec, w rezultacie czego pączki się powiększają. W początkach sierpnia cała aktywność merystemu na wierzchołku pędu ustaje. Na pędach, gdzie

mogą powstać kwiaty żeńskie zaczyna się wówczas różnicowanie organów bocznych na kwiaty żeńskie, krótkopędy oraz pączki boczne. Anatomicznie rozróżnić je można pod koniec sierpnia. Aktywność merystemu związków wegetatywnych ustaje gdzieś we wrześniu, podczas gdy kwiat żeński rozwija się całą zimę. Wykazali to szczegółowo Duff i Nolan (1958) na przykładzie *P. resinosa* Ait.

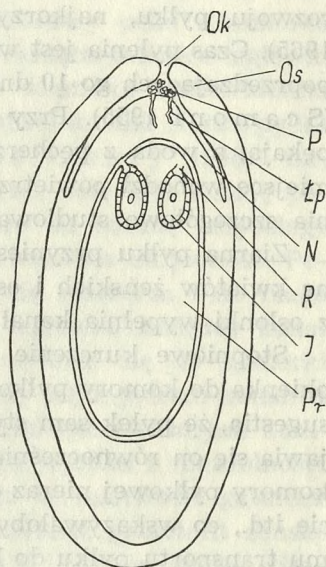
Z zawiązka kwiatu żeńskiego wykształcają się powoli łuski okrywowe, a w ich pochwinach łuski nasienne (makrosporangie). Wkrótce zrastają się one razem i nie można ich rozróżnić. Mniej więcej na co czwartej łusce nasiennej (Sarvas 1962) wytwarzają się dwa makrosporangia (załączki) z okienkiem zwróconym w kierunku osi kwiatostanu (rys. 4). Reszta łusek pozostaje sterylna.

Makrosporangium posiada grubą osłonkę z jednej strony przyrośniętą do łuski nasiennej. W środku załączka wykształca się pojedyncza komórka macierzysta makrospory. Na tym etapie rozwoju kwiatu żeńskiego następuje zapylenie pyłkiem (połowa maja). Najpierw szypułka, a potem oś kwiatu nieco się wydłużają powodując wyniesienie szyszeczek powyżej pączków oraz rozejście się łusek nasiennych, co umożliwia wejście pyłku. Kształt kwiatu żeńskiego jest taki, że uderzający weń pyłek wpada między łuski i trafia do załączki. Osłona on na brzegach osłonki, których lepkość wystarcza dla zatrzymania go. O perfekcji tego systemu świadczy fakt, że prawie nie zdarza się aby pyłek znajdował się gdzie indziej między łuskami niż na osłonce i w okienku. Ponadto kształt szyszeczek jest taki, że woda deszczowa, która zniszczyłaby pyłek nie wchodzi między łuski na skutek jej napięcia powierzchniowego. Po zapyleniu brzegi osłonki schodzą się ku środkowi zagarniając pyłek w kierunku okienka. Wkrótce po zapyleniu łuski grubieją i szyszczecka się zamyka. Jednocześnie szypułka wydłuża się od strony środka pędu, co powoduje jej zagięcie i sprowadza szyszeczkę do pozycji wiszącej, bardziej korzystnej dla wysiewu nasion przez wiatr (Sarvas 1962).

W kilka tygodni po zapyleniu (McWilliam 1959a, Sarvas 1962) komórka macierzysta makrospory dzieli się mejozycznie na cztery komórki haploidalne (makrospory). Z tych tylko jedna, zwykle najdalsza od okienka, rozwija się w woreczek załączkowy, najpierw kosztem pozostałych, a potem kosztem komórek nucellusa. Kolejne podziały jądra makrospory oraz jej protoplazmy (zaczynające się około 3 miesiące po zapyleniu) powodują wypełnienie woreczka załączkowego wielojądrową masą protoplazmy z dużą centralną wakuolą (przedroślem). W tej formie kwiat zimuje. Pod koniec maja tworzą się ściany komórkowe między jądrami w części przedrośla bliżej okienka i wykształcają się bardzo szybko (w ciągu 10 dni) 1—4 rodnie (archegonia) (rys. 5). Każda posiada dużą komórkę centralną otoczoną warstwą małych komórek, między którymi od strony okienka znajduje się bardzo krótki kanał. Tuż przed zapłodnieniem komórka centralna dzieli się na komórkę jajową i malutką

komórkę kanałową. Komórka jajowa wypełnia środek rodni (Sarvas 1962). W tym stadium jajo jest gotowe do zapłodnienia. Następuje ono mniej więcej 13 miesięcy po zapyleniu.

Na pędach gdzie powstają kwiaty męskie, zróżnicowanie zawiązków na kwiaty i krótkopędy następuje nieco wcześniej, bo już na początku sierpnia zawiązki te można rozróżnić (Wareing 1958). Ponieważ



Rys. 5. Struktura anatomiczna makrosporangia (wg Fritsch i Salisbury 1948)

Ok — okienko, Os — osłonka, P — ziarna pyłku, Łp — lagiewka pyłkowa, N — nucellus, R — rodnia, J — komórka jajowa, Pr — przedrośle

kwiaty męskie zlokalizowane są u nasady pędu, a kwiaty żeńskie jako ostatnie organy boczne u jego szczytu, zawiązki kwiatów męskich powstają dużo wcześniej, niemniej jednak w początkowej fazie nie różnią się one od zawiązków krótkopędów i zawiązków kwiatów żeńskich. Nieco później z danego zawiązka wykształca się albo kwiat albo organ wegetatywny. Na tym etapie różnica w czasie między zainicjowaniem kwiatów męskich i żeńskich nie jest już tak duża (około 2 tygodni — Wareing 1958, Gifford i Mirov 1960, Goo 1961).

Stopniowy rozwój pręcików na zawiązku kwiatu męskiego prowadzi do utworzenia się na dolnej stronie mikrosporofilu dwóch zgrubień (w przyszłości pylników). W tej formie kwiat zimuje. Dalsze podziały w męskim pączku kwiatowym zaczynają się pod koniec kwietnia. W zgrubieniach na pręcikach wytwarza się tkanka pramacierzysta mikrospor (archesporium), z której po pięciu dniach różnicują się komórki macierzyste mikrospor. W ciągu następnych 2—4 dni następuje podział redukcyjny. W tydzień po mejozie tetrazy się rozpadają i każda (haploidalna) mikrospora zaczyna rozwój gametofitu. Pomiedzy nabłonkiem a wewnętrzną częścią ściany komórkowej każdej mikrospory powstają

dwa pęcherzyki wypełnione wodą. Jądro mikrospory się dzieli. Najpierw powstaje komórka wegetatywna, która dzieli się raz i wkrótce zanika. Następny podział daje komórkę plemni oraz komórkę łagiewkową. W drugiej połowie maja ziarna pyłku są gotowe do pylenia (Mergen i Strom-Johansen 1963, Mergen, Stairs i Snyder 1963). Od początku mejozy do dojrzałości pyłku upływa od 15 do 80 dni w zależności od cech indywidualnych drzewa i od pogody. Dla prawidłowego rozwoju pyłku, najkorzystniejsza jest temperatura 5—18°C (Chira 1965). Czas pylenia jest w dużym stopniu uzależniony od pogody w ciągu poprzedzających go 10 dni. Ciepła pogoda przyspiesza dojrzewanie pyłku (Scamoni 1955). Przy odpowiednio suchej i cieplej pogodzie pylniki pękają, a woda z pęcherzyków na ziarnach pyłku wyparowuje i na jej miejsce wchodzi powietrze, co daje tym ziarnom lotność. Proces zapylania szczegółowo studiował Sarvas (1962).

Ziarna pyłku przyniesione wiatrem dostają się między łuski nasienne kwiatów żeńskich i osiadają na osłonce okienka. W nocy wydzielina z osłonki wypełnia kanał okienka i chwytą te ziarna pyłku.

Stopniowe kurczenie się ilości tej wydzieliny wciąga ziarna przez okienka do komory pyłkowej (rys. 5) między nucellus a osłonkę. Istnieje sugestia, że pyłek sam stymuluje wydzielanie się tego soku, gdyż nie pojawia się on równocześnie we wszystkich zalążkach. Z drugiej strony do komory pyłkowej nieraz dostają się inne ciała jak jajka owadzie, śmiecie itd., co wskazywałoby raczej na mechaniczne funkcjonowanie systemu transportu pyłku do komory pyłkowej. Poza tym ziarna pyłku mogą podplynać w głąb okienka uniesione pęcherzykami z powietrzem (gdy szyszeczka jest jeszcze w pozycji pionowej). Daje im to dogodną pozycję, gdyż po podejściu do szczytu komory pyłkowej ziarno pyłku dotyka porą (miejscem kiełkowania) nucellusa. Dotyczy to  $\frac{3}{4}$  ziaren pyłku, co wskazywałoby na dosyć duży udział tej metody transportu w naturze (Sarvas 1962).

Istniejąca u *Pinus elliottii* Engelm. między nucellusem a każdym innym punktem makrosporangium różnica potencjału elektrycznego gwałtownie spada w momencie gdy ziarno pyłku dotknie nucellusa (Asher 1964). Wskazywałoby to również na możliwość istnienia mechanizmu bioelektrycznego, odgrywającego pewną rolę w transporcie pyłku poprzez okienko. Podobne zjawisko zaobserwował u *P. nigra* Arnold. McWilliam (1959b).

Z chwilą gdy łuski nasienne się łączą, co spowoduje zamknięcie dostępu do okienka, kanał okienkowy wypełnia się substancją żywiczną i proces zapylania jest zakończony. Sarvas (1962) zwrócił uwagę, że efektywność zapylania nie jest zależna od pogody, bo przy niekorzystnej pogodzie nie ma pylenia w ogóle. Z drugiej strony jak tylko pogoda staje się ciepła, sucha i wietrzna pylenie następuje gwałtownie i w ciągu paru godzin jest zakończone. Komora pyłkowa posiada ograniczoną po-

jemność od 1 do 5 ziaren pyłku. Obfite pylenie pierwszych kilku drzew w drzewostanie doprowadzić może do zapełnienia wszystkich komór pyłkowych, w rezultacie czego w naturalnych warunkach działa mała ilość zapylaczy.

Po dostaniu się do komory pyłkowej ziarna pyłku kiełkują. Pyłek *P. densiflora* Sieb. et Zucc. zawiera duże ilości inhibitorów wzrostu łagiewki pyłkowej, malejące po skielkowaniu (T a n a k a 1964). Przy kiełkowaniu ziarna pyłku zewnętrzna błona mikrospory pęka i komórka łagiewkowa wyrasta w kierunku nucellusa. Do rosnącego końca łagiewki przemieszcza się jądro łagiewki. Jednocześnie komórka antheridialna dzieli się na dwie, z których ta znajdująca się bliżej środka ziarna pyłku da w przyszłości dwie gamety (F r i t s h i S a l i s b u r y 1948). Łagiewka pyłkowa wkrótce przerywa wzrost i przez całe lato i zimę pozostaje nieaktywna (S t a n l e y 1958). Dopiero na wiosnę przyszłego roku, na krótko przed zapłodnieniem, łagiewka wznawia aktywność. Penetruje ona coraz głębiej nucellus, jej koniec się rozszerza i do niego schodzą dwie gamety. Po dotarciu do rodni łagiewka miadźży kanał i rozrywa się na końcu, a zawartość łagiewki wylewa się do komórki jajowej. Wkrótce jedno z jąder gametowych łączy się z jądrem komórki jajowej a drugie, zwykle mniejsze, zanika. Niezdolność niektórych kombinacji gatunków sosny do krzyżowego zapylenia wynika z niezdolności łagiewki pyłkowej jednego gatunku do wzrostu w nucellusie gatunku drugiego. Wzrost ten jest zahamowany i w rezultacie gametofit żeński zamiera jak w przypadku braku zapylenia (M c W i l l i a m 1959a). Niezgodność między *P. nigra* a *P. silvestris* przełamać można przez napromieniowanie pyłku promieniami gamma (V i d a k o v i č 1963). Dla pyłku z tego samego drzewa barier fizjologicznych nie ma i dlatego samozapylenie zdarza się w populacji *P. silvestris* bardzo często — około 25% zapłodnień — z tym jednak, że w wyniku konkurencji między prazarodkami zaledwie około 7% nasion pochodzi z samozapylenia (S a r v a s 1962). Częstotliwość samozapylenia ustalić można na przykładzie występującego recesywnie mutantu albino, a uwidoczniającego się jako homozygota w potomstwie (E i c h e 1955).

Zapłodniona komórka jajowa otacza się delikatną błoną, po czym natychmiast następują dwa kolejne podziały jądra. Jądra te układają się w jednej płaszczyźnie jak najdalej od okienka. Dalsze podziały, połączone z tworzeniem się ścian komórkowych, prowadzą do utworzenia się prazarodków. Gdy więcej niż jedna rodnia w zalążku jest zapłodniona powstaje bardzo ostra konkurencja w komorze embrionalnej między zygotycznymi prazarodkami. Konkurencja ta prowadzi do selekcji genetycznej, w wyniku której tylko najbardziej żywotna zygota rozwija się w zarodek (S a r v a s 1962).

Często komórki prazarodka rozpadają się i wykształca się aż do 8 genetycznie identycznych zarodków (poliembrionia), z których tylko jeden

wykształci się w nasienie (S a r v a s 1962). Konkurencja na tym etapie warunkowana jest wyłącznie czynnikami środowiskowymi organizmu macierzystego, gdyż zarodki nie różnią się genetycznie.

Dalsze etapy rozwoju osobnika, a więc rozwój zarodka, nasienia, siewki i drzewa nie wchodzi już w zakres niniejszego artykułu. Przy braku zapylenia szyszka może się rozwinąć (partenokarpia) ale bez nasion lub z nasionami pustymi (E h r e n b e r g i S i m a k 1957).

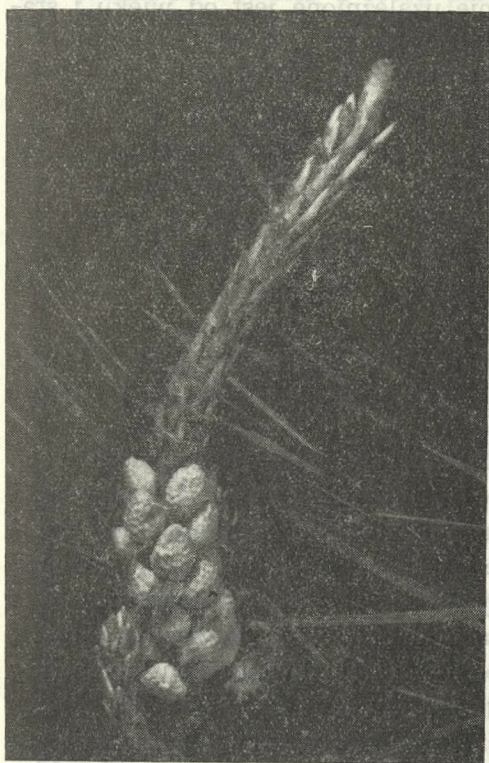
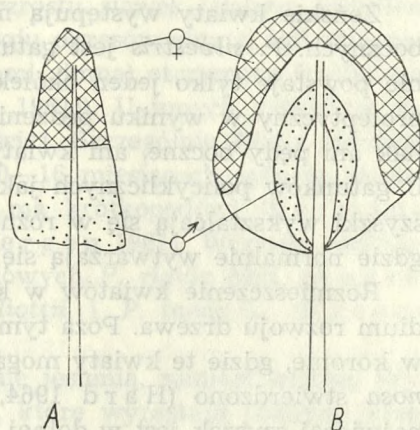
#### FAZA GENERATYWNA W ONTOGENEZIE

Rozwój oragnów generatywnych w ontogenezie sosny opracował szczegółowo W a r e i n g (1958). Przez pierwsze kilka lat siewka sosnowa nie jest zdolna do kwitnienia, czyli pozostaje w stanie juwenilnym. Mniej więcej między 5 a 7 rokiem życia zaczynają pojawiać się kwiaty żeńskie. Kwiaty te pojawiają się na pędach głównych gałęzi bocznych, a czasami na samym pędzie szczytowym. Z roku na rok ilość kwiatów żeńskich na drzewku wzrasta, mija jednak wiele lat zanim pojawią się pierwsze kwiaty męskie. Następuje to w zależności od stopnia zwarcia koron między 10 a 15 rokiem życia, zawsze w dolnych gałęziach bliżej pnia. Kwiaty męskie pojawiają się na mało wyrosniętych gałązkach wewnątrz korony. Na pędach zewnętrznych tych samych gałęzi występować mogą kwiaty żeńskie. Z wiekiem strefa korony z kwiatami męskimi stopniowo się rozszerza i coraz bardziej przybliża do pędów zewnętrznych, na których znajdują się kwiaty żeńskie. Dalszy rozwój płciowy sosny jest różny u różnych drzew. W tym samym drzewostanie spotkać można jednocześnie wszystkie cztery typy drzew wydzielone przez W a r e i n g a (1958), a mianowicie: 1) drzewa wyłącznie lub głównie z męskimi kwiatami, 2) drzewa wyłącznie lub głównie z żeńskimi kwiatami, 3) drzewa z męskimi i żeńskimi kwiatami na różnych gałęziach, oraz 4) drzewa z męskimi i żeńskimi kwiatami na tych samych gałęziach. Ponieważ obserwuje się stałe poszerzanie męskiej strefy korony, kosztem najpierw strefy wyłącznie wegetatywnej, a potem kosztem strefy żeńskiej przyjąć można, że drzewa typu 1 to są drzewa, które osiągnęły szczyt rozwoju płciowego. W a r e i n g (również G a l p i e r n 1949) twierdzi, że gdy pęd osiągnie fazę męską, nie może już wydać kwiatów żeńskich. Twierdzenie to wydaje się zbyt kategoryczne, ponieważ zdarza się niekiedy iż pęd taki odzyska zdolność kwitnienia żeńskiego (P i e t r e n k o 1961, D e b a z a c 1963, również patrz rys. 7). Niemniej jednak na ogół powrotu takiego nie ma. Dlatego też drzewa z kwiatami żeńskimi (typ 2) uznać należy za zahamowane w rozwoju na etapie wyłącznie kwitnienia żeńskiego. Typy 3 i 4 to są drzewa w fazie pośredniej, z tym, że typ 4 reprezentuje drzewa, w których na żadnej gałęzi przejście ze stanu żeńskiego do stanu męskiego nie jest kompletne. M u s z k e



tyk (1960) słusznie zwrócił uwagę, że różnica między typem 3 i 4 może wynikać z warunków, w jakich korona rośnie (rys. 6). Męskie kwiaty znajdują się tylko w zacienionych częściach korony, a więc u drzew rosnących na otwartej przestrzeni blisko pnia (typ 4) natomiast u drzew rosnących w zwartym drzewostanie na dolnych gałęziach (typ 3).

Rys. 6. Lokalizacja kwiatów męskich i żeńskich w koronie sosny rosnącej w drzewostanie A i rosnącej swobodnie B (wg Muszketik 1960)



Fot. K. Jakusz

Rys. 7. Długopęd sosnowy z kwiatami męskimi u nasady oraz z kwiatem żeńskim na szczycie

Wareing (1958) również zwraca uwagę, że kwiaty męskie rosną na pędach słabych, starzejących się i niedożywionych. Krótsze są przyrosty tych pędów i rzadziej zdarzają się na nich pędy boczne. Różne tempo starzenia się poszczególnych gałęzi wskazuje na istnienie korelatywnej inhibicji pędów bocznych przez pędy główne. Powstanie kwia-

tów męskich na pędzie w zasadzie pozbawia ten pęd zdolności rozgałęziania się. Również igły słabiej utrzymują się na pędzie i są rzadsze na tych gałązkach niż na gałązkach wegetatywnych lub na pędach z kwiatami żeńskimi (Meehan 1869, Galpiern 1949). W sumie należy uznać, że kwitnienie męskie jest związane z fizjologiczną starością względnie słabością kwitnącego drzewa czy pędu.

Żeńskie kwiaty występują na szczycie pędu w pozycji długopędów bocznych. *P. silvestris* jest gatunkiem monocyklicznym, to znaczy rocznie powstaje tylko jeden okółek gałęzi. Czasami powstaje drugi okółek proleptyczny w wyniku pędzenia świętojańskiego, nie zdarzają się jednak ani pędy boczne, ani kwiaty żeńskie gdzie indziej niż w okółku. U gatunków policyklicznych jak *P. banksiana* Lamb. czy *P. densiflora*, szyszki wykształcają się w różnych pozycjach na pędzie, wszędzie tam, gdzie normalnie wytwarzają się pędy boczne (Debazac 1963).

Rozmieszczenie kwiatów w koronie uzależnione jest od wieku i stadium rozwoju drzewa. Poza tym jest ono uzależnione od ilości „pozycji” w koronie, gdzie te kwiaty mogą się wykształcić. Na przykład u *P. resinosa* stwierdzono (Hard 1964, Giertych i Forward 1966), że najwięcej szyszek jest w dolnej strefie środkowej części korony. Gałęzie bliżej wierzchołka są najbardziej „żeńskie”, bo mają największy stosunek kwiatów żeńskich do męskich, a gałęzie w dolno-środkowej części korony są najbardziej „męskie”, niemniej jednak w liczbach absolutnych najwięcej szyszek jest w środkowej części korony, bo gałęzie są tam największe.

Na skutek większego nasłonecznienia południowej strony korony występuje na niej więcej kwiatów żeńskich, a mniej męskich niż po stronie północnej (Galpiern 1949).

Rozwój płciowy rośliny powstałej z zaszczepienia pędu sosnowego (szczepu) przebiega bardzo podobnie jak u siewki, z tym, że pojawianie się kwiatów następuje szybciej, mamy bowiem do czynienia z materiałem fizjologicznie dojrzałym. Jeżeli w pączkach zrazu były zawiązki kwiatowe, to zakwitną one w rok po zaszczepieniu. W dalszym etapie rozwoju szczepu przez rok lub dwa kwiaty się nie zawiązują. Potem, podobnie jak u siewek, najpierw pojawiają się kwiaty żeńskie, a gdy korona jest już dosyć duża, to w jej wnętrzu kwiaty męskie. Na plantacjach nasiennych założonych ze szczepów kwiaty męskie pojawiają się późno. Swobodny rozwój korony szczepu nie sprzyja tworzeniu się słabych pędów, na których męskie kwiaty normalnie się zawiązują. Brak pyłku jest częstym problemem na plantacji nasiennej sosny (Lücke 1962, Lester 1964). Ze względu na korelatywne działanie pędów głównych na różnicowanie się kwiatów, przez właściwe przycinanie korony szczepu można spowodować stymulację tworzenia jednych, względnie drugich kwiatów (Melchior i Heitmüller 1961).

## ROZWOJ ANORMALNY

Kwitnienie w wieku młodocianym na ogół nie zdarza się u *P. silvestris*. Pierwsze kwiaty żeńskie pojawiają się od 5 do 7 roku życia. Zdarzają się niekiedy 4-letnie siewki z kwiatami żeńskimi, a Wright i Bull (1963) zaobserwowali nawet 2-letnie siewki z kwiatami żeńskimi. Poprzez sztuczne ograniczenie wzrostu siewek (słabym światłem i bez niezbędnych dla normalnego rozwoju okresów zimna) lub sztuczną jego stymulację (długim dniem i okresami zimna) otrzymano kwitnienie po dwu latach od wysiewu (Mergen 1961)). U innych gatunków sosen wczesne kwitnienie zdarza się częściej. Szczególnie *Pinus montana* Mill. może wydać męskie kwiaty po 10—16 miesiącach, gdy na siewce są jeszcze tylko liście pierwotne (nie ma krótkopędów) (Hermann 1951, Mergen i Cutting 1957, Mergen 1961). Wczesne kwitnienie zdarza się również u sosen południowych *P. rigida* Mill. (Andresen 1957, Namkoong 1960), *P. elliotii* i *P. taeda* L. (Greene i Porterfield 1962, Egglar 1961).

Czasami zdarza się również kwitnienie jesienią, zamiast wiosną. Występuje ono na pędach proleptycznych, które wyrastają późnym latem z uformowanych już pączków spoczynkowych. Zdarza się to zarówno u *P. silvestris* jak i u innych gatunków sosen np. *P. montana*, *P. nigra* i *P. halepensis* Mill. (Sarfatt 1958).

Od dawna znana jest tak zwana „choroba szyszkowa” czyli występowanie masy szyszeczek na pędach, każda w miejscu krótkopędu. Pozycja ta jest analogiczna do pozycji kwiatów męskich, z tym że występuje zwykle tuż pod pączkiem szczytowym, a nie u nasady pędu. Ta anomalia powstaje czasami na skutek uszkodzenia pączków przez owady i w rezultacie zaburzeń równowagi rozwojowej, ale najczęściej występuje jako zjawisko chroniczne na pewnych predysponowanych do tego osobnikach (Anonim 1941, 1942, Morochin 1955, Prokazin i Prokazina 1962, Pravdin 1964). Zjawisko to zdarza się również u innych gatunków sosen, na przykład u *P. densiflora* (Saito 1957, Debazac 1963) i *P. ponderosa* Laws. (Zobel 1952).

Występowanie drzew jednopłciowych jest zjawiskiem normalnym, związanym z fazą rozwoju ontogenicznego drzewa, o czym była mowa wyżej. Niezależnie od tego istnieją populacje sosny o wyjątkowej skłonności do jednopłciowości (Junowidow 1950). Zdarza się to częściej u drzew zaczynających kwitnienie w młodszym wieku (Schrock 1949). Jednopłciowe drzewa znane są również w populacjach *P. cembroides* Zucc. (McCormick i Andresen 1963), *P. montana* i *P. peuce* Griseb. (Makarov 1954).

Kwiaty hermafrodytne zdarzają się zarówno u *P. silvestris* (Bánó 1966), jak i u innych gatunków, np. u *P. montana* (Benčat 1959/60) i *P. contorta* Dougl. (Black 1961). Mogą również powstać w wyniku

zabiegów sztucznych u *P. densiflora* (Saito 1957) i u mieszańca *P. griffithii* McClell.  $\times$  *strobilus* L. (Mergen 1963).

Niekiedy zdarza się w naturze nietypowa lokalizacja kwiatów na pędzie. Jest to często wynikiem zmiany płci u zawiązka już powstałego, co tłumaczyć można wpływem jakichś szczególnie nietypowych warunków środowiska. U *P. contorta* zmiana zawiązków kwiatów męskich w kwiaty żeńskie zdarza się często na uprawach poza zasięgiem tego gatunku (Block 1961). Eksperymentalnie udało się taką zmianę spowodować u *P. densiflora* i *P. thunbergii* Parl. przez zakrywanie pędów torebką z woskowanego papieru od marca do kwietnia (Hashizume 1961b) przez obrywanie liści (Hashizume 1961a), następnie przez obrywanie pączków i nawożenie azotem, względnie pod wpływem  $\alpha$  NAA (Saito 1957) a u *P. tonyosho* w wyniku nawożenia (Doak 1935) oraz u *P. griffithii*  $\times$  *strobilus* w wyniku nawożenia i zmiany temperatury (Mergen 1963). Odwrotny skutek uzyskano u *P. densiflora* w rezultacie okrywania pędów torebkami (Hashizume 1961) i w rezultacie traktowania 2,4-D (Saito 1957).

Zmiana płci może nastąpić niekiedy nawet w bardzo zaawansowanym stadium rozwoju, na krótko przed podziałem redukcyjnym (Saito 1957, Hashizume 1961a).

#### DZIEDZICZENIE WŁAŚCIWOŚCI GENERATYWNYCH ORAZ ICH ZALEŻNOŚĆ OD CECH WZROSTOWYCH

Niezależnie od obfitości urodzaju, który jest bardzo zmienny, zawsze pewne drzewa obradzają obficie a inne słabiej (Tyszkiewicz i Szymkiewicz 1938). Wskazuje to na istnienie osobniczych różnic w zdolności do większej lub mniejszej plenności, która uwidacznia się niezależnie od czynników środowiskowych. Podobne zjawisko zaobserwowano również u innych gatunków sosen jak *P. montana* (Mergen 1961), *P. taeda* (Bilan 1960, Thorbjornsen 1960, Wenger 1954), *P. palustris* Mill. (Crocker 1964), *P. elliotii* (Goddard 1964) i *P. strobilus* (Hocker 1962).

Różnice między rasami sosny w warunkach doświadczenia proweniencyjnego niejednokrotnie dotyczą również i plenności (Wright 1962, Patłaj 1965, Kaňák 1958).

Porównanie potomstwa poszczególnych drzew wykazuje istnienie sporych różnic w plenności (Schröck 1957, Melchior i Heitmüller 1961) i w wieku kwitnienia (Schröck 1949, Ehrenberg 1963). Podobnie rzecz się ma u *P. taeda* (Reines i Greene 1958). Różnice te skorelowane są z cechami drzew macierzystych, co wskazuje na genetyczny charakter tych cech.

Na ogół biorąc, cecha anormalnie obfitego kwitnienia jest genetycznie sprzężona z karłowatym wzrostem (Anonim 1941). Przypuszczalnie

wynika to z wycieńczenia drzewa nadmiernym owocowaniem. Użycie nasion pochodzących z takich drzew grozi obniżeniem wartości produkcyjnej potomstwa. Z drugiej strony obfite ale nie nadmierne owocowanie jest związane z bujnym wzrostem, czyli, że jest niejako rezultatem siły produkcyjnej danego drzewa.

Messer (1956) obliczył dla *Pinus strobus*, że wysiłek drzewostanu na produkcję 100 kg nasion na hektar odpowiada wysiłkowi przy produkcji 3,7 m<sup>3</sup> drzewa. Podobne obliczenie dla *P. radiata* D. Don w Australii (Fielding — cytuję za Matthews 1963) wykazało, że waga kwiatów, pyłku i nasion odpowiada wadze 3 m<sup>3</sup> drewna na hektar rocznie, czyli 16% przyrostu. Biorąc pod uwagę fakt, że pyłek i nasiona są bogatsze w materiały odżywcze wysiłek drzewa jest przypuszczalnie jeszcze większy. Z drugiej strony wiadomo, że eksploataowanie drzewa, na przykład przez żywicowanie *Pinus halepensis* przez 8—10 lat (Crivellari 1956) czy też defoliacja *P. banksiana* przez owady (Heron 1956) ograniczają zawiązywanie kwiatów. Jest więc zrozumiałe, że rozmnażanie płciowe wymaga wysiłku i wobec tego drzewa silniejsze są plenniejsze. Stwierdzono korelację plenności z grubością pnia u *P. silvestris* (Tyszkiewicz i Szymkiewicz 1938), *P. lambertiana* Dougl., *P. ponderosa* (Fowells i Schubert 1956), *P. pinea* L. (Capelli 1958), *P. taeda* (Thorbjornsen 1960, Wegner 1954), z wysokością drzewa u *P. pinaster* Ait. (Illy 1963) i *P. taeda* (Thorbjornsen 1960) oraz z rozmiarami i gęstością korony u *P. silvestris* (Tyszkiewicz i Szymkiewicz 1938), *P. taeda* (Grano 1957) i *P. strobus* (Hocker 1962). Wewnątrz korony *P. resinosa* większe gałęzie mają więcej szyszek (Hard 1964). Z drugiej strony jednak u *P. ponderosa* (Daubenmire 1960) nie udało się ustalić korelacji między plennością w danym roku a przyrostem na grubość.

Na podstawie powyższych obserwacji spodziewać się można, że selekcja drzew o dużych rozmiarach jest jednocześnie selekcją drzew plennych, ale selekcja drzew plennych może spowodować wprowadzenie do doboru drzew karłowatych wyraźnie osłabionych nadmiernym kwitnieniem czy owocowaniem.

#### PRZEWIDYWANIE URODZAJU

U sosny przewidywanie urodzaju nasiennego rok przed zbiorem jest proste, gdyż cykl rozwoju kwiatów jest wieloletni. Na ogół biorąc widoczne na wiosnę kwiaty żeńskie w większości dojrzewają w szyszki i wydadzą nasiona jesienią roku przyszedłego. O urodzaju decyduje przede wszystkim to, ile będzie zawiązków kwiatowych na 2 i pół roku przed dojrzewaniem nasion. Pogoda w rok po zawiązaniu kwiatów może zmienić tempo ich rozwoju oraz porę kwitnienia (Sarvas 1956) ale nie wpłynie zasadniczo na urodzaj, gdyż pylenie i zapładnianie są od po-

gody niezależne, a obumieranie zapyłonych szyszek zdarza się rzadko (S a r v a s 1962). Na ogół biorąc występowanie męskich i żeńskich kwiatów jest skorelowane tak, że w roku gdy jest urodzaj na kwiaty żeńskie również jest dużo pyłku (R o e s e r 1941 — u *P. ponderosa*).

Przewidywanie urodzaju dwa lata przed zbiorem z praktycznego punktu widzenia jest mniej potrzebne ale jest również możliwe. Późnym latem można policzyć ilość zawiązków kwiatowych po dokonaniu anatomicznej analizy pączków. Jest ona zależna od pogody w sezonie poprzedzającym powstawanie zawiązków czyli na wiosnę. Przede wszystkim odgrywa tu rolę wilgotność powietrza (G i r g i d o w 1960). Podobnie u *P. taeda* (W e n g e r 1957) i *P. pinea* (P o z z e r a 1959) urodzaj w dwa lata później zależny jest od ilości opadów na wiosnę. Wysoka temperatura korzystnie wpływa na zawiązywanie kwiatów *P. ponderosa* (M a g u i r e 1956, D a u b e n m i r e 1960).

#### ROLA FOTOPERIODU W PROCESIE KWITNIENIA

U wielu roślin kwitnienie i wzrost wegetatywny są to procesy rozwojowe uzależnione od warunków fotoperiodycznych. Wzrost wegetatywny siewek sosnowych jest zależny od warunków fotoperiodu, ponieważ przerywanie długiej nocy krótkotrwałym okresem światła powoduje jego intensyfikację, np. u *P. banksiana* (G i e r t y c h i F a r r a r 1961). Reakcja taka jest typowa dla roślin krótkiego dnia, podejrzewać więc można, że sosna jest rośliną krótkiego dnia i że fotoperiod również odegra rolę w procesie generatywnym. Jak na razie nie ma danych bezpośrednich. Można natomiast oprzeć się na obserwacjach i doświadczeniach mniej kosztownych, które pośrednio rzucają nieco światła na to zagadnienie.

Przede wszystkim należałoby ustalić w jakich warunkach fotoperiodycznych w przyrodzie z danego zawiązka krótkopędu bocznego tworzy się organ generatywny. W a r e i n g (1958) podaje, że anatomicznie kwiaty męskie odróżnić można już na początku sierpnia, a kwiaty żeńskie około dwa tygodnie później. Podobne daty podają G i f f o r d i M i r o v (1960) dla *P. silvestris* w warunkach kalifornijskich. Z drugiej strony M e l c h i o r i H e i t m ü l l e r (1961) podają, że przycinanie pędów w kwietniu może jeszcze wpłynąć na ilość zawiązujących się kwiatów męskich w pączkach pędów syleptycznych, które w rezultacie przycięcia odbiły w maju-czerwcu. Można więc przypuszczać, że gdzieś pod koniec czerwca lub w lipcu, kwiaty w sposób ostateczny się zawiązują z tym, że dla kwiatów męskich następuje to około 2 tygodnie wcześniej, niż dla żeńskich. Podobne różnice w czasie zaobserwowano i u innych gatunków sosen, jak u *P. resinosa* (D u f f i N o l a n 1958), *P. densiflora* i *P. thunbergii* (G o o 1961), *P. elliotii* (M e r g e n i K o e r t i n g 1957) i u wielu innych (G i f f o r d i M i r o v 1960). Różnica

dwu tygodni po 21 czerwca oznacza w naszych szerokościach geograficznych różnicę w długości dnia zaledwie o 25 minut, czyli, że kwiaty żeńskie zawiązują się w warunkach nieco krótszego fotoperiodu niż kwiaty męskie. Na tej podstawie W a r e i n g (1958) uznał, że dla zawiązania się kwiatów męskich i żeńskich nie potrzeba różnych warunków fotoperiodycznych.

Przemieszczenie sosny do innej szerokości geograficznej jest wprowadzeniem w inne warunki fotoperiodyczne. P a t ł a j (1965) podaje, że we wschodniej Ukrainie najintensywniej owocują sosny z południa (bardzo słabo rosnące) oraz silnie rosnące z północy. W r i g h t (1962) podaje, że w New Hampshire (USA) najplenniejsze są sosny pochodzące z obszarów za kołem polarnym oraz te, które osiągnęły największe rozmiary (z Belgii). *P. elliottii* z południa swego zasięgu jest plenniejsza w środku zasięgu niż rasa lokalna (G o d d a r d 1964). Nie wiadomo w jakim stopniu różnice te są spowodowane zmianą środowiska, a w jakim są one rezultatem rasowej skłonności do plenności.

M i r o v (1956) biorąc pod uwagę fakt, że w Kalifornii sosny wielu gatunków przeniesione zarówno z północy jak i z południa dają i męskie i żeńskie kwiaty, dochodzi do wniosku, że fotoperiod nie odgrywa roli przy kształtowaniu się zawiązków kwiatowych. Z drugiej strony Mirov tylko w trzech przypadkach zaobserwował wyraźnie inną obfitość występowania kwiatów męskich i żeńskich, a mianowicie u sprowadzonych z południa, czyli do dłuższego dnia, sosen *P. coulteri* D. Don, *P. engelmannii* Carr. i *P. longifolia* Roxb.; kwitnienie męskie było obfitsze niż żeńskie. W niewielkim stopniu jest tu sugestia, że dłuższy dzień sprzyja zawiązywaniu kwiatów męskich, a ogranicza zawiązywanie żeńskich.

Pamiętać jednak należy, że pęknięcie pąków na wiosnę również może być zależne od warunków fotoperiodycznych i w innej szerokości geograficznej może nastąpić w innym czasie. Zawiązywanie kwiatów może następować w tych samych warunkach fotoperiodycznych co w terenie rodzimego pochodzenia, tyle tylko, że w innym miesiącu.

L a r s o n (1961) przeprowadził ciekawe doświadczenia na *P. banksiana*. Wnosił on sosny z chłodni do szklarni w różnych terminach od 6 IV do 18 V zmuszając je przez to do pędzenia w nietypowych warunkach fotoperiodycznych. Im wcześniejsze było w wyniku tych zabiegów zapoczątkowanie wzrostu, tym więcej było kwiatów żeńskich. Najwięcej kwiatów męskich zawiązało się na sosnach wnoszonych do szklarni w dniu 20 IV, z tym, że już w późniejszych terminach oraz w warunkach polowych kwiaty męskie nie zawiązały się wcale. Oznacza to, że na zawiązywanie się kwiatów ma wpływ albo długość dnia, albo temperatura, albo oba czynniki razem. W każdym razie w świetle tych wyników nie można wykluczyć, że warunki fotoperiodyczne odgrywają jakąś rolę w procesie zawiązywania się kwiatów u sosny.

Bezpośrednich prac nad fotoperiodyzmem sosny jest bardzo niewiele.

Przedłużenie dnia zwiększyło ilość zarówno męskich jak i żeńskich kwiatów u *Pinus silvestris* (Wareing i Longman 1960). U 4-letniej *P. attenuata* Lemm. oświetlenie przez godzinę o północy nie miało wpływu na kwitnienie (Lanner 1963).

#### ROLA SUBSTANCJI WZROSTOWYCH

Danych dotyczących wpływu substancji wzrostowych na proces kwitnienia u sosny jest w literaturze bardzo niewiele. U *P. resinosa* stwierdzono istnienie pewnej substancji stymulującej wzrost elongacyjny, której stężenie w pąkach (w lipcu) jest niskie, gdzie wykształcają się kwiaty męskie, a wysokie — gdzie wykształcają się kwiaty żeńskie (Giertych i Forward 1966). Traktowanie *P. rigida* (Hong 1963) i innych gatunków sosen południowych (Brown i Greene 1961) różnymi auksynami dało efekt tylko w wypadku bardzo wysokich stężeń 2,4-D, który hamował rozwój kwiatów męskich. U *P. palustris* 2,4-D nie miał żadnego wpływu na kwitnienie (Mann i Russell 1957). Podobnie traktowanie *P. silvestris* przez  $\alpha$ NAA nie wpłynęło na kwitnienie (Melchior 1962, Giertych — dane nie publikowane). Najwyraźniejsze rezultaty otrzymał Saito (1957) na *P. densiflora*, gdzie  $\alpha$ NAA powodował przejście zawiązków męskich w żeńskie, a 2,4-D zmianę odwrotną oraz gigantyzm kwiatów męskich.

Nie można jeszcze uważać, że auksyny mają wyraźny wpływ na kształtowanie się kwiatów u sosny, jeżeli jednak wpływ jakiś mają, to raczej stymulują zawiązywanie kwiatów żeńskich a hamują zawiązywanie kwiatów męskich.

Giberelina stymuluje zawiązywanie kwiatów męskich u *Taxodiaceae* i *Cupressaceae*, ale na ogół nie ma wpływu u *Pinaceae* (Lang 1965), chociaż Saito (1963) powołuje się na pracę japońską Kato, który stwierdził stymulację zawiązywania męskich kwiatów u *P. densiflora* w wyniku traktowania gibereliną. Również Shidei otrzymał więcej kwiatów u *P. montana* (pod wpływem gibereliny) ale Saito (1963) nie podaje jakiej były one płci.

Na istnienie substancji o charakterze florigenu u sosny wskazuje praca Mirowsa (1951), który w wyniku przyszczepienia siewek *P. torreyana* Parry., *P. contorta*, *P. sabiniana* Dougl., *P. ponderosa* i *P. jeffreyi* Grev. et Balf.  $\times$  *coulteri* do dojrzałego i obficie kwitnącego drzewa *P. ponderosa* zaobserwował kwitnienie męskie tych szczepów już w 3 roku życia. Żeńskich kwiatów nie było, ale mogło to wynikać z tego, że szczepiono w dolnej, czyli bardziej „męskiej” części korony. Na zdolność reprodukcyjną siewek wpłynęła niewątpliwie jakaś substancja pochodząca z drzewa dojrzałego. Jest ona mało specyficzna skoro potrafiła działać na siewki różnych gatunków sosen.



## STYMULACJA KWITNIENIA

Wiele jest w literaturze informacji odnośnie skuteczności różnych metod sztucznego stymulowania kwitnienia u sosny. Dotyczą one przede wszystkim kwitnienia żeńskiego ze względu na praktyczne znaczenie szyszek dla celów nasiennictwa.

Najprostszą metodą jest rozluźnienie koron poprzez trzebież. Rozświetlenie drzewostanu wzmacnia pędy zewnętrznej części korony, co stwarza większą ilość „stanowisk”, na których kwiaty żeńskie mogą się wykształcić. Z powodzeniem metodę tę stosowano w drzewostanach nasiennych *P. silvestris* (Girgidow 1960, Junowidow 1950) *P. resinosa* (Godman 1962), *P. taeda* (Bilan 1960, Wenger 1954, Florence i Mc William 1956), *P. palustris* (Allen 1953, Anonim 1958), *P. elliotii* (Cooper i Perry 1956, Anonim 1958, Florence i Mc William 1956) i innych sosen południowych (Anonim 1963). Z drugiej strony nadmierna trzebież, chociaż zwiększy ilość szyszek na każdym drzewie może obniżyć ich produkcję na jednostkę powierzchni (Florence i Mc William 1956, Anonim 1958).

Innym sposobem zwiększenia produkcji nasion jest nawożenie. Wareing (1958, 1959) uważa, że u *P. silvestris* zawiązywanie kwiatów żeńskich odbywa się w warunkach bogatego zaopatrzenia w sole mineralne, a kwiatów męskich w warunkach niedoboru makroelementów. Z drugiej strony Sarvas (1962, 1963) wykazał, że sosny na żyzniejszych glebach dają zarówno więcej kwiatów żeńskich jak i męskich. Nawożenie mieszanką mineralną (zawierającą NPK) zwiększa produkcję szyszek (Girgidow 1960, Nanson 1965, Matthews 1963). Podobnie rzecz się ma i u innych gatunków jak *P. strobus* (Hoeker 1962), *P. lambertiana* (Schubert 1956), *P. griffithii* × *strobus* (Mergen 1961), *P. pinaster* (Guinaudeau et al. 1963), *P. taeda* (Wegner 1953), *P. palustris* (Allen 1953, Anonim 1958) i *P. elliotii* (Hoekstra i Mergen 1957, Anonim 1958). Na tym ostatnim przykładzie wykazano ponadto (Hoekstra i Mergen 1957), że ważne jest również dopasowanie ilości poszczególnych makroelementów, gdyż nawożenie solami w niewłaściwych proporcjach nie daje intensyfikacji kwitnienia.

Poszczególne makroelementy działają na kwitnienie sosny w różny sposób. W niektórych warunkach potas najefektywniej zwiększa ilość szyszek (Bergman 1955, Wareing i Longman 1960), w innych warunkach najefektywniejszy jest fosfor, zarówno u *P. silvestris* (Hirov 1964) jak i np. u *P. radiata* (Anonim 1953, 1957) oraz u innych gatunków sosen południowych (Anonim 1963). Czasami, jak na przykład u *P. nigra* var. *calabrica* Schneid. najefektywniejsze okazało się łączne działanie potasu i fosforu, podczas gdy azot redukowało kwitnienie (Matthews 1963). Na ogół biorąc jednak, właśnie nawożenie azotowe najskuteczniej zwiększa ilość szyszek i nasion u *P. silvestris* (Hausser

1960) i innych sosen jak *P. strobus* (Stephens 1961, 1964) czy *P. resinosa* (Holst 1961, Giertych 1965, Giertych i Forward 1966). Bilan (1960) stwierdził u *P. taeda* korelację między ilością szyszek a zawartością azotu w korze i drewnie. Z drugiej strony u *P. radiata* zarówno w warunkach polowych jak i w warunkach kontrolowanego odżywiania powstawanie męskich kwiatów związane jest z brakiem azotu i potasu przy normalnej ilości fosforu w liściach. Nawożenie azotem prawie zupełnie zlikwidowało kwitnienie męskie (Sweet i Will 1965). Podobny efekt otrzymano u *P. resinosa*, gdzie nawożenie starych drzew azotem zmniejszyło kwitnienie męskie (Giertych 1965, Giertych i Forward 1966).

Nawożenie mające na celu modyfikację kwitnienia musi być dokonane w odpowiedniej porze roku. Najskuteczniejsze jest nawożenie około 1 miesiąca przed powstawaniem zawiązków kwiatowych. Nawożenie w okresie wzrostu pędów lub wcześniej prowadzi do zużytkowania dodatkowych soli mineralnych przede wszystkim dla intensyfikacji wzrostu wegetatywnego, a późniejsze, w najlepszym razie może mieć wpływ na zawiązywanie kwiatów, dopiero o rok później.

Wielokrotnie próbowano wpłynąć na kwitnienie sosny za pomocą zabiegów stosowanych w praktyce sadowniczej jak obrączkowanie, strangulacja, przycinanie korzeni i pędów oraz obrywanie pączków. Obrączkowanie (zwykle niekompletne) zwiększyło ilość szyszek u *P. silvestris* (Arnborg 1946, Holmes i Matthews 1951), *P. resinosa* (Hitt 1954), *P. taeda* (Hansbrough i Merrifield 1963), *P. elliottii* (Hoekstra i Mergen 1957), *P. palustris* (Mann i Russell 1957), *P. echinata* Mill. (Bower i Smith 1961), i *P. strobus* (Stephens 1964, Hocker 1962). Niektórzy autorzy wspominają również, że zabieg ten zwiększa produkcję kwiatów męskich np. u *P. silvestris* (Melchior 1962) i *P. resinosa* (Hitt 1954). Strangulacja nie wzmaga kwitnienia u *P. silvestris* (Bergman 1955), *P. strobus* (Stephens 1964, Hocker 1962), *P. radiata* (Anonim 1957), *P. palustris* (Mann i Russell 1957), *P. elliottii* (Hoekstra i Mergen 1957) i *P. resinosa* (Hitt 1954).

Przycinanie korzeni zwiększyło kwitnienie u *P. silvestris* (Bergman 1955), *P. radiata* (Anonim 1953, 1957) i *P. strobus* (Stephens 1961, 1964).

U *P. taeda* przycinanie górnych gałęzi redukuje ilość żeńskich kwiatów, podczas gdy przycinanie gałęzi dolnych redukuje ilość kwiatów męskich, a zwiększa ilość żeńskich. Efekt ten trwa przez kilka lat (Van Buijtenen i Brown 1962). U *P. silvestris* przycinanie każdej gałęzi w lutym do  $\frac{1}{3}$  długości zwiększa produkcję kwiatów męskich (Melchior 1962, Melchior i Heitmüller 1961). Usuwanie pączków zimą również stymuluje zawiązywanie kwiatów męskich (Wareing

1952), natomiast obrywanie ich późnym latem stymuluje zawiązywanie kwiatów żeńskich (Matthews 1963, Egglér 1960, 1961).

Na ogół biorąc wszelkiego rodzaju kaleczenie drzewa nie jest zabiegiem, który by można z pożytkiem dla produkcji nasion wielokrotnie powtarzać. Stosunkowo najbezpieczniejsze jest przycinanie gałęzi i pączków.

Zwiększenie ilości kwiatów otrzymać można również poprzez modyfikację intensywności wzrostu czynnikami temperaturowymi i świetlnymi (Mergén 1961), a u *P. elliottii* przez odchwaszczanie gleby dookoła drzewa (Anonim 1958, 1963). Szczepy *P. silvestris* utrzymywane w czarnym ugorze kwitną obficie niż na zadarnionej glebie (Nilsson 1955).

Wspomniałem już, że Mirov (1951) otrzymał kwiaty męskie u siewek różnych gatunków sosen w wyniku przyszczepienia ich do starego drzewa *P. ponderosa*. To samo otrzymał Hermann (1951) u *P. montana* po zaszczerpieniu siewki na świerku *Picea abies* Karst.

Sugestia, że grawimorfizm odgrywa jakąś rolę przy kwitnieniu drzew (Longman et al. 1965) znajduje pewne potwierdzenie u *P. elliotti*, u której przeginanie gałęzi w jednym doświadczeniu zwiększyło ilość kwiatów (Matthews 1963), ale w innym nie dało żadnych wyników (Van Haverbeke i Barber 1961). U *P. pinea* nie stwierdzono korelacji między kątem osadzenia gałęzi a produkcją szyszek (Cappelli 1958), nie należy więc spodziewać się, aby grawimorfizm odgrywał większą rolę w fizjologii kwitnienia sosny. Otrzymane wyniki z przeginaniem gałęzi są przypuszczalnie rezultatem traumatycznej reakcji drzewa.

\*

Na podstawie powyższego przeglądu dostępnych danych o fizjologii kwitnienia sosny stwierdzić należy, że zjawisko to jest bardzo zależne od wielu czynników wewnętrznych, takich jak dziedziczna skłonność, stopień zaawansowania procesu dojrzewania i starzenia się osobnika jako całości i poszczególnych jego części oraz ogólny stan żywotności osobnika. Te czynniki wewnętrzne stanowią pewne warunki wstępne, bez których kwitnienia nie będzie — spełnienie jednak tych warunków nie oznacza jeszcze, że kwitnienie nastąpi. Wchodzą tutaj w grę pewne czynniki zewnętrzne, które modyfikują proces kwitnienia. Do czynników tych zaliczyć należy warunki klimatyczne — temperatura, wilgotność powietrza i długość dnia, warunki glebowe — zaopatrzenie w sole mineralne i stopień konkurencji roślin zielnych i sąsiednich drzew oraz zabiegi sztuczne — kaleczenie drzewa na różny sposób, traktowanie regulatorami wzrostu i przeszczepianie.

Z praktycznego punktu widzenia regulacja kwitnienia u *P. silvestris* jest możliwa głównie poprzez regulację zwarcia koron i nawożenie, a w wypadku szczepów na plantacjach nasiennych również poprzez formowanie koron przez przycinanie.

## LITERATURA

- Allen R. M., 1953. Release and fertilization stimulate longleaf pine crop. J. For. 51 (11); 827.
- Andresen J. W., 1957. Precocity of *Pinus rigida* Mill. Castanea 22 (3); 130—134. For. Abs. 19 1958 Nr. 1495.
- Anonim, 1941. Kottesjuka på tall. Skogsägaren 17 (19). For. Abs. 3; 1941 str. 28.
- Anonim, 1942. Kottrekord från Blekinge. Skogsägaren 18; 36; For. Abs. 6 1944; 11.
- Anonim, 1953. The influence of flowering in Monterey Pine (*Pinus radiata*). Rep. For. Timb. Bur. Aust. 1952 18. For. Abs. 15. 1954; Nr. 1275.
- Anonim, 1957. Induction of flowering in *Pinus radiata*. Rep. For. Timb. Bur. Aust. 1956; 25. For. Abs. 19. 1958 Nr. 1631.
- Anonim, 1958. Stimulating pine flowering by fertilization, cultivation or release. Rep. Sth. For. Exp. Sta. 1957 (41—42). For. Abs. 20. 1959 Nr. 1711.
- Anonim, 1963. The effect of fertilization, spacing and cultivation on flower production. Circ. Tex. For. Ser. Nr. 79. For. Abs. 25. 1964 Nr. 3438.
- Arnborg T., 1946. Ett par lyckade resultat av barkringning och strangulering. Skogen 33 (5); 84—85. For. Abs. 8 1946 Nr. 86.
- Asher W. C., 1964. Electrical potentials related to reproduction and vigour in Slash Pine. For. Sci. 10 (1); 116—121. For. Abs. 26 1965 Nr. 147.
- Bánó I., Retkes J., 1966. Anomalies observed during the examination of our Scotch pine clones. Proc. IUFRO Sec. 22 ERTI Meet. Sopron, Hungary. W. P. Nr. 22.
- Benčať F., 1959/60. Hermafrodičné kvety na *Pinus mugo* Turra ssp. *mughus* (Scop.) Dom. Acta Dendrol. Čechosl. 2; 189—195.
- Bergman F., 1955. Försök med tvångsfruktificering av tall, gran och björk. Svenska Skogsv. Fören. Tidskr. 53 (3); 275—304. For. Abs. 18 1957 Nr. 3941.
- Bilan M. V., 1960. Stimulation of cone and seed production in pole-size loblolly pine. For. Sci. 6; 207—220.
- Black T. M., 1961. Abnormalities of the reproductive system of *Pinus contorta* London. Ann. Bot. 25 (97); 21—28. For. Abs. 22 (4). 1961 Nr. 4214.
- Bower D. R., Smith J. L., 1961. Partial girdling multiplies short leaf cones. Sth. For. Notes., Sth. For. Exp. Sta. Nr. 132; 4. For. Abs. 24 1963 Nr. 4865.
- Brown C. L., Greene J. T., 1961. A preliminary report on the development of male gametocides for Southern Pine. Res. Pap. Ga. For. Res. Coun. Nr. 6; 1—7.
- Cappelli M., 1958. Note preliminari sulla produzione individuale di strobili in *Pinus pinea* L. Ital. for. mont. 13 (5); 181—203. For. Abs. 20 1959 Nr. 3051.
- Chira E., 1965. Vývoj pelú borovice sosny a niektorých introdukovaných borovic. Lesn. Časopis. 11 (6); 595—604.
- Cooper R. W., Perry J. H., 1956. Slash pine seedling habits. Sth. Lumberm. 193 (2417 — Christmas No.); 198—199. For. Abs. 18. 1957 Nr. 2737.
- Crivellari, 1956. Primi risultati di un ottennio di esperimenti sulla resinazione della pino d'Aleppo. Ital. for. mont. 11 (6); 245—268. For. Abs. 18 1957 Nr. 2880.
- Crocker T. C. Jr., 1964. Fruitfulness of longleaf trees more important than culture in cone yield. J. For. 62 (11); 822—823.

- Daubenmire R., 1960. A seven year study of cone production as related to xylem layers and temperature in *Pinus ponderosa*. Amer. Midl. Nat. **64** (1); 187—193. For. Abs. **23** 1962 Nr. 259.
- Debazac E. F., 1963. Morphologie et sexualite chez les Pins. Rev. for. franc. **14** (4); 293—303.
- Doak C. C., 1935. Evolution of foliar types, dwarf shoots and cone scales of *Pinus*. U. of Illinois Bull. **32**; Nr. 49.
- Duff G. H., Nolan N. J., 1958. Growth and morphogenesis in the Canadian forest species. III The time scale of morphogenesis at the stem apex of *Pinus resinosa* Ait. Can. J. Bot. **36**; 687—706.
- Eggler W. A., 1960. Stem growth and cone initiation in Southern Pines. Abstr. w Bull. Ecol. Soc. Amer. **41** (4); 126—127. For. Abs. **22** 1961 Nr. 4213.
- Eggler W. A., 1961. Stem elongation and time of cone initiation in Southern Pines. For. Sci. **7** (2); 149—158. For. Abs. 1962 Nr. 1719.
- Ehrenberg C. E., 1963. Genetic variation in progeny tests of Scots pine (*Pinus silvestris* L.). Stud. for. suec. Skogshögsk. Stockh. No. 10; 1—135.
- Ehrenberg C. E., Simák M., 1957. Flowering and pollination in Scots pine (*Pinus silvestris*). Medd. f. Statens Skogsforskningsinstitut **46** (12); 1—27.
- Eiche V., 1955. Spontaneous chlorophyll mutations in Scots Pine. Medd. f. Stat. Skogsforskningsinstitut. **45** (13); 1—69.
- Florence R. G., McWilliam J. R., 1956. The influence of spacing on seed production. Its application to forest tree improvement. Z. Frostgenet. **5**; 97—102.
- Fowells H. A., Schubert G. H., 1956. Seed crops of Forest trees in the pine regions of California. Tech. Bull. U. S. Dept. Agric. No. 1150. 1—48. For. Abs. **18** 1957 Nr. 1493.
- Fritsch F. E., Salisbury E., 1948. Plant Form and Function. Bell and Son. Ltd. London.
- Galpiern G. D., 1949. O lesnoj sosnie w SSSR. Priroda, Moskwa **38** (5); 51—56. For. Abs. **11**; 1949 Nr. 833.
- Giertych M. M., 1966. Rozmieszczenie regulatorów wzrostu u *Pinus resinosa* Ait. w stosunku do jej rozwoju. Zesz. Nauk. Uniw. M. Kopernika w Toruniu. Nauki Mat. Przyr. Zesz. **12**, Biol. VIII.; 35—42.
- Giertych M. M., Farrar J. L., 1961. The effect of photoperiod and nitrogen on the growth and development of seedlings of Jack Pine. Can. J. Bot. **39**; 1247—1254.
- Giertych M. M., Forward D. F., 1966. Growth regulator changes in relation to growth and development of *Pinus resinosa* Ait. Can. J. Bot. **44**; 717—738.
- Gifford J. R., Mirov N. T., 1960. Initiation and ontogeny of the ovulate strobilus in ponderosa pine. For. Sci. **6**; 19—25.
- Girgidow D. Ja., 1960. Metody powyszenija semenonoszenija sosny obyknowiennoj. Woprosy lesowiedienija i lesowodstwa. Moskwa; 157—170. For. Abs. **22** 1961 Nr. 1707.
- Goddard R. E., 1964. The frequency and abundance of flowering in the young slash pine orchard. Silv. Genet. **13**; 184—186.
- Godman R. M., 1962. Red pine cone production stimulated by heavy thinning. Tech. Note Lake St. For. Exp. Sta. Nr. 628. For. Abs. **25** 1964 Nr. 479.
- Goo M., 1961. Development of flower bud in *Pinus densiflora* and *P. thunbergii*. J. Jap. For. Soc. **43** (9); 306—309. For. Abs. **23** 1962 Nr. 3317.
- Grano C. X., 1957. Indices to potential cone production of loblolly pine. J. For. **55** (12); 890—891. For. Abs. **19** 1958 Nr. 2908.
- Greene J. T., Porterfield H. D., 1962. Selection and progeny testing for

- early cone production in loblolly and slash pines. Proc. For. Gen. Workshop, Macon, Georgia; 9—10. S. For. Tree Improv. Committee Publ. Nr. 22.
- Guinaudeau J., Illy G., Maugé J. P. i Dumas F., 1963. Essai de fertilisation minérale sur pin maritime. Ann. Ecole Nat. Eaux et Forêts et de la Stat. Rech. Exp. 20 (1); 1—71.
- Hansbrough T., Merrifield R. G., 1963. The influence of partial girdling on cone and seed production of loblolly pine. LSU For. Note La. Sch. For. Nr. 52. For. Abs. 62: 1965 Nr 5043.
- Hard J. S., 1964. Vertical distribution of cones in red pine. US For. Ser. Res. Note Lake St. For. Exp. Sta. Nr. LS-51. For. Abs. 26; 1965 Nr. 4900.
- Hashizume H., 1961a. Artificial control of sex differentiation in Japanese Black Pine strobili. II. Effect of defoliation on sex transition. Bull. Tottori Univ. For. Nr. 2; 9—13. For. Abs. 23 1962 Nr. 4916.
- Hashizume H., 1961b. Artificial control of sex differentiation in Japanese red pine strobili IV. Effects of covering with paper bags and manuring on the sex transition. Bull. Tottori Univ. For. 2; 1—3. For. Abs. 23; 1962 Nr. 4915.
- Hausser K., 1960. Düngungsversuche zu Kiefern mit unerwarteten Auswirkungen. Allg. Forst Zeitschr. 15 (34); 497—501.
- Hermann S., 1951. Im Primärstadium blühende Kiefer. Naturwissenschaften 38; 381—382.
- Heron R. J., 1956. Jack pine staminate flower production. Bim. Progr. Rep. Div. For Biol. Dep. Agric. Can 12 (3); 2. For Abs. 18 1957 Nr. 217.
- Hirov A. A., 1964. Stimulation of fruiting in Scots pine seed orchards. Lesn. Ž. Archangielsk 7 (5); 36—38. For. Abs. 26 1965 Nr. 5044.
- Hitt R. G., 1954. A progress report on methods for stimulating flowering at an early age on red pine *Pinus resinosa* For. Res. Note Univ. Wis. Nr. 18; 2. For. Abs. 16 1955 Nr. 3988.
- Hocker H. W., 1962. Stimulating conelet production of eastern white pine. Sta. tech. Bull. N. H. Agric. Exp. Sta. Nr. 107; 1—23. For. Abs. 25 1964 Nr. 478.
- Hoekstra P. E., Mergen F., 1957. Experimental induction of female flowers on young slash pine. J. For. 55 (11); 827—831.
- Holmes G. D., Matthews J. D., 1951. Girdling or banding as a means of increasing cone production in Pine plantations. For. Rec. For. Comm. Lond. Nr. 12; 1—8. For. Abs. 13 1952 Nr. 2914.
- Hölst M. J., 1961. Experimental flower promotion in *Picea glauca* (Moench) Voss and *Pinus resinosa* Ait. Recent Advances in Botany II; 1654—1658. Univ. of Toronto Press.
- Hong S. O., 1963. The effect of some growth regulators upon the development of the male gametophyte of pitch pine. Res. Rep. Inst. For. Genet. Suwon 3; 45—60. For. Abs. 26 1965 Nr. 1731.
- Illy G., 1963. Relation entre la hauteur des arbres et la fructification du pin maritime (*Pinus pinaster* Sol.) FAO/FORGEN 63/2; 8/7. 71—73.
- Junowidow A. P., 1950. Niekotoryje dannyje o cwietienii sosny Les. Chozj. (2); 71—73.
- Kaňák K., 1958. Z květní biologie a plodivosti některých druhů *Pinus* zvláste klimatypů *Pinus silvestris* L. Sbor. Česk. Akad. Zeneděl. Ved. Lesnictví (4/31); 1097—1108.
- Lang A., 1965. Physiology of flower initiation. Encyclopedia of Plant Physiology. Tom XV/1. Springer Verlag Berlin; 1380—1536.
- Lanner R. M., 1963. Growth and cone production of knobcone pine under interrupted night. US For. Ser. Res. Note. Pacif. SthWest For. Range Exp. Sta. Nr. PSW-38; 1—16. For. Abs. 26 1965 Nr. 254.

- Larson P. R., 1961. Influence of date of flushing on flowering in *Pinus banksiana*. Nature Lond. **192**; (4797); 82—83.
- Lester D. T., 1964. Flowering on red pine grafts. J. For. **62** (2); 116—117.
- Longman K. A., Nasr T. A. A., i Wareing P. F., 1965. Gravimorphism in trees. 4. Effect of gravity on flowering. Ann. Bot. **29** (115); 459—473.
- Lücke H., 1962. Wann kann Plantagensaatgut anerkannt werden? Silv. Genet. **11**; 66—68.
- Maguire W. P., 1956. Are ponderosa pine cone crops predictable? J. For. **54** (11); 778—779. For. Abs. **18** 1957 Nr. 1494.
- Makarow S. N., 1954. Poliewyje razliczija u rastenij po wegetatiwnym i biologiczeskim priznakam. Biul. Gławnogo. Bot. Sada **17**; 43—48.
- Mann W. F., Russell T. E., 1957. Longleaf cone production doubled by ringing. Tree Plant Notes Nr. 28; 6—7. For. Abs. **19** 1958 Nr. 316.
- Matthews J. D., 1963. Factors affecting the production of seed by forest trees. For. Abstr. **24**; i-xiii.
- McCormick J., Andresen J. W., 1963. A subdioecious population of *Pinus cembroides* in Southeast Arizona. Ohio J. Sci. **63** (4); 159—163. For. Abs. **25** 1964 Nr. 1739.
- McWilliam J. R., 1959a. Interspecific incompatibility in *Pinus*. Am. J. Bot. **46**; 425—433.
- McWilliam J. R., 1959b. Bioelectrical phenomena in relation to pollination in *Pinus*. Silv. Genet. **8**; 59—61.
- Meehan T. 1869. Sexual law in the *Coniferae*. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia **21**; 121—122.
- Melchior G. H., 1962. Weitere Untersuchungen zur Förderung der Blütenbildung auf Kiefern durch Rückschnitt. Silv. Genet. **11**; 11—15.
- Melchior G. H., Heitmüller H. H., 1961. Erhöhung der Zahl der männlichen Blüten an *Pinus silvestris* Fropflingen durch Rückschnitt. Silv. Genet. **10**; 180—186.
- Mergen F., 1961. Natural and induced flowering in young pine trees. Recent Advances in Botany. Univ. of Toronto; 1671—1674.
- Mergen F., 1963. Sex transformation in Pine hybrids. For. Sci. **9** (3); 258—262.
- Mergen F., Cutting S. G., 1957. Male flowers on one year old mugo pine seedlings. For. Sci. **3** (4); 355—356.
- Mergen F., Koerting L. E., 1957. Initiation and development of flower primordia in Slash Pine (*Pinus elliottii*). For. Sci. **3** (2); 145—155. For. Abs. **19** 1958 Nr. 97.
- Mergen F., Stairs G. R. i Snyder E. B., 1963. Microsporogenesis in *Pinus echinata* and *Pinus taeda*. Silv. Genet. **12**; 127—129.
- Mergen F., Strom Johansen T., 1963. Effects of ionising radiation on microsporogenesis in *Pinus rigida* Mill. Radiation Biol. **3**; 321—331.
- Messer H., 1956. Untersuchungen über das Fruchten der Weymouths Kiefer (*Pinus strobus* L.) und der grünen Douglasie (*Pseudotsuga taxifolia* var. *viridis*). Z. Forstgenet **5**; 33—40.
- Mirov N. T., 1951. Inducing early production of pine pollen. Calif. For. and Range Exp. Sta. Res. Note 80. For. Abs. **13** 1952 Nr. 2913.
- Mirov N. T., 1956. Photoperiod and flowering of Pines. For. Sci. **2**; 328—332.
- Morohin D. I., 1955. Massoweje razwicie sziszek na bierchutecznom dwuchlietnem pobiegie sosny. Priroda Moskwa **44** (9); 118—119.
- Muszketik L. M., 1960. O polowom dimorfizmie sosny obykwiennoj. Bull. Glaw. Bot. Sada. Moskwa **37**; 112—115.

- Namkoong G., 1960. Female flowers on one-year-old pitch pine. For. Sci. 6: 163. Pl. Br. Abs. 31; 1961 Nr. 5453.
- Nanson A., 1965. Stimulation de la production de strobiles femelles dans un verger a graines de *Pinus silvestris* L. par application d'engrais. Silv. Genet. 14; 94—97.
- Nilsson B., 1955. Markbehandlings inverkan på blomsättning och fröbeskaffenhet hos ympträd av tall. Svenska Skogsv Fören. Tidskr. 53 (3); 305—310. For. Abs. 18 1957 Nr. 3942.
- Patłaj I. N., 1965. Wlijanije geograficzeskogo proischozdenija semian na rost i ustojcziwost sosny w kulturach sewiernoj liewobiereznoj czastii USSR. Ukrainskaja Sielskochozjaistwiennaja Akademija. Kiew (Awtorieferat).
- Pietrienko E. S., 1961. Osobiennosti cwietienija kulundijskoj sosny. Bot. Ž. 46 (9); 1336—1337.
- Pozzera G., 1959. Rapporti fra produzione di strobili in *Pinus pinea* L. ed andamento stagionale. Ital. for. mont. 14 (5); 196—206. For. Abs. 21 1960 Nr. 1563.
- Prawdın L. F., 1964. Sosna Obykowiennaja. Izdat. Nauka, Moskwa.
- Prokazin E. P., Prokazina T. P., 1962. Otbirajtie i izuczajtie „drozdieszczecznyje sosny”. Les. Hoz. (2); 71—72.
- Reines M., Greene J. T., 1958. Early cone production in Loblolly pine. J. For. 56 (11); 855.
- Roeser J., 1941. Some aspects of flower and cone production in ponderosa pine. J. For. 39; 534—536. For. Abs. 3 1941, str. 107.
- Saito Y., 1957. Artificial control of sex differentiation of Japanese red pine and black pine strobiles. J. Fac. Agric. Tottori. Univ. Tottori 3 (1); 1—29.
- Sarfatti G., 1958. Differenziazione pre-invernale delle pine ♂ in *Pinus silvestris* L. Nuovo G. bot. ital. (n. s.) 45 (1/2); 370. For. Abs. 1960 21 Nr. 2867.
- Sarvas R., 1956. Investigations into the flowering and seed quality of forest trees. Commun. Inst. for. Fenn. 45 (7); 37. For. Abs. 18 1957 Nr. 3793.
- Sarvas R., 1962. Investigations on the flowering and seed crop of *Pinus silvestris*. Commun. Inst. For. Fenn. 53 (4); 1—198.
- Sarvas R., 1963. Problems of flowering and seed production. (FAO/FORGEN 63) 2; 8/2.
- Sato K., 1963. Some physiological actions of gibberellins on forest trees. (FAO/FORGEN 63); 2; 5/2.
- Scamoni A., 1955. Beobachtungen über den Pollenflug der Waldbäume in Eberswalde. Z. Forstgenetik 4; 113—122.
- Schröck O., 1949. Die Verebung der Frühblüte der Kiefer. Der Züchter 19; 247—254.
- Schröck O., 1957. Beobachtungen an der Nachkommenschaft einer Zapfensuchtkiefer. Silv. Genet. 6; 169—178.
- Schubert G. H., 1956. Effect of fertilizer on cone production of sugar pine. Calif. For. and Range Exp. Sta. Res. Note 116.
- Stanley R. G., 1958. Methods and concepts applied to a study of flowering in pine. W: „The Physiology of Forest Trees” red. K. V. Thimann. Ronald Press N. Y.
- Strasburger E., 1930. Text-Book of Botany. 6 angielskie wydanie tłumaczone z 17 niemieckiego przez W. H. Lang. Macmillan and Co. London.
- Stephens G. R., 1961. Flower stimulation in *Pinus strobus* L. Proceedings of the 8th Northeastern Forest Tree Improvement Conference held at New Haven, Conn, Aug. 18—19 1960; 39—42. Pl. Br. Abs. 32 1962 Nr. 2498.
- Stephens G. R., 1964. Stimulation of flowering in eastern white pine. For. Sci. 10 (1); 28—34.



- Sweet G. B., Will G. M., 1965. Precocious male cone production associated with low nutrient status in clones of *Pinus radiata*. Nature Lond. 206 (4985); 739. For. Abs. 27 1966 Nr. 336.
- Tanaka K., 1964. The pollen germination and pollen tube development in *Pinus densiflora* Sieb. et Zucc. VII The changes in the amount of acidic growth inhibitors during pollen germination. Sci. Rep. Tōhoku Univ. 4th. Ser. Biol. 30; 211—217.
- Thorbjornsen E., 1960. A cone production study in Loblolly pine on the coastal plain of North Carolina. J. For. 58 (7); 543—547. For. Abs. 22 1961 Nr. 397.
- Tyszkiewicz S., Szymkiewicz B., 1938. Studia nad okreśaniem urodzaju szyszek w drzewostanach sosnowych. Inst. Bad. Las. Państw. Ser. A. Rozprawy i Sprawozdania, nr. 33; 1—90.
- Van Buijtenen J. P., Brown C. L., 1962. The effect of crown pruning on strobili production of loblolly pine. Proc. For. Genet. Workshop, Macon, Ga.; 88—93. S. For. Tree. Improv. Committee, publ. Nr. 22.
- Van Haverbeke D. F., Barber J. C., 1961. Less growth and no increased flowering from changing slash pine branch angle. Res. Note. SE For. Exp. Sta. Nr. 167; 1—2. For. Abs. 23 1962 Nr. 3477.
- Vidakovič M., 1963. Interspecific hybridization of several pine species from the sub-genus *Diploxylon* Koehne. (FAO/FORGEN 63) 1; 2b/5.
- Wareing P. F., 1952. Experimental induction of male cones in *Pinus silvestris*. Nature 171; 47. For. Abs. 14 Nr. 2138.
- Wareing P. F., 1958. Reproductive development in *Pinus silvestris*. W: The Physiology of Forest Trees. Ed. K. V. Thimann. Ronald Press N.Y.; 643—654.
- Wareing P. F., 1959. Problems of juvenility and flowering in trees. J. Linn. Soc. Lond. 56 (366); 282—9.
- Wareing P. F., Longman K. A., 1960. Studies on the physiology of flowering in forest trees. Rep. For. Res. For. Comm. Lond. 1958/59; 109—110. Pl. Br. Abs. 1961 31 Nr. 3873.
- Wenger K. F., 1953. The effect of fertilization and injury on the cone and seed production of loblolly pine seed trees. J. For. 51 (8); 570—573.
- Wenger K. F., 1954. The stimulation of loblolly pine seed trees by preharvest release. J. For. 52 (2); 115—118. For. Abs. 15 1954 Nr. 2391.
- Wenger K. F., 1957. Annual variation in the seed crops of loblolly pine. J. For. 55 (8); 567—569. For. Abs. 1958 Nr. 315.
- Wright J. W., 1962. Genetics of Forest Tree Improvement. FAO, Rzym For. and For. Prod. Stud. Nr. 16.
- Wright J. W., Bull W. I., 1963. Geographic variation in Scots pine. Silv. Genet. 12; 1—40.
- Zobel B. J., 1952. Abnormal cone formation in Pines. Texas J. of Sci. San Marcos 4 (4); 517—520. For. Abs. 16 1955 Nr. 3799.

## GENERATIVE REPRODUCTION

### Summary

The author reviews all the more pertinent recent literature on the physiology of flowering in Scots pine, making frequent references to analogous reactions in other pine species. First a brief mention is made about the phylogenetic homology

