

WŁADYSŁAW CHALUPKA

## 7. FAZA ROZWOJU GENERATYWNEGO W ONTOGENEZIE

### 7.1. OKRES JUWENILNY

Okres juwenilny (młodociany) występuje u wszystkich drzew, które w tej fazie swej ontogenezy charakteryzują się pewnymi odrębnościami morfologicznymi i fizjologicznymi (Schaffalitzky de Muckadell 1954). U *Fraxinus excelsior* odrębności powyższe są typowe dla pędów odrosłowych, które mają charakter juwenilny. Szczepy z tych pędów utrzymują przez kilka lat sinawe zabarwienie kory w odróżnieniu od zielonej barwy u szczepów pochodzących ze zrazów pobieranych w górnych partiach koron. Zielenienie kory związane jest ze starzeniem merystemów wierzchołkowych i osłabianiem zdolności do syntezy antocjanów. Z obecnością większej ilości antocjanów w korze szczepów juwenilnych wiąże się być może ich większa odporność na zgorzel kory, powodowaną przez letnie promienie słoneczne (Schaffalitzky de Muckadell 1954).

Istnieją także różnice w rozmiarach i kształcie liści między szczepami ze zrazów młodocianych i dojrzałych oraz w terminie rozpoczynania rozwoju liści: szczepy ze zrazów juwenilnych rozpoczynały tę fazę później (Schaffalitzky de Muckadell 1954).

Omówione wyżej cechy młodociane *F. excelsior* i innych gatunków drzew ustępują stopniowo z wiekiem. Nie wyznaczają one przeto w sposób jednoznaczny zmiany fazy, czyli przejścia z fazy juwenilnej w fazę dojrzałości. Taką zmianą skokową, która w sposób wyraźny wskazuje na zakoń-

czenie fazy juvenilnej jest pierwsze kwitnienie (Wareing 1959; Poethig 1990).

*Fraxinus excelsior* wchodzi w fazę dojrzałości generatywnej w wieku 15–20 lat (Matthews 1955; Wareing 1959; Šimanjuk 1964), przy czym w zwartym drzewostanie pierwsze kwitnienie ma miejsce w wieku 30–40 lat (Büsgen i Münch 1929; Šimanjuk 1964). W przypadku szczepów pierwsze kwiaty pojawiły się w czwartym roku po szczepieniu, przy czym były to szczepy ze zrazów pobranych w dojrzałej części korony; równowiekowe szczepy ze zrazów juvenilnych nie kwitły (Schaffalitzky de Muckadell 1954).

## 7.2. POLIMORFIZM PŁCIOWY

Rodzaj *Fraxinus* jest bardzo zróżnicowany pod względem form płciowych. W jego obrębie znajdują się gatunki jednopienne (np. kalifornijski *F. dipetala*), dwupienne (np. *F. americana* czy *F. pennsylvanica*), oraz gatunki poligamiczne (wielopłciowe), do których należą między innymi *F. ornus* i euroazjatycki *F. excelsior* (Anonim 1974).

Val'cova (1953) wyróżnia trzy typy drzew *F. excelsior* pod względem płciowym: 1) drzewa obupłciowe, które są najczęstsze – ich kwiatostany składają się bądź wyłącznie z kwiatów obupłciowych, bądź z kwiatów obupłciowych z niewielką domieszką kwiatów innych typów; 2) drzewa męskie, których kwiatostany składają się wyłącznie z kwiatów męskich, choć mogą na nich występować także nieliczne kwiaty obupłciowe lub żeńskie; 3) drzewa żeńskie, których kwiatostany składały się z kwiatów obupłciowych i żeńskich. Według Gardnera (1977), na jednym drzewie *F. excelsior* można znaleźć wszystkie trzy typy kwiatów, a proporcje między nimi zmieniają się z roku na rok. Drzewa wyłącznie męskie występują dość rzadko.

W rzeczywistości, mimo kwiatów obupłciowych, występują drzewa funkcjonujące wyłącznie jako męskie bądź jako żeńskie, bowiem często zdarza się, iż w obupłciowych kwiatkach *F. excelsior* albo pylniki, albo słupki są w stanie szczytkowym i nie spełniają swych funkcji (Tapper 1992; patrz także rozdz. 2 i 10). Typ płciowy drzewa, jak się wydaje, pozostaje niezmienny w jego ontogenezie (Larsen 1945; Picard 1982).



### 7.3. INICJACJA PĄKÓW KWIATOWYCH

Pąki kwiatostanowe *Fraxinus excelsior* tworzą się w pąkach bocznych ubiegłorocznych pędów, w pachwinach liści, w roku poprzedzającym kwitnienie (Val'cova 1953; Šimanjuk 1964; Tomanek 1966). Przepuszczalnie jednak już rok wcześniej, w uformowanym pąku wierzchołkowym, w pachwinach zawiązków liści tworzą się merystemy pąków kwiatostanowych. Tak właśnie dzieje się u dwupiennego *F. pennsylvanica*, u którego rozwój kwiatostanów (od inicjacji merystemów pąków kwiatostanowych do kwitnienia) odbywa się w trzech sezonach wegetacyjnych (Remphrey 1989b). Różnicowanie płci kwiatów w kwiatostanach *F. excelsior* odbywa się zdaniem Val'covej (1953) dopiero na początku kwietnia, przed rozpoczęciem pędzenia w roku kwitnienia, jednak u *F. pennsylvanica* anatomicznie można rozróżnić pąki kwiatostanowe męskie i żeńskie już na przełomie czerwca i lipca na rok przed kwitnieniem (Remphrey 1989b). Na tle powyższych danych o terminie inicjacji pąków kwiatowych można wytłumaczyć stwierdzone przez Tappera (1992) brak korelacji między temperaturą (od maja do połowy lipca) w roku poprzedzającym kwitnienie a obfitością owocowania.

### 7.4. SEZONOWY PRZEBIEG KWITNIENIA

Pąki kwiatostanowe *F. excelsior* otwierają się tydzień – dwa przed pąkami liściowymi, a kwiaty są w pełni rozwinięte przed rozpoczęciem rozwoju liści; odbywa się to zwykle w drugiej dekadzie kwietnia (Matthews 1955; Wardle 1961; Tomescu i in. 1967; Sakss 1969; Šube 1980). Zdarza się u *F. excelsior*, że pąki liściowe zaczynają pęcznieć przed kwiatowymi, jednak później rozwój liści ulega opóźnieniu, dzięki czemu kwitnienie i w takich przypadkach następuje wcześniej (Val'cova 1953). Rozchylenie łusek okrywowych pąków kwiatowych następuje 4–7 dni po obserwowanym nabrzmiewaniu (Šube 1980).

Rozwój kwiatów męskich i żeńskich nie jest równoczesny. U *F. excelsior* obserwuje się przedprątność, to znaczy zjawisko pylenia przed osiągnięciem zdolności do zapylenia przez znamiona słupków (Wardle 1961). Zjawisko to, jak się zdaje, występuje jednak tylko w odniesieniu do typów płciowych drzew, bowiem właśnie drzewa męskie kwitną w pierwszej kolejności.

W przypadku natomiast kwiatów obupłciowych można mówić o przedślupności, bowiem w tym samym kwiecie słupki są gotowe do przyjęcia pyłku na kilka dni przed rozwojem pylników (Larsen 1945; Val'cova 1953).

Na południu europejskiej części Rosji *Fraxinus excelsior* zaczyna kwitnąć na początku trzeciej dekady kwietnia, w środkowej części na początku maja, a w okolicach Sankt Petersburga – na początku trzeciej dekady maja (Šimanjuk 1964). Można więc powiedzieć, iż opóźnienie w kwitnieniu w kierunku z południa na północ wynosi około 2 dni na jeden stopień szerokości geograficznej. Poszczególne fazy kwitnienia na Łotwie rozpoczynają się po osiągnięciu pewnej, niezbędnej sumy temperatur (liczonej jako suma dobowych nadwyżek stopni Celsjusza ponad przyjętą wartość progową): nabrzmiewanie pąków kwiatowych przy sumie około 8°C, pęknięcie pąków 8–14°C, rozpoczęcie pylenia 25–37°C, a jego zakończenie przy sumie 42–54°C (Šube 1980).

Okres pylenia w warunkach Puszczy Białowieskiej (obserwacje jednoroczne) trwał 13 dni (od 20 kwietnia do 3 maja), przy czym maksimum pylenia przypało na 24 kwietnia (Bremówna i Sobolewska 1938)

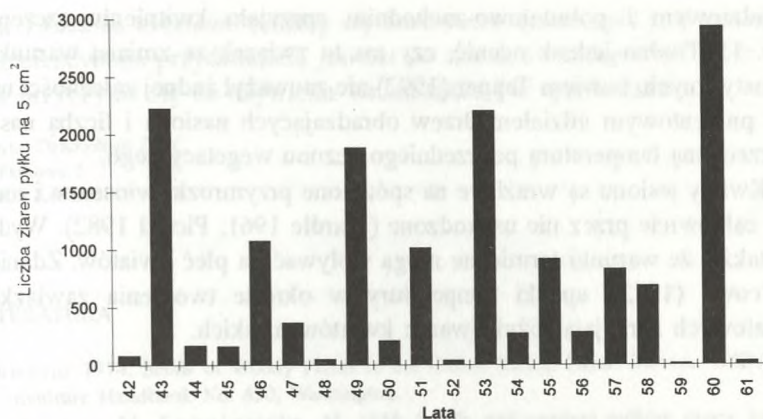
## 7.5. OKRESOWOŚĆ KWITNIENIA I OBRADZANIA NASION

Dobre urodzaje nasion u *F. excelsior* w Wielkiej Brytanii zdarzają się co 3–5 lat (Matthews 1955). Częściej, bo przeważnie co drugi rok, występują lata nasienne u *F. excelsior* w Polsce (Tomanek 1966). Niektórzy autorzy rosyjscy podają, iż w sprzyjających warunkach obfite kwitnienie i obradzanie nasion występuje corocznie (Morozov 1958; Šimanjuk 1964).

Użytecznym wskaźnikiem obfitości obradzania nasion w danym roku może być u *F. excelsior* intensywność pylenia. W Danii według Larsena (Hyde 1963), oba te zjawiska są ze sobą ściśle skorelowane, natomiast w Walii (ryc. 1), na cztery lata wyjątkowo intensywnego pylenia (1943, 1949, 1953 i 1960) tylko w dwóch wystąpiły obfite urodzaje nasion (1949 i 1953) (Hyde 1963).

Obserwacje w Szwecji wykazały dużą zmienność indywidualną w częstotliwości kwitnienia i obradzania nasion. W dwóch badanych drzewostanach, procentowy udział drzew, które nie obradzały nasion w żadnym z sześciu lat obserwacji, wyniósł 24 i 19%, natomiast udział drzew obra-





Ryc. 1. Roczny opad pyłku *Fraxinus excelsior* w Cardiff w latach 1942–1961 (wg Hyde 1963)

dzających nasiona corocznie wyniósł odpowiednio 6 i 25%; stwierdzono ponadto występowanie drzew o wszystkich możliwych wariantach częstotliwości obradzenia (Tapper 1992)

## 7.6. CZYNNIKI WPLYWAJĄCE NA KWITNIENIE I OBRADZANIE NASION

Obserwacje kwitnienia dwudziestoletnich szczepów klonów *F. excelsior* z różnych rejonów Polski wykazały, że przemieszczenie z północnej i północno-wschodniej Polski do Kórnik, a więc około 300 km w kierunku

Tabela 1  
Kwitnienie szczepów *Fraxinus excelsior* w archiwum klonów w Kórniku (oryg.)

Pochodzenie klonów	Liczba szczepów ogółem	Szczepy kwitnące [%]	
		1993	1994
Białowiecki Park Narodowy	86	7,0	1,2
Ošno (woj. gdańskie)	6	83,3	50,0
Polska północna	92	12,0	4,3
Ojcowski Park Narodowy	16	0,0	0,0
Julianka (woj. częstochowskie)	4	0,0	0,0
Turew (woj. leszczyńskie)	9	0,0	0,0
Polska środkowa i południowa	29	0,0	0,0

południowym i południowo-zachodnim sprzyjało kwitnieniu szczepów (tab. 1). Trudno jednak ocenić, czy ma to związek ze zmianą warunków klimatycznych, bowiem Tapper (1992) nie zauważył żadnej zależności między procentowym udziałem drzew obradzających nasiona i liczbą nasion a przeciętną temperaturą poprzedniego sezonu wegetacyjnego.

Kwiaty jesionu są wrażliwe na spóźnione przymrozki wiosenne i mogą być całkowicie przez nie uszkodzone (Wardle 1961; Picard 1982). Wydaje się także, że warunki termiczne mogą wpływać na płęć kwiatów. Zdaniem Val'covej (1953), spadki temperatury w okresie tworzenia zawiązków kwiatowych sprzyjają różnicowaniu kwiatów męskich.

#### 7.7. KWITNIENIE I OBRADZANIE NASION A CECHY WZROSTOWE DRZEW

Istnieje związek między typem płciowym drzewa a jego cechami wzrostowymi: drzewa męskie *Fraxinus excelsior* w odróżnieniu od żeńskich odznaczają się bardziej regularnym pokrojem (Larsen 1945). Również u dwupiennego *F. pennsylvanica* drzewa męskie wyróżniają się prostszymi pniami (Talbert i Heeren 1979), a ponadto wcześniejszym rozpoczynaniem pędzenia wiosennego, dłuższymi przyrostami rocznymi pędów na długość, większą liczbą łusek okrywowych pąków i większą liczbą listków w liściach (Remphrey 1989a). Nie stwierdzono natomiast u *F. pennsylvanica* korelacji między długością pędów a liczbą uformowanych na nich kwiatostanów (Remphrey 1989b).

#### 7.8. ZAKOŃCZENIE

Brakuje w literaturze danych na temat wpływu czynników endogennych (np. regulatorów wzrostu) na kwitnienie *F. excelsior* i innych jesionów, nie ma też żadnych danych na temat stymulacji kwitnienia. Podejmowane w latach sześćdziesiątych w Instytucie Dendrologii PAN w Kórniku próby z mineralnym nawożeniem, strangulacją gałęzi i przycinaniem koron szcze-



pów *Fraxinus excelsior* okazały się bezowocne (dane npbl.). Wzrastające zainteresowanie przydatnością jesionu do zalesień i zadrzewień może jednak przyczynić się do ożywienia badań także i w tym zakresie.

Instytut Dendrologii PAN  
ul. Parkowa 5  
62-035 Kórnik

## LITERATURA

- Anonim 1974. Seeds of Woody Plants in the United States. Forest Service, USDA Agriculture Handbook No. 450, Washington.
- Bremówna M., Sobolewska M. 1938. Studia nad opadem pyłków drzew leśnych w Puszczy Białowieskiej. Sylwan 56(3-4): 121-134.
- Büsgen M., Münch E. 1929. The Structure and Life of Forest Trees. Chapman and Hall Ltd., London.
- Gardner G. 1977. The reproductive capacity of *Fraxinus excelsior* on the Derbyshire limestone. J. Ecol. 65(1): 107-118.
- Hyde H. A. 1963. Pollen-fall as a means of seed prediction in certain trees. Grana Palynologica 4(2): 217-230.
- Larsen S. C. 1945. Blomstring og Foraedling hos Ask (*Fraxinus excelsior* L.). Dansk Skovforen Tidsskr. 30(3): 49-89. [For. Abstr. 1946-1947, No. 98.]
- Matthews J. D. 1955. Production of seed by forest trees in Britain. For. Comm. Rep. on For. Res. for the year ending March 1954: 64-78.
- Morozow G. 1958. Nauka o lesie. PWRiL, Warszawa.
- Picard J. F. 1982. Contribution a l'étude de la biologie florale et de la fructification de frêne commun (*Fraxinus excelsior* L.). Rev. For. Franc. 34(2): 97-107.
- Poethig R. S. 1990. Phase change and the regulation of shoot morphogenesis in plants. Science 250: 923-930.
- Remphrey W. R. 1989a. Shoot ontogeny in *Fraxinus pennsylvanica* (green ash). I. Seasonal cycle of terminal meristem activity. Can. J. Bot. 67: 1624-1632.
- Remphrey W. R. 1989b. Shoot ontogeny in *Fraxinus pennsylvanica* (green ash). II. Development of the inflorescence. Can. J. Bot. 67: 1966-1978.
- Sakss K. 1969. Urozzaj i kačestvo semjan jasenja obyknovennogo (*Fraxinus excelsior* L.) v Latvijskoj SSR. W: Voprosy lesnoj selekcii i semenovodstva v Latvijskoj SSR. Zinatne, Riga: 197-208.
- Schaffalitzky de Muckadell M. 1954. Investigations on aging of apical meristems in woody plants and its importance in silviculture. Forstl. Forsogsv. Danm. 25(4): 307-455.
- Šimanjuk A. P. 1964. Biologija drevesnych i kustarnikovych porod SSSR. Prosveščenie, Moskva.
- Šube V. 1980. Vegetativnaja i generativnaja fenologija jasenja obyknovennogo (*Fraxinus excelsior* L.). Raksti Latvijas Lauksaimniecības Akadēmija, No. 175: 16-22.

- Talbert J. T., Heeren R. D. 1979. Sex differences in green ash. Southern J. Appl. For. 3(4): 173–174.
- Tapper P. G. 1992. Irregular fruiting in *Fraxinus excelsior*. J. Veget. Sci. 3(1): 41–46.
- Tomanek J. 1966. Botanika leśna. PWRiL, Warszawa.
- Tomescu A., Florescu I., Mihalache A., Strimbei M., Avramescu C. 1967. Cercetari fenologice la principalele specii forestiere autohtone din Republica Socialista Romania. Inst. Cercetari Forest., Centrul de Documentare Tehnica pentru Economia Forestiera, Bucuresti.
- Val'cova O. V. 1953. K biologii cvetenija jasenja obyknovennogo. Bjull. Mosk. Obšč. Isp. Prirody (Otd. Biol.) 58 (4): 61–70.
- Wardle P. 1961. Biological flora of the British Isles: *Fraxinus excelsior* L. J. Ecol. 49: 739–751.
- Wareing P. F. 1959. Problems of juvenility and flowering in trees. J. Linn Soc. (Bot.) 56: 282–289.

## GENERATIVE PHASE IN ONTOGENESIS

### Summary

In this chapter different aspects of the generative development of *Fraxinus excelsior* are discussed. Juvenility is expressed by various morphological and developmental characteristics, e.g. grafts made from juvenile *F. excelsior* epicormic shoots flushed later than those from adult branches; scions grafted from top branches (adult material) flowered at age 4 while no juvenile grafts were flowering at that age.

Morphological and functional aspects of sexual polymorphism of the genus *Fraxinus* is pointed out both on the flower and individual tree levels. A description is given of the cycle of sexual reproduction with stages of flower bud initiation and flowering. In *F. excelsior* anthesis is before leaves development and the time of flowering is dependent on the latitude: one degree north causes a two day delay in flowering, on the average.

Some other aspects of generative development, namely periodicity of flowering and relation to vegetative growth were treated in relation to data on other species in the genus *Fraxinus*.