

Władysław Chażupka

BADANIA NAD OBFITOŚCIĄ KWITNIENIA ŚWIERKA POSPOLITEGO
/PICEA ABIES /L./ KARST./ W ZALEŻNOŚCI OD WARUNKÓW
SIEDLISKOWYCH

58 - III JESZK

Praca doktorska wykonana w Instytucie
Dendrologii Polskiej Akademii Nauk
w Kórniku pod kierownictwem
Doc. dra habil. Macieja Giertycha

Kórnik 1975

Handwritten text at the top of the page, likely a title or header, which is mostly illegible due to fading.

Several lines of faint, illegible text in the upper middle section of the page.



VIII- 56

Large block of very faint, illegible text in the lower middle section of the page.

Handwritten text at the bottom of the page, likely a signature or date, which is mostly illegible.

SPIS TREŚCI

1/2 pomy to literature?

1. WSTĘP	4
2. PRZEGLĄD LITERATURY	5
2.1. <u>Zagadnienia fizjologii wzrostu i rozwoju</u> świerka	5
2.2. Wpływ czynników klimatycznych na kwitnienie świerka	44
2.3. Wpływ warunków glebowych i nawożenia mine- ralnego na obrządzanie szyszek i nasion u świerka	47
3. CEL I ZAKRES PRACY	51
4. MATERIAŁY I METODY	53
4.1. Klimat a obrządzanie szyszek	53
4.1.1. Źródła danych o obrządzaniu i klimacie	53
4.2. Nawożenie mineralne a kwitnienie drzewostanu.	55
4.2.1. <u>Opis i założenie powierzchni doświad-</u> czalnej	55
4.2.2. Sposób nawożenia	57
4.2.3. Analizy glebowe	58
4.2.4. <u>Zbiór danych o przyroście</u>	59
4.2.5. <u>Zbiór danych o obrządzaniu</u>	61
4.3. Nawożenie mineralne a kwitnienie pojedynczych drzew	62
4.3.1. <u>Założenie doświadczeń</u>	62
4.3.2. Sposób nawożenia	64
4.3.3. <u>Zbiór danych o kwitnieniu</u>	66
4.4. Zastosowane metody statystyczne	66
5. WYNIKI	71

Ze dwa

44

5.1. Wpływ klimatu na obradzanie szyszek	71
5.1.1. Okresowość obradzania	71
5.1.2. Okresy i czynniki klimatyczne o szczegól- nym znaczeniu dla zawiązywania kwiatów	73
5.1.3. Rola temperatury i usłonecznienia w za- wiązywaniu kwiatów	74
5.2. Skutki nawożenia mineralnego na powierzchni drzewostanowej	78
5.2.1. Obradzanie szyszek	78
5.2.2. Obradzanie kwiatów męskich	78
5.2.3. Produkcja nasion	82
5.2.4. Cechy wzrostowe drzew	87
5.2.5. Gleba	89
5.2.6. Opad ściółki	93
5.3. Wpływ nawożenia mineralnego na kwitnienie po- jedynczych drzew	96
6. DYSKUSJA	98
7. STRESZCZENIE	109
8. LITERATURA	111

*Wprowadzenie
normy
zobacz
na stronie*

1. WSTĘP

Znajomość warunków w jakich przebiega proces roznażania generatywnego u drzew leśnych stanowi podstawę działań praktycznych, mających na celu zwiększenie produkcji nasion wysokiej jakości. Drzewa leśne charakteryzują się naturalną okresowością obradzenia nasion. Zjawisko to, niekorzystne z punktu widzenia planowych zalesień, wymaga przeciwdziałania ze strony leśnika. Chodzi mianowicie o złagodzenie jego skutków bądź poprzez zwiększenie produkcji nasion w latach urodzajnych, a następnie długoletnie ich przechowywanie, bądź poprzez zwiększenie produkcji nasion w latach nieurodzajnych, czyli zmniejszenia odstępu czasu między kolejnymi dobrymi urodzajami.

Poszukiwanie skutecznych metod stymulacji kwitnienia drzew musi być poprzedzone badaniami wzajemnych zależności między roznażaniem generatywnym a kompleksem czynników zewnętrznych i wewnętrznych. To stwierdzenie uzasadnia podjęcie w przedstawianej pracy badań zmierzających do ustalenia zależności między kwitnieniem i obradzeniem nasion u świerka pospolitego a pewnymi, wybranymi elementami siedliska leśnego. Świerk stanowi dobry obiekt badawczy ze względu na wyraźną okresowość w obradzeniu nasion.

Realizacja badań objęła studia literatury związanej z tematem, analizę związków między czynnikami klimatycznymi a obradzeniem szyszek oraz analizę wpływu nawożenia mineralnego na pojedyncze drzewa i drzewostan świerka pospolitego.

2. PRZEGLĄD LITERATURY

2.1. Zagadnienia fizjologii wzrostu i rozwoju świerka

Kwitnienie oraz obradzanie szyszek i nasion są bardzo istotnymi fazami w rocznym cyklu życiowym drzew. Pojedynczy cykl generatywny u głównych krajowych gatunków drzew iglastych obejmuje, licząc czas od zawiązania pąków kwiatowych do zakończenia naturalnego wysiewu nasion, cztery sezony wegetacyjne u sosny i trzy u jodły, modrzewia i świerka.

Długi czas trwania cyklu generatywnego powoduje, że podlega on wpływom zmieniających się czynników siedliskowych, a szczególnie klimatu. Koniecznym więc wydaje się w tym miejscu przedstawienie takiego cyklu u świerka z uwzględnieniem związanych z tym procesów fizjologicznych oraz czynników zewnętrznych, którym podlega. Dla omówienia niektórych zjawisk, niedostatecznie lub zupełnie nie badanych u świerka pospolitego, wykorzystano wyniki badań przeprowadzonych u innych gatunków z rodzaju *Picea*.

Czynniki wpływające na wzrost i rozwój

Okres młodociany i dojrzałość fizjologiczna

Powszechnie przyjętą cechą określającą stadium młodocianości u drzew jest brak kwitnienia. Takie ujęcie zagadnienia wymaga jednak uzasadnienia fizjologicznego. W oparciu o wyniki swych badań Pharis i jego współpracownicy /wg Jacksona i Sweeta 1972/ uważają, że okres młodociany u drzew iglastych jest to czas, w którym odpowiednie hormony /gibereliny w przypadku Cupressaceae i Taxodiaceae/ nie osiągnęły jeszcze stężenia krytycznego, niezbędnego dla indukcji kwitnienia. Ostatnie

wyniki Dunberga /1974/, wskazujące na udział endogennych gibberelin w procesie zawiązywania kwiatów u świerka pospolitego, stanowią dalsze uzasadnienie takiej definicji.

Dornling, Gustafsson i Wettstein /1968/ przypuszczają, że przejście drzew z okresu młodocianego w dojrzały związane jest z procesami wzrostowymi. Autorzy ci rozważają dwie możliwości:

1. jeśli czynnikiem decydującym jest tu ilość cykli wzrostowych, to można by kontrolować zakończenie fazy młodocianej poprzez sztuczne skrócenie pojedynczego cyklu życiowego i przyspieszenie w ten sposób osiągnięcia dojrzałości;

2. jeśli natomiast czynnikiem decydującym jest ogólna wielkość drzewa, to można próbować osiągnąć cel poprzez ustalenie optymalnego /dającego maksymalny przyrost/, kontrolowanego cyklu wzrostowego. Powyższe teoretyczne rozważania nie zostały, jak dotąd, potwierdzone doświadczalnie.

Poza brakiem kwitnienia, drzewa we wczesnej młodości różnią się od dojrzałych osobników tego samego gatunku wieloma innymi cechami. Przykładowo można tutaj wymienić pokrój, układ liści na pędzie /filotaksja/, budowę anatomiczną organów, przebieg rocznego cyklu życiowego itp. /Kramer i Kozłowski 1960, Kozłowski 1971/. Pędzenie u jedno- i dwuletnich siewek świerka pospolitego zaczyna się wcześniej i trwa dłużej niż u osobników kilkudziesięcioletnich /Bägen i Münch 1961, Veveris 1972/. Okres młodociany występuje u wszystkich drzew /Schafalitzky de Muckedell 1954/, jednak jego cechy u świerków nie zostały dotąd wyraźnie zdefiniowane.

Długość okresu młodocianego, a więc czas do pierwszego kwitnienia, jest różna u różnych gatunków świerków. Należy

przy tym odróżniać osiągnięcie zdolności do kwitnienia od okresowości kwitnienia, występującej wyraźnie m.in. u świerków. U świerka pospolitego okres młodociany trwa przeciętnie 20 - 25 lat /Wareing 1959/, chociaż pierwsze kwitnienie u tego gatunku obserwowano już w wieku 9 - 10 lat /Winiarski 1886, Starčenko 1964, Chażupka 1972/. O wiele krótszy, sześciu- siedmioletni okres młodocianości obserwuje się u świerków północno-amerykańskich: *Picea glauca* /Moench/ Voss i *P. mariana* /Mill./ BSP /Wright 1964, Skutko 1970/, przy czym kwiaty żeńskie pojawiają się u nich o 1 - 2 lata wcześniej niż kwiaty męskie /Fraser 1967/.

Obfite kwitnienie połączone z obradaniem nasion rozpoczyna się nieco później. Panov /1950/ podaje następujące dane dotyczące wieku rozpoczynania obradania nasion przez *P. abies* w Bośni: drzewa rosnące pojedynczo - 25 lat, na brzegu drzewostanu - 25 do 30 lat, w drzewostanie - powyżej 35 lat. W Polsce pojedyncze drzewa zaczynają obradzać nasiona w wieku 30 - 40 lat, a w drzewostanie - około 60 lat /Tomanek 1966/.

Na marginesie omawianego zagadnienia należy wspomnieć o kwitnieniu szczepów. Jeśli zrazy pochodzą z dojrzałych drzew, to mogą one zakwitnąć już w cztery lata po szczepieniu /Dormling 1970/, ale obfite kwitnienie szczepów na plantacji nasiennej występuje dopiero po około 20 latach /Nilsson i Wiman 1967/. Daje to szczepom co najmniej 10 lat przewagi nad siewkami, które w warunkach szwedzkich zaczynają kwitnąć w wieku powyżej 30 lat /Wright 1964/.

W fazie dojrzałości fizjologicznej intensywność obradania szyszek ulega stopniowemu nasileniu, osiągając w warunkach Puszczy Białowieskiej maksimum w wieku 110 - 120 lat /Chażupka 1972/.

Fotoperiodyzm i temperatura

Świerki, w tym także i *P. abies*, należą do gatunków wykształcających wyraźne ekotypy fotoperiodyczne /Vaartaja 1959, Magnesen 1969, 1972/. Doświadczenia ekologiczne - terenowe i fitotronowe - wykazały wyraźny wpływ fotoperiodu na wzrost i rozwój świerka. Stwierdzono, że długi dzień sprzyja przedłużeniu okresu wzrostu pędów na długość i opóźnia wejście siewek *P. abies* w stan spoczynku /Nitsch 1957 a i b, Magnesen 1972/; powoduje też utrzymywanie się wysokiej aktywności auksyn przez dłuższy czas oraz zwiększa przyrost grubości u *P. glauca* i *P. mariana* /Fraser 1967, 1971/. Przeciwnie reakcje wywołuje redukcja długości dnia: krótki dzień przyspiesza znacznie zakończenie wzrostu na długość u *P. abies* /Magnesen 1969/. W zależności od pochodzenia nasion krytyczne długości dnia, powodujące zahamowanie wzrostu na długość wahają się u świerka pospolitego w granicach 10 - 16 godzin /Nitsch 1957 a, Downs 1962, Dormling, Gustafsson i Wettstein 1968/. Wpływ fotoperiodu na zahamowanie wzrostu na długość można wyrazić również długością nocy. Dormling /1973/ ustaliła, że krytyczna długość nocy, przy której ustaje wzrost na długość zwiększa się regularnie z północy na południe. Przykładowo: północno-szwedzkie populacje świerka pospolitego wymagają do tego celu przynajmniej 2 godzin nocy, natomiast populacje środkowo-europejskie - minimum 7 godzin /Dormling 1973/.

Niewiele informacji istnieje na temat wpływu fotoperiodu na rozszarpienie generatywne u świerków. Stwierdzono, że młode osobniki *P. glauca* i *P. mariana* rosnące w warunkach długiego dnia zawiązały paki kwiatowe 2 lata wcześniej od siewek rosną-

cych w warunkach naturalnych /Fraser 1967/.

Owens /1973/ badając rozmnażanie generatywne drzew iglastych, zaliczył rodzaj *Picea* do typu *Tsuga - Picea*, w którym różnicowanie pąków kwiatowych podlega wpływowi długości dnia. Wniosek ten oparty jest jednak głównie na analizie cyklu generatywnego *Tsuga heterophylla* /Raf./ Sarg. i nie wiadomo dokładnie w jakim stopniu dotyczy on również świerków.

Ważny i wyraźny wpływ na procesy wzrostowe i rozwojowe u świerków wywiera temperatura. O ile sam proces zawiązywania pąka szczytowego uzależniony jest od długości dnia /Dormling, Gustafsson i Wettstein 1968/, o tyle jego wzrost i przygotowanie do zimy zależą od warunków cieplnych: niskie temperatury opóźniają ten proces, wyższe - przyspieszają /Magnesen 1969/, przy czym działanie to zaznacza się dopiero po skróceniu dnia w końcu lata /Magnesen 1971/. Ekstremalnie wysokie lub niskie temperatury nocne w czasie formowania pąków zmniejszają także ogólny przyrost młodych osobników świerka w następnym sezonie wegetacyjnym /Dormling, Gustafsson i Wettstein 1968/. Sarvas /1972/ uważa, że temperatura jest głównym czynnikiem decydującym o przebiegu procesów wzrostowych i rozwojowych u drzew. Przeprowadzone przez niego badania wielu gatunków /w tym także i *P. abies*/ wykazały, że poszczególne fazy rozwojowe w rocznym cyklu życiowym drzew następują po osiągnięciu pewnego stażego dla danego gatunku procentu tzw. rocznej sumy ciepła lub sumy temperatur.

Ustąpienie spoczynku i wznowienie wzrostu spowodowane jest u *P. abies* wspólnym działaniem przechłodzenia i fotoperiodu /Worrall i Mergen 1967/. Przechłodzenie może być zastąpione działaniem długiego dnia, natomiast w warunkach krótkiego dnia

wzrost nie jest wznowiany bez przechłodzenia /Nienstaedt 1967, Worral i Mergen 1967/.

Badania fitotronowe rocznego cyklu życiowego młodych osobników *P. abies* doprowadziły do ustalenia optymalnego, tzn. dającego maksymalny przyrost wysokości, kontrolowanego okresu wegetacyjnego dla środkowo-europejskich i arktycznych /liczby w nawiasach/ proveniencji świerka pospolitego. Okres taki obejmuje 15/13/ tygodni: 4 /3/ tygodnie pędzenia i wzrostu w długim dniu, 3 /2/ tygodnie zawiązywania pąka szczytowego w krótkim dniu, 4 /4/ tygodnie formowania pąka w krótkim dniu i 4 /4/ tygodnie spoczynku w przechłodzeniu /Dormling, Gustafsson i Wettstein 1968/.

Topofiza

Zjawisko zachowywania przynajmniej przez pewien czas indywidualnych cech pędu po przeszczepieniu - topofiza, znane jest u wielu gatunków drzew. Pewną część korony, w której nie zawiązują się kwiaty można określić jako młodocianą. Otóż osobniki wyrosłe z pąków lub zrazów pobranych z tej strefy zachowują przez pewien czas po rozmnożeniu cechy młodociane, natomiast osobniki wyrosłe ze zrazów pobranych z dojrzałej, zawiązującej kwiaty części korony, wykazują tylko cechy dojrzałości i różnią się od potomstwa generatywnego tym, że nie posiadają u podstawy korony strefy młodocianej /Doorenbos 1965/. Przeszczepione pędy boczne głównych gałęzi *P. abies* wykazywały silniejszą tendencję do wzrostu horyzontalnego niż szczepy pochodzące z przyrostów wierzchołkowych tych gałęzi /Andersson i Nilsson, wg Dormling 1970/. Szczepy pochodzące z niższych okółków korony /zrazy zarówno wierzchołkowe, jak

i boczne/ miały mniej kwiatów, chociaż nawet szczyty z najniższych części korony mogą obradzać nieliczne kwiaty żeńskie i męskie /Dormling 1970/. Z powyższego wynika, że zjawisko topofizy nie jest u świerka zbyt silne i trwałe. Świadczy o tym także fakt wegetatywnego rozmnażania świerka przez odkłady, kiedy to najniższe gałęzie ukorzeniają się i przekształcają się w normalne drzewa /Stecki 1948/. Naturalne przekształcenie topofizy następuje także wtedy, gdy gałęzie obalonego, lecz jeszcze żyjącego dojrzałego świerka przybierają pokrój normalnych drzew, tworząc charakterystyczne szpalery /Stecki 1948/.

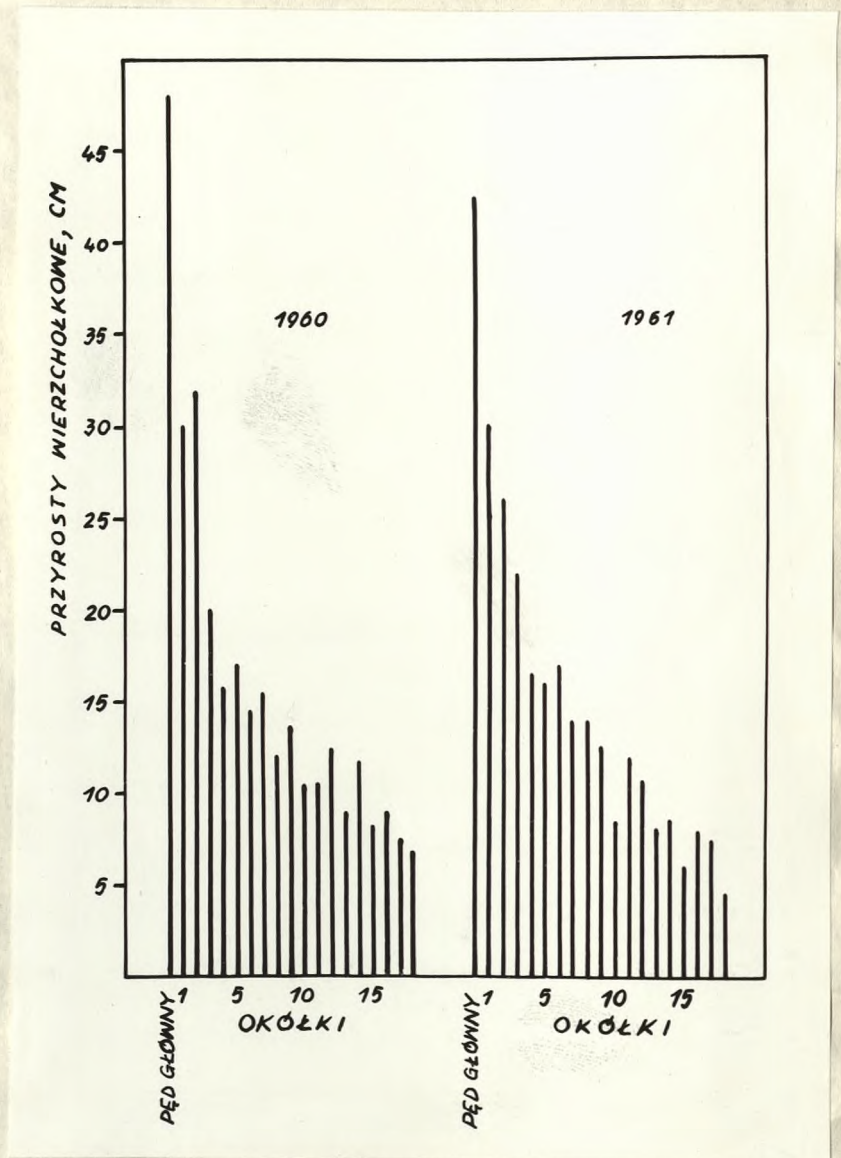
Topofiza pozostaje jednak istotnym problemem na plantacjach nasiennych, gdzie często obserwuje się przez długi czas utrzymywanie się pewnych cech części korony, z której pobrano zrazy.

Korelatywne procesy wzrostowe

Nie znaleziono w literaturze danych dla świerka pospolitego na wyżej podany temat. Pewne korelacje wzrostowe można scharakteryzować na przykładzie innych gatunków świerków.

U *P. glauca* i *P. mariana* stwierdzono występowanie konkurencyjnego ograniczenia wzrostu pędów przez inne, rosnące bliżej wierzchołka. Przyrosty roczne gałęzi na długość u 6-letnich drzewek tych gatunków zmniejszały się stopniowo od najwyższego okółka ku najniższemu: pęd główny przyrastał więcej niż pędy drugiego rzędu, te zaś z kolei więcej niż pędy trzeciego rzędu itd. Gałęzie drugiego rzędu posiadały ponadto sukcesywnie krótszy okres i wolniejsze tempo dziennego przyrostu w kierunku od wierzchołka ku podstawie korony /Kozłowski i Ward 1961/. Podobnie rzecz wyglądała u 18-letniego *P. glauca*, gdzie

przyrost długości gałęzi na poszczególnych okółkach zmniejszał się regularnie /rys. 1/ w miarę obniżania się okółków /Fraser 1962/. Wierzchołkowe pąki liściowe na dolnych gałęziach były mniejsze i lżejsze niż w górnych częściach korony /Fraser 1966/.



Rys. 1. Ogólny przyrost długości pędu głównego i gałęzi 18 okółków u *Picea glauca* w latach 1960 i 1961 /wg Frasersa 1962/.

Stwierdzono również, że spryskiwanie kwasem ginerelinowym powoduje osłabienie roli wierzchołka u świerków /Pharis,

Chung-Chi i Glenn 1972/. Osłabienie to polega na wzmocnieniu negatywnego geotropizmu gałęzi bocznych, które zaczynają skutecznie konkurować z pędem głównym.

Substancje wzrostowe

Występowanie i działanie substancji wzrostowych u świerków jest jeszcze mało poznane. Fröhlich /1958/ potwierdził wyniki Zimmermanna /Giertych 1964/, iż paki wierzchołkowe świerka pospolitego zawierają więcej auksyn niż boczne. Steen /1972/ wykryła w pąkach P. abies obecność auksyny IAA oraz innych stymulatorów wzrostu, których jednak nie potrafiła zidentyfikować. W badanych organach wystąpiły także inhibitory wzrostu, które maskowały obecność stymulatorów. W pędach 10 - 15 i 80-letnich świerków pospolitych, zebranych w porze najintensywniejszego wzrostu, wykryto substancje podobne do giberelin /Dunberg 1973, 1974/. Wierzchołki pędów zawierały więcej tych substancji niż igły, w których ponadto znajdowały się inhibitory. Ilość substancji giberelinopodobnych była zbliżona u drzew młodych i starych.

Wg Samsonovej /1970/ procesy przygotowawcze do rozpoczęcia wzrostu przebiegają u P. abies przy zmniejszonym stężeniu inhibitorów, a intensywny wzrost na wysokość odbywa się równoległe z dużą zawartością stymulatorów i w obecności znacznej ilości inhibitorów wzrostu. Zdaniem Egorovej /1972/ u przygiętych osobników P. abies maleje stężenie substancji wzrostowych w pąkach wierzchołkowych pędów głównych, rośnie zaś w pąkach wierzchołkowych gałęzi, co prowadzi do nasilenia wzrostu gałęzi bocznych i tworzenia charakterystycznych form parasolowatych.

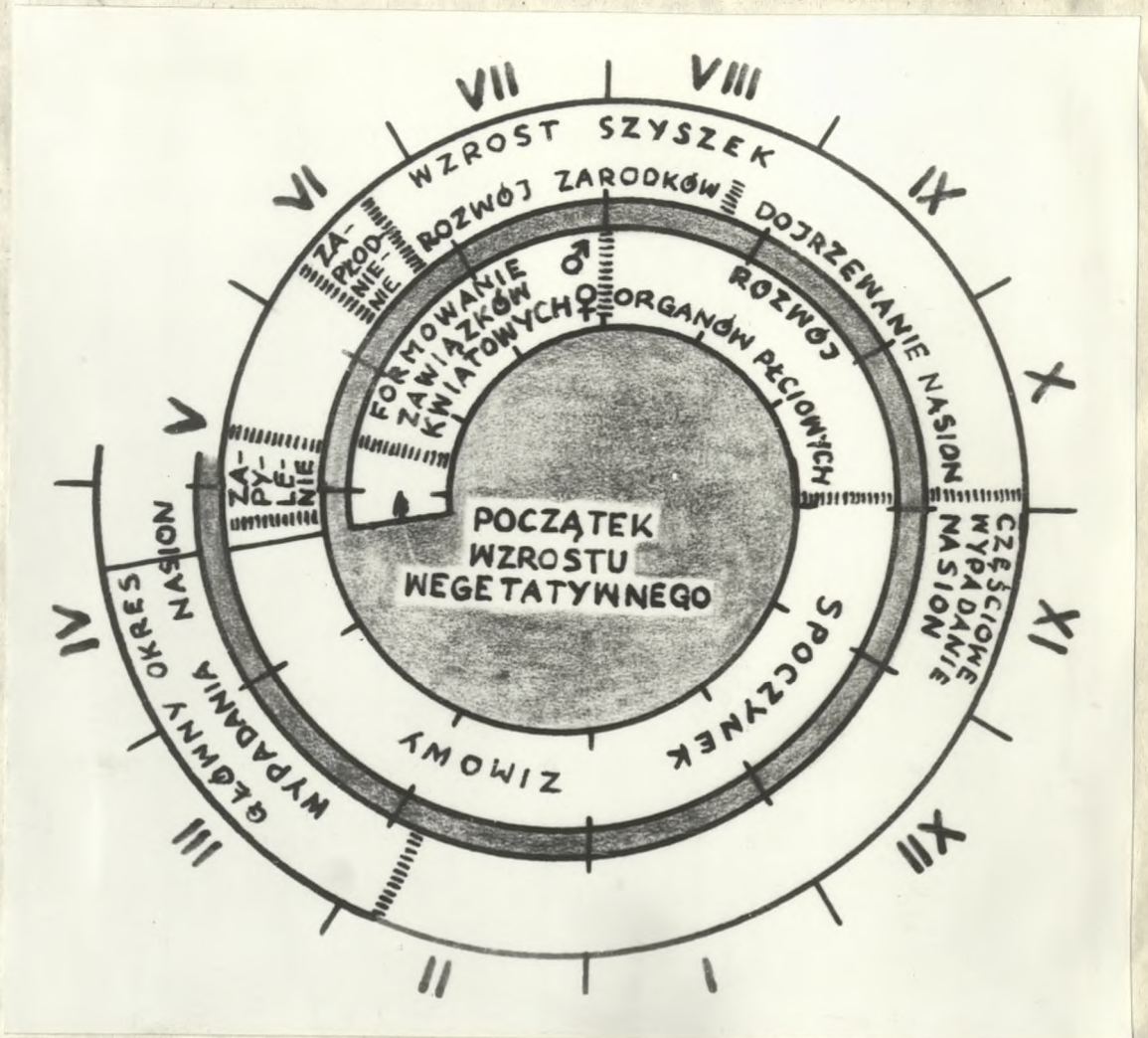
Reakcje różnych gatunków świerków na traktowanie substancjami wzrostowymi są bardzo odmienne. Podawanie gibereliny w różnych stężeniach i różnymi sposobami nie wywołało dodatnich reakcji w przyroście na wysokość u młodych osobników *P. abies* /Komissarov 1961, Smirnov 1967/, *Picea engelmannii* /Parry/ Engelm. /Knight 1958/ i *Picea marinda* Link. /Dabral i Ghei 1961/. Pozytywny wpływ gibereliny na przyrost wysokości zaznaczył się, w przeciwieństwie do wyników Komissarova i Smirnova, u *P. abies* /Dobrescu i Catrina 1965/ oraz u *P. glauca* /Marth, Audia i Mitchell 1956/, natomiast *Picea sitchensis* Carr. zareagował redukcją wzrostu na wysokość /Melchior 1961/.

Traktowanie korzeni kwasem indoloctowym przyspieszyło wzrost na wysokość oraz zwiększyło ilość i przeżywalność igieł u świerka pospolitego, jednak efekty te były widoczne tylko w pierwszym roku /Eremin 1967/. Pąki kilku gatunków świerka hodowane na agarze nie zareagowały wzmożonym wzrostem na podawane w różnych stężeniach regulatory wzrostu m.in. kinetyny /Chalupe i Durzan 1973/. Dodawane do pożywki retardanty wzrostu spowodowały opóźnienie, a w wyższych stężeniach prawie całkowite zahamowanie wzrostu korzeni i pędów u kilkutygodniowych siewek *P. abies*; giberelina przeciwdziałała tylko negatywnemu wpływowi retardantów na wzrost pędów /Dunberg i Eliasson 1972, Dunberg 1974/.

jeżdżak 60
Mało znana jest rola substancji wzrostowych w procesie kwitnienia u *P. abies*. Wyniki Dunberga /1974/ są pierwszymi, które wskazują na udział endogennych giberelin w zawiązywaniu pąków kwiatowych u tego gatunku. Traktowanie przez Dunberga szczepów retardantami wzrostu zmniejszyło zarówno ilość kwiatów żeńskich, jak i męskich. Działanie retardantów polega,

zdaniem Dunberga, prawdopodobnie na hamowaniu biosyntezy giberelin.

Rozwój organów generatywnych



Rys. 2. Schemat cyklu generatywnego u świerka pospolitego.

Na rys. 2 przedstawiono schemat cyklu generatywnego u świerka pospolitego. Przy opracowaniu tego schematu posłużono się danymi fenologicznymi z Białorusi, Szwecji i Finlandii, które skorygowano przy pomocy ogólnikowych informacji pochodzących ze źródeł polskich. Poszczególne fazy cyklu generatywnego świerka omówiono szczegółowo poniżej.

Wzrost wegetatywny w sezonie wegetacyjnym

Fenologowie radzieccy wyróżniają dwie formy świerka pospolitego: wczesną i późną. Kairiukštis /1962/ podaje, że na Litwie forma wczesna zaczyna wzrost około połowy maja, na tydzień przed formą późną. Jurkevič i Golod /1966/ identyfikują obie formy fenologiczne z formami botanicznymi uważając, że wczesne rozpoczęcie wzrostu jest charakterystyczne dla *P. abies* f. *erythrocarpa*, a późniejsze - dla *P. abies* f. *chlorocarpa*. Sätler /1952/ i Dengler /1955/ stwierdzili natomiast, że między barwą szyszek a tempem rozwoju pędów nie ma wyraźnego związku.

Rozchylanie się łusek paków liściowych uważane jest za początek wzrostu na wysokość, który zaczyna się niejednakowo w różnych położeniach geograficznych i warunkach klimatycznych. W Rumunii na wysokości 1000 m n.p.m. *P. abies* rozpoczyna wzrost na wysokość przeciętnie w trzeciej dekadzie maja. Niżej, na wysokości 500 - 600 m n.p.m., początek wzrostu ma miejsce w pierwszych dniach maja /Tomescu 1957, Tomescu i inni 1967/. Na podstawie obserwacji przeprowadzonych na powierzchniach doświadczeń proveniencyjnych *P. abies* w Polsce stwierdzono, że początek pędzenia można ustalić na koniec kwietnia i pierwszą dekadę maja /Giertych 1973/. W południowej Finlandii świerk rozpoczyna wzrost na wysokość na przełomie drugiej i trzeciej dekady maja /Huikari i Paarlahti 1967/.

Komórki miazgi /kambium/ zaczynają się u świerka dzielić w południowej Norwegii około 20 maja /na wysokości 260 m n.p.m./, tj. na siedem dni przed rozpoczęciem wzrostu na wysokość, zaś w górach ta różnica wzrasta nawet do dwudziestu dni /Mork 1960/. Podobny fakt stwierdzono również na Litwie /Kairiukštis

1962/, natomiast Worral /1970/ stwierdził, że zgodnie z hormonalną teorią formowania drewna data zapoczątkowania wzrostu na grubość na wysokości pierśnicy była u P. abies skorelowana dodatnio z datą zapoczątkowania wzrostu na wysokość, a ujemnie - z wysokością liczoną od pierśnicy do podstawy żywej korony. W Polsce w warunkach górskich działalność miazgi u świerka rozpoczyna się na przełomie maja i czerwca, a pierwsze zdrewniałe elementy drewna wczesnego tworzą się w drugiej i trzeciej dekadzie czerwca. Zakończenie formowania słoju rocznych następuje w drugiej dekadzie sierpnia /Ernich 1963/.

Okres wzrostu jest równocześnie porą gromadzenia przez drzewa substancji organicznych. W 75-letnim drzewostanie świerka pospolitego największa akumulacja tych substancji ma miejsce w czerwcu i lipcu /Smirnov 1964/.

Często przy końcu lata, po zakończeniu wzrostu na wysokość występuje pędzenie wtórne zwane świętojańskim lub sierpniowym. Jest ono częstsze u świerków rosnących w niższych położeniach /Holzer 1963, 1967/. U niewielkiego procentu osobników stwierdzono nawet dwa pędzenia świętojańskie /Anić 1956/. Wtórne pędzenie u świerka uzależnione jest od fotoperiodu, opadów, nawożenia /Holzer 1967/ oraz od uprawy gleby i ogólnej wielkości drzewa /Badalov 1963/. Można przypuszczać, że wtórny przyrost w tym samym sezonie wegetacyjnym jest wynikiem nagromadzenia zwiększonej ilości asymilatów w czasie sprzyjających warunków pogodowych /Holzer 1967/. Osobniki z wtórnym pędzeniem lepiej przyrastają /Leibundgut 1955, Badalov 1963/, wykazują jednak silniejszą tendencję do rozdławiania pędów /Leibundgut 1955/.

Zawiązywanie i różnicowanie pąków

W końcowej fazie wzrostu na wysokość zakładają się i różnicują zawiązki pąków. U świerka na Białorusi ustalono, że proces ten zaczyna się zwykle w trzeciej dekadzie lipca /Jurkevič i Golod 1966/, w Bułgarii natomiast *P. abies* formuje pąki w okresie od końca maja do końca czerwca /Ploščakova-Balevska 1970/.

Bardzo interesujące zagadnienie przebiegu różnicowania się pąków na liściowe i kwiatowe oraz czynników decydujących o zróżnicowaniu pąków kwiatowych na męskie i żeńskie nie znalazło, jak dotąd, dostatecznego wyjaśnienia. Zdaniem Debazaca /1965/ przyszły charakter pąków wiąże się ściśle z żywotnością merystemów wierzchołkowych. Varnell i Romberger sądzą /1967/, że przeznaczenie pąka u *P. abies* decyduje się nie w czasie inicjacji zawiązków, lecz w trakcie ich zróżnicowania na liściowe i kwiatowe. Spośród podobnych początkowo merystemów wierzchołkowych różnicują się najpierw w końcu lata zawiązki kwiatów męskich o kształcie półkulistym. Zawiązki kwiatów żeńskich i liściowe, paraboloidalne w kształcie, pozostają podobne do siebie aż do zimy, kiedy to w pąkach kwiatowych żeńskich pojawiają się zawiązki kusek okrywowych i nasiennych. W zależności od położenia geograficznego, w drugiej połowie lipca lub na początku sierpnia można rozpoznać pąki kwiatowe pod mikroskopem /Tiren 1935/. Po zróżnicowaniu pąków kwiatowych na męskie i żeńskie zaczyna się w nich rozwój organów generatywnych: pręcików oraz kusek okrywowych i nasiennych. W Bułgarii świerk wykształca w pełni pąki kwiatowe do końca października /Ploščakova-Balevska 1970/, a w rejonie Archan-gielska - w połowie września /Barabin 1967/. Rozwój męskich organów generatywnych przebiega nieco szybciej /Frazer 1962/.

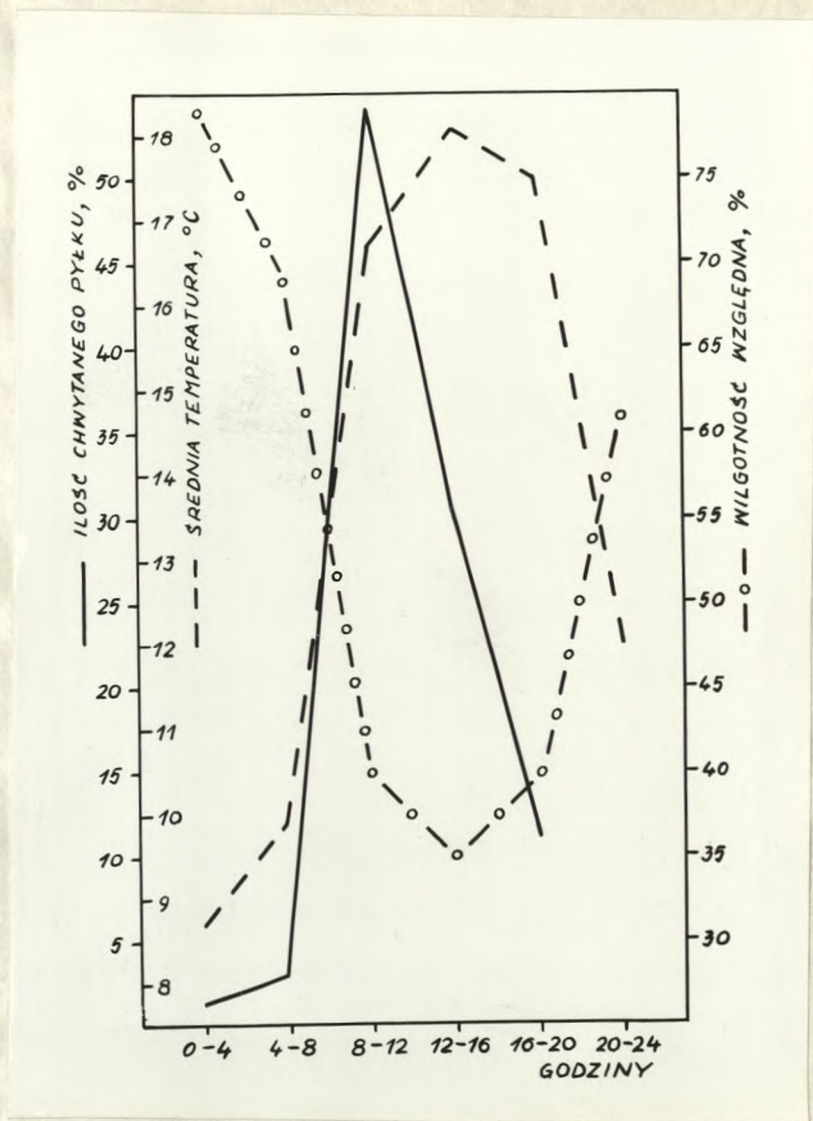
jednak zarówno pąki kwiatowe męskie, jak i żeńskie wchodzą w okres zimy w stadium komórek macierzystych mikrospor i megaspor /Sutton 1969/. Wykształcone jesienią organy generatywne podlegają w czasie zimy jedynie zmianom ilościowym - powiększają się /Rauter i Farrar 1969/.

Kwitnienie

Po spoczynku zimowym następuje rozchylenie się łusek pąkowych - wstępna faza kwitnienia /Jurkevič i Golod 1966/. Poprzedzona jest ona podziałem redukcyjnym w komórkach macierzystych, co objawia się u P. glauca czerwienieniem pręcików od podstawy ku wierzchołkowi /Winton 1964 a, Sutton 1969/. Między mejozą w komórkach macierzystych pyłku a początkiem pylenia upływa pewien okres czasu/mniej więcej trzy tygodnie/, którego długość zależy od średniej temperatury dziennej; im jest ona wyższa, tym okres ten jest krótszy, przy czym nie jest to prosta zależność liniowa /Winton 1964 b/. Sarvas /1972/ stwierdził, że poszczególne fazy mejozy w komórkach macierzystych pyłku P. abies oraz pylenie następują w różnym czasie w kolejnych latach, zawsze jednak po nagromadzeniu pewnego stałego procentu rocznej sumy temperatur.

W Polsce świerk pospolity kwitnie na przekrobie kwietnia i maja, na dwa tygodnie przed sosną /Tyszkiewicz 1949/. Na Białorusi rozchylenie łusek pąkowych następuje w pierwszej dekadzie maja, a w kilka dni później zaczyna się pylenie /Jurkevič i Golod 1966/. W południowej Finlandii świerk rozpoczyna pylenie przeciętnie około 26 maja, a wysypywanie pyłku trwa tam mniej więcej dwa tygodnie /Sarvas 1957/. Rys. 3 spo-

rzędzony na podstawie danych Sarvasa /1955/, ilustruje przebieg pylenia świerka w ciągu doby. Maksimum wysypywania pyłku występuje w godzinach przedpołudniowych, a po południu pylenie słabnie, by ustać zupełnie w nocy.



Rys. 3. Dobowy przebieg pylenia u świerka pospolitego /wg Sarvasa 1955/ w Finlandii.

U świerka pospolitego, zarówno u potomstwa generatywnego, jak i u szczepów występuje zjawisko metandrii /początek pylenia następuje później niż rozchylenie łusek kwiatów żeńskich/.

jednak u tych samych drzew czas zdolności kwiatów żeńskich do zapylenia przedłuża się i obejmuje częściowo okres pylenia /Sarvas 1968, Eriksson, Jonsson i Lindgren 1973/.

Dobowy i sezonowy przebieg pylenia związany jest ściśle z rozkładem temperatury i wilgotności powietrza /rys. 3/. Silne wiatry również mogą przyspieszyć uwalnianie pyłku, a deszcz może przerwać pylenie na pewien czas. Rozpoczęcie pylenia uzależnione jest ponadto od szerokości geograficznej i wysokości nad poziom morza. W miarę przesuwania się z południa na północ opóźnienie w zakwitaniu wynosi średnio dwa dni na jeden stopień szerokości geograficznej /Jurkevič i Golod 1966/, a różnica wysokości 1100 m jest w Bułgarii przyczyną 5-tygodniowej różnicy w terminie rozpoczynania kwitnienia /Velkov, Ploščakova i Tilev 1967/.

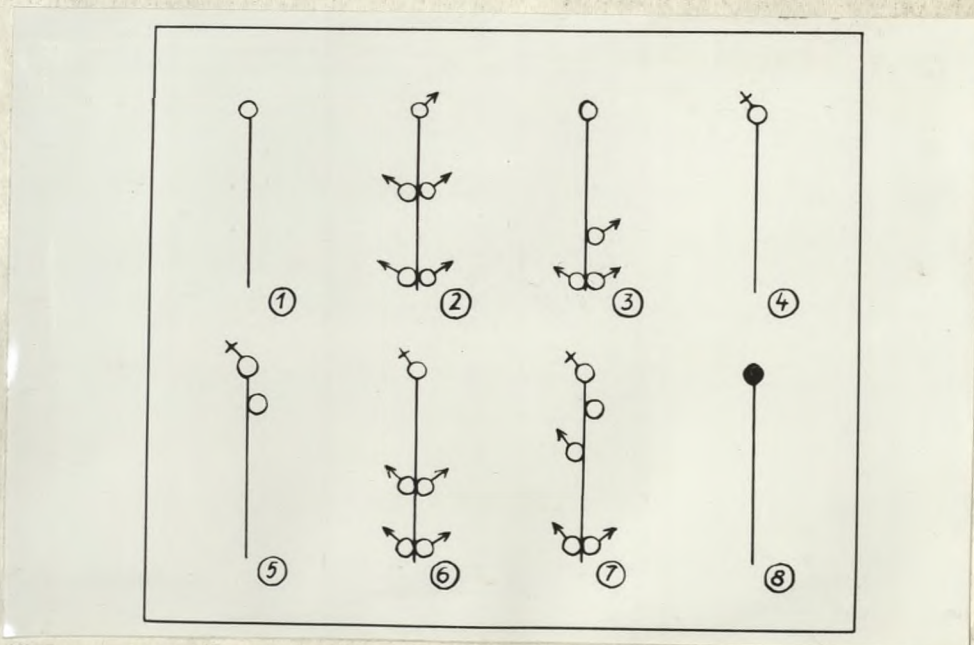
Rozmieszczenie kwiatów w koronie

U pojedynczo rosnących drzew *P. abies* kwiaty żeńskie pokrywają zewnętrzną część korony, schodząc do najniższych gałęzi. Większość kwiatów żeńskich występuje jednak w górnej połowie korony, natomiast kwiaty męskie - w dolnej. Fraser i McGuire /1969/ badając rozmieszczenie szyszek na 31-letnim osobniku *P. mariana* stwierdzili, że prawie wszystkie szyszki powstały na gałęziach okózków od drugiego do siódmego licząc od wierzchołka.

Korony świerków rosnących w zwarciu wykazują większe zróżnicowanie, gdy chodzi o rozmieszczenie kwiatów. Można wyróżnić w nich trzy strefy: górną - w której występują w przewadze kwiaty żeńskie, środkową - gdzie znajdują się kwiaty

żeńskie i męskie oraz dolną - która jest miejscem występowania kwiatów męskich. W strefie górnej znajduje się około 60 % ogółu kwiatów żeńskich i 43% kwiatów męskich, w strefie środkowej odpowiednio: 31% oraz 39%, a w strefie dolnej - 9% i 18% /Eliason i Carlson 1968/. Obserwacje rozmieszczenia kwiatów w koronach różnowiekowych osobników *P. abies* wykazały, że wraz ze starzeniem się drzew wydłuża się strefa występowania kwiatów żeńskich, przy czym w wieku 30 - 160 lat największa ich ilość występuje na okółkach od szóstego do dziesiątego licząc od wierzchołka /Barabin 1968 a/.

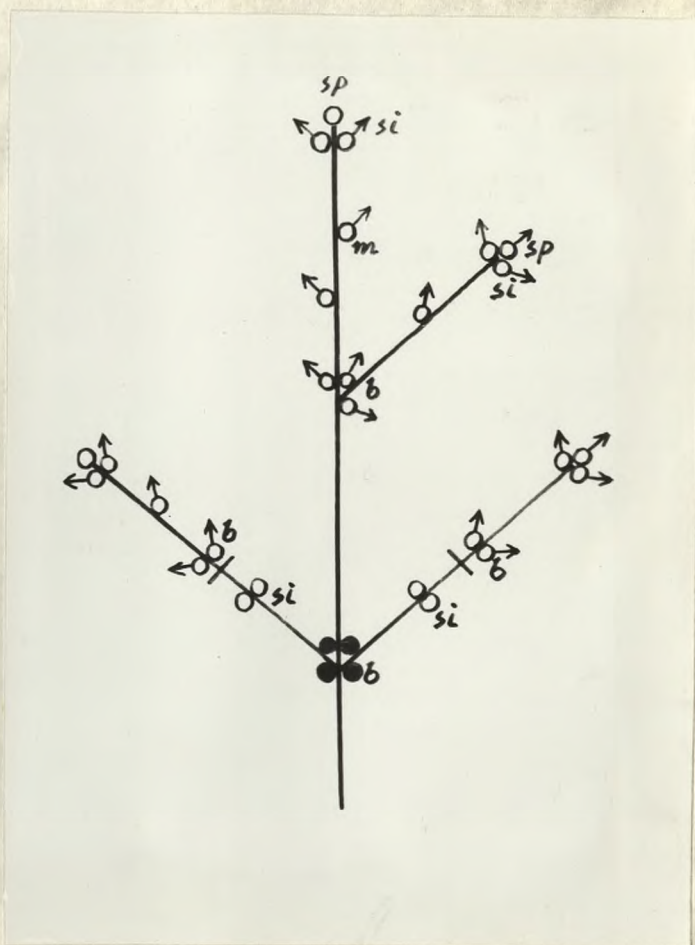
Rozmieszczenie kwiatów w koronie wiąże się z zagadnieniem fizjologicznego zróżnicowania pędów. W koronach 130-letnich świerków pospolitych wyróżniono osiem typów pędów /Anikeeva i Minina 1959/, w zależności od formowanych na nich pąków /rys. 4/. W górnej strefie korony stosunek ilości pędów z kwiatami żeńskimi do ilości pędów z kwiatami męskimi wynosił 1 : 0,8, w środkowej - 1 : 15, a w dolnej - 1 : 56.



Rys. 4. Typy pędów u świerka pospolitego /wg Anikeewej i Mininej 1959/: 1 - wegetatywny, 2 - męski, 3 - wegetatywno-męski, 4 - żeński, 5 - wegetatywno-żeński, 6 - męsko-żeński, 7 - wegetatywno-męsko-żeński, 8 - płony.

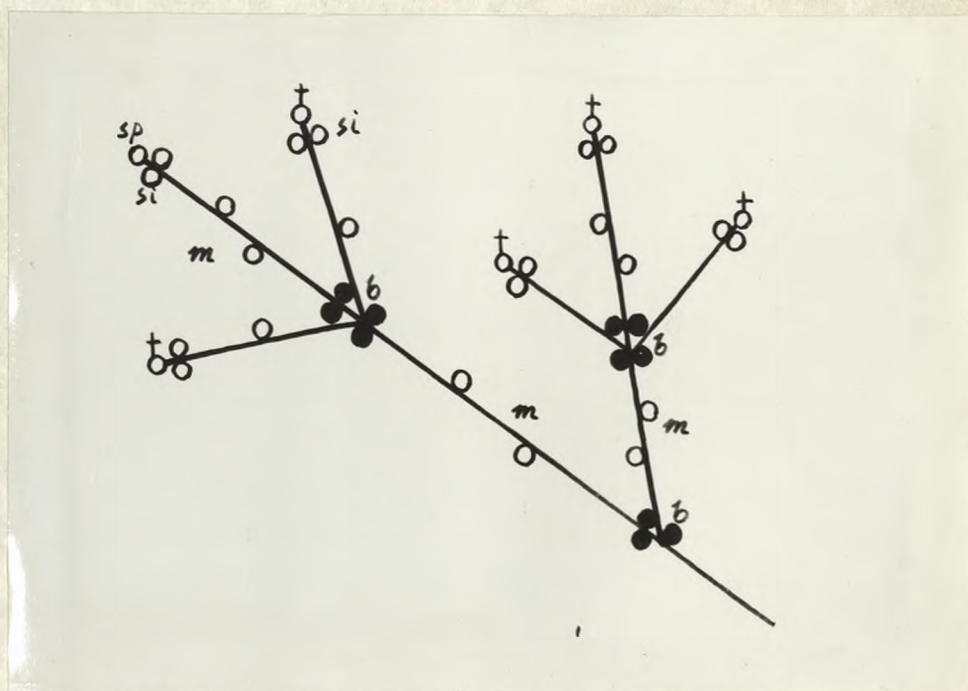
W dwóch trzecich korony /strefy dolna i środkowa/ zaznacza się więc przewaga pędów z kwiatami męskimi, natomiast w pozostałej części /strefa górna/ oba rodzaje pędów występują mniej więcej w tych samych ilościach.

Taka strefowość korony pozostaje w wyraźnym związku z ilością pędów wyższych i niższych rzędów w wydzielonych strefach, kwiaty żeńskie zawiązują się bowiem na pędach niższych, natomiast kwiaty męskie - na pędach wyższych rzędów /Minina 1960/.



Rys. 5. Rozmieszczenie męskich pąków kwiatowych na gałęzi świerka pospolitego: sp - pąk wierzchołkowy, si - pąk boczny, m - pąk międzykółkowy, b - pąk okółkowy /wg Tirena 1935/.

Umiejscowienie pąków kwiatowych na gałęzi, pozostawiające w ścisłym związku z zagadnieniem omawianym poprzednio, było badane przez Tirena /1935/. Ustalił on, że kwiaty męskie mogą rozwijać się z pąków wierzchołkowych, bocznych, międzykółkowych i okółkowych /rys. 5/, natomiast kwiaty żeńskie z reguły rozwijają się z pąków wierzchołkowych /rys. 6/. Škutko /1970/ zauważył, że żeńskie kwiaty tworzą się na pędach drugiego i trzeciego rzędu przeważnie jako pąki wierzchołkowe, zaś kwiaty męskie zawiązują się na pędach trzeciego i czwartego rzędu, odznaczających się obniżoną energią wzrostu.



Rys. 6. Rozmieszczenie żeńskich pąków kwiatowych na gałęzi świerka pospolitego /wg Tirena 1935/.
Objaśnienia jak na rys. 5.

Anomalie w rozwoju kwiatów

Niektóre gatunki świerków, poza normalnie rozwijającymi się kwiatami, wykształcają niekiedy kwiaty obupłciowe. Goebel

/1933/ znalazł w żusce okrywowej *Picea alba* Link. / = *P. glauca*/ mikrospory, a Pauley /1942/ zaobserwował pojedynczy obupłciowy kwiat na 18-letnim osobniku tego samego gatunku. Żuski nasienne osadzone były u podstawy tego kwiatu, zaś pręciki w części szczytowej. Występowanie kwiatów obupłciowych stwierdził również Santamour /1959/ u *P. glauca* oraz kilku gatunków świerków azjatyckich. Obserwowane przez niego kwiaty posiadały pręciki u podstawy, a żuski nasienne na wierzchołku kwiatu /rys. 7/.



Rys. 7. Obupłciowe kwiaty u *Picea smithiana* Boiss. /wg Santamoura 1959/.

Obok tych anomalii występują u świerka pospolitego zniekształcenia morfologiczne szyszek. Joneborg /1945/ znalazł kilka osobników, u których szyszki były przerośnięte przez pęd /P. abies f. *aerocona* Fries/, a Leanderson /1970/ donosi o osobniku obradzającym rozwidłone szyszki.

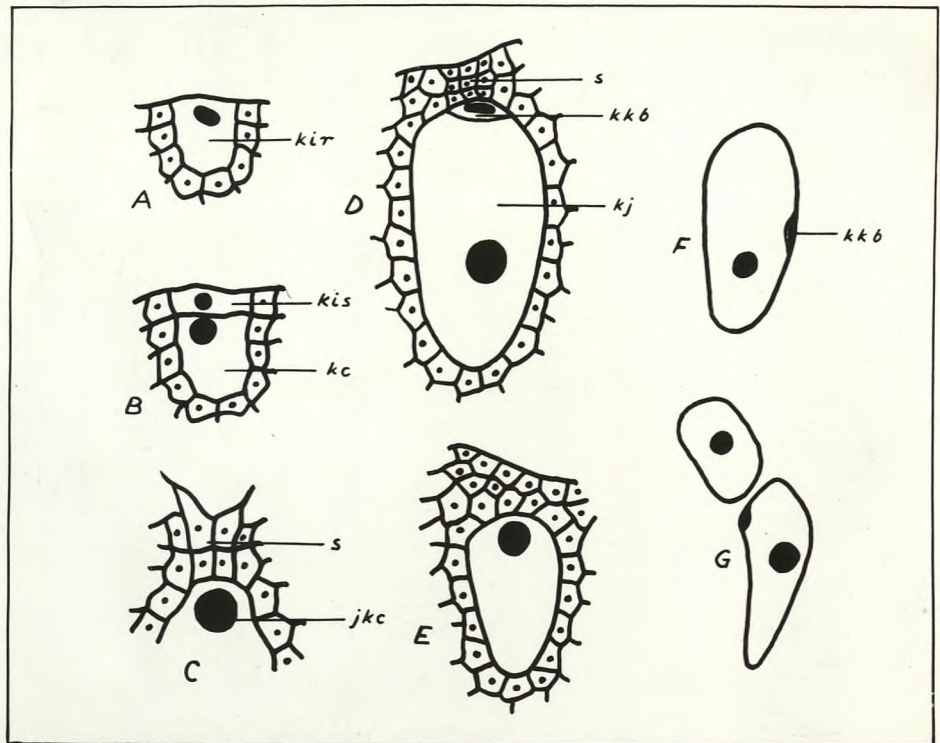
Embriologia

Rozwój gametofitu żeńskiego

Każdy z dwóch zalążków powstających u nasady łuski nasiennej wiosną /w rok po zawiązaniu pąków kwiatowych/, składa się z oszonki i megasporangium. Z komórki macierzystej megaspor różnicującej się w megasporangium powstaje w wyniku mejozy tetradą komórek haploidalnych, z której trzy komórki zanikają. Pozostaje najniższa komórka tetrady - megaspory, która jest początkiem haploidalnego pokolenia żeńskiego /Malinowski 1966/. Wewnątrz megaspory odbywają się najpierw liczne, swobodne podziały jąder; w tym stadium megaspory pozostaje około trzech tygodni. W następnym etapie tworzą się wewnętrzne ściany komórkowe i w ten sposób powstaje wielokomórkowe przedrośle żeńskie /Rauter i Farrar 1969/. W przypadku wystąpienia asynapsji - zjawiska polegającego na braku koniugacji między chromosomami homologicznymi w trakcie pierwszego podziału - przebieg mejozy w komórkach macierzystych megaspor ulega zakłóceniu. Anomalia ta prowadzi bądź do degeneracji komórki macierzystej megaspory, bądź jest przyczyną niewykształcenia megaspory z powstałej tetrady /Jensson 1973/.

W trakcie wzrostu przedrośla kilka komórek w najwyższej jego warstwie zaprzestaje podziałów, kontynuując jednak dalej wzrost /rys. 8A/. Są to inicjalne komórki rodni /Miyake 1903/,

oddzielone od siebie warstwami komórek wegetatywnych przedrośla /Rauter i Farrar 1969/.



Rys. 8. Rozwój rodni /A - D/ i rodnie anormalne /E - G/ u świerka pospolitego: kir - komórka inicjalna rodni, kis - komórka inicjalna szyjki, kc - komórka centralna, kkb - komórka kanałowo-brzuszną, kj - komórka jajowa, s - szyjka rodni, jkc - jądro komórki centralnej /wg Miyake 1903/.

Pojedyncza komórka inicjalna rodni dzieli się na mniejszą - komórkę inicjalną szyjki i większą - komórkę centralną /rys. 8B/. Mniejsza komórka dzieli się kilka razy, a w wyniku tych podziałów powstaje wielokomórkowa szyjka rodni /rys. 8C/. Komórka centralna w tym czasie intensywnie się powiększa i dzieli się w kilka dni po uformowaniu szyjki na komórkę kanałowo-brzuszną i komórkę jajową. Jądro pierwszej z nich wkrótce po powstaniu wykazuje oznaki rozpadu, zaś sama komórka, rzadko mająca normalny wygląd, widoczna jest w czasie zapłodnienia jako soczewkowata czapeczka na wierzchołku komórki jajowej.

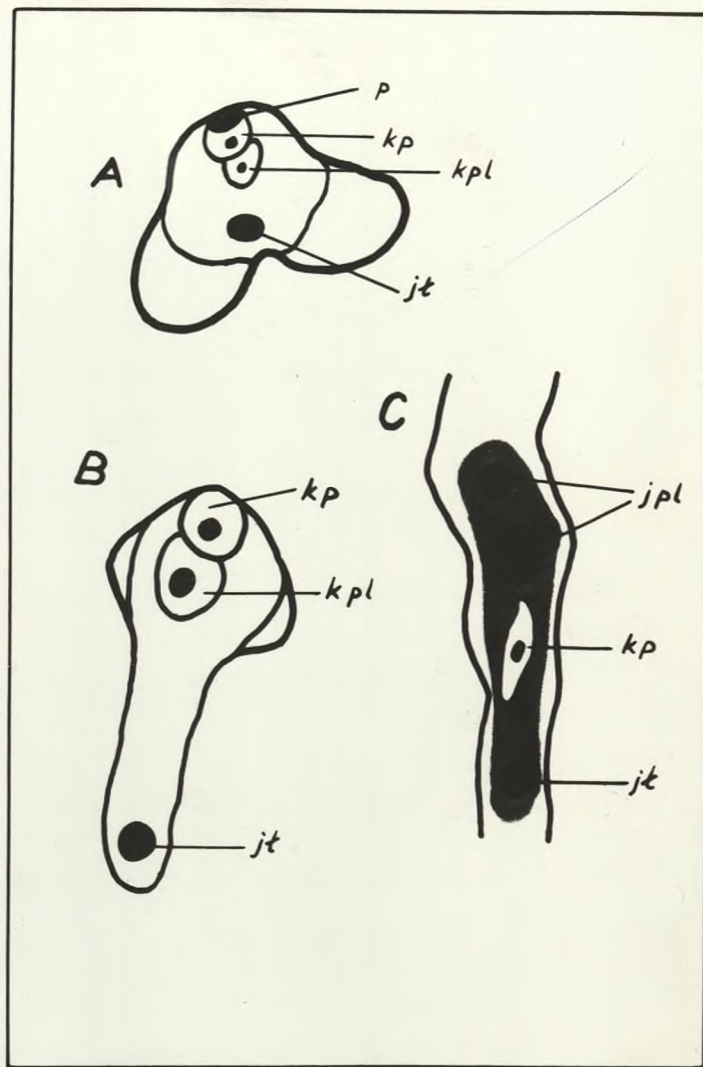
Jądro tej komórki powiększa się i przemieszcza ku jej środkowi; w tym stadium komórka gotowa jest do zapłodnienia /rys. 8D/. Średnie ilość wykształconych rodni waha się u świerka pospolitego od 2,8 do 3,4, przy czym najmniej rodni obserwowano w zalążkach pochodzących z drzewostanów rosnących na ubogich siedliskach /Sarvas 1968/.

W normalnym przebiegu rozwoju rodni obserwowano pewne anomalie. Miyake /1903/ zanotował występowanie rodni bez szyjki /rys. 8E/. Zauważył także, że u niektórych rodni komórka kanałowo-brzuszną znajdowała się z boku komórki jajowej, a nie na jej wierzchołku /rys. 8F/. Ponadto zdarzały się rodnie podwójne, umieszczone jedna nad drugą, z których tylko górna miała wykształconą normalną szyjkę /rys. 8G/. Mikkola /1969/ znalazł u świerka pospolitego zalążki z podwójnymi przedroślami /każde z dwiema rodniami/, a zdarzało się także, że w niektórych zalążkach rodnie w ogóle się nie utworzyły.

Rozwój gametofitu męskiego

Zróżnicowany kwiat męski składa się z pręcików, a każdy pręcik z dwóch woreczków pyłkowych. Wewnątrz woreczka znajduje się gęsta tkanka archesporialna, w której można wyróżnić komórki macierzyste mikrospor; w tym stadium pak męski zimuje /Škutko 1970/. Wiosną pręciki zaczynają się powiększać, a każda komórka macierzysta mikrospor przechodzi podział redukcyjny dając cztery mikrospory, które są pierwszymi komórkami haploidalnego pokolenia męskiego. Mikrospora otoczona jest dwiema błonami - egzyną i intyną - pomiędzy którymi powstają dwa pęcherzyki powietrzne. Jądro mikrospory dzieli się dwa razy

i powstają dwie komórki przedroślowe oraz komórka centralna, z której następnie powstają dwie komórki - żagiewkowa i generatywna. Ta ostatnia dzieli się z kolei na komórkę płożą i plemnikową /rys. 9A/ i w ten sposób powstaje struktura wielokomórkowa - ziarno pyżku /Rauter i Farrar 1969/.



Rys. 9. Kiełkowanie pyżku u świerka pospolitego: A - uformowane ziarno pyżku, B - kiełkujące ziarno pyżku, C - fragment żagiewki pyżkowej, p - przedrośle, kp - komórka płożą, kpl - komórka plemnikowa, jt - jądro żagiewkowe, jpl - jądro plemnikowe /wg Miyake 1903/.

W normalnym toku mejozy w komórkach macierzystych pyżku mogą wystąpić zakłócenia. W przypadku asynapsji /Andersson

1947a/, zamiast tetrad tworzą się grupy komórek składające się z dwóch do siedmiu mikrospor. Komórki te posiadają często dodatkowe mikrojądra, a pyłek powstały z takich grup charakteryzuje się dużą zmiennością kształtu i wielkości oraz bardzo niską płodnością - 2,6% /Andersson 1947b/. Większość stadiów mejozy w komórkach macierzystych pyłku jest bardzo wrażliwa na wysokie temperatury powyżej 20°C /Eriksson, Ekberg i Jonsson 1970/. Również długotrwałe temperatury powyżej 15°C zmniejszają płodność pyłku /Chira 1965/, a temperatura 38°C spowodowała formowanie ziaren pyłku z podwójną lub poczwórną ilością chromosomów; pyłek ten mimo pozorów żywotności nie kiełkował /Chira 1972/. Anomalią morfologiczną są ziarna pyłku z jednym lub kilkoma pęcherzykami powietrznymi, co obserwowano u *P. glauca* /Wilson 1963/ i *P. smithiana* /Lakhanpal i Nair 1956/.

Uformowany w pełni pyłek po wysypaniu z dojrzałych woreczków pyłkowych, przenoszony jest przez wiatr na kwiaty żeńskie, gdzie gromadzi się u nasady łusek nasiennych; ilość nagromadzonych ziaren pyłku w roku obfitego kwitnienia może przekroczyć liczbę stu /Sarvas 1968/. Dzięki tzw. mechanizmowi kropelkowemu /Sarvas 1968, Rauter i Farrer 1969/, nieliczne ziarna pyłku przedostają się następnie do komory pyłkowej, która mieści przeciętnie 5,1 ziarna pyłku /Sarvas 1968/. Cały ten proces odbywa się tylko w nocy, a jego przebieg jest często zakłócony przez nocne przymrozki. W 1956 roku w Finlandii, kiedy w okresie pylenia wystąpiły przymrozki nocne, obserwowano duże ilości pyłku u wejścia do mikropyle, podczas gdy komory pyłkowe były zupełnie puste /Sarvas 1968/.

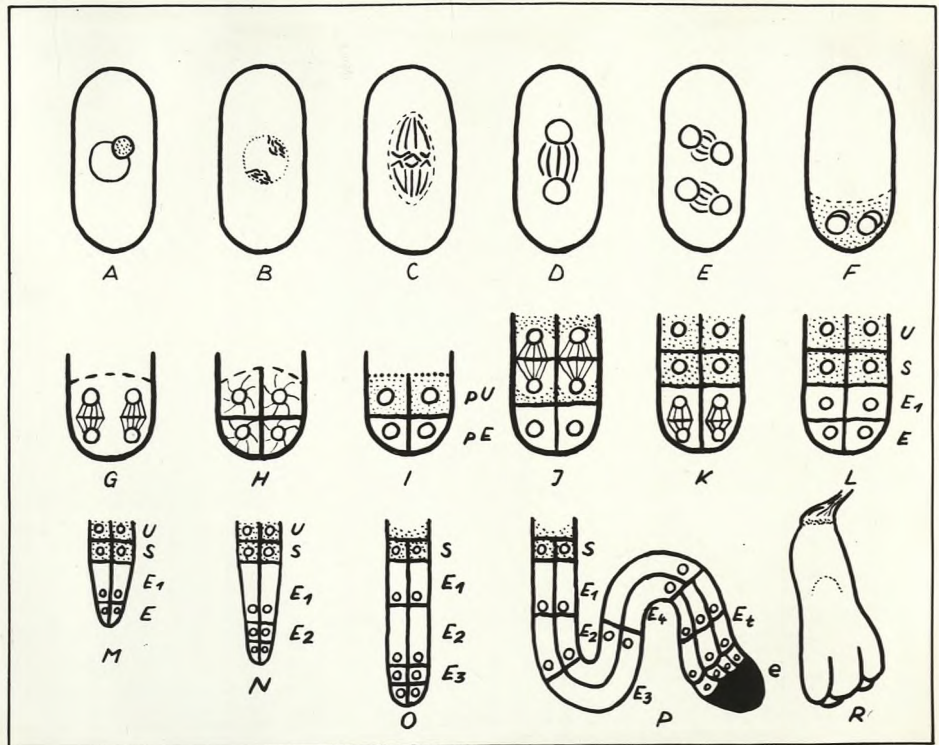
Bezpośrednio po zapyleniu zaczyna się wzrost łagiewki pyłkowej /rys. 9B/, który wg Christiansena /1972/ odbywa się w dwóch

okresach. Najpierw żagiewka osiąga długość równą 3 - 5 średnicom ziarna pyłku, a krótko przed zapłodnieniem następuje drugi okres wzrostu żagiewki na długość. W tej fazie do wnętrza żagiewki przemieszczają się komórki: plemnikowa, płona i żagiewkowa. Komórka plemnikowa dzieli się na dwie nierówne gamety /rys. 9C/, a podział ten jest prawie równoczesny z opisanym wcześniej podziałem komórki centralnej rodni /Rauter i Farrar 1969/.

Zapłodnienie

Ze względu na krótki okres życia gamet, opisany wyżej podział komórki plemnikowej następuje tuż przed osiągnięciem przez żagiewkę komórki jajowej. W momencie zetknięcia się z nią dno żagiewki pęka, a jej zawartość przelewa się do wnętrza komórki jajowej. Większe jądro plemnikowe /jedna z dwóch gamet męskich/ zmierza ku jądro komórki jajowej i wchodzi z nim w kontakt - bżony obu jąder przez pewien czas pozostają nierozpuszczone /Mergen, Burley i Furnival 1965/ - po czym odbywa się syngamia i powstaje zygota /rys. 10 A i B/.

Zapłodnienie u świerków następuje w 3 - 4 tygodnie po zapyleniu /Miyake 1903, Håkansson 1956, Rauter i Farrar 1969/. Zapłodnione jajo /rys. 10C/, dające początek zygotie, jest pierwszą komórką pokolenia diploidalnego - sporofitu. Los drugiej gamety męskiej, jądra żagiewkowego oraz komórki płonej nie był śledzony w dotychczasowych badaniach. U soson wszystkie te elementy rozpadają się, stając się substancjami odżywczymi dla powstałej zygoty /Malinowski 1966/.



Rys. 10. Embriogeneza u rodzaju *Picea*: pU - pierwotna warstwa górna, pE - pierwotna warstwa embrionalna, U - wtórna warstwa górna, S - suspensor właściwy, E₁ - E_t - komórki związane z suspensorem, e - komórki właściwego zarodka /wg Dogry 1967/.

Wczesna embriogeneza

W wyniku dwóch podziałów mitotycznych zygoty powstają cztery jądra, które po osiągnięciu pełnej wielkości przemieszczają się ku podstawie rodni i ustawiają w jednej płaszczyźnie /rys. 10 D-F/. Następuje równoczesny podział wszystkich jąder i tworzą się dwa piętra złożone z czterech jąder każde. W dolnym piętrze między jądrami wytwarzają się kompletne ściany komórkowe, zaś jądra piętra górnego oddzielają się tylko ścianami pionowymi /rys. 10 G-I/. Stadium to nosi nazwę pierwotnego prazarodka /Dogra 1967/. Komórki górnego piętra dzielą się, dając cztery komórki otwarte od strony rodni i cztery komórki otoczone ścianami ze wszystkich stron /suspensor właściwy/.

ciwy/; oba te piętra nie rosną i w dalszym rozwoju zarodka zanikają. Następnie dzielą się cztery niższe komórki pierwotnego prazarodka i powstają dwa kolejne czterekomórkowe piętra /rys. 10 J-L/. Wynikiem wszystkich tych podziałów jest wtórny prazarodek, składający się z szesnastu komórek ułożonych w piętrach /Miyake 1903, Dogra 1967, Rauter i Farrar 1969/. Wg Håkanssona /1956/ formowanie się prazarodka trwa około tygodnia, przy czym istnieją duże różnice w tempie przebiegu embriogenezy między rodniami w różnych szyszkach, a nawet między rodniami tego samego zalążka /Mikkola 1969/.

Późna embriogeneza

Komórki drugiej /licząc od dołu/ warstwy prazarodka wydłużają się i przesuwają warstwę embrionalną /najniższą/ w głąb tkanki gametofitu. W wyniku dalszych podziałów tworzą się nowe warstwy komórek zakończone nieregularną masą właściwych komórek embrionalnych /rys. 10 M-R/, z których ostatecznie kształtuje się zarodek /Dogra 1967, Rauter i Farrar 1969/.

Poliembrionia

Zdarza się, że zapłodnionych zostaje więcej niż jedna rodni. Rozwija się wtedy kilka zarodków i mamy do czynienia z poliembrionią polizygotyczną, zwaną inaczej prostą /Rauter i Farrar 1969/, lub rodniową /Dogra 1967/. Zdaniem wielu badaczy /Johansen 1950, Chowdhury 1962, Fauvre-Duchartre 1970/ jest to typ poliembrionii charakterystyczny dla rodzaju *Picea*, chociaż Mergen, Burley i Furnival /1965/ obserwowali u *P. glauca* poliembrionię monozygotyczną /rozszczepialną/, typową dla so-

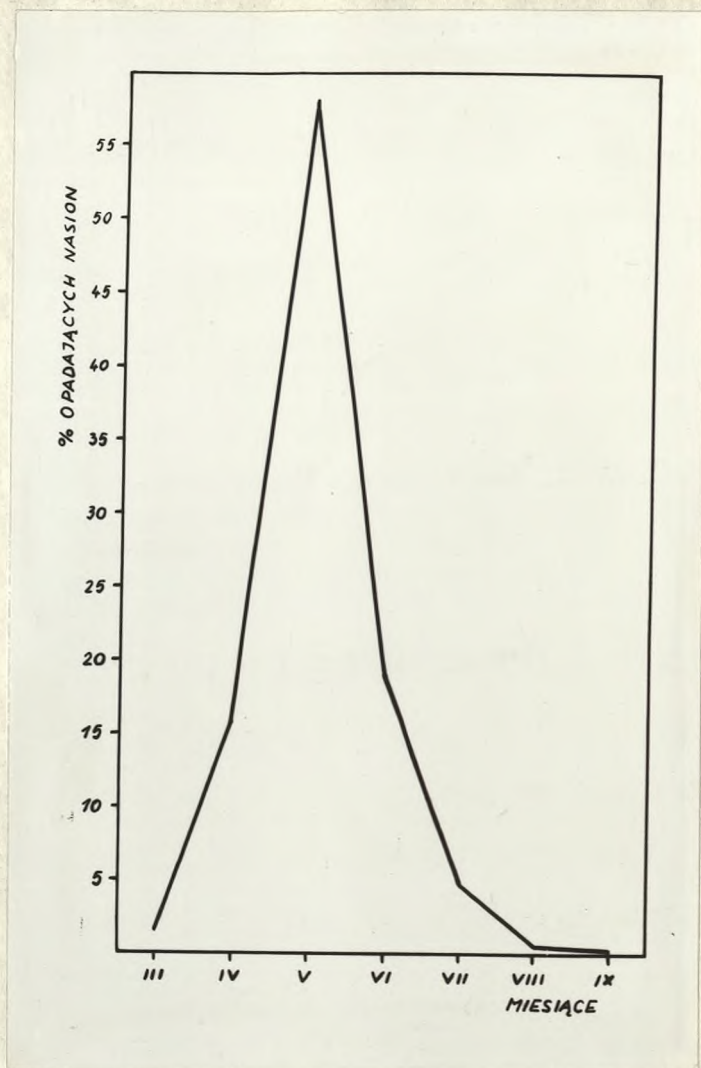
sen. Poliembrionia jest częstym zjawiskiem u *P. abies*, u którego tylko 25 - 31% zalążków wykształca jeden zarodek /Sarvas 1968/.

Z powstałych kilku zarodków zanikają te, które są opóźnione w rozwoju, a dojrzałość osiąga zwykle zarodek uformowany w pierwszej kolejności /Rauter i Farrar 1969/, lub najsilniejszy fizjologicznie /Ching i Simak 1971/.

Różnicowanie się zarodka, dojrzewanie i wypadanie nasion

Najpierw pojawiają się w zarodku liścienie, a mniej więcej w tydzień później pączek. Zainicjowane zostaje także formowanie korzonka zarodkowego, pojawiają się wiązki przewodzące w hypokotylu i stopniowo wzrasta ilość substancji zapasowych. W końcu sierpnia zarodek jest ostatecznie uformowany /Håkansson 1956, Rauter i Farrar 1969/.

W zależności od położenia geograficznego dojrzewanie nasion u *P. abies* kończy się we wrześniu w Szwecji /Håkansson 1956/, a w październiku w Polsce /Tyszkiewicz 1949/ i na Białorusi /Jurkevič i Golod 1966/. Dojrzałe nasiona zaczynają z reguły wypadać samoczynnie z szyszek dopiero w drugiej połowie zimy. Messer /1956/ podaje, że szyszki otwierają się w marcu, gdy ich wilgotność spadnie do 18%. Zdaniem Sokołowskiego /1921/ część nasion wypada jesienią wkrótce po osiągnięciu dojrzałości, co potwierdzają obserwacje z południowej Norwegii /Opsahl 1951/. Tempo wypadania nasion na Białorusi ilustruje rys. 11.



Rys. 11. Przebieg naturalnego wysiewu nasion świerka pospolitego na Białorusi /wg Jurkevič a, Goloda i Parfenova 1971/.

Pora, w której wypadają nasiona najlepszej jakości zmienia się z roku na rok. Najczęściej nasiona te wypadają u świerka pospolitego zimą, w czasie maksymalnego nasilenia wypadu, zdarza się jednak, że wypadają one już we wrześniu /Skoklefałd 1966/.

Naturalna obrona przed chowem wsobnym

Istnieją u świerka pospolitego naturalne mechanizmy zmniej-

szające możliwość samozapylenia i chowu wsobnego, działające w czasie pylenia i rozwoju zarodków. Badania tych mechanizmów przeprowadził Sarvas /1968/. Ustalił on, że skuteczność występującej u świerka pospolitego metandrii jako mechanizmu obronnego przed samozapyleniem jest ograniczona, gdyż zdolność do zapylenia u kwiatów żeńskich przedkłada się i nakłada na okres pylenia. W pewnym stopniu metandria wspomagana jest przez ograniczoną pojemność komory pyłkowej, która powoduje, że spośród licznych ziaren pyłku gromadzących się u nasady łuski nasiennej w zapłodnieniu biorą udział tylko nieliczne, przedostające się w pierwszej kolejności do komory. Tym samym, obok pewnego zmniejszenia niebezpieczeństwa samozapłodnienia, ograniczona pojemność komory pyłkowej powoduje także ważne konsekwencje genetyczne, faworyzując drzewa wcześniej pyłące /Sarvas 1968/.

Badania zarodków uformowanych w wyniku wolnego zapylenia i kontrolowanego samozapylenia wykazały, że śmiertelność zarodków była znacznie wyższa w przypadku samozapylenia /Koski 1971/. Jest to prawdopodobnie wynikiem działania następujących mechanizmów obronnych przed chowem wsobnym, które powodują bądź niedorozwój, bądź zamieranie zarodków już uformowanych. Zdaniem Sarvasa /1968/ niedorozwój zarodków, którego przyczynami są przypuszczalnie czynniki genetyczne, doprowadza do wyeliminowania przeważającej ilości zygot powstałych w wyniku samozapłodnienia. Najskuteczniej działa ten mechanizm we wczesnych stadiach rozwoju zygot: od syngamii do drugiego podziału, kiedy to likwidacji ulega 85% z ogólnej ilości niedorozwiniętych zarodków. Zanik w późni uformowanych zarodków jest natomiast wynikiem konkurencji pokarmowej między zarodkami wykształ-

conymi w załączku w wyniku poliembrionii.

Opisane wyżej mechanizmy obronne mogą się okazać zupełnie nieskuteczne w przypadku słabego zapylenia. Prawdopodobieństwo samozapylenia jest wtedy bardzo wysokie, a genetyczna jakość nasion niska. Dlatego też zbieranie nasion świerka pospolitego winno być ograniczone do lat obfitego urodzaju /Sarvas 1968/.

Czynniki wpływające na kwitnienie i obradanie nasion
Cechy drzew i zmienność indywidualna

Cechy wzrostowe drzew i ich stanowisko biologiczne w drzewostanie wywierają znaczny wpływ na kwitnienie. Ilość kwiatów męskich i żeńskich zwiększa się wyraźnie wraz ze wzrostem wysokości drzew panujących /Sarvas 1968/. Średni plon szyszek z drzew 1 i 2 klasy Krafta był znacznie większy niż w innych klasach: drzewa te obradzały przeszko 80% ogólnej ilości szyszek /Messer 1956/. Podobnie dzieje się u szczepów, u których kwitnienie męskie i żeńskie jest dodatnio skorelowane z ich wysokością /Remröd 1972/. Dodatnia korelacja istnieje także między średnicą drzew a plonem szyszek u świerka pospolitego /Hagner 1958, Uskov 1962, Eliason i Carlson 1968, Chałupka i Giertych 1975/.

Eliason i Carlson /1968/ stwierdzili ponadto w drzewostanie *P. abies* rosnącym w stanie Nowy Jork istnienie dużej zmienności indywidualnej w obradaniu szyszek. Niektóre drzewa /jest ich około 25%/ obradzały bardzo obficie, inne zaś - nawet w latach urodzajnych - produkowały znikome tylko ilości szyszek. Drzewa należące do pierwszej grupy decydują w głównej mierze o ogólnej wielkości urodzaju.

Szkodniki

Barabin i Soversaev /1970/ zauważyli porażenie znacznej ilości pąków kwiatowych przez nieznaną czynnik chorobotwórczy. U części pąków wkrótce po uformowaniu porażony został stożek wzrostu, przybierając najpierw barwę żółtą, a później brunatną. Szkody wywołane przez tę nieznaną chorobę były dość znaczne: procent porażonych pąków sięgał liczby 24.

Znaczne straty w plonie nasion powodują owady. Sarvas /1955/ wymienia przede wszystkim dwa gatunki: *Dioryctria abietella* Schiff. i *Laspeyresia strobilella* L. Larwy pierwszego szkodnika niszczą kłuski nasienne, co powoduje zażywiezenie i deformację szyszek. Przeciętnie owad ten uszkadza 10% szyszek, a przy masowym pojawie do 90% /Kiełczewski i inni 1967/. Gąsienice *Laspeyresia strobilella* żerują wewnątrz szyszki i odżywiają się nasionami. Ilość zniszczonych szyszek przy masowym pojawie tego szkodnika może sięgać 50 - 60% /Uskov 1962, Kiełczewski i inni 1967/. Groźnym szkodnikiem jest także *Plemelie-lla abietina* Seint. Bezpośrednio po kwitnieniu znajdowano jaja tego owada w komorach pyłkowych wielu zalążków. Obecność jej nie tylko redukowała ilość ziaren pyłku docierających do komory pyłkowej z 5 do 2, ale zmniejszała także procent kiełkujących ziaren z 93 do 7 /Annala 1966/. Rozwinięte larwy *Plemelie-lla abietina* żywią się zawartością nasion /Kiełczewski i inni 1967/, a szkody powodowane w ten sposób sięgają 10% nasion i wznoszą się w koronach drzew w kierunku od podstawy ku wierzchołkowi /Messer 1958/.

Jakość plonu nasion

Cechy decydujące o użytkowej wartości nasion, takie jak procent nasion pełnych, ich waga i zdolność kiełkowania są u świerka pospolitego uzależnione od wielu czynników. O udziale pełnych nasion w ogólnym plonie decyduje przede wszystkim obfitość występowania kwiatów: w latach słabego kwitnienia wzrasta znacznie procent pustych nasion /Hagaer 1958, Andersson 1965, Sarvas 1968/. Przyczynami obniżenia procentu pełnych nasion mogą być także niesprzyjające warunki atmosferyczne w czasie pylenia, wysoka śmiertelność zarodków lub uszkodzenia wykształconych już nasion.

Znaczne różnice w ilości pustych nasion i zdolności kiełkowania pełnych nasion istnieją między populacjami oraz między drzewami wewnątrz populacji /Andersson 1965/. Również w obrębie jednego drzewa występuje zróżnicowanie nasion pod względem jakości. W dolnej części korony i od strony południowej więcej jest pełnych i cięższych nasion niż w części górnej i od strony północnej /Messer 1958/.

Okresowość kwitnienia i obradzania nasion

Przyczyny

Istnieje u świerka pospolitego pewnego rodzaju samoregulacja okresowości obradzania. Obfite kwitnienie poważnie redukuje ilość pąków wegetatywnych w koronie, ograniczając tym samym możliwość zawiązania większej ilości pąków kwiatowych z powodu zmniejszonej ilości pędów /Tiren 1935/. Tworzące się w ciągu jednego sezonu wegetacyjnego szyszki i nasiona zuży-

wają znaczną ilość asymilatów /Zykov 1967/, dlatego w roku kwitnienia na pędach z szyszkami z reguły nie tworzą się odgałęzienia boczne /Gorčakovskij 1958/. Zestawienie danych o urodzaju szyszek świerka pospolitego na obszarze jego zasięgu potwierdza powyższe dane wykazując, że obfite urodzaje szyszek nigdy nie wystąpiły w dwóch kolejnych latach /Chażupka i Giertych 1973/.

Zmienność geograficzna

Odstęp czasu między kolejnymi dobrymi urodzajami szyszek waha się u świerka pospolitego w pewnych, zależnych od położenia geograficznego, granicach. W Polsce, na Białorusi i w północno-wschodniej europejskiej części Związku Radzieckiego okresowość obradzania wynosi 3 - 5 lat /Tomanek 1966, Uskov 1962, Molcanov 1967/. Urodzaje szczególnie obfite występują rzadziej: w Finlandii zdarzają się one co 12 - 13 lat /Sarvas 1957/, a w Szwecji co 11 - 12 lat /Hagner 1965 b/. Lata urodzajne zdarzają się najczęściej w centralnych rejonach zasięgu, a w miarę posuwania się ku granicom obszaru występowania częstotliwość lat urodzajnych maleje /Dolgosov 1958, Chażupka i Giertych 1973/.

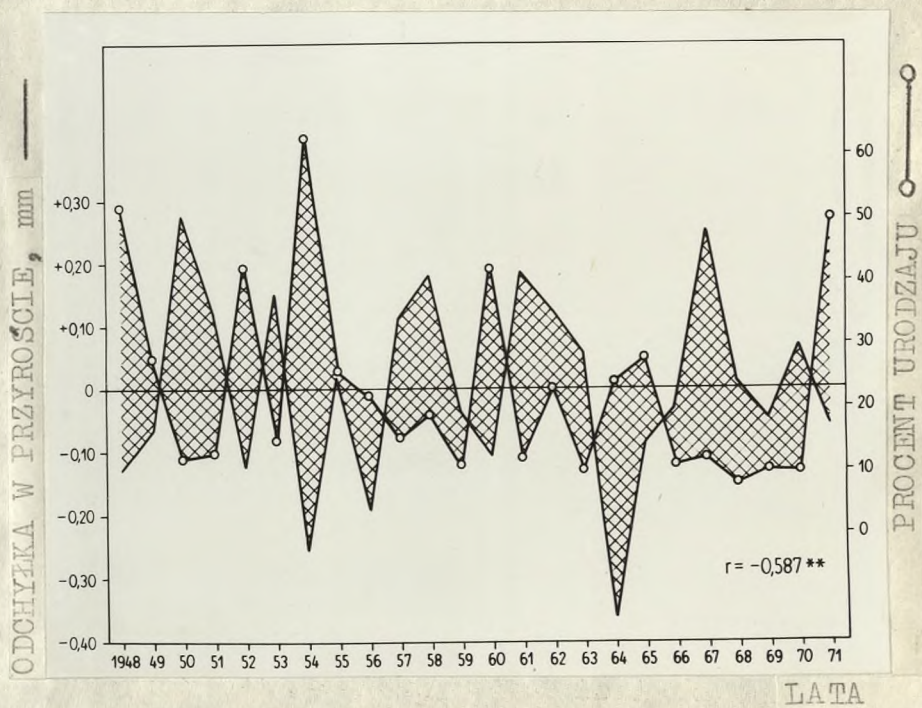
Przewidywanie urodzaju nasion.

W oparciu o przedstawione wyżej zagadnienia okresowości obradzania oraz wpływu różnych czynników na obradzanie można z pewnym prawdopodobieństwem przewidzieć zbliżający się rok nasienny. Jednym ze sposobów jest rozróżnianie i liczenie pąków kwiatowych, których rozwój przyspiesza się umieszczając

gałęzie zimną w temperaturze pokojowej /Molčanov 1950/. Inni autorzy /Eis 1967, Zykov 1967, Eis i Inkster 1972/ uważają, że pąki kwiatowe już po uformowaniu mają inny kształt i różnią się od pąków liściowych; można je więc policzyć i w ten sposób przewidzieć intensywność kwitnienia.

Kwitnienie i obrządzanie nasion a przyrost

Kwitnienie i dojrzewanie nasion odbywa się u świerka pospolitego w ciągu jednego sezonu wegetacyjnego. Zmusza to do łącznego traktowania tych procesów przy badaniu ich wpływu na przyrost. Sumaryczny wpływ obu czynników jest jednak silniejszy i łatwiejszy do wykazania niż u sosen, u których wpływ kwitnienia i obrządzania nasion na przyrost rozkłada się na dwa lata, ulegając przez to osłabieniu.



Rys. 12. Wpływ urodzaju szyszek na przyrost grubości u świerka pospolitego /wg Chażupki, Giertycha i Królikowskiego 1975/.

Stwierdzono u świerka wyraźną negatywną zależność między urodzajem szyszek a przyrostem na grubość /Mikola 1950, Eklund 1954, Jonsson 1969, Chałupka, Giertych i Królikowski 1975/. Szerokość słoje może ulec zmniejszeniu w roku urodzajnym o 25 - 40% w porównaniu z szerokością w latach nieurodzajnych, a redukujący wpływ obradzania szyszek na przyrost widoczny jest także w następnym roku /Danilov 1953, Holmgaard 1955/. Rys. 12 przedstawia zależność między urodzajem szyszek a przyrostem grubości u świerka w Polsce północno-wschodniej.

Stwierdzono ponadto, że wytworzenie 1 kg suchej masy organów generatywnych /szyszek, nasion i wypylonych kwiatów męskich/ powoduje stratę mniej więcej 3 kg suchej masy drewna w przeliczeniu na 1 ha powierzchni drzewostanu /Chałupka, Giertych i Królikowski 1975/. Opracowana przez wyżej wymienionych autorów metoda analizy wpływu obradzania szyszek na przyrost pozwala, po wyeliminowaniu wpływu wieku i zmian cyklicznych, z dużym prawdopodobieństwem określić występowanie lat urodzajnych w przeszłości na podstawie krzywej przyrostu grubości.

Stymulacja kwitnienia

Zabiegi mające na celu przyspieszenie i wzmocnienie kwitnienia dobiera się przede wszystkim z myślą o ich zastosowaniu na plantacjach nasiennych. Dla osiągnięcia zamierzonego celu stosuje się zabiegi mechaniczne, nawożenie mineralne i właściwą pielęgnację.

Holst /1961/ zastosował przycinanie korzeni 10-letnich drzewek *P. glauca* w różnych terminach. Zastosowanie tego zabiegu przed rozpoczęciem wzrostu pobudziło w nieznacznym stopniu zawiązywanie kwiatów żeńskich. Hagner /1965a/ stosował obrączkowanie drzew świerka pospolitego, lecz bez pozytywnych wyników.

Bez względu jednak na efekty metody mechaniczne mogą mieć tylko zastosowanie w badaniach fizjologii kwitnienia, powodują one bowiem trwałe uszkodzenia drzew i dlatego nie nadają się do praktycznego stosowania na szeroką skalę /Holst 1970/.

Dodatknie efekty można również uzyskać przez zastosowanie odpowiednich zabiegów pielęgnacyjnych i hodowlanych. Zwiększenie więźby szczepów z 2,5 x 2,9 m do 4,0 x 5,6 m spowodowało wzrost przeciętnej ilości szyszek na jednym szczepie /Nilsson i Wiman 1967/. Ci sami autorzy przestrzegają natomiast przed zbyt silnym przycinaniem szczepów, gdyż zmniejsza to znacznie ogólną produkcję szyszek na plantacji. Trzebież w dojrzałym drzewostanie świerka pospolitego połączona ze zmniejszeniem zwarcia z 1,0 do 0,6 spowodowała zwiększenie ilości drzew obradających szyszki /Enescu 1973/.

Analizując stosowane metody pobudzania i wzmaganie kwitnienia u świerka pospolitego wydaje się, iż względy praktyczne przemawiają za nawożeniem mineralnym i zabiegami pielęgnacyjnymi, bowiem stosowanie tych sposobów na plantacjach i w drzewostanach nasiennych nie nastrocza dużych trudności.

2.2. Wpływ czynników klimatycznych na kwitnienie świerka

Mówiąc o wpływie czynników klimatycznych na rozwój generatywny świerka, należy wyodrębnić dwa okresy ich oddziaływania: zawiązywanie pąków kwiatowych i kwitnienie, przy czym decydujący jest pierwszy z wymienionych okresów.

Zawiązywanie pąków kwiatowych jest wynikiem oddziaływania szeregu czynników, z których wg Rombergera /1967/ najważniejsze to: regulatory wzrostu, dominacja wierzchołkowa, zmiany rozwojowe związane z wiekiem oraz wpływy zewnętrzne. Do ostatniej grupy należą czynniki klimatyczne, które zdaniem Sarvasa /1957/ dostarczają impulsu dla czynników wewnętrznych.

Wielu autorów przypisuje szczególną rolę temperaturze, a dla Sarvasa /1972/ jest to czynnik decydujący o przebiegu całego rocznego cyklu rozwojowego drzew. Badania wpływu temperatury na obfitość kwitnienia i obradzania szyszek u świerka doprowadziły Tirena /1935/ do wniosku, że wpływ ten przejawia się głównie w okresie zawiązywania się pąków kwiatowych, tzn. latem roku poprzedzającego kwitnienie. Podwyższona temperatura w okresie od czerwca do sierpnia /a zwłaszcza w lipcu/ wpływa dodatnio na urodzaj szyszek w następnym roku. Późniejsze analizy uściśliły te wyniki. Okazało się, że porą najsilniejszego wpływu temperatury na kwitnienie jest w Skandynawii przełom czerwca i lipca /Eklund 1957, Brøndbo 1970/, a w warunkach klimatycznych Holandii - czerwiec roku zawiązywania pąków kwiatowych /la Bastide i van Vredenburg 1970/.

Przeprowadzone na plantacjach nasiennych w Norwegii i Szwecji doświadczenia ze stymulowaniem kwitnienia szczepów świerka pospolitego, potwierdziły znaczenie temperatury w procesie

zawiązywania pąków kwiatowych. Poddawanie szczepów działaniu wysokiej temperatury poprzez przykrycie ich namiotami plastikowymi na przełomie czerwca i lipca, zwiększyło w istotny sposób ilość męskich /Brøndbo 1969/, a w doświadczeniu Remröda /1972/ również i żeńskich pąków kwiatowych.

Istotny pozytywny wpływ wysokiej temperatury na zawiązywanie pąków kwiatowych stwierdzono także u *Picea glauca* w Kanadzie /Fraser 1958/, *Pseudotsuga menziesii* /Mirb./ Franco w Kanadzie i Holandii /Lowry 1966, van Vredenburg i la Bastide 1969, Eis 1973/, *Larix leptolepis* Gord. w Japonii /Yanagihara, Tochiaki i Arai 1960/, *Pinus ponderosa* Laws. /Maguire 1956, Daubermire 1960/ i *P. resinosa* Ait. /Lester 1967/ w Stanach Zjednoczonych, *Abies grandis* /Dougl./Lindl. w Kanadzie /Eis 1973/ i *Cryptomeria japonica* D. Don. w Japonii /Miyajima i Chon 1973/.

Innym ważnym czynnikiem klimatycznym jest usłonecznienie, a więc czas trwania bezpośredniego promieniowania słonecznego. Dodatni wpływ tego czynnika na kwitnienie świerka pospolitego w Holandii podkreślają la Bastide i van Vredenburg /1970/. Fraser /1958/ ustalił, że przeciętne dzienne usłonecznienie przekraczające 9 godzin w okresie od czerwca do sierpnia sprzyja zawiązywaniu żeńskich kwiatów u *Picea glauca* w Kanadzie.

Usłonecznienie wywarło pozytywny wpływ na zawiązywanie pąków kwiatowych także u *Pinus silvestris* L. i *P. nigra* Arn. w Holandii /la Bastide i van Vredenburg 1970/, *Pseudotsuga menziesii* w Kanadzie i Holandii /Eis 1973, van Vredenburg i la Bastide 1969/ oraz *Larix leptolepis* w Japonii /Yanagihara, Tochiaki i Arai 1960/.

Usłonecznienie jest silnie dodatnio skorelowane z temperaturą /van Vredenburg i la Bastide 1969/, istnieją jednak

pewne przesłanki mówiące, iż światło słoneczne może brać także bezpośredni udział w procesach prowadzących do zawiązywania pąków kwiatowych /Baxter 1972/.

Pewien wpływ na kwitnienie świerka wywierają również opady. Stwierdzono, że ich niedostatek w okresie letnim pobudza zawiązywanie pąków kwiatowych i sprzyja dobremu urodzajowi szyszek w rok później /Tiren 1935, Tyszkiewicz 1949, Molčanov 1961/. Podobne wyniki otrzymano dla innych gatunków drzew iglastych, np. *Pseudotsuga menziesii* w Kanadzie i Holandii /Lowry 1966, van Vredenburg i la Bastide 1969, Eis 1973/, czy *Pinus pinea* L. we Włoszech /Pozzera 1959/.

Pogoda w roku kwitnienia wywiera niewielki wpływ na obrządzanie szyszek /Tiren 1935/, przy czym jest to raczej oddziaływanie negatywne o charakterze fizycznym, jak np. uszkodzenie kwiatów przez późne przymrozki /Uskov 1962/, czy utrudnianie zapylenia przez deszcze /Sarvas 1957/. W niektórych pracach stwierdzono ponadto zależność kwitnienia od pogody na dwa lata przed kwitnieniem, a więc w roku poprzedzającym zawiązywanie pąków kwiatowych /Lowry 1966, Lester 1967, Rehfeldt, Stage i Bingham 1971, Eis 1973/.

W świetle przedstawionych wyżej wyników wpływ czynników klimatycznych na zawiązywanie pąków kwiatowych u drzew iglastych jest niewątpliwy. Otwartą natomiast sprawą pozostaje nadal mechanizm działania tych czynników.

2.3. Wpływ warunków glebowych i nawożenia mineralnego na obradanie szyszek i nasion świerka.

Literatura dotycząca wpływu nawożenia mineralnego na kwitnienie różnych gatunków drzew leśnych jest bardzo obszerna, stąd też w niniejszym rozdziale ograniczono się tylko do omówienia doświadczeń nawozowych ze świerkiem pospolitym. Czytelnik, zainteresowany tym zagadnieniem w odniesieniu do innych gatunków drzew może sięgnąć do prac przeglądowych, omawiających czynniki wpływające na kwitnienie drzew /Matthews 1963, Faulkner 1966, Jackson i Sweet 1972, Puritch 1972, Bley-müller 1973/.

Gleba, stanowiąca bardzo ważny składnik siedliska leśnego, wywiera wpływ na obradanie nasion w drzewostanie poprzez swoją żyzność. W latach obfitego urodzaju drzewa zużywają duże ilości substancji odżywczych, obniżając przez to zasobność gleby w składniki mineralne; proces ten wg Molcanova /1961/ może być jednym z czynników modyfikujących okresowość obradania nasion.

Intensywność obradania nasion u świerka zmienia się w zależności od typu siedliskowego lasu: najsilniej obradzają drzewostany rosnące na najbardziej produktywnych typach siedliskowych /Molčanov 1950/. Podobną zależność stwierdził u sosny w Finlandii Sarvas /1962/. Ustalił on, że na trzech typach siedliskowych o wzrastającej żyzności - Calluna, Vaccinium i Myrtillus - urodzaj nasion kształtuje się jak 1 : 2 : 3. Zdaniem Barabina /1968b, 1969/ u świerka zależność taka występuje tylko w latach słabo urodzajnych, natomiast w roku obfitego urodzaju drzewostany obradzają nasiona z jednakowym nasieleniem, niezależnie od typu siedliskowego. Potwierdzeniem tego wniosku są wyniki doświadczeń nawozowych. Wiosną 1966

roku Skoklefeld /1970/ poddał dojrzały drzewostan świerkowy rosnący w południowej Norwegii, nawożeniu azotowo-fosforowemu w ilościach 200 kg N/ha i 30 kg P/ha. Nawożenie to nie wywarło wpływu ani na ilość szyszek, ani na ilość nasion obradzanych w roku 1967, który był obficie urodzajny w całej Skandynawii.

Mälkönen /1971/ nawoził pojedyncze 90-letnie świerki w Finlandii na typie siedliskowym Myrtilus. Stosował on różne dawki nawozów w kombinacji NPK, przeprowadzając zabieg trzykrotnie w latach 1964, 1966 i 1968. Maksymalne dawki poszczególnych nawozów wynosiły: azotu - 243 kg N/ha, fosforu - 139 kg P_2O_5 /ha i potasu - 200 kg K_2O /ha. Przy opracowaniu wyników stosował on metodę korelacji wielorakich, uwzględniając obok zmiennych nawozowych m.in. także pierśnicę drzew, roczny przyrost powierzchni przekroju oraz zawartość azotu, fosforu i potasu w igłach nawożonych drzew. Analiza zbioru szyszek dokonanej w roku obfitego urodzaju wykazała, że ilość szyszek była zależna przede wszystkim od pierśnicy drzew oraz od procentowej zawartości potasu i azotu w suchej masie igieł. Nie stwierdzono natomiast wpływu nawożenia na obfitość obradzania szyszek.

W roku słabego urodzaju /1969/ ilość szyszek była zależna od pierśnicy drzewa, przyrostu powierzchni przekroju w danym roku oraz współczynnika konkurencji /wielkości określającej wzajemne zależności między nawożonymi drzewami a ich otoczeniem/. W oparciu o te wyniki Mälkönen stwierdza, że odpowiednie nawożenie mineralne może zwiększyć do pewnego stopnia urodzaj szyszek w roku obfitego urodzaju, dodatni wpływ nawożenia nie występuje natomiast w roku nieurodzajnym.

Podobną metodę nawożenia drzew pojedynczych zastosował Nebe /1973/. Przeprowadził on nawożenie azotowo-potasowe w la-

tach 1963, 1966 i 1970 w 97-letnim drzewostanie świerkowym na ubogiej kwarcytowej glebie. Sumaryczne dawki nawozów wyniosły: 360 kg N/ha i 150 kg K₂O/ha. Nawożenie azotowe w postaci saletry amonowo-wapniowej spowodowało w tym doświadczeniu 6-krotne zwiększenie plonu szyszek w roku 1971.

Mniej wyraźne efekty przyniosło nawożenie saletrą amonowo-wapniową wykonane w około 100-letnim drzewostanie świerkowym na glebie brunatnej /Heinze i Wagner 1973/. Trzykrotne zastosowanie dawki 100 kg N/ha w trzech kolejnych latach 1969, 1970 i 1971 spowodowało zwiększenie ilości nasion, jednak wzrost ten nie był istotny statystycznie.

Nawożenie mineralne przeprowadzone w 60-letnim drzewostanie świerkowym II bonitacji w Rumunii wykazało, że również fosfor i potas mogą wpłynąć dodatnio na produkcję szyszek poprzez zwiększenie ilości obradzających drzew /Enescu i inni 1973/.

Obok wpływu na ilość obradzanych szyszek i nasion, analizowano również w doświadczeniach związki między nawożeniem a cechami jakościowymi nasion. Skoklefeld /1970/ stwierdził istotny wzrost wagi 1000 nasion /pełnych i pustych łącznie/ pod wpływem nawożenia azotowo-fosforowego. Również waga 1000 pełnych nasion zwiększyła się pod wpływem nawożenia, jednak nie był to wzrost istotny statystycznie. Skoklefeld stwierdził ponadto, że siewki z nasion pochodzących z nawożonych drzew były większe i cięższe.

Spadek wagi 1000 nasion oraz wzrost udziału pustych nasion zaznaczył się w doświadczeniu Heinze'go i Wagnera /1973/, ale nie była to tendencja istotna statystycznie.

Nawożenie mineralne w doświadczeniu Skoklefalda /1970/ wywarło również istotny wpływ na długość i wagę szyszek, natomiast Mätkönen /1971/ oraz Heinze i Wagner /1973/ nie stwierdziły takiej zależności.

Przedstawione wyżej wyniki różnią się między sobą, czasem nawet dość znacznie. Przyczyną tego są prawdopodobnie odmienne warunki siedliskowe, w jakich przeprowadzono doświadczenia oraz różnice w składzie i dawkach stosowanych nawozów. Należy również zwrócić uwagę na fakt niewielkiej ilości doświadczeń nawozowych ze świerkiem, co utrudnia wyciąganie wniosków ogólnych.

Mimo tych braków można powiedzieć, że nawożenie mineralne, a szczególnie azotowe, może wywrzeć dodatni wpływ nie tylko na intensywność obradzania szyszek i nasion, ale także może polepszyć jakość otrzymanego plonu. Nie stwierdzono natomiast, by nawożenie mineralne mogło wpłynąć na zmianę naturalnej okresowości obradzania szyszek i nasion.

3. CEL I ZAKRES PRACY

Zebraane w przeglądzie literatury informacje z zakresu wzrostu i rozwoju *P. abies* oraz niektórych innych gatunków świerków pozwalają na stwierdzenie znacznych jeszcze braków w tej dziedzinie wiedzy. Nadal niewyjaśnione lub niedostatecznie zbadane pozostają takie zagadnienia jak: przyczyny zakończenia fazy młodocianej, różnicowanie się pąków, identyfikacja i działanie substancji wzrostowych oraz ich związek ze wzrostem i rozwojem. Konieczne są także dalsze badania przyczyn okresowości obfitego obradzenia szyszek i nasion oraz wpływu czynników siedliskowych na procesy generatywne. Niezbędne są wreszcie dalsze poszukiwania metod stymulacji kwitnienia. Powyższe stwierdzenia uzasadniają potrzebę podejmowania dalszych badań w zakresie fizjologii i ekologii kwitnienia drzew.

Celem przedstawionej poniżej pracy było zbadanie wpływu warunków siedliskowych na obradzenie szyszek i nasion u jednego z ważniejszych gospodarczo gatunków - świerka pospolitego. Analizą objęto dwa zasadnicze elementy siedliska leśnego: klimat i glebę. Czynniki klimatyczny wprowadzony został do badań w postaci kilku elementów makroklimatu, charakteryzujących duże obszary kraju. Inny składnik siedliska - gleba - ujęty został w skali jednego drzewostanu oraz najbliższego otoczenia pojedynczych drzew i reprezentuje określony typ siedliskowy lasu; starano się przy tym, stosownie do założeń, wybrać typ siedliskowy przynajmniej optymalny dla świerka. Przyjęto bowiem, że optymalny lub nawet bardziej żyzny dla świerka typ siedliskowy lasu świadczy o równowadze biologicznej gleby i wystarczającej dla dobrego wzrostu zasobności w mineralne składniki po-

karmowe. Wprowadzając w takiej sytuacji do gleby znaczne ilości nawozów mineralnych zakładano, iż spowodują one zakłócenia w istniejącej równowadze, co w dojrzałym drzewostanie powinno uwidocznić się przede wszystkim w procesach generatywnych.

Przedstawione dalej wyniki w pierwszej części dotyczą zależności między klimatem a obradzaniem szyszek na dużych obszarach kraju, w drugiej natomiast części traktują o wpływie zmian spowodowanych w glebie przez nawożenie mineralne na obradzanie szyszek i nasion w konkretnie zlokalizowanych obiektach doświadczalnych.

*Anal. dot. kraj
ryzyka te. Jurek*

4. MATERIAŁY I METODY

4.1. Klimat a obradzenie szyszek

4.1.1. Zródła danych o obradzeniu i klimacie

Dane o urodzaju świerka otrzymano z Instytutu Badawczego Leśnictwa w Warszawie^{1/}. Rozwinięta i stosowana przez Instytut metoda oceny intensywności obradzenia opiera się na wzrokowym szacunku i obliczaniu tzw. procentu urodzaju /Tyszkiewicz 1949/. W oparciu o uzyskane dane i stosownie do naturalnego występowania świerka wydzielono na obszarze Polski cztery regiony /rys. 13/. Tabela 1 przedstawia urodzaj świerka w poszczególnych regionach.

Tabela 1. Przeciętny procent urodzaju szyszek świerka w różnych regionach Polski.

Lata	Regiony świerkowe			
	I	II	III	IV
1948	52	39	37	22
1949	28	19	15	17
1950	12	17	13	14
1951	13	32	56	60
1952	42	16	14	15
1953	15	12	11	14
1954	62	55	52	45
1955	26	19	18	17
1956	22	15	11	15
1957	16	14	11	15
1958	19	47	44	45
1959	11	14	12	13
1960	42	15	15	9
1961	12	10	9	8
1962	23	13	13	12
1963	10	7	7	5
1964	24	16	16	7
1965	28	9	10	9
1966	11	9	9	11
1967	12	10	8	6
1968	8	8	7	9
1969	10	8	7	7
1970 x	10	10	10	10
1971 x	50	50	50	50

x - obser-
wacje
własne

1/ Za udostępnienie danych dziękuję prof. dr. Stanisławowi Tyszkiewiczowi, Kierownikowi Zakładu Nasiennictwa i Selekcji I

Informacje o urodzaju szyszek zestawiono następnie z danymi klimatycznymi, pochodzącymi z wybranej oddzielnie dla każdego regionu stacji meteorologicznej /rys. 13/.



Rys. 13. Lokalizacje stacji meteorologicznych i regiony świerkowe, dla których istnieją ciągłe informacje o urodzaju szyszek świerka.

Z Instytutu Meteorologii i Gospodarki Wodnej w Warszawie uzyskano następujące dane klimatyczne w postaci średnich miesięcznych dla lat 1951 - 1965:

1. dzienną temperaturę w $^{\circ}\text{C}$,
2. dzienne usłonecznienie w godzinach,
3. sumę opadów w mm,
4. dzienny niedosyt wilgotności powietrza w mm Hg,
5. ciśnienie atmosferyczne w mb.

Ponadto ze stacji meteorologicznej w Kórniku, reprezentującej region II, uzyskano szczegółowe dane w postaci obserwacji dziennych dla dłuższego okresu czasu, a mianowicie 21 lat /1950 - 1970/.

Do metody

4.2. Nawożenie mineralne a kwitnienie drzewostanu

4.2.1. Opis i założenie powierzchni doświadczalnej

Drzewostanowa powierzchnia doświadczalna została założona w masywie najwyższego szczytu Beskidu Śląskiego - Skrzycznego /1250 m n.p.m./. Wg Mroczkiewicza /1952/ obszar ten należy do Krainy Karpackiej, dzielnicy Beskidu Śląskiego i Pasma Babio-górskiego. Administracyjnie wybrany drzewostan znajduje się na terenie dawnego Nadleśnictwa Szczyrk /obecnie Nadleśnictwo Bielsko/, w Leśnictwie Salmopol, oddz. 155c. Byłe Nadleśnictwo Szczyrk leży w strefie klimatu górskiego. Poniżej przedstawio-no średnie roczne wartości niektórych danych z najbliższej stacji meteorologicznej na Klimczoku /1010 m n.p.m./:

temperatura	- +4,7 °C
amplituda temperatur	- 22,1 °C
uskoniecznienie /stacja Kubalonka/	- 1526,6 godz.
opady	- 979,9 mm
ilość dni z przymrozkiem	- 136
ilość dni ze śniegiem	- 134
przeważające kierunki wiatrów	- S i SW

Okres wegetacyjny w niedalekiej Wiśle trwa 205 dni, schodząc w najwyższych partiach gór poniżej 200 dni.

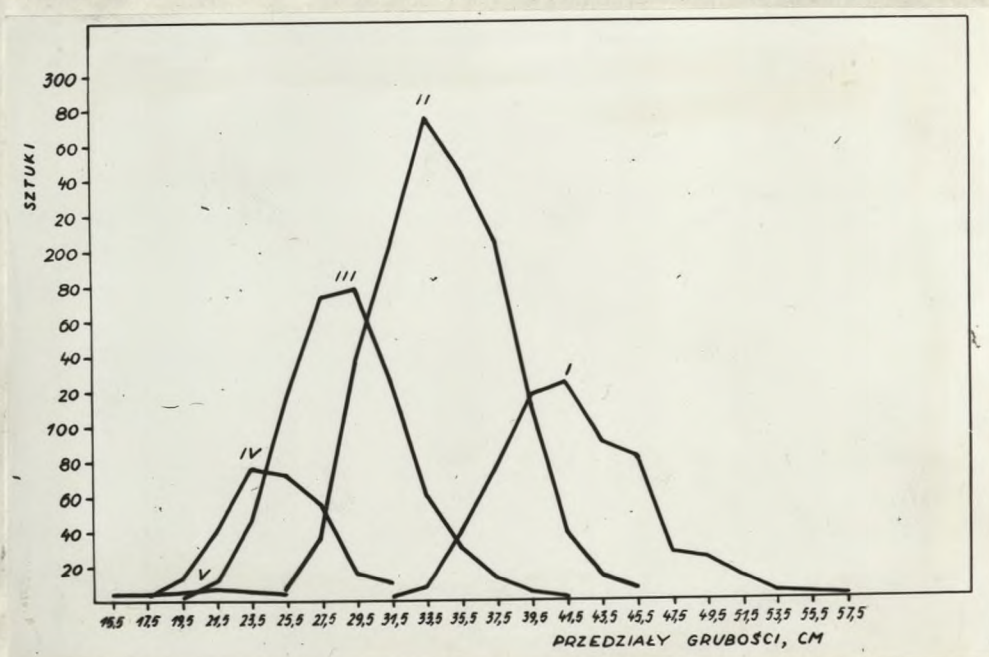
Podstawowe dane charakteryzujące drzewostan świerkowy w oddz. 155c podano w tabeli 2 w oparciu o plan urządzeniowy Nadleśnictwa Szczyrk z roku 1964. Drzewostan położony jest w terenie stromym, na zboczu o wystawie południowo-zachodniej. Typ siedliskowy lasu określono jako las górski na glebie brunatnej, kwaśnej, średnio szkieletowej, z domieszką utworów pylastych. Runo w drzewostanie jest bardzo ubogie - miejscami

1984 - gli 3 brzo

występują płonnik i trzcinnik. Drzewostan powstał najprawdopodobniej z sadzenia, z nasion niewiadomego pochodzenia. W jego składzie zdecydowanie przeważa świerk, a tylko sporadycznie występują jodła i buk. Korony drzew zwarte są umiarkowanie, miejscami zwarcie jest pełne lub przerywane. Strukturę grubości drzew w poszczególnych klasach biologicznych Krafta przedstawiono na rys. 14, na podstawie pomiaru grubości wykonanego jesienią 1974 roku.

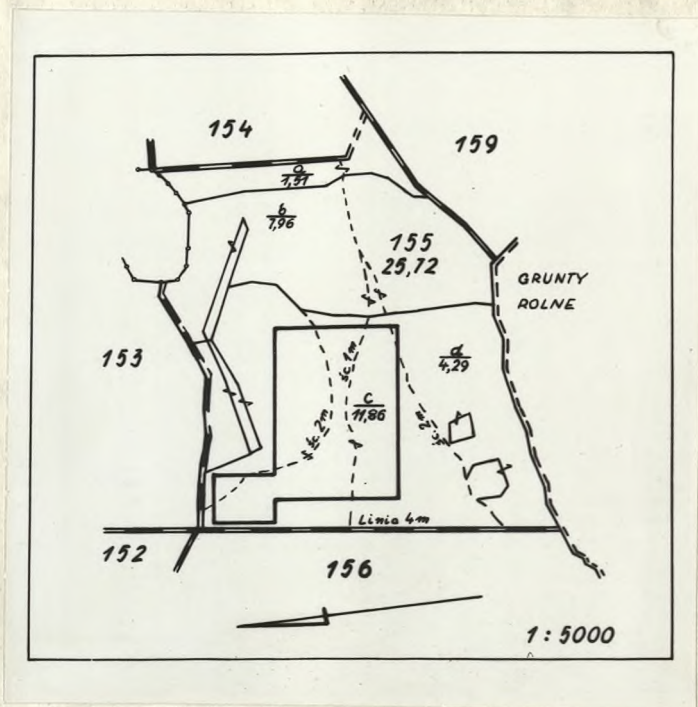
Tabela 2. Charakterystyka drzewostanu świerkowego w Szczyrku.

Długość geograficzna	Szerokość geograficzna	wysokość n.p.m. m	Przeciętny wiek, lat	Przeciętna wysokość, m	Przeciętna pierśnica, cm	Przeciętna zasobność, m ³ /ha	Zadrzewienie	Przeciętna ilość drzew na 1 ha	Dominacja	Jakość
18°59'	49°41'	780	75	26	33	540	1,0	547	II	2



Rys. 14. Struktura grubości drzew w klasach biologicznych Krafta.

Wiosną 1971 roku w opisanym drzewostanie założono powierzchnię doświadczalną /rys. 15/, składającą się z 54 kwadratowych 10 arowych poletek - razem 5,4 ha.



Rys. 15. Lokalizacja powierzchni doświadczalnej w drzewostanie.

Każde poletko oznaczone w terenie dębowymi palikami zaopatrzonymi w etykiety. Etykiety zawierały podstawowe dane o poletkach: numer powtórzenia oraz dawkę zastosowanych nawozów mineralnych. Na środku każdego poletka umieszczono w poziomie jedną pułapkę chwytą o powierzchni 1 m^2 . Pułapka ta ograniczona była blaszanymi ścianami o wysokości 20 cm, a jej dno stanowiła pleciona folia plastikowa, przepuszczalna dla wody. Ustawione w drzewostanie pułapki chwytne otrzymały kolejne numery od 1 do 54.

4.2.2. Sposób nawożenia

W doświadczeniu drzewostanowym zastosowano trzy nawozy mineralne: saletrę amonową /34,5 %N/ w trzech dawkach, super-

fosfat pylisty /18% P_2O_5 / w trzech dawkach i sól potasowa /60% K_2O / w dwóch dawkach, we wszystkich możliwych kombinacjach. W tabeli 3 podano użyte dawki nawozów na poszczególnych poletkach.

Tabela 3. Dawki nawozów w doświadczeniu drzewostanowym.

Powtórzenia			Azot	Fosfor	Potas
I	II	III			
Numery poletek					
39	25	52	0	0	0
4	49	36	15	0	0
8	27	44	30	0	0
6	41	12	0	10	0
7	26	54	15	10	0
15	50	45	30	10	0
16	17	37	0	20	0
47	33	53	15	20	0
40	34	30	30	20	0
1	35	22	0	0	5
31	51	13	15	0	5
32	18	46	30	0	5
48	10	14	0	10	5
5	43	28	15	10	5
24	9	38	30	10	5
23	11	20	0	20	5
3	19	29	15	20	5
2	42	21	30	20	5

Osiemnaście kombinacji nawozowych rozmieszczono losowo w obrębie 3 bloków, na które podzielono powierzchnię doświadczalną mniej więcej zgodnie z ogólnym kierunkiem nachylenia stoku /rys. 16/. Nawożenie wykonano w dniach 5 i 7 czerwca 1971 roku.

4.2.3. Analizy glebowe

Na początku listopada 1973 roku pobrano z powierzchni doświadczalnej próbki gleby do analiz ^{2/} Z każdego poletka

^{2/} Analizy wykonał doc. dr habil. Wojciech Dzieciołowski z Akademii Rolniczej w Poznaniu.

pobrano 10 jednakowych objętościowo próbek substancji organicznej /butwiny/ oraz taką samą ilość próbek substancji mineralnej spod poziomu butwiny. Dla obu frakcji gleby - organicznej i mineralnej - analizowano następujące cechy:

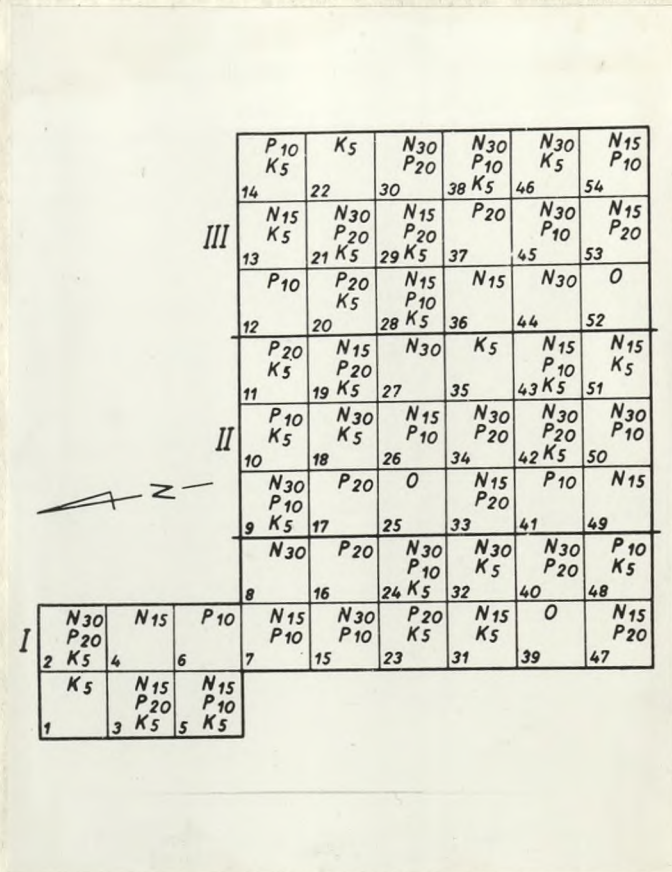
1. straty żarzenia - % suchej masy,
2. zawartość wody higroskopi-
kiej - % suchej masy,
3. kwasowość wymienną
/w KCl/ - pH,
4. kwasowość czynną /w H₂O/- pH,
5. zawartość C - % suchej masy
6. zawartość N - % suchej masy
7. stosunek C/N -
8. zawartość K₂O - mg/100g gleby,
9. zawartość P₂O₅ - mg/100g gleby.

Ponadto dla próbek mineralnych określono:

10. pojemność kompleksu
sorpcyjnego - milirówn.,
11. zawartość jonów K⁺ - "-
12. zawartość jonów Na⁺ - "-
13. zawartość jonów Mg⁺⁺ - "-
14. zawartość jonów Ca⁺⁺ - "-

4.2.4. Zbiór danych o przyroście

W październiku 1974 roku, a więc po upływie czwartego sezonu wegetacyjnego od momentu nawożenia, pobrano w badanym drzewostanie próbki drewna do analiz przyrostowych. Próbki pobierano świdrem Presslera, nawiercając na każdym poletku 8 drzew stojących najbliższej pułapki chwytniej. Nawiercane drzewa



Rys. 16. Rozmieszczenie powtórzeń i kombinacji nawozowych na powierzchni doświadczalnej.

rozmessezone były na poletku promieniście w stosunku do jego środka, a próbki pobierano zawsze od strony pułapki, uzyskując w ten sposób duże zróżnicowanie kierunków. Wiercenia dokonywano tylko do pewnej głębokości, pobierając przyrosty z ostatnich 30 - 40 lat. Na zebranych w ten sposób wałeczkach drewna pomierzono następnie grubości słoików rocznych oraz drewna wczesnego i późnego. Obliczone średnie roczne przyrosty grubości na poletkach porównano między sobą metodą analizy wariancyjnej. Podobnie analizowano udział drewna późnego w szerokości słoje.

W listopadzie 1973 roku pobrano z każdego poletka, przy

pomocy świdra przyrostowego, próbki kory wtórnej /głównie kłyka i miazgi/. Analizowano w tych próbkach zawartość azotu, fosforu, potasu i sodu, a uzyskane wyniki opracowano statystycznie.

4.2.5. Zbiór danych o obradzaniu

Opadającą do wyłożonych na poletkach pułapek chwytnych ściółkę zbierano dwa razy w ciągu roku: wiosną /kwiecień lub maj/ i jesienią /październik lub listopad/. Pierwszego zbioru dokonano w kwietniu 1972 roku, a ostatniego w kwietniu 1975 roku. Zebraną ściółkę suszono w plóciennych woreczkach w temperaturze $+105^{\circ}\text{C}$ przez jedną dobę i ważono. Z przesuszonej ściółki wybierano następnie resztki kwiatów męskich, nasiona i szyszki. Uzyskano w ten sposób następujące cechy do opracowania statystycznego:

1. ilość szyszek,
2. ilość kwiatów męskich,
3. ilość nasion,
4. waga 1000 nasion,
5. sucha masa ściółki ogółem.

Wymienione wyżej cechy analizowano w okresach rocznych, łącząc dwa zbiory ściółki. W przypadku kwiatów męskich, które opadają głównie w okresie od wiosny do jesieni, rok zbioru zamykał się w cyklu wiosna - wiosna. W tym samym cyklu analizowano również ilość szyszek i suchą masę ściółki ogółem. Inaczej było w przypadku nasion opadających głównie od jesieni do wiosny, gdzie rok zbioru zamykał się w cyklu jesień - jesień. Z uwagi na braki w zbiorach ściółki występujące w różnych latach nie można było wykonać analiz zbiorczych dla poszczegól-

nych cech, obejmujących cały okres trwania doświadczenia.

Poza systematycznymi zbiorami ściółki, corocznie w maju szacowano na wszystkich poletkach intensywność kwitnienia. Szacunku dokonywano wzrokowo /przy pomocy lornetki/ na 5 drzewach rosnących najbliższej pułapki chwytnej. Przyjęto następującą skalę obfitości kwitnienia zarówno męskiego, jak i żeńskiego:

- 0 - brak kwiatów,
- 1 - kilka -"-
- 2 - sporo -"-
- 3 - dużo -"-

Obserwacje te również opracowano statystycznie.

4.3. Nawożenie mineralne a kwitnienie pojedynczych drzew

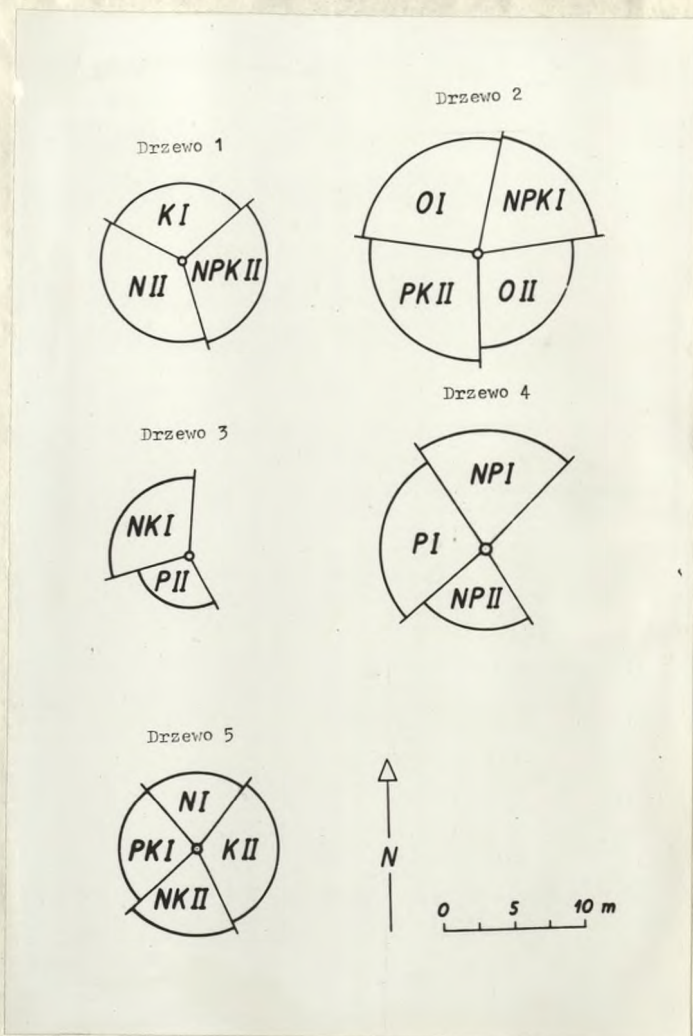
4.3.1. Założenie doświadczeń

Obok powierzchni drzewostanowej w Szczyrku, wybrano także do badań pojedyncze świerki rosnące w Arboretum Kórnickim oraz na terenie Leśnictwa Doświadczalnego ID PAN Zwierzyniec. Podstawowe cechy wzrostowe tych drzew przedstawiały się następująco: wiek - 90-110 lat, wysokość - 20-27 m i pierśnica - 43-76 cm.

W doświadczeniu I założonym w 1971 roku, powierzchnię prostopadłych rzutów koron na glebę podzielono na sektory w ilości odpowiadającej widocznym, głównym nabiegom korzeniowym. Poszczególne nabiegi wyznaczały środki sektorów, które po wyrównaniu linii rzutu korony stanowiły wycinki kół o różnych promieniach /rys. 17/.

W ten sposób u pięciu drzew wyznaczono 16 sektorów, które

obejmowały w ogólnym zarysie ryzosferę głównych korzeni. Każdy sektor stanowił jednocześnie jedno poletko doświadczalne.



Rys. 17. Schemat nawożenia mineralnego pojedynczych drzew wg wyznaczonych sektorów.

Do założonego 1972 roku doświadczenia II wybrano 16 drzew, traktując każde z nich jako pojedynczy wariant doświadczenia.

W roku 1973 założono doświadczenie III z bezpośrednim wprowadzeniem nawozów mineralnych do tkanek przewodzących gałęzi. Na każdym spośród pięciu badanych drzew wyznaczono do tego celu w górnej połowie korony po 3 gałęzi z dwóch sąsiednich okółków i trwale je oznakowano. Poszczególne gałęzie sta-

nowiży warianty doświadczenia, podczas gdy drzewa były powtórzeniami.

4.3.2. Sposób nawożenia

Do nawożenia pojedynczych drzew zastosowano również wymienione wcześniej nawozy, z tym że fosfor użyty został w postaci superfosfatu granulowanego /19% P_2O_5 /, a potas jako siarczan potasu /40% K_2O / w doświadczeniu I i II, lub chlorek potasu w doświadczeniu III. We wszystkich trzech doświadczeniach zastosowano 8 możliwych wariantów nawożenia: O, N, P, K, NP, NK, PK, NPK. Poszczególne doświadczenia różniły się między sobą dawkami składników nawozowych oraz ilością powtórzeń.

W doświadczeniu I każdy wariant nawożenia wystąpił dwukrotnie, a dawki nawozów, w oparciu o wyniki wcześniejszych badań /Giertych i Forward 1966, Ingestad 1967, Shoulders 1968 oraz Giertych 1969/ ustalone zostały następująco: 30 g N/m², 3,9 g P/m² oraz 19,5 g K/m². Ilość nawozu przypadająca na każdy wyznaczony sektor zależała więc od jego powierzchni /tabela 4/.

Rys. 17 przedstawia losowe rozmieszczenie wariantów nawożenia pod traktowanymi drzewami. Nawożenie wykonano ręcznie 9 czerwca 1971 roku, a powtórzono je w maju 1972 roku.

W doświadczeniu II poszczególne kombinacje nawozów użyte zostały również w dwóch powtórzeniach. Przyjęto następujące dawki nawozów obliczone w czystym składniku na 1 drzewo: 2,36 kg N, 0,31 kg P oraz 1,53 kg K. Podane wyżej dawki nawozów rozsypano ręcznie wokół drzew na powierzchni kołistej o promieniu 5 m, w dniach 26 - 28 maja 1972 roku.

Doświadczenie III objęło 5 drzew, poszczególne warianty nawożenia powtórzyły się więc pięciokrotnie. Technika wprowa-

Tabela 4. Doświadczenie I. Wielkości sektorów i ilości użytych nawozów.

Nr drzewa	Wariant nawożenia i powtórzenie	Powierzchnia m ²	Ilości nawozów w kg				
			Saletra amonowa	Superfosfat	Sól potasowa		
1	N II	38,54	3,35				
	K I	29,25					
	NPK II	36,37				1,71	1,72 2,13
2	O I	54,94	3,90				
	O II	39,25					
	PK II	53,37				2,51	3,13
	NPK I	44,87				2,11	2,63
3	P II	11,74	2,57	0,55	1,74		
	NK I	29,57					
4	P I	49,13	4,30	2,31			
	NP I	49,46					
	NP II	22,13				1,93	1,04
5	N I	20,85	2,11				
	K II	33,69					
	NK II	24,31				1,12	1,98 1,43
	PK I	23,84				1,40	

dzania roztworu nawozów do pojedynczych gałęzi wyglądała następująco. Na górnych stronach gałęzi w pobliżu pnia wywiercono świdrem przyrostowym Presslera otwory o głębokości około 1,5 cm. W otwory te wkładano rurki szklane o długości 20 cm i odpowiedniej średnicy, uszczelniając je lanoliną. Roztwór nawozów wprowadzano do rurek strzykawką lekarską dwukrotnie ze względu na małą pojemność rurek. Użyto następujących stężeń podstawowych nawozów: 800 mg N/5 ml roztworu, 200 mg P/5 ml roztworu i 600 mg K/5 ml roztworu. Gałęzie kontrolne traktowane były w ten sam sposób, z tym że do rurki szklanej wprowadzano wodę destylowaną. Po zabiegu rurki zamykano kapturkami z folii aluminiowej. W roku 1974 powtórzono nawożenie tą samą metodą oraz na tych samych gałęziach, ale w świeżo wywiercone otwory.

4.3.3. Zbiór danych o kwitnieniu

We wszystkich doświadczeniach przeprowadzano wzrokowy szacunek obfitości kwitnienia przy pomocy lornetki. W doświadczeniu I liczono wszystkie widoczne kwiaty męskie i żeńskie w poszczególnych sektorach. Pierwsze obserwacje kwitnienia wykonano na przełomie drugiej i trzeciej dekady czerwca 1971 roku, a więc wkrótce po nawożeniu. Obserwacje te miały na celu ustalenie ewentualnych naturalnych różnic w obfitości kwitnienia w poszczególnych sektorach koron. Umożliwiłoby to ich wyeliminowanie z analiz wpływu nawożenia w następnych latach. Obserwacje kwitnienia w doświadczeniu I powtórzono w latach 1972 i 1973.

W doświadczeniu II szacowano obfitość kwitnienia męskiego i żeńskiego wg skali przyjętej dla drzewostanu /patrz rozdział 3.2.5./. W listopadzie 1973 roku przeszedł nad Kórnikiem silny huragan, który obalił 6 spośród 16 nawożonych drzew. Praktycznie oznaczało to likwidację doświadczenia.

W doświadczeniu III liczono wszystkie widoczne kwiaty męskie i żeńskie na poszczególnych nawożonych gałęziach.

4.4. Zastosowane metody statystyczne

W celu ustalenia zależności między urodzajem szyszek a poszczególnymi czynnikami klimatycznymi zastosowano metodę obliczania współczynnika korelacji "r". W analizie ogólnej obejmującej wszystkie regiony ilość par korelowanych cech wynosiła 15. Zestawienia tych par dokonano dla 29 miesięcy poprzedzających kwitnienie wg schematu podanego w tabeli 5.

Powyższy sposób zestawienia korelowanych cech umożliwił stwierdzenie zależności urodzaju szyszek od pogody w tym samym roku /Y/.

Tabela 5. Sposób zestawienia par korelowanych cech klimatu i obradzania.

Wartości czynników klimatycznych z roku i miesięcy:			Przyrównanie do urodzaju z roku:
Y-2 /I-XII/	Y-1 /I-XII/	Y /I-V/	
		1950	1950
	1950	1951	1951
1950	1951	1952	1952
1951	1952	1953	1953
1952	1953	1954	1954
1953	1954	1955	1955
1954	1955	1956	1956
1955	1956	1957	1957
1956	1957	1958	1958
1957	1958	1959	1959
1958	1959	1960	1960
1959	1960	1961	1961
1960	1961	1962	1962
1961	1962	1963	1963
1962	1963	1964	1964
1963	1964		1965
1964			1966

od pogody w roku zawiązywania kwiatów /Y-1/ oraz od pogody na dwa lata przed kwitnieniem /Y-2/. Wartości krytyczne współczynnika korelacji odczytano z tablic dla różnych poziomów istotności /0,01, 0,05 i 0,1/ przy 13 stopniach swobody.

Dla obliczenia średnich współczynników korelacji dla czterech regionów łącznie zastosowano przekształcenie Fishera $z = \frac{1}{2} \ln \frac{1+r}{1-r}$ /Elandt 1964/. Wartość "z" w przeciwieństwie do współczynnika korelacji "r" posiada rozkład normalny. Dzięki temu można było zsumować wartości "z" dla poszczególnych miesięcy poprzez wszystkie regiony, obliczyć średnią arytmetyczną wartość "z" dla każdego miesiąca i ponownie przekształcić ją na współczynnik korelacji "r". Wartości krytyczne dla tak obliczonych współczynników korelacji odczytano z tablic dla dwóch poziomów istotności: 0,01 i 0,001 przy ilości stopni swobody ustalonej wzorem $[\sum/n-2/]-1$, czyli $4/15-2/-1=51$

/3/15-2/-1=38 w przypadku ciśnienia atmosferycznego, dla którego posiadano dane tylko z trzech regionów/.

Dla regionu II /stacja meteorologiczna Kórnik/ wykonano szczegółową analizę zależności między temperaturą i usłonecznieniem a urodzajem szyszek dla 21 lat /1951 - 1971/. Przypuszczalną porę różnicowania się związków kwiatowych /21 V - 31 VII roku Y-1/ podzielono na okresy dwu-, trój- i czterodekadowe. Dla okresów tych obliczono średnie wartości obu analizowanych czynników klimatycznych, które skorelowano następnie z danymi o urodzaju szyszek w roku Y. W ten sposób starano się ustalić możliwie dokładnie okres najsilniejszego wpływu temperatury i usłonecznienia na urodzaj szyszek. Wartości krytyczne współczynnika korelacji odczytano z tablic dla 19 stopni swobody i trzech poziomów istotności: 0,001, 0,01 i 0,5.

Dane pochodzące z drzewostanowej powierzchni doświadczalnej dotyczące cech obradzania, przyrostu i gleby opracowano przy użyciu metody analizy wariancyjnej, stosując rozbięcie stopni swobody wg poniższego schematu:

Zródło zmienności	Stopnie swobody
Nawozy	17
N	2
P	2
K	1
NxP	4
NxK	2
ExK	2
NxPxK	4
Powtórzenia	2
Błąd eksperymentalny	34
Ogółem	53

Obliczenia analiz wariancyjnych wykonano w Centrum Obli-

czeniu Uniwersytetu Wrocławskiego na maszynie liczącej typu Elliott. Oprócz wartości "F" obliczono testem Duncana najmniejszą istotną różnicę /NIR/, co umożliwiło stwierdzenie istotności różnic między poszczególnymi wariantami nawożenia. Wartości graniczne $F_{0,05}$ i $F_{0,01}$ odczytano z tablic Snedecora dla odpowiednich ilości stopni swobody.

Dane uzyskane z obserwacji kwitnienia pojedynczych drzew opracowywane były również metodą analizy wariancyjnej. W doświadczeniach I /nawożenie sektorów wokół drzew/ i II /nawożenie pojedynczych drzew/ zastosowano następujące rozbitcie stopni swobody:

Zródło zmienności	Stopnie swobody
Nawozy	7
N	1
P	1
K	1
NxP	1
NxK	1
PxK	1
NxPxK	1
Powtórzenia	1
Błąd eksperymentalny	7
Ogółem	15

Schemat rozbitcia stopni swobody w doświadczeniu III wygląda następująco:

Zródło zmienności	Stopnie swobody
Nawozy	7
N	1
P	1
K	1
NxP	1
NxK	1
PxK	1
NxPxK	1
Powtórzenia	4
Błąd eksperymentalny	28
Ogółem	39

Przyjęcie w doświadczeniu III drzew jako powtórzeń obejmujących 8 wariantów nawożenia pozwoliło traktować każde z nich jako podmiot oddzielnej analizy wariancyjnej. Poszczególne

drzewa przyjęto więc za obiekty doświadczalne, nawożone zaś gałęzie podzielono na dwie grupy: pierwsza grupa - brak danego składnika, druga grupa - obecność tego składnika. Podział nawożonych gałęzi przy analizie wpływu poszczególnych nawozów na kwitnienie wyglądał następująco:

- N: 1 grupa - O, P, K, PK
- 2 grupa - N, NP, NK, NPK
- P: 1 grupa - O, N, K, NK
- 2 grupa - P, NP, PK, NPK
- K: 1 grupa - O, N, P, NP
- 2 grupa - K, NK, PK, NPK

W ten sposób każdemu wariantowi doświadczenia z danym nawozem odpowiadał wariant bez tego nawozu. Takich par było zawsze cztery i traktowano je jako powtórzenia. Przy tych założeniach rozbić stopni swobody przedstawiało się następująco:

Zródło zmienności	Stopnie swobody
Nawóz	1
Powtórzenia	3
Błąd eksperymentalny	3
Ogółem	7

Istotne wyniki wszystkich analiz wariancyjnych przedstawiono w postaci wykresów. W przypadkach interakcji posłużono się niekiedy metodą wykresów warstwicowych. Wartość zasadniczej poziomicy ustalono dodając najmniejszą istotną różnicę /NIR/ do najmniejszej liczby charakteryzującej daną cechę. Uzyskaną wartość poziomicy zasadniczej zmniejszono lub zwiększono następnie o 1/2 NIR, uzyskując w ten sposób poziomice pośrednie.

5. WYNIKI

5.1. Wpływ klimatu na obradanie szyszek

5.1.1. Okresowość obradania

Na podstawie zawartych w tabeli 1 danych można wyciągnąć pewne wnioski dotyczące okresowości występowania dobrych urodzajów szyszek u świerka na obszarze Polski. W regionie I, obejmującym północno-wschodni obszar zasięgu świerka w Polsce, w ciągu 24 lat /1948 - 1971/ wystąpiło sześć lat urodzajnych, a więc rok urodzajny zdarzał się przeciętnie raz na cztery lata. Rzeczywista okresowość obradania waha się w granicach 2 - 7 lat, przyjmując również rok 1964 za urodzajny /Chażupka, Giertych i Królikowski 1975/. Dobre urodzaje szyszek wystąpiły w regionie I w latach: 1948, 1952, 1954, 1960, 1964 i 1971.

W Polsce północno-zachodniej i południowej /regiony II, III i IV/ w latach 1948 - 1971 wystąpiło 5 lat urodzajnych co oznacza, że dobry urodzaj występował na tym obszarze przeciętnie raz na pięć lat. Średnia ta nie odzwierciedla rzeczywistej okresowości, która w omawianych trzech regionach waha się od 3 do 13 lat. Dobre urodzaje wystąpiły w tej części Polski w latach: 1948, 1951, 1954, 1958 i 1971, a więc zaledwie trzy lata urodzajne - 1948, 1954 i 1971 - były wspólne dla wszystkich wydzielonych regionów.

Podobne zjawisko niezgodności w występowaniu lat urodzajnych stwierdzono u świerka na całym obszarze jego występowania w latach 1909 - 1971 /Chażupka i Giertych 1973/. Często lata urodzajne występowały tylko lokalnie w niektórych rejonach zasięgu, zdarzały się jednak lata urodzajne wspólne dla całego zasięgu.

konstans
beluski
przez pominięcie
roku w pm
giertych - chert
XX 1975

Tabela 6. Sumaryczne zestawienie istotnych wartości współczynników korelacji w regionach Polski a różnymi czynnikami klimatycznymi dla 29 lat

Poziomy istotności

0,10
0,05
0,01

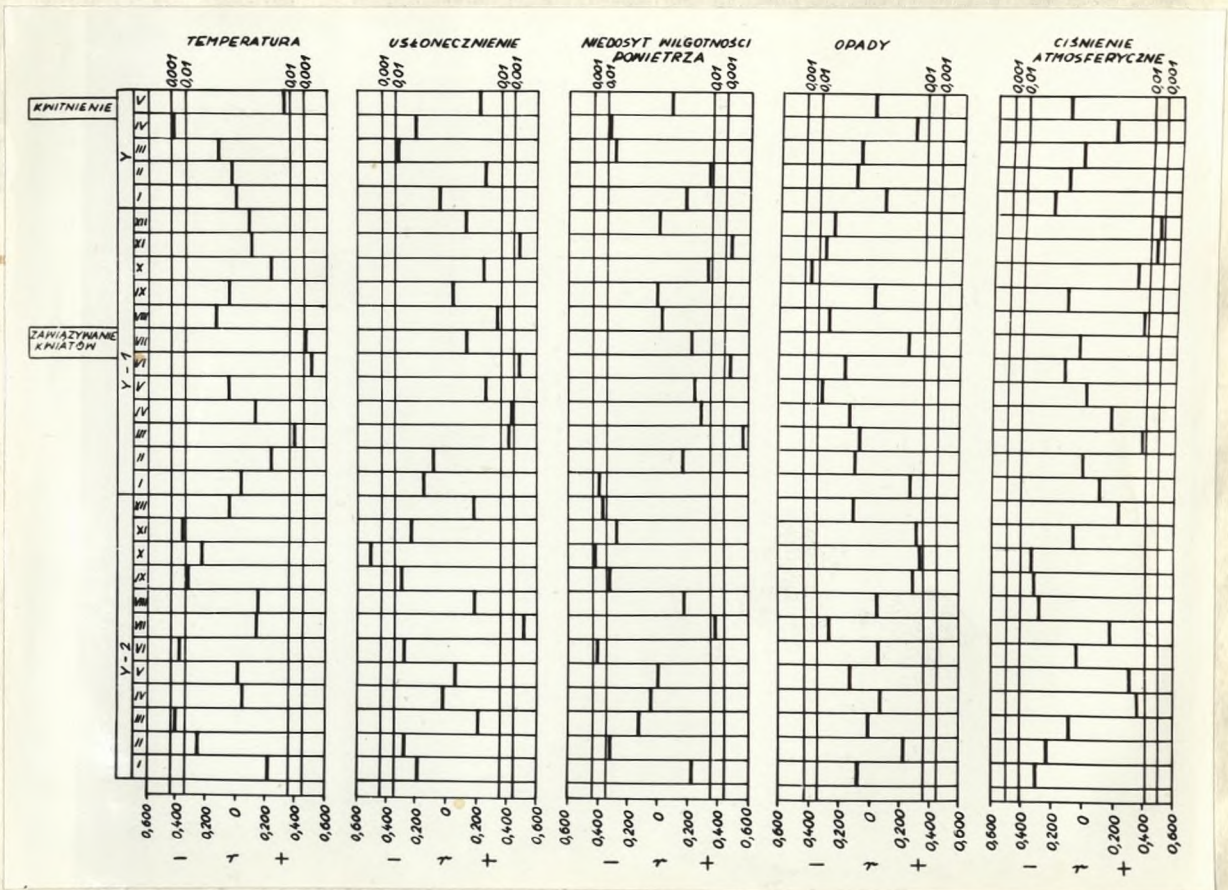
Korelacja: dodatnia ujemna

+ -
++ --
+++ ---

Lata	Miesiące	Przeciętna dzienna temperatura w °C				Przeciętne dzienne usłonecznienie w godzinach				Miesięczne opady	
		I	II	III	IV	I	II	III	IV	I	II
Y-2	I										
	II										
	III	--			-						
	IV										
	V										
	VI	-		-							
	VII										
	VIII						++	+++	+		
	IX										
	X				-	---	-				
	XI				--						
	XII										
Y-1	I										++
	II										
	III	+	+								
	IV					++	++	++	+		
	V					+	++	+			
	VI	++	+	++	+	+++	++			-	
	VII	++					++			-	
	VIII										
	IX						+			-	
	X					++				-	
	XI					++	++			-	-
	XII							+			
Y	I										
	II										
	III	-					+				
	IV		--	-			--		-		
	V									++	
Y-2 Y-1 Y		++	++			+++	+	--		---	

5.1.2. Okresy czasu i czynniki klimatyczne o szczególnym znaczeniu dla zawiązywania kwiatów

Wyniki obliczeń korelacji między obradaniem szyszek w czterech wydzielonych regionach Polski a poszczególnymi czynnikami dla 29 miesięcy poprzedzających kwitnienie przedstawiono w tabeli 6. Na podstawie danych zawartych w tej tabeli można stwierdzić, że dobry urodzaj szyszek u świerka w różnych regionach Polski wymaga podobnych układów klimatycznych. Uzasadnione było więc obliczenie średnich wartości współczynników korelacji dla czterech regionów łącznie, co przedstawia rys. 18.

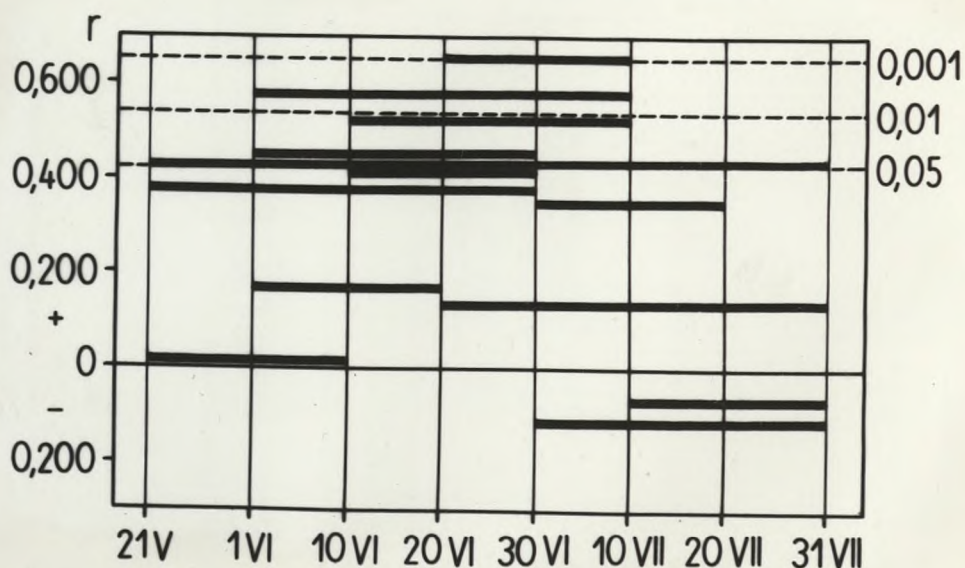


Rys. 18. Korelacje między urodzajem szyszek, a wybranymi czynnikami klimatycznymi na łącznym obszarze czterech regionów.

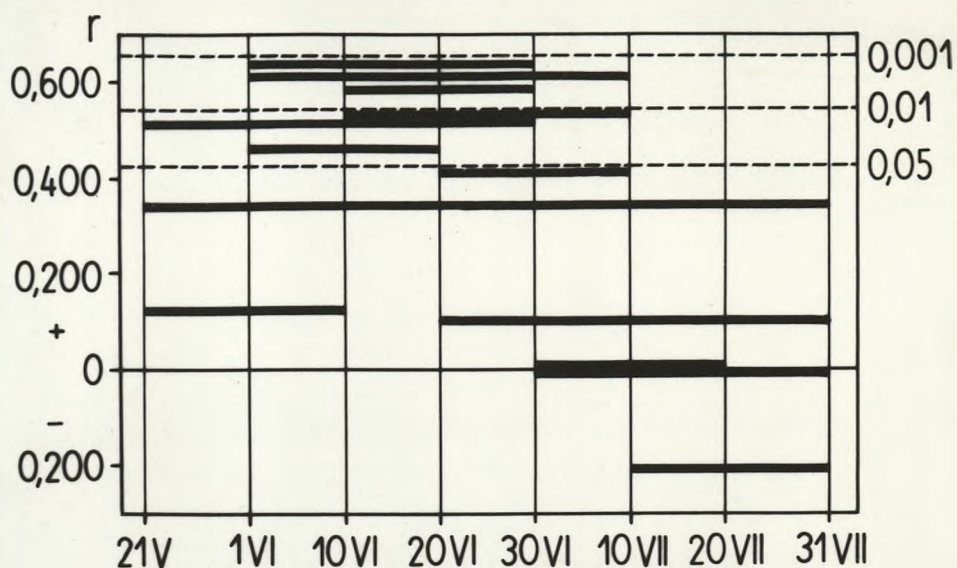
Otrzymano w ten sposób przeciętny obraz związków między obradaniem szyszek u świerka a klimatem z uwypukleniem istotnie ważnych okresów czasu. Do okresów tych zaliczyć należy przede wszystkim lato i jesień roku Y-2 /dwa lata przed kwitnieniem/, wiosnę, lato i jesień roku Y-1 /rok zawiązywania kwiatów/ oraz okres poprzedzający bezpośrednio kwitnienie w roku Y. Negatywny lub pozytywny charakter wpływu czynników klimatycznych na obradanie szyszek w wymienionych okresach uwidocznił się w tabeli 6 oraz na rysunku 18 i nie wymaga szerszych objaśnień.

5.1.3. Rola temperatury i usłonecznienia w zawiązywaniu kwiatów

Szczegółową analizę przypuszczalnej pory zawiązywania pąków kwiatowych w roku poprzedzającym kwitnienie /Y-1/ można było przeprowadzić tylko dla regionu II, dzięki pełnym arkuszom dziennych obserwacji temperatury i usłonecznienia ze stacji meteorologicznej w Kórniku dla lat 1950 - 1971. Wyniki tej analizy ilustrują rysunki 19 i 20.



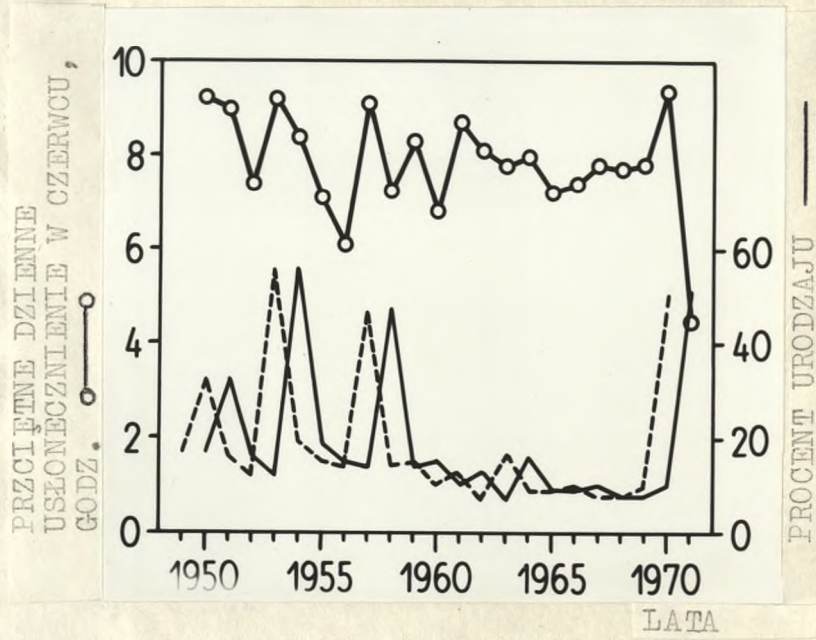
Rys. 19. Korelacja urodzaju szyszek z temperaturą w okresie różnicowania się pąków kwiatowych.



Rys. 20. Korelacje urodzaju szyszek z usłoneczeniem w okresie różnicowania się pąków kwiatowych.

Na obu rysunkach, ukazujących jednocześnie sposób ustalenia okresu najistotniejszego wpływu temperatury i usłoneczenia na urodzaj szyszek, zaznaczono różne poziomy istotności dla współczynników korelacji liniowej "r". Z rys. 19 wynika, że wpływ temperatury zaznacza się najsilniej w okresie od 21 czerwca do 10 lipca, natomiast wpływ usłoneczenia jest najwyraźniejszy w ciągu całego czerwca /rys. 20/. Porównanie obu czynników wykazało, że ważniejsza jest temperatura /współczynniki korelacji cząstkowej wynoszą: dla temperatury $b = 0,502$, a dla usłoneczenia $b = 0,352$ /.

Z rysunku 21 wnioskować można ponadto o wymaganiach ilościowych świerka względem usłoneczenia; obfity urodzaj szyszek w roku Y obserwowano tylko wtedy, gdy przeciętne dzienne usłoneczenie w czerwcu osiągnęło minimum 9 godzin.



Rys. 21. Porównanie urodzaju szyszek z usłoneczeniem w czerwcu. Przerywana linia oznacza dane o urodzaju cofnięte o rok, do czasu zawiązywania pąków kwiatowych.

Tabela 7. Wpływ nawożenia mineralnego na drzewostan w Szczyrku. Istotne wyniki analiz wariacyjnych.

+ różnice istotne przy poziomie 0,05
 ++ " " " " " 0,01
 +++ " " " " " 0,001

Źródło zmienności	Rok doświadczenia	Cechy						
		Ilość kwiatów męskich	Ilość nasion	Waga 1000 nasion	Sucha masa ściółki	% ściółki opadającej latem	% Ca w korze wtórnej	% Na w korze wtórnej
N	1	+						
	2			+				
	3				++			
	4				+++	+		
P	1							
	2		+					
	3							
	4							
K	1							
	2							
	3							
	4							
N×P	1		+		+			
	2	+						
	3							
	4							
N×K	1		++	+	+			
	2	+						
	3							
	4							
P×K	1		++					
	2	+					++	+
	3							
	4							
N×P×K	1		+					
	2							
	3							
	4							
Bloki	1							
	2							
	3						+	
	4							

5.2. Skutki działania nawożenia mineralnego na powierzchni drzewostanowej

Tabela 7 zawiera uzyskane w doświadczeniu drzewostanowym istotne wyniki wpływu nawożenia mineralnego na cechy drzewostanu. Przy omawianiu wyników wykorzystano w kilku przypadkach wyniki nieistotne, lecz o wyraźnej tendencji.

5.2.1. Obradzanie szyszek

Zbiór szyszek dokonywano przez cztery kolejne lata trwania doświadczenia /tabela 8/.

Tabela 8. Opad szyszek w drzewostanie świerkowym w Szczyrku.

Rok kwitnienia	Rok zbioru	Średnia ilość szyszek na 1 m ²	Średnia ilość szyszek na 1 drzewo
1971	4 VIII 71 - 6 IV 72	0,52	9,5
1972	6 IV 72 - 9 V 73	1,74	31,8
1973	9 V 73 - 23 IV 74	0,11	2,0
1974	23 IV 74 - 7 V 75	0,23	4,2

Opracowanie statystyczne wyników zbiorów możliwe było tylko w drugim roku doświadczenia, kiedy to ilość szyszek zebranych z pułapek była stosunkowo duża. Analiza nie wykazała jednak żadnego wpływu nawożenia mineralnego na ilość szyszek.

5.2.2. Obradzanie kwiatów męskich

Resztki kwiatów męskich zbierano również przez cztery lata /tabela 9/, analizując oddzielnie zbiór z każdego roku.

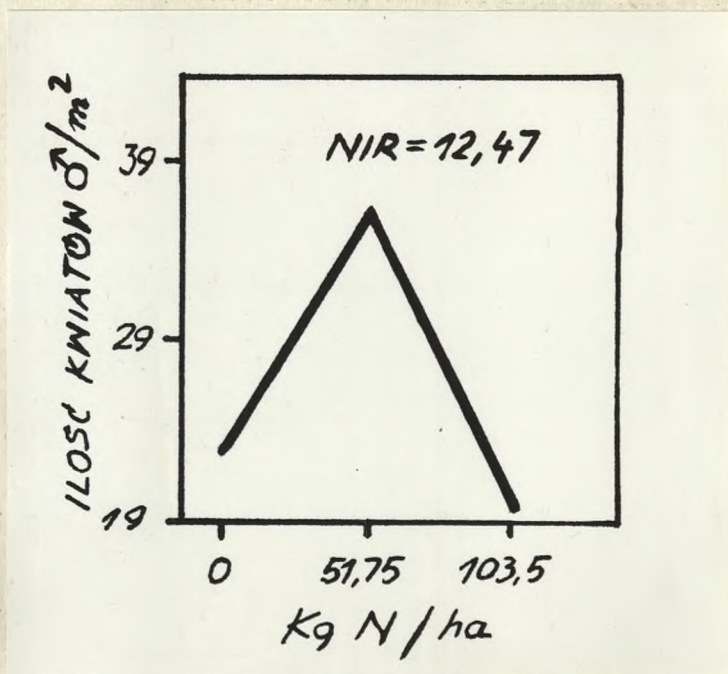
Nawożenie mineralne wpłynęło na ilość kwiatów męskich opadających w pierwszym i drugim roku doświadczenia /tab. 7/.

Tabela 9. Opad kwiatów męskich w drzewostanie świerkowym w Szczyrku.

Rok kwitnienia	Rok zbioru	Srednia ilość kwiatów na 1m ²	Srednia ilość kwiatów na 1 drzewo
1971	4 VIII 71 - 6 IV 72	26,4 ^x	482,6 ^x
1972	6 IV 72 - 9 V 73	1,6	29,2
1973	9 V 73 - 23 IV 74	9,3	170,0
1974	23 IV 74 - 7 V 75	1,0	18,3

^x rok zbioru niepełny, bez czerwca i lipca.

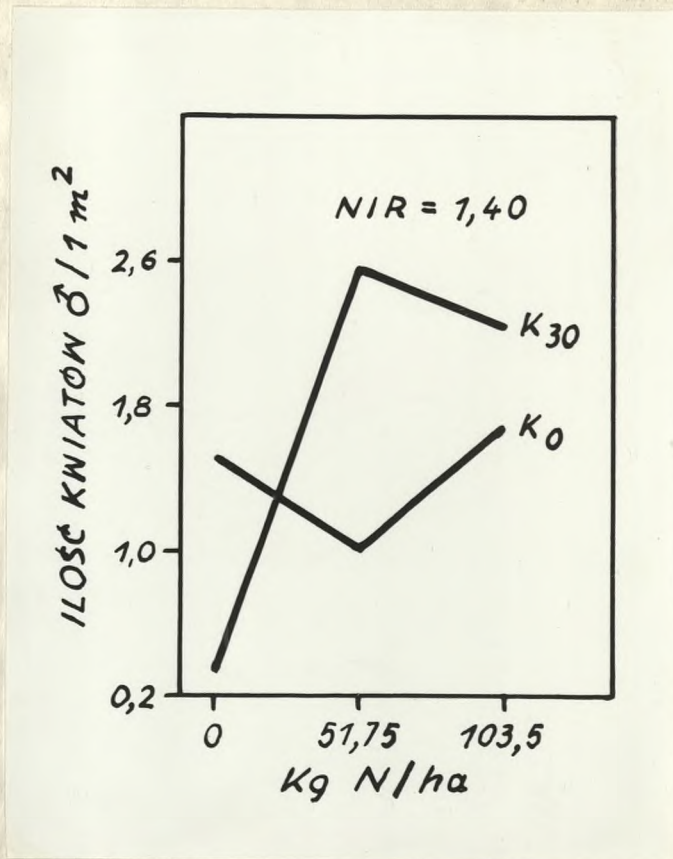
Istotny pozytywny wpływ na ilość kwiatów opadających w pierwszym roku doświadczenia /rok kwitnienia 1971/ wywarła średnia dawka azotu /rys. 22/.



Rys. 22. Wpływ nawożenia N na ilość kwiatów męskich w 1 roku doświadczenia.

Nawożenie azotowe nie mogło jednak wpłynąć na zawiązywanie kwiatów, lecz jedynie regulowało tempo ich opadania.

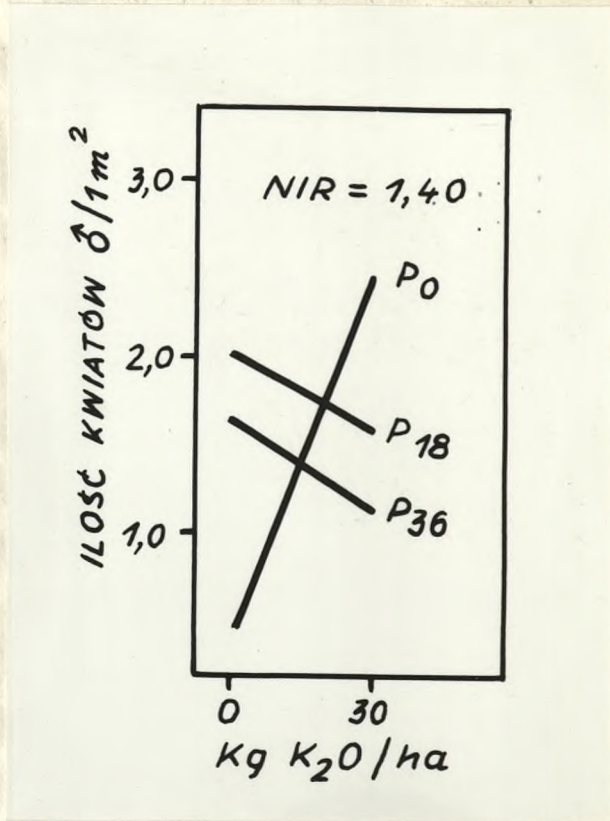
Wpływ nawozów mineralnych w drugim roku doświadczenia /rok kwitnienia 1972/ dotyczył już procesu zawiązywania kwiatów, dokonującego się w roku 1971, a więc roku nawożenia. Istotny wpływ na ilość kwiatów zebranych w okresie od wiosny 1972 do wiosny 1973 roku wywarło nawożenie azotowo-potasowe, fosforowo-potasowe i azotowo-fosforowe. Nawożenie azotowe zwiększyło ilość kwiatów w obecności potasu /rys. 23/.



Rys. 23. Wpływ nawożenia NK na ilość kwiatów męskich w 2 roku doświadczenia.

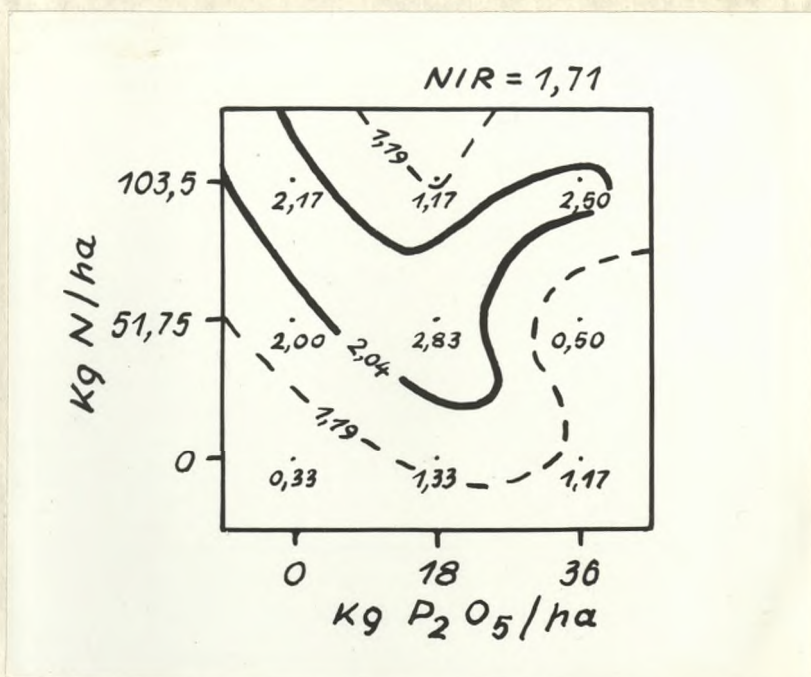
Działanie nawozu fosforowo-potasowego przejawiało się przede wszystkim w istotnym pozytywnym wpływie potasu przy jednoczes-

nym braku fosforu /rys. 24/.



Rys. 24. Wpływ nawożenia PK na ilość kwiatów męskich w 2 roku doświadczenia.

Ilość kwiatów zwiększyła się również pod wpływem nawożenia azotowo-fosforowego. W porównaniu z wariantem kontrolnym, istotny wzrost ilość kwiatów spowodowany został przez nawożenie zrównoważone /średnie lub maksymalne dawki obu składników/ oraz przez nawożenie azotowe przy braku fosforu /rys. 25/. W tym ostatnim wyniku znajduje prawdopodobnie odbicie pozytywny, lecz nieistotny wpływ samego azotu na ilość kwiatów męskich /rys. 42/.



Rys. 25. Wpływ nawożenia NP na ilość kwiatów męskich w 2 roku doświadczenia.

5.2.3. Produkcja nasion

Obserwacje naturalnego wysiewu nasion objęły trzy lata /tabela 10/. W pierwszym roku - 1971 - zebrano nasiona po dobrym urodzaju, dwa pozostałe lata były słabo urodzajne.

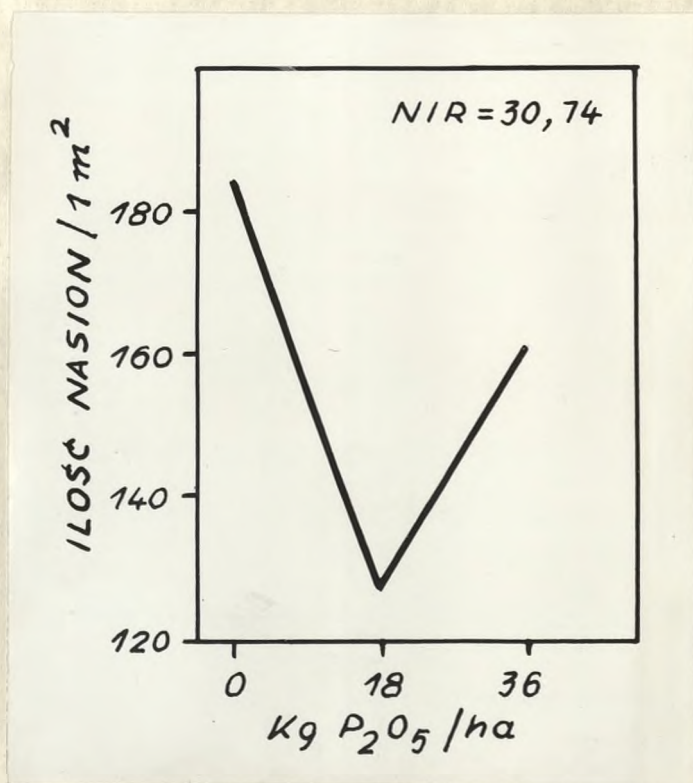
Tabela 10. Opad nasion w drzewostanie świerkowym w Szczyrku.

Rok kwitnienia	Rok zbioru	Średnia ilość nasion na 1m ²	Średnia % nasion opadających zimą	Średnia waga 1000 nasion
1971	4 VIII 71 - 28 X 72	165,9	95,6	5,13
1972	28 X 72 - 6 XI 73	5,2	55,9	4,26
1973	6 XI 73 - 19 XI 74	5,0	51,3	4,31

Zwraca uwagę fakt nierównomiernego tempa opadania nasion

/procent nasion opadających zimą/ w poszczególnych latach: w roku dobrego urodzaju prawie wszystkie nasiona opadają w ciągu zimy następującej po kwitnieniu, zaś w latach słabego urodzaju w ciągu tego samego czasu opada zaledwie połowa nasion; pozostałe nasiona opadają na wiosnę, w rok po kwitnieniu. Waga 1000 nasion zmieniała się w kolejnych latach doświadczenia: najcięższe były nasiona zebrane w pierwszym roku doświadczenia, po dobrym urodzaju.

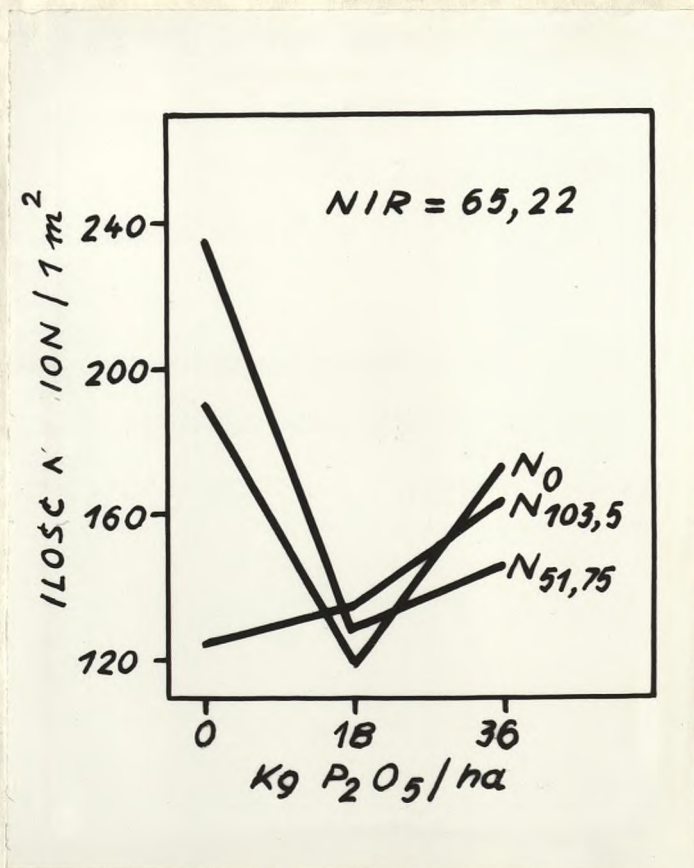
Nawożenie mineralne wywarło wpływ na ilość opadających nasion w pierwszym roku oraz na wagę 1000 nasion w drugim roku /tabela 7/. Z rys. 26 wynika, iż nawożenie fosforowe,



Rys. 26. Wpływ nawożenia P na ilość nasion.

zastosowane w średniej dawce, zmniejszyło istotnie ilość nasion. Ten wpływ fosforu zawarty jest także w interakcji NxP, przy

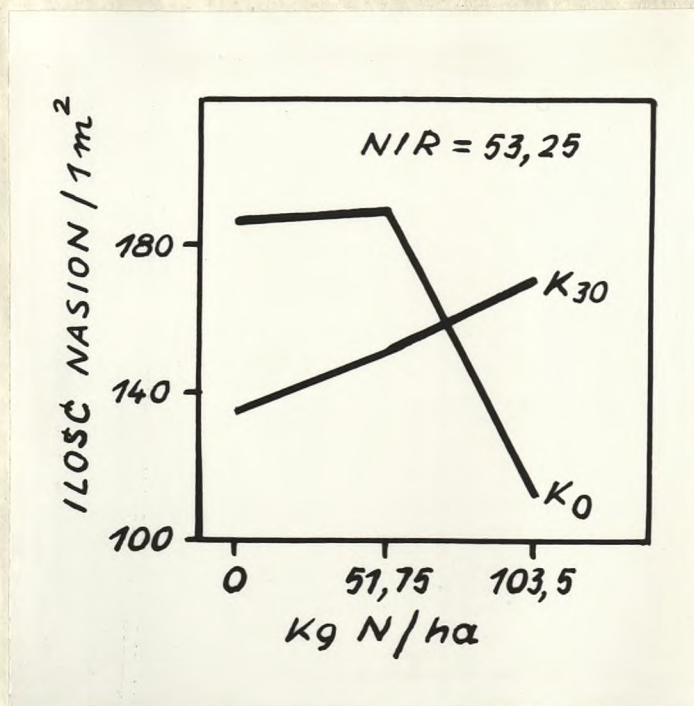
czym istotny negatywny wpływ średniej dawki fosforu wystąpił tylko przy braku azotu lub w obecności małej jego dawki /rys. 27/.



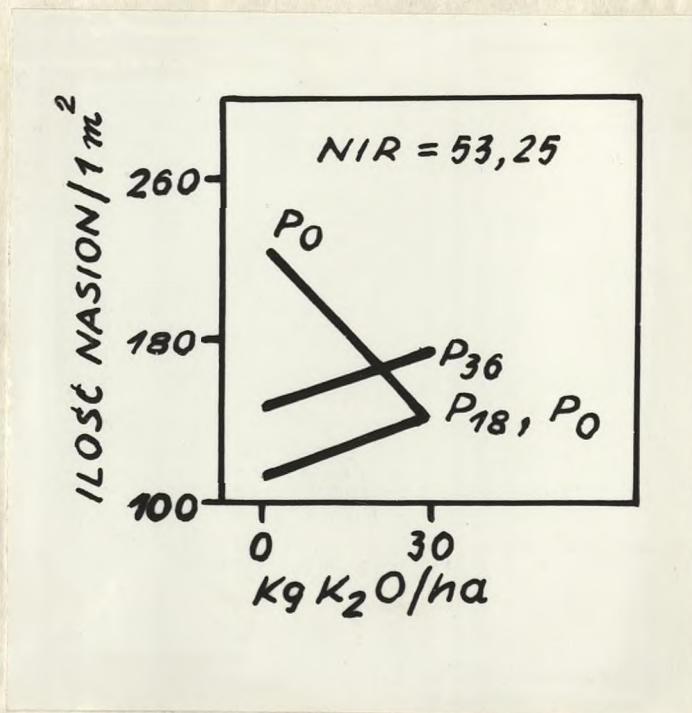
Rys. 27. Wpływ nawożenia NP na ilość nasion.

Zmniejszenie ilości nasion nastąpiło również w wyniku działania azotu w maksymalnej dawce przy jednoczesnym braku potasu - interakcja NxK /rys. 28/.

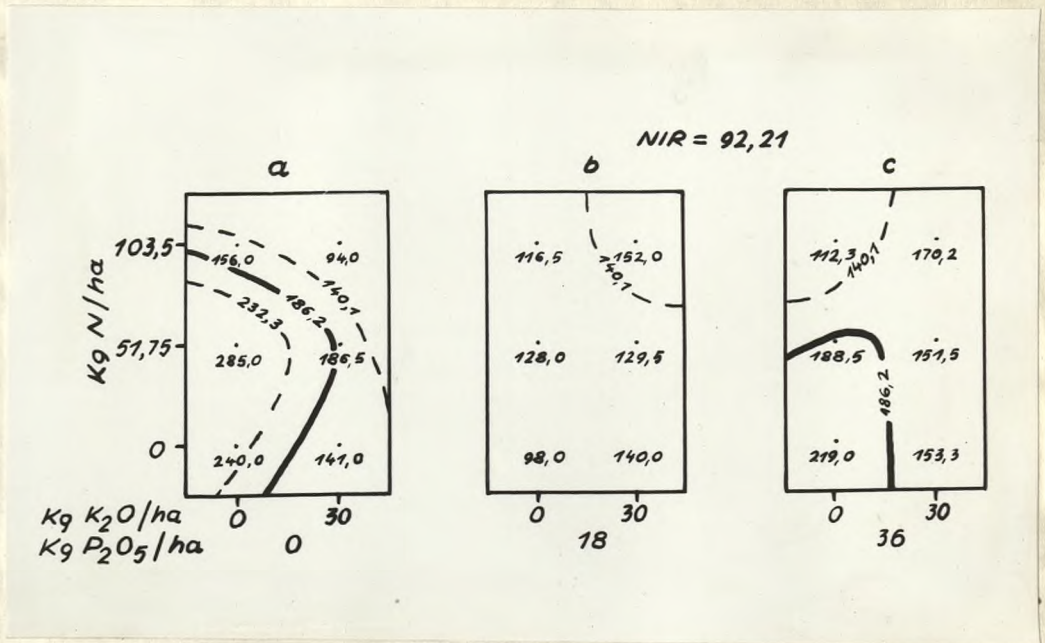
Analizując z kolei interakcję PxK możemy powiedzieć, że każde nawożenie fosforowo-potasowe wpłynęło ujemnie na ilość nasion w porównaniu z brakiem nawożenia /rys. 29/. Trudniejsze jest ustalenie wspólnego wpływu wszystkich nawozów. W interakcji NxPxK tkwi przede wszystkim negatywny wpływ średniej dawki fosforu /rys. 30b/, natomiast przy braku fosforu lub przy maksymalnej jego dawce nawożenie azotowe zmniejszyło ilość nasion



Rys. 28. Wpływ nawożenia NK na ilość nasion.



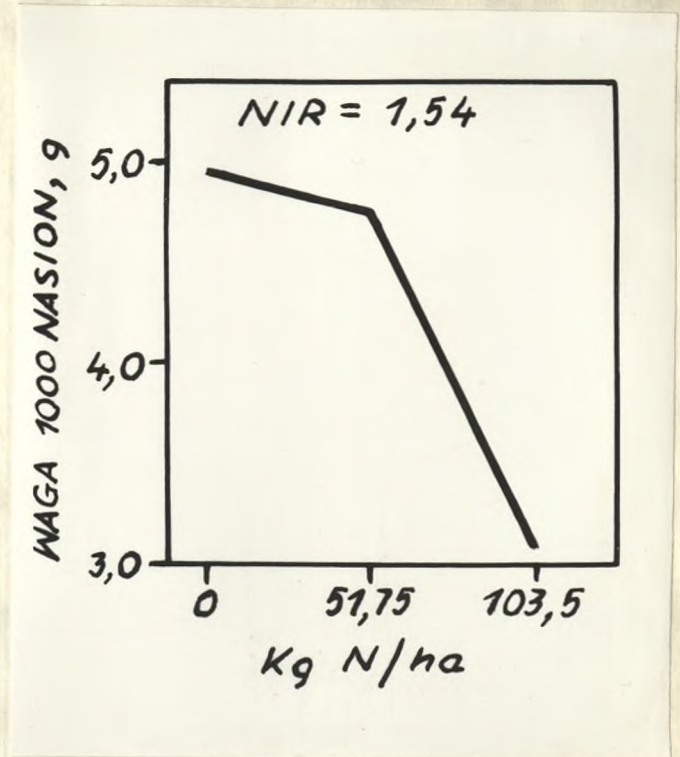
Rys. 29. Wpływ nawożenia PK na ilość nasion.



Rys. 30. Wpływ nawożenia NPK na ilość nasion.

przy jednoczesnym braku potasu /rys. 30a i c/; w wyniku tym zawarty jest omówiony wyżej negatywny wpływ nawożenia azotowo-potasowego. Ogólnie rzecz biorąc pełne nawożenie nie zwiększyło ilości nasion w porównaniu z wariantem bez nawozów, a w niektórych przypadkach /wariant $O_N P_0 K$ i $NO_P K$ / istotnie zmniejszyło zbiór nasion.

Na wagę 1000 nasion /pełnych i pustych łącznie/ w drugim, słabo urodzajnym roku doświadczenia, wpłynęło tylko nawożenie azotowe. Z rys. 31 wynika, iż azot w maksymalnej dawce spowodował obniżenie wagi 1000 nasion o prawie dwa gramy / z 4,92 g na 3,09 g/.

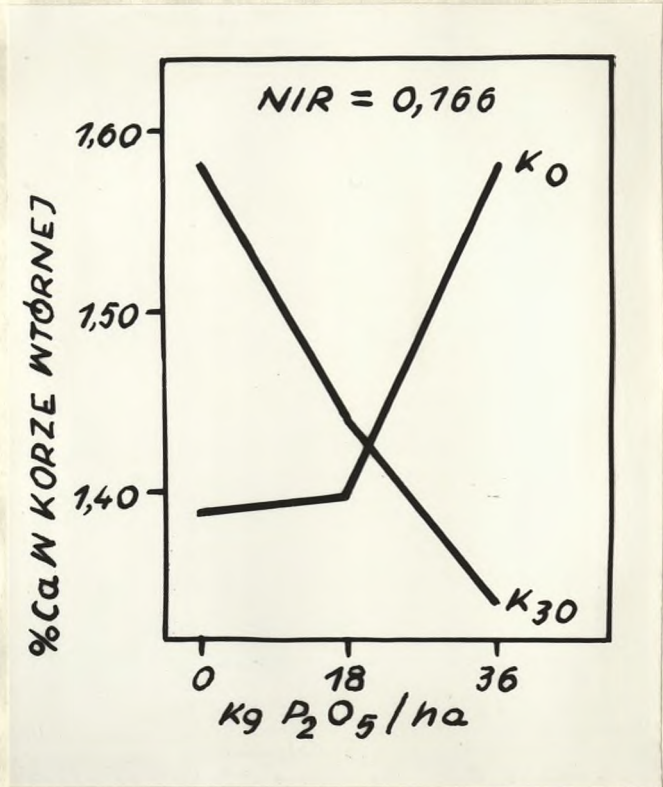


Rys. 31. Wpływ nawożenia N na wagę 1000 nasion w drugim roku doświadczenia.

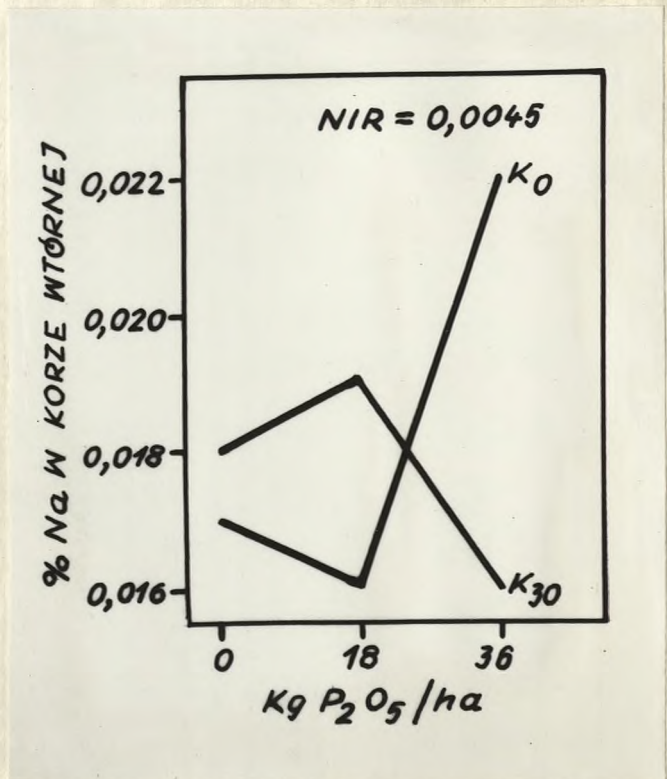
5.2.4. Cechy wzrostowe drzew

Nawożenie mineralne nie wywarło wpływu na przyrosty grubości w poszczególnych latach oraz na łączny przyrost grubości w ciągu czterech lat doświadczenia; nie wpłynęło również na udział drewna późnego w tych przyrostach.

Analizy chemiczne wykonane w trzecim roku doświadczenia /listopad 1973 / wykazały istotny wpływ nawożenia na zawartość wapnia i sodu w korze wtórnej świerka, obejmującej łyko i miazgę. Niezrównoważone nawożenie fosforowo-potasowe /brak jednego nawozu przy obecności drugiego/ zwiększyło istotnie zawartość wapnia w korze wtórnej /rys. 32/, natomiast zawartość sodu wzrosła istotnie na skutek działalności maksymalnej dawki fosforu przy braku potasu /rys. 33/.



Rys. 32. Wpływ nawożenia PK na zawartość wapnia w korze wtórnej.

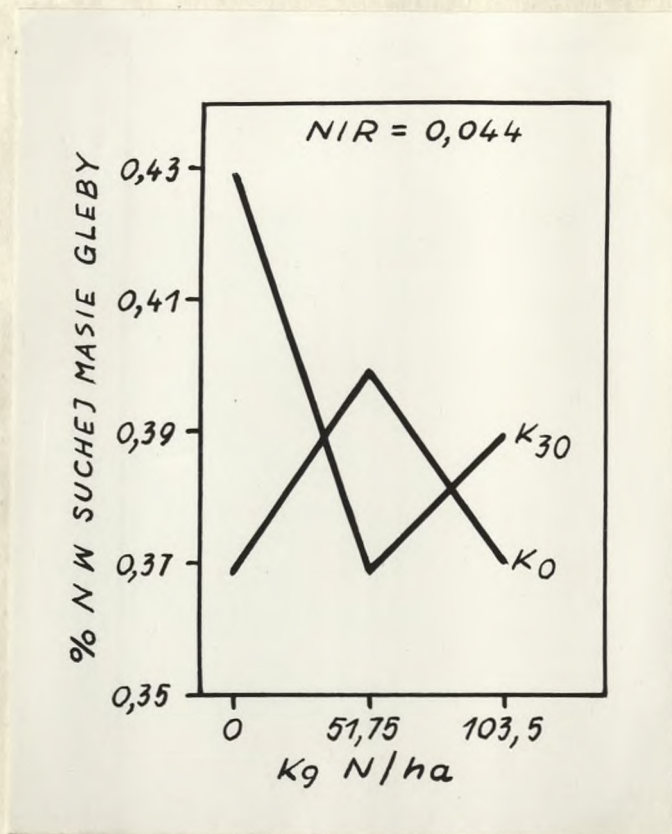


Rys. 33. Wpływ nawożenia PK na zawartość sodu w korze wtórnej.

5.2.5. Gleba

Tabela 11 zawiera istotne wyniki analiz wpływu nawożenia mineralnego na glebę w badanym drzewostanie. Przy interpretacji wpływu nawozów na cechy drzewostanu wykorzystano tylko nieliczne wyniki z tabeli 11.

Rys. 34 przedstawia negatywny wpływ nawożenia azotowo-potasowego /interakcja N_xK/ na ilość azotu w mineralnej frakcji gleby. Podobny, lecz nieistotny efekt dało nawożenie samym azotem.



Rys. 34. Wpływ nawożenia NK na zawartość azotu w mineralnej frakcji gleby.

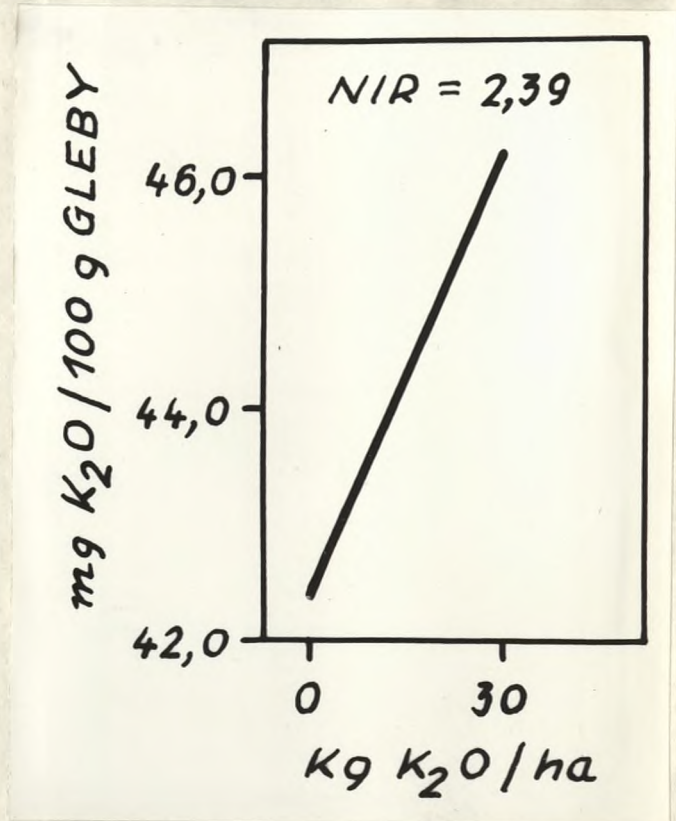
Tabela 11. Zmiany w glebie spowodowane nawożeniem mineralnym.
Istotne wyniki analiz wariancyjnych.

+ różnice istotne przy poziomie 0,05
++ " " " 0,01
+++ " " " 0,001

Cechy			
Zrodlo zmiennosci	II mln.	†	
	K ² O mln.	†	+
	K ² O org.	†	
	P ² O ₅ mln.	†††	
	P ² O ₅ org.	†	+
	C org.	†	
	C/N mln.	+	
	C/N org.	+	+
	pH KCl mln.	+	
	pH KCl org.	†	+
	pH H ₂ O mln.	+	
	Straty le- żenijsza mln.	†	
	I ozn. mln.		+
	II mln.		+

NPKNPK
NPK
NPK
NPK
BIOKI

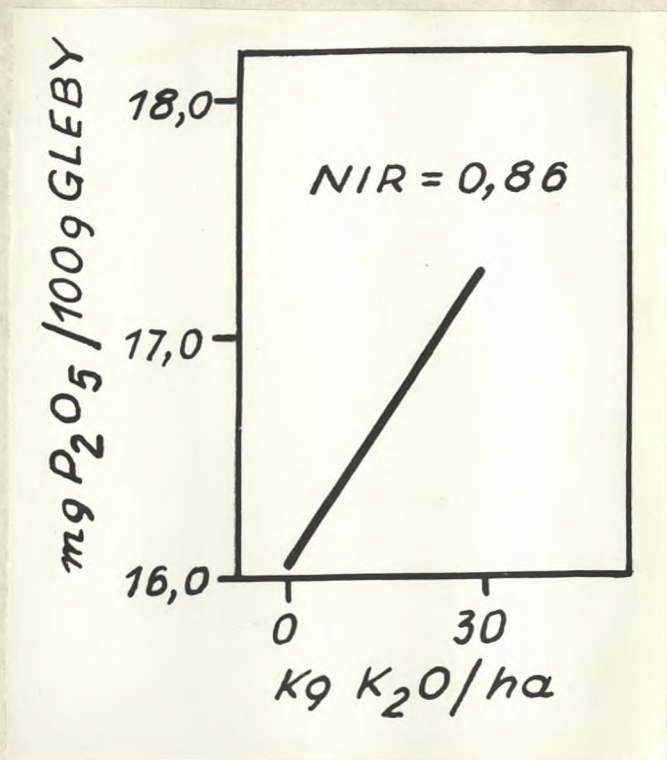
Nawożenie potasowe zwiększyło ilość potasu: istotnie w organicznej /rys. 35/, a nieistotnie w mineralnej frakcji gleby.



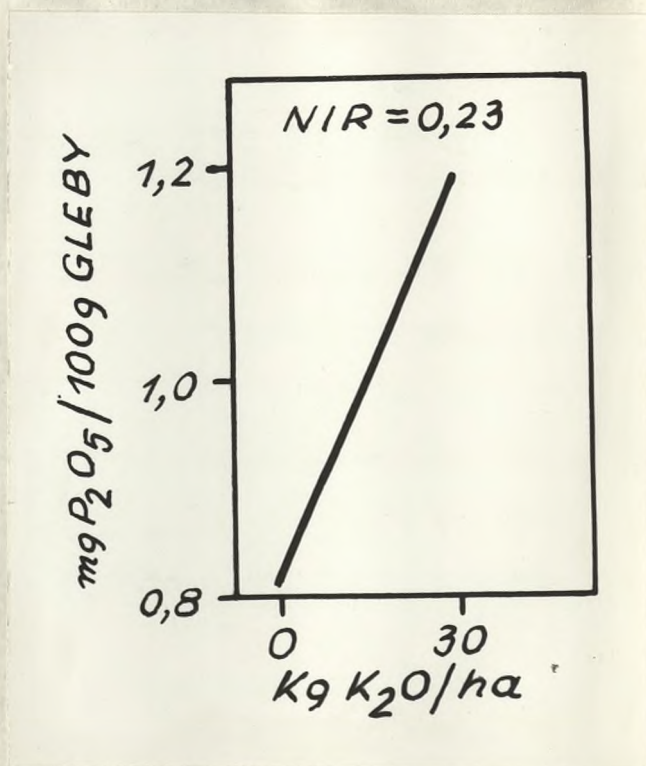
Rys. 35. Wpływ nawożenia K na zawartość potasu w organicznej frakcji gleby.

Pod wpływem tego samego nawożenia potasowego zwiększyła się istotnie ilość fosforu w obu analizowanych frakcjach gleby /rys. 36 i 37/.

Ogółem nawożenie mineralne spowodowało zmianę 14 spośród 21 analizowanych cech gleby. Szczegółowe omówienie tych zmian nie wchodzi w zakres pracy i będzie przedmiotem odrębnego opracowania.



Rys. 36. Wpływ nawożenia K na zawartość fosforu w organicznej frakcji gleby.



Rys. 37. Wpływ nawożenia K na zawartość fosforu w mineralnej frakcji gleby.

5.2.6. Opad ściółki

Ilość ściółki opadającej w ciągu czterech kolejnych lat doświadczenia, wyrażona w suchej masie, wahała się znacznie /tabela 12/.

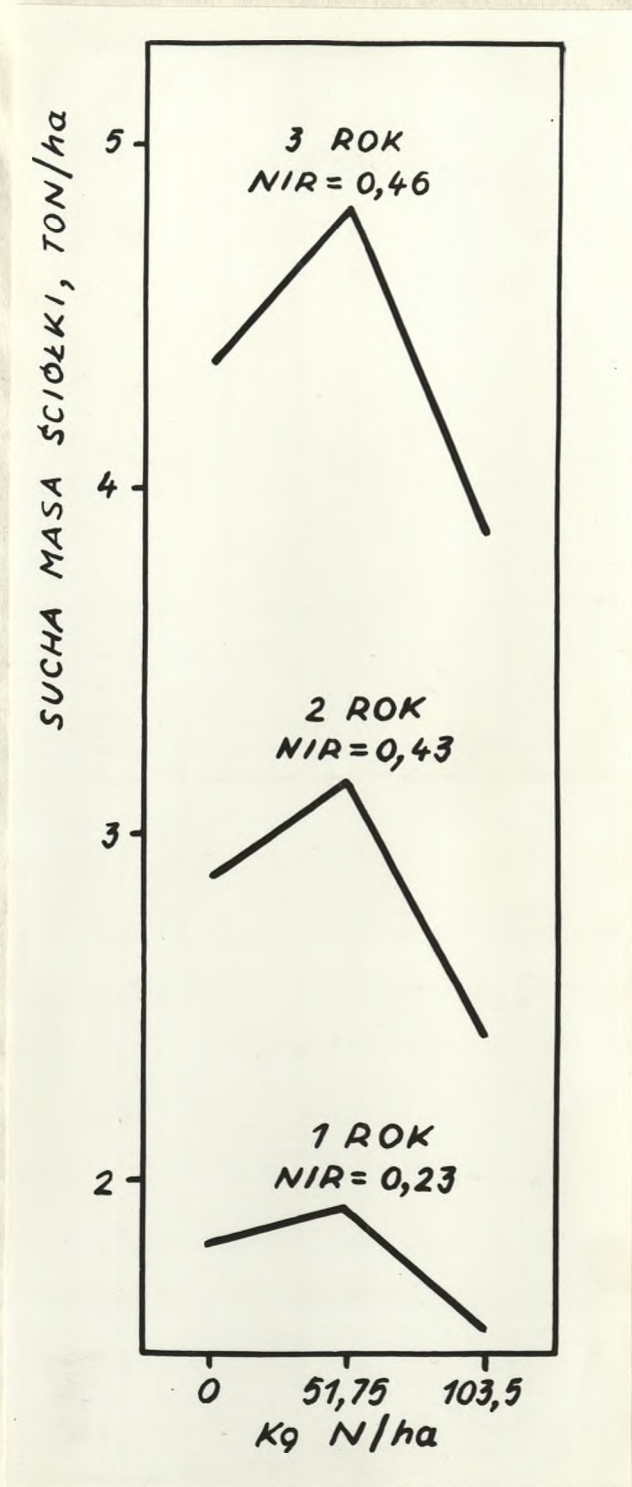
Tabela 12. Opad ściółki w drzewostanie świerkowym w Szczyrku.

Rok kwitnienia	Rok zbioru	Srednia ilość ściółki ton/ha	% ściółki opadającej latem
1971	4 VIII 71 - 6 IV 72	1,76	-
1972	6 IV 72 - 9 V 73	2,82	36,2
1973	9 V 73 - 23 IV 74	4,35	34,6
1974	23 IV 74 - 7 V 75	2,83	52,5

Przeciętny roczny opad ściółki wynosił 2,94 tony suchej masy na 1 ha. Najmniej ściółki opadło w roku dobrego urodzaju szyszek /1971/. Ilość ściółki opadającej w ciągu sezonu wegetacyjnego /od maja do października/, wahała się od mniej więcej jednej trzeciej do połowy opadu całorocznego; większość ściółki opadała w okresie spoczynku zimowego.

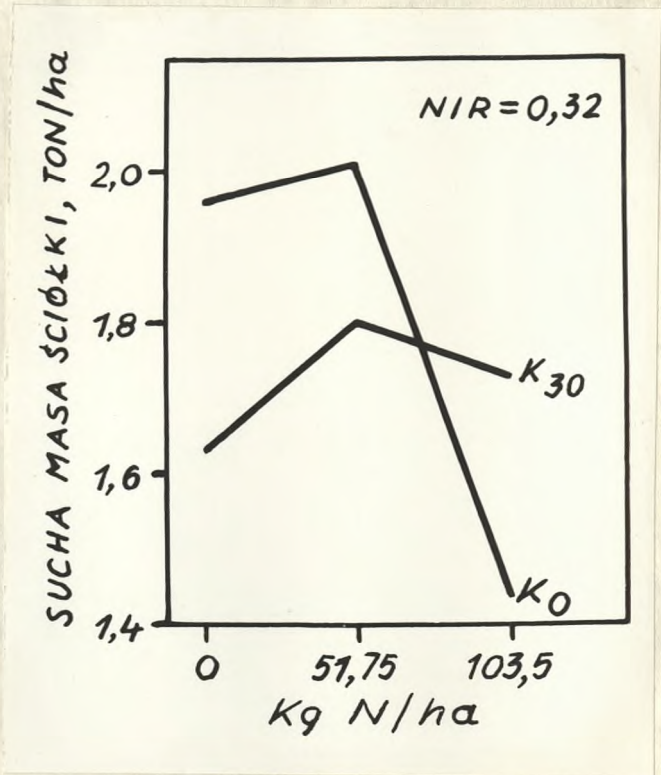
Nawożenie mineralne wywarło wyraźny wpływ na opadanie ściółki w trzech pierwszych latach doświadczenia, a na procent ściółki opadającej w sezonie wegetacyjnym - tylko w trzecim roku /tabela 7/. Nie stwierdzono wpływu nawożenia w czwartym, ostatnim roku doświadczenia. Zasadniczym czynnikiem wpływającym na ilość opadającej ściółki było nawożenie azotowe. We wszystkich latach ilość ściółki rosła przy średniej dawce azotu i malała przy dawce maksymalnej w stosunku do wariantu bez nawożenia azotowego /rys. 38/.

Ogólnie można więc powiedzieć, że nawożenie azotowe zmniejszało opad ściółki. Ten negatywny wpływ azotu decyduje też

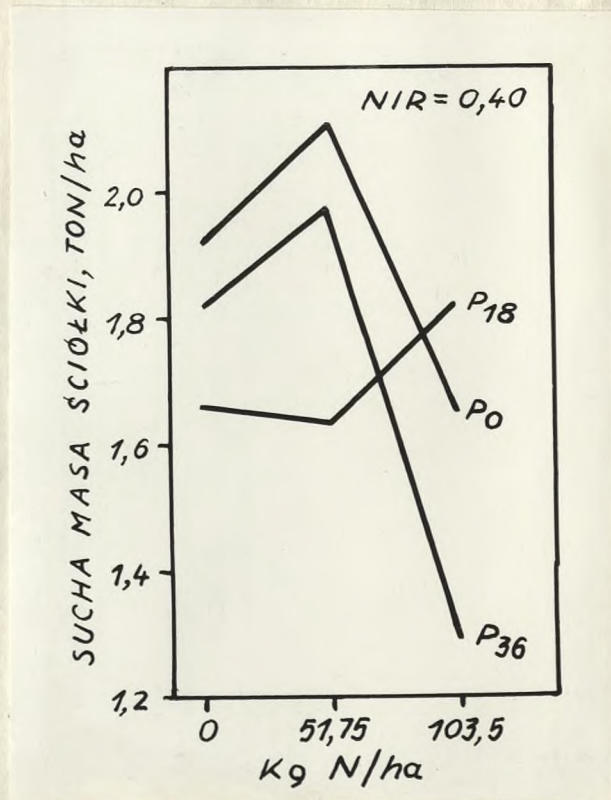


Rys. 38. Wpływ nawożenia N na opad ściółki.

o interakcjach N x K /rys. 39/ i N x P /rys. 40/. W pierwszym przypadku azot zmniejszył ilość ściółki przy braku potasu, natomiast w interakcji N x P ujemny wpływ azotu wystąpił przy braku fosforu i w obecności maksymalnej jego dawki.

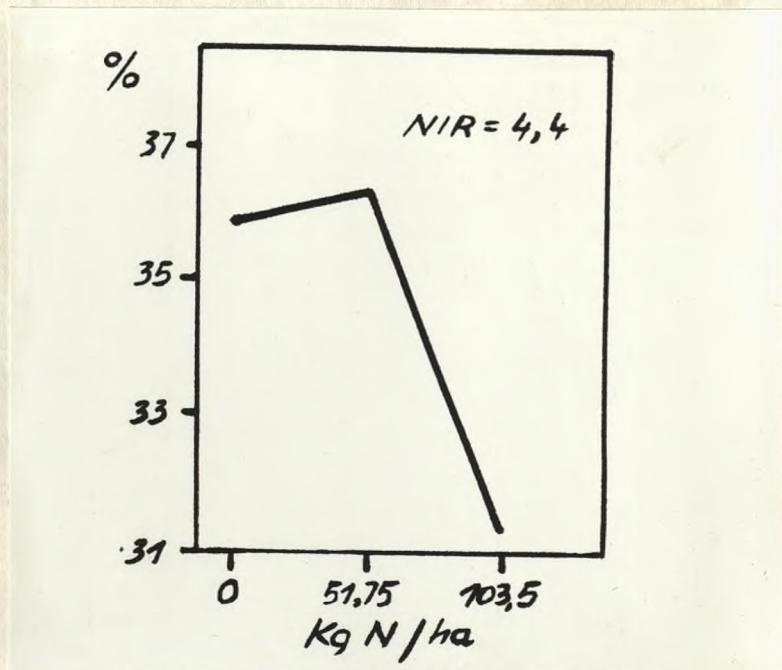


Rys. 39. Wpływ nawożenia NK na opad ściółki w 1 roku doświadczenia.



Rys. 40. Wpływ nawożenia NP na opad ściółki w 1 roku doświadczenia.

Nawożenie azotowe zmniejszyło ponadto istotnie procentową ilość ściółki opadającej w sezonie wegetacyjnym w 3 roku doświadczenia /rys. 41/.



Rys. 41. Wpływ nawożenia N na procent ściółki opadającej latem w 3 roku doświadczenia.

5.3. Wpływ nawożenia mineralnego na kwitnienie pojedynczych drzew.

Trzyletnie obserwacje drzew w doświadczeniu I /nawożenie gleby wokół drzew z podziałem na sektory odpowiadające głównym nabiegom korzeniowym/, nie wykazały żadnego wpływu nawożenia mineralnego na kwitnienie zarówno żeńskie, jak i męskie w odpowiednich sektorach korony. Dowodzi to faktu, iż składniki mineralne pobierane przez różne części systemu korzeniowego były następnie równomiernie rozprowadzone w koronie. Stwierdzono jedynie dużą zmienność indywidualną w obfitości kwitnienia.

Doświadczenie II /pojedyncze drzewa jako warianty nawożenia/ uległo praktycznie likwidacji w listopadzie 1973 roku wskutek huraganu.

Kolejne doświadczenie z nawożeniem pojedynczych gałęzi trwało dwa lata. W 1974 roku kwitnienie zarówno męskie, jak i żeńskie wystąpiło tylko u trzech spośród pięciu badanych drzew /tabela 13/.

Tabela 13. Kwitnienie nawożonych gałęzi w roku 1974.

	Gałęzie -warianty nawożenia	Numery drzew - powtórzenia				
		1	2	3	4	5
♀	O	0	12	1	0	3
	N	0	27	0	0	0
	P	0	9	0	0	15
	K	0	15	0	0	5
	NP	0	20	0	0	0
	NK	0	10	0	0	3
	PK	0	25	0	0	7
	NPK	0	11	0	0	0
	Średnia ilość kwiatów na 1 gałęzi	0	16,1	0,1	0	4,1
♂	O	0	360	180	0	48
	N	0	360	200	0	16
	P	0	320	160	0	160
	K	0	300	100	0	60
	NP	0	370	160	0	80
	NK	0	300	100	0	90
	PK	0	570	60	0	150
	NPK	0	430	80	0	30
	Średnia ilość kwiatów na 1 gałęzi	0	376,3	130,0	0	79,2

Przeciętne ilości kwiatów na jednej gałęzi mówią o znacznych różnicach między poszczególnymi drzewami, co zostało potwierdzone statystycznie. Nie wykazano natomiast istotnych

różnic między gałęziami- wariantami nawożenia w analizie łącznej wszystkich drzew. Wynik taki mógł być w znacznej mierze zniekształcony stwierdzoną wyżej dużą zmiennością indywidualną.

Wobec takiej możliwości przeanalizowano wpływ nawożenia mineralnego tylko u drzew kwitnących, oddzielnie dla każdego osobnika. Analiza wykazała jedynie istotny negatywny wpływ nawożenia fosforowego i potasowego na ilość kwiatów męskich u drzewa nr 3: fosfor obniżył przeciętną ilość kwiatów męskich na jednej gałęzi ze 145 na 115, a potas - ze 175 na 85. U pozostałych drzew nie uzyskano istotnych wyników.

W roku 1975 nie obserwowano kwitnienia na pojedynczych drzewach w doświadczeniach I i III.

6. DYSKUSJA

Wyniki badań przedstawiono w pracy oddzielnie dla obu analizowanych czynników siedliska leśnego - klimatu i gleby, zmieniającej się pod wpływem nawożenia mineralnego. W takiej też kolejności omówiono je poniżej.

Wśród analizowanych czynników klimatycznych najważniejszymi okazały się temperatura i usłonecznienie. Najbardziej istotny wpływ temperatury na urodzaj szyszek zaznaczył się w Polsce środkowej i północno-zachodniej /region II/ w okresie od 21 czerwca do 10 lipca roku zawiązywania pąków kwiatowych oraz w czerwcu tegoż roku dla wszystkich regionów łącznie, gdzie nie dysponowano danymi klimatycznymi dla dekad. Zgadza się to wyraźnie z wynikami Tirena /1935/ i Eklunda /1957/ dla Szwecji oraz Brøndbo /1970/ dla Norwegii.

*To ten numer
płone*

XX

Istotny wpływ usłonecznienia na obradanie szyszek zaznaczył się w kilku okresach. Pierwszym z nich jest lipiec roku Y-2 /dwa lata przed kwitnieniem/. Zwiększone usłonecznienie w tym czasie powoduje prawdopodobnie nagromadzenie większej ilości materiałów zapasowych w wyniku wzmożonej fotosyntezy, co stwarza podstawy dla procesów fizjologicznych prowadzących do zawiązywania pąków kwiatowych w roku Y-1. Następnymi okresami istotnego wpływu usłonecznienia są marzec i kwiecień oraz czerwiec roku Y-1. Z powodu braku danych nie można jednoznacznie stwierdzić kiedy w Polsce dokonuje się różnicowanie pąków kwiatowych u świerka. Przepuszczalnie procesy biochemiczne i fizjologiczne związane z tym zjawiskiem rozpoczynają się wiosną wraz z rozpoczęciem pędzenia i trwają do przełomu lipca i sierpnia, kiedy to zawiązki organów generatywnych stają się widoczne pod mikroskopem /Tiren 1935/. Na podstawie powyższych wyników można pośrednio ustalić prawdopodobną porę różnicowania się żeńskich pąków kwiatowych na przełom czerwca i lipca.

Wysokie, przekraczające 9 godzin, przeciętne usłonecznienie dzienne w czerwcu nie zawsze pociąga za sobą obfity urodzaj szyszek w następnym roku. Przykładem tego był rok 1951, kiedy to wysokie usłonecznienie w czerwcu nie wywołało obfitego urodzaju szyszek w następnym roku /rys. 21/. Można ten fakt tłumaczyć tym, że rok 1951 był rokiem obfitego kwitnienia, które stało się przyczyną silnego wyczerpania zapasów substancji odżywczych u drzew, a tym samym uniemożliwiło zawiązanie większej ilości pąków kwiatowych w tymże roku. Zestawienie danych o obradaniu szyszek u świerka, które wykazało, że dwa lata urodzajne nigdy nie wystąpiły bezpośrednio po sobie na danym obszarze /Chażupka i Giertych 1973/, potwierdza powyższy

to może być
z powodu
przebiegu
mmj.

wnioszek.

Uzyskane korelacje urodzaju szyszek świerka z temperaturą i usłonecznieniem miesięcy letnich roku Y-1 zgodne są z wynikami otrzymanymi dla świerka pospolitego w Holandii /la Bastide i van Vredenburg 1970/ i dla daglezi, która dla obfitego kwitnienia wymaga również słonecznego i ciepłego czerwca i lipca w roku zawiązywania pąków kwiatowych zarówno w warunkach klimatycznych Holandii, jak i Kanady /van Vredenburg i la Bastide 1969, Eis 1973/.

Trudniejszy do wyjaśnienia pozostaje wpływ usłonecznienia w listopadzie roku Y-1, a więc już po uformowaniu się pąków kwiatowych. Według Reuter i Farrer /1969/, wykształcone latem i jesienią organy generatywne w czasie zimy jedynie powiększają się, nie podlegając żadnym zmianom jakościowym. Badania Parkera /1953/ wykazały, że świerk pospolity skumuluje materię organiczną także w temperaturach zbliżonych do 0°C, a nawet ujemnych. Możliwe jest więc, że zwiększone usłonecznienie w okresie późnej jesieni i wczesnej zimy powoduje dodatkową produkcję materiałów organicznych, co z kolei może sprzyjać wzrostowi uformowanych organów generatywnych i ograniczeniu naturalnego obumierania zawiązków kwiatowych.

Analiza wpływu niektórych czynników klimatycznych na urodzaj szyszek u świerka wskazała na zasadniczy fakt, iż obfity urodzaj w roku Y wymaga specyficznego układu czynników pogodowych w dwóch poprzedzających kwitnienie latach: Y-1 i Y-2. Nieczęste występowanie takich układów jest, jak się wydaje, głównym powodem nieregularności w występowaniu lat urodzajnych u świerka.

Drugi zasadniczy element siedliska leśnego - gleba, trakto-

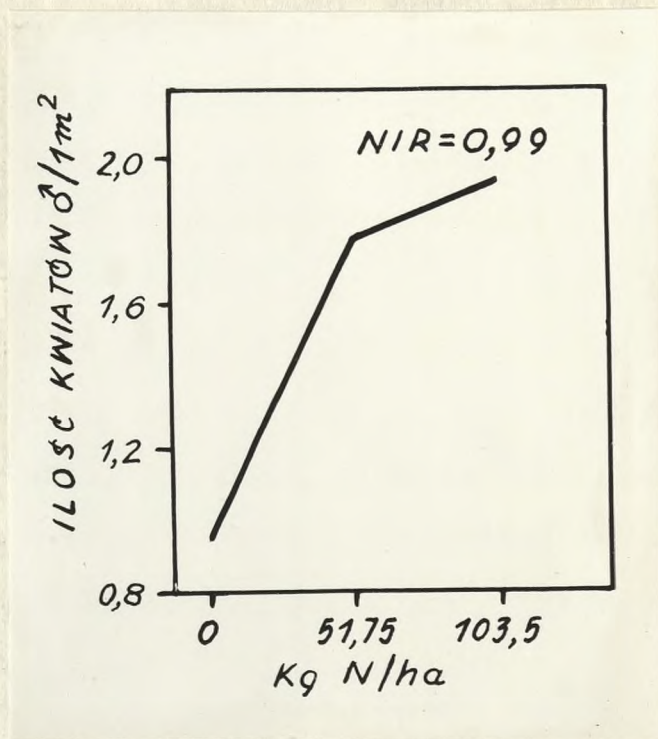
wany był w doświadczeniach jako czynnik stały i wyrównany. Wprowadzenie różnych kombinacji nawozów jako zmiennych doświadczalnych spowodowało w glebie zmiany, które uwidoczniły się również w badanych cechach drzewostanu. Efekty nawożenia mineralnego badano poprzez analizę opadu ściółki w rocznych cyklach zbioru, określonych dla poszczególnych cech. Poniżej przedstawiono omówienie uzyskanych wyników oraz próby ich interpretacji.

W czasie trwania doświadczenia /1971 - 1975/ tylko w roku 1971 wystąpił dobry urodzaj szyszek. Zawiązanie znacznej ilości pąków kwiatowych w roku 1970, które spowodowało ten urodzaj, nie podlegało wpływowi nawożenia mineralnego wykonanego w rok później. W tej sytuacji można było jedynie oczekiwać, iż nawożenie wpłynie na zawiązywanie pąków kwiatowych żeńskich w którymś z następnych lat. Lata te /1972, 1973 i 1974/ były jednak latami bardzo słabego urodzaju, a użyte kombinacje nawozów mineralnych nie spowodowały zmian w naturalnej okresowości obradzania zarówno w drzewostanie, jak i u pojedynczych drzew. Wynik ten zgodny jest ze stwierdzeniami Faulknera /1966/, Shouldersa /1968/ i Mälkönena /1971/, którzy uważają, że nawożenie mineralne może zwiększyć produkcję szyszek wtedy, gdy jest zgrane z odpowiednimi warunkami klimatycznymi, z natury sprzyjającymi zawiązywaniu kwiatów żeńskich.

Kolejną analizowaną cechą była ilość opadających kwiatów męskich. Nawożenie mineralne wywarło wpływ na tę cechę tylko w pierwszym i drugim roku doświadczenia. Pozytywny wpływ azotu na ilość kwiatów w pierwszym roku doświadczenia tłumaczyć należy jako regulację tempa ich opadania. Okres zbioru nie objął czasu bezpośrednio następującego po kwitnieniu, tzn. czerwca

i lipca. Wydaje się przeto, że azot w średniej dawce przedłużył żywotność kwiatów męskich i opóźnił ich opadanie.

Interpretację wyników uzyskanych w drugim roku utrudniają podwójne interakcje: $N \times K$, $P \times K$ i $N \times P$. Poniżej przedstawiono kolejno omówienie każdej interakcji. Nawożenie samym azotem wywarło pozytywny, lecz nieistotny wpływ na ilość kwiatów męskich /rys. 42/.



Rys. 42. Wpływ nawożenia N na ilość kwiatów męskich w 2 roku doświadczenia.

Wpływ ten wzmocnił się istotnie przez dodanie potasu /rys. 23/, co sugeruje duże znaczenie tego składnika. Analizy gleby wykazały z kolei, że nawożenie potasowe zwiększyło ilość potasu w trzecim roku doświadczenia: istotnie we frakcji organicznej gleby /rys. 35/, a nieistotnie w mineralnej. Świadczy to o długotrwałym pozostawaniu potasu w glebie. Na tej podsta-

wie można sądzić, że wprowadzenie potasu wspólnie z azotem zwiększyło zawartość tego pierwszego w glebie. Wiadomo zaś /Koter 1972/, że zwiększona ilość jonów K^+ w roztworze wpływa stymulująco na pobieranie jonów NO_3^- przez korzenie. Tym samym można wnioskować, że zwiększenie ilości kwiatów męskich było bezpośrednim skutkiem wzrostu stężenia azotu w drzewach, spowodowanego wzmożonym pobieraniem azotu z gleby w obecności potasu /rys. 34/.

Znaczący, pośredni wpływ potasu uwidocznił się również w działaniu nawożenia fosforowo-potasowego: potas zwiększył istotnie ilość kwiatów męskich przy jednoczesnym braku fosforu /rys. 24/. Równocześnie nawożenie samym potasem zwiększyło istotnie ilość fosforu w glebie /rys. 36 i 37/, a więc najprawdopodobniej ograniczyło jego pobieranie przez korzenie drzew. Wniosek ten potwierdzają wyniki Ingestada /1959/, który wykazał, że zwiększenie stężenia potasu w pożywce w porównaniu z kontrolą zmniejszyło ilość fosforu w korzeniach i igłach siewek świerka. Powyższe stwierdzenia upoważniają do wniosku, że potas, ograniczając pobieranie fosforu z gleby, spowodował pewien niedobór tego składnika w drzewach, co z kolei wywołało zawiązanie zwiększonej ilości kwiatów męskich. Potwierdzeniem tego wniosku jest wynik doświadczenia III, w którym bezpośrednie wprowadzenie fosforu do gałęzi spowodowało u jednego z kwitnących drzew istotne zmniejszenie ilości zawiązanych kwiatów męskich.

Omówione wyżej wyniki /interakcje $N \times K$ i $P \times K$ / sugerują pozytywny wpływ azotu i negatywny fosforu na zawiązywanie kwiatów męskich przy znaczącej obecności potasu. W przypadku połączenia azotu i fosforu zmienia się przede wszystkim sposób

oddziaływania fosforu: staje się on przydatny dla drzew. Wyrazem tego jest pozytywny wpływ nawożenia azotowo-fosforowego przy zrównoważonych ilościach obu składników /rys. 25/. Współdziałanie azotu i fosforu znajduje potwierdzenie w literaturze. Zwiększenie ilości azotu w pożywce w stosunku do kontroli spowodowało wzrost ilości fosforu w korzeniach siewek świerka /Ingestad 1959/ oraz zwiększyło znacznie pobieranie fosforu przez siewki *Pinus radiata* D. Don. /Taber i McPee 1972/. Tym samym można wnioskować o stymulowaniu pobierania fosforu przez azot.

Z drugiej strony znana jest rola fosforu w metabolizmie azotu, m.in. jego udział w redukcji azotanów i biosyntezie białek /Nowotny-Mieczynska 1965/, przy czym wg Kotera /1972/ redukcja azotanów u drzew odbywa się właśnie w korzeniach. Wspomniano powyżej o zwiększonym pobieraniu azotu z gleby, o czym świadczy również brak zmian w glebie wskutek nawożenia azotowego /tabela 11/. W tej sytuacji wprowadzenie wraz z azotem fosforu, który wzmógł prawdopodobnie procesy redukcji jonów azotanowych w korzeniach, mogło w konsekwencji doprowadzić do wzrostu stężenia azotu w drzewach i nasilenia zawiązywania kwiatów męskich.

Uzyskane wyniki z jednej strony wskazują na różne działanie tego samego pierwiastka w różnych połączeniach /fosfor w PK i NP/, z drugiej zaś wykazują pozytywne oddziaływanie azotu na zawiązywanie kwiatów męskich w roku słabego urodzaju. Podobny pozytywny wpływ azotu na obradanie kwiatów męskich stwierdzone u daglezi /Jackson i Sweet 1972/.

Negatywny wpływ różnych kombinacji nawozów na ilość nasion w pierwszym roku doświadczenia wymaga również interpretacji

biologicznej. Nawożenie mineralne nie wpłynęło negatywnie na ilość nasion poprzez zmniejszenie ilości zawiązanych kwiatów żeńskich, gdyż proces ten dokonał się rok wcześniej. Należy wykluczyć również ewentualny, negatywny wpływ nawozów na przebieg zapylenia i zapłodnienia, gdyż nawożenie wykonano już po pyleniu, a niezapłodnione rodnie rozwijają się u świerka w puste nasiona /Sarvas 1968/; • tym samym ilość nasion - pełnych i pustych łącznie - nie ulega zmianie. W takiej sytuacji wpływ nawożenia mineralnego na ilość nasion mógł przejawiać się poprzez nasilenie naturalnego obumierania zapylonych, lecz nierozwiniętych w szyszki kwiatów żeńskich.

Warto również zwrócić uwagę na negatywny wpływ azotu na wagę 1000 nasion w drugim roku doświadczenia /podobny efekt uzyskali również Heinze i Wagner 1973/. Analizy gleby wykazały, iż nawożenie azotowe obniżyło zawartość ogólnego azotu w mineralnej frakcji gleby: istotnie w obecności potasu /rys. 34/, nieistotnie - samo, co sugeruje zwiększone pobranie azotu z gleby i wzrost jego stężenia w drzewach /patrz rozdz. 4.2.2./.

O wadze 1000 nasion decyduje przede wszystkim procent pustych nasion w zbiorze. Wg Sarvasa /1968/ procent ten wzrasta gwałtownie w latach słabego urodzaju, głównie na skutek niewystarczającej ilości pyłku. Prawdopodobnie również w analizowanym zbiorze wystąpił wysoki procent pustych nasion, który dodatkowo został zwiększony przez nawożenie azotowe w maksymalnej dawce. Z drugiej strony nawożenie azotowe zwiększyło ilość kwiatów męskich w tym samym roku / rys. 23 i 42/.

Fakt ten świadczy o tym, że zwiększenie procentu pustych nasion, a tym samym zmniejszenie wagi 1000 nasion, nie było w tym przypadku wynikiem niedoboru pyłku. Puste nasiona u świerka wykształcają się jednak nie tylko w przypadku niezapylenia,

ale również w wyniku zamierania uformowanych już zarodków /Sarvas 1968/. Wysoce prawdopodobne jest więc, że nawożenie azotowe, poprzez zwiększenie stężenia azotu w drzewach, wywołało zakłócenia w przebiegu zapłodnienia, lub wpłynęło na zwiększenie śmiertelności zarodków, obniżając w ostatecznym efekcie wagę 1000 nasion.

Innym powodem zmniejszenia wagi 1000 nasion przy jednoczesnym zwiększeniu ilości pyłku mogło być przesunięcie kwitnienia męskiego w czasie tak, że nie zbiegło się ono z kwitnieniem żeńskim.

Brak jakiegokolwiek wpływu nawożenia na przyrost grubości i udział drewna późnego w przyroście w ciągu czterech lat po wykonaniu nawożenia, pośrednio potwierdza słuszność przyjętego założenia, iż optymalny lub żyzniejszy typ siedliskowy zapewnia drzewostanowi optymalne warunki wzrostu. Wprowadzenie dodatkowych ilości mineralnych substancji odżywczych było z punktu widzenia wielkości przyrostu grubości zbyteczne. Niemniej jednak drzewa zareagowały na nawożenie, o czym świadczą wyniki analizy chemicznej kory wtórnej. Zwiększenie zawartości wapnia w korze wtórnej było najprawdopodobniej efektem zwiększonego pobierania Ca z gleby.

Zwiększenie ilości sodu przy braku potasu może świadczyć o silniejszym pobieraniu Na z gleby, co znajduje potwierdzenie w literaturze /Nowotny-Mieczyska 1965/. Wiadomo także, że rośliny pobierają intensywniej sód w formie fosforanowej niż w postaci chlorku /Nowotny-Mieczyska 1965/, co w pewnym stopniu wyjaśnia istotny wpływ fosforu na zawartość sodu w korze wtórnej.

Na marginesie omawianego zagadnienia warto wspomnieć

o stosowanym obecnie coraz szerzej nawożeniu mineralnym lasów z samolotów. Uzyskany w pracy wynik dowodzi, iż nawożenie to jest nieskuteczne na żyznym siedlisku i nie daje żadnego efektu przyrostowego. Tym samym stosowanie tego sposobu nawożenia na wielkich obszarach leśnych bez uwzględnienia zróżnicowania siedliskowego, staje się inwestycją w znacznym stopniu nieuzasadnioną ekonomicznie.

Ostatnią spośród analizowanych w drzewostanie cech był ogólny opad ściółki. W zależności od położenia geograficznego i wieku drzewostany świerkowe zrzucają różne ilości ściółki, przy czym główną część jej wagi stanowią igły - około 70% /Bonnie-Svendsen i Gjems 1957/. Dla porównania z przeciętnym opadem ściółki na powierzchni doświadczalnej w Szczyrku /2,94 tony /ha/ można podać, iż na terenach nizinnych Norwegii opada 1,9 - 3,3 tony ściółki świerkowej na hektar /Mork 1942/. Ilość opadającej ściółki zmienia się znacznie z roku na rok. W badanym drzewostanie zwraca uwagę bardzo mały opad w roku 1971, wynoszący 60% średniej wieloletniej. Spadek ten spowodowany został przez dobry urodzaj szyszek, który wystąpił w tym roku. Morris /1951/ podaje, że w roku urodzajnym u *Abies balsamea* /L./ Mill. następuje spadek wagi nowego ulistnienia aż o 73%. Również u daglezi stwierdzono znaczną redukcję długości igieł i pędów związaną z obfitym obradzeniem szyszek /Tappeiner 1969/.

Opad ściółki w drzewostanie związany jest z wieloma czynnikami ekologicznymi, m.in. z zasobnością gleby w mineralne składniki odżywcze /Addicott i Lyon 1973/. W badanym drzewostanie analizy wykazały istotny i powtarzający się przez trzy lata negatywny wpływ azotu na opad ściółki. Wpływ ten można wyjaśnić

analizując fizjologiczne mechanizmy kierujące opadaniem liści. Wiadomo, że głównym inhibitorem opadania liści jest auksyna IAA, której stężenie w liściach jest pozytywnie skorelowane z dostępnością azotu w glebie; stąd też obniżenie stężenia IAA spowodowane niedoborem azotu w glebie powoduje nasilenie opadania liści /Addicott i Lyon 1973/. W przypadku omawianej cechy nastąpiło zjawisko odwrotne - wzbogacenie gleby w azot. Stworzone więc zostały prawdopodobnie warunki dla intensyfikacji syntezy IAA /lub innych regulatorów wzrostu/ i zwiększenia jej stężenia, co przedłużyło czas utrzymywania się igieł na pędach i zahamowało ich opadanie. Omawiane zjawisko ma miejsce głównie w sezonie wegetacyjnym, na co wskazuje zmniejszenie ilości ściółki opadającej wiosną i latem pod wpływem tego samego nawożenia azotowego.

Podsumowując uzyskane wyniki należy stwierdzić, że nawożenie mineralne drzewostanu i pojedynczych drzew świerka, rosnących na żyznych siedliskach, nie dało wyraźnych efektów. Nie wywarło ono wpływu na ilość zawiązywanych kwiatów żeńskich w latach słabego urodzaju i nie zmieniło naturalnej okresowości w produkcji nasion. Pozytywny był jedynie wpływ na ilość zawiązywanych kwiatów męskich. Wnioski powyższe mogą mieć praktyczne znaczenie przy planowanych i już podejmowanych próbach zwiększenia produkcji nasion w drzewostanach nasiennych poprzez stosowanie nawozów mineralnych. Wydaje się, iż właśnie w przypadku drzewostanów nasiennych, z reguły rosnących na optymalnych dla danego gatunku siedliskach, nawożenie mineralne będzie zabiegiem mało skutecznym i nieopłacalnym ekonomicznie.

7. STRESZCZENIE

Przeprowadzone badania dotyczyły wpływu dwóch zasadniczych czynników siedliskowych - klimatu i gleby - na kwitnienie i obrodzenie nasion u świerka pospolitego.

Czynnik klimatu wprowadzony został do badań w postaci elementów makroklimatu /temperatura, usłonecznienie, opady, niedosyt wilgotności powietrza i ciśnienie atmosferyczne/, charakteryzujących duże obszary kraju. Drugi element badań - gleba poddana nawożeniu mineralnemu - obejmował konkretnie zlokalizowane obiekty doświadczalne: drzewostan w oddziale 155c b. Badleśnictwa Szczyrk oraz pojedyncze drzewa rosnące w Arboretum Kórnickim PAN. Przeprowadzone analizy doprowadziły do następujących wyników:

1. Dobre urodzaje szyszek u świerka występują w Polsce, w zależności od regionu, przeciętnie co 4 - 5 lat. Rzeczywisty odstęp między dwoma kolejnymi latami urodzaju może sięgać

13 lat.

2. Obrodzenie szyszek jest związane z pogodą dwóch lat, poprzedzających kwitnienie.

3. Najsilniejszy pozytywny wpływ na urodzaj szyszek wywierają temperatura i usłonecznienie w czerwcu, w przypuszczalnym okresie różnicowania się pąków kwiatowych /rok przed kwitnieniem/.

4. Temperatura i niedosyt wilgotności powietrza w czerwcu na dwa lata przed kwitnieniem były negatywnie, a usłonecznienie w lipcu - pozytywnie skorelowane z urodzajem szyszek.

5. Nawożenie mineralne drzewostanu i pojedynczych drzew nie wywarło istotnego wpływu na obfitość kwitnienia żeńskiego

w latach słabego urodzaju i nie zmieniło naturalnej okresowości w produkcji nasion.

6. Istotny wpływ na ilość kwiatów męskich wywarło nawożenie azotowo-potasowe, fosforowo-potasowe i azotowo-fosforowe. Wyniki sugerują pozytywną rolę azotu i negatywną fosforu w procesie zawiązywania kwiatów męskich.

7. Niektóre kombinacje nawozów zmniejszyły istotnie ilość nasion opadających po roku dobrego urodzaju. Nawożenie azotowe zmniejszyło istotnie wagę 1000 nasion w roku słabego urodzaju.

8. Drzewostan świerkowy rosnący na żyznej glebie nie zareagował wzmoczeniem przyrostu na zastosowanie kombinacje nawozów. Zmienił się natomiast skład chemiczny kory wierzby /łyka i miazgi/.

9. Analizy chemiczne gleby wykazały zmiany licznych jej cech pod wpływem różnych wariantów nawożenia, wykonanego trzy lata wcześniej.

10. Nawożenie azotowe zmniejszyło opad ściółki w drzewostanie oraz regulowało tempo jej opadania w skali rocznego cyklu życiowego.

11. W świetle uzyskanych wyników, nawożenie lasów z samolotów bez uwzględnienia zróżnicowania siedlisk jest w znacznym stopniu inwestycją nieuzasadnioną ekonomicznie. Również nawożenie mineralne drzewostanów nasiennych, podejmowane z myślą o zwiększeniu produkcji nasion, będzie prawdopodobnie mało skuteczne i nieopłacalne.

W. Stenroos
L. Paus

8. LITERATURA

1. Addicott F. T., Lyon J. L., 1973. Physiological Ecology of Abscission. W Shedding of Plant Parts, ed. T.T. Kozlowski, Academic Press New York and London: 85 - 124.
2. Andersson E., 1947 a. A case of asyndesis in *Picea abies*. *Hereditas* 33 : 301 - 347.
3. Andersson E., 1947b. Pollen and seed-setting studies of an asyndetic Spruce and some normal Spruces, and a progeny test of Spruces. *Medd. Fören. Växt. förädl. Skogsträd.* No 45. *For. Abs.* 1948-49, 10: Nr 75.
4. Andersson E., 1965. Cone and Seed Studies in Norway spruce /*Picea abies* /L./Karst./. *Stud. For. Suec.* 23.
5. Anić M., 1956. Rhythmus des Höhenwachstums bei Pflanzen verschiedener Holzarten im Laufe ihrer Vegetationsperiode. *Proc. 12 th Congr. IUFRO, Oxford, Vol. I,* 11/101.
6. Anikeeva I.D., Minina E.T., 1959. O žiznedejatel'nosti konusa narastanije u drevesnyh porod v svjazi s seksualizaciej pobegov. *Bot. Žurn.* 44 /7/: 907 - 915.
7. Annala E., 1966. On the occurrence of *Plemeliella abietina* Seint. /Dipt. Cecidomyiidae/ and *Megastigmus strobilobius* Ratz. /Hym. Chalcididae/ in Finland. *Ann. Entomol. Fenn.* 32 /1/: 3 - 11. *For. Abs.* 1967, 28: Nr 4260.
8. Badalov F.P., 1963. Nekotorye rezultaty issledovanij vtorogo /avgustovskogo/ prirosta eli obyknovennoj. *Lesn. Žurn.* 2: 43 - 45.

9. Barabin A.J., 1967. /Morphological differences in the structure and arrangement of reproductive and vegetative buds in Spruce/.
Lesn. Žurn. 10 /2/: 160 - 161. For. Abs. 1968, 29:
Nr 136.
10. Barabin A.J., 1968a. Vybór vetok iz krony eli dlja podsčeta začatkov soevetij pri prognozirovanii semenošeniya. Bjull. Mosk. Obšč. Isp. Prirody /Otd. Biol./ 73 /1/: 155 - 158.
11. Barabin A.J., 1968b. O lesotaksacionnyh osobennostiach semenošeniya v svjazi s prognozirovaniem urožaja semjan eli. Lesn. Žurn. 5 /11/: 22 - 25.
12. Barabin A.J., 1969. Sravnitelnyj analiz urožaja semjan eli semennogo i malourožajnogo goda v učebno-opytnom leschoze ALTI. Lesn. Žurn. 3 /12/: 137 - 138.
13. Barabin A.J., Soverššev P.F., 1970. Slučaj massovoj gibeli generativnyh poček eli v period osennogo i zimnego pokoja. Bjull. Mosk. Obšč. Isp. Prorody /Otd. Biol./ 75 /4/: 95 - 99.
14. Bastide J.G.A. la, Vredenburg C.L.M. van, 1970. The influence of weather conditions on the seed production of some forest trees in Netherlands. Meded. Bosbouw-proefst., Wageningen, Nr. 102.
15. Baxter P., 1972. The Flowering Process - a New Theory. Plant Growth Substances 1970, Proc. 7th Intern. Conf. in Canberra, Australia 1970 Ed. Denis J. Carr: 775 -
- 779.

16. Bleyndiller H., 1973. Blühstimulation. *Silvae Gen.* 22 /1 -
- 2/: 45 - 50.
17. Bonnevie-Svendsen C., Gjems O., 1957. Amount and chemical
composition of litter from Larch, Beech, Norway
Spruce and Scots Pine stands and its effect on the
soil.
Medd. Norske Skogforsøksvesen 14: 111 - 175.
18. Brøndbo P., 1969. Induction of Flowering by High Tempera-
ture Treatment in Grafts of Norway Spruce /*Picea*
abies /L./ Karst./. Medd. Norske Skogforsøksvesen
27 /98/: 298 - 311.
19. Brøndbo P., 1970. The effect of meteorological factors
on the flowering intensity and cone crop of *Picea*
abies in Southeastern Norway. Proc. Mtg. IUPRO Working
Group on Sexual Reproduction of Forest Trees. Varparanta
Finland: I/2.
20. Büsgen M., Münch E., 1961. Stroenie i žizn' našich lesnykh
derev'ev. Goslesbumizdat, Moskva - Leningrad.
21. Chalupa V., Durzan D.J., 1973. Growth and Development of
Resting Buds of Conifers In Vitro. *Can. J. For. Res.*
3 /2/ : 196 - 208.
22. Chażupka W., 1972. Obradzanie szyszek w roku 1971 a wiek
drzew i drzewostanów świerka *Picea abies* /L./ Karst.
Sylvan 116 /4/: 73 - 77.
23. Chażupka W., Giertych M., 1973. Seed years in *Picea abies*
/L./ Karst. *Arboretum Kórnickie XVIII*: 183 - 186.

24. Chażupka W., Giertych M., 1975. The effect of growth on cone crop in Norway spruce /*Picea abies* /L./ Karst./, Arboretum Kórnickie XX: /w druku/.
25. Chażupka W., Giertych M., Królikowski Z., 1975. The effect of cone crops in Norway spruce on the diameter increment, Arboretum Kórnickie XX: /w druku/.
26. Ching K., Simak M., 1971. Competition among embryos in polyembryonic seeds of *Pinus silvestris* L. and *Picea abies* /L./ Karst. Rapp. Uppsats. Inst. Skogsprod. Skogshögsk., No 30.
27. Chira E., 1965. On some biological questions concerning *Picea excelsa* /Lam./ Link. pollen. *Biología* 20 /9/: 641 - 653.
28. Chira E., 1972. The development of pollen with more than the haploid chromosome number in *Picea abies* in the laboratory and in natural conditions in the Młynany Arboretum, *Biología A*, 27 /1/: 43 - 51. For. Abs. 1973, 34 /5/: Nr 2682.
29. Chowdhury C.R., 1962. The embryogeny of Conifers: a review. *Phytomorphology* 12 /3/: 313 - 338.
30. Christiansen H., 1972. On the Development of Pollen and Fertilization Mechanism of *Picea abies* /L./ Karst. *Silvae Gen.* 21 /1-2/: 51 - 61.
31. Dabral S.N., Ghei V.N., 1961. Some further trials with gibberellic acid. *Indian For.* 84 /10/: 583 - 589. For. Abs. 1962, 23: Nr 3543.

32. Danilov D.N., 1953. Vlijanje plodonošenija na strukturu godičnogo sloja u eli /*Picea excelsa* Link./. Bot. Žurn. 38 /3/: 367 - 377.
33. Daubenmire R., 1960. A Seven-Year Study of Cone Production as Related Xylem Layers and Temperature in *Pinus ponderosa*. Amer. Midl. Natur. 64 /1/: 187 - 193.
34. Debazac E.F., 1965. Morphogénèse et sexualité chez les Pinacées. Bull. de l'Académie et Société Lorraines des Sciences 5 /4/: 212 - 228.
35. Dengler A., 1955. Über den Zusammenhang zwischen Blütenfarbe und Austreiben bei der Fichte. Arch. Forstw. 4 /1/: 1 - 4. For. Abs. 1956, 17: Nr 2585.
36. Dobrescu Z., Catrina I., 1965. The stimulating effect of gibberellic acid on the principal forest tree species - *Picea abies*, *Quercus sessiliflora*, *Q. robur* and *Tilia tomentosa*. Studii si cercetari Inst. cercetari forest. 25: 5 - 26. For. Abs. 1966, 27: Nr 5855.
37. Dogra P.D., 1967. Seed Sterility and Disturbances in Embryogeny in Conifere with particular Reference to Seed Testing and Tree Breeding in Pinaceae. Stud. For. Suec. 45.
38. Dolgošov V., 1958. Nekoterye osobennosti plodonošenija eli obyknovennoj. Lesn. Chozj. 11 /10/: 77 - 78.
39. Doorenbos J., 1965. Juvenile and adult phases in woody plants. Encycl. Plant Physiol. XV/1: 1222 - 1235.
40. Dormling I., 1970. Studies on flower production in connection with topophysis test in *Picea abies* /L./ Karst. Proc. Mtg. IUFRO Working Group on Sexual Reproduction of

Forest Trees. Varparanta, Finland: 1/5.

41. Dornling I., 1973. Photoperiodic control of growth and growth cessation in Norway spruce seedlings. Papers IUFRO Symposium on Dormancy in Trees. Kórnik, Poland.
42. Dornling I., Gustafsson A., Wettstein D., von, 1968. The Experimental Control of the Life Cycle in *Picea abies* /L./ Karst. *Silvae Gen.* 17 /2-3/: 44 - 64.
43. Downs R.J., 1962. Photocontrol of growth and dormancy in woody plants. W *Tree Growth*, ed. T.T. Kozlowski, Ronald Press New York.
44. Dunberg A., 1973. Gibberellin-like substances from Norway spruce /*Picea abies*/. *Physiol. Plant.* 28 /2/: 358 - 360
45. Dunberg A., 1974. Occurrence of gibberellin-like substances in Norway spruce /*Picea abies* /L./ Karst./ and their possible relation to growth and flowering. *Stud. For. Succ.* 111.
46. Dunberg A., Eliasson L., 1972. Effects of Growth Retardants on Norway Spruce /*Picea abies*/. *Physiol. Plant.* 26 /3/: 302 - 305.
47. Egorova N.A., 1972. Citochemičeskie osobennosti poček u podrosta chvojnych drevesnych porod različnogo žiznennogo sostojanija. *Uč. zap. Kirov. gos. ped. in-t.* 36: 76 - 86. Ref. *Žurn. Lesov.* 1973: 3.56.114.
48. Eis S., 1967. Cone crops of White and Black Spruce are predictable. *For. Chron.* 43 /3/: 247 - 252.
49. Eis S., Inkster J., 1972. White Spruce Cone Production and Prediction of Cone Crops. *Can. J. For. Res.* 2 /4/: 460 - 466.

50. Eis S., 1973. Cone Production of Douglas-fir and Grand Fir and its Climatic Requirements. Can. J. For. Res. 3/1/: 61 - 70.
51. Eklund B., 1954. Variations in the Widths of the Annual Rings in Pine and Spruce due to Climatic Conditions in Northern Sweden during the Years 1900 - 1944. Medd. Statens Skogsforskningsinstitut 44 /8/.
52. Eklund B., 1957. The Annual Ring Variations in Spruce in the Centre of Northern Sweden and their Relation to the Climatic Conditions. Medd. Statens Skogsforskningsinstitut 47 /1/.
53. Elandt R., 1964. Statystyka matematyczna w zastosowaniu do doświadczeń rolniczego. PWN, Warszawa.
54. Eliason E.J., Carlson D.E., 1968. Variability of flower and cone production in Norway Spruce. Proc. 11 th Mtg. Comm. For. Tree Breeding in Canada. Part 2: 273 - 280.
55. Enescu V., 1973. Cercetari privind stimularea fructificatiei in rezervatiile de seminte. V. Concluzii. Inst. cercetari proiectari si documentace silvica. Buletin de informare 11: 157 - 160.
56. Enescu V., i inni, 1973. Cercetari privind stimularea fructificatiei in rezervatiile de seminte. 1. Molid /Picea abies /L./ Karst./. Inst. cercetari proiectari si documentace silvica. Buletin de informare 8: 107 - 114.

57. Eremin N.V., 1967. Opyt upimnenenija geteroauksyna pri podgotovke sejancev eli obyknovennoj /*Picea excelsa* Link./. Lesn. Žurn. 1: 42 - 45. Ref. Žurn. Lesov. 1967: 10.56.166.
58. Eriksson G., Ekberg I., Jonsson A., 1970. Meiotic investigations in pollen mother cells of Norway spruce cultivated in plastic greenhouse. *Hereditas* 66 /1/: 1 - 20.
59. Eriksson G., Jonsson A., Lindgren D., 1973. Flowering in a clone trial of *Picea abies* Karst. *Stud. For. Suec.* 110.
60. Ermich K., 1963. The inception and the end of the annual tree ring formation in *Fagus silvatica* L., *Abies alba* Mill. and *Picea excelsa* Lk. in the Tatra Mountains. *Ekologia Polska S. A.* XI /13/: 311 - 336.
61. Faulkner R., 1966. A review of flower induction experiments and trials 1948 - 1963. Rep. For. Res. for year ended March 1965. /For. Comm./: 207 - 218.
62. Fauvre-Duchartre M., 1970. Des ovules aux grainés. Ed. Masson et Cie, Paris.
63. Fraser D.A., 1958. The relation of environmental factors to flowering in Spruce. W *The Physiology of Forest Trees*. Ed. K.V. Thimann. Ronald Press New York: 629 - 642.
64. Fraser D.A., 1962. Apical and radial growth of White Spruce /*Picea glauca* /Moench/Voss/ at Chalk River, Ontario, Canada. *Can. J. Bot.* 40 /5/: 659 - 668.

65. Fraser D.A., 1966. Vegetative and reproductive growth of Black Spruce /*Picea mariana* /Mill./BSP/ at Chalk River, Ontario, Canada. *Can. J. Bot.* 44 /5/: 567 - 580.
66. Fraser D.A., 1967. Recent advances in tree physiology at the Petawawa Forest Experiment Station, Chalk River, Ontario. *Proc. 10 th Mtg. Comm. For. Tree Breeding in Canada. Part 2*: 47 - 48.
67. Fraer D.A., 1971. Temperature-photoperiod interaction on growth of white and black spruce. *Proc. Mtg. East. Can. Plant Physiol. Carleton University, Ottawa.*
68. Fraser D.A., McGuire D., 1969. Total growth of a Black Spruce /*Picea mariana*/ at Chalk River, Ontario, Canada. *Can. J. Bot.* 47 /1/: 73 - 84.
69. Fröhlich H.J., 1958. Grundlagen und Voraussetzungen der autovegetativen Vermehrung. *Silvae Gen.* 8: 49 - 58.
70. Giertych M.M., 1964. Endogenous Growth Regulators in Trees. *Bot. Rev.* KXX: 292 - 311.
71. Giertych M., Forward D.F., 1966. Growth regulator changes in relation to growth and development of *Pinus resinosa* Ait. *Can. J. Bot.* 44: 717 - 738.
72. Giertych M., 1969. Badania nad regulacją rozwoju pędów sosnowych /*Pinus silvestris* L./, Zakład Dendrologii i Arboretum Kórnickie PAN, Kórnik.
73. Giertych M., 1973. Provenance differences in time of spruce /*Picea abies* /L./Karst./ flushing in Poland. *Arboretum Kórnickie XVII*: 169 - 183.

74. Goebel K., 1933. Organographie der Pflanzen. III Teil.
Verlag von G. Fischer, Jena.
75. Gorčakovskij P.L., 1958. Novoe v metodike issledovanija
dinamiki semenošeniya chvojnych. Bot. Žurn. 43 /10/:
1445 - 1459.
76. Hagner S., 1958. On the Production of Cones and Seeds in
Swedish Coniferous Forests. Medd. Statens Skogsforskning-
institut 47 /8/.
77. Hagner S., 1965a. Seed production, choice of seed-trees
and seedling establishment in a study of natural rege-
neration. Stud. For. Suec. 27.
78. Hagner S., 1965b. Cone Crop Fluctuations in Scots Pine
and Norway Spruce. Stud. For. Suec. 33.
79. Håkansson A., 1956. Seed development of *Picea abies* and
Pinus sylvestris. Medd. Statens Skogsforskningsinstitut
46 /2/.
80. Heinze M., Wagner H., 1973. Versuche zur Steigerung des
Samenertrages bei Fichte durch Düngung. Beiträge f.
Forstwirtsch. 7 /3/: 118 - 121.
81. Holmsgaard E., 1955. Arringsanalyser af danske skovtraeer.
Forstl. Forsogsv. Danm. 22 /1/: 1 - 246.
82. Holst M.J., 1961. Experiments with Flower Promotion in
Picea glauca /Moench/ Voss and *Pinus resinosa* Ait.
Recent Advances in Botany. The University of Toronto
Press: 1654 - 1658.
83. Holst M.J., 1970. The stimulation of flowering in spruce
and pine. Proc. 12th Mtg. Comm. For. Tree Breeding
in Canada. Part 2: 125 - 128.

84. Holzer K., 1963. Physiological investigations on *Picea abies* /L./ Karst. in view of genetics. Proc. World Consult. For. Genetics and Tree Improvement, Stockholm, II: 5/3.
85. Holzer K., 1967. Die Augusttrieb Bildung als Höhenlagentest bei der Fichte /*Picea abies* /L./ Karst./. Proc. 14th Congr. IUFRO, München, Part III: 602 - 620.
86. Huikari O., Paarlahti K., 1967. Results of field experiments on the ecology of Pine, Spruce, and Birch. Comm. Inst. For. Fenn. 64.1.
87. Ingestad T., 1959. Studies on the Nutrition of Forest Tree Seedlings. II. Mineral Nutrition of Spruce. *Physiol. Plant.* 12: 568 - 593.
88. Ingestad T., 1967. Methods for uniform optimum fertilization of forest tree plants. Proc. 14 th IUFRO Congr. München, Part III: 265 - 269.
89. Jackson D.I., Sweet C.B., 1972. Flower initiation in temperate woody plants. A review based largely on the literature of conifers and deciduous fruit trees. Hort. Abs. 42: 9 - 24.
90. Johansen D.A., 1950. Plant Embryology. Chronica Botanica Co. Waltham, Mass. U.S.A.
91. Joneberg S., 1945. Montströms kottebildning hos granen. Vegetativt skott eller kotte? Svenska SkogsFören. Tidskr. 43: 453 - 462.
92. Jonsson A., 1973. Meiotic investigations on embryo sac mother cells of normal and desynaptic Norway spruce. Stud. For. Suec. 105.

93. Jonsson B., 1969. Studies of variations in the widths of annual rings in Scots pine and Norway spruce due to weather conditions in Sweden. Rapp. Uppsats. Inst. Skogsprod. Skogshögsk., No 16.
94. Jurkevič I.D., Golod D.S., 1966. Sezonnoe razvitie eli obyknovennoj. Izd. Nauka i Technika, Mińsk.
95. Jurkevič I.D., Golod D.S., Parfenov V.I., 1971. Tipy i asociacii elovych lesov. Izd. Nauka i Technika, Mińsk.
96. Kairiukštis L., 1962. The growth of trees during vegetative period. Lietuvos Misku Ukio Mokslinio Tyrimo Instituto Darbai. For. Abs. 1969, 30: Nr 2039.
97. Kiełczewski B. i inni, 1967. Entomologia leśna z zarysem akarologii. PWRiL, Warszawa.
98. Knight H.A., 1958. Gibberellic acid application to Engelmann Spruce seedlings. For. Res. Rev. B.C. For. Serv. 1957/58: 34 - 35. For. Abs. 1959, 20 : Nr 1752.
99. Komissarov D.A., 1961. Vlijanie gibberellovoj kisloty na drevesnye rastenija. Dokl. Akad. Nauk SSSR 136 /5/: 1241 - 1244. For. Abs. 1962, 23: Nr 1937.
100. Koski V., 1971. Embryonic lethals of *Picea abies* and *Pinus sylvestris*. Comm. Inst. For. Fenn. 75.3.
101. Koter M., 1972. Chemia rolna. PWN, Warszawa.
102. Kozłowski T.T., Ward R.C., 1961. Shoot elongation characteristics of forest trees. Forest Sci. 7: 357 - 368.
103. Kozłowski T.T., 1971. Growth and Development of Trees. Vol. I. Academic Press, New York and London.

104. Kramer P.J., Kozlowski T.T., 1960. Physiology of Trees.
Mc Grow-Hill Book Co, Inc. New York, Toronto, London.
105. Lakhanpal R.N., Nair P.K.K., 1956. Some abnormal pollen
grains of *Picea smithiana* Boiss. J. Indian Bot. Soc.
35 /4/: 426 - 428. For. Abs. 1957, 18: Nr 2486.
106. Leanderson O., 1970. An unusual type of *Picea abies* found in
S. Västergötland. Svenska Bot. Tidskr. 64 /2/:
196 - 197. For. Abs. 1971, 32: Nr 2051.
107. Leibundgut H., 1955. Untersuchungen über Augusttrieb und
Zwieselbildung bei der Fichte. Schweiz. Z. Forstw.
106/5/: 286 - 290. For. Abs. 1956, 17: Nr 1358.
108. Lester D.T., 1967. Variation in cone production of Red
pine in relation to weather. Can. J. Bot. 45: 1683 -
- 1691.
109. Lowry W.P., 1966. Apparent Meteorological Requirements For
Abundant Cone Crop in Douglas-fir. For. Sci. 12 /2/:
185 - 192.
110. Magnesen S., 1969. Ecological Experiments Regarding Growth
Termination in Seedlings of Norway Spruce. 1. Effect
of daylength and temperature conditions during growth
season. Meddel. Vestlandets forstlige forsøksstasjon
Nr 48.
111. Magnesen S., 1971. Ecological Experiments Regarding Growth
Termination in Seedlings of Norway Spruce. 2. Effect
of autumn temperature and periods of low night tempe-
rature. Meddel. Vestlandets forstlige forsøksstasjon
Nr 51.

112. Magnesen S., 1972. Ecological Experiments Regarding Growth Termination in Seedlings of Norway Spruce. 3. Effect of daylength. Supplementary experiments with 53 seed lots. Meddel. Vestlandets forstlige forsøksstasjon Nr 52.
113. Maguire W.P., 1956. Are Ponderosa pine cone crops predictable? J. For. 54/11/: 778 - 779. For. Abs. 1957, 18: Nr 1494.
114. Malinowski E., 1966. Anatomia roślin. PWN, Warszawa.
115. Mälkönen E., 1971. Fertilizer treatment and seed crop of *Picea abies*. Comm. Inst. For. Fenn. 73.4.
116. Marth P.C., Audie W.V., Mitchell J.W., 1956. Effect of gibberellic acid on growth and development of various species of plants. Abstr. in Plant Physiol. 31 /Suppl./ For. Abs. 1957, 18: Nr 1293.
117. Matthews J.D., 1963. Factors affecting the production of seed by forest trees. For. Abs. 24: I - XIII.
118. Melchior G.H., 1961. Versuche mit Gibberellinsäure an Waldbaum - Sämlingen und - Stecklingen. Naturwiss. 48 /9/: 384. For. Abs. 1962, 23: Nr 1936.
119. Mergen F., Burley J., Farnival G.M., 1965. Embryo and seedlings development in *Picea glauca* /Moench/ Voss after self-, cross-, and wind-pollination. Silvae Gen. 14 /6/: 188 - 194.
120. Messer H., 1956. Untersuchungen über das Fruchten der Fichte /*Picea abies* Karst./. W Fortschritte des forstlichen Saatgutwesens. J.D. Sauerländer's Verlag, Frankfurt a/ M. For. Abs. 1959, 20 : Nr 1705.

121. Messer H., 1958. Das Fruchten der Waldbäume als Grundlage der Forstsamengewinnung. I. Koniferen. Mitt. hess. Landesforstverw. No. 1.
122. Mikkola L., 1969. Observations on interspecific sterility in *Picea*. Ann. Bot. Fenn. 6: 285 - 339.
123. Mikola P., 1950. On variations in tree growth and their significance to growth studies. Comm. Inst. For. Fenn. 38. 5.
124. Minina E.T., 1960. Opređenje pola u lesnych drevesnyh rastenij. Trudy Inst. Lesa AN SSSR 47/2/: 76 - 163.
125. Miyajima H., Chon S.K., 1973. Flower-Bud Formation of *Cryptomeria* under Controlled Environment. Bull. Kyushu Univ. For. No 47.
126. Miyake K., 1903. On the development of Sexual Organs and Fertilization in *Picea excelsa*. Ann. Bot. 17 /56/: 351 - 372.
127. Molčanov A.A., 1950. Plodonošenie eli v svjazi s tipami lesa. Bžull. Mosk. Obsč. Isp. Prirody /Otd. Biol./ 55 /4/.
128. Molčanov A.A., 1961. Les i klimat. Izd. AN SSSR, Moskva.
129. Molčanov A.A., 1967. Geografija plodonošenija glavnejšich drevesnyh porod v SSS R. Izd. Nauka, Moskva.
130. Mork E., 1942. The litter-fall in Norwegian woods. Medd. Norske Skogsforsøksvesen 29: 297 - 365. For. Abs. 1943, 5 s. 161.
131. Mork E., 1960. On the Relationship between Temperature Leading Shoot Increment and the Growth and Lignification of the Annual Ring in Norway Spruce /*Picea abies*

- /L./ Karst./, Medd. Norske Skogforsøksvesen 16: 225 - 261.
132. Morris R.F., 1951. The effects of flowering on the foliage production and growth of Balsam fir. For. Chron. 27/1/: 41 - 57.
133. Nebe W., 1973. Zuwachs und Zapfenertrag alter Fichten in einem Einzelbaum-Düngungsversuch unter besonderer Berücksichtigung der Auswertemethodik. Beiträge f. Forstwirtsch. 7 /2/: 69 - 74.
134. Nienstaedt H., 1967. Chilling Requirements in Seven Picea Species. Silvae Gen. 16 /2/: 65 - 68.
135. Nilsson B., Wiman S., 1967. Cone setting of plus trees and grafts in Norway Spruce /Picea abies/. Arsb. Fören. Skogsträdsförädl. 59 - 68.
136. Mitsch J.P., 1957a. Growth Responses of Woody Plants to Photoperiodic Stimuli. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 70: 515 - 524.
137. Mitsch J.P., 1957b. Photoperiodism in woody plants. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 70: 526 - 544.
138. Nowotny-Mieczysława A. i inni, 1965. Fizjologia mineralnego żywienia roślin. PWRiL, Warszawa.
139. Opsahl W., 1951. On Relation between Summer Temperature and Seed Ripening of Norway Spruce. Medd. Norske Skogforsøksvesen 11 /40/: 619 - 662.
140. Owens D., 1973. Reproductivnye tipy u chvojnych. Materialy symposiuma Polovaja reprodukciya chvojnych, Novosibirsk, I: 46 - 49.

141. Panov A., 1950. O fruktifikaciji naših četinarsa. Sum. List 74 /9-10/: 346 - 359. For. Abs. 1951 - 52, 13: Nr 144.
142. Parker J., 1953. Photosynthesis of *Picea abies* in winter. Ecology 34/3/: 605 - 609.
143. Pauley S., 1942. A bisexual cone of White Spruce. J. For. 40: 62 - 63. For. Abs. 1942, 4: Nr 12. 14. 7.
144. Pharis R.P., Chung-Chi Kuo, Glenn J.L., 1972. Gibberellin, a primary determinant in the expression of apical dominance, apical control, and geotropic movement of conifer shoots. Plant Growth Substances 1970. Proc. 7th Intern. Conf. in Canberra, Australia 1970, Ed. Denis J. Carr: 441 - 448.
145. Ploščakova-Balevska L., 1970. Biologiĉeski osobenosti pri formiranje i rozvitie na generativnite organi na *Picea excelsa* var. *erythrocarpa* i var. *chlorocarpa*. Gorsko-stop. Nauka 7 /3/: 25 - 32.
146. Pozzera G., 1959. Relations between cone production by *P. pinea* and certain meteorological factors. Ital. for. mont. 14/5/: 196 - 206. For. Abs. 1960, 21: Nr 1563
147. Puritch G.S., 1972. Cone Production in Conifers. A review of the literature and evaluation of research needs. Pac. For. Res. Centre, Can. For. Serv. Inform. Rep. BC-X-65.
148. Reuter R.M., Farrer J.L., 1969. Embryology of *Picea glauca* /Moench/Voss. Proc. 16th Ntheast. For. Tree Impr. Conf. Quebec: 13 - 24.

149. Remröd J., 1972. Försök med blonningsstimulering i en granfröplantage. Föreningen Skogsträdesförädling Inst. Skogsför.: 161 - 178.
150. Rehfeldt G.E., Stage A.R., Bingham R.T., 1971. Strobili Development in Western White Pine: Periodicity, Prediction, and Association with Weather. For. Sci. 17 /4/: 454 - 461.
151. Romberger J.A., 1967. Flowering as a problem in developmental physiology. Proc. 14 th Congr. IUFRO, München, Part III: 2 - 14.
152. Samsonova A.E., 1970. Rol' natyvných reguljatoriv v rostovyh procesach jalyny zvyčajnoi. Ukr. Bot. Žurn. 27 /6/: 771 - 774.
153. Santamour F.S. Jr., 1959. Bisexual conelets in Spruce. Morris Arb. Bull. 10 /1/.
154. Sarvas R., 1955. Investigations into the flowering and seed quality of forest trees. Comm. Inst. For. Fenn. 45.7.
155. Sarvas R., 1957. Studies on the seed setting of Norway Spruce. Medd. Norske Skogforsöksvesen 14 /48/: 529 - 556
156. Sarvas R., 1962. Investigations on the flowering and seed crop of *Pinus silvestris*. Comm. Inst. For. Fenn. 53.
157. Sarvas R., 1968. Investigations on the flowering and seed crop of *Picea abies*. Comm. Inst. For. Fenn. 67.5.
158. Sarvas R., 1972. Investigations on the annual cycle of development of forest trees. Active period. Comm. Inst. For. Fenn. 76.3.

159. Sättler R., 1952. Spät- and Frähtreiber bei der Fichte. Wald 2 /12/: 377. For. Abs. 1956, 17: Nr 2586.
160. Schaffalitzky de Muckadell M., 1954. Juvenile stages in woody plants. *Physiol. Plant.* 7: 782 - 796.
161. Shoulders E., 1968. Fertilization increases longleaf and slash pine flower and cone crops in Louisiana. *J. For.* 66 /3/: 193 - 197.
162. Skoklefeld S., 1966. Seed-fall in Spruce forests. *Norsk Skogbr.* 12 /5/: 187 - 189. For. Abs. 1966, 27: Nr 5581.
163. Skoklefeld S., 1970. The effect of nitrogen-phosphorus fertilization on cone and seed production in shelterwood stands of Norway Spruce. Preliminary results. Proc. Mtg. IUFRO Working Group on Sexual Reproduction of Forest Trees. Varpanta, Finland: II/30.
164. Skutko N.V., 1970. Chvojnye ekzoty Belorusii i ich chozjajstvennoe znaczenie. Izd. Nauka i ^{te}chnika, Minsk.
165. Smirnov V.V., 1964. Sezennyj rost glavnejšich drevesnych porod. Izd. Nauka, Moskva.
166. Smirnov V.V., 1967. Vlijanie gibberellina na godičnyj prirost nekotorych drevesnych porod. *Lesovedenie* 4: 55 - 63.
167. Sokołowski S., 1921. Hodowla lasu. Lwów - Warszawa.
168. Starčenko I.I., 1964. Rannee plodonošenie eli obyknovennoj. *Bot. Žurn.* 49 /1/: 132 - 133.
169. Stecki K., 1948. Drzewoznawstwo. Cz. I. Iglaste /Coniferae/. Poznań.

170. Steen I., 1972. Growth Regulators in *Picea abies*. *Physiol. Plant.* 26 /1/: 92 - 97.
171. Sutton R.F., 1969. *Sylvics of White Spruce /Picea glauca /Moench/ Voss/*. For. Branch Publ. No 1250. Dept. of Fish. and For. Canada.
172. Teber M.G., McFee W.W., 1972. Nitrogen influence on phosphorus uptake by *Pinus radiata* seedlings. *For. Sci.* 18 /2/: 126 - 130.
173. Tappeiner J.C. II, 1969. Effect of Cone Production on Branch, Needle, and Xylem Ring Growth of Sierra Nevada Douglas-fir. *For. Sci.* 15 /2/: 171 - 174.
174. Tiren L., 1935. On the fruit setting, its periodicity and relation to temperature and precipitation. *Medd. Statens Skogsforsoksanstalt* 28 /35/: 413 - 524.
175. Tomanek J., 1966. *Botanika leśna*. PWRiL, Warszawa.
176. Tomescu A., 1957. *Fazele periodice de vegetatie la speciile forestiere. Sinteza pentru perioada 1946-1955*. Inst. Cercetari Silvice Seria II Manuale, Referate, Monografii Nr 9.
177. Tomescu A. i inni, 1967. *Cercetari fenologice la principalele specii forestiere autohtone din Republica Socialista Romania*. Inst. Cercetari Silvice. Central de Documentare Tehnica pentru Economia Forestiera, Bucuresti.
178. Tyszkiewicz S., 1949. *Nasiennictwo leśne*. Instytut Badawczy Leśnictwa, Warszawa.
179. Uskov S.P., 1962. K voprosu plodonošenija elovych drevostoev. *Trudy Inst. Lesa.i Drev. AN SSSR* LIII: 3 - 24.

180. Vaartaja O., 1959. Evidence of photoperiodic ecotypes in trees. *Ecol. Monogr.* 29 /2/: 91 - 111.
181. Varnell R.J., Romberger J.A., 1967. Comparative development of vegetative and generative embryonic shoots of *Picea abies*. *Amer. J. Bot.* 54 /5, Part 2/: 635.
For. Abs. 1968, 29: Nr 137.
182. Velkov D., Floščakova L., Tilev G., 1967. Formiranje i zreenie na šišarkite i semenata pri smrca. *Gorskostop. Nauka* 4 /5/: 65 - 83.
183. Veveris A.L., 1972. Vozrastnye i ekologičeskie izmenenija choda raspuskanija poček v populacijach eli obyknovnojoj. *Lesovedenie* 6: 55 - 60.
184. Vredenburg C.L.H. van, Bastide J.G.A. la, 1969. The influence of meteorological factors on the cone crop of Douglas-fir in Netherlands. *Silvae Gen.* 18 /5-6/: 182 - 186.
185. Wareing P.F., 1959. Problems of juvenility and flowering in trees. *Journ. Linn. Soc. /Bot./* 56: 282 - 289.
186. Wilson L.R., 1963. A study in variation of *Picea glauca* /Moench/ Voss pollen. *Grana Palynologica* 4 /3/: 380 - 387. *For. Abs.* 1966, 27: Nr 3382.
187. Winarski M., 1886. Szyszki na 10-letnim świerku. *Sylvan:* 270.
188. Winton L.L., 1964a. Phenology of normal and forced microsporogenesis in White and Black Spruce and their F₁ hybrid. *Minnesota Forestry Notes* No. 153.

189. Winton L.L., 1964b. Meiosis and pollen release in White and Black Spruce and their hybrid. Minnesota Forestry Notes No. 154.
190. Worrall J., 1970. Interrelationships among some phenological and wood property variables in Norway Spruce. *Tappi* 53 /1/: 58 - 63. *For. Abs.* 1970, 32: Nr 7081.
191. Worrall J., Mergen F., 1967. Environmental and genetic control of dormancy in *Picea abies*. *Physiol. Plant.* 20 /3/: 733 - 745.
192. Wright J.W., 1964. Flowering Age of Clonal and Seedling Trees as a Factor in Choice of Breeding System. *Silvae Gen.* 13 /1-2/: 21 - 26.
193. Yanagihara T., Tochiaki K., Arai K., 1960. On the relation between the harvest of Japanese Larch seed and meteorological conditions. *J. Jap. For. Soc.* 42/10/: 347 - 351. *For. Abs.* 1962, 23: Nr 1866.
194. Zykov P.V., 1967. O prognizirovanii plodnošeniya eli po generativnym počkam. *Lesn. Chozj.* 20 /2/: 23 - 24.



VIII - 56

15296

Biblioteka Instytutu
Dendrologii - Kórnik

VIII

56