

WŁADYSŁAW CHALUPKA

## 4.2. FAZA ROZWOJU GENERATYWNEGO W ONTOGENEZIE

### 4.2.1. OKRES JUWENILNY I FAZA DOJRZAŁOŚCI GENERATYWNEJ

Zjawisko juwenilności (młodocianości) u drzew leśnych wyraża się poprzez wiele różnego rodzaju cech, jak na przykład odmienny kształt liści, ich wielkość, układ i czas utrzymywania na pędzie po zakończeniu sezonu wegetacyjnego oraz zdolność zrzadów do ukorzeniania (SCHAFFALITZKY de MUCKADELL 1954; CHALUPKA i CECICH 1997). Powyższe cechy o charakterze morfologicznym lub strukturalnym zmieniają się stopniowo i niezależnie od siebie. Nie jest więc łatwo na ich podstawie określić zakończenie fazy juwenilnej w życiu osobnika.

Za punkt zmiany fazy (zakończenie okresu juwenilnego i przejście do okresu dojrzałości generatywnej) przyjmuje się więc konkretne, określone w czasie i miejscu, „wydarzenie fizjologiczne”, jakim jest pierwsze kwitnienie danego osobnika (WAREING 1959; POETHIG 1990). Takie ujęcie zagadnienia juwenilności wiąże się z dość mocno uzasadnioną sugestią, iż pierwsze kwitnienie jest skutkiem uaktywnienia genu (lub genów) odpowiedzialnych za kwitnienie, w następstwie czego osobnik osiąga dojrzałość generatywną i trwałą zdolność do kwitnienia w następnych latach (CHALUPKA i CECICH 1997).

Wiek zakończenia okresu juwenilnego u poszczególnych osobników różnych gatunków drzew leśnych (w tym także u dębów) zależy przede wszystkim od długości ontogenezy (czasu trwania życia osobnika), szerokości geograficznej, warunków siedliskowych (klimatycznych i glebowych) oraz od zagęszczenia drzewostanu (DUCOUSSO i in. 1993). Na uprawach dębu szypułkowego, przy południowo-wschodniej granicy jego zasięgu w europejskiej części Rosji, notowano kwitnienie u pojedynczych osobników najwcześniej w wieku 4–6lat od wysiewu, przy czym w pierwszej kolejności pojawiały się zwykle kwiatostany żeńskie, a dopiero w następnych latach – męskie (BORODINA 1960). W centralnych rejonach zasięgu dębów – szypułkowego i bezszypułkowego, pojawienie się pierw-

szych kwiatostanów w wieku 10 lat zdarza się niezwykle rzadko (JOVANOVIĆ i TUCOVIĆ 1975).

Według SZUBERTA (1827) „Lasy dębowe zwarte dopiero w sześćdziesiątym roku rodzić zaczynaia, pojedynczo stojące drzewa zaś wcześniej”. Obserwacje te zachowują swoją aktualność także współcześnie (TOMANEK 1970; JOVANOVIĆ i TUCOVIĆ 1975; SUSZKA i in. 2000).

Prawdopodobnie wskutek bardziej sprzyjających warunków siedliskowych, pierwsze kwiatostany u obu wyżej wymienionych gatunków dębów w zachodniej i południowej Europie pojawiają się wcześniej. Pojedynczo rosnące osobniki pochodzące z odrośli rozpoczynają obradanie żołądździ już w wieku 20–25 lat (JONES 1959; JOVANOVIĆ i TUCOVIĆ 1975; DUCOUSSO i in. 1993). W Wielkiej Brytanii pojedyncze osobniki dębu szypułkowego i bezszypułkowego pochodzące z nasion osiagają fazę dojrzałości już w wieku około 25–30 lat (MATTHEWS 1955; WAREING 1957), a we Francji okres juvenilny trwa około 30–45 lat (BONNET-MASIMBERT 1984; DUCOUSSO i in. 1993). W drzewostanie następuje to nieco później, bo w wieku około 45 lat na powierzchniach z odnowienia sztucznego i około 50 lat po odnowieniu naturalnym (JONES 1959). Pierwszy dobrej jakości urodzaj żołądździ w Anglii pojawia się w wieku około 50 lat, a maksymalne nasilenie obradzania żołądździ dęb szypułkowy osiąga w wieku 80–120 lat, zaś dęb bezszypułkowy w wieku 80–200 lat (MATTHEWS 1955).

Dość późno na tle innych gatunków drzew rozpoczynanie fazy dojrzałości generatywnej przez dęby wiąże się z charakterystyczną dla nich i trwającą wiele lat fazą zużywania wytworzonych materiałów zapasowych przede wszystkim na rozbudowę systemu korzeniowego oraz procesy wzrostowe (CRAWLEY 1985, za DUCOUSSO i in. 1993).

#### 4.2.2. ROCZNY CYKL ŻYCIOWY

Zarówno pojedynczy cykl rozmnażania generatywnego, jak i procesy generatywne w ontogenezie drzewa związane są silnie z rocznym cyklem życiowym i procesami wzrostu wegetatywnego. Te ostatnie (np. zawiązywanie pąków, przyrost długości oraz grubości pędów i pnia czy formowanie korony) stanowią nieodzowne podłoże dla rozmnażania generatywnego i dlatego niezbędne jest ich krótkie omówienie w rozdziale poświęconym kwitnieniu oraz owocowaniu dębów.

Drzewa leśne w umiarkowanej strefie klimatycznej charakteryzują się wyraźną rytmiką procesów wzrostowych i rozwojowych. Po ich ustaniu w końcu okresu aktywności, zwanego także sezonem wegetacyjnym, rozpoczyna się faza jesiennego spoczynku głębokiego (rzeczywistego), trwająca do pierwszych mrozów. Po

przełamaniu tego spoczynku, w wyniku nagromadzenia określonej dla gatunku „porcji chłodu”, drzewa są gotowe do rozpoczęcia procesów wzrostowych i rozwojowych w nowym cyklu rocznym. W umiarkowanej strefie klimatycznej moment zapoczątkowania nowego rocznego cyklu życiowego zbiega się jednak z nadejściem zimy, a więc z warunkami niesprzyjającymi dla podjęcia aktywności fizjologicznej. Drzewa wchodzą więc w fazę wymuszonego spoczynku zimowego, który na północy jest najdłuższą fazą w rocznym cyklu życiowym. Analiza przebiegu rozwoju komórek macierzystych pyłku dębu szypułkowego wykazała, iż spoczynek ten w warunkach południowo-wschodniej Finlandii zaczyna się w końcu września i ustępuje w końcu drugiej dekady maja następnego roku. Po ustąpieniu niesprzyjających warunków zewnętrznych okresu zimy rozpoczyna się wiosną kolejny okres aktywności (SARVAS 1972, 1974).

Trzyzęściowy układ rocznego cyklu życiowego jest charakterystyczny dla wszystkich gatunków drzew leśnych w umiarkowanej strefie klimatycznej, a podstawowym czynnikiem regulującym jego przebieg jest ciepło. Analiza rocznego przebiegu temperatury powietrza i pojawów fenologicznych pozwala na wykazanie ścisłego związku między ilością energii cieplnej a terminami inicjowania poszczególnych procesów fizjologicznych, takich jak mejoza w komórkach macierzystych, terminy rozpoczęcia pędzenia wiosennego i kwitnienia czy wejścia w jesienny spoczynek rzeczywisty. Prawidłowość tę można zilustrować na przykładzie rozpoczynania pylenia u dębu szypułkowego w trzech różnych położeniach geograficznych: Punkaharju (Finlandia), Bédovice (Czechy) i Eberswalde (Niemcy). Wymieniona wyżej faza fenologiczna rozpoczyna się w tych miejscach po osiągnięciu odpowiednio 172, 195–204 i 243 jednostek ilości ciepła, czyli sumy przeciętnych dobowych temperatur powyżej przyjętej wartości progowej  $+5^{\circ}\text{C}$ , liczonych od początku roku kalendarzowego. W stosunku do przeciętnej rocznej ilości ciepła wyrażanej w tych jednostkach wskaźnik procentowy wynosi odpowiednio do położenia 12,6%, 11,0–11,6% i 12,1%. Wyniki te wyraźnie potwierdzają hipotezę, że przebieg rocznego cyklu aktywności życiowej u rodzimych populacji drzew leśnych dobrze przystosowuje się do lokalnych, przeciętnych w skali rocznej ilości ciepła (SARVAS 1967).

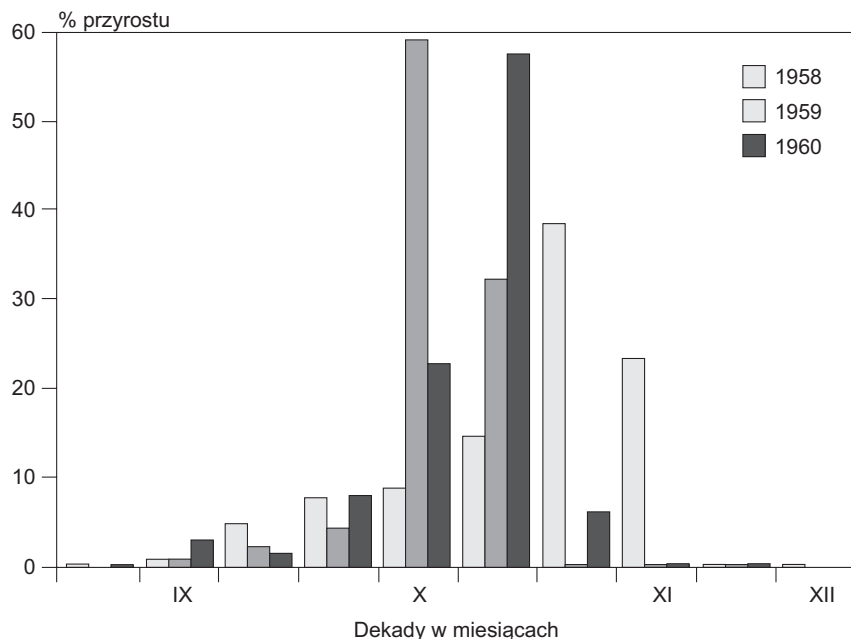
#### 4.2.3. WZROST WEGETATYWNY W SEZONIE WEGETACYJNYM

Fenologowie wyróżniają dwie formy dębu szypułkowego – rozpoczynające wcześniej (*Q. robur* var. *precox*) i późno (*Q. robur* var. *tardifolia*) poszczególne fazy fenologiczne. W długoletnich obserwacjach fenologicznych ustalono, iż w po-

szczególnych latach różnice między obu formami w rozpoczynaniu kolejnych fenofaz sięgają 2–3 tygodni w Rosji i Anglii (ROMAŠOV 1957; JONES 1959) oraz 9–27 dni w Rumunii (TOMESCU i in. 1967).

#### 4.2.3.1. Przyrost grubości

Pierwszym wiosennym przejawem nowego okresu aktywności dębów jest rozpoczęcie aktywności podziałowej komórek miążgi. Podobnie jak u innych gatunków drzew pierścieniowo-naczyniowych, przyrost grubości u dębów wyprzedza pęknięcie pąków i rozwój liści (LADEFOGED 1952; JONES 1959; CHALUPA 1965a). Wiąże się to z transportem wody z korzeni do koron, który odbywa się u tych gatunków tylko w naczyniach bieżąco tworzonego słoja rocznego przyrostu grubości. W czasie rozpoczynania pęknięcia pąków uformowana jest już około jedna dziesiąta szerokości bieżącego słoja rocznego, a w momencie osiągnięcia pełnego ulistnienia – jedna czwarta. Oznacza to, że u dębów część drewna przyrostu grubości bieżącego roku tworzy się z materiałów zapasowych odłożonych na pniu i



Ryc. 1. Sezonowy przebieg przyrostu pnia na grubość u dębu szypułkowego w Czechach (wg CHALUPY 1965b)

gałęziach w roku poprzednim (CHALUPA 1965a; LONGMAN i COUTTS 1974 za TATARINOVEM i ČERMAKIEM 1999).

Przyrost grubości dębu szypułkowego rozpoczyna się w Czechach w pierwszej połowie kwietnia, osiąga swoje maksymalne tempo w czerwcu, około 25 dni po pełnym ulistnieniu (ryc. 1) i trwa przeciętnie od 120 do 145 dni. W pierwszej fazie przyrostu grubości, trwającej do końca czerwca, wytwarza się drewno wczesne, a w drugiej fazie, trwającej do początku sierpnia, przy słabnącym tempie przyrostu, odkłada się drewno późne (TATARINOV i ČERMAK 1999). Najwcześniej przyrost grubości ustaje na cieńszych gałęziach i pędach, co ma miejsce w Anglii w połowie lipca (JONES 1959).

Wielkość rocznego przyrostu grubości dębu szypułkowego jest istotnie dodatnio skorelowana z przeciętną temperaturą powietrza (CHALUPA 1965b). U tego samego gatunku dębu w Danii stwierdzono, że zwiększenie średniej temperatury dobowej o 1°C, w okresie od czerwca do września powoduje zwiększenie o 6% szerokości bieżącego słoja rocznego przyrostu pnia na grubość (HOLMSGAARD 1955).

#### 4.2.3.2. Przyrost długości

Zewnętrznym przejawem rozpoczynania przyrostu pędów na długość jest pędzenie wiosenne, objawiające się nabrzmiewaniem i pękaniem pąków. Doświadczenia laboratoryjne wykazały, że „budzenie się” pąków u dębów odbywa się bez udziału światła, a czynnikiem decydującym w tym procesie jest długotrwałość dziennego ogrzewania roślin, czyli tak zwany termoperiodyzm (ŻELAWSKI 1954).

W naturalnych warunkach na Pomorzu Gdańskim (rejon Kartuz) początek wiosennego pędzenia u dębu szypułkowego ma miejsce na początku trzeciej dekady maja, w Wielkopolsce (Czeszewo nad Wartą) – w połowie trzeciej dekady kwietnia, a na Pogórzu Śląskim (Bestwina koło Czechowic) – już w połowie kwietnia (WIERDAK 1924). Na Morawach pęknięcie pąków rozpoczyna się około 25 kwietnia, a w Czechach (rejon Hradec Králové) *Quercus robur* w różnych latach osiąga wskaźnik 50% pękających pąków w okresie od 24 kwietnia do 14 maja (CHALUPA 1969).

#### 4.2.3.3. Ulistnienie

Liście dębu szypułkowego zaczynają się pojawiać na Pomorzu Gdańskim tydzień po pęknięciu pąków, w Wielkopolsce i na Pogórzu Śląskim około dwa–trzy

tygodnie po tej fazie, a pełnię ulistnienia obserwuje się w tych rejonach odpowiednio dwa, trzy i cztery tygodnie po pękaniu pąków (WIERDAK 1924).

W północnych Włoszech proces ulistnienia rozpoczyna się przeciętnie na początku trzeciej dekady kwietnia, a w południowej Skandynawii – w końcu drugiej dekady maja. Różnice między obu gatunkami – dębem szypułkowym i bezszypułkowym w rozpoczynaniu tej fazy są trudne do uchwycenia, bowiem zaciemnia je bardzo szeroki zakres zmienności wewnątrzgatunkowej. Zdaniem JONESA (1959) zróżnicowanie międzygatunkowe jest natomiast łatwiej zauważalne w tempie rozwoju liści, bowiem u dębu bezszypułkowego proces ten przebiega szybciej i w drzewostanie mieszanym drzewa tego gatunku mają bardziej zagęszczone i wypełnione liśćmi korony niż drzewa dębu szypułkowego.

Wraz z ulistnieniem, po rozchyleniu łusek okrywowych pąków następuje przyspieszenie wydłużania pędów tegorocznych, które w warunkach klimatycznych Anglii kończy się w połowie czerwca (JONES 1959). W fazie kulminacji tego okresu wzrostu dobowy przyrost długości pędów dębu szypułkowego w środkowej Polsce osiąga przeciętnie 20–25 mm (MICHALAK 1977). W rejonie Joškar-Ola (europejskie przedgórze Uralu) w wieku 5 lat pędy dębu szypułkowego przyrastają na długość średnio 11,8 mm w ciągu doby (8,2 mm w ciągu dnia i 3,6 mm w nocy), a w wieku 15 lat przeciętny przyrost długości pędów osiąga 16,7 mm w ciągu dnia i 7,0 mm w nocy (DANILOV 1954).

#### 4.2.3.4. Formowanie pąków i pędzenie wtórne

Na wydłużających się tegorocznych pędach formują się przyszloroczne pąki boczne i szczytowe z zawiązkami liści i kwiatostanów. W pachwinach tych zawiązków pojawiają się aktywne strefy komórek merystematycznych, z których wytwarzają się zawiązki łusek okrywowych pąków następnego roku; tak uformowany pąk dębu szypułkowego zimuje (MININA 1954). Niektóre z uformowanych przyszlorocznych pąków po krótkim okresie spoczynku, trwającym około trzy tygodnie, podejmują rozwój i wtedy na początku lipca pojawiają się pędy przyrostu wtórnego (świętojańskie), które często osiągają większą długość niż pędy przyrostu wiosennego. Przy sprzyjających warunkach pogodowych (obfite opady letnie), może wystąpić trzeci okres przyrostu długości, którego efektem są nieliczne, krótkie pędy. Zjawisko wytwarzania pędów świętojańskich występuje częściej u drzew kilkunastoletnich i słabnie wraz z wiekiem (JONES 1959).

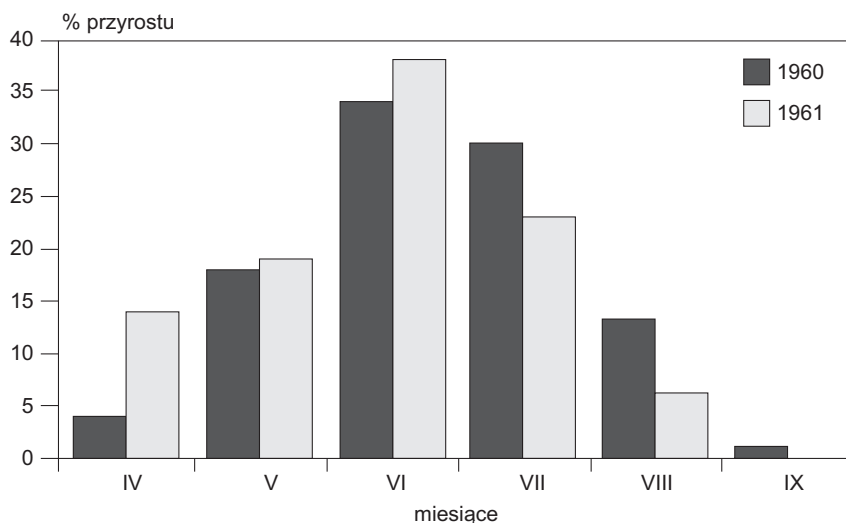
Pędy rozwijające się dębu szypułkowego i bezszypułkowego w pierwszym okresie pędzenia w maju i czerwcu, tak zwane pędy zwyczajne, zdecydowanie przeważają w budowie i kształtowaniu koron, a ich udział wynosi około 93%. W

trakcie wtórnego pędzenia w lipcu tworzą się pędy proleptyczne (świętojańskie), które stanowią około 5% wszystkich pędów tegorocznych w koronach. W okresie pędzenia wiosennego wraz z pędami zwyczajnymi tworzą się również tak zwane pędy sylleptyczne z pąków pachwinowych rozmieszczonych w dolnej połowie i u podstawy pędów; udział tych pędów w budowie korony osiąga około 2% (BUCK-SORLIN i BELL 2000).

W Polsce obserwuje się u dębu szypułkowego dwa okresy przyrostu długości pędów. Pierwszy z nich trwa około 22 do 35 dni, a drugi, rozpoczynający się po 12–15 dniach przerwy, trwa ponad 50 dni (MICHALAK 1977).

#### 4.2.3.5. Czas trwania okresu aktywności

Ustanie przyrostu długości i grubości pędów jest oznaką końca okresu aktywności fizjologicznej. Jesienią, a więc już w fazie spoczynku (głębokiego i wymuszonego) zaczyna się przebarwianie liści, a następnie ich opadanie (ryc. 2). Na Pomorzu Gdańskim liście zaczynają opadać przeciętnie pod koniec pierwszej dekady października, w Wielkopolsce – na początku listopada, a na Pogórzu Śląskim w połowie listopada (WIERDAK 1924). Zanieczyszczenie atmosfery może znacznie przyspieszyć fazę rozpoczęcia przebarwiania i opadania liści, odpowiednio o około 3 i 2 tygodnie (ANTIPOV 1957).



Ryc. 2. Tempo opadania liści dębu szypułkowego w Czechach (wg CHALUPY 1969)

Całkowita długość okresu aktywności w Czechach wynosi przeciętnie około 150 dni (CHALUPA 1969), zaś w Polsce na Pomorzu Gdańskim 144 dni, w Wielkopolsce 176dni, a na Pogórzu Śląskim – 196dni (W IERDAK 1924). Czas trwania okresu aktywności zależy od wysokości nad poziomem morza: w Rumunii na wysokości 200 m n.p.m. trwa on około 200 dni, natomiast na wysokości 600 m n.p.m. około 155 dni. Długość tego okresu zmienia się także w tym samym miejscu w różnych latach; przykładowo w Arboretum Mihaesti (Rumunia) sezon wegetacyjny trwa od około 160 do 200 dni (TOMESCU 1957).

#### 4.2.4. POLIMORFIZM PĄKÓW

Na rozwijających się pędach dębów szypułkowego i bezszypułkowego zawiązują się pąki, charakteryzujące się znaczną różnorodnością. BONNET-MASIMBERT (1984) wyróżnił sześć podstawowych typów pąków: 1 – śpiące, o niewielkich rozmiarach; 2 – wyłącznie liściowe, w których zawiązują się tylko przyszłoroczne pędy liściowe; 3 – liściowo-męskie, zawierające zawiązki pędów, liści i kwiatostanów męskich; 4 – wyłącznie z kwiatostanami męskimi (zawiązują się one przede wszystkim w latach obfitego kwitnienia); 5 – liściowo-żeńskie, z zawiązkami pędów, liści i kwiatostanów żeńskich, oraz 6 – liściowo-hermafrodytyczne (obojnace), w których zawiązują się pędy, liście i kwiatostany obu płci. Podobne typy pąków u dębów (odpowiadające typom 2–6u B BONNET-MASIMBERTA) wyróżnia ROMAŠOV (1957). Mówi on także o pąkach śpiących i rezerwowych, aczkolwiek nie wyodrębnia ich w oddzielną grupę. Jego zdaniem pąki te, usytuowane u podstawy pędów, zachowują swoją żywotność przez kilka do kilkadziesiąt lat. W przypadkach znacznej defoliacji koron dębów, na skutek wiosennych przymrozków lub intensywnych żerów owadów, pąki śpiące rozwijają się, dzięki czemu następuje regeneracja ulistnienia; nie zawiązują się w nich jednak żadne struktury generatywne (ROMAŠOV 1957; BONNET-MASIMBERT 1984).

Dęby wcześniej rozpoczynające fazę ulistnienia zawiązują ogółem znacznie więcej pąków niż osobniki późno pędzące, bowiem właśnie one są przede wszystkim narażone na wiosenne szkody przymrozkowe. W strefie okrajkowej drzewostanu dębu szypułkowego w trzech kolejnych latach obserwacji – 1951, 1952 i 1953, na 100 pędach drzew wcześniej pędzących zawiązało się odpowiednio o 21,8%, 34,2% i 58,6% więcej pąków niż na osobnikach ulistniających się później (ROMAŠOV 1957).



#### 4.2.5. OPIS KWIATÓW I ICH ROZMIESZCZENIE NA PĘDACH

Opisując morfologicznie kwiaty dębów, warto zacytować w oryginalnym brzmieniu jeden z ich najstarszych opisów, podany przez SZUBERTA (1827):

*Rodzaj Dąb (Quercus) należy do gromady kotkowych, ma płeć wpół oddzieloną, kwiaty męskie zebrane są w kotki w tem od innych różne, że kwiaty na osi kupkami są umieszczone, i że zamiast pospolitych luszczek mają kielichy pięćdzielne, w każdym 5–10 pręcików; kotki rozwijają się dopiero na wiosnę wraz z liśćmi, z pączków na pędach przeszlorocznych. Żeński kwiat składa się kielicha całego, w którym tkwi słupek; ... Kwiaty żeńskie, pojedynczo, albo po kilka razem, są umieszczone na pędach młodych dopiero się rozwijających,...*

Późniejsze obserwacje tylko potwierdziły i uściśliły opis SZUBERTA. Dęby są gatunkami jednopiennymi, wiatropylnymi, z kwiatostanami jednopłciowymi, zawiązującymi się w pąkach bocznych (OWENS 1991; VIDA KOVIĆ 1996; SUSZKA i in. 2000) (patrz także podrozdz. 2.1). Kwiatostany dębów mieszczą się w pąkach wraz z liśćmi (czasem tylko formują się pąki wyłącznie z kwiatami męskimi), a tworzą się zarówno w pachwinach rozwijających się liści, jak i łusek okrywowych, podczas gdy wierzchołki wzrostu w tych pąkach pozostają zawsze wegetatywne (TU COVIĆ i JOVANOVIĆ 1970; JACKSON i SWEET 1972; OWENS i BLAKE 1985; DUCOUSSO i in. 1993). Kwiaty męskie w liczbie 9–15 osadzone są na wiotkich osiach kwiatostanowych (ryc. 3), zwisających pod własnym ciężarem i zgrupowanych w kiściach po 1–8 sztuk (MININA 1954; JONES 1959). Pojedynczy kwiat męski składa się 5–7-płatkowego okwiatu oraz 4–12 pręcików o długości nitki około 1 mm (MININA 1954; JOVANOVIĆ i TU COVIĆ 1975). Około 80% kwiatostanów męskich usytuowanych jest w środkowej i dolnej strefie pędów (BONNET-MASIMBERT 1984). Porównanie cech męskich organów generatywnych dębów szypułkowego i bezszypułkowego w zachodniej części masywu Kaukazu wskazuje na pewne różnice ilościowe między obu gatunkami (tab. 1).

Kwiaty żeńskie dębów (ryc. 4) umiejscowione są pojedynczo lub po kilka (1–5 sztuk, choć zdarza się nawet 12) na sztywnych szypułach w formie kłosek, tworząc kwiatostany wyrastające w pachwinach rozwijających się liści, w wierzchołkowej części wydłużającego się pędu bieżącego przyrostu (MININA 1954; JONES 1959; ANONYM 1974; CECICH 1992; DUCOUSSO i in. 1993). Tam sytuuje się około 65% wszystkich kwiatostanów żeńskich (BONNET-MASIMBERT 1984). U dębu szypułkowego szypuły te są wyraźnie dłuższe niż u bezszypułkowego (SUSZKA i in. 2000) i osiągają 3–6, a nawet 16 cm długości (VIDA KOVIĆ 1996). Wyjątkowo zdarza się, że szypuły kwiatostanów żeńskich wyrastają bezpośrednio na pędzie, a nie w pachwinach liści (KOSTOV 1983). Pojedynczy kwiat żeński składa się z 6-płatkowego okwiatu oraz słupka z trójkomorową zalążnią typu górnego i trze-

ma mięsistymi znamionami. Zalążnia zawiera maksymalnie 6 zalążków (S ZUBERT 1835; MININA 1954; JONES 1959; BONNET-MASIMBERT 1984).

W roku dobrego kwitnienia i przy dobrym oświetleniu pąki kwiatowe rozmieszczone są w całej koronie, bez wyraźnej strefowości. Na tej samej gałęzi pąki z kwiatostanami męskimi formują się zwykle na pędach niższych rzędów niż pąki



Ryc. 3. Kwiatostany męskie dębu szypułkowego (fot. E. SZUBERT)

Tabela 1.  
Charakterystyka cech ilościowych męskich organów generatywnych *Quercus petraea* i *Q. robur* (wg POLEŻAJA 1970, zmodyfikowane)

Cechy	<i>Quercus petraea</i>	<i>Quercus robur</i>
Długość kwiatostanów męskich (mm)	77,0	64,2
Liczba kwiatostanów męskich na jednym pędzie	6,1	4,5
Liczba kwiatów męskich w jednym kwiatostanie	26,5	19,2
Liczba pręcików w jednym kwiecie	7,3	6,8
Długość pylników (mm)	1,34	1,16
Szerokość pylników (mm)	0,68	0,60

z kwiatostanami żeńskimi. Podobnie jest na pędzie rozwijającym się z pąka obojnaczego (hermafrodytycznego), gdzie kwiatostany męskie znajdują się u podstawy strefy ulistnionej, a kwiatostany żeńskie w części wierzchołkowej tej strefy (BONNET-MASIMBERT 1984). Prócz obupłciowych kwiatostanów pojawiają się także niekiedy pojedyncze kwiaty obojnacze. U dębu szypułkowego na Słowacji



Ryc. 4. Kwiatostany żeńskie dębu szypułkowego (fot. E. SZUBERT)

znaleziono kwiaty żeńskie z uformowanymi w ich obrębie pręcikami. Kwiaty te wytworzyły zarówno normalne ziarna pyłku, jak i żołądzie (OSTROLUCKA 1988).

#### 4.2.6. CYKL ROZMNAŻANIA GENERATYWNEGO

##### 4.2.6.1. Zawiązywanie i rozwój organów generatywnych

Zawiązywanie kwiatostanów męskich u dębu szypułkowego w rejonie Moskwy rozpoczyna się w pierwszym tygodniu sierpnia i trwa do początku września (USTINOVA 1958). Bardziej na południe, w okolicach Charkowa, proces ten rozpoczyna się w połowie lipca i kończy także we wrześniu (ROMAŠOV 1957), natomiast w południowej i zachodniej Europie proces ten rozpoczyna się w czerwcu i trwa do sierpnia (JOVANOVIĆ i TUCOVIĆ 1975; DUCOUSSO i in. 1993). Zdaniem BONNET-MASIMBERTA (1984) dane o terminie inicjacji zawiązków męskich u dębu szypułkowego i bezszypułkowego nie są dość dokładne, natomiast w warunkach siedliskowych Francji można je wyraźnie rozpoznać w końcu sierpnia, kiedy to po rozcięciu pąka widoczne są zawiązane kwiatostany. W tym czasie osiągają one długość około 1–1,5 mm, zachowując tę wielkość do początku marca następnego wiosny.

Od końca sierpnia lub września (w zależności od położenia geograficznego) w pylnikach widoczna jest słabo zróżnicowana masa tkanki sporogennej, w której od listopada rozpoczyna się różnicowanie komórek macierzystych pyłku (USTINOVA 1958). Według BONNET-MASIMBERTA (1978) dopiero na początku marca można zauważyć w tkance sporogennej pojedyncze komórki z zagęszczoną cytoplazmą i dużym jądrem, które są pierwszymi komórkami macierzystymi pyłku. W komórkach tych, w okresie od marca do kwietnia, na 3–4 tygodnie przed pojawieniem się liści, rozpoczyna się mejoza (JONES 1959; USTINOVA 1958). Według TUCOVIĆA i JOVANOVIĆA (1970), w okolicach Belgradu początek aktywności mejotycznej w komórkach macierzystych mikrospor (ziaren pyłku) zbiega się z nabrzmiewaniem i rozchylaniem łusek okrywowych pąków, co u *Q. robur* var. *precox* ma miejsce na początku kwietnia, a u *Quercus robur* var. *tardifolia* – na przełomie kwietnia i maja. Na przełomie pierwszej i drugiej dekady kwietnia obserwuje się tetrazy mikrospor, a około 20 kwietnia widoczne są pojedyncze, formujące się ziarna (MININA 1954; USTINOVA 1958; BONNET-MASIMBERT 1984). Dojrzewanie pyłku odbywa się już w trakcie wydłużania osi kwiatostanów, a rozwój kolejnych kwiatów męskich postępuje akropetalnie, to znaczy od podstawy osi kwiatostanu ku jej wierzchołkowi (OWENS i BLAKE 1985). Na Słowacji w pełni uformowane ziarna pyłku dębu szypułkowego osiągają długość 41–52  $\mu$  i średnicę 38–45  $\mu$ . W zakresach tych mieszczą

się rozmiary ziaren pyłku dębu bezszypułkowego, które wynoszą odpowiednio: 42–44  $\mu$  i 38–42  $\mu$  (OSTROLUCKA 1984). Nieco mniejsze wymiary ziaren pyłku podaje w swej pracy POLEŻAJ (1970) dla obu gatunków dębów na Kaukazie. Większe rozmiary ziaren pyłku u dębu bezszypułkowego podaje OLSSON (1975), odnotowując jednocześnie znacznie większy zakres zmienności wewnątrzgatunkowej niż międzygatunkowej.

Ilość wytwarzanego pyłku ma związek z warunkami klimatycznymi, w jakich odbywa się proces formowania ziaren. Istotnie ważnymi czynnikami są przede wszystkim temperatura maja i susza czerwcowo-lipcowa w czasie zawiązywania organów generatywnych, a więc na rok przed pyleniem (CORDEN i MILLINGTON 1999). Natomiast warunki, w jakich formują się ziarna pyłku nie wywierają raczej większego wpływu na jego żywotność. Świadczą o tym wyniki analiz pyłku dębu szypułkowego: zebrany przy głównych szosach słowackich nie różnił się zdolnością kiełkowania i wzrostem łagiewek od pyłku zebranego w środowisku pozbawionym zanieczyszczeń atmosfery (OSTROLUCKA i KRIŽO 1989).

Kwiatostany żeńskie zawiązują się równocześnie lub nieco tylko później niż kwiatostany męskie, o czym świadczy stwierdzana niekiedy obecność pręcików u podstawy kwiatostanów żeńskich (BONNET-MASIMBERT 1984). Również inni autorzy podają koniec lata w roku poprzedzającym kwitnienie jako porę inicjacji zawiązków kwiatostanów żeńskich (JONES 1959; DUCOUSSO i in. 1993), aczkolwiek istnieją trudności w odróżnieniu zawiązków kwiatostanów żeńskich od zawiązków bocznych pąków liściowych (BONNET-MASIMBERT 1984). Podobny czasowy przebieg inicjacji zawiązków kwiatostanów żeńskich opisano dla dębów północnoamerykańskich (OWENS i BLAKE 1985).

#### 4.2.6.2. Początek kwitnienia

Rozpoczynanie kwitnienia u dębu szypułkowego wykazuje wyraźny związek z szerokością geograficzną. We wschodniej części zasięgu gatunku początek kwitnienia drzew obserwowany jest najwcześniej w Gruzji (Suchumi) – około 21 kwietnia, następnie na Krymie (Jałta) – 4 maja, w rejonie Moskwy – 21 maja i w okolicach Petersburga – około 30 maja (MISNIK 1956). Średnio fenofaza początku kwitnienia przesuwa się w Rosji z południa na północ o 54 km na dobę (TJURIN 1958). Przeciętny termin rozpoczynania kwitnienia w Anglii to koniec kwietnia (JONES 1959). W Czechach (Hradec Králové) kwitnienie dębu szypułkowego rozpoczyna się przeciętnie pod koniec pierwszej dekady maja, wahając się od 27 kwietnia do 16maja (C HALUPA 1964), a w Polsce na Pogórzu Śląskim – na początku drugiej dekady maja (WIERDAK 1924).

Kwitnienie dębu bezszypułkowego przebiega podobnie jak u dębu szypułkowego. Kilkuletnie obserwacje w mieszanym drzewostanie we Francji wykazały, iż odpowiednie fazy fenologiczne kwitnienia obu gatunków są ze sobą zsynchronizowane. Pora i przebieg kwitnienia nie stanowią więc bariery dla naturalnej hybridyzacji obu gatunków (BACILIERI i in. 1995).

#### 4.2.6.3. Kwitnienie męskie i zapylenie

Przeciętnie pod koniec kwietnia, 1–2 tygodnie po otwarciu pąków, kwiatostany męskie szybko wydłużają się i osiągają swe właściwe rozmiary. Wraz z rozpoczęciem rozwoju pierwszych liści (we Francji na początku maja) zaczyna się uwalnianie pyłku z komórek pyłkowych pręcików, a pylenie na tym samym drzewie trwa 3–4 dni (BONNET-MASIMBERT 1984). Zdaniem TUCOVIĆA i JOVANOVIĆA (1970) w skali jednego drzewa większość pyłku wysypuje się w ciągu 24 godzin, podczas gdy w drzewostanie, w sprzyjających warunkach pogodowych większość pyłku (około 80%) wysypuje się w ciągu kilku pierwszych dni okresu pylenia (CHALUPA 1964). Dobowe maksimum stężenia pyłku dębów w powietrzu w okolicach Derby (Wielka Brytania) obserwuje się około godziny 15.00 (CORDEN i MILLINGTON 1999).

Zdarza się, iż część kwiatostanów męskich rozwija się z opóźnieniem i wówczas całkowity czas wysypywania pyłku na jednym osobniku może przeciągnąć się nawet do kilkunastu dni, co przy istniejącej zmienności osobniczej w rozpoczynaniu pylenia przedłuża ten proces w drzewostanie do 2–4 tygodni (JONES 1959). Od początku lat siedemdziesiątych XX wieku obserwuje się w Anglii coraz wcześniejsze rozpoczynanie kwitnienia męskiego dębów z jednoczesnym wydłużeniem okresu pylenia, co może być spowodowane podwyższeniem średnich temperatur powietrza (CORDEN i MILLINGTON 1999).

Oba gatunki dębów – szypułkowy i bezszypułkowy, wytwarzają obfite ilości pyłku, przenoszonego na znaczne odległości (JONES 1959), zależnie od zagęszczenia drzewostanu, opadów i stopnia rozwoju liści (DUCOUSSO i in. 1993). W liwym drzewostanie dębu szypułkowego w Danii przeciętna roczna produkcja pyłku wynosiła od  $3 \times 10^{12}$  do  $4 \times 10^{12}$  ziaren na 1 ha (ANDERSEN 1974). Jeden kwiatostan wytwarza około 550 000 ziaren pyłku, który często w formie kilkuziarnowych agregacji jest przenoszony przez wiatr na odległość kilkudziesięciu kilometrów i unoszony w górę na 2–3 km; maksymalną jego koncentrację w powietrzu obserwuje się na wysokości 100–200 m (JOVANOVIĆ i TUCOVIĆ 1975). Na analogicznych wysokościach stężenie pyłku w powietrzu jest dwukrotnie większe w strefie okrajkowej niż we wnętrzu drzewostanu (ROMAŠOV 1957).



Większość żołądzi (średnio 67%) w około 120-letnim mieszanym drzewostanie dębu szypułkowego i bezszypułkowego o wymiarach 240 m × 240 m powstaje na skutek zapylenia pyłkiem docierającym spoza drzewostanu. Analiza genetyczna tej części żołądzi, w których powstaniu uczestniczył pyłek z badanego drzewostanu wykazała natomiast, iż w zapyleniu na danym drzewie matecznym uczestniczyły przede wszystkim drzewa ojcowskie, znajdujące się w najbliższym otoczeniu (w promieniu średnio od 22,1 m do 64,6 m), przy znikomym udziale pyłku z drzew położonych w odległości 120–200 m (STREIFF i in. 1999).

Obserwacje na kilku gatunkach dębów wykazały obecność ciekawego zjawiska zahamowania powiększania rozmiarów blaszek liściowych w czasie pylenia, co ułatwia rozsiewanie pyłku dębów, natomiast po uwolnieniu pyłku z woreczków pyłkowych obserwowano nagle przyspieszenie wzrostu liści (SHARP i CHISMAN 1961, za OWENSEM i BLACKIEM 1985).

Początek i przebieg kwitnienia męskiego związany jest wyraźnie z warunkami pogodowymi (CORDEN i MILLINGTON 1999). Pyleniu najbardziej sprzyjają: temperatura około 15°C, wilgotność względna powietrza w przedziale 30–80%, prędkość wiatru 1–3 m/s oraz brak opadów i przymrozków (ROMAŠOV 1957). Wysoka temperatura i niska wilgotność powietrza sprzyjają także przemieszczaniu pyłku dębów na większe odległości, bowiem wtedy jest on suchszy i występuje zwykle w formie pojedynczych ziaren. Wiosenne przymrozki powodują często poważne uszkodzenia kwiatostanów męskich. W połączeniu z wysoką wilgotnością w okresie kwitnienia utrudnia to otwieranie pylników, mimo iż jest w nich obecny w pełni uformowany pyłek. Przejrzałe kwiatostany męskie opadają z zamkniętymi pylnikami, bez uwolnienia pyłku. W ten sposób nie dochodzi do zapylenia, co skutkuje prawie całkowitym brakiem owocowania, nawet przy zwiększonej obfitości kwitnienia żeńskiego (BONNET-MASIMBERT 1984).

Niekorzystny wpływ na przebieg zapylenia może także wywierać ciepła, sucha i wietrzna pogoda przed osiągnięciem dojrzałości przez kwiatostany męskie, która przyspiesza otwieranie pylników i uwalnianie niedojrzałych ziaren pyłku, niedozdolnych do zapylenia (VOGT 1969, za BONNET-MASIMBERT 1984).

#### 4.2.6.4. Kwitnienie żeńskie

Kwiatostany żeńskie uwidoczniają się nieco później od kwiatostanów męskich, już po rozwinięciu pierwszych liści (BONNET-MASIMBERT 1984). Wraz z wydłużaniem szypułki ukazują się szyjki słupków kwiatów żeńskich, zakończone potrójnymi znamionami, pokrytymi lepką, zabarwioną intensywnie na karmazynowo epidermą (MININA 1954; DUCOUSSO i in. 1993). W tym stadium kwiaty

żeńskie są gotowe do przyjęcia pyłku, a stan tej gotowości trwa u pojedynczego kwiatu do 6 dni, zaś w obrębie kwiatostanu – do 11 dni (DUCOUSSO i in. 1993).

#### 4.2.6.5. Zapłodnienie

W obrębie rodzaju *Quercus* występują dwie grupy gatunków, wyróżniane między innymi ze względu na odstęp czasu między zapyleniem a zapłodnieniem. U dębów europejskich – szypułkowego i bezszypułkowego, należących do podrodzaju *Quercus* (*Lepidobalanus*), cykl generatywny odbywa się w dwóch kolejnych sezonach wegetacyjnych i trwa około 16miesięcy: w pierwszym roku następuje zawiązanie i zróżnicowanie organów generatywnych, a w drugim – kwitnienie, zapylenie, zapłodnienie i dojrzewanie żołędzi (BONNET-MASIMBERT 1984).

Ziarna pyłku osiadające na w pełni rozwiniętym znamieniu (ich liczba może sięgać nawet 30 na powierzchni znamienia wynoszącej około 1 mm<sup>2</sup>) kiełkują w normalne łagiewki, natomiast w przypadku niedojrzałego znamienia tracą swoją żywotność w ciągu 2–3 dni. Istnieją sugestie, że kiełkowanie pyłku rozpoczyna się dopiero po kilku tygodniach od zapylenia z uwagi na jeszcze niezupełnie w tym czasie ukończony rozwój zalążka (CECICH 1992).

Kiełkowanie pyłku wymaga odpowiedniej dla gatunku temperatury. Na przykład – pyłek dębu omszonego (*Quercus pubescens*) kiełkuje *in vitro* w temperaturze około 30°C, a pyłek dębu szypułkowego – przy około 20°C (JIĆINSKA i KONČALOVA 1978). U dębu szypułkowego pyłek tego samego osobnika nie kiełkuje zbyt dobrze na znamionach kwiatów żeńskich, co sugeruje, że mamy do czynienia ze zjawiskiem samosterylności; nie dochodzi więc do samozapłodnienia i degeneracyjnego chowu wsobnego (JONES 1959). Przeszkodą w dobrym kiełkowaniu pyłku może być także zakwaszenie środowiska znamienia przez kwaśne deszcze. W warunkach *in vitro* praktyczna utrata zdolności kiełkowania obserwowana była przy pH 3,0 i niższym, a optymalne wartości pH dla kiełkowania pyłku dębu szypułkowego mieściły się w przedziale 3,6–5,6 (HOLUB i OSTROLUCKA 1988).

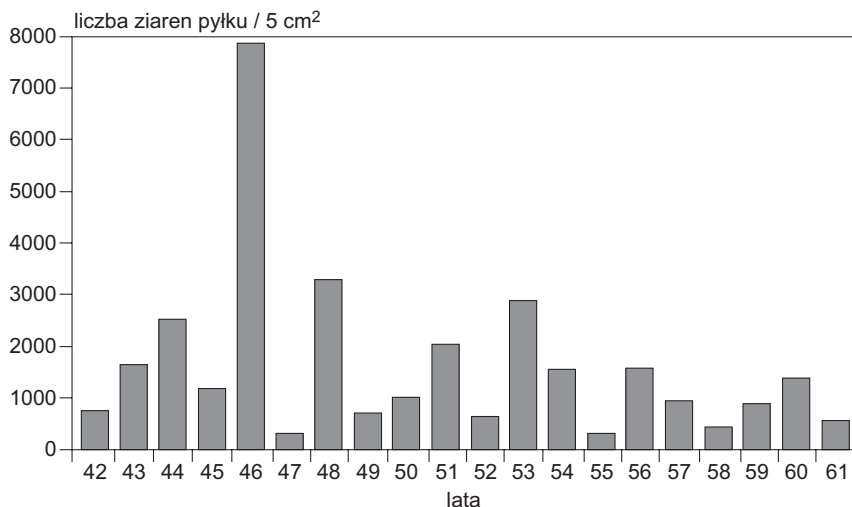
Między zapyleniem a zapłodnieniem upływa około 8 tygodni, a sam proces zapłodnienia trwa około 10–15 dni i dotyczy tylko jednego z sześciu zalążków (pozostałych 5 ulega degeneracji). Do momentu zapłodnienia tego zalążka cała zalążnia ukryta jest w miseczce, a jej szybki wzrost rozpoczyna się bezpośrednio po zapłodnieniu. Brzegi miseczki rozchylają się i uwidacznia się powierzchnia przyszłej żołędzi. W ten sposób rozpoczyna się faza wzrostu żołędzi trwająca przeciętnie od końca lipca do drugiej połowy września (ROMAŠOV 1957; JONES 1959; JOVANOVIĆ i TUCOVIĆ 1975; CECICH 1992; DUCOUSSO i in. 1993).



U dębów z podrodzaju *Erythrobalanus*, między innymi u uprawianego u nas północnoamerykańskiego dębu czerwonego (*Q. rubra*) lub spotykanego w parkach dębu błotnego (*Q. palustris*), pyłek osiada na znamionach i zaczyna kiełkować, osiągając podstawę szyjki. Następnie rozwój łagiewki pyłkowej ulega zatrzymaniu na około 13 miesięcy i dopiero następnej wiosny dochodzi do zapłodnienia zalążka i rozwoju zarodka oraz żołądździ (STAIRS 1964; BONNET-MASIMBERT 1984; DUCOUSSO i in. 1993). Cykl generatywny tych dębów rozłożony jest na 30 miesięcy, licząc od zawiązania organów generatywnych: w pierwszym roku następuje inicjacja i różnicowanie zawiązków kwiatowych, w drugim roku – kwitnienie i zapylenie, a w następnym – zapłodnienie, rozwój i dojrzewanie żołądździ. Taki przebieg embriogenezy (rozwoju zarodka) przypomina *Pinus sylvestris*, u której występuje podobna, trzynastomiesięczna przerwa między zapyleniem a zapłodnieniem (CHAŁUPKA 1993). Po zapłodnieniu w drugim roku rozwój zarodka i żołądździ przebiega natomiast podobnie jak u dębów z podrodzaju *Quercus* (STAIRS 1964). U dębów obserwuje się czasem poliembrionię (wielozarodkowość), która jest skutkiem zapłodnienia komórek jajowych w dodatkowych zalążkach (JOVANOVIĆ i TUCOVIĆ 1975).

#### 4.2.7. CZĘSTOTLIWOŚĆ KWITNIENIA I OBRADZANIA NASION

Dane na temat częstotliwości pojawiania się dobrych urodzajów u dębów – szypułkowego i bezszypułkowego, są bardzo rozbieżne. JOVANOVIĆ i TUCOVIĆ (1975) podają, że okresowość obradzenia u dębów zależy od warunków klimatycznych: w strefach cieplejszych obfite urodzaje występują średnio co 5 lat, w chłodniejszych – co 8–10 lat. U dębu szypułkowego na Białorusi i Ukrainie dobre urodzaje żołądździ pojawiają się co 2–3 lata (ŠIMANYUK 1964). W Polsce występują czasem dwa kolejne lata dobrego urodzaju, bywa jednak, że przerwa między nimi sięga 9 lat (KANTOROWICZ 2000). Dwuletnia cykliczność kwitnienia zaznacza się wyraźnie w Danii (ANDERSEN 1974), natomiast w Holandii w ciągu 38 lat obserwacji odnotowano tylko jeden rok o urodzaju określanym jako dobry, 3 lata jako dość dobre, a pozostałe lata mieściły się na przyjętej skali urodzaju w zakresie od średniego do bardzo słabego (LA BASTIDE i VAN VREDENBURCH 1970). Dąb bezszypułkowy we wschodniej Francji obradza obficie co 7–10 lat, a w części zachodniej co 2–3 lata; nieco częstsze są lata dobrego urodzaju u dębu szypułkowego (SUSZKA i in. 2000). Z kolei w Anglii przyjmuje się, że dobre urodzaje żołądździ u dębu bezszypułkowego występują co 3–5 lat, natomiast u dębu szypułkowego co 2–4 lata (MATTHEWS 1955). Okresowość obradzenia żołądździ nie zawsze koreluje jednak z okresowością kwitnienia męskiego (ryc. 5). W ciągu 19 lat obserwacji



Ryc. 5. Pylenie dębów w okolicach Cardiff (Walia) w latach 1942–1961 (wg HYDE 1963)

(1941–1961) żołądź obrodziła najobficiej w 1948 roku przy dość wysokiej, choć nie najwyższej – intensywności pylenia, 3255 ziaren pyłku na 5 cm<sup>2</sup>, a dobry urodzaj odnotowano także po najsłabszym pyleniu, to znaczy w 1955 roku, kiedy na 5 cm<sup>2</sup> opadło tylko 259 ziaren pyłku (HYDE 1963).

Ostateczna wielkość urodzaju żołądźi u różnych gatunków dębów zależy jednak w znacznej mierze od skali zamierania i opadania kwiatostanów żeńskich w czasie kwitnienia, a także po pyleniu. U dębu szypułkowego na Słowacji jeszcze przed zapłodnieniem opada około 50% kwiatostanów, i to zarówno po wolnym, jak i kontrolowanym zapyleniu (BOLVANSKY i OSTROLUCKA 1994). Według wieloletnich obserwacji, dęby na Nizinie Węgierskiej kwitną corocznie, a przyczyną nieregularnych urodzajów żołądźi są susze, powodujące obumieranie znacznej liczby rozwijających się kwiatów żeńskich (MÁTYÁS 1965). Istotną rolę odgrywają także spóźnione przymrozki wiosenne, redukujące nieraz bardzo radykalnie liczebność kwiatów żeńskich (bywa, że aż o 90%); około dwie trzecie z tej grupy kwiatów zamiera między zapyleniem a zapłodnieniem (ROMAŠOV 1957), zaś pozostałe w trakcie zapłodnienia i rozwoju zarodków (MININA 1954; WILLIAMSON 1966; JOVANOVIĆ i TUCOVIĆ 1975; OWENS i BLAKE 1985; CECICH i SULLIVAN 1999). Zależności między obfitością kwitnienia żeńskiego a wielkością urodzaju żołądźi u dwóch gatunków dębów północno-amerykańskich ilustruje tabela 2.

Regulacja wielkości urodzaju u dębów odbywa się również poprzez zmiany w proporcjach różnego typu pędów i pąków (BONNET-MASIMBERT 1984). Liczba pędów z kwiatami na tych samych osobnikach wolnostojących w okolicach Moskwy zmienia się z roku na rok. Przykładowo w 1950 roku 93% ogółu pędów na drzewie stanowiły pędy z kwiatostanami męskimi i żeńskimi, natomiast u tego samego osobnika w rok później udział pędów z kwiatostanami spadł do 34% (MININA 1954).

Na przeciętnej gałęzi w roku średniego urodzaju pąki z kwiatostanami stanowią około 64% ogółu pąków, z czego 28,4% to pąki z kwiatostanami męskimi, 21,8% – z żeńskimi i 14,2% – z kwiatostanami obu płci; pozostałe to pąki wyłącznie liściowe (18,2%) i śpiące (17,4%). Nieco inaczej wyglądają te proporcje w roku dobrego urodzaju, kiedy praktycznie na pędach obserwuje się pąki tylko trzech typów: z kwiatami męskimi (pąki liściowo-męskie i męskie) – około 45%, pąki obojnacze – około 43% i pąki żeńskie (liściowo-żeńskie) – około 12%. Charakterystyczny w roku dobrego urodzaju jest brak pąków wyłącznie liściowych. W zależności od obfitości obradzania zmieniają się także przeciętne liczby kwiatostanów żeńskich i męskich w pojedynczych pąkach: w roku dobrego uro-

Tabela 2.

Charakterystyka kwitnienia i obradzania żołędzi na przykładzie dębów amerykańskich (wg CECICHA 1999)

Analizowane cechy	Lata							
	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997
<i>Quercus velutina</i>								
– liczba kwiatów żeńskich na gałęziach próbnych	126,8	55,3	57,5	61,8	53,2	55,8	43,2	–
– % obumierających kwiatów żeńskich*	93	88	84	89	93	92	74	–
– liczba dojrzałych żołędzi na jedno drzewo*	4242	3172	4398	3249	1780	2134	5369	–
<i>Quercus alba</i>								
– liczba kwiatów żeńskich na gałęziach próbnych	146,3	49,1	47,8	52,1	87,1	83,5	46,6	12,6
– % obumierających kwiatów żeńskich	93	93	95	91	99	85	86	100
– liczba dojrzałych żołędzi na jedno drzewo	4895	1502	1142	2316	1665	5987	2985	0

\* obserwacje z roku następnego (u *Q. velutina* żołędzie dojrzewają w rok po kwitnieniu)

dzaju wynoszą one odpowiednio 2,2 i 3,5, podczas gdy w roku średniego urodzaju – 1,8 i 2,9 (BONNET-MASIMBERT 1984).

Wiele danych wskazuje jednak, iż zasadniczym czynnikiem redukującym spodziewany urodzaj żołądźi są owady, szczególnie żwójka zieloneczka (*Tortrix viridiana*), której masowe pojawy zbiegają się często z początkiem rozwoju pąków. Sprawia to, iż gąsienice owada żerują głównie na rozwijających się w pierwszej kolejności kwiatostanach męskich i mimo znacznej liczby ocalałych kwiatów żeńskich brakuje pyłku do skutecznego ich zapylenia. Skutkiem braku zapylenia, a tym samym i zapłodnienia, jest obumieranie kwiatów żeńskich i w konsekwencji brak urodzaju żołądźi (JONES 1959; BONNET-MASIMBERT 1973, 1984). Na podstawie powyższych danych można więc powiedzieć, że u dębów mamy do czynienia nie tyle z okresowością kwitnienia, ile z okresowością owocowania.

#### 4.2.8. CZYNNIKI WPŁYWAJĄCE NA KWITNIENIE I OBRADZANIE ŻOŁĄDZI

Liczba zawiązanych kwiatów i obfitość pylenia oprócz corocznych wahań związana jest wyraźnie z rozmiarami drzew. Ilościowy obraz tej zmienności ilustrują szczegółowe obserwacje przeprowadzone w Japonii w drzewostanach azjatyckiego dębu *Quercus mongolica* var. *grosseserata* (wszystkie poniższe wartości liczbowe podano w przeliczeniu na 1 ha i rok). W trzyletnim okresie obserwacji (1981–1983), w młodszym drzewostanie o przeciętnej pierśnicy drzew 13,8 cm, liczba zawiązanych kwiatostanów żeńskich wahała się od  $0,91 \times 10^6$  do  $2,25 \times 10^6$ , natomiast liczba kwiatostanów męskich – od  $1,14 \times 10^6$  do  $4,56 \times 10^6$ . Wysypywana przez te kwiatostany liczba ziaren pyłku osiągała wartości od  $1,2 \times 10^{12}$  do  $5,3 \times 10^{12}$ . W starszym drzewostanie (przeciętna pierśnica drzew 57,5 cm i pięcioletni okres obserwacji: 1981–1985) liczba kwiatów żeńskich była tylko nieco wyższa i wahała się między  $1,03 \times 10^6$  a  $2,44 \times 10^6$ . Wyraźniejszy był natomiast wzrost liczby kwiatostanów męskich – od  $2,64 \times 10^6$  do  $6,71 \times 10^6$ , oraz liczby ziaren pyłku – od  $2,8 \times 10^{12}$  do  $7,9 \times 10^{12}$  (SAITO i in. 1989).

Produkcja kwiatów żeńskich i kwiatostanów męskich u *Q. mongolica* var. *grosseserata* zależna jest także od wystawy stoku, na którym rośnie drzewostan. Liczba kwiatów żeńskich w dojrzałym drzewostanie na stoku zachodnim jest o 33–50% wyższa niż na stoku wschodnim. Z kolei kwitnieniu męskiemu sprzyja nachylenie stoku ku wschodowi, drzewostan wytwarza wtedy około 2–3-krotnie więcej kwiatostanów niż na stoku zachodnim (SAITO i in. 1988).

Charakterystyczny dla dębów bardzo wysoki procent obumierających kwiatów żeńskich jest również w pewnym stopniu uzależniony od wieku drzew.

W młodszym drzewostanie *Q. mongolica* var. *grosseserrata* średni udział zamierających kwiatów żeńskich sięgał bowiem 82%, a w starszym – nawet 95% (SAITO i in. 1989). Od grubości pni, a pośrednio i wielkości korony, zależy także obfitość obradzania żołądździ przez pojedyncze drzewa: osobnik dębu czerwonego o pierśnicy do 40 cm obradza około 800 żołądździ, natomiast plon z jednego drzewa o pierśnicy 51–56 cm wzrasta do około 1600 żołądździ (SUSZKA i in. 2000).

#### 4.2.9. KWITNIENIE I OBRADZANIE ŻOŁĄDZI NA PLANTACJACH NASIENNYCH

Niezależnie od pochodzenia geograficznego klonów dębu szypułkowego, w środkoworosyjskiej strefie lasostepu (rejon Woroneża), a także w Mołdawii, kwiatostany żeńskie i męskie pojawiają się na szczepach tego gatunku już 2–3 lata po szczepieniu (TIŠČENKO 1982; EFIMOV 1997). W wieku 4–5 lat notowano występowanie kwiatostanów już u 64–76% wszystkich szczepów na plantacji, a ich liczba na jednym szczepie wahała się w granicach od 2 do 670 sztuk. Tendencję wzrostową w nasileniu pojawiania się kwiatostanów obserwowano do wieku około 12 lat, po czym następowała względna stabilizacja obfitości kwitnienia szczepów (EFIMOV 1997).

Dla porównania można podać dane dotyczące kwitnienia klonów *Quercus alba* na plantacjach nasiennych w stanie Tennessee (USA). Pierwsze kwitnienie klonów tego gatunku dębu obserwowano po 6 latach. Po dwóch kolejnych latach kwiatostany żeńskie i męskie obserwowano już u 85% klonów (przynajmniej na 1 szczepie z klonu), a w wieku 10 lat u 94% klonów (FARMER 1981).

Różnice między klonami dębu szypułkowego w rozpoczynaniu kwitnienia sezonie wegetacyjnym wynosiły 12–13 dni, a między szczepami w obrębie klonów 2–3 dni. Obserwacje pylenia na plantacjach nasiennych w środkowej Rosji wskazują na niedostatek pyłku w pierwszych latach istnienia plantacji. W wieku 6 lat na 1 cm<sup>2</sup> powierzchni chwytny opada około 60 ziaren pyłku (EFIMOV 1993), jednak już w wieku 10–13 lat liczba ta wzrasta przeciętnie do około 1700, a poszczególne szczepy produkują w tym wieku od 3 do 270 g pyłku. Uszeregowanie klonów pod względem obfitości kwitnienia jest dość stałe i z upływem wieku nie podlega radykalnym zmianom (EFIMOV 1993, 1997).

Odpowiednią do właściwego zapylenia ilość pyłku, około 10 kg na 1 ha, osiąga plantacja w wieku mniej więcej 15 lat. Mimo tak znacznych ilości pyłku, niska (od 2 do 19%) przeżywalność załazni w kwiatach żeńskich na szczepach dębów świadczy o tym, że obfitość pylenia nie jest odpowiedzialna za to zjawisko. Zasięg rozprzestrzeniania pyłku na klonowej plantacji nasiennej sięga 250 m, jednak

główna część pyłku osiada w odległości 30–35 m od pylącego szczepu (EFIMOV 1993, 1997).

Pewnej modyfikacji kwitnienia na klonowych plantacjach nasiennych można dokonywać poprzez nawożenie mineralne (patrz także podrozdz. 4.4). W drugim roku po zastosowaniu nawożenia azotowo-fosforowo-potasowego na plantacji nasiennej dębu szypułkowego w Mołdawii uzyskano podwyższenie liczby kwiatostanów żeńskich o 9–16%, a męskich o 23,8–80,9%, w zależności od zastosowanej dawki poszczególnych składników. Równocześnie uzyskano wyraźną poprawę jakości żołądź: liczba zdrowych żołądź na jednym szczepie wzrosła średnio z 14,4 w wariancie kontrolnym do 54,9 po nawożeniu (TIŠČENKO 1986).

Obrazanie żołądź na klonowej plantacji nasiennej zaczyna się w różnym wieku. W Rumunii wszystkie klony dębu szypułkowego na plantacjach nasiennych zaczynają obrazać żołądź w wieku 4–5 lat (ENESCU i in. 1975). Znacznie później zaczynają obrazać klony obu gatunków dębów w Niemczech, bo dopiero 10–15 lat po szczepieniu, przy czym pierwszy opłacalny urodzaj pojawia się średnio w wieku 15 lat u dębu szypułkowego i 20 lat u dębu bezszypułkowego (KLEINSCHMIDT i in. 1975).

W okolicach Woroneża w ciągu 15 lat istnienia plantacji dębu szypułkowego maksymalny plon 125 kg żołądź z hektara uzyskano w wieku 8–9 lat (EFIMOV 1993), a na plantacjach niemieckich rekordowe zbiory dla dębu szypułkowego i bezszypułkowego wynosiły odpowiednio 380 i 270 kg żołądź z hektara (KLEINSCHMIDT i in. 1975). Z kolei na 10-letniej plantacji węgierskiej najlepszy klon dębu szypułkowego obraział średnio 2 kg żołądź z jednego szczepu (TOTH 1987). W ilości obrazanych żołądź istnieją wyraźne różnice między klonami i zdarza się, że zbiór z jednego klonu może stanowić aż 85% ogólnej liczby żołądź zebranych na plantacji w danym roku (KLEINSCHMIDT i in. 1975; KLEINSCHMIDT 1986).

Biorąc pod uwagę wiek rozpoczynania opłacalnego obrazania oraz straty postępujące wraz z wiekiem wskutek zamierania szczepów z powodu niezgodności podkładki i zrazu, oceniono w Niemczech przeciętny czas trwania produkcji żołądź na dębowej plantacji nasiennej na około 30 lat, licząc od pierwszego kwitnienia. W ciągu tego okresu średnia roczna produkcja żołądź z hektara wyniosła 250 kg (KLEINSCHMIDT i in. 1975).

Na plantacjach nasiennych dębu szypułkowego zakładanych z siewek pierwsze kwiatostany żeńskie pojawiały się w 8 roku od wysiewu żołądź. W wieku 10 lat obserwowano je na około 30% wszystkich osobników na plantacji, a ich średnia liczba na jednej siewce wynosiła około 40 sztuk; w tym wieku zaczynały zawiązywać się również pierwsze kwiatostany męskie, jednak zagęszczenie wysy-

pywanego pyłku było trzykrotnie mniejsze niż na plantacji klonowej, co prawdopodobnie było przyczyną braku obradzania żołądździ (EFIMOV 1997).

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

## LITERATURA

- ANDERSEN S. Th. 1974. Wind conditions and pollen deposition in a mixed deciduous forest: II. Seasonal and annual pollen deposition 1967–1972. *Grana* 14: 64–77.
- ANONYM 1974. Seeds of woody plants in the United States. Forest Service, USDA, Washington, D.C.
- ANTIPOV V. G. 1957. Vlijanie dyma i gaza, vybrasyvaemych promyšlennymi predpriyatijami, na sezonnoe razvitie derev'ev i kustarnikov. *Bot. Žurn.* 42(1): 92–95.
- BACILIERI R., DUCOUSSO A., KREMER A. 1995. Genetic, morphological and phenological differences between *Quercus petraea* (MATT.) LIEBL. and *Quercus robur* L. in a mixed stand in the northwest of France. *Silvae Genetica* 44(1): 1–10.
- BASTIDE J. G. A. LA, VREDENBURCH C. L. H. VAN, 1970. The influence of weather conditions on the seed production of some forest trees in the Netherlands. Meded. Bosbouwproefstation, Wageningen No. 102.
- BOLVANSKÝ M., OSTROLUCKÁ M. G. 1994. Opad samičích súkvetí a plodov počas vývinu po kontrolovanom a volnom opelení duba letného (*Quercus robur* L.) a duba slavónskeho (*Quercus robur* L. ssp. *slavonica* (GAY MÁTY). *Lesnický Časopis* 40(2): 89–103.
- BONNET-MASIMBERT M. 1973. Problème de l'irrégularité des glandées: peut-être un aspect entomologique? *Revue For. Française* 25(3): 375–377.
- BONNET-MASIMBERT M. 1978. Biologie florale chez chênes pédonculés et sessiles (*Quercus pedunculata* EHRH. et *Q. sessiliflora* SAL.). Proc. IUFRO S1.05–00 Symposium Feuillus Precieux, Nancy – Champenoux, France, 11–15 Sept. 1978: 17–29.
- BONNET-MASIMBERT M. 1984. Biologie floral et cycle de reproduction de quelques arbres forestiers: Douglas, pin sylvestre, chêne. W: PESSON P., LOUVEAUX J. (red.). Pollinisation et production végétales. INRA, Paris: 219–242.
- BORODINA N. A. 1960. Uskorennoe razvitie duba čereščatogo u granicy ego areala. *Bjull. Glavn. Bot. Sada (Moskva)* 39: 78–82.
- CECICH R. A. 1992. Flowering and oak regeneration. W: Oak Regeneration: Serious problems, practical recommendations. Symposium Proceedings, Knoxville, Tennessee, Sept. 8–10, 1992: 79–95.
- CECICH R. A., SULLIVAN N. H. 1999. Influence of weather at time of pollination on acorn production of *Quercus alba* and *Quercus velutina*. *Can. J. For. Res.* 29: 1817–1823.
- CHALUPA V. 1964. Dynamika kvetení lesních dřevin. *Prace vyzkum. ust. lesn. ČSSR*, 28: 139–173.

- CHALUPA V. 1965a. Influence of the reduction of leaves on the beginning and course of radial growth. *Comm. Inst. For. Českoslov.* 4: 61–73.
- CHALUPA V. 1965b. Prubéh tloušťkoveho rustu u lesnih dřevin. *Prace vyzkum. ust. lesn. ČSSR*, 30: 187–223.
- CHALUPA V. 1969. Počatek, trvani a ukončeni vegetačni činnosti u lesnich dřevin. *Prace VULHM*, 37: 43–68.
- CHALUPKA W. 1993. Fizjologia kwitnienia i obradzania. W: BIAŁOBOK S., BORATYŃSKI A., BUGAŁA W. (red.). *Biologia sosny zwyczajnej*. Wyd. Sorus, Poznań – Kórnik.
- CHALUPKA W., CECICH R. A. 1997. Control of the first flowering in forest trees. *Scand. J. For. Res.* 12: 102–111.
- CORDEN J., MILLINGTON W. 1999. A study of *Quercus* pollen in the Derby area, UK. *Aerobiologia* 15 (1): 29–37.
- DANILOV Q. D. 1954. Sutočnaja periodičnost' v roste pobegov u nekotorych drevesnyh i kustarnikovyh porod. *Dokl. Akad. Nauk SSSR* 96(1): 205–208.
- DUCOSSO A., MICHAUD H., LUMARET R. 1993. Reproduction and gene flow in the genus *Quercus*. *Ann. Sci. For.* 50 (Suppl.): 91–106.
- EFIMOV JU. P. 1993. Pollination conditions and seed production in *Quercus robur* seed orchards. Abstracts of IUFRO Symp. Section S2.01–15 on Biology and Control of Reproductive Processes in Forest Trees, August 22–26, 1993. University of Victoria, Victoria B.C., Canada.
- EFIMOV JU. P. 1997. Semennye plantacii v lesnoj selekcii i semenovodstve. Avtoreferat doktorskoj dissertacii. Joškar-Ola, 45 ss.
- ENESCU V., POPESCU G., ENESCU V., BADEA N., HULUTA C., BLADA I., COJOCARU I. 1975. Inflorirea și fructicarea unor plantaje de clone de larice, pin silvestru, pin negru, duglas și stejar brumăriu. *Silvicultura și Exploatarea Pădurilor* 90(3): 134–139.
- FARMER JR. R. E. 1981. Variation in seed yield of white oak. *Forest Sci.* 27(2): 377–380.
- HOLMSGAARD E. 1955. Arringsanalyser af Danske skovtraeær. *Forstl. Forsøgsvesen Danmark* 22(1).
- HOLUB Z., OSTROLUCKA M. G. 1988. To the question of direct influence of acid rains on the function of pollen of forest trees. *Ekológia, Bratislava* 7(3): 271–280.
- HYDE H. A. 1963. Pollen-fall as a means of seed prediction in certain trees. *Grana Palynologica* 4(2): 217–230.
- JACKSON D. I., SWEET G. B. 1972. Flower initiation in temperate woody plants. *Hort. Abstr.* 42: 9–24.
- JIČIŇSKÁ D., KONČALOVÁ M. N. 1978. Flowering and fertilization process in European *Sambucus* and *Quercus* species. W: BONNER F. (red.). *Proceedings of a Symposium on Flowering and Seed Development in Trees*. Mississippi State University, Starkville, May 15–18, 1978: 103–111.
- JONES E. W. 1959. Biological flora of the British Isles, *Quercus* L. *J. Ecol.* 47: 169–222.
- JOVANOVIĆ M., TUCOVIĆ A. 1975. Genetics of common and sessile oak (*Quercus robur* L. and *Q. petraea* LIEBL.). *Annales Forestales* 7/2: 23–53.
- KANTOROWICZ W. 2000. Half a century of seed years in major tree species of Poland. *Silvae Genetica* 49(6): 245–249.
- KLEINSCHMIDT J. 1986. Oak breeding in Germany, experiences and problems. *Proc. of Joint Meeting of Working Parties Theory, Progeny Testing and Seed Orchards*, Williamsburg, Virginia, USA: 250–258.



- KLEINSCHMIDT J., OTTO H., SAUER A. 1975. Möglichkeiten der züchterischen Verbesserung von Stiel- Traunebeichen (*Quercus robur* und *Quercus petraea*). I. Inventur der Eichensamenplantagen. Allg. Forst- Jagdztg 146(9): 157–166.
- KOSTOV K. D. 1983. Slučaj na modifikacionna izmenčivost pri pojavata na ženskite s'cvetija na zimnija d'rb (*Quercus sessiliflora* SALISB. s.l.). Gorskostopanska Nauka 20(2): 19–22.
- LADEFOGED K. 1952. The periodicity of wood formation. Det Kongelige Danske Videnskaberne Selskab, Biol. Skrift. 7(3): 1–98.
- MATTHEWS J. D. 1955. Production of seed by forest trees in Britain. For. Comm. Rep. on For. Res. for the year ending March 1954: 64–78.
- MÁTYÁS V. 1965. Ökológiai megjegyzések a tölgy és a bükk termésének időszosságához. Erdészeti Kutatások 1–3: 99–121.
- MICHALAK K. 1977. Wzrost i przyrost wysokości w sezonie wegetacyjnym ważniejszych gatunków drzew leśnych. Sylwan 121(12): 23–39.
- MININA E. E. 1954. Biologičeskie osnovy cvetenija i plodonošenija duba. Trudy Inst. Lesa AN SSR 17: 5–97.
- MISNIK G. E. 1976. Sroki i charakter cvetenija derev'ev i kustarnikov. Izd. Naukova Dumka, Kiev.
- OLSSON U. 1975. On the size and microstructure of pollen grains of *Quercus robur* and *Q. petraea* (Fagaceae). Botaniska Notiser 128(2): 256–264.
- OSTROLUCKA M. G. 1984. Morphological characteristics of pollen grains of the species of genus *Quercus*. Folia Dendrologica 11: 233–261.
- OSTROLUCKA M. G. 1988. Prejav pohlavného polymorfizmu v rode *Quercus*. Preslia 60(2): 109–113.
- OWENS J. N. 1991. Flowering and seed set. W: Raghavendra A. S. (red.). Physiology of Trees. John Wiley & Sons, Inc. New York.
- OWENS J. N., BLAKE M. D. 1985. Forest tree seed production. Canad. Forest Serv., Petawawa Nat. Forestry Inst., Inform. Rep. PI-X-53: 161 ss.
- POETHIG R. S. 1990. Phase change and the regulation of shoot morphogenesis in plants. Science 250: 923–930.
- POLEŽAJ P. M. 1970. Osobennost' cvetenija zapadnokavkazkich dubov. Bot. Žurn. 55(10): 1503–1509.
- RASKATOV P. B. 1951. O priroste drevesiny za vegetacionnyj period. Priroda (Moskva) 40(7): 63–65.
- ROMAŠOV N. V. 1957. Zakonomernosti plodonošenija duba. Bot. Žurn. 42(1): 41–56.
- SAITO H., KAWASE H., TAKEOKA M. 1988. A comparison of east- and west-facing slopes for pollen, female flower and seed production at aged Japanese white oak stands. Scientific Rep. Kyoto Prefectural Univ., Agriculture 11: 39–47.
- SAITO H., IMAI H., NAKAGUCHI T., KUGO C., KAWASE H., TAKEOKA M. 1989. A comparison of different ages for the male flower, pollen, female flower and seed production of *Quercus mongolica* var. *grosseserrata* stands. Scientific Rep. Kyoto Prefectural Univ., Agriculture 41: 46–58.
- SARVAS R. 1967. The annual period of development of forest trees. Proc. Finn. Acad. Sci Lett. 1965: 211–231.
- SARVAS R. 1972. Investigation on the annual cycle of development of forest trees. I. Active period. Comm. Inst. For. Fenn. 76.3.

- SARVAS R. 1974. Investigation on the annual cycle of development of forest trees. II. Autumn dormancy and winter dormancy. *Comm. Inst. For. Fenn.* 84.1.
- SCHAFFALITZKY DE MUCKADELL M. 1954. Investigations on aging of apical meristems in woody plants and its importance in silviculture. *Forstl. Forsøgsvesen Danm.* 25(4): 307–455.
- STAIRS G. R. 1964. Microsporogenesis and embryogenesis in *Quercus*. *Botan. Gaz.* 125(2): 115–121.
- STREIFF R., DUCOUSO A., LEXER C., STEINKELLNER H., GLOESSL J., KREMER A. 1999. Pollen dispersal inferred paternity analysis in a mixed oak stand of *Quercus robur* L. and *Q. petraea* (MATT.) LIEBL. *Molecular Ecology* 8: 831–841.
- SUSZKA B., MULLER C., BONNET-MASIMBERT M. 2000. Nasiona leśnych drzew liściastych: od zbioru do siewu. Wyd. Naukowe PWN, Warszawa – Poznań, 308 ss.
- ŠIMANJUK A. P. 1964. Biologia drevesnych i kustarnikovych porod SSSR. Izd. Prosveščenie, Moskva.
- SZUBERT M. 1827. Opisanie drzew i krzewów leśnych Królestwa Polskiego. Warszawa.
- SZUBERT M. 1835. Uprawa Lasów. II. Znajomość drzew w szczególności. 1. Dąb. *Sylwan* 11: 52–75.
- TATARINOV F., ČERMAK J. 1999. Daily and seasonal variation of stem radius in oak. *Ann. For. Sci.* 56: 579–590.
- TIŠČENKO V. JA. 1982. Plodonošenje duba čereščatogo na klonovoj semennoj plantaciji. *Les. Choz.* (11): 30–32.
- TIŠČENKO V. JA. 1986. Stimulirovanie vegetativnoj i reproductivnoj aktivnosti privivok duba na lesesemennyh plantacijach. *Les. Choz.* (12): 35–37.
- TJURIN A. V. 1958. Chod zacvetanija duba *Quercus robur* L. w lasach evropejskoj časti SSSR (s 1948 po 1954 g.). *Bot. Žurn.* 43(2): 246–249.
- TOMANEK J. 1970. Botanika leśna. PWRiL, Warszawa.
- TOMESCU A. 1957. Fazele perioade de vegetatie la specile forestiere. *Inst. Cercetari Silvices, S. II. Manuale, Referate, Monografii Nr. 9.*
- TOMESCU A., FLORESCU I., MICHALACHE A., STRIMBEI M., AVRAMESCU C. 1967. Cercetari fenologice la principalele specii forestiere autohtone din Republica Socialista România. Sinteza pentru perioada 1956–1965. *Inst. Cercetari Forest., Centrul de Documentare Tehnica pentru Economia Forestiera, București.*
- TOTH G. 1987. Megfigyelesek a Gödöllői kocsanyostölgy plantázsan. *Erdeszeti Kutatasok* 78: 59–64
- TUCOVIĆ A., JOVANOVIĆ M. 1970. Some characteristics of meiosis in common oak (*Quercus robur* L.). *Proc. Meeting IUFRO Section 22 Working Group on Sexual Reproduction of Forest Trees, Varparanta, Finland, Part II.*
- USTINOVA E. I. 1958. O ritme razvitija cvetočnych poček u listvennyh drevesnyh porod i proleski (*Scilla sibirica* Andr.). *Bjull. Mosk. Obšč. Isp. Prirody (Otd. Biologii)* 63(6): 107–115.
- VIDAKOVIĆ M. 1996. Generativa reprodukcija. W: Klepac D. (red.). *Hrast lužnjak (Quercus robur L.) u Hrvatskoj.* Vinkovci – Zagreb.: 104–107.
- WAREING P. F. 1959. Problems of juvenility and flowering in trees. *J. Linn. Soc. (Bot.)* 56: 282–289.
- WIERDAK S. 1924. Z obserwacji fenologicznych nad rozwojem buka i dębu w roku 1923. *Sylwan* 42(4–5): 64–68.

WILLIAMSON M. J. 1966. Premature abscission of white oak acorn crops. *Forest Science* 12: 19–21.

ŻELAWSKI W. 1954. Czynniki termiczny i świetlny w okresie budzenia się pączków na wiosnę. *Sylwan* 98(6): 483–484.

## GENERATIVE PHASE IN ONTOGENESIS

### Summary

Various features of generative development of two main European species of oaks, i.e. *Quercus robur* and *Q. petraea* were evaluated in the chapter. An attention was drawn to the juvenility phenomenon defined as a period from zygote stage to the first flower induction. The length of juvenile period depends on genotype and environmental variables, and precocious flowering of *Quercus robur* was noticed at 4–6 years of age. The short description of active period was given including girth and height increments, leaf development and bud formation. Six types of buds can be distinguished in oaks: leaf, leaf-male, male, leaf-female, leaf-hermaphrodite and dormant, and an attention was drawn to the morphological and functional aspects of inflorescences and flowers and their distribution on shoots and in the crown.

Seasonal course of flower bud induction and development was discussed in connection with the seasonal vegetative growth processes, giving a description of time table for microsporogenesis, pollen formation and ripening, pollination and fertilization. The generative cycle from flower induction to seed maturation needs two growing seasons to be completed in oaks from the subgenera *Quercus* (*Lepidobalanus*), and three subsequent growing seasons in oaks from the subgenera *Erythrobalanus* are needed.

The production of male and female flowers in oaks depends on stand age, stem diameter and crown volume. Abundant seed crops in *Q. robur* and *Q. petraea* are observed periodically, even 8–10 years, and it is most likely a result of mass male flower injuries done by *Tortrix viridiana*. As a consequence a lack of pollen and female flower decay is observed. Several oak clonal and seedling seed orchards were established in different countries to produce acorns. Clonal seed orchards were much more effective and could produce acorns for 30 years in the amount of 260 kg per year on average.

BARBARA KIELISZEWSKA-ROKICKA

## 4.3. WYMIANA GAZOWA I GOSPODARKA WODNA

W lasach liściastych strefy umiarkowanej wymiana gazowa jest zjawiskiem sezonowym, zarówno z powodu sezonowości wegetacji, jak i z powodu zmie-