

of oaks in tolerance to water stress. Several morphological and anatomical adaptations of oak leaves and root system to water stress were reported. A relatively high stomatal conductance and transpiration rate of *Q. robur* and *Q. petraea* grow in at relatively low soil humidity are results probably of their deep root systems and increased production of fine roots – potentially ectomycorrhizal. Although oaks are well adapted to warm sites with low water availability, water stress can induce physiological responses, which can cause a decrease of their tolerance to air pollution and pathogens.

HENRYK FOBER

4.4. ODŻYWIANIE MINERALNE

Od początku rozwoju nauk leśnych istniało duże zainteresowanie zagadnieniami mineralnego odżywiania drzew. Liczne badania w tym zakresie prowadzone są na młodych siewkach w fitotronach, szklarniach i szkółkach, a także w formie doświadczeń nawozowych na uprawach, w młodnikach i drzewostanach różnych klas wieku. Badania dotyczą głównie gatunków iglastych, przede wszystkim sosny, świerka czy modrzewia. Mniej liczne natomiast są informacje dotyczące odżywiania mineralnego drzew liściastych, w tym w szczególności dębu szypułkowego i dębu bezszypułkowego.

4.4.1. SYMPTOMY BRAKU PIERWIASTKÓW

Z zagadnieniem mineralnego odżywiania się drzew związane są problemy niedostatecznego zaopatrzenia roślin w składniki pokarmowe. O niedoborze poszczególnych pierwiastków w podłożu informują nas między innymi symptomy obserwowane na roślinach w trakcie ich wzrostu i rozwoju.

4.4.1.1. Azot

Według literatury symptomy braku azotu u dębów zaczynają się uwidaczniać przy stężeniu tego pierwiastka w liściach poniżej 1,9% i polegają na równomiernym, najpierw żółtozielonym a później żółtym przebarwieniu całych blaszek liściowych, z nerwami włącznie, i równoczesnym drobnieniu liści (HARTMANN i in. 1988). BAULE i FRICKER (1973) podają, że żółtozielone przebarwienie liści obejmuje zawsze wszystkie organy asymilacyjne. U drzew liściastych przy braku azotu

ogonek liściowy, a nawet liść u podstawy, mogą być czerwone i wcześniej opadają (FIEDLER i in 1973). Z niedostatkami azotu wiąże się zahamowany wzrost drzew, niedostateczny rozwój pędów na wierzchołku drzewa i bocznych gałęziach, stąd nagle ugałżenie i przerzedzenie koron. Z kolei korzenie wykazują silniejszy wzrost, czyli tak zwany wzrost głodowy (BAULE i FRICKER 1973). Drzewa mają skrócony okres wegetacyjny, zaczynający się późną wiosną i kończący się wczesną jesienią. Siewki dębu szypułkowego i bezszypułkowego rosnące w warunkach niskiego poziomu azotu (14 ppm) w pożywce mineralnej wykazywały pstrokato żółtozielone przebarwienie liści (NEWNHAM i CARLISLE 1969). Objawy braku azotu nasilały się przy równoczesnym wysokim poziomie fosforu w pożywce mineralnej (161 ppm P). Przy niskim poziomie azotu w pożywce mineralnej system korzeniowy siewek był bardziej włóknisty i mocno rozgałęziony.

4.4.1.2. Fosfor

Przy braku fosforu ulistnienie dębów staje się rzadsze, a liście nabierają wyraźnej barwy ciemnozielonej lub czerwienieją (NEWNHAM i CARLISLE 1969; BAULE i FRICKER 1973). Ta ciemnozielona, a następnie niebieskozielona barwa liści jest spowodowana stosunkowo wysoką zawartością chlorofilu *a*, podczas gdy późniejsze przebarwienie fioletowoczerwone do miedzianobrazowego z żółtą obwódką spowodowane jest zwiększonym wytwarzaniem antocyjanu (HARTMANN i in. 1988). Symptomy braku fosforu mogą się objawiać przy zawartości tego pierwiastka w liściach poniżej 0,1% ich suchej masy. Z brakiem fosforu związane jest również zahamowanie wzrostu drzew, ograniczony rozwój systemu korzeniowego oraz słabsze kwitnienie i owocowanie (BAULE i FRICKER 1973; FIEDLER i in. 1973).

4.4.1.3. Potas

Niedobór potasu powoduje u dębów chlorotyczno-nekrotyczne przebarwienie liści, polegające na ich żółknięciu, które zaczyna się od brzegu blaszki liściowej, a następnie na powstawaniu jasnobrunatnych, najpierw plamistych a następnie zlewających się nekroz (HARTMANN i in. 1988). Przy braku potasu liście rozwijają się później, pozostają małe, marszczą się na brzegach i wcześniej opadają (FIEDLER i in. 1973). Objawy spowodowane niedoborem potasu zmieniają się w czasie sezonu wegetacyjnego i obserwowane są głównie jesienią, natomiast rzadko latem. Przy braku potasu następuje też zahamowanie wzrostu systemu korzeniowego. Ponieważ tkanki nie ulegają całkowitemu zdrewnieniu, drzewa stają się

mniej odporne na mróz i suszę, a także na pasożyty zwierzęce i roślinne (BAULE i FRICKER 1973; FIEDLER i in. 1973). Objawy braku potasu zaczynają pojawiać się przy jego stężeniu w liściach poniżej 0,4% suchej masy (HARTMANN i in. 1988).

4.4.1.4. Magnez

Objawy braku magnezu zaczynają się u dębów przy stężeniu tego pierwiastka w liściach poniżej 0,11% ich suchej masy (HARTMANN i in. 1988) i polegają głównie na żółknięciu blaszki liściowej od środka, które przechodzi następnie w plamiste brunatnienie powierzchni między nerwami. Na starych drzewach dębu bezszypułkowego przy stężeniu magnezu w suchej masie liści wynoszącym 0,7%, obserwowano wzdłuż głównych nerwów szerokie ciemnozielone obwódki. Takie objawy były szczególnie wyraźne na siedliskach zakwaszonych, przy bardzo niskiej zawartości wapnia w liściach. Brak magnezu zaznacza się mocniej w latach wilgotnych niż w suchych i szybciej na starszych liściach, powodując ich przedwczesne opadanie (BAULE i FRICKER 1973; FIEDLER i in. 1973).

4.4.1.5. Wapń

Objawy braku wapnia są rzadko obserwowane i polegają na powstawaniu u drzew liściastych czerwono-brązowych plam na liściach (FIEDLER i in. 1973).

4.4.1.6. Żelazo

Na siedliskach wapiennych, przy bardzo wysokiej zawartości wapnia w liściach (1,63% suchej masy), u dębu szypułkowego występowały symptomy braku żelaza. Na całej blaszce liściowej pojawiła się bledo żółtozielona, siatkowato plamista, później zlewająca się chloroza. Natomiast wzdłuż nerwów liści, nawet przy najmniejszych rozgałęzieniach występowały wąskie zielone obwódki (HARTMANN i in. 1988). W miarę zwiększania się niedoboru żelaza zmniejsza się wielkość liści (BAULE i FRICKER 1973; FIEDLER i in. 1973).

4.4.1.7. Mangan

Podobne objawy jak przy niedoborze żelaza pojawiają się przy braku manganu, to znaczy chloroza blaszki liściowej z zielonymi obwódkami wzdłuż nerwów (HARTMANN i in. 1988). Takie objawy stwierdzano u dębu szypułkowego rosnącego na siedliskach wapiennych przy bardzo wysokiej zawartości wapnia w

liściach i niskiej zawartości manganu (41 ppm), przy czym normalna zawartość tego pierwiastka w liściach dębu wynosi około 60–1400 ppm. Według FIEDLERA i wsp. (1973) objawy braku manganu u drzew mogą występować na torfowiskach niskich, glebach wapiennych i dolomitach, a symptomami niedoboru tego pierwiastka są: skrócone przyrosty pędów, skrzywienia i czasem zniekształcenia pędów szczytowych.

4.4.2. SYMPTOMY NADMIARU PIERWIASTKÓW

Równie niekorzystne dla wzrostu i rozwoju drzew, jak niedostatek składników pokarmowych, mogą być nadmierne dawki różnych elementów. Przy wysokim poziomie azotu i fosforu w pożywce mineralnej, odpowiednio 378 ppm N i 165 ppm P, u siewek dębu szypułkowego i bezszypułkowego obserwowano brązowe plamy na liściach. Plamy te były ciemniejsze niż w wypadku deficytu azotu, powstawały między nerwami i rozciągały się na zewnątrz liścia (NEWNHAM i CARLISLE 1969). Przy wysokim poziomie azotu w pożywce siewki miały też wyraźnie gruby korzeń palowy. BAULE i FRICKER (1973) uważają, że jednostronne nawożenie azotowe może prowadzić do słabego drewnienia i zmniejszenia odporności drzew na przymrozki, suszę, wiatr, śnieg, szkodniki i choroby. Według tych autorów, wiąże się to prawdopodobnie ze wzrostem stosunku białek do węglowodanów i nagromadzenia się aminokwasów i amidów.

Najczęstszym objawem za wysokich dawek wapnia jest chloroza liści, która występuje przy zbyt wysokim odczynie gleby, gdy pH przekracza 7,5, i spośród drzew liściastych dotyczy przede wszystkim dębów: czerwonego, szypułkowego i bezszypułkowego. Młode rozwijające się liście są wówczas żółte, następnie między nerwami liści pojawiają się brunatne, nekrotyczne plamy, co prowadzi do pomarszczenia i zwiędnięcia całego liścia. W tych warunkach wzrost drzew jest słabszy (BAULE i FRICKER 1973).

Innym zjawiskiem, często obserwowanym wzdłuż dróg, są uszkodzenia drzew spowodowane nadmiarem soli używanej do ochrony przed gołoledzią. Według HARTMANNIA i wsp. (1988) symptomy spowodowane działaniem soli używanej do posypywania dróg podobne są u dębu do chlorotyczno-nekrotycznych przebarwień liści wywołanych niedoborem potasu. W badaniach ALAOUI-SOSSÉ i wsp. (1998) po traktowaniu dwutygodniowych siewek dębu szypułkowego chlorem sodu następowało szybkie pobieranie sodu i jego akumulacja w korzeniach, kosztem pobierania potasu. Stężenie 40 mM NaCl w pożywce mineralnej redukowało o 25–35% długość oraz masę korzeni i pędów, a także świeżą masę liści. Ponadto 60% liści wykazywało uszkodzenia. Zredukowana była ilość skrobi w pę-

dach. Objawy te dotyczyły szczególnie okresu pierwszego pędzenia siewek. Również dąb czerwony jest bardzo wrażliwy nawet na niskie stężenia chlorku sodu, który powoduje u siewek brązowe nekrozy krawędzi liści już przy stężeniach w podłożu poniżej 10 mM. Z kolei w badaniach porównawczych z 15 gatunkami drzew, w których testowano różne dawki soli używanej do posypywania dróg w okresie zimy, dęby czerwony i szypułkowy, razem z takimi gatunkami, jak *Picea pungens*, *Pinus mugo* i *Robinia pseudoacacia*, okazały się bardzo odporne na zasolenie podłoża (SEMORÁDOVÁ i MATERNA 1982).

Przy ocenie stanu odżywiania drzew czy drzewostanów nie można polegać tylko na samych symptomach braku czy nadmiaru pierwiastków. Ze względu na kompleksowe działanie różnych czynników (nie tylko edaficznych, ale również klimatycznych), a także z powodu równomiernie pojawiającego się niedoboru wielu składników odżywczych, nie zawsze objawy chorobowe występujące na roślinach są typowe dla niedoboru danego pierwiastka. Stąd konieczność prowadzenia wielokrotnych obserwacji w czasie sezonu wegetacyjnego. Szczególnie charakterystyczne są wczesne stadia rozwoju symptomów chorobowych. Wówczas istnieją największe możliwości właściwego diagnozowania. Z kolei analizy chemiczne gleby i liści pozwalają wyeliminować inne niż mineralne żywienie przyczyny objawów chorobowych, na przykład ekstremalne warunki klimatyczne, herbicydy lub czynniki biotyczne. Te ostatnie zresztą mogą być następstwem osłabienia drzew po niewłaściwym zaopatrzeniu w niezbędne składniki pokarmowe.

4.4.3. SKŁAD CHEMICZNY DRZEW

Rozmieszczenie i stężenie pierwiastków w poszczególnych organach i tkankach drzewa, a szczególnie w aparacie asymilacyjnym, pozwalają z dużym prawdopodobieństwem określić warunki pokarmowe środowiska. Na podstawie doświadczeń hydroponicznych lub w formie kultur piaskowych z kontrolowanym żywieniem mineralnym i równoczesnych informacji z doświadczeń terenowych można ustalić optymalne zakresy stężeń poszczególnych pierwiastków dla danego gatunku drzewa, czyli zakresy związane z maksymalną produkcją masy.

Skład chemiczny roślin może odzwierciedlać warunki edaficzne, ale równocześnie może stanowić cenną informację o przemysłowym zanieczyszczeniu środowiska poprzez nadmierne zrzućy różnych elementów, w tym także związków toksycznych, jak na przykład kwaśne deszcze czy metale ciężkie. Stąd bogata literatura na temat analiz chemicznych różnych tkanek roślinnych i rozmieszczenia pierwiastków w różnych organach dotyczy również dębu szypułkowego i bezszypułkowego.

4.4.3.1. Stężenie pierwiastków w liściach

W tabeli 1. przedstawiono stężenie pierwiastków w liściach dębów różnych gatunków. Podawane przez różnych autorów zakresy stężeń nie zawsze przedstawiają wartości optymalne. Dotyczą zarówno drzew kontrolnych, jak i drzew po nawożeniu mineralnym. Różny jest wiek drzew, z których pobierano próbki liści do analiz chemicznych, a także różne są terminy zbioru próbek. Wyniki dotyczą również drzew rosnących na różnych siedliskach oraz drzew różnych proveniencji. Niemniej jednak przedstawione zakresy stężeń pozwalają ocenić wymagania dębów w porównaniu z innymi gatunkami oraz w odniesieniu do ekstremalnych warunków edaficznych. BERGMANN (1983) podaje następujące standardowe średnie wartości zakresów stężeń pierwiastków w pełni rozwiniętych liściach dębów: 2,0–3,0% N; 0,15–0,30% P; 1,0–1,5% K; 0,3–1,5% Ca i 0,15–0,30% Mg w suchej masie liści, a także 15–40 ppm B; 0,05–0,20 ppm Mo; 6–12 ppm Cu; 35–150 ppm Mn i 15–50 ppm Zn. Łatwo się zorientować, że dla pewnych pierwiastków zakresy są wąskie, a dla innych bardzo szerokie. Niektóre pierwiastki odgrywają bowiem mniej lub bardziej specyficzną rolę w metabolizmie roślin i nie mogą być zastąpione przez inne. Istnieje też zjawisko tak zwanej konsumpcji lukusowej, czyli pobierania pewnych elementów w nadmiarze, co nie musi być równoznaczne z ich zapotrzebowaniem. Najdokładniejsze dane na temat wymagań rośliny można ustalić na podstawie doświadczeń z kontrolowanym żywieniem mineralnym.

NEUNHAM i CARLISLE (1969) ustalili stężenia pierwiastków w liściach dla 6-miesięcznych siewek dębu szypułkowego i bezszypułkowego rosnących w kulturach piaskowych, przy różnych poziomach azotu i fosforu w pożywkach mineralnych. Stężenia związane z maksymalnym wzrostem siewek, czyli przy optymalnym poziomie żywienia, wynosiły 2,6% N i 0,44% P dla dębu szypułkowego oraz 2,9% N i 0,22% P dla dębu bezszypułkowego.

METODYKA POBIERANIA PRÓBEK LIŚCI DO ANALIZ

Zakresy ramowe stężenia pierwiastków w liściach nabierają szczególnego znaczenia ze względu na konieczność racjonalnego nawożenia szkótek, upraw, młodników, a także drzewostanów starszych klas wieku. Diagnozowanie na podstawie analiz liści musi uwzględniać wiele czynników, które mają istotny wpływ na wyniki analiz. Przede wszystkim ważne jest ustalenie jednolitej metodyki pobierania próbek. Rozwój liści różni się w górnej, środkowej i dolnej części korony drzewa. U podstawy korony powstają liście cieniowe, podczas gdy w najwyższej trzeciej części korony powstają dobrze oświetlone liście świetlne. Liście cieniowe, w porównaniu z liśćmi świetlnymi są większe, zawierają więcej wody i składników

odżywczych (oprócz potasu), mają mniejszą suchą masę i są krócej aktywne fizjologicznie (LEROY 1968; FIEDLER i CZERNEY 1970). Dlatego w badaniach porównawczych do analiz należy pobierać liście z tego samego miejsca w koronie drzewa. Najbardziej jest analizowanie liści świetlnych, ze środka trzeciej górnej części korony drzewa. Ważne jest również socjologiczne miejsce drzewa w drzewostanie, termin zbioru próbek w ciągu dnia i pobieranie próbek liści w tym samym stadium rozwojowym drzewa.

Przy zbiorze liści należy rozróżnić liście z pędów wiosennych (majowych) oraz z pędów świętojańskich, ponieważ różnią się wyraźnie, szczególnie w zawartości azotu, fosforu i potasu (CZERNEY i FIEDLER 1968). Liście z pędów świętojańskich, jako młodsze organy, zawierają więcej potasu i mniej wapnia, prócz tego są również bogatsze w fosfor i azot niż starsze liście z pędów wiosennych. Liście z pędów majowych najczęściej pobiera się do analiz w połowie sierpnia, natomiast z pędów świętojańskich od początku września, gdy liście są już wyrośnięte. Aby z wystarczającą dokładnością oznaczyć zawartość azotu, fosforu i potasu, wystarczy zebrać liście z 10 drzew, podczas gdy ze względu na zróżnicowanie osobnicze dla oznaczenia wapnia i magnezu wymagana jest większa liczba drzew, od 25 do 45 (LEROY 1968). Jak wykazały badania, najniższy współczynnik zmienności między drzewostanami wykazywały zawartości azotu i potasu, a dalej w kolejności fosforu, żelaza, cynku, wapnia, magnezu i manganu (FIEDLER i CZERNEY 1970). Ponieważ z takim samym uszeregowaniem i rzędami wielkości można się liczyć wewnątrz jednego drzewostanu, należy pobierać liście z różnej liczby drzew w zależności od oznaczanego elementu. Zbiór materiału roślinnego powinno się prowadzić podczas suchej pogody, w godzinach przedpołudniowych.

STĘŻENIE PIERWIASTKÓW W LIŚCIACH W ZALEŻNOŚCI OD WIEKU DRZEWA

Na stężenie pierwiastków w liściach dębów istotny wpływ ma również wiek badanych drzew. Jak łatwo zauważyć w tabeli 1., najwyższe wartości stężenia azotu w liściach dębu szypułkowego, powyżej 3% suchej masy, stwierdzono u siewek. Jednak ze względu na bardzo zróżnicowany materiał badawczy, zależności między stężeniem pierwiastków a wiekiem drzew nie są wyraźne. FIEDLER i CZERNEY (1970) stwierdzili w doświadczeniu porównawczym, że młode dęby szypułkowe w wieku poniżej 4 lat miały wyższe procentowe zawartości w liściach azotu, fosforu, magnezu i żelaza, a niższe wapnia, potasu i manganu, w porównaniu z drzewami w wieku powyżej 10 lat. Stare dęby miały w liściach szczególnie dużo wapnia.

WPLYW EKSPOZYCJI LIŚCIA NA DRZEWIE

Istnieje również wpływ ekspozycji liści na drzewie na stężenie pierwiastków w ich suchej masie. Spośród badanych elementów największe różnice, około 20%, stwierdzono dla fosforu, wapnia i boru, nieco mniejsze, około 14%, dla azotu, potasu i magnezu (HUZULÁK 1973). I tak, od strony wschodniej w liściach dębu szypułkowego stwierdzono wyższe stężenia azotu i fosforu, natomiast od strony zachodniej, wapnia i boru. A zatem do badań porównawczych należy pobierać próbki liści zawsze z tej samej ekspozycji albo równocześnie ze wszystkich.

SEZONOWE ZMIANY STĘŻENIA PIERWIASTKÓW W LIŚCIACH

Bardzo wyraźne zmiany stężenia pierwiastków w liściach następują w ciągu roku, w czasie trwania sezonu wegetacyjnego. Analizy porównawcze przeprowadzone od maja do października wykazują w tym okresie najczęściej spadek stężenia w liściach azotu, fosforu, potasu i ewentualnie magnezu, a wzrost stężenia przede wszystkim wapnia, a także krzemu, manganu czy boru. Takie tendencje zaobserwowano zarówno u dębu szypułkowego (JÁRÓ i HORVÁTH 1958; RADKOV i GARELKOV 1965; CZERNEY i FIEDLER 1968; LEROY 1968; KALNOJ 1971; PEŠKO i KRINICKIJ 1975; LUK'JANEC 1980), jak i bezszypułkowego (JÁRÓ i HORVÁTH 1958; HUZULÁK 1973), a także u innych gatunków, na przykład u dębu omszonego (JÁRÓ i HORVÁTH 1958) czy dębu burgundzkiego (HUZULÁK 1973).

HUZULÁK (1973) zaobserwował, że stężenie azotu w analizowanych przez niego liściach dębu bezszypułkowego, wynoszące w maju 2,48%, spadło do wartości 1,50% w październiku, czyli o 40% w ciągu sezonu wegetacyjnego. W tym samym czasie stężenie fosforu spadło o 48%, potasu o 63%, natomiast 3-krotnie wzrosło stężenie wapnia i 3,5-krotnie stężenie boru. Zmiany stężeń pierwiastków w liściach nie następują równomiernie w ciągu sezonu wegetacyjnego. W maju organy asymilacyjne mają absolutnie najwyższe zawartości azotu, fosforu i potasu; w czerwcu następuje wyraźny spadek koncentracji tych i innych pierwiastków, na przykład magnezu oraz cynku (CZERNEY i FIEDLER 1968). Spadek stężeń w czerwcu autorzy wyjaśniają znacznym wzrostem elongacyjnym liści i przy powiększaniu się ilości nowo powstałych produktów asymilacji zaznacza się autentyczny efekt rozcieńczenia. Pobieranie pierwiastków przez korzenie nie nadąża za wysokim zapotrzebowaniem i w fazie wiosennej w krótkim czasie występuje niezgodność między podażą pierwiastków i ich zapotrzebowaniem. Ta rozbieżność zmniejsza się stopniowo w ciągu dalszego rozwoju liści. Z kolei spadek stężenia azotu i magnezu w lipcu można według tych autorów powiązać z tworzeniem się pędów świętojańskich, których liście są szczególnie bogate w te pierwiastki. Następuje bowiem przetransportowanie azotu i magnezu ze starszych liści do

młodych. Liście pędów świętojańskich (sierpniowych) zawierają ponadto więcej potasu, fosforu i cynku niż liście pędów majowych. Dąb jest gatunkiem późno pędzącym i z tego względu analizy liści wykonywane w maju wykazują, w porównaniu z innymi drzewami, bardzo wysokie stężenia azotu, fosforu, potasu i magnezu, gdyż w tym okresie liście dębu nie są jeszcze dostatecznie wyrosnięte. Wśród wielu przyczyn sezonowych zmian zawartości pierwiastków odżywczych w liściach pewne znaczenie ma również wymywanie pierwiastków przez deszcz, zależne od intensywności opadów, pory deszczowej oraz stopnia podatności na wypłukiwanie danego elementu. Wymywane są szczególnie duże ilości azotu i potasu.

CHAŠES (1972) wykazał również zmiany zawartości potasu w ciągu dnia w liściach różnych gatunków drzew liściastych, w tym również u dębu szypułkowego, które były dodatnio skorelowane z dziennym rytmem transpiracji, z maksymalną wartością w porze przedpołudniowej i południowej na wschodnim skraju lasu, a w południowej i popołudniowej na zachodnim. Pobieranie potasu zależało od intensywności transpiracji, a ta z kolei od warunków pogodowych.

ZMIENNOŚĆ GENETYCZNA

Na uwagę zasługuje również genetyczne zróżnicowanie stężenia pierwiastków w liściach dębów, które stwierdzono w doświadczeniach proveniencyjnych. Istnieje bowiem zainteresowanie składem chemicznym liści siewek i sadzonek dębów różnych proveniencji w celu określenia ich wymagań pokarmowych w nowych warunkach uprawy oraz wyjaśnienia charakterystycznych oznak, które mogą być wykorzystane jako cechy diagnostyczne przy pracach selekcyjnych. PATLAJ i BOJKO (1978) podają wyniki analiz liści zebranych z 12-letnich drzew dębu szypułkowego, rosnących w miejscowości Winnica na Ukrainie. Badane na tej powierzchni proveniencje pochodzą z europejskiej części dawnego Związku Radzieckiego. Rozrzut wartości między proveniencjami jest znaczny i dotyczy właściwie wszystkich pierwiastków (tab. 1). Autorzy nie stwierdzili istotnych prawidłowości geograficznych ani pod względem wysokości drzew, ani pod względem stężenia pierwiastków w liściach.

LUK'JANEC (1980) podaje zawartość azotu i pierwiastków popielnych w 23 proveniencjach 8-letnich dębów szypułkowych rosnących na plantacji w regionie Donieckim. Proveniencje te reprezentują formy wcześniej oraz późno pędzące i pochodzą z ośmiu rejonów klimatycznych areału występowania dębów na wschód od Polski. Podczas gdy średnie dla całego doświadczenia wartości stężenia pierwiastków w liściach zebranych w połowie sierpnia wynosiły: 2,10% N; 2,18% Ca; 0,66% K; 0,14% P; średnie dla proveniencji wahały się od 1,78% do 2,40% dla azotu, 1,74% do 2,56% dla wapnia, 0,54% do 0,83% dla potasu i od 0,12% do

0,19% dla fosforu. Najwyższą zawartość azotu stwierdzono w liściach dębów z rejonów Zachodniego (Wołyński, Równieński) i Polesko-Ukraińskiego. Od tych rejonów we wszystkich kierunkach malały zawartości azotu w liściach. Najniższe wartości były u większości proveniencji z rejonu północno-zachodniego. Inaczej natomiast przedstawiało się proveniencyjne zróżnicowanie zawartości pierwiastków popielnych. Stosunkowo małą zawartość tych elementów w liściach stwierdzono u dębów pochodzących z rejonów Polesia Białoruskiego i Ukraińskiego, centralnego lasostępu i rejonu południowo-zachodniego. Wszystkie te rejony mają optymalne warunki dla wzrostu dębu.

Podwyższoną zawartość pierwiastków popielnych stwierdzono w liściach dębów z rejonów o mniej korzystnych dla jego wzrostu warunkach, a mianowicie z obwodów północnych, od wschodnich granic zasięgu (Tataria, Baszkiria), z suchych rejonów południowego wschodu (Dombas, Wołgograd), a także z zachodnich obwodów Ukrainy. Suma pierwiastków popielnych w liściach na badanym obszarze zwiększa się od środka ku krańcom zasięgu dębu, to znaczy, że zmienia się w odwrotnym kierunku niż zawartość azotu. W strefach klimatycznego optimum wzrostu dębu liście zawierały najwięcej azotu, a następnie wapnia, potasu i fosforu (NCaKP), a w rejonach o warunkach mniej korzystnych dla jego wzrostu, szczególnie na krańcach zasięgu, liście zawierały najwięcej wapnia (CaNKP).

Na podstawie średnich z różnych proveniencji można stwierdzić, że w połowie sierpnia, w liściach dębów późno pędzących, zawartość azotu była 15% większa niż u form wcześniej pędzących (LUK'JANEC 1980).

Już te przykłady świadczą o potrzebie dalszych badań nad zróżnicowaniem wewnątrzgatunkowym (proveniencyjnym, rodowym, indywidualnym) dębów pod względem składu chemicznego aparatu asymilacyjnego oraz interakcji genotypu z warunkami edaficznymi. Badania powinny obejmować proveniencje całego zasięgu występowania tego gatunku. Omawiane w literaturze rasy ekologiczne dębów mogą obejmować nie tylko klimatypy, lecz także edafotypy.

WPLYW SIEDLISKA

O składzie chemicznym liści decyduje też w pewnym stopniu i w określonym zakresie siedlisko oraz typ gleby. Jest oczywiste, że zasobność podłoża w składniki pokarmowe wpływa w różny sposób na stężenie poszczególnych pierwiastków w liściach drzew. Zawartość w liściach wapnia czy fosforu przekraczała wielokrotnie, podczas gdy zawartość manganu, magnezu, potasu i sodu tylko kilka razy, zawartości tychże elementów w głównej strefie korzeniowej drzew w glebie, to znaczy na głębokości 20–40 cm. Z kolei zawartości krzemu, żelaza i glinu były dużo niższe w liściach niż w glebie (BOBRICKAJA 1953). Pomimo tego u drzew

Tabela 1.

Stężenie pierwiastków w suchej masie liści		<i>Quercus robur</i>				
Autorzy	COLIN-BEL- GRAND i in. 1991	CZERNEY i FIEDLER 1969a	FIEDLER i in. 1978	PATLAJ i BOJKO 1978	BONNEAU i DELMAS 1985	CVETKOVA 1976
Wiek drzew	3 mies.	6lat	8 lat	12 lat	dojrzałe	50 lat
N %	3,34	1,94–2,03	2,07–2,18	1,64–2,75	2,37–2,77	
P %	0,17	0,16–0,17	0,13–0,19	0,41–1,20	0,12–0,16	
K %	0,82	0,58–1,03	0,87–1,37	0,65–1,21	0,87–1,22	
Ca %	0,95	0,83–0,91	0,65–0,72	0,19–1,77	0,58–0,84	
Mg %	0,18	0,28–0,33	0,26–0,30		0,12–0,20	
Mn %	0,50	0,12–0,14	0,09–0,14			0,03
Fe %		0,047–0,066				
S %					0,15–0,18	
Zn ppm		7–17				
Cu ppm						14
Pb ppm						1,6
Mo ppm						1,9
Ti ppm						34
Cr ppm						7,5
Ni ppm						5,3
V ppm						2,4

<i>Quercus petraea</i>						
Autorzy	GARBAYE i LEROY 1974	BONNEAU i in. 1996	OVINGTON 1956G	ARBAYE i in. 1974	HUZULÁK 1973	BONNEAU i DELMAS 1985
Wiek drzew	siewki	2-10 lat	20 lat	20-60 lat	dojrzałe	dojrzałe
N %	1,65-1,92	2,30	2,91	1,83-2,59	1,50-2,48	2,23-2,73
P %	0,11-0,13	0,15	0,160,08-0,17	0,14-0,27	0,11-0,16	
K %	0,56-0,72	0,86	0,74	0,51-1,09	0,49-1,33	0,84-1,09
Ca %	0,58-0,74	0,90	0,49	0,51-1,15	0,33-1,34	0,55-0,96
Mg %	0,20		0,21	0,07-0,29	0,14-0,25	0,14-0,20
Mn %			0,43			
Fe %			0,011			
S %					0,05-0,07	0,13-0,18
B ppm					22,9-80,2	
<i>Q. palustris</i>						
			<i>Q. rubra</i>			
		COLIN-BELGRAND i in. 1991	COLIN-BELGRAND i in. 1991	OVINGTON 1956		
Wiek drzew		3 mies.	3 mies.	20 lat		
N %		2,69	2,33	2,87		
P %		0,15	0,14	0,17		
K %		0,71	0,82	0,79		
Ca %		0,91	1,43	0,67		
Mg %		0,17	0,17	0,20		
Mn %		0,60	0,74	0,54		
Fe %				0,008		
S %		0,21	0,20			

Tabela 2.

Stężenie pierwiastków w suchej masie różnych organów dębów

<i>Quercus</i> sp. (wg BAZILEVIČ i ŠITIKOVA 1989)			
pierwiastek	korzenie	drewno gałęzi	drewno pnia
N %	0,35	0,35	0,27
P	%	0,060,05	0,01
K	%	0,560,40	0,30
Ca %	0,49	0,70	0,47
Mg %	0,30	0,10	0,07
Fe %	0,02	0,01	
S %	0,05	0,03	0,03
Si %	0,15	0,03	0,01
Na %	0,07	0,02	0,01
Cl %	0,07	0,01	0,01
Al %	0,13	0,01	
<i>Quercus robur</i> , zbiór próbek do analiz 24 czerwca (wg CHODŽAMKULIEV 1977)			
N	%	3	0,760,6 0,54
P %	0,03		0,05 0,04
K %	0,48		0,23 0,20
Ca %	0,63		0,76 0,55
Mg %	0,21		0,28 0,08
Mn %	0,01		0,02 0,02
Fe %	0,03		0,02 0,02
S	%		0,03 0,060,06
Si %	0,14		0,07 0,11
Na %	0,03		0,08 0,02
Cl %	0,09		0,09 0,05
Al %	0,02		0,01 0,03

rosnących na czarnoziemiu wylugowanym i zbielicowanym zawartości wapnia, a wraz z nim magnezu, w liściach były wyraźnie niższe, a na głębokim zwykłym czarnoziemiu wyraźnie wyższe. A zatem w zależności od zasobności siedliska, na którym rosną drzewa, skład popiołu ich liści może być nieco inny. Na podstawie do-

Quercus robur, w wieku 20–100 lat, korzenie z różnych głębokości (wg EVDOKIMOVA 1955)

pierwiastek	korzenie	pędy	drewno gałęzi	drewno pnia
N %	0,37–0,73	0,98–1,16	0,79–0,80	0,61–0,66
P %	0,11–0,31	0,100–0,118	0,070–0,078	0,022–0,039
K %	0,33–0,61	0,35–0,38	0,21–0,24	0,14–0,17
Ca %	0,37–1,15	0,85–1,06	0,55–0,75	0,41–0,47
Mg %	0,066–0,205	0,115–0,151	0,060–0,066	0,030–0,048
Mn %	0,002–0,023	0,023–0,046	0,015	0,008
Fe %	0,014–0,056	0,007–0,014	0,007	0,007–0,028
S %	0,080–0,208	–0,076	0,040–0,076	0,052
Si %	0,047–0,234	0,023–0,028	0,005–0,028	0,005–0,009
Al %	0,106–0,217	0,021–0,032	0,011–0,021	0,005

Quercus petraea/robur, w wieku 23 lat, zbiór próbek do analiz w grudniu (wg KESTEMONTA 1972)

pierwiastek	pędy	drewno gałęzi	kora gałęzi
N %	0,95	0,11–0,18	0,63–0,71
P %	0,14	0,02	0,04–0,06
K %	0,33	0,09–0,13	0,28–0,35
Ca %	0,33	0,04–0,05	0,87–1,05
Mg %	0,09	0,02–0,03	0,11
Na %	0,014	0,04	0,015

stępną literaturę BOBRICKAJA (1953) ustaliła, że w zależności od siedliska zawartość popiołu jesiennych liści dębu szypułkowego waha się od 5,78% do 8,05% ich suchej masy, a zawartości poszczególnych pierwiastków w popiele wahały się od 10,1% do 25,45% dla SiO_2 ; od 0,41% do 1,13% dla Al_2O_3 ; od 0,61% do 1,13% dla Fe_2O_3 ; od 23,78% do 61,97% dla CaO ; od 4,41% do 11,20% dla MgO ; od 3,51% do 14,65% dla K_2O ; od 0,22% do 5,25% dla Na_2O ; od 2,82% do 8,09% dla P_2O_5 ; od 1,39% do 5,68% dla SO_3 i od 0,33% do 8,09% dla MnO .

SELITRENNIKOV (1968) badał skład chemiczny liści dębów rosnących we wschodniej Ukrainie na glebach kredowych i na marglach. Na glebach kredowych drzewa wykazywały wyższą zawartość popiołu. Wiąże się to z akumulacją wapnia stanowiącego największą zawartość popiołu. Pozostałe pierwiastki popielne wykazywały mniejszą zawartość we wszystkich organach dębów rosnących

na kredzie niż na marglach. Ogólnie na glebach kredowych liście miały mniejszą zawartość azotu, potasu i krzemu, natomiast istotnie większą zawartość wapnia, magnezu i żelaza. SELITRENNIKOV (1968) uważa, że na badanych glebach stosunki między różnymi pierwiastkami i wapniem w różnych organach, a szczególnie w liściach, mogą w pewnym zakresie charakteryzować właściwości produkcyjne tych gleb. Wąski zakres tego stosunku wskazuje na pogorszenie się odżywiania mineralnego dębu, a szeroki zakres na polepszenie. Uzyskane wyniki wykazały, że na glebach kredowych stosunek poszczególnych pierwiastków do wapnia był mniejszy niż na marglach.

Wpływ gleby na stężenie pierwiastków w liściach zależy też od jej wilgotności, czyli ilości opadów w danym roku. U dębu szypułkowego rosnącego na pasie ochronnym na Salskich Stepach w suchym roku doszło nie tylko do redukcji masy wyprodukowanych liści, ale również do podwyższenia stężenia wapnia, magnezu i krzemu oraz zawartości popiołu w suchej masie tych organów, w porównaniu z następnym rokiem charakteryzującym się wysokimi opadami (ZEMLIANICKIJ 1954).

WPLYW NAWOŻENIA MINERALNEGO

Ponieważ żyzność gleby ma istotny wpływ na koncentrację pierwiastków w aparacie asymilacyjnym drzewa, stąd każda zmiana składników odżywczych gleby, na przykład na skutek nawożenia mineralnego, też musi wywierać określony wpływ na stan odżywczy drzew. W literaturze można znaleźć liczne przykłady wpływu nawożenia dębów szypułkowych na stężenie pierwiastków w ich liściach.

CZERNEY i FIEDLER (1968) badali wpływ jednorazowych dawek wapnia (2,5 i 5,0 t/ha CaO) oraz azotu (30 kg/ha N) na poletkach doświadczalnych, założonych na siedlisku pseudoglejowym w południowo-wschodnich Niemczech. W porównaniu z nienawożoną kontrolą wapnowanie ogólnie spowodowało wzrost stężenia azotu w liściach, ale w najwyższym stopniu, bo aż o 30%, czyli z 1,94% suchej masy liści do 2,56%, w liściach z pędów świętojańskich analizowanych w sierpniu. Z kolei stężenie wapnia wzrosło najbardziej w liściach z pędów majowych. To samo wapnowanie spowodowało też nieznaczny wzrost stężenia fosforu i magnezu, ale tylko w liściach z pędów świętojańskich. Natomiast bardzo istotnie, bo o połowę, zmniejszyło się stężenie manganu w liściach obu rodzajów pędów.

W doświadczeniu wazonowym z glebą gliniastą, w którym testowano wpływ różnych nawozów na wzrost między innymi dębów, pełne nawożenie NPKMgCa spowodowało wzrost stężenia fosforu i wapnia w liściach, a w wariantcie bez azotu, również stężenie potasu i magnezu (CZERNEY i FIEDLER 1969b). Traktowanie samym węglanem wapnia obniżyło stężenie manganu.

W granicach od 14% do 25% wzrosło stężenie azotu w liściach 7-letnich dębów rosnących na dość żyznej glebie w zachodniej Ukrainie w wyniku traktowania ich dwa lata wcześniej samym nawozem azotowym albo kompleksowym NPK lub NPKCa (PASTERNAK i in. 1974).

Analizy liści 12-letnich dębów rosnących w północno-zachodniej Saksonii na niskoprodukcyjnych siedliskach pseudoglejowych, które były w poprzednich latach nawożone wapniem i azotem, oddzielnie oraz łącznie, wykazały, że w porównaniu z kontrolą, pojedyncze wapnowanie (2,5 t/ha CaO) zwiększyło w liściach stężenie azotu, podczas gdy podwójna dawka wapnia zwiększyła stężenie azotu, magnezu i wapnia, a obniżyła stężenie manganu. Należy też zaznaczyć, że na powierzchni intensywnie wapnowanej drzewa były istotnie wyższe niż na powierzchni kontrolnej. W tym doświadczeniu samo nawożenie azotowe zwiększyło w liściach stężenie azotu, a obniżyło stężenie magnezu, wapnia i manganu, przy czym wzrost tych drzew był zahamowany, prawdopodobnie przez zakłócenie stosunku N/P u drzew rosnących na siedlisku z niedostatecznym zaopatrzeniem w fosfor (FIEDLER i in. 1974).

Istotny wzrost stężenia azotu w liściach zaobserwowano również w doświadczeniu wazonowym po traktowaniu drzew nawozem NPK (KALNOJ 1971) oraz w doświadczeniu terenowym na glebie gliniastej przechodzącej w glinę piaszczystą po traktowaniu 10-letnich dębów nawozem NPKMg lub NKMg (TRILLMICH 1978). W tym drugim doświadczeniu azot podawany w nawozach spowodował nie tylko wzrost jego stężenia w liściach, ale także zwiększenie suchej masy liści i bezwzględnej zawartości azotu, fosforu, potasu, wapnia i magnezu. Natomiast fosfor podawany w nawozach ogólnie spowodował obniżenie stężenia azotu w liściach, wzrost stężenia fosforu i potasu, a także zwiększenie ich bezwzględnej zawartości w masie liści.

W doświadczeniu wazonowym z kwaśną glebą charakteryzującą się niedoborem miedzi traktowanie dębów szypułkowych tym mikroelementem spowodowało po dwóch sezonach wegetacyjnych wzrost stężenia miedzi w liściach o 30%, natomiast równoczesne traktowanie roślin azotem i miedzią aż pięciokrotnie zwiększyło stężenie tego pierwiastka w liściach (BURG 1983).

Również w młodych drzewostanach dębu szypułkowego w leśnictwie Berce w centralno-zachodniej Francji na glebach gliniasto-piaszczystych, zarówno nawożenie azotowe, jak i azotowo-wapniowe spowodowało równoczesne zwiększenie stężenia azotu i wapnia w liściach, natomiast pełne nawożenie NPKCaMg zwiększyło dodatkowo stężenie fosforu i potasu (GARBAYE i in. 1974).

W dwóch innych drzewostanach dębu bezszypułkowego rosnących na różnych glebach w tym samym rejonie Francji, pełne nawożenie NPKCaMg również

spowodowało wzrost stężenia azotu, fosforu, potasu i wapnia w liściach (GAR-BAYE i LEROY 1974).

A zatem poprzez nawożenie mineralne można poprawić stan odżywiania drzewostanu, o czym świadczą liczne przykłady zwiększenia się poziomu pierwiastków w aparacie asymilacyjnym. Pierwszą reakcją drzewa na nawożenie danym elementem jest wzrost jego stężenia w liściach. Jeśli limitował wzrost, to wskutek przyrostu masy drzewa następuje rozcieńczenie pierwiastków, czyli zmniejszenie ich stężenia, a efekt końcowy będzie w dużym stopniu zależny od stanu odżywiania drzewa przed nawożeniem oraz od zbalansowania pierwiastków w nawozie mineralnym. Im uboższe siedlisko, tym efekt nawożenia będzie większy, zarówno pod względem stymulacji wzrostu, jak i polepszenia odżywiania. Korzystny wpływ wapnowania na stan odżywiania drzew może objawiać się pośrednio poprzez polepszenie właściwości podłoża, szczególnie w połączeniu z mechanicznym spulchnieniem gleby. Wapnowanie korzystnie wpływa na właściwości sorpcyjne gleby. Na kwaśnych pseudoglejowych siedliskach nośniki sorpcyjne zajęte przez jony wodoru po wapnowaniu wymieniane są na jony zasadowe, wapnia, a także magnezu. Wapnowanie polepsza też warunki pobierania fosforu. Przy niskich wartościach pH jony ortofosforowe występują w formie ortofosforanów glinu i żelaza. Lepsze pobieranie fosforu po wapnowaniu polega częściowo na zamianie fosforanów glinu czy żelaza na fosforany wapnia, a częściowo na zwiększeniu mineralizacji organicznie związanego fosforu.

WPLYW PRZEMYSŁOWEGO ZANIECZYSZCZENIA ŚRODOWISKA

Wspomnieć również należy o wpływie przemysłowego zanieczyszczenia środowiska na stan odżywcy drzew i związany z tym poziom pierwiastków w suchej masie roślin, a przede wszystkim w ich aparacie asymilacyjnym. W pobliżu huty cynku w Zagłębiu Ruhry w Niemczech w liściach dębów szypułkowych rosnących w promieniu 250 m od źródła emisji stwierdzono około 100-krotnie wyższą zawartość cynku i kadmu w porównaniu z kontrolą (ERNST 1972). Tak duże przekroczenie poziomów optymalnych może oczywiście dotyczyć tylko pierwiastków śladowych, w tym metali ciężkich, gdyż odnośnie do podstawowych składników odżywczych jest to niemożliwe. Stare drzewa dębu szypułkowego rosnące w południowo-zachodnich Niemczech w Górach Westerwald w zasięgu emisji przemysłowych i wykazujące objawy chorobowe w postaci defoliacji liści miały deficytowy poziom magnezu (SIMON i in. 1998). U drzew wykazujących powyżej 60% defoliacji stężenia prawie wszystkich pierwiastków były poniżej normy. Również w innych badaniach porównawczych na terenie północno-wschodnich Niemiec, obejmujących zdrowe i uszkodzone drzewostany dębu szypułkowego, stwierdzo-

no deficytowy poziom magnezu w liściach drzew chorych, chociaż w glebie poziom tego pierwiastka był wysoki (THOMAS i BUTTNER 1998). Ze względu na równoczesny wysoki poziom azotu w liściach chorych drzew stosunek azotu do magnezu był wysoki. W drzewostanie dębu bezszypułkowego w tym samym regionie drzewa chore wykazywały z kolei wysoką wartość stosunku azotu do fosforu, a to ze względu na niskie stężenie fosforu w liściach.

Uprawa dębów szypułkowych w kontenerach w środowisku z normalnym i z podwojonym poziomem dwutlenku węgla wykazała istotny wpływ CO₂ na stężenie azotu w liściach. W liściach z pierwszego i drugiego pędzenia istotnie zmniejszyło się stężenie azotu, stąd stosunek C/N zwiększył się (VIVIN i in. 1996). Nie stwierdzono natomiast istotnych zmian w liściach trzeciego pędzenia.

WPLYW PODCINANIA KORZENI

Z innych czynników mających wpływ na pobieranie i stężenie pierwiastków w liściach należałoby wymienić jeszcze praktykowane w szkółkach boczne podcinanie korzeni siewek. W wyniku takiego zabiegu, wykonywanego w różnych terminach w czerwcu i lipcu, u 2-letnich siewek dębu bezszypułkowego, stwierdzono jesienią zwiększoną gęstość bocznych korzeni, ale w porównaniu z kontrolą sucha masa roślin była od 20% do 30% mniejsza. Znacznie zmniejszyło się też stężenie pierwiastków w suchej masie liści (RÖHRIG 1977).

4.4.3.2. Bezwzględna zawartość pierwiastków w liściach

Niektóre właściwości fizjologiczne drzewa lepiej charakteryzuje zawartość pierwiastków pokarmowych w aparacie asymilacyjnym wyrażona w wartościach bezwzględnych w określonej liczbie liści. W 100 liściach 29-letnich dębów rosnących na glebach wapiennych znajdowało się średnio 402 mg azotu, 30 mg fosforu, 152 mg potasu, 123 mg magnezu, 486mg wapnia, 6mg żelaza i 72 mg krzemu (SELITRENNIKOV 1968). Dęby rosnące na marglach miały w liściach więcej azotu, potasu i krzemu, ale mniej wapnia, magnezu i żelaza.

Przy omawianiu bezwzględnych zawartości pierwiastków w liściach należy uwzględnić opady atmosferyczne ze względu na wymywanie pierwiastków z liści, i to w różnym stopniu w poszczególnych okresach sezonu wegetacyjnego (TAMM 1951; KARKANIS 1974). SVIRIDOVA (1960) podaje, że w 60-letnim drzewostanie dębowym w czasie jednego sezonu wegetacyjnego 1959 roku na powierzchni jednego hektara z koron drzew zostały wypłukane następujące ilości pierwiastków: 6,7 kg azotu, 6 kg wapnia, 3,3 kg potasu, 1,2 kg magnezu, 0,3 kg fosforu i 0,1 kg siarki.

Przy interpretacji analiz chemicznych liści w kontekście określenia stanu odżywienia drzewa istotną rolę odgrywają nie tylko zawartości poszczególnych pierwiastków, ale także proporcje między nimi (NOVÁČEK 1991). Na podstawie analiz chemicznych liści LAVRIČENKO (1968) ustalił optymalne dla różnych gatunków proporcje między pierwiastkami, dla dębu szypułkowego stosunek N : P : K wynosi 60 : 12 : 28. Optymalne stosunki między azotem, fosforem i potasem w liściach młodych dębów bezszypułkowych wynosiły natomiast 15 dla N/P; 2,7 dla N/K i 5,6 dla K/P (BONNEAU i in. 1996).

Dla zapewnienia prawidłowego i harmonijnego zaopatrzenia w składniki pokarmowe każdy pierwiastek musi występować w roślinie w pewnym naturalnym zakresie zmienności i w pewnym wyrównanym stosunku do stężenia pozostałych składników pokarmowych. Dopiero takie warunki zapewniają optymalny wzrost rośliny. Zakres zmienności zawartości danego elementu będzie zależny od tego, czy spełnia on zadanie specyficzne, w którym nie może być zastąpiony przez żaden inny element, czy też uczestniczy również w ogólnych funkcjach organizmu, w których może być do pewnego stopnia zastąpiony przez inny element o podobnych właściwościach fizykochemicznych. Niektóre pierwiastki mogą też być pobierane w nadmiarze w stosunku do poziomu optymalnego. Jest to tak zwana konsumpcja luksusowa, ale jeszcze nieszkodliwa dla wzrostu i rozwoju rośliny. Rozszerza ona zakres zawartości danego elementu w aparacie asymilacyjnym, co nie znaczy, że istnieją wartości graniczne, poniżej lub powyżej których zaczynają się wyraźne objawy braku lub nadmiaru w postaci przebarwień liści, nieprawidłowości wzrostu i rozwoju czy w skrajnych wypadkach nekrozy i zamieranie drzewa.

W stosunku do niektórych pierwiastków, szczególnie mikroelementów, określa się tak zwane biologiczne współczynniki absorpcji, wyrażane stosunkiem zawartości pierwiastka w roślinie, na przykład w liściach, do jego zawartości w glebie. Dla dębu CVETKOVA (1976) podaje następujące wartości współczynników: 1,2 dla manganu; 0,007 dla tytanu; 0,15 dla chromu; 0,14 dla niklu; 0,2 dla molibdenu i 1,25 dla miedzi.

COLIN-BELGRAND i wsp. (1991) stwierdzili duże międzygatunkowe różnice w stężeniu pierwiastków w liściach siewek dębu szypułkowego, czerwonego i błotnego. Najbardziej znaczące różnice dotyczyły stężenia azotu i wapnia. Otóż dąb szypułkowy wykazywał o wiele wyższe stężenie azotu niż dąb czerwony i błotny, co może być skorelowane z najwyższym tempem fotosyntezy obserwowanym u tego gatunku. Z kolei dąb czerwony miał o ponad 50% wyższą zawartość wapnia. Ten gatunek wykazuje też największą całkowitą powierzchnię liści (12,4 dm² na siewkę), w porównaniu z dębem szypułkowym (7,1 dm²) i błotnym (5,0

dm²). Stężenie pierwiastków niekoniecznie korelowało z całkowitym przepływem pierwiastków z korzeni do pędów.

4.4.3.3. Stężenie pierwiastków w innych organach (drewno, korzenie, nasiona)

W tabelach 2. i 3. podano stężenie pierwiastków w pędach, korzeniach, drewnie i żołądździach na podstawie dostępnej literatury dotyczącej dębu szypułkowego i bezszypułkowego. Wiek badanych roślin jest mocno zróżnicowany, od siewek aż po 100-letnie drzewa, różne są też terminy pobierania próbek do analiz chemicznych. Najczęściej jest to późne lato lub jesień, ale bywają też wcześniejsze terminy, na przykład czerwiec. Z tego względu występuje duży rozrzut wartości.

Stężenia pierwiastków w różnych częściach rośliny pozostają w pewnych zależnościach. Jeśli porównać wynik analiz chemicznych podstawowych składników pokarmowych, to znaczy azotu, fosforu, potasu, magnezu i wapnia, wykonanych w tym samym terminie w różnych częściach drzewa, to stwierdzamy najwyższe stężenie każdego z tych pierwiastków w aparacie asymilacyjnym, a najniższe

Tabela 3.

Stężenie pierwiastków w suchej masie żołądździ

Gatunek	<i>Quercus robur</i>		<i>Quercus petraea</i>		
	Autor	CHODŹAMKULIEV 1977	HOFFMANN 1968	GARBAYE i LEROY 1974	
Elementy	Całe żołądździe Analizy 24 VI		Całe żołądździe Analizy 2 X	Łuska	Zarodek
N %	0,84		0,98	0,39–0,48	0,68–0,82
P %	0,24		0,11	0,05–0,060,09–0,11	
K %	0,79		0,08	0,60,6 0,85–0,91	
Ca %	0,27		0,14	0,18–0,21	0,05–0,17
Mg %	0,07		0,11	0,06–0,07	0,05–0,06
Mn %	0,01				
Fe %	0,02				
S %	0,05				
Na %	0,01				
Cl %	0,06				
Al %	0,01				

Tabela 4.
Zawartość azotu i składników mineralnych (w g) w jednym drzewie dębu szypułkowego (wg EVDOKIMOVA 1955)

Wiek drzew	Część drzewa	N	P	K	Ca	Mg	Mn	Fe	S	Si	Al
20	Cz. nadz.	52,62,3	14	34	4	0,8	0,3	3	1,5	0,4	
	Korzeń	29,8	11,622	32	7	0,7	1,7	6 5,7	8,8		
45	Cz. nadz.	1214,4	65,4	339	744	71	12,3	5,7	100	21,3	10,6
	Korzeń	190,7	59,6119	202	37	2,9	4,5	41	22,1	39,7	
100	Cz. nadz.	3181,5	197,4	693	2264	241	43,1	121,7	212	61,4	29,9
	Korzeń	390,7	194,9	322	328	80	10,7	14,4	147	65,3	168,0

Tabela 5.
Zawartość azotu i składników mineralnych (w kg/ha) w drzewostanie dębu szypułkowego (wg EVDOKIMOVA 1955)

Wiek drzew	Część drzewa	N	P	K	Ca	S	Si	Al
20	Cz. nadz.	158	7	41	102	9	4,4	1,2
	Korzeń	90	35	65	95	18	17,1	26,4
45	Cz. nadz.	971	52	271	595	80	17,1	8,5
	Korzeń	153	48	95	162	33	17,7	31,8
100	Cz. nadz.	891	55	194	634	59	17,2	8,4
	Korzeń	109	51	90	92	41	18,3	47,0

w drewnie gałęzi czy pni oraz zbliżone do siebie wartości stężeń w pędach bieżącego przyrostu i korzeniach (EVDOKIMOVA 1955; MINA 1955; SELITRENIKOV 1968; KALNOJ 1971; CHODŻAMKULIEV 1977; BAZILEVIČ i ŠITIKOVA 1989; KRUTUL 1997). Stąd ranking różnych organów drzewa pod względem stężenia podstawowych pierwiastków w ich tkankach przyjmuje następującą kolejność: liście→korzenie→pędy→pień lub liście→pędy→korzenie→pień. Natomiast wiosną, w końcu drugiej dekady maja, u siewek dębu szypułkowego najwyższe wartości stężenia azotu i potasu były w korzeniach, odpowiednio 3,22% N i 1,95% K, nieco niższe w pędach, a najniższe w liściach, odpowiednio 2,23% N i 0,73% K (KALNOJ 1971). Od lipca do końca wegetacji stosunki były odwrotne.

Również zawartość fosforu była wiosną u tych siewek wyższa w pędach (0,86% P) niż w liściach czy korzeniach (0,67% P).

KRUTUL (1997) badał gradienty stężeń pierwiastków w różnych częściach pnia dębów bezszypułkowych. Ogólnie niezależnie od warunków siedliskowych zawartość substancji mineralnych była większa w drewnie strefy bielu niż twardej. Na przykład zawartość potasu w drewnie bielu jest prawie dwukrotnie większa niż w drewnie twardej. W układzie pionowym pnia największą zawartością substancji mineralnych charakteryzuje się drewno w części wierzchołkowej. Wyższe stężenie badanych pierwiastków stwierdzono w drewnie drzew młodszych, 20-letnich, niż starszych, 40- i 45-letnich, ale niezależnie od wieku drzewa najwyższe wartości stężeń wykazywały potas, wapń i magnez, a następnie coraz niższe mangan, sód, żelazo, cynk i miedź.

Wartości stężeń pierwiastków w korzeniach w dużej mierze zależą od ich grubości. Cienkie korzenie miały wyższe stężenie fosforu, potasu, glinu, żelaza i krzemu, a niższe magnezu, niż korzenie grube tego samego drzewa (REMEZOV 1963).

Żołędzie charakteryzują się stosunkowo niskimi stężeniami składników pokarmowych (HOFFMANN 1968; GARBAYE i LEROY 1974; CHODŹAMKULIEV 1977), szczególnie w porównaniu z liśćmi. Dotyczy to szczególnie azotu, fosforu, wapnia i magnezu, natomiast koncentracja potasu jest porównywalna ze stężeniem tego pierwiastka w liściach (tab. 3). Z kolei zarodek posiada wyższe stężenie azotu w suchej masie niż łupina (GARBAYE i LEROY 1974). Pomimo tych stosunkowo niskich stężeń, w roku obfitego urodzaju nasion znaczna część składników odżywczych jest zużywana na rozwój żołędzi, prawdopodobnie kosztem bieżących przyrostów drewna.

Charakterystyczne są wyliczenia bezwzględnych zawartości pierwiastków w drzewach. Dla dębów szypułkowych zawartości pierwiastków w części nadziemnej drzewa oraz w korzeniach przedstawia EVDOKIMOVA (1955). Jak wynika z przedstawionych danych (tab. 4 i 5) w starych drzewach część nadziemna charakteryzuje się wyższą niż w korzeniach akumulacją azotu, potasu, magnezu, wapnia, manganu, siarki i żelaza; tylko zawartość glinu jest wyraźnie wyższa w korzeniach. Natomiast u drzew w pierwszej klasie wieku, jedynie ilość azotu jest znacząco wyższa w części nadziemnej niż w korzeniach.

Badania drzewostanów dębowych rosnących na siedliskach wapiennych i na marglach wykazały, że u tych pierwszych bezwzględna zawartość azotu, potasu i krzemu w przeliczeniu na masę liścia była mniejsza, natomiast zawartość wapnia, magnezu i żelaza, wyższa (SELITRENNIKOV 1968).

4.4.3.4. Mineralne odżywianie

Mineralne odżywianie się drzew jest procesem ciągłym, polegającym na pobieraniu pierwiastków, ich transporcie wewnątrz rośliny, akumulacji, udziale w procesach metabolicznych oraz wymianie bądź wydalaniu przez korzenie. Tempo pobierania pierwiastków podlega pewnym cyklom i zmianom sezonowym. Dwuletnie siewki dębów rosnących w kulturach piaskowych wykazywały maksymalne dzienne pobieranie fosforu na początku czerwca, podczas gdy w lipcu pobieranie tego pierwiastka spadało (RACHTEENKO 1958b). Natomiast wydalanie fosforu przez korzenie wykazywało wyraźne nasilenie w połowie lipca, a maksimum w listopadzie. Podobne rezultaty uzyskali KOLESNIČENKO i wsp. (1971) w doświadczeniu wazonowym z dwuletnimi siewkami dębu szypułkowego. Maksymalne pobieranie znaczonego fosforu zaobserwowano pod koniec czerwca, a nieco zwiększone w sierpniu. Zauważono też, że w wierzchniej warstwie gleby znajduje się największa masa korzeni absorbujących fosfor. Obecność znakowanego fosforu podawanego do gleby na głębokość 6cm stwierdzono w liściach w ilości dwukrotnie większej niż przy podawaniu na głębokość 16cm (T ARABRIN 1956).

Na podstawie okresowych analiz różnych organów 50-letnich dębów, REMEZOV (1959) określił, że termin maksymalnego pobierania azotu, potasu, magnezu i fosforu przypada na czerwiec. Natomiast późnym latem stwierdził wydalanie przez korzenie pewnych ilości potasu, wapnia, glinu i fosforu.

RACHTEENKO (1958b) wykazał przemieszczanie się pierwiastków, a konkretnie radioaktywnego fosforu, między sąsiednimi drzewami w drzewostanie. Znaczony fosfor podany na liście dębu szypułkowego był po jednej dobie stwierdzany w liściach i pędach sąsiednich drzew. Według RACHTEENKI takie przemieszczanie się niektórych pierwiastków może się odbywać przez zrosnięte korzenie, ale także przez ich styczność oraz za pośrednictwem roztworu glebowego. Niemalą rolę odgrywają w tym procesie mikroorganizmy związane z ryzosferą korzeni.

LAVRIČENKO (1968) określił jednoroczne zapotrzebowanie na pierwiastki w 25-letnim drzewostanie dębu szypułkowego, które na jednym hektarze wynosi 154 kg N, 18 kg P i 68 kg K. Obieg pierwiastków w ekosystemie leśnym szczegółowo badał REMEZOV (1963) na przykładzie różnowiekowych drzewostanów dębowych. W porównaniu z innymi (od 12 do 130 lat) drzewostany 24-letnie pobierały w ciągu roku największą bezwzględną ilość pierwiastków, a mianowicie 101 kg azotu, 167 kg wapnia, 58 kg potasu, 11 kg fosforu, 13 kg siarki, 27 kg krzemu i 18 kg magnezu w przeliczeniu na jeden hektar. W zależności oczywiście od elementu były to ilości dwu-, trzy- a nawet czterokrotnie większe niż u drzewostanów w innych klasach wieku. Z wyjątkiem azotu akumulacja pobieranych pierwiastków w drzewach 24-letnich również była największa. Drzewa zatrzymywały

33% pobranego azotu, 53% wapnia, 70% potasu, 58% fosforu, 57% siarki, 48% krzemu, 58% magnezu. Pozostałe ilości pierwiastków wracały do gleby głównie w postaci ściółki i posuszu. Drzewa starszych klas wieku zatrzymywały azot w większym procencie.

Na wyprodukowanie 1 m³ drewna dębów wymaga średnio 6,7 kg N; 1,4 kg P; 4,4 kg K i 13,4 kg Ca (LJAMEBORŠAJ 1968). Jest to wielokrotnie więcej niż u sosny, dla której odpowiednie wartości wynoszą: 1,7; 0,6; 1,1 i 1,9, a także więcej niż u innych gatunków liściastych, jak na przykład u lipy: 5,9; 0,8; 3,4 i 7,2.

Zapotrzebowanie na składniki odżywcze zmienia się wraz z wiekiem drzew, ale również z wiekiem zmniejsza się w drzewostanie liczba drzew na powierzchni. Jak wynika z przedstawionych badań, w drzewostanie dębowym maksimum zapotrzebowania na pierwiastki mineralne przypada na drugą klasę wieku. Jest to związane z największym przyrostem biomasy. Roczny przyrost masy organicznej (pień, gałęzie, korzenie) w 40-letnim drzewostanie dębowym wynosi w przeliczeniu na suchą masę 6,5 t/ha. W drzewostanach 80- i 120-letnich te wartości wynoszą odpowiednio 5,9 t/ha i 4,6 t/ha (BELOV 1964).

Obieg pierwiastków w ekosystemie jest procesem skomplikowanym i zmieniającym się w czasie, w różnych skalach czasowych. Można wyróżnić cykle wieloletnie, roczne, sezonowe, dobowe, a nawet jeszcze krótsze. W cyklu rocznym drzewa pobierają pewną ilość pierwiastków z gleby, z których część powraca do niej wraz z opadającymi liśćmi, owocami i zamierającymi częściami drzewa. Reszta pozostaje w biomacie w postaci rocznych przyrostów pni, gałęzi czy korzeni. Roczne pobieranie elementów mineralnych przez drzewa liściaste w strefie umiarkowanej określa się na około 400 kg/ha, z czego średnio 75% tej ilości wraca do podłoża, głównie przez opad ściółki, a także na skutek ich wymywania z liści przez deszcz (ROLFE i in. 1978).

4.4.4. WPŁYW NAWOŻENIA MINERALNEGO NA WZROST DĘBÓW

Najważniejszym celem nawożenia lasów jest zwiększenie produktywności drzew czy drzewostanów, stąd najwięcej doświadczeń nawozowych ma charakter porównawczy. Osiągnięte parametry wzrostu drzew, przede wszystkim wysokość, pierśnicę i masę drewna, po traktowaniu drzewostanu różnymi kombinacjami nawozów mineralnych, porównuje się z kontrolą, czyli drzewostanem nienawożonym. Metodyka takich doświadczeń powinna uwzględniać powtórzenia, których liczba będzie w dużej mierze zależała od zróżnicowania siedliska, aby analiza statystyczna wyników mogła wyeliminować przypadkowe wpływy środowiska, inne

od zamierzonych elementów doświadczalnych. Ze względu na czasami równoczesne analizowanie wpływu nawożenia oraz innych czynników, jak wpływ zadarcenia gleby, trzebieży, zwarcia, nawadniania itp., otrzymane wyniki mogą być trudne w interpretacji lub nieporównywalne z innymi doświadczeniami. Ponadto historia doświadczeń nawozowych jest bardzo długa i w przeszłości nie zawsze stosowano prawidłową metodykę. Niemniej jednak na podstawie literatury można podać liczne przykłady pozytywnego i skutecznego oddziaływania nawozów mineralnych na różne cechy naszych rodzimych gatunków dębów.

Na siedliskach zachodniej Ukrainy nawożenie NPK połączone z wapnowaniem, stosowane na 5-letnich uprawach dębu szypułkowego, zwiększyło wzrost wysokości w pierwszym roku średnio o 78% w porównaniu z kontrolą (PASTERNAK i SMOLJANINOV 1974; PASTERNAK i in. 1974). Czas trwania wpływu nawożenia był jednak krótki i w drugim roku po pełnym nawożeniu wysokość tych dębów przewyższała nienawożone tylko o 22%. Również samo nawożenie N i P dało pozytywny efekt tylko w pierwszym roku, odpowiednio o 42% i 34% zwiększył się przyrost wysokości w porównaniu z kontrolą. Niemniej jednak nawet krótkotrwały efekt nawożenia ułatwia drzewom konkurencję z chwastami i skraca czas formowania się pełnowartościowych zadrzewień.

W doświadczeniu wazonowym 2-letnim siewkom dębu szypułkowego aplikowano po 15 g mielonego wapienia lub gipsu na 40 l gleby (CHARITONOV 1978a). Po trzech latach stosowania wapienia przyrost pędu głównego zwiększył się o 9%, a pędów bocznych o 48%, natomiast w wyniku trzyletniej aplikacji gipsu odnotowano większe przyrosty odpowiednio o 27% i 26%.

Z kolei różne kombinacje nawożenia siewek dębu szypułkowego w połączeniu ze zróżnicowanymi metodami pielęgnacji spowodowało, że w pierwszym roku traktowanie fosforem zwiększyło przyrost siewek o 10–14%, a potas i azot zwiększyły liczbę i przyrost pędów bocznych. Natomiast w drugim i trzecim roku pełne nawożenie NPK zwiększyło wysokość dębów o 50%, natomiast przyrost pędów bocznych o 25% (GROM i CHARITONOV 1969).

Wapnowanie w dawce 4 t/ha CaO i nawożenie nawozem wapniowo-fosforowym (0,34 t/ha CaO i 0,21 t/ha P₂O₅) spowodowało na siedlisku pseudoglejowym pokrytym gliną lessową polepszenie wzrostu drzew. W wieku 8 lat na poletkach wapnowanych drzewa były wyższe o 50%, a na poletkach nawożonych o 10–15%, w porównaniu z kontrolą (FIEDLER i in. 1978).

Pośród różnych kombinacji nawozowych zastosowanie nawożenia NP i NPKMg w dawkach 150 kg/ha N; 300 kg/ha P₂O₅; 150 kg/ha K₂O i 30 kg/ha MgO spowodowało zwiększenie o 100% przyrostu wysokości u 10-letnich dębów szypułkowych rosnących na glebie gliniastej, przechodzącej w glinę piaszczystą

(TRILLMICH 1978). Ponadto zwiększyła się średnia sucha masa liści, o 54% po nawożeniu NP i o 58% po nawożeniu NPKMg.

Nawożenie NPK w dawkach 105/80/75 kg/ha 12-letnich dębów szypułkowych rosnących na stepach w pasach leśnych, wraz z dodatkowym nawożeniem PK i N w trzech kolejnych latach, przyczyniło się do zwiększenia o 40% w porównaniu z kontrolą wysokości i średnicy drzew (GRIMALSKIJ i LOZINSKIJ 1979).

W szkółce leśnej nawożenie NPK w dawkach 40/40/15 kg/ha lub 80/80/15 kg/ha poprawiło wschody siewek dębu szypułkowego oraz wysokość, pierśnicę i suchą masę siewek. Najlepsze wyniki uzyskano, stosując wspomnianą mniejszą dawkę nawozu po uprzedniej głębszej orce. W tym wariantcie doświadczalnym w dwóch kolejnych latach wysokość siewek była odpowiednio większa o 59% i 68% od kontrolnych, średnica o 44% i 35%, a sucha masa o 73% i 90% (DUDOREV i TRUCHMANOV 1978).

Na glebach pseudoglejowych w centralnej Francji w wyniku pełnego nawożenia mineralnego NPKCa zwiększono poziom pierwiastków w glebie, zredukowano jej zakwaszenie i uzyskano 89-procentową poprawę wzrostu młodych dębów szypułkowych. Z kolei wysokość siewek dębu bezszypułkowego w wyniku nawożenia wzrosła od 15% do 70%, w zależności od siedliska (BONNEAU i in. 1997).

Również podawanie mikroelementów może mieć korzystny wpływ na wzrost drzew. Jednoroczne siewki dębu szypułkowego traktowane boraksem w dawce 25 mg $\text{Na}_2\text{B}_4\text{O}_7$ na 3 kg gleby w doświadczeniu wazonowym były o 26% wyższe, a ich sucha masa o 33% większa w porównaniu z kontrolą (SLUCHAJ 1956). ŠČERBAKOV (1956) informuje z kolei o wzroście wysokości 4-letnich dębów szypułkowych po nawożeniu molibdenem na lekkich glebach piaszczystych. Stwierdził również korzystny wpływ manganu, boru i miedzi na wzrost dębów.

Nawożenie NPK (60/90/90kg/ha), rozpoczęte bezpośrednio po założeniu uprawy z dębem szypułkowym i czerwonym na glebie darniowej zbilecowanej gliniasto-piaszczystej, po pięciu latach spowodowało wzrost wysokości drzew o 50–97% i o 28–46% wzrost średnicy szyjki korzeniowej (BLINCOV i VALACHANOVIČ 1974). Po następnych trzech latach nawożone drzewa były jeszcze o 27–60% wyższe od kontroli. Dąb szypułkowy reagował na nawożenie wyraźniej niż dąb czerwony, a ponadto efekt nawożenia był większy na uprawie z siewu niż na uprawie z sadzenia. W innym wariantcie doświadczenia nawożenie PK zastosowane po nawożeniu zielonym zwiększyło o około 10–30% wzrost i średnicę drzew obu gatunków dębu (BLINCOV i VALACHANOVIČ 1975).

Wiosenne nawożenie azotowe, azotowo-wapniowe czy kompleksowe NPK CaMg 20–60-letnich drzewostanów dębu bezszypułkowego, rosnących na gle-

bach gliniastych, istotnie stymulowało wzrost drzew, a efekt był odwrotnie proporcjonalny do żyzności siedliska (GARBAYE i in. 1974).

Młode dęby bezszypułkowe z naturalnego odnowienia, rosnące na glebie ubogiej szczególnie w fosfor ($0,3 \text{ g/kg P}_2\text{O}_5$ w poziomie A1), ale także w azot, zareagowały zwiększeniem wzrostu wysokości po nawożeniu PKCa o 40% i zwiększeniem wzrostu po nawożeniu NPKCa o 100% (BONNEAU i in. 1996). Uzyskana przez nawożenie poprawa wzrostu drzew utrzymywała się przynajmniej przez 5 lat.

THOMASIUŚ (1970) informuje o korzystnym wpływie wapnowania na wzrost wysokości dębów na glebach pseudoglejowych. Sześć lat po wapnowaniu drzewa były wyższe o 9% od kontrolnych.

W doświadczeniu wazonowym dąb szypułkowy po nawożeniu NPK w ilości 1,5 g saletry amonowej, 3 g superfosfatu i 0,5 g soli potasowej na siewkę zareagował zwiększeniem przyrostu masy, przede wszystkim w części nadziemnej. W piątym roku doświadczenia średnia masa siewki nawożonej była o 23% większa niż w kontroli. Spośród składników nawozu najbardziej efektywny okazał się potas (CHARITONOV 1978b).

Po nawożeniu NPKCa odnowień dębowych uzyskano 30% wzrost masy drzew rosnących na wolnej przestrzeni lub 24% pod okapem drzewostanu. Zmniejszyła się też wartość stosunku masy korzenia do części nadziemnej (BURSCHEL 1956).

Zastosowanie kruszonego gipsu do nawożenia 22-letniego drzewostanu dębu szypułkowego I bonitacji na glebie darniowej średnio zbielicowanej gliniasto-piaszczystej zwiększyło przyrost masy na hektarze o 33% w porównaniu z kontrolą (CHARITONOV 1973, 1978c).

Drzewostan dębu szypułkowego, rosnący na ciemnoszarej glebie leśnej, po nawożeniu NP, NPK lub NPK z mikroelementami (cynk, miedź, bor) wykazywał po ośmiu latach zwiększoną w porównaniu z kontrolą masę pnia o 16%, 32% lub 45%, odpowiednio do zastosowanego nawozu (MOLČANOV 1964).

Niewielki natomiast, bo tylko 5–6-procentowy ponad kontrolę przyrost masy uzyskano po zastosowaniu intensywnego nawożenia (940 kg/ha azotanu amonowo-wapniowego i 1363 kg/ha Tomasy) 70-letniego drzewostanu dębowego, rosnącego na żyznej glebie gliniastej (FREIST 1978).

Spośród różnych kombinacji nawozowych zastosowanych w 22–36-letnich drzewostanach dębu szypułkowego, nawożenie azotowo-fosforowe w ilości 0,5 kg N i 0,3 kg P na jedno drzewo aż 2–3-krotnie zwiększyło formowanie się pędów z kwiatostanami żeńskimi (EREMIČ i in. 1959).

Głównym celem nawożenia gleb leśnych jest zwiększenie ogólnego zapasu masy drzewnej i polepszenie sortymentów drzewostanu do czasu rębni zupełnej. Nawozy stosowane pod osłoną drzewostanu podnoszą trwałość nasadzeń leś-

nych. Ma to szczególne znaczenie w czasie przechodzenia stadium drągowiny, kiedy to drzewom brakuje substancji pokarmowych. Zapewniają odnowienie pod osłoną drzewostanu przeznaczonego do wycięcia i bezpieczeństwo podrostu. Ważnym celem nawożenia jest też podwyższenie urodzaju nasion drzew w drzewostanach nasiennych i plantacjach nasiennych, a także polepszenie użytków ubocznych lasu. Pod wpływem nawozów podnosi się odporność drzew na czynniki biotyczne i abiotyczne, czyli ogólną zdrowotność drzewostanów.

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

LITERATURA

- ALAOUI-SOSSÉ B., SEHMER L., BARNOLA P., DIZENGREMEL P. 1998. Effect of NaCl salinity on growth and mineral partitioning in *Quercus robur* L., a rhythmically growing species. *Trees* 12(7): 424–430.
- BAULE H., FRICKER C. 1973. Nawożenie drzew leśnych. PWRiL, Warszawa.
- BAZILEVIČ N. I., ŠITIKOVA T. E. 1989. Osobennosti biogeochemii nekotorych lesnych landŝaftov razliĉnykh termičeskich pojasov. *Počvovedenie* 7: 11–23.
- BELOV S. V. 1964. Ocenka gigieniĉeskoj roli lesa. *Lesnoe Chozjajstvo* 17(1): 8–13.
- BERGMANN W. 1983. Ernährungsstörungen bei Kulturpflanzen: Entstehung und Diagnose. GFV, Jena.
- BLINCOV I. K., VALACHANOVIČ A. A. 1974. Vlijanie mineral'nych udobrenij i mnogoletnego ljupina na organiĉeskoe veŝĉestvo počvy pod kul'turoj duba. *Počvovedenie* 10: 90–95.
- BLINCOV I. K., VALACHANOVIČ A. A. 1975. Opyt primenenija udobrenij v kul'turach duba ĉereŝatogo i duba krasnogo. *Les. Zh.* 1: 22–25.
- BOBRICKAJA M. A. 1953. Zol'nyj sostav list'ev duba raznogo vozrasta v lesnych polosach Kamennoj Stepi. *Počvovedenie* 7: 17–24.
- BONNEAU M., DELMAS I. 1985. Nutrition minérale comparée du Chêne sessile et du Chêne pédonculé. *Ann. Sci. For.* 42(4): 471–473.
- BONNEAU M., DREYER E., AUSSENAC G. 1996. Sessile oak seedling fertilization and leaf mineral composition in western France. Ecology and physiology of oaks in a changing environment. Selected papers from an International Symposium, held September 1994 at Nancy, France. *Ann. Sci. For.* 53(2–3): 605–613.
- BONNEAU M., NYS C., PORTE A., ADRIAN M., DIDIER S. 1997. Effect de la fertilisation minérale et du drainage sur la croissance de jeunes chênes sur des sols lessives a pseudogley de la région de Blois (Loir et Cher). *Rev. For. Franç.* 49(3): 225–234.
- BURG J., VAN DEN 1983. Copper uptake by some forest tree species from an acid sandy soil. *Plant and Soil* 75(2): 213–219.

- BURSCHEL P. 1966. Untersuchungen über Düngung von Buchen- und Eichen-Verjüngungen, Teil I u. II. Allg. Forst- Jagdztg. 137(9):193–201, (10): 221–236.
- CHARITONOV G. A. 1973. Vlijanie izvestkovanija i gipsovanija na prirost lesnych nasaždenij v Karpatach. Les. Khoz. 7: 25–29.
- CHARITONOV G. A. 1978a. Vlijanie kosvenno dejstvujuščich udobrenij na rost sažencev lesnych porod v zapadnoj lesostepi. Les. Zh. 21(2): 20–23.
- CHARITONOV G. A. 1978b. Vlijanie udobrenij na sootnošenie nadzemnoj i podzemnoj časti drevesnyh sažencev. Les. Zh. 21(4): 19–22.
- CHARITONOV G. A. 1978c. Gips – udobrenie lesnych počv. Les. Khoz. 11: 32–34.
- CHAŠES C. M. 1972. O drevnoj i sezonnoj dinamike sodержanija kalija v list'jach drevesnyh porod v uslovijach orošenija. Lesoved. 5: 53–61.
- CHODŽAMKULIEV A. 1977. Krugovorot azota i zol'nyh èlementov v iskusstvennyh nasaždenijach duba čerešчатого v predgor'jach Kopetdaga. Počvovedenie 11: 128–133.
- COLIN-BELGRAND M., DREYER E., BIRON P. 1991. Sensitivity of seedlings from different oak species to waterlogging: effects on root growth and mineral nutrition. Ann. Sci. For. 48(2): 193–204.
- CVETKOVA N. N. 1976. Mikroèlementy v lesnyh biogeocenezach stepnoj zony Ukrainy. Lesovedenie 3: 57–64.
- CZERNEY P., FIEDLER H. J. 1968. Zur Mineralstoffdynamik in den Assimilationsorganen gedüngter und ungedüngter Baumarten auf einem Pseudogley-Standort. Arch. Forstw. 17(12): 1263–1278.
- CZERNEY P., FIEDLER H. J. 1969a. Über die Auswirkung einer Phosphatdüngung auf den Ernährungszustand der Eiche im Staatlichen Forstwirtschaftsbetrieb Oschatz. Arch. Forstw. 18(1): 37–40.
- CZERNEY P., FIEDLER H. J. 1969b. Gefässversuch mit Wermsdorfer Staublehm zum Einfluss der Düngung auf einige Nadel- und Laubhölzer. Arch. Forstw. 18(2): 133–153.
- DEKANIĆ I. 1971. Intenziviranje proizvodnje drva u cenozii hrasta kitnjaka i običnog graba (*Quercus-Carpinetum croaticum* HORV.) primjenom intenzivnih proreda i fertilizacije razlicitim mineralnim gnojivima. Šumarski List 95(7/8): 197–230.
- DUDOREV M. A., TRUCHMANOV S. V. 1978. Vlijanie obradomki počvy na rost sejancev duba v pitomnike. Les. Khoz. 4: 56–58.
- EREMIĆ K. A., MININA E. G., POLOZOVA L. JA. 1959. Vlijanie mineral'nyh udobrenij na obmen veščestv list'ev i seksualizaciju pobegov lesnyh porod. Soobščeniya Laboratorii Lesovedeniya, Moskva 1: 62–69.
- ERNST W. 1972. [Zinc and cadmium pollution of soils and plants in the vicinity of a zinc smelting plant.] Ber. Deut. Bot. Gesell. 85(7/9): 295–300. [FA. 35 # 7646.]
- EVDOKIMOVA T. I. 1955. O vlijanii duba na chimičeskie svojstva serych lesnyh počv. Počvovedenie 6: 53–59.
- FIEDLER H. J., CZERNEY P. 1970. Vergleichende Untersuchungen zum Ernährungszustand junger Eichen (*Quercus robur*) im Staatlichen Forstwirtschaftsbetrieb Oschatz. Arch. Forstw. 19(9/10): 963–979.
- FIEDLER H. J., HUNGER W., KNOLL I. 1978. Die Auswirkung einer Phosphatdüngung zu Eiche auf einem Lösslehm-Pseudogley des nordwestsächsischen Niederlandes. Beitr. Forstwirt. 12(3): 131–133.

- FIEDLER H. J., HUNGER W., WIESNER J. 1974. Ergebnisse eines Düngungs- und Meliorationsversuches zu Lärche und Eiche auf einem Pseudogleystandort des nordwestsächsischen Niederlandes. Beitr. Forstwirt. 8(1): 17–24.
- FIEDLER H. J., NEBE W., HOFFMANN F. 1973. Forstliche Pflanzenernährung und Düngung. GFV, Jena.
- FREIST H. 1978. Ergebnisse eines Düngungsversuches in mittelalten Eichenbeständen im Forstamt Bramwald. Forst- und Holzwirt. 33(23): 517–518.
- GARBAYE J., LEROY PH. 1974. Influence de la fertilisation sur la production de glands en forêt de Bercé et forêt de Boulogne. Rev. For. Franç. 26(3): 223–227.
- GARBAYE J., LEROY PH., OSWALD H. 1974. Premiers résultats de cinq années de fertilisation sur jeunes peuplements de chêne en forêt de Bercé. Rev. For. Franç. 26(1): 51–58.
- GRIMALSKIJ V. I., LOZINSKIJ V. A. 1979. Vlijanie mineral'nych udobrenij na rost i ustojčivost' duba. Les. Khoz. 8: 64–66.
- GROM N. N., CHARITONOV G. A. 1969. Vlijanije različnych metodov uchoda za kul'turami duba čerešatogo v zapadnych oblastjach USSR. Les. Zh. 12(6): 8–11.
- HARTMANN G., NIENHAUS F., BUTIN H. 1988. Barwny atlas uszkodzeń drzew leśnych. Diagnostowanie chorób drzew. IBL.
- HOFFMANN G. 1968. Veränderungen des Gewichtes und des Stickstoffgehaltes wachsender Zapfen und Früchte verschiedener Waldbäume. Arch. Forstw. 17(6): 629–639.
- HUZULÁK J. 1973. Seasonal changes in the macronutrient and boron content in the leaves of wood species of the Oak-Hornbeam forest. Biológia (Bratislava) 28(4): 263–273.
- JÁRÓ Z., HORVÁTH E. 1958. Egyes tápanyagok mennyiségének időszaki változása erdei fánink leveleiben. Erdész. Kutatás., Budapest 1958(3/4): 153–179.
- KALNOJ P. G. 1971. Dinamika sodержanija èlementov pitaniija v sejancach duba čerešatogo. Les. Zh. 14(6): 25–28.
- KARKANIS M. 1974. Sezonowe zmiany właściwości gleby w powiązaniu z krążeniem substancji odżywczych w grądzie (powierzchnia MPB). Frag. Flor. Geobot. 20(4): 477–496.
- KESTEMONT P. 1972. Recherches sur l'écosystème forêt. Série F: Les taillis simples de l'Ardenne. Contribution no 5. Notes sur la distribution et la cycle biologique annuel de certains éléments (K, Na, Ca, Mg N et P) dans la strate ligneuse d'une chênaie a bouleaux. Bull. Soc. Royale Bot. Belgique 105(2): 321–331.
- KOLESNIČENKO M. V., SPACHOV JU. M., SPACHOVA A. C. 1971. Osobennosti sezonogo ritma i skorosti pogloščeniija fosfora drevesnymi porodami pri sovmetstnom proizrastanii. Les. Zh. 14(5): 10–15.
- KRUTUL D. 1997. Mineral content in the wood of oak (*Quercus petraea* LIEBL.) trees of the lowest age classes. Ann. Warsaw Agr. Univ.-SGGW, For. Wood Technol. 48: 43–49.
- LAVRIČENKO V. M. 1968. Opređenje potrebnosti lesa v udobrenii. Les. Khoz. 8: 41–43.
- LEROY P. 1968. Variations saisonnières des teneurs en eau et éléments minéraux des feuilles de chêne (*Quercus pedunculata*). Ann. Sci. For. 25(2): 83–117.
- LJAMEBORŠAJ S. KH. 1968. Rasčet koëfficientov vynosu azota i zol'nych èlementov raznyimi drevesnymi porodami. Dokl. Mosk. s.-ch. Akad. K. A. Timirjazeva 13: 411–415. [Ref. Zh. 9.56.59.]
- LUKJANEC V. B. 1980. Soderžanie azota i zol'nych èlementov v list'jach duba rozličnogo geografičeskogo proischoždenija. Lesovedenie 1: 52–57.
- MINA V. N. 1955. Krugovorot azota i zol'nych èlementov v dubravach lasostepi. Počvovedenie 6: 32–44.

- MOLČANOV A. A. 1964. Vlijanie mineral'nych udobrenij na rost duba. Les. Khoz. 4: 17–21.
- NEUNHAM R. M., CARLISLE A. 1969. The nitrogen and phosphorus nutrition of seedlings of *Quercus robur* L. and *Q. petraea* (MATTUSCHKA) LIEBL. J. Ecol. 57(1): 271–284.
- NOVÁČEK F. 1991. Patofyziologické aspekty v minerálnom složení pletiv adultních stromů lesních dřevin. Lesnictví 37(8–9): 705–718.
- OVINGTON J. D. 1956. The composition of tree leaves. Forestry 29(1): 22–28.
- PASTERNAK P. S., SMOLJANINOV I. I. 1974. Aktual'nye voprosy udobrenija lesnych počv. Agrochimija 6: 76–88.
- PASTERNAK P. S., SMOLJANINOV I. I., UGAROV V. N., ČERNOBAJ I. V. 1974. Vlijanie mineral'nych udobrenij na kul'tury duba i sosny. Les. Khoz. 12: 25–30.
- PATLAJ I. N., BOJKO A. V. 1978. Soderžanie azota i zol'nych makroelementov v list'jach duba čerešчатого v geografických kul'turach. Lesoved. 4: 100–103.
- PEŠKO V. S., KRINICKIJ G. T. 1975. Dinamika soderžanija biogennyh elementov v assimilacionnom apparate osnovnyh edifikatorov dubovo-sosnovykh vyrubok. Les. Zh. 18(6): 21–25.
- RACHTEENKO I. N. 1958a. O sezonnom cikle pogloščeniya i vydeleniya mineral'nych pitatel'nyh veščestv kornjami drevesnyh porod. Fiziologija Rastenij 5(5): 447–450.
- RACHTEENKO I. N. 1958b. O peremeščenií mineral'nyh pitatel'nyh veščestv iz odnogo rastenija v drugoe pri vzaimodejstvii ich kornevych sistem. Bot. Zh. 43(5): 695–701.
- RADKOV D., GARELKOVA D. 1965. Proučvane vărchu chimičeskiya sâstav na listnikovija furazh v zavisimost ot vremeto na negovoto dobivane. Gorskostopanska Nauka 2(5): 421–429.
- REMEZOV N. P. 1959. O metodike izučeniya biologičeskogo krugovorota elementov v lesu. Počvovedenie 1: 71–79.
- REMEZOV N. P. 1963. Über den biologischen Stoffkreislauf in den Wäldern des europäischen Teils der Sowjetunion. Arch. Forstw. 12(1): 1–43.
- ROLFE G. L., AKHTAR M. A., ARNOLD L. E. 1978. Nutrient distribution and flux in a mature oak-hickory forest. Forest Sci. 24(1): 122–130.
- RÖHRIG E. 1977. Wurzelschnitt an Eichensämlingen. Forstarchiv 48(2): 25–28.
- SELITRENNIKOV I. P. 1968. Soderžanie azota i zol'nych elementov v derev'jach duba, prizrastajuščich na melovyh i margel'nyh zemljach. Lesovodstvo i Agrolesomelioracija 15: 160–164.
- SEMORÁDOVÁ E., MATERNA J. 1982. Salt treatment of roads in winter: the response of trees and the content of chlorine in their assimilation organs. Sci. Agricult. Bohemoslovaca 14(4): 241–260.
- SIMON A., WILD A., PAOLETTI E. 1998. Mineral nutrients in leaves and bast of pedunculate oak (*Quercus robur* L.) at different states of defoliation. Special issue: Stress factors and air pollution. Selected papers from the 17th International meeting for specialists in air pollution effects on forest ecosystems held in Florence, Italy, 14–19 September, 1996. Chemosphere 36(4–5): 955–959.
- SLUCHAJ S. I. 1956. O vlijanii marganca i bora na vschožest' semjan i rost molodyh drevesnyh rastenij. V sb.: Mikroelementy v s. ch. i medicine. Riga, ANLatvSSR, 1956: 455–463. [Ref. Zh. Biologija 1958(2), 5905.]
- SVIRIDOVA I. K. 1960. Rezul'taty izučeniya vymyvaniya azota i zol'nych elementov doždevnymi osadkami iz kron drevesnyh porod. Dokl. Akad. Nauk SSSR 133(3): 706–708.

- ŠČERBAKOV A. P. 1956. Vlijanje mikroèlementov na rost i chimièeskij sostav sejancev i sažencev drevesnyh porod. V sb.: Mikroèlementy v s. ch. i medicine. Riga LatvSSR, 1956: 443–454. [Ref. Zh. Biologija 1958(2), 5906.]
- TAMM C. O. 1951. Removal of plant nutrients from tree crowns by rain. *Physiol. Plant.* 4(1): 184–188.
- TARABRIN A. D. 1956. K voprosu ob usvoenii fosfora sejancami drevesnyh porod i travjanistymi rastenijami. *Doklady Akademii Nauk SSSR* 108(5): 965–967.
- THOMAS F. M., BUTTNER G. 1998. Nutrient relations in healthy and damaged stands of mature oaks on clayey soils: two case studies in northwestern Germany. *Forest Ecol. Manage.* 108(3): 301–319.
- THOMASIIUS H. 1970. Über den Informationsgehalt polyvarianter Experimente – dargestellt an einem Düngungsversuch auf Pseudogley im Wermsdorfer Wald. *Tag.-Ber. Dt. Akad. Landwirtsch.-Wiss. Berlin* 103: 113–131.
- TRILLMICH H. D. 1978. Nährstoffwirkungen bei Weymouthskiefer und Stieleiche auf einem Kaolinstandort. *Beitr. Forstwirt.* 12(2): 73–78.
- VIVIN P., MARTIN F., GUEHL J. M. 1996. Acquisition and within plant allocation of ^{13}C and ^{15}N in CO_2 enriched *Quercus robur* plants. *Physiol. Plant.* 98(1): 89–96.
- WICHMAN J. R., COGGESHALL M. V. 1984. Effects of seedbed density and fertilization on root-pruned 2–0 white oak nursery stock. *Tree Plant. Not.* 35(4): 22–24.
- ZEMLIANICKIJ L. T. 1954. Kolièestvo i zol'nyj sostav listovogo opada v iskusstvennyh lesnyh nasaždenijach zony kaštanovyh počv. *Počvovedenie* 12: 30–35.

MINERAL NUTRITION

Summary

Information on mineral nutrition of oaks can be acquired on the basis of numerous fertilization experiments conducted in forest nurseries or forest plantations and stands of various age, as well as laboratory experiments in hydroponic, sand or pot cultures. The nutritional status of trees is usually assessed by examining the chemical composition of their leaves. Concentrations associated with the maximum growth of seedlings have been estimated at 2.6% N and 0.44% P for *Quercus robur* and 2.9% N and 0.22% P for *Q. petraea* (NEWNHAM and CARLISLE 1969). Mean ranges of concentrations of chemical elements in fully developed leaves of mature oak trees are: 2–3% N, 0.15–0.30% P, 1.0–1.5% K, 0.3–1.5% Ca, and 0.15–0.30% Mg (BERGMANN 1983). Numerous factors affect the concentrations of elements in leaves, e.g. tree age, leaf exposure, genetic intraspecific variation, but also climatic and other factors causing seasonal changes in their concentrations. During the growing season, from May to October, usually a decreasing trend is observed for nitrogen, phosphorus, potassium and sometimes magnesium, whereas an increasing trend is recorded mainly for calcium, but also for silicon, manganese or boron. The chemical composition of plants reflects to a large extent the availability of nutrients, so mineral fertilization exerts a strong influence on their concentrations in leaves.

Mineral nutrition of trees is a continuous process, involving the uptake of elements, their transport within the plant, accumulation, participation in metabolic processes, and ex-

change or excretion by roots. The rate of nutrient uptake is subject to seasonal changes and some cycles. The maximum uptake of the main nutrients by oaks is usually recorded in June. Among forest stands of various age, 24-year-old trees have been found to take up the highest absolute amount of elements.

An insufficient supply of nutrients limits tree growth and development, and results in deficit symptoms characteristic of individual elements, usually visible on leaves. Nitrogen deficit in oaks is usually reflected in reduced leaf size and uniform yellow-green and later yellow discoloration of whole leaf blades. As a result of phosphorus deficit, the density of oak foliage is reduced and leaf blades turn dark green or reddish. Potassium deficit causes chlorotic-necrotic discoloration of oak leaves, i.e. leaf blades turn yellow starting from margins, which is followed by appearance of light brown, gradually coalescing necrotic lesions. Magnesium deficit results in yellowing of the leaf blade from the centre outward, followed by appearance of brown patches between veins. Characteristic symptoms reflect also excessive concentrations of various elements, usually due to environmental pollution with various chemicals, including some toxic compounds, like heavy metals or acid rain.

Rationally applied mineral fertilization makes a significant impact on the nutritional status of trees by improving the chemical composition of the soil, ensuring favourable proportions between elements in various organs, especially in leaves, and consequently leads to improving tree health, reducing the symptoms of deficits, and increasing wood production. In poorer sites, effects of fertilization are greater. Positive effects of liming on the nutritional status of trees may be also observed indirectly, thanks to an improvement in soil properties, especially if liming is combined with mechanical loosening of the soil. Besides increasing the total reserves of timber volume, mineral fertilization increases the durability of forest plantations, ensures natural regeneration under the canopy of trees assigned for felling, but also may increase the acorn yield of seed orchards and increase the yields of forest side products. An important objective of soil fertilization is also to increase the resistance of trees to unfavourable biotic and abiotic factors.

MARIA RUDAWSKA

4.5. MIKORYZA

WSTĘP

Mikoryza jest najbardziej rozpowszechnionym w przyrodzie związkem symbiotycznym, tworzonym pomiędzy korzeniami ponad 90% roślin lądowych i przynajmniej 6000 gatunków grzybów należących do *Zygo-*, *Asco-* i *Basidiomycotina* (SMITH i READ 1997).

Wzajemne oddziaływania pomiędzy roślinami i grzybami rozpoczęły się w momencie wyjścia roślin na ląd (350 do 460 milionów lat temu) i odegrały decy-