

WŁADYSŁAW CHAŁUPKA, GRZEGORZ KOSIŃSKI

FIZJOLOGIA WZROSTU I ROZWOJU

ROCZNY CYKL ŻYCIOWY

WZROST WEGETATYWNY W OKRESIE AKTYWNOŚCI

Pierwszymi zewnętrznymi objawami zapoczątkowania okresu aktywności u *Larix decidua*, podobnie zresztą jak u innych modrzewi, są nabrzmiwanie pąków i pojawianie się igieł na krótkopędach. Na plantacji nasiennej w Międzyzlesiu powiększanie pąków obserwuje się w końcu marca, a mniej więcej 10 dni później pojawiają się pierwsze igły (Korczyk 1975). Termin pojawiania się igieł nie różnicował klonów *L. decidua* na plantacji nasiennej w Kórniku, natomiast różnice między szczepami w obrębie klonów sięgały dwóch tygodni (dane niepublikowane). Na południowej stronie Sudetów, w okolicach Hradec Kralove, w dojrzałym drzewostanie *L. decidua* igły pojawiają się średnio w końcu marca, przy czym różnice w rozpoczynaniu tej fenofazy w kolejnych latach sięgały miesiąca (Chałupa 1969). Znacznie zróżnicowany jest także termin rozpoczynania okresu aktywności na terenie Rumunii (Tomescu i in. 1967). Pęknięcie pąków obserwuje się najwcześniej w zachodniej części kraju, w okolicy Timișoara (średnio 26 marca), najpóźniej zaś na północy, w okolicy Sučeava (średnio 24 kwietnia). Dość późno, bo około połowy kwietnia, rozpoczyna pędzenie *L. decidua* introdukowany na Białorusi (Jurkevič, Parfenov 1967). Późniejsze rozpoczynanie pędzenia jest zresztą cechą charakterystyczną wscho-

dnioeuropejskich proveniencji *L. decidua* w porównaniu z alpejskimi (Schober 1967).

Nabrzmiwanie pąków odbywa się równocześnie na krótkopędach i długopędach, jednak pojawianie się pierwszych igieł na krótkopędach nie jest równoznaczne z zapoczątkowaniem przyrostu długopędów. Przyrost ten zaczyna się bowiem z opóźnieniem miesiąca (Baldwin 1955) lub jeszcze dłuższym (Hoffmann, Lyr 1973) w stosunku do pojawienia się igieł.

Siewki *L. decidua* subsp. *polonica* w środkowej Polsce rozpoczynają wzrost na wysokość średnio 13 maja i kontynuują go przez około 105 dni (Józefaciuk 1961). Równie długi jest okres trwania przyrostu wysokości u kilkuletnich drzewek *L. decidua* rosnących na uprawie leśnej (Michalak 1977), u kilkunastoletnich osobników *L. decidua* rosnących w rejonie Zagrzebia (Anić 1956), czy w stanie Nowy Jork (Cook 1941). Tak długi sezon wzrostu na wysokość jest charakterystyczny także dla modrzewi innych gatunków. Dla przykładu w Wielkiej Brytanii *L. decidua* przyrasta na wysokość średnio przez 112 dni, *L. kaempferi* przez 115 dni, a *L. laricina* 116 dni, podczas gdy przyrost wysokości u *Picea abies* trwa tylko 57 dni, a u *Pinus sylvestris* 61 dni (Mitchell 1965).

Podany wyżej czas trwania przyrostu wysokości dotyczy jednak tylko wierzchołków drzew, bowiem w najniższych strefach koron 7-letnich osobników *L. decidua* gałęzie przyrastają na długość tylko około 70 dni (Ladefoged 1952). Różnica ta znajduje także odbicie w terminach tworzenia pąków, które na najniższych pędach bocznych u 3-letnich siewek *L. decidua* formowały się w ciągu sierpnia, zaś na pędach głównych — w połowie września (Wodzicki 1960).

Okres trwania wzrostu na wysokość może zostać nieco przedłużony przez pędzenie świętojańskie (Anić 1956). W Szwajcarii obserwowano, że pędzenie to występuje zwykle u szybciej rosnących gatunków i odmian modrzewi: *L. kaempferi*, *L. decidua* subsp. *polonica* i *L. decidua* subsp. *sudetica*. W obrębie poszczególnych taksonów pędzenie świętojańskie pojawia się tylko u osobników bardziej żywotnych. Pędy świętojańskie zwykle

nie zdążą zdrewnieć i są uszkodzane przez wczesne przymrozki (Burger 1944).

Przyrost wysokości modrzewia podlega znacznym wahaniom dobowym. Czteroletnie siewki na uprawie w Rogowie przyrastały na wysokość w okresie kulminacji sezonowej po 15 - 20 mm na dobę (Michalak 1977). Znacznie mniejszy był ten przyrost u *L. decidua* w Finlandii, bo sięgał tylko 5 - 6 mm na dobę (Koskimäki i inni 1979).

Początek wzrostu na wysokość poprzedzony jest wydłużaniem korzeni (Leibundgut, Dafis 1962). W NRD korzenie *L. decidua* zaczynają się wydłużać około trzy tygodnie po pojawieniu się pierwszych igieł na krótkopędach i na trzy tygodnie przed rozpoczęciem przyrostu na długość u długopędów (Hoffmann, Lyr 1973), a podobnie dzieje się również w Danii (Ladefoged 1952). Taka sama kolejność utrzymywała się w warunkach laboratoryjnych u 2 - 8-letnich osobników *L. decidua*, choć inne były odstępów czasowe między wymienionymi fazami fenologicznymi (Hoffmann 1972). Wydłużanie korzeni trwa do przelomu października i listopada, a więc znacznie dłużej niż przyrost na wysokość (Leibundgut, Dafis 1962, Hoffmann, Lyr 1973).

Aktywność miazgi i związany z nią przyrost grubości poprzedzone są szeregiem zmian wstępnych w komórkach miazgi (Ladefoged 1952). Najpierw komórki miazgi obserwowane pod mikroskopem stają się półprzezroczyste i bardziej zmętniałe niż w okresie spoczynku. Protoplazma tych komórek przechodzi ze stanu żelopodobnego w stan koloidalny, co może powodować nawet dwukrotne pogrubienie warstwy miazgi jeszcze przed rozpoczęciem podziałów. Opiswane zmiany występują najpierw w pędach jednorocznych, a następnie postępują stopniowo ku podstawie gałęzi i drzewa. W warunkach klimatycznych Danii, w różnych latach, wstępne zmiany w komórkach miazgi na pędach jednorocznych mają miejsce w drugiej i trzeciej dekadzie marca, a na wysokości pnia 1,3 m — mniej więcej dwa tygodnie później (Ladefoged 1952).

Pierwsze podziały komórek miazgi u *L. decidua* obserwuje

się u podstawy pąków długopędów dopiero po pełnym rozwoju ulistnienia, tj. około trzy do pięciu tygodni po fazie pęknięcia pąków, przebiegającej w Danii w ciągu kwietnia.

Różni to modrzewia od innych gatunków drzew iglastych (*Pinus sylvestris*, *Picea abies*, *Abies alba*, *Pseudotsuga menziesii*), u których podziały komórek miazgi u podstawy pąków obserwuje się kilka do kilkunastu dni przed pękaniem pąków (Ladefoged 1952). Różnica bierze się stąd, że igły modrzewi rozwijają się na krótkopędach, które praktycznie nie wydłużają się, zaś początek przyrostu długości długopędów jest znacznie opóźniony w stosunku do fazy pęknięcia pąków i pojawiania się igieł (patrz wyżej). Przyrost grubości na długopędach zaczyna się więc u modrzewi tuż przed lub równocześnie z zapoczątkowaniem przyrostu długości tych pędów (Ladefoged 1952, Hoffmann, Lyr 1973).

Około sześć dni po pierwszych podziałach komórek miazgi u podstawy pąków, obserwuje się podziały na pniu na wysokości 1,3 m. Po kolejnych 10 - 40 dniach zaczynają się dzielić pierwsze komórki miazgi w korzeniach, co związane jest z nagraniem gleby do temperatury 10 - 13°C (Ladefoged 1952).

Większość słoja rocznego przyrostu grubości odkłada się na pniu w ciągu maja i czerwca (Chalupa 1965b), lub czerwca i lipca (Ladefoged 1952), a proces ten kończy się na przełomie sierpnia i września (tab. 1).

Kończący się we wrześniu przyrost pędów na długość i grubość zbiega się z zapoczątkowaniem przebarwiania igieł, kończącym się w październiku na plantacji nasiennej w Kórniku (dane niepublikowane), lub na przełomie października i listopada

Tabela 1

Rozkład rocznego przyrostu grubości u *L. decidua*

	% przyrostu					
	IV	V	VI	VII	VIII	IX
Czechosłowacja (Chalupa 1965b)	6	33	33	16	11	1
Dania (Ladefoged 1952)	—	19	31	33	16	1

w okolicach Hradec Kralove (Chalu pa 1969). W ten sposób kończy się bardzo długi okres aktywności *L. decidua* trwający około 175 dni, licząc od pełnego ulistnienia do całkowitego przebarwienia igieł. Ostatnią fazą fenologiczną obserwowaną u modrzewia jest opadanie igieł, kończące się na przełomie listopada i grudnia (Chalu pa 1969).

FAZY SPOCZYNKOWE

Po zakończeniu okresu aktywności, drzewa wchodzą w fazę spoczynku jesiennego (głębokiego), w którym procesy rozwojowe odbywają się tylko w niskich temperaturach (Sarvas 1974). Stąd też bierze się zjawisko braku pędzenia jesienią mimo sprzyjających jeszcze często warunków termicznych. O zakończeniu (przełamaniu) tej fazy spoczynku decyduje przechłodzenie drzew, przy czym każdy gatunek wymaga określonej liczby „jednostek chłodu”. Świadectwem zakończenia fazy spoczynku jesiennego jest fakt wznowienia przez drzewa procesów wzrostowych w sprzyjających warunkach zewnętrznych, np. w temperaturze pokojowej (Sarvas 1974). Modrzewie należą do gatunków o najkrótszym okresie spoczynku jesiennego i do jego przełamania wymagają „nagromadzenia” stosunkowo niewielkiej liczby „jednostek chłodu” (Sarvas 1974). U *L. decidua* przechłodzenie niezbędne dla podjęcia wzrostu na wysokość może być zastąpione przez przetrzymywanie roślin w warunkach długiego dnia (Wareing 1969).

Zakończenie spoczynku jesiennego, będące zamknięciem rocznego cyklu życiowego drzewa jest równocześnie wejściem w fazę spoczynku zimowego, wymuszonego przez niesprzyjające warunki zewnętrzne. Tym samym zapoczątkowany zostaje nowy cykl roczny życia drzewa (Sarvas 1974). Dla modrzewi introdukowanych w Finlandii (w tym także *L. decidua*) początkiem spoczynku zimowego jest osiągnięcie fazy diplotenu w mejozie komórek macierzystych pyłku. Pogląd o spoczynkowym charakterze diplotenu znajduje potwierdzenie w obserwacjach

Erikssona (1968a). Stwierdził on wysoką odporność komórek macierzystych pyłku *L. decidua* na mróz właśnie w fazie diplotenu, podczas gdy zarówno przed, jak i po tej fazie temperatury około 0°C wywołują liczne zakłócenia w mejozie.

Określenie diplotenu jako fazy spoczynkowej w komórkach macierzystych pyłku modrzewi nie oznacza zupełnego zablokowania procesu mejozy. Świadczą o tym badania Górskiej-Brylasi i zespołu (dane niepublikowane), która obserwowała liczne przejawy aktywności procesów biochemicznych w trakcie diplotenu.

Przejęcie z fazy diplotenu do diakinezy w komórkach macierzystych pyłku oznacza u *L. decidua* i innych modrzewi zakończenie spoczynku zimowego i początek okresu aktywności. Tak więc w warunkach Finlandii spoczynek zimowy u *L. decidua* trwa mniej więcej od przełomu października i listopada do przełomu marca i kwietnia (Sarvas 1974).

CZYNNIKI WPŁYWAJĄCE NA WZROST I ROZWÓJ

FOTOPERIODYZM

Modrzewie według Nitscha (1957) należą do gatunków drzew reagujących na zmiany długości dnia. Nagata (1966) obserwował pozytywną reakcję we wzroście wysokości jednorocznych siewek *L. sibirica* na długi dzień, nie powtórzyło się to jednak w przypadku *L. kaempferi*. Siewki *L. decidua* rosnące w warunkach nieprzerwanego oświetlenia nie zrzucają igieł i przyrastają na wysokość przez 3-4 miesiące od czasu skielkowania nasion. Potem przyrost na wysokość ulega zahamowaniu i siewki wykształcają mniej lub bardziej wyraźny pąk szczytowy. Pąk ten wkrótce rozwija się i rozpoczyna następny cykl przyrostowy, który jednak podobnie jak i dalsze cykle przebiega z wieloma zakłóceniami. W ten sposób przy nieprzerwanym oświetleniu siewki *L. decidua* mogły przyrastać przez półtora roku (Żelawski 1956). Zdecydowane zahamowanie wzrostu na wy-

sokość i wiążące się z tym uformowanie wyraźnego pąka szczytowego następuje pod wpływem krótkich dni (Żelawski 1957, Wareing 1969). Siewki *L. decidua* i *L. decidua* subsp. *polonica* hodowane w warunkach 10-godzinnego dnia wstrzymywały wzrost na wysokość po 3-4 tygodniach, a pąk szczytowy tworzył się po 6 tygodniach (Żelawski 1956). Również siewki *L. decidua* subsp. *polonica* rosnące uprzednio w nieprzerwanym oświetleniu, zahamowały wzrost i uformowały pąki spoczynkowe na wierzchołkach po około 20 dniach hodowania w krótkim dniu (Żelawski 1954, Wodzicki 1961a). Pąki te mogły rozwijać się, gdy siewki ponownie znalazły się średnio na 26 dni w nieprzerwanym oświetleniu (Wodzicki 1961a).

Utworzenie pąka szczytowego następuje w pewnym tylko zakresie długości dnia. Siewki *L. decidua* rosnące w 7-godzinny dniu nie wykształciły pąków szczytowych w ciągu czterech tygodni, tj. do końca trwania doświadczenia. Ten sam czas wystarczył do założenia pąków szczytowych u pewnej liczby siewek rosnących w 9-godzinny dniu. Pąki szczytowe zawiązały się natomiast u wszystkich siewek rosnących w dniach o długościach 11, 13 i 15 godzin, jednak już przy 17-godzinny dniu siewki rosły podobnie jak w nieprzerwanym oświetleniu i nie tworzyły pąka szczytowego. Tak więc do wywołania reakcji fotoperiodycznej u siewek *L. decidua* konieczny jest określony zakres długości dnia (Żelawski 1956).

Zmiany fotoperiodu w warunkach kontrolowanych wpływają także wyraźnie na formowanie słoja rocznego przyrostu grubości. W nieprzerwanym oświetleniu siewki *L. decidua* i *L. decidua* subsp. *polonica* wytwarzają tylko cienkościenne cewki drewna wczesnego (Żelawski 1956, Molski, Żelawski 1958, Wodzicki 1961a, Wodzicki 1964, Simak 1970). Siewki przeniesione w warunki krótkiego dnia lub w nieprzerwane oświetlenie, ale o bardzo niskiej intensywności, wykazują raptowną reakcję miazgi w postaci wytwarzania grubościennych cewek o zmniejszonych średnicach. Dzięki temu w warunkach kontrolowanych wytwarza się ostra granica między drewnem

wczesnym a późnym, w przeciwieństwie do płynnego przejścia między obu strefami drewna w warunkach naturalnych (Żelawski 1956, Mołski, Żelawski 1958, Wodzicki 1964).

KLIMAT

Przebieg poszczególnych faz rocznego cyklu życiowego modrzewi podlega wpływowi różnych czynników klimatycznych. Wielkość przyrostu dobowego na wysokość u dwuletich i trzyletnich siewek *L. decidua* uzależniona była wprost proporcjonalnie od średniej temperatury dobowej i natężenia bezpośredniego promieniowania słonecznego, a odwrotnie proporcjonalnie od wilgotności względnej powietrza (Lyr i inni 1968). Ogólny przyrost wysokości był większy w dni ciepłe niż chłodne, mimo iż był on niewielki w godzinach rannych i południowych z powodu silnej transpiracji; nasilał się jednak wyraźnie późnym popołudniem, wieczorem i nocą (Mitscherlich i inni 1973). Również wielkość średniego przyrostu tygodniowego na wysokość była ściśle uzależniona od średnich temperatur tygodniowych (Štastný 1971). Warunki termiczne wpływają ponadto na zawiązywanie pąków i rozwój pędów. W wysokiej temperaturze i warunkach krótkiego dnia tworzące się na siewkach *L. decidua* pąki szczytowe osiągały większe rozmiary, a pęd główny ulegał zdrewnieniu. Siewki rosnące w niskich temperaturach zawiązywały pąki niewielkie i słabo rozwinięte, zaś pęd główny nie drewniał, stając się wrażliwym na wczesne przymrozki (Simák 1970).

Wpływ czynników klimatycznych na przyrost grubości związany jest z położeniem geograficznym. W Tatrach obserwowano dodatnią korelację wielkości przyrostu grubości u *L. decidua* ze średnią dobową oraz średnią maksymalną temperaturą mają bieżącego roku (Ernich 1955). We francuskich Alpach Nadmorskich roczny przyrost grubości uzależniony jest od temperatury

i opadów w ciągu poprzedzającej jesieni i zimy oraz w marcu i maju bieżącego okresu aktywności (Serre 1978). Nie stwierdzono natomiast by przyrost grubości u *L. decidua* był zależny od cyklicznych zmian aktywności Słońca (Brehme 1951).

USZKODZENIA DRZEW

Usunięcie pąków szczytowych u siewek *L. decidua* subsp. *polonica* powodowało całkowite zahamowanie aktywności miazgi niezależnie od fotoperiodu, w jakim siewki rosły (Wodzicki 1961b). Również zupełne pozbawienie igieł w trakcie trwania intensywnych procesów wzrostowych na przełomie czerwca i lipca hamowało całkowicie przyrost na grubość u kilkunastoletnich osobników *L. decidua*, zaś usunięcie 70% igieł wywoływało spadek przyrostu grubości pnia o około dwie trzecie w porównaniu z drzewami kontrolnymi (Chalupa 1965a).

Przerwanie splywu asymilatów przez obrączkowanie pnia *L. decidua* w czasie trwania wzrostu hamowało niemal natychmiast przyrost grubości poniżej obrączki (Wodzicki 1961b, Chalupa 1965a), a po obrączkowaniu wykonanym jeszcze przed rozpoczęciem rozwoju pąków nie obserwowano żadnej aktywności miazgi poniżej obrączki (Chalupa 1965a). Oba wymienione wyżej zabiegi — pozbawienie pąków i obrączkowanie — nie miały natomiast wpływu na budowę cewek drewna tworzonych przez siewki rosnące w nieprzerwanym oświetleniu i nie indukowały powstawania cewek grubościennych (Wodzicki 1961b).

HORMONALNA REGULACJA WZROSTU I ROZWOJU

— Endogenne regulatory wzrostu występują w różnych tkankach i organach modrzewi ze zmienną intensywnością w ciągu rozwoju osobniczego i w rocznym cyklu życiowym. Michniewicz i Kopcewicz (1966, 1968) analizowali aktywność regulatorów wzrostu w nasionach *L. decidua* w trakcie ich

kielkowania przez sześć dni. Nasiona suche nie zawierały żadnych związków giberelinopodobnych, które pojawiły się w postaci giberelin mniej polarnych dopiero po upływie doby od rozpoczęcia nawilżania nasion. Po trzech dniach uaktywniły się gibereliny bardziej polarne, a obie grupy giberelin osiągnęły maksimum aktywności po pięciu dniach procesu kielkowania. Siewki w stadium liścieni nie wykazywały już obecności giberelin mniej polarnych, natomiast nadal były u nich aktywne gibereliny bardziej polarne (Michniewicz, Kopcewicz 1966).

Nasiona suche zawierały znaczne ilości auksyny, której aktywność wzrastała w miarę trwania procesu kielkowania i osiągała maksimum po trzech dniach. W kolejnych fazach kielkowania, tj. po pięciu i sześciu dniach (pęknięcie okryw nasiennych), obserwowano spadek aktywności auksyn (Michniewicz, Kopcewicz 1968).

Równocześnie w trakcie kielkowania nasion *L. decidua* wykryto obecność inhibitorów wzrostu, ograniczających aktywność zarówno giberelin, jak i auksyn (Michniewicz, Kopcewicz 1968). Najwięcej tych związków zawierały suche nasiona, a w miarę postępu procesu kielkowania aktywność ich malała aż do zupełnego zaniku po pięciu dniach. Ponownie inhibitory wzrostu pojawiały się w końcowych stadiach kielkowania nasion oraz były obecne u siewek w stadium liścieni (Michniewicz, Kopcewicz 1968).

Dalsze badania dynamiki endogennych regulatorów wzrostu u *L. decidua* objęły następne fazy ontogenezy oraz pory okresu aktywności. O ile w pąkach drzew 2, 15 i 50-letnich wykryto zarówno gibereliny bardziej, jak i mniej polarne, o tyle u drzew 100-letnich obecne były tylko te ostatnie (Kopcewicz i in. 1967). Gibereliny pojawiały się (osiągając jednocześnie maksimum aktywności) na wiosnę, w początkowej fazie wzrostu na wysokość oraz były obecne w trakcie jego trwania. Po ustaniu wzrostu na wysokość i rozpoczęciu zawiązywania pąków u modrzewi 2-, 15- i 50-letnich zanikała aktywność giberelin mniej polarnych, a utrzymywała się nadal aktywność bardziej polarnych form giberelin oraz inhibitorów wzrostu. We wszystkich analizo-

wanych grupach wiekowych *L. decidua* nie stwierdzono aktywności substancji giberelinopodobnych w fazie spoczynku pąków, obserwowano natomiast wtedy najwyższą aktywność inhibitorów wzrostu (K o p c e w i c z i n. 1967).

Obecność substancji giberelinopodobnych oraz inhibitorów ograniczających ich aktywność wykryto również w pędach *L. kaempferi* (H a s h i z u m e 1965), a w nieaktywnej miazdze *L. decidua* w fazie spoczynku zimowego wykazano obecność auksyny IAA (S a v i d g e, W a r e i n g 1982).

Według S h i b a k u s y (1974) substancje o charakterze stymulatorów i inhibitorów wzrostu występujące u *L. kaempferi*, są produkowane w igłach, a następnie transportowane do innych organów. Dane na temat obecności substancji giberelinopodobnych, auksyn, kwasu abscyzynowego i związków fenolowych w roztworze przewodzonym przez cewki *L. sibirica*, sugerują również inne miejsca syntezy i kierunek transportu regulatorów wzrostu (F e d o r o v a, Z r a ż e v s k a j a 1979).

Bogaty zestaw związków indolowych wykryto także w tkankach przyległych do miazgi. Zestaw tych związków u *L. sibirica* zmieniał się w ciągu okresu aktywności, dla przykładu w czerwcu wykryto trzy związki indolowe, w drugiej połowie lipca sześć, a na początku sierpnia tylko dwa (F e d o r o v a 1977a). Wykryte u *L. sibirica* regulatory wzrostu związane były z różnymi przejawami aktywności życiowej. U jednowiekowych osobników aktywność związków indolowych była zawsze wyższa u drzew szybko rosnących, niż u drzew o słabym przyroście. Prawidłowość ta nie dotyczyła substancji giberelinopodobnych, których aktywność u obu form wzrostowych *L. sibirica* była bardzo podobna (F e d o r o v a 1977a).

Wyraźną zmienność sezonową aktywności wykazuje także inhibitor wzrostu — kwas abscyzynowy (ABA). Najwyższą jego zawartość obserwowano w igłach *L. sibirica* na początku pędzenia, co wiąże się z przebiegiem tej fazy okresu aktywności w dość niskich temperaturach. W ciągu okresu aktywności zawartość ABA obniża się, by ponownie nieco wzrosnąć w igłach pod koniec okresu wydłużania się pędów. Znaczne ilości ABA poja-

wiają się w pędach w okresie spoczynku jesiennego, po czym następuje stabilizacja jego poziomu w ciągu zimy (Fedorova i inni 1976). Podwyższenie aktywności ABA w różnych organach *L. sibirica* (liście, igły, pędy), związane jest także z oddziaływaniem niesprzyjających warunków zewnętrznych, takich jak: przymrozki, znaczne spadki lub wzrosty temperatury, zasolenie czy susza glebowa. Wzmożona aktywność ABA jest w takich wypadkach niezbędna dla szybkiego ograniczenia procesów metabolicznych (Fedorova 1977b).

Wahania poziomu inhibitorów wzrostu wykryte w tkance korkowej *L. decidua* mogą być związane ze zmianami zachodzącymi w strefie miazgi. Substancje te w warunkach naturalnych były słabo aktywne w kwietniu, czerwcu i na początku sierpnia, a istotny wzrost ich aktywności następował w końcu sierpnia oraz w ciągu września. Następstwem tych zmian było zwiększenie liczby komórek w strefie różnicowania miazgi, a później tworzenie grubościennych cewek drewna późnego (Wodzicki 1965). Podobny obraz aktywności inhibitorów wzrostu obserwowano u siewek *L. decidua* rosnących w warunkach krótkiego dnia (Wodzicki 1964). Inaczej natomiast zachowywały się siewki rosnące w nieprzerwanym oświetleniu, które nie akumulowały istotnych ilości inhibitorów wzrostu w tkance korkowej oraz nie wytwarzały grubościennych cewek. Nieprzerwany wzrost na wysokość u tych siewek odbywał się natomiast przy dużej zawartości w stożkach wzrostu substancji o charakterze stymulatorów (Wodzicki 1964).

Zmiany w przebiegu procesów wzrostowych i rozwojowych u modrzewi występują także pod wpływem regulatorów wzrostu podanych z zewnątrz. Traktowanie nasion *L. kaempferi* gibbereliną A_3 wpływało ujemnie na ich zdolność kiełkowania (Shidei, Akai, według Pharis, Kuo 1977), natomiast ta sama GA_3 nie wywierała żadnego wpływu na kiełkowanie nasion *L. sibirica* (Fedorova 1971). Trzyletnie siewki *L. decidua* zareagowały na podstawie GA_3 nieznacznym tylko zwiększeniem przyrostu pędu głównego na wysokość (Melchior 1961a), natomiast podawanie GA_3 w połączeniu z auksyną IAA

sprzyjało uaktywnieniu miazgi i tworzeniu normalnych cewek drewna (Wareing i in. 1964). Również sam IAA podawany w nacięcia ogłowionych pędów *L. laricina* stymulował podziały komórek miazgi poniżej nacięć, natomiast powyżej miejsca podawania IAA miazga pozostawała nieaktywna (Balatinecz, Farrar 1966). U ogłowionych siewek *L. decidua* rosnących poziomo podanie IAA powodowało ponadto powstanie szerokiej warstwy komórek grubościennych na dolnej stronie pędu, co sugeruje udział auksyny w powstawaniu drewna reakcyjnego (Wareing i in. 1964).

PRZEBIEG CYKLU ROZMNAŻANIA PŁCIOWEGO

ZAWIĄZYWANIE I RÓZNICOWANIE PĄKÓW KWIATOWYCH

Zawiązywanie pąków u modrzewi rozpoczyna się wiosną, na rok przed kwitnieniem, a początkowe fazy rozwoju pąków kwiatowych i liściowych są anatomicznie podobne i zbiegają się w czasie z zakończeniem wydłużania długopędów (Owens, Molder 1979a). U *L. occidentalis* w Kanadzie, po wytworzeniu na przełomie lipca i sierpnia wszystkich łusek okrywowych, zaczynają się tworzyć w pąkach liściowych zawiązki igieł. Równocześnie wierzchołki wzrostu przyszłych pąków kwiatowych powiększają swe rozmiary, a aktywność mitotyczna w komórkach merystemów wierzchołkowych wzrasta kilkakrotnie. W stożkach wzrostu pąków kwiatowych męskich, bez wstępnej inicjacji zawiązków igieł, rozpoczyna się w drugiej połowie czerwca zawiązywanie pręcików, trwające do końca lipca. Na każdym pręciku tworzą się dwa woreczki pyłkowe, w których rozpoczyna się w pierwszej połowie sierpnia różnicowanie komórek macierzystych pyłku.

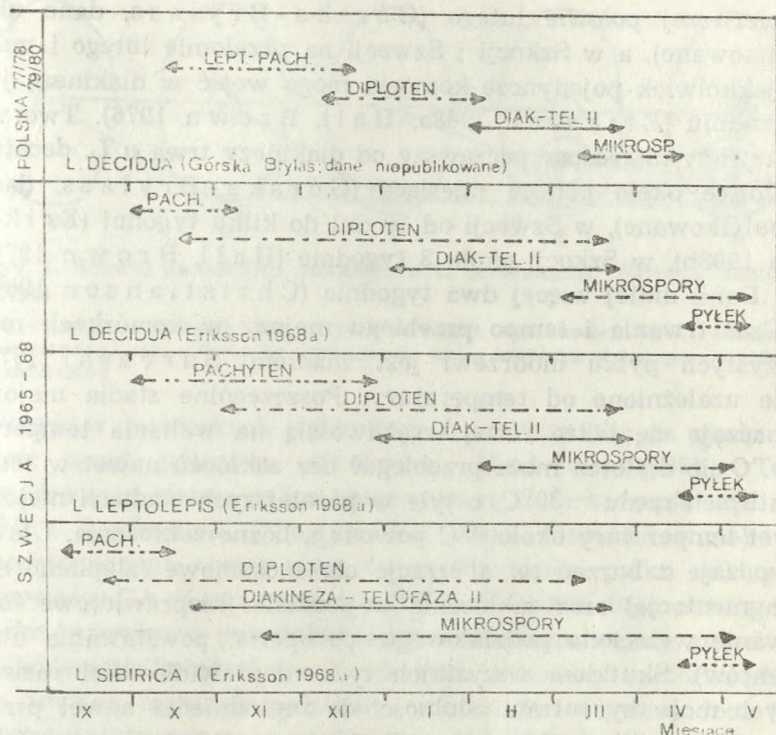
U podstawy stożków wzrostu pąków kwiatowych żeńskich odkładane są w końcu czerwca najpierw zawiązki igieł, podobnie jak w pąkach liściowych. Na przełomie czerwca i lipca zapoczątkowana zostaje inicjacja łusek wspierających, z których dwie trzecie tworzy się do końca lipca. Później tempo odkładania łusek słabnie, a cały proces ustaje w końcu września. Około poło-

wy sierpnia w pachwinach łusek wspierających zaczynają się różnicować łuski nasienne. Na łuskach tych powstają następnie zawiązki zalążków, a w każdym z nich tworzy się pojedyncza komórka macierzysta makrospory. W takim stadium pąki kwiatowe żeńskie wchodzą w fazę spoczynku zimowego (Owens, Molder 1979a).

Niestety, brakuje podobnych szczegółowych danych dla *L. decidua*, o którym wiadomo, że jego pąki kwiatowe tworzą się w sierpniu i wrześniu (Barner, Christiansen 1960). Wyniki doświadczeń z różnymi terminami obrączkowania szczepów w Niemczech Zachodnich sugerują jednak, że zawiązywanie i różnicowanie pąków kwiatowych u *L. decidua* odbywa się wcześniej, przed końcem czerwca (Melchior 1960b).

MIKROSPOROGENEZA I ROZWÓJ PYŁKU

Jesienią, w roku poprzedzającym kwitnienie, w utworzonych pąkach męskich można wyróżnić pręciki składające się z dwóch woreczków pyłkowych (Owens, Molder 1979b). We wnętrzu woreczków pyłkowych znajdują się komórki macierzyste pyłku, w których zaczyna się jesienią proces mejozy. Istnieje znaczne zróżnicowanie stopnia rozwoju komórek macierzystych pyłku w obrębie poszczególnych pąków kwiatowych, między pąkami na jednej gałęzi, między gałęziami w koronie, a także między poszczególnymi szczepami jednego klonu (Eriksson 1968b). Mniej więcej na przełomie października i listopada mejoza w komórkach macierzystych pyłku osiąga stadium diplotenu (rozproszonych chromosomów), które trwa kilka miesięcy (ryc. 1), co jest charakterystyczne dla rodzaju *Larix* (Eriksson 1968b, Hashizume 1973, Hall, Brown 1976, Hall 1982, Owens, Molder 1979b). Zdaniem niektórych autorów mejoza w komórkach macierzystych pyłku modrzewi rozpoczyna się dopiero na przełomie lutego i marca (Barner, Christiansen 1960, Christiansen 1960, Chandler, Mavrodineanu 1965). Wydaje się jednak, że przyczyną takich twierdzeń



Ryc. 1. Czas trwania różnych faz mejozy i formowania dojrzałych ziaren pyłku u rodzaju *Larix*

mogą być trudności w zaobserwowaniu rozproszonych chromosomów w fazie diplotenu (Ekb erg i in. 1968).

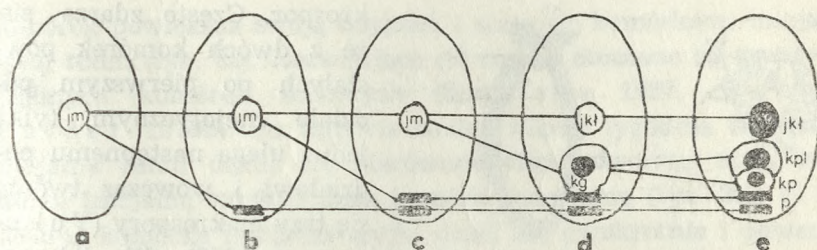
Diploten osiągnany jest niezależnie od temperatury i związany jest raczej z fotoperiodem (Eriksson i in. 1970), a czas jego trwania zależy od gatunku i położenia geograficznego. U *L. decidua* w Polsce stadium to trwa około 1-2 miesięcy (ryc. 1), w Szkocji — 3 miesiące (Hall i Brown 1976), a w Szwecji około 5 miesięcy (Eriksson 1968b).

Kolejne stadium mejozy, diakineza, rozpoczyna się kiedy średnia temperatura dobowa osiągnie około $+5^{\circ}\text{C}$ (Eriksson 1968a). W Polsce (ryc. 1) diakinezę u *L. decidua* obserwuje się

w pierwszej połowie lutego (Górska-Brylass, dane niepublikowane), a w Szkocji i Szwecji na przełomie lutego i marca, jakkolwiek pojedyncze komórki mogą wejść w diakinezę już w grudniu (Eriksson 1968a, Hall, Brown 1976). Tworzenie tetrady mikrospor poczynszy od diakinezy trwa u *L. decidua* w Polsce około półtora miesiąca (Górska-Brylass, dane niepublikowane), w Szwecji od 10 dni do kilku tygodni (Eriksson 1968b), w Szkocji około 3 tygodnie (Hall, Brown 1976), a w Danii mniej więcej dwa tygodnie (Christiansen 1960).

Czas trwania i tempo przebiegu mejozy w komórkach macierzystych pyłku modrzewi jest zdaniem Sarvasa (1972) ściśle uzależnione od temperatury. Poszczególne stadia mejozy odznaczają się także różną wrażliwością na wahania temperatury. O ile diploten może przebiegać bez zakłóceń nawet w temperaturach rzędu -30°C , o tyle w późniejszych stadiach mejozy nawet temperatury około 0°C powodują liczne zakłócenia. Główne rodzaje zaburzeń to: aberracje chromosomowe (zlepianie się i fragmentacja) oraz zakłócenia w podziale (nieprawidłowe formowanie wrzeciona podziałowego, polisporia, powstawanie uniwalentów). Skutkiem wszystkich tych nieprawidłowości rozwojowych może być utrata zdolności do zapłodnienia nawet przez 92% ziaren pyłku (Ekberg, Eriksson 1967, Eriksson 1968b).

Po tygodniu od zakończenia mejozy tetradą rozpada się i mikrospory otoczone dwiema błonami — egzyną i intyną — przechodzą okres intensywnego powiększania się i akumulacji skrobi (Owens, Molder 1979b). Obserwacje nad formowaniem się dojrzałego pyłku u modrzewi nie odbiegają od wzoru znanego dla rodzaju *Pinus*. Wskutek dwóch pierwszych podziałów mitotycznych mikrospory, oddzielają się dwie soczewkowate komórki przedroślów, otoczone intyną (ryc. 2a-c). Kolejny podział prowadzi do powstania mniejszej komórki generatywnej i większej łagiewkowej (ryc. 2d). Po podziale komórki generatywnej tworzy się mniejsza komórka płona położona nad komórkami przedroślowymi i większa komórka plemnikowa (ryc. 2e). W ten sposób powstają dojrzałe, pięciokomórkowe ziarna pyłku, obser-



Ryc. 2. Rozwój gametofitu męskiego u *L. occidentalis* (Owens, Molder 1979b)

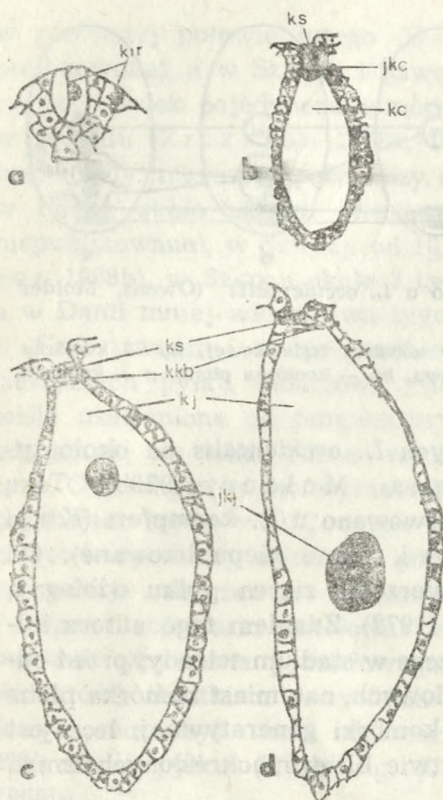
jm — jądro mikrospory, jkt — jądro komórki łagiewkowej, kg — komórka generatywna, kpl — komórka plemnikowa, kp — komórka płożna, p — komórki przedroślówce

wowane w woreczkach pyłkowych *L. occidentalis* na około tydzień przed pyleniem (Owens, Molder 1979b). Taką samą budowę ziaren pyłku obserwowano u *L. kaempferi* (Kaji 1974) i *L. decidua* (Kosiński, dane niepublikowane). Od przedstawionego wyżej opisu tworzenia ziaren pyłku odbiegają obserwacje Christiansena (1972). Zdaniem tego autora komórka łagiewkowa powstaje jeszcze w stadium tetrady, przed oddzieleniem się komórek przedroślówczych, natomiast komórka płożna nie powstaje wskutek podziału komórki generatywnej, lecz jest organem utworzonym w następstwie bliżej nieokreślonych zmian strukturalnych.

MAKROSPOROGENEZA I ROZWÓJ GAMETOFITU ŻEŃSKIEGO

Po zakończeniu spoczynku zimowego zalążek gwałtownie powiększa się, a wokół ośrodka (nucellus) zaczyna wyodrębniać się osłonka (integumentum). Górna część osłonki wydłuża się i tworzy kanał mikropylarny, zakończony okienkiem (mikropyle), a liczne komórki na szczycie osłonki tworzą jednokomórkowe wyrostki, pełniące funkcję znamienia (Owens, Molder 1979b).

W centrum ośrodka komórka macierzysta makrospory stopniowo powiększa się i gromadzi skrobię. Na skutek podziału mejotycznego powstaje z niej tetrada haploidalnych ma-



Ryc. 3. Rozwój rodni u *L. decidua* (Smólska 1927)

kir — komórki inicjalne rodni, *ks* — komórki szyjki, *kjc* — komórka centralna, *kjc* — jądro komórki centralnej, *kcb* — komórka kanałowo-brzuszną, *kj* — komórka jajowa, *jkj* — jądro komórki jajowej

tu istnieje zróżnicowanie w stopniu zaawansowania mejozy w komórkach macierzystych makrospor (Eriksson 1968b).

Liczne podziały jądra makrospory prowadzą do powstania w ciągu około trzech tygodni wolnojądrowego, wydłużonego przedrośla żeńskiego, po czym następuje podział cytoplazmy i pojawiają się ściany komórkowe. Na mikropylarnym biegunie przedrośla, kilka wyróżniających się piramidalnym kształtem

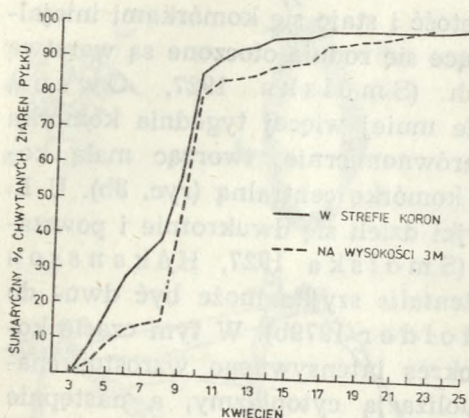
krospor. Często zdarza się, że z dwóch komórek powstałych po pierwszym podziale mejotycznym, tylko jedna ulega następnemu podziałowi i wówczas tworzą się trzy makrospory (Yokoyama 1973). W dalszym rozwoju dwie lub trzy makrospory znajdujące się od strony mikropylarnej zalążka zanikają i zostaje jedna, która daje początek gametofitowi żeńskiemu.

Podziały mejotyczne, w wyniku których powstają haploidalne makrospory rozpoczynają się tuż przed pękaniem pąków kwiatowych, a najintensywniej przebiegają w czasie pylenia (Yokoyama 1973, Owens, Molder 1979b). W Polsce faza ta przypada w różnych sezonach wegetacyjnych na drugą połowę marca lub na kwiecień (Kosiński, dane niepublikowane). Pomiedzy zalążkami jednego kwiatu

komórek powiększa swoją objętość i staje się komórkami inicjalnymi rodni (ryc. 3a). Rozwijające się rodnie otoczone są warstwą drobnych komórek ściennych (Smólska 1927, Owens, Molder 1979b). Po upływie mniej więcej tygodnia komórka inicjalna rodni dzieli się nierównomiernie, tworząc małą komórkę inicjalną szyjki i dużą komórkę centralną (ryc. 3b). U *L. decidua* komórka inicjalna szyjki dzieli się dwukrotnie i powstaje czterekomórkowa szyjka (Smólska 1927, Håkansson 1960), podczas gdy u *L. occidentalis* szyjka może być dwu- do ośmiokomórkowa (Owens, Molder 1979b). W tym czasie komórka centralna przechodzi okres intensywnego wzrostu, charakteryzujący się silną wakuolizacją cytoplazmy, a następnie dzieli się. Nierównomierny podział powoduje powstanie małej, soczewkowatej komórki kanałowo-brzuszej (ryc. 3c), często wcześniej zanikającej oraz dużej komórki jajowej (Smólska 1927). Jądro tej ostatniej powiększa się i przesuwają ku środkowi komórki. W tym stadium komórka jajowa zdolna jest do zapłodnienia (ryc. 3d). Przeciętnie w jednym przedrośle rozwija się pięć rodni (Favre-Duchartre 1970), a cykl rozwoju rodni od chwili wyodrębnienia się komórki inicjalnej do osiągnięcia stanu zdolności do zapłodnienia trwa u *L. decidua* około 17 dni (Smólska 1927). Rozwój przedrośla od podziału komórki macierzystej makrospory do powstania dojrzałej komórki jajowej trwa u *L. decidua* około 7 tygodni (Smólska 1927, Håkansson 1960), u *L. occidentalis* — 6-8 tygodni (Owens, Molder 1979b) i u *L. kaempferi* około 6 tygodni (Kaji 1974). Według Smólskiej (1927) oraz Owensa i Moldera (1979b) rozwój rodni we wszystkich załączkach jednego drzewa przebiega synchronicznie.

KWITNIENIE

Na plantacji nasiennej w Kórniku pylenie *L. decidua* rozpoczyna się na przełomie marca i kwietnia (dane niepublikowane). Pięcioletnie obserwacje kwitnienia szczepów *L. decidua*



Ryc. 4. Przebieg pylenia w drzewostanie *L. decidua* (na podstawie danych Chalupa 1979)

na plantacji nasiennej w Międzylesiu wskazują na znaczną zmienność terminów rozpoczynania pylenia: od końca marca do pierwszej dekady maja (Korczyk 1975). W okolicach Hradec Kralove (północne Czechy) początek pylenia w różnych latach przesuwają się w zakresie miesiąca: od trzeciej dekady marca do trzeciej dekady kwietnia (Chalupa 1964). Przebieg wysypywania pyłku w porze kwitnienia obrazuje rycina 4.

Przełom marca i kwietnia jest również porą pylenia u *L. decidua* w Eberswalde (Scamoni 1956) oraz w Wielkiej Brytanii (Matthews 1955). Nieco później zaczyna pylić *L. decidua* we wschodniej i południowej Rumunii — w połowie kwietnia (Tomescu i in. 1967) oraz na Białorusi i Ukrainie — na początku trzeciej dekady kwietnia (Misnik 1976).

Wysypywanie pyłku z woreczków pyłkowych trwa około 10–20 dni (Chalupa 1964, Tomescu i in. 1967, Lines 1977), a długość tej fazy uzależniona jest wprost proporcjonalnie od średniej temperatury dobowej okresu pylenia (Chalupa 1964). O ilościach wysypywanego w tym okresie pyłku mówią dane dotyczące *L. kaempferi* w Japonii. Przeciętna liczba ziaren pyłku w jednym woreczku pyłkowym wynosi 821, co przy średniej liczbie 111 woreczków pyłkowych daje $9,11 \times 10^4$ ziaren pyłku wytwarzanych przez jeden kwiat męski (Yokoyama i in. 1978). Ta wielka ilość produkowanego pyłku sprawia, że w okresie maksymalnego nasilenia pylenia w pobliżu pojedynczego kwiatu żeńskiego dociera dziennie 930–1670 ziaren pyłku (Yokoyama i in. 1975). Według Dyakowskiej (1936) pyłek *L. decidua* subsp. *polonica* może prze-

mieszczą się na odległość średnio 6,7 km, natomiast Tichomirov (1950) dla *L. sibirica* podaje odległości przenoszenia pyłku sięgające kilkuset kilometrów.

ZAPYLENIE I ZAPŁODNIENIE

Przed zapyleniem kwiaty żeńskie ustawiają się pionowo, a ich łuski rozchylają się. Między rozchylonymi łuskami wspierającymi i nasiennymi pyłek przedostaje się na znamię, między pokrywające je wyrostki. Na jednym znamieniu znaleziono maksymalnie jedenaście ziaren pyłku. Wskutek intensywniejszego wydłużania się komórek zewnętrznej części znamienia, część pokryta wyrostkami z przytwierdzonymi do nich ziarnami pyłku wepchnięta zostaje do mikropyle, które zostaje potem szczelnie zamknięte. Zamykanie mikropyle następuje niezależnie od obecności pyłku na znamieniu (Barner, Christiansen 1960). Brak płynów wciągających pyłek do mikropyle (jak to ma miejsce w rodzajach *Pinus* i *Picea*) i czysto mechaniczne uwarunkowania przebiegu tego procesu, przypominają zapylenie u daglezi (Allen, Owens 1972).

Pyłek pozostaje w szczytowej części kanału mikropylarnego przez 7-8 tygodni, zanim przedrośle żeńskie osiągnie stan zdolności do zapłodnienia. Przed skielkowaniem pyłek zostaje przeniesiony na ośrodek dzięki wydzielaniu płynu do kanału mikropylarnego prawdopodobnie przez komórki znajdujące się na szczycie ośrodka (Barner, Christiansen 1960, Kaji 1974, Hall, Brown 1976). U *L. occidentalis* nie stwierdzono obecności płynu w kanale mikropylarnym, a pyłek osiąga szczyt ośrodka pęczniąc i wydłużając się (Owens, Molder 1979b).

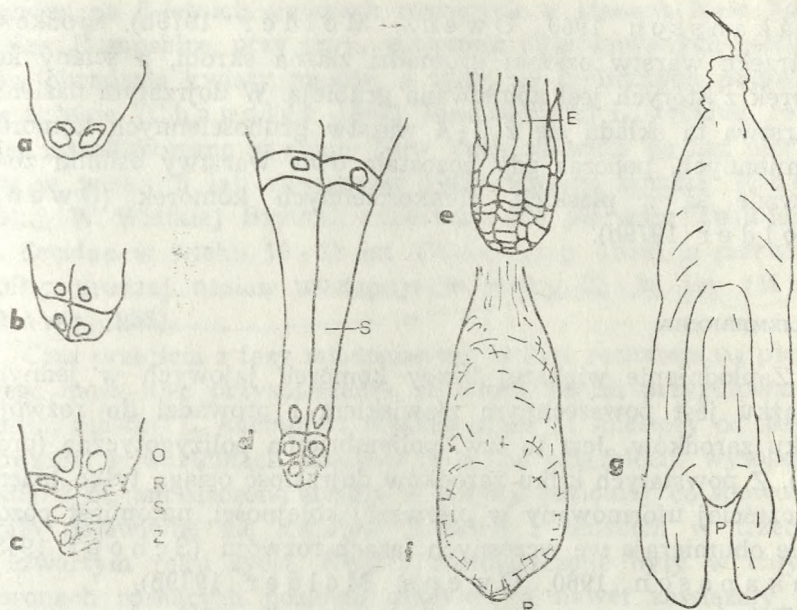
Kielkujące na szczycie ośrodka ziarno pyłku wytwarza łagiewkę przerastającą ośrodek (Smólska 1927, Kaji 1974, Owens, Molder 1979b). Do wnętrza łagiewki przemieszczają się cztery jądra: jądro łagiewki, dwie gamety powstałe w wyniku podziału komórki plemnikowej oraz jądro komórki

plonej. Łagiewka przechodzi przez komórki szyjki i kanałowo-brzuszną do wnętrza komórki jajowej, gdzie jej zawartość wylewa się do cytoplazmy. Jedna z gamet łączy się z jądrem komórki jajowej, podczas gdy druga wraz z pozostałymi jądrami i cytoplazmą pozostają w szczytowej części tej komórki (Smólska 1921, Owens, Molder 1979b). Z badań cytologicznych wynika jednak, że przynajmniej część mitochondriów i wszystkie plastydy wchodzące w skład nowo powstałej cytoplazmy zygoty pochodzą z łagiewki pyłkowej (Camefort 1968a i b, Favre-Duchartre 1970). We wczesnej fazie rozwoju zygoty, tuż po syngamii, można jeszcze wyróżnić dwie grupy chromosomów: komórki jajowej i plemnikowej (Wóycicki 1923, Smólska 1927). Proces zapłodnienia kończy haploidalną fazę rozwojową, a zygota daje początek sporofitowi modrzewia.

ROZWÓJ ZARODKA

Po dwóch kolejnych podziałach mitotycznych jądra zygoty powstają cztery jądra, które przemieszczają się w kierunku podstawy komórki jajowej (ryc. 5a). Następny podział prowadzi do powstania ośmiojądrowego prazarodka (ryc. 5b), zbudowanego z dwóch pięter komórek (Schopf 1943). Cztery komórki piętra górnego pozostają otwarte do cytoplazmy komórki jajowej, a dolne tworzą piętro zarodkowe (Owens, Molder 1979b). Komórki górnego piętra dzielą się i powstaje ponownie piętro komórek otwartych do cytoplazmy komórki jajowej oraz piętro komórek rozetowych, które z czasem zanikają (Schopf 1943, Johansen 1950). Podział komórek piętra zarodkowego prowadzi do powstania dwóch czterekomórkowych pięter: piętra suspensora pierwotnego oraz piętra komórek przyszłego zarodka. W ten sposób kończy się, trwające mniej więcej tydzień, formowanie szesnastokomórkowego prazarodka (ryc. 5c).

Wydłużanie się komórek piętra suspensora pierwotnego (ryc. 5d) powoduje przesuwanie komórek prazarodka w głąb tkanek



Ryc. 5. Embriogeneza u *L. decidua* (wg Schopfa 1943)

O — piętro komórek otwartych do cytoplazmy komórki jajowej, R — piętro komórek rozetowych, S — piętro suspensora pierwotnego, Z — piętro komórek zarodkowych, E — komórki systemu suspensora, P — zawiązek pędu

przedrośla. Kolejne podziały komórek prazarodka prowadzą do powstania systemu komórek, pełniących funkcje suspensora (ryc. 5e) oraz do formowania zarodka (Schopf 1943). Około trzy tygodnie po zapłodnieniu można już zauważyć w zarodku zróżnicowane organy: widoczny staje się zawiązek pędu (ryc. 5f), a później zawiązki 4-7 liścieni (Johansen 1950). Po około pięciu tygodniach od zapłodnienia widoczne są już zawiązki wszystkich organów (ryc. 5g) przyszłej rośliny (Schopf 1943).

Rozwojowi zarodka towarzyszą liczne zmiany w makrogametoficie i osłonkach. Krople lipoproteinowe i ziarna skrobi, obecne w tkance przedrośla przed zapłodnieniem, we wczesnej fazie rozwoju zarodka zanikają, tworząc jedynie wąskie pasmo wokół jamy zarodkowej. W dalszym rozwoju zarodka krople lipoproteinowe powiększają się, a ilość skrobi ponownie wzrasta

(Håkansson 1960, Owens, Molder 1979b). Środkowa z trzech warstw osłonki gromadzi ziarna skrobi, a ściany komórek z których jest zbudowana grubieją. W dojrzałym nasieniu warstwa ta składa się z 3-4 warstw grubościennych komórek kamiennych, podczas gdy pozostałe dwie warstwy osłonki zbudowane są z płaskich, cienkościennych komórek (Owens, Molder 1979b).

POLIEMBRIONIA

Zapłodnienie większej liczby komórek jajowych w jednym załazku jest powszechnym zjawiskiem i prowadzi do rozwoju kilku zarodków. Jest to tzw. poliembrionia polizygotyczna (prosta). Z powstałych kilku zarodków dojrzałość osiąga tylko jeden, najczęściej uformowany w pierwszej kolejności, natomiast pozostałe obumierają we wczesnych fazach rozwoju (Schopf 1943, Håkansson 1960, Owens, Molder 1979b).

Prócz tego mamy do czynienia u modrzewi z tzw. wstrzymaną poliembrionią monozygotyczną (rozszczepieniową). Jest ona skutkiem nierównomiernego udziału czterech komórek piętra zarodkowego w formowaniu zarodka. Tetragonalny układ tych komórek powoduje, że tylko jedna z nich, szczytowa, daje początek dojrzałemu zarodkowi, podczas gdy trzy pozostałe biorą jedynie udział we wczesnych fazach embriogenezy, a potem ich rozwój ulega zahamowaniu (Schopf 1943). Nie stwierdzono natomiast w rodzaju *Larix* powstawania zarodków z komórek rozetowych (Owens, Molder 1979b, Johansen 1950).

FAZA GENERATYWNA W ONTOGENEZIE

DOJRZAŁOŚĆ FIZJOLOGICZNA I OKRESOWOŚĆ KWITNIENIA

Pojawienie się pierwszych kwiatów jest granicą dzielącą ontogenezę drzewa na fazę młodocianości (juwenilną) oraz dojrzałości (Wareing 1959). Najwcześniej obserwowano kwitnienie u *L.*

decidua na 6-letnich siewkach rosnących w stanach New York i New Hampshire, przy czym większość obserwowanych osobników obradzała kwiaty męskie, a tylko na nielicznych pojawiły się żeńskie (Chandler 1967). Inne osobniki *L. decidua*, również introdukowane w stanie New York zakwitły po raz pierwszy w wieku 9 lat, zawiązując tylko kwiaty żeńskie (Cook 1940). W Wielkiej Brytanii obserwuje się pierwsze kwitnienie *L. decidua* w wieku 10-15 lat (Wareing 1959), a pierwszy obfity urodzaj nasion występuje w wieku 25-30 lat (Matthews 1955).

Czas przejścia z fazy młodocianości w fazę rozmnażania płciowego może ulec przyspieszeniu po odpowiednim przygotowaniu roślin. Siewki *L. kaempferi* rosnące przez 21 miesięcy od skiełkowania w warunkach długiego dnia, po osiągnięciu wysokości około 3 m, umieszczone zostały w pozycji poziomej, co spowodowało pojawienie się kwiatów męskich i żeńskich w trzecim i czwartym roku życia. Kwiaty rozmieszczone były w całych koronach rosnących poziomo drzewek, a nawet zawiązały się na pędzie głównym, co nie zdarza się w warunkach naturalnych. Dla porównania warto dodać, że w naturze faza młodociana trwa u *L. kaempferi* 5-10 lat (Robinson, Wareing 1969).

Na szczepach *L. decidua* pierwsze kwiaty obserwowano po upływie 4-5 lat od szczepienia (Vincent, Prochazka 1972, Korczyk 1975). Szczepy pochodzące z drzew w wieku 80-100 lat wykazywały silniejszą tendencję do zawiązywania kwiatów żeńskich, niż szczepy z młodszych lub starszych drzew matecznych. Podobnie zachowywały się szczepy pochodzące z drzew matecznych rosnących na wysokości 500-600 m n.p.m., w porównaniu ze szczepami z niższych lub wyższych wyniesień (Vincent, Prochazka 1972).

Po zmianie fazy cykle rozmnażania płciowego powtarzają się w mniej lub bardziej regularnych odstępach czasu. U *L. decidua* odbywa się to co 2-5 lat (Jaroš, Kassalický 1960, Molčanov 1967) lub 3-5 lat (Matthews 1955). Potencjalny urodzaj szyszek wiosną przyszłego roku można ocenić

w końcu bieżącego okresu aktywności analizując liczbę pąków z kwiatami żeńskimi, które można odróżnić po wielkości i kształcie od pąków liściowych i kwiatowych męskich (Roe 1966).

Występujące co kilka lat obfite kwitnienie i obradzanie szyszek powoduje pewien spadek przyrostu drewna. Przy obfitym, teoretycznie maksymalnym urodzaju szyszek u *L. decidua* (około 2150 kg szyszek na 1 ha drzewostanu), potencjalna strata w przyroście objętości drewna wyniosłaby 3,57 m³ (Messer 1956). Obfitość kwiatów na gałęzi jest ponadto ujemnie skorelowana z przyrostem długości gałęzi u *L. kaempferi* (Ozawa, Matsuzaki 1955).

ROZMIESZCZENIE KWIATÓW W KORONIE

Pąki kwiatowe u modrzewi tworzą się najczęściej na wierzchołkach wzrostu co najmniej jednorocznych krótkopędów. W przypadku pąków kwiatowych żeńskich dzieje się to w szczytowych partiach bardziej żywotnych, dwuletnich lub starszych długopędów, w górnej strefie koron (Hashizume 1973, Owens, Molder 1978). Wyjątkiem od tej reguły są obserwacje Yokoyamy, Asakawy (1973), którzy znaleźli klon *L. kaempferi* zawiązujący kwiaty żeńskie w podwierzchołkowej części bieżących długopędów.

Pąki kwiatowe męskie zawiązują się przeważnie na starszych (do 5 lat), osłabionych fizjologicznie długopędach, w dolnej części koron (Hashizume 1973, Owens, Molder 1978). Gdy długopędy te skierowane są w dół (zwisają), wtedy pąki kwiatowe męskie tworzą się na całym obwodzie, jeśli natomiast długopędy rosną prawie poziomo, to kwiaty męskie zawiązują się głównie na dolnej ich stronie (Wareing, Longman 1957, Longman i in. 1965).

W dojrzałym, prawie stuletnim drzewostanie *L. decidua*, ponad dwie trzecie wszystkich szyszek znajdowało się w środkowej strefie, a więcej niż połowa na południowej stronie koron (Tompa 1959). Przerzedzenie drzewostanu, zwiększające do-

stęp światła do jego wnętrza, powoduje obniżenie strefy występowania kwiatów żeńskich w koronach *L. kaempferi* (Asakawa, Fujita 1966).

ANOMALIE W ROZWOJU KWIATÓW

Często spotykaną deformacją jest u modrzewi powstawanie kwiatów obupłciowych. U *L. decidua* obserwowano kwiaty, które w dolnej części posiadały pylniki, natomiast w górnej — łuski nasienne (Molotkov 1960, Mejnartowicz 1970a, obserwacje własne). Kwiaty obupłciowe występują także u *L. kaempferi* (Chandler 1959) oraz u *L. decidua* subsp. *polonica* (Mejnartowicz 1970a). Innym, nietypowym przejawem rozwoju jest przerastanie osi szyszek przez długopędy. Zjawisko takie obserwowano u *L. decidua*, *L. decidua* subsp. *polonica* i *L. kaempferi* (Borowicki 1933, Nemky 1956, Wachter 1962, Stoilescu 1966, Demianowicz 1972). Przerastające pędy osiągają długość do 20 cm (Demianowicz 1972) i zamierają w następnym roku (Borowicki 1933). Na niektórych osobnikach *L. decidua* subsp. *polonica* obserwowano przerastające pędy u około 10 do 20% ogólnej liczby szyszek (Stoilescu 1966).

CZYNNIKI WPŁYWAJĄCE NA KWITNIENIE

ZMIENNOŚĆ OSOBNICZA

Obserwacje kwitnienia w drzewostanie *L. sibirica* w Rovaniemi wykazały, że spośród osiemdziesięciu ośmiu drzew zakwitowało corocznie dwadzieścia pięć, natomiast na trzech osobnikach w ciągu 9 lat obserwacji nie zawiązały się żadne kwiaty (Koski, Tallqvist 1978). Duża zmienność między klonami w kwitnieniu występuje również na plantacji nasiennej. Ko-

lejność klonów pod względem obradzania szyszek zmienia się co roku, chociaż istnieją takie, które zawsze należą do najobficiej kwitnących (Z a v a d i l 1979).

KLIMAT

Intensywność kwitnienia *L. kaempferi* zależy w dużym stopniu od warunków klimatycznych, w jakich zawiązują się pąki kwiatowe. Najbardziej korzystne warunki dla obfitego zawiązywania kwiatów to wysoka temperatura, silniejsze usłonecznienie i niewielkie opady w końcu czerwca i na początku lipca (Y a n a g i h a r a i in. 1960). Susza, ograniczająca przyrost wysokości, wpływa także dodatnio na kwitnienie kilkuletnich drzewek *L. decidua* w następnym roku (W a c h t e r 1962). Podobną reakcję w kwitnieniu obserwowano u osobników *L. decidua* uszkodzonych przez późne przymrozki (W a c h t e r 1959, 1962).

ZABIEGI STYMULACYJNE

Zabiegi, których celem jest skrócenie okresu młodocianości lub **wzmoczenie** kwitnienia u dojrzałych osobników mają różny **charakter**. Do najpospolitszych należą rozmaite sposoby **ograniczania wzrostu** i rozwoju drzew. Obrączkowanie kilkuletnich szczepów *L. decidua* i *L. kaempferi* wiosną (do końca maja), spowodowało znaczny wzrost liczby kwiatów w następnym roku. Ten sam zabieg wykonany w końcu czerwca i w lipcu wpływał dodatnio na kwitnienie dopiero w dwa lata później (M e l c h i o r 1960a). Obrączkowanie kilkunastoletnich siewek *L. kaempferi* wpłynęło istotnie przede wszystkim na zwiększenie liczby kwiatów męskich (H a m a y a, K u r a h a s h i 1970, H a s h i z u m e 1973). Podobny skutek obserwowano u 9-letnich szczepów *L. kaempferi* po obrączkowaniu pni albo gałęzi (K a t s u t a i in. 1981).

Zwiększone obradzanie szyszek w rok po obrączkowaniu od-
<http://rcin.org.pl>

notowano także u dojrzałych, 80-letnich drzew *L. decidua* (Faulkner i in. 1968). U *L. kaempferi* reakcja ta wzmagala się, gdy obrączkowanie łączono z trzebieżą: im mniej drzew pozostawiano na hektarze, tym większa była liczba szyszek na jednym drzewie, a także na 1 ha powierzchni drzewostanu (Asakawa i in. 1966).

Wśród stosowanych metod obrączkowania najskuteczniejsze w stymulowaniu kwitnienia okazały się półobrączki zakładane na pniu i oddalone od siebie o kilkanaście centymetrów (Faulkner i in. 1968, Mikami i in. 1979). Bezpośrednim skutkiem obrączkowania jest zatrzymanie spływu asymilatów i gromadzenie ich w zwiększonej ilości ponad obrączką, co jednak może być uważane tylko za częściową przyczynę stymulacyjnego wpływu tego zabiegu na zawiązywanie kwiatów u modrzewi (Melchior 1960a). Równocześnie bowiem obrączkowanie powoduje obniżenie zawartości wody, azotu i fosforu w krótkopędach *L. kaempferi*, przy jednoczesnym wzroście ilości cukrów redukujących i skrobi oraz stężenia potasu. Wszystkie te zmiany chemiczne w pędach poprzedzają proces zawiązywania kwiatów i są ściśle skorelowane z ich liczbą (Hashizume 1970).

Zabiegiem zbliżonym w sposobie działania do obrączkowania jest strangulacja — zakładanie opasek uciskowych. Zabieg ten nie wpływał na zwiększenie liczby kwiatów u 4-letnich szczepów *L. kaempferi* w następnym roku (Melchior 1961b), wpłynął natomiast wyraźnie dodatnio na kwitnienie w dwa lata później (Heitmüller, Melchior 1960).

Zbliżoną do obrączkowania skuteczność w stymulacji kwitnienia u *L. kaempferi* osiągnięto przez silne przycinanie korzeni, bezskuteczne natomiast okazały się takie zabiegi, jak obrywanie pędów czy defoliacja (Mikami i in. 1979).

Opisane wyżej sposoby, nawet jeśli skutecznie stymulują kwitnienie, powodują jednak trwałe uszkodzenia drzew. Skutkiem obrączkowania było zamieranie szczepów *L. decidua* i *L. kaempferi* na plantacji nasiennej w stopniu tym większym, im później w okresie aktywności wykonano obrączkę (Melchior 1960a).

Innym sposobem stymulacji kwitnienia u modrzewi jest zmiana naturalnego położenia gałęzi w koronie drzewa lub przeginanie pędu głównego. Zwiększenie kąta odchylenia gałęzi od pnia w stosunku do położenia naturalnego wywarło dodatni wpływ na liczbę zawiązywanych kwiatów u siewek *L. kaempferi* w wieku 9-12 lat (Longman, Wareing 1958, Longman i inni 1965). Podobny dodatni wpływ, szczególnie na liczbę kwiatów męskich, wywarło przycinanie wierzchołków szczepów *L. kaempferi* w wieku 3-5 lat (Melchior 1960b).

Podjęte próby zwiększania obradzania szyszek przez nawożenie mineralne dały na ogół dodatnie wyniki. W przypadku *L. kaempferi* nawożenie potasowe i fosforowo-potasowe zwiększyło liczbę kwiatów obu płci (Ozawa i Matsuzaki 1955), natomiast u *L. decidua* potas zmniejszył istotnie udział szczepów kwitnących w rok po nawożeniu (Mejnartowicz 1970b). Nawozy azotowy i azotowo-potasowy oddziaływały na kwitnienie dopiero w drugim roku po nawożeniu, zwiększając statystycznie istotnie procent szczepów z kwiatami żeńskimi (Mejnartowicz 1970b). Obok żyzności, również zmiana warunków wodnych i termicznych gleby przez jej osłanianie folią polietylenową wpłynęła dodatnio na kwitnienie kilkuletnich siewek zarówno *L. decidua*, jak i *L. kaempferi* (Bonnet-Masimbert 1982).

Coraz więcej uwagi poświęca się w ostatnich latach regulatorom wzrostu jako stymulatorom kwitnienia u drzew leśnych. Dotychczasowe wyniki doświadczeń z podawaniem regulatorów wzrostu modrzewiom są jednak niejednoznaczne. Podawane w szerokim zakresie stężeń giberelina A₃ i auksyna NAA nie wpłynęły na zwiększenie liczby kwiatów na szczepach *L. decidua* i *L. kaempferi* na plantacjach nasiennych w Kanadzie (Hall 1977). Brak reakcji szczepów *L. kaempferi* na podawanie różnych regulatorów wzrostu (w tym giberelin i auksyn) stwierdzono także w Japonii (Mikami i in. 1979, Katsuta i in. 1981). Skutkiem podawania auksyny NAA na obrączkowane gałęzie była natomiast zwiększona liczba kwiatów obupłciowych lub zniekształconych męskich (Mikami i in. 1979).

Ta sama auksyna podana obrączkowanym osobnikom już po zawiązaniu kwiatów zwiększyła znacznie liczbę kwiatów żeńskich, co zdaniem Hashizume (1973) odbyło się przez zmianę płci potencjalnych zawiązków kwiatów męskich.

Przeciwstawne do omówionych wyżej wyniki uzyskano we Francji. Podawanie mieszaniny giberelin $A_{4/7}$ kilkuletnim siewkom *L. decidua* i *L. kaempferi* spowodowało kilkakrotny wzrost liczby kwiatów męskich i żeńskich, przy czym te ostatnie pojawiły się także w dolnych strefach koron, gdzie zwykle nie występują. Wyraźne wzmoczenie dodatniego wpływu giberelin $A_{4/7}$ na kwitnienie uzyskano przez łączenie ich podawania z osłanianiem gleby folią polietylenową lub obrączkowaniem (Bonnet-Masimbert 1982). Skuteczność stosowania giberelin zależała także od czynników zewnętrznych. Jeśli w danym roku były one niekorzystne dla zawiązywania kwiatów u modrzewi, to dodatni skutek podanych giberelin uwidaczniał się dopiero po dwóch latach. Jeśli natomiast warunki zewnętrzne sprzyjały zawiązywaniu kwiatów, wtedy gibereliny mogły kilkakrotnie zwiększyć liczbę zawiązywanych kwiatów już w rok po podaniu (Bonnet-Masimbert 1982).

Dokonany przegląd literatury jest wyborem pewnych, najważniejszych zagadnień wzrostowych i rozwojowych modrzewi. Cytowana w rozdziale literatura dotyczy często gatunków obcych, wskazując tym samym na luki w badaniach fizjologii wzrostu i rozwoju rodzimego *L. decidua*.

Instytut Dendrologii PAN
ul. Parkowa 5
62-035 Kórnik

LITERATURA

- Allen G. S., Owens J. N. 1972. The Life History of Douglas Fir. Can. Dep. Environ., Can. For. Serv., Ottawa, Ont.
- Anić M. 1956. Rhythmus des Höhenwachstums bei Pflanzen verschiedener Holzarten im Laufe ihrer Vegetationsperiode. Proc. 12th. IUFRO Congr., Oxford, vol. I: 11/101.

- Asakawa S., Fujita K. 1966. Studies on the management of seed stands. I. The establishment of experimental seed stand of *Pinus densiflora* and *Larix leptolepis* and the results obtained for three years (1962 to 1964). Bull. For. Exp. Sta., Meguro, Tokyo, No. 184: 81 - 134. For. Abs. 1967, 28: Nr 486.
- Asakawa S. i inni, 1966. The effect of girdling on the coning of Larch seed trees as affected by stand density. J. Jap. For. Soc. 48 (6): 245 - 249. For. Abs. 1967, 28: Nr 485.
- Balatinecz J. J., Farrar J. L. 1966. Pattern of renewed cambial activity in relation to exogenous auxin in detached woody shoots. Can. J. Bot. 44: 1108 - 1110.
- Baldwin H. I. 1955. Course of seasonal height growth in European Larch. Fox For. Note No. 60. For. Abs. 1955. 16: Nr 3904.
- Barner H., Christiansen H. 1960. The Formation of Pollen, the Pollination Mechanism, and the Determination of the Most Favourable Time for Controlled Pollinations in *Larix*. Silvae Genet. 9 (1): 1 - 11.
- Bonnet-Masimbert M. 1982. Effect of growth regulators, girdling, and mulching on flowering of young European and Japanese larches under field conditions. Can. J. For. Res. 12: 270 - 279.
- Borowicki S. 1933. O anormalnościach szyszek niektórych modrzewi i sosen. Roczn. Pol. Tow. Dendrol. 5: 179 - 183.
- Brehme K. 1951. Jahrringchronologische und — klimatologische Untersuchungen an Hochgebirgslärchen des Berchtesgadener Landes. Z. Weltforstwirt. 14 (3 - 4): 65 - 80. For. Abs. 1951/52. 13: Nr 3233.
- Burger H. 1944. Johannestriebe der Lärche. Z. ges. Forstw. 76: 10 - 12. For. Abs. 1944. 6: p. 142.
- Camefort H. 1968a. Cytologie de la fécondation et de la proembryogénèse chez quelques Gymnospermes. Bull. Soc. bot. Franc. 115: 137 - 165.
- Camefort H. 1968b. Sur l'organisation du néocytoplasme dans les proembryons tétranuclées du *Larix decidua* Mill. (*Larix europea* DC.) et l'origine des mitochondries et des plastes de l'embryon chez cette espèce. Compt. Rendu. Acad. Sci. Paris 266: 88 - 91.
- Chalupa V. 1964. Dynamika kvetení lesních dřevin. Práce 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. Čsl. 4: 61 - 73.
- Chalupa V. 1965b. Prubéh tloušťkového rustu u lesních dřevin. Práce Vyzkum. Ust. Lesn. ČSSR, 30: 187 - 223.

- Chalupa V. 1969. Počatek, trvání a ukončení vegetační činnosti u lesních dřevin. Prace Vyzkum. Ust. Lesn. Hosp. Mysl., 37: 41 - 68.
- Chalupa V. 1979. Vizualní a přístrojová zjišťování průběhu kvetení lesních dřevin. Lesnictví 25: 117 - 130.
- Chandler C. 1959. Bisporangiate cones in Larch. Contr. Boyce Thompson Inst. 20 (1): 107 - 110. For. Abstr. 21: Nr 4163.
- Chandler C. 1967. A progress report on the larch improvement program at Boyce Thompson Institute. Contr. Boyce Thompson Inst. 23 (9): 319 - 326.
- Chandler C., Mavrodineanu S. 1965. Meiosis in *Larix laricina* Koch. Contr. Boyce Thompson Inst. 23 (4): 67 - 75.
- Christiansen H. 1960. On the effect of low temperature on meiosis and pollen fertility in *Larix decidua* Mill. Silvae Genet. 9 (3): 72 - 78.
- Christiansen H. 1972. On the development of pollen and the fertilization mechanism of *Larix* and *Pseudotsuga menziesii*. Silvae Genet. 21 (5): 166 - 174.
- Cook D. B. 1940. Cone production by young trees in New York. J. For. 38: 369. For. Abs. 1940 - 1941, 2: p. 118.
- Cook D. B. 1941. Five seasons' growth of conifers. Ecology 22: 285 - 296. For. Abs. 1941, 3: p. 208.
- Demianowicz Z. 1972. Przerastanie osi szyszek u *Larix europea* DC. Sylwan 7: 57 - 58.
- Dyakowska J. 1936. Researches on the rapidity of the falling down of pollen of some trees. Bull. Intern. Acad. Polon. Sci. Lett. Ser. Sci. Natur., Cracovie: 155 - 168.
- Ekberg I., Eriksson G. 1967. Development and Fertility of Pollen in Three Species of *Larix*. Hereditas 57: 303 - 311.
- Ekberg I., Eriksson G., Šulíková Z. I., 1968. Meiosis and pollen formation in *Larix*. Hereditas 59: 427 - 438.
- Eriksson G. 1968a. Meiosis and pollen formation in *Larix*. Thesis, 18pp. Stockholm.
- Eriksson G. 1968b. Temperature response of pollen mother cells in *Larix* and its importance for pollen formation. Stud. For. Suec. 63.
- Eriksson G., Ekberg I., Jonsson A. 1970. Further studies on meiosis and pollen formation in *Larix*. Stud. For. Suec. 87.
- Ermich K. 1955. Zależność przyrostu drzew w Tatrach od wahań klimatycznych. Acta Soc. Bot. Polon. 24 (2): 245 - 273.
- Faulkner R., Herbert R. B., Fletcher A. M. 1968. Forest Genetics. Rep. For. Res. For. Comm., London, 1967/68: 104 - 105.
- Favre-Duchartre M. 1970. Des ovules aux graines. Monographie 8. Masson et Cie, Paris.

- Fedorova A. I., 1971. Predposevnaja obrabotka semjan chvojnykh reguljatorami rosta i vitaminami. Lesnoe Chożj. 5: 50-51.
- Fedorova A. I. 1977a. Fitogormony v prikambial'nykh tkanjach derev'ev listvennicy raznoj intensivnosti rosta. Lesovedenie 3: 26-33.
- Fedorova A. I. 1977b. Vlijanie neblagoprijatnykh uslovij sredy na uroven' abscezovoj kisloty u listvennicy sibirskoj. Fizjol. Rast. 24: 1223-1227.
- Fedorova A. I., Zraževskaja G. K. 1979. Rostovye veščestva v posoke listvennicy sibirskoj. Lesovedenie 3: 63-69.
- Fedorova A. I., Gagulaeva A. P., Molokova N. I. 1976. Izučenie abscezovoj kisloty u listvennicy sibirskoj v svjazi s intensivnost'ju ee rosta. Fizj. Rast. 23: 80-87.
- Håkansson A. 1960. Seed development in *Larix*. Bot. Not. 113 (1): 29-40.
- Hall J. P. 1977. Effect of exogenous growth substances on flowering in grafted clones of *Larix*. Newfoundland For. Res. Centre Inform. Rep. N-X-151.
- Hall J. P. 1982. Microsporogenesis in *Larix laricina*. Can. J. Bot. 60: 797-805.
- Hall J. P., Brown I. R. 1976. Microsporogenesis, pollination and potential yield of seed of *Larix* in NE Scotland. Silvae Genet. 25 (3-4): 132-137.
- Hall J. P., Brown I. R. 1977. Embryo development and yield of seed in *Larix*. Silvae Genet. 26 (2-3): 77-84.
- Hamaya T., Kurahashi A. 1970. Research on some treatments for the induction of flowering in Japanese larch. J. Jap. For. Soc. 52 (8): 244-253.
- Hashizume H. 1965. Gibberellin-like substances in new shoots of *Larix leptolepis*. Preliminary report. Trans. Tottori Soc. Agric. Sci. No. 18: 53-60. For. Abs. 1968, 29: Nr 5110.
- Hashizume H. 1970. Effect of mechanical treatments on flower bud formation in conifers and change of nutrients in shoots in relation to flower induction. Bull. Fac. Agric. Tottori Univ. 22: 25-33.
- Hashizume H. 1973. Studies on flower bud formation, flower sex differentiation and their control in conifers. Bull. Tottori Univ. Forests 7.
- Heitmüller H. H., Melchior G. H., 1960. Über die blühfordernde Wirkung des Wurzelschnitts des zweigkrümmens und der Strangulation an japanischer Lärche (*Larix leptolepis*) Sieb. et Zucc. (Gord.). Silvae Genet. 9 (3): 65-72.
- Hoffmann G. 1972. Wachstumsrhythmik der Wurzeln und Sprossachsen von Forstgehölzen. Flora, Jena, 161: 303-319.

- Hoffmann G., Lyr H. 1973. Charakterisierung des Wachstumsverhaltens von Pflanzen durch Wachstumsschemata. Flora, Jena, 162: 81-98.
- Jaroš P., Kassalický E. 1960. Co vyplývá z úrody modřinu 1959. Lesn. Prace 4: 150.
- Johansen D. A. 1950. Plant embryology. Chronica Botanica Co., Waltham, MA., USA.
- Józefaciuk W. 1961. Obserwacje nad wpływem warunków meteorologicznych na przyrost wysokości sadzonek leśnych. Prace Inst. Bad. Leśn. 230: 107-131.
- Jurkevič I. D., Parfenov V. I. 1967. Sezonnoe razvitie listvennic introducirovannyh v Belorussii. Dendrologija i lesovedenie, Minsk: 82-92.
- Kaji K. 1974. On the pollination and development of ovules, and on the sterility of seeds in Japanese larch (*Larix leptolepis* Gord.). Bull. Hokkaido For. Exp. Sta. No. 12: 1-12.
- Katsuta M., Saito M., Yamamoto C., Kaneko T., Ito M. 1981. Effect of Gibberellins on the Promotion of Strobilus Production in *Larix leptolepis* Gord. and *Abies homolepis* Sieb. et Zucc. Bull. For. Prod. Res. Inst., No. 313: 37-45.
- Kopcewicz J., Michniewicz M., Kriesel K. 1967. Dynamics of Gibberellin-like Substances and Growth Inhibitors in Pine (*Pinus sylvestris* L.) and Larch (*Larix decidua* Mill.) in Relation to Age and Season. Bull. Acad. Polon. Sci. Ser. Sci. Biol. 15 (7): 427-433.
- Korczyk A. 1975. Rozwój i obradanie szczepów modrzewia (*Larix decidua* Mill.) na plantacji nasiennej w nadl. Międzylesie. Sylwan 4: 37-46.
- Koski V., Tallqvist R. 1978. Results of long-time measurements of the quantity of flowering and seed of forest trees. Folia Forest., Helsinki, No. 364.
- Koskimäki A., Hari P., Kellomäki S., Kanninen M. 1979. Inherent growth rhythm of some *Larix*-species grown in a plastic greenhouse. Silvae Fenn. 13 (1): 108-114.
- Ladefoged K. 1952. The periodicity of wood formation. Biol. Skrifter Kgl. Dansk Videnskabernes Selskab 7 (3).
- Leibundgut H., Dafis S. 1962. Die Periodizität des Wurzelwachstums von Lärchen verschiedener Herkunft. Proc. 13th IUFRO Congr., Vienna 1961, Part 2 (1), Sec. 23/2.
- Lines R. 1977. Variation in flowering in forest trees. Quat. J. For. 71 (1): 7-15.
- Longman K. A., Wareing P. F. 1958. Gravitropism in trees: effect of gravity on flowering and shoot growth in Japanese larch (*Larix*

- leptolepis* Murray). Nature, Lond. 182 (4632): 380 - 381. For. Abs. 1959, 20: Nr 128.
- Longman K. A., Nasr T. A. A., Wareing P. F. 1965. Gravimorphism in trees 4. The effect of gravity on flowering. Ann. Bot. 29: 459 - 473.
- Lyr H., Erdmann A., Hoffman G., Köhler S., 1968. Über den diurnalen rhythmus von Gehölzen. Flora, Abt. b, Jena, 157: 615 - 624.
- Matthews J. D. 1955. Production of seed by forest trees in Britain. Rep. For. Res. For. Comm. for the year ending March 1954: 64.
- Mejnartowicz L. 1970a. Polimorfizm kwiatów u modrzewia polskiego i europejskiego. Roczn. Dendrol. PTB. 24: 35 - 41.
- Mejnartowicz L. 1970b. Wpływ nawożenia mineralnego na kwitnienie modrzewiowej plantacji nasiennej. Arbor. Kórnickie 15: 117 - 128.
- Melchior G. 1960a. Ringelungsversuche zur Steigerung der Blühwilligkeit an japanischer Lärche (*Larix leptolepis*) Sieb. et Zucc. (Gord.) und europäischer Lärche (*Larix decidua* Mill.). Silvae Genet. 9 (4): 105 - 111.
- Melchior G. 1960b. Erhöhung der Blühwilligkeit an Pflöpfingen der Japanlärche (*Larix leptolepis*) Sieb. et Zucc. (Gord.). Naturwissenschaften 47 (21): 502. For. Abs. 1961, 22: Nr 4373.
- Melchior G. 1961a. Versuche mit Gibberelinsäure an Waldbaum-Sämlingen und -Stecklingen. Naturwissenschaften 48 (9): 384. For. Abs. 1962, 23: Nr 1936.
- Melchior G. 1961b. Versuche zur Förderung der Blühwilligkeit an japanischer Lärchenpflöpfingen (*Larix leptolepis*). Silvae Genet. 10 (1): 20 - 27.
- Messer H. 1956. Untersuchungen über das Fruchten der europ. Lärche (*Larix decidua* Mill.). Allg. Forst. Jagdztg. 127 (1): 8 - 15.
- Michalak K. 1977. Wzrost i przyrost wysokości w sezonie wegetacyjnym ważniejszych gatunków drzew leśnych. Sylwan 12: 23 - 29.
- Michniewicz M., Kopcewicz J. 1966. The dynamics of growth substances during germination and early growth of Larch (*Larix decidua* Mill.) and Pine (*Pinus sylvestris* L.). I. Gibberellin-like substances and inhibitors of gibberellin-induced growth. Roczn. Nauk Roln. 90A (4): 689 - 698.
- Michniewicz M., Kopcewicz J. 1968. The dynamics of growth substances during germination and early growth of Larch (*Larix decidua* Mill.) and Pine (*Pinus sylvestris* L.). II. Auxins and inhibitors of auxins and gibberellin-induced growth. Roczn. Nauk Roln. 94A (2): 219 - 231.

- Mikami S., Asakawa S., Iizuka M., Yokoyama T., Nagao A., Takehana S., Kaneko T. 1979. Flower induction in Japanese larch, *Larix leptolepis* Gord. Bull. For. Prod. Res. Inst., No. 307.
- Misnik G. E. 1976. Sroki i charakter cvetenija derev'ev i kustarnikov. Naukova dumka, Kiev.
- Mitchell A. F. 1965. The Growth in Early Life of the Leading Shoot of some Conifers. Forestry 38 (1): 121 - 136.
- Mitscherlich G., Schöpfer W., Sloboda B., Künstle E. 1973. Phenology of annual height growth in young conifers. Allg. Forst. Jagdztg. 144 (1): 9 - 18. For. Abs. 1973. 34: Nr 4722.
- Molčanov A. A. 1967. Geografija plodonošenija glavnejšich drevesnych porod v SSSR. Izd. Nauka, Moskva.
- Molotkov P. 1960. Rannaja reprodukcija i anomalii v cvetkach *Larix decidua* Mill. Bot. Žurn. 45 (4): 577 - 578.
- Molski B., Żelawski W. 1958. Wstępne badania anatomiczne procesu kształtowania się drewna późnego w słoju rocznym siewek modrzewia (*Larix europea* DC.) w związku z warunkami długości oświetlenia dziennego. Acta Soc. Bot. Polon. 27 (1): 83 - 102.
- Nagata Y. 1966. Long-day treatment of the seedlings of Larch and Spruce introduced from the U.S.S.R. Techn. Note Oji Inst. For. Tree Impr., Kuriyama, Hokkaido, No. 49. For. Abs. 1968, 29: Nr 1952.
- Nemky E. 1956. Néhány teratológias és rendes jelenség fás növényeken Erdömern. Föisk. Közl. 2: 3 - 19. For. Abs. 1958. 19: Nr 1367.
- Nitsch J. P. 1957. Photoperiodism in woody plants. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 70: 526 - 544.
- Owens J. N., Molder M. 1978. The Times and Patterns of Cone Differentiation in Western North American Conifers. Proc. Symp. Flowering and Seed Development in Trees, Miss. State Univ., Starkville, May 15 - 18: 25 - 32.
- Owens J. N., Molder M. 1979a. Bud development in *Larix occidentalis*. II. Cone differentiation and early development. Can. J. Bot. 57: 1557 - 1572.
- Owens J. N., Molder M. 1979b. Sexual reproduction of *Larix occidentalis*. Can. J. Bot. 57: 2673 - 2690.
- Ozawa J., Matsuzaki S. 1955. Promotion of the fruiting of Japanese larch. 1. The effect of manures on the formation of flower buds. Spec. Rep. For. Exp. Sta., Hokkaido No. 4: 57 - 71. For. Abs. 1957, 18: Nr 1499.
- Pharis R. P., Kuo C. G. 1977. Physiology of gibberellins in conifers. Can. J. For. Res. 7: 299 - 325.

- Robinson L. W., Wareing P. F. 1969. Experiments on the juvenile-adult phase change in some woody species. *New Phytol.* 68: 67-78.
- Roe A. L. 1966. A procedure for forecasting Western Larch seed crops. U.S. For. Serv. Res. Note Intermt. For. Range Exp. Sta. No. INT-49, For. Abs. 1967, 28: Nr 3686.
- Sarvas R. 1972. Investigations on the annual cycle of development of forest trees. 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.
- Savidge R. A., Wareing P. F. 1982. Apparent auxin production and transport during winter in the nongrowing pine tree. *Can. J. Bot.* 60: 681-691.
- Scamoni A. 1956. Beobachtungen über den Pollenflug der Waldbäume in Eberswalde. *Z. Forstgenet.* 4 (4/5): 113-122.
- Schober R. 1967. Phänologie und Höhenwachstum der Lärche im Jahresablauf in ihrer Abhängigkeit von Provenienz und Witterung. *Allg. Forst. Jagdztg.* 138 (4, 5): 65-75, 97-107.
- Schopf J. M. 1943. The embryology of *Larix*. III. *Biol. Monogr.* 19 (4): 1-97.
- Serre F. 1978. The dendroclimatological value of the European larch (*Larix decidua* Mill.) in the French Maritime Alps. *Tree-Ring Bull.* 38: 25-34. For. Abs. 1982, 43: Nr 6128.
- Shibakusa R. 1974. Studies on growth substances of *Abies sachalinensis* Masters and *Larix leptolepis* Gordon in relation to their growth. *Res. Bull. Coll. Exp. Forests, Hokkaido Univ.* 31 (3): 293-377. For. Abs. 1976, 37: Nr 81.
- Simak M. 1970. Photo- and thermoperiodic responses of different Larch provenances (*Larix decidua* Mill.). *Stud. For. Suec.* No. 86.
- Smólska A. 1927. Die Entwicklung des Archegoniums und der Befruchtungprozess bei *Larix europea* DC. *Bull. Acad. Pol. Sc. Lett., Série B:* 993-1038.
- Štastný T. 1971. Photoperiodic-reactions testing in *Larix decidua* Mill. *Acta Inst. For. Zvolen.* 2: 27-56.
- Stoilescu C. D. 1966. An exceptional case of mass production of proliferous in cones of *Larix decidua* var. *polonica*. *Rev. Padurilor* 81 (4): 232-236. For. Abs. 1967, 28: Nr 3336.
- Tichomirov B. A. 1950. Dannye o zanose pyl'cy drevesnykh porod k severu ot lesnoj granicy. *Dokl. AN SSSR* 71 (4): 753-755.
- Tomescu A., Florescu I., Mihalache A., Strimbei M., Avramescu C. 1967. Cercetari fenologice la principalele specii

- forestiere autohtone din Republica Socialista Romania. Sinteza pentru perioada 1956 - 1965. Centrul de Documentare Technica pentru Economia Forestiera, Bucuresti.
- T o m p a K. 1959. Egy Soproni vörösfenyves 1956. Évi magtermese és az állomány kezelése. Erdészettud. Közl. Sopron 1: 3-33. For. Abs. 1961, 22: Nr 395.
- V i n c e n t G., P r o c h a z k a O. 1972. Vývoj modřinových roubovanci a jejich kveteni na semenných plantážích. Lesnictivi 18 (6): 501 - 508.
- W a c h t e r H. 1959. Beobachtungen über das Fruchten von Junglärchen in Verbindung zu vorausgegangenen Spätfrostschäden. Silvae Genet. 8 (4): 105 - 106.
- W a c h t e r H. 1962. Weitere Beobachtungen zum Blühen und Fruchten von Junglärchen. Silvae Genet. 11 (5 - 6): 153 - 156.
- W a r e i n g P. F. 1959. Problems of juvenility and flowering in trees. J. Linn. Soc. (Bot.). 56: 282 - 289.
- W a r e i n g P. F. 1969. The control of bud dormancy in seed plants. 23rd Symp. Soc. Exp. Biol. on the Control of Bud Dormancy in Seed Plants, Univ. of East Anglia: 241 - 262.
- W a r e i n g P. F., L o n g m a n K. A. 1957. Studies on the physiology of flowering in forest trees. Rep. For. Res. For. Comm. Lond. 1956/57: 106 - 107.
- W a r e i n g P. F., H a n n e y C. E., D i g b y J. 1964. The role of endogenous hormones in cambial activity and xylem differentiation. W: The Formation of wood in forest trees, ed. M. H. Zimmermann, Academic Press, New York: 323 - 344.
- W o d z i c k i T. 1960. Investigations on the kind of *Larix polonica* Rac. wood formed under various photoperiodic conditions. I. Plants growing in natural conditions. Acta Soc. Bot. Polon. 29 (4): 713 - 730.
- W o d z i c k i T. 1961a. Investigations on the kind of *Larix polonica* Rac. wood formed under various photoperiodic conditions. II. Effect of different light conditions on wood formed by seedlings grown in greenhouse. Acta Soc. Bot. Polon. 30 (1): 111 - 131.
- W o d z i c k i T. 1961b. Investigations on the kind of *Larix polonica* Rac. wood formed under various photoperiodic conditions. III. Effect of decapitation and ringing on the wood formation and cambial activity. Acta Soc. Bot. Polon. 30 (2): 293 - 306.
- W o d z i c k i T. 1964. Photoperiodic control of natural growth substances and wood formation in Larch (*Larix decidua* DC.) J. Exp. Bot. 15: 584 - 599.
- W o d z i c k i T. J. 1965. Annual ring of wood formation and seasonal changes of natural growth-inhibitors in larch. Acta Soc. Bot. Polon. 34 (1): 117 - 151.

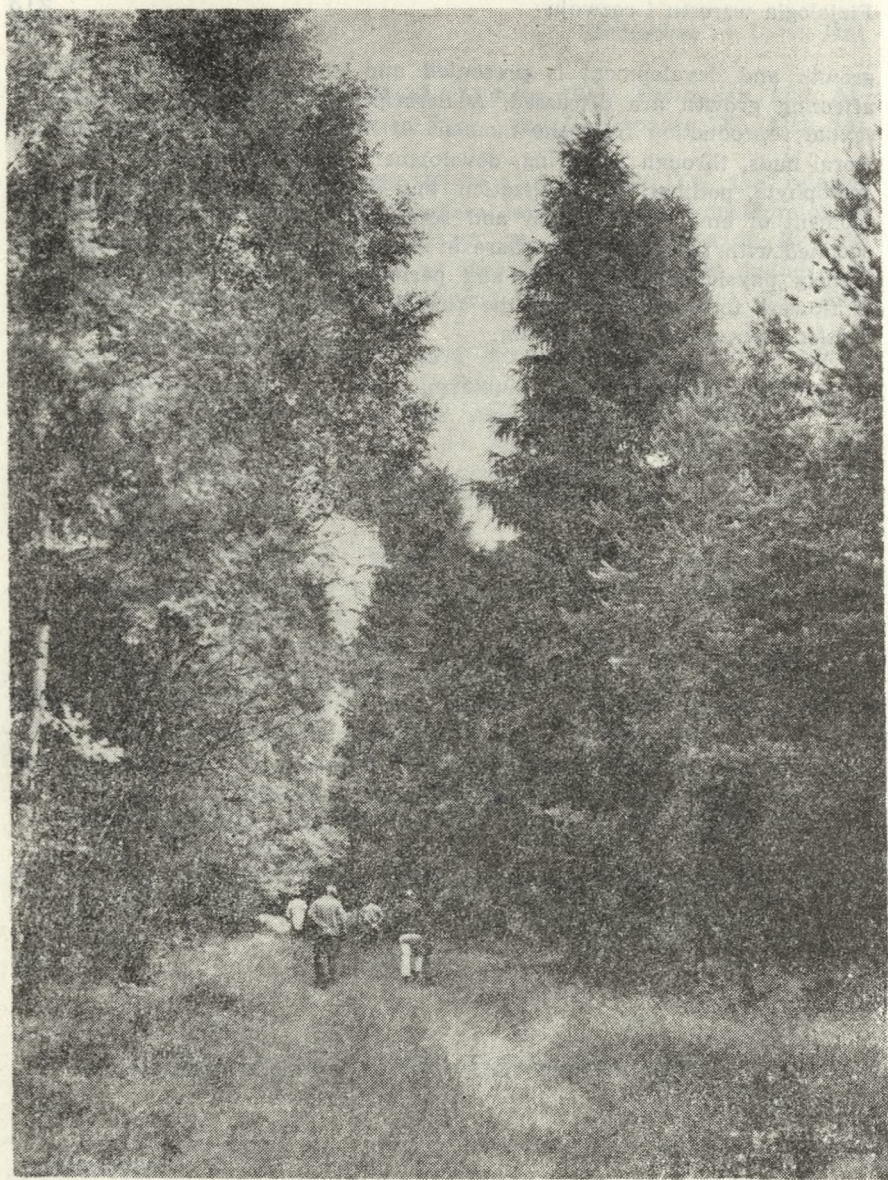
- Wóycicki Z. 1923. Einige Beobachtungen über Prothalien und Archegonien bei *Larix dahurica* Turcz. and *L. europaea* DC. Acta Soc. Bot. Polon. 1: 149-164.
- Yanagihara T., Tochiaki K., Arai K. 1960. On the relation between the harvest of Japanese larch seed and meteorological conditions. J. Jap. For. Soc. 42: 347-351. For. Abs. 1962, 23: Nr 1866.
- Yokoyama T. 1973. The time of meiosis of megaspore mother cell in *Larix leptolepis* (Sieb. et Zucc.) Gordon. Bull. Gov. For. Exp. Sta. No. 255: 23-30.
- Yokoyama T., Asakawa S. 1973. Effect of photoperiod on female strobili formation in *Larix leptolepis* (Sieb. et Zucc.) Gordon. J. Jap. For. Soc. 55: 388-393. For. Abs. 1974, 35: Nr 6734.
- Yokoyama T., Kaneko T., Ito M. 1975. The percentage of pollinated ovules in the female strobili subjected to one day natural pollination in the seed orchard of *Larix leptolepis*. J. Jap. For. Soc. 57: 194-196.
- Yokoyama T., Kaneko T., Ito M. 1978. The number of pollen grains produced from a male strobilus in *Larix leptolepis* Gord. J. Jap. For. Soc. 60: 71-73.
- Zavadil Z. 1979. Clone differences in the fertility of European larch grafted trees (*Larix decidua* Mill.). Comm. Inst. For. Čsl. 11: 49-60.
- Zelawski W. 1954. Wpływ fotoperiodyzmu na długość okresu wegetacji siewek modrzewia europejskiego. Sylwan 98: 200-203.
- Zelawski W. 1956. Badania rocznej rytmiki rozwojowej rośliny drzewiastej ze szczególnym uwzględnieniem reakcji fotoperiodycznej siewek modrzewia europejskiego (*L. europaea* DC.). Acta Soc. Bot. Polon. 25 (2): 245-274.
- Zelawski W. 1957. Dalsze badania reakcji fotoperiodycznej siewek modrzewia (*Larix europaea* DC.). Acta Soc. Bot. Polon. 26 (1): 79-103.

PHYSIOLOGY OF GROWTH AND DEVELOPMENT

Summary

The authors describe in this chapter the annual life cycle of larches with a special inclusion of vegetative growth during periods of activity and rest phases. On this basis the problem of hormonal regulation of

growth and development is presented and the role of external factors affecting growth are discussed. A description is given of the cycle of sexual reproduction from the moment of initiation and differentiation of floral buds, through flowering, development of the male and female gametophyte, pollination, fertilization and finally embryogenesis till the moment of embryo formation and seed maturation. Some problems associated with the generative phase of larch ontogenesis are characterized, namely physiological maturity and periodicity of flowering, distribution of flowers in the crown and the role of external factors, including induction treatments, on flowering.



Modrzew polski w zalesieniu gruntów porolnych w Nadl. Barycz
(Fot. R. Olaczek)