

WŁADYSŁAW CHAŁUPKA, KAZIMIERZ KRAWIARZ

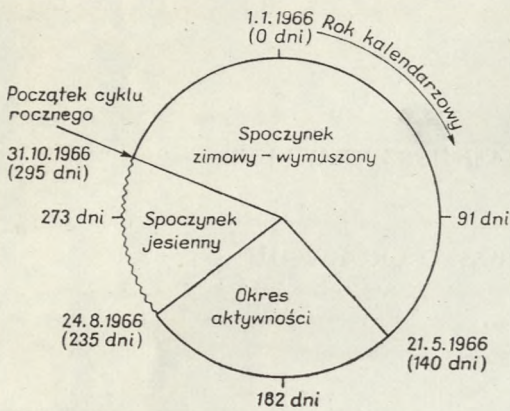
## FIZJOLOGIA WZROSTU I ROZWOJU

### WSTĘP

Niektórzy autorzy, których publikacje omawiane są w tym rozdziale, podają tylko nazwę rodzajową, w związku z czym nie wiadomo o jakim gatunku piszą w danej pracy. Przy cytowaniu takich prac zachowano terminologię autorów, ujednolicając tylko nazwę gatunkową dla *Betula pendula*.

### ROZNY CYKL ŻYCIOWY

Powtarzające się cyklicznie procesy życiowe *B. pubescens* (podobnie jak innych gatunków drzew w umiarkowanej strefie klimatycznej) są przejawem wewnętrznej rytmiki życiowej, uzależnionej przede wszystkim od temperatury (S a r v a s 1972, 1974). Roczny cykl życiowy *B. pubescens* dzieli się na trzy części: spoczynek zimowy (wymuszony), okres aktywności, spoczynek jesienny (rzeczywisty lub głęboki). Okres aktywności obejmuje wegetatywne procesy wzrostowe oraz różne fazy wieloletniego często cyklu generatywnego. Spoczynek jesienny jest to okres, w którym procesy rozwojowe kończącego się okresu aktywności wymagają do swego przebiegu niskiej temperatury, a przejście przez okres przechłodzenia umożliwia drzewom rozpoczęcie następnego cyklu rozwojowego. Cykl ten bowiem zaczyna się nie z nastaniem wiosny, lecz właśnie jesienią, po ustąpieniu spoczynku rzeczywistego pod wpływem niskich temperatur (ryc. 1). Następną fazą — spoczynek zimowy lub wymuszony jest okresem stopniowego hartowania i wzrostu odporności na mrozy. W okresie spoczynku wymu-



Ryc. 1. Schemat cyklu rocznego *B. pubescens* w Finlandii. Według Sarvasa (1974)

szanego ujemne temperatury ograniczają znacznie procesy życiowe drzew, które mogą się jednak uaktywnić w każdym momencie tej części cyklu rocznego, gdy tylko nastaną sprzyjające temu warunki pogodowe (Sarvas 1974).

Zakładając, że o procesach życiowych danego drzewa decyduje ilość energii Sarvas (1967, 1973) stwierdził, że poszczególne części rocznego cyklu życiowego przebiegają w różnym tempie, zależnym od temperatury. Analizując doświadczalnie, w warunkach kontrolowanych i naturalnych, przebieg w czasie różnych procesów życiowych brzoź (np. mejoza w komórkach macierzystych pyłku, otwieranie pylników, wysypywanie pyłku) Sarvas (1973) opracował matematyczne ujęcie tempa przebiegu poszczególnych części cyklu rocznego w zależności od temperatury. Posługując się tym modelem matematycznym, można śledzić tylko za pośrednictwem częstych pomiarów temperatury przebieg odbywających się w naturze procesów życiowych drzew (np. początek wzrostu na wysokość, kwitnienie, wejście w spoczynek jesienny lub jego ustąpienie itd.).

#### WZROST WEGETACYJNY W OKRESIE AKTYWNOŚCI

Początek okresu wegetacyjnego brzoź uwidaczniający się pękaniem pąków i pojawianiem się pierwszych liści uzależniony jest przede wszystkim od położenia geograficznego i topograficznego.

Na Litwie okres ten rozpoczyna się przeciętnie na początku maja (K a i r i u k š t i s i J u o d v a l k i s 1968), a w północnych Czechach prawie o miesiąc wcześniej (C h a l u p a 1969). Znaczne zróżnicowanie w pojawieniu się pierwszych liści notuje się w Polsce. Najwcześniej, bo w pierwszej połowie kwietnia, liście brzozy brodawkowatej pojawiają się w rejonie Zielonej Góry, na pobrzeżu Bałtyku od Koszalina do Gdańska, w pasie Poznań—Wrocław—Opole i w rejonie Krakowa, a najpóźniej, bo przeciętnie po 5 maja, w środkowej części Pojezierza Pomorskiego oraz w północnej części dawnego województwa olsztyńskiego (S o k o ł o w s k a 1965). Czas trwania fazy pęknięcia pąków wydłuża się w miarę wzrostu wysokości nad poziom morza. Na przykład w południowej Norwegii, na wysokościach 550, 750 i 950 m n.p.m. wynosił on odpowiednio: 9, 13 i 17 dni (Ż u m e r 1969). Przyrost pędów na długość trwa u brzozy na Litwie przeciętnie 103 dni (K a i r i u k š t i s i J u o d v a l k i s 1968), a u brzozy omszonej w okolicach Zagrzebia — 116 dni (A n i ć 1956). Okres przyrostów pędów na długość jest zróżnicowany w obrębie jednego drzewa, mianowicie w górnych częściach korony brzozy brodawkowatej w Danii pędy przyrastają średnio przez 106 dni, natomiast przyrost pędów w dolnej strefie korony trwa tylko 68 dni (L a d e f o g e d 1952).

Przyrost na grubość u brzozy omszonej w północnej Finlandii rozpoczyna się średnio 1 czerwca, a kończy 25 lipca, zaś w południowej Finlandii proces ten przebiega od 6 czerwca do 22 lipca (H u i k a r i i P a a r l a h t i 1967). Zakończenie przyrostu grubości u brzozy omszonej rosnącej na glebie urodzajnej oraz na uboższej, piaszczystej następuje odpowiednio na początku i w końcu sierpnia (S u n d v o r 1956).

Pełna lignifikacja pierwszych komórek drewna dokonuje się z pewnym opóźnieniem w stosunku do rozpoczęcia podziałów komórek miazgi, a lignifikacja ostatnich komórek drewna kończy się około 2 tygodnie po ustaniu tych podziałów (Ż u m e r 1969). Przyjmuje się, że przyrost pnia na grubość rozpoczyna się w kilka do kilkunastu dni po pełnym rozwoju ulistnienia (O v s i a n i k o v 1945, C h a l u p a 1965, Ż u m e r 1969), co oznaczałoby, że stymulator działalności miazgi przemieszcza się od wierzchołka drzewa ku korzeniom. Potwierdzeniem tego jest fakt, że u drzew

*B. pendula* obrączkowanych na wysokości 1,3 m przed pękaniem pąków nie stwierdzono przyrostu grubości pnia poniżej obrączki, zaś u drzew obrączkowanych w pełni okresu wegetacyjnego przyrost grubości pnia poniżej obrączki ustawał natychmiast po zabiegu (Chaluśpa 1965). Stwierdzono także, że podziały komórek miazgi u podstawy pąka rozpoczynają się równocześnie lub 1-2 dni przed pękaniem pąków (Ladefoged 1952), prawdopodobnie więc stymulator podziału komórek miazgi zaczyna przemieszczać się w dół z liści jeszcze nierozwiniętych i zamkniętych w pąkach.

Istnieje wyraźna różnica w formowaniu słoja rocznego między krótkopędami a długopędami. Przyrost grubości na krótkopędach ustaje już w końcu maja lub na początku czerwca, dlatego też często nie wytwarza się drewno późne, co powoduje trudności w odróżnieniu kolejnych słoików rocznych (Ladefoged 1952). Przyrost grubości na długopędach trwa o wiele dłużej, a jego procentowy rozkład w poszczególnych miesiącach okresu wegetacyjnego wygląda następująco: V — 11<sup>0</sup>%, VI — 29<sup>0</sup>%, VII — 27<sup>0</sup>%, VIII — 29<sup>0</sup>% i IX — 4<sup>0</sup>% (Ladefoged 1952).

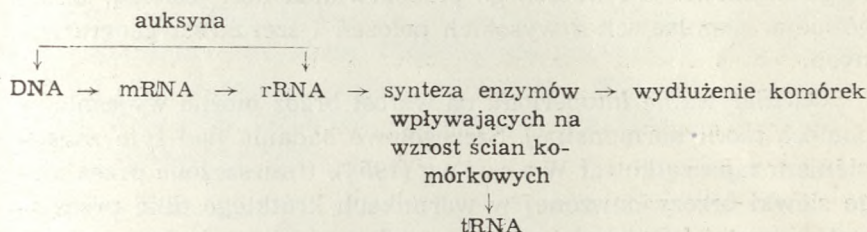
#### HORMONALNA REGULACJA WZROSTU I ROZWOJU

W regulacji procesów wzrostu i rozwoju brzoź, podobnie jak i innych drzew, uczestniczą substancje wzrostowe. Aktywność hormonów, a zwłaszcza poziom auksyny (IAA)\*, decyduje o długości okresów wzrostu i spoczynku zimowego (Černobrovkina, Kefeli i Ivanova 1975). IAA powstający w tkankach merystatycznych spełnia tam swoją funkcję regulacyjną w okresie wzrostu komórek embrionalnych i we wzroście wydłużeniowym komórek. Największa ilość auksyny jest produkowana w wierzchołku wzrostu pędu, skąd sphywa w dół (Leopold 1964). Światło może modyfikować szybkość transportu auksyny w pędzie, a tym samym wzrost rośliny (Hillman i Phillips 1970), zaś sam IAA może ulegać podczas transportu utlenieniu lub dekarboksylacji. Dużą rolę w tym procesie odgrywają fenole, które wpływają

\* IAA — auksyna (kwas indoliloctowy).

na aktywność oksydazy kwasu indoloocetowego, regulującej poziom auksyn w tkankach (T o m a s z e w s k i 1966).

Podjmując problem mechanizmu działania kwasu indoloocetowego w procesach wzrostowych G a m b u r g (1974) stwierdził, że wywołuje on wzrost biosyntezy kwasu rybonukleinowego w komórkach. Mechanizm działania auksyn za pośrednictwem kwasów nukleinowych przedstawia Z e n k (1970) na następującym schemacie:



DNA — kwas dezoksyrybonukleinowy, RNA — kwas rybonukleinowy, mRNA — matrycowy albo informacyjny, rRNA — rybosomowy, tRNA — przekaźnikowy

W procesach wzrostowych brzozy IAA wpływa na inicjację podziałów komórek kambium oraz ich różnicowanie, współdziałając w tym z giberelinami, cytokininą i kwasem abscysynowym. Wiosną, przed okresem rozwijania się pąków, znaczna ich część transportowana jest w pędzie brzozy z prądem wody pobudzając do aktywności merystemy. Można je wykryć w soku płaczu wiosennego brzozy (Č e r n o b r o v k i n a, K e f e l i i I v a n o v a 1975, K e f e l i i i n n i 1977).

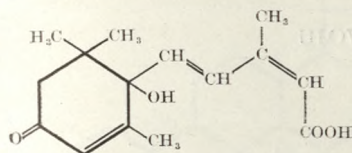
#### WPLYW FOTOPERIODU I TEMPERATURY NA WZROST

Wzrost brzozy uzależniony jest m.in. od długości dnia i temperatury. Stwierdzono, że trzyletnie siewki *B. pendula* rosły praktycznie nieprzerwanie w warunkach ciągłego oświetlenia (G u l i s a š v i l i 1948, L e m a n 1950). H a b j ø r g (1972) badał wzrost różnych populacji brzozy omszonej pochodzących z wysokości 50 -

- 1000 m n.p.m. i szerokości geograficznych 56 - 70° w Danii i Norwegii. Wzrost wydłużeniowy zwiększał się wraz z wydłużeniem dnia oraz ze wzrostem temperatury i był największy w populacjach z niższych wysokości i szerokości geograficznych. Wysoka temperatura nocna powodowała zwiększenie wydłużenia i opóźnienie ustania wzrostu, a wysoka temperatura dzienna zwiększyła liczbę liści oraz przyrost pnia na grubość. Krótki dzień, niska temperatura nocna i wysoka temperatura dzienna prowadziły do szybkiego dojrzewania i wczesnego przebarwiania liści jesienią, szczególnie w populacjach z wysokich położań i szerokości geograficznych.

Oddziaływanie fotoperiodu na wzrost brzoź można wyjaśnić za pomocą teorii hormonalnej. Szczegółowe badania nad tym zagadnieniem zapoczątkował Wareing (1954). Umieszczone przez niego siewki brzozy omszonej w warunkach krótkiego dnia przestały rosnąć i formowały pąki spoczynkowe, a przeniesione następnie do światła ciągłego rozwijały pąki i podejmowały wzrost na nowo. Wykazano, że ekstrakty z liści i pąków siewek brzozy omszonej rosnących w warunkach krótkiego dnia zawierają większą ilość substancji nazywanej inhibitorem  $\beta$  (Eagles i Wareing 1963, 1964). Stwierdzili oni, że inhibitor ten w nieoczyszczonej postaci hamował wzrost siewek przebywających w warunkach długiego dnia. Przy użyciu gibereliny  $A_3$  udało się zlikwidować hamujące wzrost działanie inhibitora, a ponadto giberelina ta powodowała również przerywanie stanu spoczynku oraz inicjowała wzrost. W dalszych badaniach okazało się, że inhibitor nazwany dorminą pod względem chemicznym jest identyczny z wydzieloną przez Addicotta i innych (1964) abscysyną. Potwierdził to Cornforth i inni (1965). W 1968 roku abscysynę nazwano kwasem abscysynowym (Addicott i inni 1968) ze względu na chemiczną budowę. Kwas abscysynowy, który jest sesquiterpenoidem (ryc. 2) działa antagonistycznie w stosunku do auksyn, giberelin i cytokinin w regulacji wzrostu siewek brzozy (Wareing i inni 1964). Wareing i inni (1964) wykazali, że kwas abscysynowy z liści brzozy nie tylko hamuje wzrost siewek brzozy, ale indukuje także ich spoczynek. Objawia się to w sprzyjających wzrostowi

warunkach długiego dnia zahamowaniem wydłużania międzywęzli i tworzeniem pąków spoczynkowych. Wykazano również, że w czasie wychodzenia ze spoczynku wzrasta poziom endogennej gibereliny (Phillips i Wareing 1958). Černobrovkina i inni (1975) obserwowali w wychodzących ze spoczynku siewkach brzozy wzrost poziomu auksyn, przy równoczesnym obniżaniu się poziomu inhibitorów. Koncepcja hormonalnej równowagi opiera się na obserwacji, że giberelina A<sub>3</sub> przerywa spoczynek pąków brzozy nawet wtedy, gdy podano ją z kwasem abscysynowym (Wareing i inni 1964). Wyniki te potwierdzają pogląd, że spoczynek jest indukowany warunkami obniżającymi poziom giberelin (krótki dzień) i przy wzroście poziomu inhibitorów. Wychodzenie ze spoczynku i inicjacja procesów wzrostowych jest rezultatem odwrócenia powyższej sytuacji.



Ryc. 2. Cis-trans izomer kwasu abscysynowego

Badania nad zawartością kwasu abscysynowego, głównego inhibitora kompleksu β, prowadził w liściach brzozy omszonej Lenton, Perry i Saunders (1971 i 1972). Metodą chromatografii cieczowo-gazowej wykryli w 1 g świeżych liści 0,5 μg kwasu abscysynowego. Pąki zawierają trzykrotnie więcej kwasu abscysynowego. Autorzy ci wykazali, że warunki indukujące spoczynek siewek brzozy nie wpływają na zawartość kwasu abscysynowego. Siewki brzozy rosnące w warunkach długiego dnia zawierały w liściach więcej kwasu abscysynowego w porównaniu z siewkami rosnącymi w warunkach krótkiego dnia. Wyniki te są odmienne od danych uzyskanych wcześniej przez Wareinga i jego współpracowników (1964). Harrison i Saunders (1975) kontynuują badania nad kwasem abscysynowym w brzozie. Ustalili oni, że w czasie wychodzenia ze spoczynku, w pąkach i ksylemie brzozy, obniżenie poziomu kwasu abscysynowego polega na związaniu

go z glukozą. Udział kwasu abscysynowego w regulacji spoczynku i wzrostu brzozy pozostaje nadal nie wyjaśniony.

Najnowszych danych o endogennych substancjach wzrostowych brzozy brodawkowatej dostarczył K e f e l i i inni (1977). Ustalili oni, że zawartość kwasu abscysynowego w drewnie brzozy w okresie spoczynku (0,5 mg w 1 kg świeżej masy) spada w czasie wychodzenia drzewa ze spoczynku do 0,02 mg w 1 kg świeżej masy. We floemie natomiast nie obserwowano żadnych zmian zawartości kwasu abscysynowego w tym okresie. Okazuje się więc, że kwas abscysynowy nie spełnia tych funkcji jakie mu początkowo przypisywano w regulacji wzrostu i spoczynku drzew. Znaczne ilości kwasu abscysynowego zawiera sok płaczu wiosennego brzozy (40  $\mu\text{g}$  w 1  $\text{cm}^3$ ), gdy rozpoczyna się najaktywniejszy okres wzrostu brzozy.

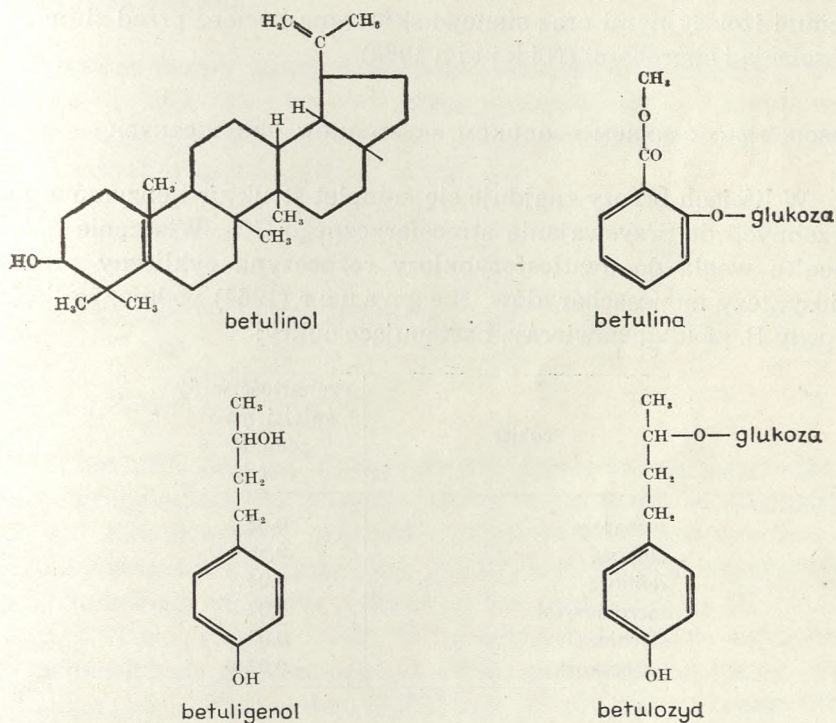
## CHEMIZM PROCESÓW WZROSTU I ROZWOJU

### SUBSTANCJE SWOISTE

Jednym z ważniejszych uogólnień biologicznych jest wysunięta przez B e a d l e' a i T a t u m a w 1944 r. hipoteza: jeden gen-jeden enzym-jedna reakcja (według W a t s o n a 1975). Zgodnie z tą hipotezą zmiana (mutacja) genu przyczynia się do powstania odpowiedniej zmiany w rozwoju organizmu i często do tworzenia się różnego rodzaju substancji swoistych. Dla przykładu, taka cecha jak czeczotowatość brzozy znajduje wyraz w różnicach w składzie chemicznym i odmiennym przebiegu procesów fizjologicznych. Drewno brzozy karelskiej nie posiada *d*-katechiny, co jest efektem kondensacji tej substancji wywołanej obecnością w kambium brzozy karelskiej bardzo aktywnej peroksydazy. Konsekwencją tego może być zahamowanie aktywności kambialnej. Wzrost aktywności enzymów utleniających, w takim stopniu jak to obserwowano w brzozie karelskiej, może wywołać anomalie podziałów komórek, mniejszy wzrost oraz przyrost pędu na grubość (K r a w i a r z 1972).



Swoistą substancją dla całego rodzaju *Betula* jest trójterpen betulinol (Seshadri i Vadantham 1971). Dzięki obecności tej substancji kora brzozy charakteryzuje się białym zabarwieniem. Kora brzozy omszonej zawiera do 25% betulinolu, a brzozy posiadające ciemno zabarwioną korę, np. *B. lenta* L. zawierają niewielką ilość tej substancji. Poza betulinolem w korze brzozy występują glukozyd betulina oraz betulozyd (Brownig 1963, Hegnauer 1964), występujące w ilości 0,1 - 0,3% u brzozy omszonej. Aglucon betuligenol został wyizolowany z kory *B. platyphyla* Sukačzew (Hegnauer 1964). Wzory strukturalne wyżej wymienionych substancji przedstawiono na ryc. 3. Skład chemiczny kory



Ryc. 3. Substancje swoiste brzozy

brzozy opisał Surmiński i Dziurzyński (1976). Zawiera ona, a zwłaszcza jej cienka łuszcząca się warstewka, do 40% suberyny, która jest poliestrem alifatycznych hydroksykwasów i kwasów fenolowych. Obecność fenoli pozwala zaliczyć suberynę do substancji o charakterze aromatycznym; towarzyszą jej przeważnie substancje tłuszczowe i woski (Hegnauer 1962). Ponadto w korze brzoź występują garbniki, których zawartość wzrasta z wiekiem. Hegnauer (1962) podaje, że dwudziestoletnia brzoza omszona zawiera 5,4% garbników, a czterdziestoletnia — 9,6%. Obok garbników w korze brzoź występują barwniki flawonowe (Wollenweber 1974), kwasy, aldehydy i alkohole aromatyczne (Hillis 1962, Krawiarz 1972). Dzięki swej budowie i składowi chemicznemu kora brzozy odznacza się wysokimi właściwościami izolacyjnymi oraz stanowi skuteczną barierę przed zimnem, insolacją i chorobami (Nikitin 1962).

#### LIŚCIE JAKO CENTRUM PRODUKCJI SKŁADNIKÓW ORGANICZNYCH

W liściach brzozy znajduje się komplet struktur i enzymów potrzebnych do przyswajania atmosferycznego CO<sub>2</sub>. Włączenie dwutlenku węgla do dwufosforybulozy rozpoczyna cykliczny proces biosyntezy monosacharydów. Hegnauer (1964) podaje, że liście i pędy *B. pendula* zawierają następujące cukry:

cukier	zawartość w % świeżej masy pędu <i>B.</i> <i>pendula</i>
sacharoza	0,62
glukoza	0,56
rafinoza	0,04
mezoinozytol	0,02
stachioza	0,03
werbeskoza	0,02

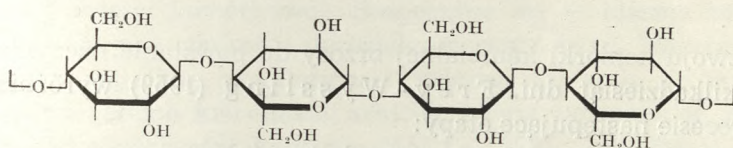
Sacharoza i glukoza są łatwo transportowane z liści do poszczególnych organów, gdzie są wykorzystywane w biosyntezie poszcze-

gólnych składników komórek: celulozy, hemicelulozy i ligniny lub mogą być magazynowane (Siegel 1962).

W liściach brzozy syntetyzowane są również fenole. Są to: kwercetyna oraz jej glukozydy, kemferol i glukozydy, *d*-katechyna, *l*-epikatechyna, kwasy: kawowy, *p*-kumarowy, synapinowy, *p*-hydroksybenzoesowy, galusowy, protokatechusowy, ferulowy, gentyzynowy, waniliowy i syryngowy (Bate-Smith 1961, Hegnauer 1962 i 1964, Krawiarz 1972). Fenole, oprócz funkcji strukturalnych, biorą udział w regulacji procesów wzrostowych — mogą modyfikować aktywność oksydazy kwasu indoloocetowego (Tomaszewski i Thimann 1966).

#### BIOSYNTeza DREWNA

Drewno brzozy zawiera około 40 - 45% czystej celulozy (Surniński 1964, Hegnauer 1964). Celuloza tworzy liniowy polimer od kilkudziesięciu do kilku tysięcy cząstek glukopyranozy połączonych wiązaniami  $\beta$ —1—4 (ryc. 4).



Ryc. 4. Fragment łańcucha celulozy

Około 20% drewna brzozy stanowi hemiceluloza, która obejmuje grupę polimerów różnych cukrów w granicach od kilkunastu do stu kilkudziesięciu jednostek. Najważniejszą hemicelulozą u *B. alleghaniensis* i *B. papyrifera* jest 4-0-metyloglikuroarabinoksylian, stanowiący 80 - 90% całkowitej ilości hemicelulozy (Hamilton i Thompson 1958). W mniejszych ilościach występuje w hemicelulozie glukomannan (1 - 5%), arabogalaktan (około 1%), mannan (1,5 - 3,0%), araban (0,5%) oraz kwas uronowy (około 4%). Freudenberg i Neish (1968) wykazali, że między hemicelulozą a ligniną istnieją wiązania eterowe. Simonson (1971),

stosując metody elektroforezy, wyizolował dwa kompleksy hemicelulozowo-ligninowe: jeden — bogatszy w ligninę i bardziej mobilny oraz drugi — ubogi w ligninę, stabilny. Kreitsberg i inni (1974) oraz Kirillova i Beinert (1974) potwierdzili wyniki Simonsona za pomocą metody rozdzielania kompleksów hemicelulozowo-ligninowych drogą chromatografii kolumnowej z użyciem sit molekularnych.

Około 20% drewna brzozy stanowi lignina (Hegnauer 1962, Surmiński 1964). Lignina zaczyna pojawiać się w okresie kształtowania się ścian wtórnych komórek drewna, gdy jest w pełni wykształcony polisacharydowy zrąb ścian komórek. Odbywa się to u brzozy z pewnym opóźnieniem w stosunku do pierwszych podziałów miazgi. Cytochemiczne obserwacje lignifikacji komórek drewna pokazały, że lignifikacja ostatnich komórek drewna kończy się około 2 tygodnie po ustaniu tych podziałów (Žumer 1969).

#### WZROST I KSZTAŁTOWANIE SIĘ KOMÓREK DREWNA

W rozwoju komórki kambialnej brzozy do powstania naczynia upływa kilkadziesiąt dni. Frey-Wyssling (1959) wyróżnia w tym procesie następujące etapy:

- 1) wytworzenie pierwotnej przegrody komórkowej,
- 2) wytworzenie blaszki środkowej i ściany pierwotnej,
- 3) formowanie ściany wtórnej,
- 4) dojrzewanie i impregnacja substancjami fenolowymi.

Pierwszy etap rozwoju komórek obejmuje podział mitotyczny w kambium. Przegroda między komórkami ma postać przezroczystej szczeliny wypełnionej emulsją. W takiej ścianie pektyny przeważają ilościowo nad celulozą (Sitte 1970). W mikroskopie elektronowym stwierdzono, że ściany komórkowe przed rozpoczęciem wzrostu składają się z włókien (mikrofibryl) splecionych w luźną siatkę. Nitki te mają średnicę około 50 - 300 Å i zbudowane są z pęczków składających się z kilku tysięcy łańcuchów celulozowych.

Drugi etap obejmuje okres wzrostu elongacyjnego. Badania

struktur krystalicznych za pomocą promieni Roentgena wykazały, że podczas wzrostu wydłużeniowego nie następują deformacje i zerwania siatki celulozowej, a nawet nie zwiększają się wymiary oczek sieci. Także grubość ściany nie zmniejsza się w miarę wzrostu powierzchni komórki. Wzrost ściany można więc wyjaśnić przypuszczając, że przejściowo powiększają się średnice oczek, w które plazma natychmiast wplata nowe łańcuchy celulozowe. Samo zaś powiększenie się oczek sieci jest albo wynikiem przejściowego rozluźnienia się wiązań w miejscach skrzyżowania się włókien, albo wynikiem lokalnego zwiększenia się długości mikrofibril dzięki ruchowi ślizgowemu łańcuchów celulozowych wewnątrz pęczka. Pierwsza ewentualność wzrostu ściany tłumaczyłaby zwiększenie stabilizacji powierzchni, gdy tymczasem możliwość rozluźnienia się wiązań tłumaczyłaby zwiększenie się jej plastyczności w tym okresie (F r e y - W y s s l i n g 1959).

W trzecim etapie ustaje synteza substancji pektynowych i zmienia się sposób wbudowywania do ścian komórek nowo utworzonych cząstek celulozy i hemicelulozy. Powstaje parokrotnie grubsza ściana wtórna (H e g n a u e r 1964). Lignifikacja stanowi formę inkrustacji ściany komórkowej. Rozpoczyna się w blaszce środkowej i postępująco obejmuje pozostałe warstwy ścian. Makrocząsteczki ligniny są silnie rozgałęzione i podczas tworzenia się przerastają we wszystkich kierunkach szkielet ściany zapewniając jej w ten sposób właściwości statyczne (S i t t e 1970). Lignifikacja komórek drewna brzozy jest dobrze widoczna po około 2 tygodniach od podziału komórki kambialnej (Ž u m e r 1969). Monomery w postaci glukozydów są dostarczane z kambium do drewniejącej tkanki, gdzie pod wpływem  $\beta$ -glukozydazy uwalniają się i w wyniku działania fenolooksydazy i peroksydazy przekształcają się w rodniki, które samorzutnie polimeryzują dając ligninę (F r e u d e n b e r g i N e i s h 1968).

W ostatnim etapie rozwoju komórki naczyniowej następuje zanik cytoplazmy komórki, wycofanie składników mineralnych i białek do komórek miękiszu. Ściany komórek ulegają inkrustacji substancjami mineralnymi. T a m m (1951) stwierdził, że u brzozy są to głównie szczawiany wapnia.

FAZA GENERATYWNA W ONTOGENEZIE  
OKRES MŁODOCIANY I DOJRZAŁOŚĆ

Pierwsze kwitnienie dzieli ontogenezę drzew na dwie podstawowe fazy: kończąca się fazą młodocianą i rozpoczynającą się fazą dojrzałości (Wareing 1959). Przejście z fazy młodocianej w fazę reprodukcji generatywnej zwane „zmianą fazy” (Brink 1962, według Robinsona i Wareinga 1969) odbywa się po osiągnięciu pewnego wieku charakterystycznego dla danego gatunku drzewa. W Wielkiej Brytanii w przypadku *B. pubescens* i *B. pendula* odbywa się to w wieku 5 - 10 lat (Wareing 1959), natomiast w Polsce rosnąca pojedynczo na wolnej przestrzeni *B. pendula* zaczyna obradzać nasiona w wieku 10 lat, zaś w drzewostanie w wieku 20 - 25 lat (Tomaneck 1966). Poza tymi przeciętnymi danymi notowano kwitnienie u obu wspomnianych gatunków brzoź już w wieku 2 lat (Jonsson 1949, Stern 1961).

Znaczne skrócenie okresu młodocianości w warunkach kontrolowanych uzyskał Huhtinen (1976), który wyselekcjonował wcześniej kwitnące osobniki *B. pendula* drogą kontrolowanych krzyżówek w ciągu trzech pokoleń. Z międzywęźli tak wybranych siewek wyhodował następnie tkankę kalusową, a z niej osobniki, na których kwiaty męskie pojawiły się po 5 miesiącach hodowli, zaś kwiaty żeńskie w 4 miesiące później. W warunkach kontrolowanych siewki *B. pendula* rosnące nieprzerwanie w warunkach długiego dnia zakwitły znacznie szybciej od siewek rosnących w warunkach naturalnych lub w zmiennym fotoperiodzie, przy czym siewki kwitnące były wyższe od nie kwitnących. Na tej podstawie Robinson i Wareing (1969) uważają, że „zmiana fazy” następuje po odbyciu przez komórki merystemów wierzchołkowych określonej liczby podziałów, co wiąże się z osiągnięciem pewnej wysokości charakterystycznej dla danego gatunku.

## OKRESOWOŚĆ KWITNIENIA I OBRADZANIA NASION

Po zmianie fazy drzewa odbywają, w mniej lub bardziej regularnych odstępach czasu, pełne cykle rozmnażania generatywnego. Simanjuk (1964) podaje, że *B. pendula* na obszarze swe-

go występowania w Związku Radzieckim kwitnie intensywnie corocznie. Ten sam gatunek brzozy obradza obficie nasiona w Polsce co 2-3 lata (Tyszkiewicz 1949), a Antosiewicz (1975) podaje, że większe urodzaje wystąpiły w latach: 1952, 1954, 1956, 1958, 1970, 1974. W Holandii natomiast, przy skali obserwacji plonowania nasion do 100, urodzaje sięgające najwyższej wskaźnika 70 występowały co 2-10 lat (la Bastide i van Vredenburg 1970), zaś dla odmiany w Wielkiej Brytanii między dobrymi urodzajami nasion upływają 1-2 lata (Matthews 1955).

Według Sarvasa (1952) dokładne pomiary obfitości pylenia dają możliwość prognozowania urodzaju nasion z dużą pewnością, bowiem liczba kwiatostanów żeńskich waha się z roku na rok zgodnie ze zmianami intensywności pylenia. Porównanie danych o obradzaniu nasion z obserwacjami pylenia w Wielkiej Brytanii wykazało jednak, że zgodność obu procesów jest u brzozy znacznie słabsza niż u innych gatunków drzew wiatropylnych (Hyde 1963).

#### SEZONOWY I DOBOWY PRZEBIEG KWITNIENIA

Zawiązywanie organów generatywnych u brzozy odbywa się w roku poprzedzającym kwitnienie. Kwiatostany męskie u *B. pubescens* zawiązują się na przełomie wiosny i lata, natomiast kwiatostany żeńskie powstają jesienią (Petrovskaja 1954). Już w lipcu w osiach kwiatostanów męskich ustają podziały mitotyczne, trwają one natomiast nadal w zawiązkach pręcików. W drugiej połowie sierpnia w pylnikach tworzą się mikrospory i w takim stanie kwiatostany męskie (wyraźnie już widoczne) zimują (Petrovskaja 1954). Tak więc kwiatostany męskie zawiązują się w warunkach długiego dnia, natomiast ich wzrost i formowanie pyłku odbywa się w warunkach krótkiego dnia (Longman, według Matthews 1963). Kwiatostany żeńskie wchodzą w okres zimy w stadium zawiązków, a ich wzrost i pełne uformowanie odbywa się wiosną w ciągu 3-4 tygodni (Tolstopjatenko 1974). Ukazywanie się pierwszych kwiatostanów żeńskich wyprze-

dza o 1 - 3 dni początek pylenia na tych samych osobnikach (S a r v a s 1952, B i e l a w s k a 1964). Termin kwitnienia zmienia się w zależności od położenia geograficznego. W Wielkiej Brytanii *B. pendula* i *B. pubescens* kwitną w kwietniu (M a t t h e w s 1955), w Polsce (Poznań) *B. pendula* kwitnie w końcu kwietnia (B i e l a w s k a i i n n e 1964), w okolicach Leningradu — na początku maja (T o l s t o p j a t e n k o 1974), a w Finlandii — w końcu maja, przy czym *B. pubescens* zakwita tam mniej więcej o tydzień później od *B. pendula* (S a r v a s 1955). W warunkach Finlandii, gdzie obie brzozy występują z reguły w zmieszaniu, opóźnienie w terminie kwitnienia jest niekorzystne dla *B. pubescens*, gdyż rozprzestrzenianie jej pyłku jest utrudnione przez rozwinięte już liście *B. pendula* (S a r v a s 1952). Różnice między latami w terminie zakwitania w danym położeniu geograficznym są bardzo duże. Według S a r v a s a (1952) w okolicach Helsinek, w ciągu 200 lat obserwacji fenologicznych, najwcześniej notowano kwitnienie 24 kwietnia (w roku 1921), a najpóźniej 16 czerwca (w roku 1867).

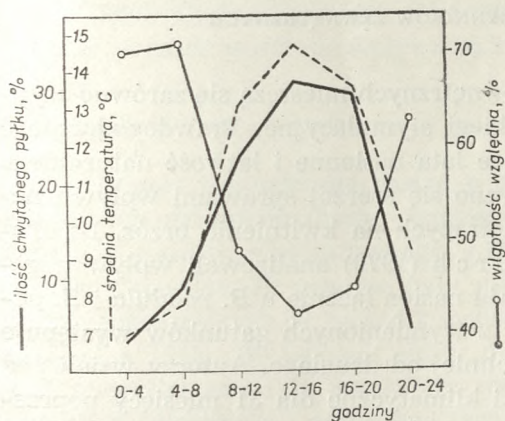
Początek pylenia zarówno w warunkach naturalnych (S c a m o n i 1955, C h a l u p a 1964), jak i w kontrolowanych (S a r v a s 1972), uzależniony jest od temperatury: im jest ona wyższa, tym wcześniej rozpoczyna się pylenie. Porównanie danych z południowej Finlandii, NRD, Polski i Czechosłowacji wykazało, że pylenie *B. pendula* rozpoczyna się w tych położeniach geograficznych po „nagromadzeniu” 4,1 - 5,4<sup>0</sup>/o przeciętnej rocznej sumy temperatur obliczanej od wartości progowej +5°C (S a r v a s 1967). Wysypywanie pyłku trwa w Finlandii średnio u *B. pendula* i *B. pubescens* odpowiednio 10 i 15 dni, jednak większość pyłku, tj. 70 - 80<sup>0</sup>/o wysypuje się w ciągu 2 - 3 dni. Czas pylenia obu gatunków uzależniony jest między innymi od warunków glebowych. W przypadku brzoź rosnących na torfowiskach i bagnach pylenie opóźnia się i przedłuża w porównaniu z drzewami rosnącymi na glebach związłych (S a r v a s 1955).

Kwiaty żeńskie zdolne są do zapylenia w ciągu 2 - 3 dni, przy czym na jednym słupku osiada przeciętnie 3,1 ziarna pyłku (S a r v a s 1952). Mimo dość znacznych wahań w obfитоści wysypywanego pyłku przez *B. pendula* w południowej Finlandii (rok 1950 -



2128 ziaren pyłku/1 mm<sup>2</sup>, rok 1951 — 154 ziarna/1 mm<sup>2</sup>), ilość pyłku nawet w latach względnie słabego pylenia jest wystarczająca do zapylenia wszystkich kwiatów żeńskich (Sarvas 1955). Niemniej jednak udział pustych nasion jest często bardzo wysoki i sięga nawet 80%, co ma duże znaczenie dla odnowienia naturalnego. Przyczyną tego faktu są według Sarvasa (1952) zakłócenia procesów prowadzących do zapłodnienia, które poza intensywnością pylenia zależy jeszcze u brzoź między innymi od żywotności pyłku, zdolności łagiewki pyłkowej do przebicia nabłonka znamienia, stanu fizjologicznego słupków i zdolności zalążków do zapłodnienia. Istnieje wyraźna zgodność między procentowym udziałem słupków z rosnącą wewnątrz nich łagiewką pyłkową, a procentem nasion zdolnych do kiełkowania. Na tej podstawie Sarvas (1952) twierdzi, że jeśli łagiewka pyłkowa przebije się przez nabłonek znamienia, to w zasadzie nie ma już większych przeszkód dla skutecznego zapłodnienia.

Podobnie jak sezonowy przebieg pylenia, również i dobowe cykle wysypywania pyłku są uzależnione od czynników klimatycznych (ryc. 5). Maksimum pylenia u *B. pendula* w Finlandii wystę-



Ryc. 5. Dobowy przebieg pylenia u *B. pendula* w południowej Finlandii. Według Sarvasa (1955)

puje około godziny 15<sup>00</sup>, a u *B. pubescens* około 13<sup>00</sup>. Uwalnianie pyłku z pylników nie jest tylko zjawiskiem mechanicznym, ale podlega, jak się wydaje, pewnemu rytmowi fizjologicznemu. Oka-

zało się bowiem, że nawet dość wysoka temperatura wczesnych godzin nocnych nie zapobiega gwałtownemu zahamowaniu pylenia (S a r v a s 1952).

#### ANOMALIE W ROZWOJU KWIATÓW

Obok kwiatostanów jednopłciowych dość często występują u brzoź kwiatostany obupłciowe o różnej budowie. D e l l i n g s h a u s e n i S t e r n (1958) obserwowali u *B. pendula* i *B. pubescens* takie kwiatostany z pylnikami w częściach wierzchołkowych. T o l s t o p j a t e n k o (1974) wyróżnił trzy typy kwiatostanów obupłciowych u brzoź: ze strefą pylnikową u podstawy kwiatostanu, na jego wierzchołku oraz w części środkowej. Obserwowano także inne anomalie rozwojowe w postaci kwiatostanów męskich ze szczątkowymi pylnikami, bądź pylnikami pozbawionymi pyłku oraz rozety z kwiatostanów żeńskich na końcach pędów (D e l l i n g s h a u s e n i S t e r n 1958).

#### ZALEŻNOŚĆ KWITNIENIA OD CZYNNIKÓW ZEWNĘTRZNYCH

W pojęciu czynników zewnętrznych mieszczą się zarówno czynniki klimatyczne, jak i zabiegi stymulacyjne. Prawdopodobnie z uwagi na często występujące lata nasienne i łatwość naturalnego odnawiania się nie zajmowano się szerzej sprawami wpływu naturalnych czynników zewnętrznych na kwitnienie brzoź. L a B a s t i d e i v a n V r e d e n b u r c h (1970) analizowali wpływ pogody na występowanie urodzaju nasion łącznie u *B. pendula* i *B. pubescens*, z tym że pierwszy z wymienionych gatunków występuje w Holandii o wiele powszechniej od drugiego. Autorzy wzięli pod uwagę następujące czynniki klimatyczne dla 31 miesięcy poprzedzających zbiór nasion: sumę godzin usłonecznienia, przeciętną temperaturę dzienną i sumę opadów. W wynikach analiz podano łączny wpływ wszystkich czynników, można więc tylko powiedzieć, iż najistotniejszy wpływ na kwitnienie brzoź wywiera po-

goda lipca i sierpnia na dwa lata przed kwitnieniem, kwietnia w roku zawiązywania kwiatów oraz lipca w roku kwitnienia.

Wpływ czynników klimatycznych na kwitnienie znajduje potwierdzenie w doświadczeniach. Longman i Wareing (1959) wykazali, że w warunkach długiego dnia lub przy nieprzerwanym oświetleniu siewki *B. pendula* uformowały pierwsze kwiaty przed upływem roku. Znaczne przyspieszenie i nasilenie kwitnienia uzyskano umieszczając jedno-, dwu- i trzyletnie siewki *B. pendula* w tunelu foliowym, wzbogacając równocześnie atmosferę wewnątrz tunelu w dwutlenek węgla (Lepistö 1973). Podejmowano również próby stymulacji kwitnienia przez wywołanie zakłóceń w naturalnym przemieszczaniu się substancji odżywczych w systemie przewodzącym brzoź. Strangulacja (Arnborg 1946, Bergman 1955) oraz obrączkowanie (Wareing i Longman 1960) zwiększyły intensywność kwitnienia, natomiast częściowe uszkodzenie pnia *B. pendula* nie wywołało żadnych skutków w kwitnieniu, co wskazuje na fakt, że przerwanie transportu metabolitów w łyku przez obrączkowanie ma dla zawiązywania kwiatów większe znaczenie niż zahamowanie transportu wody i mineralnych substancji odżywczych w drewnie (Wareing i Longman 1960). Ci sami autorzy stwierdzili również, że odginanie gałęzi *B. pendula* w dół nie wpływa na kwitnienie.

#### OBRADZANIE NASION A PRZYROST

Kwitnienie i obradzanie nasion u brzoź, podobnie zresztą jak i u innych gatunków drzew, wpływają ograniczająco na różne przejawy wzrostu wegetatywnego. Liście pochodzące z owocujących krótkopędów *B. pendula* były mniejsze i słabiej unerwione od liści rozwijających się na krótkopędach wegetatywnych (Więckowska 1965). Wyjątkowo obfity urodzaj nasion w 1967 roku u *B. alleghaniensis* i *B. papyrifera* spowodował również znaczne zmiany w ulistnieniu i przyroście tych brzoź. Liście na krótkopędach były skarłowaciałe lub brakowało ich zupełnie, a w koronach drzew wystąpiło masowe zamieranie pędów na długości 20 - 50 cm od wierzchołka. Przyrosty pędów na długość oraz liczba zawiąza-

nych na nich pąków uległy znacznemu zmniejszeniu, zaś przyrost grubości pnia na wysokości 1,3 m w stosunku do średniego przyrostu z lat ubiegłych był mniejszy u *B. alleghaniensis* o 53<sup>0</sup>/<sub>0</sub>, a u *B. papyrifera* o 36<sup>0</sup>/<sub>0</sub> (Gross 1972).

Instytut Dendrologii PAN  
ul. Parkowa 5  
63-120 Kórnik

#### LITERATURA

- Addicott F. T., Carns H. R., Lyon J. L., Smith O. E., McMeans J. L. 1964. On the physiology of abscisins. Col. Intern. C. N. R. S. Paris, 123: 687 - 703.
- Addicott F. T., Lyon J. L., Okhuma K., Thiessen W. E., Carns H. R., Smith O. E., Cornforth J. W., Milborrow B. V., Ryback G., Wareing P. F. 1968. Abscisic acid: A new name for abscisin II (dormin). *Science* 195: 1443.
- Anić M. 1956. Rhythmus des Höhenwachstums bei Pflanzen verschiedener Holzarten im Laufe ihrer Vegetationsperiode. 12th IUFRO Congr., Oxford, vol. I, 11/101.
- Antosiewicz Z. 1975. Zbiór i przechowywanie nasion brzozy. *Las Polski* 13 - 14 : 15 - 16.
- Arnborg T. 1946. Ett par lyckade resultat av barkringing och strangulering. *Skogen* 33 (5): 84 - 85. For. Abs. 1946, 8: Nr 86.
- Bastide J. G. A. la, van Vredenburch C. L. H. 1970. The influence of weather conditions on the seed production of some forest trees in Netherlands. Meded. Bosbouwproefstation, nr 102.
- Bate-Smith E. G. 1961. The phenolic constituents of plants and their taxonomic significance., *J. Linn. Soc. (Bot.)*, 58 (371) : 95 - 113.
- Bergman F. 1955. Försök med tvangsfruktificering av tall, gran och björk. *Svenska SkogsFören. Tidskr.* 53 (3): 275 - 304. For. Abs. 1957, 18: Nr 3941.
- Bielańska A., Czubińska M., Górska M., Wolska K. 1964. Obserwacje fenologiczne nad drzewami i krzewami aklimatyzowanymi w Ogródzie Botanicznym Uniwersytetu im. Adama Mickiewicza w Poznaniu w latach 1957 - 61. *PTPN, Prace Kom. Biol.* 28 (3).
- Browning B. L. 1963. *The chemistry of wood.* Interscience Publishers.
- Chalupa V. 1964. Dynamika kvetení lesních dřevin. *Prace vyzkum. ust. lesn. ČSSR*, 28: 139 - 173.
- Chalupa V. 1965. Influence of the reduction of leaves on the beginning and course of radial growth. *Comm. Inst. For. Českoslov.* 4 : 61 - 73.

- Chalupa V. 1969. Počatek, trvani a ukončeni vegetačni činnosti u lesnich dřevin. Prace Vyzkum. Ust. Lesn. Hosp. Mysl. 37 : 41 - 68.
- Cornforth J. W., Milborrow B. V., Ryback G., Wareing P. F. 1965. Synthesis of ( $\pm$ ) — abscisin II. Nature 206 : 715.
- Černobrovkina N. P., Kefeli V. I., Ivanova R. P. 1975. Pokoj, rost i ich prirodnye regulatory v počkach i semenach karel'skoj berezy. Fizjol. Rast. 22 (5) : 1013 - 1020.
- Eagles C. F., Wareing P. F. 1963. Dormancy regulators in woody plants. (Experimental induction of dormancy in *Betula pubescens*). Nature 199 : 874 - 875.
- Eagles C. F., Wareing P. F. 1964. The role of growth substances in the regulation of bud dormancy. Physiol. Plant. 17 (3) : 697 - 709.
- Freudenberg K., Neish A. C. 1968. Constitution and biosynthesis of lignin. Springer Verlag.
- Frey-Wyssling A. 1959. Die Pflanzliche Zellwand. Springer, Berlin.
- Gamburg K. Z. 1970. Fitogormony i kletki. Izd. Nauka, Moskva.
- Gross H. L. 1972. Crown deterioration and reduced growth associated with excessive seed production by Birch. Can. J. Bot. 50 (12) : 2431 - 2437.
- Gulisašvili V. Z. 1948. Narušenije pokoja, periodičnosti vegetacii i ritmiki rosta u nekotorych drevesnych porod v uslovijach svetokultury. Priroda, Moskva, 37 (3) : 63 - 66.
- Habjörg A. 1972. Effects of photoperiodic and temperature on growth and development of three latitudinal and three altitudinal populations of *Betula pubescens* Ehrh. Meld. Norges Landbrukshøgskole 51 (2).
- Hamilton J. K., Thompson N. S. 1958. A comparison of the carbohydrates of hardwoods and softwoods Pulp and Paper Magazine of Canada 59 (232).
- Harrison M. A., Saunders P. F. 1975. The abscisic acid content of dormant Birch buds. Planta 123 (3) : 291 - 298.
- Hegnauer R. 1962. Chemotaxonomie der Pflanzen. Birkhäuser Verlag Basel und Stuttgart T. 1.
- Hegnauer R. 1964. Chemotaxonomie der Pflanzen. *Betulaceae*. Birkhäuser Verlag Basel und Stuttgart T. 3 : 255 - 268.
- Hillis W. E. 1962. Wood extractives. Academic Press New York—London.
- Hillman S. K., Phillips I. D. 1970. Transport and metabolism of indol-3- (acetic acid-2-<sup>14</sup>C). J. Exp. Bot. 21 (69) : 959 - 967.
- Huhtinen O. 1976. Early flowering of birch and its maintenance in plants regenerated through tissue cultures. Acta Hort. 56 : 243 - 249.
- Huikari O., Paarlahti K. 1967. Results of field experiments on the ecology of pine, spruce, and birch. Comm. Inst. For. Fenn. 64.1.

- Hyde H. A. 1963. Pollen-fall as a means of seed prediction in certain trees. *Grana Palynologica* 4 (2) : 217 - 230.
- Jonsson H. 1949. Hereditary precocious flowering in *Betula verrucosa* and *B. pubescens*. *Hereditas* 35 (1) : 112 - 114. For. Abs. 1948 - 49, 10 : nr 2461.
- Kairiukštis L. A., Juodvalkis A. I. 1968. Sezonnij rost derev'ev i zavisimost' intensivnosti rosta od faktorov vnešnej sredy. Mat. konf. po voprosam dendrochronologii i dendroklimatologii, Vil'nius: 89 - 93.
- Kefeli V. I., Vlasov P. V., Tureckaja R. C., Sembdner G., Dathe W. 1977. Endogenous hormones and inhibitors in birch (*Betula pendula* Roth.) during dormancy and breaking of buds. Intern. Conf. Regulation of Developmental Processes in Plants, Halle 1977 : 188.
- Kirillova V. V., Beinart I. I. 1974. Uniformity of the structure of the macromolecules of Birch glucuronoxylan. *Chimija Drev.* 15 : 27 - 31.
- Krawiarz K. 1972. Phenolic compounds in the karelian birch — *Betula pendula* Roth. var. *carelica* (Merklin) Hejtmanek. *Arboretum Kórnické XVII* : 201 - 208.
- Kreitsberg Z. N., Aronchik B. M., Sergeeva V. N. 1974. XIII. Gel chromatographic investigation of the ligno-carbohydrate complexes of Birch wood. *Chimija Drev.* 1 : 78 - 82.
- Ladefoged K. 1952. The periodicity of wood formation. *Biol. Skrifter Kgl. Dansk Videnskabernes Selskab* 7 (3).
- Leman V. M. 1950. Uskorennoe vyraščivanije sejancev drevesnych pri pomošči električeskogo sveta. *Lesn. Chozj.* 1 : 60 - 63.
- Lenton J. R., Perry V. M., Saunders P. F. 1971. The identification and quantitative analysis of ABA in plant extracts by gas-liquid-chromatography. *Planta* 96 : 271 - 280.
- Lenton J. R., Perry V. M., Saunders P. F. 1972. Endogenous abscisic acid in relation to photoperiodically induced bud dormancy. *Planta* 106 (1) : 13 - 22.
- Leopold A. C. 1964. *Plant Growth and Development*. Mc Graw - Hill Book Co.
- Lepistö M. 1973. Accelerated birch breeding in plastic greenhouse. *For Chron.* 49 (4) : 1 - 2.
- Longman K. A., Wareing P. F. 1959. Early induction of flowering in Birch seedlings. *Nature* 184 (4704) : 2037 - 2038.
- Matthews J. D. 1955. Production of seed by forest trees in Britain. *For. Comm. Rep. For. Res. for year ended March 1954* : 64 - 78.
- Matthews J. D. 1963. Factors affecting the production of seed by forest trees. *For. Abs.* 24 (1) : I - XIII.

- Nikitin N. I. 1962. Chimija drevesiny i cellulozy. Moskva—Leningrad : 525.
- Ovsiannikov V. G. 1945. K izučeniju obrazovanija godičnych kolec drevesiny. Naučnye Zapiski Voronežskogo Lesochozj. Inst. 8 : 35 - 43. For. Abs. 1946, 8 : Nr 2368.
- Petrovskaja T. P. 1954. O zimnem roste i differenciacii cvetończych poček drevesnych rastenij. Dokl. Akad. Nauk SSSR 96(1): 213 - 216.
- Phillips I. D., Wareing P. F. 1958. Studies in dormancy in sycamore. I. Seasonal changes in growth substance content of the shoot. J. Exp. Bot. 9: 350 - 364.
- Robinson P. M., Wareing P. F., Thomas T. H. 1963. Isolation of the inhibitor varying with photoperiod in *Acer pseudoplatanus*. Nature 199(4896): 875.
- Robinson P. M., Wareing P. F. 1969. Experiments on the juvenile — adult phase change in some woody species. New Phytol. 68: 67 - 68.
- Sarvas R. 1948. Tutkimuksia koivun uudistumisesta Eteläsuomessa. Comm. Inst. For. Fenn. 35.4.
- Sarvas R. 1952. On the flowering of Birch and the quality of seed crop. Comm. Inst. For. Fenn. 40.7.
- Sarvas R. 1955. Investigation into the flowering and seed quality of forest trees. Comm. Inst. For. Fenn. 45.7.
- Sarvas R. 1967. The annual period of development of forest trees. Proc. Finn. Acad. Sci. Lett. 1965: 211 - 231.
- Sarvas R. 1972. Investigation on the annual cycle of development of forest trees. Active period. Comm. Inst. For. Fenn. 76.3.
- Sarvas R. 1973. The annual development cycle of forest trees. IUFRO WP S.2.01.4. Symp. Dormancy in Trees, Kórnik, Poland.
- 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.
- Scamoni A. 1955. Beobachtungen über den Pollenflug der Waldbäume in Eberswalde. Z. Forstgenetik 4(4/5): 113 - 122.
- Seshadri I. K., Vadantham T. N. 1971. Chemical examination of the bark and heartwoods of *Betula* species of American origin. Phytochemistry 10(4):897 - 898.
- Siegel S. M. 1962. The Plant cell wall. Pergamon Press, Oxford—London—New York—Paris.
- Simonson R. 1971. Hemicellulose — lignin compounds in Birch wood. Svensk. Papp. Tidn. 74 (19) : 604 - 606.
- Sitte P. 1970. Struktura i ultrastruktura komórki roślinnej. PWRiL Warszawa.
- Sokołowska J. 1965. Drzewiaste rośliny przewodnie fenologicznych pór roku w Polsce. Roczn. Dendrol. 19: 75 - 86.

- Stern K. 1961. Über den Erfolg einer über drei Generationen geführten Auslese auf frühes Blühen bei *Betula verrucosa*. *Silvae Gen.* 10: 48 - 51.
- Sundvor T. 1956. Studies on the date in autumn when diameter increment of deciduous trees in Vestland ceases. *Blyttia* 14: 122 - 125. *For. Abs.* 1959, 20: nr 3585.
- Surmiński J. 1964. Skład chemiczny tkanek patologicznych drzewnych narośli rakowatych. *Roczn. Dendrol.* 18: 63 - 77.
- Surmiński J., Dziurzyński A. 1976. Ważniejsze substancje chemiczne kory niektórych gatunków drzew liściastych. *Wiad. Bot.* 20(4): 227 - 232.
- Šimanjuk A. P. 1964. *Biologija drevesnych i kustarnikovyh porod SSSR.* Izd. Prosveščeniye, Moskva.
- Tamm C. O. 1951. Seasonal variation in composition of birch leaves. *Physiol. Plant.* 4(461): 1515.
- Tolstopjatenko A. I. 1974. Oboepolovye socvetija u vidov *Betula*. *Bot. Žurn.* 59(12): 1834 - 1844.
- Tomanek J. 1966. *Botanika leśna.* PWRiL, Warszawa.
- Tomaszewski M., Thimann K. V. 1966. Interactions of phenolic acids metallic ions and chelating agents on auxin — induced growth. *Plant Physiol.* 41 (9) : 1443 - 1454.
- Tyszkiewicz S. 1949. *Nasiennictwo leśne.* Warszawa.
- Wareing P. F. 1954. Growth studies in woody species. The locus of photoperiodic perception in relation to dormancy. *Physiol. Plant.* 7: 261 - 277.
- Wareing P. F. 1959. Problems of juvenility and flowering in trees. *J. Linn. Soc. (Bot.)* 56: 282 - 289.
- Wareing P. F., Eagles C. F., Robinson P. M. 1964. Natural inhibitors and dormant agent. *Coll. Intern. C.N.R.S. Paris* 123: 377 - 387.
- Wareing P. F., Longman K. A. 1960. Studies on the physiology of flowering in forest trees. *For. Comm. Rep. For. Res. for year ended March 1959:* 109 - 110.
- Watson J. D. 1975. *Biologia molekularna genu.* PWN, Warszawa.
- Więckowska I. 1965. Wpływ kwiatostanu żeńskiego na kształt liści brzozy brodawkowatej. *Acta Soc. Bot. Pol.* 34(2): 273 - 286.
- Wollenweber E. 1974. Flavonoid excretion in *Betula* species. *Biochemie und Physiologie der Pflanzen* 166(5/6): 425 - 428.
- Zenk M. H. 1970. Phytohormone und Genaktivität. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 83: 325 - 344.
- Žumer M. 1969. Vekstrytme hos noen skogstraer i forskjellige høydelag. *Meld. Norges Landbrukshøgskole* 48(5).



## PHYSIOLOGY OF GROWTH AND DEVELOPMENT

## Summary

In the chapter concerning life cycle of birch the authors present the pattern of development during the vegetative period. Against the pattern of seasonal vegetative development the role of phytohormons, photoperiod and temperature on the growth and dormancy is discussed. Also the general problem of the chemical processes connected with growth and development, especially the role of leaves and production of organic substances in the growth of vessels is discussed. Describing the generative cycle the following stages were discussed: juvenility, maturity, problems of periodicity of seed crops, the course of flowering, the factors influencing flowering and seed crops, the relation between flowering and seed yield and growth increment.



Samosiew brzozy gruczołkowej w Nadleśnictwie Tabórz na Pojezierzu Mazurskim (Fot. K. Jakusz)