

niki doświadczeń KURM (1987) wskazują natomiast, że potraktowanie drzew tego gatunku kinetyną hamowało opadanie kwiatostanów żeńskich. BA zwiększała też stymulację kwitnienia wywołaną podaniem gibereliny u *Pseudotsuga menziesii* (ROSS i PHARIS 1976) i u *Picea sitchensis* (TOMPSETT 1977). Znane są także próby regulacji kwitnienia u szpilkowych za pomocą etyleny. Ethrel, związek wydzielający etylen, stymulował inicjację kwiatów żeńskich u *Picea abies* (REMRÖD 1976b) oraz wzmacniał u niektórych szpilkowych stymulujący kwitnienie wpływ gibereliny (por. BONNET-MASIMBERT 1987).

### 5.2.8 UWAGI KOŃCOWE

Dane przedstawione w niniejszym opracowaniu wskazują, że u roślin z rodziny *Pinaceae* fitohormony (auksyny, gibereliny, cytokininy, kwas abscysynowy i etylen), podobnie jak i u innych roślin wyższych, pełnią istotną rolę w procesach wzrostu i rozwoju. Kontrolują one wszystkie etapy tych procesów, począwszy od kiełkowania i najwcześniejszych faz wzrostu siewek, aż do starzenia się rośliny. Wiadomości nasze o roli tych związków w procesach fizjologicznych szpilkowych są jednak znacznie skromniejsze

w stosunku do wiadomości, jakie posiadamy odnośnie do roślin okrytozalążkowych, zwłaszcza zielnych, stanowiących znacznie łatwiejszy materiał doświadczalny. W ostatnich dziesięcioleciach uzyskano jednak szereg nowych informacji w tym zakresie. Porównując przedstawione tu dane z informacjami podanymi w ostatniej pracy przeglądowej autora, dotyczącej tego problemu (MICHNIEWICZ 1976), widać wyraźnie, że pogłębiło znacznie wiadomości dotyczące identyfikacji poszczególnych związków chemicznych pełniących rolę regulatorów wzrostu, występujących u rodziny *Pinaceae*. Duże osiągnięcia uzyskano zwłaszcza w badaniach nad rolą giberelin w procesie kwitnienia. Otrzymano też szereg nowych informacji, które mogłyby umożliwić praktyczne stosowanie regulatorów wzrostu w procesach wzrostu i rozwoju *Pinaceae*. Nie mniej jednak konieczne są dalsze badania, zwłaszcza nad identyfikacją chemiczną poszczególnych regulatorów wzrostu występujących u tych roślin; nad wyjaśnieniem przyczyn słabej reakcji szpilkowych na egzogenne regulatory wzrostu w porównaniu z okrytozalążkowymi oraz badania nad możliwością praktycznego stosowania tych związków, szczególnie w procesach ukorzenia i kwitnienia.

## 5.3. FIZJOLOGIA KWITNIENIA I OBRADZANIA\*

### 5.3.1. FAZA GENERATYWNA W ONTOGENEZIE

#### 5.3.1.1. FAZA JUWENILNA I DOJRZAŁOŚĆ GENERATYWNA SIEWEK

Pierwsze kwitnienie dzieli ontogenezę drzewa na fazę juwenilną i fazę dojrzałości (WAREING 1959). Czas zmiany fazy, a więc wiek rozpoczęcia kwitnienia, uzależniony

jest od warunków wzrostu. Osobniki z tych samych proveniencji, rosnące w pobliżu zakładów fosforowych, zawiązały pierwsze kwiaty żeńskie 4 lata później w porównaniu z tymi, które rosły w warunkach kontrolnych, poza zasięgiem oddziaływania emisji przemysłowych (OLEKSYN i in. 1992). Rosnące na otwartej przestrzeni pojedyncze drzewa sosny zwyczajnej w Bośni zaczynają zwykle

\*Opracował WŁADYSŁAW CHALUPKA

kwitnąć w wieku około 10 lat, na brzegu drzewostanu – w wieku 10 do 12 lat, a wewnątrz drzewostanu – po 20 latach (PANOV 1950). Na uprawach sosny zwyczajnej w Polsce i Ameryce Północnej obserwowano pierwsze kwiaty żeńskie w wieku 3-5 lat (WRIGHT 1964; GERHOLD 1966; WRIGHT i in. 1966; TEICH i HOLST 1969; OLEKSYN i in. 1992). Kwiaty żeńskie pojawiają się zwykle w pierwszej kolejności, a dopiero później, w wieku 10-15 lat, zawiązują się pierwsze kwiaty męskie (WAREING 1958). Nie jest to jednak bezwzględna regułą, bowiem w doświadczeniach proweniencyjnych z sosną zwyczajną w USA obserwowano sporadycznie kwiaty męskie już na 2-letnich siewkach (WRIGHT 1964; WRIGHT i in. 1966). GIERTYCH (1976) uważa pojawianie się kwiatów męskich w pierwszej kolejności za przejaw aktualnego stanu fizjologicznego merystemów wierzchołkowych, nie związany z przebiegiem ontogenezy. Stąd też, za właściwe zakończenie fazy juwenilnej u sosen należy uznać, zdaniem tego autora, uformowanie pierwszych kwiatów żeńskich.

Liczba osobników osiągających fazę dojrzałości zwiększa się w populacji z roku na rok. W szóstym, siódmym i ósmym roku życia procent siewek sosny zwyczajnej z kwiatami żeńskimi na uprawach w USA wynosił odpowiednio: 1, 7 i 22%, przy czym większość spośród kwitnących osobników wykazywała skłonność do corocznego zawiązywania kwiatów (WRIGHT i in. 1966). Na Białorusi udział drzew zawiązujących szyszki w drzewostanie wzrastał z 0,7% w wieku 20 lat do 91,8% w wieku 130 lat, by pozostać na zbliżonym poziomie do wieku 210 lat (AZNEV 1970a). Maksymalne natężenie kwitnienia i obradzania nasion sosna zwyczajna osiąga w wieku od 60 do 100 lat (MATTHEWS 1955).

### 5.3.1.2. ROZWÓJ GENERATYWNY SZCZEPÓW

Rozwój generatywny i wegetatywny szczepów sosny zwyczajnej był szczegółowo obserwowany przez GIERTYCHA (1970a). Analizował on rozwój dwóch typów zrazów: „żeńskich”, pobieranych do szczepień ze stre-

fy koron, w której zwykle zawiązują się tylko kwiaty żeńskie oraz „męskich”, pochodzących z tej strefy koron, gdzie rozmieszczone są kwiaty męskie. W ciągu dwóch lat po szczepieniu obserwowano zahamowanie wzrostu na wysokość zarówno u zrazów „żeńskich”, jak i „męskich”. Przejawiało się to w zupełnym braku odgałęzień bocznych w rok po szczepieniu i nielicznym ich występowaniu u niektórych szczepów w drugim roku. Dopiero w trzecim sezonie wegetacyjnym szczepy wytworzyły przeciętnie po 5-6 pędów bocznych, a intensywny wzrost i dalszy rozwój ugałęzienia obserwowano w piątym i szóstym roku po szczepieniu (GIERTYCH 1970a; DOLGOLIKOV 1970).

Wykształcenie pędów bocznych warunkuje uformowanie się pierwszych kwiatów. Istnieje w rozwoju szczepów okres wyłącznego zawiązywania kwiatów żeńskich (BANO i MARJAI 1961; KOSKI 1975; BHUMIBHAMON 1978). Sporadycznie kwiaty te obserwowano u szczepów „żeńskich” w drugim sezonie wegetacyjnym po szczepieniu. Na szczepach „męskich” pierwsze kwiaty żeńskie pojawiły się w rok później, jednak już w czwartym roku po szczepieniu oba typy szczepów nie różniły się liczbą zawiązanych kwiatów żeńskich (GIERTYCH 1970a). Wiek zawiązywania pierwszych kwiatów żeńskich na szczepach sosny zwyczajnej jest uzależniony również od ich pochodzenia klonowego. Udział klonów kwitnących wzrasta z roku na rok, a w wieku około 10 lat praktycznie wszystkie klony wchodzące w skład plantacji nasiennej kwitną (VAN'T LEVEN 1979).

Nieliczne kwiaty męskie pojawiają się w drugim i trzecim roku po szczepieniu, bez względu na pochodzenie zrazów (DOLGOLIKOV 1970; GIERTYCH 1970a; TUČIN i ŠIROTKIN 1983). W wieku 4-7 lat kwiaty męskie pojawiały się na dolnych gałęziach w przeciętnej liczbie 5-10 na szczep (DOLGOLIKOV 1970). Do wieku 12-15 lat szczepy wytwarzały więcej kwiatów żeńskich niż męskich (BHUMIBHAMON 1978; EFIMOV 1980; NIKKANEN i VELLING 1987). Znaczny wzrost liczby kwiatów męskich obserwuje się w wieku około 15 lat, kiedy to wszystkie szczepy na plantacji na-

siennej zaczynają te kwiaty zawiązywać (BANO i MARJAI 1961; BAUMEISTER 1975; TUČIN i ŠIROTKIN 1983), a przeciętna ich liczba na jeden szczep sięga 500 (HADDERS 1985); około 20 lat po szczepieniu liczba kwiatów męskich już pięciokrotnie przewyższała liczbę kwiatów żeńskich (BHUMIBHAMON 1978).

### 5.3.1.3. CYKL ROZMNAŻANIA GENERATYWNEGO

Inicjacja zawiązków kwiatowych u sosny zwyczajnej odbywa się na rok przed kwitnieniem i jest pierwszym anatomicznie rozpoznawalnym etapem cyklu generatywnego. Cykl ten w przypadku kwiatów żeńskich trwa 3 lata. W pierwszym roku inicjują się zawiązki kwiatów i rozwija się megasporofil. W drugim roku odbywa się kwitnienie, zapylenie i mejoza w komórkach macierzystych megaspor, a w trzecim roku tworzą się rodnie i dochodzi do zapłodnienia (patrz ryc. 4.6 w rozdz. 4). Cykl rozwojowy kwiatów męskich trwa 2 lata. W pierwszym roku inicjują się zawiązki kwiatowe i rozwijają mikrosporofole, natomiast drugi rok, to mejoza w komórkach macierzystych pyłku, formowanie ziaren pyłku i pylenie. Szczegółowe informacje na ten temat znajdzie czytelnik w rozdziale 4.

#### 5.3.1.3.1. Inicjacja i różnicowanie organów generatywnych

Procesy wzrostowe w pędzie uformowanym w poprzednim roku rozpoczynają się u sosny zwyczajnej na przełomie marca i kwietnia, a równocześnie trwa formowanie i rozwój nowego pąka zimowego z zawiązkiem pędu przyszłorocznego (HEJNOWICZ 1982). W końcu drugiej dekady czerwca, w pachwinach wcześniej uformowanych łusek wspierających, rozpoczyna się inicjacja krótkopędów, trwająca do pierwszej połowy sierpnia: odpowiednikami krótkopędów są kwiaty męskie, umiejscowione w dolnej strefie formowanego pędu. W końcu czerwca można rozróżnić dwa typy pąków terminalnych: z istniejącymi już licznymi zawiązkami oraz bez zawiązków lub tylko z pojedynczymi wzgórkami. W ciągu lipca stają się wi-

doczne, że te pierwsze to pąki kwiatowe męskie, których inicjacja wyprzedza o około 10 dni inicjację krótkopędów (HEJNOWICZ 1982).

Okres lipca i sierpnia jest fazą słabnącego rozwoju zawiązka pędu przyszłorocznego, kończącego się na przełomie sierpnia i września. Pod koniec tej fazy, w połowie sierpnia, rozpoczyna się inicjowanie zawiązków bocznych pąków długopędowych w górnej strefie formującego się pędu przyszłorocznego. W tym samym mniej więcej czasie wykształcają się zawiązki kwiatów żeńskich, które w pąku zajmują położenie analogiczne do położenia zawiązków bocznych pąków długopędowych (HEJNOWICZ 1982).

Na podstawie przytoczonych wyżej informacji można stwierdzić istnienie wyraźnego odstępu czasu między inicjacją męskich i żeńskich organów generatywnych, który w warunkach klimatycznych Polski sięga od 1,5 do 2 miesięcy. Podobną różnicę w czasie stwierdzono w Finlandii, gdzie pierwsze zawiązki kwiatów męskich obserwowano na początku sierpnia, a pierwsze zawiązki żeńskie – we wrześniu (KUPILA-AHVENNIEMI 1970). Natomiast na Łotwie między początkiem inicjacji kwiatów męskich (przełom czerwca i lipca) a żeńskich (druga połowa lipca) upływają tylko dwa – trzy tygodnie (LAURA 1973).

#### 5.3.1.3.2. Kwitnienie, zapylenie i zapłodnienie

Przebieg wiosennego rozwoju pąków kwiatowych jest związany ściśle z wysokością temperatury powietrza (SARVAS 1972). Przykładem takiej zależności może być rozpoczęcie kwitnienia męskiego u sosny zwyczajnej po osiągnięciu około 15 do 17% przeciętnej rocznej sumy ciepła, liczonej jako suma nadwyżek średnich dobowych temperatur ponad wartość progową  $+5^{\circ}\text{C}$  (SARVAS 1967; BOYDAK 1977). Podana wyżej wielkość rocznej sumy ciepła osiągana jest w różnych terminach, co decyduje o różnicach geograficznych w rozpoczynaniu pylenia. W Finlandii rozpoczyna się ono najwcześniej w końcu maja, a najpóźniej w połowie czer-

wca i trwa przeciętnie od jednego do dwóch tygodni (SARVAS 1962); w ekstremalnych warunkach klimatycznych przy północnej granicy lasu pylenie rozpoczyna się na przełomie czerwca i lipca (HUSTICH 1948; 1956; KOZUBOV 1974). Kwitnienie męskie w Polsce rozpoczyna się przeciętnie na przełomie pierwszej i drugiej dekady maja, a wysypywanie pyłku z woreczków pyłkowych trwa około 2-3 tygodni (BOROWIK 1963; WESOŁY 1982; CHAŁUPKA – dane niepublikowane). W północnych Czechach pylenie trwa około trzech tygodni w maju, z tym, że okres najobfitszego pylenia (między 10 a 90% wysypanego pyłku) trwa tylko 5 dni (CHAŁUPA 1964). Na południowej granicy zasięgu (północna Turcja) pylenie sosny zwyczajnej zaczyna się na przełomie maja i czerwca, by ustać po 9-19 dniach (BOYDAK 1977).

Ilości wytworzonego pyłku (mierzone liczbą chwytyanych ziaren) wahają się znacznie z roku na rok (tab. 5.3). O obfitości pylenia można również wnioskować na podstawie ciężaru opadających kwiatów męskich, przemnożonego przez współczynnik 0,75 (SARVAS 1962). W ten sposób ustalono, iż w południowej Finlandii, w 100-letnim drzewostanie sosny zwyczajnej wysypuje się rocznie przeciętnie 34,5 kg pyłku na hektar. Zbliżoną średnią produkcję roczną pyłku – 35,9 kg/ha – obliczoną według metody SARVASA, uzyskano w 67-letnim drzewostanie sosnowym w okolicy Kórnika (CHAŁUPKA i FÖBER 1977). W latach obfitego pylenia produkcją pyłku sięga nawet 100 kg/ha, a poza obfitością kwitnienia zależy ona również od wielkości kwiatów męskich, bowiem z 1 cm bieżącego kwiatu wysypuje się przeciętnie 0,028 g pyłku (KOSKI 1978). Po wysypaniu pyłku prawie wszystkie kwiaty męskie opadają w ciągu

najbliższych pięciu miesięcy (CHAŁUPKA i FÖBER 1977).

Sezonowy i dobowy przebieg pylenia (ryc. 5.13) jest pozytywnie skorelowany ze średnią dobową temperaturą i wilgotnością powietrza (SARVAS 1962; CHAŁUPA 1964; BOYDAK 1977; MAZULA 1988). Krótkotrwałe deszcze tylko w nieznacznym stopniu zakłócają pylenie, natomiast kilkudniowe opady przerywają je zupełnie (SARVAS 1962). Nadmierna wilgotność powietrza powoduje także szybką utratę żywotności pyłku (EHRENBERG i SIMAK 1957). Silny wiatr przyspiesza uwalnianie pyłku z woreczków pyłkowych, a dzięki swej lekkości pyłek sosny zwyczajnej może migrować na odległość nawet około 1000 km (TICHOMIROV 1950).

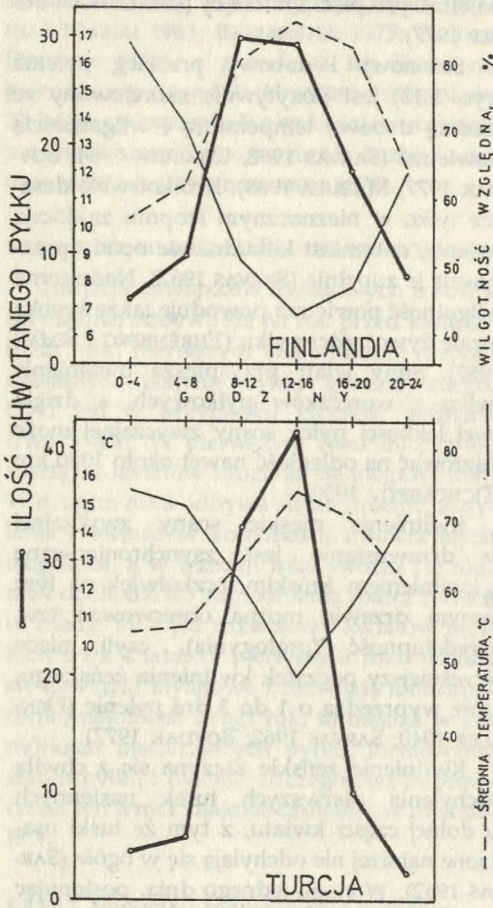
Kwitnienie męskie sosny zwyczajnej w drzewostanie jest zsynchronizowane z kwitnieniem żeńskim, aczkolwiek na tym samym drzewie można obserwować tzw. przedstępność (protogynia), czyli nieco wcześniejszy początek kwitnienia żeńskiego, które wyprzedza o 1 do 3 dni pylenie (DENGLER 1940; SARVAS 1962; BOYDAK 1977).

Kwitnienie żeńskie zaczyna się z chwilą odchylenia pierwszych łusek nasiennych w dolnej części kwiatu, z tym że łuski osadzone najniżej nie odchylają się w ogóle (SARVAS 1962). W ciągu jednego dnia, postępująco ku wierzchołkowi kwiatu, odchylają się pozostałe łuski i w ten sposób kwiaty żeńskie osiągają zdolność do zapylenia, trwającą według SARVASA (1962) 3 do 4 dni, a według innych badaczy 7 do 16 dni (DENGLER 1940; BOYDAK 1977; WESOŁY 1982). W tym czasie dochodzi do zapylenia, czyli wnikięcia ziaren pyłku między łuski nasienne kwiatów żeńskich. W zależności od obfitości pylenia w drzewostanie, jeden załazek otrzymuje

Tabela 5.3

Obfitość pylenia sosny zwyczajnej w Finlandii (wg SARVASA 1962)

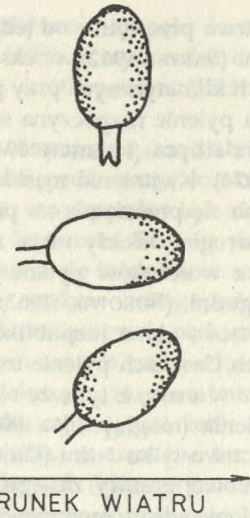
	Lata									
	1950	1951	1952	1953	1954	1955	1956	1957	1958	1959
Liczba ziaren pyłku na 1 m <sup>2</sup>	484	1361	–	935	1248	1440	141	518	2202	36



Ryc. 5.13. Dobowy przebieg pylenia u *Pinus sylvestris* L. w południowej Finlandii (wg SARVASA 1955) i północnej Turcji (wg BOYDAKA 1977)

średnio 1,9 do 7,9 ziaren pyłku. Istnieje znaczna zmienność w liczebności zalążków zawartych w szyszce, uzależniona przede wszystkim od wielkości szyszki i liczby łusek nasiennych. Przeciętnie tylko na około 15 do 30% łusek nasiennych w górnej części szyszki znajdują się zalążki zdolne do zapłodnienia. Pozostałe łuski, rozmieszczone u podstawy i na wierzchołku szyszki, pozostają sterylne (SARVAS 1962).

Wydaje się, że zapylenie u sosen nie jest tylko prostym skutkiem przypadkowego natknięcia się unoszonego pyłku na powierzchnię kwiatu żeńskiego. Badania modelowe w tunelu aerodynamicznym wykazały istnienie, specyficznych dla każde-



Ryc. 5.14. Osiadanie pyłku sosnowego na kwiatkach żeńskich w zależności od ich pozycji. Miejsca zakropkowane oznaczają strefy z największą ilością ziaren pyłku (wg NIKLASA i PAWU 1982)

go z badanych gatunków sosen (w tym także dla *P. sylvestris*), zawirowań powietrza opływającego kwiaty żeńskie. Zawirowania te ułatwiają osiadanie ziaren pyłku na powierzchni kwiatu żeńskiego tego samego gatunku, powodując jednocześnie zwiększenie ilości osadzanego pyłku w pewnych strefach kwiatów żeńskich, w zależności od ich ustawienia względem kierunku ruchu powietrza (ryc. 5.14). Zdaniem autorów tych badań u sosen istnieje swego rodzaju „wież aerodynamiczna”, wyrażająca się w wyraźnej preferencji kwiatu żeńskiego wobec pyłku tego samego gatunku (NIKLAS i KYAW 1982).

W dalszym ciągu procesu zapylenia część ziaren pyłku przedostaje się poprzez okienko (mikropyle) do komory pyłkowej, w bezpośrednie sąsiedztwo ośrodka (nucellusa). Przemieszczanie to odbywa się przeważnie nocą, przy wysokiej wilgotności powietrza, dzięki tzw. mechanizmowi kropelkowemu. Kropelka gęstej cieczy wydzielana jest przez osłonkę gromadzi się w komorze pyłkowej na wierzchołku ośrodka, skąd wylewa się na zewnątrz, między ramiona mikropyle. Wraz z obniżaniem się wilgotności powietrza nad ranem kropelka cieczy kurczy się i wciąga kilka ziaren pyłku do komory pyłkowej, na wierzchołek ośrodka. Komora pyłkowa ze względu na swoją pojemność mieści najczęściej 1 do 3 ziaren pyłku, a wyjątkowo 5 lub więcej (SARVAS 1962). Kilka dni po przedostaniu się do komory pyłkowej ziarna pyłku

kielkują, a tworzące się lagiewki pyłkowe wrastają w kanakę osrodka. Dopiero jednak w czerwcu następnego roku, około 13 miesięcy po zapyleniu, dochodzi do zapłodnienia i rozpoczyna się rozwój zarodka (HÅKANSSON 1956; SARVAS 1962). Sam proces zapłodnienia trwa u sosny od 10 do 24 godzin (CHIRA 1967, cyt. KOZUBOV 1974). Roczna przerwa między zapyleciem a zapłodnieniem wyróżnia rodzaj *Pinus* spośród wszystkich innych rodzajów rodziny *Pinaceae*.

### 5.3.1.3.3. Okresowość powtarzania cyklu generatywnego

Zawiązywanie kwiatów żeńskich sosny zwyczajnej w miejscach długopędów, a męskich w miejscach krótkopędów sprawia, że mogą się one zawiązywać co roku. Z tego względu u sosny nie zdarzają się praktycznie lata bez kwitnienia, a dobre lub obfite kwitnienia występują u tego gatunku częściej niż u świerka i nierzadko w dwóch kolejnych latach (HAGNER 1965; RUMMUKAINEN 1975).

Charakterystyczne dla lat obfitego kwitnienia u sosny zwyczajnej jest obniżenie strefy występowania kwiatów żeńskich w koronach, wzrost liczby kwiatów na jednym pędzie oraz pojawienie się kwiatów obu płci na tych samych pędach (KOZUBOV 1974). Lata obfitego kwitnienia żeńskiego pokrywają się zwykle z latami odpowiednio obfitego kwitnienia męskiego, chociaż te ostatnie występują częściej (SARVAS 1962; KOSKI i TALLQVIST 1978).

Na przykładzie Szwecji można wykazać zmienność okresowości kwitnienia w zależności od szerokości geograficznej (tab. 5.4). Okresowość kwitnienia zmienia się także wraz z długością geograficzną. W ciągu 38 lat obserwacji kwitnienia sosny zwyczajnej, w Holandii stwierdzono tylko trzykrotnie urodzaj określony jako dość dobry,

Tabela 5.4

Częstotliwość dobrych urodzajów szyszek u sosny zwyczajnej w różnych regionach Szwecji od północy ku południowi (wg HAGNERA 1965)

Region	Przeciętna liczba lat między kolejnymi dobrymi urodzajami	Granice zmienności [w latach]
I	5,00	1 – 12
II	2,85	1 – 8
III	0,82	0 – 3
IV	0,75	0 – 6
V	0,47	0 – 3

osiemnaście razy wystąpił urodzaj przeciętny, a siedemnaście razy urodzaj słaby (LA BASTIDE i VAN VREDENBURCH 1970). W europejskiej części byłego Związku Radzieckiego obfite kwitnienie występuje co 4 do 5 lat, a na Altaju co 2 do 3 lat (MOLČANOV 1967).

Obfite kwitnienie nie zawsze pociąga za sobą równie obfity urodzaj nasion (KOSKI 1980). Szczególnie wyraźnie obserwuje się to przy północnej granicy lasu, gdzie mimo częstego kwitnienia, obfite urodzaje nasion występują zaledwie raz na 60 do 100 lat (RENVALL 1912; cyt. HUSTICH 1948).

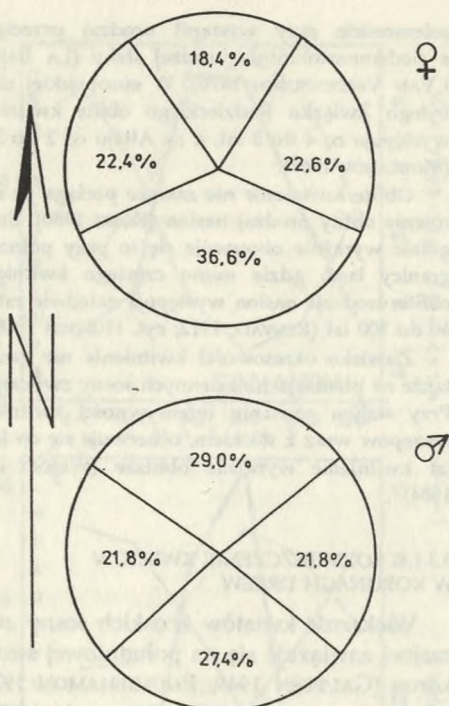
Zjawisko okresowości kwitnienia nie zanikło także na plantacjach nasiennych sosny zwyczajnej. Przy stałym nasilaniu intensywności kwitnienia szczyepów wraz z wiekiem, obserwuje się co kilka lat kwitnienie wyraźnie obfitsze (WESOLY i in. 1984).

### 5.3.1.4. ROZMIESZCZENIE KWIATÓW W KORONACH DRZEW

Większość kwiatów żeńskich sosny zwyczajnej zawiązuje się na południowej stronie koron (GALPERN 1949; BHUMIBHAMON 1978). Wiąże się to z lepszym usłonecznieniem tej części koron oraz silniejszym nagraniem pąków. Stwierdzono, że w letni, słoneczny dzień temperatura wnętrza pąków od strony południowej może być o 1,5 do 6,0°C wyższa, niż od strony północnej (PUKACKI 1980).

Procent pędów z kwiatami męskimi w szczytowych partiach koron jest podobny od północy i południa, natomiast w niższych partiach więcej kwiatów męskich zawiązuje się od strony północnej (SARVAS 1962). Również u szczyepów na plantacji nasiennej (ryc. 5.15) kwiaty męskie rozmieszczone są w koronach niezależnie od stron świata i bardziej równomiernie niż kwiaty żeńskie (BAUMEISTER 1975; BERGMAN 1976; BHUMIBHAMON 1978).

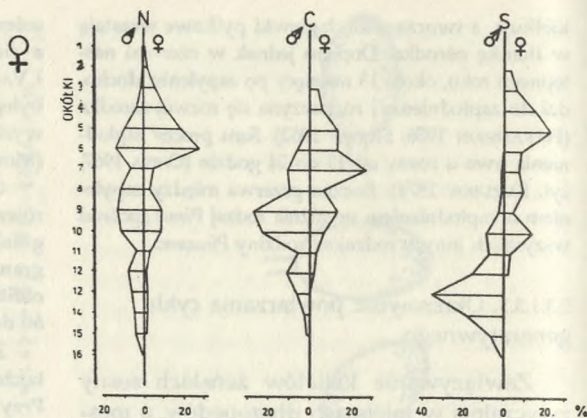
U drzew rosnących w zwarcu obserwuje się w latach słabego kwitnienia wyraźne rozgraniczenie między wierzchołkową strefą występowania kwiatów żeńskich a dolną strefą kwiatów męskich. Rozgraniczenie to zanika w latach obfitego kwitnienia, kiedy pojawia się strefa przejściowa w środkowej części korony, gdzie występują w zmieszaniu kwiaty żeńskie i męskie. Nieco inaczej wygląda rozmieszczenie kwiatów u drzew ros-



Ryc. 5.15. Rozmieszczenie kwiatów żeńskich i męskich według stron świata w koronach 18-letnich szczeptów *Pinus sylvestris* (wg BHUMIBHAMONA 1978)

nących pojedynczo, na otwartej przestrzeni. Kwiaty żeńskie zawiązują się u tych drzew na zewnątrz korony, schodząc nawet do najniższych okółków gałęzi, natomiast kwiaty męskie są umiejscowione wewnątrz korony; takie rozmieszczenie kwiatów obserwuje się u drzew rosnących pojedynczo zarówno w latach słabego, jak i obfitego kwitnienia (MUŠKETIK 1960).

Istnieją różnice w rozmieszczeniu kwiatów między równowiekowym potomstwem generatywnym a wegetatywnym sosny zwyczajnej. W koronach drzew pochodzących z nasion występuje tylko jedna strefa wspólnego występowania kwiatów żeńskich i męskich, podczas gdy w koronach szczeptów można wyróżnić wyraźną strefę żeńską (kilka górnych okółków gałęzi) oraz strefę mieszaną (EFIMOV 1980). Pionowe rozmieszczenie kwiatów w koronach szczeptów sosnowych uzależnione jest także od pochodzenia klonów. U klonów z północnej Finlandii kwiaty żeńskie i męskie występują w zmieszaniu na wszystkich okółkach gałęzi, natomiast u klonów z południowej Finlandii można wyróżnić wyraźnie trzy strefy korony: żeńską, mieszaną i męską (ryc. 5.16).



Ryc. 5.16. Pionowe rozmieszczenie kwiatów męskich i żeńskich w koronach 16-letnich szczeptów *Pinus sylvestris* w północnej (N), środkowej (C) i południowej (S) Finlandii (wg BHUMIBHAMONA 1978)

Zwykłym miejscem zawiązywania kwiatów żeńskich są wierzchołki pędów głównych gałęzi pierwszego lub drugiego rzędu (WAREING 1958), przy czym znaczna większość tych kwiatów zawiązuje się w pąkach położonych na zewnątrz okółków, a przez to najbardziej oddalonych od pnia (KOŚCIŃSKI i GIERTYCH 1979). Kwiaty męskie zawiązują się u podstawy tegorocznych pędów niższych rzędów, które są mniej żywotne, nierozgałęzione, z rzadziej rozmieszczonymi wiązkami igieł (GALPERN 1949).

WAREING (1958) wiązał takie rozmieszczenie kwiatów w koronie sosny zwyczajnej z odżywianiem pędów sugerując, że kwiaty żeńskie zawiązują się w warunkach dobrego odżywiania, natomiast kwiaty męskie – na pędach niedożywionych. Biorąc jednak pod uwagę rozmieszczenie składników mineralnych w koronach dojrzałych generatywnie sosen należałoby przyjąć, że to właśnie kwiaty żeńskie zawiązują się w warunkach ograniczonej dostępności tych składników, podczas gdy kwiaty męskie – w warunkach ich nadmiaru (FOBER 1976a). Potwierdzeniem tego wniosku jest znacznie większa skuteczność nawożenia mineralnego w stymulacji kwitnienia żeńskiego niż męskiego (patrz rozdz. 5.3.4.3).

#### 5.3.1.5. ANOMALIE W ROZWOJU KWIATÓW

Kwiaty sosny zwyczajnej są rozdzielnopłciowe, niekiedy jednak w miejscach właściwych dla zawiązywania kwiatów żeńskich pojawiają się kwiaty obupłciowe (hermafrodytyczne). Górna część tych kwiatów ma cha-

rakter kwiatu żeńskiego, w dolnej zaś rozwija się struktury generatywne męskie (POPNIKOLA 1965; KOZUBOV 1974). W niektórych przypadkach kwiaty obupłciowe mogą rozwijać się w szyszki z pełnymi nasionami (BANO i RETKES 1968).

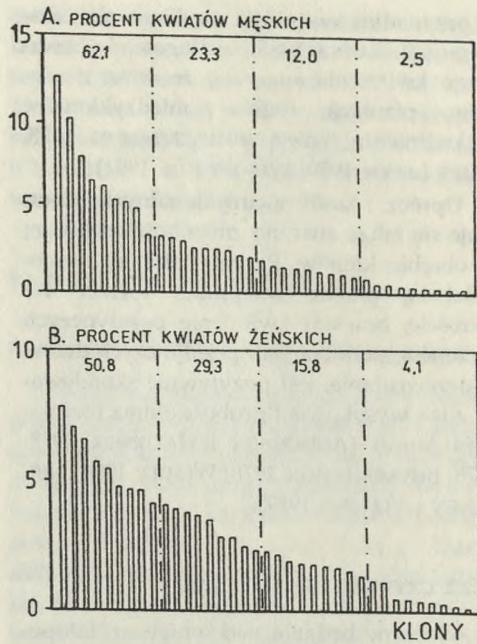
Wiele jest w literaturze doniesień na temat tzw. wieloszyszkowości lub występowania szyszek w „gronach” (BOROWICKI 1933; MOROCHIN 1955; PROKAZIN i PROKAZINA 1962; PRAVDIN 1964; BANO i RETKES 1968; TEICH i HOLST 1969; BHUMBHAMON 1978). Kwiaty żeńskie rozwijają się wtedy w znacznej liczbie na pędzie głównym (rzadziej na bocznych), w miejscu krótkopędów igłowych. Zjawisko to wydaje się skutkiem nieznanych dotąd zaburzeń rozwojowych niektórych osobników, związanych między innymi z ich dalekim przemieszczeniem z północy na południe (BHUMBHAMON 1978) lub poza naturalny zasięg występowania (TEICH i HOLST 1969).

Na skutek specyficznych warunków pogodowych występują czasem u sosny dwa kwitnienia w ciągu sezonu wegetacyjnego. Takie powtórne kwitnienie, zarówno żeńskie, jak i męskie, występuje w niektórych latach w Karelii, w warunkach cieplej i znacznie przedłużonej jesieni (KOZUBOV 1974). Również na pędach proleptycznych, wyrastających latem z uformowanych w bieżącym roku pąków bocznych, obserwowano kwiaty żeńskie w końcu sierpnia (CHAŁUPKA – obserwacje własne) lub w październiku (SARFATTI 1958). Jesienne kwitnienie u sosny ma charakter przedwczesny i jest oznaką niezwykłego skrócenia okresu spoczynku.

### 5.3.2. NATURALNE PRZYCZYNY ZMIENNOŚCI W KWITNIENIU

#### 5.3.2.1. ZRÓŻNICOWANIE OSOBNICZE

Drzewostany sosny zwyczajnej charakteryzują się znaczną zmiennością pojedynczych drzew w kwitnieniu żeńskim i męskim (SARVAS 1962). Istnieją drzewa, które corocznie zawiązują kwiaty żeńskie, a ich udział waha się od 0,0 do 92,5%. Z drugiej zaś strony można znaleźć drzewa, które w ciągu kilkunastu lat obserwacji nie zawiązały żadnych kwiatów żeńskich (KOSKI i TALLQVIST 1978). Zróżnicowanie osobnicze pod względem kwitnienia jest skutkiem zarówno cech dziedzicznych, jak i cech wzrostowych, modyfikowanych przez mikrosiedlisko: grubości pnia oraz rozmiarów i gęstości koron (TYSZ-



Ryc. 5.17. Obrządzanie kwiatów męskich i żeńskich przez 36 klonów *Pinus sylvestris* na plantacji nasiennej w Szwecji (wg JOHNSSON i in. 1976)

KIEWICZ i SZYMKIEWICZ 1938; MOLČANOV 1967; SARVAS 1962; LIYONG-DUO i GUO 1981).

Wyraźne zróżnicowanie w kwitnieniu występuje także na plantacjach nasiennych sosny zwyczajnej. Poszczególne klonó różnią się znacznie terminami rozpoczęcia różnych faz kwitnienia: zawiązywania pąków kwiatowych, pęknięcia pąków kwiatowych, osiągnięcia przez kwiaty żeńskie zdolności do zapylenia oraz pylenia (HAGMAN 1972; LAURA 1973; JONSSON i in. 1976; CHUNG 1981). Znaczne zróżnicowanie klonów przejawia się także w obfitości kwitnienia (CHAŁUPKA 1978; 1980; 1981; 1984; NIKKANEN i VELLING 1987). Większość kwiatów produkowana jest przez niewielką liczbę klonów (ryc. 5.17) i zwykle 1/4 najlepiej kwitnących na plantacji klonów wytwarza ponad połowę kwiatów żeńskich i męskich, a połowa klonów wchodzących w skład plantacji produkuje 80 do 90% ogółu kwiatów obu płci (JONSSON i in. 1976; BHUMBHAMON 1978; WESOŁY i in. 1984; DANUSEVICIUS 1987). Różnice między klonami w obfitości kwitnienia obserwuje się częściej



w przypadku kwitnienia męskiego niż żeńskiego (CHAŁUPKA 1985), a długoletnie obserwacje kwitnienia sugerują, że wraz z wiekiem plantacji różnice międzyklonalne w kwitnieniu maleją (BHUMIBHAMON 1978; VAN'T LEVEN 1979; WESOŁY i in. 1984).

Oprócz różnic międzyklonalnych obserwuje się także znaczną zmienność osobniczą w obrębie klonów. Przyczynami tej zmienności są przede wszystkim różnice we wroście, bowiem kwitnienie pojedynczych szczepów, podobnie jak pojedynczych drzew w drzewostanie, jest pozytywnie skorelowane z ich wysokością i grubością oraz rozmiarami koron (ANDERSSON i HATTEMER 1975; 1978; BHUMIBHAMON 1978; WESOŁY 1980; NIKKANEN i VELLING 1987).

#### 5.3.2.2. CZYNNIKI KLIMATYCZNE

Nieliczne badania nad wpływem fotoperiodu na kwitnienie sosny zwyczajnej nie przyniosły jednoznacznych wyników. MIROV (1956) stwierdził, że gatunek ten, podobnie jak inne sosny, nie reaguje kwitnieniem na zmieniający się fotoperiod. Z drugiej zaś strony, WAREING i LONGMAN (1960) uzyskali kwitnienie żeńskie na szczepach sosny zwyczajnej w warunkach przedłużonego dnia. GIERTYCH (1967) sugerował również istnienie wpływu fotoperiodu na kwitnienie sosny, wykazując istnienie analogii między roślinami dnia długiego a kwiatami żeńskimi, oraz między roślinami dnia krótkiego a kwiatami męskimi. Próba sprawdzenia słuszności tej sugestii przez hodowanie kilkuletnich siewek sosny zwyczajnej w zróżnicowanych warunkach fotoperiodycznych nie powiodła się (GIERTYCH 1981).

Wyraźniejszy od fotoperiodu wpływ na kwitnienie sosny zdaje się wywierać intensywność światła słonecznego (patrz także rozdział 5.3.1.4). Porównanie danych o obfitości kwitnienia z układem różnych czynników pogodowych wykazało, że bezpośrednie usłonecznienie w lipcu lub wrześniu w roku zawiązywania kwiatów jest istotnie, pozytywnie skorelowane z urodzajem szyszek (LA BASTIDE i VAN VREDENBURCH 1970; FÖBER 1976b).

Ważną rolę w indukcji kwitnienia sosny zwyczajnej przypisuje się czynnikowi termicznemu i wilgotnościowemu. Wysoka temperatura i podwyższony niedosyt wilgotności powietrza w porze zawiązywania pąków kwiatowych wpływają istotnie na kwitnienie żeńskie (HAGEM 1917, cyt. ANDERSSON 1965; EIDE 1932; GIRGIDOV 1960; CHIROV 1964; FÖBER 1976b).

Cytowane wyżej dane wskazują na znaczną rolę czynników klimatycznych w indukcji kwitnienia u sosny. Zdaniem LEIKOLI i wsp. (1982), analizując pogodę roku poprzedzającego kwitnienie na podstawie 4-5 podstawowych czynników meteorologicznych, można objaśnić w 80-90% przyczyny zmienności w obfitości kwitnienia i obradzania nasion u sosny zwyczajnej.

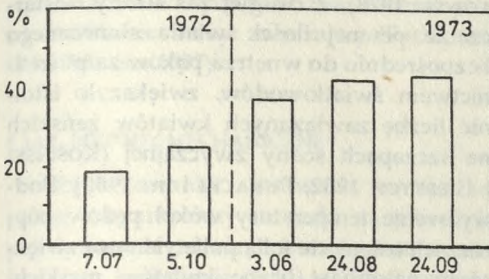
#### 5.3.2.3. WARUNKI GLEBOWE

Zróżnicowanie warunków glebowych, w jakich rosną drzewostany sosnowe, znajduje odbicie w obfitości ich kwitnienia. Średnia roczna produkcja pyłku w 100-letnim drzewostanie na ubogiej glebie w Finlandii (typ siedliskowy *Calluna*) wynosi około 9 kg/ha, natomiast na glebie żyzniejszej (typ *Myrtillus*) – 34,5 kg/ha. Również produkcja nasion uzależniona jest wyraźnie od żyzności gleby: stosunek ilości obradzanych nasion na glebie ubogiej, o średniej żyzności i żyznej, wynosił odpowiednio jak 1:2:3 (SARVAS 1962).

#### 5.3.2.4. ZAMIERANIE KWIATÓW ŻEŃSKICH

Obumieranie kwiatów żeńskich sosny zwyczajnej w różnych fazach ich rozwoju może znacznie zmniejszyć liczbę dojrzewających szyszek. W drzewostanie sosnowym pierwsze kwiaty obumierają i opadają już w trakcie kwitnienia. Więcej niż połowa spośród obumierających kwiatów opada w roku kwitnienia (ryc. 5.18), a proces ten trwa do wiosny przyszłego roku (SARVAS 1962).

Zjawisko to wywiera znaczny wpływ na produktywność sosnowych plantacji nasiennej. Straty w plonie szyszek sięgają bowiem w różnych krajach przeciętnie 40% (BROWN



Ryc. 5.18. Tempo opadania obumarłych kwiatów żeńskich na plantacji nasiennej *Pinus sylvestris* na Łotwie (wg DREJMANISA 1975)

1971; DREJMANIS 1975; CHAŁUPKA 1985; ZVIEDRE 1985), a w niektórych latach nawet od 60 do 80% (JONSSON i in. 1976; WESOŁY 1980).

Najwięcej kwiatów żeńskich obumiera w dolnej strefie koron, od strony północnej (BROWN 1971; 1973; WESOŁY 1980; CHAŁUPKA 1985). Obserwuje się także znaczną zmienność międzyklonalną w liczbie obumierających kwiatów, a zakres tej zmienności waha się między 1,7 a 72,2% (BROWN 1971; CHUNG 1981). Opadanie kwiatów u tego samego klonu zmienia się w szerokim zakresie z roku na rok, co sugeruje, że zjawisko to jest uzależnione przede wszystkim od czynników zewnętrznych, a nie genetycznych (BROWN 1973; WESOŁY 1980). Niewątpliwie najważniejszą przyczyną obumierania kwiatów żeńskich pozostaje u sosny niedostateczne zapylenie. Wystarczająca ilość pyłku nie likwiduje jednak całkowicie opadania kwiatów, którego przyczyną mogą być także przymrozki w czasie kwitnienia, uszkodzenia przez owady lub oblamywanie przez otaczające gałęzie (SARVAS 1962).

### 5.3.3. KWITNIENIE I OBRADZANIE NASION A PRZYROST

Negatywny wpływ obfitego kwitnienia i obradzania nasion na przyrost grubości drzew jest szczególnie widoczny u gatunków odznaczających się wyraźną okresowością obradzania, jak np. świerk pospolity (CHAŁUPKA 1977). U sosny zależność między procesami generatywnymi a przyrostem jest znacznie słabsza z uwagi na to, iż kwitnienie i dojrzewanie nasion występują w oddzielnych latach, a różnice w obfitości obradzania między kolejnymi latami nie są tak znaczne, jak u świerka. Dlatego też w niektórych ba-

daniach niemożliwe było ustalenie jakiegokolwiek wpływu kwitnienia i obradzania szyszek na przyrost (EKLUND 1967; JONSSON 1969), a w innych obserwowano obniżenie przyrostu grubości bądź w latach kwitnienia (CHAŁUPKA i in. 1976), bądź w latach dojrzewania szyszek (SLÅSTAD 1957).

### 5.3.4. REGULACJA KWITNIENIA

#### 5.3.4.1. PODAWANIE REGULATORÓW WZROSTU

Stymulacja kwitnienia u sosny zwyczajnej poprzez podawanie regulatorów wzrostu stosowana jest przede wszystkim na plantacjach nasiennych. Najbardziej skutecznym stymulatorem okazała się mieszanina dwóch mniej polarnych giberelin  $A_4$  i  $A_7$  ( $GA_{4/7}$ ), która oddziaływała pozytywnie zarówno na żeńskie, jak i męskie kwitnienie szczepów sosnowych (CHAŁUPKA 1978; 1980; 1987; LUUKKANEN 1980; LUKKANEN i JOHANSSON 1980a; 1980b; WESOŁY 1987b). Podobne pozytywne oddziaływanie  $GA_{4/7}$  na kwitnienie żeńskie i męskie stwierdzono u 8 i 13-letnich siewek sosny zwyczajnej (CHAŁUPKA 1991, 1994).

Istnieje wyraźny związek między terminem podawania giberelin a płcią zawiązywanych kwiatów. Podawanie  $GA_{4/7}$  w końcu maja i na początku czerwca sprzyjało zawiązywaniu kwiatów męskich, natomiast przesunięcie tego zabiegu na lipiec i sierpień oddziaływało pozytywnie na kwitnienie żeńskie (CHAŁUPKA 1980; 1984; 1987; LUUKKANEN 1980). Takie oddziaływanie giberelin uzależnione jest prawdopodobnie od zgodności terminów ich podawania z odpowiednimi fazami rozwojowymi krótko- i długopędów (HEJNOWICZ 1982).

Obserwuje się znaczną zmienność w reakcji pojedynczych klonów na regulatory wzrostu, przy czym najbardziej skuteczne było podawanie  $GA_{4/7}$  klonom słabo kwitnącym (LUUKKANEN 1980; 1981; LUUKKANEN i JOHANSSON 1980b; CHAŁUPKA 1981; 1985; WESOŁY 1987b). Na podstawie pierwszych badań ze stymulacją kwitnienia żeńskiego u siewek sosny z kontrolowanych krzyżówek można sądzić, iż reagują one na podawanie

GA<sub>4/7</sub> z podobną skutecznością, jak ich klony macierzyste (CHAŁUPKA 1994). Podawanie GA<sub>4/7</sub> wpłynęło także na rozmieszczenie kwiatów żeńskich w koronach szczepów i siewek sosnowych, skuteczniej stymulując ich zawiązywanie w niższej strefie koron, gdzie z natury przeważają lub występują już wyłącznie kwiaty męskie (CHAŁUPKA 1980; 1991). Podobny wynik uzyskała KURM (1987), podając bardziej polarną giberelinę A<sub>3</sub> różnym okółkom gałęzi na szczepach sosnowych.

Zastosowanie syntetycznej auksyny NAA z zamiarem stymulacji kwitnienia okazało się bezskuteczne. Nie wpłynęła ona na kwitnienie szczepów sosny zwyczajnej zarówno wtedy, gdy była podawana samodzielnie (MELCHIOR 1962), jak i wtedy, gdy łączono ją z GA<sub>4/7</sub> (LUUKKANEN i JOHANSSON 1980a, 1980b; CHAŁUPKA 1981). Słabe, wspomagające działanie GA<sub>4/7</sub> obserwowano w połączeniu z obrączkowaniem gałęzi, jednak interakcja ta była statystycznie nieistotna (CHAŁUPKA 1978). Również połączenie oprysku GA<sub>4/7</sub> z osłanianiem pędów folią polietylenową nie było skuteczniejsze od samych giberelin (CHAŁUPKA 1981).

#### 5.3.4.2. ZMIANY CZYNNIKÓW MAKRO- I MIKROKLIMATYCZNYCH

Modyfikowanie kwitnienia poprzez zmianę warunków makroklimatycznych jest możliwe w przypadku plantacji nasiennych. Dla zapewnienia optymalnych warunków cieplnych i świetlnych, plantacje nasienne sosny zwyczajnej często zakłada się w terenach położonych na południe od miejsc pochodzenia klonów, co sprzyja kwitnieniu szczepów i dojrzewaniu nasion (SARVAS 1970; KOSKI 1987). Zdaniem BHUMBHAMONA (1978) stymulacyjny skutek dalekiego przemieszczenia klonów na południe ma charakter czasowy i zanika po kilku latach.

Istnieją także możliwości zmiany niektórych warunków mikroklimatycznych w obrębie plantacji nasiennej. Osłanianie pąków na szczepach sosny zwyczajnej ekranami aluminiowymi od strony południowej (a więc redukcja ilości bezpośredniego światła słonecznego, docierającego do pąków), zmniejszało istotnie liczbę zawiązanych kwiatów żeńskich (GIERTYCH i KRÓLI-

KOWSKI 1978). Z drugiej zaś strony dostarczenie pewnej ilości światła słonecznego bezpośrednio do wnętrza pąków za pośrednictwem światłowodów, zwiększyło istotnie liczbę zawiązanych kwiatów żeńskich na szczepach sosny zwyczajnej (KOSIŃSKI i GIERTYCH 1982; PUKACKI i in. 1985). Podwyższenie temperatury wokół pędów poprzez ich osłonięcie folią polietylenową zwiększyło natomiast liczbę kwiatów męskich, z jednoczesną tendencją do zmniejszania liczby kwiatów żeńskich (CHAŁUPKA 1981).

#### 5.3.4.3. MODYFIKACJA WARUNKÓW GLEBOWYCH

Zmiany warunków glebowych są często stosowaną metodą stymulacji kwitnienia. Szczepy sosny zwyczajnej rosnące w stale bronowanej glebie kwitły znacznie obficie, niż szczepy kontrolne (NILSSON 1955). Wprowadzanie do gleby różnorodnych nawozów mineralnych także wywiera pozytywny wpływ na kwitnienie sosny zarówno w drzewostanach, jak i na plantacjach nasiennych. Kombinacja NPK skutecznie stymulowała kwitnienie żeńskie w wielu doświadczeniach (NANSON 1965; ENESCU i GIURGIU 1968; AZNEV 1970b; KOZUBOV 1971; HADDERS 1972; RONIS 1973; HATTEMER i in. 1977; DANUSEVIČIUS 1987). Stwierdzono, że nawożenie w mniejszych dawkach w ciągu kilku lat działa skuteczniej, niż podanie tej samej ilości nawozów jednorazowo (WESOŁY i in. 1987). Okazało się również, iż klony z natury kwitnące słabo reagowały lepiej na zastosowane nawozy, niż klony obficie kwitnące (DANUSEVIČIUS 1987). Poszczególne nawozy aplikowane oddzielnie, choć nie działają tak efektywnie jak w kombinacji (RONIS 1973), w określonych warunkach siedliskowych mogą stymulować kwitnienie. Azot w formie saletry amonowej, a także nawożenie fosforem i potasem, wpływały pozytywnie na kwitnienie żeńskie sosny (BERGMAN 1960; HAUSSER 1960; WAREING i LONGMAN 1960; CHIROV 1964; GIERTYCH 1970b; CHAŁUPKA i FOBER 1977).

W przeciwieństwie do powyższych wyników, niektórzy autorzy nie uzyskali żadnego

wpływu stosowanych nawozów mineralnych na kwitnienie sosny zwyczajnej (FAULKNER 1966; MIKOLA 1987).

#### 5.3.4.4. METODY MECHANICZNE

Obrączkowanie stosowane w formie pełnej lub niepełnej obrączki na pniu lub pojedynczych gałęziach istotnie zwiększało zarówno kwitnienie żeńskie, jak i męskie na siewkach i szczepach sosny zwyczajnej (ARNBORG 1946; FAULKNER 1966; FAULKNER i in. 1970; RONIS i KODOLA 1977; CHAŁUPKA 1978). Natomiast niepełne obrączki na pędach bieżącego przyrostu i dwuletnich nie wpłynęły ani na obfitość kwitnienia żeńskiego, ani na rozmieszczenie kwiatów żeńskich w okółku pąków (KOSIŃSKI 1987). Z kolei zmiana naturalnego położenia jednorocznych pędów przez ich naginanie w kierunku pnia w znaczący sposób zwiększyło liczbę zawiązywanych kwiatów żeńskich (KOSIŃSKI 1987).

Strangulacja, podobnie jak obrączkowanie, skutecznie stymulowała kwitnienie żeńskie u sosny, z tym że ten wpływ przejawiał się dopiero w dwa lata po zabiegu, a więc rok później niż w przypadku obrączkowania (RONIS i KODOLA 1977).

Skuteczną metodą stymulacji kwitnienia okazało się przycinanie korzeni (BERGMAN 1955; RONIS i KODOLA 1977). Również ograniczone i delikatne przycinanie koron powodowało zwiększenie liczby zawiązywanych kwiatów żeńskich i męskich (MELCHIOR i HEITMÜLLER 1961; MELCHIOR 1962), podobnie jak usuwanie igieł z pędów, wykonane przed upływem pierwszej dekady maja, zwiększało liczbę pędów z kwiatami męskimi w przyszłym roku (GIERTYCH 1970b). Natomiast zbyt intensywne stosowanie przycinania koron w znaczący sposób obniżało intensywność kwitnienia żeńskiego (RETKES 1969).

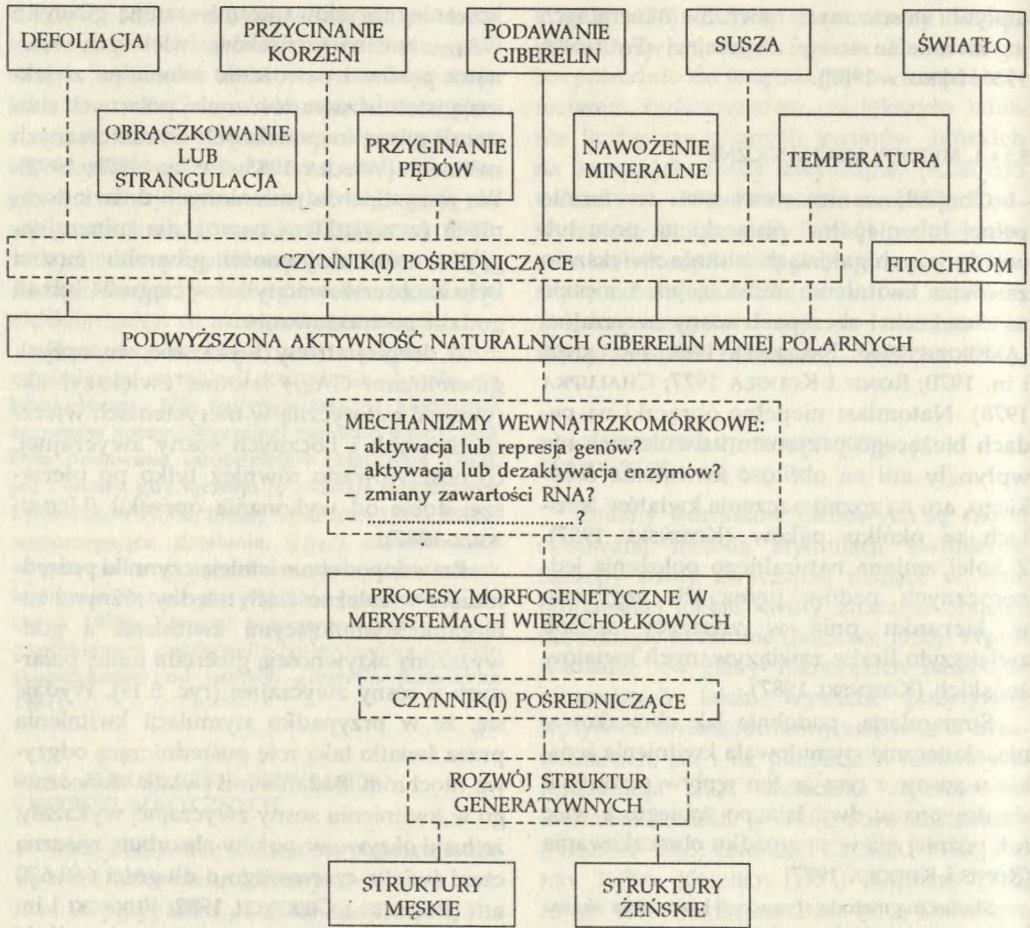
#### 5.3.5. CO WIEMY O MECHANIZMIE INDUKCJI KWITNIENIA U SOSNY ZWYCZAJNEJ?

Ostatnie lata przyniosły pewną liczbę prac na temat fizjologicznych skutków różnych zabiegów stymulujących kwitnienie u sosny zwyczajnej. Stwierdzono, że obrącz-

kowanie, opryskiwanie mieszaniną giberelin GA<sub>4/7</sub>, zmiana warunków świetlnych wewnątrz pąków i nawożenie mineralne zwiększają istotnie zawartość mniej polarnych substancji giberelinopodobnych w traktowanych roślinach (WESOŁY 1985; 1987a; 1987b; 1992). We wszystkich wymienionych doświadczeniach (z wyjątkiem nawożenia mineralnego), wzrost aktywności giberelin można było zaobserwować tylko w ciągu 24 lub 48 godzin po traktowaniu.

Z drugiej strony wykazano, że oprysk giberelinami GA<sub>4/7</sub> istotnie zwiększył aktywność mitotyczną w merystemach wierzchołkowych i bocznych sosny zwyczajnej, co obserwowano również tylko po pierwszej dobie od wykonania oprysku (HEJNOWICZ 1987).

Prawdopodobnie istnieją czynniki pośredniczące w zależnościach między różnymi zabiegami stymulującymi kwitnienie a podwyższoną aktywnością giberelin mniej polarnych u sosny zwyczajnej (ryc. 5.19). Wydaje się, że w przypadku stymulacji kwitnienia przez światło taką rolę pośredniczącą odgrywa fitochrom. Badania roli światła słonecznego w kwitnieniu sosny zwyczajnej wykazały, że łuski okrywowe pąków absorbują znaczną część światła czerwonego o długości 660-670 nm (PUKACKI i GIERTYCH 1982; PUKACKI i in. 1985). Absorpcja ta znacznie ogranicza ilość światła czerwonego docierającą do komórek merystemów wierzchołkowych pąków, zmieniając prawdopodobnie stosunek ilościowy form fitochromu P660 i P730 na korzyść mniej aktywnej fizjologicznie formy P660. Wydaje się więc, że w przeciętnych warunkach świetlnych, łuski okrywowe pąków przeciwdziałają indukcji kwitnienia (PUKACKI i GIERTYCH 1982). Przy długotrwałym i intensywnym usłonecznieniu jest natomiast możliwe, że ilość światła czerwonego docierająca do merystemów wierzchołkowych będzie wystarczająca by uaktywnić fitochrom P730, a za jego pośrednictwem zwiększyć zawartość endogennych giberelin poprzez wzmożenie biosyntezy lub uwolnienie z form związanych. Możliwość oddziaływania światła czerwonego na wzrost aktywności endogen-



Ryc. 5.19. Hipotetyczny model przebiegu indukcji kwitnienia u *Pinus sylvestris*  
 — dane potwierdzone, - - - - sugestie

nych giberelin za pośrednictwem fitochromu potwierdzona została w badaniach na młodych siewkach sosny zwyczajnej (KOPCEWICZ 1972; KOPCEWICZ i PORAZIŃSKI 1973b; KOPCEWICZ i in. 1977).

Rola fitochromu jako czynnika pośredniczącego w metabolizmie giberelin jest więc dobrze udokumentowana, natomiast związek przyczynowy między aktywnością giberelin a zmianami morfogenetycznymi w merystemach wierzchołkowych pąków, pozostaje ciągle jeszcze niewyjaśniony (KOPCEWICZ 1979). Jednym ze sposobów działania gibere-

lin może być aktywacja lub represja pewnych genów. W tym kontekście bardzo interesująca byłaby analiza, wzmiankowanego wyżej, niemal natychmiastowego wzrostu aktywności endogennych giberelin po różnych zabiegach stymulujących kwitnienie.

Wiadomo, że podanie mniej polarnych giberelin  $GA_{4/7}$  powoduje indukcję kwitnienia zarówno żeńskiego, jak i męskiego (LUUKKANEN 1980; CHAŁUPKA 1984). Dlatego też wydaje się, że gibereliny są czynnikiem indukującym wstępne zmiany anatomiczne i morfogenetyczne, natomiast dalszy rozwój tak

zaindukowanych merystemów w kierunku formowania i różnicowania generatywnych organów żeńskich lub męskich wymaga z pewnością pośredniczącego działania innych, nie znanych dotąd czynników wewnętrznych lub zewnętrznych (CHAŁUPKA 1980).

Przedstawiony na rycinie 5.19 model indukcji kwitnienia u sosny zwyczajnej oparty jest w znacznej mierze na przypuszczeniach i wymaga dokładnych i wielostronnych badań wszystkich etapów procesu prowadzącego do zróżnicowania kwiatów żeńskich i męskich.

## 5.4. TRANSPORT\*

Warunkiem wzrostu i rozwoju rośliny jest odpowiednie zaopatrzenie całego jej organizmu w wodę i substancje pokarmowe. W wysokich drzewach ogromne ilości materiału organicznego i nieorganicznego muszą być przemieszczane na duże odległości. Wspecjalizowane drogi transportu rozciągające się przez całą roślinę umożliwiają skuteczną wymianę substancji pomiędzy korzeniami i liśćmi.

we, regulatory wzrostu, nukleotydyfosforany, enzymy, związki nieorganiczne.

Siły powodujące transport w ksylemie i floemie są różne. Wznoszenie się soku ksylemu jest pasywne i odbywa się na zasadzie gradientu potencjału wodnego. Transport we floemie wymaga udziału energii metabolicznej w postaci adenozyntroójfosforanu (ATP).

### 5.4.1. KIERUNKI TRANSPORTU

W układzie naczyniowym istnieją dwa główne systemy transportu:

1) ksylem, w którym woda i rozpuszczone w niej substancje (sok ksylemu) poruszają się zgodnie z kierunkiem prądu transpiracyjnego,

2) floem, w którym substancje rozpuszczone w wodzie (sok floemu) są przemieszczane zarówno w kierunku akropetalnym, jak i bazipetalnym.

Ksylem transportuje wodę, związki nieorganiczne i organiczne z systemu korzeniowego do części nadziemnej. We floemie odbywa się przemieszczanie produktów fotosyntezy z dojrzałych igieł do obszarów wzrostu i magazynowania, a także retranslokacja składników pokarmowych z tkanek przechowujących materiał zapasowy do wszystkich organów drzewa. Sok floemu zawiera węglowodany (głównie sacharozę), związki azoto-

### 5.4.2. TRANSPORT WODY

Transport wody z korzeni poprzez pień i gałęzie drzew do igieł odbywa się w ksylemie, który u drzew iglastych zawiera cewki – wydłużone martwe komórki o zdrewniałych ścianach komórkowych (HEJNOWICZ 1973). Pobieranie wody z podłoża i przewodzenie zachodzi na zasadzie biernej absorpcji wody (kohezji), a przepływ wody w układzie: gleba – roślina – atmosfera jest utrzymywany dzięki istnieniu gradientu ujemnego ciśnienia hydrostatycznego w poszczególnych elementach tego układu (TYREE i EWERS 1991). Elementy przewodzące wodę w drewnie można uznać za układ rurek, a transport wody można przedstawić za pomocą wzoru opartego na prawie POISSEUILLE'A (TAIZ i ZEIGER 1991).

$$J_v = \frac{r^2 P}{8 \eta x}$$

gdzie

$J_v$  – prędkość przepływu,

\*Opracowała BARBARA KIELISZEWSKA-ROKICKA