

Elżbieta Dmyterko¹ ✉, Arkadiusz Bruchwald²

Model rozwoju pędu wierzchołkowego i jego ugałęzienia u dojrzałej brzozy omszonej (*Betula pubescens* Ehrh.)

Model of development of terminal shoot and its branching of mature hair birch (*Betula pubescens* Ehrh.)

Abstract. Preparation of the model of the terminal shoot development and its branching in mature hair birch based on the growth analysis and branching of the terminal bud, including relationships between different features, was the goal of this paper.

In order to accomplish this goal, the following questions have had to be answered: from which auxiliary buds of the principal shoot epicormic shoots will grow, which of the epicormic shoots have the highest survival rate, which of auxiliary buds stay dormant, what is the number of epicormic shoots growing on the principal shoot?

310 annual increments of terminal shoots taken from 31 monocultures of hair birch stands, aging from 26 to 112 years, were examined as empiric material. The length of the principal shoot oscillated between 1–67 cm (22 cm in average) and was negatively (but not very strongly) correlated with the age of a tree ($r=0,264$).

The annual principal shoot was built, in average, of 10 internodes (3–20). Between the number of internodes and the length of a shoot a clear relationship was found ($r=0,826$), the longer shoot consisted of a larger number of internodes. The average length of the internode of the principal shoot was 2,8 cm (0,3–5,5 cm) and was correlated with the length this shoot ($r=0,717$); longer shoots also presented longer internodes. In average 3,3 (0–14) epicormic shoots grew on the principal shoot. The highest number of epicormic shoots was found in 1998. The least number (skipping syleptic shoots occurred in 2000 – the year of measurement) was noted in 1996 and resulted from advanced natural process of drying of epicormic shoots. The strong relationship between the number of epicormic shoots and the number of internodes of the principal shoot was found ($r=0,853$).

The largest probability of growing out of an epicormic shoot was in the case of the highest situated internode and the smallest probability was at the lowest one. The probability of the occurrence of the epicormic shoot was related to the length of the principal shoot and thus with the number of its internodes. The probability of mortality or damage of the principle shoot was related to the number of its internodes, too. The probability of dormancy of an auxiliary bud lowered with the distance of an internode from the base of a shoot.

Key words: principal and epicormic shoot, internode, branching, model of development of shoot branching

1. Wstęp

Brzoza omszona (*Betula pubescens* Ehrh.) jest gatunkiem lasotwórczym związanym z siedliskami wilgotnymi. W publikacjach charakteryzowana jest przeważnie wspólnie z brzozą brodawkowatą (*B. pendula* Roth.).

Oba gatunki brzoź zajmują łącznie 5,8% powierzchni leśnej naszego kraju (Leśnictwo 2007, GUS. Informacje i opracowania statystyczne. Warszawa). Gdy rosną na tej samej powierzchni, często krzyżują się, dając mieszańce o cechach pośrednich (Jentys-Szaferowa 1979).

¹ Instytut Badawczy Leśnictwa, Zakład Zarządzania Zasobami Leśnymi, Sękocin Stary, ul. Braci Leśnej 3, 05–090 Raszyn, ✉ Fax +48227200397, e-mail: E.Dmyterko@ibles.waw.pl

² Szkoła Główna Gospodarstwa Wiejskiego, Zakład Dendrometrii i Nauki o Produkcyjności Lasu, ul. Nowoursynowska 166, 02–787 Warszawa.

Brzoza omszona, podobnie jak brodawkowata, charakteryzuje się wzrostem niedeterminowanym, co oznacza, że w zimowym pąku określona jest tylko część przyszłego przyrostu (Witkowska-Żuk 1972), a pozostała część zależy od innych czynników, np. warunków panujących w okresie wzrostu. Według Roloffa (2001) ten typ wzrostu, nazwany wolnym, odbywa się ciągle w trakcie całego okresu wegetacyjnego, bez wyróżniających się faz spoczynku, z trwającym nieprzerwanie zawiązywaniem i rozwojem późnych liści. *Betula pubescens* zatem może mieć na długopędach dwa rodzaje liści różniące się kształtem: wczesne – z zawiązków istniejących w pąku, i późne – powstałe w okresie wzrostu pędu (Critchfield 1960; Witkowska-Żuk 1972). Brzoza omszona szybko przyrasta na wysokość i grubość, szczególnie w młodym wieku. Należy także do gatunków drzew o wroście sympodialnym¹. Pąk szczytowy i znajdujące się pod nim ostatnie międzywęźle u brzozy usychają po zakończeniu we wrześniu wzrostu wydłużeniowego. W fazie dojrzałości drzewa z pąka szczytowego powstaje kwiatostan męski, który po przezimowaniu, wczesną wiosną pyli, po czym rozpada się. Obfite kwitnienie (dużo kwiatostanów męskich) jest przyczyną obniżenia długości pędu w roku następnym, liczby pąków i liczby pędów bocznych (Karlsson, Olsson, Hellström 1996). Kwiatostany żeńskie pojawiają się w kwietniu wraz z rozwojem liści, wyrastają na krótkopędach z pąków pachwinowych. Nasiona dojrzewają latem, zwykle w sierpniu.

Młoda brzoza omszona, podobnie jak brodawkowata, wytwarza pędy syleptyczne² (Roloff 2001). Właściwość ta z wiekiem zanika, co związane jest ze zmniejszaniem długości pędu głównego (Bruchwald et Dmyterko 2001). W ciągu całego okresu życia brzozy omszonej pędy boczne powstające w sezonie wegetacyjnym są przeważnie sztywne, skierowane ukośnie ku górze. Różni się tym od brzozy brodawkowej, której pędy, szczególnie w starszym wieku, są cienkie i wiotkie, a tym samym zwisające.

Celem pracy jest analiza wzrostu oraz ugałęzienia pędu wierzchołkowego dojrzałej brzozy omszonej. Scharakteryzowane zostaną przede wszystkim różne cechy pędu głównego, a także przedstawione współzależności między nimi. W konsekwencji powstanie model rozwoju pędu szczytowego i jego ugałęzienia. Wyniki badań mają znaczenie nie tylko poznawcze, ale również praktyczne. Znajomość modelu rozwoju pędu jest niezbędna w przypadku oceny stopnia uszkodzenia drzewa, a tym samym jego witalności (Roloff 2001).

2. Metodyka i materiał badawczy

Badania przeprowadzono w zwartym kompleksie leśnym, utworzonym głównie z litych drzewostanów brzozy omszonej, zwanym Brzezunami Ciszewskimi. Położone są one w północno-wschodniej Polsce, w Środkowym Basenie Kotliny Biebrzy (Kondracki 1994; Banaszuk 1980; Sieńko et Grygoruk 2003), w widłach rzek Ełk i Jęgrznia, na terenie Biebrzańskiego Parku Narodowego. Centralny punkt obszaru badań ma następujące współrzędne geograficzne: N 53°37'23", E 22°40'12". Brzeziny zajmują około 800 ha. Według podziału przyrodniczo-leśnego kraju znajdują się na obszarze II Krainy Mazursko-Podlaskiej, Dzielnicy Wysoczyzny Białostockiej, Mezoregionu Kotliny Biebrzańskiej (Trampler et al. 1990), a według podziału geobotanicznego – w Dziale Północnym Krainy Biebrzańskiej (Szafer 1977). Charakterystykę obszaru badań przedstawiono w licznej literaturze (np. Falencka-Jabłońska et Grygoruk 2006³). Pomiary i obserwacje nad wzrostem i rozwojem brzozy omszonej przeprowadzono we wrześniu 2000 roku. W 31 drzewostanach założono powierzchnie próbne, na których zmierzono pierśnice wszystkich drzew oraz wysokość wybranych 25 drzew, do sporządzenia krzywej wysokości. Ustalono także średni wiek drzewostanów na podstawie wywiertów pobranych świdem przyrostowym. Badania przeprowadzono w drzewostanach o bardzo zróżnicowanym stopniu zagęszczenia (Bruchwald 1988). Na 10 powierzchniach próbnych drzewa rosły bez zwarcia.

Wiek badanych drzewostanów wahał się od 26 do 112 lat i średnio wynosił 76 lat. Przeciętna pierśnica kształtowała się od 6,3 do 31,7 cm, a średnia wysokość od 9,3 do 20,6 m. Bonitacja drzewostanu, ustalona modelem wzrostu opracowanym dla brzozy brodawkowej (Bruchwald et al. 2001), zmieniała się od 18,1 do 26,9 m, średnio zaś wynosiła 21,6 m. W szerokich granicach kształtował się stopień zagęszczenia, bo od 0,02 do 1,04, a średnio osiągnął 0,4.

W każdym drzewostanie ścięto po 2 drzewa próbne, należące do I lub II klasy Krafa. Z drzewa próbnego pobrano do analizy 5-letni pęd wierzchołkowy (terminalny, główny), stanowiący przedłużenie osi pnia. Na pędzie tym zmierzono długość ostatnich pięciu rocznych przyrostów, a ponadto ustalono: liczbę międzywęźli budujących pęd, liczbę pędów bocznych oraz ich usytuowanie, liczbę pąków i ich położenie, liczbę i usytuowanie śladów po uschniętych pędach lub pąkach.

¹ tzn. pęd główny, będący przedłużeniem osi pnia lub osi gałęzi, wyrasta z pąka pachwinowego, położonego tuż pod uschląym pąkiem wierzchołkowym

² pędy boczne powstające równocześnie z rozwijającym się pędem głównym

³ załącznik (CD) zawiera ponad 1500 pozycji literatury dotyczącej Doliny Biebrzy

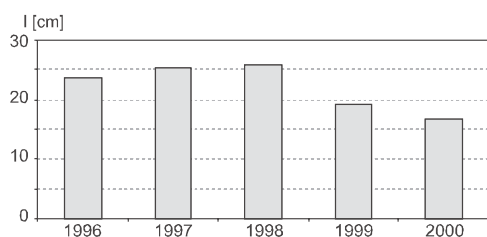
3. Wyniki badań i dyskusja

Charakterystyka pędu wierzchołkowego i jego ugałęzienia

Na 62 drzewach przeprowadzono pomiary ogółem 310 rocznych przyrostów wysokości. Długość pędu rocznego wahała się od 1 do 67 cm i średnio wynosiła 22 cm. Odchylenie standardowe cechy było równe 12,1 cm, a współczynnik zmienności 55%. Długość pędu była ujemnie skorelowana z wiekiem drzewa. Drzewa starsze miały przeciętnie krótsze pędy. Współczynnik korelacji oceniający moc tego związku miał jednak bardzo małą wartość, gdyż wynosił $r=-0,264$, jednak istotnie się różnił od 0.

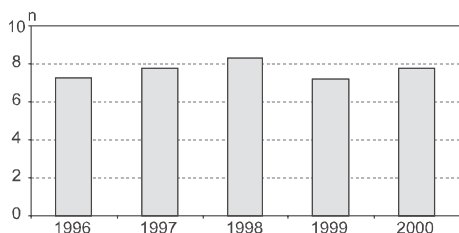
Rozpatrując długość pędów wyrosłych w kolejnych 5 latach stwierdzono, że średnio najdłuższe pędy powstały w roku 1998, a najkrótsze w 2000 (ryc. 1). Być może związane jest to z warunkami meteorologicznymi panującymi w okresie wzrostu (niederminowany typ wzrostu) i intensywnością kwitnienia w roku poprzedzającym ten wzrost (Karlsson et al. 1996).

Na każdym kolejnym rocznym pędzie głównym ustalono liczbę międzywęzli. Wahała się ona od 2 do 17, a średnia wynosiła 7,6. Odchylenie standardowe cechy było równe 3,1, a współczynnik zmienności 55%. Rozkład liczby międzywęzli na pędzie głównym charakteryzował się asymetrią dodatnią. W zbiorze danych przeważały pędy z liczbą międzywęzli od 4 do 9. Pędy o najliczniejszych międzywęzłach wyrosły w 1998 roku;



Rycina 1. Średnia długość pędów głównych (I) w poszczególnych latach

Figure 1. Average length of principal shoots (I) in the sequence of years



Rycina 2. Średnia liczba międzywęzli (n) na pędzie głównym w poszczególnych latach

Figure 2. Average number of internodes (n) on the principal shoot

były to również pędy najdłuższe. Ze stosunkowo dużej liczby międzywęzli składały się także pędy powstałe w roku 2000, mimo że były przeciętnie najkrótsze (ryc. 2).

Między liczbą międzywęzli i długością rocznego pędu głównego wystąpił wyraźny związek. Dłuższy pęd składał się z reguły z większej liczby międzywęzli. Współczynnik korelacji oceniający moc tego związku był bardzo wysoki i wahał się od $r=0,800$ dla sezonu wegetacyjnego 2000 r. do $r=0,893$ dla sezonu 1999 r., a łącznie dla wszystkich lat wynosił $r=0,826$. Podobne powiązanie wykazały wcześniejsze badania własne w odniesieniu do brzozy brodawkowatej i olszy czarnej (Dmyterko et Bruchwald 2005; Dmyterko 2003, 2006).

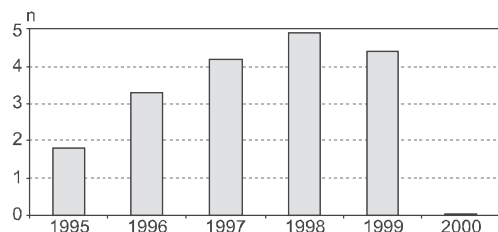
W odniesieniu do dębu Hammer (1992) stwierdził dodatnią korelację między długością pędu a liczbą jego pąków, a Buck-Sorlin i Bell (2000) potwierdzili tę zależność dla pąków położonych w środkowej części pędu.

Poddano analizie również związek między liczbą międzywęzli pędu głównego i wiekiem drzewa w badanym przedziale wiekowym. Uzyskano korelację ujemną, bardzo słabą, ponieważ współczynnik korelacji oceniający jej moc wyniósł tylko $r=-0,221$ i przy poziomie istotności 0,05 nie różnił się istotnie od zera.

Dzieląc długość rocznego pędu głównego przez liczbę jego międzywęzli, otrzymuje się średnią długość międzywęzła. Dla całego materiału empirycznego wartość tej cechy wyniosła od 0,3 do 5,5 cm, średnio 2,8 cm. Odchylenie standardowe cechy było równe 0,88, a współczynnik zmienności 55%. Między średnią długością międzywęzła i długością pędu występował istotny związek. Pędy dłuższe miały również dłuższe międzywęzła. Współczynnik korelacji oceniający moc tego związku wyniósł $r=0,717$ i różnił się istotnie od zera. Podobne powiązanie istniało także w przypadku brzozy brodawkowatej i olszy czarnej (Dmyterko et Bruchwald 2005; Dmyterko 2003, 2006).

Liczba pędów bocznych na rocznym pędzie głównym kształtowała się od 0 do 14 i średnio wyniosła 3,3. Odchylenie standardowe cechy było równe 2,95, a współczynnik zmienności 88,2%. Pomijając rok 2000, w którym w zasadzie nie wytworzyło się jeszcze ugałęzienie boczne na nowo wyrosniętym pędzie głównym, z wyjątkiem nielicznych pędów syleptycznych, liczba pędów bocznych w latach 1996–1999 wynosiła od 0 do 14, średnio 4,2. Rozkład cechy charakteryzował się asymetrią dodatnią. W populacji przeważały drzewa z liczbą pędów bocznych na rocznym przyroście pędu wierzchołkowego od 1 do 6.

Interesująco przedstawiało się ugałęzienie pędu głównego w poszczególnych sezonach wegetacyjnych (ryc. 3). W sezonie 2000 tylko nieliczne, bardzo witalne dojrzałe brzozy wytworzyły syleptyczne pędy boczne. Najwięcej pędów bocznych było na pędach głównych



Rycina 3. Średnia liczba pędów bocznych (n) – syleptycznych i typowych łącznie, na pędzie głównym w poszczególnych latach

Figure 3. Average number of secondary shoots including syleptic and typical (n) on the principal shoot in the sequence of years

wyrosłych w sezonie 1998. Stosunkowo małą liczbę pędów bocznych na pędzie głównym z sezonu 1996 r. można wyjaśnić zaawansowanym już naturalnym procesem usychania pędów. Jest to zgodne z badaniami nad młodą i dojrzłą brzozą brodawkowatą, z których wynika, że już na 4-letnim pędzie głównym ten proces się rozpoczyna, a jego nasilenie jest większe u drzew młodych (Bruchwald et Dmyterko 2001, Dmyterko et Bruchwald 2005). Według Roloffa (2000) oczyszczanie z gałązek u brzozy brodawkowatej zaczyna się już po 2 latach, chociaż z powodu rzadkiej korony na żywotnych konarach może trwać nawet ponad 20 lat. Inne badania tego autora dowodzą, że długość życia krótkopędów dla brzozy brodawkowatej i omszonej wynosi tylko 2 lata, a np. dla buka – 15 lat, grabu – 10, dębu – 4 i olszy – 3 lata (Roloff 2001).

Stwierdzono silny związek między liczbą pędów bocznych i liczbą międzywęzli rocznego pędu głównego. Współczynnik korelacji oceniający moc tego związku kształtował się od $r=0,766$ dla pędów głównych wyrosłych w sezonie 1996 do $r=0,889$ dla pędów z sezonu 1999, natomiast dla wszystkich analizowanych pędów wyniósł $r=0,853$. Pod tym względem brzoza omszona podobna jest do brzozy brodawkowatej i olszy czarnej (Dmyterko et Bruchwald 2005; Dmyterko 2003, 2006).

Struktura ugałęzienia pędu wierzchołkowego

W sezonie 2000 r. na pędzie głównym w poszczególnych węzłach wykształciły się pąki pachwinowe, a na niektórych drzewach również pędy syleptyczne. Pędy te rozpoznano także na pędach głównych wyrosłych w sezonie 1999. Dla tych dwóch ostatnich rocznych przyrostów pędów głównych przeanalizowano te przypadki.

Na dziewięciu rocznych przyrostach pędów wierzchołkowych powstało od 1 do 3 pędów syleptycznych. Po jednym pędzie syleptycznym stwierdzono na 4 rocznych pędach głównych składających się z 6 międzywęzli, na 2 pędach głównych o 10 międzywęzłach i na 1 pędzie głównym o 11 międzywęzłach. Dwa pędy

syleptyczne wykształciły się na rocznym pędzie głównym zbudowanym z 14 międzywęzli, a trzy pędy syleptyczne na pędzie utworzonym z 15 międzywęzli. Na najkrótszym pędzie, składającym się z 6 międzywęzli, wyrósł tylko 1 bardzo krótki pęd syleptyczny. Na długich rocznych pędach głównych, pędy syleptyczne przekroczyły długość 10 cm. Położone one były poniżej środkowego węzła pędu głównego. Potwierdzają to wyniki badań autorów dotyczące brzozy brodawkowatej i olszy czarnej (Bruchwald et Dmyterko 2001; Dmyterko et Bruchwald 2005; Dmyterko 2006). Roloff (2001) badając ugałęzienie syleptyczne m.in. buka, brzozy brodawkowatej i omszonej oraz olszy czarnej stwierdził, że koncentruje się ono w środkowej części pędu głównego. Jednocześnie na dłuższym pędzie głównym częściej wyrastają pędy syleptyczne, które są także przeciętnie dłuższe. Specyficzny układ pędów syleptycznych wystąpił na odrostach pędowych topoli berlińskiej (Witkowska-Żuk 1972). Odrosty o średniej długości powyżej 2 m miały pędy syleptyczne w dolnej jego części do wysokości 80 cm.

Korona brzozy omszonej zbudowana jest przede wszystkim z pędów typowych, tj. wytworzonych z pąków, które przebyły zimową fazę spoczynkową (Roloff 2001). Na rocznym pędzie głównym mogą wykształcić się jedynie pędy syleptyczne. Na pędzie 2 letnim występują typowe pędy boczne roczne oraz pędy 2-letnie, składające się z pędu syleptycznego i jego przedłużenia. Trzyletni pęd główny składa się z 2-letnich bocznych pędów typowych oraz pędów 3-letnich, zbudowanych z pędu syleptycznego i dwóch jego przedłużeń. W nielicznych przypadkach wykształcił się pęd roczny z pąka, który przez dwie zimy był uspijony. Analogiczne ugałęzienie, ze zwiększającą się liczbą pędów bocznych w poszczególnych latach, jest na pędach wierzchołkowych wyrosłych przed 3, 4 lub 5 laty.

Istotnym zagadnieniem związanym z analizą ugałęzienia pędu jest określenie, z których pąków pachwinowych wyrastają pędy boczne pozostające w uspieniu oraz które z pędów bocznych mają największą szansę przeżycia.

Jak już wspomiano, na pędach powstałych w ostatnim sezonie wegetacyjnym, w poszczególnych węzłach znajdują się w zasadzie tylko pąki pachwinowe. W następnym sezonie z większości tych pąków wyrosną typowe pędy boczne. Proces ten przeanalizowano dokładniej, uwzględniając liczbę międzywęzli budujących pęd główny.

W całym badanym materiale na 4 pędach głównych były przyrosty roczne składające się z 2 międzywęzli. Jednak tylko na jednym z nich, z górnego węzła, wyrósł pęd boczny. Pozostałe pąki pachwinowe pozostały w uspieniu.

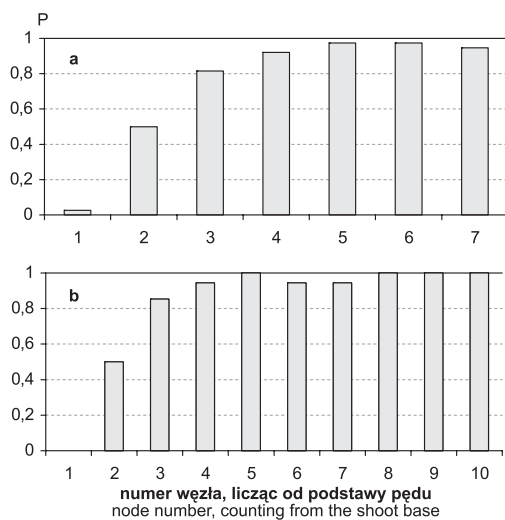
Na większej liczbie pędów wierzchołkowych, bo na 10, przyrosty roczne składały się z 3 międzywęźli. Pąk położony w najniższym węźle pozostał w uśpieniu. Prawdopodobieństwo wyrośnięcia pędu w drugim węźle wyniosło 0,80 i zwiększyło się do 0,9 dla pąka najwyższego położonego.

W przypadku rocznych pędów głównych składających się z 4 międzywęźli pąk przy podstawie pędu pozostał w uśpieniu. W przypadku pozostałych węzłów prawdopodobieństwo wyrośnięcia pędu bocznego było wysokie i wyniosło 0,86, 0,96 i 0,86.

Wraz ze zwiększeniem liczby węzłów pędu głównego wzrosło prawdopodobieństwo pojawienia się pędów bocznych w poszczególnych węzłach. Dla dolnych węzłów było ono niskie, a wraz z oddaleniem węzła od podstawy pędu rosło aż do wartości maksymalnej. Dla zobrazowania tej prawidłowości prześledzono kształtowanie się prawdopodobieństwa powstania pędów bocznych na rocznych przyrostach pędów wierzchołkowych, składających się z 7, a następnie z 10 międzywęźli.

Dla 39 rocznych pędów głównych z 7 międzywęźlami prawdopodobieństwo wyrośnięcia pędu bocznego w poszczególnych węzłach kształtowało się od 0,05 dla dolnego węzła, poprzez 0,5 dla drugiego węzła i aż do wartości bliskiej 1 dla górnych węzłów (ryc. 4a). Dla 14 rocznych pędów składających się z 10 międzywęźli, prawdopodobieństwo powstania pędu bocznego w pierwszym węźle było zerowe, wzrosło do 0,5 w drugim węźle i przekroczyło 0,9 dla pozostałych węzłów (ryc. 4b).

Wyrośnięcie pędu bocznego nie oznacza jeszcze jego dalszego wzrostu, ponieważ może on zostać uszko-

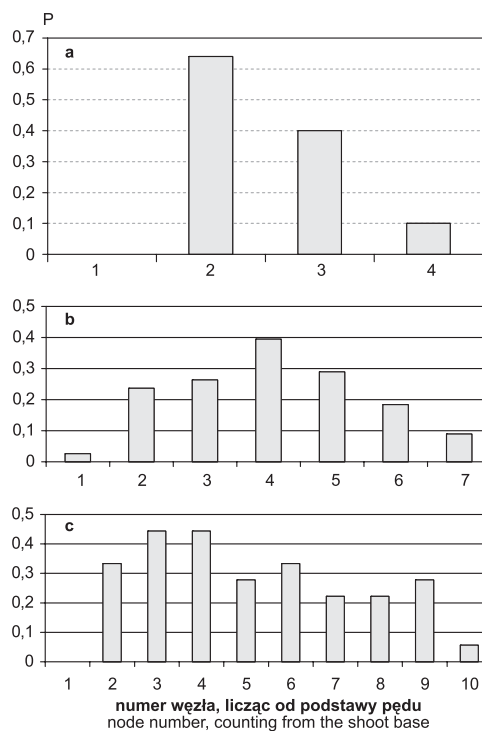


Rycina 4. Prawdopodobieństwo wyrośnięcia pędu bocznego (P) w poszczególnych węzłach pędu głównego, zbudowanego z: a – 7, b – 10 międzywęźli

Figure 4. Probability of growing out of a secondary shoot (P) in particular internodes of the principal shoot being built of: a – 7, b – 10 internodes

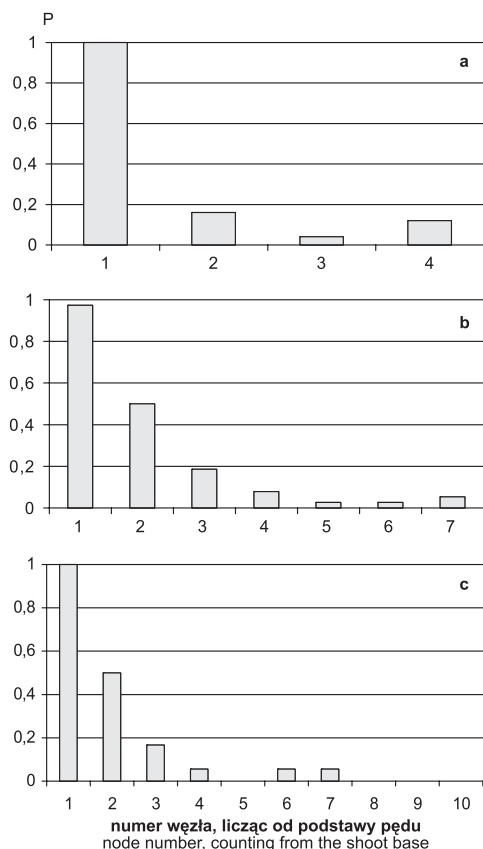
dzony lub uschnąć. Problem przeanalizowano na przykładzie rocznych pędów wierzchołkowych składających się z 4, 7 i 10 międzywęźli.

Dla rocznych pędów głównych składających się z 4 międzywęźli nie stwierdzono uschnięcia ani uszkodzenia pąka w pierwszym węźle. W drugim węźle prawdopodobieństwo uszkodzenia pąka było dość wysokie, bo wyniosło 0,65, a w następnych węzłach zmniejszało się aż do 0,1 w węźle najwyższym (ryc. 5a). Nieco inaczej kształtowało się prawdopodobieństwo usychania pędów bocznych na rocznym pędzie głównym składającym się z 7 międzywęźli. Rosło ono również wraz z oddaleniem węzłów od podstawy pędu głównego, jednak nie tak gwałtownie jak w przypadku pędów utworzonych z 4 międzywęźli (ryc. 5b). Maksymalne prawdopodobieństwo uschnięcia pędu bocznego było w przypadku czwartego węzła i wyniosło 0,4. Prawdopodobieństwo to w węźle 7 osiągnęło około 0,1. Wzrost prawdopodobieństwa usychania pędów bocznych wraz z oddaleniem węzłów od podstawy pędu wierzchołkowego obserwowano także na pędach głównych składających się z 10 międzywęźli (ryc. 5c). Maksymalna wartość tego prawdopodobieństwa dla 3 i 4 węzła wyniosła 0,44, po czym obniżyła się do 0,06 dla 10 węzła.



Rycina 5. Prawdopodobieństwo uschnięcia pąka lub pędu bocznego (P) w poszczególnych węzłach pędu głównego, zbudowanego z: a – 4, b – 7, c – 10 międzywęźli

Figure 5. Probability of mortality of a bud or a secondary shoot (P) in particular internodes of the main shoot being built of: a – 4, b – 7, c – 10 internodes



Rycina 6. Prawdopodobieństwo pozostania pąka w uspieniu (P) na pędzie głównym, zbudowanym z: a – 4, b – 7, c – 10 międzywęźli

Figure 6. Probability of dormancy of a bud (P) on the principal shoot being built of: a – 4, b – 7, c – 10 internodes

Przedstawione wartości prawdopodobieństwa usychania pędów wyznaczono empirycznie jako wartości przeciętne z okresu 1996–1999. Można przypuszczać, że będą one wzrastać wraz ze starzeniem się pędu głównego. W celu sprawdzenia tej hipotezy porównano te wartości z analogicznym prawdopodobieństwem usychania pędów wyznaczonym dla 1996 r. Jako przykład posłużyły pędy wierzchołkowe składające się z 4 i 7 węzłów.

W przypadku rocznych pędów głównych zbudowanych z 4 międzywęźli prawdopodobieństwo uschnięcia pędów bocznych powstałych z 2 i 3 węzła było większe dla pędu głównego wyrosłego w 1996 r. niż średnie prawdopodobieństwo uschnięcia pędów wyrosłych w okresie 1996–1999. Podobnie w przypadku rocznych przyrostów pędów głównych składających się z 7 międzywęźli większe prawdopodobieństwo uschnięcia pędu bocznego z większości węzłów dotyczyło pędu głównego powstałego w 1996 r.

Uzyskane wyniki potwierdzają tezę o wzroście prawdopodobieństwa usychania pędów bocznych wraz ze starzeniem się pędów głównych, na których one wyrosły.

Do ustalenia prawdopodobieństwa niewyrośnięcia pędu bocznego z pąka pachwinowego wykorzystano roczne przyrosty pędów wierzchołkowych składające się z 4, 7 i 13 międzywęźli.

Dla rocznych pędów głównych zbudowanych z 4 międzywęźli prawdopodobieństwo niewyrośnięcia pędu bocznego z trzech górnych węzłów było małe i dochodziło do 0,18, a dla dolnego węzła uzyskało maksymalną wartość 1 (ryc. 6a). Dla pędów głównych składających się z 7 międzywęźli otrzymano bardzo wysokie, bliskie 1, prawdopodobieństwo niewyrośnięcia pędu bocznego z dolnego węzła (ryc. 6b). Dla trzeciego węzła zmalało ono do 0,2, a dla pozostałych węzłów kształtowało się na poziomie 0,01–0,04. Dla rocznych pędów głównych utworzonych z 10 węzłów prawdopodobieństwo niewyrośnięcia pędów bocznych z dolnego węzła było równe 1 (ryc. 6c), dla wyżej położonych węzłów zmalało do bardzo niskich wartości, dla niektórych węzłów wyniosło zero.

Interesującą informacją jest liczba pędów bocznych wyrosłych z pąków pachwinowych rocznego przyrostu pędu wierzchołkowego. Wykazano już, że zależy ona od długości pędu głównego oraz od liczby jego międzywęźli. Dokładniejszą analizę problemu przeprowadzono dla rocznych pędów głównych powstałych w latach 1996–1999. W analizie uwzględniono wszystkie pędy boczne, łącznie z uschniętymi i uszkodzonymi w tym okresie.

Każdy pąk pachwinowy ma szansę rozwinąć się w pęd boczny. Prawdopodobieństwo najmniejsze, zbliżone do zera, dotyczy pąka położonego u podstawy pędu głównego. Pąk ten nie podlegał zatem dalszej analizie.

Brzoza omszona wykorzystuje w dużym stopniu szansę na rozwinięcie pąka pachwinowego w pęd boczny. Dotyczy to zwłaszcza krótkich pędów głównych, a więc składających się z małej liczby międzywęźli. Przykładem są pędy zbudowane z 2, 3 i 4 międzywęźli. Na pędach głównych składających się z 2 międzywęźli w 75% przypadków rozwinęło się po jednym pędzie bocznym. Na pędach głównych, składających się z 3 międzywęźli, u 40% powstały po 2 pędy boczne. Na pędach głównych, zbudowanych z 4 międzywęźli, aż u 66% rozwinęły się po 3 pędy boczne. Analizując roczne pędy główne zbudowane z większej liczby węzłów zaobserwowano następujący związek: przy wzroście liczby międzywęźli obniżyło się prawdopodobieństwo wyrośnięcia pędu bocznego z pąków pachwinowych położonych w dolnych węzłach pędu głównego. Na długich pędach pozostały zatem w uspieniu zwykle 2 pąki lub więcej.

Na uwagę zasługują jeszcze roczne pędy główne, na których nie wyrósł żaden pęd boczny. W zbiorze danych jest 6 takich pędów, co stanowi 2,4% analizowanej

populacji. Dotyczy to pędów krótkich, składających się z 2 do 5 międzywęźli.

Z zaprezentowanej analizy oraz innych badań autorów (Bruchwald et Dmyterko 2001; Dmyterko et Bruchwald 2005; Dmyterko 2006) wynika, że największą szansę przetrwania u brzozy omszonej i brodawkowej, a także olszy czarnej mają pędy boczne wyrosłe w górnej części pędu głównego. Prace dotyczące ugałęzienia wielu gatunków drzew, np.: buka, dębu szypułkowego i bezszypułkowego, jesionu (Roloff 2001) oraz topoli berlińskiej (Witkowska-Żuk 1972) potwierdzają, iż są to pędy najsilniejsze, tworzące z czasem szkielet korony drzewa.

Model rozwoju ugałęzienia dojrzałej brzozy omszonej

Długość pędu jest silnie, dodatnio skorelowana z liczbą jego międzywęźli. Średnia długość międzywęźla nie jest jednak stała. Pędy dłuższe mają również średnio dłuższe międzywęźla.

Na wyrosłym w sezonie wegetacyjnym pędzie głównym, w jego węzłach, zawiązują się pąki pachwinowe. Tylko w nielicznych przypadkach stwierdzono u dojrzałych brzozy wyrosnięcie pędu syleptycznego. Zjawisko to występowało niekiedy na długich pędach, głównie poniżej środkowego węzła.

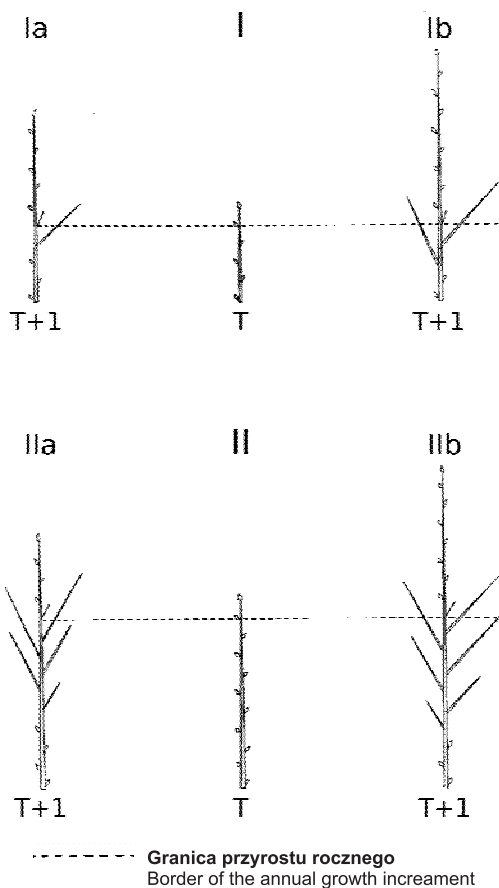
W drugim sezonie wegetacyjnym z ostatniego pąka pachwinowego wyrasta nowy pęd główny, będący przedłużeniem ubiegłorocznego pędu. Rozpatrując pozostałe pąki pachwinowe, można przewidzieć zajście jednego z dwóch zjawisk: 1) z pąka pachwinowego wyrosnie pęd boczny, 2) pąk pachwinowy pozostanie w uspieniu.

U zdecydowanej większości drzew pąki wyrosłe w najniższym usytuowanym węzle pędu głównego pozostają w stanie uspienia. Jako śpiące mogą również pozostać pąki położone w wyższych węzłach. Prawdopodobieństwo pozostania pąka w uspieniu jest tym większe, im niżej położony jest węzeł, w którym znajduje się pąk.

Pęd boczny, praktycznie zawsze, wyrasta w najwyższym położonym węzle. Nieliczne przypadki, gdy ten proces nie zachodzi, dotyczą wyjątkowo krótkich pędów głównych, zbudowanych z bardzo małej liczby międzywęźli. Pęd boczny może również nie wyrosnąć w przypadku uszkodzenia lub uschnięcia pąka.

Na 3-letnim lub starszym pędzie głównym zachodzą ważne procesy: 1) wzrost pędów bocznych, a tym samym powstanie pędów 2-letnich, 2) usychanie pędów bocznych. Stwierdzono również nieliczne przypadki wyrosnięcia nowego pędu bocznego z pąka śpiącego, a także tworzenie się 3-letnich pędów bocznych, gdy w pierwszym sezonie wyrosły pędy syleptyczne.

Z latami wzrasta prawdopodobieństwo uschnięcia pędu bocznego. Jest ono tym większe, im niżej położony jest pęd boczny na pędzie głównym. Pędy boczne



Rycina 7. Model ugałęzienia rocznego i dwuletniego pędu brzozy omszonej: I – roczny pęd z 5 pąkami i dwie możliwości jego rozwoju w roku następnym (Ia i Ib); II – roczny pęd z 10 pąkami i dwie możliwości jego rozwoju w roku następnym (IIa i IIb)

Figure 7. Model of annual and 2-year-old branching of the shoot of hair birch *Betula pubescens*: I – annual shoot with 5 buds and 2 possibilities of its development in the next year (Ia and Ib), II – annual shoot with 10 buds and 2 possibilities of its development in the next year (IIa and IIb)

powstałe w najniższych węzłach pędu głównego będą więc usychały w pierwszej kolejności. Najwyżej położonemu pędowi bocznemu można przyporządkować określone prawdopodobieństwo śmierci, jednak jego wartość będzie stosunkowo mała, ale wzrastająca z wiekiem drzewa. Jest to wynik procesu oczyszczania się pnia z gałęzi.

Przedstawione wyniki badań są podstawą opracowania modelu ugałęzienia rocznego pędu wierzchołkowego dojrzałej brzozy omszonej (ryc. 7).

Gdy roczny pęd główny jest krótki, a więc o małej ilości pąków pachwinowych, to w kolejnym sezonie wegetacyjnym wystąpią najczęściej dwa przypadki:

– z pąków pachwinowych – poza najwyższym położonym, z którego następuje przedłużenie osi pędu głównego, i poza położonym najniżej, który pozostaje w

uśpieniu – wyrastają pędy boczne; jest ich niewiele, a nowo wyrosnięty pęd główny jest krótki, z małą liczbą pąków pachwinowych (ryc. 7–Ia);

– z pąków pachwinowych (z wyjątkiem najwyższej i najniższej położonego) wyrastają pędy boczne; ich liczba jest niewielka, a nowo wyrosnięty pęd główny jest dość długi, z dużą liczbą pąków pachwinowych (ryc. 7–Ib).

Gdy roczny pęd główny jest długi, a więc posiada dużo pąków pachwinowych, wówczas w kolejnym sezonie wegetacyjnym wystąpią najczęściej dwa przypadki:

– z pąków pachwinowych (poza najwyższej położonym i kilkoma przy podstawie pędu) wyrastają pędy boczne; jest ich dość dużo, a nowo wyrosnięty pęd główny jest krótki, z małą liczbą pąków pachwinowych (ryc. 7–IIa);

– z pąków pachwinowych (poza najwyższej położonym i kilkoma przy podstawie pędu) wyrastają pędy boczne; jest ich dość dużo, a nowo wyrosnięty pęd główny jest długi, z wieloma pąkami pachwinowymi (ryc. 7–IIb).

Na 3-letnim lub starszym pędzie głównym, oprócz wzrostu pędów bocznych, zachodzi proces ich usychania. Powiązany jest on z upływem czasu oraz usytuowaniem tych pędów. W pierwszej kolejności usychają pędy wyrosłe w węzłach najniższej położonych. Usychać będą również pąki. W procesie tym jako ostatnie obumrą pędy boczne wyrosłe w górnych węzłach.

Dwa procesy decydują o życiu rośliny: wyrastanie nowych pędów i usychanie już istniejących. Gdy pierwszy przeważa nad drugim, wówczas roślina ma szansę dalszego, wieloletniego wzrostu. Dominacja drugiego wpływa na obniżenie vitalności rośliny, a następnie prowadzi do jej śmierci.

Literatura

- Banaszuk H. 1980. Geomorfologia południowej części Kotliny Biebrzańskiej. *Prace i Studia Geograficzne*, 2: 7–66.
- Bruchwald A. 1988. Przyrodnicze podstawy budowy modeli wzrostu. *Sylwan*, 11–12: 1–10.
- Bruchwald A., Dmyterko E. 2001. Rozwój ugałęzienia w koronie młodej brzozy brodawkowatej (*Betula pendula* ROTH.). *Sylwan*, 12: 19–26.
- Bruchwald A., Rymer-Dudzińska T., Dudek A., Michalak K., Wróblewski L., Zasada M., Tomusiak R. 2001. Model wzrostu dla drzewostanów brzożowych. Zakład Dendrometrii i Produkcyjności Lasu SGGW, Warszawa (maszynopis).
- Buck-Sorlin G.H., Bell A.D. 2000. Models of crown architecture in *Quercus petraea* and *Q. robur*: shoot lengths and bud numbers. *Forestry*, 73(1): 1–19.
- Critchfield W.B. 1960. Leaf dimorphism in *Populus trichocarpa*. *American Journal of Botany*, 47(8): 699–711.
- Dmyterko E. 2003. Charakterystyka pędu głównego dojrzalej olszy czarnej (*Alnus glutinosa* L./GAERTN.). *Sylwan*, 8: 11–18.
- Dmyterko E. 2006. Cechy korony jako podstawa metody określania uszkodzenia drzewostanów olszy czarnej [*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.]. Rozprawy i monografie. 5, Warszawa, Instytut Badawczy Leśnictwa.
- Dmyterko E., Bruchwald A. 2005. Charakterystyka pędu głównego dojrzalej brzozy brodawkowatej (*Betula pendula* Roth). *Sylwan*, 8: 3–19.
- Falencka-Jabłońska M., Grygoruk A. (red). 2006. 85 lat ochrony obszaru Grzędy w dolinie Biebrzy. Materiały z Konferencji „85 lat ochrony obszaru Grzędy w dolinie Biebrzy”. Osowiec-Twierdza – Grzędy, 13–14 październik 2006 r. Biebrzański Park Narodowy. Osowiec Twierdza. Załącznik (CD) – Przyrodnicza bibliografia Kotliny Biebrzańskiej.
- Harmer R. 1992. Relationships between Shoot Length, Bud Number and Branch Production in *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. *Forestry*, 65 (1): 61–72.
- Jentys-Szaferowa. 1979. Morfologia, systematyka i zmienność. [W:] Brzozy (*Betula* L.). Nasze drzewa leśne. Monografie popularnonaukowe (red. S. Białobok). T. 7. Warszawa-Poznań, PAN Instytut Dendrologii – PWN.
- Karlsson P.S., Olsson L., Hellström K. 1996. Trade-offs among investments in different long-shoot functions – variation among mountain birch individuals. *Journal of Ecology*, 84: 915–921.
- Kondracki J. 1994. Geografia Polski. Mezoregiony fizycznogeograficzne. Warszawa, PWN.
- Roloff A. 2001. Baumkronen. Verständnis und praktische Bedeutung eines komplexen Naturphänomens. Stuttgart, Verlag Eugen Ulmer GmbH & Co.
- Roloff A., Pietzarka U. 2000. *Betula pendula* (L.) ROTH. [W:] Enzyklopädie der Holzgewächse. (red. P. Schütt, H. J. Schuck, U. M. Lang, A. Roloff), 21: 1–15. Landshut.
- Sienko A., Grygoruk A. (red). 2003. Biebrzański Park Narodowy. Osowiec–Twierdza, Wyd. Biebrzański Park Narodowy.
- Szafer W. 1977. Podstawy geobotanicznego Podziału Polski. Szata roślinna polski niżowej. [W:] Szata roślinna Polski (red. W. Szafer, K. Zarzycki), T. II, Warszawa, PWN.
- Trampler T., Kliczkowska A., Dmyterko E., Sierpińska A. 1990. Regionalizacja przyrodniczo-leśna Polski na podstawach ekologiczno-fizjograficznych. Warszawa, PWRiL.
- Witkowska-Żuk L. 1972. Wzrost i pokrój korony topoli berlińskiej (*Populus × berolinensis* Dipp.). *Rocznik Dendrologiczny*, 26: 95–106.