

3. ANATOMIA I EMBRIOLOGIA

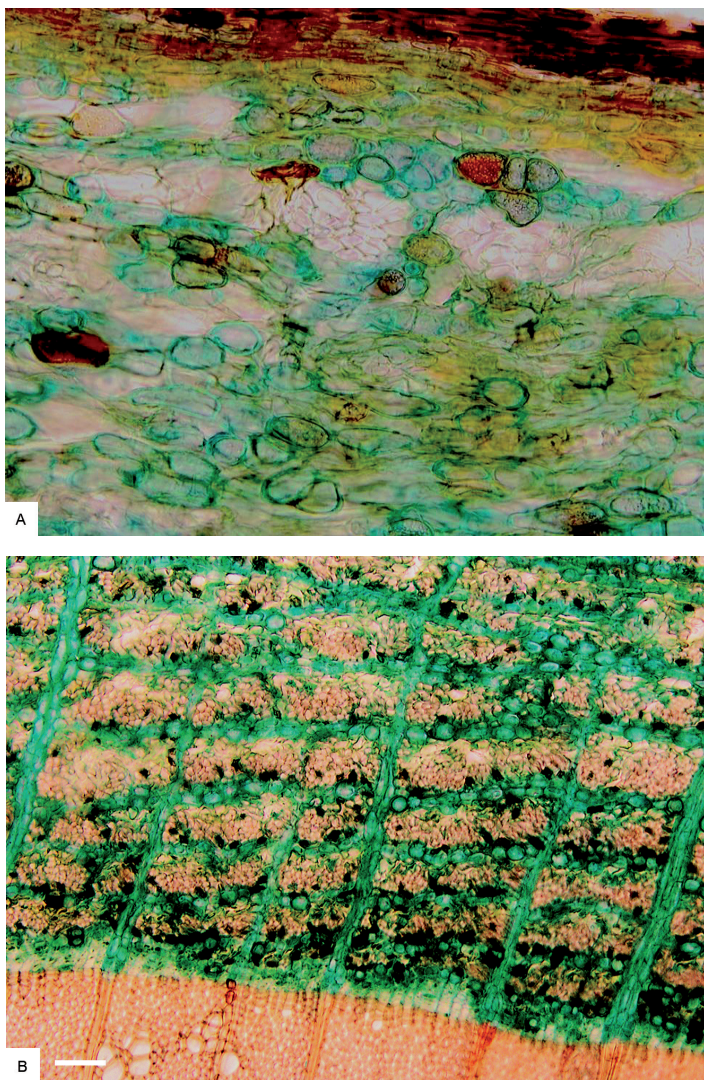
MARZENNA GUZICKA

W opracowaniu skoncentrowano się na nadziemnej części drzew. Starano się przede wszystkim przybliżyć czytelnikowi budowę pnia (przy czym kolejność opisywanych tkanek jest zgodna z ich położeniem w obrębie organu) i liści oraz zarys embriologii. Literatura dotycząca anatomii wiązków jest stosunkowo uboga, chociaż wydaje się, że w dobie fascynacji metodami molekularnymi panuje dość powszechne (choć nieuzasadnione) przekonanie, iż anatomia roślin została na tyle dobrze poznana, że rozwijanie badań w tym zakresie jest już przeżytkiem.

3.1. KORA WTÓRNA

Kora wtórna, obejmująca w pniu i korzeniu wszystkie tkanki znajdujące się na zewnątrz od kambium, jest podzielona na część zewnętrzną i wewnętrzną. Część zewnętrzna zawiera pokłady perydermy (korkowicy), która wraz z metamorfizowanym łykiem tworzy martwicę korkową. W skład części wewnętrznej wchodzi natomiast mniej lub bardziej widoczne słoje przyrostów rocznych wtórnego łyka (floemu) (HEJNOWICZ 2002).

Peryderma (ryc. 1A), czyli korkowica, jest zbudowana z kilku warstw komórek cienkościennej, o dużym świetle, występujących na przemian z warstwami komórek grubościennych, stycznie spłaszczonych. Obejmuje ona merystatyczny felogen, felem (korek, jest wytwarzany przez felogen na zewnątrz) oraz felodermę. Feloderma, wytwarzana przez felogen i zlokalizowana po jego wewnętrznej stronie, powstała z komórek miękkiszowych. U wiązków jest ona zwykle 2–4-warstwowa. Pierwszy felogen, zakładający się w warstwie sube-



Ryc. 1. Peryderma (A) oraz fragment drewna (zabarwienie brunatne, komórki martwe) i łyka (zabarwienie zielone, komórki żywe), pomiędzy drewnem i łykiem widoczne cienkościenne komórki kambium (B); *Ulmus laevis*; przekrój poprzeczny; mikroskop świetlny (fot. M. TULIK), odcinek 0,1 mm

pidermalnej łodygi, funkcjonuje od roku do 2–3 lat. W perydermie występują przetchlinki, stanowiące w pniu i korzeniu system wentylacyjny (ESAU 1973). U wiązów są one zagłębione w korku, znajdują się więc poniżej powierzchni organu. Wykształca się korek skrzydłasty, określane tak, ponieważ jego rozszerzone symetryczne, podłużne pasma wyrastają w sposób przypominający skrzydła (SMITHSON 1954, za ESAU 1973). Jak podaje HEJNOWICZ (2002), u *Ulmus minor* var. *suberosa* skrzydełkowate listwy korkowe tworzą się na cienkich łodygach bocznych, nie powstają natomiast na grubych łodygach głównych (w obu przypadkach felogen wytwarza korek równomiernie i obficie, jednak na łodygach cienkich względny przyrost powierzchni korka jest większy i wcześniej powstają pęknięcia).

Martwica korkowa wiązów jest łuskowato-włóknista, a pojedyncza łuska oprócz perydermy obejmuje zwykle również 2–4-letnie przyrosty floemu (HOLDHEIDE 1951). U wiązów widoczne są w jej komórkach kryształki szczawianu wapnia, pojedyncze lub w skupieniach. Kryształów złożonych, czyli druzów, w martwicy korkowej nie obserwowano (HOLDHEIDE 1951).

Wtórny floem u wiązów ma szerokie, 3–5-komórkowe, prosto przebiegające promienie, nadające wewnętrznej korze charakterystyczną budowę (HOLDHEIDE 1951). Grubość pokładu wtórnego floemu wynosi kilka milimetrów i u *Ulmus glabra* obejmuje 13–17 słoju przyrostów rocznych. Granice pomiędzy słojami nie zawsze są wyraźne. W słabo rosnących drzewach mogą być zredukowane do pojedynczej warstwy komórek parenchymatycznych. Wyraźne rozgraniczenie jest możliwe tylko wówczas, gdy można wyróżnić szerokie pasma rurek sitowych wchodzących w skład wczesnego floemu. Wyznaczenie granicy pomiędzy słojami mogą ułatwić komórki śluzowe, które często są obecne we wczesnym floemie niektórych gatunków *Ulmus*. Komórki śluzowe nie występują w łyku *Ulmus laevis* (HOLDHEIDE 1951). Główne elementy wtórnego floemu to człony rurek sitowych i komórki parenchymy. Rurki sitowe stanowią podstawowy składnik floemu wczesnego. Średnia długość członu rurki sitowej (za HEJNOWICZ 2002) wynosi 195 μm (zakres zmienności: 100–250 μm), a średnica około 35 μm . Poszczególne człony są od siebie oddzielone płytami sitowymi prostymi, których ustawienie jest prawie poprzeczne w stosunku do długiej osi komórki. Otwory, czyli pory w płycie, mają średnicę około 10 μm (za HEJNOWICZ 2002). Mniejsze są pory występujące w polach sitowych na ścianach promieniowych rurki. Członowi rurki sitowej towarzyszy zwykle pojedyncza komórka przyrurkowa (towarzyszająca). Członowi, które w danym sezonie powstały najpóźniej, mogą czasami towarzyszyć dwie komórki przyrurkowe. Rurki sitowe oraz komórki przyrurkowe po pierwszym roku życia

przestają funkcjonować i ulegają zapadnięciu, tworząc łyko niefunkcjonujące. Zaledwie 0,15–0,20 mm² powierzchni poprzecznego przekroju strefy floemu zajmuje floem funkcjonujący (HOLDHEIDE 1951). Dojrzałe rurki są zwykle pozbawione jąder i tonoplastu, jednak u *Ulmus americana* organelle te są obecne i aktywne do ostatnich etapów różnicowania się rurki sitowej (EVERT i DESHAPANDE 1969; EVERT i in. 1969). W powstaniu porów w polu sitowym uczestniczą białka P (białko floemowe, charakterystyczne dla elementów sitowych roślin okrytonasiennych), które są zachowane w postaci przyściennej siateczki w cytoplazmie dojrzałej rurki. Parenchyma występuje w 1–4-komórkowych pasmach, głównie w późnym floemie. Rozmiar komórki parenchymatycznej wynosi około 20 × 10 μm (HOLDHEIDE 1951). W wyniku naprężeń związanych z przyrostem obwodu organu styczny wymiar komórki może wzrosnąć do ponad 30 μm. Komórki parenchymatyczne wtórnego floemu można rozpoznać nawet w martwicy korkowej, zawartość ich treści cytoplazmatycznej przybiera wówczas bowiem zabarwienie brunatne (HOLDHEIDE 1951). We floemie wiązków nie ma właściwych włókien łykowych. Występują jedynie sklereidy włókniste zlokalizowane zwykle na zewnątrz pasm parenchymy. W pierwszym roku życia ich ilość jest niewielka, z wiekiem wzrasta i już w drugim roku mogą one całkowicie wyprzeć rurki sitowe. Sklereidy są stosunkowo wąskie, mają średnicę około 12 μm (HOLDHEIDE 1951).

3.2. KAMBIUM

Kambium jest merystemem bocznym, który wytwarza łyko (na zewnątrz) i drewno (do środka), czyli wtórne tkanki przewodzące (ryc. 1B). W szerokim ujęciu kambium definiowane jest jako tkanka zbudowana z inicjałów kambialnych oraz dzielących się komórek niezróżnicowanych, będących komórkami macierzystymi drewna i łyka (HEJNOWICZ 2002). Kambium nie jest merystemem jednorodnym. U wiązków (tak jak we wszystkich łądogach drzewiastych) tworzą je 2 typy komórek: komórki wrzecionowate i dające początek elementom układu podłużnego (który w drewnie wiązków reprezentowany jest przez naczynia, włókna, cewki, a w łyku przez człony rurek sitowych, komórki przyrurkowe, komórki miękiszowe i sklereidy) oraz komórki promieniowe (dające początek elementom układu poprzecznego – promieniom łykodrzewnym). Długość komórki wrzecionowatej kambium u wiązków wynosi około 0,02–0,03 mm i zwiększa się w ciągu sezonu; u *Ulmus glabra* i *Ulmus procera* o około 20%, u *Ulmus minor* natomiast o około 40% (SÜSS 1967).

U drzew klimatu umiarkowanego aktywność podziałowa merystemów jest ściśle zsynchronizowana z przebiegiem pór roku. Zimą znajdują się one w stanie spoczynku, umożliwiającego przetrwanie niekorzystnych warunków. U wiązów kambium nie wykazuje aktywności podziałowej w czasie zimy. Sezonowe zmiany aktywności kambium są także wynikiem zmian efektywności komunikacji symplastowej (SOKOŁOWSKA i ZAGÓRSKA 2007). Jak wykazały badania szlaków transportu symplastowego w pniach wiązu, z zastosowaniem markerów fluorescencyjnych (SOKOŁOWSKA i ZAGÓRSKA 2007), u wiązów sezonowo zmienia się łączność komórek wrzecionowatych i promieniowych w kambium. W okresie aktywności, kiedy komórki wrzecionowate i komórki promieni dzielą się intensywnie, z różnymi prędkościami, są od siebie symplastowo izolowane. W okresie spoczynku natomiast łączność symplastowa obu tych typów komórek zostaje przywrócona. Wyższy stopień izolacji podczas aktywności niż w trakcie spoczynku jest prawdopodobnie wynikiem funkcjonalnej odrębności komórek wrzecionowatych i promieniowych (SOKOŁOWSKA i ZAGÓRSKA 2007). Symptomaми ustąpienia spoczynku kambium wiosną są promieniowy wzrost komórki (co prowadzi w konsekwencji do zmniejszenia grubości promieniowych ścian komórkowych) oraz zmiany cytoplazmy (przejście ze stanu żelu w stan płynny). Przejawy te były obserwowane u *Ulmus glabra* w Danii po kilku ciepłych dniach, już pod koniec marca lub na początku kwietnia (LADEFOGED 1958). Odkładanie elementów ksylemu rozpoczynało się u tego gatunku przed pękaniem pąków, najpierw w gałęziach, rozprzestrzeniając się w kierunku bazypetalnym i osiągając nasadę pnia jeszcze przed pełnym otwarciem pąków (LADEFOGED 1958). To szybkie tempo rozprzestrzeniania się aktywności kambium w obrębie drzewa jest charakterystyczne dla gatunków o pierścieniowo-naczyniowym typie drewna. U *Ulmus laevis* początek aktywacji kambium w pędach wyprzedzał o kilka dni aktywację kambium w pniu, jednak okres funkcjonowania kambium w obu przypadkach był równie długi i wynosił 140–160 dni. Pęknięcie pąków u tego gatunku, podobnie jak u *Ulmus glabra*, następowało kilka dni po aktywacji kambium. Nie oznacza to jednak, że czynnik lub czynniki aktywujące nie pochodzą z pąków, pęknięcie pąków jest bowiem makroskopowym przejawem zmian strukturalnych i metabolicznych zachodzących w pąkach dużo wcześniej. Aktywacja kambium w korzeniu następuje znacznie później niż w pniu. U *Ulmus glabra* pierwsze elementy ksylemu w korzeniu powstawały około 50 dni po pęknięciu pąków i kilka lub kilkanaście dni po wznowieniu wzrostu korzenia na długość (LADEFOGED 1958). Pierwsze elementy późnego ksylemu u *Ulmus laevis* pojawiały się w połowie maja lub dopiero na początku lipca, w zależności od terminu wznowienia działalności kambium (LOBŻANIDZE 1961). Od terminu rozpoczęcia

zależy również koniec aktywności tego merystemu; u *Ulmus laevis* przypadał on na drugą połowę sierpnia lub połowę września (LOBZANIDZE 1961).

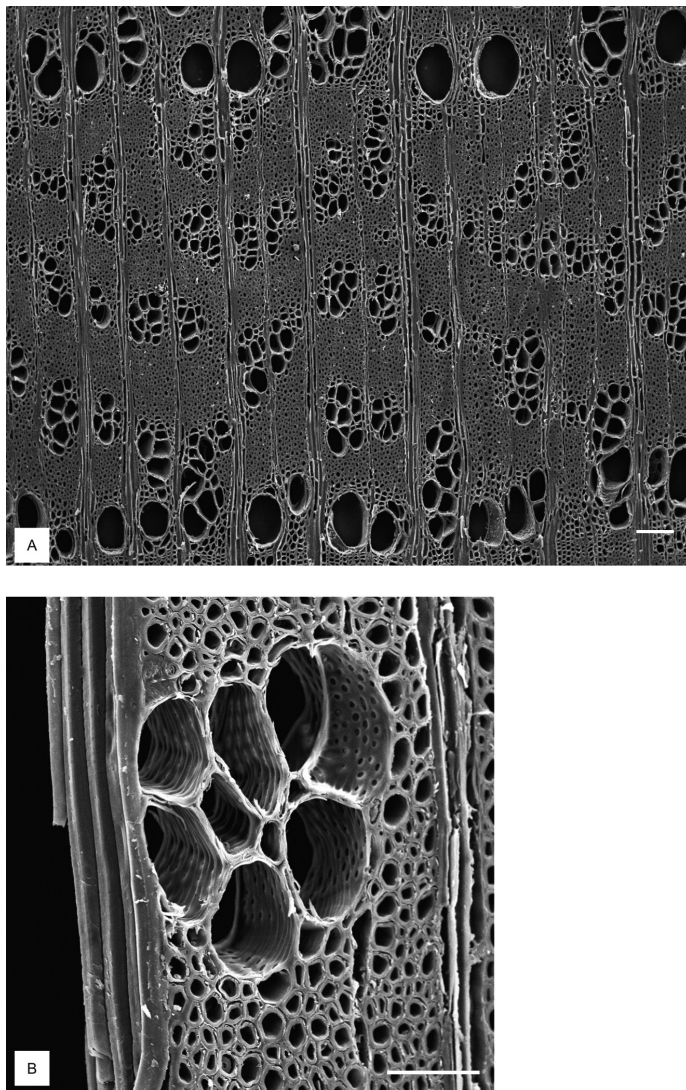
3.3. WTÓRNY KSYLEM

Drewno (wtórny ksylem) wiązków jest drewnem twardym, o intensywnie zabarwionej brunatnej twardzieli. U *Ulmus laevis* twardziel ma barwę jasno-brunatną, jest wyraźnie jaśniejsza od ciemnobrunatnej lub ceglastej twardzieli *Ulmus minor* i *Ulmus glabra*.

Drewno wiązków zaliczane jest do pierścieniowo-naczyniowych (ryc. 1). **Naczynia** w drewnie wczesnym charakteryzują się znacznie większą średnicą niż w drewnie późnym, a słoje przyrostów rocznych są bardzo wyraźne. U *Ulmus glabra* średnica naczyń powstałych w maju i czerwcu wynosiła 0,10–0,13 mm, natomiast wytworzonych w lipcu i sierpniu 0,02–0,03 mm (LADEFAGED 1958). Powierzchnia, jaką na przekroju poprzecznym zajmowały naczynia wytworzone w maju i czerwcu, również była większa i wynosiła 15–23%, podczas gdy naczynia powstałe w lipcu i sierpniu zajmowały jedynie 5–7% przekroju poprzecznego (LADEFAGED 1958).

Charakterystyczną cechą mikroskopowej budowy drewna wiązków jest rozmieszczenie naczyń w drewnie późnym (ryc. 2). Na przekroju poprzecznym tworzą one swoiste, faliście przebiegające pasma. Widoczny także makroskopowo ten charakterystyczny, zygzakowaty wzór rozmieszczenia naczyń w języku angielskim jest określany niekiedy jako „partridge-breast” *piers kuropatwy* (Jane 1970). Naczynia występują w gronach lub gniazdach (ryc. 2), tworząc mniej (*U. minor*) lub bardziej (*U. laevis*) zwarte styczne pasma. Zwykle towarzyszą im cewki. W drewnie wczesnym naczynia często są wypełnione wciskami. W ścianach naczyń pojawiają się jamki lejkowate. Jeżeli człon naczyniowy kontaktuje się z komórką miękiszową, występuje wtedy jamka półprosta (półlejkowata), która jest w budowie lejkowata od strony naczynia, a prosta od strony komórki miękiszowej. W ścianach naczyń występują spiralne zgrubienia. Nie obserwowano ich jednak w najwcześniejszych powstałych naczyniach *Ulmus laevis* (GREGUSS 1959).

Nadległe człony naczyń są od siebie oddzielone płytami perforacyjnymi prostymi, ustawionymi prostopadle do podłużnej osi naczynia (ryc. 2 B). Długość członu naczynia jest miarą długości komórki inicjalnej kambium. Średnia długość członu naczynia wynosi 0,20–0,24 mm w drewnie wczesnym i 0,25–0,34 mm w drewnie późnym. U wiązków występują również cewki naczyniowe



Ryc. 2. Drewno pnia *Ulmus laevis*: A, B, – przekrój poprzeczny; odcinek 0,1 mm; A – widoczne duże naczynia drewna wczesnego ułożone w pojedynczej linii oraz typowy dla wiązów układ naczyń drewna późnego w postaci faliście przebiegających pasm; B – grono naczyń drewna późnego, skaningowy mikroskop elektronowy (fot. M. GUZICKA)

z typowymi dla cewek, mniej lub bardziej ostrymi zakończeniami. Stosunkowo nieliczne są w drewnie wiązów typowe cewki. Ich cechą charakterystyczną są silnie rozwinięte spiralne zgrubienia ścian komórkowych oraz jamki lejko-wate (SÜSS 1967).

Miękisz (parenchyma) drzewny jest kolejnym elementem systemu podłużnego drewna. Nie jest on jedynym typem miękiszu w drewnie (drugim jest miękisz promieni), więc jak wskazuje HEJNOWICZ (2002), żeby uniknąć pomyłek, będzie dodatkowo określany jako osiowy. Za kryterium klasyfikacji miękiszu osiowego przyjmuje się jego rozmieszczenie (wzajemne położenie komórek miękiszowych i elementów przewodzących oraz kontakty jamkowe; przy czym uwzględnianie wyłącznie rozmieszczenia komórek jest praktyczne z taksonomicznego punktu widzenia) (HEJNOWICZ 2002). W przypadku lokalizacji niezależnie od naczyń mówimy o miękiszu apotrachealnym, jeśli natomiast grupuje się on przy naczyniach lub cewkach naczyniowych – o miękiszu paratrachealnym (HEJNOWICZ 2002). Miękisz osiowy wiązów zlokalizowany jest wokół naczyń: paratrachealny – wazicentryczny (wokółnaczyńowy), poza naczyniami: apotrachealny – dyfuzyjny (rozproszony) oraz na granicy słoja (terminalny; jest to szczególnie przypadek miękiszu paratrachealnego, komórki miękiszowe tworzone na koniec sezonu wegetacyjnego kontaktują się z naczyniami drewna wczesnego utworzonymi w następnym sezonie wegetacyjnym). Parenchyma osiowa występuje w 2–4-komórkowych słupach, o długości równej długości sąsiadujących z nimi (i powstałych ze wspólnej komórki inicjalnej kambium) cewek lub członów naczyń. Długość słupa wynosi średnio 0,25 mm (SÜSS 1967).

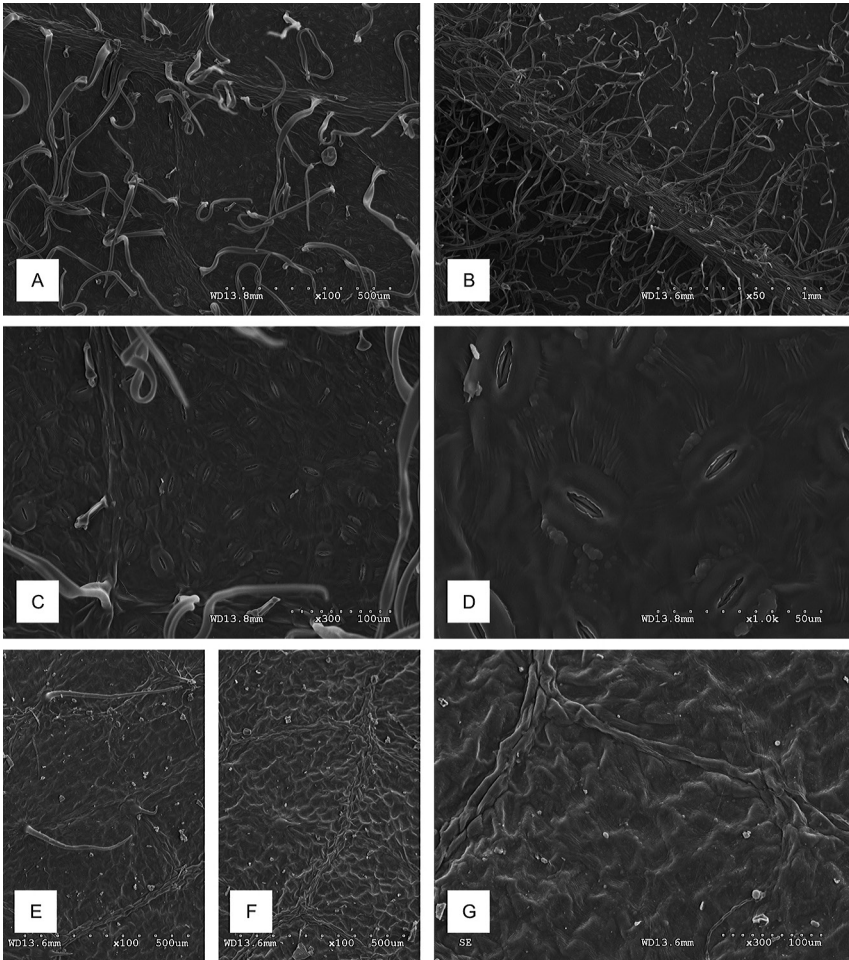
Włókna, dominujący element wtórnego ksylemu (ryc. 2), są na końcach zastrzone, czasem także rozdwojone. W ich ścianach komórkowych znajdują się małe i stosunkowo nieliczne jamki proste. Włókna, w przeciwieństwie do członów naczyń i słupów komórek parenchymy osiowej, w czasie swego rozwoju znacznie się wydłużają na drodze wzrostu intruzywnego, osiągając długość około pięciokrotnie większą od długości komórki kambium, z której wzięły początek. Zwykle długość włókna przekracza 1 mm. U *Ulmus glabra* wynosi około 1,26 mm. Wzrostowi wydłużeniowemu nie ulegają włókna stanowiące pierwszą i ostatnią w danym sezonie warstwę komórek (SÜSS 1967).

Promień drzewne (będące elementem systemu poprzecznego) u wiązów są jednakokomórkowe (homogeniczne), zbudowane z komórek miękiszowych leżących. Mają prosty przebieg, a na granicy słoja nieco się rozszerzają. Składają się z 1–7 rzędów komórek; jednak przeważają promienie 4–5-rzędowe. Na wysokość promień składa się 30–60 komórek (zwykle od 40 do 50) (SÜSS 1967).

Struktura mikroskopowa drewna nie pozwala na odróżnienie gatunków w obrębie rodzaju *Ulmus*. Na brak takiej możliwości na podstawie struktury mikroskopowej drewna wskazują SCHOCH i in. (2004). FROSSER (1967) natomiast, uwzględniając wyniki prób podejmowanych przez innych autorów, za cechy diagnostyczne uważa jedynie wspomniane już zabarwienie twardej i sposób rozmieszczenia stycznych pasm naczyń w drewnie późnym.

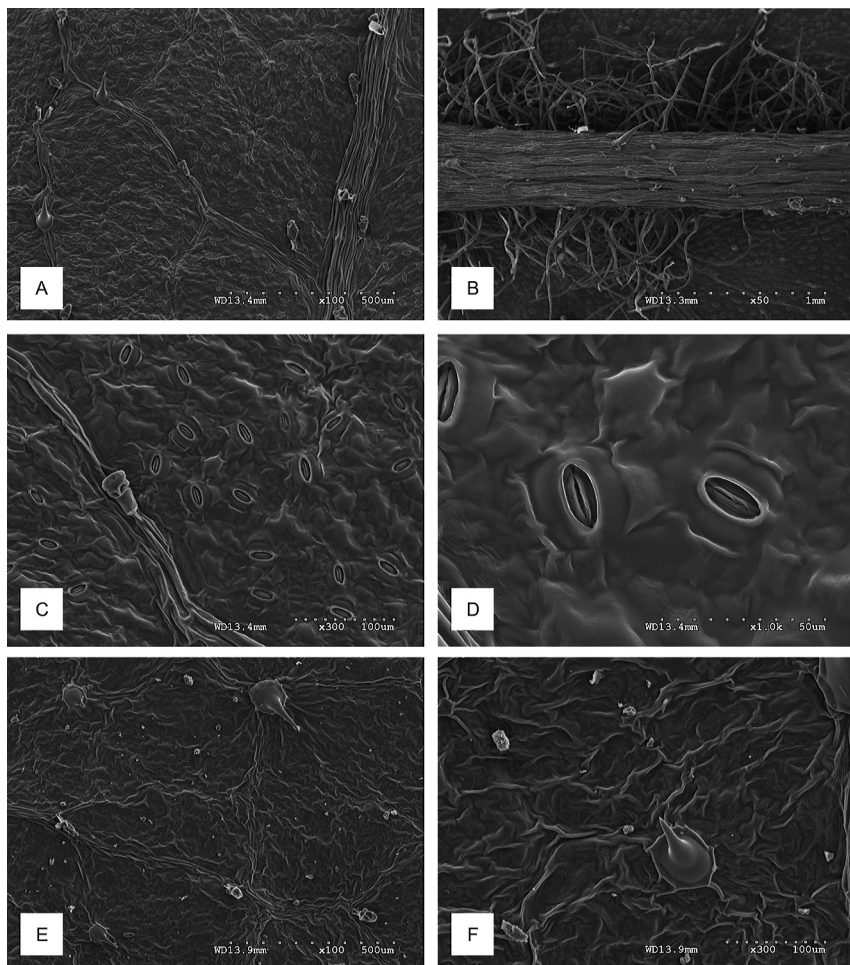
3.4. LIŚĆ

Zawiązki liści powstają w dwóch terminach: część w sezonie poprzedzającym wydłużanie pędu i są obecne w pąku zimowym, kolejne na wiosnę, już po ustąpieniu spoczynku pąków. Liść wiązów jest grzbieto-brzuszy (dwupowierzchniowy, bifacjalny), ma budowę typową dla gatunków mezomorficznych. Po stronie doosiowej (górnej) znajduje się miękisz palisadowy, po odosiowej (dolnej) gąbczasty. Zarówno grubość blaszki liściowej, jak i inne cechy liścia silnie zależą od warunków nasłonecznienia. U *Ulmus minor* (SCHRAMM 1912) grubość blaszki liściowej w części nasłonecznionej wynosiła 194 μm , w części zacienionej – 176 μm . Miękisz palisadowy tworzą 2–3 pokłady komórek. Trójpokładowy miękisz występuje w liściach z nasłonecznionej strefy korony drzewa. Pomimo że pokład miękiszu gąbczastego jest w liściach z części nasłonecznionej węższy niż z zacienionej, stosunek grubości miękiszu palisadowego i gąbczastego pozostaje w liściach z nasłonecznionej strefy korony ponad dwukrotnie większy niż w strefie ocienionej i wynosi w pierwszym przypadku 2,63, w drugim 1,09 (SCHRAMM 1912). Epiderma wiązów jest jednowarstwowa, a liście z nasłonecznionej oraz zacienionej strony korony istotnie różnią się wielkością jej komórek. W liściach nasłonecznionych komórki epidermy są mniejsze. U *Ulmus minor* na 1 mm^2 blaszki liściowej pochodzącej ze strefy nasłonecznionej znajdowało się 1567 komórek epidermy górnej i aż 4125 komórek epidermy dolnej. W przypadku liści ze strefy zacienionej było to odpowiednio 1034 i 3300 komórek (SCHRAMM 1912). W liściach z nasłonecznionej strony korony grubsza jest kutykula epidermy górnej. Aparaty szparkowe znajdują się tylko w dolnej epidermie (ryc. 3–5). Ich liczba na powierzchni 1 mm^2 jest w nasłonecznionych liściach blisko dwukrotnie większa niż w zacienionych i wynosi odpowiednio 800 i 450 (SCHRAMM 1912). W liściach nasłonecznionych silniej rozbudowana jest również sieć nerwów, czyli wiązek przewodzących. W liściach nasłonecznionych u *Ulmus minor* długość nerwów na 1 mm^2 wynosi ponad 17 mm, w liściach zacienionych natomiast nieco ponad 10 mm. Liście wiązów różnią się budową ogonka liściowego (ZAKORKO 1985).



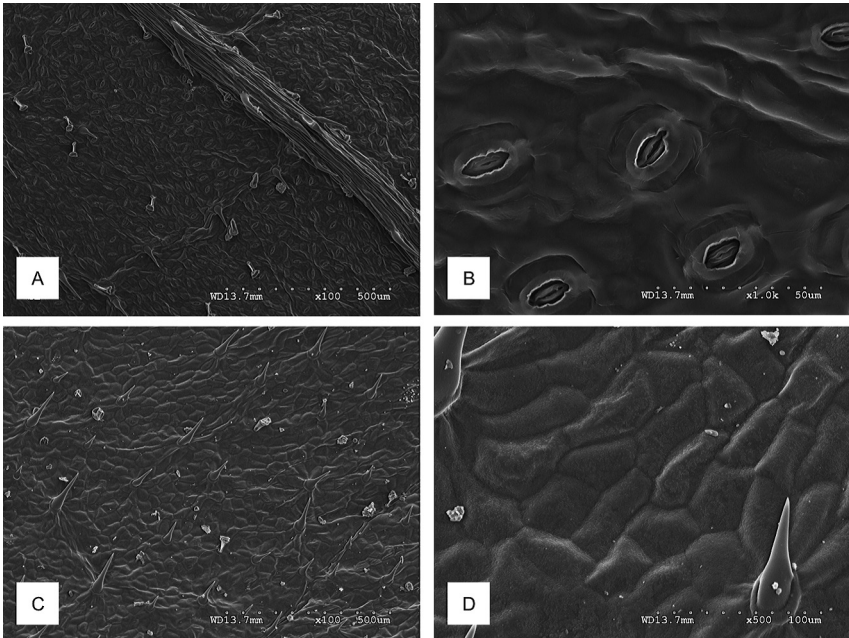
Ryc. 3. Fragment blaszki liściowej *Ulmus laevis* po stronie dolnej z widocznymi włoskami (A), nerwem głównym (B), aparatami szparkowymi (C, D), E–G – fragmenty blaszki liściowej po stronie górnej; skaningowy mikroskop elektronowy (fot. D. TOMASZEWSKI)

Różnice dotyczą stopnia wykształcenia tkanek otaczających wiązkę. Pierścień wokółwiązkowy w ogonku liściowym wiązków jest utworzony z kolenchymy. Typowej sklerenchymy nie ma. Pierścień wokółwiązkowy jest wykształcony najsilniej u *Ulmus minor*, gdzie składa się z 3–4 warstw komórek. U *Ulmus laevis* jest



Ryc. 4. Powierzchnia liścia *Ulmus minor*: A – dolna strona liścia, na nerwach widoczne dwa typy włosków, B – dolna strona liścia z nerwem głównym, C, D – dolna strona liścia z widocznymi szparkami, E, F – górna strona liścia; skaningowy mikroskop elektronowy (fot. D. TOMASZEWSKI)

on 1–2-warstwowy, a u *Ulmus alata* i *Ulmus crassifolia* jest w ogóle nieobecny. Kryształy szczawianu wapnia w ogonku występują tylko u *Ulmus minor*, i to w postaci pojedynczej.



Ryc. 5. Powierzchnia liścia *Ulmus parvifolia*: A – dolna strona liścia, widoczne dwa typy włosków zlokalizowane na nerwach oraz pomiędzy nimi, D – dolna strona liścia, szparki, C – górna strona liścia, widoczne włoski, D – górna strona liścia, widoczny włoszek oraz zarys komórek epidermy; skaningowy mikroskop elektronowy (fot. D. TOMASZEWSKI)

3.5. EMBRIOLOGIA

Obupłciowe kwiaty wiązków mają długość 2–5 mm. Zawiązki kwiatów są inicjowane w maju lub czerwcu, w roku poprzedzającym kwitnienie. Okwiat jest prosty, o kształcie szerokiego dzwonu. Kwiaty są okołozalążniowe (perygyniczne). Nasadę kwiatu stanowi rurka, która rozwija się w wyniku zrastania elementów okwiatu z nasadami pręcików. W skład rurki nie wchodzi tkanki pochodzenia pozaowocolistkowego, np. dno kwiatowe, które u roślin z dolną zalążnią tworzy ze słupkiem tzw. hypancjum (GRUDZIŃSKAJA i ČERNIK 1979). Stopień wykształcenia rurki u zbadanych gatunków wiązków jest różny i decyduje o umiejscowieniu na szypułce kwiatowej przewężenia, wyznaczającego miejsce odcinania owocu. U *Ulmus laevis* i *Ulmus glabra* owoc odpada wraz

z częścią szypułki, która jest dolną wydłużoną częścią rurki kwiatowej, a nie osiowej części łodyżki. U *Ulmus pumila* i *Ulmus minor* rurka kwiatowa w miarę rozwoju kwiatu nie wydłuża się, a w konsekwencji owoce tych gatunków odpadają bez szypulek (GRUDZINSKAJA i ČERNIK 1979).

Pręcikowie tworzy 4–9 czterokomorowych pręcików osadzonych naprzemiennie elementów okwiatu, których liczba w kwiecie jest zwykle taka sama jak liczba pręcików. Nitki pręcikowe są zebrane w pęczki przymocowane do łącznika spajającego 2 woreczki pyłkowe po doosiowej stronie okwiatu (GRUDZINSKAJA i ČERNIK 1979).

Słupkowiec jest synkarpiczny, czyli zrosło owocolistkowe. Górna, siedząca, jednogniazdowa zalążnia zawiera pojedynczy anatropowy zalązek. Zalązek składa się z dwóch osłonek i ośrodka. U *Ulmus americana* w wyniku rozszczepienia zewnętrznej osłonki pojawia się czasem trzecia osłonka (SHATTUCK, za MAHESHWARI 1950). Woreczek zalązkowy rozwija się przeważnie według typu *Drusa*, rzadziej *Adoxa* (HJELMQUIST i GRAZI 1965; PLJUŠČ 1989). Woreczek jest tetrasporowy – wszystkie cztery jądra powstałe po podziale mejotycznym komórki macierzystej megaspory wchodzi w skład komórki macierzystej woreczka według orientacji 1+3 (EKDAHL 1941). Po kolejnych, mitotycznych podziałach jąder powstaje trzykomórkowy aparat jajowy (komórka jajowa i dwie synergidy), dwa jądra biegunowe oraz kilka, nawet do 11, komórek antypodalnych, z których większość degeneruje się na różnych etapach rozwoju woreczka. Jest to cecha rozwoju woreczka zalązkowego zaliczanego do typu *Drusa*. W występującym zwykle znacznie rzadziej u wiązów typie *Adoxa* woreczek zalązkowy jest 8-jądrowy. Jak podaje RODKIEWICZ (1973, za HJELMQUIST 1964), u *Ulmus minor* i *Ulmus pumila* częściej występuje woreczek typu *Drusa* (odpowiednio 65% i 87%) niż *Adoxa* (odpowiednio 35% i 13%). Natomiast u *Ulmus fulva* powszechniejszy jest typ *Adoxa* (65%) niż *Drusa* (35%). U wiązów został również opisany przykład rozwoju woreczka typu *Chrysanthemum cinerariifolium*, w którym liczba jąder w dojrzałym woreczku wynosiła mniej niż 8. W tych przypadkach niektóre jądra antypodalne miały podwójną liczbę chromosomów, powstały przez zlanie dwóch jąder we wczesnej fazie rozwoju woreczka. Ten typ rozwoju stanowił zaledwie 1% lub mniej u wszystkich, niemalże 200, zbadanych zalązków *Ulmus glabra* i *Ulmus laevis* (HJELMQUIST i GRAZI 1965). Na sposób rozwoju woreczka ma wpływ temperatura. U *Ulmus glabra* w wyższych temperaturach (ok. 30°C) typ *Adoxa* występuje rzadziej niż w temperaturze 20°C, a u *Ulmus laevis* w temperaturze 20°C nie występuje w ogóle (HJELMQUIST i GRAZI 1965).

W dojrzałym woreczku zalązkowym *Ulmus glabra* stwierdzono obecność komórek antypodalnych rozmiarami i kształtem podobnych do typowej komór-

ki jajowej (EKDAHL 1941). Odnotowano je u 43% zbadanych zalążków, wśród których 41% miało po jednej antypodalnej komórce jajowej, a 2% większą ich liczbę. Co więcej, kilkanaście dni po zapyleniu prazarodki rozwijające się z „mikropylarnej” komórki jajowej i z komórki „antypodalnej” znajdowały się często w jednakowo zaawansowanym stadium rozwoju. Nie wiadomo jednak, czy antypodalne zarodki powstały w wyniku zapłodnienia komórki jajowej, czy na drodze apomiktycznej. W pierwszym przypadku jest to możliwe, gdy do woreczka zalążkowego wnika więcej niż jedna łagiewka pyłkowa. U *Ulmus glabra* zarodki mogą się rozwijać również z synergid. WINKLER (za HJELMQUIST i GRAZI 1965) dodatkowe zarodki powstające z komórek woreczka zalążkowego innych niż komórka jajowa określa jako pseudomiktyczne.

U wiązów opisano zjawisko poliembrionii, które może prowadzić do powstania bliźniaczych zarodków w dojrzałych nasionach (EKDAHL 1941). Jednak wśród ponad 600 przebadanych pod tym kątem dojrzałych nasion zaledwie trzy miały dobrze wykształcone bliźniacze zarodki. W dwóch nasionach zarodki znajdowały się na przeciwległych biegunach woreczka, prawdopodobnie powstały więc z komórek mikropylarnej i antypodalnej. W jednym zarodki znajdowały się obok siebie (zarodki „mikropylarne”).

Łagiewka pyłkowa wnika do zalążka przez sznureczek lub osłonki, a nawet bezpośrednio przez ośrodek. W czasie wzrostu może się rozgałęziać. Jądro łagiewkowe u wiązów degeneruje się jeszcze przed kiełkowaniem, nie odgrywa więc istotnej roli w tym procesie. Z reguły do woreczka wnika tylko jedna łagiewka, lecz były w nim obserwowane również dwie. Przez długi czas po zapłodnieniu łagiewka jest w zalążku widoczna. Jej obecność była stwierdzana nawet wówczas, gdy zarodek osiągał stadium 20-komórkowe (za MAHESHWARI 1950).

Za kryteria wyróżniania typów zarodków u *Angiospermae* przyjmuje się kierunek podziału komórek będących pochodnymi zygoty oraz udział obu tych komórek w tworzeniu właściwego zarodka. Zgodnie z tymi kryteriami rozwój zarodka *Ulmus* został zakwalifikowany jako typ solanadowy, prawdopodobnie odmiany *Nicotiana* (JOHANSEN 1940). W tym typie obie komórki dwukomórkowego prazarodka, komórka górna (A) i dolna (B), dzielą się najpierw poprzecznie, po czym górna pochodna komórki (A) dzieli się podłużnie, dolna poprzecznie. Z komórki (A) powstają prawie wszystkie części przyszłej rośliny, z komórki (B) – kolumella czapeczki korzeniowej i wieszadełko.

Bielmo (endosperm) w czasie rozwoju zarodka ulega prawie całkowitemu strawieniu, choć jego komórki są rozpoznawane nawet w nasionach dojrzałych. Wchodzą one bowiem w skład powstałej z osłonek łupiny nasiennej, wyściełając jej wewnętrzną powierzchnię w postaci cienkiej błonki (ČERNIK 1983).

Powstający ze ściany zalążni słupka perykarp (owocnia), zbudowany jest z czterech warstw: zewnętrznej epidermy, warstwy środkowej, warstwy wzmacniającej oraz wewnętrznej epidermy. Taki plan budowy perykarpu jest charakterystyczny nie tylko dla *Ulmus*, lecz także dla innych rodzajów w obrębie rodziny Ulmaceae (*Holoptelea*, *Hemiptelea*, *Zelkova*, *Phyllostylon*) (Černík 1980).

Instytut Dendrologii PAN
ul. Parkowa 5
62-035 Kórnik

LITERATURA

- ČERNÍK V.V. 1983. O nalicii endosperma v semenah il'mobyh. Byulleten Glavnogo Botanicheskogo Sada 128: 62–66.
- ČERNÍK V.V. 1980. Peculiarities of structure and development of the pericarp of family representatives Ulmaceae and Celtidaceae. Botanical Journal: 65(4): 521–531.
- EKDAHL G. 1941. Die Entwicklung von Embryosack und Embryo bei *Ulmus glabra* Huds. Svensk Botanisk Tidskrift 35: 13–66.
- ESAU K. 1973. Anatomia roślin. PWRiL, Warszawa.
- EVERT R.F., DESHPANDE B.P. 1969. Electron microscope investigation of sieve-element ontogeny and structure in *Ulmus americana*. Protoplasma 68: 403–432.
- EVERT R.F., TUCKER C.M., DAVIS J.D., DESHPANDE B.P. 1969. Light microscope investigation of sieve-element ontogeny and structure in *Ulmus americana*. Amer. J. Bot. 56(9): 999–1017.
- GREGUSS P. 1959. Holzanatomie der Europäischen Laubholze und Straucher. Akademiai Kiado, Budapest.
- GRUDZINSKAJA I.A., ČERNÍK V.V. 1979. Note on Rudimentary Nectaries in *Ulmus Ulmaceae*. Bot. J. (St. Petersburg) 64: 1195–1197.
- HEJNOWICZ Z. 2002. Anatomia i histogeneza roślin naczyniowych. Organy wegetatywne. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.
- HOLDHEIDE W. 1951. Anatomie mitteleuropaischer Geholzzrinden mitmicrophotographischem Atlas. W: M. Freund's Handbuch der Mikroskopie in der Teclinik. T. 5, s. 193. Frankfurt.
- HJELMQUIST H., GRAZI F. 1965. Studies on variation in embryo sac development. II. Bot. Not. 118: 329–360.
- JANE F.W. 1970. The structure of wood. Adam and Charles Black, London.
- JOHANSEN D.A. 1940. Plant microtechnique. McGraw-Hill, New York.
- LADEFOGED K. 1952. The periodicity of wood formation. Dan. Biol. Skr. 7: 1–98.
- MAHESHWARI P. 1950. An introduction to the embryology of angiosperms. McGraw-Hill, New York.

- LOBZANIDZE B.D. 1961. Cambium and tree ring formation. Izd. AN GSSR, Tbilisi.
- PLJUŠĆ T.A. 1989. The embryo sac ultrastructure in *Ulmus laevis* (Ulmaceae). Bot. J. 74(10): 1450–1455.
- RODKIEWICZ B. 1973. Embriologia roślin kwiatowych. PWN, Warszawa.
- SCHRAMM R. 1912. Über die anatomischen Jugendformen der Blätter einheimischer Holzpflanzen. Flora 104: 225–295.
- SCHOCH W., HELLER I., SCHWEINGRUBER F.H., KIENAST F. 2004. Wood anatomy of central European Species (www.woodanatomy.ch).
- SOKOŁOWSKA K., ZAGÓRSKA-MAREK B. 2007. Seasonal changes in the degree of symplasmic continuity between the cells of cambial region of *Acer pseudoplatanus* and *Ulmus minor*. Acta Soc. Bot. Pol. 76: 277–286.
- SÜSS S.H. 1967. Über die Längenänderungen der Parenchymstränge, Holzfasern und Gefäßglieder von Laubböhlzern im Verlauf einer Zuwachsperiode. Holz als Roh- und Werkstoff.
- ZAKORKO N.G. 1985. Anatomical features of the structure of the petiole in *Ulmaceae* species. Bot. J. (St. Petersburg) 70: 1621–1625.