

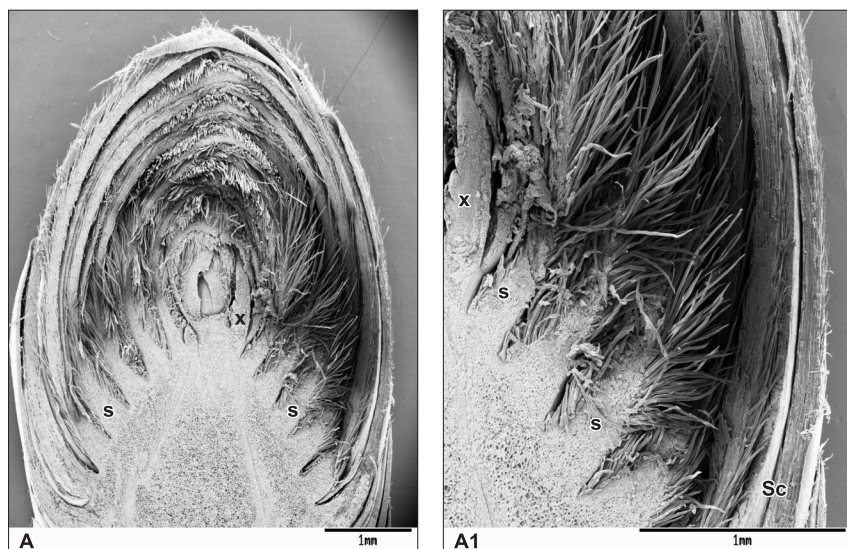
3. ANATOMIA I EMBRIOLOGIA

MARZENNA GUZICKA, ALINA HEJNOWICZ

3.1. ROZWÓJ I BUDOWA PĘDU

3.1.1. BUDOWA PĄKA

Długość zimowych pąków wynosi około 5 mm, średnica natomiast około 3 mm. W pąku jest średnio 30–35 łusek. Zewnętrzne łuski są skórzaste i tworzą u nasady pąka sztywny kołnierzyk. Ich szczytowe części pokryte są licznymi włoskami (ryc. 1). W górnej części zawiązka pędu znajdują się zawiązki pąków bocznych, a część szczytową osi zawiązka pędu zajmuje merystem wierzchołkowy z wyodrębnioną tuniką. Zimą merystem wierzchołkowy jest płaski. W tym okresie zawiązki pąków bocznych mają po kilka zawiązków łusek. Kolejne łuski pąkowe tworzą się na wiosnę. Proces ten trwa do końca lipca, a w sierpniu na wierzchołku są inicjowane zawiązki 7–10 liści; w ich pachwinach wyodrębniają się zawiązki pąków bocznych niższego rzędu. Odróżnienie zawiązków liści od zawiązków łusek jest możliwe nawet w początkowej fazie ich powstawania, gdyż pierwsze z nich są u nasady znacznie szersze i dłużej zachowują charakter merystematyczny niż drugie. Na powierzchni odosiowej zawiązka liścia rozwijają się nieliczne krótkie włoski. Natomiast zawiązki łusek mają nasady wąskie i wcześniej tracą charakter merystematyczny, a rozwijające się na ich powierzchni włoski są liczniejsze i znacznie dłuższe. Pod koniec lata (we wrześniu) merystem wierzchołkowy pąka macierzystego wytwarza kilka zawiązków łusek, które zimą mają postać niezróżnicowanych delikatnych struktur, okrywających bezpośrednio merystem. Rozwijają się one na wiosnę i w postaci błoniastej, lekko owłosionej pochewki odpadają w czasie wydłużania pąka. Pełny cykl rozwojowy pąka dębów obejmuje okres około 20 miesięcy (NOVIKOWA 1976).

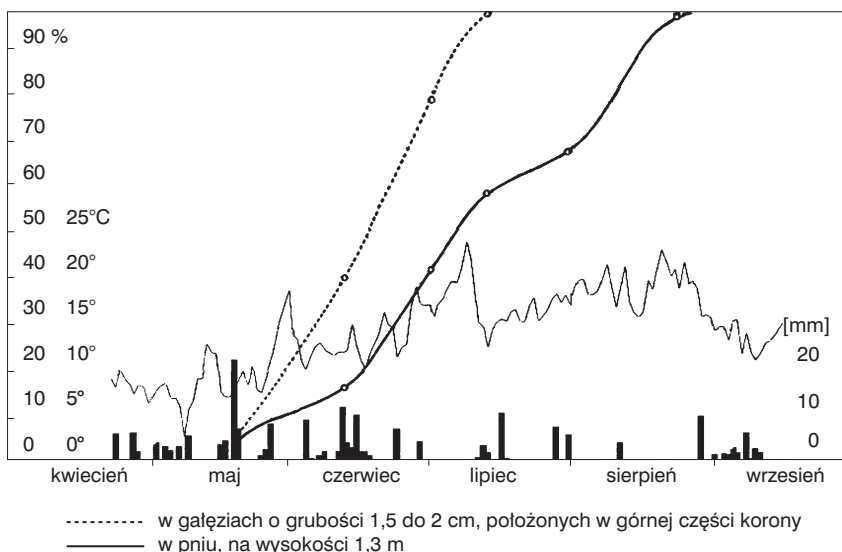


Ryc. 1. Przekrój podłużny przez zimowy pąk *Quercus robur*, obraz spod skaningowego mikroskopu elektronowego: x – zawiązek liścia; s – młode łuski; Sc – łuski skórzaste

U dębów występują dwa rodzaje pąków śpiących, określane według klasyfikacji FINKA (1980) jako wysokie (Hochknospe) lub spłaszczone (Flachknospe). Pierwsze są rozpoznawalne gołym okiem, osiągając często długość ponad 1 cm. Ich zawiązki powstają w pachwinach zawiązków liści na wierzchołku macierzystego pędu. Merystem wierzchołkowy takiego pąka w pierwszym roku wytwarza zawiązki 2 łusek, których liczba w następnych latach powiększa się o kolejne pary zawiązków łusek. Liczba łusek może być zatem wskaźnikiem wieku śpiącego pąka. Co więcej, w pachwinach zawiązków łusek mogą być nawet widoczne zawiązki pąków bocznych. Inny rodzaj pąków śpiących, czyli pąki spłaszczone, nie są widoczne gołym okiem. Są ograniczone od zewnątrz korą wtórną. W miarę grubienia pnia nasady takich pąków rozrastają się, a na wierzchołku zawiązka pędu powstają zawiązki łusek, a nawet liście.

3.1.2. KAMBIUM

Kambium u dębów jest typu niepiętrowego. Inicjały wrzecionowate kambium, zapoczątkowujące powstawanie elementów należących do tak zwanego układu podłużnego, mają długość około 0,4–0,5 mm. Z licznych doniesień wyni-



Ryc. 2. Proces formowania drewna *Quercus robur* (LADEFOGED 1958) na tle zmian temperatury i opadów

ka, że u dębów aktywacja kambium na wiosnę, podobnie jak u innych gatunków mających pierścieniowo-naczyniowy typ budowy wtórnego drewna, następuje przed przebudzeniem się pąków. Podziały komórek kambium wznawiane tuż pod pąkiem, bardzo szybko rozprzestrzeniają się wzdłuż pnia i gałęzi (m.in. LADEFOGED 1958). W Danii, według tego autora, aktywacja kambium u *Q. robur* następuje w pierwszej połowie maja, a pęknięcie pąków odbywa się 5–8 dni później. W korzeniu kambium ulega aktywacji ponad miesiąc później. Jednak wstępne przejawy ustępowania spoczynku kambium były obserwowane miesiąc, a w niektórych latach nawet blisko 2 miesiące wcześniej. Do przejawów tych należy między innymi wydłużanie ścian promienistych komórek i zamiana żelowego stanu cytoplazmy w płynny przy równoczesnym wzroście objętości komórek. O braku bezpośredniego związku pomiędzy aktywacją kambium i aktywacją pąków u gatunków „pierścieniowo-naczyniowych” świadczyłyby eksperymenty prowadzone na młodych drzewach, polegające na usuwaniu zimą wszystkich pąków. W dekapitowanych zimą jednorocznych pędach na wiosnę znajdowały się już naczynia typowe dla wczesnego ksylemu, co wskazywałoby na obecność zimą w strefie kambium prekursorów auksyn niezbędnych dla zainicjowania procesu aktywności podziałowej komórek (WAREING, cyt. BROWN 1971).

Odkładanie drewna późnego u *Q. robur* rozpoczyna się zaledwie miesiąc po wznowieniu aktywności kambium, czyli w połowie czerwca. Natomiast zakończenie aktywności podziałowej komórek kambium następuje w drugiej połowie sierpnia, a w gałęziach, w górnej strefie korony drzewa, ponad miesiąc wcześniej (ryc. 2).

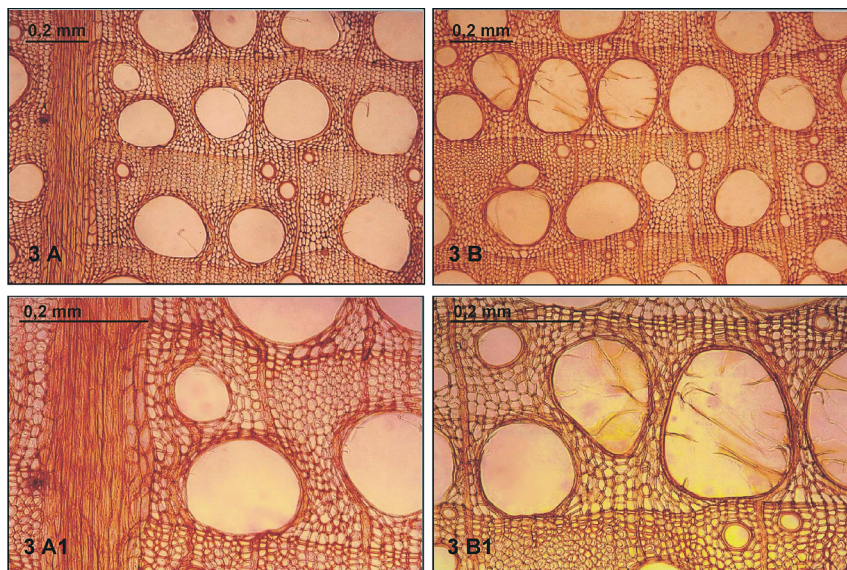
3.1.3. KSYLEM WTÓRNY

Drewno dębów, czyli wtórny ksylem, jest twarde i ma wyraźnie zabarwioną twardziel. Biel ma barwę żółtawą, a twardziel brunatną, wywołaną obecnością substancji garbnikowych. Twardziel pojawia się w pniu dębów w 15. roku życia (NEČESANÝ 1961). W 85- i 112-letnich pniach biel obejmowała odpowiednio 21 i 25 zewnętrznych słoju (NEČESANÝ 1966).

Drewno składa się z członów naczyń, cewek, cewek włóknistych, parenchymy osiowej i parenchymy promieni. Słoje przyrostów rocznych wtórnego ksylemu są wyraźne i ze względu na sposób rozmieszczenia naczyń drewno dębów jest zaliczane do wspomnianego już typu pierścieniowo-naczyniowego, który charakteryzuje się tym, że na początku sezonu powstają naczynia o około dziesięciokrotnie większej średnicy niż w okresie końcowym przyrostu rocznego (ryc. 3). Powierzchnia zajmowana przez naczynia jest na przykład w maju 10-krotnie większa niż w czerwcu i wynosi odpowiednio 32% i 3,5% przekroju (ryc. 4, LADEFAGED 1958). Naczynia, tracąc zdolność transportu, zostają całkowicie zacopowane wcistkami, to jest sąsiadującymi z naczyniami komórkami parenchymatycznymi, które poprzez jamki w ścianach naczyń wrastają do ich wnętrza. W następstwie tego procesu tworzy się twardziel. Jak stwierdził BONSEN (1991) u dębów w strefie twardzielowej zacopowaniu ulegają wszystkie naczynia.

Udział poszczególnych elementów w słoju u dębów szerokosłoistych jest następujący: naczynia – 8%, włókna i cewki – 58%, promienie – 29%, parenchyma osiowa – 5% (HUBER 1951); u dębów wąskosłoistych odpowiednio: 40%, 44%, 16% i 0% (WAGENFÜHR 1984).

Pomiędzy członami naczyń ciągnących się wzdłuż osi organu są obecne tak zwane przebiecia całkowite. Zarówno typ przebiecia jak i wielkość powierzchni jaką zajmują naczynia we wczesnym drewnie oraz ich bardzo duże rozmiary poprzeczne sprawiają, że naczynia u dębów są doskonale przystosowane do szybkiego transportu roztworów wodnych. Szybkość ta, wyrażona miarą odległości w metrach na godzinę wynosi na przykład dla *Q. robur* 43,6, a dla *Q. rubra* 27,7 (HUBER, cyt. KAUSMANN 1963). W ciągu doby szybkość transportu zmienia się i jest największa w godzinach południowych (LADEFAGED 1958). Na przykład w pniu o średnicy 20 cm, w słoju zewnętrznym o szerokości 0,5 cm, w ciągu godziny przepływa aż

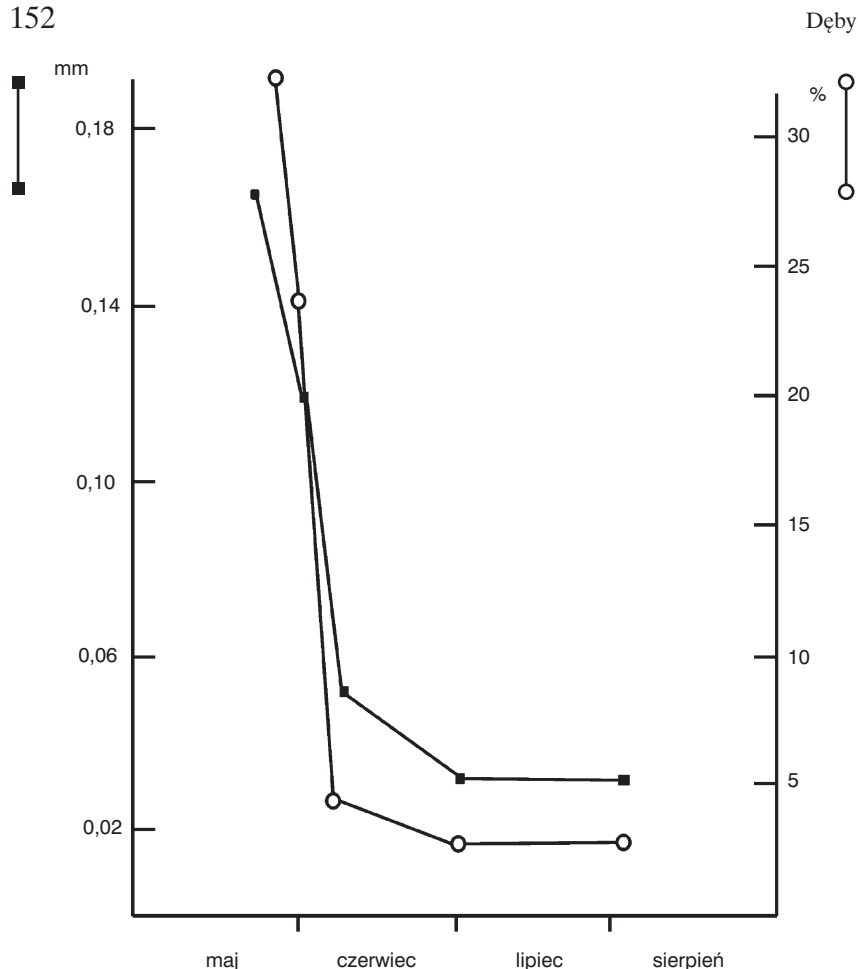


Ryc. 3. Drewno pnia na przekroju poprzecznym: A – część bielasta; B – część twardzielowa

10,74 litra roztworów wodnych (LADEFOGED 1958). W godzinach popołudniowych (18–20) szybkość ta spada do 1,1 litra na godzinę (HUBER i SCHMIDT, cyt. LADEFOGED 1958). Aż 75% transportu odbywa się w najmłodszym słoju drewna, natomiast pozostała jego część w 4 słojach zewnętrznych.

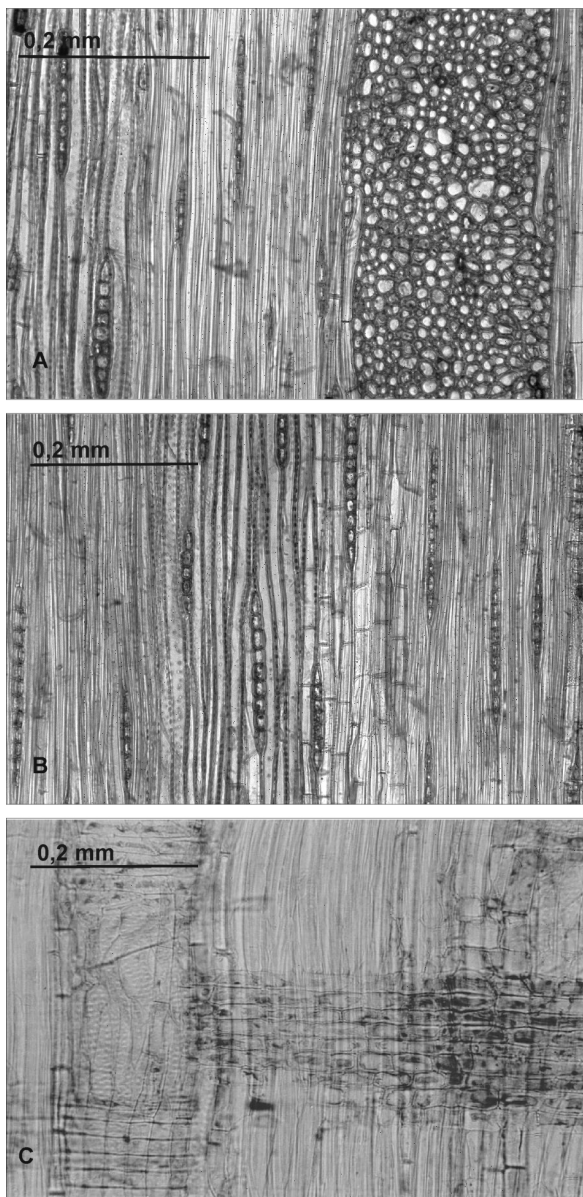
Naczynia są w przekroju lekko wydłużone w kierunku promienistym. W pojedynczym słoju w pniu *Q. robur* ta średnica maleje z około 0,34 mm w drewnie wczesnym (DW) do około 0,03 mm w późnym (DP), a średnica styczna odpowiednio: z 0,260 mm do 0,025 mm. Równocześnie wzajemny stosunek obu wymiarów przekroju poprzecznego naczynia zmniejsza się z 1,29 do 1,09, co oznacza, że naczynia powstające pod koniec sezonu są w zarysie bardziej okrągłe niż powstałe wcześniej (SÜSS i in. 1978). LADEFOGED (1958) w pniu tego samego gatunku znajdował mniejsze różnice w średnicy naczyń w ciągu roku, co prawdopodobnie wynika z faktu, że w badanych próbkach przeciętna średnica naczynia w drewnie wczesnym była o połowę mniejsza niż w próbkach zbadanych przez pierwszych autorów i wynosiła średnio 0,161 mm (0,033–0,216 mm), a miesiąc później – 0,046 mm (0,185–0,015 mm).

Przeciętna długość członu naczynia, wynosząca około 0,5 mm, zmienia się w ciągu roku nieznacznie; średni przyrost długości członu w jednym słoju nie przekracza 30–40% (SÜSS 1967).



Ryc. 4. Zmiany przeciętnej średnicy naczyń i powierzchni zajmowanej przez naczynia w jednorocznym stoju drewna w pniu *Quercus robur* (Ladefoged 1958) – przeciętne z 7 drzew w wieku 23–33 lat

Włókna u dębów są grubościennie (ryc. 3), grubość ściany włókna wynosi około $6\mu\text{m}$. Średnica światła komórki stanowi około 37% całkowitej średnicy włókna (CHOVANEK 1985). W ciągu roku przeciętna długość włókna wzrasta nawet o 150%. Przyrost długości włókna odbywa się w wyniku wydłużania obu końcowych odcinków komórki macierzystej (SÜSS 1967). Znaczny spadek długości następuje po obu stronach granicy stoja, gdzie włókna osiągają wartości odpowiadające długości macierzystych komórek kambium. Świadczy to o tym, że komórki



Ryc. 5. Drewno pnia *Quercus robur* na przekroju podłużnym stycznym (A i B) i promieniomym (C)

macierzyste, zarówno na początku sezonu, jak i w końcowej fazie aktywności kambium, nie wydłużają się.

Cewki włókniste występują głównie w strefie drewna późnego, łącznie z typowymi włóknami. Różnią się od tych ostatnich obecnością jamek lejkowatych, których nie ma w ścianach włókien.

Parenchyma osiowa u dębów jest rozmieszczona wokół naczyń oraz zwykle w stycznych, widocznych na poprzecznym przekroju drewna, jednokomórkowych pasmach pomiędzy innymi elementami ksylemu. Jest to więc parenchyma paratrachealna.

Promienie są homogeniczne, a więc składają się z komórek mniej więcej jednakowego typu. Promienie heterogeniczne, z brzeżnymi komórkami „stojącymi” czyli prostopadłymi do przebiegu promienia, spotyka się w drewnie korzenia (m.in. LEBEDENKO 1962). Promienie bywają bardzo szerokie (ryc. 5), 1–40-komórkowe i długie, ciągnące się nieraz na odcinku 3–10 cm. Szerokie promienie, podobnie jak naczynia, są rozpoznawalne gołym okiem. W pierwszych latach liczniejsze są promienie wąskie lub pozornie szerokie (są to skupienia promieni 1–2-komórkowych, oddzielonych od siebie pasmami parenchymy osiowej), częściej spotykane w drewnie korzenia, natomiast z wiekiem liczba promieni szerokich zdecydowanie się powiększa. Przeciętna długość komórki promienia zmniejsza się w pojedynczym słoju z około 0,11 mm w drewnie wczesnym do około 0,05 mm w drewnie późnym w pobliżu granicy słoja (SÜSS i in. 1978).

Nie zostały dotąd wyróżnione cechy mikroskopowe, za pomocą których można by w sposób jednoznaczny odróżnić drewna interesujących nas gatunków. HUBER (cyt. SCHMIDT 1941) dostrzegł taką możliwość w sposobie rozmieszczenia naczyń w słoju. Według tego autora u *Q. robur* naczynia na poprzecznym przekroju układają się w łańcuszki ciągnące się przez cały słoje, podczas gdy u *Q. petraea* w środkowej części słoja znajduje się strefa bez naczyń.

3.1.4. KORA WTÓRNA

W budowie kory wtórnej dębów wyróżniają się ciągle lub przerywane, styczne pasma włókien z nieregularnie rozmieszczonymi gniazdami komórek kamiennych. Grubość pokładu kory u *Q. robur* nawet w 30–50-letnim pniu nie przekracza 6mm. W pniu *Q. petraea* tego samego wieku jest ona ponad dwukrotnie większa i wynosi około 13 mm (HOLDHEIDE 1951). Wspomniane pasma włókien wyznaczają granice pomiędzy słojami przyrostów rocznych wtórnego floemu. Nie ma włókien we wczesnym floemie (FW). Nie ma też w nim parenchymy osiowej, która licznie występuje w strefie późnego floemu (FP). Głównym składnikiem

FW są rurki sitowe. Szerokość słoja, która początkowo wynosi około 0,2 mm, później na skutek zginięcia żywych, cienkościannych komórek floemu spada do 0,10–0,13 mm. Znacznie szersze słoje, dochodzące do 0,45 mm, występują tylko u nasady starych pni (HOLDHEIDE 1951). Rurki sitowe u *Q. robur* w zarysie okrągłe są rozmieszczone nieregularnie. Na poprzecznym przekroju u *Q. petraea* widoczne są czasami ich promieniste ciągi, w zarysie przeważnie czworokątne. Poprzeczne ściany, czyli płyty sitowe łączące nadległe człony rurek, są ustawione skośnie. W płycie znajduje się 6–9 pól sitowych z porami o średnicy około 3 μm . Pola sitowe znajdują się też w podłużnych ścianach rurki. Parenchyma osiowa wraz z włóknami występuje w nieciągłych stycznych pasmach, u *Q. robur* składających się z 1–3 warstw komórek, u *Q. petraea* z 3–5 warstw. Średnica komórki parenchymatycznej wynosi 10–17 μm . Z wiekiem w jednowarstwowym paśmie ta średnica nieco się powiększa.

Włókna, jako główny element późnego floemu, tworzą stosunkowo szerokie, czasami przerywane pierścienie, na obrzeżach których często są widoczne włókna kryształonośne. U *Q. petraea* pierścienie włókien są szersze niż u *Q. robur* (3–7-warstwowe). Pomędzy włóknami często znajdują się mniej lub silniej rozwinięte gniazda komórek kamiennych. Promienie są jedno- i wielorzędowe. Jednorzędowe są w przebiegu faliste, czasami na granicy słoja schodkowo-powyginane. Przebieg promieni szerokich jest bardziej regularny. Obserwowane są też w nich podziały dylatacyjne, prowadzące do wzrostu szerokości promienia. Z wiekiem niektóre komórki promieni szerokich ulegają skleryfikacji.

3.1.5. PERYDERMA

Korkowica, czyli peryderma, jest stosunkowo jednorodna. Pierwszy felogen funkcjonuje kilka, a nawet kilkadziesiąt lat, odkładając regularne, stycznie spłaszczone komórki korka, czyli felemu, o ścianach równomiernie zgrubiałych. Ze względu na brak w korkowicy dębów warstw komórek cienkościannych, peryderma się nie złuszcza. Feloderma u dębów jest zwykle jednowarstwowa.

Martwica korkowa ma budowę łuskowato-włóknistą. Na jej powierzchni są widoczne nieregularne wzory i głębokie bruzdy. Bruzdy stanowią przedłużenia systemu wentylacyjnego w perydermie, jaki tworzą przetchlinki. U niektórych dębów występują charakterystyczne dla tego rodzaju przetchlinki wtórne, opisane przez WUTZA (1955) u *Q. robur*. Martwica korkowa osiąga znaczną grubość, zachowując widoczną na przekroju warstwową budowę. Pojedyncza warstwa obejmuje około 5–10 słoików kory wtórnej (HOLDHEIDE 1951).

3.1.6. LIŚĆ

Liście dębów są grzbietobrzusne. Pod doosiową (górną) epidermą znajduje się 1–4-piętrowy miękisz palisadowy, a pod nim kilka warstw miękiszu gąbczastego i jednowarstwowa epiderma odosiowa (dolna). Komórki dolnej epidermy są mniejsze niż górnej. Na obu powierzchniach liścia *Q. robur* występują krystaliczne blaszki z ostro zakończonymi palczastymi krawędziami (PRASAD i GULZ 1990). Na grubość blaszki liściowej mają wpływ położenie liścia w koronie i wiek drzewa. U *Q. petraea* na przykład liście na drzewach dorosłych są w strefie nasłonecznionej blisko dwukrotnie grubsze, z trzykrotnie grubszym pokładem miękiszu palisadowego niż liście w ocienionej strefie drzewa. Przypominają pod tym względem liście siewek rosnących na świetle (SCHRAMM 1912). Różnice pomiędzy liśćmi z nasłonecznionej i ocienionej strefy dotyczą również liczby szparek. W pierwszym przypadku na powierzchni 1 mm² znajduje się ich blisko 2 razy więcej niż w drugim, odpowiednio 810 i 468. Również i pod tym względem liście „cieniste” w koronach drzew starych są podobne do „słonecznych” liści siewki. Komórki epidermy zarówno na dolnej, jak i górnej stronie blaszki liściowej są większe w nasłonecznionej strefie korony niż w zacienionej.

Z wstępnych obserwacji wynika, że w budowie liści *Q. petraea* i *Q. robur* występują pewne różnice. U *Q. petraea* na dolnej stronie liścia obecne są gwiaździste włoski, których nie obserwowano u *Q. robur*. Różnice dotyczą również zagęszczenia i wielkości szparek: u *Q. petraea* zagęszczenie jest większe, a szparki mniejsze niż u *Q. robur* (ryc. 6).

3.2. ROZWÓJ I BUDOWA ORGANÓW GENERATYWNYCH

Dęby są jednopienne i mają kwiaty rozdzielнопłciowe. Kwiaty męskie i żeńskie są zebrane w kotki – kwiatostany, których zawiązki pojawiają się w różnych okresach sezonu wegetacyjnego i w odrębnych strefach pędu. Zawiązki męskich kwiatostanów są inicjowane w pachwinach łusek pąkowych, a więc w dolnej części osi zawiązka pędu w początkowej fazie jego wydłużania, czyli w drugiej połowie maja. Natomiast zawiązki żeńskich kwiatostanów powstają w pachwinach podwierzchołkowych zawiązków liści około 2 miesiące później i w początkowej fazie nie różnią się od zawiązków wegetatywnych pąków bocznych, powstających w tej samej strefie zawiązka. Jednak w sierpniu zawiązek pachwinowy przyszłego pędu wegetatywnego ma już zawiązki kilku łusek i zredukowany merystem wierz-