

ALINA HEJNOWICZ

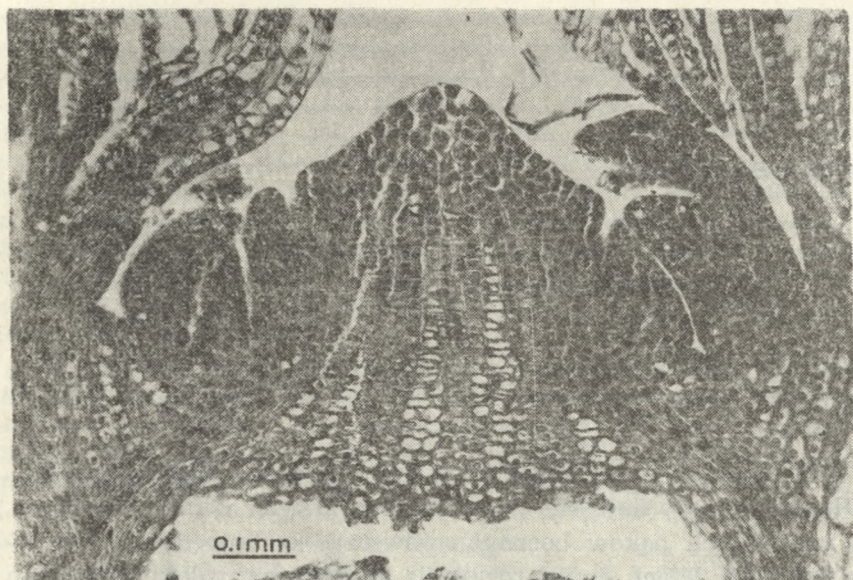
ANATOMIA I KARIOLOGIA

BUDOWA PĄKA

U modrzewi występują dwa typy pędów: długie i krótkie. Długopędy rozwijają się z pąków szczytowych i kilku bocznych, z pozostałych pąków bocznych powstają krótkopędy. W pierwszych 4-5 latach życia rośliny z wszystkich pąków obecnych na pędzie rozwijają się długopędy. Z wiekiem wzrasta liczba krótkopędowych, lecz pąk szczytowy pozostaje długopędowy.

Miseczkowatą podstawę zimowego pąka tworzą nasady zrósniętych łusek. Szczytowe części łusek są wolne i odgięte na zewnątrz. Nasady łusek zewnętrznych są silnie zgrubiałe, zdrewniałe lub skorkowaciałe. Nasady łusek wewnętrznych są cienkie, szerokie i zielone. Zawiazki najmłodszych łusek okrywają zawiazek pędu (Framp-ton 1959). W zielonych, nasadowych częściach łusek występują aparaty szparkowe (Kaniewski i in. 1972).

Zawiazek pędu w zimowym pąku długopędowym składa się z dwóch części: zewnętrznej, którą tworzą zawiazki kilkunastu (lub więcej) igieł skupionych u nasady pąka, a po jego wyrośnięciu — u nasady jednorocznego pędu. Międzywęzła są krótkie i na wiosnę nie wydłużają się. Część wewnętrzna zawiazka pędu ma kształt szyszeczek z zawiazkami igieł pojedynczych po bokach i merystemem wierzchołkowym na szczycie (ryc. 1). Zawiazki igieł są rozmieszczone pojedynczo, skrętolegle, według określonego wzoru filotaksji. Na wiosnę międzywęzła w tej

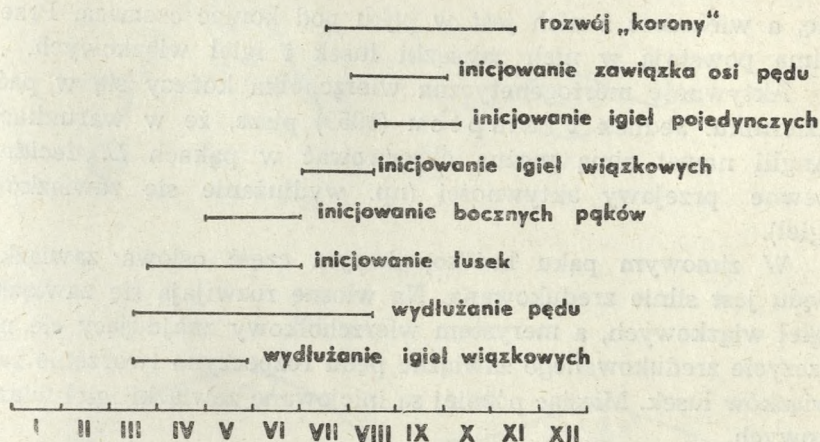


Ryc. 1. Zawiązek długopędu w zimowym pąku na przekroju poprzecznym

strefie zawiązka pędu silnie się wydłużają. Merystem wierzchołkowy w okresie zimowego spoczynku jest płaski i stosunkowo szeroki.

U nasady zimowego pąka występuje charakterystyczna dla wielu *Coniferae* diafragma węzłowa, czyli korona (ryc. 1) zbudowana z grubościennych komórek, poniżej których znajduje się rozległa luka, często wypełniona substancjami śluzowatymi pochodzącymi z degeneracji komórek miękiszowych rdzenia (Framp-ton 1959).

U *Larix decidua* po wznowieniu rozwoju pąka na wiosnę rozpoczyna się na wierzchołku inicjowanie lusek, a tym samym zaczątków nowego zimowego pąka. Kolejne jego jednostki, tj. zawiązki igieł wiązkowych, które rozwiną się w następnym sezonie wegetacyjnym, powstają sukcesywnie od połowy czerwca do mniej więcej połowy sierpnia, a po nich, mniej więcej do końca września, zaczątki igieł długopędowych.



Ryc. 2. Przebieg sezonowego rozwoju pąka; głównie na podstawie danych zaczerpniętych z pracy Framptona (1959)

Przebieg sezonowego rozwoju pąka *Larix decidua*, przedstawiony na rycinie 2, oparty jest na danych pochodzących głównie z pracy Framptona (1959). Kaniewski i inni (1972) podają, że u *L. decidua* proces tworzenia się łusek trwa od maja do końca lipca. Ze względu jednak na brak wyraźnych kryteriów pozwalających odróżnić zawiązki łusek od igieł w początkowej fazie ich rozwoju oraz ze względu na brak w literaturze szczegółowej dokumentacji na ten temat, możliwości dokładnego ustalenia terminów przechodzenia wierzchołka z fazy inicjowania łusek w fazę inicjowania igieł, są bardzo ograniczone.

Rozwój pąka *L. decidua* różni się nieco od opisanego przez Owensa i Molder (1979) rozwoju pąka *L. occidentalis*, u którego inicjowanie igieł pojedynczych (długopędowych) odbywa się w dwóch etapach: pierwszy, rozpoczynający się na początku sierpnia i kończący w połowie października, drugi — wznowiony na wiosnę, na początku kwietnia następnego sezonu i trwający do początku maja, po którym dopiero są na wierzchołku inicjowane zawiązki łusek pąkowych.

Zawiązki pąków pachwinowych tworzą się dopiero na wios-

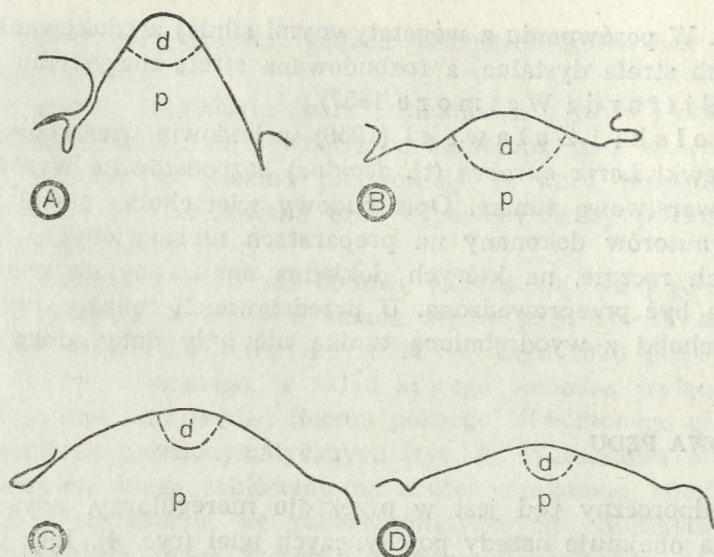
nę, a większość z nich jest w pąku pod koniec czerwca. Przed zimą powstają w nich zawiązki łusek i igieł wiązkowych.

Aktywność morfogenetyczna wierzchołka kończy się w październiku. Jednak *Frampton* (1959) pisze, że w warunkach Anglii nawet zimą można obserwować w pąkach *L. decidua* pewne przejawy aktywności (np. wydłużanie się zawiązków igieł).

W zimowym pąku krótkopędowym część osiowa zawiązka pędu jest silnie zredukowana. Na wiosnę rozwijają się zawiązki igieł wiązkowych, a merystem wierzchołkowy znajdujący się na szczycie zredukowanego zawiązka pędu rozpoczyna tworzenie zawiązków łusek. Miesiąc później są inicjowane zawiązki igieł wiązkowych.

Podział na pąki długopędowe i krótkopędowe opiera się więc na obecności lub braku osiowej części zawiązka pędu z zaczątkami igieł pojedynczych. Istnieją jednak pomiędzy nimi różne typy przejściowe. Część osiowa powstaje pod koniec lata (sierpień-wrzesień) i dlatego warunki jakie w tej części sezonu panują decydują o tym, jaki typ pędu rozwinie się z danego pąka w następnym sezonie (*Frampton* 1959). Warto zauważyć, że inicjowanie zawiązka osiowej części pąka rozpoczyna się po zakończonym już wzroście wydłużeniowym pędu. U sosny zwyczajnej, gdy kończy się wzrost pędu zaczynają powstawać pąki pachwinowe w powstałych miesiąc wcześniej jednostkach pędu (*Hejnowicz* 1982).

Budowę wierzchołka pędu *L. decidua* pierwszy opisał *Koch* w końcu 19 wieku (cyt. według *Pophama* 1951). Na podstawie tego opisu *Popham* zalicza wierzchołki *Larix* do typu *Abies-Cryptomeria*, w którym wyodrębniają się 4 strefy: merystem powierzchniowy, subapikalny, peryferyczny i słupowy rdzenia. *Gifford i Wetmore* (1957) wyróżniają na wierzchołku *L. decidua* tylko 3 strefy: centralną, będącą właściwym centrum twórczym, składającą się z komórek dużych, zwakuolizowanych, strefę peryferyczną, utworzoną z komórek małych, słabo zwakuolizowanych i silnie barwiących się, a więc o cechach typowo merystatycznych i strefę merystemu słupowe-



Ryc. 3. Porównanie budowy merystemu wierzchołkowego w pełni sezonu wegetacyjnego na przekroju podłużnym, wg zdjęć z pracy Gifforda i Wetmore'a (1957);

A — w zawiązku długopędu, B — w zawiązku krótkopędu,
C — w zawiązku pąka kwiatowego potencjalnie żeńskiego,
D — w zawiązku pąka kwiatowego potencjalnie męskiego
d — strefa dystalna, p — strefa proksymalna

go rdzenia, utworzoną z regularnych słupów komórek. Strefa centralna, zgodnie z najczęściej stosowanym podziałem, odpowiadałaby strefie dystalnej, a dwie pozostałe strefy — strefie proksymalnej (ryc. 3). Komórki strefy peryferycznej dają początek organom liściowym i wszystkim tkankom łodygi z wyjątkiem rdzenia, który powstaje z komórek merystemu słupowego.

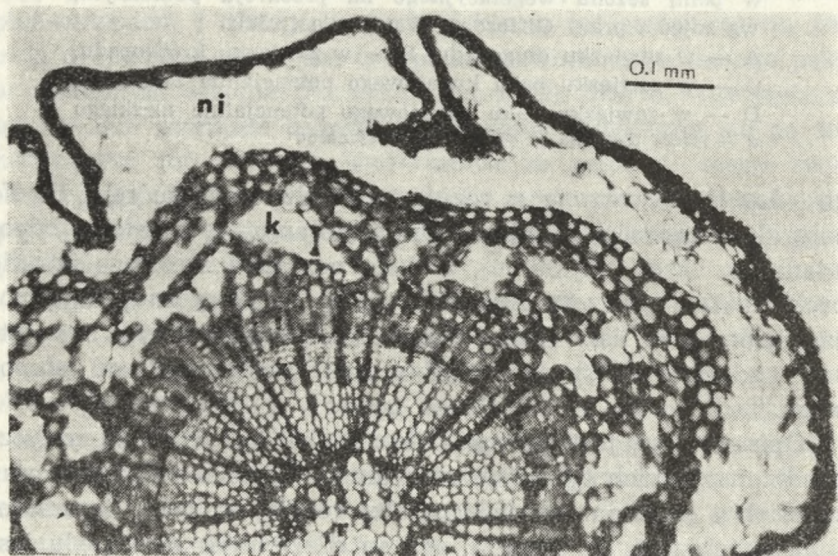
Opisana wyżej strefowość wierzchołka jest charakterystyczna dla wszystkich typów pąków: długo- i krótkopędowych oraz żeńskich i męskich. Ich wierzchołki różnią się tylko kształtem i wielkością (ryc. 3). W pełni sezonu wierzchołek długopędu jest silnie uwypuklony, krótkopędu prawie płaski. Szerokie, również silnie spłaszczone są wierzchołki potencjalnych pąków kwiatowych.

wych. W porównaniu z wegetatywnymi silniej zredukowana jest w nich strefa dystalna, a rozbudowana strefa merystemu rdzenia (Gifford i Wetmore 1957).

Molski i Żelawski (1959) w budowie wierzchołka pędu siewki *Larix europea* (tj. *decidua*) bezpodstawnie wyróżniają 3-4-warstwową tunikę. Opis budowy wierzchołka został przez tych autorów dokonany na preparatach niebarwionych, wykonanych ręcznie, na których dokładna analiza cytologiczna nie mogła być przeprowadzona. U przedstawicieli rodziny *Pinaceae* wierzchołki z wyodrębnioną tuniką nie były dotąd opisywane.

BUDOWA PĘDU

Jednoroczny pęd jest w przekroju nieregularny, gdyż poza łodygą obejmuje nasady pojedynczych igieł (ryc. 4). Igieł blisko połową swojej długości są z łodygą zrosnięte. Ich nasady są wi-



Ryc. 4. Fragment jednorocznej łodygi na przekroju poprzecznym
ni — nasada igły, k — kora pierwotna, f — floem, x — ksylem, r — rdzeń

doczne nawet na starszych pędach pokrytych korkowicą lub martwicą korkową.

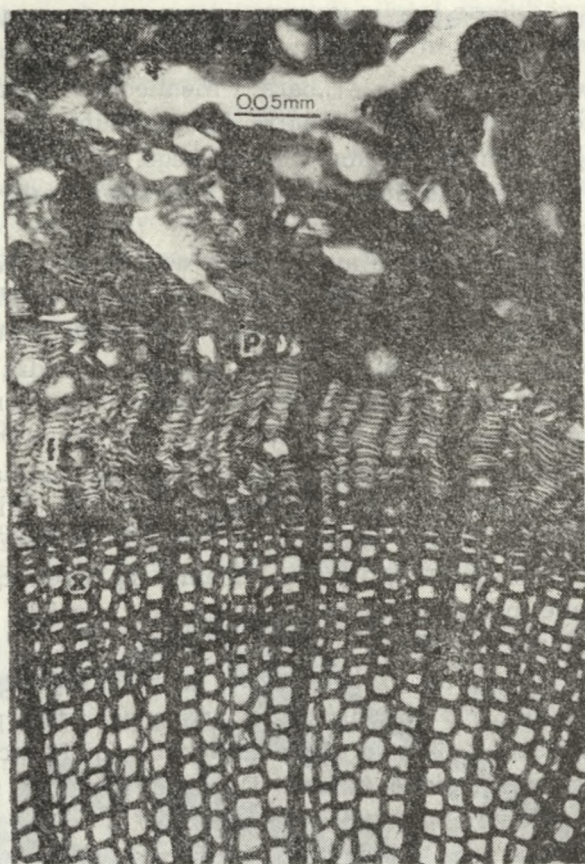
Kora wtórna (angielskie „bark”, niemieckie „Rinde”) składa się z tkanek leżących na zewnątrz od kambium, tj. z wtórnego floemu, zgniecionego floemu pierwotnego, z kory pierwotnej (cortex) o ile jest zachowana oraz z pewnej liczby pokładów korkowicy (perydermy).

Wtórny floem u *Larix* ma budowę warstwową. Na jego szerokość wynoszącą 3 - 3,5 mm składa się w pniu 15 - 18 rocznych przyrostów (Holdheide 1951). W ciągu roku powstaje pokład floemu wczesnego, w skład którego wchodzi wyłącznie komórki sitowe oraz pokład floemu późnego, utworzonego głównie z komórek parenchymatycznych (ryc. 5). Warstwowa budowa z wiekiem ulega zakłóceniu na skutek zgniatania komórek sitowych i rozrastania się parenchymatycznych. Silniejszemu zgniataniu ulega floem wczesny, utworzony wyłącznie z komórek sitowych, które w późnym floemie są przed zgniataniem zabezpieczone przez silnie rozrastające się komórki parenchymatyczne (Huber 1958).

Komórki sitowe są pryzmatyczne, w przekroju kwadratowe lub prostokątne. W promienistych ścianach posiadają pojedyncze lub skupione po 2 - 3 pola sitowe, które w niefunkcjonującym już łyku są zasklepione kałozą. Dojrzałe komórki sitowe nie mają jąder i funkcjonują tylko jeden sezon.

Parenchyma poza układem podłużnym wchodzi również w skład promieni łykowych. W komórkach parenchymatycznych może gromadzić się skrobia, substancje białkowe, taniny lub krysztaly. W najstarszym floemie niektóre komórki parenchymatyczne przekształcają się w sklereidy (ryc. 6) (Holdheide 1951, Srivastava 1963).

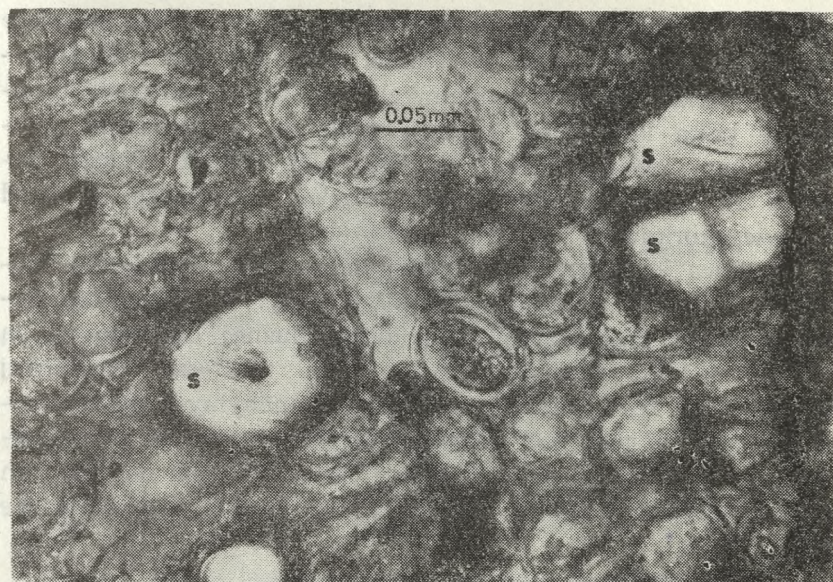
Komórki skrobiotwórcze tworzą wydłużone pasma, odpowiadające jednej komórce inicjalnej kambium. Komórki skrobiotwórcze stanowią też główny składnik promieni łykowych. Żyją stosunkowo długo; często obumierają dopiero po odcięciu ich przez fellogen zakładany w głębszych warstwach wtórnego floemu.



Ryc. 5. Fragment 3-letniej łodygi na przekroju poprzecznym

p — miękisz łykowy, f — floem, x — ksylem

Komórki albuminowe (białkowe) są jedynymi komórkami parenchymatycznymi floemu, które posiadają bezpośrednie połączenia z komórkami sitowymi, przez obecne w ich ścianach jamki proste i odpowiadające im pola sitowe w ścianach komórek sitowych. Z badań Srivastavy (1963) wynika, że mogą one powstawać, ale nie zawsze powstają, ze wspólnego z komórką sitową inicjału kambium. W przeciwieństwie do in-



Ryc. 6. Sklereidy (s) w korze wtórnej łydgi na przekroju poprzecznym

nych komórek parenchymatycznych wtórnego floemu żyją krótko i obumierają równocześnie z komórkami sitowymi, przypominając również pod tym względem komórki towarzyszące członom rurek sitowych u okrytonasiennych. W promieniach łykowych komórki albuminowe występują przeważnie na ich bocznych krawędziach.

Komórki taninowe i kryształonośne występują u *Larix decidua* już w bardzo młodym łyku, tuż w pobliżu kambium. Mogą występować pojedynczo lub w podłużnych pasmach. W komórkach taninowych czasami obserwuje się odkładanie kryształów. Kryształy są drobne i przypominają gruboziarnisty piasek. Z wiekiem komórki kryształonośne zostają zniszczone i skupienia kryształów pozostają wówczas widoczne wśród innych zgniecionych komórek wtórnego floemu.

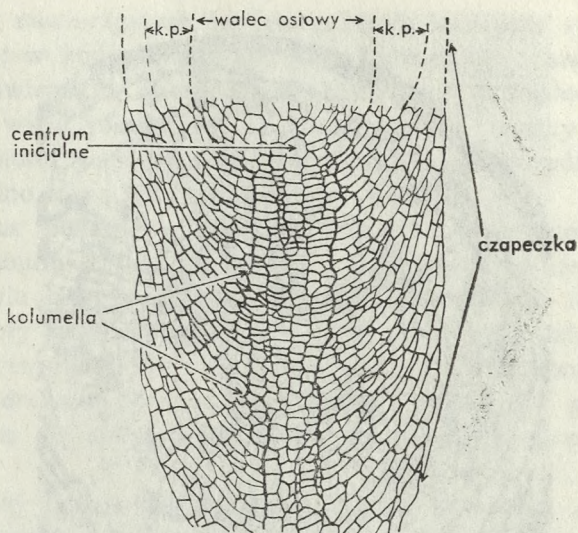
Peryderma składa się z niejednorodnego fellemu (korka właściwego), fellogenu (kambium korkotwórczego) i jednowarstwo-

wej lub dwuwarstwowej fellodermy. W ciągu sezonu powstaje pokład korka gąbczastego o grubości około 0,2 mm i 3-4-warstwowy pokład komórek kamiennych. Fellogen u modrzewi funkcjonuje kilka lat. Nowy fellogen powstaje w głębszych warstwach kory pierwotnej lub we wtórnym floemie. Tkanki położone na zewnątrz obumierają wówczas i wchodzą w skład martwicy korkowej.

Martwica korkowa u modrzewi ma budowę łuskowatą. Po między łuskami występują głębokie bruzdy. W miejscach spękań powstają przetchlinki, które dzięki luźnej budowie pełnią funkcję systemu wentylacyjnego. Łuski martwicy korkowej składają się z regularnych warstewek parenchymy i sklerenchymy. W rozwoju martwicy komórki parenchymatyczne nabrzmiewają, a ich średnica powiększa się z około 0,07 mm do 0,10 mm w zewnętrznych pokładach martwicy korkowej (Holdheide 1951).

BUDOWA KORZENIA

Wierzchołek wzrostu korzenia ma budowę charakterystyczną dla innych *Pinaceae*; posiada jedno centrum inicjalne zapoczątkowujące wszystkie części korzenia: walec osiowy, korę pierwotną, epidermę oraz czapeczkę korzeniową z wyraźnie wyodrębnioną kolumellą (ryc. 7 — Schopf 1942). Strefę przyszłego walca osiowego zajmuje prokambium, w którym blisko inicjalnego centrum różnicują się komórki metaksylemu, a nieco dalej protoksylemu i pierwotnego floemu. Korzeń jest diarchiczny (ryc. 8). W strefie protoksylemu rozwijają się dwa pierwotne przewody żywiczne. Perycykl, stanowiący zewnętrzną część walca osiowego składa się z kilku warstw komórek. Niektóre z nich są wypełnione taninami i kryształami szczawianu wapnia. Z perycyklem graniczy endoderma, tj. najbardziej wewnętrzna warstwa komórek kory pierwotnej. Wyróżnia się już w pobliżu wierzchołka korzenia. Ściany komórek endodermy ulegają korkowaceniowi. Niektóre komórki endodermy nie ulegają suberynii-



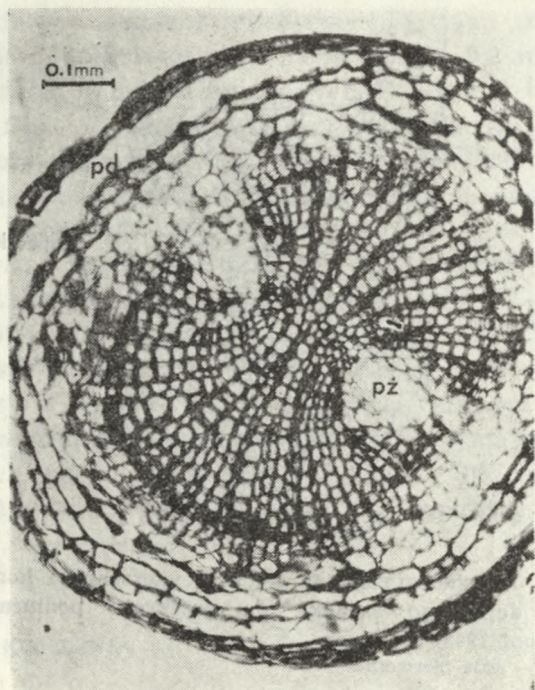
Ryc. 7. Schematyzowany rysunek wierzchołka korzenia dojrzalego zarodka na przekroju podłużnym (Schopf 1943)

k.p. — kora pierwotna

zacji i funkcjonują jako komórki przepustowe. W okresie spoczynku proces korkowacenia poza endodermą obejmuje również wierzchołkową część korzenia, w wyniku czego tworzy się zwarta, miseczkowata osłona, określana terminem „metakutis”, ochraniająca merystematyczną część korzenia. Na wiosnę ulega ona rozerwaniu przez wznawiający wzrost wierzchołek korzenia.

Epiderma, a także zewnętrzne części kory pierwotnej bardzo wczesnie zostają złuszczone. Funkcję okrywającą pełni wówczas peryderma. Fellogen początkowo zakłada się w głębszych warstwach kory pierwotnej, lecz następne jego warstwy powstają w perycyklu. Peryderma, podobnie jak w lodydze, składa się z regularnych pokładów korka parenchymatycznego i kamiennego.

Kambium w korzeniu zakłada się również w perycyklicznej strefie walca osiowego, najwcześniej na floemowym biegunie pierwotnej wiązki naczyniowej. Z czasem pasma komórek kam-



Ryc. 8. 3-letni korzeń boczny na przekroju poprzecznym

pd — peryderma, f — floem, x — ksylem, pz — pierwotny przewód żywiczny

bium różnicują się ponad wiązkami ksylemu, a najpóźniej ponad pierwotnymi przewodami żywicznymi, aż dochodzi do powstania zwartego pierścienia kambium łyko-drzewnego.

KAMBIUM

Kambium łyko-drzewne warunkujące przyrost organów na grubość składa się w okresie zimowego spoczynku z 3-4 warstw komórek. Tworzy strefę, na zewnątrz której znajdują się komórki macierzyste floemu, a od wewnątrz komórki macierzyste ksylemu. Pierwsze podziały na wiosnę rozpoczynają się w stre-

nie komórek macierzystych ksylemu. Strefa kambium stopniowo się poszerza; w końcu maja jest ponad dwukrotnie szersza niż zimą. Wznowienie i zakończenie aktywności podziałowej jest związane z wigorem drzewa. U drzew szybko rosnących aktywacja kambium rozpoczyna się wcześniej i kończy później niż u drzew wolno rosnących (Lebedenko 1970).

W okresie pęknięcia pąków współczynnik aktywności mitotycznej kambium wynosi 20 - 30% i wzrasta gwałtownie w pierwszej połowie lata. Maksimum aktywności przesuwa się wówczas ze strefy komórek macierzystych ksylemu do strefy komórek macierzystych floemu. W środku lata, wraz z początkiem odkładania drewna późnego, maksimum aktywności ponownie przesuwa się do strefy odkładania ksylemu (Lebedenko 1970).

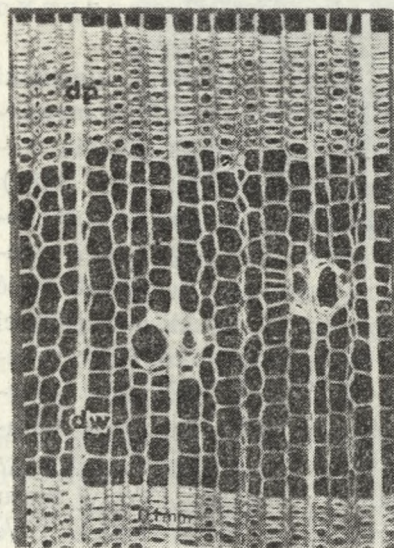
W ogólnej liczbie podziałów w strefie kambium niewielki procent stanowią podziały antyklinalne, głównie pseudotranswersalne, czyli skośne. U bliżej nieokreślonego gatunku *Larix* stanowiły one około 2% wszystkich podziałów (Bannan 1968). Dzięki podziałom antyklinalnym zabezpieczony jest wzrost obwodu pierścienia kambium związany ze wzrostem grubości organu. Liczba podziałów antyklinalnych wykazuje współzależność z szerokością słoja przyrostu rocznego, np. w słojach o szerokości ponad 4 mm procent dzielących się antyklinalnie komórek przekracza wartość 4 (Bannan 1968). Kumulacja podziałów antyklinalnych następuje pod koniec okresu funkcjonowania kambium. Sezonowe zróżnicowanie aktywności podziałowej jest przy tym znacznie większe u drzew wolniej rosnących (3% w maju i 10% w sierpniu) niż u szybko rosnących (odpowiednio 10% i 16% — Lebedenko 1970).

BUDOWA DREWNA

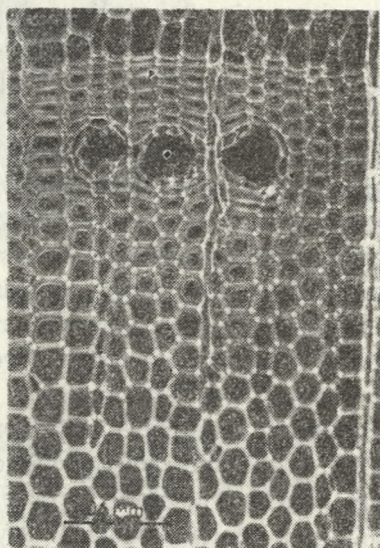
Podstawowe cechy strukturalne drewna modrzewi są takie same jak innych przedstawicieli klasy *Coniferae*. Szczególne podobieństwo pod tym względem wykazują modrzew i świerk.

Tym bardziej są nieuchwytnie różnice pomiędzy gatunkami w obrębie rodzaju *Larix*. Charakterystyka rodzaju może więc być przeprowadzona na przykładzie szczegółowo zbadanego gatunku *Larix polonica* (Hejnowicz 1964).

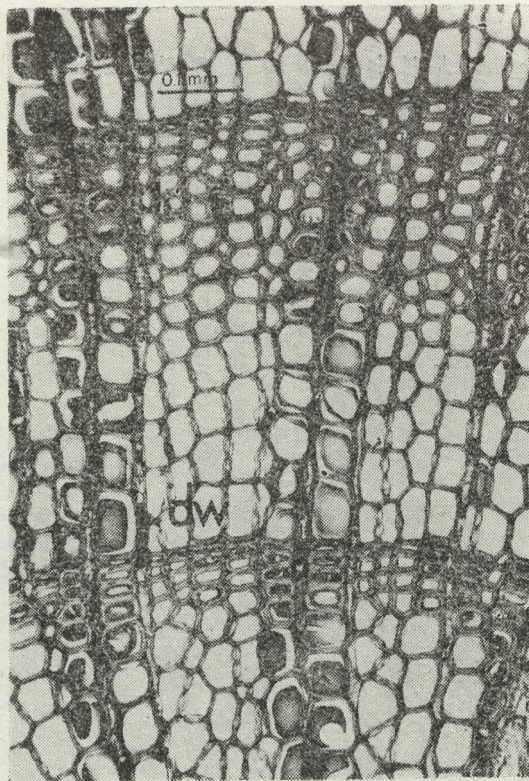
Drewno modrzewia składa się z bielu i twardzieli, która w pniu *L. polonica* zajmuje 80 - 90% powierzchni poprzecznego przekroju pnia. W skład bielu wchodzi 10 - 20 zewnętrznych słoików przyrostów rocznych. Brunatnym zabarwieniem twardzieli różni się modrzew polski od modrzewia alpejskiego o karminowo zabarwionej twardzieli i od modrzewia sudeckiego o twardzieli ciemnej, prawie czarnej (Krzysik, Gonet 1961).



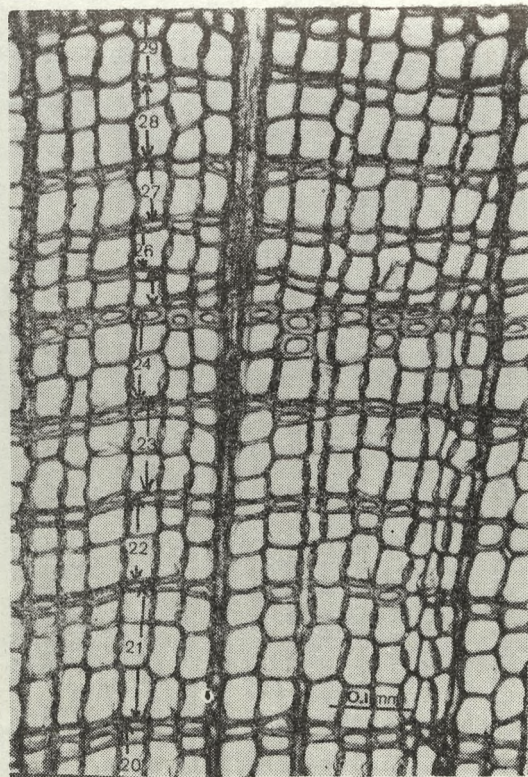
Ryc. 9. Budowa drewna z zewnętrznej części kilkudziesięcioletniego pnia na przekroju poprzecznym; ostre przejście od drewna wczesnego (dw) do późnego (dp) w tym samym słoju rocznym



Ryc. 10. Budowa drewna z przyrdzeniowej części pnia na przekroju poprzecznym; fragment siódmego słoika z łagodnym przejściem od drewna wczesnego (dw) do późnego (dp) w tym samym słoju rocznym. Przewody żywiczne w drewnie późnym



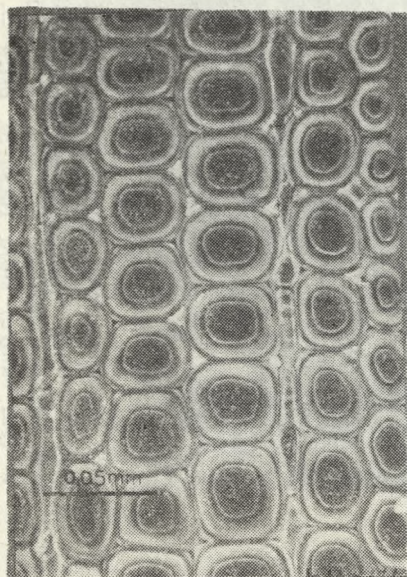
Ryc. 11. Budowa drewna korzenia w odległości 1 m od szyi korzeniowej na przekroju poprzecznym; łagodne przejście od dw do dp w tym samym słoju rocznym, ostre — na granicy dwóch słojów, w przyosiowej części korzenia (słoje 6 i 7)



Ryc. 12. Ten sam przekrój co na rycinie 11, z zewnętrznej części korzenia z bardzo wąskimi słojami, o nr. od 20 do 29

Szerokość słoja przyrostu rocznego przekracza często 1 cm, w tym ponad 50% może stanowić drewno późne, którego udział w słoju rocznym zmienia się w szerokich granicach, od mniej niż 10% w szczytowej części pnia do ponad 90% w części odziomkowej. W oddalonych od nasady częściach korzenia drewno późne jest rozwinięte bardzo słabo i granice pomiędzy słojami są często trudne do ustalenia. W dojrzałym drewnie pnia kontrast pomiędzy drewnem wczesnym i późnym w tym samym słoju rocznym jest znaczny, natomiast w drewnie młodocianym pnia oraz w korzeniu znacznie słabszy (ryc. 9 - 12).

Powszechnie jest u modrzewi występowanie drewna reakcyjnego (kompresyjnego i opozycyjnego) różniącego się od drewna normalnego szeregiem cech mikroskopowych i submikroskopowych (Casperson 1968, Timell 1973). Drewno kompresyjne ma cewki zaokrąglone (ryc. 13), często ułożone nieregularnie i krótsze niż drewno normalne. Środkowy pokład wtórnej ściany komórkowej tworzą mikrofilbryle ustawione pod kątem 30 - 45° w stosunku do podłużnej osi komórki. W drewnie normalnym kąt ten wynosi 10 - 30°, w opozycyjnym 50°. W ścianie wtórnej cewek drewna kompresyjnego brak jest podkładu wewnętrznego (S₃), który w ścianie cewek drewna opozycyjnego jest bardzo silnie rozwinięty, a w drewnie normalnym stosunkowo cienki. Drewno kompresyjne posiada niską wytrzymałość na rozciąganie i wysoką na ściskanie, w prze-



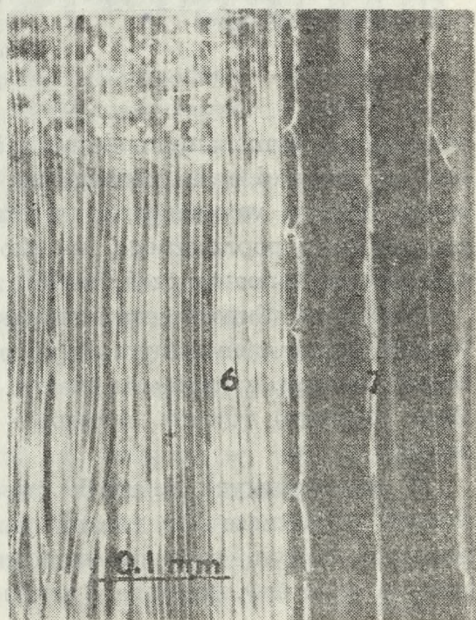
zbieżnym kąt ten wynosi 10 - 30°, w opozycyjnym 50°. W ścianie wtórnej cewek drewna kompresyjnego brak jest podkładu wewnętrznego (S₃), który w ścianie cewek drewna opozycyjnego jest bardzo silnie rozwinięty, a w drewnie normalnym stosunkowo cienki. Drewno kompresyjne posiada niską wytrzymałość na rozciąganie i wysoką na ściskanie, w prze-

Ryc. 13. Drewno reakcyjne w pniu na przekroju poprzecznym

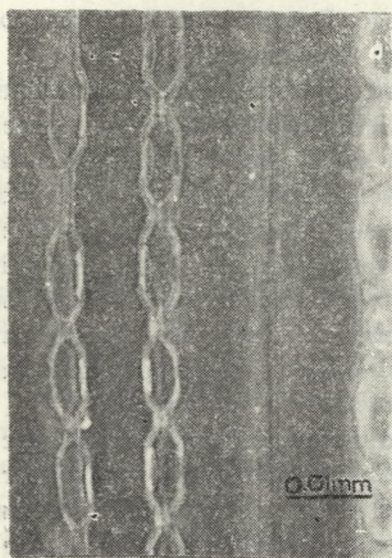
ciwieństwie do drewna opozycyjnego. Drewno normalne ma pod tym względem cechy pośrednie (Timell 1973).

W skład drewna wchodzi przede wszystkim cewki, promienie drzewne oraz przewody żywiczne występujące w ciągach pionowych (ryc. 9, 10) i łączących się z nimi ciągach poprzecznych, przebiegających wzdłuż promieni (ryc. 17, 18). Miększ terminalny występuje tylko w drewnie młodocianym i tworzy na granicy słoja przyrostu rocznego pojedynczą, nieciągłą warstwę cienkościennych komórek łatwo dających się odróżnić od cewek tylko na przekrojach podłużnych (ryc. 14). Miększ terminalny stanowi ostatnią warstwę odłożonych przez kambium komórek. W dojrzałym drewnie występuje sporadycznie.

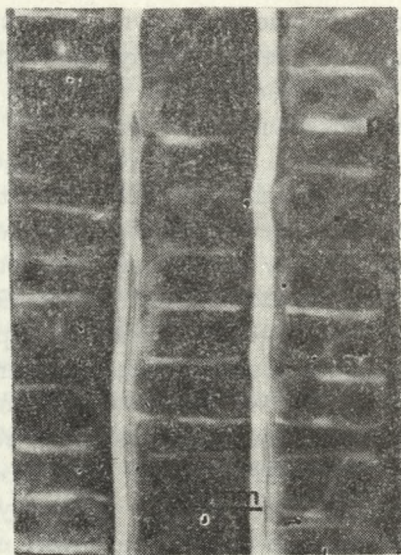
Większość cech drewna w rozwoju zmienia się, często w określonym kierunku, np. szerokość słoja, wymiary cewek. Najszersze słoje powstają w pierwszych około 20 latach życia drzewa. Średnica promieniowa cewki na jednym poziomie drzewa zwiększa się od osi na zewnątrz dwukrotnie, a nawet trzykrotnie i maleje w tym samym słoju od podstawy pnia ku wierzchołkowi. W drewnie wczesnym jest często ponad trzykrotnie większa niż w późnym. Mniejszym wahaniom ulega styczna średnica cewki; zwiększa się około 1,5 raza od osi na zewnątrz, nieznacznie zmniejsza się od podstawy pnia ku wierz-



Ryc. 14. Miększ terminalny w pniu na przekroju promienistym, na granicy 6 i 7 słoja



Ryc. 15. Jamki lejkowate w cewkach drewna wczesnego w pniu na przekroju stycznym



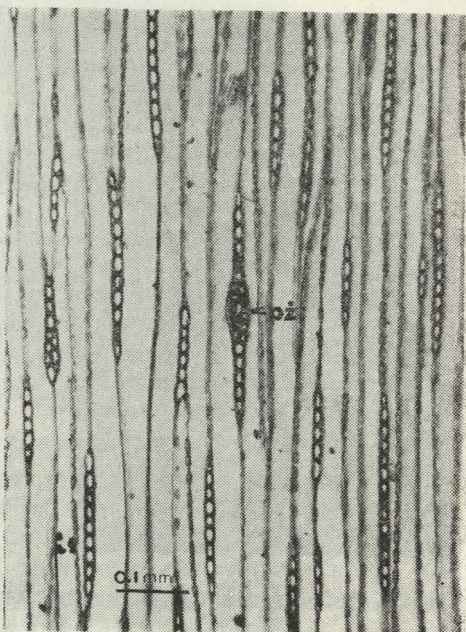
Ryc. 16. Jamki lejkowate w cewkach drewna wczesnego w pniu na przekroju promienistym; pomiędzy jamkami pasemka Sanio (ps)

chołkowi w tym samym słoju i niewiele zmienia się w ciągu sezonu: cewki drewna późnego są tylko nieznacznie węższe od cewek drewna wczesnego, a ta różnica wynika ze zwiększonej częstotliwości poprzecznego lub skośnego dzielenia się komórek kambium w końcowej części sezonu wegetacyjnego.

Przeciętna długość cewki zwiększa się od osi organu na zewnątrz oraz w tym samym słoju rocznym od podstawy pnia do nasady korony, a następnie maleje. W ciągu sezonu (w jednym słoju rocznym) również następuje wzrost przeciętnej długości cewki.

W promienistych ścianach cewek drewna wczesnego występują pojedynczo lub parami jamki lejkowate (ryc. 15, 16), pomiędzy którymi są zarysowane granice pierwotnych pól jamkowych, jako tzw. pasemka Sanio (ryc. 16). W cewkach dREW-

na późnego jamki występują pojedynczo, w mniejszej liczbie, a często również w ścianach stycznych. W przyrdzeniowej strefie pnia w cewkach drewna późnego występują trzeciorzędowe spiralne zgrubienia. Spotyka się również poprzeczne beleczki (trabekule) łączące styczne ściany cewek, nieraz biegnące wzdłuż wielokomórkowego promienistego szeregu.

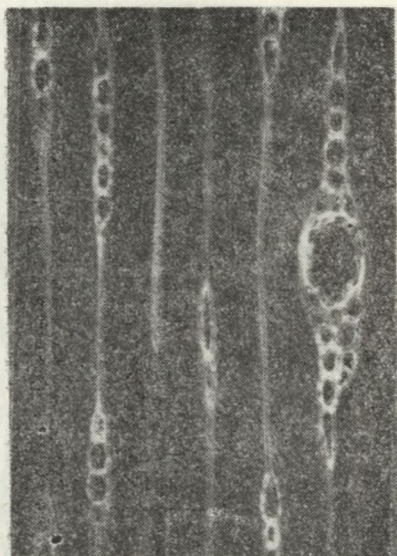


Ryc. 17. Drewno wczesne pnia na przekroju stycznym; w części centralnej widoczny wrzecionowaty promień drzewny z poziomym przewodem żywicznym (pż)

Promienie drzewne są z reguły jednorzędowe i składają się z dwóch typów komórek: parenchymatycznych i cewek poprzecznych, występujących przeważnie na krawędziach promieni. Szersze są tylko te promienie, wzdłuż których ciągną się poziome przewody żywiczne (promienie wrzecionowate — ryc. 17, 18).

Jamki występujące w ścianach komórek parenchymatycznych promieni drzewnych i mających swoje odpowiedniki w ścianach cewek podłużnych, są zaliczane do typu piceoidalnego. Rzadziej w polu skrzyżowania promieni z cewkami występują inne typy jamek.

Pionowe przewody żywiczne są rozproszone lub skupione w pobliżu granicy słoja rocznego. W drewnie młodocianym nie ma w ich rozmieszczeniu określonej prawidłowości (Hug 1979). Przewody są otoczone komórkami parenchymatycznymi i wysłane wydzielniczymi, których ściany, podobnie jak i w prze-



wodach poziomych są zgrubiałe. W twardej części pnia przewody żywiczne są często wypełnione tylozoidami, tj. rozrośniętymi komórkami wydzielniczymi (ryc. 19 i 20). Komórki wydzielnicze żyją krótko. Znaczna ich część obumiera już w roku powstania (Vasilev 1965). Przewody żywiczne funkcjonują kilka lat, nie

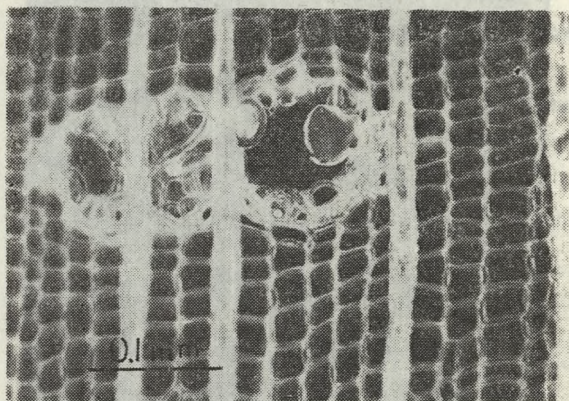
Ryc. 18. Drewno wczesne korzenia na przekroju stycznym; promień drzewny z poziomym przewodem żywicznym (pż)

dłużej jednak niż 10. U sosen okres funkcjonowania przewodów jest 2,5 raza dłuższy (Vasilev 1965).

Drewno korzenia pod względem niektórych cech różni się od drewna pnia. Słoję przyrostów rocznych są w korzeniu stosunkowo wąskie (ryc. 11, 12), słabiej są zaznaczone granice pomiędzy słojami, a w tym samym słoju łagodniejsze jest przejście drewna wczesnego w późne. W korzeniu cewki mają mniejszą średnicę promieniową, są krótsze, mają mniej jamek, niższe promienie drzewne i o mniejszych komórkach (Hejnowicz 1964).

Niektóre cechy mikroskopowe drewna zostały wykorzystane dla odróżniania drewna modrzewia od świerka metodą analizy dyskryminacyjnej (Hejnowicz 1968). Skutecznością ta metoda zdecydowanie przewyższa inne stosowane dotychczas (Brem 1934, Diannelidis 1953, Bartholin 1979 i in.).

Przy odróżnianiu modrzewia od świerka z powodzeniem jest wykorzystywana budowa rdzenia. U *Larix* jest on jednorodny i składa się wyłącznie z komórek parenchymatycznych. U *Picea* oprócz nich występują w rdzeniu komórki sklerenchymatyczne



Ryc. 19. Drewno wczesne pnia na przekroju poprzecznym z pionowymi przewodami żywicznymi wypełnionymi tylozoidami

(Rössler 1941). Próby wykorzystania budowy rdzenia dla różnicowania poszczególnych gatunków w obrębie rodzaju *Larix* nie powiodły się (Micek 1958).

BUDOWA LIŚCIA

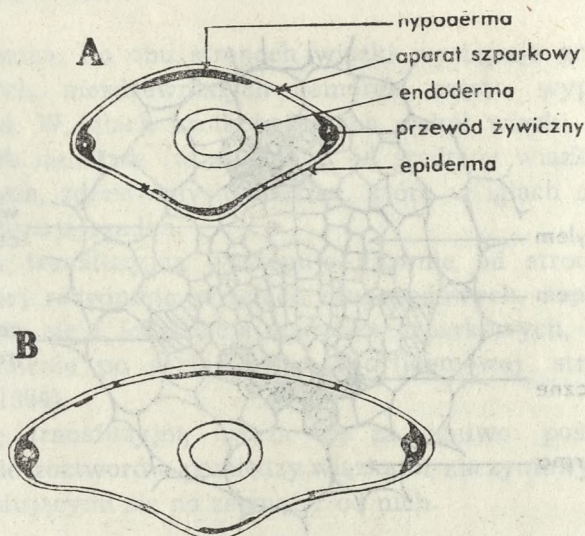
U modrzewi występują dwa rodzaje igieł różniące się rozmiarami, kształtem i budową mikroskopową. Igieł długopędowe, występujące na pędzie pojedynczo są bardziej zróżnicowane pod względem długości niż igieł krótkopędowe, czyli wiązkowe. U *Larix decidua* długość igieł wynosi odpowiednio: 9 - 40 mm i 15 - 35 mm. Mniej zróżnicowana jest szerokość igieł. Długopędowe są średnio o 25% szersze od krótkopędowych; odpowiednio: 1 mm i 0,8 mm (Gathy 1954). Zarys poprzecznego przekroju igły w jej części środkowej na długopędzie jest owalny, silnie spłaszczony, igły krótkopędowej bardziej trójkątnej (ryc. 21).

W budowie igieł krótkopędowych występuje więcej cech kseromorficznyci. U *Larix decidua* aparaty szparkowe w igłach długopędowych występują po dolnej, tj. grzbietowej (odosiowej)



Ryc. 20. Fragment drewna pnia przy przejściu drewna wczesnego w późne z pionowym przewodem żywicznym wypełnionym tylozoidami, na przekroju promienistym

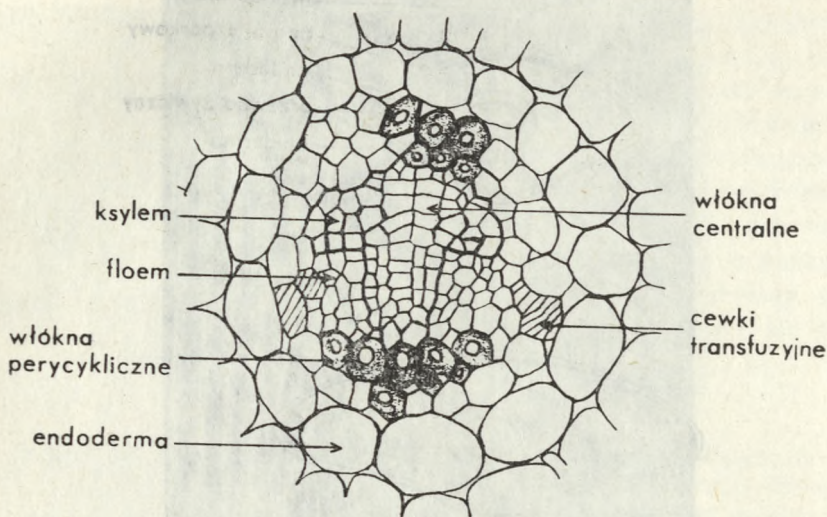
stronie igły w 9 - 10 szeregach, po stronie górnej (brzuszej lub doosiowej) w 4 - 6 szeregach. Liczba szeregów zależy od rozmiarów igły i maleje w tej samej igle od środka ku nasadzie i ku wierzchołkowi. W igłach krótkopędowych aparaty szparkowe występują głównie po stronie dolnej, jest ich znacznie mniej i nie tworzą regularnych, ciągłych szeregów. Komórki epidermy w igłach długopędowych mają ściany celulozowe, w krótkopędowych najczęściej zdrewniałe. Epiderma jest pokryta delikatnym nabłonkiem. Występująca pod nią hypoderma nie tworzy ciąg-



Ryc. 21. Schemat budowy igły krótkopędowej (A) i długopędowej (B) na przekroju poprzecznym, w połowie długości igły

łego pokładu. Największe jej skupienia występują na bocznych krawędziach igły oraz pod i ponad wiązką centralną. Hypoderma jest bardziej rozwinięta w igłach krótkopędowych oraz w nasadowych częściach obu typów igieł. Silnie zgrubiałe ściany komórek hypodermi są celulozowe. Zdrewniała jest tylko złożona blaszka środkowa łącząca dwie sąsiednie komórki hypodermi oraz ściana pierwotna. Ściana wtórna nie drewnieje.

W pobliżu obu bocznych krawędzi igły przebiegają dwa przewody żywiczne (ryc. 21). Średnica światła przewodu w igłach krótkopędowych jest mniejsza (5 - 37 μm) niż w długopędowych (20 - 43 μm — G a t h y 1954). Mezofil jest niejednorodny; po brzusznej stronie liścia znajdują się 1 - 3 warstwy komórek przypominających miękisz palisadowy, a poniżej występują komórki bardziej zaokrąglone. W igłach na długopędach mezofil jest bardziej zróżnicowany; ściany komórek od wewnątrz są pofałdowane.



Ryc. 22. Budowa centralnej części igły krótkopędowej na przekroju poprzecznym

Endoderma, czyli pochwa komórek parenchymatycznych oddzielająca mezofil od centralnej części igły (ryc. 22) składa się z komórek żywych, o promienistych ścianach bardziej zgrubiałych niż stycznych. Występujący pod endoderumą perycykl składa się często z nieciągłej warstwy komórek parenchymatycznych. Przerwy w jego ciągłości ponad ksylemem wypełniają włókna, a ponad floemem komórki parenchymatyczne lub cewki transfuzyjne.

Centralną część igły zajmują dwie kolateralne wiązki naczyniowe oddzielone od siebie pasmem drobnych, silnie zdrewniałych włókien. Część ksylemowa wiązki jest również silnie zdrewniała (ryc. 22). W skład wiązki wchodzi zwykle 2 cewki protoksylemu z pierścieniowymi lub spiralnymi zgrubieniami oraz 2 - 4 cewki metaksylemu z jamkami lejkowatymi (G a t h y 1954). We floemowej części wiązki znajdują się 1 - 3 szeregi komórek sitowych o ścianach zgrubiałych, lecz celulozowych oraz cienkościenne komórki parenchymatyczne. Komórki sitowe różnią się od parenchymatycznych gęstszą, intensywniej barwiącą

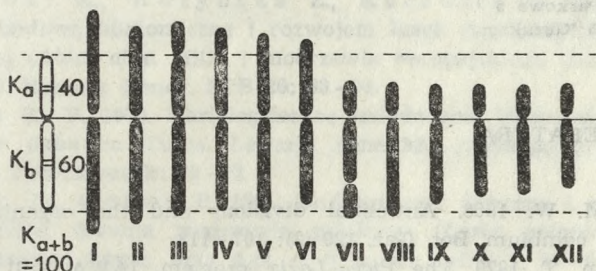
się cytoplazmą. Po obu stronach wiązki występuje grupa silnie wydłużonych, niezdrewniałych komórek, często wypełnionych kryształami. W igłach krótkopędowych wokół wiązki występują większe lub mniejsze (w zależności od średnicy wiązki) skupienia wtórnych, zdrewniałych włókien, które w igłach długopędowych występują rzadko.

Tkanka transfuzyjna występuje głównie od strony floemu i jest silniej rozwinięta w igłach długopędowych. Jej rozmieszczenie wiąże się z lokalizacją aparatów szparkowych, które występują głównie po grzbietowej, tj. floemowej stronie igły (G a t h y 1954).

Tkankę transfuzyjną uważa się za ogniwo pośredniczące w wymianie roztworów pomiędzy wiązkami naczyniowymi i tkankami znajdującymi się na zewnątrz od nich.

KARIOTYP

Podstawowa liczba chromosomów dla rodzaju *Larix* wynosi 12 (S a x, S a x 1933, Simak 1962 — ryc. 23). Sześć najdłuższych chromosomów ma oba ramiona jednakowej długości (chromosomy metacentryczne), sześć różnej (submetacentryczne) — S i m a k 1962, 1964. Ustalenie kolejności chromosomów w ka-



Ryc. 23. Kariotyp *Larix decidua* (Simak 1962)

κ_a — miara względnej przeciętnej długości krótszego ramienia chromosomu, κ_b — miara względnej, przeciętnej długości dłuższego ramienia chromosomu

riotypie *Larix* jest w przypadku niektórych chromosomów bardzo trudne. Materni i Simak (1968) podają, że różnice w całkowitej długości sąsiadujących ze sobą chromosomów są możliwe do uchwycenia tylko wówczas, gdy są one większe niż 8%. Przy porównywaniu długości obu ramion jednego chromosomu różnice muszą wynosić co najmniej 15%.

W kariotypie *Larix decidua* trzy chromosomy (trzeci, czwarty i siódmy) mają wtórne przewężenie, a więc i dodatkowe odcinki (satelity). Chromosomy trzeci i czwarty są uważane za jąderkotwórcze (Simak 1964). U *Larix decidua* wtórne przewężenie w chromosomie czwartym jest nie zawsze wyraźnie widoczne. Natomiast w kariotypie *Larix sibirica* nie ma wtórnego przewężenia chromosom siódmy (Simak 1964). Krukliś (1970) przypuszcza, że liczba chromosomów z wtórnym przewężeniem w kariotypie gatunku świadczy o jego miejscu w filogenezie rodzaju *Larix*. Im ta liczba jest niższa (np. u *L. griffithiana* tylko jeden chromosom ma wtórne przewężenie) tym gatunek jest starszy.

W obrębie rodzaju *Larix* w warunkach naturalnych spotyka się osobniki aneuploidalne. W badaniach Illies (1966) stanowiły one 12 - 20% wszystkich przebadanych pod tym kątem osobników *Larix decidua*.

Instytut Dendrologii PAN

ul. Parkowa 5

62-035 Kórnik

LITERATURA

- Bannan M. W. 1968. Anticlinal divisions and the organization of conifer cambium. Bot. Gaz. 129 (2): 107 - 113.
- Bartholin T. 1979. The *Picea-Larix* problem. IAWA Bull. 1:7-10.
- Brem M. 1934. Anatomical method for determining the wood of the spruce and the larch. Bull. Int. Acad. Pol. Sci. Lettr. B (I) 8.
- Casperson G. 1968. Anatomische Untersuchungen am Lärchenholz (*Larix decidua* Mill.). Faserforsch. u. Textiltechnik 19 (10): 467 - 476.

- Diannelidis T. 1953. Zur Frage der Unterscheidbarkeit des Holzes von *Picea* u. *Larix* auf Grund der Markstrahl Harzgänge. Forstwiss. Cbl. 72.
- Frampton C. V. 1959. Some aspects of the developmental anatomy of the „long” shoot in *Larix decidua* Mill., with particular references to seasonal periodicity. New Phytologist 59 (2): 175 - 191.
- Gathy P. 1954. Les feuilles de *Larix*; Étude anatomique. La Cellule 56 (3); 14:329 - 353.
- Gifford E. M. Jr., Wetmore R. H. 1957. Apical meristems of vegetative shoots and strobili in certain gymnosperms. Proc. Nat. Acad. Sci. (U.S.) 43: 571 - 576.
- Hejnowicz A. 1964. Badania anatomiczne drewna modrzewia polskiego (*Larix polonica* Racib.). Arbor. Kórnickie 9:97 - 174.
- Hejnowicz A. 1968. A comparative study of the anatomical characters of wood of *Picea abies* Karst. and of *Larix polonica* Racib. Arbor. Kórnickie 13:135 - 145.
- Hejnowicz A. 1982. Budowa i rozwój vegetatywnych pąków sosny zwyczajnej (*Pinus sylvestris* L.). Instytut Dendrologii PAN Kórnik.
- Holdheide W. 1951. Anatomie mitteleuropäischer Gehölzrinden. Handbuch der Mikroskopie in der Technik; H. Freund 5 (1): 193 - 367.
- Huber B. 1958. Anatomical and physiological investigations on food translocation in trees. The Physiology of Forest Trees; V. Thimann: 367 - 379.
- Hug U. E. 1979. Das Harzkanalsystem in juvenilen Stammholz von *Larix decidua* Mill. Diss. Eidg. Tech. Hsch. Zürich; 6358.
- Illies Z. M. 1966. The development of aneuploidy in somatic cells of experimentally produced triploid larches. Heredity 21 (3): 379 - 385.
- Kaniewski K., Ważyńska Z., Kucewicz O. 1972. Badania nad budową anatomiczną i rozwojem łusek pączkowych jodły pospolitej (*Abies alba* Mill.) i modrzewia europejskiego (*Larix decidua* Mill.). Rocznik Dendr. PTB 26: 63 - 94.
- Krukliś M. V. 1970. Kariologičeskoe issledovanie listvennicy daurskoj *Larix dahurica* Turcz. Lesnaja genetika, selekcija i semenovodstvo; Petrozavodsk: 39 - 46.
- Krzysik F., Gonet B. 1961. Budowa oraz fizyczne i mechaniczne własności drewna modrzewia polskiego (*Larix polonica* Rac.) w Chełmowej Górze. Acta Agr. et Silv. ser. leśna 1: 39 - 69.
- Lebedenko L. A. 1970. Dejatelnost kambija listvennicy v sviazi s fenotipom. Lesnaja genetika, selekcija i semenovodstvo; Petrozavodsk: 47 - 55.
- Matérn B., Simak M. 1968. Statistical problems in karyotype analysis. Hereditas 59: 280 - 288.

- Micek W. 1958. Anatomiczna budowa rdzenia u modrzewia europejskiego (*Larix europea* DC.), polskiego (*L. polonica* Rac.) i syberyjskiego (*L. sibirica* Lehd.). Acta Soc. Bot. Pol. 27 (4): 613-629.
- Molski B., Żelawski W. 1959. Przyczynek do poznania procesu różnicowania się stożka wzrostu w związku z reakcją fotoperiodyczną pędu wegetatywnego modrzewia (*Larix europea* DC.). Rocznik Dendr. PTB 13: 119-124.
- Owens J. N., Molder M. 1979. Bud development in *Larix occidentalis*. I. Growth and development of vegetative long shoot and vegetative short shoot buds. 57 (7): 687-700.
- Popham R. A. 1951. Principal types of vegetative shoot apex organization in vascular plants. The Ohio Journ. of Science 51 (5): 249-270.
- Rössler W. 1941. Diluviale Hölzer aus dem Gailtal (Kärnten) nebst Bemerkungen zur Bestimmung der Hölzer von *Picea* und *Larix*. Zentralblatt B (11): 329-346.
- Sax K., Sax H. J. 1933. Chromosome number and morphology in the conifera. J. Arnold Arbor. 14: 356-375.
- Schopf J. M. 1943. The embryology of *Larix*. III. Biol. Monogr. 19 (4): 1-97.
- Simak M. 1962. Karyotype analysis of *Larix decidua* Mill. from different provenances. Medd. Stat. skogsforskn. inst. 51 (1): 3-22.
- Simak M. 1964. Karyotype analysis of siberian larch (*Larix sibirica* Ledb. and *Larix sukaczewii* Dyl.). Studia For. Suec. 17: 1-15.
- Srivastava L. M. 1963. Secondary phloem in the *Pinaceae*. Univ. Calif. Publ. Botany 36: 1-142.
- Timell T. E. 1973. Studies on opposite wood in conifers. II. Histology and ultrastructure. Wood Sci. a. Technology 7: 79-91.
- Vasilev A. E. 1965. Anatomiczne stroenie smolonosnoj sistemy drevesiny eli i listvennicy v sviazi s podsočkoj. Rastitelnye Resursy 1 (4): 521-532.

ANATOMY AND KARYOLOGY

Summary

In the chapter the microscopic structure and development of the vegetative organs of larch, primarily *L. decidua*, are described.

The spring development of the bud is initiated much earlier than in other representatives of the class *Coniferae* and depends on the

simultaneous elongation of the initials of needles and internodes present in the bud and the initiation of axillary initials and scales of the future winter bud.

In the structure of the stem and roots larch has features common to the majority of representatives of the class *Coniferae*, exhibiting an exceptional similarity to spruce, particularly in the structure of secondary wood.

In larch there are two types of leaves, from long- and short-shoots which are initiated and develop at different times, as a result of which there are considerable differences in their structure. Short-shoot needles have much more xeromorphic traits.

The karyotype of larch consists of 12 pairs of homologous chromosomes of which 6 are metacentric and 6 submetacentric. In *L. decidua* 3 and sometimes only 2 chromosomes in the karyotype have a secondary constriction.



Modrzew polski na Górze Chelmowej

(Fot. S. Kasprzyk)

The microscopic structure and development of the vegetative organs of *Populus alba*, primarily *P. alba*, are described.

The spring development of the bud is initiated much earlier than in other representatives of the class *Compositae* and depends on the