

ALINA HEJNOWICZ

ANATOMIA, EMBRIOLOGIA I KARIOLOGIA

BUDOWA PĄKA I ŁODYGI

Wegetatywny pąk *Fagus* składa się z zawiązka pędu otoczonego zwartą pochwą łusek. Na osi zawiązka pędu znajdują się dobrze wykształcone zawiązki liści, a pod wierzchołkiem zawiązki łusek okrywających przyszłoroczny zimowy pąk (tabl. 1A). Na silnie rosnących pędach, w pachwinach najstarszych zawiązków liści, znajdują się zawiązki bocznych pąków. W zimowym pąku są obecne zawiązki wszystkich liści, które wejdą w skład dojrzałego pędu.

Na wiosnę, w miarę rozwijania się liści i wydłużania międzywęźli, pochwa łusek zostaje oderwana od nasady pąka i po pewnym czasie zrzucona. Zawiązki łusek ze strefy podwierzchołkowej wydłużają się, różnicują i obumierając stają się łuskami okrywającymi nowy pąk. Na wierzchołku pędu są tworzone nowe primordia liściowe, a w końcowej części sezonu, zawiązki łusek dla przyszłego zimowego pąka.

W budowie wierzchołka pędu wyróżnia się trzon (korpus) i 1—2-warstwowy płaszcz (tunika) (tabl. 1B). Młoda łodyga jest otoczona jednowarstwową epidermą z długimi, jednokomórkowymi włoskami, o zgrubiałych i zdrewniałych ścianach. W znajdującej się pod epidermą korze pierwotnej występują pojedyncze, lub skupione w postaci druzów, kryształki szczawianu wapnia.

W skład walca osiowego wchodzi pierścień kolateralnych wiązek naczyniowych z silnie rozwiniętymi grupami zdrewniałych włókien protofloemu. Rdzeń jest jednorodny i składa się z cienkościennych komórek parenchymatycznych, których ściany z wiekiem grubie-

ją i drewnieją. W rdzeniu, podobnie jak w korze, występują kryształki i druzo szczawianu wapnia.

Przyrost wtórny pojawia się po zakończeniu wzrostu wydłużeniowego łądygi. Komórki kory pierwotnej, leżące na przedłużeniu szerokich promieni łąko-drzewnych, ulegają podziałom dylatacyjnym, zapobiegającym rozrywaniu tkanek kory, a następnie skleryfikacji. Sklerenchyma w pniu buka stanowi około 60% wszystkich tkanek tak zwanej „kory wtórnej” (Braun 1976).

U buka rozpowszechnione są pąki przybyszowe, występujące nawet na starych, 40—50-letnich pniach. Fink (1980a) nazywa je pąkami wysokimi (Hochknospen). Charakteryzują się one tym, że rosną i wydłużają się równolegle do osi pnia. Pąki te mają charakter pąków śpiących. Nasada pąka, osadzona w korze wtórnej, wydłuża się w miarę przyrastania pnia na grubość. Na wierzchołku pędu takiego pąka co roku powstaje kilka zawiązków liści, a pod koniec sezonu łusek. Inicjały zapoczątkowujące rozwój wierzchołka pędu są zakładane w kambium łądygi.

Powstawanie pąków przybyszowych nie ma bezpośredniego przyczynowego związku z oddziaływaniem czynników zewnętrznych, tak jak to ma miejsce u niektórych innych gatunków (Fink 1980b).

KAMBIUM

Kambium u buka jest niepiętrowe. Składa się z inicjałów wrzecionowatych i inicjałów promieni łąko-drzewnych. Zimą strefa kambium jest 3—4-warstwowa.

Aktywność kambium, wyrażająca się szerokością słoja przyrostu rocznego, jest zależna zarówno od warunków pogodowych sezonu bieżącego jak i poprzedniego. U *F. grandifolia* np. szerokość słoja jest pozytywnie skorelowana z temperaturą maja-lipca, a negatywnie z suszą panującą w sierpniu poprzedniego sezonu wegetacyjnego (Fritts cyt. według Kozłowskiego 1971).

Wiosenna aktywacja kambium rozpoczyna się pod pąkami. Według Ladefogeda (1952) podziały w podpąkowej strefie łądygi pojawiają się kilka dni przed pękaniem pąków. Nie zaprzecza to

istnieniu u buka niewątpliwej zależności pomiędzy aktywacją kambium i rozwojem pąków, gdyż pęknięcie pąków jest następstwem szeregu zmian rozwojowych (w tym i aktywności podziałowej komórek), jakie mają miejsce jeszcze w pąkach niepękających (Hejnowicz 1982).

W pniu reaktywacja kambium następuje kilka, kilkanaście dni po pęknięciu pąków (Ladefoged 1952), a w warunkach Mołdawii i Zakarpacia nawet 4—5 tygodni później (Tyškevič 1984). Duże znaczenie ma przy tym wigor drzewa. U drzew z silnie wykształconą koroną odstęp czasu, pomiędzy aktywacją pąków i kambium, jest znacznie krótszy niż w pniach drzew rosnących słabiej. W jednym z badanych pod tym kątem sezonów w pniach drzew silnie rosnących wyniósł on 5 dni, a w pniach drzew o słabym wzroście 18 dni (Ladefoged 1952). Znacznie później niż w pniu jest reaktywowane kambium w korzeniu: około 6 tygodni po pęknięciu pąków i około 4 tygodnie po wznowieniu podziałów w pniu.

O tym, że pąki są źródłem czynników aktywujących kambium świadczy zabieg ich usuwania. W gałęziach po usunięciu pąków, wznowiony już proces odkładania drewna zostaje zahamowany, podczas gdy w pniu trwa nadal (Lachaud, Bonnemain 1981).

Reaktywacja kambium w gałęziach jest bazypetalna i postępuje z szybkością około 6 cm na dobę (Lachaud 1981). W pniu, na całej jego długości, aktywność podziałowa kambium pojawia się prawie równocześnie (Lachaud, Bonnemain 1981).

W Polsce buk rozpoczyna odkładanie drewna stosunkowo późno, pomiędzy 1 maja i 11 czerwca (w zależności od rejonu). Wykazuje też pod tym względem znaczne zróżnicowanie międzyosobnicze (Ernich 1960). Na terminy rozpoczęcia działalności kambium duży wpływ wywierają warunki pogodowe i siedliskowe. Fraser (1962) np. stwierdził, że sucha wiosna sprzyja wcześniejszej wegetacji, wilgotna ją opóźnia. 30—60% rocznego przyrostu drewna jest odkładana w ciągu pierwszych dwóch miesięcy od wznowienia aktywności kambium (Ladefoged 1952).

Rozciągnięta w czasie i również zależna od warunków pogodowych

wych jest faza wchodzenia kambium w okres spoczynku. Istnieje pod tym względem duża zmienność wewnątrzpopulacyjna. W Polsce np., w obrębie populacji, niektóre drzewa kończyły odkładanie drewna w 3 dekadzie sierpnia, inne 3 tygodnie później (Ermich 1960).

BUDOWA DREWNA

O budowie drewna *Fagus sylvatica* najwięcej informacji znajduje się w pracach Süssa i Müller-Stolla (Süss 1967, Süss, Müller-Stoll 1969, 1970a, 1970b, 1972, 1973, 1980, Süssi in. 1978). W Polsce badania porównawcze nad drewnem buka przeprowadzili Gorczyński (1951, 1953) oraz Wałek-Czernecka i Smoliński (1956).

Drewno buka jest uważane za twardzielowe, choć niektórzy autorzy zaliczają je do beztwardzielowych, u których tylko w pewnych warunkach tworzy się fałszywa twardziel (Gorczyński 1951, Galewski, Korzeniowski 1958). Autorytatywnie na ten temat wypowiedział się Nečesany (1958), który opierając się na szczegółowych badaniach makro-, mikro- i submikroskopowych i ustalonych na ich podstawie definicjach różnych typów twardzieli, zaliczył drewno buka do grupy twardzielowych. Twardziel w ontogenezie buka pojawia się stosunkowo późno, w wieku 80—100 lat (Trendelenburg cyt. według Dadsweila i Hillisa 1962).

Szerokość słoja przyrostu rocznego drewna dochodzi do 1 cm. W tym samym roku jest 2—3-krotnie mniejsza w górnej części pnia niż u jego podstawy. Drewno jest rozpierzchłonacyniowe, jednak w sposobie rozmieszczenia naczyń w drewnie wczesnym i późnym pewne różnice istnieją (tabl. 2A).

W skład drewna wchodziły człony naczyń, włókna, miękisz, cewki i cewki włókniste (Greguss 1959). Nie wszyscy autorzy wyróżniają w drewnie buka cewki i cewki włókniste, choć Milesu i in. (1967) piszą, że stanowią one około 5% wszystkich elementów drewna. Wałek-Czernecka i Smoliński (1956) kwestionują obecność w drewnie buka typowych włókien, znajdując w nim tylko cewki i cewki włókniste posiadające typowe dla tych

elementów jamki lejkowate, a nie proste, charakterystyczne dla włókien.

Człony naczyń stanowią 35—45%, włókna 28—40%, miękisz podłużny 3—5%, a miękisz promieni drzewnych 17—22% wszystkich elementów drewna (Süss, Müller-Stoll 1980). Procentowy udział różnych elementów zmienia się w obrębie słoja rocznego przyrostu: procent naczyń w drewnie wczesnym jest większy, włókien mniejszy niż w późnym (Schultz 1957). W tym samym słoju jest zależny od orientacji względem strony świata: po stronie południowej i zachodniej udział naczyń jest większy, włókien mniejszy niż po stronie północnej i wschodniej. W pierwszym przypadku naczynia stanowią około 44%, a włókna około 35% wszystkich elementów, w drugim odpowiednio 34 i 45%. Stosunek liczby członów naczyń do innych elementów rośnie w tym samym słoju od podstawy pnia ku wierzchołkowi. Na skład procentowy drewna wpływa również aktywność kambium. W słojach szerokich naczyń jest stosunkowo mniej, a włókien więcej niż w wąskich (Milescu i in. 1967, Süss, Müller-Stoll 1980).

Naczynia są w przekroju eliptyczne lub wielokątne (tabl. 2B). Występują pojedynczo lub w skupieniach po 2—6. Kształt przekroju naczynia, wyrażony stosunkiem średnicy promienistej do stycznej, zmienia się w ciągu roku; w drewnie wczesnym ten stosunek wynosi około 1,6, a w drewnie późnym około 1,2.

Na 1 mm² poprzecznego przekroju znajduje się od około 80 do około 200 naczyń (Süss, Müller-Stoll 1980). Liczba naczyń w tym samym słoju, ale na różnych wysokościach pnia jest większa w jego górnej części niż w pobliżu nasady. W ciągu roku zmniejsza się (Bosshard, Bariska 1967). Zmniejsza się również zagęszczenie naczyń w kolejnych latach na tym samym poziomie pnia. Na przekroju poprzecznym przez drewno, całkowita powierzchnia zajmowana przez naczynia zmniejsza się w ciągu roku z około 25% w drewnie wczesnym do około 8% w ostatnich warstwach drewna późnego (Ladefoged 1952).

Średnica naczyń wynosi średnio 50—90 mikronów. Powiększa się z wiekiem, maleje w ciągu roku (od drewna wczesnego do

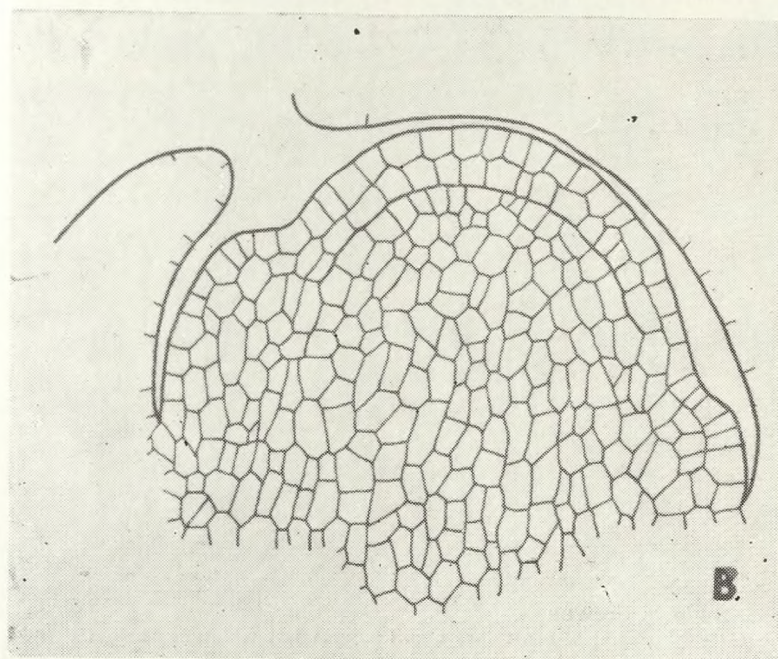
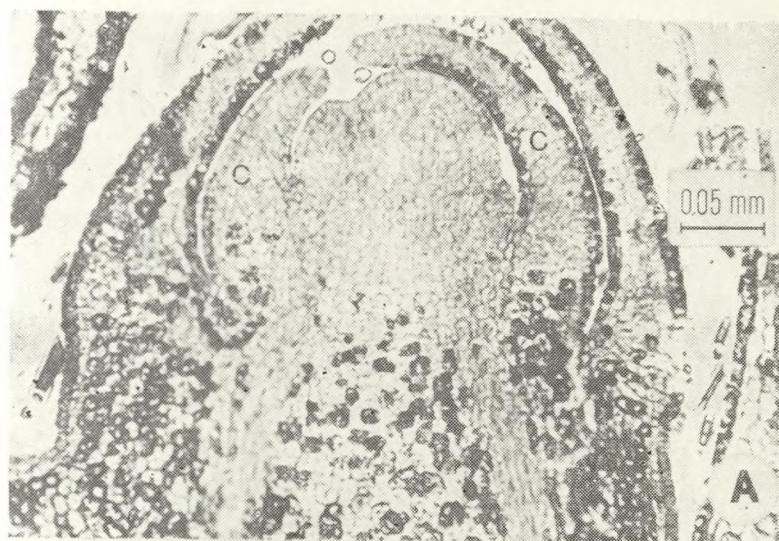
późnego), a w obrębie jednego słoja — maleje od podstawy pnia ku wierzchołkowi. Istnieje współzależność pomiędzy średnicą naczyń i szerokością słoja; w słojach szerokich naczynia są szersze.

Długość członu naczynia mieści się w granicach 0,3—1,0 mm. W ciągu roku powiększa się o kilkanaście procent. Zwiększa się też w kolejnych latach na jednym poziomie pnia. W tym samym słoju, człony naczyń są dłuższe po stronie północnej i wschodniej niż po południowej i zachodniej. Na przeciętną długość członu nie ma wpływu szerokość słoja rocznego przyrostu (aktywność kambium).

Ściana poprzeczna, oddzielająca nadległe człony naczyń, jest ustawiona skośnie. Posiada ona przebicie całkowite (tabl. 3D) lub drabinkowe (tabl. 2C). Liczba szczebelków w przebicciu drabinkowym dochodzi do 20. W podłużnych ścianach kontaktujących się ze sobą naczyń jamki lejkowate są najczęściej naprzemianległe. W ścianie wspólnej dla naczynia i komórki miękiszowej, występują pary jamek mieszanych: lejkowata i prosta.

W twardzielowej części drewna światła naczyń zostają zaczopowane wcistkami (tabl. 2D, 3B). Wcistki powstają w wyniku wrastania komórek miękiszowych do światła naczynia, poprzez jamki o stosunkowo dużej średnicy, nie mniejszej niż 10 mikronów. Na odcinku wieloczłonowego naczynia równym 1 mm może się znajdować do 14 wcistek. W wewnętrznej części twardzieli jest ich mniej (1—7) niż w strefie graniczącej z białym (S a n ý 1958). Wcistki, po wnikięciu do światła naczynia, nie dzielą się, a ich ściany nie ulegają drewnieniu. J u r a š e k (1956) wysuwa hipotezę, że wcistki powstają wskutek różnicy ciśnień hydrostatycznych wywołanych przez siły kapilarne i ciśnienia osmotycznego w komórkach miękiszowych.

Włókna drzewne są to wydłużone, wrzecionowate komórki o przeciętnej długości 1,0—1,5 mm i średnicy 20 mikronów. Przekiętna długość włókna w ciągu sezonu najpierw się zwiększa, a pod koniec sezonu maleje. Najkrótsze włókna występują po obu stronach granicy przyrostu rocznego. Oba wymiary włókien, tj. długość i średnica, rosną z wiekiem (A y t u ě 1961). Jak podaje H a r t i g (cyt. według G o r c z y ń s k i e g o 1953), włókna u buka

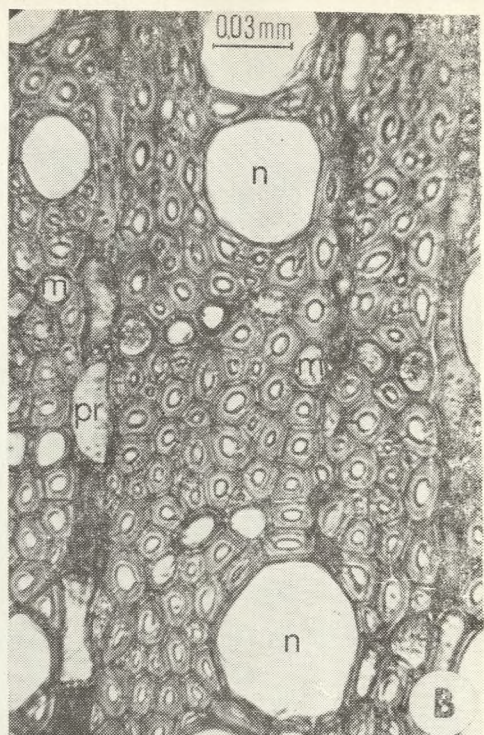
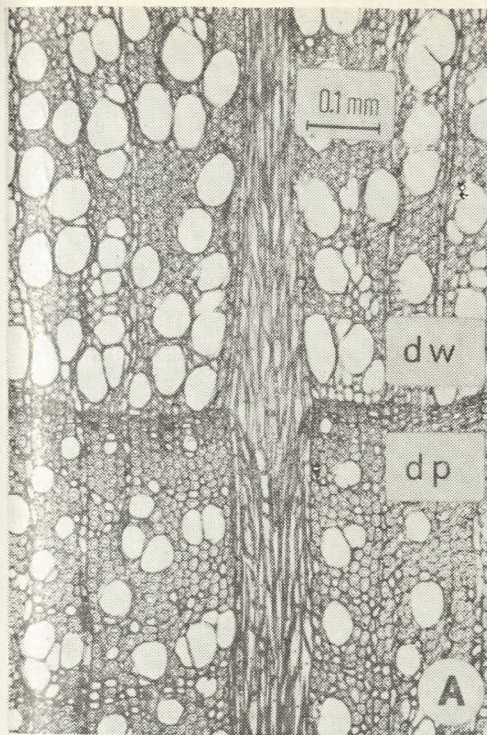


Tablica 1. Budowa zawiązka pędu w zimowym pąku na przekroju podłużnym

A — szczytowa część zawiązka (c — zawiązek łuski), B — wierzchołek wzrostu

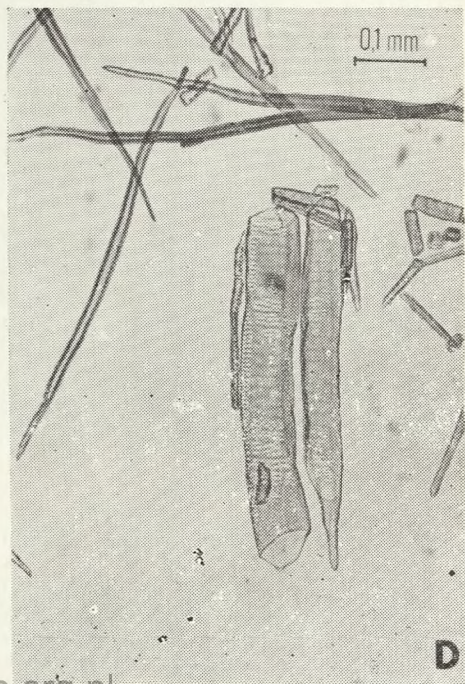
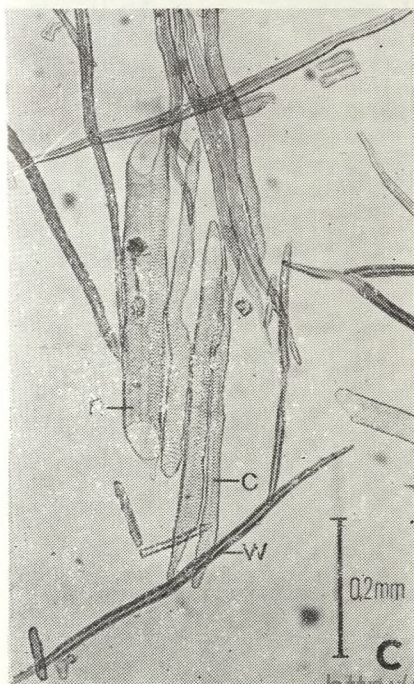
Tablica 2. Budowa drewna

A – przekrój poprzeczny; w centralnej części zdjęcia jest widoczny szeroki promień drzewny, poszerzający się na granicy dwóch słojów (*dw* – drewno wczesne, *dp* – późne), B – przekrój poprzeczny (*pr* – jednorzędowy promień drzewny, *m* – komórki miękiszowe, *n* – naczynia), C – przekrój promienisty; w naczyniach przebiecie drabinkowe, D – przekrój promienisty; w naczyniach widoczne są wcistki (*t*)



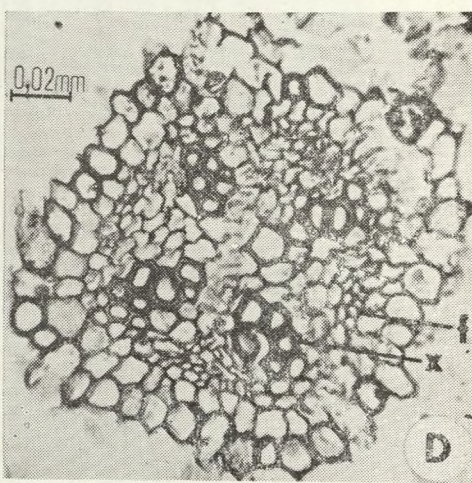
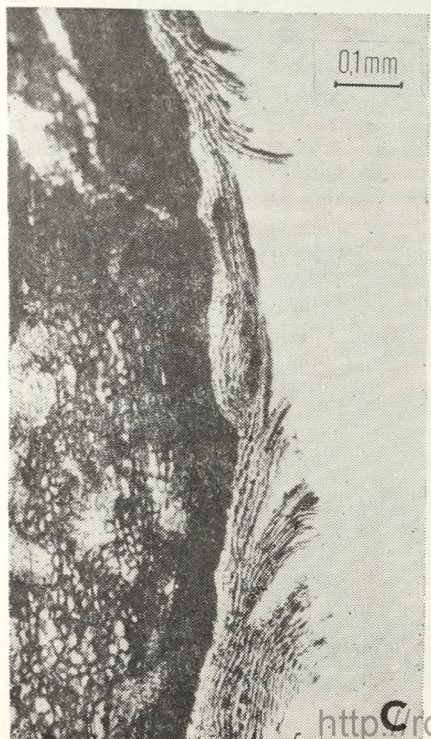
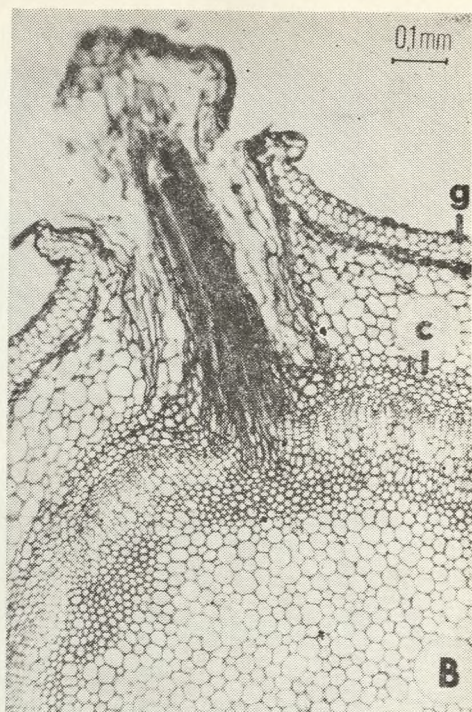
Tablica 3. Budowa drewna

A — przekrój styczny; po lewej stronie zdjęcia widoczny jest szeroki promień drzewny, a w naczyniach wcistki, B — po zmacerowaniu; człony naczyń wypełnione wcistkami (t), C — po zmacerowaniu (n — człon naczynia, w — włókno, c — cewka), D — po zmacerowaniu; dwa człony naczyń z przebiciami prostymi



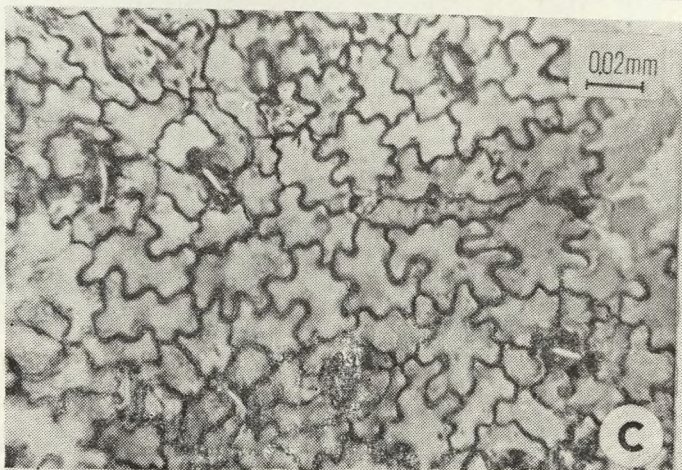
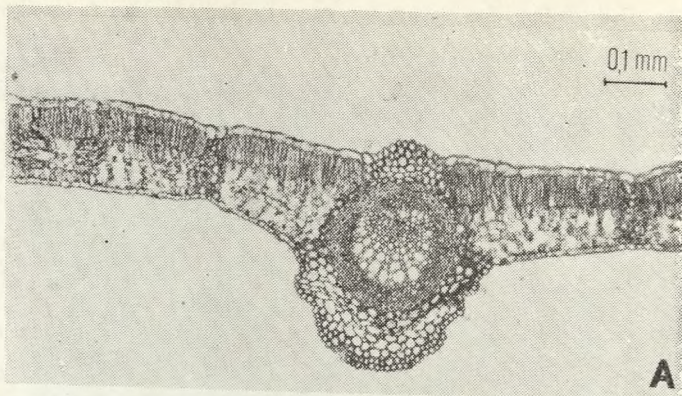
Tablica 4. Budowa kory wtórnej w pniu (A, C) i budowa korzenia (B, D) na przekroju poprzecznym

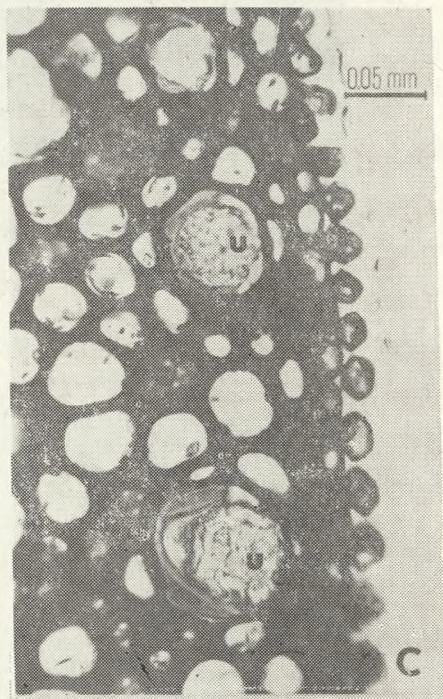
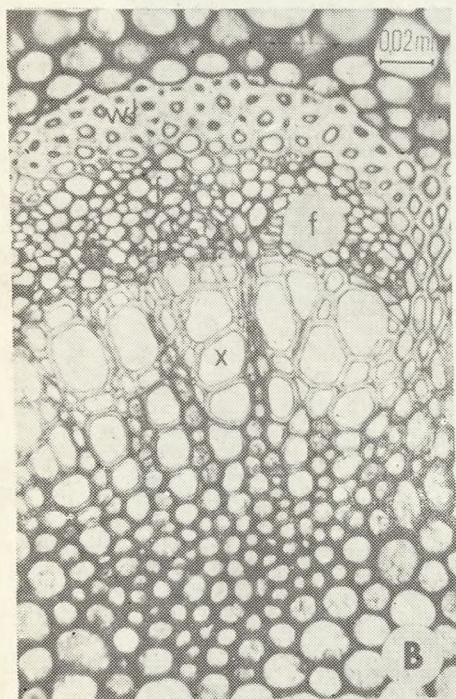
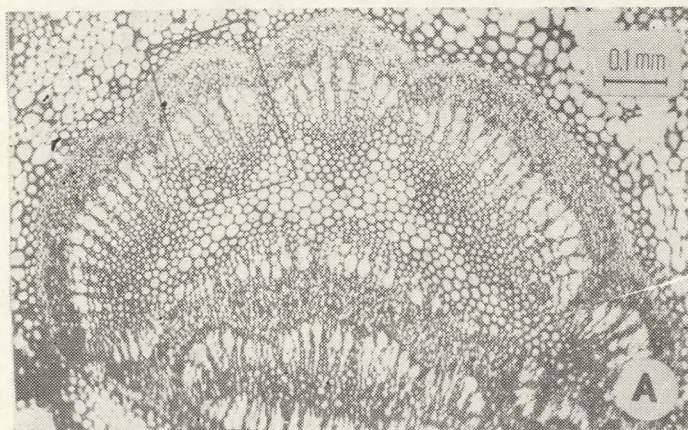
A — szeroki promień łykowy po całkowitej skleryfikacji, „wklonowany” w promieniu drzewnym, B — fragment głównego korzenia siewki z odchodzącym korzeniem bocznym (g — egzoderma, c — tworzenie się perydermy w peryclicznej strefie korzenia) C — przetchlinka ze złączającymi się warstwami korka, D — walec osiowy w bocznym korzeniu siewki (f — floem, ks — ksylem)



Tablica 5. Budowa liścia

A - przekrój poprzeczny; kolateralna wiązka bocznego nerwu otoczona kilkukomórkową pochwą włókien, B - przekrój poprzeczny; wiązka nerwu drobnego otoczona jednokomórkową, nieciągłą pochwą włókien, C - przekrój powierzchniowy epidermy dolnej





Tablica 6. Budowa liścia na przekroju poprzecznym

A — pierścień wiązek głównego nerwu blaszki liściowej, B — zaznaczony fragment na zdjęciu 6A pod większym powiększeniem (*wt* — włókna wokółwiązkowe, *f* — floem, *x* — ksylem), C — dwie komórki kryształonośne ze zgrubieniami ścian komórkowych w kształcie litery U, wypełnione druzami szezawianu wapnia, w mezofilu ogonka liściowego.

osiągają ostateczną długość dopiero około setnego roku życia drzewa. Z wiekiem zwiększa się również grubość ścian włókien (A y t u ğ 1961).

Długość włókien jest pozytywnie skorelowana z szerokością słoja (S ü s s, M ü l l e r - S t o l l 1970a). A y t u ğ (1961) przytacza dane świadczące o istnieniu korelacji negatywnej. W tym samym słoju, po stronie południowej, włókna są najkrótsze, po północnej i wschodniej najdłuższe. Włókna stanowią często ostatnią warstwę w słoju rocznym (K a l t z e n b u r g cyt. według K e l l e r a 1981).

Miękisz podłużny występuje w kilkukomórkowych słupach. Długość słupa jest miarą długości komórki wrzecionowatej kambium, która w czasie różnicowania nie ulega wzrostowi podłużnemu dzieląc się tylko poprzecznie dwu- lub trzykrotnie. Wzrost podłużny ma natomiast miejsce wówczas, gdy z komórki kambium powstaje człon naczynia, cewka lub włókno. W pierwszym przypadku wzrost ten jest niewielki, zaledwie kilku-, kilkunastoprocentowy, w trzecim może być bardzo znaczny, dochodząc do 150% (S ü s s 1967). Długość słupa miękiszu, a tym samym wrzecionowatej komórki kambium, nie zmienia się w ciągu sezonu, lecz zwiększa się z wiekiem. Nie wykazuje korelacji z szerokością słoja, ale po stronie północnej i wschodniej jest większa niż po stronie południowej i zachodniej.

Cewki i cewki włókniste stanowią liczbowo niewielką część wszystkich elementów drewna buka. Choć nie wszyscy je wyróżniają, widać wyraźnie, że obok naczyń i włókien występują pośrednie typy wrzecionowatych komórek (tabl. 3C), różniące się długością, średnicą, grubością ścian komórkowych, a przede wszystkim rodzajem jamek, sposobem ich rozmieszczenia i zagęszczeniem. Cewki mają stosunkowo duże światła komórkowe, liczniejsze jamki lejkowate, skupione głównie na obu końcach komórki. Cewki włókniste mają światła węższe oraz jamki mniej liczne, zaokrąglone, ze szczelinowymi wlotami (G r e g u s s 1959).

Przeciętna długość cewki wynosi 0,5—1,0 mm, a średnica 20—80 mikronów. Cewki są więc węższe, lecz dłuższe od członów naczyń, a zarazem szersze i krótsze od włókien.

Promienie drzewne są dwojakiego typu: jedno- i wielorzędowe (tabl. 2A, B i 3A). Promień wielorzędowy może składać się z kilku-, kilkunastu, a nawet kilkudziesięciu rzędów komórek. Promienie szerokie rozszerzają się na granicy słoja (tabl. 2A). W kolejnych latach, na tym samym poziomie pnia, szerokość promienia wzrasta (Linne mann 1953). Kształty komórek mięksizowych promienia wielorzędowego są zmienne, gdyż zależą od typu komórki drewna znajdującej się w bezpośrednim kontakcie z promieniem (Nečesa ný 1958). Maksymalna wysokość promienia może wynosić 4 mm.

Promienie jednorzędowe składają się z jednego typu komórek i są tym samym uważane za homogeniczne. Wałek-Czernecka i Smoliński (1956) znajdowali w drewnie buka również promienie heterogeniczne, ze stojącymi komórkami na krawędziach promienia.

Kształt promienia, wyrażony przez stosunek jego wysokości do szerokości, ma duży wpływ na wartość techniczną drewna. Jest to przy tym cecha o dużym stopniu oddziedziczalności (Tellerup 1953).

Procentowy udział promieni w dojrzałym drewnie, zwłaszcza promieni szerokich, wzrasta z wiekiem i zależy od szerokości słoja. Wahania procentowego udziału promieni szerokich są bardzo znaczne (4—27%), promieni wąskich znacznie mniejsze (8—12%, Linne mann 1953).

U buka, pod działaniem sił rozciągających, po górnej stronie pochylonego pnia lub gałęzi tworzy się często drewno tensyjne. Niekiedy powstaje ono po stronie dolnej lub na bokach organu. Często powstawanie drewna tensyjnego jest związane z ekscentrycznością pnia lub gałęzi. W tym przypadku występuje ono w szerszej części słoja. W dolnej części pnia drewna tensyjnego jest zwykle więcej niż w górnej. W stosunku do powierzchni poprzecznego przekroju pnia może go być średnio 3—17%. W pojedynczych przypadkach drewno tensyjne stanowiło 30% powierzchni (Sachsse 1961).

Drewno tensyjne różni się od normalnego szeregiem cech budowy mikro- i submikroskopowej, a także właściwościami fizycz-

nymi i mechanicznymi. W drewnie tensyjnym wyższy jest procent włókien, a niższy naczyń, włókna są dłuższe, lecz węższe, mają grubsze ściany (Walek - Czernicka, Smoliński 1956). Krótsze są też człony naczyń (Chow 1947). Według Sachsse (1961) różnice w długości włókien nie są statystycznie istotne.

Różnice w submikroskopowej budowie ściany komórkowej dotyczą wielkości kąta nachylenia mikrofibrylli w stosunku do dłuższej osi komórki. W drewnie normalnym wynosi on od 15° w drewnie późnym do 21° w drewnie wczesnym, natomiast w drewnie tensyjnym odpowiednio 12° i 14° (Preston, Ranganathan 1947).

Drewno korzenia różni się nieco od drewna pnia (Süssi in. 1978). W korzeniu, w naczyniach, obok przebieg całkowitych i drabinkowych, występują przebicia siateczkowate, których w drewnie pnia nie spotyka się. Jamki lejkowate w ścianach naczyń w korzeniu są rozmieszczone szeregowo, w pniu naprzemianlegle. W korzeniu silniej jest rozwinięta tkanka parenchymatyczna. W miarę oddalania od podstawy korzenia, różnice w budowie drewna pnia i korzenia jeszcze bardziej się powiększają (Lebedenko 1962).

KORA WTÓRNA

Terminem „kora wtórna” określa się wszystkie tkanki łodygi i korzenia leżące na zewnątrz od kambium. Braun (1976) we wtórnej korze buka wyróżnia następujące pokłady tkanek (od kambium): łyko „miękkie”, łyko „twarde”, kora pierwotna (cortex) i korkowica (periderma).

Łyko „miękkie” obejmuje kilka do kilkunastu słoików rocznych przyrostów, składających się z rurek sitowych z komórkami towarzyszącymi oraz z parenchymy. W „twardym” łyku, komórki parenchymatyczne uległy skleryfikacji. Do pokładu twardego łyka należałoby zaliczyć również pokład zgniecionego łyka pierwotnego, z silnie rozwiniętymi stycznym pasmami pierwotnych włókien łykowych, przeplatanych pojedynczymi, często rozgałęzionymi sklereidami. Proces skleryfikacji komórek wtórnego łyka rozciąga

się na wiele lat, stąd z wiekiem udział tkanek sklerenchymatycznych w korze wtórnej zwiększa się.

Grubość pokładu łyka u buka może przekraczać 14 mm (Holdheide 1951). Pokład łyka odkładanego w ciągu roku wynosi 0,25—1,18 mm. Z wiekiem, delikatne komórki ulegają zgniataniu i wówczas grubość ta zmniejsza się, średnio do 0,05 mm, a 1 mm grubości wtórnego łyka obejmuje wówczas około 20 przyrostów rocznych (Holdheide 1951).

Łyko funkcjonuje tylko 1 rok. Roczny przyrost łyka funkcjonującego zmniejsza się od podstawy pnia ku wierzchołkowi z około 0,18 mm (na co składa się 7—8 warstw komórek) na poziomie 1,5 m do około 0,08 mm (4 warstwy komórek) na poziomie około 15 m (Huber 1939).

W pojedynczym przyroście, łyko wczesne składa się wyłącznie z rurek sitowych z komórkami towarzyszącymi, w łyku późnym występuje obok rurek sitowych, również miękisz, tworzący 1 lub 2 ostatnie warstwy rocznego przyrostu.

Nadległe człony rurek sitowych są od siebie oddzielone prostymi płytami sitowymi, które w stosunku do podłużnej osi komórki są ustawione pod kątem 30—90°. Długość członu wynosi 0,23—0,50 mm (średnio 0,35 mm), a średnica około 0,05 mm. Pory w płycie sitowej mają średnicę 6—8 mikronów. Grubość ściany rurki sitowej nie przekracza 1 mikrona. Nie jest też w niej widoczny w mikroskopie świetlnym tak zwany pokład perłowy, silnie rozwinięty w łyku niektórych drzew (Esau 1969). W stycznych ścianach rurek sitowych występują pola sitowe. Mają one kształt trójkątny lub romboidalny (Esau 1969, Holdheide 1951). Rurki sitowe są czynne tylko przez 1 sezon, po czym ulegają obumarciu i zgnięciu. We wczesnym łyku, obumieranie ma miejsce jeszcze w tym samym sezonie wegetacyjnym, w łyku późnym na wiosnę następnego sezonu (Huber 1939).

Promienie łykowe, podobnie jak promienie drzewne, są dwójakiego typu: wąskie, składające się z 1—9 rzędów komórek i szerokie, ponad 9-komórkowe. Pierwsze pełnią głównie funkcję zapasową, drugie wcześniej ulegają skleryfikacji. Na skutek zgniatania warstw łyka promienie uginają się i ich przebieg staje się falisty.

Promienie szerokie w strefie kambium „wklinowują” się w strefę wtórnego ksylemu, tworząc charakterystyczne stożki (tabl. 4A).

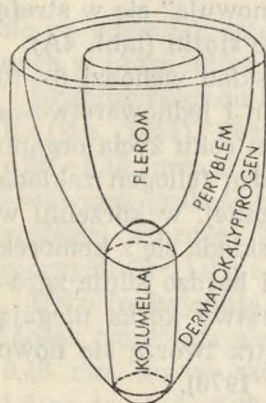
Peryderma u buka jest gładka. W jej skład wchodzi 6—10 warstw komórek korka (fellemu) oraz fellogen i jednowarstwowa felloderma. Fellogen zakłada się w pierwszym roku życia organu i funkcjonuje przez całe jego życie. W łodydze fellogen zakłada się w subepidermalnej warstwie kory pierwotnej, w korzeniu w perycyklu (tabl. 4B). Korek jest jednorodny, składa się z komórek stycznie wydłużonych, o wąskich światłach i bardzo silnie zgrubiałych ścianach stycznych. Zewnętrzne warstwy korka ulegają złuszczeniu się, a na ich miejsce, od wewnątrz tworzą się nowe jego pokłady (H o l d h e i d e 1951, B r a u n 1976).

U buka, w normalnych warunkach, nie powstaje martwica korkowa, co B r a u n (1976) uważa za główną przyczynę braku bariery ochronnej przed penetracją patogenów.

W łodydze i korzeniu buka występują przetchlinki (tabl. 4C). Ich budowa jest zaliczana do typu *Prunus* (W u t z 1955). W przetchlince występują naprzemianległe warstwy tkanek wypełniających i przegradzających, których w budowie perydermy nie wyróżnia się. Od zewnątrz rozwija się tak zwana warstwa zamknięta. Komórki warstw przegradzających są zwarte, mają grube, skorkowaciałe ściany. Komórki warstw wypełniających są ułożone luźno, mają ściany cienkie. U buka nie ma bezpośredniego związku pomiędzy rozmieszczeniem przetchlinek i szerokich promieni lykowych (W u t z 1955).

BUDOWA KORZENIA

Wierzchołek korzenia buka ma 4 wyodrębnione histogeny (ryc. 1), które dają początek ściśle określonym tkankom. Są to: p l e r o m, — przyszyły walec osiowy, p e r y b l e m — przyszła kora pierwotna, k o l u m e l l a — centralna część czapeczki korzenia i d e r m a t o k a l y p t r o g e n — zapoczątkowujący rozwój epidermy i peryferycznego walca czapeczki. Wszystkie histogeny zbiegają się ku centrum inicjalnemu, którego komórki barwią się słabo, są niewakuolizowane i wykazują słabszą aktywność podziałową niż w



Ryc. 1. Schemat budowy wierzchołka korzenia siewki na przekroju podłużnym (wg Clowesa 1950)

strefach sąsiednich. Centrum inicjalne określa się terminem „promerystem” lub „centrum spoczynkowe” (Clowes 1950, 1951). Ze względu na trudności w ustalaniu granic pomiędzy właściwymi dla poszczególnych histogenów grupami komórek inicjalnych oraz ze względu na znaczne przesunięcia tych granic w czasie rozwoju korzenia, Clowes (1950) u buka nie wyróżnia w promerystemie oddzielnych pięter komórek inicjalnych.

W pewnej odległości od centrum inicjalnego następuje różnicowanie się komórek. W poszczególnych strefach pierwsze oznaki różnicowania pojawiają się w różnych odległościach od centrum. Różnicowanie wyraża się wakuolizacją komórek, odkładaniem w nich tanin oraz drewnieniem ścian komórkowych pierwotnego ksylemu. W korzeniach o większej średnicy różnicowanie rozpoczyna się dalej od centrum inicjalnego niż w korzeniach węższych (Clowes 1950, 1951).

Modyfikujący wpływ na budowę wierzchołka korzenia wywiera współzycie z grzybami. Mikoryza u *Fagus* jest typowo ektotroficzna, choć czasami spotyka się strzępki grzybni również w głębszych warstwach kory pierwotnej, nierzadko nawet wewnątrz komórek (Clowes 1951). W budowie wierzchołka korzenia mikoryzowego nie wyróżnia się na ogół centrum spoczynkowe, strefa merystematyczna jest silnie zredukowana (dojrzewanie komórek następuje bliżej wierzchołka), a aktywność mitotyczna jest słabsza

niż w korzeniu niezainfekowanym o tej samej średnicy. Komórki kory pierwotnej i epidermy w korzeniu mikoryzowym są zwykle krótsze, mają mniejszą objętość niż w korzeniu normalnym, pomimo to, że promienista średnica komórki epidermy jest w korzeniu mikoryzowym znacznie większa niż w korzeniu normalnym. Wzrost średnicy komórki kompensuje w tym przypadku zmniejszenie jej długości (C l o w e s 1951).

Korzeń u buka jest tetrarchiczny (tabl. 4D), pozbawiony rdzenia. W korzeniu siewki liczba wiązek naczyniowych jest znacznie większa, a centralną część walca osiowego zajmuje rdzeń (tabl. 4B). Bardzo słabo, w porównaniu z lodygą, są w korzeniu wykształcone pierwotne włókna łykowe. Ściany ich są cienkie i słabo zdrewniałe. Epiderma wcześniej zostaje zastąpiona skorkowaciałą, kilkuwarstwową egzoderumą. We wczesnych fazach rozwoju korzenia, poza strefą wydłużania, pojawia się przyrost wtórny. Kambium tworzy się najpierw pomiędzy pierwotnym floemem i ksylemem, nieco później w strefie międzywiązkowej. W perycyklu zakłada się fellogen (tabl. 4B). Po odłożeniu kilku warstw korka, leżąca na zewnątrz od niego kora pierwotna zostaje odcięta i zrzucana.

BUDOWA LIŚCIA

Liść buka ma budowę grzbieto-brzuszną (tabl. 5A, 5B). Pod górną, doosiową epidermą, pokrytą cienkim nabłonkiem, znajduje się 1—2-warstwowy miękisz palisadowy, pod nim 2—3-warstwowy miękisz gąbczasty i dolna epiderma. Aparaty szparkowe występują wyłącznie w dolnej epidermie (tabl. 5C). Hypoderma nie występuje. Aparaty szparkowe mają budowę zaliczaną do typu *Ranunculus*. W skład aparatu, oprócz 2 komórek szparkowych, wchodzi kilka przyszparkowych, nie różniących się kształtem i wymiarami od innych komórek epidermy. W epidermie, zwłaszcza w pobliżu nerwów, liczne są kilkukomórkowe, bardzo długie włoski. Mają one silnie zgrubiałe i zdrewniałe ściany, są ostro zakończone i przypominają włókna. Podobne, szczeciniaste włoski występują w epidermie lodygi.

Wzdłuż nerwu głównego blaszki liściowej przebiegają 2 pierście-

nie połączonych ze sobą kolateralnych wiązek naczyniowych otoczonych wspólnym, 2—3-warstwowym pierścieniem włókien (tabl. 6A, 6B), na zewnątrz którego znajduje się 2—3-warstwowa pochwa komórek parenchymatycznych wypełnionych chloroplastami, skrobią lub kryształami szczawianu wapnia. Po obu stronach nerwu głównego, pod górną i dolną epidermą, znajduje się również miękisz i słabo wykształcona kollenchyma. W miękiszu liczne są druzi szczawianu wapnia.

Centralną część pierścienia wiązek naczyniowych w nerwie głównym zajmuje parenchyma, podobna do tej, jaka występuje w rdzeniu łodygi. Komórki mają grube ściany z prostymi jamkami. Wnętrza komórek wypełnia skrobia.

W nerwach blaszki liściowej, stanowiących odgałęzienia nerwu głównego, rdzeń nie występuje, a kolateralne wiązki tworzą pierścień pojedynczy (tabl. 5A). Wiązki w najdrobniejszych nerwach są słabo rozwinięte i pozbawione pochwy włókien.

Liczba śladów liściowych wchodzących z łodygi do ogonka liściowego u buka wynosi 3 (H o w a r d 1979). Każdemu z nich odpowiada pojedyncza luka liściowa. Ślady liściowe w dalszym przebiegu łączą się, tworząc wzory bardziej złożone. W pobliżu blaszki ogonek liściowy ma budowę podobną do budowy głównego nerwu blaszki. Pierścień wiązek naczyniowych, od strony doosiowej, jest lekko spłaszczony. Wewnątrz pierścienia wiązek, w jego części „rdzeniowej”, występuje wiązka naczyniowa amfiwazalna, w której floem pierwotny jest otoczony pierścieniem elementów pierwotnego ksylemu. Wiązki otacza pierścień włókien i pochwa wiązkowa, w komórkach której, występują pojedyncze, 5—8-boczne kryształy szczawianu wapnia.

W miękiszu wokółwiązkowym występują druzi. Niektóre komórki kryształonośne mają charakterystyczne, silnie zdrewniałe i zgrubiałe listwy, w kształcie litery U, otwartą częścią skierowane w kierunku powierzchni ogonka (tabl. 6C).

Na strukturę liścia istotny wpływ wywiera światło (S c h r a m m 1912, G o r c z y ń s k i 1953, H a n s e n 1959, S t a r z e c k i 1981, T y ś k e v i č 1984). Liście z miejsc ocienionych są dwukrotnie cieńsze od liści z miejsc nasłonecznionych, mają cieńszy

pokład miękiszu (głównie palisadowego), stosunek grubości obu pokładów jest niższy, większe są komórki epidermy i mniej jest aparatów szparkowych na jednostce powierzchni liścia. Na niektóre z tych cech wpływają warunki świetlne panujące w okresie, kiedy liście są inicjowane (w czasie formowania się zimowego pąka), na inne, panujące w okresie rozwijania się liści (H a n s e n 1959). Liście siewek rosnących na świetle, budową przypominają liście starych drzew, pochodzące z ocienionej strefy korony (S c h r a m m 1912).

ROZWÓJ I BUDOWA ORGANÓW GENERATYWNYCH

Kwiaty u buka są rozdzielnopłciowe, ale zarówno męskie jak i żeńskie występują na tym samym pędzie; pierwsze w dolnej, drugie w górnej części pędu. Męskie kwiaty są zebrane w główki. Pojedynczy kwiat składa się ze zredukowanego, łuskowatego okwiatu i wystających ponad nim 8—16 pręcików. Rozwój kwiatów w obrębie kwiatostanu jest akropetalny (dowierzchołkowy).

Kwiaty żeńskie występują parami i są osadzone w łuskowatych miseczkach (cupulae) (K a n i e w s k i 1965). Każdy kwiat składa się z 6-działkowego okwiatu zrosniętego z 3-komorową zalążnią. W pojedynczej komorze znajduje się 1, lub 2, tak zwane hemianatropowe (semianatropowe) zalążki (L a n g d o n 1939/1940). To określenie oznacza, że podłużna oś zalążka, przechodząca przez oba jego bieguny (chalazalny i mikropylarny), jest ustawiona prostopadle do sznureczka, za pomocą którego zalążek jest przymocowany do łożyska.

Zalążek ma 2 osłonki otaczające ośrodek (nucellus) z centralnie położonym, 8-jądrowym woreczkiem zalążkowym (megagametofitem).

Informacje o przebiegu rozwoju spor, gamet i zarodka u *Fagus sylvatica* są nieliczne. Najstarsza wzmianka na ten temat pochodzi z niedostępnej pracy B e n s o n z roku 1894. Niektóre dane, wykorzystane w niniejszym opracowaniu, dotyczą *Fagus grandifolia* i znajdują się w streszczeniu pracy dyplomowej G a r r i s o n (1957).

Zawiązki kwiatów są inicjowane podczas formowania się zimowego pąka, w pachwinach zawiązków liści i łusek, w końcu lipca i w sierpniu (Gorczyński 1953, Garrison 1957, Tyškevič, Kovšova 1975, Križo 1985). Rozwój kwiatów trwa do końca września. Mikrosporofile zimują w stadium komórek macierzystych ziarna pyłku (mikrospor). Dalszy ich rozwój odbywa się na wiosnę; na początku kwietnia mają miejsce podziały mejotyczne. Dojrzałe ziarna pyłku są dwujądrowe (Križo 1985) i widoczne w pylnikach już pod koniec kwietnia.

W zawiązkach żeńskich kwiatów w zimowym pąku są widoczne niezróżnicowane wżgórki przyszyłych załączków. Osłonki różnicują się na wiosnę. Megasporogeneza, z wytworzeniem komórki macierzystej woreczka załączkowego, przebiega na przełomie kwietnia i maja. Podziały mejotyczne komórki macierzystej zachodzą na przełomie pierwszej i drugiej dekady maja. W wyniku tych podziałów powstaje tetrada liniowo ułożonych megaspor, z których tylko jedna rozwija się, a 3 pozostałe degenerują.

Rozwój woreczka załączkowego przebiega według typu *Polygonum*. Dojrzały woreczek składa się z aparatu jajowego (komórki jajowej i 2 synergid), z 3 antypod i 2 jąder biegunowych, zlewających się przed zapłodnieniem, w jedno wtórne jądro woreczka.

Zapylenie w warunkach Polski następuje w pierwszej połowie maja. Ziarna pyłku kiełkują na znamieniu słupka natychmiast. Woreczek załączkowy nie jest jeszcze w tym czasie dojrzały. Do mikropyle załączka może wejść równocześnie kilka łagiewek. Wnikają one do tkanek ośrodka od strony mikropyle (porogamia) (Tyškevič, Kovšova 1975). Garrison (1957) pisze, że u *F. grandifolia* łagiewka osiąga komórkę jajową poprzez chalazalny biegun załączka (chalazogamia).

Pomiędzy zapyleniem i zapłodnieniem u buka upływają 3 tygodnie (Büsgen cyt. według Nielsen i Schaffalitzki de Muckadell 1954). Zapłodnienie następuje w drugiej dekadzie maja. Jeszcze przed zapłodnieniem degenerują antypody. Przebieg procesu zapłodnienia nie został opisany, ale o jego zaistnieniu Tyškevič i Kovšova (1975) wnioskowali na podstawie takich oznak, jak: degeneracja synergid, obecność gru-

dek cytoplazmy łagiewki w pobliżu komórki jajowej, dodatkowych jąder w jądrze komórki jajowej oraz powiększenia rozmiarów komórki jajowej i wtórnego jądra woreczka.

Krótko po zapłodnieniu dzieli się wtórne jądro oraz jądra potomne. Powstaje wolnojądrowe bielmo (endosperm). Nieco później dzieli się cytoplazma endospermu, a na biegunie chalazalnym rozwija się haustorium, za pośrednictwem którego, rozwijający się prazarodek pobiera substancje odżywcze z otaczających go tkanek. Podziały cytoplazmy bielma trwają do końca 1 dekady czerwca. Bielmo wypełnia wówczas całkowicie przestrzeń pomiędzy rozwijającym się zarodkiem i resztkami strawionych tkanek ośrodka.

Zygota dzieli się później niż jądro bielmowe. Pierwszy jej podział obserwuje się, gdy orzeszki osiągają prawie ostateczne wymiary, tj. w pierwszej dekadzie czerwca. Zygota dzieli się na komórkę apikalną i bazalną. Istnieje duża luka w wiedzy na temat dalszego rozwoju zarodka. Rozwój ten musi być jednak bardzo szybki, gdyż miesiąc później, zarodki mają wykształcone liście, a w sierpniu nasiona i owoce są już dojrzałe (Garrison 1957).

Dojrzały owoc buka najczęściej ma tylko 1 wykształcone nasienie z pojedynczym zarodkiem. Pozostałe zalążki w zalążni degenerują w różnych fazach rozwoju owocu, czasami już po zapłodnieniu (Tyškevič, Kovšova 1975).

Na rozwój kwiatów i owoców duży wpływ wywiera klimat i warunki pogodowe (temperatura, opady), powodujące znaczne przesunięcia terminów pojawiania się różnych faz rozwojowych (Garrison 1957).

KARIOTYP

W kariotypie *Fagus* występuje 12 par chromosomów (Jaretzky 1930, Darlington, Janaki Ammal 1945, Johnsson 1946, Löve, Löve 1961). Rozmiary chromosomów są bardzo małe i może dlatego ich budowa dotąd nie została opisana. Brak też jest informacji o występowaniu u buka od-

chyleń od liczby chromosomów $2n=24$. Johnson (1946) u roślin uzyskanych z bliźniaczych zarodków, które stanowiły bardzo niewielki procent (0,066%) nasion całej badanej populacji, nie znalazła ani jednej siewki poli- czy aneuploidalnej.

Instytut Dendrologii PAN
ul. Parkowa 5
62-035 Kórnik

LITERATURA

- Aytuğ B. 1961. Odun anatomisi arastirmalari hakkinda görüşler. Istanbul Üniversitesi Orman fakültesi dergisi ser. A, 11 (2): 88—93.
- Bosshard H.H., Bariska M. 1967. Statistical analysis of the wood structure of beech (*Fagus sylvatica* L.). IAWA Bull. 1: 7—15.
- Braun H.J. 1976. Das Rindensterben der Buche, *Fagus sylvatica* L., verursacht durch die Buchenwollschildlaus *Cryptococcus fagi* Bär. I. Die Anatomie der Buchenrinde als Basis-Ursache. Eur. J. For. Path. 6: 136—146.
- Chow K.Y. 1947. A comparative study of the structure and chemical composition of tension wood and normal wood in beech (*Fagus sylvatica* L.). Forestry 20: 62—77.
- Clowes F.A.L. 1950. Root apical meristems of *Fagus sylvatica*. The New Phytologist 49(2): 248—268.
- Clowes F.A.L. 1951. The structure of mycorrhizal roots of *Fagus sylvatica*. The New Phytologist 50(1): 1—16.
- Dadswell H.E., Hillis W.E. 1962. Wood. Wood extractive; wyd. W.E. Hillis, Acad. Press, New York, London: 1—55.
- Darlington C.D., Janaki Ammal E.K. 1945. Chromosome atlas of cultivated plants. London.
- Ermich K. 1960. O sezonowym przebiegu czynności miazgi i tworzenia słoju rocznego u *Fagus sylvatica* L. i *Abies alba* Mill. Rocznik Dendr. 14: 101—109.
- Esau K. 1969. The phloem, Handb. der Pflanzenanatomie; Gebr. Borntr. Berlin, Stuttgart 5(2).
- Fink S. 1980a. Anatomische Untersuchungen über das Vorkommen von Spross- und Wurzelanlagen im Stammbereich von Laub- und Nadelbäumen. I. Proventive Anlagen. Allg. Forst. u. Jagd Ztg 151 (9): 160—180.

- Fink S. 1980b. Anatomische Untersuchungen über das Vorkommen von Spross- und Wurzelanlagen im Stammbereich von Laub- und Nadelbäumen. II. Adventive Anlagen. Allg. Forst. u. Jagd Ztg 151 (10): 181—197.
- Fraser D.A. 1962. Tree growth in relation to soil moisture. Tree growth; T.T. Kozłowski, New York.
- Galewski W., Korzeniowski A. 1958. Atlas najważniejszych gatunków drewna. PWRiL Warszawa.
- Garrison H.J. 1957. Floral morphology and ontogeny of *Fagus grandifolia* Ehrh. Abstr. of thesis. Diss. Abstr. 17 (12): 2777—2778.
- Gorczyński T. 1951. Badania anatomiczno-porównawcze nad drewnem buka zwyczajnego (*Fagus sylvatica* L.). Rocznik Dendr. 7: 3—114.
- Gorczyński T. 1953. Buk. PWRiL Warszawa.
- Greguss P. 1959. Holzanatomie der europäischen Laubhölzer und Sträucher. Akadémiai Kiadó, Budapest.
- Hansen H.C. 1959. Der Einfluss des Lichtes auf die Bildung von Licht- und Schattenblättern der Buche, *Fagus sylvatica*. Physiol. Plant. 12: 545—550.
- Hejnowicz A. 1982. Budowa i rozwój wegetatywnych pąków sosny zwyczajnej (*Pinus sylvestris* L.). Inst. Dendr. PAN Kórnik.
- Holdheide W. 1951. Anatomie mitteleuropäischer Gehölzrinden. Handb. Mikrosk. Technik 5 (1); H.F. Wetzlar, Frankfurt a/Main.
- Howard R.A. 1979. The petiole. Anatomy of the Dicotyledons I. C.R. Metcalfe a. L. Chalk; Clarendon Press, Oxford.
- Huber B. 1939. Das Siebröhrensystem unserer Bäume und seine jahreszeitlichen Veränderungen. Jahrb. wiss. Bot. 88 (2): 176—242.
- Jaretsky R. 1930. Zur Zytologie der *Fagales*. Planta, E 10 (1): 120—137.
- Johnsson H. 1946. Chromosome numbers of twin plants of *Quercus robur* and *Fagus sylvatica*. Hereditas: 469—472.
- Jurášek L. 1956. Vznik thyl v bukovém dřevě. Drev. vyskum 1 (1—2): 7—15.
- Kaniewski K. 1965. Rozwój i budowa anatomiczna miseczki i owocni w rodzaju *Fagus*. Rocznik Dendr. 19: 35—57.
- Keller B. 1981. Structure du bois. Le hêtre. INRA: 367—377.
- Kozłowski T.T. 1971. Growth and development of trees. II. Acad. Press New York, London.
- Križo M. 1985. Morfogenéza samčích reprodukčných orgánov buka lesného (*Fagus sylvatica* L.) a duba letného (*Quercus robur* L.). Acta Fac. For. Zvolen 27: 9—15.
- Lachaud S. 1981. Xylogénèse chez les Dicotylédones arborescentes. II. Evolution avec l'âge des modalités de la réactivation cambiale et de la xylogénèse chez le Hêtre et le Chêne. Can. J. Bot. 59 (12): 2692—2697.

- Lachaud S., Bonnemain J.L. 1981. Xylogenèse chez les Dicotylédones arborescentes. I. Modalités de la remise en activité chez les Hêtres et les Chênes âgés. Can. J. Bot. 59 (7): 1222—1230.
- Ladefoged K. 1952. The periodicity of wood formation. Dan. Biol. Skr. 7 (3): 1—98.
- Langdon L.M. 1939/1940. Ontogenetic and anatomical studies of the flower and fruit of the *Fagaceae* and *Juglandaceae*. Bot. Gaz. 101 (2): 301—327.
- Lebedenko L.A. 1962. Stroenie i fizičeskie svojstva drevesiny. Trudy Inst. Les. Drev. 51: 124—134.
- Linnemann G. 1953. Untersuchungen über den Markstrahlenteil am Holz der Buche. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 66: 37—63.
- Löve A., Löve D. 1961. Chromosome numbers of central and north-west european plant species. Opera Botanica 5.
- Milescu I., Alexe A., Nicovescu H., Suciuc P. 1967. Fagul. Agr. Silvica, Bucuresti.
- Nečesaný V. 1958. Jadro buku, struktura, vznik a vývoj. Slov. Akad. Vied. Bratislava.
- Nielsen P.C., Schaffalitzky de Muckadell M. 1954. Flower observations and controlled pollinations in *Fagus*. Zeitschr. Forstgen. u Forstpfl. 3 (1): 6—17.
- Preston R.D., Ranganathan V. 1947. The fine structure of the fibres of normal and tension wood in beech (*Fagus sylvatica* L.) as revealed by x-rays. Forestry 21 (1): 92—98.
- Sachsse H. 1961. Anteil und Verteilungsart von Richtgewebe im Holz der Rotbuche. Holz a. Roh-u. Werkstoff 19: 253—259.
- Schramm R. 1912. Über die anatomischen Jugendformen der Blätter einheimischer Holzpflanzen. Flora Allg. Bot. Ztg 104 (3): 225—295.
- Schultz H. 1957. Der Anteil der einzelnen Zellarten an dem Holz der Rotbuche. Holz a. Roh-u. Werkstoff 15 (3): 113—118.
- Starzecki W. 1981. Effect of environmental factors on the structure and function of assimilative organs. Pol. Ecol. Stud. 7 (3—4): 415—432.
- Süss H. 1967. Über die Längenänderungen der Parenchymstränge, Holzfasern und Gefäßglieder von Laubhölzern im Verlauf einer Zuwachperiode. Holz a. Roh-u. Werkstoff 25: 369—377.
- Süss H., Lengert W., Müller-Stoll W.R. 1978. Vegetationsperiodische Änderungen der Gefäß- und Holzfaserweite sowie der Länge der Markstrahlzellen bei verschiedenen Laub- und Nadelholzarten. Holztechnologie 19 (4): 235—242.
- Süss H., Müller-Stoll W.R. 1969. Über das Faserwachstum, seine Beziehungen zum jahresperiodischen Dickenwachstum und die Faserüberlappung bei einigen Laubhölzern. Holzforschung 23 (5): 145—152.

- Süss H., Müller-Stoll W.R. 1970a. Zusammenhänge zwischen der Grösse einiger Holzelemente der Rotbuche (*Fagus sylvatica* L.) und der Orientierung des Stammes zur Himmelsrichtung bzw. der Jahrringbreite. Holz a. Roh-u. Werkstoff 28: 270—277.
- Süss H., Müller-Stoll W.R. 1970b. Änderungen der Zellgrössen und des Anteils der Holzelemente in zerstreutporigen Hölzern innerhalb einer Zuwachsperiode. Holz a. Roh.-u. Werkstoff 28: 309—317.
- Süss H., Müller-Stoll W.R. 1972. Zusammenhänge zwischen der Ausbildung einiger Holzmerkmale der Rotbuche (*Fagus sylvatica* L.) und der Jahrringbreite. Holz a. Roh-u. Werkstoff 30: 342—346.
- Süss H., Müller-Stoll W.R. 1973. Weitere Untersuchungen über die Zusammenhänge zwischen anatomischen Eigenschaften des Buchenholzes (*Fagus sylvatica* L.) und der Orientierung des Stammes zur Himmelsrichtung. Holz a. Roh-u. Werkstoff 31: 61—65.
- Süss H., Müller-Stoll W.R. 1980. Änderungen einiger Holzmerkmale der Rotbuche (*Fagus sylvatica* L.) in Abhängigkeit von der Stammhöhe. Holztechnologie 21 (2): 72—76.
- Tellerup E. 1953. Individual differences in the shape of wood rays in *Fagus sylvatica* L. Kgl. Vetr. Landbohøjsk. Årsskrift: 147—157.
- Tyškevič G.L. 1984. Ochrana i vosstanovlenie bukovykh lesov. Štince, Kišinev.
- Tyškevič G.L., Kovšova G.A. 1975. Formirovanie ženskogo gametofita v pervye etapy embriogeneza buka. Lesovedenie 4: 93—97.
- Wałek-Czernecka A., Smoliński M. 1956. Anatomia drewna bukowego normalnego i ciagliwego. Rocznik Dendr. PTB 11.
- Wutz A. 1955. Anatomische Untersuchungen über System und periodische Veränderungen der Lenticellen. Bot. Studien: 4: 43—72.

ANATOMY, EMBRYOLOGY AND KARIOLOGY

Summary

In this chapter information is compiled on the subject of the anatomy of vegetative and generative organs of beech as well as the scanty data available on the karyotype of the species. The section concerning the structure and microscopic variability of beech wood has been dealt with in detail in view of its considerable economic importance. It has been investigated by many authors, not all of whom have been quoted in the chapter.

In this respect our knowledge on the development of spores, gametes and embryos and of the fertilization process is much more deficient. Microsporogenesis and microgametogenesis as well as megasporogenesis and megagametogenesis proceed in a manner typical for many other dicotyledons. The embryo sac is monosporic, eightnucleate and is the *Polygonum* type of development. The time between pollination and fertilization amounts to 3 weeks.

The karyotype consists of 12 homologous chromosomes.