

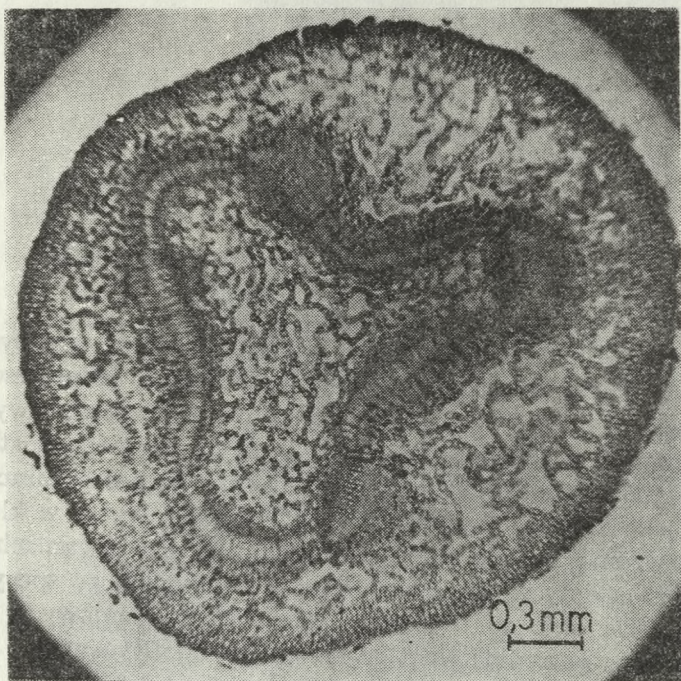
ALINA HEJNOWICZ

ANATOMIA, EMBRIOLOGIA I KARIOLOGIA

Rodzaj *Alnus* prawdopodobnie z racji małego, praktycznego znaczenia nie wzbudził dotychczas szerszego zainteresowania histologów i cytologów. Jest to więc główna przyczyna wyjątkowo skromnej liczby publikacji poświęconych budowie anatomicznej organów przedstawicieli tego rodzaju. Większość prac dotyczy mikroskopowej struktury drewna i jest zawarta w kluczach do oznaczania drewna lub podobnych im opracowaniach. Niektóre prace dotyczą budowy korzenia w związku ze specyficzną właściwością olch do tworzenia brodawek korzeniowych wiążących azot za pośrednictwem organizmów endofitycznych.

PIERWOTNA I WTÓRNA BUDOWA ŁODYGI

Młoda łodyga składa się z kory pierwotnej i walca osiowego. Od zewnątrz jest okryta skórka (epidermą). Część centralną łodygi zajmuje jednorodny, miękiszowy rdzeń, posiadający na przekroju poprzecznym kształt trójkąta o zapadniętych bokach i zaokrąglonych wierzchołkach (ryc. 1 i 11). Kora pierwotna składa się z części zewnętrznej — kolenchymatycznej i wewnętrznej — miękiszowej z dużymi przestrzeniami międzykomórkowymi. Na przekroju poprzecznym przez rosnącą łodygę komórki miękiszowe są zaokrąglone i tworzą łańcuszki (ryc. 2). W łodygach starszych komórki miękiszowe są stycznie wydłużone. W miękiszu kory pierwotnej i rdzenia liczne są kryształki pojedyncze i druzdy szczawianu wapnia (ryc. 3). W korze występują też komórki wydzielnicze, zawierające substancje śluzowate i taniny (Metcalfe, Chalk 1950).

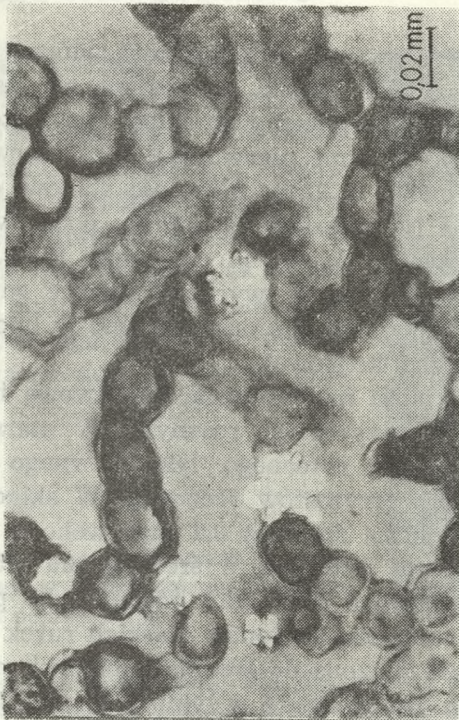


Ryc. 1. Młoda rozwijająca się łądyga na przekroju poprzecznym. Mięszysz kory pierwotnej i rdzenia ma silnie rozwinięty system przestrzeni międzykomórkowych

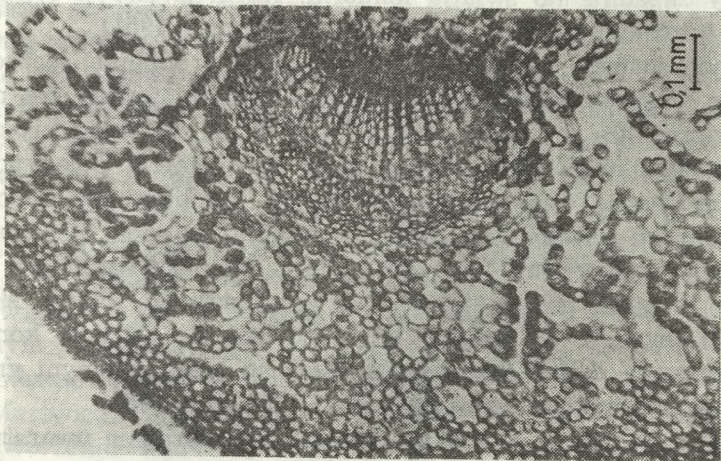
Wszystkie ilustracje, o ile nie zostało to w odpowiednim miejscu zaznaczone, dotyczą *Alnus glutinosa*

Granicę między walcem osiowym i korą pierwotną wyznaczają włókna łykowe powstające na terytorium protofloemu (ryc. 2), które wspólnie z występującymi między nimi komórkami kamiennymi i sklereidami tworzą 1-3-warstwowy cylinder okalający bezpośrednio łyko.

Już w pierwszym roku życia pędu, po zakończonym wzroście wydłużeniowym, w zewnętrznych warstwach kory pierwotnej zakłada się fellogen, który u olchy funkcjonuje wiele lat, wytwarzając do wewnątrz kilkuwarstwową fellodermę, a na zewnątrz wielowarstwowy fellem, czyli korek. Fellem, fellogen i felloderma noszą nazwę korkowicy (perydermy). Wchodzi ona



Ryc. 3. Druzy w rądzenu młodej, niezdrewniałej łądygi, w niepełnym świetle spolaryzowanym. Przekrój poprzeczny



Ryc. 2. Fragment młodej niezdrewniałej łądygi, na przekroju poprzecznym. Na zewnątrz wiązki naczyniowej widoczne są włókna

w skład korowiny, potocznie zwanej korą lub korą wtórną. Tym terminem określa się wszystkie tkanki znajdujące się na zewnątrz od kambium. Oprócz perydermy (w skład kory wtórnej wchodzi łyko (wtórne i ewentualnie pierwotne), kora pierwotna i martwica korkowa. Korowina u *Alnus glutinosa* stanowi około 16% całkowitej masy pnia (w gałęziach od 30% u podstawy do 40% w części wierzchołkowej — Lehtonen i inni 1978). Pod względem budowy korowiny istnieją wyraźne różnice między *A. glutinosa* i *A. incana*. Ujawniają się one zarówno w budowie łyka wtórnego, jak i martwicy korkowej.

Łyko wtórne u *A. glutinosa* ma wyraźną, warstwową budowę. Warstwy odpowiadają przyrostom rocznym. W starszych drzewach na grubość pokładu wtórnego łyka równego 3,7 - 4,3 mm, składa się 20 - 30 przyrostów rocznych. W skład pojedynczej warstwy o szerokości średniej 0,2 mm wchodzi łyko wczesne z szerokimi rurkami sitowymi o średnicy 30 - 35 μm i małą ilością miękiszu łykowego oraz łyko późne. Łyko późne jest utworzone głównie z miękiszu i członów wąskich rurek sitowych, których średnica jest zbliżona do średnicy komórki miększowej i wynosi 13 - 20 μm . Rurki sitowe w łyku wczesnym funkcjonują tylko jeden sezon wegetacyjny, po czym wiotczeją, a ich ściany zapadają do światła komórki. Rurki sitowe w łyku późnym funkcjonują nieco dłużej (Holdheide 1951).

Łyko wtórne przecinają jednorzędowe promienie, łączące się często w grupy tworzące promienie skupione, noszące też nazwę agregatów lub promieni pozornie szerokich. W skład promienia skupionego może wchodzić od 2 do 20 promieni pojedynczych. Rozchodzą się one wachlarzowato od kambium na zewnątrz. Wachlarz u nasady (w pobliżu kambium) posiada szerokość do 0,3 mm, a od strony kory do 2,5 mm. Komórki promieni łykowych powstałe pod koniec sezonu wegetacyjnego ulegają skleryfikacji (ryc. 4), w wyniku czego tworzą się gniazda komórek kamiennych, dodatkowo wyznaczające w łyku wtórnym granice między przyrostami rocznymi (Holdheide 1951).

Łyko wtórne u *A. incana* nie jest tak wyraźnie uwarstwione jak u *A. glutinosa*, a słoje przyrostów rocznych o ile są widocz-

ne, są znacznie węższe (średnio mają 0,065 mm szerokości). Mniejszy jest też w nich udział miękiszu. Skleryfikacji ulegają prawie wszystkie komórki promieni łykowych, a nie tylko w strefie łyka późnego jak to jest u *A. glutinosa*, na skutek czego w przebiegu promieni również nie zaznaczają się granice mię-

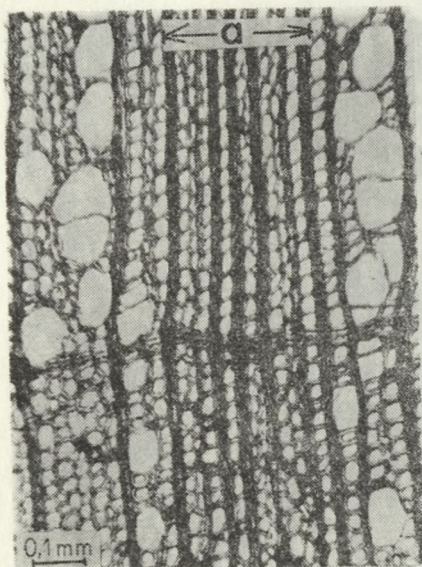


Ryc. 4. Zeskleryfikowany promień łykowy w korze wtórnej, na przekroju poprzecznym

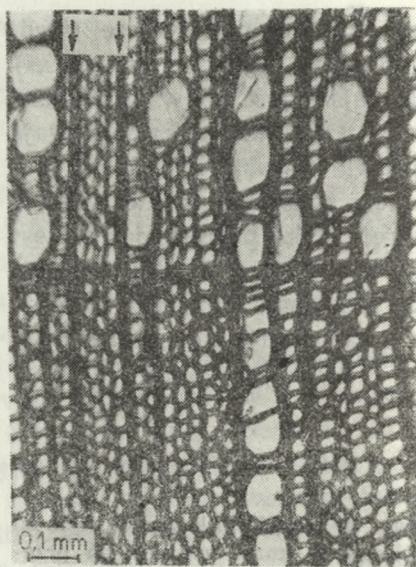
dzy słojami rocznymi. Wachlarzowate rozszerzenia promieni skupionych sięgają zewnętrznych warstw kory (Holdheide 1951).

W szczegółach budowy elementów łyka wtórnego oba wymienione gatunki w zasadzie się nie różnią. W ścianach promienistych członów rurek sitowych u obu gatunków występują liczne pola sitowe oddzielone od siebie wąskimi listewkami. Pomiedzy poszczególnymi członami znajdują się skośne, złożone płyty sitowe, w których u *A. incana* występuje średnio 6 pól sitowych. U *A. glutinosa* brak jest tak wyraźnych płyt sitowych. W łyku wtórnym *Alnus* nie ma włókien. Funkcję wzmacniającą pełnią sklereidy i komórki kamienne powstałe w wyniku skleryfikacji komórek miękiszowych. Komórki kamienne pojawiają się już w trzecim roku życia łodygi, głównie w łyku późnym. W słojach bardzo szerokich komórki kamienne mogą powstawać również w łyku wczesnym (Holdheide 1951).

Martwica korkowa u *A. glutinosa* ma budowę łuskowatą. W tworzeniu martwicy uczestniczy, poza perydermą, również kora pierwotna i pewna część łyka wtórnego. Warstwa martwi-



Ryc. 5. Drewno na przekroju poprzecznym. Skupiony promień drzewny (a) przechodzący przez granicę pomiędzy słojami przyrostów rocznych



Ryc. 6. Drewno na przekroju poprzecznym. Pojedyncze promienie drzewne (strzałki) i promieniste pasma naczyń

cy korkowej obejmuje często 8 lub więcej przyrostów rocznych łyka. Poszczególne warstwy za pośrednictwem grup komórek kamiennych i sklereidów łączą się w splekane bryły (Holdheide 1951).

U *A. incana* martwica korkowa tworzy się bardzo późno lub nie tworzy się wcale (Holdheide 1951).

Drewno wtórne olch należy do beztwardzielowych i rozpierchłonaczących; naczynia są rozmieszczone mniej więcej równomiernie w całym słoju rocznym, choć nieco mniej jest ich w drewnie późnym. Średnica naczyń w drewnie późnym jest nieznacznie mniejsza niż we wczesnym (ryc. 5 i 6). Na 1 mm² poprzecznego przekroju znajduje się około 170-180 naczyń, które występują w promienistych pasmach po 2-6. Długość członu naczynia wynosi 0,3-0,5 mm. Ściana poprzeczna oddzielająca od



Ryc. 7. Drewno na przekroju stycznym. Jamkowanie w promienistych ścianach naczyń i ukośna przegroda pomiędzy nadległymi członami



Ryc. 8. Drewno na przekroju promienistym. Drabinkowate przebiecia w naczyniach

siebie leżące nad sobą człony, czyli tak zwane przebiecie, jest ustawiona skośnie (ryc. 7) i ma postać drabinki (ryc. 8). Liczba szczebli w drabince wynosi 18 - 22 (Greguss 1959). Może być ich więcej, według Vichrova (1959) do 30. Rozmieszczenie jamek lejkowatych w ścianach naczyń jest głównie naprzeciwległe, choć w niektórych miejscach tej samej ściany może być naprzemianległe (Lebedenko 1962). Spiralnych zgrubień w ścianach naczyń nie ma.

W drewnie olch oprócz naczyń występują cewki, włókna i komórki miękiszowe (Greguss 1959). Jane (1970) wśród elementów układu podłużnego nie wymienia cewek. Vichrov (1959) natomiast pisze o cewkach włóknistych, ale nie wspomina

o włóknach. Cewki, cewki włókniste i włókna są to trzy typy elementów drewna, pomiędzy którymi nie ma ostrych granic, a cechy za pomocą których te elementy się definiuje nie mają rangi cech jakościowych. Stąd pochodzą rozbieżności w opisach podawanych przez różnych autorów. Greguss (1959) poza naczyniami wyróżnia w drewnie olch dwa typy komórek wrzecionowatych: cienkościenne, z typowymi dla cewek jamkami lej-kowatymi i grubościennie, ze szczelinowymi jamkami prostymi, charakterystycznymi dla włókien.

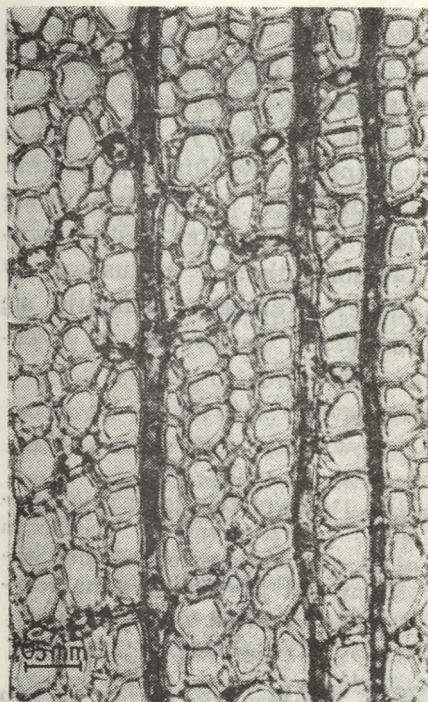
Przeciętna długość włókien i cewek w pniu 25-35-letnich drzew na wysokości 1-3 m wynosi u *A. glutinosa* 0,89 mm, a u *A. incana* 0,83 mm (Brun, Slungaard 1957).

Miękisz drzewny jest apotrachealny-dyfuzyjny (ryc. 9), tj. rozproszony między naczyniami w stycznych, 2-6-komórkowych pasmach (Jane 1970).

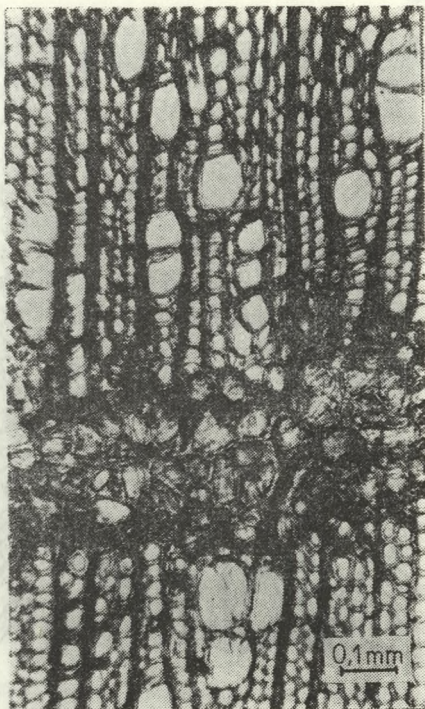
Promienie drzewne są jednorodne i jednorzędowe (ryc. 6). Greguss (1959) podaje, że w drewnie *A. incana* obok promieni jednorzędowych występują dwu-, trzy-, a nawet czterorzędowe, czym ten gatunek różniłby się od *A. glutinosa*. Tej różnicy nie odnotowali Müller-Stoll i Süß (1966). Liczba komórek w promieniu wynosi średnio 11-18 (Müller-Stoll, Süß 1966). Spotyka się jednak promienie znacznie wyższe; według Gregussa (1959) u *A. glutinosa* pojedynczy promień może się składać nawet z 50 komórek, a u *A. incana* z 30.

Na 1 mm² stycznego przekroju liczba promieni w drewnie *A. glutinosa* wynosi 50-60, natomiast w drewnie *A. incana* jest ich na tej samej powierzchni dwa razy więcej (100-150 — Greguss 1959).

Cechą charakterystyczną drewna olch jest występowanie promieni skupionych (pozornie szerokich) obecnych również we wtórnym łyku. Ich obecność w drewnie powoduje, że granice między słojami przyrostów rocznych mają przebieg falisty (ryc. 5), gdyż na granicy promień taki uwypukla się. Miara odległości między dwoma promieniami skupionymi jest według Müllera-Stolla i Süssa (1966) dobrą cechą diagnostyczną, odróżniającą drewno *A. glutinosa* od drewna *A. incana*.



Ryc. 9. Drewno w przekroju poprzecznym. Jednorzędowe promienie i miękisz dyfuzyjny widoczny jako ciemniej zabarwione komórki w otoczeniu cewek



Ryc. 10. Fragment plamy rdzeniowej w drewnie na przekroju poprzecznym

W pniu *A. glutinosa* odległość ta wynosi nie więcej niż 2,5 mm (w gałęziach poniżej 1 mm), natomiast w pniu *A. incana* przekracza 2,5 mm (w gałęziach powyżej 1 mm).

A. glutinosa w specyficznych warunkach siedliskowych może tworzyć fałszywe słoje. Zaburzenia takie powstają w skrajnie niekorzystnych warunkach wilgotności w podłożu (Elling 1966).

W drewnie olch występują tak zwane plamy rdzeniowe (ryc. 10). Powstają one w rezultacie żerowania na powierzchni kory pnia muchówki należącej według Jane (1970) do rodzaju



Agromyza (według Ellinga (1966) do rodzaju *Dizygomyza*). Ze złożonych w korze jaj wyłęgają się larwy, które drążą chodniki wzdłuż kambium. Chodniki te, po wydostaniu się larw na zewnątrz zostają wypełnione tkanką kallusową, w której z czasem różnicuje się kambium, łączące się z przer-

Ryc. 11. Dwuletnia łądyga na przekroju poprzecznym. W pierwszym słoju, na zewnątrz od rdzenia, widoczny jest pierścień drewna reakcyjnego

wanym pierścieniem kambium łądygi. Tworzą się w ten sposób wysepki komórek miękiszowych, ulegających stopniowo drewnieniu i korkowaceniu. Te wysepki na przekroju poprzecznym przez drewno są widoczne w postaci kolistych lub eliptycznych plam o średnicy nie przekraczającej 3 mm. Na przekroju podłużnym przez drewno, plamy są widoczne jako brunatne pręgi (Jane 1970). Elling (1966) podaje, że plamy rdzeniowe występują u *A. glutinosa* zawsze. Jednak nie wspomina o nich ani Greguss (1959), ani Vichrov (1959), co sugerowałoby, że występowanie szkodnika powodującego powstawanie plam rdzeniowych nie jest powszechne. Szczegółowe rozważania na ten temat nie mieszczą się w ramach niniejszego rozdziału.

Niewiele jest danych o tym, jak zmienia się struktura drewna w ontogenezie drzewa, w zależności od wieku i położenia w koronie. Desch (cyt. za Bissetem 1949) stwierdził, że długość włókien u olchy w tym samym słoju rocznym maleje od podstawy pnia ku wierzchołkowi i rośnie w kolejnych latach

na tym samym poziomie drzewa od osi na zewnątrz, nawet po osiągnięciu 100 lat (cyt. za J a n e 1970).

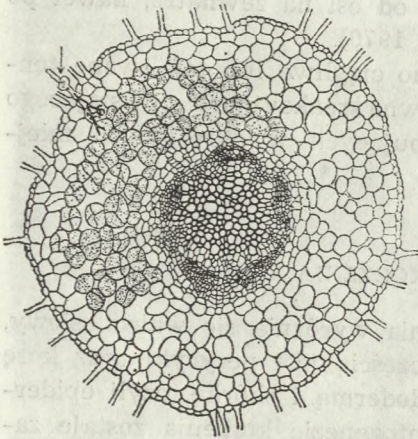
W pniu olch występuje drewno ciągliwe lub tak zwane tenyjne (ryc. 11). Jest to typ drewna reakcyjnego powstającego pod działaniem naprężeń występujących w określonych miejscach gałęzi, pnia lub korzenia.

PIERWOTNA I WTÓRNA BUDOWA KORZENIA

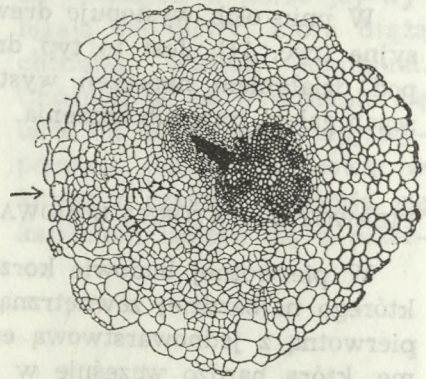
W pierwotnej budowie korzenia wyróżnia się walec osiowy, którego najbardziej zewnętrzną częścią jest perycykl oraz kora pierwotną z jednowarstwową endoderma i skórka, czyli epidermę, która bardzo wcześnie w ontogenezie korzenia zostaje zastąpiona korkiem. Korek powstaje z fellogenu zakładanego w perycyklu.

U olch występują korzenie brodawkowate, rozwijające się pod wpływem endofitu zdolnego do pobierania azotu z powietrza. Brodawki są zmodyfikowanymi korzeniami bocznymi. Nie jest definitywnie rozstrzygnięta kwestia przynależności systematycznej endofitu, a także tego czy właściwości brodawkotwórcze posiada tylko jeden gatunek, czy kilka. Według informacji znajdującej się w Bergey's Manual of Determinative Bacteriology (1975) brodawkotwórcze właściwości u *Alnus* posiada gatunek *Frankia alni* (syn. *Actinomyces alni* lub *Streptomyces alni*), należący do rodziny *Frankiaceae*, rzędu *Actinomycetales*, grupy *Corynebacteriaceae*.

Endofit wnika do korzenia poprzez włosniki i penetrując komórki kory pierwotnej pobudza je do podziałów (ryc. 12). W komórkach zainfekowanych gromadzi się skrobia (P o m m e r 1956). Nie ulega zainfekowaniu walec osiowy, dla którego barierą ochronną jest endoderma. W komórkach endodermy Dalton i Naylor (1975) stwierdzili obecność tanin. Prawdopodobnie zapobiegają one wnikaniu strzępek endofitu do endodermy i walca osiowego. W obrębie zainfekowanej kory pierwotnej znajdują się promieniste pasma komórek niezainfekowanych; mogą one pełnić funkcje promieni rdzeniowych transpor-



Ryc. 12. Przekrój poprzeczny przez korzeń w strefie włósnikowej. Strzałką jest zaznaczone miejsce, poprzez które endofit wnika do korzenia. Zaznaczona jest również strefa kory z podzielonymi pod wpływem endofitu komórkami. Komórki zakropkowane zawierają ziarna skrobi (Pommer 1956)



Ryc. 13. Przekrój poprzeczny przez korzeń w strefie korzeni bocznych. Zawiązek korzenia przechodzi przez strefę kory pierwotnej zmienionej pod działaniem endofitu. Zakropkowane komórki są zajęte przez strzępki endofitu (strzałka) (Pommer 1956)

tując produkty asymilacji azotu do walca osiowego (Dalton, Naylor 1975).

Zawiązki korzeni bocznych zakładanych w perycyklu początkowo są wolne od endofitu i rosną przez miękisz kory pierwotnej bez zakłóceń (ryc. 13). Po wnikięciu endofitu do tkanek korzenia bocznego wzrost korzenia zostaje ograniczony i ustaje całkowicie, gdy endofit przeniknie do wierzchołkowej strefy korzenia bocznego. Opanowane przez endofit nabrzmiące części kory pierwotnej korzenia macierzystego powodują powstanie zgrubienia, któremu ulega również rosnący korzeń boczny, przekształcający się w brodawkę.

Średnica brodawki u *A. glutinosa* wynosi około 3 mm (Pommer 1956). Już w pierwszym roku na powierzchni brodawki tworzy się korek zakładający się w wewnętrznych warstwach

kory pierwotnej. Korek brodawki łączy się z korkiem założonym w perycyklu, poniżej niezainfekowanych tkanek kory korzenia macierzystego.

W korku brodawki występują przetchlinki (P o m m e r 1956).

Rozwój endofitu w komórkach gospodarza przebiega poprzez fazę strzępek i ciał sporogennych, uwalniających spory, będące prawdopodobnie



Ryc. 14. Fragment zewnętrznej części korzenia na przekroju poprzecznym. Wachlarzowaty promień łykowy (Harabin i Greszta 1971)

przetrwaliową formą endofitu (Van Dijk, Merkus 1976). Strzępki posiadają średnicę 3 - 4 μm (Dalton, Naylor 1975).

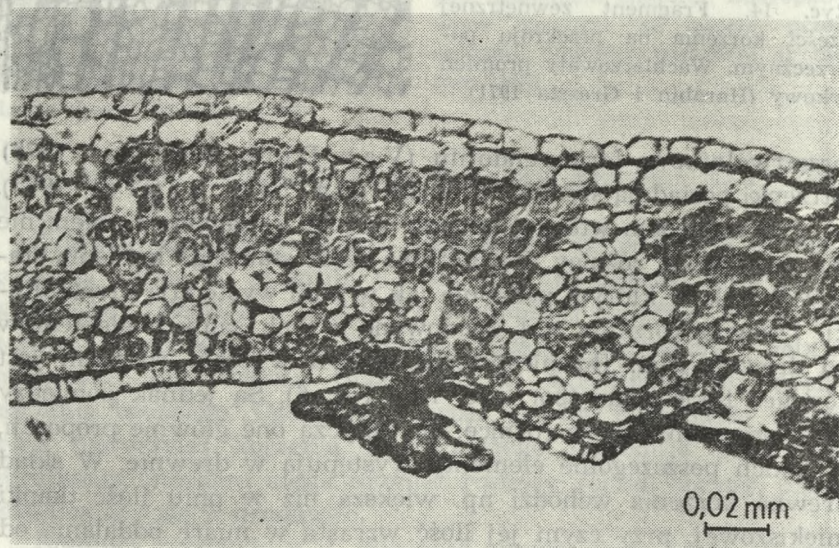
Pod względem wtórnej budowy między korzeniem i pniem nie ma zasadniczej różnicy. Zewnętrzną część starszego korzenia stanowi korek, w którym podobnie jak w pniu występują przetchlinki. Drewno korzenia jest zbudowane z tych samych elementów co drewno pnia. Rozmieszczenie naczyń w słoju rocznym jest również takie same (por. ryc. 14 z ryc. 6). Są jednak pomiędzy tymi organami pewne różnice, ale dotyczą one głównie proporcji, w jakich poszczególne elementy występują w drewnie. W skład drewna korzenia wchodzi np. większa niż w pniu ilość tkanki miękkiszowej, przy czym jej ilość wzrasta w miarę oddalania od nasady korzenia (Lebedenko 1962). Rozmieszczenie jamek lejkowatych w ścianach naczyń w korzeniu jest przeważnie na-

przemianległe, w pniu głównie naprzeciwległe. W korzeniu obok promieni jednorzędowych spotyka się promienie dwurzędowe (Lebedenko 1962). Nie jest to jednak cecha o dużej wartości diagnostycznej, gdyż Greguss (1959), o czym już była mowa, spotykał również w pniu tego samego gatunku promienie dwu-, trzy- i czterorzędowe. W korzeniu *A. incana* Lebedenko (1962) obok przebieg drabinkowatych w naczyniach, charakterystycznych dla pnia, spotykała przebiegia siateczkowate.

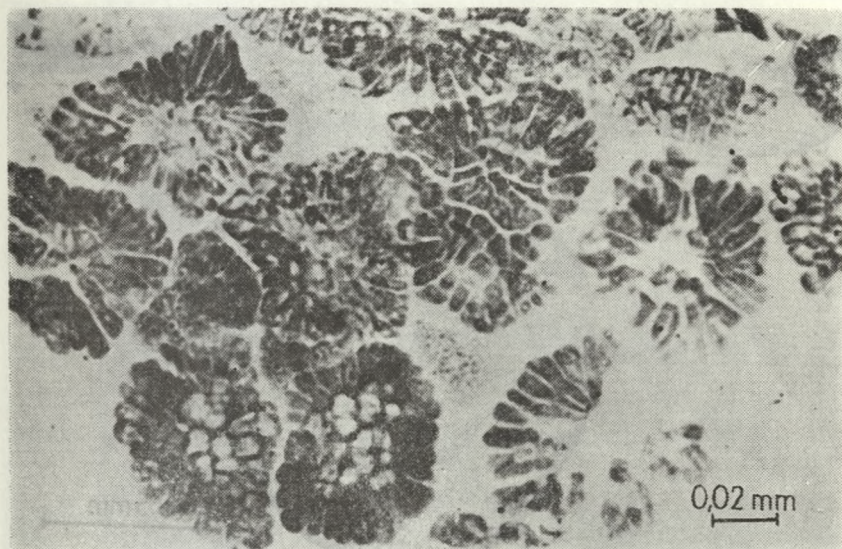
Modyfikujący wpływ na budowę korzenia wywiera podłoże. W korzeniach *A. glutinosa* rosnących na osadnikach poflotacyjnych rozwijał się dwukrotnie szerszy walec kory wtórnej niż w korzeniach powstałych na podłożu nietoksycznym (Harabin, Greszta 1971).

BUDOWA LIŚCIA

Liść olchy jest grzbieto-brzuszny (ryc. 15). Epiderma jest częściowo śluzowata i pokryta jednokomórkowymi, prostymi włoskami.



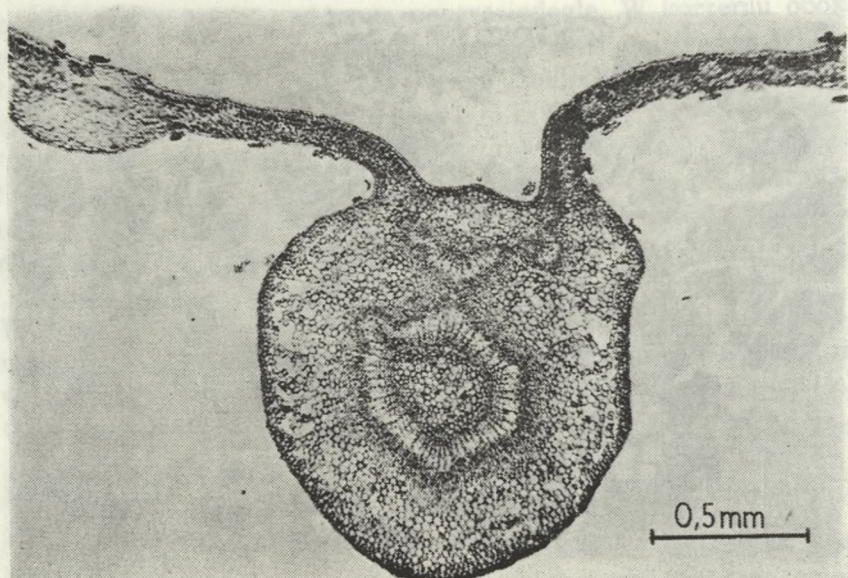
Ryc. 15. Fragment blaszki liściowej na przekroju poprzecznym, z widocznym po dolnej stronie liścia włoskiem tarczowatym



Ryc. 16. Włoski tarczowate na powierzchni młodego, nie rozwiniętego liścia, widziane z góry. W centralnej części włoska widoczne są komórki trzonka, na zewnątrz od nich promieniście wydłużone komórki tarczki

skami. Liczne są też w liściu włoski gruczołowe, tarczowate (ryc. 15 i 16). Wydzielają one wielkocząsteczkowe politerpeny. Trzonek włoska jest zbudowany z komórek skorkowaciałych (Metcalf, Chalk 1950). Pod górną epidermą znajduje się jednowarstwowa podskórnia (hypoderma). Aparaty szparkowe występują głównie po dolnej stronie liścia. Mezofil czyli miękisz asymilacyjny, jak podają Metcalf i Chalk (1950) u olch jest jednorodny, nie zróżnicowany na palisadowy i gąbczasty. Jednak, jak to widać na ryc. 15, przynajmniej u *A. glutinosa* takie zróżnicowanie istnieje. Miękisz palisadowy w tym przypadku składa się z 2-3 warstw komórek ułożonych ciasno obok siebie, natomiast miękisz gąbczasty posiada rozbudowany system przestrzeni międzykomórkowych.

Wiązki naczyniowe nerwu głównego tworzą zamknięty pierścień otoczony włóknami (ryc. 17). Z łodygi do liścia wchodzi



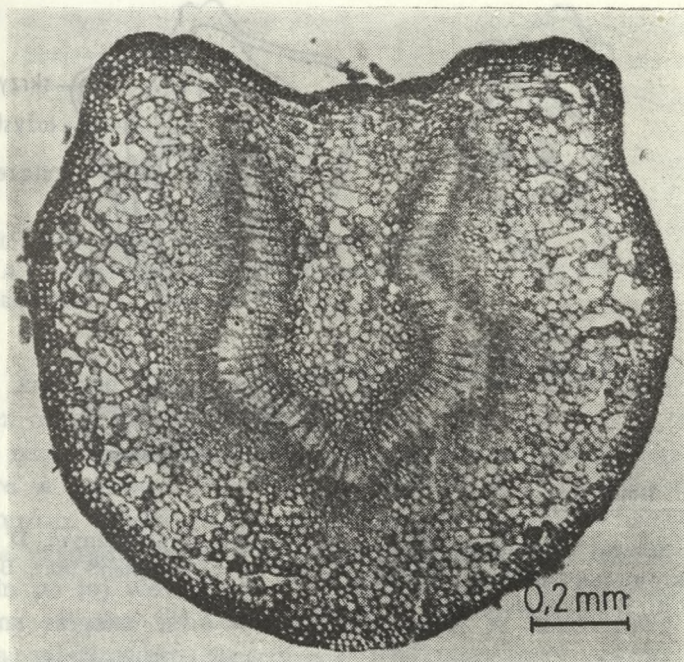
Ryc. 17. Nerw główny młodego liścia na przekroju poprzecznym. W górnej części są widoczne wiązki nerwów bocznych. Pochwę otaczającą pierścień tkanki naczyniowej tworzą żywe, jeszcze niezdrewniałe włókna

3 wiązki, zwane śladami liściowymi. Od dwóch bocznych śladów odgałęziają się wiązki wchodzące do wcześniej opadających przylistków. W ogonku liściowym ślady zlewają się w jedną, podkowiatą wiązkę, otoczoną od zewnątrz włóknami (ryc. 18).

W miększu ogonka liściowego i blaszki występują kryształki i druzki szczawianu wapnia.

BUDOWA I ROZWÓJ ORGANÓW GENERATYWNYCH

Morfologiczna charakterystyka budowy kwiatu i sposób w jaki kwiaty są rozmieszczone na pędzie znajdują się w rozdziale „Systematyka i geograficzne rozmieszczenie” niniejszej monografii. Dla zrozumienia budowy mikroskopowej poszczególnych części kwiatu konieczne są pewne informacje ogólne.

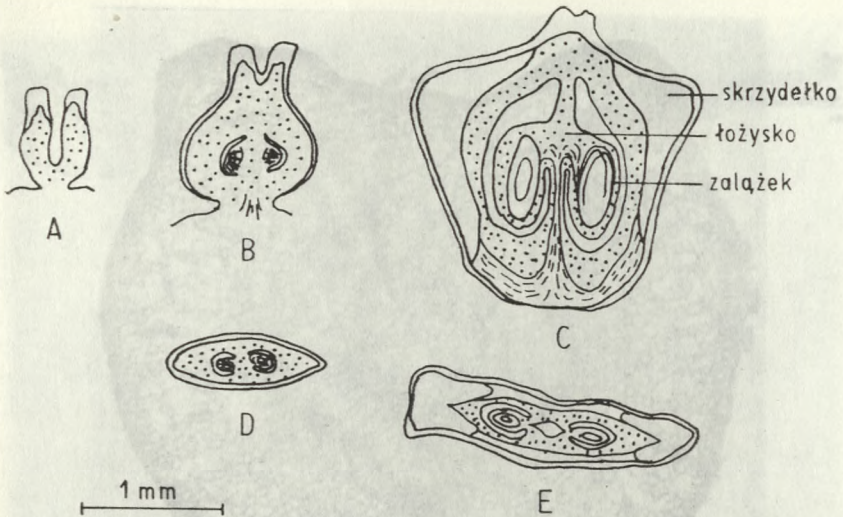


Ryc. 18. Ogonek liściowy na przekroju poprzecznym. Otwarty pierścień tkanki naczyniowej w otoczeniu niezdrewniałych włókien

Kwiaty olchy są rozdzielnopłciowe. Kwiat żeński posiada słupek dolny, powstały ze zrośnięcia dwóch owocolistków. Słupek składa się z zalążni i krótkiej szyjki zakończonej rozdwojonym znamieniem. W zalążni na silnie rozrośniętym łożysku są osadzone dwa zalążki (ryc. 19) z pojedynczymi osłonkami.

Kwiat męski posiada zwykle 4 pręciki. W bocznych kwiatkach trzykwiatowej wierzchołki liczba pręcików jest mniejsza (2 - 3). Każdy pręcik składa się z nitki pręcikowej i pylnika, który aż do nasady jest podzielony. Każda z połówek posiada 2 woreczki pyłkowe (mikrosporangia).

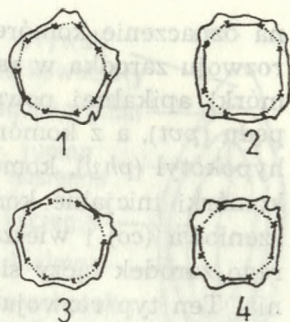
Szczegółowych danych o rozwoju kwiatów olchy jest w literaturze niewiele. Zawiązki kwiatów żeńskich powstają latem w roku poprzedzającym zawiązywanie się nasion (ryc. 19) i od



Ryc. 19. Rozwój zalążni: A, B, C — na przekroju podłużnym, D i E — na przekroju poprzecznym (McVean 1955); A — sierpień-maj, B, D — czerwiec, C, E — koniec lipca

sierpnia do lutego następnego sezonu wegetacyjnego w ich rozwoju nie zachodzą istotne zmiany (McVean 1955).

Pyłek dojrzewa jesienią. W ścianach dojrzałych ziarn pyłku znajduje się 3-6 porów nadających ziarnom określone kształty: od trójkątnego do sześciokątnego (Johnsson 1950, Erdtman 1954). U obu krajowych gatunków olch (*glutinosa* i *incana*) przeważają ziarna z 4 i 5 porami (ryc. 20). Natomiast Pragłowski (1962) u tetraploidalnego osobnika *A. glutinosa* znajdował ziarna przeważnie 6-7-porowe, przy czym były one większe niż u osobników diploidalnych. Pierwsze posiadały średnicę 28-40 μm , drugie 27-29 μm (Pragłowski 1962). *A. incana* ma ziarna pyłku mniejsze niż *A. glutinosa*; ich przeciętna średnica wynosi 21-27 μm (Erdtman 1954). Pyłek jest wysypywany wczesną wiosną, w czasie gdy w żeńskim kwiecie nie ma jeszcze wykształconych zalążków. Swingle (cyt. za Woodworthem 1930) uważa brak dojrzałych zalążków w momencie zapylenia za cechę charakterystyczną dla wszystkich *Betulaceae*.



Ryc. 20. Najczęściej spotykane typy ziarn pyłku *A. glutinosa* (1, 2) i *A. incana* (3, 4) (Erdtman 1954)

Pyłek kielkuje natychmiast po dostaniu się na znamię słupka i przez okres kilku tygodni pozostaje w spoczynku. W międzyczasie rozrasta się łożysko i różnicują zalążki, uwidaczniające się dopiero w czerwcu (McVean 1955). Kielkująca łagiewka rośnie poprzez tkanki słupka dochodząc do zalążka od strony chalazy, a następnie wrasta pod epidermę zalążka i wzrostem ślizgowym po jej wewnętrznej stronie dochodzi do mikropylarnego bieguna zalążka (Nawaschin 1894). W ciągu lipca w worczku zalążkowym tworzy się trzykomórkowy aparat jajowy (komórka jajowa i dwie synergidy) oraz pozostałe komórki worczka: 3 antypody i komórka centralna z dwoma jądrami biegunowymi (Woodworth 1930). Szczyt łagiewki rozgałęzia się, tworząc nabrzmiąle wypustki otaczające aparat jajowy (Nawaschin cyt. za Winklerem 1968). Podwójne zapłodnienie następuje na przełomie lipca i sierpnia (McVean 1955).

ROZWÓJ ZARODKA

Rozwój zarodka opisał na przykładzie *A. glutinosa* Mestre (1964). Schematycznie został on przedstawiony na ryc. 21 z wybranych rysunków tego autora. Po podziale zygoty powstają dwie komórki, z których jedna jest określana terminem komórki apikalnej (szczytowej lub terminalnej) i oznaczana *ca*, druga bazalnej (*cb*). Zgodnie z przyjętą w embriologii symboliką stosowaną

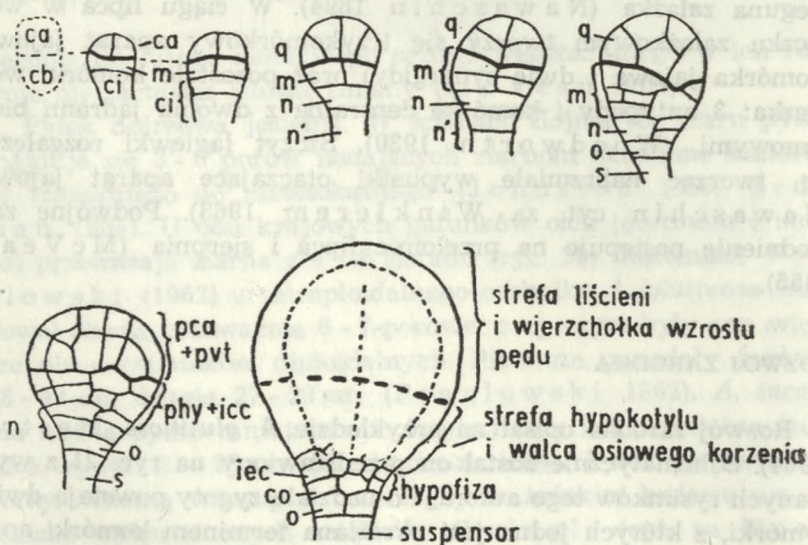
na oznaczenie komórek lub ich pochodnych w kolejnych fazach rozwoju zarodka w zależności od ich późniejszej topografii, z komórki apikalnej powstają liścienie (*pco*) i wierzchołek wzrostu pędu (*pvt*), a z komórki bazalnej pozostałe części rośliny, w tym hypokotyl (*phy*), komórki inicjalne walca osiowego korzenia (*icc*), komórki inicjalne kory pierwotnej korzenia (*iec*), czapeczka korzeniowa (*co*) i wieszadełko, czyli suspensor (*s*), za pomocą którego zarodek łączy się z bielmem i pozostałymi częściami nasienia. Ten typ rozwoju zarodka przedstawia się za pomocą wzoru:

$$ca \longrightarrow pco + pvt$$

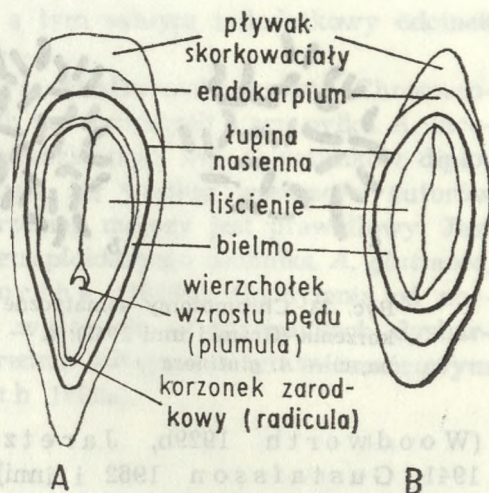
$$cb \longrightarrow phy + icc + iec + co + s$$

Według klasyfikacji Souègesa określa się go jako Megaarchetyp II, a według klasyfikacji Schnarfa jako typ Astaradowy.

Rozwój zarodka *Alnus glutinosa* Mestre (1964) zaliczył do wyżej opisanego Megaarchetypu II w odmianie *Calendula arven-*



Ryc. 21. Przebieg rozwoju zarodka *A. glutinosa*. Rysunek schematyzowany wg Mestre (1964)



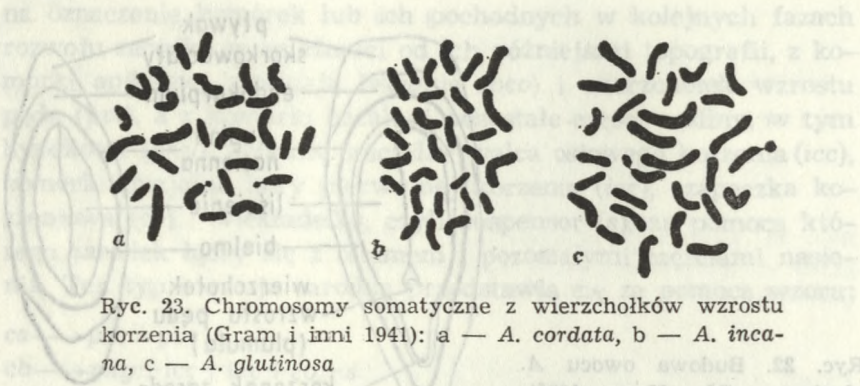
Ryc. 22. Budowa owocu *A. glutinosa* (Mc Vean 1955):
A — przekrój podłużny, B —
przekrój poprzeczny przez
część środkową owocu

sis. Jego cechą charakterystyczną jest występowanie hypofizy (hypophysis), tj. wspólnego zączątka (na ryc. 21 jest to komórka wyodrębniona w stadium 8-komórkowego prazarodka), z którego różnicują się komórki inicjalne kory pierwotnej korzenia i czapeczki. Zarodek rozwija się kosztem tkanek bielma i ośrodką. Cienka warstwa bielma jest zachowana nawet w nasieniu dojrzałym (ryc. 22).

Owocem olchy jest jednonasienny, uskrzydłony orzeszek. Drugi z obecnych w megasporangium zalążków najczęściej ulega degeneracji, choć czasami spotyka się orzeszki z dwoma normalnie wykształconymi nasionami. Wiadomo przy tym, że zarówno u *A. glutinosa*, jak i u *A. incana* procent nasion z wykształconymi zarodkami jest stosunkowo niski; w warunkach Finlandii np. nie przekracza 30 (Schalin 1968).

KARIOTYP

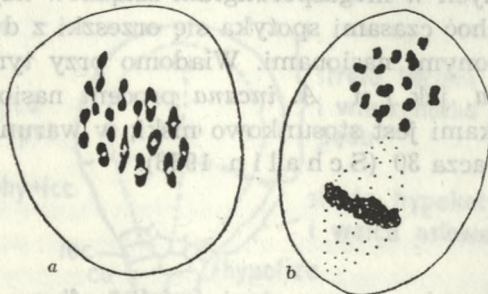
Alnus wykazuje znaczny stopień polimorfizmu pod względem kariotypowym. Dotychczas nie jest rozstrzygnięta kwestia podstawowej liczby chromosomów. Według Darlingtona i Janaki (1945) jest ich 7, według większości innych autorów 14



Ryc. 23. Chromosomy somatyczne z wierzchołków wzrostu korzenia (Gram i inni 1941): a — *A. cordata*, b — *A. incana*, c — *A. glutinosa*

(Woodworth 1929b, Jaretzky 1930, Gram i inni 1941, Gustafsson 1962 i inni). Komplikacje w ustaleniu tej liczby powodują występujące u olch zjawiska autopoliploidalności i apomiksji (Woodworth 1929b) (patrz również rozdział „Genetyka”).

W komórkach somatycznych chromosomy są małe i stosunkowo krótkie (ryc. 23). U *A. incana*, jak podaje Jaretzky (1930), wszystkie chromosomy mają w przybliżeniu taką samą długość. U *A. glutinosa* chromosomy są pod względem długości zróżnicowane: od 1 do 2 μm (Gram i inni 1941). W jednej parze chromosomów u tego gatunku wspomniani autorzy zazna-



Ryc. 24. Mejoza w komórkach macierzystych ziarn pyłku *A. incana* (Gram i inni 1941): a — metafaza I podziału, b — metafaza II podziału: Pow. ok. 6000 \times

czają przewężenie wtórne, a tym samym i dodatkowy odcinek chromosomu (satelit).

Chromosomy mejyotyczne są bardzo małe, kuliste. Chromosomy biwalentne w komórkach macierzystych ziarn pyłku *A. incana* tworzą pierścienie lub pałeczki (ryc. 24). U gatunków diploidalnych, do których zaliczają się według większości autorów *A. glutinosa* i *A. incana*, przebieg mejozy jest prawidłowy. Jest on również prawidłowy u tetraploidalnego osobnika *A. glutinosa*, opisanego przez Woodworth'a (1929b). Odchylenia od normalnego przebiegu mejozy występują w przypadkach dysharmonii rodziców i są bezpośrednio związane z ich mieszańcowym charakterem (Woodworth 1929a).

Instytut Dendrologii PAN
ul. Parkowa 5
62-035 Kórnik

LITERATURA

- Bergey's Manual of determinative bacteriology 1975. Ed. R. E. Buchanan and N. E. Gibbons, Baltimore.
- Bisset I. J. W. 1949. Summarized data on the variation of fibre and tracheid lengths and their distribution in angiosperms and gymnosperms. Bibl. Ser. 37.
- Bruun H. H., Slungaard S. 1957. Investigations of porous wood as pulp raw material. 1. Fibre lengths of the species *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., *Alnus incana* (L.) Moench., *Betula verrucosa* Ehrh., and *Populus tremula* (L.). Paperi ja Puu, 40 (11): 521 - 5.
- Dalton D. A., Naylor A. W. 1975. Studies on nitrogen fixation by *Alnus crispa*. Amer. J. Bot. 62 (1): 76 - 80.
- Darlington C. D., Janaki Ammal E. K. 1945. Chromosome atlas of cultivated plants, London.
- Elling W. 1966. Untersuchungen über das Jahrringverhalten der Schwarzerle. Flora, B. 156: 155 - 201.
- Erdtman G. 1954. An introduction to pollen analysis. A new series of plant science books 12. Ed. Verdoorn, Waltham Mass.
- Gram K., Muhle Larsen C., Syrach Larsen C., Westergaard M. 1941. Contributions to the cytogenetics of forest trees. II. *Alnus* studies. Kgl. Vet. Landbohöjsk. Aarsskr.: 44.
- Greguss P. 1959. Holzanatomie der europäischen Laubhölzer und Sträucher, Budapest.

- Gustafsson A. 1962. Polyploidy and mutagenesis in forest-tree breeding. Proc. Fifth World For. Congr. Seattle: 793-805.
- Harabin Z., Greszta J. 1973. Abnormalities in the roots of trees growing on toxic dump material. Ecology and reclamation of devastated land, 1: 413-28.
- Holdheide W. 1951. Anatomie mitteleuropäischer Gehölzrinden. Handbuch der Mikroskopie in der Technik. H. Freund, Wetzlar.
- Jane F. W. 1970. The structure of wood. Ed. A. C. Black, London.
- Jaretsky R. 1930. Zur Zytologie der Fagales. Planta 10 (1): 120-37.
- Johnsson H. 1950. On the C_0 and C_1 generations in *Alnus glutinosa*. Hereditas 36: 205-19.
- Lebedenko L. A. 1962. Sravnitelno-anatomičeskij analiz zreloj drevesiny kornej i stvolov nekotorych drevesnych rastenij. Trudy Inst. Lesa i Drev. 51: 124-34.
- Lehtonen I., Pekkala O., Uusvaara O. 1978. Tervalepän (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn) ja raidan (*Salix caprea*) puu-ja massateknisiä ominaisuuksia. Folia For. 344: 1: 19.
- McVean D. N. 1955. Ecology of *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. I. Fruit formation. Journ. Ecol. 43 (1): 46-60.
- Mestre J. C. 1964. Embryogénie des Amentacées. Développement de l'embryon chez l'*Alnus glutinosa* L. C.R.d. Séances Acad. Sci. Paris 258 (24): 5949-51.
- Metcalf C. R., Chalk L. 1950. Anatomy of the dicotyledons. Oxford.
- Müller-Stoll W. R., Süß H. 1966. Der Gehölzbestand der Auenwälder nach subfossilen Holzresten aus holozänen Sedimenten miteldeutscher Flussauen. Die Kulturpflanze 14: 201-33.
- Nawaschin S. 1894. Kurzer Bericht meiner fortgesetzten Studien über die Embryologie der Betulineen. Ber. deutsch. bot. Ges. 12: 163-9.
- Pommer E. H. 1956. Beiträge zur Anatomie und Biologie der Wurzelknöllchen von *Alnus glutinosa* Gaertn. Flora 143: 603-34.
- Pragłowski J. R. 1962. Notes on the pollen morphology of swedish trees and shrubs. Grana Palynologica 3 (2): 45-65.
- Schalin I. 1968. Germination analysis of grey alder (*Alnus incana*) and black alder (*Alnus glutinosa*) seeds. In: Biology of alder Ed. Trappe, Franklin, Tarrant, Hansen; Portland: 107-13.
- Van Dijk C., Merkus E. 1976. A microscopical study of the development of a spore-like stage in the life cycle of the rootnodule endophyte of *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. New Phytol. 77: 73-91.
- Vichrov V. E. 1959. Diagnostičeskie priznaki drevesiny glavnejšich lesochozjajstvennyh i lesopromyšlennych porod SSSR. Moskva.
- Winkler H. 1968. *Betulaceae*. In: Engler Pflanzenreich 4 (61).

- Woodworth R. H. 1929a. Cytological studies in the *Betulaceae*. I. *Betula*. Bot. Gazette 87 (3): 331 - 63.
- Woodworth R. H. 1929b. Cytological studies in the *Betulaceae*. II. *Corylus* and *Alnus*. Bot. Gazette 88 (4): 383 - 99.
- Woodworth R. H. 1930. Cytological studies in the *Betulaceae*. III. Parthenogenesis and polyembryony in *Alnus rugosa*. Bot. Gazette 89 (4): 402 - 9.

ANATOMY, EMBRYOLOGY AND KARYOLOGY

Summary

In the chapter information is presented on the karyotype and on the development and structure of vegetative and generative organs of alder. The cortex and pith parenchyma of young stems has abundant intercellular spaces, which are typical for the plants of waterlogged soils. In the secondary phloem there are many sclerenchyma cells. Homocellular aggregate rays are a characteristic feature of alder wood. In the wood there are pith flecks, which are caused by larvae of midge-like dipterous flies belonging to the genus *Agromyza*. Their grubs bore longitudinal galleries in the vascular cambium.

Alders can fix nitrogen from the atmosphere by means of endophytic microorganisms, which enter through the root hairs into the cortical cells causing them to divide and give rise to the nodules.

In the development of the female flower one of the two ovules existing in the megasporangium degenerates giving rise to a uni-seed fruit. The pollen tubes enter ovules through the chalaza (chalazogamy). An interval of five months elapses between pollination and fertilization. The development of the embryo is of the Megaarcheotype II with *Calendula arvensis* modification, which is characterized by the presence of hypophysis.

The basic number of chromosomes is 14. Frequently autopolyploidy and apomixis can be noted.



<http://rcin.org.pl>

Olsza czarna nad rzeczką Kopłą, koło Gądek (Fot. K. Jakusz)