

BADANIA PORÓWNAWCZE KAMBIUM PIĘTROWEGO ROŚLIN DRZEWIASTYCH WYSTĘPUJĄCYCH W KOLEKCJACH OGRODÓW BOTANICZNYCH W POLSCE

Comparative studies of the storeyed cambium of woody plants present in collections of botanical gardens in Poland

Wiesław WŁOCH^{1,2}, Paweł KOJS¹, Aleksandra RUSIN¹,
Waldemar SZENDERA^{1,2}, Jan DUDA¹, Tomasz RUSIN¹

¹Pracownia Zachowania Bioróżnorodności Górnego Śląska Ogrodu Botanicznego CZRB PAN,
ul. Żorska 2, 47-400 Racibórz

²Uniwersytet Śląski, Wydział Biologii i Ochrony Środowiska,
ul. Jagiellońska 28, 40-032 Katowice

STRESZCZENIE

Badania gatunków obcych pozwalają na dokładniejsze poznanie istoty piętrowej struktury kambium. Zasoby dendroflory polskich ogrodów botanicznych okazują się być niezmiernie przydatne w tych badaniach. Do niedawna sądzono, że jedynymi gatunkami charakteryzującymi się kambium piętrowym są: lipy i robinie. Okazuje się jednak, że jest ich znacznie więcej, szczególnie w kolekcjach gatunków introdukowanych, a także wśród krzewów i krzewinek rodzimej flory.

Dotychczasowe obserwacje kambium piętrowego pozwalają oczekiwać lepszego zrozumienia mechanizmów wyjaśniających przebudowę układów komórkowych, a co za tym idzie zbliżyć się do wyjaśnienia ewolucji układu piętrowego komórek w roślin drzewiastych.

WSTĘP

Rośliny drzewiaste z kambium piętrowym stanowią szczególną grupę roślin wyróżnioną ze względu na ich cechy anatomiczne. Z punktu widzenia anatomii rozwojowej drzew, kambium piętrowe jest szczególnie interesujące, ponieważ stanowi przypadek młodego ewolucyjnie osiągnięcia drzewiastych roślin naczyniowych (Carlquist 1975, 1988; Kojs 2000). Kambium piętrowe pojawiło się niezależnie u różnych gatunków roślin okrytonasiennych. Cecha ta ma więc pochodzenie polifiletyczne

(Carlquist 1988). Zdarza się, że w obrębie jednej rodziny występują gatunki z typowym kambium piętrowym obok gatunków z kambium niepiętrowym (Metcalf i Chalk 1965). Dobrym przykładem może być tutaj rodzina *Elaeagnaceae*. W rodzinie tej rokitnik (*Hippophaë rhamnoides*) posiada kambium podwójnie piętrowe (zarówno komórki wrzecionowate jak i promienie są ułożone piętrowo), natomiast oliwnik (*Elaeagnus angustifolia*) kambium niepiętrowe. Rośliny z kambium piętrowym dominują w strefie tropikalnej (Carlquist 1975, 1988). Jak się wydaje, sukces ewolucyjny roślin z kambium piętrowym w strefie tropikalnej jest wynikiem nałożenia na siebie dwóch ważnych z punktu widzenia selekcji cech: *a*) możliwości bardzo szybkiego wzrostu wydłużeniowego w warunkach konkurencji o światło przy jednoczesnym *b*) zachowaniu dużej wytrzymałości mechanicznej tak rosnącego pnia dzięki zapleceniu włókniistości (Kojs 2000). Ta druga cecha (*b*) ściśle związana jest ze zdolnością do gwałtownej przebudowy układu komórek kambium. Układ ten sprawnie funkcjonuje u drzew w tropikalnym lesie równikowym, w warunkach umożliwiających bujny wzrost roślin, przy dużej konkurencji o światło. Właśnie tam około 80% spotykanych drzew ma piętrową strukturę kambium (Kojs 2000).

W klimacie umiarkowanym dominują rośliny drzewiaste z kambium niepiętrowym, a ga-

tunki z kambium piętrowym pojawiają się sporadycznie i są to najczęściej krzewy i krzewinki oraz nieliczne drzewa. Niestabilne warunki klimatyczne (zwłaszcza niskie temperatury) są silnym czynnikiem selekcyjnym, eliminującym większość gatunków dużych drzew z kambium piętrowym.

Pozyskiwanie dostatecznej ilości materiału roślinnego do badań nad strukturą kambium piętrowego z rodzimych gatunków nie nastręcza większych trudności. Trudniej jest pozyskać kambium z gatunków obcych, zwłaszcza z gatunków pochodzących z innych kontynentów. Staje się to możliwe w oparciu o kolekcje dendrologiczne obcych gatunków drzewiastych w polskich ogrodach botanicznych i arboretach.

MATERIAŁ I METODY

Zestawienie gatunków charakteryzujących się piętrową strukturą kambium obecnych w polskich kolekcjach dendrologicznych sporządzono w oparciu o Index Plantarum Polskich Kolekcji Dendrologicznych (Nowak 1999).

Materiał do badań pobierano z gatunków rodzimych dziko rosnących i z kolekcji dendrologicznych w okresie aktywności sezonowej kambium od połowy maja do połowy lipca. Z pobranych próbek sporządzano preparaty anatomiczne oraz wykonano dokumentację fotograficzną.

WYNIKI I DYSKUSJA

Kolekcje dendrologiczne stanowią cenną bazę do pozyskiwania materiału do badań struktury i funkcji roślin drzewiastych. W związku z prowadzonymi badaniami nad anatomią rozwojową roślin drzewiastych sporządzono zestawienie gatunków z kambium piętrowym występujących w kolekcjach. W dotychczasowych badaniach potwierdzono występowanie kambium piętrowego w następujących rodzinach i gatunkach roślin drzewiastych rosnących w polskich kolekcjach dendrologicznych (Tab. 1).

Opisano budowę kambium piętrowego dla dotychczas badanych gatunków (Tabela 1, oznaczenie gwiazdką). Można zauważyć duże różnicowanie w budowie kambium u poszczególnych gatunków.

Na przykład u tamaryszków (*Tamarix* sp.) inicjały wrzecionowate ułożone są w regularne

długie szeregi obejmujące nawet kilkadziesiąt i więcej komórek. Dla tego gatunku charakterystyczne jest ułożenie wysokich promieni przekraczających swoją wysokością nawet kilkanaście pięter komórek. Promienie są zwykle szerokie, kilku rzędowe w przedziale od 2 do 10. Promienie nie stanowią przeszkody dla granic pięter i nie tworzą struktury podwójnie piętrowej.

Innym przykładem obrazującym układ piętrowy jest lipa (*Tilia cordata*) (Fot. 1). Duże inicjały wrzecionowate (Tab. 3) zwykle ząbnią się głęboko na granicach pięter. Ząbienie ich może obejmować nawet 20% długości komórki i wówczas piętrowa struktura jest mniej wyrazista. Można jednak również zaobserwować bardzo regularną piętrowość komórek, co wskazuje na duże zróżnicowanie struktury kambium. O dużym zróżnicowaniu struktury kambium decyduje układ i budowa promieni. Można zaobserwować kambia charakteryzujące się krótkimi jednokomórkowymi promieniami towarzyszącymi wielorzędownym osiagającym wysokość kilku pięter jak i kambia o układzie podwójnie piętrowym z jednorodnymi regularnie ułożonymi promieniami.

Jeszcze innym ciekawym przykładem jest kambium piętrowe moszenków (*Colutea arborescens*) (Fot. 2). Piętrowość ustala się zwykle w drugim lub trzecim roku. Piętra komórek wrzecionowatych są zwykle regularne. Promieniom bardzo wysokim osiagającym wysokość nawet do 20 pięter towarzyszą promienie niskie nie przekraczające wysokości piętra. Zwykle promienie są wąskie 1–4 rzędowe. Moszenki nie wykształcają podwójnej piętrowości.

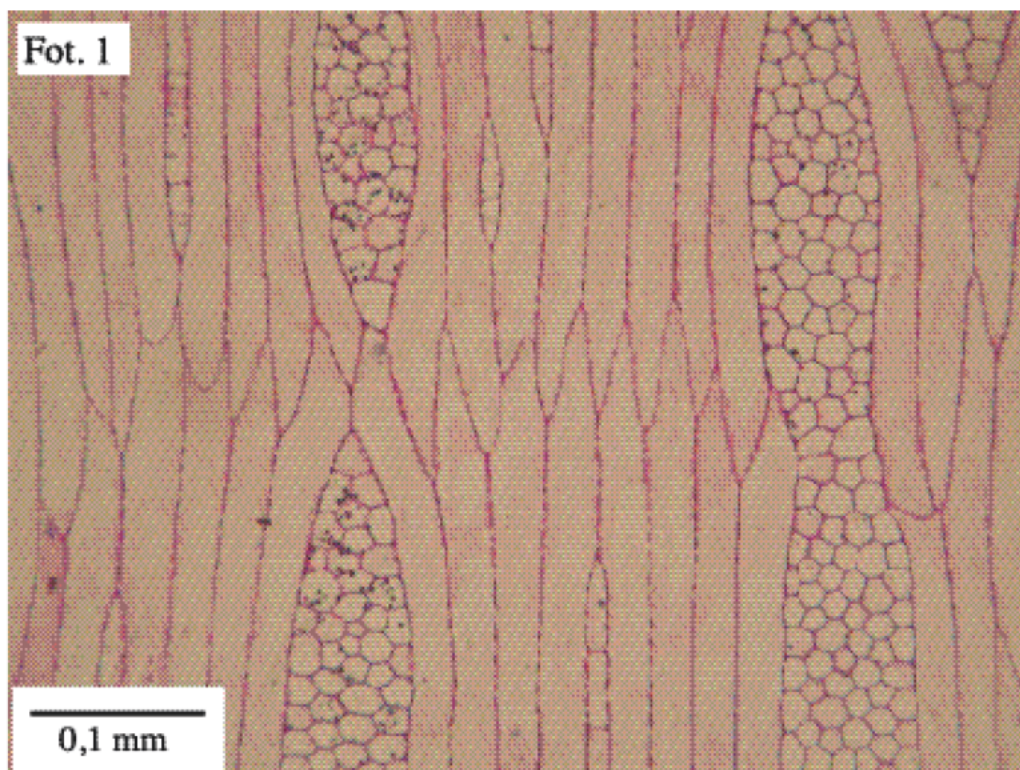
Dane przedstawione w tabeli 2 potwierdzają, że gatunki z niepiętrową strukturą kambium – *Polygonum lapatifolium*, *Apocynum sybircum*, *Hibiscus lasiocarpus* – odznaczają się dominacją podziałów antyklinalnych skośnych, a u gatunków o piętrowej strukturze kambium – *Aeschynomene virginica*, *Genista tinctoria*, *Colutea arborescens*, *Astragalus* sp. – przeważają podziały podłużne. Występują tu także podziały boczne, nie są one jednak podziałami dominującymi.

Na podstawie obserwacji prowadzonych w trakcie długoletnich badań Cumbie (1963, 1967a, b, 1969, 1984) określił stosunek długości ścian podziałowych do długości dzielących

Tabela 1. Zestawienie roślin drzewiastych z kambium piętrowym w polskich kolekcjach dendrologicznych następujących ogrodów botanicznych: **1.** Bolestraszyce, **2.** Bydgoszcz, **3.** Glinna, **4.** Gołuchów, **5.** Kórnik, **6.** Kraków UJ, **7.** Lublin UMŚC, **8.** Łódź, **9.** Poznań UAM, **10.** Przelewice, **11.** Rogów, **12.** Syców, **13.** Warszawa UW, **14.** Warszawa OB PAN, **15.** Wirty, **16.** Wojsławice, **17.** Wrocław UWr., **18.** Poznań AR. Gwiazdką oznaczono zbadane gatunki

Table 1. The list of woody plants with storeyed cambium in polish dendrological collections **1.** Bolestraszyce, **2.** Bydgoszcz, **3.** Glinna, **4.** Gołuchów, **5.** Kórnik, **6.** Kraków UJ, **7.** Lublin UMŚC, **8.** Łódź, **9.** Poznań UAM, **10.** Przelewice, **11.** Rogów, **12.** Syców, **13.** Warszawa UW, **14.** Warszawa OB PAN, **15.** Wirty, **16.** Wojsławice, **17.** Wrocław UWr., **18.** Poznań AR. Asterisks mark investigated species

Gatunki	Ogród botaniczny / Botanical Garden																	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
Tiliaceae																		
1. <i>Tilia cordata</i> Mill.	1	2		4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
2. <i>Tilia platyphyllos</i> Scop.	1		3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15		17	18
3. <i>Tilia japonica</i> (Miq.) Simonkai.	1				5		7	8	9		11		13		15			
4. <i>Tilia americana</i> L.	1			4	5		7		9		11	12	13		15			
5. <i>Tilia tomentosa</i> Moench.	1				5			8	9	10	11	12	13		15		17	18
Tamaricaceae																		
6. <i>Tamarix parviflora</i> DC. *		2					7	8				12					17	18
7. <i>Tamarix pentandra</i> Pall.						6												
8. <i>Tamarix gallica</i> L.							7	8										
Elaeagnaceae																		
9. <i>Hippophaë rhamnoides</i> L. *	1	2		4	5	6	7		9	10	11	12	13	14	15		17	18
Fabaceae																		
10. <i>Caragana arborescens</i> Lam. *	1				5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15		17	18
11. <i>Cercis canadensis</i> L.	1		3	4	5				9	10	11	12	13	14		16	17	
12. <i>Cercis siliquastrum</i> L.	1		3		5	6				10	11	12	13	14			17	18
13. <i>Colutea arborescens</i> L. *	1		3				7	8	9	10	11	12	13				17	18
14. <i>Cytisus scoparius</i> Link *	Stanowiska naturalne / Naturale site																	
15. <i>Genista germanica</i> L.							7				11	12						
16. <i>Genista pilosa</i> L.							7		9									
17. <i>Genista trincoria</i> L. *					5		7		9		11						17	18
18. <i>Gleditsia triacanthos</i> L.	1			4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14		16	17	18
19. <i>Gymnocladus dioica</i> K.Koch	1		3		5	6	7		9	10	11	12	13	14			17	18
20. <i>Halimodendron holodendron</i> (L.) Voss.	1				5		7		9			12						
21. <i>Laburnum anagyroides</i> Med. *	1		3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
22. <i>Robinia pseudoacacia</i> L. *	1	2		4	5	6	7	8	9	10	11		13	14	15	16	17	18
23. <i>Robinia viscosa</i> Vent.									9		11		13	14				
24. <i>Robinia hipsida</i> L.	1									10	11			14		16	17	18
25. <i>Sophora japonica</i> L.	1		3		5	6	7	8	9	10	11	12	13	14			17	18
26. <i>Ulex europaeus</i> L.					5			8			11						17	
27. <i>Wisteria floribunda</i> (Willd.) DC. *	1						7	8	9		11	12	13	14			17	
28. <i>Wisteria sinensis</i> (Sims) Sweet				4		6			9		11	12	13	14		16	17	18
Razem gatunków w kolekcjach	19	5	8	10	18	12	20	15	21	15	23	19	19	16	10	8	20	17



Fot. 1. Przekrój styczny przez kambium pobrane z pnia około 100 letniej *Tilia cordata* Mill.

Fig. 1. Tangential section of the cambium taken from the trunk of 100 year-old *Tilia cordata* Mill.

Tabela 2. Względna intensywność występowania poszczególnych typów podziałów antyklinalnych u wybranych gatunków roślin

Table 2. Relative frequency of different anticlinal divisions in selected plant species.

Badany gatunek Species	Typ kambium Type of cambium	Typy podziałów antyklinalnych (Types of anticlinal divisions)		
		Podłużne Longitudinal	Skośne Oblique	Boczne Lateral
<i>Polygonum lapatifolium</i>	N	–	++	+
<i>Apocynum sybiricum</i>	N	–	+++	++
<i>Hibiscus lasiocarpus</i>	N	+	+++	++
<i>Genista trincoria</i>	P	+++	++	+
<i>Aeschynomene virginica</i>	P	+++	–	–
<i>Colutea arborescens</i>	P	+++	–	–
<i>Astragalus</i> sp.	P/N	+++	++	+

P – kambium piętrowe, storeyed cambium

N – kambium niepiętrowe, non-storeyed cambium

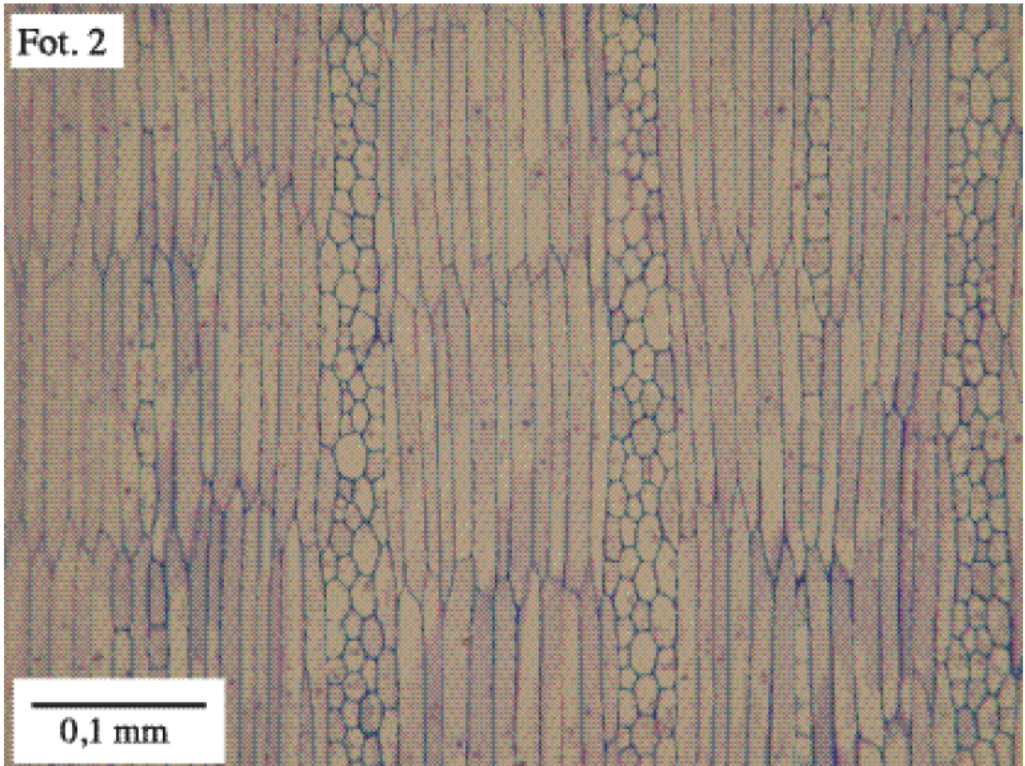
P/N – kambium przejściowe, transitional cambium

+, ++, +++ – duża intensywność podziałów, high frequency of divisions

+, ++ – średnia intensywność podziałów, moderate frequency of divisions

+ – mała intensywność podziałów, low frequency of divisions

– brak podziałów, the lack of divisions



Fot. 2. Przekrój styczny przez kambium czteroletniej łodygi *Colutea arborescens* L.

Fig. 2. Tangential section of the cambium taken from the stem of 4 year-old *Colutea arborescens* L.

się komórek dla kilku badanych przez niego gatunków roślin. Stosunki te wynoszą odpowiednio:

- *Polygonum lapatifolium* – 37% dla podziałów skośnych i 58% dla podziałów bocznych,
- *Leitneria floridana* – 63% dla podziałów skośnych i 37% dla podziałów bocznych,
- *Aeschynomene virginica* – występują wyłącznie podziały podłużne.

Bailey (1923) w swojej pracy stwierdza, że istnieje związek pomiędzy długością komórek kambium, a typem podziału antyklinalnego. Prowadzi to do wniosku, że gatunki charakteryzujące się komórkami krótkimi tworzą kambia piętrowe, natomiast kambia niepiętrowe spotykamy u tych roślin, których komórki wrzecionowate są dłuższe. Innymi słowy można powiedzieć, że organizacja komórek kambium w piętra może być postrzegana jako efekt skrócenia komórek kambium w trakcie ewolucji. Starsze filogenetycznie gatunki charakteryzują się

kambium niepiętrowym. Krótsze inicjały wrzecionowate dzielą się głównie antyklinalnie podłużnie, a nie skośnie, jak to obserwujemy w długich inicjałach wrzecionowatych, charakterystycznych dla kambium niepiętrowego. Efektem tego jest powstawanie kilkukomórkowych kompleksów. Jednak badania Krawczyńska (1977) na gatunku z kambium przejściowym *Fraxinus excelsior* wskazały na brak wyraźnego związku pomiędzy typem podziału a długością komórek. Komórki krótkie często dzieliły się skośnie, podczas gdy komórki długie mogły dzielić się podłużnie. Wskazano jednak na zależność długości podziału antyklinalnego oraz długości dzielącej się komórki wyrażonej stosunkiem nazwanym względną długością podziału antyklinalnego. Zależność ta opiera się na obserwacji, że przy takiej samej długości podziału antyklinalnego komórka krótka już może zostać podzielona podłużnie (długość podziału antyklinalnego równa lub

Tabela 3. Średnia długość komórek wrzecionowatych u wybranych gatunków roślin o różnych typach kambium
Table 3. Average length of fusiform initials in selected species with different types of cambium

Badany gatunek Species	Typ kambium Type of cambium	Średnia długość komórek wrzecionowatych (μm) Average length of fusiform cells. (μm)
<i>Tamarix</i> sp.	P	110
<i>Genista trincoria</i>	P	143
<i>Sarpthamus scoparius</i>	P	152
<i>Fraxinus excelsior</i>	P/N	ponad 150 (Krawczynszyn 1977)
<i>Colutea arborescens</i>	P	160
<i>Wisteria floribunda</i>	P	170 (Kojs 2000)
<i>Aeschynomene virginica</i>	P	180 (Cumbie 1984)
<i>Astragalus</i> sp.	P/N	185
<i>Apocynum sibiricum</i>	N	343 (Cumbie 1969)
<i>Hibiscus lasiocarpus</i>	N	353 (Cumbie 1963)
<i>Acacia nilotica</i>	N	294–385 (Iqubal, Ghouse 1987)
<i>Tilia cordata</i>	P	670 (Włoch, Szendera 1989)
<i>Picea abies</i>	N	1000–3000

P – kambium piętrowe, storeyed cambium

N – kambium niepiętrowe, non-storeyed cambium

P/N – kambium przejściowe, transitional cambium

bardzo zbliżona do długości komórki), natomiast długa nadal dzielona będzie skośnie.

Dane dotyczące średniej długości komórek wrzecionowatych u kilku gatunków charakteryzujących się różnymi typami kambium zawiera tabela 3. Okazuje się, że średnie długości komórek wrzecionowatych kambium nie decydują o typie kambium.

Na podstawie badań porównawczych kambiów piętrowych różnych gatunków roślin drzewiastych można wyróżnić kilka cech charakterystycznych:

- zachodzenie przebudowy można zidentyfikować na podstawie kształtu końców komórek wrzecionowatych, które mogą być rozszerzone, rozwidlone, spłaszczone, zagięte lub wyodrzone,
- Granica pięter nie przemieszcza się zwykle w dłuższym okresie czasu – dzięki temu możliwa jest szybka przebudowa układu komórek bez udziału podziałów antyklinalnych.
- Transformacja komórek wrzecionowatych w promienie odbywa się zwykle przez stopniowe dzielenie się komórek wrzecionowatych w synchronicznych podziałach poprzecznych (2, 4, 8, itd.)

SUMMARY

Investigation of foreign species allows for the better understanding the essence of storeyed cambium. Dendrological resources of polish botanical gardens are very useful in these investigations. So far species regarded as possessing storeyed cambium were: linden and robinia. Their number actually appears to be higher, especially in collections of the introduced species and also among shrubs of the local flora. On the base of observations carried so far on the storeyed cambia one may await for the better understanding of the mechanisms explaining the rearrangement of cells, and for revealing the evolution of storeyed arrangement of cells in woody plants.

LITERATURA

- Bailey I. W.** 1923, The cambium and its derivative tissues IV. The increase in girth of the cambium. Amer. J. Bot. 10: 499-509.
- Carlquist S.** 1975, Ecological strategies of xylem evolution. Univ. of California Press, Berkeley.
- Carlquist S.** 1988, Comparative wood anatomy. In series: Springer Series in Wood Anatomy red. T. E. Timell. Springer-Verlag, Berlin.

- Cumby B.G.** 1963, The vascular cambium and xylem development in *Hibiscus lasiocarpus*. Amer. J. Bot., 50: 944-951.
- Cumby B.G.** 1967a, Developmental changes in *Leitneria floridana*. Amer. J. Bot., 54: 414-424.
- Cumby B.G.** 1967b, Development and structure of the xylem in *Canavalia (Leguminosae)*. Bull. Torrey Bot. Club 94: 162-175.
- Cumby B.G.** 1969, Developmental changes in the xylem and vascular cambium of *Apocynum sibiricum*. Bull. Torrey Bot. Club 96: 429-440.
- Cumby B.G.** 1984, Origin and development of the vascular cambium in *Aeschynomene virginica*. Bull. Torrey Bot. Club 111: 42-50.
- Iqbal, M., Ghose A.K.M.** 1987, Anatomy of the vascular cambium of *Acacia nilotica* (L.) Del. var. *lelia* Troup (*Mimosaceae*) in relation to age and season. Bot. J. Linn. Soc. 94: 385-397.
- Kojs P.** 2000, Mechanizmy przebudowy kambium piętrowego na przykładzie wybranych gatunków roślin drzewiastych. (The mechanisms of cell rearrangement in storied cambium of selected woody species.) Praca doktorska. Uniwersytet Śląski. Katowice
- Krawczyński J.** 1977, The transition from non-storeyed to storeyed cambium in *Fraxinus excelsior*. 1. The occurrence of radial anticlinal divisions. Can. J. Bot., Vol. 55. 3034-3041
- Metcalf C.R., Chalk L.** 1965, Anatomy of the dicotyledons. Ed. 3 Vol. 2. University Press, Oxford. (Pierwsza edycja 1950)
- Nowak T.J.** (red.). 1999, Index Plantarum of the Polish dendrological collections, w: Prace Ogrodu Botanicznego Uniwersytetu Wrocławskiego. Wyd. UWr. T. 5 Z. 1.
- Włoch, W. Szendera W.** 1989, The storeyed and non-storeyed arrangement of rays in the storeyed cambium of *Tilia cordata* Mill. Acta Soc. Bot. Pol., 58: 211-228.