

OD NIEFUNKCJONALNEJ DO FUNKCJONALNEJ PIĘTROWOŚCI KAMBIUM. MODELE PIĘTROWOŚCI

From non-functional to functional storeyed arrangement in the cambium. Models of storeyed arrangement

Paweł KOJS¹, Wiesław WŁOCH^{1,2}, Aleksandra RUSIN¹,
Waldemar SZENDERA^{1,2}, Jan DUDA¹, Joanna JURA², Tomasz RUSIN¹

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

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

STRESZCZENIE

Regularna piętrowość kambium, dzięki poziomej przebudowie układu komórek umożliwia intensywną, cykliczną zmianę orientacji inicjałów wrzecionowatych kambium prowadzącą do powstania włókniistości zaplecionej, tym samym pozwala na szybki wzrost wydłużeniowy drzew w warunkach silnej konkurencji o światło przy jednoczesnym zachowaniu mechanicznych własności pnia.

Opisany układ piętrowy określony został jako funkcjonalny, w przeciwieństwie do tego, w którym piętrowość ograniczona jest jedynie do niewielkich, kilkukomórkowych pakietów. W artykule układ taki określony został jako niefunkcjonalny.

Takie rozróżnienie może być pomocne w wyjaśnianiu mechanizmu przebudowy niefunkcjonalnego kambium piętrowego. W naszych badaniach nie obserwowano zmiany nachylenia komórek wrzecionowatych w takim typie kambium. Wskazano natomiast, że u większości badanych gatunków w początkowym okresie rozwoju kambium dochodzi do intensywnego wzrostu intruzywnego w kierunku pionowym, czego efektem jest redukcja nieciągłości pięter prowadząca do ustalenia się funkcjonalnej struktury piętrowej.

WSTĘP

Badania morfogenezy roślin mają charakter interdyscyplinarny. Można wyróżnić w ramach

tych badań kilka szkół, które kładły nacisk na różne elementy tego złożonego procesu (strukturalną, fizjologiczną, biofizyczną, biochemiczną, genetyczną). Jedną z najciekawszych tkanek merystematycznych w badaniach morfogenezy roślin naczyniowych jest kambium. Na podstawie badań anatomiczno-rozwojowych drewna i łyka można prześledzić historię zdarzeń, jakie zachodziły w kambium w momencie odkładania się tych tkanek.

Kambium jest populacją komórek merystematycznych (Philipson i wsp. 1971; Hejnowicz 1980; Iqbal 1990; Larson 1994). Pod względem morfologicznym zaliczane jest do układu waskularnego, a pod względem funkcjonalnym do układu twórczego (Hejnowicz 1980).

W łodygach i korzeniach kambium występuje zwykle w postaci cylindrycznego pokładu komórek (Sanio 1873, Mischke 1890; Hejnowicz 1980). Komórki kambium dzielą się peryklinalnie i antyklinalnie (odpowiednio: równoległe i prostopadłe do cylindra kambium).

Wzrost komórek kambium odbywa się przede wszystkim w kierunku promieniowym a najliczniejszym typem podziałów są podziały peryklinalne. W tym typie podziałów ściany podziałowe ustawiają się równoległe do powierzchni organu zazwyczaj wzdłuż największej płaszczyzny komórki. Powierzchnia przegrody podziałowej jest najczęściej maksymalna, co świadczy o wysokiej specjalizacji kambium (Hejnowicz 1980). Podziały antyklinalne w komórkach wrzecionowatych kambium zachodzą rzadziej i wpływają na zwiększenie po-

wierzchni kambium. Mają niekiedy taką samą długość jak podziały peryklinalne (por. Krawczyszyn 1977).

Ze względu na sposób ułożenia końców komórek wrzecionowatych na przekroju stycznym, wyróżniamy zgodnie z klasyfikacją Bailey'a (1920) dwa typy kambium: piętrowe i niepiętrowe.

Starszym filogenetycznie typem kambium jest kambium niepiętrowe. Występuje u wszystkich gatunków roślin iglastych i u dużej części roślin dwuliściennych. Młodszym filogenetycznie typem kambium jest kambium piętrowe. Kambium piętrowe pojawiło się niezależnie w różnych taksonach roślin okrytonasiennych. Cecha ta ma, więc pochodzenie polifiletyczne (Carlquist 1988).

Kambium piętrowe było przedmiotem intensywnych badań u takich gatunków, jak na przykład *Dalbergia sissoo* Roxb. (Ghouse, Yunus 1974), *Tilia cordata* MILL. (Włoch 1985, 1987, 1988; Włoch i Bilczewska 1987; Włoch i Szendera 1989; Włoch i Wawrzyniak 1990; Włoch i Zagórska-Marek 1982; Włoch i Połap 1994, Włoch i in. 1993), *Aeschynomene virginica* (Cumbie 1984), *Entandrophragma cylindricum* (Hejnowicz, Zagórska-Marek 1974; Krawczyszyn i Romberger 1979).

Piętrowość kambium wiązana jest z podłużnymi podziałami antyklinalnymi, czyli ustawionymi prawie równolegle do podłużnej osi komórki wrzecionowatej. Wskutek takich podziałów komórki potomne mają niemal tę samą długość. Uważa się, że w kambium tego typu zwykle nie występuje wzrost komórek na długość, komórka zwężona po takim podziale rośnie jedynie na szerokość (Butterfield 1972; Cumbie 1984). Po kolejnych, podłużnych podziałach antyklinalnych danej komórki powstają komórki wrzecionowate równej długości, o końcach ułożonych na jednym poziomie. Zatem w kambium piętrowym produktem kolejnych podziałów podłużnych są styczne kompleksy (pakiety) komórek. W miarę upływu czasu stają się coraz szersze, co wiąże się z rozrostem obwodu kambium (Beijer 1927; Derr i Evert 1967; Butterfield 1972; Cumbie 1984). Pojedynczy taki kompleks składa się z komórek pochodzących z jednej komórki inicjalnej. W literaturze piętrowość opisywana jest liczbą komórek w piętrze, czyli w grupie komórek, których końce tworzą granicę piętra i rozwija się stopniowo w miarę grubienia łodygi.

Niektóre gatunki charakteryzują się bardzo regularną piętrowością, obejmującą znacznie więcej komórek w piętrze niż wynikałoby to ze wzrostu powierzchni kambium. Wskazuje to, że podłużne podziały antyklinalne nie są jedynymi zdarzeniami uczestniczącymi w tworzeniu piętrowości. Okazuje się, że powstawanie regularnej piętrowości jest stopniowym procesem redukowania nieciągłości pięter pomiędzy pakietami komórek poprzez wzrost intruzywny pomiędzy ścianami stycznymi. Podziały antyklinalne nie wpływają na ten proces (Kojs 2000).

Celem pracy jest przedstawienie etapów formowania piętrowości kambium, do którego prowadzą różne sposoby przebudowy układu komórek. Dyskutowana jest także funkcja piętrowości kambium.

MATERIAŁ I METODY

Materiałem wykorzystanym w badaniach było kambium i drewno gatunków rosnących w polskich ogrodach botanicznych i arboretach oraz zgromadzonych w ksylotece OB CZRB PAN, wymienionych w Tab. 1.

Próbki kambium o powierzchni ok. 1,5 mm na 3 mm utrwalono i zatopiono w eponie (Włoch i wsp. 2001). Zatopiony w eponie materiał krojono na ultramikrotomie na skrawki o grubości ok. 3 µm. Kolejne skrawki przykle-

Tabela 1. Zestawienie badanych w pracy gatunków z kambium piętrowym

Table 1. The list of investigated species with storeyed cambium

1. <i>Caragana arborescens</i> Lam.
2. <i>Colutea arborescens</i> L.
3. <i>Cytissus scoparius</i> Link
4. <i>Genista tinctoria</i> L.
5. <i>Hippophaë rhamnoides</i> L.
6. <i>Laburnum anagyroides</i> Med.
7. <i>Lonchocarpus sericeus</i> (Poir.) DC.
8. <i>Pongamia pinnata</i> Merrill
9. <i>Robinia pseudoacacia</i> L.
10. <i>Tamarix parviflora</i> DC.
11. <i>Tilia cordata</i> Mill.
12. <i>Wisteria floribunda</i> (Willd.) DC.

jano lepikiem Haupta na szkiełka podstawowe. Preparaty barwiono leukofuksyną (reakcja PAS) oraz dobarwiano błękitem toluidyny, po czym odwadniano w szeregu alkoholowym (20, 40, 60, 80, 100% alkohol etylowy; czysty izopropanol). Następnie preparaty zatapiano w euparalu.

W celu przygotowania próbek drewna materiał gotowano przez kilka dni po kilka godzin w wodzie destylowanej z dodatkiem gliceryny w celu zmiękczenia drewna, przekładając co pewien czas do zimnej wody w celu szybszego usunięcia powietrza. Tak przygotowane próbki pozostawiono dodatkowo na okres kilku tygodni w roztworze alkoholu z dodatkiem gliceryny (3:1) w celu dalszego zmiękczenia drewna. Następnie przy użyciu mikrotomu saneczkowego sporządzono serie skrawków stycznych. Przeciętna grubość skrawków drewna wynosiła 25–30 μm . Skrawki przyklejano na szkiełka podstawowe pokryte lepikiem Haupta. W celu dokładnego prześwietlenia i odpowietrzenia preparatów, poddano je procesowi kilkakrotne-

go gotowania przez ok. 15 min w 98% alkoholu etylowym i przekładania do zimnego alkoholu. Po kąpeli preparatów w trzech zmianach ksyleny zatopiono je bez barwienia w balsamie kanadyjskim.

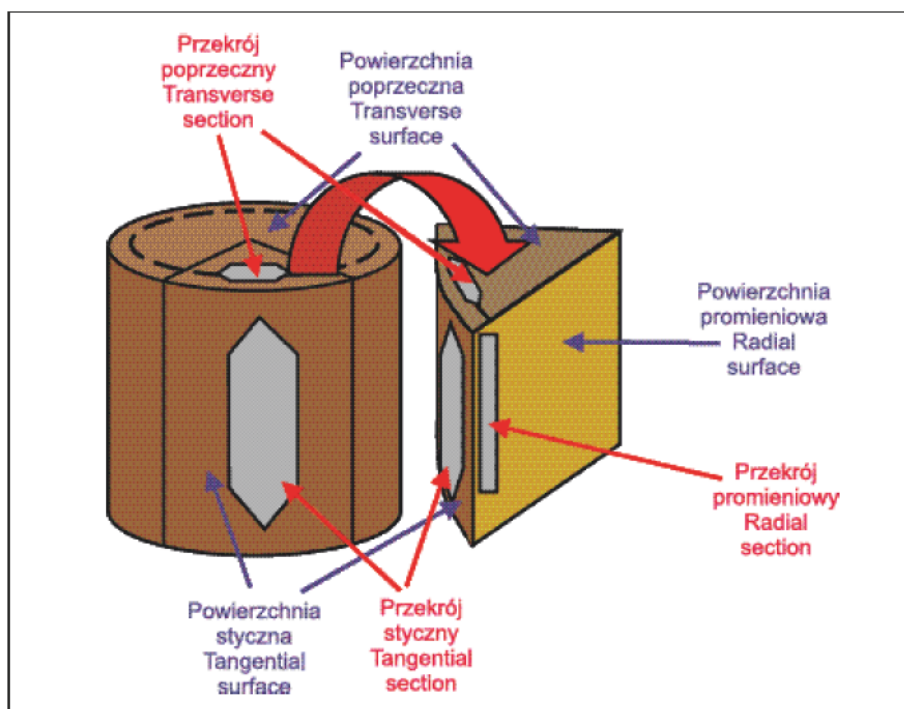
Tak przygotowane serie przekrojów kambium i drewna posłużyły jako podstawowy materiał do badań mikroskopowych. Fotografie serii przekrojów wykorzystano do dalszej analizy.

Na podstawie preparatów anatomicznych interpretowano mechanizmy przebudowy układu komórek kambium.

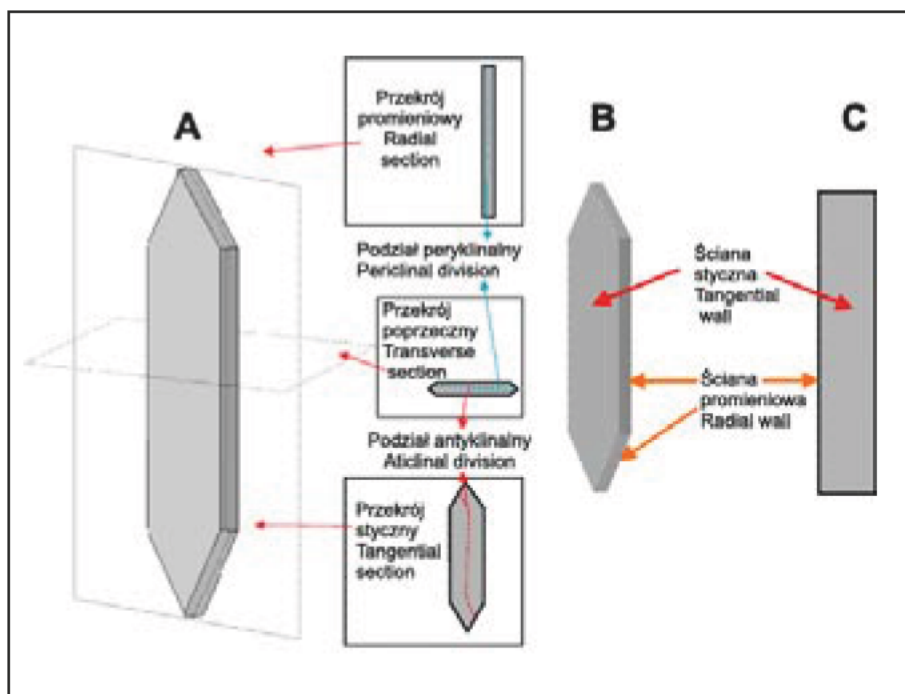
Metody analizy przekrojów i stosowaną w opisach terminologię przedstawiono na Ryc. 1 i 2.

WYNIKI I DYSKUSJA

Dzięki szybkiej zmianie orientacji inicjatorów wrzecionowatych w wyniku przebudowy poziomej, drzewa charakteryzujące się regularną piętrowością tworzą zaplecioną włókniistość, która zwłaszcza w warunkach silnej konkurencji o światło umożliwia szybki wzrost wydłużeniowy przy



Ryc. 1. Orientacja i kształt komórki wrzecionowatej kambium na trzech podstawowych przekrojach łodygi
Fig. 1. Orientation and shape of a fusiform cambial cell in the three basic sections through the stem



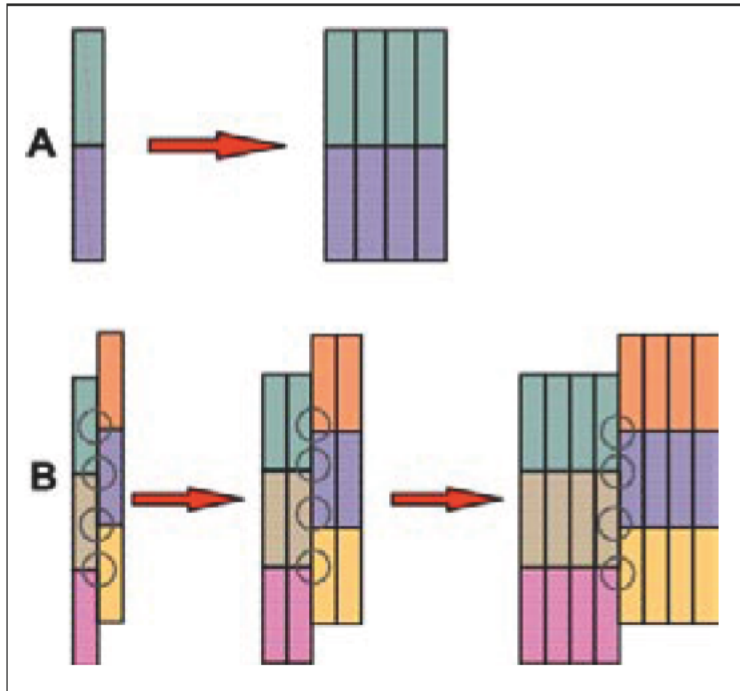
Ryc. 2. A) Podstawowy przestrzenny kształt komórki wrzecionowatej kambium (czternastościan) i trzy wyróżnione przekroje przez tę komórkę. W schemacie pominięto kontakty z komórkami promieniowymi. Niebieską przerywaną linią zaznaczono podział perykinalny, a czerwoną podział antyklinalny B) Uproszczony przestrzenny model komórki wrzecionowatej kambium C) Uproszczony dwuwymiarowy model przekroju stycznego komórki wrzecionowatej kambium

Fig. 2. A) Basic spatial shape of a fusiform cambial cell (tetradekahedron) and three selected sections through this cell. Contacts with ray cells are omitted in the diagram. The dashed blue line indicates periclinal division, and the red line – anticlinal division B) Simplified spatial model of the fusiform cambial cell C) Simplified two-dimensional model of the tangential section of the fusiform cambial initial

jednoczesnym zachowaniu dobrych własności mechanicznych pnia. Piętrowość taka może być nazwana funkcjonalną w odróżnieniu od piętrowości ograniczonej jedynie do pakietów komórek przesuniętych względem siebie, którą w tym artykule nazwaliśmy piętrowością niefunkcjonalną. Podział taki związany jest z tym, że zmiana kąta nachylenia komórek u gatunków z kambium charakteryzującym się piętrowością niefunkcjonalną wymuszałaby silny wzrost intruzywny zaburzający strukturę piętrową kambium. W naszych dotychczasowych badaniach nie zaobserwowaliśmy przebudowy poziomej kambium niefunkcjonalnie piętrowego natomiast stwierdziliśmy, że u większości przebadanych gatunków dochodzi do systematycznej redukcji nieciągłości pięter w wyniku przebudowy pionowej, co prowadzi do wykształcania się piętrowości funkcjonalnej.

Kambium piętrowe wykształca się z prokambium, które ma strukturę niepiętrową, w wyniku podłużnych podziałów antyklinalnych (Ryc. 3A) i wzrostu intruzywnego (Soh 1972, 1974; Cumbie 1984; Larson 1994). Piętrowość, zwłaszcza w początkowym okresie wzrostu promieniowego, może ograniczać się do kilkukomórkowych pakietów przesuniętych względem sąsiadujących nawet o połowę długości komórek (Ryc. 3B, 4A i 4B) (Kojs 2000). Powstaje wówczas szachownicowy układ komórek występujący na przykład u *Cytissus scoparius*, *Tamarix* sp., *Wisteria floribunda* czy *Colutea arborescens*.

Po utworzeniu się kilkukomórkowych pakietów tworzących pola szachownicy pojawia się tendencja do wyrównywania granic pięter (Ryc. 4A, B, C). Piętrowość obejmuje wówczas wiele



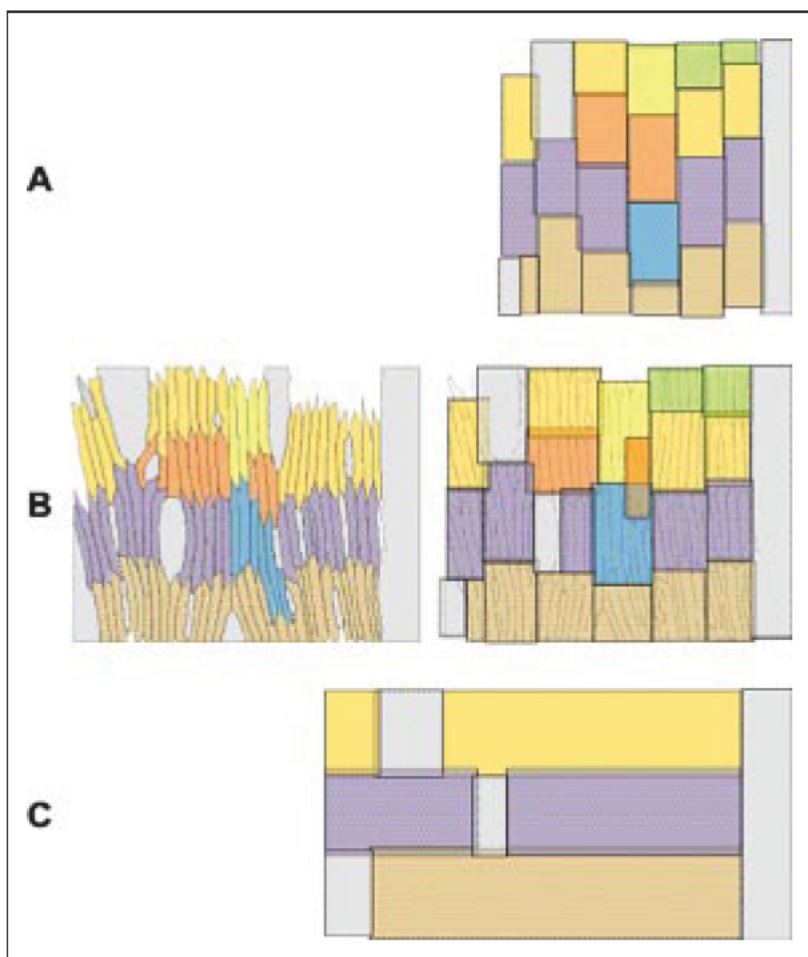
Ryc. 3. A) Model przedstawiający powstawanie pakietów komórek wrzecionowatych w wyniku podłużnych podziałów antyklinalnych B) Przesunięte względem siebie pakiety komórek wrzecionowatych powstałe w wyniku podłużnych podziałów antyklinalnych niepiętrowego prokambium. Kółkami zaznaczono miejsca nieciągłości pięter

Fig. 3. A) Model of the origin of packets of fusiform cambial cells as a consequence of longitudinal anticlinal divisions B) Packets of fusiform cells shifted in relation to the other packets, originated as a consequence of longitudinal anticlinal divisions of individual cells of the non-storeyed procambium. Discontinuities of storeys are marked with circles

pakietów, które nie mają wspólnego pochodzenia. W zjawisku tym uczestniczy ukierunkowany wzrost intruzywny inicjałów wrzecionowatych pomiędzy ściany styczne, bez udziału podłużnych podziałów antyklinalnych. U gatunków z regularnie wykształconym kambium piętrowym, jak na przykład u *Entandrophragma cylindricum* (Hejnowicz i Zagórska-Marek, 1974, Krawczyszyn i Romberger 1979), *Lonchocarpus sericeus* (obserwacje własne autorów) piętro obejmuje wiele pakietów komórek.

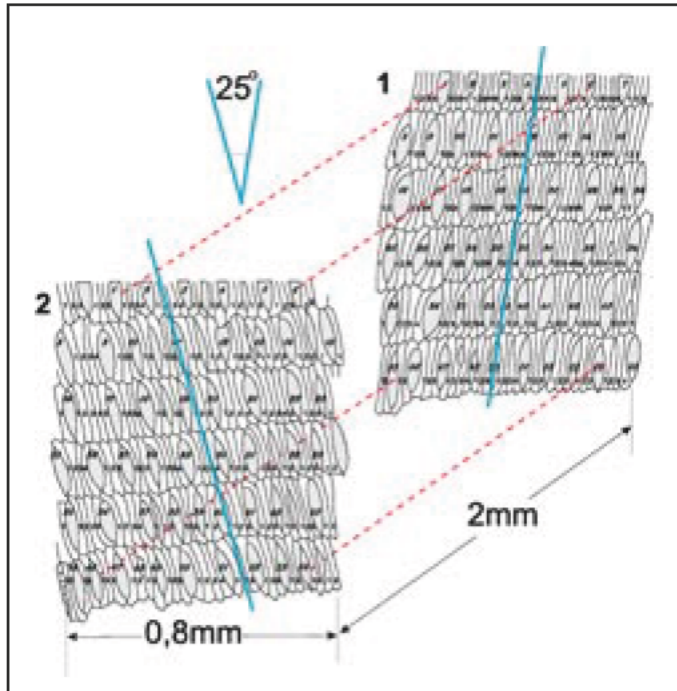
W kambiach z silnie wyrażoną piętrowością, jak na przykład u *Lonchocarpus sericeus*, często obserwowana jest cykliczna zmiana kąta nachylenia komórek wrzecionowatych, czego konsekwencją jest zapleciona włóknistość w drewnie. Na przekroju stycznym przez ksyłem, na podstawie układu komórek w pokładach

miększu osiowego można odczytać układ inicjałów wrzecionowatych, które funkcjonowały w okresie tworzenia się tych komórek (Ryc. 5). Granice pięter zachowane są w miększu osiowym i rozpoznawane dzięki charakterystycznemu zachodzeniu na siebie rozszerzonych końców komórek dwóch sąsiednich pięter. W pokładach miększu osiowego widoczny jest układ podwójnie piętrowy, w którym piętrowo ułożone są poza komórkami wrzecionowatymi również promienie, co oznacza, że nie przerastają wysokości komórek wrzecionowatych. W wybranych dwóch kolejnych warstwach miększu osiowego *L. sericeus*, oddalonych od siebie o 2 mm obserwuje się zmianę orientacji komórek o kąt około 25°. Etapy zmiany orientacji inicjałów wrzecionowatych kambium przedstawiono schematycznie na Ryc. 6. Takiej intensywnej



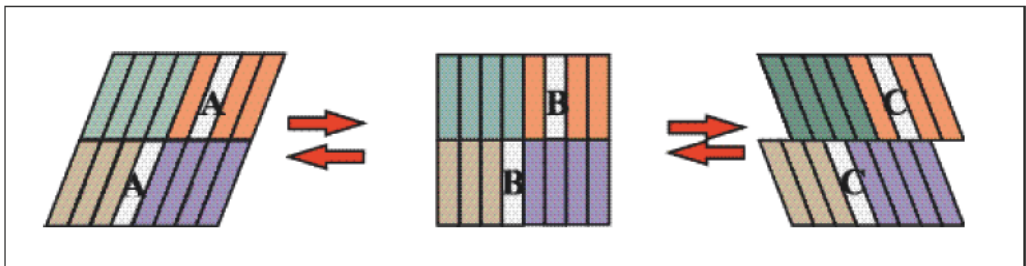
Ryc. 4. Proces przebudowy układu niefunkcjonalnie piętrowego w układ funkcjonalnie piętrowy wykonany na podstawie przekroju stycznego przez czteroletnie kambium *Cytisus scoparius* **A)** Początkowe położenie pakietów komórek wrzecionowatych zaznaczono prostokątami. Kolory prostokątów wskazują wspólne losy pakietów. Wyróżnione prostokąty kolorami jasnoniebieskim oraz jasnożółtym wskazują kompleksy najintensywniej uczestniczące w przebudowie, kolorem czerwonym pakiety eliminowane **B)** układ komórek wrzecionowatych kambium. Naniesione na ten układ prostokąty wskazują na zajście przebudowy pionowej w stosunku do sytuacji przedstawionej na Ryc. 4 A **C)** W wyniku przebudowy pionowej dochodzi do powstania dużych, poliklonalnych pięter komórek wrzecionowatych kambium

Fig. 4. Rearrangement of the non-functional storeyed arrangement into the functional storeyed arrangement is made on the base of tangential section through the 4-year-old cambium of *Cytisus scoparius* **A)** Initial position of packets of fusiform cells is marked with rectangles. Different colours show the history of cell packets. The complexes, which most intensively participate in the rearrangement, are marked with light blue and pale yellow, and the complexes eliminated during the rearrangement – with red **B)** Arrangement of fusiform cambial cells. Rectangles drawn on this diagram indicate the occurrence of vertical rearrangement of the cambium in respect to the situation shown in Ryc. 4 A **C)** In a consequence of vertical rearrangement large polyclonal storeys of fusiform cambial cells are formed



Ryc. 5. Dwa rysunki układu komórek miękiszu osiowego wykonane na podstawie dwóch przekrojów stycznych przez drewno *Lonchocarpus sericeus* o wymiarach 0,8 mm x 0,8 mm. Przekroje te oddalone są od siebie o ok. 2 mm w kierunku promieniowym. W okresie tym nastąpiła zmiana orientacji komórek o około 20°, co podkreślono niebieskimi liniami równoległymi do podłużnej osi komórek wrzecionowatych. Jest to przykład piętrowości, która cechuje się zdolnością do szybkiej zmiany orientacji komórek

Fig. 5. Two drawings of the arrangement of axial parenchyma cells, made on the base of two tangential sections 2mm away from each other in the radial direction through the piece of wood of *Lonchocarpus sericeus* 0,8 mm x 0,8 mm. The change of cell orientation, which has taken place during this period, is about 20°, which is marked with blue lines parallel to the long axis of the cell. This is an example of the storeyed arrangement of fusiform cambial cells, with the ability for fast change of orientation

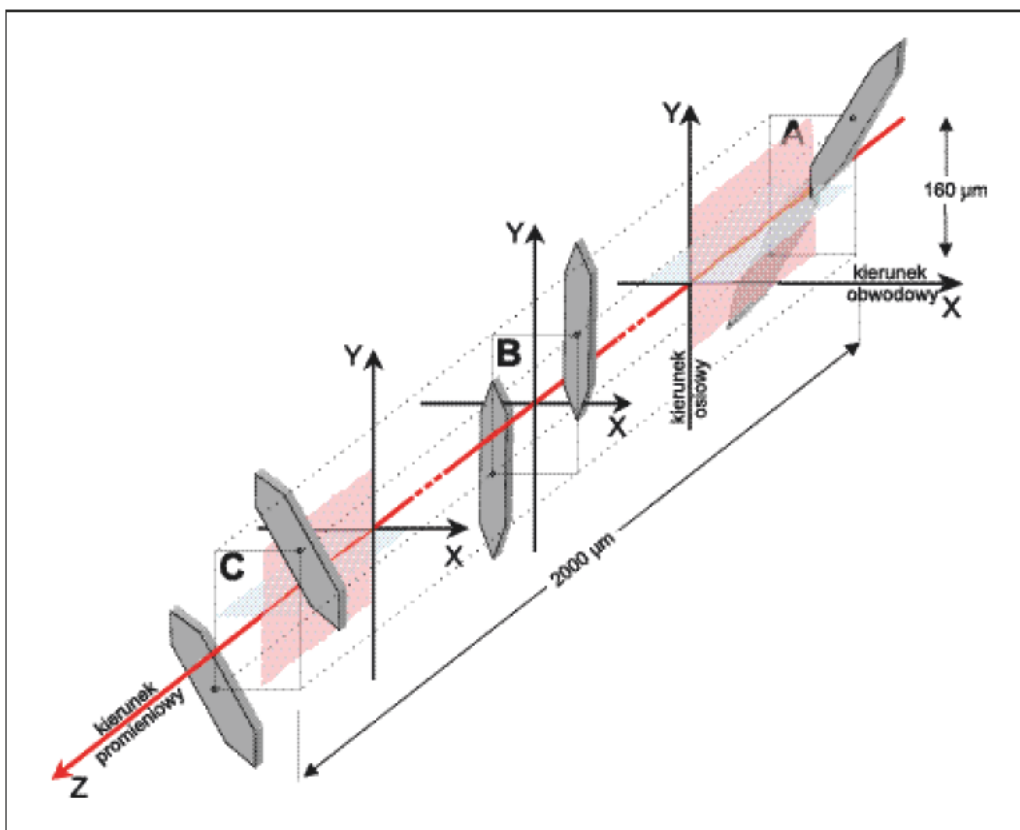


Ryc. 6. Model zmiany orientacji układu komórek wrzecionowatych kambium dwóch sąsiednich pięter. Przedstawiono trzy etapy tego procesu; literami A, B, C wyróżniono komórki, których położenie przeanalizowano na układzie współrzędnych x, y, z. Model ten opracowano na podstawie fragmentu Ryc. 5

Fig. 6. Model of the change of orientation of the fusiform cells in two neighbouring storeys. Three stages of this process are presented. Cells, which positions in the coordinate system x, y, z were investigated are marked with letters A, B, C. The model worked out on the base of the fragment of the Fig. 5

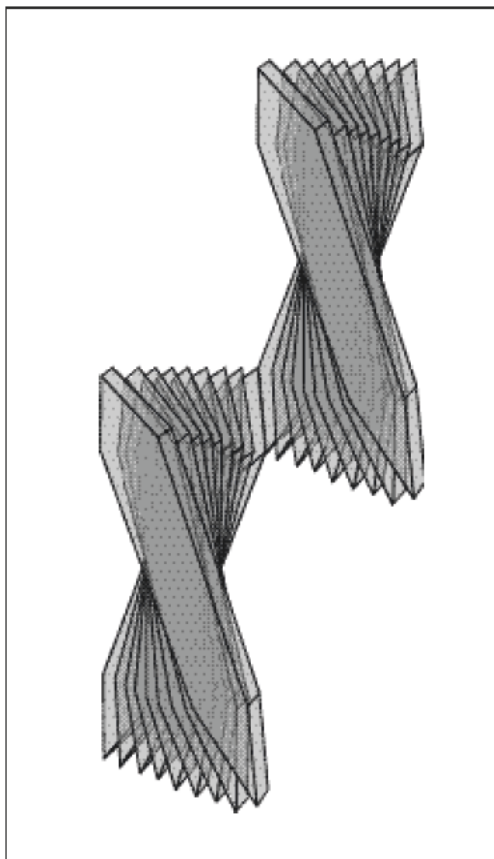
przebudowie układu komórek towarzyszy zmiana kontaktów między komórkami dwóch sąsiednich pięter. Przestrzenne relacje komórek wrzecionowatych w kolejnych stycznych pokładach miększu osiowego pokazano na Ryc. 7 i 8. Komórki zmieniając swoją orientację zmieniają jedynie położenie swoich końców, natomiast położenie ich środków geometrycznych nie ulega zmianie, przez co komórki w dwóch sąsiednich piętrach, które początkowo miały ze sobą kontakt (7A) tracą go (7B i C) nie oddalając się od siebie.

Zmiana orientacji komórek wrzecionowatych jest możliwa dzięki ich naprzemiennemu ułożeniu w sąsiednich rzędach promieniowych (Ryc. 9). Ułatwia to zachodzenie wzrostu intruzywnego pomiędzy ściany styczne komórek w sąsiednim rzędzie promieniowym. W ostatnim czasie do interpretacji mechanizmu przebudowy włączono analizę przestrzennej zmiany relacji między komórkami kambium, w związku z czym został postawiony problem rozdzielenia wzrostu intruzywnego pomiędzy ściany styczne i promieniowe (Kojs 2000; Włoch i in. 2001; Włoch i in. 2002).



Ryc. 7. Schemat przedstawiający przestrzenną relację komórek wrzecionowatych w kolejnych stycznych przekrojach, odpowiadających odłożeniu 2 mm pokładu ksylemu. Płaszczyznę promieniową zaznaczono kolorem różowym, natomiast płaszczyznę poprzeczną kolorem niebieskim. Prostokąty A, B, C oznaczają płaszczyzny styczne, a ich przeciwległe rogi wskazują na stałe położenie środków komórek wrzecionowatych, zmieniających kąt nachylenia względem osi Y. Schemat ten nie uwzględnia nieznacznego przyrostu powierzchni kambium

Fig. 7. Diagram presenting spatial relation of the fusiform initials in the consecutive sections, corresponding to the layers of xylem 2 mm away from each other. Radial plane is marked with pink, and the transverse plane is marked with blue. Rectangles A, B, C represent tangential planes, and their opposite angles indicate the geometrical center of cells, which change the inclination to the axis Y. Slight increase of cambial surface is omitted



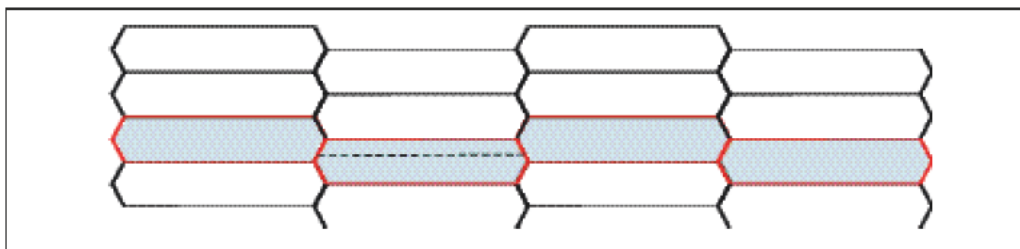
Ryc. 8. Przestrzenna rekonstrukcja wzajemnego położenia dwóch komórek w sąsiednich piętrach wykonana na podstawie serii przekrojów stycznych, nawiązująca do Ryc. 7

Fig. 8. Spatial reconstruction of relative position of two cells in neighbouring stories, worked out on the base of tangential sections, referring to Fig. 7

Układ piętrowy w stosunku do niepiętrowego jest nowym osiągnięciem ewolucyjnym. Dotychczas nie zastanawiano się jaki jest związek między wykształceniem piętrowości, a funkcjonowaniem systemu przewodzącego i wzmacniającego u roślin drzewiastych. Ciągłość pięter jest, jak się wydaje, warunkiem koniecznym do zajścia intensywnej przebudowy poziomej, która polega na zmianie orientacji komórek kambium przy jednoczesnym zachowaniu stałej wysokości pięter. W tym układzie zasięg wzrostu intruzywnego jest minimalny. W przypadku układu szachownicowego przebudowa pozioma jest utrudniona lub wręcz niemożliwa (Ryc. 10) bez intensywnego wzrostu intruzywnego. W kambiach, w których piętrowość obejmuje niewielką liczbę komórek, podobnie jak w kambiach niepiętrowych obserwuje się dość często wzrost intruzywny o dużym zasięgu pomiędzy ścianami stycznymi odbywający się w osi pnia i jednocześnie częste eliminacje, czyli przebudowa pionowa.

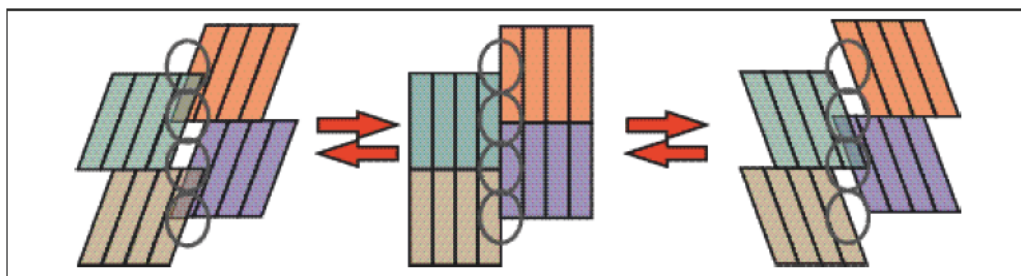
Przypuszczalnie istotą funkcjonalnej piętrowości kambium jest minimalizacja wzrostu intruzywnego, a tym samym nakładów energetycznych zużywanych na przebudowę. W tym świetle układ szachownicowy jest zbliżony do układu niepiętrowego, bo – choć wykazuje morfologiczną piętrowość – uniemożliwia realizację programu przebudowy poziomej przy niewielkim wzroście intruzywnym i tym samym może być uważany za układ niefunkcjonalnie piętrowy.

Najpowszechniej występującym sposobem przebudowy jest stopniowe redukowanie nieciągłości pięter przez wzrost intruzywny po-



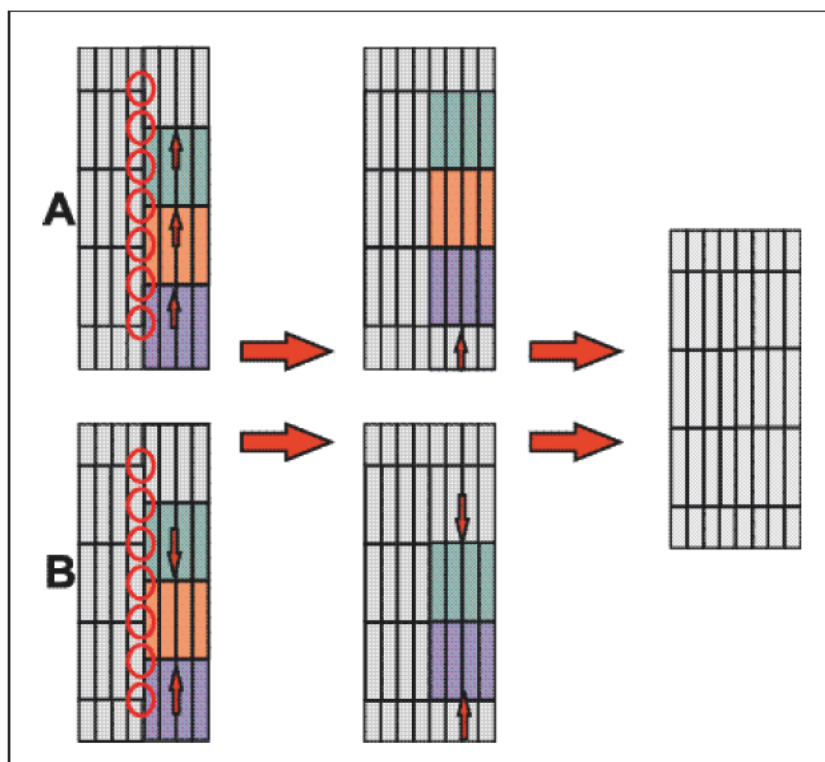
Ryc. 9. Schemat układu komórek kambium na przekroju poprzecznym. Komórki w sąsiednich rzędach promieniowych ułożone są naprzemiennie. Komórki inicjalne obrysowano kolorem czerwonym i zaznaczono na niebiesko. Linia przerywana wskazuje położenie ściany podziałowej przyszłego podziału peryklinalnego

Fig. 9. Diagram of the arrangement of cambial cells in the transverse section. Cells in neighboring radial files are shifted against each other. Initial cells are outlined with red and colored with blue. Dashed line shows the predicted position of the division wall in the future periclinal division



Ryc. 10. Hipotetyczne następstwo zmiany orientacji komórek w pakietach ułożonych szachownicowo. Bez udziału wzrostu intruzywnego pomiędzy ściany styczne przebudowa na tej drodze jest niemożliwa. Kółkami zaznaczono miejsca przesunięcia pakietów względem siebie i skutek po zmianie orientacji

Fig. 10. Hypothetical consequence of the change of fusiform cells orientation in cambium with chessboard pattern of cell packets. The rearrangement is impossible without intensive intrusive growth in between tangential walls. Displacements of packets and the consequence of their reorientation are marked with circles



Ryc. 11. Wyrównywanie granic pięter poprzez wzrost intruzywny pomiędzy ściany styczne A) górne końce grupy komórek rosną intruzywnie i jednocześnie ich dolne końce są eliminowane, co sprawia wrażenie przesuwania się kompleksów względem siebie B) Eliminacja całych kompleksów poprzez wzrost intruzywny końców komórek należących do górnego i dolnego piętra

Fig. 11. Leveling of the boundary of the storeys by the intrusive growth in between tangential walls A) upper ends of the group of cells grow intrusively and their lower ends are eliminated, which looks as if the complexes migrate B) Elimination of whole complexes due to the intrusive growth of the ends of the cells from the upper and the lower storey

między ściany styczne. Grupa komórek wydłuża się na jednym końcu i jest skracana na drugim, co sprawia wrażenie przesuwania się kompleksów względem siebie (Ryc. 11A). Znacznie rzadziej obserwowano sytuacje, w których całe kompleksy były eliminowane (Ryc. 11B). Zdarzenia te są jednak spektakularne, ponieważ powodują gwałtowną zmianę układu komórek przy stopniowej redukcji nieciągłości pięter. Efektem obu tych sposobów przebudowy jest powstanie regularnej piętrowości, ułatwiającej zmianę kąta nachylenia komórek wrzecionowatych względem osi pnia, a więc powstanie piętrowości funkcjonalnej.

SUMMARY

Due to the fast change of the orientation of fusiform initials in a consequence of the horizontal rearrangement, trees with regular storeyed arrangement form interlocked grain, enabling fast growth of a tree in conditions of strong competition for light, with maintenance of the mechanical properties of a trunk.

The described storied arrangement may be regarded as functional, in contrast to the storied arrangement which is limited to the small packets of cells, shifted against each other, and called non-functional in this article.

This division may be useful in explanation of the mechanism of rearrangement: change of the inclination of fusiform cells in species with non-functional cambium would evoke the intensive intrusive growth, disordering storeyed arrangement in the cambium.

In our investigation the horizontal rearrangement in the non-functional cambium was not observed so far; however it was shown that in the most of the investigated species the gradual reduction of storeys discontinuity is a consequence of vertical rearrangement, what leads to the formation of functional storeyed arrangement.

LITERATURA

Bailey, I.W. 1920, The formation of the cell plate in the cambium of the higher plants. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 6: 197-200.
Beijer, J.J. 1927, Die Vermehrung der radialen Reihen im Cambium. *Recl. Trav. Neerl.* 24: 631-786.

Butterfield, B.G. 1972, Developmental changes in the vascular cambium of *Aschynomene hispida* Willd. *N.Z.J. Bot.* 10: 373-386.
Carlquist, S. 1988, Comparative wood anatomy. In series: Springer Series in Wood Anatomy ed. T. E. Timell. Springer-Verlag, Berlin.
Cumbie, B.G. 1984, Origin and development of the vascular cambium in *Aeschynomene virginica*. *Bull. Torrey Bot. Club* 111: 42-50.
Derr, W.F. & R.F. Evert, 1967, The cambium and the seasonal development of the floem in *Robinia pseudoacacia*, *Amer. J. Bot.* 54: 147-153.
Ghouse A.K.M. & M. Yunus. 1974, Cambial structure in *Dalbergia*. *Phytomorphology* 24: 152-158.
Hejnowicz, Z. 1980, Anatomia i histogeneza roślin naczyniowych. I wyd. PWN. Warszawa.
Hejnowicz, Z. & B. Zagórska-Marek. 1974, Mechanism of changes in grain inclination in wood produced by storeyed cambium. *Acta Soc. Bot. Pol.*, 43: 381-398.
Iqbal, M. (ed.) 1990, The vascular cambium. John Wiley & Sons Inc., New York, Chichester, Toronto, Brisbane, Singapore.
Kojs P. 2000, The mechanisms of cell rearrangement in storied cambium of selected woody species (in Polish) D. Phil. Thesis. Silesian University. Katowice
Krawczyszyn, J. 1977, The transition from non-storeyed to storeyed cambium in *Fraxinus excelsior*. 1. The occurrence of radial anticlinal divisions. *Can. J. Bot.*, 55: 3034-3041
Krawczyszyn J. & J.A. Romberger. 1979, Cyclical cell length changes in wood in relation to storied structure and interlocked grain. *Can. J. Bot.* 57: 787-794.
Metcalf, C.R. & L. Chalk. 1965, Anatomy of the dicotyledons. Ed. 3 Vol. 2. University Press, Oxford. (Pierwsza edycja 1950)
Larson, P.R. 1994, The vascular cambium: Development and structure. In series: Springer Series in Wood Science (ed.) T. E. Timell. Springer-Verlag. Berlin, Heidelberg, New York, London, Paris, Tokyo, Hong Kong, Barcelona, Budapest.
Mischke, K. 1890, Beobachtungen über das Dickenwachstum der Coniferen. *Bot. Cbl.* 44: 39-43, 65-71, 97-102, 137-142, 169-175.
Philipson, W.R., J.M. Ward & B.G. Butterfield. 1971, The vascular cambium, its development and activity. Chapman and Hall Ltd. London.

- Sanio K.** 1873, Anatomie der gemainen Kiefer (*Pinus sylvestris* L.). Jahrb. Wiss. Bot., 9: 50-126.
- Soh W.Y.** 1972, Early ontogeny of vascular cambium I. Ginkgo biloba. Bot. Mag. Tokyo 85: 111-124.
- Soh W.Y.** 1974, Early ontogeny of vascular cambium II. Aucuba japonica and Weigela coraeensis. Bot. Mag. Tokyo 87: 17-32.
- Włoch W.** 1985, Time-variable frequency of events in domains of *Tilia* cambium., Acta Soc. Bot. Pol., 54: 29-40.
- Włoch W.** 1987, Transition areas in the domain patterns of storeyed cambium of *Tilia cordata* Mill. Acta Soc. Bot. Pol., 56: 645-665.
- Włoch W. & E. Bilczewska.** 1987, Fibrillation of events in the cambial domains of *Tilia cordata* Mill. Acta Soc. Bot. Pol. 56: 19-35.
- Włoch W.** 1988, Chiralne zdarzenia komórkowe i wzór domenowy w kambium lipy (*Tilia cordata* Mill.). Prace naukowe Uniwersytetu Śląskiego w Katowicach nr 980.
- Włoch W. & E. Połap.** 1994, Zdarzenia komórkowe i ich lokalizacja w trakcie tworzenia wzoru domenowego w kambium *Tilia cordata* Mill., Acta Soc. Bot. Pol., 63: 215-228.
- Włoch W. & W. Szendera.** 1989, The storeyed and non-storeyed arrangement of rays in the storeyed cambium of *Tilia cordata* Mill. Acta Soc. Bot. Pol., 58: 211-228.
- Włoch W. & S. Wawrzyniak.** 1990, The configuration of events and cell growth activity in the storeyed cambium of the linden (*Tilia cordata* Mill.). Acta Soc. Bot. Pol., 59: 25-43.
- Włoch W. & B. Zagórska-Marek.** 1982, Reconstruction of storeyed cambium in the linden. Acta Soc. Bot. Pol., 51: 215-228.
- Włoch W., J. Karczewski & B. Ogrodnik.** 1993, Relationship between the grain pattern in the wood, domain pattern and pattern of growth activity in the storeyed cambium of trees. Trees Struct. Funct., 7: 137-143.
- Włoch W., Mazur E. & P. Kojs.** 2001, Intensive change of inclination of cambial initials in *Picea abies* (L.) Karst. tumours. Trees 15: 498-502.
- Włoch W., Mazur E., Bełtowski M.** 2002, Formation of spiral grain in the wood of *Pinus sylvestris* L. Trees 16: 306-312.