

BEATA ZAGÓRSKA-MAREK

## ONTOGENEZA KAMBIUM

### I. Ogólna morfologiczna i rozwojowa charakterystyka kambium

Kambium jest merystemem wtórnej tkanki waskularnej spotykanym u roślin odznaczających się przyrostem wtórnym. Ze względu na swe położenie jest zaliczane do merystemów bocznych. W dojrzałych organach osiowych rośliny (łodyga, korzeń) kambium tworzy zamknięty zazwyczaj cylinder komórek merystematycznych zawartych pomiędzy łykiem i centralnie położonym drewnem.

Istnieją dwa typy komórek kambium: komórki wrzecionowate i komórki promieniowe. Aktywność podziałowa komórek wrzecionowatych (podziały peryklinalne — równoległe do powierzchni kambium) jest przyczyną wytwarzania elementów podłużnego systemu przewodzącego wtórnego drewna i łyka. Komórki promieniowe występujące w zespołach zwanych promieniami produkują promienie łykodrzewne wchodzące w skład systemu przewodzącego poprzecznego. W wyniku podziałów peryklinalnych komórki kambium tworzą rzędy radialne, ciągłe od floemu do ksylemu. W każdym rzędzie w strefie kambium znajduje się komórka inicjalna oraz jej najmłodsze pochodne: komórki macierzyste floemu i komórki macierzyste ksylemu [85, 86, 30, 43]. Komórki te morfologicznie nie różnią się, albowiem komórki macierzyste ksylemu i floemu są komórkami merystematycznymi i też dzielą się peryklinalnie. Różnica pomiędzy komórką inicjalną a przylegającą do niej również dzielącą się komórką nieinicjalną polega na tym, że wszystkie pochodne komórki nieinicjalnej po pewnym czasie opuszczają strefę kambium różnicując się w elementy bądź ksylemu bądź floemu, podczas gdy po każdym podziale peryklinalnym komórki inicjalnej jedna z jej dwóch pochodnych zawsze pozostaje w strefie kambium przejmując rolę komórki inicjalnej. Pojęcie komórki inicjalnej ma zatem znaczenie nie tyle strukturalne ile rozwojowe — jest to komórka, z której powstają wszystkie inne komórki strefy kambium oraz drewna i łyka należące do jednego rzędu radialnego. Istnieją dwa sposoby rozumienia terminu kambium: szeroki i wąski. Pierwszy ujmuje kambium jako strefę komórek dzielących się pomiędzy różnicującym się drewnem i łykiem, według drugiego kambium to wyłącznie warstwa komórek inicjalnych.

Obydwa typy komórek kambialnych, tzn. wydłużone komórki wrzecionowate i prawie izodiametryczne komórki promieniowe aczkolwiek odrębnie morfologicznie posiadają podobną ultrastrukturę [77]. Liczne obserwacje wskazują na możliwość przechodzenia jednego typu komórki kambialnej w drugi. Powszechne jest skracanie się drogą eliminacji końców i dzielenie się ścianami poprzecznymi komórek wrzecionowatych w trakcie ich przemiany w komórki promieniowe. Jest to jeden ze sposobów zwiększania rozmiarów i liczby promieni w rozrastającym się powierzchniowo kambium. Proces odwrotny — zamiana komórek promieniowych w komórki wrzecionowate — występuje rzadziej. Obserwowany był u niektórych dwuliściennych [23, 12] oraz w zrastającym się po poprzecznym nacięciu kambium modrzewia [38]. Zjawisko przemiany komórek wrzecionowatych w promieniowe i vice versa należy najprawdopodobniej wiązać ze wspomnianą wyżej jednolitością budowy submikroskopowej obydwu typów komórek. W zależności od ułożenia komórek wrzecionowatych wyróżniamy zgodnie z klasyfikacją Bailey'a [2] dwa zasadnicze typy morfologiczne kambium: kambium piętrowe i niepiętrowe. Odmienność strukturalna obydwu typów kambium polega na tym, że w kambium piętrowym komórki oglądane na przekroju stycznym są ułożone w horyzontalne szeregi tzw. piętra, końce komórek należących do jednego piętra występują na tym samym poziomie, podczas gdy w kambium niepiętrowym brak podobnego uporządkowania — końce komórek leżą na różnych poziomach. Kambium piętrowe i niepiętrowe różni się nie tylko ułożeniem komórek wrzecionowatych lecz również długością tych komórek. Piętrowej strukturze kambium towarzyszą krótsze komórki wrzecionowate. Obydwie te cechy: występowanie krótkich komórek wrzecionowatych i ich piętrowe ułożenie są cechami roślin stojących na wysokim szczeblu rozwoju filogenetycznego [2]. Najdłuższe komórki wrzecionowate można spotkać u nagonasiennych — u *Sequoia* do 9000  $\mu\text{m}$  — gdzie piętrowy układ komórek w kambium nie występuje. U okrytonasiennych długie komórki wrzecionowate posiadają rośliny o prymitywnych cechach budowy anatomicznej drewna. Jedne z najkrótszych komórek (175—200  $\mu\text{m}$ ) są spotykane u przedstawicieli wyspecjalizowanej rodziny *Papilionaceae*, gdzie jednocześnie częstym zjawiskiem jest piętrowość kambium (*Robinia*, *Dalbergia*, *Laburnum* i inne rodzaje). Piętrowe ułożenie komórek wrzecionowatych w kambium pojawiło się w kilku odrębnych pniach rozwojowych świata roślinnego w sposób niezależny, świadczy o tym występowanie kambium piętrowego w takich rodzajach należących do różnych rzędów jak: *Tilia*, *Robinia*, *Dispyros*, *Entandrophragma*, *Tamarix* itd. Cecha ta ma więc pochodzenie polifiletyczne.

Promienie w kambium są zespołami komórek izodiametrycznych na przekroju stycznym. W zależności od liczby komórek w najszerszym miejscu promienie mogą być jedno-, dwu- lub wielorzędowe, mogą mieć też różną wysokość. Wysokość pro ni jest zawsze większa od ich szerokości. Rodzaj, wielkość, liczba przypadająca na jednostkę powierzchni oraz rozmieszczenie promieni na powierzchni kambium stanowi dość typową, specyficzną dla gatunku cechę. Istnieją gatunki posiadające promienie wyłącznie jednorzędowe (z rodzajów: *Salix*, *Aesculus*, *Populus*) lub wyłącznie wielorzędowe (z rodzaju *Platanus*). Najczęściej oby-

dwa rodzaje promieni występują jednocześnie — promienie jednorzędowe są wówczas początkowymi etapami rozwoju promienia [43]. Charakter szczególnie ma ułożenie promieni w kambium piętrowym. Promienie mogą mieć tu wysokość pięter komórek wrzecionowatych lub większą, mogą być uszeregowane piętrowo — powtarzać niejako piętrowy układ komórek wrzecionowatych — lub też tworzyć układ niepiętrowy. Gdy promienie są ułożone piętrowo, ich wysokość jest na ogół mniejsza od wysokości piętra komórek wrzecionowatych, tak jest u licznych gatunków z rodzaju *Dalbergia* i u gatunku *Entandrophragma cylindricum*, choć zdarzają się również długie promienie ułożone piętrowo — u *Sterculia tragacantha* wysokość piętrowo ułożonych promieni jest równa wysokości trzech pięter komórek wrzecionowatych [63]. Niekiedy długie i krótkie promienie występujące w kambium jednocześnie są odmiennie rozmieszczone: jedne tworzą układ piętrowy, drugie zaś nieuporządkowany [68]. Piętrowe ułożenie promieni może ale nie musi towarzyszyć piętrowemu ułożeniu komórek wrzecionowatych. Sytuacja odwrotna — piętrowe ułożenie promieni przy niepiętrowym układzie komórek wrzecionowatych nie jest spotykana.

Procent powierzchni kambium zajmowany przez promienie zależy od wielkości i liczby promieni. U iglastych, gdzie większość promieni jest jednorzędowa, komórki promieniowe zajmują około 10% powierzchni kambium [2, 84]. U liściastych istnieje duża zmienność rozmiarów powierzchni zajmowanej przez promienie: od 5% u *Aeschynomene hispida* [17], poprzez 40% u niektórych gatunków z rodzaju *Dalbergia* [33] aż do 75% u *Dillenia indica* [34].

Kambium jest tkanką rozwijającą się dynamicznie i zdolną do szybkich zmian struktury, polegających z jednej strony na przemianach niepiętrowego układu komórek w układ piętrowy i vice versa, z drugiej zaś na tworzeniu się podłużnych zafalowań w układzie komórek. W historii kambium można wyróżnić dwa równoległe biegnące procesy rozwojowe: ontogenetyczny wzrost powierzchni kambium, z czym wiąże się rozwój piętrowej lub niepiętrowej struktury oraz ontogenetyczne zmiany nachylenia komórek prowadzące do wytworzenia falistej struktury kambium. U podstaw wszelkich zmian jakie w kambium towarzyszą obydwu tym procesom leżą podziały komórkowe i wzrost intruzywny zasługujące na miano elementarnych procesów rozwojowych.

## II. Elementarne procesy rozwojowe w kambium

### Wzrost intruzywny

Koncepcja wzrostu intruzywnego komórek, której autorami są Sinnott i Bloch [74], poprzedzona została dwiema teoriami stawiającymi sobie za cel wyjaśnienie zmian we wzajemnym położeniu komórek w kambium. Pierwszą była koncepcja wzrostu ślizgowego [58], druga mówiła o wroście symplastycznym komórek kambialnych [70]. W myśl pierwszej teorii każda komórka rośnie niezależnie i pod-

czas tego wzrostu tworzą się nowe kontakty pomiędzy komórkami — ściany komórek sąsiadujących ze sobą ślizgają się po sobie. Nastęstw wzrostu ślizgowego takich jak na przykład wzajemne przesuwanie się odpowiadających sobie pierwotnych pól jamkowych w ścianach sąsiadujących ze sobą komórek kambium — nie znaleziono. Postulowana w koncepcji wzrostu symplastycznego jednakowa prędkość wzrostu ścian kontaktujących się komórek byłaby z kolei, jak to wynika z wszechstronnych badań Bannana zbyt mała aby mogła tłumaczyć dużą szybkość zmian wzajemnego ułożenia komórek spotykaną niekiedy w kambium niepiętrowym.

Do sformułowania teorii wzrostu intruzywnego przyczyniły się badania wzrostu merystemu wierzchołkowego korzeni traw. Sinnott i Bloch spostrzegli, że nie wszystkie części ściany komórkowej rosną z jednakową prędkością. Wzrost może być ograniczony do ściśle określonego miejsca. W miarę wzrostu pojawiać się mogą nowe kontakty komórek bez zmiany kontaktów już utworzonych. Wspomniani autorzy użyli dla określenia tego typu wzrostu, stosowanego do dziś terminu „wzrost intruzywny” i stwierdzili jednocześnie, że występowaniem wzrostu intruzywnego w kambium można tłumaczyć zmiany obserwowane w tej tkance.

Wzrost intruzywny pojawia się w kambium w chwili zakończenia pierwotnego wzrostu organu na długość. Jest on jedną z przyczyn występowania ostrych zakończeń komórek wrzecionowatych. Cecha ta odróżnia komórki kambium od prostokątnych w zarysie komórek prokambium [21]. W komórce kambialnej wzrost intruzywny jest ograniczony do bardzo wąskiej powierzchni ściany tuż przy jej krawędzi [37], przy czym może występować na każdej krawędzi komórki. W kambium niepiętrowym skrócone po podziale antyklinálním skośnym komórki wrzecionowate wydłużają się poprzez wzrost wierzchołkowej krawędzi promieniowej (szczytowy wzrost intruzywny). Jeżeli wzrost pojawia się na bocznej krawędzi promieniowej to powoduje rozgałęzienie się komórki wrzecionowatej [54, 89, 87, 88]. Wzrost intruzywny krawędzi podłużnej powoduje z kolei wklonowanie się komórki rosnącej intruzywnie pomiędzy komórki należące do sąsiedniego rzędu radialnego. Wzrost taki występuje podczas eliminacji komórek inicjalnych z kambium.

Panuje pogląd, że wzrostowi intruzywnemu towarzyszy lokalne rozpuszczanie blaszki środkowej znajdującej się na przedzie rosnącego intruzywnie końca. O zmianach w blaszkach środkowych znajdujących się w pobliżu takich końców wspomina Esau [30]. Wenham i Cusick [83] zajmujący się badaniem wzrostu intruzywnego młodych włókien wtórnego drewna tłumaczą rozpuszczaniem blaszki środkowej zaokrąglenie się pierwotnie wielokątnych w zarysie komórek przylegających do rosnącego intruzywnie końca. Uważają oni, że jest to zjawisko analogiczne do tego jakie występuje w parenchymie podczas powstania schizogenicznych przestworów międzykomórkowych, co opisane zostało przez Priestleya [69]. W obydwu przypadkach czynnikiem wywołującym zaokrąglenie się rozklejonych komórek byłby ich turgor (młode, dojrzewające włókna są żywe i cienkościenne). Czynnikiem decydującym o rozwoju przestrzeni zajmowanej przez rosnący intruzywnie koniec jest wzrost radialny komórek. O ile wzrost taki występuje — wspomniana



przestrzeń zwiększa się poprzez symplastyyczny wzrost wkliniwanego końca i przylegających doń komórek. Brak wzrostu radialnego, np. w drewnie wytwarzanym pod koniec okresu wegetacyjnego oraz małą ilość ścian stycznych dostępnych dla rosnącego intruzywnie końca wspomniani autorzy [83] wymieniają jako czynniki ograniczające wzrost intruzywny.

Powszechnie przyjmowano dotąd, że wzrost intruzywny nie występuje w kambium piętrowym [68]. Brak wzrostu intruzywnego i podłużne podziały antyklinalne są uważane za czynniki utrzymujące piętrową strukturę kambium. Niewątpliwym przejawem wzrostu intruzywnego jest jednak w kambium piętrowym *Aeschynomene* odtwarzanie ostrych zakończeń komórek wrzecionowatych po podziale antyklinalnym [13]. U *Entandrophragma* zaś i u *Tilia* niewielki co do zasięgu wzrost intruzywny, pojawiający się na bocznych krawędziach promieniowych końców komórek wrzecionowatych, umożliwia zmianę położenia tych końców na granicy pięter [54, 88]. Słuszniejsze zatem wydaje się mówienie nie o braku wzrostu lecz o ograniczonym co do zasięgu wzroście intruzywnym w kambium piętrowym. Szczególny przypadek odnotowano podczas badań kambium *Tilia*, gdzie w wyniku szczytowego intensywnego wzrostu intruzywnego powstała pewna liczba długich komórek ułożonych niepiętrowo [88]. W kambium *Fraxinus*, gdzie istnieją warunki dla powstawania lokalnie piętrowej struktury kambium (patrz rozdz. III), podziały antyklinalne zachodzą ze zbyt małą częstotliwością aby uważać je za główną przyczynę piętrowego miejscami ułożenia komórek wrzecionowatych. Czynnikiem współdziałającym z podłużnymi podziałami mogłby być ograniczony co do zasięgu (mniejszy niż w kambium niepiętrowym i nieco większy niż w kambium piętrowym) wzrost intruzywny wyrównujący położenie końców sąsiednich komórek [62].

Wzrost intruzywny przeciwnie skierowanych końców komórek inicjalnych nie jest jednakowy. W przypadku *Thuja occidentalis* silniej wydłużają się końce bazalne [5], zaś u *Pinus* — apikalne [9, 14]. Różnice w intensywności wydłużania pomiędzy obydwoma końcami komórek wrzecionowatych stwierdzono też u drzew liściastych — u *Liriodendron* [24]. Również w kambium piętrowym wzrost intruzywny może się pojawiać w sposób polarny — u *Entandrophragma* przeciwnie skierowane końce komórkowe różnią się częstotliwością występowania rozdrożeń w stosunku 14 : 1 [89], u *Tilia* zaś w stosunku 1,5 : 1 [88].

Rozmieszczenie wzrostu intruzywnego na powierzchni kambium jest zagadnieniem bardzo mało poznanym. Z badań Bannana [5] wynika, że tendencja wydłużania się końców komórkowych w określonym kierunku dominuje w obrębie grup zawierających kilka sąsiadujących ze sobą komórek. Badacz ten obserwował na powierzchni kambium pewnego rodzaju sektory: w obrębie jednych wzrost intruzywny dominował na końcach bazalnych komórek, w innych na końcach apikalnych. U *Entandrophragma* wynikiem zróżnicowanej przestrzennie aktywności wzrostowej w piętrze komórek inicjalnych jest regularny wzór złożony z rozmieszczonych naprzemian grup komórek aktywnych, których końce aktualnie rosną intruzywnie i grup komórek nieaktywnych — o końcach nie przejawiających wzrostu intruzywnego [89]. W kambium *Entandrophragma* aktywność wzrostowa pojedynczego końca zmienia się w czasie. Zjawisko to można objaśnić przyj-

mując hipotezę o poprzecznym przesuwaniu się aktywności wzrostowej w piętrze komórek wrzecionowatych. Na korzyść takiej hipotezy świadczy również zjawisko poprzecznego przesuwania się w piętrze obszaru, w którym komórki mają rozdwojone końce [89, 88].

### Podziały komórkowe

W kambium rozróżniamy dwa podstawowe typy podziałów komórkowych w zależności od ułożenia płaszczyzny podziału w komórce względem jej stycznych ścian: podziały peryklinalne — gdy płaszczyzna podziału jest równoległa do ścian stycznych a więc także do powierzchni kambium oraz podziały antyklinalne o płaszczyźnie podziału prostopadłej do ścian stycznych. Podziały peryklinalne komórki inicjalnej są przyczyną wytwarzania macierzystych komórek ksylemu i floemu. Podział peryklinalny jest podziałem, w następstwie którego powstają dwie niejednakowe w aspekcie rozwojowym komórki: inicjalna oraz nieinicjalna, której wszystkie pochodne po pewnym czasie opuszczają strefę kambium. Po podziale antyklinalnym powstają dwie jednakowe, bo pozostające w kambium komórki inicjalne, z których każda dzieląc się peryklinalnie daje początek nowemu radialnemu rzędowi komórek macierzystych floemu i ksylemu. Jeżeli płaszczyzna podziału peryklinalnego nie jest całkowicie tzn. na całej swej długości, równoległa do ścian stycznych komórki inicjalnej lecz lekko do nich nachylona lub skrzywiona względem nich — podział taki prowadzi do skracania komórki inicjalnej lub eliminacji jej określonych części np. jednego z dwóch zakończeń rozgałęzionego końca komórkowego.

Płaszczyzna podziału antyklinalnego łączy zazwyczaj dwie podłużne radialne ściany komórki wrzecionowatej i zajmuje mniej lub bardziej skośne położenie względem długiej osi komórki. Antyklinalne podziały poprzeczne w komórkach wrzecionowatych występują rzadko. Mogą się jednak pojawiać w okolicach zranień kambium w procesie segmentacji komórek [37, 38]. Podłużnie i poprzecznie mogą się natomiast dzielić komórki promieniowe.

Dawniej sądzono, że komórki wrzecionowate dzielą się poprzecznie, nachylenie ścian oddzielających komórki potomne po podziale uważano za wynik wzrostu przeciwnie skierowanych, stykających się końców tych komórek [57, 66]. Obserwacje przebiegu mitozy w komórkach wrzecionowatych dokonane przez Baileya [1] dowiodły jednak, że już ustawienie wrzeciona kariokinetycznego jest skośne względem długiej osi komórki. Skośne podziały antyklinalne odróżniają komórki kambium od dzielących się ścianami poprzecznymi komórek prokambium.

Stopień nachylenia skośnie położonej ściany antyklinalnej w chwili podziału komórki może być bardzo różny, niekiedy kąt jaki tworzy ona z długą osią komórki jest bardzo mały. Ściana takiego podłużnego podziału nie łączy zaokrąglonych wierzchołków komórki inicjalnej lecz przebiega skośnie pomiędzy dwiema przeciwnymi bocznymi powierzchniami promieniowymi daszkowatych z zarysie zakończeń komórki [13].

Ściana podziału antyklinalnego może być nachylona w prawo lub w lewo wzglę-

dem długiej osi komórki (kierunki lewy i prawy na powierzchni kambium określamy patrząc na tę powierzchnię od zewnątrz, zgodnie z obowiązującą powszechnie w badaniach kambium umową). W pierwszym przypadku mówimy o podziale Z, w drugim o podziale typu S. Rozmieszczenie podziałów Z i S na powierzchni kambium nie jest losowe. Obszary występowania podziałów jednego typu zwane są domenami (patrz rozdz. IV).

Specjalnym typem podziału antyklinalnego komórki wrzecionowatej jest podział boczny, w którym obydwie krawędzie ściany z podziału antyklinalnego występują na tej samej ścianie podłużnej komórki macierzystej, albo na prawej albo na lewej. Podziały boczne stanowią zazwyczaj niewielki procent podziałów antyklinalnych w kambium [8, 31, 24]. W niektórych przypadkach ich ilość może wzrastać wielokrotnie jak podczas odkładania pierwszego przyrostu drewna wtórnego u *Leitneria* — 37% [26] lub w kambium roślin zielnych — 50% u *Polygonum lapathifolium* [27]. Wskutek podziału bocznego powstają dwie komórki, z których jedna jest krótsza, druga zaś ma tę samą długość co komórka macierzysta. Gdy długość obydwu komórek różni się niewiele, podział boczny jest zarazem podziałem podłużnym.

W przypadku antyklinalnych podziałów skośnych długość ściany podziału może sięgać 92% długości komórki dzielącej się [2], w przypadku podziałów bocznych — 94% [27]. Podziały skośne z przewagą podziałów o względnej długości ściany mniejszej od 40% występują w kambium niepiętrowym, podziały o większej długości ścian występują w kambium piętrowym i są główną przyczyną charakterystycznego ułożenia komórek, zaś podziały boczne to jedna z dróg powstawania nowych promieni w kambium, wspólna dla szpilkowych i dwuliściennych [11, 12].

### III. Zagadnienia związane z rozrostem powierzchni kambium

Przyrost wtórny organu osiowego rośliny wiąże się z nagromadzeniem pochodnych kambium po stronie dośrodkowej (ksylem). Proces ten mógłby prowadzić do wzrostu naprężenia grożącego przerwaniem ciągłości cylindra kambium. Nadmiernemu wzrostowi naprężenia przeciwdziałają jednak postępujące w miarę oddalania się od rdzenia, zwiększanie się powierzchni kambium. Pomimo to pewne naprężenie kambium stale istnieje, o czym informują eksperymenty z nacinaniem tej tkanki [50]. Niezależnie od naprężenia rozciągającego występuje ciśnienie radialne wywierane na kambium przez rozrastające się drewno i opór warstw korowych. Ciśnienie to jest ważnym czynnikiem kontrolującym stan kambium. Można się domyślać, że od jego wartości zależy zakres zmian powierzchni kambium. Usunięcie wpływu ciśnienia powoduje przekształcenie się komórek kambium w komórki kalusowe. Ponowne przyłożenie ciśnienia hamuje proliferację komórek i przywraca tkance jej normalną postać i funkcje [16].

## Powstawanie piętrowego i niepiętrowego układu komórek inicjalnych

Główną rolę w procesie zwiększania się powierzchni kambium odgrywają podziały antyklinalne oraz wzrost komórek po podziale. Dzięki podziałom zwiększa się liczba komórek inicjalnych co ma znaczenie zasadnicze wobec ograniczonego wzrostu tych komórek na szerokość. W chwili zajścia podziału antyklinalnego powierzchnia kambium nie zwiększa się. Dopiero wzrost komórek po podziale powoduje zwiększenie się powierzchni kambium. Gdy płaszczyzna kolejnych podziałów jest prawie równoległa do długiej osi komórki, obwód kambium powiększa się poprzez wzrost symplastyczny komórek. Wraz ze zwiększeniem się powierzchni kambium rozwija się jego piętrowa struktura — końce komórek inicjalnych powstałych z jednej dzielącej się podłużnie komórki leżą na tym samym poziomie. Piętro jest więc sektorem komórek o wspólnym pochodzeniu, zmienność długości tych komórek jest niewielka. Przy skośnie ułożonej płaszczyźnie kolejnych podziałów antyklinalnych, zwiększenie się powierzchni kambium następuje poprzez wzrost intruzywny skróconych po podziale komórek potomnych. Wzrost intruzywny zlokalizowany na końcach tych komórek pozwala im osiągnąć długość komórki macierzystej; powodując wciskanie się rosnącego końca pomiędzy istniejące już komórki daje w rezultacie rozepchnięcia tych komórek zwiększenie obwodu kambium. Układ komórek jest w tym przypadku niepiętrowy — rosnące intruzywnie końce znajdują się na różnych poziomach, istnieje też większa niż przy układzie piętrowym zmienność długości komórek.

Różnice dotyczące nachylenia ściany po podziale antyklinalnym oraz zasięgu wzrostu intruzywnego można uważać za przyczynę rozwoju odmiennych strukturalnie typów kambium w procesie zwiększania powierzchni kambium. Wykształcanie piętrowej struktury odbywa się przy podłużnych podziałach antyklinalnych i przewadze wzrostu symplastycznego nad intruzywnym. Z kolei układ niepiętrowy jest zachowany w następstwie skośnych podziałów antyklinalnych oraz silnego wzrostu intruzywnego, aczkolwiek w pewnych szczególnych przypadkach piętrowość układu komórek inicjalnych może się utrzymywać pomimo obecności skośnych podziałów antyklinalnych i szczytowego wzrostu intruzywnego [88].

Znane w ontogenezie kambium zjawisko przechodzenia układu niepiętrowego komórek w układ piętrowy i vice versa polega najprawdopodobniej na zmianie charakteru procesów elementarnych w pewnym etapie ontogenezy (np. komórki dzielące się dotąd podłużnie zaczynają się dzielić skośnie). Przejście od niepiętrowej struktury kambium do piętrowej jest zjawiskiem powszechnym dla gatunków odznaczających się ostatecznie piętrowym układem komórek inicjalnych i występuje we wczesnych etapach ontogenezy kambium. W młodych niezbyt grubych pniach takich drzew cecha piętrowości może się jeszcze nie ujawniać. Początkowo panował pogląd, że piętrowe ułożenie komórek w kambium jest powiązane z piętrową budową prokambium [55]. Pogląd ów upadł w chwili ogłoszenia przez Beijera [13] wyników badań nad *Aeschynomene*, choć wcześniej już Klinken [57] wyrażał przekonanie, że piętrowość prokambium nie jest warunkiem koniecznym dla powstawania piętrowego układu komórek w kambium. Beijer wykazał, że u *Ae-*

*schynomene* prokambium jest niepiętrowe a przyczyną powstawania pięter komórek wrzecionowatych są podłużne podziały tych komórek zachodzące podczas rozwoju cylindra kambium od momentu ustania pierwotnego wzrostu na długość. Beijer stwierdził też, że na zaznaczenie się pięterowości ma wpływ wielkość promienia cylindra kambium w chwili rozpoczynania się wtórnego przyrostu na grubość: im mniejszy jest ten promień — tym silniej zaznacza się później pięterowość — tym więcej komórek tworzy dane piętro.

Wzrost komórek na szerokość po podłużnym podziale antyklinalnym w kambium pięterowym jest wzrostem symplastycznym. Wobec mniej więcej stałej szerokości komórek nie dzielących się, naturalnym jest oczekiwanie podłużnej synchronizacji podziałów antyklinalnych w komórkach należących do sąsiadujących ze sobą pięter. Przypadek mogący być ilustracją tego zjawiska obserwowali w kambium *Robinia* Derr i Evert [28]: w trzech kolejnych piętrach podział wystąpił równocześnie w komórkach leżących jedna pod drugą. Puławska [71] w wyniku badań pięterowego kambium *Bougainvillea glabra* stwierdza, iż dzięki temu że podział antyklinalny komórki jednego piętra pociąga za sobą podziały komórek górnego i dolnego piętra, zachowuje się podstawowy kształt i podstawowa liczba kontaktów komórek kambium.

Szczególnie interesujący, niejako filogenetyczny aspekt przechodzenia od niepiętrowej do pięterowej struktury kambium reprezentują gatunki posiadające kambium niepiętrowe a zarazem stosunkowo krótkie komórki wrzecionowate [78, 22, 29, 62]. Jako przykład może służyć *Fraxinus* znany jako gatunek o kambium niepiętrowym, u którego na powierzchni kambium można spotkać miejsca o wyraźnie pięterowym układzie komórek. Z badań Krawczyszyna [62] wynika, że rozwój takiej mozaikowej struktury kambium można wiązać ze stosunkowo znaczną długością ściany podziału antyklinalnego. Ściana ta przebiega skośnie w długich komórkach a podłużnie w komórkach krótkich. Porównując stosunek długości ściany podziału antyklinalnego do długości komórki wrzecionowatej u różnych gatunków Krawczyszyn stwierdził, że waha się on w granicach od 14,9% do 92,4%. U gatunków posiadających pięterową strukturę kambium stosunek ten wynosi około 70%, zaś u gatunków o kambium niepiętrowym poniżej 50%. Występująca u *Fraxinus* wartość stosunku wynosząca około 50% reprezentuje stan przejściowy pomiędzy warunkami dla powstawania dwóch odmiennych strukturalnie typów kambium.

Przejście od pięterowego do niepiętrowego układu komórek jest możliwe aczkolwiek w warunkach naturalnych rzadko spotykane. Lokalnie niepiętrowy układ komórek inicjalnych występujący niekiedy w kambium *Entandrophragma* można interpretować dwójako: z jednej strony jako miejsce, w którym spotykają się trzy sektory komórek o wspólnym pochodzeniu (trzy piętra) powstałe z trzech, na początku ontogenezy niepiętrowo ułożonych komórek inicjalnych, z drugiej zaś jako zaburzenia wynikające z tego, że w pewnym etapie ontogenezy nastąpił sporadycznie podział antyklinalny skośny. U *Tilia* nieregularności w pięterowym układzie komórek wynikają z obecności szczytowego wzrostu intruzywnego i skośnych podziałów antyklinalnych [88].



W przypadku uszkodzenia kambium struktura piętrowa ulega zawsze znacznym zaburzeniom. Skośne podziały antyklinalne oraz silny wzrost intruzywny komórek w okolicy zranienia powodują zanikanie pięter. Przypadek taki obserwowano w naciętym spiralnie kambium *Tilia* [54].

### Podziały, wzrost i eliminacje komórek wrzecionowatych

Problem stosunku częstotliwości podziałów antyklinalnych komórek wrzecionowatych do tempa wzrostu intruzywnego oraz częstotliwości eliminacji tych komórek przedstawili w swych pracach Hejnowicz [40] i Brański [14]. Dopiero stosunek tych trzech wielkości określa realny przyrost powierzchni kambium. Częstotliwość podziałów antyklinalnych jest różna pomiędzy gatunkami [57, 4], pomiędzy osobnikami tego samego gatunku [3] i na obwodzie tego samego pnia [6]. Zależy od wieku kambium — jest wyższa w młodym pniu [4, 26, 14]. Zależy też od grubości słoja [4]. Na tym samym wycinku powierzchni kambium częstotliwość podziałów może się z czasem nasilać lub słabnąć [31, 90].

W kambium niepiętrowym od tempa wzrostu intruzywnego i częstotliwości podziałów antyklinalnych zależy średnia długość komórek wrzecionowatych. Wielkość ta zmienia się z wiekiem kambium. Na początku ontogenezy średnia długość komórek wzrasta. Stopniowo przyrosty długości stają się coraz mniejsze i wreszcie po kilkunastu latach zostaje osiągnięta ostateczna długość, wokół której aktualna średnia długość oscyluje. Zjawisko to nosi nazwę reguły Sanio [75, 68, 43]. Reguła Sanio znajduje odbicie w zmianach względnej długości ścian pochodzących z podziałów antyklinalnych. Długość ta jest większa na początku ontogenezy kambium, w miarę upływu czasu — maleje [4, 26, 14]. Reguła Sanio nie oznacza ontogenetycznego zmniejszania się tempa wzrostu intruzywnego w kambium. Jest ona raczej wyrazem stopniowego dopasowywania się pierwotnie mniejszej niż ostateczna długości komórek do wartości dwóch przeciwstawnie działających czynników: tempa wzrostu intruzywnego i częstotliwości podziałów antyklinalnych [40, 43]. Na zmianę średniej długości komórek może mieć dodatkowy wpływ częstsza eliminacja krótszych komórek [10]. U *Pinaceae* występuje to zjawisko w postaci eliminacji komórek leżących po podziale po stronie bazalnej — wskutek niesymetrycznych podziałów antyklinalnych skośnych bazalne komórki potomne są krótszymi po podziale [14]. Jest to przykład zjawiska zachodzącego w kambium w sposób polarny.

Eliminacja komórek inicjalnych jest czynnikiem mającym pośredni wpływ na wzrost powierzchni kambium. Częstotliwość podziałów antyklinalnych i szybkość wzrostu intruzywnego w kambium niepiętrowym przewyższają (niekiedy dość znacznie) zapotrzebowanie wynikające z oddalania się kambium od środka pnia. Nadmiar komórek jest eliminowany [41]. Przy dużej średnicy cylindra kambium (w grubych pniach) częstotliwość podziałów antyklinalnych jest niewiele większa od częstotliwości eliminacji [4, 51], ponieważ względna szybkość wzrostu powierzchni w takim przypadku jest stosunkowo mała. Eliminowanie komórek powsta-

tych w wyniku intensywnych podziałów ma duże znaczenie w zmianach nachylenia komórek w kambium niepiętrowym (patrz rozdz. IV). Eliminacja pojedynczej komórki inicjalnej wiąże się z podziałami skośnie peryklynalnymi tej komórki oraz ze wzrostem intruzywnym komórek sąsiednich. Podział peryklynalny nie dochodząc do szczytu komórki skraca ją, zaś rosnące intruzywnie krawędzie sąsiadujących z nią komórek wciskają się pomiędzy tę komórkę a jej pochodną. W przypadku komórek wrzecionowatych eliminacjami objęte są komórki krótsze i posiadające mniej kontaktów z komórkami promieniowymi [10]. Eliminacja takiej komórki może polegać na jej zamianie w komórkę macierzystą floemu lub ksylemu albo też na przekształceniu jej w promień. Skrócenie komórki wrzecionowatej w tym ostatnim przypadku prowadzi albo do jej zmiany w pojedynczą komórkę promienia, albo też poprzedza podziały poprzeczne eliminowanej komórki przekształcające ją w promień kilkukomórkowy jednorzędowy.

### Inicjacja i rozwój promieni

Zwiększanie się powierzchni kambium poprzez wzrost liczby komórek wrzecionowatych wymaga powstawania nowych promieni. Stosunek liczby komórek wrzecionowatych i promieniowych jest bowiem na danej powierzchni jednostkowej wielkością stałą [15]. Nowe promienie mogą się tworzyć w sposób poprzednio opisany — poprzez skrócenie i poprzeczne podziały eliminowanej komórki wrzecionowatej, bądź też poprzez asymetryczny podział antyklynalny — komórka inicjalna promienia jest wówczas odcinana z boku lub na końcu komórki wrzecionowatej. W czasie rozwoju promienia część powstających sukcesywnie komórek promieniowych jest eliminowana. Zarówno skracanie komórki wrzecionowatej jak i utrata części komórek inicjalnych promienia to zjawiska występujące w mniejszym lub większym nasileniu u wielu drzew [31, 24, 25, 26, 27, 90]. Według Philipsona i wsp. [68] stopień skrócenia komórki wrzecionowatej zależy od ogólnej długości komórek w kambium: im dłuższe komórki wrzecionowate tym większe ich skracanie przy przekształceniu w promień. Prawdopodobnie ta znajduje potwierdzenie w porównaniu obserwacji Everta [31] dotyczących skracania się komórek wrzecionowatych u *Pyrus* z obserwacjami Beijera [13] i Butterfielda [68] dotyczącymi *Aeschynomene*, gdzie w kambium występują ułożone piętrowo krótkie komórki wrzecionowate, które przekształcając się w promień nie zmniejszają swej wysokości. Cumbie [26] obserwował w kambium *Leitneria* zmniejszanie się długości wysokich inicjałów i jednocześnie niezmnieszenie się długości krótkich inicjałów w okresie poprzedzającym przemianę tych komórek w promienie. *Entandrophragma cylindricum*, gdzie w kambium występuje zmniejszenie się wysokości przekształcanych w promień inicjałów wrzecionowatych [90], nie stanowi odstępstwa od reguły, ponieważ pomimo piętrowej struktury kambium gatunek ten posiada stosunkowo długie komórki wrzecionowate — do 500  $\mu\text{m}$  [54].

Rozwój promienia wymaga podziałów antyklynalnych już istniejących komórek promieniowych. Podziały te mogą być poprzeczne lub podłużne. W kilkukomórko-

wym promieniu tylko najwyżej i najniżej położona komórka może rosnać intruzywnie i dzielić się poprzecznie. Komórki te dalej będą nazywane komórkami krawędziowymi promienia. Komórki leżące pomiędzy komórkami krawędziowymi, przylegające do podłużnej ściany radialnej komórki wrzecionowatej, nie rosą w kierunku podłużnym, bo byłoby to możliwe jedynie w przypadku symplastycznego wydłużania się promienia, a takiego wzrostu nie ma. Komórki te jednak mogą rosnać w kierunku poprzecznym do osi promienia i dzielić się podłużnie. O występowaniu i roli eliminacji komórek inicjalnych w promieniach wiadomo niewiele. Mogą one występować podczas rozszczepiania się i łączenia promieni w kambium [76, 59]. Eliminacje komórek krawędziowych prowadzą do zmiany wysokości promienia. Skrócenie promienia widoczne na przekroju stycznym jest wynikiem wzrostu intruzywnego końca komórki wrzecionowatej wciskającego się pomiędzy dwie kolejne komórki krawędziowe promienia, tworzące wraz z innymi pochodnymi jeden rząd radialny. Evert [31] uważa, że ekspansja końca komórki wrzecionowatej jest zawsze poprzedzona eliminacją komórki promieniowej — miejsce tej komórki zajmuje stopniowo komórka wrzecionowata. Specjalnym rodzajem eliminacji komórki promieniowej jest jej przekształcenie się drogą wzrostu intruzywnego w komórkę wrzecionowatą. U *Entandrophragma* podziały i eliminacje komórek promieniowych występują w sposób polarny: częściej na jednej krawędzi promienia niż na drugiej [90].

Ze względu na prawidłowość rozmieszczenia promieni można je traktować jako elementy pewnego wzoru histologicznego istniejącego na powierzchni kambium. We wzorze tym wbudowywanie nowego elementu pomiędzy już istniejących podlega określonym zasadom — w myśl hipotezy Bünninga [19] miejsce inicjacji nowego promienia jest ściśle określone jego odległością od promieni już istniejących. W procesie inicjacji nowego promienia odgrywają zapewne rolę mechanizmy negatywnej homeogenicznej indukcji, podobnie jak w przypadku powstawania nowych aparatów szparkowych w młodym liściu [18], czy też nowych związków liściowych na merystemie wierzchołkowym pędu [81, 82]. Trzeba jednak zaznaczyć, że istnieją i inne koncepcje związane z zagadnieniem inicjacji nowych promieni w kambium, których autorzy polemizują z hipotezą Bünninga [20].

W kambium *Entandrophragma cylindricum*, gdzie promienie są uszeregowane piętrowo i wysokość ich nie przekracza wysokości piętra komórek wrzecionowatych — nowy promień jest inicjowany pośrodku grupy komórek wrzecionowatych znajdujących się pomiędzy dwoma kolejnymi istniejącymi już w piętrze promieniami. Krytyczna odległość pomiędzy tymi promieniami, przy której zachodzi inicjacja nowego promienia, równa jest najczęściej szerokości ośmiu komórek wrzecionowatych [90]. Można przypuszczać, że aby zachodził dalszy rozwój takiego promienia odległość ta musi się zwiększać poprzez dalsze podziały antyklinalne znajdujących się obok promienia inicjałów wrzecionowatych. Przy braku takich podziałów rozrost promienia mogłyby ograniczać występujące wraz z podziałami eliminacje komórek promieniowych. Możliwe, że w ten sposób należy tłumaczyć obecność eliminacji w promieniu. Redukcja liczby inicjałów promieniowych może prowadzić do całkowitej eliminacji promienia. Liczba za-

inicjowanych promieni na ogół przekracza liczbę przypadków, w których taki promień może się rozwijać — u *Liriodendron* około 30% nowopowstałych promieni ulega całkowitej eliminacji [24].

Przy niewielkich zmianach powierzchni kambium środki promieni zachowują stałe położenie. Wraz ze wzrostem tej powierzchni zmienia się jednak stopniowo pozioma odległość pomiędzy środkami istniejących promieni. Twierdzenie o stałości położenia promieni na powierzchni kambium jest prawdziwe dla krótkich okresów czasu (niewielkie przyrosty powierzchni kambium). Dłuższe okresy można brać pod uwagę wówczas gdy cylinder kambium ma na tyle duży promień, że jego zmiany dają niewielkie zmiany powierzchni. Drugim warunkiem niezbędnym dla prawdziwości wspomnianej zasady jest równomierna grubość tych samych słojev drewna dla wszystkich poziomów badanej powierzchni kambium. Na przykład podczas obrastania przez łodygę *Sassafras* oplatającej ją liany *Lonicera*, w drewnie ponad lianą przyrosty są nierównej grubości i w kambium środki promieni tworzące początkowo prostokąt przechodzą po pewnym czasie w skrócony (wskutek istniejących dodatkowo zmian nachylenia komórek) trapez [67]. Zachodzące w krótkich okresach czasu silne zmiany nachylenia komórek związane z występowaniem w kambium wzorów domenowych (patrz rozdz. IV) nie dają uchwytnych zmian położenia promieni [42].

#### IV. Ontogenetyczne zmiany nachylenia komórek w kambium

##### Mechanizm naturalnych zmian nachylenia

W kambium komórki mogą zmieniać swe pochylenie w prawo lub w lewo względem osi pnia. Mechanizm tych zmian jest nieco podobny w kambium piętrowym i niepiętrowym, ponieważ w obydwu przypadkach zasadniczą rolę odgrywa ukierunkowany wzrost intruzywny.

W kambium niepiętrowym już podziały antyklinalne mają charakter kierunkowy — po podziale skośnym typu Z osie komórek potomnych są nachylone w prawo, po podziale typu S — w lewo w stosunku do osi komórki macierzystej. Wzrost intruzywny występuje na szczytowej krawędzi końców komórek skróconych po podziale i trwa długo — aż do osiągnięcia przez komórki potomne rozmiarów komórki macierzystej, po czym znów następuje podział [2]. Kierunkowość wzrostu intruzywnego przejawia się w chwili spotkania dwóch końców wydłużających się w przeciwnych kierunkach, wynikiem zachodzenia tych końców poza siebie jest pochylenie osi komórek w prawo lub w lewo odpowiednio do konfiguracji zdarzenia.

Zmiany nachylenia komórek mogą również zachodzić w kambium piętrowym chociaż podziały antyklinalne są tutaj podłużne i nie występuje szczytowy wzrost intruzywny — dzięki temu wykształca się i utrzymuje piętrowa struktura kambium. Z badań przeprowadzonych nad *Entandrophragma* [54] oraz *Tilia* [88] wiemy,

że w piętrowym kambium krótkotrwały wzrost intruzywny bocznej krawędzi promieniowej końca komórki wrzecionowatej może występować na krawędzi prawej (zdarzenie typu Z) lub na krawędzi lewej (zdarzenie typu S). W następstwie tego wzrostu powstaje nowy zaostriżony koniec komórki, podczas gdy dotychczas istniejący koniec jest eliminowany. W ten sposób zmienia się położenie końca na granicy pięter — komórka pochyla się w prawo lub w lewo. Często spotykane w piętrowym kambium rozdwojenia końców reprezentują etap przejściowy pomiędzy dwoma kolejnymi położeniami końca na granicy pięter. Wzrost intruzywny pojawiając się wielokrotnie i zawsze na tej samej krawędzi bocznej końca powoduje jego ciągle i jednokierunkowe przesuwanie się wzdłuż granicy pięter. Pojawiając się na przeciwnej krawędzi jest przyczyną zmiany kierunku przebudowy końca i zmiany kierunku pochylania się komórki. Przy jednokierunkowej zmianie nachylenia komórek obydwie przeciwnie skierowane końce tej samej komórki przesuwają się w przeciwnych kierunkach. Ten szczególny mechanizm przebudowy nie wymagający licznych podziałów, polegający na wzajemnym przemieszczaniu się przeciwnie skierowanych końców komórkowych wzdłuż granicy pięter umożliwia zmiany nachylenia komórek wrzecionowatych przy zachowaniu ich piętrowego układu [54].

W kambium piętrowym komórki pochylone są średnio dłuższe od komórek niepochylonych. Zjawisko to sprzyja zachowaniu stałej wysokości pięter, a co za tym idzie stałego podłużnego wymiaru cylindra kambium pomimo zachodzących zmian nachylenia komórek wrzecionowatych [90].

Zmiana nachylenia promieni w przebudowującym się kambium odbywa się biernie — pod naciskiem komórek wrzecionowatych. Środki promieni zachowują stałe położenie, natomiast ich osie ulegają pochyleniu. W kambium niepiętrowym często spotykanym zjawiskiem jest związane z przebudową rozszczepianie i łączenie promieni. Rozszczepienia wynikają z ukierunkowanego szczytowego wzrostu komórek wrzecionowatych i w związku z tym są dwójakiego rodzaju: jeżeli pasmo komórek wrzecionowatych rozdzielające promień jest nachylone w prawo w stosunku do osi promienia, mówimy o rozszczepieniu typu Z, jeżeli jest nachylone w lewo — o rozszczepieniu typu S. Zjawiskiem przeciwnym do rozszczepienia promieni jest ich łączenie polegające na eliminacji skośnego pasma komórek wrzecionowatych rozdzielającego dwa promienie. Eliminacja komórek nachylonych w lewo powoduje połączenie dwóch promieni w jeden, którego oś jest nachylona bardziej w prawo niż były początkowo nachylone osie dwóch wyjściowych promieni (zdarzenie typu Z). Eliminacja pasma komórek wrzecionowatych nachylonego w prawo jest wydarzeniem typu S. Można przypuszczać, że konieczność rozszczepiania promieni utrudnia szybką przebudowę komórek wrzecionowatych zwłaszcza w przypadku kambium piętrowego. W kambium *Tilia* niepiętrowo ułożone promienie, których wysokość znacznie przekracza wysokość piętra komórek wrzecionowatych, są rozszczepiane podczas wymuszonej spiralnym nacięciem przebudowy kambium i dopiero powstałe w ten sposób krótkie fragmenty promieni pochylają się wskutek naporu komórek wrzecionowatych [54]. Jest prawdopodobne, że wyrazem specjalizacji kambium piętrowego, w którym zachodzą naturalne cykliczne zmiany nachylenia komórek wrzecionowatych, jest skrócenie



promieni i uszeregowanie ich w piętra. „Zamknięcie” promieni w piętrach obserwowane u *Entandrophragma* ułatwia niewątpliwie funkcjonowanie mechanizmu przebudowy komórek, polegającego na przemieszczaniu się końców komórek wrzecionowatych wzdłuż granicy pięter.

Warunkiem szybkiej zmiany orientacji komórek w danym obszarze kambium jest z jednej strony dostatecznie duża częstotliwość zdarzeń kierunkowych, takich jak podziały, eliminacje i wzrost komórek, z drugiej zaś jednakowy kierunek tych zdarzeń (Z-towy lub S-owy). W przebudowywującym się kambium niepiętrowym częstotliwość odpowiednio zorientowanych podziałów antyklinalnych i tempo wzrostu intruzywnego są tak duże, że wzrost liczby komórek ponad potrzeby związane z rozrostem powierzchni kambium musi być kompensowany licznymi eliminacjami tych komórek [41]. W kambium piętrowym *Entandrophragma* wielokrotnym eliminacjom podlegają nie całe komórki lecz ich zakończenia znajdujące się w „nieaktualnym” położeniu na granicy pięter.

### Wzór domenowy i jego falowa interpretacja

Kierunek zdarzeń wywołujących zmianę nachylenia komórek nie jest w danym miejscu kambium losowy. Obszar, w którym wszystkie zdarzenia mają ten sam kierunek (Z lub S), nazywa się domeną [7, 39, 41, 42, 52, 53, 59, 60]. Kambium odznacza się strukturą domenową tzn. składa się z domen Z i S. Wzór domeny przesuwa się po powierzchni kambium [42, 43, 44, 45, 46, 47, 60, 61, 53, 72, 73], wskutek czego w danym miejscu kambium następuje okresowa zmiana typu domeny. Z badań Krawczyszyna [60] wynika, że u *Platanus* częstotliwość zdarzeń kierunkowych jest duża pośrodku domen a wyraźnie zmniejsza się na granicy pomiędzy kolejnymi domenami. Wskazuje to na ciągły charakter zmian częstotliwości zdarzeń w obrębie jednej domeny. Krawczyszyn stwierdził również, że częstotliwość zdarzeń w danym miejscu kambium zmienia się w czasie w związku z przesuwaniami wzoru domenowego. Ciągłość przestrzennych i czasowych zmian intensywności przebudowy komórek stwierdzono też w kambium piętrowym *Entandrophragma* [90].

U większości drzew wzór domenowy wędruje w kierunku apikalnym, choć zdarzają się wzory migrujące bazypetalnie [72]. Niekiedy w tym samym kambium występować może jednocześnie kilka wzorów domenowych różniących się kierunkiem przesuwania [46, 73, 90].

Wzory domenowe mogą różnić się wysokością domen a także szybkością migracji wzoru po powierzchni kambium. Istnieje zależność pomiędzy szybkością przesuwania się a wysokością domen: im wyższe domeny tym szybsza wędrówka danego wzoru [53, 60]. Dzięki istnieniu wyżej opisanej korelacji czas trwania domeny w określonym miejscu kambium jest dla różnych wzorów mniej więcej stały i wynosi około 10 lat [43, 44, 45, 46, 47, 48].

Kolejne występowanie po sobie domen Z i S oznacza kolejne występowanie obszarów różniących się kierunkiem pochylenia komórek. Jeżeli zmiana pochylenia

jest dostatecznie szybka — częstotliwość zdarzeń kierunkowych w domenach dostatecznie duża — na powierzchni kambium powstają ułożone jeden pod drugim obszary o odmiennym tzn. z r/s nachyleniu komórek, tworzące podłużną falę nachylenia komórek. W ten sposób powstaje falisty układ komórek w kambium. Rozmiary obszarów zetowego i esowego nachylenia komórek zależą od wysokości domen, zaś ich granice są względem granic domen pionowo przesunięte. Zmiana kierunku pochylenia oznacza wycofanie się z danego nachylenia i przejście komórek przez maksymalne wychylenie w danym kierunku. W związku z tym granice domen znajdują się tam, gdzie komórki są maksymalnie wychylone [90].

Wzór domenowy przesuwa się po powierzchni kambium, wraz z nim przesuwa się fala nachylenia komórek. W związku z tym w danym miejscu kambium oprócz okresowych zmian typu domeny występuje cykl zmian nachylenia komórek. Falisty układ komórek w kambium znajduje odbicie w falistym układzie komórek drewna. Nachylenie elementów ksylemu jest bowiem analogiczne do nachylenia wytwarzających je komórek inicjalnych.

Hejnowicz [43, 44, 45, 47, 48, 49] przedstawił koncepcję, zgodnie z którą migrujące wzory domenowe w kambium można interpretować jako przejaw istnienia w tej tkance biegnących fal o różnej długości i prędkości, posiadających jednak stały okres. Fale te ukierunkowując w czasie i przestrzeni zdarzenia komórkowe w kambium wywołujące zmianę nachylenia komórek inicjalnych wpływają na zmianę formy kambium, a tym samym zasługują na miano fal morfogenetycznych. Obecność wzoru domenowego na powierzchni kambium to, w myśl koncepcji fal morfogenetycznych, przestrzenny wyraz fali; przesuwanie się wzoru domenowego i zmiana typu domeny w danym miejscu kambium jest przejawem czasowym tejże fali. Za hipotezą fal ukierunkowania zdarzeń w kambium przemawia szereg zjawisk związanych z występowaniem wzorów domenowych i tworzeniem falistej struktury kambium. Do najciekawszych z nich należą:

1) pulsowanie wysokości domen w kambium *Fraxinus* produkującym drewno podwójnie faliste, które to zjawisko daje się objaśnić interferencją dwóch kambialnych fal morfogenetycznych [47]; należy przy tym podkreślić, że zdolność do superpozycji jest jedną z najbardziej charakterystycznych własności fal.

2) zmiany falistej struktury kambium *Entandrophragma* polegające na okresowym prostowaniu się zafalowanego układu komórek inicjalnych, które można interpretować jako wynik istnienia w kambium biegnącej fali ukierunkowania zdarzeń o amplitudzie wzrastającej nagle od zera do pewnej stałej, dalej nie zmieniającej się wartości; fala taka wzbudzając przesuujące się dwa razy wolniej modulowane zafalowanie układu komórek inicjalnych jest jednocześnie przyczyną jego okresowego zaniku [91].

Interesujący przypadek falistości modulowanej u *Entandrophragma* dowodzi, iż sposób w jaki zmienia się amplituda fali morfogenetycznej może być istotnym czynnikiem wpływającym na tworzenie się określonego typu falistości w kambium i w drewnie [92, 93].

Hejnowicz [48, 49] przypuszcza, że fale ukierunkowania zdarzeń w kambium są szczególnym przejawem powszechnego zjawiska — tworzenia informacji prze-

strzennej na zasadzie fal. Akcentuje przy tym dwie właściwości takich fal — stały okres, charakterystyczny dla fal związanych z informacją dla określonego typu wzoru różnicowania się komórek, oraz zdolność do interferencji. Interferencja fal różniących się długością ale o tym samym okresie daje stacjonarne wzory amplitudy, które według Hejnowicza pełniłyby rolę map z informacją pozycyjną dla różnicowania komórek.

### Zmiany nachylenia komórek wymuszone nacięciami kambium

Oprócz zmian nachylenia komórek inicjalnych związanych z występowaniem wzorów domenowych znamy również zmiany nachylenia komórek, które można wywołać eksperymentalnie np. poprzez spiralne nacięcia kambium. Znajdujące się w pobliżu nacięcia komórki będą wówczas przyjmowały nachylenie zgodne z jego przebiegiem. Eksperymenty z różnego rodzaju nacięciami kambium przeprowadzali na gatunkach posiadających kambium niepiętrowe tacy badacze jak: McDaniels i Curtis [64], Harris [35, 36], Farrar [32], Thair i Steeves [80]. Mechanizm zmian nachylenia komórek wywołanych eksperymentalnie jest w przypadku kambium niepiętrowego podobny do tego, jaki występuje podczas naturalnych zmian nachylenia w domenach: komórki pochylają się wskutek nasilonych podziałów antyklinalnych, których płaszczyzna układa się równolegle do linii nacięcia, a także dzięki silnemu ukierunkowanemu wzrostowi intruzywnemu [32]. Zmiany nachylenia komórek w kambium piętrowym u tych drzew, u których nie istnieją wyraźne zmiany wynikające z obecności wzorów domenowych, można spowodować przy zastosowaniu odpowiednich eksperymentów [65, 79, 56]. Wywołane sztucznie przy pomocy spiralnych nacięć zmiany nachylenia komórek kambium piętrowego *Tilia* przebiegają z utratą piętrowości w sposób podobny do tego jaki występuje w kambium niepiętrowym [54], przy czym obecność rozdwojonych końców komórek wrzecionowatych w naciętym kambium *Tilia* świadczy o możliwości jednoczesnego występowania obydwu opisanych wcześniej mechanizmów przebudowy komórek; takiego jaki występuje w piętrowym kambium u *Entandrophragma* i takiego, jaki jest typowy dla kambium niepiętrowego.

Dla badań nad rozwojem żywego organizmu kambium stanowi niezwykle cenny obiekt. Jest to jedyna bodaj tkanka, której historia rozwoju zostaje utrwalona. Każda zmiana struktury kambium znajduje odbicie w produkowanym przezeń drewnie. W kolejnych pokładach drewna znajduje się pełna sekwencja procesów rozwojowych jakie kolejno zachodziły w kambium. Czytając ich zapis w drewnie można odtwarzać historię kambium dla bardzo długich okresów czasu. Powstaje w ten sposób możliwość badania zjawisk rozwojowych w sposób ciągły w czasie i w przestrzeni.

Ogólna oscylacyjno-falowa teoria morfogenezy sformułowana przez Hejnowicza w oparciu o wyniki badań kambium pozwala docenić znaczenie tych badań w poznaniu mechanizmów regulacji procesów morfogenetycznych. W chwili obecnej rodzą się pytania dotyczące czynnika decydującego na poziomie komórkowym

o kierunkowości podziałów i wzrostu intruzywnego w kambium. Z kolei odkrycie w piętrowym kambium poprzecznie migrujących „mikrowzorów domenowych”, o okresie znacznie krótszym niż w przypadku wzorów domenowych migrujących pionowo [90, 88], wskazuje być może na istnienie kilku kategorii zjawisk falowych w kambium. Związek pomiędzy tymi zjawiskami jest obecnie zagadnieniem otwartym.

## LITERATURA

- [1] Bailey I. W., 1920. The cambium and its derivative tissues III. A reconnaissance of cytological phenomena in the cambium, *Amer. J. Bot.* 7: 417-434.
- [2] Bailey I. W., 1923. The cambium and its derivative tissues IV. The increase in girth of the cambium, *Amer. J. Bot.* 10: 499-509.
- [3] Bannan M. W., 1950. Abnormal xylem rays in *Chamaecyparis*, *Amer. J. Bot.* 37: 232-237.
- [4] Bannan M. W., 1950. Frequency of anticlinal divisions in fusiform cambial cells of *Chamaecyparis*, *Amer. J. Bot.* 37: 511-519.
- [5] Bannan M. W., 1956. Some aspects of the elongation of fusiform cambial cells in *Thuja occidentalis* L., *Canad. J. Bot.* 34: 175-196.
- [6] Bannan M. W., 1957. Girth increase in white cedar stems of irregular form, *Canad. J. Bot.* 35: 425-434.
- [7] Bannan M. W., 1966. Spiral grain and anticlinal divisions in the cambium of conifers, *Canad. J. Bot.* 44: 1515-1538.
- [8] Bannan M. W., 1968. Anticlinal divisions and the organization of conifer cambium, *Botan. Gaz.* 129: 107-113.
- [9] Bannan M. W., 1968. Polarity in the survival and elongation of fusiform initials in conifer cambium, *Canad. J. Bot.* 46: 1005-1008.
- [10] Bannan M. W., Bayly I. L., 1956. Cell size and survival in conifer cambium, *Canad. J. Bot.* 34: 769-776.
- [11] Barghoorn E. S. Jr, 1940. Origin and development of uniseriate ray in the Coniferae, *Bull. Torrey Bot. Club* 67: 303-328.
- [12] Barghoorn E. S. Jr, 1940. The ontogenetic development and phylogenetic specialization of rays in the xylem of dicotyledons I. The primitive ray structure, *Amer. J. Bot.* 27: 918-928.
- [13] Beijer J. J., 1927. Die Vermehrung der radialen Reihen im Cambium, *Rec. trav. Bot. Neerl.* 24: 631-786.
- [14] Brański S., 1970. Korelacje między podziałami antyklinalnymi, wzrostem intruzywnym i eliminacjami inicjalnych komórek wrzecionowatych kambium u *Pinus silvestris* L. *Acta Soc. Bot. Pol.* 39: 593-615.
- [15] Braun H. J., 1955. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Markstrahlen, *Bot. Stud., Jena* 4: 73-131
- [16] Brown C. L., 1964. The influence of external pressure on the differentiation of cells and tissues cultured *in vitro*, w: „The formation of wood in forest trees”, ed. M. H. Zimmerman, 389-404. New York Acad. Press.
- [17] Butterfield B. G., 1972. Developmental changes in the cambium of *Aeschynomene hispida* Willd., *New Zealand J. Bot.* 10: 373-386 (cyt. wg Ghouse A.K.M. i wsp. — poz. 34).
- [18] Bünning E., 1956. General process of differentiation, w: „The Growth of Leaves”, ed. F. L. Milthorpe, 18—30. Butterwoths Scientific Publications, London.
- [19] Bünning E., 1965. Die Entstehung von Mustern in der Entwicklung von Pflanzen, *Handb. Pfl. Physiol.* XV/1: 383-408.
- [20] Carmi A., Sachs T., Fahn A., 1972. The relation of ray spacing to cambial growth, *New Phytol.* 71: 349-353.
- [21] Catesson A. M., 1964. Origine fonctionnement et variations cytologiques saisonnières du cambium de *P. Acer pseudoplatanus* (Aceracées), *Ann. Sci. Nat. (Bot.)*, 12 e, Ser. 5: 229-498.

- [22] Chalk L., 1937. The phylogenetic value of certain anatomical features of dicotyledon woods, *Ann. Bot.* 1: 409-428.
- [23] Chattaway M. M., 1933. Ray development in the *Sterculiaceae*, *Forestry* 7: 93-108.
- [24] Cheadle V. I., Esau K., 1964. Secondary phloem of *Liliodendron tulipifera*, *Univ. Calif. Publ. Bot.* 36: 143-252.
- [25] Cumbie B. G., 1963. The vascular cambium and xylem development in *Hibiscus lasiocarpus*, *Amer. J. Bot.* 50: 944-951.
- [26] Cumbie B. G., 1967. Developmental changes in the vascular cambium of *Leitneria floridana*, *Amer. J. Bot.* 54: 414-424.
- [27] Cumbie B. G., 1969. Developmental changes in the vascular cambium of *Polygonum lapathifolium*, *Amer. J. Bot.* 56: 139-146.
- [28] Derr W. F., Evert R. F., 1967. The cambium and seasonal development of the floem in *Robinia pseudacacia*, *Amer. J. Bot.* 54: 147-153.
- [19] Eames A. J., McDaniels L. H., 1947. An introduction to Plant Anatomy, New York USA.
- [30] Esau K., 1973. Anatomia Roślin, PWRiL, Warszawa.
- [31] Evert R. F., 1961. Some aspects of cambial development in *Pyrus communis*, *Amer. J. Bot.* 48: 479-488.
- [32] Farrar J. L., 1976. Reorientation of cambial initials in relation to spiral grain, XVI IUFRO Congress, OSLO.
- [33] Ghouse A. K. M., Yunus M., 1974. Cambial structure in *Dalbergia*, *Phytomorphology* 24: 152-158.
- [34] Ghouse A. K. M., Yunus M., 1974. The ratio of ray and fusiform initials in some woody species of the *Ranalian complex*, *Bull. Torrey Bot. Club* 101: 363-366.
- [35] Harris J. M., 1969. On the causes of spiral grain corewood of *Radiata pine*, *New Zealand J. Bot.* 7: 189-213.
- [36] Harris J. M., 1973. Spiral grain and xylem polarity in *Radiata pine*; microscopy of cambial reorientation, *New Zealand J. Bot.* 3: 363-378.
- [37] Hejnowicz Z., 1963. Wzrost intruzywny, podziały poprzeczne i skośne we wrzecionowatych komórkach inicjalnych zranionej miazgi modrzewia, *Acta Soc. Bot. Pol.* 32: 493-503.
- [38] Hejnowicz Z., 1963. Udział wzrostu intruzywnego w procesie zrastania się miazgi po poprzecznym nacięciu u modrzewia, *Acta Soc. Bot. Pol.* 32-630.
- [39] Hejnowicz Z., 1964. Orientation of the partition in pseudotransverse division in cambia of some conifers, *Canad. J. Bot.* 42: 1685-1691.
- [40] Hejnowicz Z., 1967. Interrelationships between cell length, rate of intrusive elongation, frequency of anticlinal divisions and survival of fusiform initials in cambium, *Acta Soc. Bot. Pol.* 36: 367-378.
- [41] Hejnowicz Z., 1968. The structural mechanism involved in the changes of grain in timber, *Acta Soc. Bot. Pol.* 37: 347-365.
- [42] Hejnowicz Z., 1971. Upward movement of the domain pattern in the cambium producing wavy grain in *Picea excelsa*, *Acta Soc. Bot. Pol.* 40: 499-512.
- [43] Hejnowicz Z., 1973. Anatomia rozwojowa drzew, PWN, Warszawa.
- [44] Hejnowicz Z., 1973. Morphogenetic waves in cambia of trees, *Plant Sci. Let.* 1: 359-366.
- [45] Hejnowicz Z., 1973. Domain pattern in cambium and formation of spiral grain, *Proc. V. 2; IUFRO South Africa*, pp. 459-466.
- [46] Hejnowicz Z., 1974. Study of migrating orientational domain patterns in cambia of trees as a morphogenetic waves phenomenon, Rep. N. 2 of project PL-FS-64 under PL. 480, USDA.
- [47] Hejnowicz Z., 1974. Pulsation of domain length as support for the hypothesis of morphogenetic waves in the cambium, *Acta Soc. Bot. Pol.* 43: 261-271.
- [48] Hejnowicz Z., 1975. A model of morphogenetic map and clock, *J. Theor. Biol.* 54: 345-362.
- [49] Hejnowicz Z., 1976. Zjawiska falowe i oscylacyjne w różnicowaniu komórek i morfogenezie, *Acta Univ. Lod., Zeszyty Naukowe Uniw. Łódzkiego, Nauki Mat.-Przyr. S. II z. 19: 3—26.*
- [50] Hejnowicz Z., 1980. Tensional stress in the cambium and its developmental significance, *Amer. J. Bot.* 67: 1—5.
- [51] Hejnowicz Z., Brański S., 1966. Quantitative analysis of cambium growth in *Thuja*, *Acta Soc. Bot. Pol.* 35: 395-400.



- [52] Hejnowicz Z., Krawczyszyn J., 1969. Oriented morphogenetic phenomena in cambium of broad leaved trees, *Acta Soc. Bot. Pol.* 38: 547-560.
- [53] Hejnowicz Z., Römberger J., 1973. Migrating cambial domains and the origin of wavy grain in xylem of broadleaved trees, *Amer. J. Bot.* 60: 209-222.
- [54] Hejnowicz Z., Zagórska-Marek B., 1974. Mechanism of changes in grain inclination in wood produced by storeyed cambium, *Acta Soc. Bot. Pol.* 43: 381-398.
- [55] Höhnel F. von., 1884. Über stockwerkartig aufgebaute Holzkörper, *Kaiserl. Acad. d. Wiss.* 89: 30-47 (cyt. wg Philipson i wsp. 1971 — poz. 68).
- [56] Kirschner H., Sachs T., Fahn A., 1971. Secondary xylem reorientation as a special case of vascular tissue differentiation, *Israel J. Bot.* 20: 184-198.
- [57] Klinken J., 1914. Über das gleitende Wachstum der Initialen im Kambium der Koniferen und der Markstrahlenverlauf in ihrer sekundären Rinde, *Bibl. Bot.* 19: 1-37 (cyt. wg Philipson i wsp. — poz. 68).
- [58] Kraabe G., 1886. Das gleitende Wachstum bei der Gewebebildung der Gefäßpflanzen, *Bornträger*, Berlin.
- [59] Krawczyszyn J., 1971. Unidirectional splitting and uniting of rays in the cambium of *Platanus* accompanying the formation of interlocked grain in wood, *Acta Soc. Bot. Pol.* 40: 57-79.
- [60] Krawczyszyn J., 1972. Movement of the cambial domain pattern and mechanism of formation of interlocked grain in *Platanus*, *Acta Soc. Bot. Pol.* 41: 443-461.
- [61] Krawczyszyn J., 1973. Domain pattern in the cambium of young *Platanus* stems, *Acta Soc. Bot. Pol.* 42: 637-648.
- [62] Krawczyszyn J., 1977. Transition from nonstoried to storied cambium in *Fraxinus excelsior* L. The occurrence of radial anticlinal divisions, *Canad. J. Bot.* 55: 3034-3041.
- [63] Lawton J. R., 1972. Seasonal variations in the secondary phloem of some forest trees from Nigeria II. Structure of the phloem, *New Phyt.* 71: 335-348.
- [64] McDaniels L. H., Curtis O. F., 1930. The effect of spiral ringing on solute translocation and the structure of the regenerated tissues of the apple, *Cornell Univ. Exp. Stn., Mem.* 33 (cyt. wg Thair i wsp. 1976 — poz. 80).
- [65] Neef F., 1914. Über Zellumlagerung. Ein Beitrag zur experimentellen Anatomie, *Zeitschr. f. Bot.* 6: 463-547.
- [66] Neef F., 1920. Über die Umlagerung der Kambiumzellen beim Dickenwachstum der Dicotylen, *Zeitschr. f. Bot.* 12: 225-252.
- [67] Pawlukiewicz A., 1977. Rozwój włóknistości spiralnej w drewnie *Sassafras* sp. pod wpływem liany *Lonicera* sp. (maszynopis pracy magisterskiej), Uniwersytet Wrocławski.
- [68] Philipson W. R., Ward J. M., Butterfield B. G., 1971. The vascular cambium, its development and activity. Chapman and Hall L. T. D. London.
- [69] Priestley J. H., 1929. Cell growth and cell division in the shoot of the flowering plant, *New Phyt.* 28.
- [70] Priestley J. H., 1930. Studies in the physiology of cambial activity II. The concept of sliding growth, *New Phyt.* 29: 96-140.
- [71] Puławska Z., 1973. The parenchymo-vascular cambium and its derivative tissues in stems and roots of *Bougainvillea glabra* Choisy (*Nyctaginaceae*), *Acta Soc. Bot. Pol.* 42: 41-61.
- [72] Pyszyński W., 1972. Downward movement of the domain pattern in *Aesculus* cambium producing wavy-grained xylem, *Acta Soc. Bot. Pol.* 41: 511-517.
- [73] Pyszyński W., 1977. Complex wavy grain in the stem of *Aesculus*, *Acta Soc. Bot. Pol.* 46: 231-249.
- [74] Sinnott E. W., Bloch R., 1939. Changes in intercellular relationships during growth and differentiation of living plants tissues, *Amer. J. Bot.* 26: 625-634.
- [75] Spurr S. H., Hyvarinen M. J., 1954. Wood fiber length as related to position in tree and growth, *Bot. Rev.* 20: 561-575.
- [76] Srivastava L. M., 1963. Secondary phloem in the *Pinaceae*, *Univ. Calif. Publ. Bot.* 36: 1-142.
- [77] Srivastava L. M., O'Brien T. P., 1966. On the ultrastructure of the cambium and its vascular derivatives I. Cambium of *Pinus strobus* L., *Protoplasma* 61: 257-276.

- [78] Takamatsu M., 1928. On the Arrangement of Cambial Cells in Some Woody Plants, The Sci. Rep. Tohoku Imper. Univ. ser. Biol. Tohoku Sendai (Jap.) 3: 615-624.
- [79] Teodoresco E. C., Popesco C. T., 1915. Sur le tissu libérien et son rôle dans la circulation des substances organiques chez les végétaux supérieurs, Ann. Sci. Univ. Jassy 9: 215-242.
- [80] Thair B. W., Steeves T. A., 1976. Response of the vascular cambium to reorientation in patch grafts, Canad. J. Bot. 54: 361-373.
- [81] Wardlaw C. W., 1952. Phylogeny and morphogenesis, London, Macmillan and Co. Lt.
- [82] Wardlaw C. W., 1965. The organization of the shoot apex, Encycl. Pl. Physiol. XV/1: 966-1076, Berlin Springer-Verlag.
- [83] Wenham M. W., Cusick F., 1975. Growth of secondary fibers, New Phyt. 74: 247-261.
- [84] Wilson B. F., 1963. Increase in cell wall surface area during enlargement of cambial derivatives in *Abies concolor*, Amer. J. Bot. 50: 95-102.
- [85] Wilson B. F., 1964. A model of cell production by the cambium of conifers, w: "The formation of wood in forest trees", ed. M. H. Zimmerman, 19-36. New York Acad. Press.
- [86] Wilson B. F., Wodzicki T. J., Zahner R., 1966. Differentiation of cambial derivatives: proposed terminology, Forest Sci. 12: 438-440.
- [87] Włoch W., 1976. Cell events in cambium, connected with the formation and existence of a whirled cell arrangement, Acta Soc. Bot. Pol. 45: 313-326.
- [88] Włoch W., Zagórska-Marek B., Rebuilding of cell arrangement in cambium of *Tilia* (przygotowane do druku).
- [89] Zagórska-Marek B., 1975. Growth activity of fusiform initials in storeyed cambium, Acta Soc. Bot. Pol. 44: 537-552.
- [90] Zagórska-Marek B., 1977. Zjawiska rozwojowe w kambium piętrowym (maszynopis pracy doktorskiej), Uniwersytet Wrocławski.
- [91] Zagórska-Marek B., Hejnowicz Z., 1980. Discontinuous lines on the radial face of wavy-grained xylem as manifestation of morphogenic waves in the cambium, Acta Soc. Bot. Pol. 49: 49-62.
- [92] Zagórska-Marek B., Theoretical studies on the influence of morphogenic wave amplitude on the cambial wavy-structure and the wavy grain pattern in wood (przygotowane do druku).
- [93] Zagórska-Marek B., 1980. Amplituda fali morfogenetycznej jako czynnik mogący mieć wpływ na charakter zmian falistej struktury kambium i typ włóknistości w drewnie, Streszczeniem komunikatów II Ogólnop. Konf. „Mechanizmy regulacji morfogenezy roślin”, Rogów 20-21. VI. 1980, s. 147-151.

Dr BEATA ZAGÓRSKA-MAREK

Zakład Botaniki Ogólnej, Instytut Botaniki, Uniwersytet Wrocławski,  
ul. Kanonia 6/8, 50-328 Wrocław