ACTA AGROBOTANICA
Vol. XVI — 1964

Rozwój wierzchołka pędu *Lilium regale* Wils.

The development of *Lilium regale* Wils. stem apex

ZOFIA ZAWADZKA

W ostatnich latach *Lilium regale* Wils. uzyskiwała coraz większe znaczenie w produkcji kwiaciarskiej i dlatego też starano się przedłużyć okres jej kwitnienia. Ponieważ próby wczesnego przyspieszania nie dały zadowalających wyników, postanowiono dokładnie prześledzić zarówno czasokres rozwoju, jak i budowę wierzchołka pędu tej rośliny. Jak wiadomo, badania teoretyczne odgrywają dużą rolę w rozwoju i udoskonalaniu produkcji ogrodniczej; np. stwierdzenie faktu, że niektóre rośliny na jesieni mają kwiaty już całkowicie ukształtowane, umożliwia ogrodnikom wczesne ich „pędzenie", a więc otrzymywanie egzemplarzy kwitnących przez całą zimę. Natomiast w przypadku roślin, które na jesieni dopiero zaczynają wykształcać pąki kwiatowe, zabieg ten nie może być stosowany, można tylko nieco przyspieszyć ich kwitnienie.

Wiele badań nad przebiegiem rozwoju wierzchołka pędu u różnych gatunków roślin, a szczególnie ozdobnych, przeprowadził fizjolog holenderski Blaauw (1920, 1923, 1931), jego współpracownicy (Mulder i Luyten 1928; Huisman i Hartsema 1933; Krijthe 1939, 1940; Zweede 1930) oraz inni badacze. Obserwacje wykazały, że rozwój stożka wzrostu przebiega różnie u rozmaitych grup roślin. U cebulowych, kłączowych i bulwiastych proces rozwoju może trwać dwa lub trzy lata.

Różne gatunki roślin mają także odmienną organizację merystemów apikalnych, w których, w czasie ontogenezy, zachodzą przemiany charakterystyczne dla danego gatunku.

Materiałem do moich badań nad rozwojem wierzchołka pędu *Lilium regale* Wils., przeprowadzonych w latach 1955—1961 w Katedrze Roślin Ozdobnych S.G.G.W., były kilkuletnie cebule uzyskane z wysiewu nasion. Jednoroczne cebule wysadzono na zagony i uprawiano je według ogólnie przyjętych zasad pozostawiając na okres zimy w gruncie. W roku 1955 i 1956, począwszy od końca marca aż do pierwszych dni listopada, co 7 dni wykopywano cebule i wycinano z nich stożki wzro-

stu, które utrwalano w płynie Nawaszina. Po odwodnieniu i przesyceniu parafiną materiał cięto przy pomocy mikrotomu na skrawki grubości 7 μ. Preparaty barwiono hematoksyliną Erlicha.

Obserwacji dokonano pod mikroskopem Zeissa typu „Lumipan". Wyniki badań zilustrowano mikrofotografiami wykonanymi aparatem „Exacta".

Opisując budowę wierzchołka pędu używano terminów: okrywa, komórki inicjalne podwierzchołkowe, merystem centralny, merystem peryferyczny, omówionych przez Popham a (1951), a przyjętych ostatnio przez wielu innych badaczy.

BADANIA WŁASNE

U kilkuletniej cebuli *Lilium regale* Wils. nowy stożek wzrostu — stożek wegetatywny — zawiązuje się na początku maja w pachwinie ostatniej łuski, u podstawy pędu, na którym kwiaty rozwiną się w danym roku. Da on nowy tegoroczny przyrost łusek. W cebulach większych, silniejszych bardzo często wykształcają się dwa, a nawet trzy stożki wegetatywne. Każdy z nich, niezależnie od tego, czy w danej cebuli powstanie jeden, czy też więcej stożków, i niezależnie od tego, czy znajduje się w pachwinie ostatniej, czy też w którejś z ostatnich łusek, o ile znajduje się u podstawy pędu kwiatowego, utworzy pąk zwany pąkiem głównym, który w następnym roku wykształci kwiatostan. Tak więc u *Lilium regale* w cebulach silnych bardzo często powstają dwa, a nawet trzy pąki główne. W tym przypadku każdy z nich jest zaczątkiem nowej cebuli. Niezależnie od pąków głównych u *Lilium regale* powstaje wiele pąków, z których wykształcają się tzw. cebulki przybyszowe, które dopiero w trzecim czy też czwartym roku dają pęd zakończony kwiatostanem.

Stożek wzrostu *Lilium regale* w chwili inicjowania uwidacznia się w postaci niewielkiego wzniesienia, na brzegach którego w dwóch miejscach leżących mniej więcej naprzeciw siebie wykształcają się nieznaczne wzgórki. Składa się z nieregularnie ułożonych komórek ściśle przylegających do siebie. W całym stożku zachodzą liczne podziały komórek, a zwłaszcza pod uwypukleniami, które są pierwszymi zawiązkami łusek (tab. I fot. 1). Merystem znajdujący się pomiędzy nimi początkowo jest płaski. Wkrótce w pierwszej warstwie na całej powierzchni stożka wzrostu zachodzą podziały antyklinalne, którym towarzyszą podziały komórek w warstwach położonych poniżej. Trzeba zaznaczyć, że występują one w całym stożku wzrostu zarówno na jego wierzchołku, jak i na bokach, a płaszczyzny podziałów biegną antyklinalnie, periklinalnie i skośnie. Właśnie na skutek tych podziałów, jak również antyklinalnych podziałów komórek pierwszej warstwy, stożek wzrostu uwy-

pukla się (tabl. I fot. 2). Równocześnie, na skutek analogicznych procesów, powiększają się zawiązki pierwszych łusek, które pochylając się osłaniają powierzchnię stożka (tabl. I fot. 2, 3). Odległość między zawiązkami pierwszych łusek wynosi 300—900 μ, zaś wysokość stożka w tym czasie dochodzi do 80 μ. W cebulach dużych, zdrowych nowo powstające stożki są większe, a w cebulach słabszych — mniejsze. Dlatego też pomimo jednakowej wysokości stożki duże wydają się bardziej płaskie od małych.

Inicjacja następnych łusek, tak zresztą jak i pierwszych, rozpoczyna się od antyklinalnych podziałów komórek pierwszej warstwy i z tej strony, z której powstanie zawiązek łuski cebuli. Komórki dzielące się antyklinalnie utworzą epidermę łuski. Natychmiast po tych podziałach, a przeważnie jednocześnie z nimi, zachodzą podziały periklinalne komórek leżących bezpośrednio pod pierwszą warstwą. Na skutek tych podziałów część stożka uwypukla się dając początek nowemu primordium (tabl. I fot. 1, 3). Często komórki leżące głębiej także dzielą się periklinalnie. Nie wydaje mi się jednak, aby brały one bezpośredni udział w inicjacji zawiązków.

Do końca maja stożek wykształca 8—10 łusek. Na przekrojach podłużnych z tego okresu łatwo można zauważyć, że nawet w przypadkach, gdy zawiązki ich powstają mniej więcej naprzeciw siebie, to jednak znajdują się w nieco różnych stadiach rozwoju (tabl. II fot. 5, tabl. III fot. 7). Niewątpliwie zostają zainicjowane nie równocześnie, a w krótkich odstępach czasu jedna po drugiej. Często można dostrzec także łuski powstające obok siebie (tabl. III fot. 8). Obserwacje powyższe, jak i makroskopowe, świadczą o tym, że są one ułożone spiralnie na skróconym pędzie zwanym piętką.

W miarę tworzenia się zawiązków łusek w stożku wzrostu zachodzą również inne przemiany. Komórki znajdujące się bezpośrednio pod warstwą powierzchniową dzielą się periklinalnie (tabl. II fot. 4, 4a). W wyniku tych podziałów wyróżnicowuje się warstwa druga i trzecia (tabl. II fot. 5), natomiast na skutek podziałów periklinalnych komórek warstwy trzeciej (tabl. II fot. 6, tabl. III fot. 7) ustala się warstwa trzecia i czwarta (tabl. III fot. 8). Pod koniec maja są one jeszcze mało regularne, ale w trzech pierwszych zachodzą głównie podziały antyklinalne. Największa różnorodność w układzie i postaci komórek uwidacznia się w ostatniej warstwie. Oczywiście w czasie ustalania się warstw w dalszym ciągu regularnie w warstwie drugiej zachodzą periklinalne podziały komórek, które dają początek nowym primordiom, a także towarzyszą im podziały periklinalne i skośne w warstwach głębiej położonych. Na fotografii 7 (tabl. III) widać właśnie podziały periklinalne w warstwie drugiej (p_2) i czwartej (p_4). Ponieważ występują one w bocznych częściach stożka, a nad nimi w pierwszej warstwie zaszły liczne podzia-

OBJAŚNIENIA DO TABLIC
EXPLANATIONS OF THE PLATES

TABLICE I, II, III

Wykształcenie się wierzchołka pędu i zawiązków łusek

Fot. 1. Inicjacja pierwszych zawiązków łusek i związane z tym periklinalne podziały komórek znajdujących się bezpośrednio pod warstwą powierzchniową.

Fot. 2. Uwypuklanie merystemu wierzchołkowego wynikające z licznych podziałów komórek zachodzących w całym stożku wzrostu.

Fot. 3. Inicjacja nowego zawiązka łuski oraz zaznaczenie się okrywy, grupy komórek inicjalnych podwierzchołkowych, merystemu żebrowego i peryferycznego.

Fot. 4, 4a. Wykształcanie drugiej i trzeciej warstwy okrywy.

Fot. 5. Stożek wzrostu o wyraźniej zaznaczających się strefach.

Fot. 6, 7. Ustalanie trzeciej i czwartej warstwy okrywy.

Fot. 8. Stożek, w którym ustalone są cztery warstwy okrywy, duża grupa komórek inicjalnych podwierzchołkowych, merystem żebrowy i peryferyczny.

Fot. 9. Podział periklinalny w pierwszej warstwie okrywy.

Fot. 10. Podział skośny w pierwszej warstwie okrywy.

a — antyklinalny podział komórki; p_1 — periklinalny podział komórki pierwszej warstwy; p_2 — periklinalny podział komórki drugiej warstwy; p_3 — periklinalny podział komórki trzeciej warstwy; p_4 — periklinaly podział komórki czwartej warstwy; *s* — skośny podział komórki; *pr* — prokambium; *o* — okrywa; *kip* — komórki inicjalne podwierzchołkowe; *mż* — merystem żebrowy; *mp* — merystem peryferyczny; *ł* — zawiązek łuski; *ppł* — przekrój poprzeczny przez łuskę

PLATES I, II AND III

The formation of stem apex and leaf primordia

Photo 1. Initiation of the first leaf primordia and associated periclinal divisions of cells immediately below the surface layer.

Photo 2. The increase of the apical meristem resulting from numerous cell divisions taking place throughout the apex.

Photo 3. The initiation of a new leaf primordium and the differentiation of the apex into a mantle, a group of subapical initials, a rib meristem and a peripheral zone.

Photo 4. 4a. The formation of the second and third mantle layers.

Photo 5. A stem apex with very distinct zones.

Photo 6. 7. The formation of the third and fourth mantle layers.

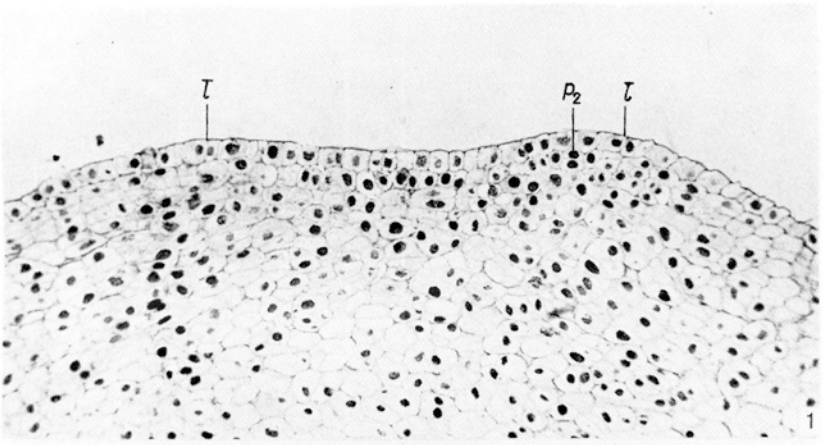
Photo 8. A stem apex in which four mantle layers have already developed, and were a large group of subapical initials, a rib meristem and a peripheral zone are all distinct.

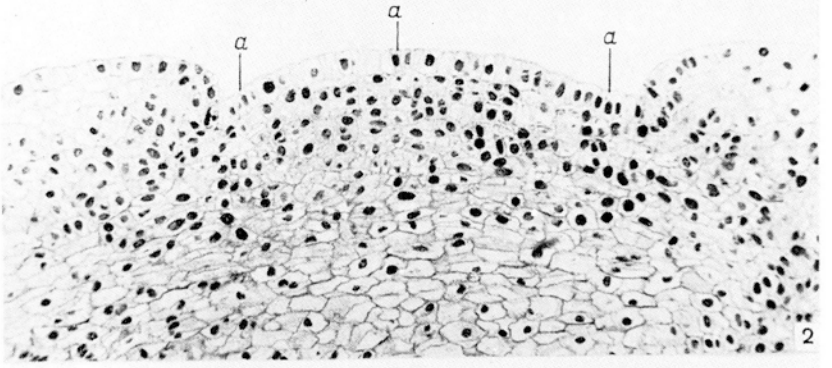
Photo 9. A periclinal division in the first mantle layer.

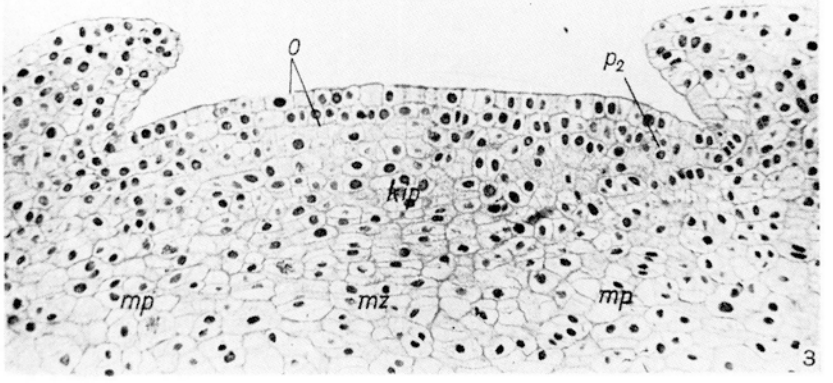
Photo 10. Oblique division in the first mantle layer.

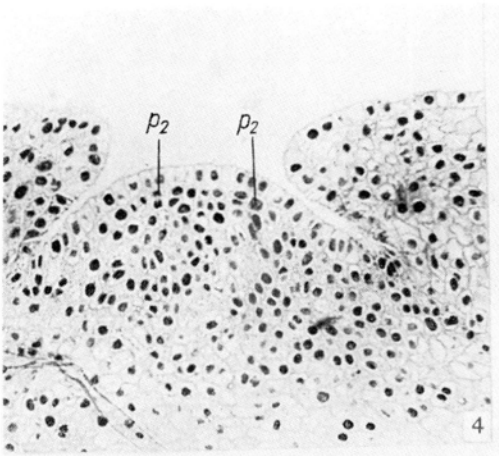
a — anticlinal division; p_1 — periclinal cell division in the first layer; p_2 — periclinal cell division in the second layer; p_3 — periclinal cell division in the third layer; p_4 — periclinal cell division in the fourth layer; *s* — oblique cell division; *pr* — procambium; *o* — mantle; *kip* — subapical initials; *mż* — rib meristem; *mp* — peripheral meristem; *ł* — leaf primordium; *ppł* — cross section by leaf

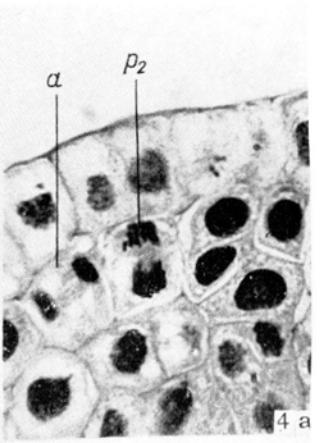
TABLICA I — PLATE I

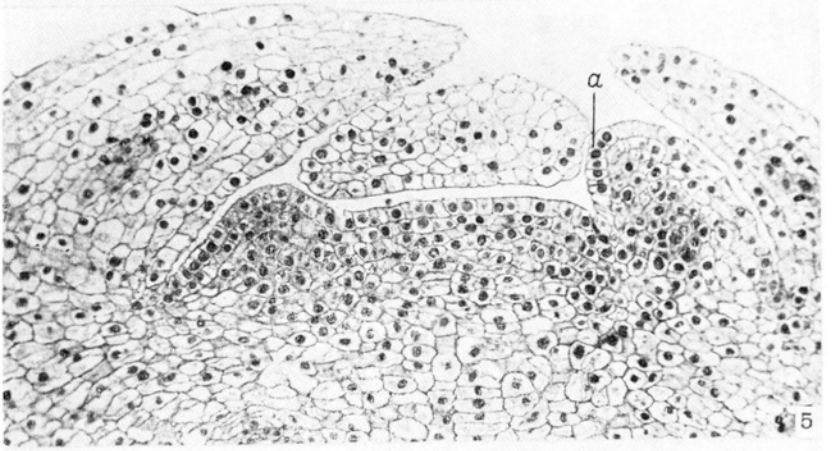


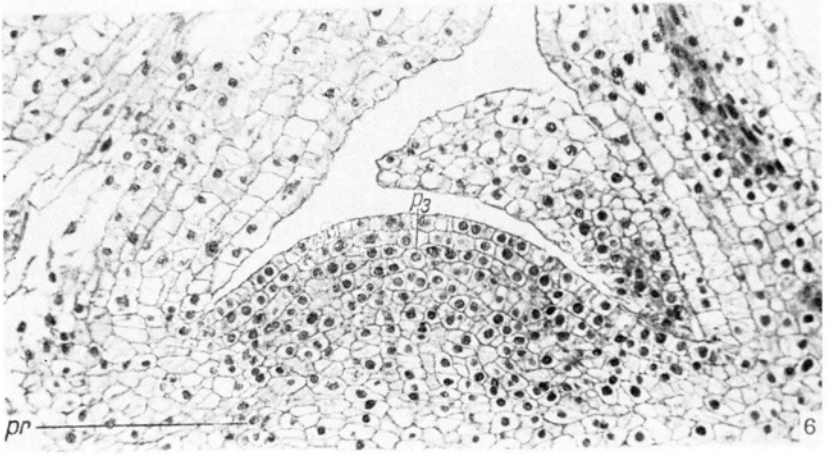


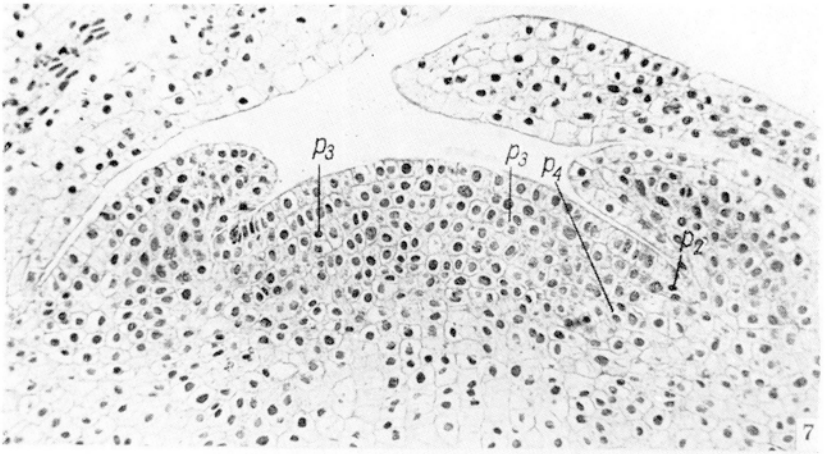


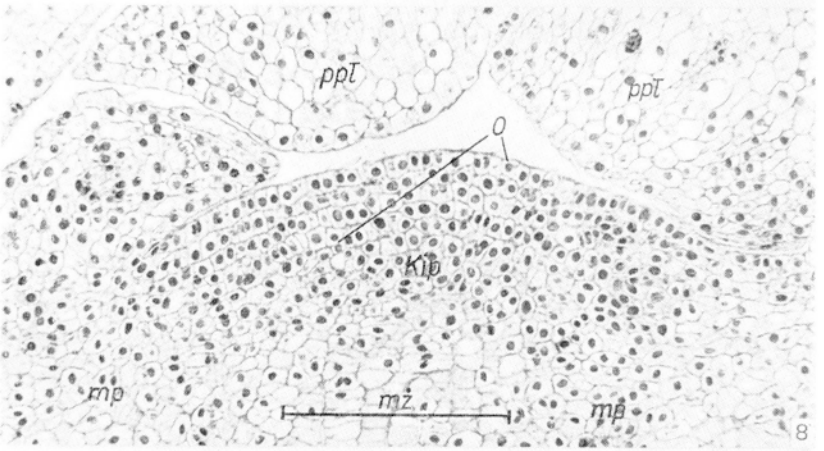

p2
p2
4

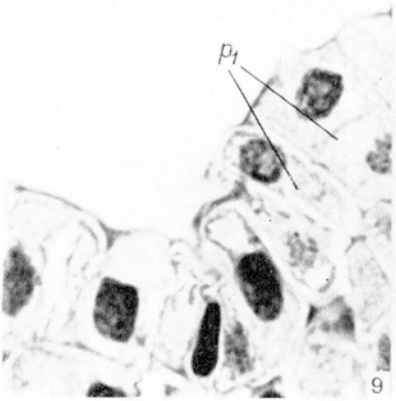

a
p2
4 a

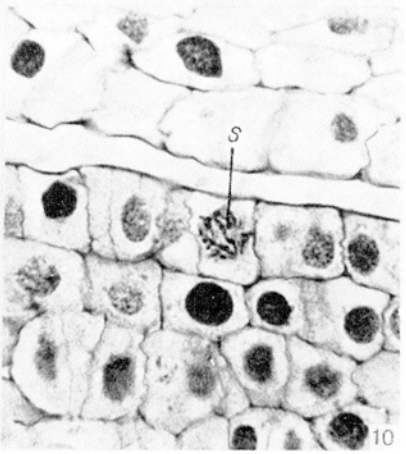

a
5


p3
pr
6


p3
p3
p4
p2
7


ppt
ppt
O
Kip
mp
mz
mp
8


p1
9


s
10

ły antyklinalne, należy sądzić, że są one związane raczej z inicjacją nowych zawiązków, a nie z ustalaniem się warstw. Powstające warstwy tworzą tzw. okrywę. Trzeba też zaznaczyć, że w pierwszej warstwie wierzchołka pędu *Lilium regale*, od zapoczątkowania aż do zakończenia jego aktywności, także zdarzają się podziały periklinalne i skośne. Zachodzą one jednak sporadycznie i w różnych miejscach stożka czy też wykształcającej się łuski (tabl. III fot. 9, 10).

Pod ustalającymi się warstwami w centralnej części stożka wyróżnia się strefa inicjalna podwierzchołkowa obejmująca komórki nieco mniejsze, intensywnie dzielące się w różnych płaszczyznach (tabl. II fot. 5). W stożkach starszych, w których wyróżnicowało się więcej warstw okrywy, strefa ta zaznacza się wyraźniej (tabl. II fot. 6, tabl. III fot. 7). Ponadto w dużych stożkach przyjmuje ona postać jakby soczewki, której brzegi dochodzą prawie do podstawy zewnętrznych warstw okrywy (tabl. III fot. 8), a w małych ogranicza się do kilku komórek (tabl. IV fot. 13).

Pod wierzchołkową częścią stożka, w płaszczyźnie podstaw najmłodszych zawiązków zaznacza się strefa merystemu centralnego. Komórki jej biorą początek od komórek podwierzchołkowych, ale są od nich znacznie większe i mocno zwakuolizowane. Często dzielą się periklinalnie tworząc pionowo idące szeregi nazwane marystemem żebrowym (tabl. I fot. 2, 3), który u *Lilium regale* w starszych stożkach uwidacznia się lepiej (tabl. II fot. 5, tabl. III fot. 7) niż w młodszych. Poza tym pod stożkami dużymi zaznacza się wyraźniej (tabl. III fot. 8) niż pod mniejszymi (tabl. II fot. 6), a w bardzo małych stożkach nie wyróżnia się wcale (tabl. IV fot. 13). Duże komórki merystemu centralnego otoczone są merystemem peryferycznym, którego komórki są trochę mniejsze, ale też zwakuolizowane i które dzielą się w różnych płaszczyznach. Ta grupa komórek znajduje się pod peryferyczną częścią warstw okrywających stożek wzrostu i częściowo pod małymi komórkami podwierzchołkowymi. Niewątpliwie bierze ona początek od obu tych stref (tabl. III fot. 7, 8).

Obserwując rozwój stożka wzrostu w ciągu następnego miesiąca, tzn. do końca czerwca, można stwierdzić, że zachodzą w nim zmiany stosunkowo już niewielkie. Cztery uprzednio powstałe warstwy okrywające stają się bardziej wyodrębnione. Pod nimi w wielu stożkach wyróżnicowuje się jeszcze warstwa piąta i szósta, w których często zachodzą podziały periklinalne i skośne. W miarę wykształcania się warstw okrywy stożek uwypukla się coraz bardziej. Proces powstawania łusek, obserwowany od momentu inicjacji stożka, pod koniec czerwca ustaje. Teraz ilość ich dochodzi przeciętnie do 25. Oczywiście spotykamy pąki, które wykształciły tylko 8, a także i takie, które zainicjo-

wały około 40 łusek. Wysokość stożka wynosi około 160 μ, zaś przeciętna średnica tegorocznego przyrostu cebuli 6—9 mm.

Interesujące jest, iż po wytworzeniu łusek wierzchołek lilii królewskiej nie przechodzi do wykształcania liści asymilujących, lecz w ciągu mniej więcej trzech miesięcy znajduje się jakby w stanie letniego spoczynku. W tym czasie wykształcone łuski rozrastają się, tak że pod koniec lipca średnica nowego przyrostu cebuli wynosi około 12 mm, zaś pod koniec sierpnia około 18 mm. Najmłodsze łuski otaczające stożek wzrostu ściśle przylegają do niego wyraźnie zachodząc jedna nad drugą (tabl. IV fot. 11—14). O zahamowaniu aktywności stożka wzrostu świadczą także zmiany zachodzące w nim w tym okresie jego ontogenezy. Oczywiście dotyczą one nie struktury, a tylko aktywności.

Na początku lipca komórki okrywy i częściowo komórki inicjalne podwierzchołkowe przestają się dzielić. Jądra ich nie barwią się tak intensywnie, jak dotychczas. Jedynie komórki pod najmłodszymi zawiązkami łusek oraz częściowo komórki inicjalne podwierzchołkowe zachowują aktywność. Jądra ich barwią się mocniej od pozostałych komórek stożka (tabl. IV fot. 11). W końcu lipca aktywność stożków jeszcze bardziej słabnie. Można w nich dostrzec tylko poszczególne komórki o jądrach intensywniej zabarwionych (tabl. IV fot. 12, 13). Merystem żebrowy, zaznaczający się w okresie wykształcania łusek na przestrzeni kilku międzywęźli, teraz uwidacznia się tylko w płaszczyźnie podstaw ostatnio zainicjowanych zawiązków. Tworzy wyraźne, krótkie rzędy złożone z komórek znacznie mniejszych niż uprzednio (tabl. IV fot. 12). W takim stanie stożki pozostają przez cały sierpień.

Od pierwszych dni września daje się obserwować proces odwrotny od tego, jaki zachodził na początku lipca. Komórki podstawy okrywy oraz częściowo komórki inicjalne podwierzchołkowe, jak i pozostałego merystemu żebrowego powracają do aktywności. Jądra ich znowu barwią się intensywnie. Zachodzą tak częste podziały, że komórki nie dorastają do normalnej wielkości, wobec czego są mniejsze od centralnych komórek wierzchołkowej części stożka. Komórki powracające do aktywności tworzą gruby pierścień, nad którym wyróżnia się grupa złożona z komórek centralnej części okrywy oraz częściowo z komórek inicjalnych podwierzchołkowych, które nie zaczęły się dzielić. Są one nieco mniejsze od komórek pierścienia, a jądra ich w dalszym ciągu barwią się słabo. Stopniowo niektóre z nich uwidaczniają się wyraźniej, co jest zapowiedzią podziału komórki (tabl. IV fot. 14). Taki stan stożka zachowuje się stosunkowo krótko; coraz więcej komórek merystemu oczekującego powraca do aktywności i już w drugiej połowie września stożek przypomina stan z końca czerwca, co świadczy, że kończy się okres „spoczynku letniego".

Pod koniec września u podstawy stożka, która na początku tego miesiąca zaznaczała się w postaci pierścienia, a która teraz nie odróżnia się specjalnie od jego wierzchołka, wyróżnicowują się zawiązki liści. Tę właśnie część stożka, która daje im początek, można nazwać „strefą pierścienia inicjalnego".

Zawiązki liści powstają podobnie jak zawiązki łusek. W pierwszej warstwie okrywy zachodzą podziały antyklinalne, którym towarzyszą podziały periklinalne komórek drugiej oraz trzeciej warstwy okrywy. Czasem podziały w trzeciej warstwie można wyróżnić, zanim jeszcze zaczną dzielić się komórki drugiej i pierwszej warstwy znajdujące się tuż nad nimi. Na ogół jednak podziały komórek w tych trzech warstwach zachodzą równocześnie. Zawiązki liści inicjują się niesłychanie szybko jeden po drugim, tak że patrząc z góry na stożek wzrostu widzimy u jego podstawy jakby kilkurzędowy wianuszek wzgórków; znajdujące się w środku są nieco mniejsze, słabiej uwypuklone, a położone nieco niżej, bardziej na zewnątrz, zaznaczają się wyraźniej. Na przekrojach podłużnych przez stożki wegetatywne z tego okresu ich rozwoju widać po 3, a nawet i 4 zawiązki liści ułożone mniej więcej jeden nad drugim. Można je łatwo odrożnić od zawiązków łusek nie tylko dlatego, że są one mniejsze i charakterystycznie ułożone, ale także po tym, że wykształcając się osie ich tworzą początkowo z powierzchnią stożka w przybliżeniu kąty proste (tabl. V fot. 15, 16), a nie nachylają się do niej tak, jak zawiązki łusek (tabl. IV fot. 11—14). Na początku października zawiązki liści są jeszcze na tyle małe, że ostatnie łuski w dalszym ciągu osłaniają cały stożek wzrostu (tabl. V fot. 15).

Można by przypuszczać, że w okresie inicjacji liści, a więc do czasu, gdy stożek będzie pozostawał w stadium wegetatywnym, nie będą zachodziły w nim inne przemiany, jak tylko związane z plastochronem. Tymczasem na skutek podziałów komórek wywołujących bardzo szybko przebiegającą inicjację zawiązków liści zostaje naruszony układ warstw w bocznej części okrywy dookoła całej podstawy stożka. Komórki dzieląc się bardzo intensywnie nie osiągają wielkości z okresu wykształcania łusek. Także w centralnej części stożka komórki jednej lub dwóch ostatnich warstw okrywy coraz częściej dzielą się periklinalnie i skośnie. Tym samym ilość warstw okrywy zmniejsza się do pięciu lub czterech, a jednocześnie powiększa się grupa komórek inicjalnych podwierzchołkowych, do której także zaliczyć można komórki głębiej znajdujących się warstw bocznej części okrywy. W czasie wykształcania liści komórki inicjalne podwierzchołkowe bardzo intensywnie się dzielą. Merystem żebrowy uwidacznia się teraz na większej przestrzeni niż w okresie zahamowania aktywności stożka, ale nie tak wyraźnie; komórki jego są bardziej wydłużone (tabl. V fot. 15 i porównać z fot. 12, 14 na tabl. IV). Powyżej opisane procesy, stopniowo zachodzące w struk-

TABLICA IV

Wierzchołek pędu w okresie „spoczynku letniego"

Fot. 11. Stożek wzrostu w chwili przechodzenia w stan „spoczynku letniego" — wierzchołkowe komórki nieaktywne.

Fot. 12. Stożek wzrostu w okresie „spoczynku letniego" — tylko poszczególne komórki aktywne.

Fot. 13. Zniekształcona postać stożka w wyniku wykształcenia się łuski wyłącznie z jednej strony.

Fot. 14. Stożek wzrostu w okresie powrotu do aktywności — wyróżnia się pierścień komórek aktywnych i wierzchołkowa, nieaktywna grupa komórek.

ka — komórki aktywne; *kn* — komórki nieaktywne; *pka* — pierścień komórek aktywnych; *pr* — pasmo prokambialne.

PLATE IV

The stem apex during the summer rest period

Photo 11. The stem apex at the time of entering into a state of summer rest. The apical cells are inactive.

Photo 12. The stem apex during summer rest. Only individual cells are active.

Photo 13. A deformed stem apex resulting from the development of a leaf on one side only.

Photo 14. Stem apex at time of its reactivation. A ring of active cells and a group of apical inactive ones are to be seen.

ka — active cells; *kn* — inactive cells; *pka* — a ring of active cells; *pr* — procambial strand.

TABLICA V

Inicjacja liści

Fot. 15. Kilkurzędowy „wianuszek" zawiązków liści utworzony dookoła podstawy stożka, którego wierzchołek jeszcze osłonięty jest łuskami.

Fot. 16. Stożek wzrostu osłonięty wydłużonymi liśćmi — ilość warstw okrywy zmniejszona do pięciu.

Fot. 17. Periklinalne podziały w drugiej warstwie okrywy.

Fot. 18. Periklinalne podziały w trzeciej warstwie okrywy.

ł — zawiązek łuski; *l* — związek liścia; p_2 — periklinalny podział komórki w drugiej warstwie okrywy; p_3 — periklinalny podział komórki w trzeciej warstwie okrywy.

PLATE V

Foliage leaves initiation

Photo 15. A ring of foliage leaf primordia in several rows arround the base of the apex whose tip is still covered with scale leaves.

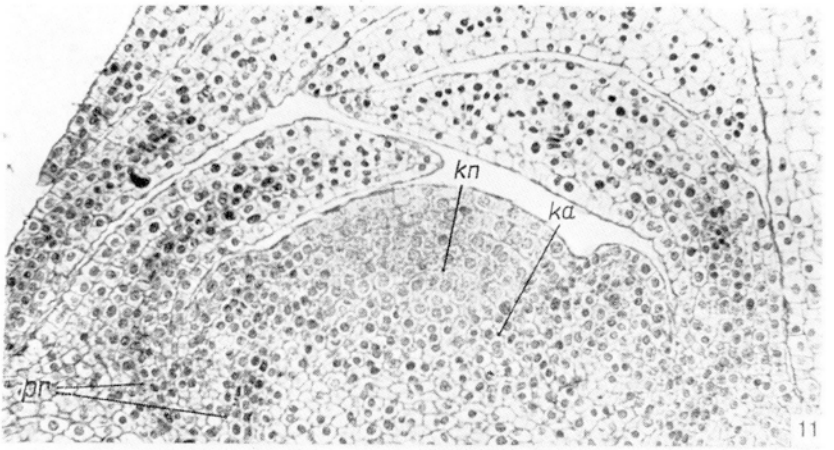
Photo 16. The stem apex concealed by elongated foliage leaves. The mantle is reduced to five layers.

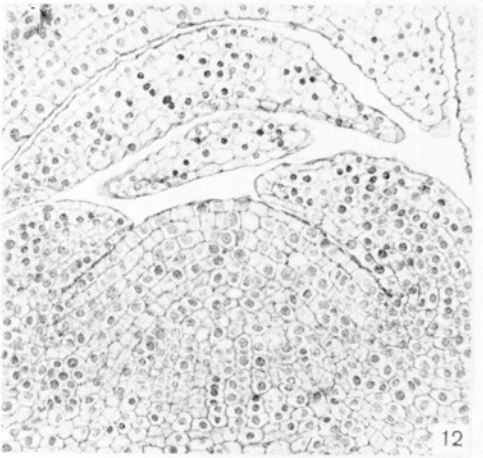
Photo 17. Periclinal divisions in the second mantle layer.

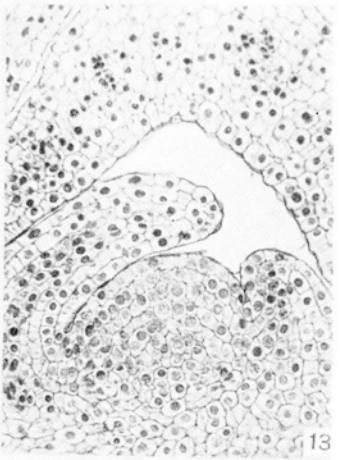
Photo 18. Periclinal divisions in the third mantle layer.

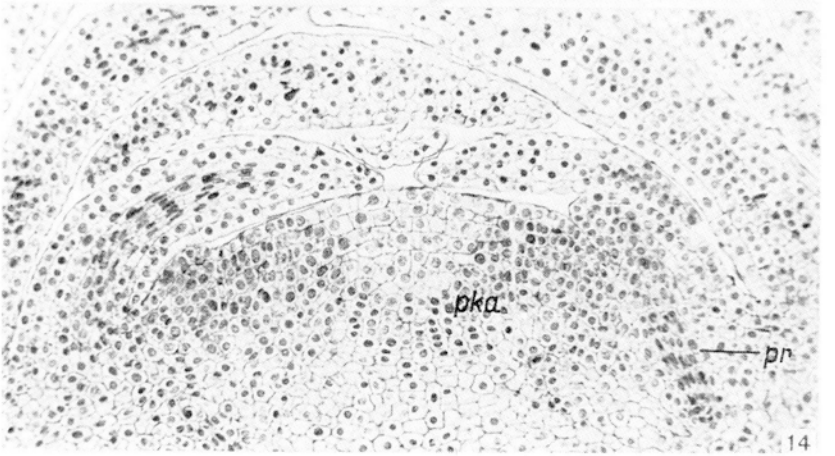
ł — leaf primordium; *l* — foliage leaf primordium; p_2 — periclinal cell division in the second mantle layer; p_3 — periclinal cell division in the third mantle layer.

TABLICA IV — PLATE IV

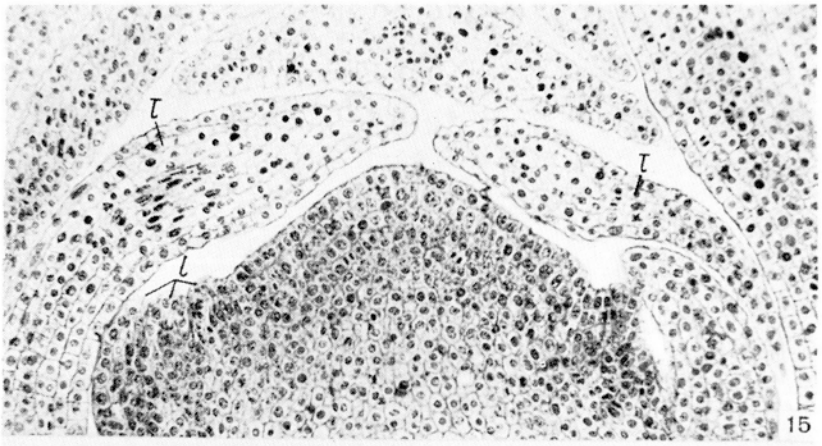


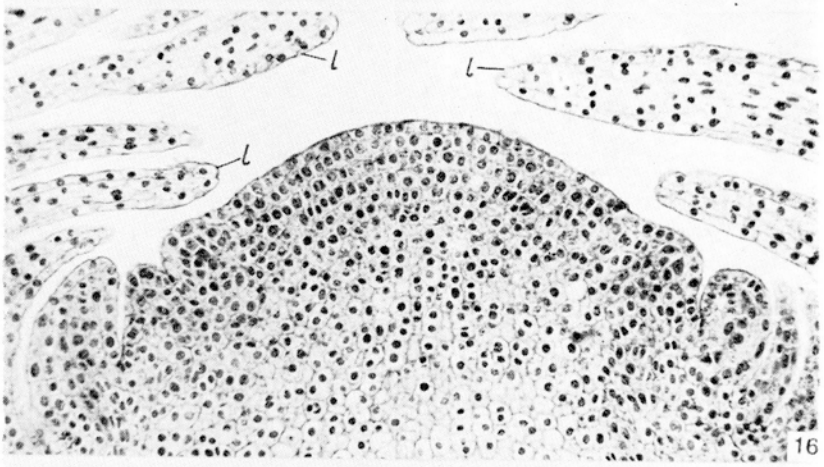


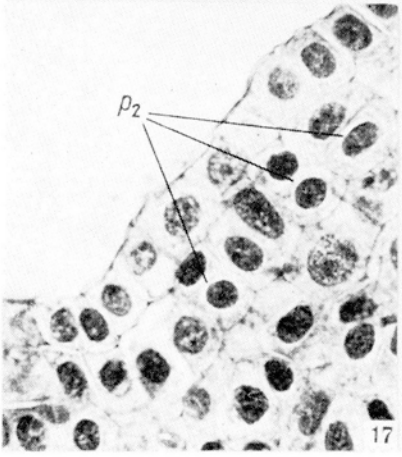


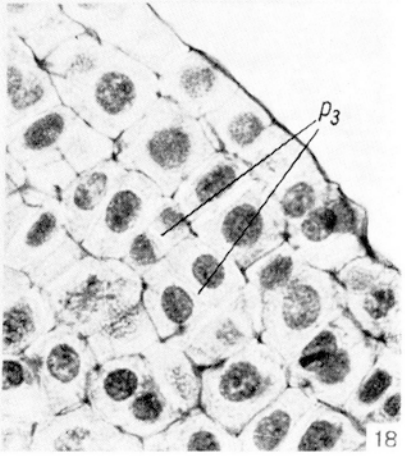


TABLICA V — PLATE V









turze wierzchołka pędu, już od pierwszego momentu formowania liści, powodują wyraźne wydłużanie się stożka wzrostu. Jeszcze pod koniec września wysokość jego (licząc od podstawy ostatniej łuski) wynosiła około 160 μ, a w pierwszych dniach października (licząc od podstawy ostatnio zainicjowanych zawiązków liści) osiąga 220 μ. Wraz z wydłużaniem zmienia się postać wierzchołka; staje się bardziej stożkowaty (tabl. V fot. 15).

Do połowy października stożki inicjują 40—50 liści, a pęd znacznie się wydłuża. Mierząc od wierzchołka piętki do końca pierwszych liści, osiąga w tym czasie około 8 mm. Stażek wzrostu nie jest teraz tak dokładnie osłonięty, jak do niedawna; ostatnie łuski znacznie już wyrosły i odsunęły się od niego, liście zaś zachodzą nad wierzchołek, ale nie osłaniają go tak dokładnie, jak łuski. Stożek stopniowo zmienia postać ze stożkowatej na kopulastą (tabl. V fot. 16). Pąk, znajdujący się w takim stadium rozwoju, nadaje się do zbadania układu liści. Można stwierdzić, że ułożone są one tak jak łuski spiralnie na wydłużającym się pędzie.

Do pierwszych dni listopada daje się obserwować w dalszym ciągu stałe wydłużanie się osi, uwypuklanie merystemu apikalnego oraz rozrastanie się elementów już wykształconych. Przed nadejściem przymrozków ilość zawiązków liści dochodzi do 90, wysokość stożka wynosi około 250 μ, pęd osiąga długość do 13 mm, a średnica nowego przyrostu cebuli w najszerszym miejscu wynosi około 2,5 cm, wysokość zaś 4,5 cm. W tym czasie okrywa składa się przeważnie już z czterech, a czasem z trzech warstw. Tylko w niedużej, centralnej części stożka zachowuje się warstwowy układ komórek, w bocznej zaś zostaje tylko w dwóch pierwszych warstwach. W merystemie centralnym układ komórek charakterystyczny dla merystemu żebrowego staje się ledwie dostrzegalny.

Pomimo zmian, jakie zaszły w strukturze wierzchołka pędu w okresie wykształcania liści, trzeba stwierdzić, że w zasadzie organizacja jego nie zmieniła się.

Do tej pory, opisując przemiany w budowie stożka wegetatywnego, nie omówiłam zmian związanych z plastochronem. U *Lilium regale* w okresie wykształcania zawiązków łusek są one dość dobrze widoczne. Charakteryzują się przede wszystkim zmianą wielkości powierzchni stożka oraz zmianą jego postaci. Wtedy gdy łuski powstają mniej więcej naprzeciw siebie i wkrótce jedna po drugiej, powierzchnia jego i wysokość znacznie zmniejszają się, a stożek staje się płaski (tabl. II fot. 5). Natomiast gdy ponownie osiągnie powierzchnię maksymalną, uwypuklenie jego zaznacza się wyraźnie (tabl. II fot. 6, tabl. III fot. 7, 8). Nieco inną postać przyjmuje, gdy łuski powstają obok siebie, czy też następuje dłuższa przerwa pomiędzy inicjowaniem poszczególnych zawią-

zków. Wtedy zachowuje on postać stożkowatą, a tylko z jednej strony zostaje zniekształcony przez tworzące się primordium (tabl. IV fot. 13). W przypadku *Lilium regale* trudno podać różnicę pomiędzy powierzchnią maksymalną i minimalną, gdyż, jak już wspominałam, stożki bywają różnej wielkości. Podobne zmiany zachodzą w stożku wzrostu podczas inicjacji zawiązków liści. Uwidaczniają się jednak znacznie słabiej, ponieważ wielkość zawiązka liściowego jest znacznie mniejsza niż wielkość zawiązka łuski w stosunku do wielkości stożka (tabl. V fot. 15, 16), można by nawet przypuszczać, że w okresie inicjacji liści powierzchnia stożka i jego postać nie ulegają przemianom.

W miejscu inicjacji zawiązków łusek i liści, u podstawy stożka skutkiem podziałów komórek zostaje naruszony układ warstw okrywy. W czasie formowania łusek zakłócony jest tylko w miejscu inicjacji danego zawiązka (tabl. III fot. 8), a przy wykształcaniu liści, ponieważ w krótkim czasie powstaje ich bardzo wiele, nieomal dookoła całej podstawy stożka (tabl. V fot. 15, 16).

Od 3 listopada, przez całą zimę materiał do badań nie był pobierany. Następną partię cebul wykopano 28 marca, zaraz po rozmarznięciu ziemi. Stwierdziłam, że w tym czasie pęd wydłużył się przeciętnie do 16 mm oraz zwiększyła się ilość liści. W niektórych pąkach liczba ich dochodzi do 150. Stożek także znacznie się powiększył, przyjął postać kopulastą, a średnica jego wynosiła 600—1000 μ. U podstawy stożka można teraz dostrzec zawiązki bardzo podobne do liściowych, ale nieco od nich większe. Są to zawiązki podsadek (tabl. VI fot. 19). Zmiany w budowie wewnętrznej posunęły się i w dalszym ciągu posuwają się w tym samym kierunku co w październiku, a więc w okresie inicjacji liści. Ilość warstw okrywy zmniejsza się zaledwie do dwóch, przy czym druga warstwa na wierzchołku stożka zachowuje układ komórek wynikających z antyklinalnych podziałów, a u podstawy stożka jest nieco mniej regularna. W obrębie głębiej położonych warstw, należących dawniej do okrywy, intensywnie zachodzą podziały komórek w różnych płaszczyznach. Ulega także zmianie grupa komórek, które wyróżniałam w stożku wegetatywnym jako komórki inicjalne podwierzchołkowe; powiększają się one oraz ulegają zwakuolizowaniu. Pomiędzy terenem głębiej położonych warstw okrywy a terenem dawniejszych komórek inicjalnych podwierzchołkowych nie ma uchwytnej granicy. Teraz obie te grupy komórek stanowią jedną całość. W merystemie centralnym zupełnie zanika układ komórek charakterystyczny dla merystemu żebrowego. Dawne komórki inicjalne podwierzchołkowe stopniowo przechodzą w strefę merystemu centralnego, której komórki są nieco większe i bardziej zwakuolizowane, a która zaczyna się w płaszczyźnie podstaw najmłodszych zawiązków. Nie ulega zmianie strefa peryferyczna, ota-

czająca merystem centralny (tabl. VI fot. 19, 20). Zaobserwowane zmiany świadczą o tym, że stożek wegetatywny przechodzi w stadium kwiatowe.

W ciągu kwietnia zachodzą tylko nieznaczne przemiany. Najpierw, w pierwszej warstwie okrywy, na powierzchni całego stożka, zarówno u jego podstawy jak i w części wierzchołkowej następują liczne podziały antyklinalne. Pod nimi, w drugiej warstwie, komórki dzielą się periklinalnie i tak samo, jak łuskom i liściom dają one początek zawiązkom kwiatów, które początkowo zaznaczają się w postaci płaszczyzn bardziej lub mniej uwypuklonych, oddzielonych od siebie ledwie dostrzegalnymi wgłębieniami (tabl. VI fot. 21). Dopiero pod koniec kwietnia uwypuklenia te powiększają się, a stożek zatraca kopulastą postać.

Na początku maja wykształcające się zawiązki kwiatów pokrojem i budową przypominają stożek z końca marca, a więc z okresu, gdy przeszedł w stadium kwiatowe. Przyjmują one kształt kopuł oddzielonych od siebie dość dużymi zagłębieniami. Niejednokrotnie, w zagłębieniach tych, na terenie całej okrywy wyróżnianej w stożku wegetatywnym, zachodzą podziały periklinalne w warstwie drugiej, trzeciej i czwartej oraz w różnych płaszczyznach w dawnej warstwie piątej i szóstej. Niewątpliwie na skutek aktywności tej części wierzchołka pędu zostanie zainicjowany zawiązek kwiatu (tabl. VII fot. 22). W taki sposób po pewnym czasie stożek wzrostu przekształci się w kilka czy kilkanaście merystemów wierzchołkowych, którymi są primordia kwiatów.

Zawiązki kwiatów szybko powiększają się zatracając postać kopuł dotychczas obserwowaną. Już teraz u ich podstaw wykształcają się zawiązki przysadek. Początkowo są one widoczne w postaci maleńkich, ledwie dostrzegalnych uwypukleń (tabl. VII fot. 23), które następnie wydłużają się i nachylają nad zawiązkami kwiatów, jakby je osłaniając (tabl. IX fot. 30).

Wykształcony zawiązek kwiatu ma postać niskiego walca o lekko uwypuklonej górnej podstawie; osiąga około 360 μ wysokości i 560 μ średnicy. Struktura jego w zasadzie nie różni się od budowy stożka z okresu bezpośrednio przed inicjacją zawiązków kwiatów. Niemniej jednak w pierwszej chwili można odnieść inne wrażenie. Wywołane jest ono tym, że na skutek znacznego wydłużania, jak i zmiany jego pokroju, strefa centralna i peryferyczna znajdują się teraz w samym merystemie apikalnym, a nie, jak dotąd, poniżej jego podstawy. Poza tym, w niektórych zawiązkach komórki strefy merystemu centralnego trochę się wydłużają, stają się bardziej zwakuolizowane i ułożeniem przypominają merystem żebrowy występujący w stożku wegetatywnym (tabl. VII fot. 24). Zawiązki znajdujące się w takim stadium rozwoju zaczynają wykształcać poszczególne elementy kwiatu.

Jak już wspomniałam, zawiązki łusek cebuli, liści i podsadek wykształcają się zawsze u podstawy stożka, a przysadek u podstawy za-

wiązka kwiatu. Elementy kwiatu powstają natomiast trochę wyżej na primordium, a nie u jego podstawy. Najpierw zostają zainicjowane zawiązki pierwszego okółka okwiatu — P_1 *. Niedługo po nich zaczynają formować się zawiązki drugiego okółka okwiatu — P_2, które początkowo są bardzo podobne do P_1 tak, że w tym okresie dość trudno stwierdzić, które z nich są primordiami pierwszego, a które drugiego okółka. Na ogół jednak zawiązki P_2 formują się nieco wyżej i są słabiej uwypuklone (tabl. VII fot. 24). W niedługim czasie różnica pomiędzy P_1 i P_2 zaznacza się wyraźnie. Zawiązki drugiego okółka — mniejsze, znajdują się na przemian w stosunku do P_1. Po wykształceniu zawiązków okwiatu merystem wierzchołkowy uwypukla się, kształtem swoim przypominając stożek wegetatywny. W nim pod okrywą wyróżnia się duża grupa komórek dzielących się w różnych płaszczyznach. Komórki znajdujące się bezpośrednio pod okrywą są większe, intensywnie dzielą się i przypominają komórki głębiej leżących warstw okrywy stożka wegetatywnego. Poniżej, w samym środku, występują mniejsze komórki i one z kolei podobne są do komórek inicjalnych podwierzchołkowych. W płaszczyźnie podstaw zawiązków okwiatu wyraźnie zaznacza się merystem centralny, którego komórki dzielą się periklinalnie tworząc merystem żebrowy. Merystem centralny otoczony jest merystemem peryferycznym (tabl. VIII fot. 25), w którym zarówno teraz, jak i w stożku wegetatywnym uwidaczniają się pasma prokambialne biegnące do najmłodszych zawiązków (tabl. IV fot. 11, 14, tabl. VI fot. 21, tabl. VII fot. 24).

U podstawy merystemu wierzchołkowego, naprzeciw zawiązków pierwszego okółka okwiatu inicjują się zawiązki pierwszego okółka pręcików — A_1, a wkrótce naprzeciw primordiów drugiego okółka okwiatu — zawiązki drugiego okółka pręcików — A_2. W tym czasie zarówno postać, jak i organizacja stożka nie ulegają przemianom. Jedynie grupa komórek inicjalnych podwierzchołkowych staje się bardziej aktywna, dzięki czemu o wiele szybciej tworzy się merystem centralny, a tym samym znacznie wydłuża się oś kwiatu (tabl. VIII fot. 26).

Gdy zawiązki pręcików przyjmują postać niewielkich, ale już dobrze wykształconych wzgórków, brzeżne komórki grupy inicjalnej podwierzchołkowej wzmagają swą aktywność, na skutek czego boczne części stożka wzrostu rozrastają się, a merystem wierzchołkowy zmienia postać ze stożkowatej na spłaszczoną. Jednocześnie przestaje wyróżniać się grupa komórek inicjalnych podwierzchołkowych (tabl. VIII fot. 27). Teraz dopiero merystem wierzchołkowy przechodzi do inicjacji słupka. Naprzeciw zawiązków pierwszego okółka pręcików powstają zawiązki

---

* Do oznaczania elementów kwiatu używam symboli przyjętych przez Beyera (1942): *P* — *Perianthum* — okwiat; *A* — *Androecium* — pręcikowie; *G* — *Gynoecium* — słupkowie; *Br* — *Bractea* — podsadka; *Bo* — *Bracteola* — przysadka.

TABLICA VI, VII, VIII, IX

Wierzchołek pędu w stadium kwiatowym — inicjacja zawiązków kwiatów i poszczególnych elementów kwiatu

Fot. 19. Stożek wzrostu w postaci kopuły, u podstawy zawiązki podsadek, okrywa dwuwarstwowa.

Fot. 20. Liczne podziały antyklinalne na całej powierzchni stożka.

Fot. 21. Zawiązki kwiatów w postaci nieznacznych uwypukleń — liczne podziały periklinalne w drugiej warstwie okrywy.

Fot. 22. Inicjacja nowego zawiązka kwiatu na terenie dawnej okrywy, pomiędzy zawiązkami już zaawansowanymi w rozwoju.

Fot. 23. Wykształcające się zawiązki kwiatów zatracają postać kopuł, inicjacja przysadek.

Fot. 24. Wykształcony zawiązek kwiatu inicjujący zawiązki pierwszego i drugiego okółka okwiatu.

Fot. 25. Wykształcanie okwiatu — merystem wierzchołkowy przyjmuje postać i organizację podobną do stożka wegetatywnego.

Fot. 26. Wykształcanie zawiązków pręcików pierwszego i drugiego okółka oraz znaczne wydłużanie osi kwiatu.

Fot. 27. Merystem wierzchołkowy w postaci spłaszczonej — słabo zaznacza się grupa komórek inicjalnych podwierzchołkowych.

Fot. 28. Inicjacja owocolistków.

Fot. 29. Wykształcanie owocolistków i zanikanie drugiej warstwy okrywy.

Fot. 30. Przekrój podłużny przez kwiatostan.

a — antyklinalny podział komórek; p_2 periklinalny podział komórki drugiej warstwy; p_3 — periklinalny podział komórki trzeciej warstwy; p_4 — periklinalny podział komórki czwartej warstwy; *k* — zawiązek kwiatu; *pr* — prokambium; *Br* — zawiązek podsadki; *Bo* — zawiązek przysadki; P_1 — zawiązek pierwszego okółka okwiatu; P_2 — zawiązek drugiego okółka okwiatu; A_1 — zawiązek pręcika pierwszego okółka; A_2 — zawiązek pręcika drugiego okółka; *G* — zawiązek owocolistka.

PLATES VI, VII, VIII, IX

Stem apex in the flowering condition. Initiation of flower primordia and individual floral parts

Photo 19. Dome shaped stem apex. At the base of the bract primordium there is a two layered mantle.

Photo 20. Numerous anticlinal cell divisions throughout the surface of the apex.

Photo 21. Flower primordia in the form of slight bulges. Numerous periclinal divisions in the second mantle layer.

Photo 22. Initiation of a new flower primordium in the zone of what was the mantle, in between primordia advanced in development.

Photo 23. The differentiating flower primordia loose the dome shape. Bracteole initiation.

Photo 24. A developed flower primordium initiating primordia of the first and second whorls of petals.

Photo 25. Differentiation of the petals. The apical meristem takes on a shape and an organisation similar to that of a vegetative apex.

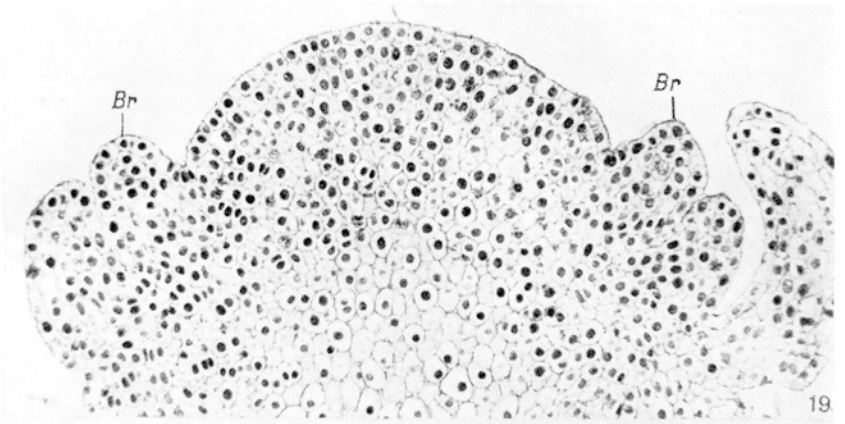
Photo 26. The differentiation of the first and second whorls of stamen primordia, and the elongation of the flower axis.

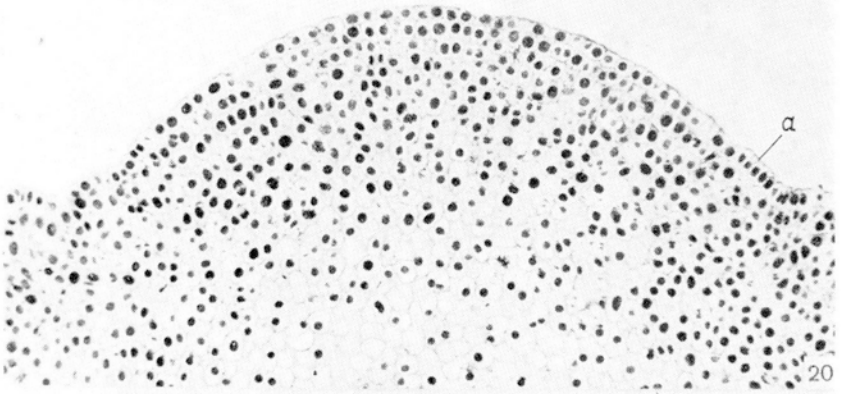
Photo 27. Apical meristem in a flattened form. — A group of subapical initials can be just distinguished.

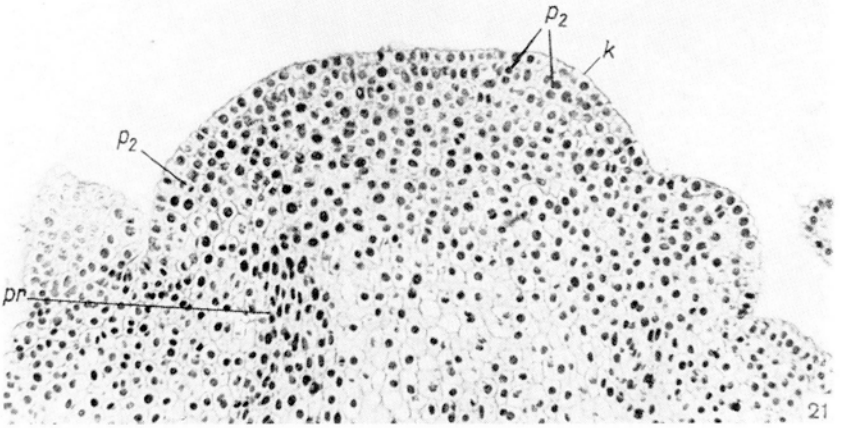
Photo 28. Carpel initiation.

Photo 29. The differentiation of carpels and the disappearance of the second mantle layer.

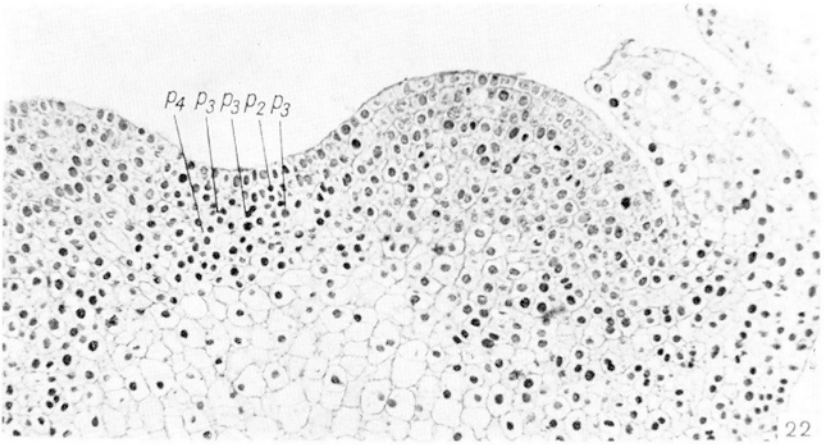
Photo 30. Longitudinal section through an inflorescence.
a — anticlinal cell division; p_2 — periclinal cell division in the second mantle layer; p_3 — periclinal cell division in the third mantle layer; p_4 — periclinal cell division in the fourth mantle layer; *k* — flower primordium; *pr* — procambium; *Br* — bract primordium; *Bo* — bracteole primordium; P_1 — primordium of the first petal whorl; P_2 — primordium of the second petal whorl; A_1 — primordium of the first stamen whorl; A_2 — primordium of the second stamen whorl; *G* — primordium of a carpel.

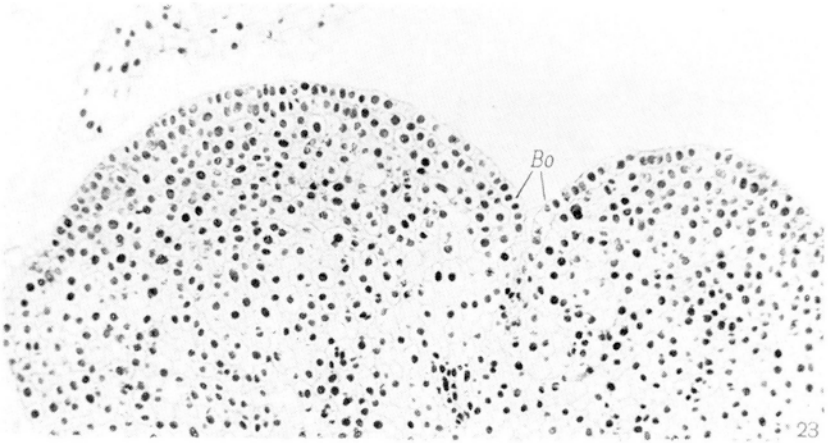

Br
Br
19

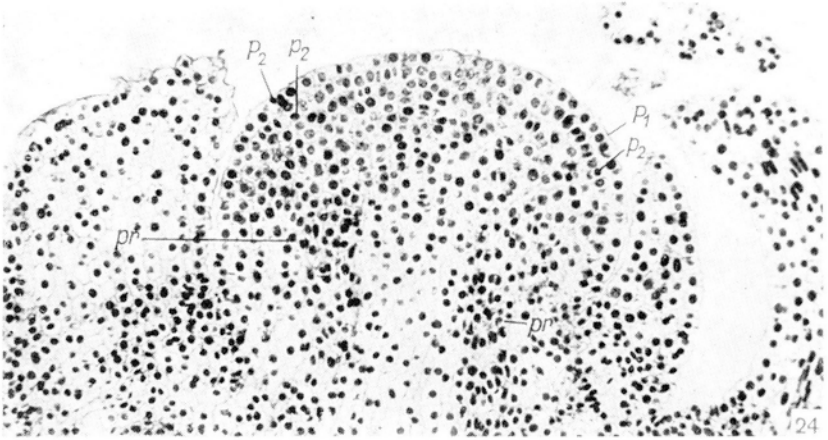

a
20


p_2
k
p_2
pr
21

TABLICA VII — PLATE VII

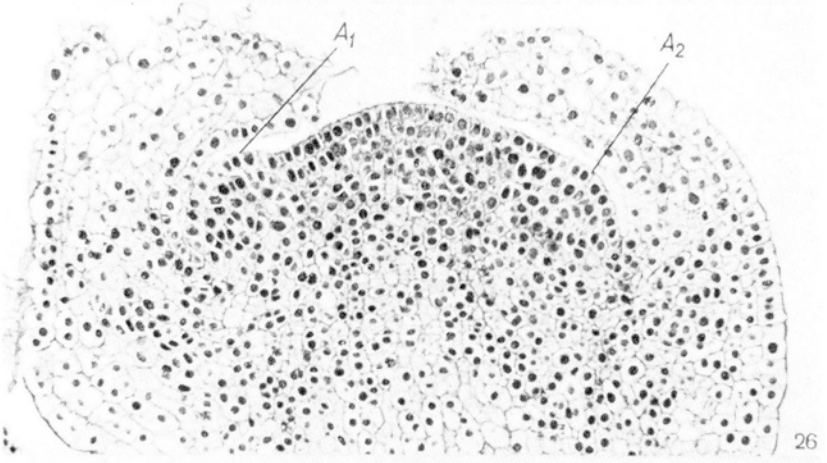




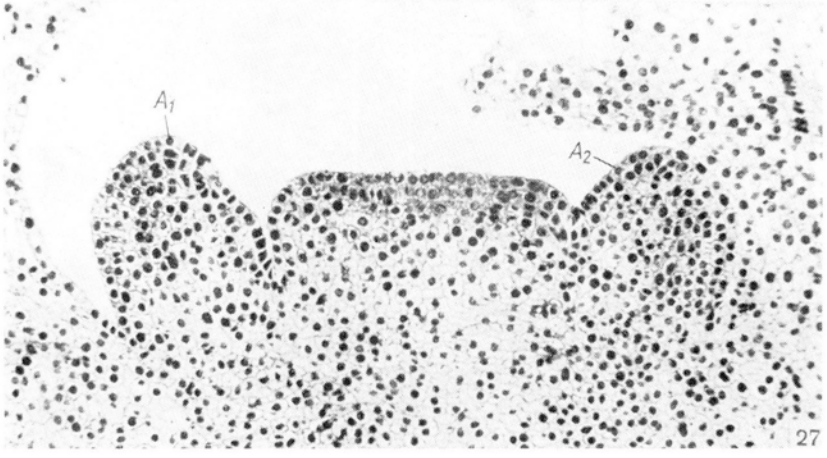


TABLICA VIII — PLATE VIII

25

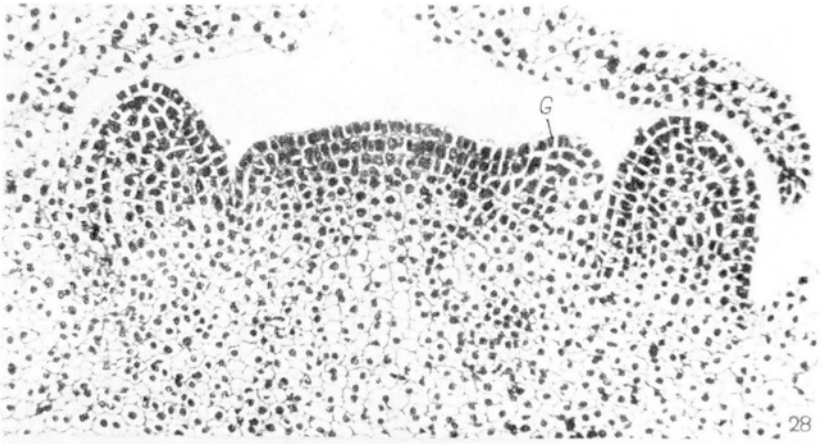


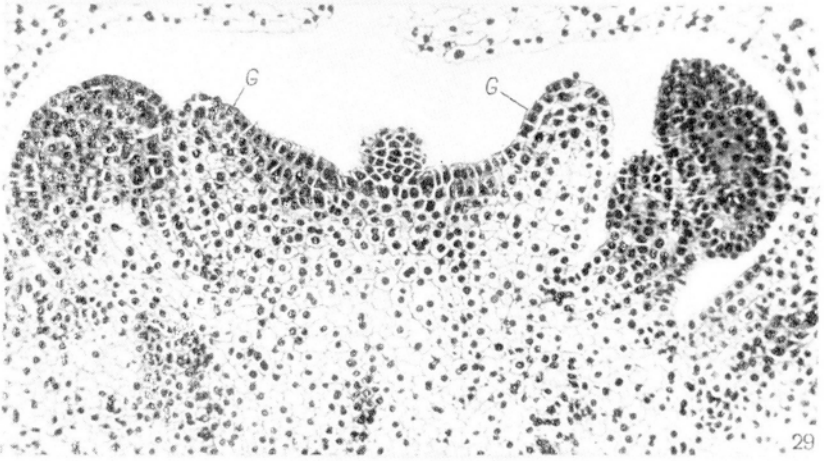
26

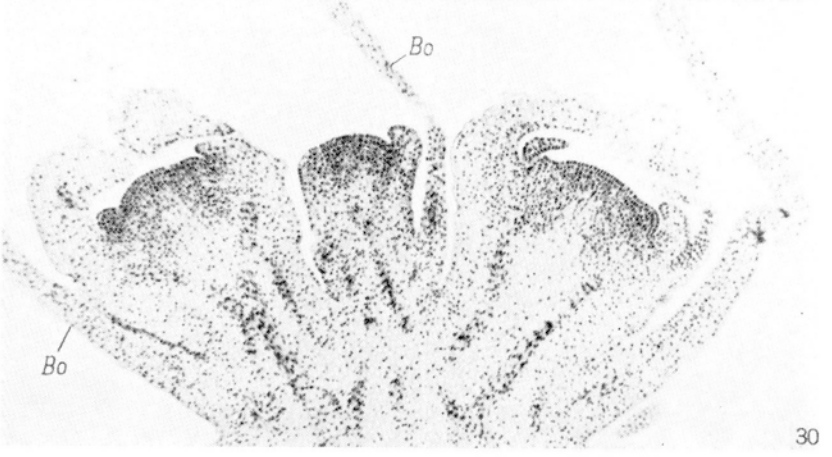


27

TABLICA IX — PLATE IX







trzech owocolistków — *G* (tabl. IX fot. 28). Początkowo mają one postać szerokich, płaskich wzgórków, następnie szybko wydłużają się, a brzegi ich naprzeciw pręcików drugiego okółka łączą się ze sobą. Połączone w taki sposób zawiązki owocolistków tworzą zamknięty pierścień, który następnie przyjmuje postać trójkątną. Owocolistki wydłużają się, a pomiędzy nimi zaznacza się zagłębienie (tabl. IX fot. 29).

Zawiązki przysadek, okwiatu, pręcików oraz owocolistków, powstające w czasie różnicowania się primordium kwiatowego, zostają zainicjowane na skutek periklinalnych podziałów zachodzących w drugiej warstwie okrywy (tabl. VII fot. 23, 24, tabl. VIII fot. 26, tabl. IX fot. 28). Trzeba też zaznaczyć, że od chwili przejścia stożka wegetatywnego w stadium kwiatowe aż do wykształcenia ostatnich elementów kwiatu — owocolistków, okrywa jest zasadniczo dwuwarstwowa, pomimo że niejednokrotnie zachodzą w drugiej warstwie podziały periklinalne i skośne także w wierzchołkowej części stożka. Dopiero w miarę wydłużania się owocolistków druga warstwa zanika, a pozostaje tylko pierwsza, która utworzy epidermę słupka (tabl. IX fot. 29).

Z chwilą zapoczątkowania owocolistków inicjacja kwiatu zostaje zakończona. W tym czasie, tzn. w połowie maja, osiąga on około 2,5 mm średnicy. Ponieważ nie wszystkie zawiązki kwiatów wykształcają się jednocześnie, w kwiatostanie powstającym z jednego stożka wzrostu spotykamy zawiązki znajdujące się w różnych stadiach rozwoju (tabl. IX fot. 30).

Dalszy rozwój kwiatu i całego kwiatostanu zachodzi w ciągu następnych 6 tygodni. Polega na wydłużaniu i rozrastaniu poszczególnych elementów. Na początku lipca pąki kwiatowe są już całkowicie wykształcone, mają 6—7 cm długości; wkrótce rośliny zaczynają kwitnąć.

Na podstawie przeprowadzonych obserwacji można stwierdzić, że rozwój stożka wzrostu od momentu jego zainicjowania do zakwitnięcia roślin przebiega w ciągu dwóch sezonów wegetacji i trwa około 14 miesięcy. W tym czasie stożek przechodzi dwa okresy spoczynku: letni i zimowy. W stadium kwiatowe przechodzi w marcu. Wykształcanie poszczególnych elementów kwiatu rozpoczyna się w ostatnim tygodniu kwietnia, kończy w połowie maja, a więc przebiega w ciągu około 20 dni. Okres stadium kwiatowego trwa u *Lilium regale* ponad trzy miesiące.

DYSKUSJA

Obserwacje przeprowadzone nad rozwojem wierzchołka pędu *Lilium regale* Wils. należy porównać z przebiegiem tychże procesów u innych roślin, głównie u innych gatunków lilii, a na pierwszym miejscu z obserwacjami K r i j t h e (1938) poczynionymi nad tym samym gatunkiem.

W Holandii *Lilium regale* uprawiano nieco inaczej niż w Polsce.

Na jesieni cebule wykopywano i przez zimę przechowywano w piasku lub torfie zabezpieczając w ten sposób od mrozu. Do gruntu wysadzano je w połowie kwietnia.

Krijthe (1938) podaje, że kształtowanie kwiatu zaczyna się w okresie przechowywania cebul, pod koniec lutego, a najintensywniej zachodzi w marcu. W materiale badanym przeze mnie różnicowanie kwiatu zaczynało się w ostatnich dniach kwietnia i w pełni przebiegało do połowy maja. Rozpoczynało się więc dwa miesiące później i trwało tylko 3, a nie 5—6 tygodni.

U roślin uprawianych w Holandii stożek wegetatywny pojawiał się w okresie od połowy kwietnia do połowy maja, a więc po uformowaniu kwiatów (Krijthe, 1938). W naszych warunkach inicjację nowych stożków obserwowałam od pierwszych do ostatnich dni maja. Zachodzi ona jednocześnie z kształtowaniem się kwiatów. W stosunku do roślin uprawianych w Holandii przebiega z dwutygodniowym opóźnieniem.

Wykształcanie łusek u *Lilium regale*, przy sposobie uprawy stosowanym zarówno przez Krijthe (1938), jak i przeze mnie, zostało zakończone w tym samym czasie, to znaczy z końcem czerwca.

W dalszym przebiegu rozwoju roślin zachodzą jednak duże zmiany. Krijthe (1938) donosi, że w lipcu, sierpniu, wrześniu i październiku, a także w zimie, w czasie przechowywania, powstaje około 140 liści. W materiale badanym przeze mnie w lipcu, sierpniu i przynajmniej do połowy września, a częściej nawet do końca tego miesiąca inicjacja liści nie zachodzi. Wykształcanie liści rozpoczyna się pod koniec września, przebiega bardzo intensywnie przez cały październik i najprawdopodobniej jeszcze w listopadzie. Ponieważ jednak, jak już wspomniałam, od 3 listopada do 28 marca materiału do badań nie pobierałam, trudno twierdzić z całą pewnością, że inicjacja liści przed nadejściem zimy jest całkowicie zakończona. Możliwe, że podobnie jak u *Gladiolus hybridus* (Pfeiffer, 1931) zachodzi jeszcze w drugim okresie wegetacji przed przejściem stożka w stadium kwiatowe. Powstawanie liści przez całą zimę raczej wykluczam. Na podstawie literatury dotyczącej rozwoju stożków wzrostu u różnych gatunków roślin, można stwierdzić, że w czasie miesięcy zimowych zachodzi on raczej u roślin klimatu gorącego np. *Persea americana* (Schroeder, 1952), *Zantedeschia aethiopica* (Maliszewska, nie publikowane), *Freesia hybrida* (Hartsema i Luyten, 1939, 1944), *Iris tingitana* (Luyten, 1942, *Iris* 'Wedgwood' (Nijhoff i Hartsema, 1939). Rośliny pochodzące z klimatu umiarkowanego przechodzą okres spoczynku zimowego, który charakteryzuje się zupełnym brakiem aktywności stożka wzrostu, niezależnie od tego, czy znajduje się w stadium wegetatywnym, jak np. u *Gladiolus hybridus* (Pfeiffer, 1931), a którego cebulobulwy przechowuje się w czasie zimy, czy też kwiatowym, jak np. u *Tulipa ges-*

neriana (Sass, 1944), *Narcissus poeticus* (Jamiołkowska, nie publikowane), *Iris pumilla* (Dziurgot-Galicka, nie publikowane), których cebule i kłącza w czasie zimy znajdują się w gruncie, oraz *Aesculus hippocastanum* (Baniukiewicz, nie publikowane), *Syringa vulgaris* (Luyten i Versluys, 1921), których gałęzie nie są zabezpieczone od mrozu. Na tej podstawie przypuszczam, że stożki wzrostu *Lilium regale* w czasie zimy tak samo pozostają w spoczynku.

Jak z powyższego porównania wynika, proces rozwoju *Lilium regale* uprawianej w Holandii przebiega w zasadzie w ciągu całego roku. Można tylko wyróżnić okresy intensywniejszej aktywności stożka wzrostu, jak formowanie łusek cebuli, inicjowanie liści w okresie letnim i wczesną jesienią, oraz słabszej aktywności — wykształcanie liści w miesiącach zimowych w czasie przechowywania cebul. U *Lilium regale* uprawianej w Polsce wyraźnie występują okresy bardzo wzmożonej aktywności stożka i następujące po nich okresy spoczynku. Po inicjacji łusek następuje okres zahamowania aktywności — okres spoczynku letniego, po uformowaniu liści — okres spoczynku zimowego, po którym stożek wznawia aktywność przechodząc w stadium kwiatowe.

O ile jest zrozumiałe, że u cebul zabezpieczonych od mrozu, aktywność stożka wzrostu ulega zahamowaniu w czasie zimy, to natomiast niezrozumiały wydaje mi się brak zahamowania aktywności w okresie letnim, co tak wyraźnie wystąpiło w materiale badanym przeze mnie, bowiem warunki klimatyczne Holandii i Polski nie różnią się zbytnio.

W przebiegu rozwoju *Lilium regale* można dostrzec pewne różnice w stosunku do rozwoju innych gatunków lilii, jak np. *Lilium longiflorum* (Pfeiffer, 1935), *Lilium candidum* (Irmisch, 1850) i *Lilium martagon* (Rimbach, 1898). Zasadnicza różnica polega na tym, że *Lilium regale* należy do grupy roślin, których rozwój przebiega w ciągu dwóch sezonów wegetacji, a u wyżej wymienionych gatunków lilii zachodzi w ciągu trzech okresów wegetacji. Poza tym u tych trzech gatunków lilii stożki wegetatywne powstają nie na wiosnę, jak u *Lilium regale,* ale jesienią i mniej więcej po roku od zainicjowania, a więc w drugim okresie wegetacji (przed zimą) przechodzą w stadium kwiatowe, a dopiero w trzecim roku rośliny kwitną.

U *Lilium regale* przejście w stadium kwiatowe następuje pod koniec marca, a pąki całkowicie wykształcają się dopiero w połowie maja. Wyjaśnia to przyczyny, dla których roślina ta nie może być używana do pędzenia, a jedynie można przyspieszyć jej kwitnienie.

Obserwacje nad *Lilium regale,* dotyczące budowy stożka wzrostu oraz wszelkich przemian zachodzących w czasie jego ontogenezy również ciekawie wypadają w zestawieniu z wynikami badań nad innymi roślinami.

W zasadzie budowa stozka *Lilium regale* nie odbiega specjalnie od struktury stożków innych roślin, niemniej jednak dostrzec można pewne cechy charakterystyczne dla tego gatunku. Przede wszystkim stożek *Lilium regale* kształtuje się bardzo długo — od maja do końca czerwca, czyli przez cały czas inicjacji łusek. W tym czasie wyróżnicowują się warstwy okrywy, które powstają analogicznie jak opisuje to Schwarz (1927) u *Plectranthus fruticosus*. Stosowanie terminu „okrywa", którego używałam zamiast „tunika", wydaje mi się o wiele odpowiedniejsze, gdyż, jak zaznaczałam, u *Lilium regale* w pierwszej warstwie, a także w następnych zdarzają się podziały periklinalne i skośne oraz szczególnie w dużych stożkach występują stosunkowo mało regularne warstwy piąta i szósta. Zrezygnowałam także z terminu „korpus", ponieważ w wierzchołku pędu *Lilium regale* z łatwością można wyróżnić strefy opisane przez Pophama (1951), a których występowanie u jednoliściennych stwierdza także Stant (1954). Warto może tylko podkreślić, że u *Lilium regale* komórki inicjalne podwierzchołkowe, w przeciwieństwie do tego co podaje Popham (1951), są mniejsze od komórek okrywy i nie są zwakuolizowane. Poza tym obie ostatnie strefy, tzn. merystem centralny i peryferyczny, znajdują się nie w samym merystemie apikalnym, a zaczynają się w płaszczyźnie podstaw najmłodszych zawiązków i ciągną się w dół. Obserwacja ta zgadza się z wypowiedzią Philipsa (1954), a mianowicie, że trzecia strefa, o ile jest dostatecznie duża, tworzy strefę merystematyczną zwaną merystemem żebrowym — „rib meristem", która złożona jest z węzłów i międzywęźli.

Charakterystyczne są przemiany zachodzące w stożku wzrostu w czasie „spoczynku letniego". Najpierw stopniowo poczynając od wierzchołka traci on aktywność, a potem od podstawy komórki jego powracają do dawnej aktywności. Pierścień komórek, które znowu dzielą się, można by porównać do pierścienia inicjalnego „anneau initial", wyróżnianego przez Buvat (1952) w merystemach wierzchołkowych u niektórych dwuliściennych, a nieaktywną, wierzchołkową część stożka można w pewnym stopniu utożsamić z merystemem oczekującym — „méristème d'attendue", w którym, jak podaje ten autor, w stadium wegetatywnym nie zachodzą podziały komórek. Trzeba jednak zaznaczyć, że Buvat (1952) wyróżnia pierścień inicjalny i merystem oczekujący w okresie aktywności stożka wzrostu, tzn. w czasie inicjacji zawiązków, natomiast u *Lilium regale* te grupy komórek uwidaczniają się, gdy stożek jest w stanie spoczynku i dopiero przygotowuje się do bardzo intensywnego wykształcania liści. Dla tej części stożka *Lilium regale*, która inicjuje zawiązki łusek czy liści, a która nie odróżnia się od wierzchołkowej części stożka, odpowiedniejszy wydaje mi się termin używany przez Plantefola (1948): „strefa pierścienia inicjalnego". Trudno mówić

o występowaniu u *Lilium regale* merystemu oczekującego w okresie inicjacji zawiązków łusek czy liści, ponieważ w wierzchołkowej części stożka stosunkowo często można dostrzec podziały komórek. Obserwował je także Denne (1959) u *Narcissus pseudonarcissus*.

Mówiąc o strefie pierścienia inicjalnego i powstawaniu łusek czy liści należy poruszyć nasuwające się zagadnienie sposobu inicjacji tych elementów. Jak już wspomniałam, powstanie nowego zawiązka poprzedzone jest periklinalnymi podziałami komórek w warstwie drugiej i trzeciej. Na podstawie przeprowadzonych badań nad *Lilium regale* trudno twierdzić z całą pewnością, że inicjacja łusek i liści zachodzi na skutek podziałów komórek drugiej i trzeciej warstwy, jak to podaje Brrooks (1940) w odniesieniu do *Amygdalus communis*. Możliwe, że komórki trzeciej warstwy nie biorą udziału w zainicjowaniu wzgórka, tylko w kształtowaniu zawiązka, co obserwował Schwarz (1927) u *Plectranthus fruticosus*, a możliwe też, że z nich wywodzi się kambium, co stwierdza Bartels (1960) u *Epilobium hirsutum*. Niewątpliwie komórki obu tych warstw biorą udział w tworzeniu łusek i liści.

Wielu badaczy, jak np. Jentch (1956) u *Hydrangea macrophylla*, Denne (1956) u *Narcissus pseudonarcissus*, obserwowało zmiany związane z plastochronem. Niektórzy jak Cross (1937b) i Revee (1948) sugerują, że w czasie inicjacji liści zaznacza się mniej warstw płaszcza niż bezpośrednio przed nią. Natomiast Popham i Chan (1950) na podstawie obserwacji nad *Crysanthemum morifolium* oraz Millington i Gunckel (1950), badając *Liriodendron tulipifera* zakwestionowali to przypuszczenie. Nie stwierdzają oni plastochronowych zmian w organizacji wierzchołków. U *Lilium regale*, ze względu na różną ilość warstw okrywy w stożkach dużych i małych, trudno stwierdzić z całą pewnością, czy istotnie ilość warstw przed i po inicjacji zawiązka jest inna. Nie wydaje mi się, aby istotnie podobne zmiany zachodziły. Tym bardziej jest to mało prawdopodobne, że *Lilium regale* wykształca w stadium wegetatywnym niesłychanie dużą ilość zawiązków i wobec tego okres od zainicjowania jednego primordium do drugiego jest tak krótki, że wydaje się niemożliwe, aby w tym czasie zmieniała się jeszcze ilość warstw okrywy.

Na ogół wyraźnie zaznaczają się zmiany w strukturze stożków w okresie przechodzenia ich w stadium kwiatowe. Jedną z powszechnie spotykanych i najbardziej widocznych jest zmiana ilości warstw okrywających. U większości gatunków, jak np. u *Amygdalus communis* (Brrooks, 1940) i *Chrysanthemum morifolium* (Popham i Chan, 1952) ilość warstw zmniejsza się. U obu tych roślin w stożku wegetatywnym było ich cztery, a w kwiatowym — dwie. Jednak ilość warstw może nie ulec zmianie, np. u *Tulipa gesneriana* w dalszym ciągu pozostaje tylko jedna (Sass, 1944). Grégoire (1938) strukturę stożka

kwiatowego określa jako zasadniczo różną od budowy stożka wegetatywnego. Lawalrée (1948) porównuje stożki wegetatywne i kwiatowe kilku roślin z rodziny *Compositae*. Stwierdza, że rozrastanie wierzchołka łączy się z wytwarzaniem główki *(capitulum)* i że nie rozpocznie się do chwili, dopóki płaszcz będzie miał organizację wegetatywną. To twierdzenie nie jest zgodne z obserwacjami Philipsona (1946) nad *Bellis perennis* oraz Popham a i Chana (1952) nad *Chrysanthemum morifolium*. Popham i Chan stwierdzają, że struktura stożka kwiatowego jest tylko prostsza od wegetatywnego. Wydaje mi się, że moje obserwacje potwierdzają zdanie tych badaczy. W przekonaniu tym utwierdza mnie fakt, że zmiany zachodzące w organizacji wierzchołka pędu *Lilium regale* postępowały wolno przez cały okres wykształcania liści, a nie tylko w okresie przechodzenia stożka w stadium kwiatowe, jak również i to, że struktura merystemów wierzchołkowych w czasie inicjacji elementów kwiatu upodabnia się do budowy stożków wegetatywnych. Zmian tych więc nie można nazwać zasadniczymi.

Wyniki prac wielu badaczy dotyczące budowy stożków wzrostu oraz wszelkich przemian, jakie w nich zachodzą, świadczą o niebywałej różnorodności procesów rozwojowych u różnych gatunków często blisko spokrewnionych. Porównanie obserwacji nad *Lilium regale* oraz Sassa (1944) nad *Tulipa gesneriana* potwierdzają wniosek Rouffa i Gunckela (1951a) wyciągnięty z badań nad rodziną *Rosaceae*. Stwierdzili oni, że uorganizowanie stref w wierzchołkach nie jest cechą charakterystyczną dla tej rodziny. W stożku *Tulipa* Sass (1944) wyróżnia jedną warstwę tuniki i korpus. Nie wspomina o tym, aby w stadium wegetatywnym zachodziły jakiekolwiek zmiany w jego budowie wewnętrznej. Stwierdza nawet, że w chwili przechodzenia w stadium kwiatowe ani struktura, ani postać stożka nie ulegają przemianom. Dopiero w chwili, gdy zawiązki pręcików wyrastają ponad powierzchnię merystemu wierzchołkowego, ulega on spłaszczeniu i zaznacza się druga warstwa tuniki (ilość warstw okrywy zwiększa się). To jest jedyna zmiana, jaka zachodzi w stożku pędu w czasie całej jego ontogenezy. U *Lilium*, jak wynika z opisu przebiegu rozwoju stożka, z wyjątkiem okresu spoczynku zimowego nieustannie zachodzą przemiany w jego budowie, które z kolei wywołują zmiany postaci.

Wydaje mi się, że ilość i jakość przemian zachodzących w czasie ontogenezy stożka oraz to, czy są one wyraźne, a tym samym łatwo dostrzegalne, czy też ledwie uchwytne, uzależniona jest od zadania, jakie ma spełnić stożek wzrostu. Wierzchołek pędu *Tulipa gesneriana* w ciągu trzech okresów wegetacji wykształca tylko kilka łusek, 5—7 liści i jeden kwiat. *Lilium regale* w ciągu dwóch sezonów wegetacji inicjuje około 25 łusek, mniej więcej 140 liści i kilka do kilkunastu kwiatów. Zważywszy, że u *Lilium regale*, uprawianej w naszych wa-

runkach klimatycznych, od zainicjowania stożka wegetatywnego do wykształcenia wszystkich elementów kwiatu upływa około 12½ miesiąca, a okresy spoczynku zimowego i letniego wynoszą razem w przybliżeniu 7 miesięcy, stożek inicjuje wszystkie elementy zaledwie w ciągu 5 ½ miesiąca. Można przypuszczać, że wielka ilość zawiązków wykształcona w tak krótkim czasie wywołuje nieustanne przemiany w budowie stożka w czasie jego ontogenezy oraz świadczy o niebywałej aktywności merystemu wierzchołkowego. Ponieważ wierzchołek pędu *Lilium regale* jest tak bardzo aktywny, tym bardziej niezrozumiałe może się wydawać ustanie jego aktywności w okresie letnim. W literaturze dotyczącej rozwoju stożków wzrostu z tego rodzaju zagadnieniem nie spotkałam się. Nie przypuszczam jednak, aby podobne zjawisko występowało tylko u *Lilium regale*. Zapewne przyczyny letniego zahamowania aktywności stożka wiążą się z przebiegiem innych procesów rozwojowych rośliny, być może z kwitnieniem i zawiązywaniem nasion.

STRESZCZENIE

W Katedrze Roślin Ozdobnych SGGW w latach 1955—1961 przeprowadzono obserwacje nad rozwojem wierzchołka pędu *Lilium regale* Wils. Materiał do badań stanowiły kilkuletnie cebule uzyskane z wysiewu nasion. Uprawiano je według ogólnie przyjętych zasad pozostawiając na okres zimy w gruncie. Stożki wzrostu pobierałam w ciągu dwóch sezonów wegetacyjnych, co 7 dni, począwszy od końca marca do pierwszych dni listopada.

U *Lilium regale* Wils. stożek wzrostu pędu, czyli stożek wegetatywny, powstaje w pierwszych dniach maja. Zawiązuje się w pachwinie ostatniej łuski u podstawy łodygi kwiatowej. Tworzy on tak zwany pąk główny. W cebulach silniejszych wykształcają się dwa, a nawet trzy pąki główne. Wówczas cebula taka rozpada się na dwie czy trzy cebule pochodne.

Od chwili zapoczątkowania aż do końca czerwca stożek wzrostu inicjuje zawiązki łusek cebuli. Powstają one spiralnie dookoła podstawy stożka. Struktura stożka kształtuje się od momentu jego zapoczątkowania aż do zakończenia inicjacji łusek, a więc prawie przez dwa miesiące. W tym czasie z masy komórek jeszcze nieuorganizowanego płaskiego stożka wykształcają się następujące strefy:

1. okrywa — złożona z 4—6 warstw, w których zachodzą podziały głównie antyklinalne,
2. grupa komórek inicjalnych podwierzchołkowych — wielkość jej zależy od wielkości stożka, a komórki są mniejsze od komórek okrywy i dzielą się w różnych płaszczyznach.
3. merystem centralny — w małych stożkach wykształca się słabo, a w dużych w wyniku podziałów periklinalnych tworzy merystem żebrowy,
4. merystem peryferyczny — otaczający merystem centralny. Komórki jego dzielą się w różnych płaszczyznach.

W czasie wykształcania łusek merystem wierzchołkowy przyjmuje postać stożkowatą.

Od lipca do września stożek wegetatywny znajduje się w stanie spoczynku letniego — nie inicjuje nowych zawiązków. W tym okresie komórki stożka stopniowo — począwszy od wierzchołka — tracą swą aktywność (lipiec), a potem począwszy od podstawy powracają do niej (połowa września).

W ostatnich dniach września stożek wzrostu zaczyna inicjować liście. W czasie wykształcania liści zostaje naruszony antyklinalny układ komórek w dolnej części okrywy dookoła całej podstawy stożka. Równocześnie — komórki głębszych warstw centralnej części okrywy dzielą się w różnych płaszczyznach, w wyniku czego zmniejsza się ilość warstw okrywy, a powiększa strefa inicjalna podwierzchołkowa. Wskutek wzmożonej aktywności tej grupy komórek wydłuża się znacznie oś rozwijającej się rośliny, a także stożek przyjmuje postać bardziej kopulastą.

Po okresie spoczynku zimowego, czyli w drugim okresie wegetacji (koniec marca) stożek wegetatywny znacznie powiększa się i jeszcze wyraźniej przyjmuje postać kopulastą — przechodzi w stadium kwiatowe. W tym czasie komórki tylko dwóch pierwszych warstw okrywy dzielą się nadal antyklinalnie, natomiast komórki głębiej położonych warstw dzielą się w różnych płaszczyznach i tworzą z komórkami inicjalnymi podwierzchołkowymi jedną całość. Łączą się one z merystemem centralnym, w którym zanikł układ komórek charakterystycznych dla merystemu żebrowego.

Od końca kwietnia do połowy maja stożek wzrostu wykształca zawiązki kwiatów na terenie całego merystemu wierzchołkowego. Gdy są już dobrze zaawansowane w rozwoju — merystem centralny i peryferyczny znajdują się wewnątrz zawiązku kwiatu, a nie u jego podstawy. W okresie wykształcania okwiatu i pręcików zarówno pod względem pokroju, jak i budowy wewnętrznej merystemy wierzchołkowe upodabniają się do stożków wegetatywnych. Przed zainicjowaniem owocolistków stożkowata postać merystemu wierzchołkowego zmienia się na spłaszczoną. Jednocześnie przestaje wyróżniać się strefa komórek inicjalnych podwierzchołkowych i stopniowo zanika druga warstwa okrywy.

W drugiej połowie maja i w czerwcu następuje dalszy rozwój kwiatów. Na początku lipca rośliny kwitną.

Rozwój stożka wzrostu *Lilium regale* od chwili zainicjowania aż do zakwitnienia roślin przebiega więc w ciągu dwóch sezonów wegetacyjnych i trwa około 14 miesięcy. W tym czasie stożek przechodzi dwa okresy spoczynku: letni i zimowy. W okresach aktywności wykształca około 25 łusek, 140 liści i kilka czy kilkanaście kwiatów.

Wszystkie zawiązki wykształcone przez merystem wierzchołkowy zarówno w jego stadium wegetatywnym, jak i kwiatowym, powstają na skutek periklinalnych podziałów komórek z drugiej warstwy okrywy. Podziałom tym towarzyszą podziały antyklinalne komórek pierwszej warstwy i periklinalne warstw głębiej położonych, a przede wszystkim trzeciej.

Panu prof. dr. Stanisławowi Wójcickiemu za wybór tematu oraz umożliwienie wykonania niniejszej pracy składam serdeczne podziękowanie.

Katedra Roślin Ozdobnych SGGW
w Warszawie

SUMMARY

Observations were made in the years 1955—1961 on the development of stem apex in *Lilium regale* Wils. by the staff of the Decorative Plants laboratory of the Central College of Agriculture. For the study a few year old bulbs obtained form seedlings were used. They were cultivated according to the standard procedures, leaving them for the winter in the ground. I have collected the stem apices during two vegetative seasons at 7 day intervals from late March to early November.

In *Lilium regale* Wils. the shoot apex, that is the vegetative stem apex, is formed in the first days of May. It is initiated in the axil of the last leaf at the base of the flowering shoot. It forms the so called main bud. In stronger bulbs two or even tree main buds develop. In such a case the bulb splits into two or three daughter bulbs.

From the moment of initiation to the end of June, the stem apex forms primordia of leaves. They develop spirally arround the base of the apical dome. The structure of the apex differentiates itself from the time of its origin to the cessation of scale initiation, that is for nearly two months. During that period from a mass of cells in an as yet unorganised flat apical cone there differentiate the following zones:

1. Mantle — composed of 4—6 layers, in which primarily anticlinal divisions take place.
2. A group of subapical cells — its size depends on the size of the apex, and the cells are smaller than those of the mantle and divide in all planes.
3. The central meristem. In small apices it is little differentiated, whereas in large ones, as a result of periclinal divisions it forms a rib meristem.
4. Peripheral zone — which surrounds the central meristem. Its cells divide in all planes.

During the differentiation of leaves the apical meristem becomes conical in shape.

From July to September the vegetative apex is in a state of summer rest, it does not initiate new primordia. During that period the cells of the apex gradually starting from the top loose their activity (July) and later, starting from the base gradually return to it (mid-September).

In late September the stem apex begins to initiate foliage leaves. During the differentiation of the foliage leaves the anticlinal pattern of cells in the lower part of the mantle, arround the base of the apex, is disturbed. Simultaneously, the cells of the deeper layers of the central part of the mantle begin to divide in all planes, as a result of which the number of mantle layers declines and the size of the subapical zone enlarges. Due to the increased activity of this group of cells, the axis of the developing plant substancially elongates and the apex becomes more dome shaped.

After the winter rest period, that is in the second vegetative period (end of March), the vegetative apex increases substancially and becones dome shaped even more pronouncedly. It enters the flowering stage. In that period only two top layers of the mantle continue to divide anticlinally, whereas the cells situated more deeply divide in all planes and constitute one zone with the subapical cells. This zone joins with the central meristem, in which the arrangement of cells characteristic of the rib meristem has disappeared.

From the end of April to the middle of May the stem apex initiates flower primordia all over the apical meristem. When they are well advanced in development the central and peripheral meristems are inside the flower primordium and not at its base. During the development of the perianth and stamens the apical meristems become similar to vegetative apices both with respect to morphology and in-

ternal structure. Before the initiation of carpels the conical shape of the apical meristem becomes flattened. At the same time the zone of subapical initials ceases to be discernible. During the development of the style the second layer of the mantle disappears.

During the second half of May and in June there follows the further development of the flowers. In early July the plant blooms.

Thus the development of the apex from the moment of its initiation to flowering time last for about 14 months covering two vegetative seasons. During that time the apex experiences two rest periods, in the summer and in the winter. In the periods of activity it forms about 25 leaves, 140 foliage leaves and several flowers.

All the primordia formed by the apical meristem both in its vegetative and flowering stage are initiated as a result of periclinal divisions of cells in the second layer of the mantle. These divisions are associated with anticlinal divisions of the first mantle layer and periclinal divisions of deeper layers, in particular the third.

*

The observations performed on the shoot apex of *Lilium regale* Wils. are interesting when contrasted with the progress of the same processes in other species, and particularily with the observations of Krijthe (1938) which were made on the same species. In Holland *Lilium regale* was cultivated in a different manner than in Poland. In the autumn the bulbs were unearthed and stored over winter in sand or peat protecting them thus from cold. They were planted out in the middle of April.

Krijthe claims (1938) that the flower formation begins at the time of winter storage, towards the end of February, and is most intense in March. In our conditions this process began two months later and lasted only 3 and not 5—6 weeks.

The formation of leaves in *Lilium regale* under the method of cultivation employed by Krijthe (1938), as well as the one I used, terminated a the same time, that is towards the end of June.

However in the further development of the plants considerable differences are to be noted. Krijthe (1938) reports, that from July to October as well as during winter storage about 140 foliage leaves are initiated. In the material I have used the apex was in a state of rest from July to September. The initiation of foliage leaves begins at the end of September, continues very intensively throughout October and probably into the first days of November. Since I have not taken samples for analysis during the winter, I can only suppose, that the apex of *Lilium regale* follows the same developmental pattern as other plants in which there is a definite winter rest period. It may proceed in early November or late March, but during the rest of the period it is completely dormant.

The development of *Lilium regale* cultivated in Holland is basically continous throughout the year. It is only possible to distinguish in it a period of weaker activity in the development of foliage laeves when in storage for the winter months. In *Lilium regale* cultivated in Poland there are wery definite periods of intense activity of the apical meristem followed by periods summer or winter rest.

While it is understandable that in bulbs protected from the winter cold the activity of the apical meristem is not retarded in the winter, it is difficult to explain why there is no stoppage of meristematic activity of the apex in the summer period, when in the material I have studied it was so distinct. The climatic conditions of Holland and Poland do not differ substancially.

The results of my observations throw also some light on the question as to

whether the changes that take place in the apex when it reaches that flowering stage are basic or not. Gregoir (1938) considers the structure of the reproductive stem apex as being basically different from the vegetative apex, while Popham and Chan (1952) believe that the structure of the reproductive stem apex is only simpler than that of a vegetative one. My own observations are in agreement with the conclusion of Popham and Chan. I believe that the changes that take place in the organisation of *Lilium regale* apex cannot be considered as basic. To this conclusion I am led both from the fact that the changes were progressive throughout the whole period of foliage production and not only at the time of transfer to a reproductive condition, and from the observation that the structure of the apical meristem during the initiation of floral elements is similar to the vegetative apical meristem.

My observations on *Lilium regale* and those of Sass (1944) on *Tulipa gesneriana* confirm the conclusion of Rouff and Gunckel (1951) who on the basis of their studies within the family *Rosaceae* have decided that the organisation of the apex is not a characteristic feature of the *Rosaceae*.

In the apex of *Tulipa* Sass (1944) distinguished one layer of the tunica and the corpus. He mentions no changes in the internal structure during the vegetative stage of the apical activity. He even claims that at the time of transfer to the condition neither the structure nor the morphology of the apex undergo any changes. It is only after the primordia of stamens extend above the surface of the apical meristem the latter flattens and forms a second layer of the tunica (number of layers of the mantle increases). This is the only change in the apex that takes place throughout its ontogeny. In *Lilium*, as is evident from the presented apical development, there is a continous changing of the apex structure, except for the period of winter rest, with the result that the apex morphology is altering all the time.

It appears that the amount and nature of the changes taking place during ontogeny of the *Lilium regale* apex is dependent on functions that the apex has to perform. The apex of *Tulipa gesneriana* forms during three vegetative periods only a few leaves, 5—7 foliage leaves and one flower. *Lilium regale* during two seasons initiates about 25 leaves, 140 foliage leaves and several flowers. Considering that from the moment of the apex initiation to the time of initiation of all the floral parts there passes a period of about $12^1/_2$ months, and that the period of winter and summer rest together comprises about 7 months, the apex has to initiate all the various elements during $5^1/_2$ months. The large number of primordia produced in such a short time is undoubtedly the cause of the many changes which take place in the structure of the apex during its ontogeny, and is indicative of an enormous activity of the apical meristem.

I thank professor dr. Stanisław Wóycicki for having suggested the study to me and for enabling me to conduct it.

LITERATURA

1. Baniukiewicz E., 1961, Czasokres kształtowania się kwiatostanu u kasztanowca zwyczajnego (*Aesculus hippocastanum* L.), Katedra Roślin Ozdobnych S.G.G.W., Warszawa, nie publikowane.
2. Bartels F., 1960, Zur Entwicklung der Keimpflanze von *Epilobium hirsutum* II. Die im Vegetationspunkt während eines Plastochrons ablaufenden Zellteilungen, Flora 149: 206—224.

3. Beyer J. J., 1942, The terminology of the flower development in bulbous plants (Dutch.) Med. L. H. S. Wageningen 46 (5): 1—17.
4. Blaauw A. H., 1920, Over de periodiciteit van *Haycinthus orientalis*, Med. L. H. S. Wageningen 18 (3): 1—82.
5. Blaauw A. H., 1923, Periodal circumferential growth of the bulbs of *Hyacinthus* (Dutch), Med. L. H. S. Wageningen 27 (2): 1—101.
6. Blaauw A. H., 1931, Formation and periodicity of the organs in *Hippeastrum hybridum* (Dutch), Verh. kon. ned. Akad. Wet., Natuurk., Sect II 29 (1): 1—90.
7. Brrooks R. M., 1940, Comparative histogenesis of vegetative and floral apices in *Amygdalus communis* with special reference to the carpel, Hilgardia 13.
8. Buvat R., 1952, Structure, evolution et fonctionnement du méristème apical de quelques dicotyledones, Ann. Sci. Nat. Bot., Ser. II 13 : 199.
9. Gross G. L., 1937b, The morphology of the bud and the development of the leaves of *Viburnum rufidulum*, Amer. Jour. Bot. 24 : 266—276.
10. Denne M. P., 1959, Leaf development in *Narcissus pseudonarcissus* L. I. The stem apex, Annals of Botany 23, 89.
11. Dziurgot-Galińska Z., 1958, Studia porównawcze nad przebiegiem kształtowania się kwiatu u *Iris pumila* L. i *Iris tingitana* Boiss. et Reut., Katedra Roślin Ozdobnych S.G.G.W., Warszawa, nie publikowane.
12. Grégoire V., 1938, La morphogénèse et l'autonomie morphologique de l'appareil floral I. Le carpelle, Cellule 47 : 287—452.
13. Hartsema A. M., Luyten I., 1939. 1944, Results of temperature treatment in summer on the sprouting of the tubers and the early flowering of *Freesia hybrids*. (Dutch), Porc. kon. ned Akad. Wet. 42: 438—445 (1939) II (Dutch) 53: 292—301 (1944).
14. Huisman E., Hartsema A. M., 1933, The periodical development of *Narcissus pseudonarcissus* L., Med. L.H.S. Wageningen 37 (1) : 1—55.
15. Irmisch T., 1850, Zur Morphologie der monokotylischen Knollen und Zwiebelgewähse, G. Reimer, Berlin, 286.
16. Jamiołkowska B., 1958, Przyczynek do poznania budowy cebuli i kształtowanie zawiązków kwiatowych u *Narcissus poeticus* L., Katedra Roślin Ozdobnych S.G.G.W., Warszawa, nie publikowane.
17. Jentsch R., 1956, Untersuchungen an den Sprossvegetationspunkten einger Saxifragaceen, Flora 144, 2.
18. Krijthe N., 1938, Le développement des bourgeons de quelques végétaux réplantés au printemps. I. Le *Dahlia* „Mignon" et le *Lilium regale* (Dutch), Med. L.H.S. Wageningen 42 (3) : 1—53.
19. Krijthe N., 1939, Le développement des bourgeons de quelques végétaux réplantés au printemps. II. *Begonia tuberosa* Hort. (Dutch), Med. L.H.S. Wageningen 43 (3): 1—24.
20. Krijthe N., 1940, De ontwikkeling der Knoppen van enkele voorjaarsgewassen, III. *Galtonia candicans* D-cne en *Anemone coronaria* L., Med. L.H.S. Wageningen 44 (6) : 1—26.
21. Lawalrée A., 1948, Histogénèse florale et végétative chez quelques Composées, Cellule 52 : 215—294.
22. Luyten I., 1942, La formation florale chez *l'Iris tingitana* Boiss. et Reuter (Dutch), Med. L.H.S. Wageningen 46 (2) : 1—28.
23. Luyten I., Versluys M. C., 1921, De periodiciteit van de Knopentwikkeling bij *Rhododendron, Azalea*, en *Syringa*, Med. L.H.S. Wageningen 23.
24. Maliszewska B., 1955, Studia morfologiczne nad kształtowaniem się kwiatostanu u gatunku *Zantedeschia aethiopica* SPR, Katedra Roślin Ozdobnych S.G.G.W., Warszawa, nie publikowane.

25. Millington W. F., Gunckel J. E., 1950, Structure and development of the vegetative shoot tip of *Liriodendron tulipifera* L., Amer. Jour. Bot. 37: 326—335.
26. Mulder R., Luyten I., 1928, On the periodicity of the Darwin tulip (Dutch), Med. L.H.S. Wageningen 26 (3) : 1—64.
27. Nijhoff J. B., Hartsema A. M., 1939, Vergelijking van den eersten bloemaanleg van *Iris* Wedgwood met *Iris Xiphium praecox* var. Imperator, Med. L.H.S., Wageningen 42.
28. Pfeiffer N. E., 1931, A morphological study on *Gladiolus,* Contributions from Boyce Thompson Institute 3 : 173—195.
29. Pfeiffer N. E., 1935, Development of the floral axis and new bud in imported Easter Lilies, Contributions from Boyce Thompson Institute 7 : 311.
30. Philips W. R., 1954, Organization of the shoot apex in dicotyledons, Phytomorphology 4.
31. Philipson W. R., 1946, Studies in the development of the in florescence I the capitulum of *Bellis perennis* L., Ann. Bot. 10: 257—270.
32. Plantefol L., 1948, La distribution des Feulilles sur le tiges, Nature (Paris) 76 (3160) : 230—233.
33. Popham R. A., 1951, Principal types of vegetative shoot apex organization in vascular plants, Ohio Journ. Sci. 51 : 249—270.
34. Popham R. A., Chan A. P., 1950, Zonation in the vegetative stem tip of *Chrysanthemum morifolium* Bailey, Amer. Jour. Bot. 37 : 476—484.
35. Popham R. A., Chan A. P., 1952, Origin and development of the receptacle of *Chrysanthemum morifolium,* Amer. Jour. Bot. 39 : 329—339.
36. Reeve R. M., 1948, The „tunica-corpus" concept and development of shoot apices in certain dicotyledons, Amer. Jour. Bot. 35 : 65—75.
37. Rimbach A., 1898, Über *Lilium martagon,* Ber. Deutsch. Bot. Gaz. 16 : 104—110.
38. Rouffa A. S., Gunckel J. E., 1951a, A comparative study of vegetative shoot apices in the *Rosaceae,* Amer. Jour. Bot. 38: 290—300.
39. Sass J. E., 1944, The initiation and development of foliar and florial organs in the tulip, Iowa State Col. Journal Sci. 18
40. Schroeder C. A., 1952, Floral development, sporogenesis, and embryology in the Avocado, *Persea americana,* Botanical Gazette 113 : 270—278.
41. Schwarz W., 1927, Die Entwicklung des Blattes bei *Plectranthus fruticosus* und *Ligustrum vulgare* und die theorie der Periklinalchimären, Planta Archiv für Wissenschaftliche Botanik 3 : 499—526.
42. Stant M. Y., 1954, Rhe shoot apex of some monocotyledons, Ann. Bot. 18 : 441.
43. Zweede A. K., 1930, Periodical development of *Convallaria majalis* (Dutch), Med. L.H.S. Wageningen 27 (2) : 1—72.