O pierwszej chimerze peryklinalnej wśród nagonasiennych

The First Periclinal Chimera among Gymnosperms

Z. HEJNOWICZ

U pstrej formy jałowca sabińskiego — *Juniperus Sabina variegata* hort., o której niezbędne wiadomości podają: ryc. 1 i rysunki na tablicy I, wierzchołki wytwarzające zielone pędy przekształcają się dość licznie i w ciągu całego okresu wegetacyjnego na wierzchołki wytwarzające pędy z białym sektorem. Z kolei w rozwoju wierzchołka sektorialnego następuje powiek-

Ryc. 1. Fotografia gałązki *Juniperus Sabina variegata* z Ogrodu Botanicznego we Wrocławiu.

Fig. 1. *Juniperus Sabina variegata* from the Botanical Garden in Wrocław.

szanie białego sektora aż do objęcia przezeń całego wierzchołka. Od tego momentu wierzchołek wytwarza wyłącznie jednolicie biały pęd.

Nasuwa się następujące pytanie: na czym polega przekształcanie się wierzchołków zielonych w sektorialne, a później w jednolicie białe?

Wg K ü s t e r a (1919, 1927), który badał pstre formy u licznych gatunków, między innymi u *Chamaecyparis* i u bliżej nieokreślonego gatunku *Juniperus*, przyczyną sektorialnego zróżnicowania jest inäquale Teilung w komórkach inicjalnych pędu. Komórki inicjalne białej tkanki się według niego zmienionymi komórkami inicjalnymi zielonego dotychczas wierzchołka. Sektorialnie zróżnicowane pędy badanych przez siebie roślin podaje K ü s t e r (1919) jako utwory analogiczne do chimer sektorialnych W i n k l e r a, choć sam nie używa terminu „chimery sektorialne“ w odniesieniu do tych pędów.

T h i e l k e (1951) powołując się na K ü s t e r a stwierdza, że „bisher für die Nacktsamigen als panaschierte Pflanzen nur Sektorialchimären beschrieben worden“, oraz w późniejszej pracy z roku 1954 jeszcze raz podaje, że wśród nagonasiennych „ist bisher auch bei der Erwähnung von entwicklungsmechanisch bedingter Buntheit nur von sektorialer Anordnung der verschiedenartigen Gewebe berichtet worden, nämlich für *Chamaecyparis*, *Thuja*, *Juniperus* und *Picea* (K ü s t e r) nicht aber von marginater bzw. von periklinaler“. Stając na takim stanowisku trzeba by przyjąć, że komórki inicjalne białego komponenta powstają w momencie przekształcania wierzchołka zielonego w sektorialny. Wbrew twierdzeniu T h i e l k e, można jednak postawić hipotezę, że *Juniperus Sabina variegata* jest peryklinalną chimera, w której zewnętrzny komponent od czasu do czasu zwiększa swój udział w tworzeniu pędu i ujawnia się w postaci białego sektora. W myśl tej hipotezy zielone pędy byłyby jednowarstwowymi peryklinalnymi chimarami, w których zewnętrzny biały komponent ograniczony do skórki, niczym powierzchnie nie zdradza swej obecności. Wynikałoby stąd dalej, że komórki inicjalne białego komponenta istnieją na wszystkich wierzchołkach, a nie jak to się wydaje, tylko na wierzchołkach sektorialnych i białych. Powstanie białego sektora nie oznaczałoby powstania komórek inicjalnych białej tkanki, jedynie ich ujawnienie się.

Jak wiadomo, możliwość wystąpienia takiego czy innego typu chimery zależy od układu komórek na wierzchołku. Warunkiem istnienia chimery peryklinalnej jest warstwowa budowa wierzchołka, na co pierwszy zwrócił uwagę B a u r w 1910 roku. W związku z tym nasuwa się pytanie: czy układ komórek na wierzchołku pędu szpilkowych, a w szczególności na

Objaśnienie do Tabl. I:

A — Schemat rozgałęzionego pędu *Juniperus Sabina variegata*. Przewężeniami zaznaczono węzły pędu.

Diagram representing a branched shoot of *Juniperus Sabina variegata*. The narrow places indicate the position of the nodes.

B — Diagramy pędu sektorialnego i niektórych jego odgałęzień.

Diagrams of scetorial shoot and some of its branchings.

C — Schematy rozmieszczenia białej tkanki w liściach sektorialnych z pominięciem skórki.

Distribution of white tissue in sectorial leaves, the epidermis is not drawn in.

Zielone części przedstawione na czarno, białe na biał.

Green and white tissues are shown in black and white respectively.

Schemat peryklinalnej chimery u *Juniperus Sabina variegata*

(Objaśnienia na str. 182)

wierzchołku pędu *Juniperus Sabina variegata* czyni zadość temu warunkowi?

Odpowiadając na to pytanie należy stwierdzić, że wierzchołki pędu różnych gatunków szpilkowych różnią się między sobą stopniem wyodrębnienia warstwy okrywającej czyli tuniki.

Brak tuniki na wierzchołku pędu względnie przemijające wyodrębnienie tuniki stwierdzono u *Abies*, *Picea*, *Pinus* (K o r o d y 1937). Tunika dobrze wyodrębniona występuje na wierzchołkach różnych gatunków *Araucaria* (G r i f f i t h 1952) oraz u *Thuja* (S e e l i g e r 1955).

Pośredni stopień między *Pinus* a *Araucaria* przedstawiają wierzchołki *Cunninghamia lanceolata* (C r o s s 1942), *Torreya* (K e m p 1943), *Taxodium* (C r o s s 1939 cyt. wg C r o s s 1941), *Sequoia sempervirens*, *Sequoiadendron giganteum* (C r o s s 1943), *Cryptomeria japonica* (C r o s s 1941), u których tunika wyodrębniona jest wyraźnie na bokach wierzchołka oraz przemijająco na szczycie.

Spośród wymienionych danych na szczególną uwagę zasługują dane S e e l i g e r dotyczące *Thuja*. Rodzaj ten bowiem należy do tej samej rodziny, co *Juniperus*. Na sto wierzchołków przebadanych w tej pracy tylko na jednym tunika była podzielona peryklinalnie na szczycie.

Ze starych badań S t r a s s b u r g e r a (1872 cyt. wg K o c h a 1891) wynika, że na wierzchołkach pędu *Cupressaceae* istnieje odrębna protoderma (ein selbständiges Protoderma). G r o o m (1885) podaje, że na wierzchołku pędu *Juniperus communis* widać dermatogen, który od czasu do czasu dzieli się peryklinalnie. Wg K o c h a (1891) warstwa okrywająca na wierzchołku pędu u *Cupressaceae* w odróżnieniu od innych szpilkowych jest dość wyraźnie wyodrębniona. Odkłada jednak, choć rzadko, komórki do okrywanej przez siebie tkanki.

Ryc. 2. Schematy różnych typów chimer: a — typ peryklinalny, b — typ peryklinalno-sektorialny, c — typ sektorialny

Fig. 2. Schematic diagram of different chimera types: a — periclinal, b — periclino-sectorial, and c — sectorial.

W myśl podanej poprzednio hipotezy, zielone pędy *Juniperus Sabina variegata* są jednowarstwowymi peryklinalnymi chimerami. Inny natomiast typ chimery muszą przedstawiać pędy sektorialne. Zakładając, że

cała skórka należy do białego komponenta, pęd sektorialny można określić jako „chimera peryklinalno-sektorialna“, gdyż, zgodnie ze schematami na ryc. 2, łączy w sobie cechy obu głównych typów chimery.

Przekształcenie chimery peryklinalnej w peryklinalno-sektorialną może zajść jedynie w następstwie podziału stycznego w tunice, który prowadzi do odnowienia komórek inicjalnych korpusu. O ile więc z jednej strony wyodrębnienie tuniki potrzebne jest po to, aby istniała jednowarstwowa peryklinalna chimera, o tyle z drugiej strony, podziały styczne w tunice likwidujące odrębność tej warstwy potrzebne są do tego, aby nastąpiło sektorialne zróżnicowanie pędu. Jak się wydaje, oba te warunki mogą być spełnione właśnie na wierzchołkach pędu szpilkowych, przynajmniej u niektórych gatunków.

Określimy przekształcenie chimery peryklinalnej w peryklinalno-sektorialną jako rozszczepienie się chimery peryklinalnej. Zatem hipotezę naszą można sformułować w następujący sposób: *Juniperus Sabina variegata* jest rozszczepiającą się chimera peryklinalną.

Plan pracy nakreślony w oparciu o tę hipotezę przedstawia się następująco:

1) Trzeba dowieść, że *Juniperus Sabina variegata* jest w ogóle chimera. W tym celu należy wykazać, że w pędzie tej rośliny występują co najmniej dwie genotypowo różne kategorie tkanek, czyli komponenty chimery, które biorąc początek z własnych komórek inicjalnych są rozwojowo odrębne.

Ażeby udowodnić genotypową różnicę między komponentami, niekoniecznie trzeba uciekać się do eksperymentów genetycznych. Wystarczy, że się wykaże dostatecznie dużą różnicę i ostrą granicę między komponentami.

Odrębność rozwojowa oznacza, że od momentu powstania chimery tkanki jednego komponenta powstają z innych komórek inicjalnych niż tkanki drugiego komponenta. Trudno ją ustalić bezpośrednio, można jednak wnioskować o niej na podstawie ciągłości tkanek każdego z komponentów. Jeżeli komponent jest ciągły na roślinie, to znaczy, że posiada stale swe komórki na wierzchołku i najprawdopodobniej nie powstaje *de novo* z komórek drugiego komponenta.

2) Należy zbadać skórki zielonych pędów i ustalić, czy należy ona do białego, czy do zielonego komponenta. W ten sposób zostanie rozstrzygnięta kwestia, czy zielone pędy są jednolite, czy są peryklinalnymi chimera.

Identyfikację skórki można przeprowadzić na podstawie komórek szparkowych, o których wiemy, że normalnie posiadają chloroplasty. Z góry jednak należy zrobić następujące zastrzeżenie: o ile brak chloroplastów w komórkach szparkowych pozwala stwierdzić, że skórka na-

leży do białego komponenta, o tyle obecność chloroplastów nie pozwala wyciągnąć wniosku przeciwnego. Jak to bowiem wskazała Thielke (1954), komórki szparkowe, powstające z tych samych komórek inicjalnych co biały mezofil, mogą posiadać normalnie wykształcone chloroplasty.

3) Znając typ chimery należy wykazać, że stosunki panujące na wierzchołku pędu, a mianowicie układ komórek i sposób wzrostu wierzchołka, są w zgodzie z tym typem.

METODA

Badania przeprowadzono na materiale pochodzącym z Ogrodu Botanicznego Uniwersytetu Wrocławskiego i z Arboretum w Kórniku. Przynależność tych roślin do gatunku *Juniperus Sabina* po sprawdzeniu wg klucza Beissnera (1909) i porównaniu z typową formą tego gatunku nie budzi zastrzeżeń. Wydaje się, że materiał pochodzący z Ogrodu Botanicznego jest identyczny — należy do tego samego klonu — z materiałem z Kórnika, pomijając pewne różnice w zdrowotności.

Do badań używano materiał żywy oraz utrwalany w Craf IV (1—4—20) i przygotowany metodą parafinową. Poniższa tabelka podaje opis metody w poszczególnych badaniach.

Rodzaj badania	materiał żywy czy utrwalony	sposób krajania	sposób barwienia
badanie sektorialnych liści	żywy	przekroje poprzeczne, ręczne	
„ „	utrwalony w Craf	przekroje mikrotomowe grubości 20 μ	nie barwione, zalepione w glicerynie
badanie skórki zielo- nych liści	żywy	skrawki powierzchnio- we ze strony doosiowej	
badanie wierzchołków pędu	utrwalony w Craf	przekroje podłużne mi- krotomowe 4 μ	tanina + alun żelazowo- amonowy

Skórkę zielonych liści badano we wrześniu, czerwcu oraz w listopadzie. Wierzchołki pędu utrwalano 15.VI., 24.IX., 4.XI. i 19.X. w roku 1953 oraz 14.V. i 6.VI. w roku 1954. Do badań używano mikroskopu badawczego Lumipan. Zdjęcia robiono na mikrofilmie przy użyciu obiektywu apochrom. 60 $\times$ n. a. 1,0 i okularu komp. 7 $\times$.

WYNIKI

Na podstawie badania mikroskopowego przekrojów przez sektorialne liście stwierdzono, że granica między sektorami jest wyraźna i ostra, to znaczy, że sąsiadujące wzdłuż tej granicy komórki różnią się w tym samym stopniu, co komórki bardziej odległe od siebie. Zdjęcie a (tabl. II.) przedstawia przekrój przez żywy sektorialny liść. Granica między sektorami jest tu bardzo wyraźna dzięki różnemu zabarwieniu sektorów. Pozostaje jednak doskonale widoczna również po odbarwieniu, na preparatach przygotowanych metodą parafinową, jak to widać na zdjęciu b. Mianowicie, w komórkach tkanki białej brak nie tylko chloroplastów, lecz w ogóle dużych plastydów.

Badanie skórki zielonych liści pozwoliło ustalić fakt braku chloroplastów w komórkach szparkowych. Oczywiście, brak ich również w zwykłych okrywających komórkach skórki. Obserwację tę sprawdzono kilkakrotnie w różnych porach roku. Dla porównania badano jednocześnie komórki szparkowe na liściach zwyczajnej formy *Juniperus Sabina* oraz na liściach *Juniperus Sabina tamariscifolia*. Na materiale porównawczym chloroplasty w komórkach szparkowych można było odnaleźć bez trudu. U ostatniej formy znaleziono je również w zwykłych, okrywających komórkach skórki, choć tu posiadały mniejsze rozmiary niż w mezofilu.

Zielone pędy *Juniperus Sabina variegata* są więc jednowarstwowymi peryklinalnymi chimarami, w których bezchlorofilowy komponent ograniczony do skórki niczym powierzchnie nie zdradza swej obecności. Stan taki zgodnie z terminologią R e n n e r a (1935) można określić jako *status krypto-albotunicatus*.

Na białych bezchlorofilowych pędach nigdy nie pojawiają się pędy zielone lub też w ogóle na tkance białej nigdy nie pojawia się tkanka zielona. Ta ostatnia stanowi więc ciągły, nieprzerwany w obrębie jednego osobnika, system. Ciągłość tkanki zielonej wynika bezpośrednio z makroskopowej obserwacji morfologicznej. Inaczej jest w wypadku tkanki białej — tutaj dopiero badanie mikroskopowe pozwoliło ustalić jej ciągłość. Rozproszone po roślinie białe sektory i białe pędy powiązane są bezchlorofilową skórą w ciągły system. Skoro biała tkanka stanowi ciągły system, to musi posiadać stale swe komórki inicjalne na wierzchołku i najprawdopodobniej nie powstaje *de novo* z tkanki zielonej. Upada tym samym hipoteza K ü s t e r a, wg której przy powstawaniu sektorialnego zróżnicowania pędu każdorazowo zachodzi inäquale Teilung, prowadząca do powstania komórek inicjalnych bezchlorofilowej tkanki. Natomiast fakty te wskazują na słuszność naszej hipotezy.

Z kolei należy przystąpić do omówienia stosunków panujących na wierzchołku pędu.

Liście *Juniperus Sabina variegata* ustawione są po dwa naprzeciw siebie w dwóch prostopadłych nawzajem płaszczyznach. Płaszczyzny te ze względu na symetrię wierzchołka są identyczne. Nie ma wobec tego różnic w obrazach przekrojów podłużnych przez wierzchołki wykonanych w jednej i w drugiej płaszczyźnie. Nie istnieją również różnice między wierzchołkami zbieranymi w różnych porach roku.

Wspomniano poprzednio o różnicach cytologicznych między dojrzałymi komórkami tkanki białej i zielonej. Nie udało się jednak uchwycić różnic cytologicznych w merystemie wierzchołkowym pędu i z tego względu bezpośrednie odróżnienie komórek inicjalnych obu komponentów przynajmniej na razie nie jest możliwe. Nie przeszkadza to jednak rozważeniu zagadnienia, czy układ komórek na wierzchołku pędu pozwala na istnienie chimery peryklinalnej i w jaki sposób dochodzi do powstania białych sektorów i białych pędów.

Na 41 wierzchołkach spośród 96 przebadanych, co stanowi 43%, występuje tunika całkowicie wyodrębniona (tabl. II c, d). Odrębność tuniki podkreślona jest niekiedy przez silniejsze zabarwienie ścian oddzielających ją od korpusu. W niektórych wypadkach komórki tuniki położone na szczycie wierzchołka rozrośnięte są w ten sposób, jakby niedługo miały podzielić się peryklinalnie. U reszty wierzchołków stanowiących 58% wszystkich przebadanych wierzchołków znaleziono peryklinalnie podzielone komórki tuniki (tabl. II e). Podziały peryklinalne zachodzą jednak tylko wyłącznie w szczytowej grupie komórek inicjalnych. Na bokach wierzchołka, we wszystkich wierzchołkach komórki tuniki dzielą się jedynie antyklinalnie. Tunika nie ulega peryklinalnym podziałom nawet w miejscach wytwarzania zawiązków liści względnie pąków pachwinowych (tabl. II f).

Oddzielona na szczycie w wyniku peryklinalnego podziału wewnętrzna komórka tuniki przedostaje się do korpusu, gdzie pełni odtąd rolę komórki inicjalnej.

Objaśnienia do Tabl. II:

Schematy rozmieszczenia białej tkanki na liściach sektorialnych (z pominięciem skórki).

- a — Przekrój poprzeczny przez żywy liść sektorialny
Cross section of living sectorial leaf x 100
- b — Mikrotomowy przekrój poprzeczny przez niezabarwiony liść sektorialny. Fragment na granicy tkanki białej i zielonej.
Microtome cross section of unstained sectorial leaf. The boundary line between green and white tissues is shown. x 600
- c—d — Wierzchołek pędu *Jun. Sab. var.* z wyodrębnioną tuniką x 470
Shoot apex of *Jun. Sab. var.* showing the discrete tunica.
- e — To samo ale tunika podzielona peryklinalnie na szczycie
Same as c—d, but showing periclinal division of tunica at the summit. x 470
- f — Centralny przekrój podłużny przez wierzchołek pachwinowy
Central longitudinal section through axillary bud. x 470

Faktu istnienia wierzchołków z tuniką wyodrębnioną i wierzchołków z tuniką rozszczepioną na szczycie nie należy rozumieć w ten sposób, że *Juniperus Sab. variegata* posiada dwa typy wierzchołków. Różnica ta istnieje tylko w danym momencie i wynika stąd, że komórki inicjalne tuniki ulegają rozszczepianiu nie stale, ale rzadko — co pewien czas. Na powiązanie między tymi dwoma typami wierzchołków wskazują wspomniane już wierzchołki z komórkami inicjalnymi tuniki przygotowanymi do peryklinalnego podziału.

Jak już powiedziano we wstępie niniejszej pracy, warunkiem peryklinalnej chimery jest obecność tuniki, warunkiem zaś jej rozszczepienia się są podziały peryklinalne w komórkach tuniki na szczycie wierzchołka. Okazuje się, że oba te warunki w wypadku *Juniperus Sabina variegata* są spełnione.

Tak więc na podstawie przytoczonych wyżej faktów: istnienia dostatecznie dużej różnicy między tkanką zieloną i białą, niejednorodności zielonych pędów, która powoduje, że pędy te należy uważać za peryklinalne chimery, odrębności rozwojowej tkanek oraz stosunków na wierzchołku pędu dotyczących układu komórek, można stwierdzić, że rzeczywiście *Juniperus Sabina variegata* jest rozszczepiającą się peryklinalną chimera.

Skoro tunika dość często ulega peryklinalnym podziałom, można by oczekiwać, że wkrótce wszystkie pędy staną się białe i chimera przestanie istnieć. Tymczasem *Juniperus Sabina variegata* istnieje od wielu lat i nic nie wskazuje na bliski jej koniec.

Ażeby wyjaśnić tę sprzeczność, zwróćmy uwagę na to, że u podstawy wierzchołka warstwa okrywająca jest dobrze wyodrębniona. Nie ulega peryklinalnym podziałom ani w miejscu tworzenia zawiązków liści, ani, co ważniejsze, przy wytwarzaniu wierzchołków pachwinowych.

Dzięki temu, wierzchołki pędów wyjściowych, zanim przekształcą się w wierzchołki jednolite, mogą przekazać swoją dotychczasową naturę peryklinalnej chimery wierzchołkom pachwinowym.

Przy takim sposobie wzrostu wierzchołka, jakim cechuje się *Juniperus Sabina variegata*, chimera peryklinalna może trwać jedynie jako generacja kolejnych rozgałęzień, z których każde, przynajmniej początkowo, jest peryklinalną chimera. Trwanie rozszczepiającej się peryklinalnej chimery związane jest więc ściśle z krzewiastym sposobem rozgałęziania.

Nasuwa się pytanie: jak długo wierzchołek pozostaje peryklinalną chimera. Jest nią nowozałożony wierzchołek pachwinowy na zielonym pędzie albo na zielonym sektorze sektorialnego pędu. Wspomniano już bowiem, że tunika nie ulega rozszczepieniu w czasie tworzenia wierzchołka pachwinowego. Nierozszczepioną tunikę można znaleźć również we wczesnych stadiach rozwoju wierzchołka.

Wierzchołek zielonego bocznego pędu nie przestaje być niewątpliwie chimera peryklinalną aż do momentu, w którym komórki inicjalne tuniki ulegną peryklinalnemu podziałowi. Czy jednak ten moment należy uważać za koniec trwania peryklinalnej chimery? Skoro nie, to jak długo jeszcze wierzchołek będzie wytwarzał zielony chimeralny pęd?

Ilość zielonych metamerów pędu, jaką wytworzy wierzchołek już po rozszczepieniu tuniki, zależy od szybkości rozrastania się szczytowej „białej” części wierzchołka w porównaniu z szybkością wzrostu części „zielonej”. Innymi słowy, zależy od rozmieszczenia wzrostu na wierzchołku.

Ryc. 3 przedstawia schemat wierzchołka *Juniperus Sab. variegata* z podzieloną stycznie na szczycie tuniką. Przypuśćmy, że w szczytowej części OA wzrost całkowicie ustał. Wówczas pęd aż do końca funkcjonowania wierzchołka będzie wytwarzany z części AB, w danym wypadku z części „zielonej”. Gdyby, odwrotnie, wierzchołek rozrastał się wyłącznie w części szczytowej, wówczas biała tkanka bardzo szybko ujawniłaby się na pędzie.

Ażeby móc odpowiedzieć na postawione poprzednio pytanie, trzeba najpierw ustalić sposób wzrostu wierzchołka u badanej formy. W związku z tym zwróćmy uwagę na ułożenie komórek w korpusie. Jak widać na zdjęciach, grupy komórek o wspólnym pochodzeniu (powstałe z jednej komórki macierzystej) ułożone są w podłużne słupy zbieżne ku szczytowi. Układ taki można określić jako słupowy. Korzystając z rozważań w poprzedniej pracy autora (H e j n o w i c z 1955) ustalającej związku, jakie zachodzą między układem komórek a sposobem wzrostu wierzchołka, i biorąc pod uwagę układ komórek, z jakim mamy do czynienia, można stwierdzić, że wierzchołek pędu *Juniperus Sab. variegata* rośnie wg typu bazalnego, to znaczy szybkość wzrostu podłużnego najmniejszych odcinków wzrasta w miarę oddalania się od szczytu.

Założmy najprostszy przypadek wzrostu bazalnego, taki, w którym szybkość wydłużania najmniejszych odcinków jest wprost proporcjonalna do odległości od szczytu. Linia charakteryzująca rozmieszczenie wzrostu podłużnego najmniejszych odcinków, który oznaczamy symbolem

$\frac{dr_x}{dx}$, będzie w tym wypadku prostą. Przedstawiona jest na małym wykresie ryc. 3.

Żeby jednak móc odpowiedzieć na postawione pytanie — ile metamerów pędu wytworzy zielona część wierzchołka po podziale peryklinalnym w tunice — należy przeprowadzić pewne przekształcenia założonej funkcji. Ze wzrostu najmniejszych odcinków trzeba przejść na szybkość wzrostu odcinka zawartego między szczytem a punktem x na osi wierzchołka czyli na r_x . Wzrost odcinka Ox jest sumą wzrostu najmniejszych

Ryc. 3. Schemat wierzchołka pędu *Juniperus Sab. variegata*
(wyjaśnienia w tekście)

Fig. 3. Diagram of apex with a divided tunica at the summit and graphs illustrating a simple case of basal growth. The distribution in the apex of the longitudinal

growth rate of the smallest elements $\frac{dr_x}{dx}$ shown on diagram where $\frac{dr_x}{dx}$ is plotted against the distance from the summit (x). The curve representing how the points of the apex are being displaced along the axis is obtained by plotting x against time (t).

O — summit of the apex

A — boundary between white and green tissues

bb — level at which leaf primordia are formed

cc — level of the second pair of leaf primordia

BC — initial length of one metamere in a shoot.

Only the growth which takes place between the summit and the level bb is considered, therefore, any point of the apex which is further than that level moves at a constant rate, equal to the rate it had at level bb. This is shown by the straight portion of the curve when it passes the level bb. From this it is evident that 8 units must elapse before point a will reach level bb. During this time point B will move through 23 units and the segment AB will grow sufficiently to form 10 metameres of the shoot.

odcinków wzdłuż x , czyli poszukiwana funkcja r_x jest całką założonej funkcji: $r_x = \int x = x^2$. Znając funkcję r_x wiemy o ile w ciągu jednostki czasu urasta odcinek Ox. Żeby móc odpowiedzieć na pytanie: o ile urośnie zielona część wierzchołka, zanim część bezchlorofilowa osiągnie poziom

powstawania zawiązków liści, należy z kolei przekształcić funkcję r_x ; otrzymujemy:

$$r_x = \frac{dx}{dt} = x^2; \quad dt = \frac{dx}{x^2}; \quad t = -\frac{1}{x} + C;$$

Znając tę ostatnią funkcję można najpierw wyznaczyć czas, w którym część bezchlorofilowa osiągnie poziom zawiązków liści, a następnie obliczyć, o ile w tym czasie urośnie zielona część wierzchołka.

Na poziomie bb zakładają się zawiązki liści. Na skutek wzrostu szczytowej części wierzchołka ostatnio wytworzone zawiązki zostają odprężone od szczytu i gdy znajdują się na poziomie cc, na poziomie bb pojawiają się nowe zawiązki, ale w innej płaszczyźnie i tak dalej. Z wykresu funkcji $t = f/x$ (ryc. 3) widać, że zanim punkt A przesunie się na pozycję punktu B, upłynie 8 jednostek czasu. W tym samym czasie punkt B przesunie się o 23 jednostki długości, czyli odcinek AB rozrośnie się na tyle, że wytworzy 10 metamerów pędu (uwzględniono tylko wzrost powyżej strefy inicjowania liści, z czego wynika, że poza poziomem bb punkt B przesuwają się ze stałą szybkością równą szybkości przesuwania się na poziomie bb, co na wykresie wyraża prosty odcinek od poziomu bb). A więc przy naszym założeniu rozmieszczenia wzrostu, od momentu podziału peryklinalnego w tunice, jeszcze w okresie 10 plastochronów będzie trwała peryklinalna chimera. Tymczasem mogą wyrosnąć boczne pędy i peryklinalna chimera może trwać nieograniczenie długo. Gdybyśmy nawet na wszystkich wierzchołkach znajdowali podzieloną tunikę, to i tak nie mielibyśmy prawa twierdzić, że peryklinalna chimera wkrótce się skończy.

Szczegóły wzrostu są na pewno w rzeczywistości inne niż w wyżej przedstawionym modelu, niemniej jednak przykład ten orientuje nas w sytuacji i ugruntowuje naszą hipotezę, że *Juniperus Sabina variegata* jest peryklinalną chimera.

W stosunkach wzrostu, jakie istnieją na wierzchołku pędu, możemy znaleźć również wyjaśnienie tego, dlaczego nie pojawia się od razu jednolicie biały pęd, ale poprzedza go zwykle długi na kilka albo kilkanaście międzywęzli biały sektor. Mianowicie, z reguły występuje pewna asymetria w odnawianiu komórek macierzystych korpusu przez komórki oddzielane od tuniki. Niewielkie różnice odległości w pobliżu szczytu na skutek bazalnego wzrostu silnie wzrastają i w ten sposób na dojrzałym pędzie granice białej tkanki w różnych sektorach pędu są silnie względem siebie przesunięte.

Łatwo obecnie zorientować się w roli, jaką w rozważaniach nad rozwojem chimery odgrywa znajomość sposobu wzrostu wierzchołka. Z jednej strony sposób wzrostu wierzchołka pędu uzasadnia zachowanie się

chimery, z drugiej zaś zachowanie to wskazuje, że wnioski o sposobie wzrostu, wyciągane na podstawie układu komórek, są słuszne i odpowiadają rzeczywistości.

DYSKUSJA

Przedyskutowane zostaną następujące zagadnienia:

- 1) definicja chimery
- 2) rozszczepianie się chimer peryklinalnych
- 3) natura pędu *Tradescantia fluminensis albostrata* (Thielke 1954)
- 4) pstre pędy i chimery wśród szpilkowych.

Omówienie definicji jest potrzebne po to, ażeby tym wyraźniej naświetlić naturę *Juniperus Sabina variegata* jako chimery oraz żeby wyjaśnić różne wątpliwości związane z pojęciem chimera.

Termin „chimera“ wprowadził H. Winkler w 1907 r. na oznaczenie eksperymentalnie otrzymanych pędów, których jedna strona należała do *Solanum lycopersicum*, druga zaś do *Solanum nigrum*. Eksperymenty prowadzące do powstania tych pędów polegały na szczepieniu jednego gatunku na drugim i zmuszeniu rośliny do wytworzenia pąków przybyszowych w miejscu szczepienia. E. Baur w 1909 roku rozciągnął pojęcie chimery na pędy wytworzone z wierzchołków składających się z dwóch kategorii komórek inicjalnych niezależnie od tego, w jaki sposób to zróżnicowanie na wierzchołku powstało — czy w rezultacie szczepienia, czy spontanicznie w obrębie jednego wierzchołka. W zależności od wzajemnego rozmieszczenia tych odmiennych kategorii komórek inicjalnych wyróżnił Baur dwa typy chimer: sektorialny i peryklinalny.

Definicję chimer sformułował Winkler (1910, 1935) w następujący sposób: chimery to organizmy, które wytworzyły się z genetycznie odmiennych komórek bez ich zlania się. Podkreślić należy rozwojowe ujęcie chimer w tej definicji. Chimera jest to, co się wytworzyło z niejednolitego merystemu. Wyrazem tego samego ujęcia jest sposób podziału chimery na sektorialne i peryklinalne przeprowadzony ze względu na rozmieszczenie komórek inicjalnych komponentów na wierzchołku, a nie ze względu na rozmieszczenie komponentów w częściach dojrzałych, choć oczywiście to drugie wynika z pierwszego.

Inni badacze: Krenke (1947), Jones (1934 cyt. wg Winklera 1935), Crane i Lawrence (1947) zmienili treść pojęcia chimery. Według Krenkego „chimery to organizmy albo części organizmów, które składają się z genotypowo odmiennych tkanek, to znaczy z tkanek roślin różnych gatunków, różnych ras albo z genetycznie zmienionych tkanek w obrębie osobnika“. Do tego samego sprowadzają się definicje pozostałych autorów. Wszystkie one zrywają z rozwojowym ujęciem Winkle-

ra i Baura i mają na względzie jedynie strukturalne właściwości tego, co określają mianem chimera. Do chimer, według tych definicji, należy zaliczyć wszystkie wypadki niejednorodności genotypowej niezależnie od tego, w jakim stadium rozwoju organu to zróżnicowanie zaszło. Należć więc tu będą organy powstałe z niejednorodnych pramerystemów, które odpowiadają chimerym Winklera, jak i organizmy, które uległy zróżnicowaniu dopiero w trakcie rozwoju tkanek w rezultacie somatycznych mutacji albo na skutek działania takich czy innych czynników. Stosując konsekwentnie definicję Krenkego, do chimer należałoby zaliczyć niemal wszystkie rośliny wyższe, zważywszy na powszechność somatycznych mutacji i endomitoz w czasie różnicowania się tkanek.

W roku 1922 N o a c k wysunął koncepcję, według której istnieją organizmy lub organy utworzone z różnych komponentów np. różniących się zabarwieniem, które biorą początek ze wspólnej jednorodnej grupy komórek inicjalnych. Dla oznaczenia takich organizmów wprowadził N o a c k termin Mantelchimären. Jest rzeczą oczywistą, że jeżeli takie organizmy można zaliczyć do chimer, to tylko do chimer w sensie K r e n k e g o, ale nie W i n k l e r a.

Zważywszy to wszystko trzeba stwierdzić, że pojęcie chimer wg definicji K r e n k e g o nie ma dostatecznie wyraźnie określonych granic stosowania i w stosunku do roślin w ogóle jest zbyt szerokie. Pojęcie takie wprowadza tylko niepotrzebne zamieszanie. Zarazem tym bardziej użyteczne staje się pojęcie chimer Winklera i Baura. Żeby jednak uściślić to pojęcie, należy je w następujący sposób zdefiniować: chimery to organy takie jak pędy względnie korzenie wytworzone z co najmniej dwóch różnych i rozwojowo odrębnych kategorii komórek inicjalnych, przy czym odrębność rozwojową liczyć należy od momentu zróżnicowania komórek na wierzchołku. Wszelkie zróżnicowania, bez odrębności rozwojowej aż do komórek inicjalnych wierzchołka włącznie, nie należy zaliczać do chimer.

Zielone i sektorialne pędy *Juniperus Sabina variegata* są chimerymi w sensie Winklera. *Juniperus Sab. variegata* jest stale rozszczepiającą się chimery peryklinalną. Jest to nowa kategoria chimer, do której zaliczyć należy te chimery peryklinalne, u których wytwarzanie pędów jednolitych jest zjawiskiem prawidłowym ze względu na sposób wzrostu wierzchołka. Pod tym właśnie względem *Juniperus Sabina variegata* różni się istotnie od chimer peryklinalnych okrytonasiennych, mimo że te również posiadają zdolność rozszczepiania się, czego wyrazem jest wytwarzanie jednolitych pędów. Rozszczepianiu ulegają takie chimery jak *Cytisus Adami* (Beijerinck 1901, 1908), *Crataegomespilus Dardari*, *Crataegomespilus Asnieresii*, peryklinalne chimery Winklera (1908, 1909), peryklinalne chimery Krenkego (1947).

Oczywiście żadna z wymienionych chimer nie rozszczepia się tak często, jak *Juniperus Sab. var.* Częstotliwość pojawiania się jednolitych pędów u zwykłych chimer peryklinalnych jest znikoma w porównaniu z *Juniperus*. Zasadnicza różnica leży jednak w charakterze tego zjawiska. U znanych dotychczas chimer peryklinalnych, zwłaszcza u jednowarstwowych, wytwarzanie jednolitych pędów jest wyrazem pewnych anomalii we wzroście wierzchołka, na co wskazują następujące fakty:

1) W tunice na wierzchołkach okrytonasiennych brak podziałów peryklinalnych będących warunkiem wytwarzania jednolitych pędów zewnętrznego komponenta. Brak ich w każdym razie w pierwszej warstwie tuniki. Wyjątkowe stanowisko pod tym względem przedstawiają wierzchołki *Tradescantia fluminensis albostrata* oraz niektóre jednolścienne, które omawia Thielke (1954).

2) Jednowarstwowe chimery peryklinalne wytwarzają częściej pędy utworzone z komponenta wewnętrznego niż z zewnętrznego, jak np. *Cytisus Adamii* (Beijerinck 1901) albo tylko wyłącznie pędy wewnętrznego komponenta, jak u *Solanum tubingenense* (Winkler 1909), u *Crataegomespilus Asnieresii*, względnie w haplochlamydnych chimerach Jonesa (Krenke 1947). Wytwarzanie jednolitych wierzchołków z wewnętrznego komponenta jest niewątpliwie anomalią rozwojową. Można to sobie wyobrazić tylko w ten sposób, że komórki inicjalne zewnętrznego komponenta ulegają rozsunięciu albo obumarciu. Ta niska częstotliwość pojawiania się jednolitych pędów utworzonych z zewnętrznego komponenta w porównaniu z częstotliwością bezsprzecznej anomalii wskazuje, że oba te zjawiska należą do tej samej klasy, a więc do anomalii.

3) Jednolite pędy na chimerach peryklinalnych u okrytonasiennych pojawiają się najczęściej jako pędy boczne z pąków uśpionych albo jako pędy przybyszowe, a rzadko tylko w czasie normalnego wzrostu wierzchołka.

Natomiast częste rozszczepianie się stale rozszczepiającej się chimery peryklinalnej, jaką jest *Juniperus Sabina variegata*, jest zjawiskiem normalnym, prawidłowym ze względu na sposób wzrostu wierzchołka.

Wspomniano już o *Tradescantia fluminensis albostrata*, którą ostatnio (1954) opracowała Thielke. Ze względu na pewne podobieństwa, jakie zachodzą w układzie powierzchniowych komórek na wierzchołku u tej rośliny i u *Juniperus Sab. var.*, warto nieco bliżej ją omówić, tym bardziej że, według Thielke, jest to również peryklinalna chimera.

Tradescantia fluminensis albostrata charakteryzuje się białobrzegimi i jednocześnie białopasiastymi liśćmi. Subepidermalna warstwa komórek nie zawiera chlorofilu nawet w tych sektorach liści, które są zielone.

Ich zielona barwa pochodzi z pojedynczej środkowej warstwy zielonego mezofilu (blaszka liścia jest 5 warstwowa). Komórki szparkowe, niezależnie od tego czy są położone w zielonym, czy w białym sektorze liścia, mają normalnie rozwinięte chloroplasty. Niekiedy wytwarzane są zielone pędy, przy czym przejście od stanu pstrokatości do jednolicie zielonego zabarwienia jest stopniowe. Natomiast nie pojawiają się pędy czysto białe. W badaniach wierchołka pędu okazało się, że w 94 wierchołkach na sto, najbardziej zewnętrzne komórki dzielą się peryklinalnie, a więc brak wyodrębnionej tuniki. Thielke (1954) wyraziła pogląd, że *Tradescantia fl. alb.* jest chimera peryklinalną, w której zewnętrzny komponent pozbawiony chlorofilu, dzieląc się peryklinalnie na szczycie wierchołka, bierze różny udział w tworzeniu różnych sektorów liścia. W tych miejscach, gdzie warstwa komórek białej tkanki jest podwójna, do liścia wchodziłby również zielony wewnętrzny komponent i ostatecznie ta część liścia byłaby zielona. Natomiast w miejscach, gdzie grubość warstwy zewnętrznego komponenta jest większa, tam, wg Thielke, wytwarzany byłby biały sektor liścia, w tworzeniu bowiem liścia u *Tradescantia* mogą brać udział co najwyżej 3 warstwy.

Jeżeli koncepcja Thielke jest słuszna, to ze względu na stale zachodzące podziały peryklinalne w zewnętrznej warstwie zielony komponent winien ulegać wypieraniu z wierchołka, tak jak to się dzieje u stale rozszczepiających się chimer. To się jednak nie zdarza. Z porównania procentu wierchołków z podzieloną peryklinalnie tuniką u *Tradescantia* i u *Juniperus* wynikałoby, że rozszczepianie tej pierwszej chimery z wytwarzaniem jednolicie białych pędów winno następować bardzo często. Tymczasem nie występuje w ogóle. Odwrotnie, wytwarzają się pędy jednolicie zielone. Nasuwa się zasadnicze pytanie: w jaki sposób utrzymuje się stan peryklinalnej chimery na wierchołku, mimo stale postępującego wzrostu grubości warstwy zewnętrznego komponenta i towarzyszących temu peryklinalnych podziałów komórek w tej warstwie? Wyjaśnienia, jakie w związku z tym podaje Thielke, są nie wystarczające i nie przekonujące. Sprowadzają się one do następującego stwierdzenia: „An dem eine echte Tunica entbehrenden Vegetationskegel kann chimärischer Bau bestehen bleiben, wenn beide Gewebenanteile in ihrer periklinen Aufspaltung miteinander Schritt halten“. Nie dająca się wyjaśnić sprzeczność między hipotezą Thielke a zachowaniem się *Tradescantia fluminensis albostrata* wskazuje, że hipoteza ta jest błędna.

1) Rozmieszczenie białego komponenta wskazuje, że niezdolność do zazieleniania się jest zdeterminowana już w bardzo wczesnych stadiach rozwoju w komórkach merystatycznych wierchołka. Jest to fakt, który posłużył do postawienia hipotezy o peryklinalno-chimeralnej naturze *Tradescantia fl. albostrata*.

2) Komórki szparkowe biorące początek z tych samych komórek merystematycznych, z których powstaje biała tkanka, wytwarzają normalne chloroplasty dając tym dowód, że determinacja w komórkach merystematycznych nie jest ostateczna, ale może być odwrócona.

3) Wytwarzanie jednolicie zielonych pędów wskazuje, że zróżnicowanie wśród komórek inicjalnych na „białe” i „zielone” może być zniesione.

Nie trudno wobec tego przyjąć, że komórki oddzielane od powierzchniowej warstwy do wnętrza wierzchołka zmieniają swoje właściwości i z „białych” stają się „zielone” w rezultacie oddalania się od powierzchni. Właściwość niezazieleniania się zachowywałyby jedynie zewnętrzne warstwy komórek na wierzchołku.

Roślina taka od normalnych roślin różniłaby się tym, że zewnętrzne warstwy komórek na wierzchołku są zmienione i wytworzone przezeń tkanki różnią się pod względem takiej czy innej cechy od tkanek wytworzonych przez głębiej położone komórki wierzchołka, o ile przedtem nie przestawia się na typ tych ostatnich. Od mutabilnych roślin różniłaby się tym, że odróżnicowywanie komórek pochodzących z zewnętrznych warstw nie jest przypadkowe, nie zachodzi w tej czy innej komórce, ale jest zdeterminowane topograficznie, jak każde inne różnicowanie normalne. Od chimer natomiast różniłaby się tym, że brak u niej pełnej odrębności rozwojowej między „komponentami” oraz że zróżnicowanie na dwa typy komórek merystematycznych mieści się w ramach pewnego przestrzennego wzoru.

Juniperus Sabina variegata jest pierwszą peryklinalną chimera wśród szpilkowych. Można jednak spodziewać się, że nie jest jedyną. Prawdopodobnie natura niektórych innych pstrych form szpilkowych jest podobna do tej, jaką ustalono dla *Juniperus*. Wchodzą tu w grę głównie gatunki należące do *Cupressaceae*. W tej rodzinie bowiem znamy utrzymujące się w typie formy „*variegata*”. Bardzo zbliżonym np. do *Juniperus Sab. var.* jest *Chamaecyparis pisifera plumosa argenteo-variegata* (wg opisu K ü s t e r a 1919), jak również znany autorowi *Juniperus chinensis aureo-variegata*.

Nie wszystkie wypadki pstrokatości u szpilkowych, oczywiście, będzie można wyjaśnić rozszczepianiem się peryklinalnej chimery. Na przykład, *Chamaecyparis nutkaensis argenteo-variegata*, choć bardzo podobny, wg K ü s t e r a 1919, do wymienionej poprzednio formy *Chamaecyparis pisifera*, różni się jednak tym, że na czysto białych pędach powtórnie pojawiają się zielone sektory. Podobnie zachowuje się pstra forma *Thujopsis dolodrata* (tamże). Być może, że w tych wypadkach mamy do czynienia z mutacyjnym zazielenianiem się białych wierzchołków. Możliwe jest jednak, że natura tych roślin jest inna niż natura *Juniperus Sabina variegata*. Zbadanie ich wydaje się tym bardziej potrzebne.

PODSUMOWANIE

Zielone pędy *Juniperus Sabina variegata* są jednowarstwowymi peryklinalnymi chimerami, w których biały komponent ograniczony do skórki, niczym powierzchownie nie zdradza swej obecności. Zdradzają go komórki szparkowe tym, że są pozbawione chloroplastów.

Jednowarstwowa tunika ulega peryklinalnym podziałom na szczycie wierzchołka. Peryklinalnie podzieloną tunikę znaleziono na 58% wierzchołków.

Powstawanie pędów sektorialnych i białych polega na ujawnianiu się zewnętrznego komponenta w rezultacie podziału peryklinalnego tuniki na szczycie wierzchołka.

Juniperus Sab. var. określono mianem stale rozszczepiającej się peryklinalnej chimery. Jest to nowa kategoria chimer peryklinalnych, u których wytwarzanie pędów jednolitych z zewnętrznego komponenta wynika z normalnego wzrostu wierzchołka. Chimera taka trwa jako generacja kolejnych rozgałęzień, z których każde przynajmniej początkowo jest peryklinalną chimera. Trwanie jej przy takim stopniu rozszczepiania, jakiego wykazuje *Juniperus Sabina variegata*, wiąże się ściśle z bazalnym typem wzrostu wierzchołka i z krzewiastym typem rozgałęzienia.

Pracę wykonałem pod kierunkiem prof. dra Henryka Teleżyńskiego, któremu gorąco dziękuję za cenne rady i pomoc.

(Wpłynęło dn. 1.VIII.1955 r.)

SUMMARY

In the variegated form of the savin *Juniperus Sabina variegata* hort the apices of the green shoots are converted into sectorial apices producing green-and-white shoots. In an attempt to elucidate this phenomenon it has been assumed as a working hypothesis that *Juniperus Sab. var.* is an eversporting periclinal chimera. If this were so, the initiating cells of the white component would have to be found in all apices and not only in the sectorial and white ones, as in seemingly the case. Moreover, the formation of white sections would not be associated with initiating cells of white tissue being formed anew — as was believed by Küster (1919) — but with the external manifestation of already existing ones. Green shoots would thus be haplochamydal periclinal chimeras in which the component not containing chlorophyll does not manifest its presence by any outward signs.

To prove the validity of such an assumption anatomical studies on shoots of *Juniperus Sabina variegata* have been carried out. It has been found that:

1) in mature sectorial shoots there are two kinds of tissues differing in their cytological character, one kind of cells contains chloroplasts, while in the other there are none,

2) the difference between the two kinds is sharply defined,

3) chloroplasts are found neither in guard cells nor in epidermal cells of the green shoots, which indicates that the epidermis is associated with the white component and that the green shoots are periclinal chimeras,

4) both the white and the green tissues form continuous systems within one specimen, and the conclusion is that both kinds of tissues have their own initiating cells in an apex and are developmentally independent of each other.

These facts support the hypothesis adopted at the beginning. Its correctness has been fully demonstrated by studies on cell patterns and the manner of apex growth. It has been found that in shoot apices there is a tunica which divide periclinally at the summit. A divided tunica has been found in 57 per cent of the apices examined. A stratified tunica-corpus pattern makes the existence of a periclinal chimera possible, while periclinal divisions within the tunica are a source for new initiating cells of the corpus, which explains the formation of white shoots.

Periclinal divisions in the tunica have never been found on the sides of an apex. Such divisions have neither been found at points where leaves are formed nor during the formation of axillary buds.

Because of the rather numerous periclinal divisions of the tunica it might be reasonably expected that all shoots will become white and that the chimera will cease to exist. However, before there is enough time for a shoot apex to be formed solely of white tissue containing no chlorophyll new side shoots will form on it, and these are also chimeras. It is therefore evident that the existence of eversporting periclinal chimeras is strictly related with the shrubby manner of branching and the basal type (Hejnowicz 1955) of apex growth. This is so, because, the time that a periclinal chimera lasts, counting from the moment when a periclinal division takes place in the tunica, depends on the mode of apex growth. By assuming a simple case of basal growth, when the rate of longitudinal growth of the smallest elements is directly proportional to the distance from the summit (Fig. 3), it has been possible to show that in *Juniperus Sab. var.* the apex will produce a green chimerical shoot through ten more plastochrones before the cells of white tissue in the corpus will reach the level of leaf primordia. Meanwhile, chimerical side shoots will grow out and the plant will retain indefinitely its character of the eversporting periclinal chimera.

The basal type of apex growth, when the transfer of cells from the tunica to the corpus is somewhat asymmetric, also explains why uniformly white shoots are preceded by sectorial ones.

In the final paragraphs of the paper the following problems are discussed:

1) definition of chimeras,

2) reversions of periclinal chimeras.

3) the nature of the shoots in *Tradescantia fluminensis albostrata* (Thielke 1954), and

4) variegated shoots and chimeras among conifers.

In respect to the above points the following conclusions have been reached:

1) Winkler's (1935) definition of chimeras is more accurate than the one advanced by Krenke (1947). This latter definition has no precise limits and is too indefinite in respect to plants in general.

2) There is a fundamental difference between such chimeras as the *Juniperus Sabina variegata* and the periclinal chimeras from the Angiosperms. This lies in the nature of the chimera reversion phenomenon. In the *Juniperus Sab. var.* the character of apex growth makes chimera reversion natural and normal. In the Angiosperms, on the other hand, the reversion of periclinal chimeras, i. e. the formation of uniform shoots, is the outcome of anomalous growth in the apex. This is why I have defined as a separate group of eversporting those periclinal chimeras in which the formation of uniform shoots results from a normal mode of apical growth.

3) *Tradescantia fluminensis albostrata*, in the apices of which the surface initials always divide periclinally, cannot be a periclinal chimera, as was believed by Thielke, because if it were, then uniformly all-white shoots of the outer component would have to be formed.

4) *Juniperus Sabina variegata* is the first periclinal chimera among conifers, though probably not the only one.

The author wishes to express his most sincere gratitude to Professor Henryk Teleżyński under whose guidance this work has been carried out.

L I T E R A T U R A

- Baur E., 1909, Das Wesen und die Erblichkeitsverhältnisse der „Varietates albo-marginate hort“ von *Pelargonium zonale*, Ztschr. f. Abstamm. u. Vererbungslehre. I s. 330.
- Baur E., 1910, Propfbastarde, Periklinalchimären und Hiperchimären, Ber. Deutsch. Botan. Ges. 27 s. 603.
- Beijerinck M. W., 1901, Über die Entstehung von Knospen und Knospenvarianten bei *Cytisus Adami*, Bot. Zeitung 59 II A, s. 113.
- Beijerinck M. W., 1908, Beobachtungen über die Entstehung von *Cytisus purpureus* aus *Cytisus Adami*, Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd 26a s. 137.
- Beissner L., 1909, Handbuch der Nadelholzkunde, Verlagsbuchhandlung Paul Parey, Berlin.
- Crane M. B. a Lawrence W. J. C., 1947, The genetics of garden plants, Macmillan & Co. Ltd., London.
- Cross G. L., 1941, Some histogenetic features of the shoot of *Cryptomeria japonica*, Amer. J. Bot., 28 s. 573.
- Cross G. L., 1942, Structure of the apical meristem and development of the foliage leaves of *Cunninghamia lanceolata*, Amer. J. Bot. 29 s. 288.
- Cross G. L., 1943, A comparison of the shoot apices of the Sequoias, Amer. J. Bot. 30 s. 130.
- Griffith M. M., 1952, The structure and growth of the shoot apex in *Araucaria*, Amer. J. Bot., 39 s. 253.
- Groom P., 1885, Über den Vegetationspunkt der Phanerogamen, Ber. Dtsch. Bot. Ges. Bd III, s. 303.

- Hejnowicz Z., 1955, Growth Distribution and Cell Arrangement in Apical Meristems, Acta Soc. Bot. Poloniae, vol. 24 s. 583.
- Kemp M., 1943, Morphological and ontogenetic studies on *Torreya californica* Torr. I. The vegetative apex of the megasporangiate tree, Amer. J. Bot. 30, s. 504.
- Koch L., 1891, Über Bau und Wachstum der Sprossspitze der Phanerogamen. I. Gymnospermen. Jahrb. f. wiss. Bot. 22, s. 491.
- Korody E., 1937, Studien am Spross-Vegetationspunkt von *Abies concolor*, *Picea excelsa* und *Pinus montana*, Beitr. z. Biol., d. Pflanzen 25 s. 23.
- Krenke N. P., 1947, Chimery rastenij, Moskva, Izdatel'stvo Akademii Nauk SSSR.
- Küster E., 1919, Über sectoriale Panaschierung und andere Formen der sektorialen Differenzierung. Monatsh. f. naturwiss. Unters. 12 s. 37—43 und s. 73—84.
- Küster E., 1927, Anatomie des panaschierten Blattes. In Linsbauers-Handbuch der Pflanzenanatomie Bd. VIII. Berlin, Verlag von Gebrüder Borntraeger.
- Noack K. L., 1922, Entwicklungsmechanische Studien an panaschierten Pelargonien, zugleich ein Beitrag zur Theorie der Periklinalchimären. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 61, s. 459.
- Renner O., 1935—1936, Zur Kenntnis der nichtmendelnden Buntheit der Laubblätter, Flora (Jena). 130, s. 218.
- Seeliger I., 1955, Studien am Sprossvegetationskegel von *Thujaopsis dolabrata*, Flora Bd. 142, s. 184.
- Thielke Ch. 1951, Über die Möglichkeiten der Periklinalchimärenbildung bei Grasern. Planta (Berl.) 39, s. 402.
- Thielke Ch., 1954, Die histologische Structur des Sprossvegetationskegels einiger Commelinacen unter Berücksichtigung panaschierte Formen, Planta Bd., 44, s. 18.
- Winkler H., 1907, Über Propfbastarde und pflanzliche Chimären, Ber. Dtsch. Bot. Ges. 25 s. 568.
- Winkler H., 1908, *Solanum tubingense*, ein echter Pfropfbastard zwischen Tomate und Nachtschatten, Ber. Dtsch. Bot. Ges., 26, s. 595.
- Winkler H., 1909, Weitere Mitteilungen über Pfropfbastarde, Ztschr. f. Bot. Bd. 1, s. 342.
- Winkler H., 1910, Über das Wesen der Pfropfbastarde, Ber. Dtsch. Bot. Ges. 28, s. 117.
- Winkler H., 1935, Chimären und Burdonen — die Lösung des Pfropfbastard-problems. Der Biologe, Heft 9, s. 279.