ACTA SOCIETATIS
BOTANICORUM POLONIAE
Vol. XXVI — Nr 2
1957

Rozwojowe badania nad wierzchołkami pędu *Chamaecyparis pisifera* i interpretacja formy *squarrosa*

Ontogenic Studies on Shoot Apices in Chamaecyparis pisifera and an Interpretation of the Form squarrosa

Z. HEJNOWICZ

WSTĘP

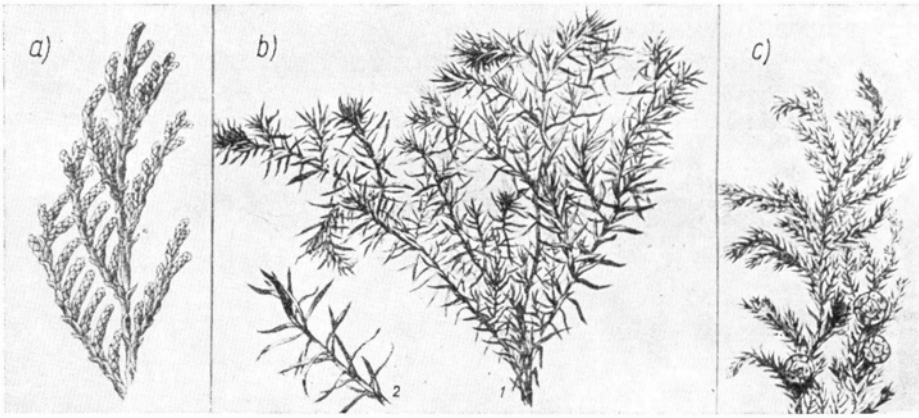
Osobliwością niektórych gatunków z rodziny *Cupressaceae* są tak zwane formy młodociane. W gatunku *Chamaecyparis pisifera* Sieb. et Zucc. są to *Ch. pisifera squarrosa* Beissn. et Hochst. i *Ch. pisifera plumosa* hort. Pierwsza z nich posiada liście podobne do liści młodych siewek, a więc silnie wydłużone i odstające od łodygi pod kątem prostym, druga zaś posiada liście drobniejsze, pośrednie między liśćmi formy *squarrosa* i łuskowatymi liśćmi formy typowej (ryc. 1). Ze względu na podobieństwo do młodych siewek uważa się je za formy młodociane (Beissner 1879, 1888), choć dotychczas nie wiadomo, czy chodzi tu rzeczywiście o formy, które zatrzymały się w stadium młodocianym (Beissner) czy też o formy będące zwykłymi odmianami powstałymi jako mutanty (Wóycicki 1954) o zamkniętym cyklu rozwojowym. Warto tu nadmienić, że mogą one wydawać nasiona, z których wyrastają rośliny takie same jak z nasion formy typowej.

Wstępne badania wykazały, że istnieją różnice między formą typową i formą *squarrosa* również pod względem budowy wierzchołków pędu. Wyjaśnieniem tych różnic a zarazem strukturą wierzchołków pędu w ogólności u różnych form oraz w różnych stadiach rozwoju *Chamaecyparis pisifera* zajmuje się niniejsza praca.

Przed omówieniem wierzchołków pędu u iglastych warto poświęcić kilka słów ogólnej terminologii i teoriom w zakresie merystemów wierzchołkowych. Warto również w tym miejscu zastanowić się nad tym, co w świetle dotychczasowych badań winno być wzięte pod uwagę w opisie wierzchołków pędu.

Terminologia. Podział merystemu wierzchołkowego na części (elementy składowe) może być przeprowadzony w dwojaki sposób: ze względu na różne pochodzenie tych części oraz ze względu na ich odmienne właściwości strukturalne. W związku z tym Korody (1937) wprowadziła pojęcie elementów twórczych i elementów strukturalnych merystemu.

Elementy strukturalne — to części merystemu różniące się między sobą pod względem morfologicznym, a więc wielkością, formą, zawartością czy układem komórek, grubością ścian komórkowych, intensywnością podziałów. Elementy twórcze zaś — to części merystemu różniące się pochodzeniem, a więc posiadające własne komórki inicjalne. Podział taki pozwala usystematyzować terminologię dotyczącą wewnętrznej budowy wierzchołków.



Ryc. 1. Pędy *Chamaecyparis pisifera:* a — *typica,* b — *squarrosa,* c — *plumosa.* Wg Beissnera (1909, fig. 143—145)

Fig. 1. Shoots of *Ch. pisifera:* a — *typica,* b — *squarrosa,* c — *plumosa.* After Beissner (1909, fig. 143—145)

Zróżnicowanie strukturalne merystemów wierzchołkowych nie jest jednakowe w różnych grupach systematycznych. Odpowiednio do tego terminologia elementów strukturalnych nie ma charakteru powszechnego, ale jest związana z danym typem wierzchołków, a tym samym z daną grupą systematyczną roślin. Terminologia dotycząca elementów strukturalnych na wierzchołkach pędu iglastych będzie omówiona w następnym rozdziale.

Ogólniejsze natomiast znaczenie ma terminologia z zakresu elementów twórczych. Na pierwszym miejscu (ze względów historycznych) należy tu postawić pojęcie histogenu. Stosunek, jaki zachodzi między tym pojęciem a pojęciem elementu twórczego, najlepiej wyjaśnia następująca formuła: histogen to element twórczy wytwarzający określoną część organu.

Hanstein (1868) wyróżnił trzy histogeny: dermatogen, z którego powstaje skórka, periblem dający początek korze pierwotnej i plerom wytwarzający stelę. Obecnie wiadomo, że znaczenie poszczególnych elementów twórczych nie zawsze da się ściśle określić, że dany element może wytwarzać taką albo inną część organu (Satina at all. 1940, Dermen 1947, 1951, 1953). Z tego też względu terminologia Hansteina nie jest obecnie stosowana (przynajmniej dla wierzchołków pędu). Jest ona niewłaściwa poza tym z tego względu, że definicja elementów wierzchołka wykracza poza ramy wierzchołka.

Do elementów twórczych Korody (1937) zalicza tunikę i korpus, choć twórca tych pojęć Schmidt (1924) nadał im raczej znaczenie elementów strukturalnych. Tunika wg Schmidta — to zespół warstw tworzących peryferyczną partię szczytowej części wierzchołka, w których występują wyłącznie podziały antyklinalne. Korpus zaś — to trzon wierzchołka, w którym komórki dzielą się zarówno anty- jak i peryklinalnie. Taka definicja prowadzi zarówno do statycznego, więc strukturalnego jak i do dynamicznego, a więc rozwojowego ujmowania tuniki i korpusu. W ujęciu statycznym bierze się pod uwagę różnicę w kierunkach podziałów komórkowych w obu omawianych częściach wierzchołka. Oczywiście, że przy takim ujęciu warunek Schmidta dla tuniki „wyłącznie podziały antyklinalne" jest zbyt krańcowy. Pojedyncze podziały peryklinalne nie mogą przecież zmienić strukturalnego charakteru tuniki. Foster (1939) wprowadził termin „potencjalna tunika" na oznaczenie peryferycznej części wierzchołka, w której podziały antyklinalne mają wyraźną przewagę nad podziałami peryklinalnymi, a więc w której istnieje tendencja warstwowego układu komórek.

Biorąc więc pod uwagę jedynie różnice w kierunkach podziałów — tunikę jako zespół warstw i korpus należy zaliczać do elementów strukturalnych.

Z rozwojowego punktu widzenia można natomiast ujmować tunikę i korpus jako elementy twórcze. Można jednak wysunąć zastrzeżenia w stosunku do traktowania tuniki i korpusu jako elementów twórczych. Terminologia taka sugeruje bowiem istnienie dwu tylko elementów twórczych na wierzchołku, podczas gdy w rzeczywistości elementów tych jest tyle, ile jest pięter komórek inicjalnych. Indywidualność każdej warstwy tuniki jest taka sama jak korpusu. W związku z tym Dermen (1947) odrzuca w ogóle terminologię tunika-korpus określając elementy twórcze na wierzchołku mianem pierwotnych histogenicznych warstw, które oznacza numerami 1, 2, 3 itd. począwszy od warstwy zewnętrznej. Wcześniej już w literaturze anglosaskiej (Satina et al. 1940) był w użyciu termin warstwy twórcze. Zdając sobie jednak sprawę z tego, że ilość elementów twórczych równa się ilości pięter komórek inicjalnych, można zachować terminologię Schmidta mówiąc o pierwszej, drugiej itd. warstwie tuniki oraz o korpusie w znaczeniu elementów twórczych. Elementami twórczymi są więc poszczególne warstwy tuniki oraz korpus.

Nasuwa się jednak pytanie, czy zawsze liczba elementów twórczych równa jest liczbie pięter komórek inicjalnych. Można z łatwością określić warunki, w których ta równość nie byłaby spełniona, to znaczy, w których w obrębie jednego piętra inicjalnego będzie kilka niezależnych komórek inicjalnych dających początek różnym sektorom tej części wierzchołka, która powstaje z danego piętra. Warunkiem tym jest, aby oś wierzchołka trafiała w punkt zetknięcia się kilku komórek inicjalnych danego piętra, np. w miejscu zetknięcia się czterech komórek, jak to postulował Schwendener (1879, 1885). Wydaje się, że dla wierzchołków pędu warunek ten może być spełniany tylko przez krótki okres czasu ze względu na wahania osi wierzchołka spowodowane wytwarzaniem zawiązków liści. A zatem oddzielne komórki inicjalne w obrębie jednego piętra na wierzchołku pędu mogą istnieć tylko okresowo (stąd nietrwałość chimer sektorialnych względnie meryklinalnych).

Terminologia tunika-korpus w niewielkim tylko stopniu nadaje się do opisywania wierzchołków pędu iglastych, u których, jak to będzie przedstawione w następnym rozdziale, powierzchniowe komórki dzielą się zarówno anty- jak i peryklinalnie, chociaż pierwszy kierunek może przeważać. Nie można więc w wypadku takiej warstwy komórek stosować terminu tunika; oznacza on bowiem warstwę (ewentualnie warstwy) komórek dzielących się wyłącznie antyklinalnie. Nie zmieniając więc znaczenia terminu tunika należy w tych wszystkich wypadkach, w których powierzch-

niowe komórki dzielą się (obok podziałów antyklinalnych) również peryklinalnie, mówić po prostu o powierzchniowej warstwie komórek względnie o warstwie okrywającej.

Opis. Jest oczywiste, że opis merystemu wierzchołkowego musi zawierać dane zarówno o elementach twórczych jak i o elementach strukturalnych. Z literatury wiadomo, że istnieje zmienność budowy wierzchołków u danego gatunku a mianowicie: 1. zmienność ontogenetyczna — wierzchołki młodych roślin różnią się od wierzchołków w późniejszych stadiach rozwojowych (Foster 1943), 2. zmienność sezonowa — cykliczna zmienność roczna (Korody 1937, Kemp 1943, Sterling 1945, 1946), 3. zmienność w obrębie jednej rośliny — wierzchołki różnych pędów mogą różnić się między sobą (Cross 1939, 1943, Gunckel, Wetmore 1946) i 4. zmienność odmianowa, o której w literaturze wiadomo bardzo niewiele (Hamilton 1948), a na którą wskazują wstępne obserwacje nad *Chamaecyparis pisifera*. Zakres zmienności każdego rodzaju musi być oczywiście podany w opisie.

W opisach bierze się niekiedy pod uwagę częstotliwość mitoz w różnych częściach wierzchołka na podstawie ilości spotykanych mitoz w tych częściach. Dotychczasowe informacje w tej kwestii (Sterling 1945, Griffith 1952) polegają na ogólnym określeniu czy w danej strefie występuje więcej czy mniej mitoz w porównaniu z inną. Potrzebne są ściślejsze dane ilościowe, które jednak muszą być same dla siebie przedmiotem pracy ze względu na trudności w ich uzyskaniu (Hejnowicz 1956, Buvat 1952, 1955, Lance 1952, Esau et all. 1954).

W poprzedniej pracy autor (Hejnowicz 1955) omówił zależności między układem komórek a rozmieszczeniem wzrostu na wierzchołku. Przy opisie układu komórek przeprowadzonym pod tym kątem widzenia bierze się pod uwagę kształt kompleksów komórek o wspólnym pochodzeniu, to znaczy kształt grup powstałych z jednej komórki macierzystej. Jeżeli komórki rozrastają się mniej więcej równie silnie we wszystkich kierunkach przestrzeni, wtedy podziały zachodzą w różnych płaszczyznach i powstaje nieregularny układ komórek. Jeżeli natomiast istnieje wyraźna przewaga wzrostu w jednym kierunku to podziały zachodzą w płaszczyźnie prostopadłej do kierunku wzrostu i powstają wydłużone grupy siostrzanych komórek tworzące jakby słupy, czyli układ słupowy. Opis układu komórek ze względu na kształt kompleksów komórkowych stanowi podstawę do wnioskowania o rozmieszczeniu wzrostu.

Teorie struktury i wzrostu wierzchołka. Choć często można spotkać się z takim określeniem jak teoria komórki szczytowej, teoria histogenowa, teoria tunika-korpus, to jednak należy z całym naciskiem stwierdzić, że nie ma jeszcze żadnych teorii, w ścisłym tego słowa znaczeniu, które by klasyfikowały, wyjaśniały, a zarazem pozwalały przewidywać fakty i zjawiska z zakresu budowy i wzrostu merystemów wierzchołkowych. I tak np. całą treścią tak zwanej teorii tunika-korpus są dwa terminy znajdujące się właśnie w jej nazwie (jeżeli pominąć negację błędnego uogólnienia Hansteina o znaczeniu twórczym poszczególnych warstw). Wiedza o wierzchołkach stoi w zasadzie stale jeszcze na etapie opisywania podstawowych faktów. Wyjaśnienie tych faktów, wykrycie praw rządzących nimi, jest jeszcze stale sprawą przyszłości, być może, przyszłości niedalekiej, jak można sądzić na podstawie osiągnięć eksperymentalnych Wardlawa i jego szkoły. Wprawdzie istnieją już próby teoretycznych wyjaśnień (Wardlaw 1952, 1954, 1955, — wyjaśnienia pewnych zjawisk eksperymentalnych, Hejnowicz 1955 — wyjaśnienie przyczyn różnego układu komórek), jest to jednak dopiero pierwszy etap narodzin pełnej teorii. Jeżeli więc w wypadku opisywanego a nie poddanego eksperymentom wierzchołka można cośkolwiek wyjaśniać — to jedynie przyczyny danego układu komórek.

Wiadomości o wierzchołkach pędu iglastych

Jak już poprzednio podano, zagadnienie wierzchołków posiada dwa aspekty: pochodzenie różnych części wierzchołka i zróżnicowanie strukturalne wierzchołka. Pierwszy aspekt dominował w początkowym okresie badań nad wierzchołkami, drugi w szerszym zakresie uwzględniony został przez współczesnych badaczy anglosaskich.

Elementy twórcze merystemu

Hofmeister (cyt. wg Kocha 1891), Skrowiszewski (1873), Dingler (1882), Korschelt (1884) uważali, że wierzchołki iglastych posiadają komórkę szczytową podobnie jak wierzchołki paprotników. Inni badacze działający mniej więcej w tym samym czasie: Pfitzer (1871), Strasburger (1872), Russow (cyt. wg Kocha 1891), Schwendener (1880), Groom (1885) zaprzeczali jednak istnieniu komórki szczytowej u iglastych, uważając, z wyjątkiem Strasburgera, że na szczycie wierzchołków u tych roślin istnieje grupa nie wyróżniających się komórek inicjalnych zapoczątkowująca cały wierzchołek. Strasburger (wg Kocha 1891 oraz Crossa 1941) sądził, że zgodnie z koncepcją Hansteina na wierzchołku pędu u iglastych istnieją trzy (np. u *Araucaria*) względnie dwa odrębne histogeny.

Wspomniane wyżej rozbieżności w kwestii sposobu inicjowania wierzchołka u iglastych wynikały z prymitywnej techniki, jaką się wówczas posługiwano (skrawki ręczne, maceracja, prześwietlanie, ewentualnie skrawki mikrotomowe z materiału zatapianego w mydle).

Dopiero w 1891 r. Koch jako pierwszy przeprowadził badania nad wierzchołkami 13 gatunków iglastych stosując technikę parafinowo-mikrotomową. Były to pierwsze badania struktury wierzchołków w ogóle przeprowadzone nowoczesną techniką. W rezultacie tych badań Koch ostatecznie obalił pogląd o istnieniu komórki szczytowej na wierzchołku pędu u iglastych. Badacz ten stwierdził, że u iglastych wszystkie części wierzchołka w zasadzie wywodzą się z jednego piętra komórek inicjalnych położonych na szczycie z tym jednak zastrzeżeniem, że okresowo komórki położone na szczycie mogą dzielić się tylko antyklinalnie, co oznaczałoby okresowe funkcjonowanie dwu pięter komórek inicjalnych. Górne piętro daje wówczas początek warstwie okrywającej (która ewentualnie może dzielić się peryklinalnie na bokach wierzchołka i w miejscu wytwarzania zawiązków liści), a dolne subapikalne piętro inicjuje wewnętrzne części wierzchołka, z których w dalszym ciągu powstaje kora pierwotna, pramiazga i rdzeń. Okresy istnienia dwu pięter komórek inicjalnych byłyby, jak wynika z danych Kocha, szczególnie długie u *Tsuga canadensis* i *Thuja occidentalis*.

Z dalszych prac zawierających dane o sposobie inicjowania wierzchołka u iglastych należy wymienić pracę Levis i Dowdinga (1924). Autorzy ci zajmując się anatomią pączków u *Pinaceae* podają między innymi, że *Pinus* i *Larix* posiadają grupę komórek inicjalnych wspólną dla wszystkich części wierzchołka pędu, podczas gdy *Picea, Pseudotsuga, Abies* posiadają dwie grupy inicjałów, z których jedna wytwarza dermatogen i periblem, druga zaś plerom. Wartość tych danych jest jednak wątpliwa w świetle dokładniejszych badań nad wierzchołkami *Abietineae (Abies, Picea, Pinus)* przeprowadzonych przez Korody (1937). Wykazały one, że wszystkie tkanki wierzchołka pędu wywodzą się z jednej grupy komórek inicjalnych położonych na jego szczycie. Komórki te dzielą się zarówno anty- jak i peryklinalnie, w związku z czym Korody przyrównuje wierzchołki pędu badanych przez siebie roślin do korpusu wierzchołków okrytonasiennych. Późniejsze precyzyjne badania licznych uczonych objęły przedstawicieli niemal wszystkich rodzin iglastych z wyjątkiem *Saxegotheaceae, Podocarpaceae* i *Cephallotaxaceae* (pomijając *Dacrydium,* którego wierzchołek był powierzchownie badany przez Lee 1953). Z badań tych łącznie z pracą Korody wynika, że wierzchołki różnych iglastych można uporządkować w ciągły szereg od takich, które posiadają wyraźnie jeden element twórczy do posiadających trwale dwa takie elementy. Między tymi skrajnymi typami zawarty jest cały szereg typów pośrednich, w których tylko okresowo funkcjonują dwa elementy twórcze i które różnią się między sobą długością tego okresu; od bardzo krótkiego, co jest równoznaczne z istnieniem jednego tylko elementu, do bardzo długiego, co praktycznie oznacza trwałe istnienie dwu elementów twórczych. Jeden z tych elementów zapoczątkowuje powierzchniową warstwę komórek, z której później powstaje z reguły tylko skórka, a drugi inicjuje pozostałe części wierzchołka.

Istnienie dwu elementów twórczych polega na tym, że komórki na szczycie wierzchołka dzielą się tylko antyklinalnie, dzięki czemu powstaje powierzchniowa warstwa komórek, zaś leżące głębiej dzielą się anty- i peryklinalnie. Podział peryklinalny w warstwie powierzchniowej na szczycie związany z odłożeniem komórki do wnętrza wierzchołka oznacza koniec okresu, w którym funkcjonowały dwa elementy twórcze; podział ten bowiem powoduje, że zewnętrzny komponent zaczyna uczestniczyć w tworzeniu wewnętrznej części wierzchołka. Jeżeli jednak w dalszym ciągu powierzchniowe komórki dzielą się znowu tylko antyklinalnie, to na nowo pojawiają się dwa piętra inicjalne i zaczyna się nowy okres dwu elementów twórczych. Im częściej występują podziały peryklinalne na szczycie wierzchołka (w porównaniu z podziałami antyklinalnymi) tym krótsze są te okresy. Na podstawie częstości występowania wierzchołków z rozszczepioną peryklinalnie warstwą powierzchniową w ogólnej ilości

zbadanych wierzchołków danego gatunku można więc sądzić o długości okresów istnienia dwu elementów twórczych. Dane tego rodzaju dla różnych gatunków szpilkowych zestawione są w tabeli 1.

W roku 1952 i ponownie w roku 1955 Buvat wyraził pogląd, że szczytowa grupa komórek na wierzchołkach pędu w fazie wegetatywnej wszystkich grup roślin — od paprotników do okrytonasiennych — nie odgrywa żadnej roli histogenicznej; po prostu nie rośnie. Twórczą rolę, wg niego, pełni część wierzchołka znajdująca się mniej więcej na poziomie zakładania zawiązków liści, czyli tak zwany pierścień inicjalny. Gdyby szczytowa część wierzchołka była rzeczywiście nieaktywna, to elementami twórczymi byłyby nie warstwy posiadające własne piętra inicjalne na szczycie, ale sektory wierzchołka wytwarzane na poziomie pierścienia inicjalnego.

Wydaje się jednak, że ocena rozmieszczenia wzrostu na wierzchołku pędu podana przez Buvata jest zbyt krańcowa (porównaj Esau et all. 1954). Jest natomiast bardzo prawdopodobne, że szczytowa część wierzchołka u iglastych rośnie znacznie wolniej niż część bazalna (Koch 1891, Hejnowicz 1956). Ilościowe różnice we wzroście apikalnej i bazalnej części wierzchołka nie zmieniają oczywiście znaczenia elementów twórczych; również w tym wypadku, kiedy wzrost na szczycie jest bardzo słaby w porównaniu ze wzrostem u podstawy wierzchołka, każdy element twórczy musi mieć własne komórki inicjalne na szczycie wierzchołka. Fakt, że wzrost jest silniejszy u podstawy wierzchołka nie tylko nie zmniejsza znaczenia pięter inicjalnych na szczycie wierzchołka, ale w pewnych wypadkach wydatnie je wzmacnia. Tak jest mianowicie wtedy, kiedy piętra inicjalne funkcjonują okresowo. Silny wzrost u podstawy wierzchołka odgrywa wtedy rolę „wzmacniacza" w stosunku do tego, co się dzieje na szczycie. Dzięki niemu, piętra inicjalne, które w okresie samodzielnego istnienia odłożyły tylko niewielką ilość komórek, mogą ostatecznie wytworzyć duży odcinek pędu.

Elementy strukturalne merystemu

O tym, że merystem wierzchołkowy pędu nie jest jednorodny, wiedziano od dawna, jeszcze przed wprowadzeniem techniki parafinowo-mikrotomowej. Różnice bowiem między różnymi częściami wierzchołka są na tyle „grube", że można je uchwycić nawet bez stosowania subtelnych metod badania.

Jednym z pierwszych, którzy zajęli się zróżnicowaniem merystemu wierzchołkowego był Russow (1872, cyt. wg Kocha 1891). Wyróżnił on na wierzchołku pędu u nasiennych: powierzchniową warstwę — dermatogen, peryferyczną partię utworzoną z komórek drobnych — exi-

Tabela 1

Odsetek wierzchołków pędu z podzielonymi peryklinalnie komórkami powierzchniowymi na szczycie wierzchołka u różnych gatunków iglastych

Number of the shoot apices with the outermost layer dividing periclinally at the summit in %

Nazwa gatunku	Dane bibliograficzne	Odsetek %	Uwagi
Taxaceae			
Torreya californica Torr.	Kemp 1943	100	
Pinaceae			
Abies concolor	Korody 1937	100	
Picea excelsa	„ „	100	
Pinus montana	„ „	100	długopędy
Pinus ponderosa	Sacher 1954	100	„
Pinus lambertiana	„ „	100	„
„ „	Sacher 1955	100	krótkopędy
Pseudotsuga taxifolia	Sterling 1946 Allen 1947	100	
Taxodiaceae			
Cunninghamia lanceolata	Cross 1942	100	
Sequoia sempervirens	Cross 1943	80	pąki szczytowe rosnące
„ „	„ „	20	„ „ śpiące
„ „	„ „	40	pąki boczne rosnące
„ „	„ „	10	„ „ śpiące
„ „	Sterling 1945	95	pąki szczytowe } dane liczbowe wg notatki Cross 1943
„ „	„ „	50	pąki boczne } dane liczbowe wg notatki Cross 1943
Sequoiadendron giganteum Buchholz	Cross 1943	100	
Cryptomeria japonica	Cross 1941	12	
Taxodium distichum	Cross 1939	50	pędy zrzucane
„ „	„ „	0	pędy trwałe
Cupressaceae			
Thujopsis dolabrata	Seeliger 1954	1	
Juniperus sabina variegata	Hejnowicz 1956	57	stale rozszczepiająca się chimera peryklinal.
Cupressus sempervirens	Guttenberg 1955	0	
Araucariaceae			
Araucaria excelsa	Griffith 1952	2	
Araucaria bidwilli	„ „	2	
Araucaria araucana	„ „	0	90% wierzchołków posiada wyodrębnioną drugą warstwę
Araucaria cunninghamii	„ „	0	90% wierzchołków posiada wyodrębnioną drugą warstwę

stem i część wewnętrzną utworzoną z komórek większych — endistem. W existemie wyróżni meristem wytwarzający pramiazgę (desmogen) i peristem dający początek korze pierwotnej.

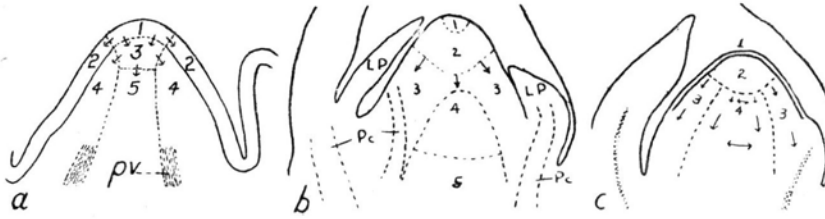
Bardziej wnikliwe badania nad zróżnicowaniem merystemów wierzchołkowych stały się możliwe dopiero po wprowadzeniu metody mikrotomowej. Na tym etapie pierwszą była praca Kocha (1891). W rezultacie badań obejmujących 13 gatunków iglastych Koch wykazał, że w obrębie wierzchołka zaczyna się wyróżnicowywanie przyszłego rdzenia. Wyróżnił więc dwa elementy strukturalne wierzchołka pędu u iglastych: łuskę (Hullschicht) merystematyczną o typowo embrionalnym charakterze i strefę młodego rdzenia utworzoną z komórek większych i silniej zwakuolizowanych. Z opisów Kocha wynika jednak, że na wierzchołkach pędu u iglastych istnieje również zróżnicowanie strukturalne nie związane bezpośrednio z powstawaniem tkanek przyszłego pędu: komórki w górnej części łuski merystematycznej są większe i ułożone bardziej nieregularnie niż w części otaczającej strefę macierzystą rdzenia.

Późniejsze prace innych autorów niemieckich (Korody 1937, Seeliger 1955, Guttenberg 1955) nie wniosły nic nowego w porównaniu z pracą Kocha do zagadnienia zróżnicowania strukturalnego wierzchołków u iglastych. Wyróżniają one również tylko dwa elementy strukturalne: łuskę merystematyczną i strefę komórek macierzystych rdzenia.

Większe zróżnicowanie na wierzchołkach pędu iglastych znajdują badacze anglosascy: Cross (1939, 1941, 1942, 1943), Kemp (1943), Sterling (1945, 1946) Griffith (1952). Oprócz komórek macierzystych rdzenia wyróżniają oni jeszcze 3 względnie 4 strefy komórek, które łącznie odpowiadają łusce merystematycznej autorów niemieckich, jak to podają rysunki na ryc. 2. Badacze ci z wyjątkiem Griffith, która miała do czynienia z wierzchołkami posiadającymi typową tunikę, określają komórki położone na szczycie wierzchołka mianem „apikalne inicjały". Wyróżnianie tych komórek uzasadnione jest ich szczególnym położeniem oraz u gatunków z rodziny *Taxodiaceae* i *Cupressaceae* tym, że spośród komórek powierzchniowych wierzchołka tylko one dzielą się peryklinalnie. Pod względem strukturalnym nie różnią się one niczym więcej od innych komórek w górnej części wierzchołka. Komórki powierzchniowe na bokach wierzchołka u *Taxodiaceae* i *Cupressaceae* dzielą się wyłącznie antyklinalnie funkcjonując jako protoderma. U *Pinaceae* podziały peryklinalne w powierzchniowych komórkach występują również na bokach wierzchołka, szczególnie w miejscach inicjowania zawiązków liściowych i pąków pachwinowych (Korody 1937, Sacher 1954, 1955).

Na szczególną uwagę zasługuje strefa położona pod apikalnymi inicjałami. U niższych nagonasiennych takich jak: *Gingko, Cycas, Dion, Microcycas* (Foster 1938, 1940, 1941, 1943), *Zamia, Encephalartos, Bo-*

venia, Macrozamia (Johnson 1939, 1944) ta część wierzchołka utworzona jest z komórek znacznie większych, silniej zwakuolizowanych, posiadających duże jądra oraz zgrubienia ściany w kątach komórek. Jest to tak zwana strefa centralnych komórek macierzystych. Otoczona jest ona ze wszystkich stron komórkami o bardziej merystematycznym charakterze.



Ryc. 2. Schematy struktury wierzchołków: a — *Cunninghamia* (wg Cross 1942, fig. x), b — *Sequoia* (wg Sterling 1945, fig. 1), c — *Araucaria* (wg Griffith 1952 fig. 1); ad a) 1 — apikalne inicjały, 2 — protoderma, 3 — subapikalne komórki macierzyste, 4 — merystem peryferyczny, 5 — komórki macierzyste rdzenia, pv — pasma pramiazgi; ad b) 1 — apikalne inicjały, 2 — centralne komórki macierzyste, 3 — eumerystem, 4 — komórki macierzyste rdzenia, Pc — prokambium; ad c) 1 — tunika, 2 — inicjały korpusu, 3 — strefa peryferyczna, 4 — merystem słupowy

Fig. 2. Diagrams of apical structures: a — *Cunninghamia* (Cross 1942, fig. 20), b — *Sequoia* (Sterling 1945, fig. 1) c — *Araucaria* (Griffith 1952, fig. 1); a) 1 — apical initials, 2 — protoderm, 3 — subapical mother cells, 4 — peripheral meristem, 5 — pith mother cells, pv — strands of procambium; b) 1 — apical initials, 2 — peripheral meristem, 3 — eumeristem, 4 — pith mother cells, Pc — procambium; c) 1 — tunica, 2 — corpus initials, 3 — peripheral zone, 4 — rib meristem

Górna część wierzchołków *Sequoia* (strefa 1 i 2 na ryc. 2b, Sterling 1945) w całości utworzona jest z komórek większych słabiej się barwiących niż komórki eumerystemu należącego do części dolnej wierzchołka. Całą tę górną część z wyjątkiem apikalnych inicjałów określa autorka jako strefę centralnych komórek macierzystych upatrując typ gingkoidalny tej strefy w tym, że jest ona oddzielona od komórek macierzystych rdzenia pasmem eumerystemu, innymi słowy, że jest odgraniczona od dołu. Wydaje się jednak, na podstawie fotografii jakie przytacza Sterling w omawianej pracy, że podobieństwo tej strefy do typu jaki występuje u niższych nagonasiennych jest głębsze i nie ogranicza się tylko do istnienia owego oddzielającego pasma eumerystemu. Należy pamiętać, że u niższych nagonasiennych centralne komórki macierzyste są otoczone tkanką bardziej merystematyczną ze wszystkich stron, a nie tylko z dołu (czego np. zupełnie nie uwzględnia w swojej systematyce wierzchołków Popham 1952). Otóż również u *Sequoia* w środku strefy, którą Sterling określa mianem strefy centralnych komórek macie-

rzystych, znajduje się, jak to wynika z opisu i fotografii przekrojów, kilka komórek wyróżniających się większymi rozmiarami, dużymi jądrami, silniejszą wakuolizacją.

Wierzchołki *Gingko* i cykasów można scharakteryzować następującymi słowy: istnieje w nich depresja charakteru merystematycznego (względnie kulminacja takich cech jak: większe rozmiary, wyższy stopień wakuolizacji, zgrubienia ścian) w centrum wierzchołków. To samo jednak można powiedzieć o wierzchołkach *Sequoia*. Różnica zaś jaka istnieje między tymi wierzchołkami ma charakter wybitnie ilościowy; wierzchołki te różnią się średnicą owej depresji. U cykasów jest ona bardzo szeroka i obejmuje o wiele więcej komórek niż u *Sequoia*. Tego samego rodzaju różnice, tylko w mniejszej skali, istnieją zresztą między różnymi gatunkami cykasów.

W związku z powyższym nasuwa się pytanie czy nazwy: centralne komórki macierzyste, dla wierzchołków iglastych nie należałoby rezerwować wyłącznie dla komórek położonych w owej depresji — w wypadku wierzchołków *Sequoia* dla kilku szczególnych komórek w centrum szczytowej części wierzchołka, analogicznie jak w wypadku wierzchołków *Gingko* i cykasów. Rozważając tę sprawę, trzeba jednak liczyć się z już istniejącą i rozpowszechnioną terminologią, jaką podali Sterling (1945) i Popham (1952). Według ich terminologii strefa centralnych komórek macierzystych oznacza całą szczytową część wierzchołka (z wyjątkiem apikalnych inicjałów) utworzoną z komórek większych, silniej zwakuolizowanych, słabiej się dzielących niż komórki merystemu w dolnej części wierzchołka, oddzieloną od strefy macierzystej rdzenia pasmem tkanki intensywnie się dzielącej (cambium like zone wg Popham a). Nie pozostaje więc nic innego jak zachować takie znaczenie dla nazwy „strefa centralnych komórek macierzystych", precyzując je w następujący sposób: strefa centralnych komórek macierzystych — to szczytowa część wierzchołków (z wyjątkiem apikalnych inicjałów) posiadająca depresję charakteru merystematycznego w środku. W tych zaś wypadkach, w których nie ma żadnej centralnej depresji cech merystematycznych w szczytowej części wierzchołka, należy mówić o strefie subapikalnych komórek macierzystych (Gross 1940), czy o strefie subapikalnych inicjałów (Popham 1952). Natomiast mianem „centralne komórki macierzyste" *sensu stricto* należy oznaczać komórki położone w owej depresji. W wierzchołkach *Sequoia* centralnymi komórkami macierzystymi, *sensu stricto*, byłyby więc wyróżniające się komórki w środku omawianej strefy.

Sequoia nie jest wyjątkiem wśród iglastych w tym, że posiada centralne komórki macierzyste. Podobną budowę wierzchołków pędu posiadają *Pseudotsuga* (Sterling 1946), *Pinus lambertiana* i *Pinus ponderosa* (Sacher 1954). Natomiast wierzchołki pędu innych dotychczas zbada-

nych gatunków iglastych zalicza się do nie posiadających centralnych komórek macierzystych (odpowiedni wykaz podaje Popham 1952).

Warto tu jednak zwrócić uwagę na to, że na podstawie badań Crossa z 1943 roku (a więc wcześniejszych niż badania Sterling) również wierzchołki *Sequoia sempervirens* należałoby zaliczyć do tych ostatnich. Według tego autora komórki zajmujące górną część wierzchołka *Sequoia* różnią się od innych komórek jedynie położeniem i bardziej nieregularnym planem podziałów. Zasługą Sterling jest to, że stosując precyzyjne metody podała dokładniejszy opis struktury wierzchołków tego gatunku. Niewiadomo, o ile zmieniłyby się poglądy na budowę wierzchołków innych gatunków iglastych, gdyby zastosować do ich badania równie precyzyjne metody jak w pracy Sterling.

W dolnej części wierzchołków pędu u iglastych znajduje się strefa komórek macierzystych rdzenia. Korody (1937), Cross (1939, 1941, 1942, 1945), Seeliger (1955) uważają, że strefa ta zaczyna się ponad poziomem najmłodszych zawiązków liści, Sterling (1945, 1946) natomiast — na poziomie tych zawiązków. Według tej autorki między komórkami macierzystymi rdzenia a strefą centralnych komórek macierzystych znajduje się pasmo eumerystemu stanowiące zwornikową część całej strefy eumerystemu. Jest rzeczą oczywistą, że odcinek tego pasma leżący w przedłużeniu strefy macierzystej rdzenia zapoczątkowuje tę strefę. Ze względów więc na przeznaczenie można odcinek ten zaliczać do młodego rdzenia. Różni się jednak odeń pod względem strukturalnym — komórki jego intensywnie się dzielą i są tym samym bardziej merystematyczne od położonych poniżej komórek macierzystych rdzenia, choć jednocześnie mogą być silniej zwakuolizowane niż pozostałe części eumerystemu. Trudno jest więc niekiedy ściśle określić początek strefy macierzystej rdzenia — w każdym razie nie bez znaczenia jest tu precyzja metod badania.

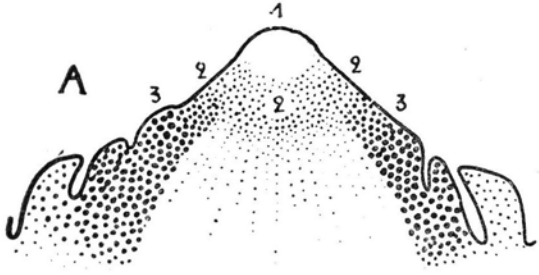
Ogólnie rzecz biorąc komórki macierzyste rdzenia w porównaniu z komórkami innych części wierzchołka są bardziej dojrzałe: są większe (zwłaszcza dłuższe), silniej zwakuolizowane, zawierają ekskrety, posiadają grubsze ściany. Terytorium macierzyste rdzenia ma kształt mniej więcej cylindryczny — w związku z tym komórki jego rozrastają się głównie wzdłuż osi wierzchołka, dzielą się przeważnie poprzecznie i wytwarzają wyraźne słupy podobnie jak w cylindrycznej części korzenia. Szerokość tej strefy jest różna u różnych gatunków: wąska u *Cryptomeria, Thujopsis, Juniperus,* szeroka u *Pinaceae.*

Różnice między strefą komórek macierzystych rdzenia i resztą wierzchołka najwyraźniej występują u tych gatunków, u których komórki macierzyste rdzenia wypełnione są obficie ekskretami. Do takich gatunków należą właśnie *Cryptomeria, Thujopsis* i *Juniperus.* U wszystkich trzech, jak już podano, terytorium macierzyste rdzenia utworzone jest zaledwie

z kilku komórek i być może, że przyczyną wysokiej koncentracji ekskretów w tych komórkach jest ich niewielka ilość.

Jak już wspomniano, istnieją różnice strukturalne między górną częścią wierzchołka zajętą przez subapikalną strefę (względnie przez strefę centralnych komórek macierzystych) plus apikalne inicjały a merystemem peryferycznym należącym do części dolnej. Wydaje się, że różnice te w dużej mierze wynikają z różnic w intensywności wzrostu górnej i dolnej części wierzchołka. Wszystko bowiem zdaje się wskazywać na to, że górna część wierzchołka rośnie słabiej niż jego część dolna (pisał o tym już kilkadziesiąt lat temu Koch). Sprawa wymaga jednak szczegółowych badań.

Zróżnicowanie na wierzchołku pędu bardzo wyraźnie wiążą ze sprawą rozmieszczenia wzrostu współcześni badacze francuscy (Buvat 1952, 1956, Camefort 1950, Lance 1952).



Ryc. 3. Struktura wierzchołka pędu u *Picea* wg Cameforta (1950 fig. 1a): 1 — strefa apikalna, 2 — strefa wzrostu i podziałów bez organogenezy, 3 — strefa organogenezy. Zagęszczenie kropek proporcjonalne do stopnia embrionalnego charakteru komórek.
Fig. 3. Structure of shoot apex in *Picea*. After Camefort (1950, fig. 1a): 1 — apical zone, 2 — zone of growth and divisions without organogenesis, 3 — zone of organogenesis. Density of dots corresponds to the degree of the embryonal character of cells

Camefort, który badał wierzchołki pędu *Picea excelsa*, wyróżnił w nich trzy strefy, jak to pokazuje ryc. 3. Pod względem zróżnicowania strukturalnego opis jego nie wnosi nic nowego w porównaniu z opisami autorów anglosaskich, pomijając bardzo niejasne informacje dotyczące chondriomu i plastydów. Strefa apikalna wyróżniona przez Cameforta odpowiada strefie centralnych komórek macierzystych plus apikalne inicjały według terminologii badaczy anglosaskich. Strefa „wzrostu i podziałów bez organogenezy" stanowiłaby przejście od centralnych komórek macierzystych do części położonych poniżej, odpowiada ona za-

razem górnej, zwornikowej części eumerystemu opisanego przez Sterling na wierzchołkach *Sequoia*. Nowym elementem jest natomiast określenie różnic w intensywności wzrostu wyróżnionych stref dokonane na podstawie cytologicznych właściwości tych stref. Camefort sądzi, że spośród trzech wyróżnionych przez niego stref tylko dwie dolne biorą udział we wzroście wierzchołka. W podobny sposób ujmuje wzrost merystemów pędu u wszystkich w ogóle roślin naczyniowych Buvat.

MATERIAŁ I METODA

Przedmiotem badań były wierzchołki pędu pięciu owocujących drzew *Chamaecyparis pisifera typica* (pod tą nazwą rozumie się typowe okazy omawianego gatunku, Schaffalitzky de Muckadell 1954) rosnących w Parku Szczytnickim we Wrocławiu, dwu starych drzew *Ch. pisifera squarrosa* i jednego drzewa *Ch. pisifera plumosa* z tego samego parku oraz jednego drzewa rosnącego w Arboretum Kórnickim pod nazwą *Ch. pisifera squarrosa* należącego do innego klonu niż forma *squarrosa* z Wrocławia. Zbadano również wierzchołki siewek w różnych stadiach rozwoju wyhodowanych w Ogrodzie Botanicznym Uniwersytetu Wrocławskiego. Nasiona pochodziły z drzewa formy *typica*. Wierzchołki z każdego drzewa danej formy zbierano oddzielnie. W celu poznania zmienności sezonowej zbierano wierzchołki z drzew w różnych porach roku a mianowicie: 11.IX.1952 r., 18.I., 23.II., 15.IV., 22.IV., 4.V., 16.V., 1. VI., 25.VI., 15.VIII., 1.IX. i 26.IX. 1953 r. Wyjątek stanowiło drzewo z Arboretum Kórnickiego, z którego pobrano wierzchołki jednorazowo w porze zimowej.

Wierzchołki siewek zbierano w siedmiu różnych stadiach rozwojowych: w stadium liścieni, w stadium rozwijania drugiego okółka liści (6 dni później niż poprzednie), w stadium rozwiniętych 6 okółków liści i wytwarzania bocznych pędów (cztery tygodnie później niż poprzednie), gdy siewki zaczęły przechodzić w formę typową (13 tygodni po wzejściu) i jeszcze dwa razy w odstępach trzytygodniowych. Ponieważ trzymiesięczne siewki zróżnicowały się na grupę osobników zachowujących formę młodocianą i grupę osobników, które osiągnęły postać typową, więc w ostatnich dwu zbiorach utrwalano osobno wierzchołki z siewek o formie typowej i osobno z siewek młodocianych. Siewki, które nie sięgnęły postaci typowej w roku wysiewu, pozostały młodocianymi w następnych dwu latach, to jest w roku 1954 i 1955. Dlatego w 1954 r. w czerwcu jeszcze raz zebrano wierzchołki z siewek zachowujących postać młodocianą i z siostrzanych siewek, które osiągnęły postać typową.

Wierzchołki starszych osobników pochodziły z gałęzi bocznych z różnych części korony. Wierzchołki głównych i drobnych gałęzi częściowo zbierano oddzielnie.

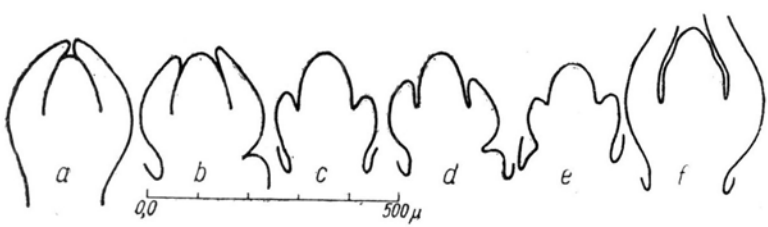
Materiał zbierany w początkowym okresie do maja 1953 r. utrwalano w FAA (50—5—10), zbierany później — ze względu na kurczenie powodowane przez FAA, utrwalano w CrAF IV (0,4—3—10). Odwadniano w alkoholu etylowym stosując koncentracje alkoholu różniące się o 10%. Przeprowadzano do parafiny przez benzen. Krajano na mikrotomie obrotowym na skrawki podłużne o grubości 5 μ i poprzeczne o grubości 8 μ. Barwiono taniną i ałunem żelazowym oraz częściowo najpierw hematoksyliną żelazistą, a dopiero następnie taniną z alunem żelazowym. Sporządzono 900 serii z centralnymi przekrojami podłużnymi i 50 serii przekrojów poprzecznych. Rysunki wykonano metodą projekcyjną, rzutując obraz preparatu z poziomo zgiętego mikroskopu przy pomocy lusterka na poziomy stół. Zdjęcia wykonano na filmie Isopan FF przy użyciu mikroskopu Lumipan wyposażonego w objektyw apochromatyczny 60-krotny n. a. 1,0 i okular kompensacyjny 7 ×.

WYNIKI

Wierzchołki pędu formy *typica*

Pędy *Chamaecyparis pisifera* f. *typica* są spłaszczone. Liście są łuskowate, drobne, zbiegające po łodydze aż do poziomu pachwin niżej położonych liści. Górne, wolne części liści słabo odstają od łodygi. Ułożone są parami na krzyż w dwu prostopadłych do siebie płaszczyznach. Pary liści środkowych (w płaszczyźnie grzbieto-brzusznej) są drobniejsze oraz bardziej płaskie u nasady niż liście boczne.

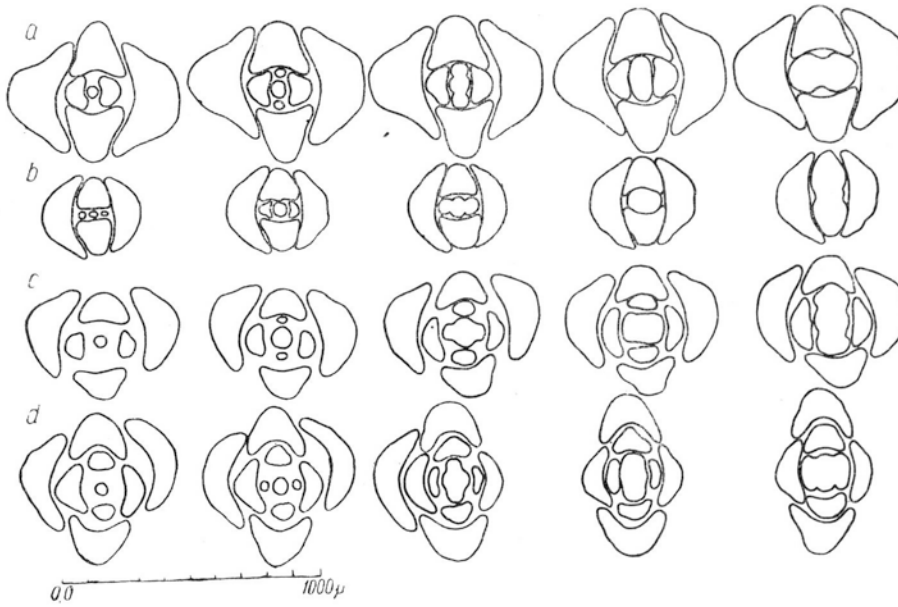
Boczne plagiotropowe pędy posiadają wybitną grzbieto-brzuszną symetrię; na dolnej stronie pędu występuje charakterystyczny rysunek woskowy.



Ryc. 4. Kształt wierzchołków pędu *Ch. pisifera typica* przekrojonych w płaszczyźnie szerokiej pędu (b, d, e) i w płaszczyźnie wąskiej pędu (a, c, f).
Fig. 4. Shape of shoot apices in *Ch. pisifera typica*. Sections were made in the thick (b, d, e) and thin (a, c, f) planes of shoot.

Ukształtowanie samego wierzchołka niczym jednak nie wskazuje na płaszczyzny późniejszej symetrii, ryc. 4, 5, 6. Wprawdzie na przekrojach poprzecznych wierzchołek w dolnej części ma kształt elipsy, to jednak długa oś elipsy może równie dobrze znajdować się w płaszczyźnie spłasz-

czenia pędu (ryc. 5a, d), jak w płaszczyźnie doń prostopadłej (ryc. 5b, c), zależnie od tego, w której płaszczyźnie wytwarzane były ostatnie zawiązki liści. Dwuboczna symetria wykształca się dopiero w późniejszych etapach rozwoju pędu. Polega to między innymi na tym, że nasady liści



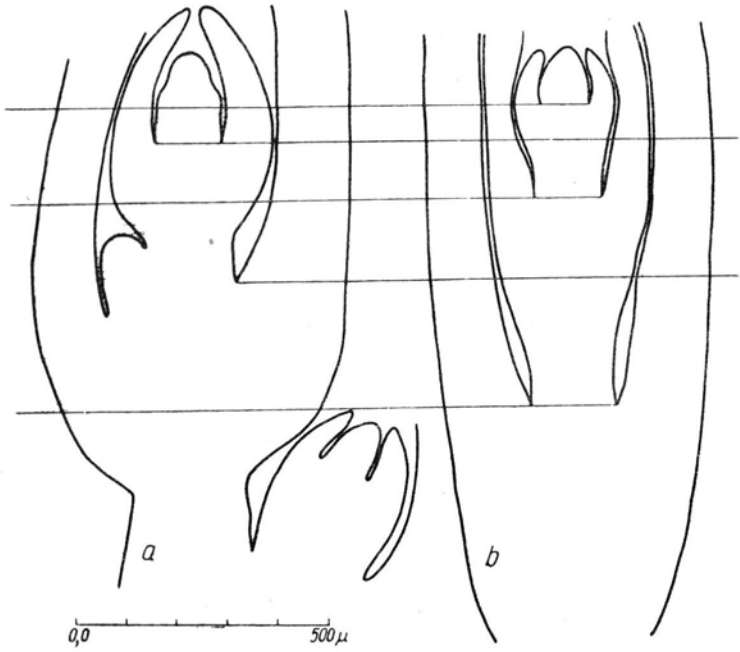
Ryc. 5. Seria przekrojów poprzecznych przez wierzchołek pędu *Ch. pisifera typica* (przekręcone o 90° w stosunku do naturalnej orientacji góra-dół tak, że liście boczne z szerokiej strony pędu znajdują się wzdłuż linii pionowych).
Fig. 5. Series of transverse sections through a shoot apex of *Ch. pisifera typica*. The sections are twisted by 90° in respect to the natural position and consequently leaves of the wider side of the shoot are along the horizontal line

w płaszczyźnie horyzontalnej pędu rozrastają się silniej niż nasady liści w płaszczyźnie grzbieto-brzusznej (ryc. 6).

Z ryc. 6 wyraźnie wynika, że nasady zawiązków liści kolejnych węzłów zachodzą między siebie. W dojrzałym pędzie jednak nasady każdej pary liści zbiegają tylko nieznacznie poza poziom pachwin liści niżej położonych. Ta zmiana stosunków wskazuje na to, że wydłużanie międzywęźli zlokalizowane jest głównie w odcinkach nad pachwinami. Górne części międzywęźli, w których nasady zawiązków kolejnych okółków zachodziły między siebie, pozostają nierozrośnięte. Zarazem jednak dolne części nasad liści, wypadające nad pachwinami niższego okółka, rozrastają się silnie i w rezultacie na dojrzałej łodydze zbiegają wzdłuż całego międzywęźla.

Jak już wspomniano, dwuboczna względnie grzbieto-brzuszna symetria pędu wykształca się dopiero w późniejszych etapach jego rozwoju.

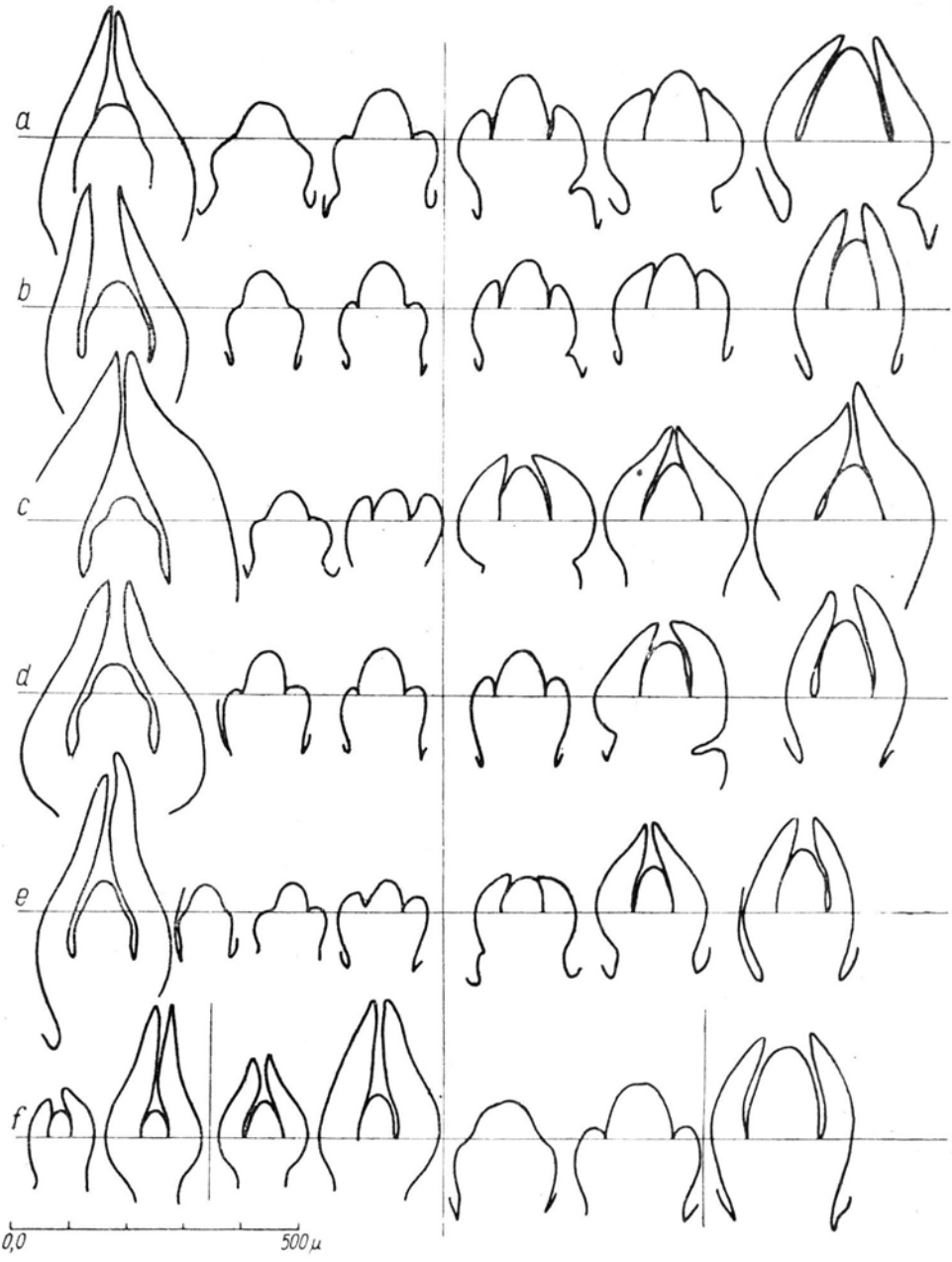
Dzięki temu wszystkie centralne przekroje podłużne przez wierzchołek wykonane w jednej z płaszczyzn ustawienia liści można potraktować łącznie. Nie istnieją bowiem różnice uwarunkowane tym, że jedne wierzchołki zostały przekrojone w płaszczyźnie szerokiej, a drugie w płaszczyźnie wąskiej pędu, analogiczne do tych, jakie w wypadku wierzchołków *Thujopsis dolabrata* stwierdziła Seeliger (1955).



Ryc. 6. Rekonstrukcja 2 prostopadłych do siebie podłużnych przekrojów przez ten sam wierzchołek pędu *Ch. pisifera typica* na podstawie serii przekrojów poprzecznych pozwalająca na porównanie odpowiednich poziomów zaznaczonych liniami poziomymi
Fig. 6. Longitudinal sections in planes normal to each other through a shoot apex of *Ch. pisifera typica* reconstructed from a series of transverse sections. The corresponding layers are marked with horizontal lines

Są jednak inne przyczyny różnic między wierzchołkami. Przede wszystkim istnieje plastochronowa zmienność postaci wierzchołków. Na ryc. 7 uporządkowano różne wierzchołki w kolejności stadiów plastochronowych. Wyraźnie widać, że inaczej wygląda wierzchołek w pierwszym a inaczej w ostatnim stadium plastochronu. Inaczej również wyglądają wierzchołki przekrojone w płaszczyźnie najmłodszych liści (lewa strona rysunku) a inaczej w płaszczyźnie doń prostopadłej (prawa strona rysunku).

Plastochronową zmienność wierzchołków można porównać do zmienności postaci jakiejś bryły okresowo wynurzającej się z nieprzeźroczystego płynu, ściślej mówiąc, do zmienności postaci tej jej części, która jest



Ryc. 7. Wierzchołki pędu *Ch. pisifera typica* uporządkowane w serie według kształtu i rozmiarów w kolejności stadiów plastochronowych. Po lewej stronie pionowej linii znajdują się wierzchołki przecięte w płaszczyźnie najmłodszych zawiązków liści, po prawej stronie wierzchołki przecięte w płaszczyźnie doń prostopadłej. Seria a i c obejmuje wierzchołki z tego samego drzewa i zbioru, ale a — z pędów silnie rosnących, c — z drobnych odgałęzień ostatniego rzędu

widoczna ponad powierzchnią płynu. Podobnie jak bryła, która nie zmienia swego kształtu, ale inaczej wygląda tylko dlatego, że w różnym stopniu jest wynurzona, tak i wierzchołek zachowuje swój kształt z tym, że przesuwa się cyklicznie poziom osadzenia zawiązków liści. Innymi słowy wydaje się, że „forma", według której rośnie wierzchołek, nie ulega zmianie w czasie plastochronu a jedynie z boku nakładają się zmiany związane z tworzeniem zawiązków liści.

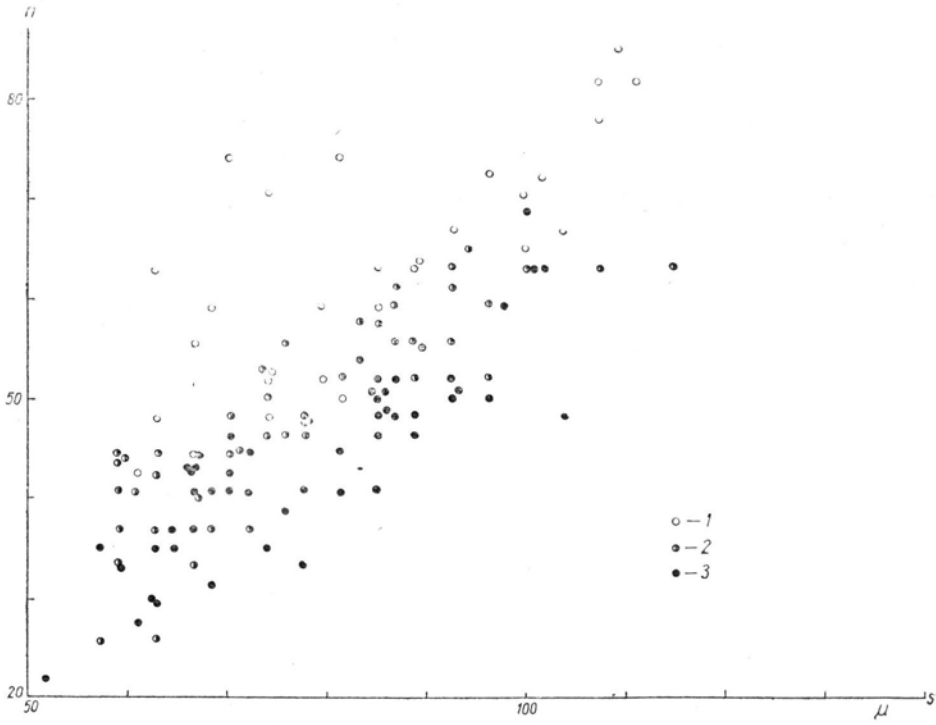
Oprócz plastochronowej zmienności postaci w opracowywanym materiale istnieje inna jeszcze zmienność postaci jak to wynika chociażby z porównania różnych szeregów na ryc. 7. Ilustracją zmienności tego rodzaju jest wykres na ryc. 8. Na wykresie tym kształty wierzchołków przekrojonych w płaszczyźnie najmłodszych zawiązków liści w różnych stadiach plastochronu scharakteryzowane są przy pomocy dwu wielkości: szerokości wierzchołka na poziomie pachwin najmłodszych zawiązków liści i wysokości wierzchołka od poziomu tych pachwin (metodę tę wprowadził Schnabel 1941, stosowali ją również Seeliger 1955 i White 1955). Szerokość wierzchołka *s* odmierzona została wzdłuż osi poziomej, a wysokość *h* wzdłuż osi pionowej. Gdyby istniała tylko zmienność plastochronowa, to punkty na takim wykresie układałyby się wzdłuż pewnej linii. Tymczasem, jak widać, układają się nie liniowo, ale na dość szerokim obszarze. Jest to obszar ogólnej zmienności postaci wierzchołków. Obejmuje on zmienność plastochronową i pozaplastochronową, którą można by określić inaczej jako zmienność zasadniczą. Wydaje się, że zmienność zasadnicza polega głównie na zmienności rozmiarów. Wygląda to tak, jakby ten sam kształt realizowany był w różnej skali, przy czym stosunek skali waha się w granicach 1 : 2,5 (odpowiednie rozmiary wierzchołków w takim samym stadium plastochronu mogą się różnić o 150%). Oprócz tego istnieje oczywiście jeszcze zmienność kształtów w ścisłym tego słowa znaczeniu. Na pierwszy rzut oka można odnaleźć na ryc. 7 wierzchołki bardziej tępe i bardziej spiczaste. Zmienność tego rodzaju jest jednak niewielka.

Zmienność zasadnicza nie stoi w związku z sezonowością. Np. miniaturowe wierzchołki występują w ciągu całego roku. Należy tu nadmienić, że u *Ch. pisifera* nie istnieje żadna sezonowa zmienność morfologiczna pędu i pączków, analogiczna do tej, jaką opisała Korody dla *Pinaceae* oraz Sterling dla *Sequoia* i *Pseudotsuga*.

Fig. 7. Shoot apices of *Ch. pisifera typica* arranged in series of shape and size according to the particular plastochrone stages. On the left of the vertical line the apices are cut in the plane of the youngest leaf primordia, on the right in the plane normal to the first one. Apices in series a and c were collected at the same time from one tree, but apices in series c are from vigorously growing shoots, whereas, those from series c are from small branchings of the last order.

Zmienność zasadnicza nie wynika również z faktu, że porównywano wierzchołki z różnych osobników, zakresy zmienności u różnych drzew pokrywają się bowiem nawzajem.

Stwierdzono natomiast, że zmienność rozmiarów wierzchołka związana jest ze zróżnicowaniem pędów w obrębie gałęzi. Mianowicie wierzchołki zebrane z najdrobniejszych, słabo rosnących odgałęzień są mniejsze (szereg c na ryc. 7) niż wierzchołki pędów silnie rosnących (szereg a na ryc. 7). Na podobną zależność wskazywał C r o s s (1943) u *Sequoiadedron gigantea* (u *Sequioa sempervirens* stwierdził zależność raczej odwrotną).



Ryc. 8. Wykres charakteryzujący rozmiary wierzchołków *Ch. pisifera typica* przekrojonych w płaszczyźnie najmłodszych zawiązków. Wzdłuż osi h odmierzona wysokość, wzdłuż osi s — szerokość wierzchołków, 1 — początkowe stadium plastochronu, 2 — średnie stadium plastochronu, 3 — końcowe stadium plastochronu.
Fig. 8. Diagram illustrating the size of apices of *Ch. pisifera typica* as cut in the plane of the youngest primordia. The h axis gives the height and the s axis the width of apices. 1 — initial stage of plastochrone, 2 — middle stage of plastochrone, 3 — final stage of plastochrone

Przeglądając przekroje podłużne przez wierzchołki pędu formy typowej widzi się przede wszystkim zróżnicowanie na merystematyczną łuskę i komórki macierzyste rdzenia (tabl. I, fot. 1—9). Te ostatnie wyróżniają się większą długością i złocisto-brunatnym zabarwieniem pochodzącym od obficie nagromadzonych (zwłaszcza przy utrwalaniu CrAF-em) sub-

stancji o naturze garbników. Na centralnych przekrojach podłużnych tworzą one pas biegnący wzdłuż osi wierzchołka złożony z 1—3 szeregów komórek. Na przekrojach poprzecznych (zdjęcia 1—9 na tabl. V), można było ustalić ilość słupów tych komórek: w górnej części wierzchołka 1—2, w dolnej 2—5.

Komórki macierzyste rdzenia wypełniają się garbnikowymi substancjami z reguły dopiero na poziomie zakładania zawiązków liści. W różnych więc stadiach plastochronu szeregi tych komórek wypełnione garbnikami zaczynają się w różnej odległości od szczytu wierzchołka. Odległość od szczytu pierwszych takich komórek zależy również od rozmiarów wierzchołka — im mniejszy wierzchołek, tym odległość ta jest mniejsza.

Inne komórki wierzchołka na ogół pozbawione są brunatnych zawartości. Dopiero na poziomie drugiej pary zawiązków liści pojawiają się brunatne ekskrety w komórkach poza rdzeniem; (wyjątek od tej reguły stanowi między innymi wierzchołek przedstawiony na zdjęciach 7—9 tabl. V). Strefa komórek macierzystych rdzenia jest więc dzięki temu ostro zarysowana. Jedynie od góry istnieje krótkie przejście polegające na tym, że najbliższe komórki leżące w przedłużeniu pasma komórek macierzystych rdzenia są nieco silniej zwakuolizowane i wykazują drobne ilości wspomnianych wyżej ekskretów. Istnienie tego przejścia jest zrozumiałe, gdyż w miarę wzrostu wierzchołka do strefy komórek macierzystych rdzenia dodawane są stale nowe komórki.

Wydaje się, że rdzeń w dojrzałej łodydze, również wypełniony garbnikowymi substancjami, utworzony jest z tylu szeregów komórek, ile ich było u podstawy wierzchołka (jeżeli nie zaliczać do rdzenia komórek miękiszowych sąsiadujących z elementami protoksylemu nie zawierających zresztą garbników oraz komórek promieni rdzeniowych). Tak więc, wydaje się, że strefa komórek macierzystych rdzenia wyróżniona na wierzchołku jako element strukturalny zapoczątkowuje cały rdzeń.

Pozostała część wierzchołka — łuska merystematyczna — utworzona jest z komórek mniej więcej równowymiarowych, bogatych w cytoplazmę — innymi słowy posiadających typowy charakter merystematyczny. Bardziej szczegółowa analiza tej części, w większości wypadków, odkrywa pewne zróżnicowanie strukturalne. Przede wszystkim wyłania się warstwa powierzchniowych komórek. Często chodzi tu nie tylko o to, że powierzchniowe komórki ułożone są w wyraźną warstwę, czyli że jest to produkt jednej powierzchniowo rozrośniętej komórki dzielącej się antyklinalnie, ale również o to, że ściany graniczne (między komórkami warstwy powierzchniowej a resztą wierzchołka) są zgrubiałe i silniej się barwią (tab. I, fot. 1). Dzięki temu warstwa powierzchniowa jest często bardzo wyraźna i niekiedy rzuca się w oczy nie mniej silnie niż strefa komórek macierzystych rdzenia.

Wierzchołki pędu formy typowej różnią się pod względem wyodrębnienia powierzchniowej warstwy komórek. Mianowicie istnieją wierzchołki posiadające jakby tunikę (tabl. I, fot. 1, 4, 5, 9) i wierzchołki z warstwą powierzchniową rozszczepioną na szczycie (tabl. I, fot. 6, 7, 8). Wierzchołki pierwszego typu stanowią 63% (162 szt.), a wierzchołki drugiego typu 37% (96 szt.) wszystkich (258 szt.) przebadanych wierzchołków formy typowej.

Można było stwierdzić, że dolna komórka powstała w rezultacie peryklinalnego podziału komórki powierzchniowej na szczycie wierzchołka zachowuje się tak samo, jak reszta subapikalnych komórek dzielących się zarówno anty- jak i peryklinalnie (tabl. I fot. 3).

Wyróżnione poprzednio dwa typy wierzchołków różniące się stopniem wyodrębnienia warstwy powierzchniowej odpowiadają różnym etapom cyklicznego rozwoju wierzchołka, który można by scharakteryzować następująco: komórki położone na szczycie wierzchołka dzielą się antyklinalnie wytwarzając warstwę powierzchniową oraz od czasu do czasu peryklinalnie, odnawiając komórki inicjalne wewnętrznej części wierzchołka. Postulowany cykl rozwojowy komórek położonych na szczycie wierzchołka przedstawiony jest na ryc. 9.

Ryc. 9. Schematyczne przedstawienie cyklu rozwojowego powierzchniowych komórek na szczycie wierzchołków *Ch. pisifera typica*

Fig. 9. Schematic diagram showing development of the outermost cells at the summit of apices in *Ch. pisifera typica*

Podziały peryklinalne w powierzchniowej warstwie komórek występują tylko w szczytowej części wierzchołka. Na bokach wierzchołka komórki powierzchniowe dzielą się wyłącznie antyklinalnie. Można więc powierzchniową warstwę komórek podzielić na dwie części wzorując się na podziale autorów anglosaskich. Część pierwsza to strefa apikalnych inicjałów. Stanowią ją komórki położone na szczycie wierzchołka dzielące się antyklinalnie i od czasu do czasu peryklinalnie. Cytologicznie nie przedstawiają one żadnych osobliwości. Strefa druga — protoderma — znajduje się na bokach wierzchołka i utworzona jest z komórek dzielących się wyłącznie antyklinalnie (także w miejscach tworzenia zawiązków liści). Również ona nie różni się niczym więcej od głębiej położonych komórek.

Na wszystkich wierzchołkach barwionych hematoksyliną można było stwierdzić, że jądra w górnej części wierzchołka (łącznie z warstwą powierzchniową w tej części) są zabarwione słabiej niż w części dolnej (tabl. I fot. 2, 8). Pod tym względem nie ma wyjątków. Oprócz tego komórki w górnej części wierzchołków mogą cechować się większymi rozmiarami, więk-

szymi jądrami, zgrubieniami ścian, nieregularnym układem. Na niektórych wierzchołkach, mniej więcej w środku omawianej części, występują pojedyncze komórki wyróżniające się szczególnie dużymi, słabo barwiącymi się jądrami (tabl. I fot. 4, 5, 8) oraz zawierające szczególnie duże ziarna skrobi, jakich nie posiadają pozostałe komórki danego wierzchołka (tabl. I fot. 2, 5). Zwykle szczególne te komórki oddzielone są od komórek macierzystych rdzenia zwykłymi komórkami merystematycznymi, niekiedy jednak leżą bezpośrednio nad nimi (tabl. I fot. 2, 5). Występowanie owych wyróżniających się pojedynczych komórek bynajmniej nie jest stałą cechą wierzchołków formy typowej. Nie udało się przy tym uchwycić żadnej korelacji między ich występowaniem a stanem wierzchołka (stadium plastochronu, pora roku, rozmiary). Wiadomo tylko, że szczególnie duże ziarna skrobi występują jedynie w wierzchołkach z okresu zimowego. Należy nadmienić, że takie ziarna skrobi, jakie na pewnych wierzchołkach są osobliwością owych szczególnych komórek, na innych mogą występować niemal we wszystkich komórkach wierzchołka (tabl. I fot. 9).

Szczególne komórki w środku subapikalnej strefy nadają jej piętno strefy centralnych komórek macierzystych charakterystycznej dla wierzchołków *Gingko* i cykasów oraz opisanej przez Sterling dla *Sequoia* i *Pseudotsuga*. Same zaś mogą być uważane za centralne komórki macierzyste w wąskim tego słowa znaczeniu. Ponieważ jednak nie wszystkie wierzchołki formy typowej posiadają takie komórki, więc wydaje się, że *Ch. pisifera typica* należy postawić na granicy roślin posiadających gingkoidalny typ wierzchołków.

Pierścień komórek obejmujących strefę macierzystą rdzenia to merystem peryferyczny. Komórki jego, na przekroju podłużnym w płaszczyźnie prostopadłej do najmłodszych zawiązków liści, ułożone są w wyraźne słupy. W płaszczyźnie najmłodszych zawiązków liści słupowy układ jest zakłócony w związku z tworzeniem uwypukleń. Pod względem cytologicznym, komórki tej strefy to typowe komórki merystematyczne. Jądra ich w interkinezie posiadają zbitą, silnie barwiącą się hematoksyliną, strukturę.

Porównując budowę wewnętrzną wierzchołków u różnych drzew i w różnych porach roku nie znaleziono żadnych istotnych różnic poza tym, że wierzchołki z okresu zimowego mogą zawierać skrobię.

W związku z różnicami w rozmiarach różnych wierzchołków należy stwierdzić, że nie ma zależności między rozmiarami wierzchołka a rozmiarami komórek, z których jest utworzony, mimo że różnice w wielkości komórek różnych wierzchołków w ogóle mogą być bardzo duże (fot. 1 i 2, 8 i 9 tabl. I). Często wierzchołki z okresu zimowego i wczesnowiosennego posiadają większe komórki niż wierzchołki z okresu intensywnego wzrostu. Nie ma jednak mowy o jakimś jednoznacznym związku tego rodzaju.

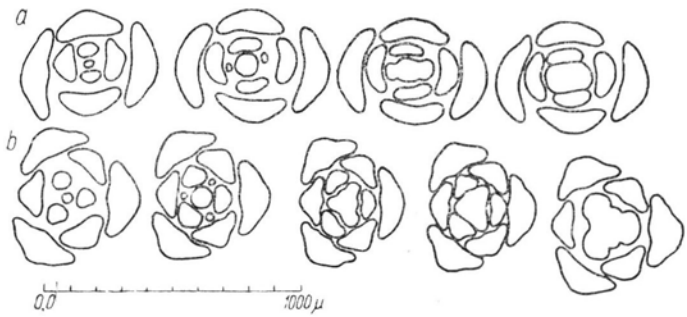
Wierzchołki pędu wrocławskiej formy *squarrosa*

Pędy formy *squarrosa* w odróżnieniu od formy typowej posiadają symetrię promienistą. Liście ułożone są na ogół po dwa naprzeciw siebie. Niekiedy jednak wytwarzane są po trzy w okółku. Dalsza różnica w porównaniu z formą typową polega na tym, że wolna część liścia jest silnie wydłużona i odstaje od łodygi pod kątem prostym (ryc. 1 b).

Ukształtowanie pąka wierzchołkowego przedstawiają rysunki na ryc. 10 i 11.

Ryc. 10. Wierzchołki pędu formy *squarrosa:* a, b, e, f, g — w płaszczyźnie najmłodszych zawiązków liści, c, d — w płaszczyźnie doń prostopadłej

Fig. 10. Shoot apices of *Ch. pisifera squarrosa:* a, b, e, f, g — in the plans of youngest leaf primordia, c, d — in plans normal to the preceeding



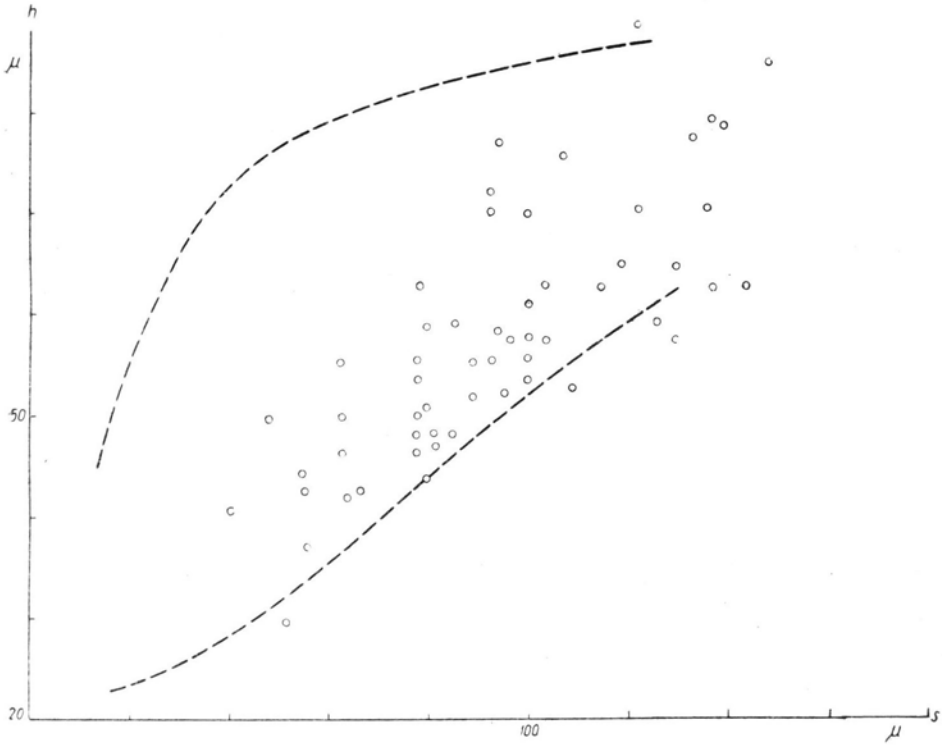
Ryc. 11. Seria przekrojów poprzecznych przez wierzchołek pędu *Ch. pisifera squarrosa*

Fig. 11. Series of transverse sections through a shoot apex of *Ch. pisifera squarrosa*

W przebiegu plastochronu nie ma różnic w porównaniu z formą typową, pomijając ewentualnie inną ilość zawiązków liści.

Pod względem kształtu wierzchołki formy *squarrosa* podobne są do wierzchołków formy typowej z tym, że nie występują tu wierzchołki bardzo smukłe. Nieco inny jest jednak zakres rozmiarów, przesunięty jest w stronę większej szerokości (ryc. 12). U formy *squarrosa* nie spotyka się zupełnie wierzchołków o szerokości mniejszej niż 70 μ, co u formy typowej jest powszechne. Tę różnicę w zakresach rozmiarów łatwo zrozu-

mieć, skoro się weźmie pod uwagę fakt, że pędy na gałązce *C. pisifera squarrosa* są bardziej wyrównane co do siły wzrostu, w każdym razie nie ma wśród nich pędów tak słabo rosnących jak u formy typowej.



Ryc. 12. Wykres charakteryzujący rozmiary wierzchołków *Ch. pisifera squarrosa* przeciętych w płaszczyźnie najmłodszych zawiązków liści. Linia przerywana zakreśla obszar zmienności wierzchołków *Ch. pisifera typica* (wg ryc. 8)

Fig. 12. Size of apices in *Ch. pisifera squarrosa* cut along the plane of youngest leaf primordia. Broken line marks the range of variability of apices in *Ch. pisifera typica* (according to fig. 8)

Uwypuklenia zawiązków kolejnych okółków liści zachodzą między siebie jak to wyraźnie widać na ryc. 10 f, g, odnoszących się do wierzchołków z 6-ma prostnicami, na których na jednym i tym samym przekroju widać zawiązki dwóch względnie trzech kolejnych okółków. W rezultacie, podobnie jak u formy typowej łodyga okorowana jest zbiegającymi nasadami liści. Warto dodać, że ślady liściowe odchodzą tuż poniżej poziomu pachwin liści.

Pod względem struktury wewnętrznej wierzchołek pędu formy *squarrosa* można podzielić na takie same strefy jak wierzchołek pędu formy typowej. Charakter poszczególnych stref jest jednak nieco inny.

Apikalne inicjały dzielą się peryklinalnie znacznie częściej niż u formy typowej. Część wierzchołków (113 szt.) stanowiąca 59% wszystkich (196 szt.) przebadanych jest tak silnie nadbudowywana przez rozszczepiające się peryklinalnie apikalne inicjały (tabl. II fot 2, 4, 6, 9), że można je bez trudu odróżnić od wierzchołków formy typowej. W każdym jednak wierzchołku (z wyjątkiem 3 na 193 przebadanych) przynajmniej pojedyncze apikalne inicjały wykazują podział peryklinalny (tabl. II fot. 1, 5, 8). Najsilniej porozszczepiane inicjały apikalne występują na wierzchołkach z okresu jesiennego i zimowego. W tym też okresie różnica między wierzchołkami formy *squarrosa* i formy typowej jest najwyraźniejsza. W sezonie silnego wzrostu apikalne inicjały są słabiej porozszczepiane, co wskazuje na to, że silniejszy wzrost wierzchołka przesuwa stosunek podziałów peryklinalnych i antyklinalnych w tych komórkach na korzyść podziałów antyklinalnych.

Szerokość strefy apikalnych inicjałów, to znaczy tych komórek powierzchniowych położonych w okolicy szczytu, w których występują podziały peryklinalne, jest nieco większa niż u formy typowej; promień jej wynosi 2—3 komórki wokół punktu szczytowego, podczas gdy u formy typowej 1—2 komórki. W dalszej odległości od szczytu powierzchniowe komórki wierzchołka, podobnie jak u formy typowej, dzielą się wyłącznie antyklinalnie i dzięki temu tworzą wyraźną protodermę.

Strefę położoną pod apikalnymi inicjałami w większości wierzchołków śmiało można określić mianem strefy centralnych komórek macierzystych. Komórki tej strefy to komórki duże, z dużymi, na ogół słabo barwiącymi się jądrami. Mniej więcej w jej środku występują pojedyncze, wyróżniające się komórki podobnie jak na niektórych wierzchołkach formy typowej z tym, że tu zdarzają się znacznie częściej (tabl. II fot. 1, 3, 6, 8). Są one oddzielone zawsze pasmem merystematycznych komórek od strefy macierzystej rdzenia. Ogólnie można powiedzieć, że wierzchołki wrocławskiej formy *squarrosa* mają znacznie wyraźniej niż u formy *typica* wyrażony gingkoidalny typ struktury.

Grupy komórek o wspólnym pochodzeniu w szczytowej części wierzchołków rozrośnięte są mniej więcej w jednakowym stopniu wzdłuż i w poprzek osi. W dolnej zaś części grupy siostrzanych komórek są wyraźnie wydłużone. Ten słupowy układ komórek zaczyna się na różnych poziomach w różnych wierzchołkach; w każdym bądź razie zaczyna się on powyżej poziomu zakładania liści. Ogólnie rzecz biorąc, nieregularny układ komórek u formy *squarrosa* obejmuje większe terytorium wierzchołka niż u formy typowej.

Na poziomie zakładania zawiązków liści i poniżej, komórki ułożone są w wyraźne podłużne słupy, o ile układ ten nie uległ zakłóceniu w związ-

ku z tworzeniem zawiązków liści względnie pasm pramiazgi. Jest to strefa merystemu peryferycznego i strefa komórek macierzystych rdzenia.

Dość istotna różnica między wierzchołkami obu form zachodzi w charakterze komórek macierzystych rdzenia. Na wierzchołkach formy *squarrosa* strefa komórek macierzystych rdzenia (tabl. II fot. 1, 9 tabl. V fot. 12, 14) nie zarysowuje się tak wyraźnie jak u formy dorosłej. Strefa ta u formy *squarrosa* utworzona jest przez kilka słupów komórek wyróżniających się zwykle tylko nieco silniejszym stopniem wakuolizacji i ewentualnie nieco większą długością od komórek merystemu peryferycznego. Zaczyna się ona od poziomu zawiązków liści. U formy typowej komórki macierzyste rdzenia charakteryzują się posiadaniem brunatnych ekskretów, u formy *squarrosa* natomiast ekskretów tego typu jest w pąku wierzchołkowym w ogóle mało, zwłaszcza jest ich mało na poziomie najmłodszych zawiązków liści. Występują one tylko sporadycznie w pojedynczych komórkach macierzystych rdzenia i w starszych częściach w pojedynczych komórkach na terytorium kory pierwotnej. Istnieje więc jakaś różnica, być może tylko ilościowa, w metabolizmie powodująca, że w wierzchołkach formy *squarrosa* garbnikowe substancje, które można uważać za końcowe produkty przemiany materii, odkładane są w mniejszych ilościach niż w wierzchołkach formy typowej. U tej ostatniej komórki macierzyste rdzenia wyróżniają się również przez swoje większe rozmiary, zwłaszcza przez większą długość. U formy *squarrosa* cecha ta nie jest tak silnie wyrażona. Ogólnie więc zróżnicowanie na strefę komórek macierzystych rdzenia i łuskę merystematyczną w wierzchołkach formy *squarrosa* jest znacznie mniej wyraźne niż u formy typowej.

Wierzchołki pędu formy *squarrosa* z Arboretum w Kórniku

Dwa drzewa formy *squarrosa*, z których pochodziły poprzednio opisane wierzchołki, są identyczne ze sobą pod względem morfologicznym. Formy tego typu są z reguły rozmnażane wegetatywnie, należy więc sądzić, że te dwa drzewa powstały z sadzonek wziętych z tego samego macierzystego osobnika. Badanie osobników w ten sposób otrzymanych nie daje oczywiście podstawy do zorientowania się w zmienności formy *squarrosa* pojętej szerzej niż wegetatywnie rozmnożony klon.

Drzewa formy *squarrosa* rosnące w Kórniku są na pewno innego pochodzenia niż poprzednio opisane drzewa tej formy z Wrocławia. Wskazują na to duże różnice morfologiczne (zestawione poniżej). Należało więc zbadać ich wierzchołki po to, aby ustalić czy przedstawione poprzednio cechy są właściwością tylko tych przedstawicieli formy *squarrosa*, które rosną we Wrocławiu, czy też są właściwością formy *squarrosa* pojętej szerzej.

Pędy kórnickiej formy *squarrosa* posiadają w zasadzie symetrię promienistą. Liście ustawione są zawsze parami. Pędy z zacienionych części korony są bardzo podobne do pędów wrocławskiej formy, natomiast pędy z części oświetlonych różnią się od nich znacznie. Rozgałęziają się w jednej płaszczyźnie, posiadają gałęzie zbudowane regularnie, czym zbliżają się do pędów *Ch. pisifera* f. *typica*. Liście ustawione są tu pod kątem mniejszym niż 90°, są krótsze i sztywniejsze.

Szczególną właściwością omawianej formy jest jej obfite owocowanie w pewnych latach. (Typowa forma *squarrosa* wg Beissnera (1909) w naszych warunkach nie kwitnie, lub też kwitnie bardzo słabo, np. w Wojsławicach koło Wrocławia).

Ponieważ istnieją różnice między pędami oświetlonymi i zacienionymi, więc osobno badano wierzchołki z tych dwu kategorii pędów.

Wierzchołki pędów omawianej formy (tabl. III fot. 1, 4) są bardzo podobne do wierzchołków wrocławskiej formy *squarrosa*. Apikalne inicjały rozszczepiają się równie silnie, strefa centralnych komórek macierzystych jest równie wyraźna bądź też nawet ze względu na wpukloną strefę intensywnych podziałów, w którą jest ujęta, jest jeszcze wyraźniejsza (tabl. III fot. 3, 4) niż u wrocławskiej formy.

Pewne różnice w porównaniu z wierzchołkami formy wrocławskiej polegają na tym, że komórki macierzyste rdzenia zawierają tu obficiej ekskrety garbnikowe.

Wierzchołki pędów zacienionych i oświetlonych nie różnią się od siebie poza tym, że wśród tych ostatnich zakres zmienności rozmiarów jest większy. Występują tam wierzchołki bardzo duże. Rozmiary wierzchołków są zapewne skorelowane z intensywnością wzrostu podobnie jak u *Ch. pisifera typica*.

Wobec podobieństwa zachodzącego między wierzchołkami wrocławskiej i kórnickiej formy *squarrosa* (na pewno nie należą one do jednego klonu) można wyciągnąć wniosek, że takie cechy jak intensywne rozszczepianie apikalnych inicjałów oraz powszechniejsze niż u *Ch. pisifera typica* występowanie centralnych komórek macierzystych są prawdopodobnie właściwościami formy *squarrosa* pojętej szerzej niż wegetatywnie rozmnożony osobnik.

Wierzchołki pędu formy *plumosa*

Pędy formy *plumosa* posiadają cechy pośrednie między formą dorosłą a formą *squarrosa*. Mają symetrię promienistą (liście środkowe są tak samo, wykształcone, jak liście boczne), choć dolna strona pędu posiada srebrzyste plamy, a górna jest zielona.

Pędy rozgałęziają się mniej więcej w jednej płaszczyźnie, jednak system rozgałęzień nie osiąga jeszcze tego stopnia regularności, co u formy typowej. Liście są krótsze niż u formy *squarrosa,* ale nieco dłuższe niż u formy typowej. Odstają one od łodygi pod kątem około 45^0. Filotaksja taka sama jak u formy typowej.

Budowa i struktura wierzchołków jest taka sama jak u formy typowej. Podobieństwo do formy typowej pod względem struktury wierzchołków (tabl. III fot. 5, 6) polega na istnieniu warstwy okrywającej wyodrębnionej w tym samym mniej więcej stopniu oraz na takim samym zróżnicowaniu strukturalnym, z tym tylko, że komórki macierzyste rdzenia są nieco słabiej wypełnione brunatnymi ekskretami (tabl. V fot. 10, 11).

Wierzchołki siewek

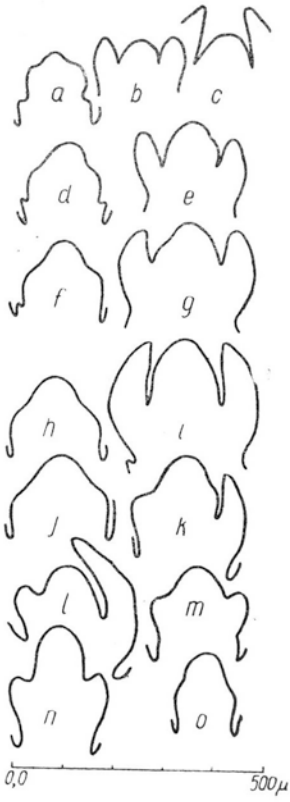
Siewki *Chamaecyparis pisifera* posiadają dwa liścienie oraz dwa liście w następnym węźle. W dalszych węzłach pędu głównego liście ustawione są po cztery w ośmiu prostnicach. Liście siewek odstają od łodygi pod kątem prostym, przy czym są silnie wydłużone. Są dłuższe a zarazem szersze niż liście formy *squarrosa.* Podobnie dłuższe są międzywęźla okorowane nasadami liści. Na pędach bocznych, które mogą pojawiać się od piątego węzła począwszy liście ustawione są parami.

Większość siewek po upływie 12—14 tygodni zaczyna wytwarzać pędy podobne do pędów formy typowej, co określa się jako przejście w stadium dorosłe. Zwykle wspomniane wyżej pędy boczne należą już do stadium dorosłego. Pędy wytwarzane po osiągnięciu tego stadium nie różnią się niczym od pędów formy *typica.*

Pierwsze objawy przejścia w stadium dorosłe na pędzie głównym polegają na zmianie układu liści. Układ okółkowy 4-krotny zmienia się na krótkim odcinku na naprzeciwległy. Równolegle ze zmianą układu zachodzą stopniowe zmiany w morfologii liści: następuje ich skracanie i zmniejszenie kąta odstawania. Zarazem pojawia się symetria dwuboczna pędu.

W badanej populacji nie wszystkie siewki osiągnęły postać dorosłą, ale część ich zachowała postać młodocianą w ciągu trzech lat dotychczasowej obserwacji. Pędy tych młodocianych roślin niczym zewnętrznie nie różnią się od pędów formy *squarrosa.*

U siewek zachowujących postać młodocianą wierzchołek pierwszego rzędu wytwarza stale po cztery liście w okółku zaś wierzchołki pędów bocznych początkowo wytwarzają okółki dwukrotne (kilka najniższych węzłów pędu bocznego) a następnie okółki trzykrotne. Ta interesująca różnica, jaka zachodzi między wierzchołkami pierwszego i wyższych rzędów, nie jest związana z tym, że pierwszy jest wierzchołkiem przewodnim. Często bowiem ulega on przewyższeniu przez jakiś pęd pachwinowy, a mimo to zachowuje czterokrotny typ okółków.



Ryc. 13. Wierzchołki pędu siewek w kolejnych stadiach rozwojowych: a—k wierzchołki w pierwszych 3 miesiącach życia przed okresem przechodzenia w stadium dorosłe, l—m wierzchołki starszych siewek zachowujących postać młodocianą, n—o wierzchołki siewek, które niedawno osiągnęły postać dorosłą

Fig. 13. Shoot apices of seedlings at successive developmental stages: a — apices in the first three months before seedlings pass to adult stage, l—m apices of older seedlings persisting in the juvenile form, n—o apices of seedlings soon after reaching maturity

Podobnie jak u formy *squarrosa* tak i u siewek zachowujących formę młodocianą wszystkie pędy rosną mniej więcej równie silnie.

Zmiany kształtu i rozmiarów wierzchołków siewek w czasie rozwoju charakteryzują rysunki na ryc. 13 i 14. Wierzchołki młodych siewek w stadium liścieni są bardzo niskie, w rezultacie czego zawiązki liści powstają bardzo blisko szczytu. W miarę rozwoju rozmiary wierzchołków szybko wzrastają, zwłaszcza szybko wzrasta ich szerokość. Ostatecznie jednak wierzchołki siewek są niższe niż wierzchołki formy *squarrosa* i *typica*, choć dorównują im, bądź nawet przewyższają, pod względem szerokości. W dalszym rozwoju kształt wierzchołków ulega wyraźnym zmianom w związku z przejściem w stadium dorosłe. Wierzchołki pędów osiągających to stadium stają się smuklejsze (zmniejsza się szerokość, może przy tym jednocześnie wzrastać wysokość), dzięki czemu upodabniają się do wierzchołków formy *typica* (ryc. 13 n, o, ryc. 14 znaczki nr 7). Wierzchołki tych roślin, które zachowują postać młodocianą ulegają jedynie pewnemu zmniejszeniu równolegle do spadku intensywności wzrostu poszczególnych pędów. Pozostają jednak nadal niskie (ryc. 14 znaczki nr 3).

Wierzchołki siewek od najwcześniejszych stadiów jakie badano (inicjowanie 2-giej pary liści) posiadają dobrze wyodrębnioną powierzchniową warstwę komórek (tabl. IV fot. 1, 6). Poza tym, że powierzchniowa warstwa składa się z komórek o jednakowej wysokości, co wskazuje na to, że ich wspólna komórka macierzysta rozrosła się powierzchniowo i podzieliła się antyklinalnie, ściany graniczne wyznaczające tę warstwę silniej się barwią. Tylko pojedyncze komórki warstwy powierzchniowej bywają podzielone peryklinalnie i to jedynie na szczycie wierzchołków. W najwcześniejszym badanym stadium (wytwarzanie zawiązków 2—4 okółka tabl. IV fot. 1, 2) 21 spośród 38 wierzchołków miało pojedyncze komórki powierzchniowe rozszczepione peryklinalnie. Wierz-

chołek w tym stadium, jak podano, jest bardzo mały, a zwłaszcza bardzo niski. Odpowiada właściwie w całości szczytowej części wierzchołków w późniejszych stadiach rozwojowych. Trudno więc ze względu na niewielkie rozmiary warstwy powierzchniowej wyróżniać w niej, w tym stadium, strefę apikalnych inicjałów i strefę protodermy tym bardziej, że pochodne komórek powierzchniowej warstwy na pewno dotąd nie uczestniczyły jeszcze w tworzeni u wewnętrznych części wierzchołka.

W każdym razie stwierdzić należy, że warstwa powierzchniowa na zawiązkach liści nie jest peryklinalnie rozszczepiona, a więc zachowuje się tak samo jak na bokach wierzchołków formy *typica* względnie *squarrosa*.

Wewnętrzna część wierzchołków do poziomu komórek macierzystych rdzenia (poniżej pachwin najmłodszych zawiązków liści) jest jednolita. Komórki w tej części ułożone są w wyraźne podłużne słupy przebiegające wzdłuż osi, niekiedy rozszerzające się w górnej części. W środku wierzchołka poniżej poziomu pachwin zawiązków najmłodszych liści znajduje się pasmo kilku słupów komórek wyróżniających się większymi rozmiarami i silniejszym stopniem wakuolizacji niż pozostałe komórki wierzchołka. Są to komórki macierzyste rdzenia. Nie występują w nich garbnikowe ekskrety.

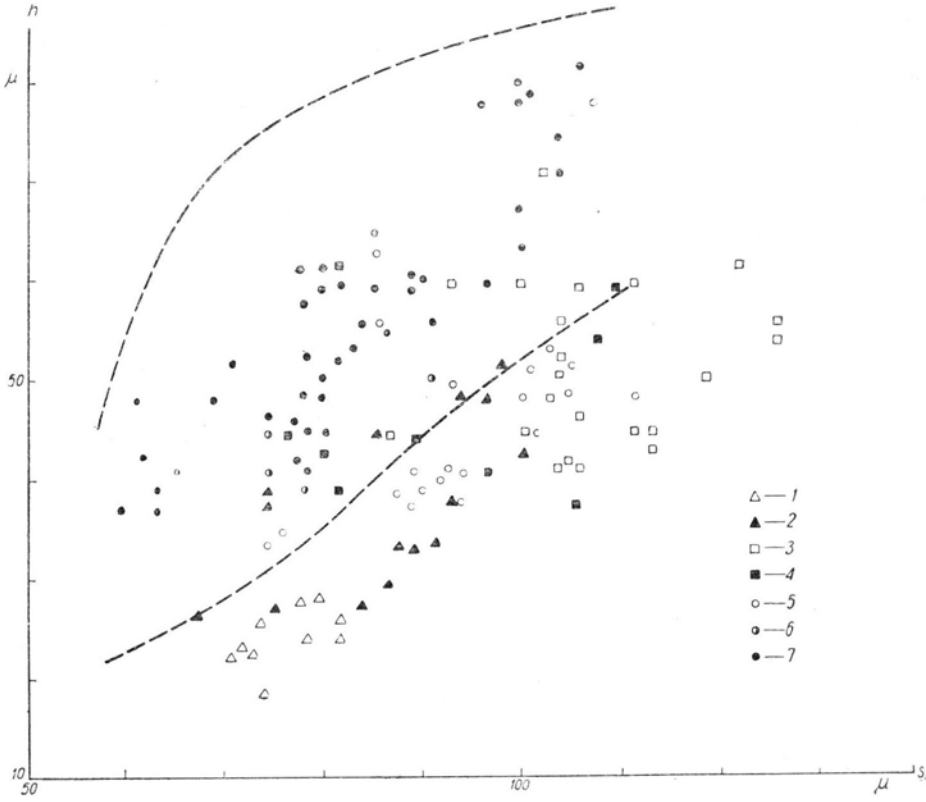
W późniejszych stadiach rozwojowych (tabl. IV fot. 2, 6) po wytworzeniu kilku okółków liści aż do przejścia w stadium dorosłe warstwa powierzchniowa jest dobrze wyodrębniona na bokach, na szczycie zaś ulega od czasu do czasu peryklinalnemu rozszczepianiu. Na 27 wierzchołków z tych stadiów 14 miało rozszczepione pojedyncze komórki powierzchniowe. Powierzchnia wierzchołków w tych stadiach jest już na tyle duża, że z łatwością można podzielić warstwę powierzchniową na strefę apikalnych inicjałów i protodermę analogicznie jak w wypadku wierzchołków formy typowej.

W inicjałach szczytowych częstość podziałów peryklinalnych nie jest większa niż w odpowiednich komórkach na wierzchołkach formy typowej.

Pod względem budowy wewnętrznej wierzchołki starszych siewek różnią się zarówno od wierzchołków formy typowej, jak i wierzchołków formy *squarrosa*. Do charakterystycznych ich cech należy: szerokie terytorium macierzyste rdzenia utworzone z komórek silnie zwakuolizowanych, ale z reguły nie zawierających prawie zupełnie brunatnych ekskretów (tabl. IV fot. 5, 6) oraz jednolita niezróżnicowana łuska merystematyczna (tabl. IV fot. 6).

Wierzchołki pędów, które przeszły w stadium dorosłe, nie różnią się niczym od wierzchołków formy typowej. Posiadają w tym samym stopniu, co u formy *typica* wyodrębnioną warstwę powierzchniową, taki sam typ strefy komórek macierzystych rdzenia (tabl. IV fot. 7). Mogą posia-

dać w subapikalnej części wierzchołków owe szczególne wielkojądrowe komórki nadające całej strefie charakter strefy centralnych komórek macierzystych. Jeżeli chodzi o wyodrębnienie warstwy powierzchniowej, to na 91 przebadanych wierzchołków siewek, które osiągnęły postać dorosłą (zbieranych w pierwszym roku po przejściu w stadium dorosłe), 41 posiadało komórki warstwy powierzchniowej rozszczepione na szczycie.



Ryc. 14. Wykres charakteryzujący rozmiary wierzchołków siewek z różnych stadiach rozwojowych: 1 — w stadium rozwijania pierwszych liści właściwych, 2 — w stadium rozwijania się 2-go okółka liści, 3 — w stadium rozwiniętych 6 okółków liści, 4 — w stadium przechodzenia w formę typową, 5 — z siewek zachowujących postać młodocianą, 6 — z siewek, które dopiero co osiągnęły postać dorosłą, 7 — ze starszych siewek, które osiągnęły postać dorosłą

Fig. 14. Curves illustrating the size of apices in seedlings at various developmental stages: 1 —at the stage when first true leaves develop, 2 — at stage when 2nd leaf node develops, 3 — after 6 leaf nodes developed, 4 — at stage of transition to typical form, 5 — in seedlings persisting in juvenile form, 6 — in seedlings just after their reached typical form, 7 — in older seedlings which reached adult form

Jest rzeczą interesującą, że wśród wierzchołków zebranych w okresie przechodzenia siewek w stadium dorosłe z pędów zewnętrznie nie zdradzających przejścia, występowały zarówno wierzchołki typu młodocianego jak i typu dorosłego. Najprawdopodobniej wśród wierzchołków

oznaczonych przy zbiorze jako młodociane znalazły się i takie, które dopiero co przeszły w stadium dorosłe. Wynika stąd, że wewnętrzne cechy charakterystyczne dla wierzchołków w stadium dorosłym pojawiają się natychmiast z momentem przejścia. Przypuszczenie to jest poparte przez fakt, że w materiale zebranym 7 tygodni później i jeszcze później, gdy charakter poszczególnych roślin był już zdeterminowany, wszystkie wierzchołki z roślin zachowujących formę młodocianą wykazywały charakter młodociany (tabl. IV fot. 8, 9). Taki sam charakter posiadały wierzchołki roślin zachowujących postać młodocianą w drugim roku życia.

Wierzchołki siewek zachowujących postać młodocianą wykazują dość często peryklinalne rozszczepienia w powierzchniowych komórkach na szczycie; na 66 przebadanych, 44 posiadało rozszczepione pojedyncze komórki powierzchniowe. Należy jednak zaznaczyć, że wśród tych wierzchołków ani jeden nie był tak silnie nadbudowywany przez apikalne inicjały jak to się często zdarza u wierzchołków formy *squarrosa*.

Wierzchołki pachwinowe

Kilka słów należy poświęcić terminologii pączków pachwinowych. Przede wszystkim można kwestionować prawidłowość terminu pachwinowy (porównaj Esau 1953, str. 107), ponieważ u niektórych zbadanych roślin: *Dryopteris* (Wardlaw 1943 cyt. wg Kundu and Rao 1955), *Sequoia Pseudotsuga* (Sterling 1945, 1947), *Syringa* (Garrison 1949), *Drimys* (Gifford 1951), *Agropyrum* (Sharman 1945), pączki te zakładają się na łodygach powyżej pachwin liści. Termin ten jako bardzo wygodny i utarty zasługuje jednak na zachowanie (używa go również w swym podręczniku Esau), należy tylko zdawać sobie sprawę z zastrzeżeń, jakie można w stosunku do niego wysunąć. Kundu and Rao (1955) sklasyfikowali pączki na podstawie miejsca, w którym się zakładają wyróżniając: 1 — pączki pachwinowe (axillar), 2 — pączki łodygowe (cauline), 3 — pączki liściowe (foliar). Ponieważ położenie pączka może ulegać zmianie w czasie rozwoju, wymienieni wyżej autorzy w dalszej klasyfikacji wzięli pod uwagę ostateczne położenie pączka, które może być: 1 — pachwinowe, 2 — osiowe, 3 — liściowe. W rezultacie otrzymali oni 9 kombinacji typów, z których większość można odnaleźć wśród poznanych już pod tym względem roślin. Wśród nasiennych dość powszechnym jest typ łodygowy na początku i pachwinowy na końcu. Do takiego typu należą: *Sequoia, Pseudotsuga* (Sterling 1945, 1947), *Pinus* (Sacher 1955), *Ephedra* (Seeliger 1954) i liczne wśród okrytonasiennych.

U *Chamaecyparis pisifera typica* wierzchołki zakładają się w płaszczyźnie spłaszczenia pędu. Wytwarzane są w pachwinie tylko jednego

liścia w danym węźle (w pachwinie drugiego liścia brak nawet najmniejszych śladów inicjacji). W pierwszych kilku węzłach bocznych pędów pąki pachwinowe tworzą się wyłącznie od strony doosiowej, a w dalszych na zmianę — raz z jednej, raz z drugiej strony.

Wierzchołki pachwinowe zakładają się mniej więcej nad trzecim węzłem od szczytu (ryc. 15). Wzrost ich rozpoczyna się od uwypuklania się powierzchni łodygi na odcinku od pachwiny liścia w górę, niemal aż do nasady liścia o 2 plastochrony młodszego (tabl. III fot. 7, 8).

Ryc. 15. Pączki pachwinowe *Ch. pisifera typica* na przekroju w płaszczyźnie szerokiej pędu

Fig. 15. Axillary buds of *Ch. pisifera typica* in a section along the wider plans of shoot

Pachwina liścia wspierającego w miarę tworzenia wierzchołka obniża się w porównaniu z pachwiną liścia naprzeciwległego (ryc. 6, 15). Jest to rezultat różnic w lokalizacji wzrostu z jednej i drugiej strony łodygi; międzywęźle po stronie tworzącego się pączka rozrasta się silniej, a nasada liścia wspierającego słabiej niż po stronie przeciwnej. Te różnice we wzroście w pewnym stopniu powodują zgięcie pędu. Po wytworzeniu uwypuklenia, które jak już podano zajmuje niemal całe międzywęźle, wzrost podłużny lokalizuje się w górnej, nie zajętej części międzywęźla (przynajmniej po stronie, po której znajduje się pączek) i w ten sposób je odtwarza (ryc. 15). Jednocześnie, w miarę wzrostu, wierzchołek przyjmuje coraz wyraźniej położenie pachwinowe. Według klasyfikacji Kundu a. Rao wierzchołki pachwinowe *Ch. pisifera* zaliczyć należy do typu łodygowo-pachwinowego.

Wytwarzanie wierzchołka pachwinowego polega na rozroście antyklinalnym podpowierzchniowych komórek (tabl. III fot. 7). Komórki protodermy rozrastają się przy tym tylko powierzchniowo i dzielą się wyłącznie antyklinalnie. Tak więc nowowytworzony wierzchołek posiada wyraźną warstwę okrywającą, podobnie jak u *Sequoia* (Sterling 1945), ale inaczej niż u *Pinus* (Sacher 1955). Podziały peryklinalne w apikalnych inicjałach wierzchołków pachwinowych nie występują przed wytworzeniem trzech par liści.

Komórki macierzyste rdzenia wyróżnicowują się wcześnie — niekiedy równolegle z wytwarzaniem pierwszej pary liści (tabl. III fot. 7). Inne zróżnicowanie strukturalne pojawia się dopiero w późniejszych stadiach rozwojowych pędu pachwinowego.

Rozwoju wierzchołków pachwinowych u formy *squarrosa* i u siewek nie badano, pędy pachwinowe występują u tych roślin w znacznie mniejszej ilości niż u formy *typica*. Warto jednak wspomnieć o tym, że przez dekapitację można zmusić siewkę do tworzenia pąków w każdym węźle. Na preparatach mikrotomowych z wierzchołkowych części młodych siewek nie widać jednak w pachwinach liści żadnych zawiązków, z których mogłyby się rozwijać owe wymuszone pąki pachwinowe. Wynikałoby z tego, że pąki pachwinowe równie dobrze mogą zakładać się w pobliżu wierzchołka jak i na dojrzałym pędzie.

Wierzchołki generatywne

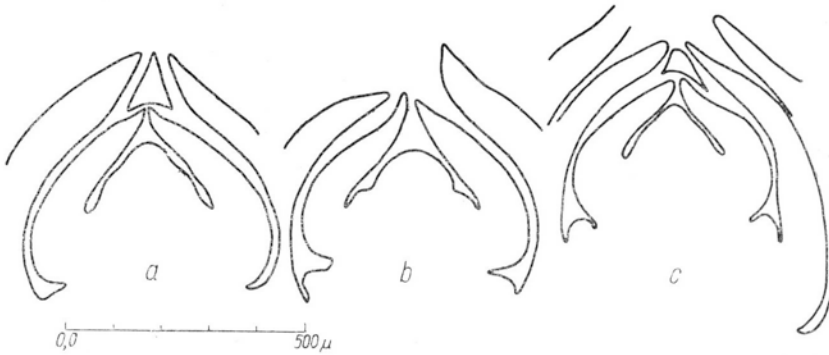
Inicjowanie kwiatów u *Chamaecyparis pisifera* odbywa się w końcu sierpnia na wierzchołkach słabo rosnących bocznych pędów. Gdy w końcu sierpnia zebrano osobno wierzchołki szczytowe gałęzi i osobno wierzchołki z najdrobniejszych odgałęzień, to wśród tych ostatnich połowa była wierzchołkami generatywnymi, podczas gdy wśród wierzchołków silnie rosnących nie znalazł się ani jeden generatywny.

Wierzchołki szyszek żeńskich

Przekroje przez szyszki w najwcześniejszym okresie ich rozwoju przedstawiają rysunki na ryc. 16 i 17.

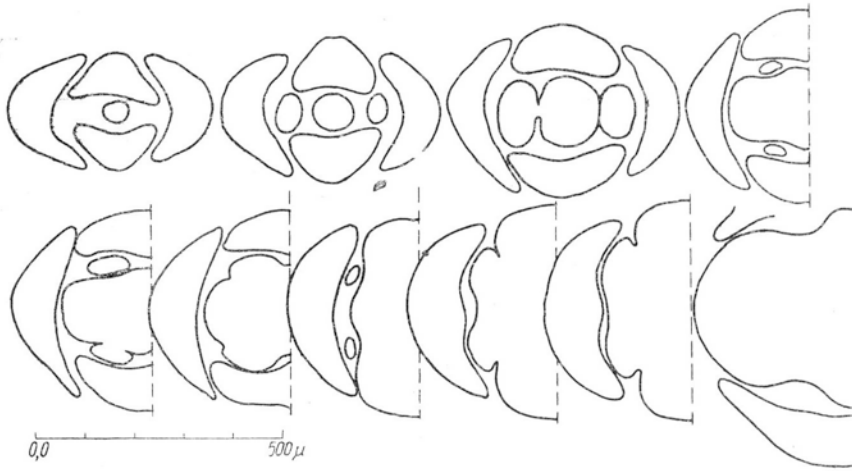
W pachwinach liści młodej szyszki znajdują się uwypuklenia będące primordiami zalążków. Według Hagerupa (1933) uwypuklenia te odpowiadają dwu pierwszym liściom (prophyllom) pędu pachwinowego (kwiatu), który uległ redukcji. Jak wiadomo bowiem, szyszki *Cupressaceae* posiadają tylko jeden rodzaj łusek, które odpowiadają łuskom wspierającym w szyszkach *Pinaceae*.

U wszystkich gatunków iglastych, również u przedstawicieli *Cupressaceae*, przebadanych przez Hagerupa, w pachwinie młodej łuski



Ryc. 16. Przekroje podłużne przez wierzchołki młodych szyszek żeńskich *Ch. pisifera typica:* a — przekrój centralny w płaszczyźnie liści, b — ten sam wierzchołek, co na ryc. a, ale przekrój niecentralny, na którym widać uwypuklenia zalążków, c — przekrój centralny, ale nie w płaszczyźnie osadzenia liści

Fig. 16. Longitudinal sections through apices of young female cones of *Ch. pisifera typica:* a — central section in plane of leaves, b — noncentral section through the same apex as before, buttresses of ovules are visible, c — central section not in the plane of leaf bases



Ryc. 17. Seria przekrojów poprzecznych przez wierzchołek szyszki żeńskiej (ze względu na symetryczną budowę część rysunków obejmuje tylko połowę przekroju)

Fig. 17. Series of transverse section through female cone. Because of symmetrical structure only half sections are shown in some cases

wspierającej powstaje uwypuklenie będące zawiązkiem pędu bocznego i na nim dopiero na bokach zakładają się uwypuklenia prophylli (pierwsza para zalążków) a później ewentualnie również uwypuklenia następnych zawiązków liści (dalsze zalążki). Górna część pędu pachwinowego u *Pinaceae* wytwarza łuskę nasienną. U *Ch. pisifera,* jak wynika z naszych badań, nie dochodzi w większości wypadków do uwypuklenia wierz-

chołka pachwinowego, a primordia zalążków powstają bezpośrednio z powierzchni łodygi. Ryc. 16a, fot. 5 na tabl. VI, przedstawiają centralny podłużny przekrój przez młodą szyszkę wykonany w płaszczyźnie prostnic. Zgodnie z tym co powiedziano, w pachwinie liści nie widać w tym wypadku żadnych uwypukleń (uwypuklenia, z których rozwiną się zalążki są jednak widoczne na sąsiednich, niecentralnych przekrojach przez tę samą młodą szyszkę, ryc. 16b). Gdy jednak centralny przekrój wypadnie w płaszczyźnie między prostnicami, wówczas w pachwinach liści (oczywiście nie przekrojonych centralnie) widać uwypuklenia (ryc. 16 c, tabl. VI fot. 6), które łatwo wziąć za wierzchołki pachwinowe, a które w rzeczywistości są primordiami zalążków odpowiadającymi nie wierzchołkom pędu pachwinowego, ale ewentualnym jego prophyllom. To samo ilustruje seria przekrojów poprzecznych na ryc. 17.

Młode szyszki posiadające charakterystyczne utwory pachwinowe różnią się od pędów wegetatywnych kształtem liści, grubością łodygi, a także kształtem wierzchołka. Młode liście są wyraźnie masywniejsze, zwłaszcza w swoich dolnych częściach. W tym stadium rozwojowym, które badano, nie zaznacza się jeszcze zgrubienie części środkowej liści wspierających — owa tarcza tak charakterystyczna dla dojrzałych łusek. Zgrubienie to, jak podaje Kramer (1885), pojawia się dopiero na wiosnę. Ułożenie liści na szyszce jest takie same jak na pędach wegetatywnych formy typowej.

Wierzchołek młodej szyszki żeńskiej ma kształt stożkowaty o szerokiej podstawie. Taki kształt osiągają wierzchołki już na początku inicjowania szyszki, przed wytworzeniem liści w pachwinach, których mają się rozwinąć zalążki. Zwiększenie grubości wierzchołka szyszki w porównaniu z wierzchołkiem wegetatywnym polega głównie na rozroście merystemu peryferycznego, częściowo również na poszerzeniu strefy macierzystej rdzenia.

Warstwa powierzchniowa na wierzchołkach szyszek żeńskich, w czasie wytwarzania zawiązków łusek wspierających (tabl. VI fot. 10), jak i później (fot. 11) zachowuje się tak samo jak na wierzchołkach wegetatywnych formy typowej, to znaczy komórki położone na szczycie dzielą się antyklinalnie i od czasu do czasu peryklinalnie, a komórki powierzchniowe bocznych części wierzchołka dzielą się wyłącznie antyklinalnie. Protoderma nie ulega rozszczepianiu ani przy wytwarzaniu zawiązków liści (tabl. VI fot. 10) ani uwypukleń zalążków (tabl. VI fot. 6). Warto tu nadmienić, że Seeliger (1954) stwierdziła u *Ephedra*, że podziały peryklinalne, które w wegetatywnym wierzchołku występują tylko wyjątkowo, w wierzchołkach kwiatowych stanowią regułę. Według tej autorki, na wierzchołkach kwiatowych realizuje się bardziej prymitywny typ

wzrostu. Tym bardziej więc interesujący jest fakt, że u *Chamaecyparis pisifera* nie zmienia się typ wzrostu wierzchołka.

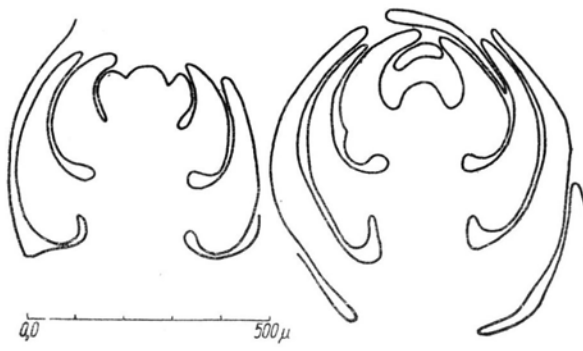
Strefa komórek macierzystych rdzenia, jak już podawano, jest szersza niż na wierzchołkach formy typowej. Utworzona jest z dwu typów komórek: krótkich — różniących się od reszty merystemu nieco silniejszym stopniem wakuolizacji i zwykle zawartością skrobi, oraz długich, wypełnionych brunatnymi (po utrwalaniu w Crafie) ekskretami, rozproszonych wśród komórek pierwszego typu. Zwykle skrobia występuje również na przedłużeniu terytorium macierzystego rdzenia w części, która poza tym nie różni się niczym od reszty eumerystemu (tabl. VI fot. 11).

W komórkach merystemu peryferycznego występują dość licznie peryklinalne podziały (tabl. VI fot. 11). Odnosi się niekiedy wrażenie, że to pasma pramiazgi tak wysoko sięgają w wierzchołek. Na przekroju poprzecznym nie można jednak wyróżnić pramiazgi nawet na poziomie osadzenia zawiązków liści. Peryklinalne podziały stoją w związku z rozszerzaniem się podstawy wierzchołka.

Budowę uwypuklenia, z którego rozwinie się zalążek, przedstawia tablica VI fot. 6. Budowa ich jest bardzo podobna do budowy primordiów liściowych z tym, że komórki są bardzo bogate w cytoplazmę.

Wierzchołki kwiatów męskich

Morfologię zawiązków kwiatów męskich przedstawiają rysunki na ryc. 18 i 19. Jak widać, różnią się one zarówno od zawiązków pędów wegetatywnych jak i od zawiązków szyszek żeńskich. Różnice w stosunku do



Ryc. 18. Przekroje podłużne przez zawiązki kwiatów męskich
Fig. 18. Longitudinal sections through young male cones

pędów wegetatywnych polegają na innym ukształtowaniu liści. Są one raczej słabo rozwinięte — ich brzegi składają się tylko z dwu warstw komórek. W dolnej części, po stronie odosiowej, posiadają po dwa uwypuklenia skierowane w dół i na boki, z których powstaną woreczki pyłkowe. Podstawy liści nie zbiegają po łodydze.

Różnice w stosunku do zawiązków szyszek polegają nie tylko na odmiennym ukształtowaniu liści, ale również na tym, że w pachwinach liści zawiązka kwiatu męskiego nic się nie rozwija, natomiast na liściach powstają wspomniane wyżej uwypuklenia. Mikrosporofile są więc wyraźnie homologiczne z łuskami wspierającymi szyszek żeńskich.

Ryc. 19. Seria przekrojów poprzecznych przez szczytową część młodego kwiatu męskiego: b — na poziomie pachwin ostatnich zawiązków liści
Fig. 19. Series of transverse sections through apex of young male cone: b — at level of the uppermost scale axils

Interesujący jest wierzchołek zawiązka kwiatu męskiego po wytworzeniu sporofili. Mianowicie, pachwiny najwyższych dwu liści sięgają samego szczytu. Dzięki temu na przekrojach podłużnych wykonanych w płaszczyźnie osadzenia najwyższych liści, wierzchołka nie ma a na przekrojach wykonanych w płaszczyźnie doń prostopadłej widać normalny wierzchołek (tabl. VI fot. 7,8). Wierzchołek ten pomijając wysoki stopień wakuolizacji komórek w związku z utratą zdolności merystematycznych (tabl. VI fot. 8) jest bardzo podobny do małych wierzchołków wegetatywnych, jakie występują u formy typowej. Warto podkreślić, że komórki warstwy okrywającej do końca funkcjonowania wierzchołka zachowują się tak, jak na wierzchołku wegetatywnym, to znaczy na bokach dzielą się wyłącznie antyklinalnie a na szczycie również od czasu do czasu peryklinalnie (tabl. VI fot. 8).

OMÓWIENIE WYNIKÓW

Sposób wzrostu wierzchołka

Różnice w strukturze wierzchołków pędu różnych form *Chamaecyparis pisifera* niewątpliwie są wyrazem jakichś różnic w sposobie wzrostu tych wierzchołków. W poprzedniej pracy (Hejnowicz 1955) wykazano, że jeżeli w szczytowej części wierzchołka, który nie zmienia kształtu, występuje wzrost podłużny, to jednocześnie w tej części musi występować

dość silny wzrost poprzeczny. Jeżeli więc rozrasta się szczytowa część wierzchołka, to komórki w tej części (z wyjątkiem warstwy okrywającej, która rośnie tylko powierzchniowo) muszą się dzielić równie często w różnych kierunkach wytwarzając nieregularny układ. Natomiast w podstawowej części wierzchołka istnieje możliwość znacznej przewagi wzrostu podłużnego nad wzrostem poprzecznym (tym samym — przewagi wzrostu peryklinalnego nad wzrostem antyklinalnym). Możliwość ta jest realizowana wtedy, gdy wzrost w tej części wierzchołka jest dość silny w porównaniu ze wzrostem w części szczytowej. W tych warunkach komórki w podstawowej części wierzchołka rozrastają się głównie w kierunku peryklinalnym, tym samym dzielą się antyklinalnie i powstają słupy siostrzanych komórek. Gdy wzrost na szczycie jest słaby to słupy te sięgają wysoko prawie do szczytu, bowiem oparcie ich na szczycie zmienia się nieznacznie. Odwrotnie, im silniejszy wzrost na szczycie w porównaniu ze wzrostem w bazalnej części wierzchołka, tym niżej zaczyna się słupowy układ komórek.

Rozważania powyższe dotyczą oczywiście tylko tej części wierzchołka, która rośnie objętościowo, czyli korpusu. Jeżeli istnieje warstwa okrywająca to rośnie ona odpowiednio do wzrostu powierzchni korpusu.

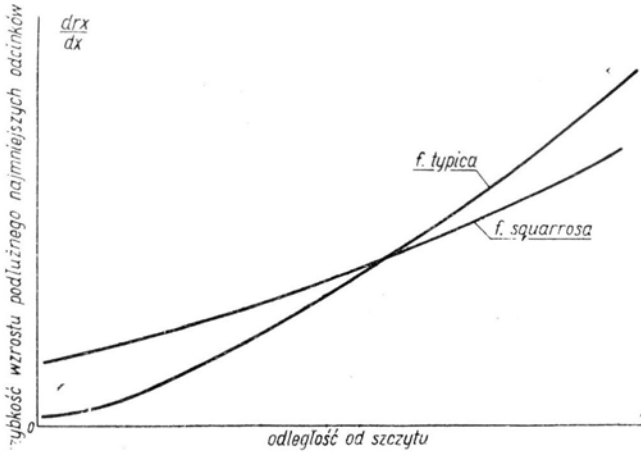
Jak wiadmo cechą charakterystyczną tuniki jest to, że jej komórki dzielą się wyłącznie antyklinalnie. Pierwszym więc warunkiem istnienia tuniki jest brak wzrostu podłużnego w obrębie powierzchniowych komórek na szczycie wierzchołka. W przeciwnym wypadku następowałoby rozszczepianie tuniki (o ile wtedy w ogóle można mówić o tunice) i to tym częstsze, im wzrost podłużny w tej części wierzchołka byłby silniejszy.

Brak wydłużania albo słabe wydłużanie na szczycie przy stopniowym wzroście szybkości wydłużania w miarę oddalania się od szczytu, czyli bazalny typ wzrostu (warto przypomnieć, że cechą bazalnego wzrostu bynajmniej nie jest brak wzrostu na szczycie) warunkuje istnienie słupowego układu komórek w wierzchołku (Hejnowicz 1955). Na bazie takiego szczególnego wzrostu bazalnego, w rozwoju ewolucyjnym, mogło powstać zróżnicowanie na tunikę i korpus (brak wydłużania na szczycie). Stąd zrozumiała jest korelacja jaka istnieje między słupowym układem komórek i wyróżnicowaniem warstwy okrywającej. U tych roślin, u których zróżnicowanie na tunikę i korpus jest jeszcze labilne, zwiększenie wzrostu w szczytowej części wierzchołka musi spowodować zakłócenia nie tylko słupowego układu komórek, ale również zanik tuniki na szczycie wierzchołka.

Zmienność wierzchołków pędu *Chamaecyparis pisifera* zamyka się między dwoma typami: posiadającym chwilowo wyodrębnioną warstwę okrywającą (chwilową tunikę) i dość regularny układ komórek oraz wyraźnie beztunikowym z nieregularnym układem komórek w szczytowej

części wierzchołka. Wierzchołki pierwszego typu występują głównie u formy typowej, drugiego typu — wyłącznie u formy *squarrosa*. Te dwa skrajne typy strukturalne powiązane są oczywiście całą gamą stopni pośrednich należących jednocześnie do obu form *Chamaecyparis pisifera*.

Porównując te dwa typy dochodzi się do wniosku, że różnią się one intensywnością wzrostu szczytowego. W drugim typie sposób wzrostu przesunięty jest w stronę silniejszego wzrostu szczytowego w porównaniu z pierwszym. Najprawdopodobniej jednak w jednym i drugim wypadku mamy do czynienia z bazalnym typem wzrostu. Różnice występują przede wszystkim w intensywności wzrostu w części szczytowej wierzchołka. Postulowaną różnicę rozmieszczenia wzrostu przedstawia wykres na ryc. 20.



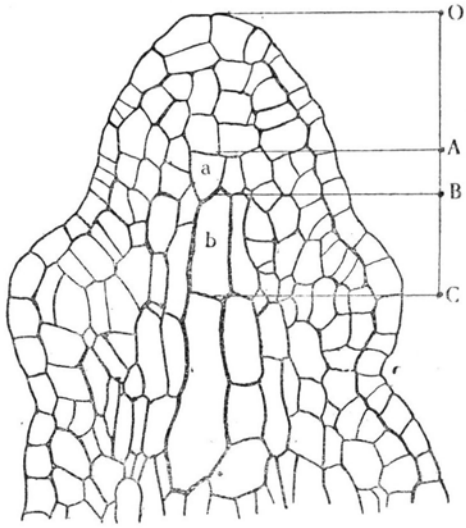
Ryc. 20. Charakterystyka rozmieszczenia wzrostu podłużnego na wierzchołku *Ch. pisifera* f. *typica* i f. *squarrosa*

Fig. 20. Distribution of longitudinal growth in apices of *Ch. pisifera typica* and *squarrosa*

O tym, że wierzchołek pędu *Chamaecyparis pisifera* rośnie wg typu bazalnego można sądzić na podstawie słupowego układu komórek. Można jednak przekonać się o tym w bardziej bezpośredni sposób na podstawie długości komórek macierzystych rdzenia w wierzchołkach formy typowej. Większa długość tych komórek w porównaniu z komórkami sąsiednimi może pochodzić jedynie stąd, że komórki macierzyste rdzenia rzadziej się dzielą. Chodzi tu prawdopodobnie o opóźnienie podziałów spowodowane nagromadzaniem się ekskretów.

Można zrobić założenie, że komórki *a* i *b* na ryc. 21 reprezentują jedną komórkę w różnych stadiach jej rozwoju, to znaczy, że w czasie, w którym przekształca się ona ze stanu *a* w stan *b* nie dzieli się poprzecznie.

Gdy komórka *a* przesuwa się na pozycję komórki *b*, to jakaś wyżej położona komórka zajmuje stanowisko komórki *a* — innymi słowy, gdy odcinek *AB* urasta do rozmiarów *BC*, to odcinek *OA* wzrasta do rozmiarów odcinka *OB*. Znając więc długości komórek *a* i *b* oraz ich położenie, można



Ryc. 21. Objaśnienie w tekście
Fig. 21. Explanation in summary

wyliczyć względny wzrost odcinków *OA* i *AB* wierzchołka pędu. Dane tego rodzaju dla wierzchołków posiadających długie komórki macierzyste rdzenia zestawione są na tabeli 2.

Z danych tych wynika, że w tym samym czasie, gdy odcinek *OA* urasta o 30%, to odcinek *AB* urasta o 198%. Różnica w przeciętnej szybkości wzrostu ponad poziomem zawiązków liści i na poziomie zawiązków liści jest więc 6-krotna.

Jeżeli się zważy, że wzrost 30% to średnia szybkość wzrostu na odcinku *OA*, a wzrost po bazalnej stronie poziomu *A* jest odeń wielokrotnie większy, to łatwo zdać sobie sprawę jak słabym musi być wzrost podłużny w okolicy punktu *O*, czyli w okolicy szczytu wierzchołka w porównaniu ze wzrostem na poziomie zakładania zawiązków liści.

Mógłby jednak ktoś podać w wątpliwość słuszność założenia, że komórka *a* w czasie przesuwania się na pozycję *b* nie ulega podziałom poprzecznym. Odrzucając to założenie, komórkę *a* trzeba by porównywać z kompleksem złożonym co najmniej z komórki *b* i komórki następnej. Wynik obliczenia byłby jeszcze bardziej korzystny dla naszej tezy.

Tabela 2

Długość komórek macierzystych i pramacierzystych rdzenia na wierzchołkach pędu *Chamaecyparis pisifera typica* (oznaczenia wg ryc. 21)
Length of the segments *OA, AB, BC* in the shoot apices of *Ch. pisifera typica* (mark after fig. 21)

nr wierzchołka	długość odcinka – length of segment			przyrost długości w % increment in %	
	OA	AB	BC	$\frac{AB}{OA}100$	$\frac{BC-AB}{AB}100$
82/2	36,11	14,14	48,67	39	244
82/7	45,53	15,70	39,25	34	151
82/6	47,10	9,42	26,62	20	182
80/5	34,54	17,27	38,26	50	121
80/6	62,80	14,13	40,82	22	189
76/5	58,09	10,99	29,83	19	171
76/6	31,40	12,56	48,67	40	295
76/9	47,10	9,42	32,97	20	250
76/8	51,81	15,70	43,96	30	180
83/3	50,24	15,70	47,10	31	200
średnio mean	46,4	13,5	38,6	30	198

Natura formy *squarrosa*

Forma *squarrosa* uważana jest za formę młodocianą, to znaczy za taką, która w pełni dojrzałości wykazuje cechy wczesnych stadiów rozwojowych. Można by więc sądzić, że wierzchołki pędów tej formy będą podobne do wierzchołków młodych siewek. Okazało się jednak, że jest inaczej: wierzchołki *f. squarrosa* różnią się od wierzchołków siewek zarówno pod względem intensywności rozszczepiania apikalnych inicjałów, jak i zróżnicowania strukturalnego.

Intensywne rozszczepianie apikalnych inicjałów stanowiące charakterystyczną cechę wierzchołków *f. squarrosa* nie jest cechą młodocianą. Jakiż jest zatem charakter tej cechy?

Wiadomo, że rozwój filogenetyczny prowadził w kierunku lepszego wyodrębnienia warstwy okrywającej, to znaczy w kierunku rzadszych podziałów peryklinalnych w powierzchniowych komórkach na szczycie wierzchołka. Na tej podstawie intensywne rozszczepianie apikalnych inicjałów charakteryzującej *f. squarrosa* należy uważać za cechę prymitywną. To, że postulowana ewolucyjna zmiana omawianej cechy nie znajduje odbicia w ontogenezie wierzchołków *Ch. pisifera* — że nie zachodzi w czasie rozwoju siewek tego gatunku — to oczywiście nie przeczy podanej te-

zie o pierwotności tej cechy. Prawdopodobnie również u przodków współczesnego gatunku *Ch. pisifera* intensywne rozszczepianie apikalnych inicjałów pojawiało się dopiero w późniejszych stadiach rozwojowych. Można przypuścić również, że jeżeli badane w niniejszej pracy siewki przedłużające stadium młodociane dadzą początek nowym osobnikom formy *squarrosa* (zgodnie z tym, co twierdzi Beissner), to zaznaczy się to w zwiększeniu rozszczepiania apikalnych inicjałów. Niezależnie jednak od tego w jakiej fazie rozwoju osobnika pojawia się omawiana cecha, stanowi ona podstawę do wypowiedzenia sądu, że dojrzała forma *squarrosa* jest bardziej pierwotna od f. *typica*.

To samo, co powiedziano o rozszczepianiu apikalnych inicjałów, można powtórzyć w odniesieniu do centralnych komórek macierzystych. Jak już wspomniano we wstępie, centralne komórki macierzyste u niższych nagonasiennych ze wszystkich stron otoczone są komórkami o bardziej merystematycznym charakterze, stanowią jakby centralną depresję charakteru merystematycznego na wierzchołku. Wydaje się, że ich odpowiednikiem na wierzchołkach iglastych takich jak *Sequoia, Chamaecyparis pisifera* są nieliczne, szczególne komórki położone w środku górnej części wierzchołków. U *Sequoia*, jak wynika ze zdjęć w pracy Sterling (1945) komórek takich jest kilka. U *Chamaecyparis pisifera* natomiast, są to komórki pojedyncze, co więcej, nie występują one na wszystkich wierzchołkach. Odnosi się wrażenie, że wierzchołki *Chamaecyparis pisifera* stanowią końcowy etap w procesie ewolucji prowadzącej do zaniku centralnych komórek macierzystych, przy czym ze względu na różnice w budowie wierzchołków w obrębie tego gatunku należałoby uważać, że wierzchołki formy typowej reprezentują w ewolucji wyższy etap rozwoju niż wierzchołki formy *squarrosa*.

Wierzchołki młodych siewek nie wykazują obecności owych szczególnych komórek, zróżnicowanie strukturalne merystemu wierzchołkowego jest w nich w ogóle bardzo słabe. Wynika więc z tego, że zróżnicowanie strukturalne, podobnie jak rozszczepianie apikalnych inicjałów, osiąga swój pełny wyraz dopiero w późniejszych stadiach rozwojowych rośliny. Nie koliduje to oczywiście z tezą o pierwotności centralnych komórek macierzystych.

Na zakończenie należy odpowiedzieć sobie na pytanie: jak w świetle danych niniejszej pracy przedstawia się natura formy *squarrosa*? Stwierdziliśmy, że wierzchołki formy *squarrosa* nie wykazują charakteru młodocianego, zaś w stosunku do wierzchołków formy typowej reprezentują typ bardziej pierwotny. Wniosek jest więc jeden: forma *squarrosa* jest nie tyle podobna do młodych siewek, ile do dorosłych osobników hipotetycznej, pierwotnej formy, która w ewolucji musiała poprzedzać współczesny gatunek *Chamaecyparis pisifera typica*. Jest więc nie tyle formą

młodocianą, ile formą pierwotną. Wnioskowi temu nie przeczy ani podobieństwo formy *squarrosa* do siewek pod względem morfologii pędu, ani pod względem słabego gromadzenia ekskretów garbnikowych w komórkach macierzystych rdzenia. Znajduje on natomiast pełne poparcie w fakcie, że forma *squarrosa* jest zdolna wydawać nasiona.

WNIOSKI

1. Na podstawie analizy budowy wierzchołków pędu u dojrzałych osobników *Chamaecyparis pisifera typica, Ch. pisifera squarrosa* i u młodych siewek tego gatunku wykazano, że forma *squarrosa* jest nie tyle formą młodocianą, jak to się dotychczas uważało, ile formą pierwotną, podobną do dorosłych osobników hipotetycznych przodków współczesnego gatunku *Chamaecyparis pisifera.*

2. Rozważając sposób wzrostu wierzchołka na podstawie układu komórek uzasadniono tezę, że wierzchołki pędu *Ch. pisifera* rosną według typu bazalnego z tym, że już na szczycie występuje pewien wzrost podłużny, zwłaszcza u formy *squarrosa.*

Praca została wykonana pod kierunkiem prof. dra Henryka Teleżyńskiego w Zakładzie Anatomii i Cytologii Roślin Uniwersytetu we Wrocławiu.

Zakład Anatomii i Cytologii Roślin
Uniwersytetu we Wrocławiu

(Wpłynęło dn. 10.I.1957 r.)

SUMMARY

The research reported in the paper was concerned with shoot apices of various forms of *Chamaecyparis pisifera* (f. *typica*, f. *squarrosa* Beissn. et Hochst., f. *plumosa* hort) and seedlings from seeds of f. *typica*. Investigations referring to the *typica* form covered apices of 5 trees of various age, whereas, in the case of the *squarrosa* form apices of old trees from two different clones were examined. Apices were collected in various seasons so as to obtain informations on seasonal changes. Apices of seedlings were examined at different developmental stages beginning from the cotyledon stage. In the seedling populations not all specimens passed to the mature stage at the normal time and consequently it was possible to examine apices of seedlings persisting in the juvenile state. In the case of the typica form alongside of vegetative apices also axillary buds and apices of young female and male cones were examined. Alltogether 900 microtomic series of longitudinal sections and 50 series of transverse sections were inspected.

Summary of introduction

When comparing the results of investigations on shoot apices in the Coniferales special attention was given to the degree of discretness of the outermost cell layer (Plate I) and to the zone of central mothers cells. It was noted that the most characteristic trait of apices in he lower Gymnosperms (Gingko, cycads) was the depression of the meristematic character at the centre of the upper part of an apex

coinciding with the zone of central mother cells. In apices of some Coniferales -- e. g. *Sequoia, Pseudotsuga* (Sterling 1945) and *Pinus* (Sacher 1954) — there also is a central depression of embryonic features. In Sequoia at the centre of the upper part of apices there are several characteristic cells (Sterling 1945 Fig. 20) and it seems that only these cells are homologous with the central mother cells of the lower Gymnosperms, and not the whole upper part of apices as is believed by Sterling. In this connection it seems that it would be more correct to restrict in the case of apices in Coniferales the term „central mother cells" to the characteristic cells at the centre of the subapical part of the apex.

Summary of results

Shoot apices of f. *typica*

The following observations have been made in respect to the morphology of apices:

a) In the structure of apices there are no indication of the plane of bilateral symmetry developed in shoots (Fig. 4, 5, 6).

b) Bases of leaf primordia interlap (Fig. 6).

c) The pattern of growth of the summit part of apices does not change in the course of one plastochrone. Plastochronic changes in the morphology of apices (Fig. 7) are caused solely by the formation of leaf buttresses.

d) The differences of size of the particular apices are considerable. At the same plastochrone stage the dimentions in one case may be more than double the dimentions in another apex. (Fig. 8). The size of apices is not correlated with the size of cells, although, in the latter case the differences between the particular apices may be great (Plate I photos 1, 2, 8, 9).

The following zones can be distinguished in the apices of the *typica* form: 1) apical initials, 2) protoderm, 3) subapical zone, 4) zone of pith mother cells, and 5) peripheral meristem.

Apical initials: — This zone consists of the outermost cells lying near the summit. Usually these cells divide anticlinally, but sometimes periclinally. Apical initials divided periclinally were found in 37 per cent of the 258 examined apices (Plate I photos 6, 7, 8). The other apices had the outermost layer of cells as discrete as a tunica layer (Plate I photos 1, 4, 5, 9).

Protoderm: — This consists of the outermost layer of cells at the flanks of an apex. All the cells here divide only anticlinally even at the points where leaf primordia are formed.

Subapical zone: — This zone occupies the upper part of apices. The nuclei in this part stain lighter than in the peripheral meristem. The cells are usually larger and arranged irregularly. In some apices approximately in the middle of the zone there are single cells differing from the others by exceptionally large, light stained nuclei (Plate I photos 4, 5, 8) and in winter by exceptionally large starch grains which are not seen in the other cells of the apex (Plate I photos 4, 5). These cells are usually separated from the pith mother cells, but sometimes they lie directly over them. It seems that the special cells correspond to the central mother cells in the lower Gymnosperms. These special cells appear in some apices only and there is no relation between the occurance of the cells and the state of apices (plastochrone stage, size etc.). Consequently it seems that f. typica must be considered as being at the border of plants with a gingkoidal type of shoot apices.

Pith mother cells: — These cells are very distinct. On the whole they are relatively long and contain excretes (tannins) in large amounts. The cells differentiate at the level where leaf primordia develop (Plate I photos 1—9, Plate V photos 1—9).

Peripheral meristem: — This zone forms a ring surrounding the zone of pith mother cells. It consists of cell of a typically meristematic character.

Shoot apices of f. *squarrosa*

The apices of this form, generally considered as juvenile, resemble by their shape apices of f. typica (Fig. 10, 11). However, they differ somewhat by the range of dimentions which in f. squarrosa are shifted towards greater width (Fig. 13). In f. squarrosa there are no apices less than 70 μ wide, whereas, in f. *typica* such apices are very common. This is probably associated with the more uniform growth vigour of shoot in f. *squarrosa* than in f. *typica.*

In respect to internal structure f. *squarrosa* apices can be divided into the same zones as in f. *typica*. However, the character of some of the zones is different (Plate II photos 1—9, Plate III photos 1—4). Periclinal divisions of apical initials are more frequent than in f. *typica*. 196 apices were examined and in 59 per cent of cases the structure of periclinally dividing apical initials was so marked that they could be distinguished at first sight from f. *typica* apices (Plate II photos 2, 4, 6, 9, Plate III photos 1, 2). The other apices resemble in this respect f. *typica,* though, almost all have at least single apical initials dividing periclinally. The greatest splitting of apical initials occurs in autumnal and winter apices. The width of the zone of apical initials, i. e. of the zone occupied by the periclinally dividing outermost cells in the vicinity of the summit, is somewhat greater than in f. *typica*. All outermost cells at the flanks of apices, with no exception, divide anticlinally forming a well marked protoderm. At the centre of the upper part of apices consisting entirely of rather large cells there are very distinct central mother cells (Plate II photos 1, 3, 6, 8) similarly as in f. *typica* apices, but here these cells are much more frequent. They are always separated by a strip of meristematic cells from the pith mother zone. Generally speaking the gingkoidal apical type is more pronounced in f. *squarrosa* than in f. *typica.*

The zone of pith mother cells in f. *squarrosa* is not as distinct as in f. *typica*. Tannic excretes appear only in some rare cells.

Shoot apices of f. *plumosa*

There are no differences between the apices of this form and the f. *typica* ones (Plate III photos 5, 6).

Apices of seedlings

The apices of seedlings at the cotyledon stage are very low (Plate IV photo 1, Fig. 13 a, b), but grow rapidly in the course of development. Transverse growth is especially rapid (Fig. 13, 14). However, apices of seedlings are on the whole lower than apices of f. *typica* and f. *squarrosa,* though, their width equals or even surpasses the width of apices in the other forms.

From the very earliest stages which were examined apices of seedlings have the outermost layer of cells differentiated approximately in the same degree as in f. *typica* apices (Plate IV photos 1—6). In respect to internal structure seedling apices

differ from both f. *typica* and f. *squarrosa*. The characteristic features here are as follows: a wide zone of pith mother cells containing no tannic excretes and the uniform, undifferentiated remaining part of the meristem (Plate IV photos 5, 6).

The apices of seedlings which passed to the adult stage differ under no respects from f. *typica* apices. They have a narrow zone of pith mother cells consisting of cells abundantly filled with excretes (Plate IV photos 7). Similarly as in the typical form the characteristic central pith mother cells sometimes appear. Traits characteristic for adult apices appear as soon as maturity is reached.

Apices of seedlings persisting in the juvenile form retain the pattern of traits characteristic for the stage preceeding maturity (Plate IV photos 8, 9).

Axillary buds

Axillary buds in *Ch. pisifera* are, according to the Kundu-Rao (1955) classification, of the cauline-axillary type (Plate III photos 7—9). During the formation of buds the cells in the outermost layer divide only anticlinally. Periclinal divisions of the outermost cells at the apex of axillary shoots do not appear till the third pair of leaf primordia is formed. Sometimes pith mother cells are differentiated simultaneously with the formation of prophylls (Plate III, photo 7). Other structural differentiations do not ocur till the later developmental stages of axillary bud apices.

Flower apices

The transition of apices from the vegetative to the flowering state manifested by the initiation of sporophylls takes places at the end of August. It is the small shoots that are transformed.

In leaf axils of young female cones buttresses develop and act as the primordia of ovules. On the other hand buttresses of axillary buds are not formed. If it is assumed, as is suggested by Hagerup (1933), that the primordia of ovules correspond to prophylls of an axillary shoot, then *Ch. pisifera* represents a case of a total reduction of the axillary shoot apex (Fig. 16, 17, Plate VI photos 5, 6).

The outermost layer in the apices of female cones behaves similarly as in apices of vegetative shoots of f. *typica*.

Apices of male flowers (Fig. 18) are entirely used up for the formation of leaf primordia. The axils of the highest leaf primordia are situated at the same level as the summit of the apex (Fig. 19, Plate VI photo 9). A section through the apex of a flower in a plane perpendicular to the last leaf primordia has the appearance of a small vegetative apex (Plate VI photos 7, 8). The outermost layer of cells is differentiated in the same degree as in f. typica vegetative apices (Plate VI photos 7, 8). When the last leaf primordia develop apical cells are vacuolized and lose their meristematic properties.

As a general conclusion it must be stated that in *Ch. pisifera* the intensity of splitting of apical initials is not increased in connection with the transition of apices from the vegetative to the flowering state. This conclusion is in disaccord with Seeliger's (1954) results on Ephedra.

The last point dealt with in the paper is the problem of growth of apex in *Chamaecyparis pisifera* and the nature of f. *squarrosa*. This is considered in the light of available data on the structure of shoot apices in f. *typica*, f. *squarrosa* and young seedlings.

Pattern of growth

When comparing f. *typica* and f. *squarrosa* apices it is seen that in f. *squarrosa* the pattern of growth is shifted towards more vigorous growth at the summit. However, it seems most likely that in both cases it is a question of the basal type of growth and that the difference consists in the weaker longitudinal growth at the summit in f. *typica* than in f. *squarrosa* (Fig. 20). The basal growth type of f. *typica* apices can be demonstrated by an analysis of pith mother cells. It can be assumed that cells *a* and *b* in Fig. 21 represent the same cell at different development stages. When cell *a* moves to the position occupied by cell *b* then some other cell situated higher up occupies position *a*. In other words when the segment *AB* increases to the length *BC* then the segment *OA* increases to the length *OB*. Thus, when the length of cells *a* and *b* and their positions are known the relative growth of the segments *OA* and *AB* of the shoot apices can be calculated. The relevant data, are assembled in Table 2. It is to be seen that when the segment *OA* increases by 30 per cent the segment *AB* grows at the same time by 200 per cent. The difference between the rate of longitudinal growth above the level of leaf primordia and in the zone of leaf primordia formation is sixfold. If the previous assumption that cell *a* on its way to point *b* does not divide is now rejected, cell *a* must be compared to a group consisting at the least of cell *b* and one neighbouring cell. The results of computations would then support even more forcibly our thesis.

Nature of F. *squarrosa*

F. squarrosa is concidered to be a juvenile form, i. e. a form in which a big tree has traits of seedling plants. It is, therefore, to be expected that shoot apices in the squarrosa form resemble apices in young seedlings. However, the present results do not support this supposition as f. *squarrosa* apices differ from apices of seedlings both by the rate of splitting of apical initials and by structural differentiation. It has been found, moreover, that f. *squarrosa* and f. *typica* apices differ in respect to features mentioned earlier, the former being more primitive than the latter. Consequently, only one conclusion is possible: the *squarrosa* form resemble more the hypothetical primitive form, which had to preceed in the evolution the present species *Chamaecyparis pisifera*, than young seedlings. *F. squarrosa* is thus not so much a juvenile form, as has been believed hitherto, but rather a primitive one.

LITERATURA

Allen G. S., 1947, Embryogeny and the development of the apical meristems of *Pseudotsuga*, III. Development of apical meristems, Amer. J. Bot. 34: 204.

Beissner L., 1879, Beobachtungen über aechte und falsche *Chamaecyparis (Retinospora)*, Gartenflora 28: 109.

Beissner L., 1888, Über Jugendformen von Pflanzen speciell Coniferen, Ber. d. d. bot. Ges. 6, 83.

Beissner L., 1909, Handbuch der Nadelholzkunde, Verlagsbuchhandlung Paul Parey, Berlin.

Buvat R., 1952, Structure, évolution et fonctionnement du méristème apical de quelques dicotyledones, Ann. Sci. Nat. Bot. 11 (13): 199—300.

Buvat R., 1955, Le méristème apical de la tige. L'Année biologique, 31: 598—656.

Cross G. L., 1939, The structure and development of the apical meristem in the shoots of *Taxodium distichum*. Bull. Torrey Bot. Club 66: 431.

Cross G. L., 1941, Some histogenic features of the shoot of *Cryptomeria japonica*, Amer. J. Bot. 28: 573.

Cross G. L., 1942, Structure of the apical meristem and development of the foliage leaves of *Cunninghamia lanceolata*, Amer. J. Bot. 29: 288.

Cross G. L., 1943, A comparison of the shoot apices of the *Sequoias*, Amer. J. Bot. 30: 130.

Camefort H., 1950, Structure du point végétatif de *Picea excelsa*, C. R. Acad. Sc. 231: 65.

Dermen H., 1947, Cytochimeras and histogenesis in cranberry, Amer. J. Bot. 34: 32.

Dermen H., 1951, Ontogeny of tissues in stem and leaf of cytochimeral apples, Amer. J. Bot. 38: 753.

Dermen H., 1953, Periclinal cytochimeras and origin of tissues in stem and leaf of peach, Amer. J. Bot. 40: 154.

Dingler H., 1882, Über das Scheitelwachstum des Gymnospermen-Stammes, Dissertation München.

Esau K., 1953, Plant Anatomy, p. 107. John Wiley and Sons, Inc. New York.

Esau K., Foster A. S., and Gifford E. M., 1954, Mitosis in the initiation zone of the shoot apex, VIII-e Congr. Internatl. Bot., Paris 1954. Rapports et Commun. Sect. 8: 262—263.

Foster A. S., 1938, Structure and growth of the shoot apex in Gingko biloba, Bull. Torrey Bot. Club: 65, 531.

Foster A. S., 1939, Problems of structure, growth and evolution in the shoot apex of seed plants, Bot. Review 5: 454.

Foster A. S., 1940, Further studies on zonal structure and growth of the shoot apex of *Cycas revoluta*, Amer. J. Bot. 27: 478.

Foster A. S., 1943, Zonal structure and growth of the shoot apex in *Microcycas calocoma*, Amer. J. Bot. 30: 56.

Foster A. S., 1941, Zonal structure of the shoot apex of *Dioon edule*, Amer. J. Bot. 28: 557.

Garrison R., 1949, Origin and development of axillary buds *Syringa vulgaris* L., Amer. J. Bot. 36: 205.

Gifford E. M., 1951, Ontogeny of the vegetative axillary bud in *Drimys winteri* var. *Chilensis*, Amer. J. Bot. 38: 234.

Griffith M. M., 1952, The structure and growth of the shoot apex in *Araucaria*, Amer. J. Bot. 39: 253.

Groom P., 1885, Über den Vegetationspunkt der Phanerogamen, Ber. d. dtsch. bot. Ges. 3: 303.

Gunckel J. E. and Wetmere R, H., 1946, Studies of development in long shoots and short shoots of *Gingko biloba* L., I. The origin and pattern of development of the cortex, pith and procambium, Amer. J. Bot. 33: 285.

Guttenberg H., 1955, Histologische Studien an *Cupressus sempervirens* und *Causarina distyla* Vent., Österr. Bot. Z. 102: 420.

Hamilton H. H., 1948, A developmental study of the apical meristem in four varieties of *Avena sativa* grown at two temperatus, Amer. J. Bot. 35: 656.

Hanstein J., 1868, Die Scheitelzellgruppe im Vegetationspunkt der Phanerogamen, Bonn 1868.

Hagerup O., 1933, Zur Organogenie und Phylogenie der Koniferen-Zapfen, Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab. Biologiske Meddelelser. 10: 7.

Hejnowicz Z., 1955, Growth distribution and cell arrangement in apical meristems, Acta Soc. Bot. Poloniae, 24: 583.

Hejnowicz Z., 1956, O pierwszej chimerze peryklinalnej wśród nagonasiennych, Acta Soc. Bot. Poloniae, 25: 181.

Hejnowicz Z., 1956a, Wzrost i różnicowanie w korzeniu *Phleum pratense*. II. Rozmieszczenie podziałów komórkowych, Acta Soc. Bot. Poloniae 25 (4): 615—628.

Johnson M. A., 1939, Structure of the shoot apex in *Zamia*, Bot. Gaz. 101: 189.

Johnson M. A., 1944, Zonal structure of the shoot apex in *Encephalartos*, *Bowenia* and *Macrozamia*, Bot. Gaz., 106: 26.

Kemp M., 1943, Morphological and ontogenic studies on *Torreya californica* Torr, I. The vegetative apex of the megasporangiate tree, Amer. J. Bot. 30: 504.

Koch L., 1891, Über Bau und Wachstum der Sprossspitze der Phanerogamen, I. Gymnospermen. Jb. f. wiss. Bot. 22: 491.

Korody E., 1937, Studien am Vegetationspunkt von *Abies concolor*, Beitr. Biol. Pflanz. 25: 23:

Korschelt P., 1884, Zur Frage uber das Scheitelwachstum bei der Phanerogamen, Jahrb. f. wiss. Bot. 15: 642.

Kramer A., 1885, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Fruchtblätter der Cupressineen u. s. w., Flora 67: 519.

Kundu B. C., and N. S. Rao, 1955, Origin and development of axillary buds in *Hibiscus cannabinus*, Amer. J. Bot. 42: 830.

Lance A., 1952, Sur la structure et le fonctionnement de point végétatif de *Vicia faba* L., Ann. Sc. Nat. Bot. 11: 301.

Lee C. L., 1953, Structure and development of hypodermis in *Dacrydium taxoides*, Amer. J. Bot. 40: 366.

Levis F. F. and Dowding E. S., 1924, The Anatomy of the buds of *Coniferae*, Ann. of Bot. 38: 217 (streszczenie w Bot. Zentralblatt 1924, vol. 4 str. 262).

Pfitzer C., 1871, Untersuchung über die Entwicklung des Embryo's der Coniferen, Bot. Ztg. 29: 893.

Pfitzer C., 1871, Beiträge zur Kenntnis der Hautgewebe der Pflanzen, Jahrb. f. wiss. Bot. 8: 16.

Popham R. A., 1952, Developmental plant anatomy. A workbook for use in a general course. Appendix: Principal types of vegetative shoot apex organization in vascular plants, Columbus, Ohio.

Russow E., 1872, Vergleichende Untersuchungen der Leitbundelkryptogamen mit Berücksichtigung der Phanerogamen, Mémoires de l'académie impériale des sciences de St. Pétersburg, 19: 178.

Sacher J. A., 1954, Strukture and seasonal activity of the shoot apices of *Pinus lambertiana* and *Pinus ponderosa*, Amer. J. Bot. 41, 749.

Sacher J. A., 1955, Dwarf shoot ontogeny in *Pinus lambertiana*, Amer. J. Bot. 42: 784. c.kMH1

Satina S., Blakeslee A. F. and Avery A., 1940, Demonstration of the three germ layers in the shoot apex of *Datura* by means of induced polyploidy in periclinal chimeras, Amer. J. Bot. 27: 895.

Schaffalitzky de Muckadell, 1954, Juvenile stages in woody plants, Physiologia Plantarum 7: 782.

Sharman B. C., 1945, Leaf and bud initiation in the *Graminae*, Bot. Gaz. 106: 269.

Schmidt A., 1924, Histologische Studien an phanerogamen Sprossvegetationspunkten, Bot. Archiv 8: 345.

Schwenderer S., 1879, Über Scheitelwachstum mit mehreren Scheitelzellen, Sitzungsber. d. Ges. naturforschernder Freunde zu Berlin vom 16. December 1879.

Schwendener S., 1885, Über Scheitelwachstum und Blattstellungen, Sitzungsber. d. k. pr. Akad. d. Wiss. zu Berlin 22.X.1885.

Schnabel V., 1941, Der Bau der Sprossvegetationspunkte von Honckenya, *Silene maritima, Dianthus caryophyllus* und *Clematis paniculata,* Bot. Arch. 42: 461.

Seeliger I., 1954, Studien am Sprossvegetationskegel von *Ephedra fragilis* var. *campylopoda,* Flora 141: 114.

Seeliger I., 1955, Studien am Sprossvegetationskegel von *Thujopsis dolabrata,* Flora 142: 183.

Skrowiszewski 1873, Über die Entwicklung des Embryo bei der Weymouthkiefer *(Pinus strobus),* Just. botan. Jahresbericht 1: 204.

Sterling C., 1945, Growth and vascular development in the shoot apex of *Sequoia sempervirens* (Lamb.) Endl., I. Structure and growth of the shoot apex, Amer. J. Bot. 32: 118. W:n

Sterling C., 1946, Organisation of the shoot of *Pseudotsuga taxifolia* (Lamb.) Britt. I. Structure of the shoot apex, Amer. J. Bot. 33: 742.

Sterling C., 1947, Organisation of the shoot of *Pseudotsuga taxifolia* (Lamb.) Britt, II. Vascularization, Amer. J. Bot. 34: 272.

Strasburger E., 1872, Die Coniferen und die Gnetaceen, Jena.

Wardlaw C. W., 1952, Comparative observations on the shoot apices of vascular plants, New Phytol. 52: 195.

Wardlaw C. W., 1954, The chemical concept of organisation in plants, New Phytol. 54: 303.

Wardlaw C. W., 1955, Embryogenesis in Plants, London, Methuen.

White D. J. B., 1955, The architecture of the stem apex und the origin and development of the axillary buds in seedlings of *Acer pseudoplatanus* L., Ann. Bot. 19: 437.

Wóycicki St., 1954, On the origin of the *Retinospora* forms in *Thuja, Biota* and *Chamaecyparis,* Acta Soc. Bot. Poloniae. 23: 443.

Tablica I — Plate I

Wierzchołki pędu *Chamaecyparis pisifera typica* (pow. 300 ×); fot. 2, 8, 6 — barwione hematoksyliną żel. + tanina; fot. 1, 3, 4, 5, 7, 9 — barwione taniną
Shoot apices of *Chamaecyparis pisifera typica*, × 300; phot. 2, 8, 6 — stained with iron hematoxylin and tannin; phot. 1, 3, 4, 5, 7, 9 — stained with tannin

Tablica II — Plate II

Wierzchołki pędu *Ch. pisifera squarrosa* (z Wrocławia), (pow. 300 ×); fot. 1, 3, 4, 6, 7, 8, 9 — barwione hematoksyliną żel. + tanina; fot. 2, 5 — barwione taniną
Shoot apices of *Ch. pisifera squarrosa* (from Wrocław), (× 300); phot. 1, 3, 4, 6, 7, 8, 9 — stained with iron hematoxlin and tannin; 2, 5 — stained with tannin

Tablica III — Plate III

Fot. 1—4 — wierzchołki pędu *Ch. pisifera squarrosa* (z Arboretum w Kórniku): 1 — z zacienionej części korony, 2—4 — z oświetlonej części korony (pow. 300 ×) fot. 5, 6 — wierzchołki pędu *Ch. pisifera plumosa* (pow. 300 ×); fot. 7—9 — centralne przekroje podłużne przez wierzchołki pachwinowe *Ch. pisifera typica* (pow. 300 ×)
Phot. 1—4 — Shoot apices of *Ch. pisifera squarrosa* (from the Arboretum in Kórnik): 1 — apices from shaded side of tree, 2—4 — from sunny side of tree (× 300); phot. 5. 6 — Shoot apices of *Ch. pisifera plumosa* (× 300); phot. 7—9 — Central longitudinal sections through axillary buds of *Ch. pisifera typica* (× 300)

Tablica IV — Plate IV

Wierzchołki siewek w różnych stadiach rozwoju (pow. 300 ×); fot. 1 — wytwarzanie 2-go okółka zawiązków liści; fot. 2 — po wytworzeniu 2-go okółka zawiązków liści; fot. 3 — początek wytwarzania zawiązków liści 3-go okółka; fot. 4 — w stadium rozwiniętych 6 okółków liści; fot. 5, 6 — bezpośrednio przed okresem przechodzenia w stadium dorosłe; fot. 7 — bezpośrednio po przejściu w stadium dorosłe; fot. 8, 9 — wierzchołki starszych siewek, które zachowały postać młodocianą; fot. 5, 6 — barwione hematoksyliną, reszta taniną
Apices of seedlings in various developmental stages (× 300); phot. 1 — formation of 2nd node of leaf primordia; phot. 2 — after formation of 2nd node of leaf primordia; phot. 3 — beginning of formation of leaf primordia of 3d node; phot. 4 — stage when 6 leaf nodes are developed; phot. 5, 6 — stage directly preceeding maturity; phot. 7 — directly after reaching maturity; phot. 8, 9 — apices of older seedlings persisting in juvenile form; phot. 5, 6 — stained with iron hematoxylin, others with tannin

Tablica V — Plate V

Serie przekrojów poprzecznych przez wierzchołki pędu (pow. 300 ×); fot. 1—4 — *Ch. pisifera typica:* 1 — powyżej najmłodszych zawiązków liści, 2 — na poziomie pachwin najmłodszych zawiązków, 3 — na poziomie podstaw najmłodszych zawiązków, 4 — na poziomie pachwin drugiego okółka zawiązków; barwione taniną; fot. 5, 6 — jak fot. 1 i 2 z tym, że barwione hematoksyliną; fot. 7—9 — jak fot. 1, 2 i 3; fot. 10, 11 — jak fot. 1 i 3, ale *Ch. pisifera plumosa* barwione hematoksyliną; fot. 12—14 — jak fot. 1, 2 i 3, ale z *Ch. pisifera squarrosa,* barwione taniną

Series of transverse sections through shoot apices, (× 300) phot. 1—4 *Ch. pisifera typica:* 1 — above the youngest leaf primordia, 2 — at level of axils of youngest primordia, 3 — at level of base of youngest primordia, 4 — at level of axils of 2nd node of primordia (stained with hematoxylin); phot. 5, 6 — same as 1 and 2, but stained with tannin; phot. 7—9 — same as 1, 2 and 3; phot. 10, 11 — same as 1 and 3, but in *Ch. pisifera plumosa,* stained with hematoxylin; phot. 12—14 — same as 1, 2 and 3, but in *Ch. pisifera squarrosa,* stained with tannin

Tablica VI — Plate VI

Fot. 1—4. Seria przekrojów poprzecznych przez wierzchołek siewki przed wytworzeniem 4-go okółka zawiązków liści: 1 — powyżej najmłodszych zawiązków liści, 2 — na poziomie pachwin najmłodszych zawiązków liści, 3 — u podstawy najmłodszych zawiązków liści, 4 — na poziomie pachwin 2-giej pary zawiązków liści (pow. 300 ×)

Fot. 5, 6. Pachwina zawiązka łuski wspierającej szyszki żeńskiej: 5 — na centralnym przekroju w płaszczyźnie prostnic, 6 — na centralnym przekroju między prostnicami — widać primordium zalążka (pow. 300 ×)

Fot. 7, 8. Wierzchołki młodych kwiatów męskich: 7 — w czasie wytwarzania ostatnich zawiązków liści, 8 — po wytworzeniu ostatnich zawiązków i po utracie właściwości merystematycznych — przekrojony w płaszczyźnie prostopadłej do ostatnich zawiązków liści (pow. 300 ×)

Fot. 9. Przekrój poprzeczny przez wierzchołek młodego kwiatu męskiego na poziomie szczytu wierzchołka (pow. 300 ×)

Fot. 10. Wierzchołek młodej szyszki żeńskiej *Ch. pisifera*

Fot. 11. Wierzchołek młodej szyszki żeńskiej *Ch. pisifera* stadium późniejsze niż na fot. 10 (pow. 300 ×)

Phot. 1—4. Series of transverse sections through apex of seedling prior to the formation of the 4th node of leaf primordia: 1 — above the youngest leaf primordia, 2 — at level of axils of youngest leaf primordia, 3 — at base of youngest leaf primordia, 4 — at level of axils of 2nd pair of leaf primordia (× 300)

Phot. 5, 6. Axil of primordium of bract scale in female cone: 5 — central section in the orthostichous plane, 6 — central section between orthostichies, the primordium of ovule is visible (× 300)

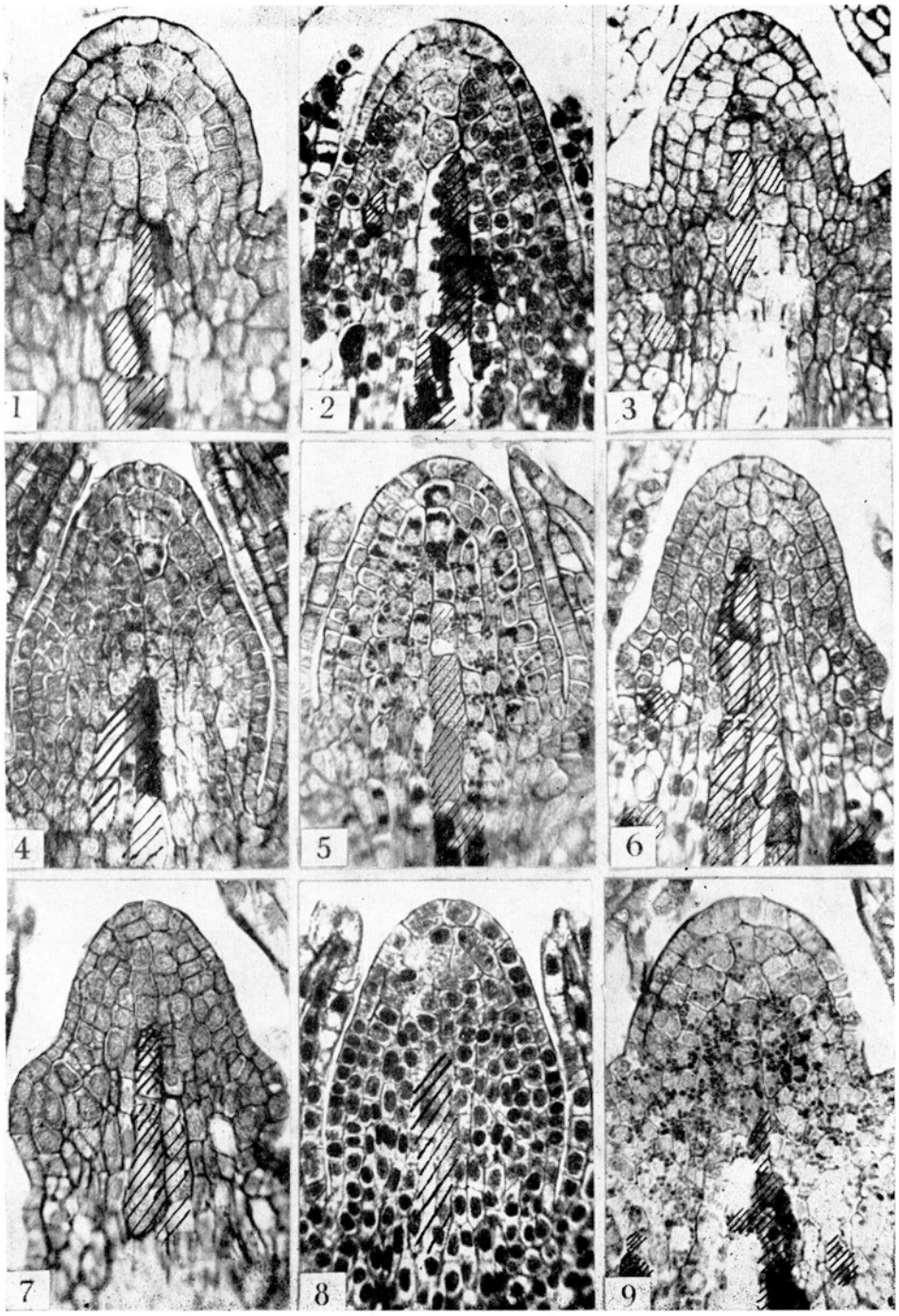
Phot. 7, 8. Apices of young male flowers: 7 — at the time of formation of last leaf primordia, 8 — after formation of last primordia and after losing meristematic properties, section in the plane normal to last leaf primordia (× 300)

Phot. 9. Transverse section through apex of a young male flower at level of the summit (× 300)

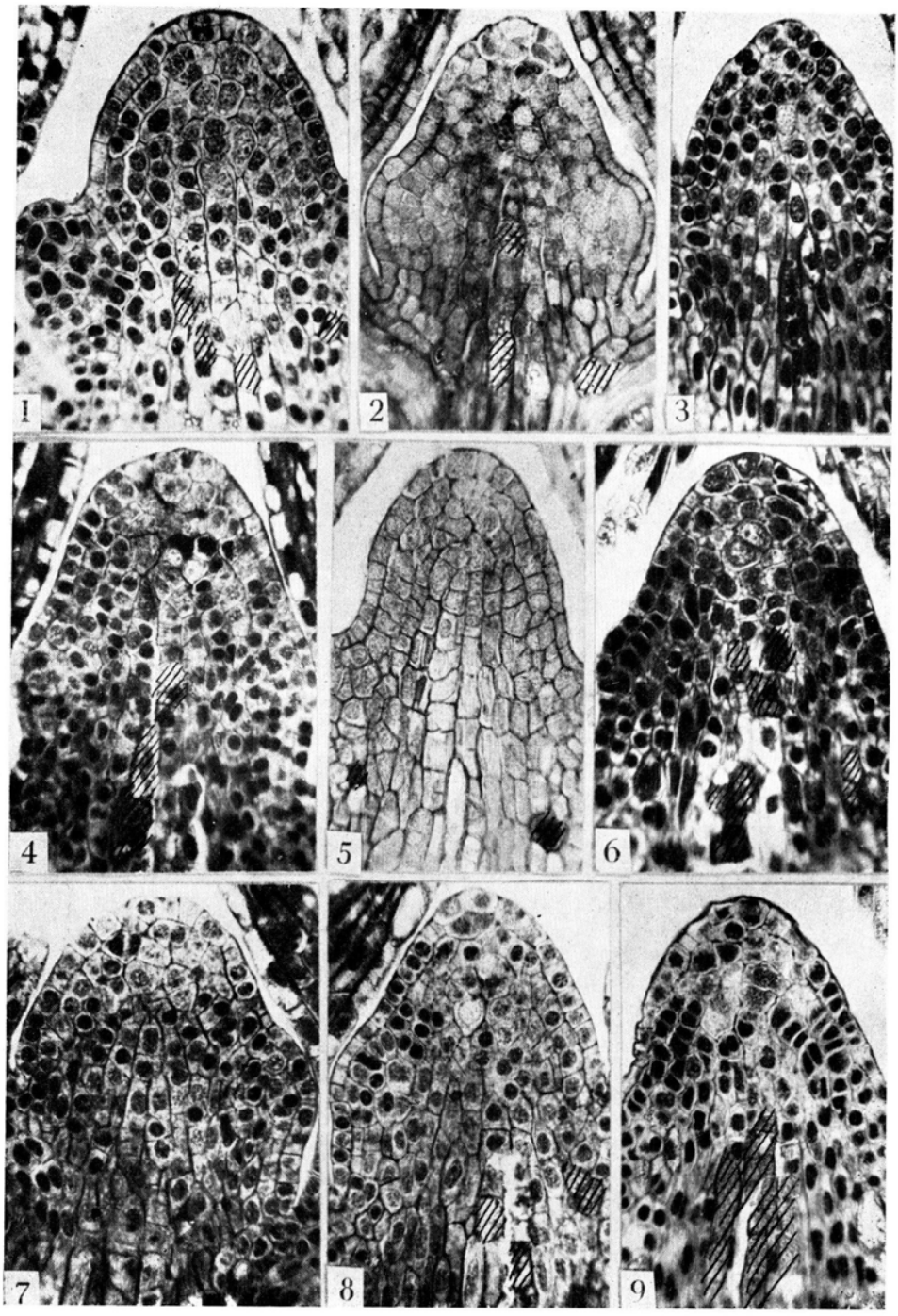
Phot. 10. Apex of young female cone of *Ch. pisifera*

Phot. 11. Apex of young female cone of *Ch. pisifera* at a stage somewhat later than in 10 (× 300)

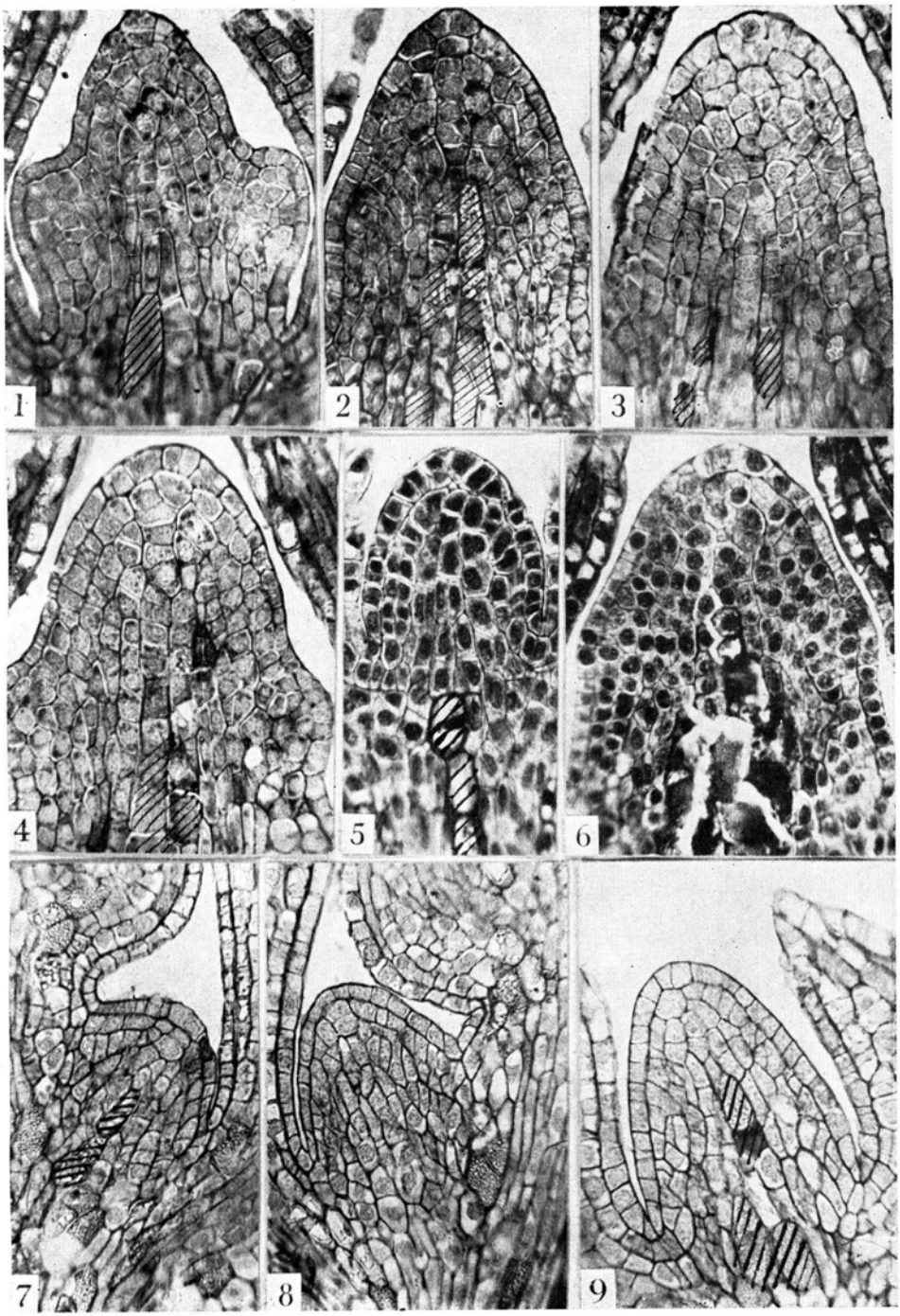
TABLICA I — PLATE I



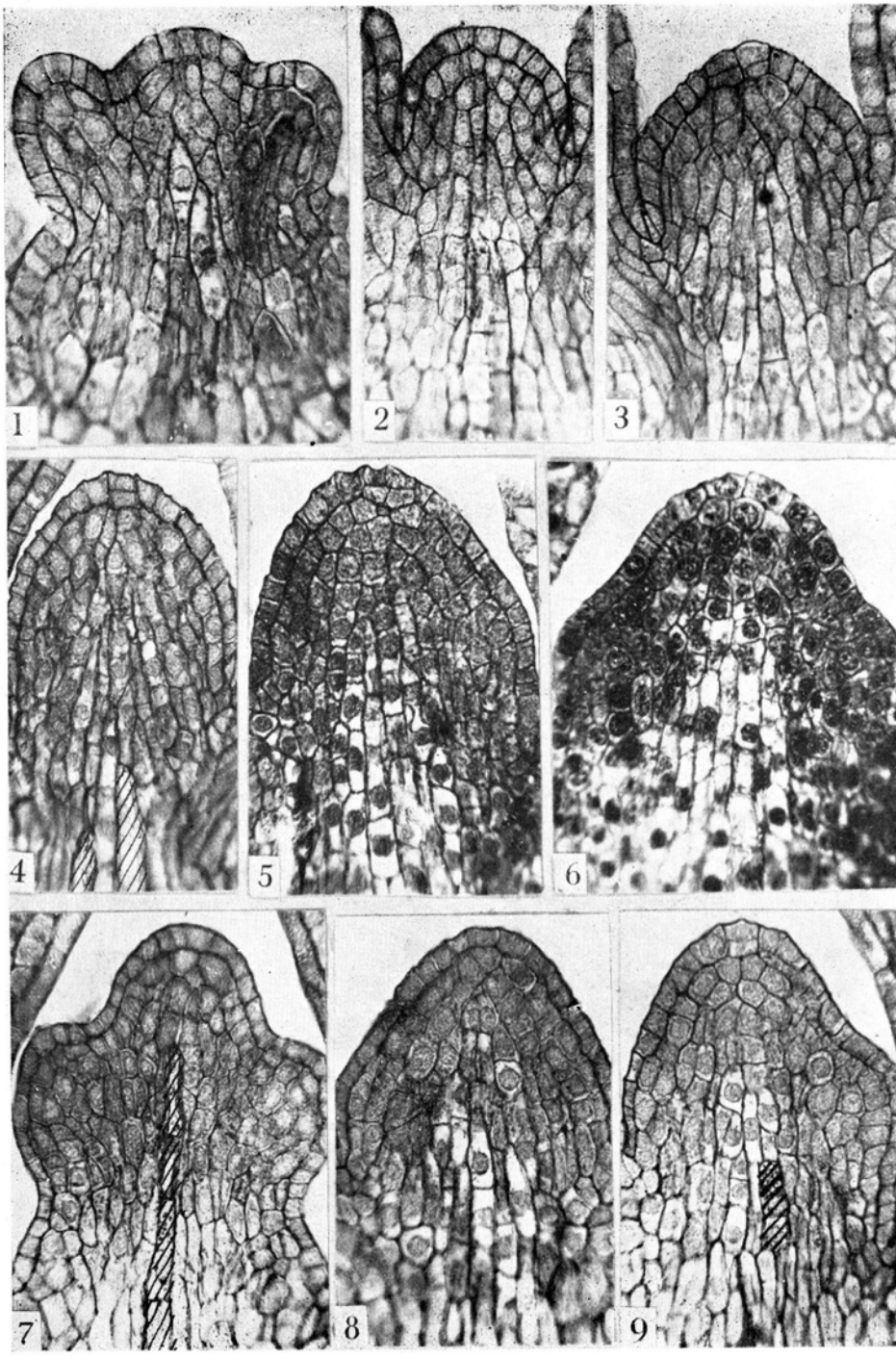
TABLICA II — PLATE II



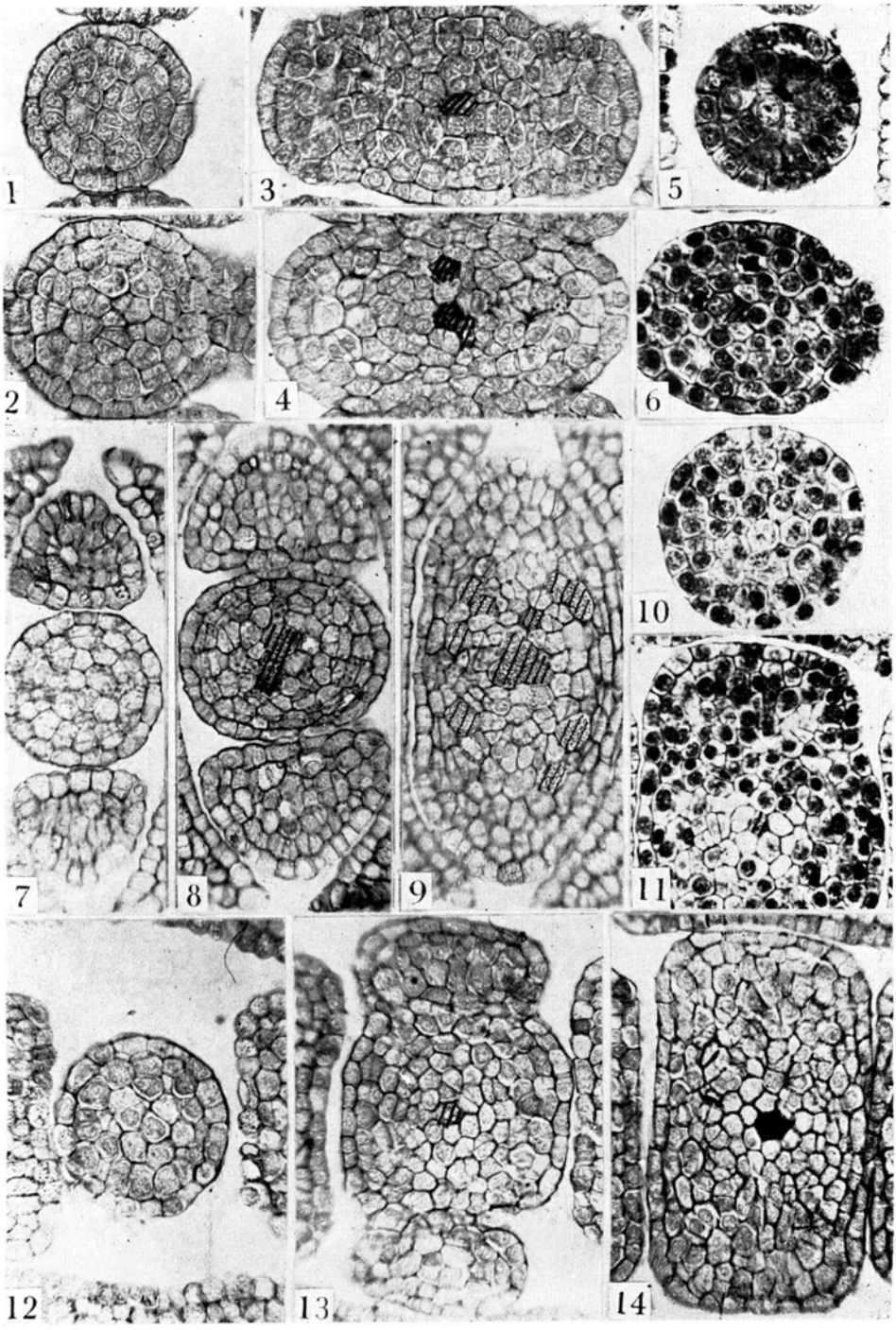
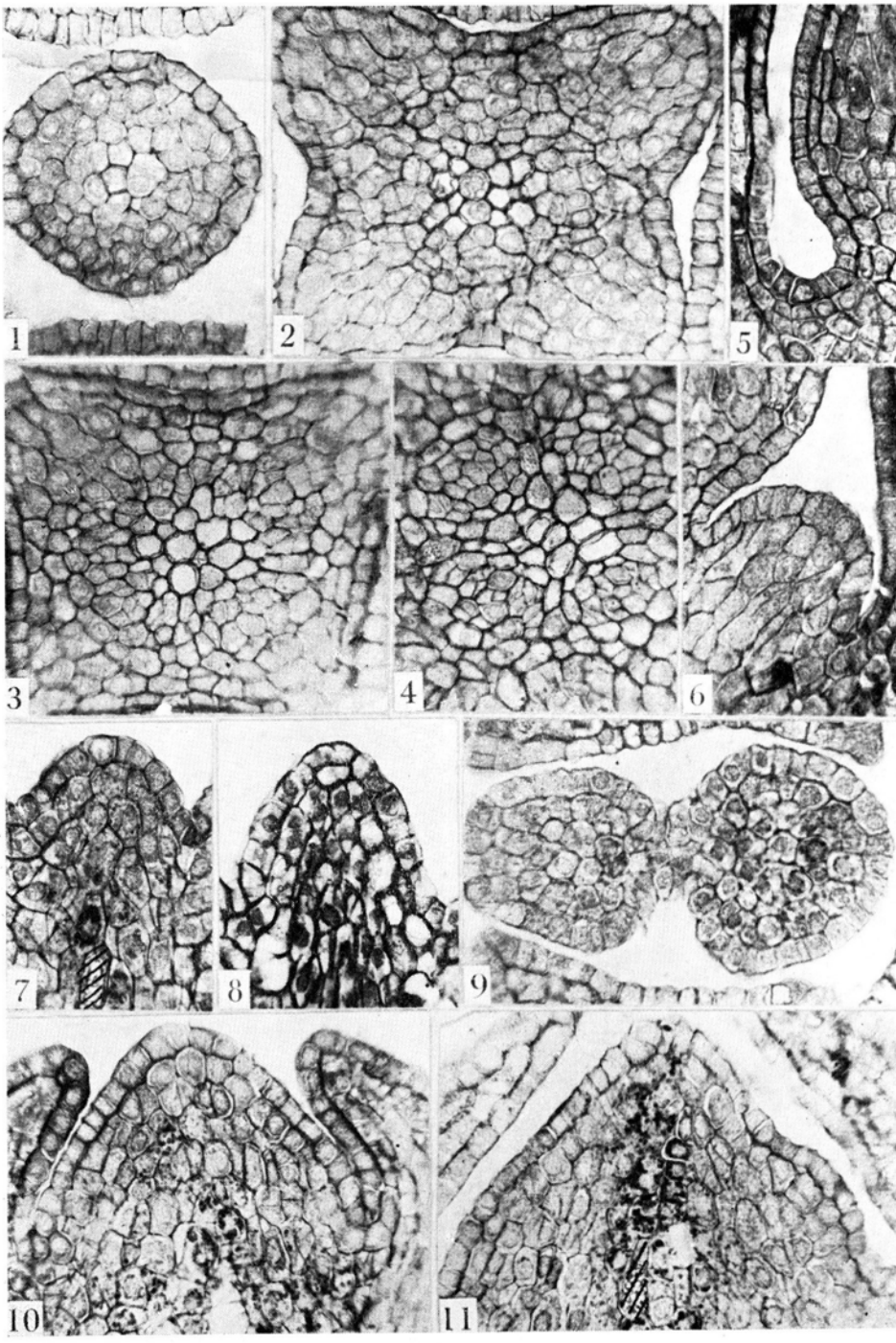
TABLICA III — PLATE III



TABLICA IV — PLATE IV



TABLICA V — PLATE V



TABLICA VI — PLATE VI