Natura niektórych form *pariegata* w rodzinie *Cupressaceae*

Nature of the some forms variegata in Cupressaceae

A. HEJNOWICZ, Z. HEJNOWICZ

W poprzedniej pracy (Hejnowicz 1956) wykazano, że forma *variegata* jałowca sabińskiego jest stale rozszczepiającą się chimera peryklinalną. Zewnętrzny komponent tej chimery jest niezdolny do wytwarzania chlorofilu, podczas gdy drugi, wewnętrzny jest normalny. W zielonych pędach „biały” komponent ograniczony jest do skórki i dzięki temu w makroskopowej obserwacji niczym nie zdradza swej obecności. Daje się on wykryć dopiero w badaniu mikroskopowym; skórka nie posiada chloroplastów nawet w komórkach szparkowych. Wytwarzanie pędów sektorialnych i jednolicie białych (*status albocinctus* według terminologii Wettsteina 1937) charakterystycznych dla tej formy jest niczym innym jak ujawnianiem się zewnętrznego komponenta — rozszczepianiem się chimery — w rezultacie podziałów peryklinalnych w jego komórkach inicjalnych na szczycie wierzchołka.

Formy *variegata* badane w niniejszej pracy są podobne do *Juniperus Sabina variegata* pod względem typu wariegacji. Oprócz normalnych zielonych pędów posiadają one rozproszone po całej roślinie pędy z chlorotycznymi (białymi względnie żółtymi) sektorami, z których z kolei wyrastają pędy jednolicie białe względnie żółte. Różnice dostrzegalne gołym okiem w porównaniu z *Juniperus Sabina variegata* dotyczą częstotliwości pojawiania się chlorotycznych pędów oraz stopnia utraty przez nie zielonego zabarwienia.

Jest rzeczą najzupełniej oczywistą, że dla wszystkich tych form łącznie z *Juniperus Sabina variegata* należy doszukiwać się wspólnego mechanizmu wariegacji. A więc, skoro wariegację *Juniperus Sabina variegata* wyjaśniono przy pomocy hipotezy o stale rozszczepiającej się peryklinalnej chimerze, tę samą hipotezę należało wypróbować na pozostałych formach.

Pęd jakiegś rośliny jest chimera, jeżeli zgodnie z definicją chimery (patrz Hejnowicz 1956) utworzony jest z co najmniej dwóch geno-

typowo (idiotypowo) odmiennych kategorii tkanek, czyli komponentów chimery biorących początek z własnych komórek inicjalnych. W wypadku chimery peryklinalnej tkanki jednego komponenta łącznie z komórkami inicjalnymi okrywają tkanki komponenta drugiego.

Komponenty chimery mogą się różnić pod względem rozmaitych cech (zespół chromosomów, chloroplasty, barwiki w soku komórkowym, wielkość komórek itp.). Dla każdej z tych cech ponadto może istnieć wiele stopni zróżnicowania między komponentami. Zwłaszcza należy się liczyć z możliwością istnienia wielu stopni różnic w wykształceniu chloroplastów — od krańcowego wypadku, jaki przedstawia *Juniperus Sabina variegata* (chloroplasty normalne i chloroplastów brak), do drugiej krańcowości z defektem chloroplastów ledwie dostrzegalnym. Można więc oczekiwać, że nie u wszystkich „biało-zielonych“ chimer wśród szpilkowych komponenty będą się różniły w tak krańcowy sposób, jak u *Juniperus Sabina variegata*.

Hipoteza o stale rozszczepiającej się peryklinalnej chimerze zakłada, że zielone pędy interesujących nas form są jednowarstwowymi chimerami peryklinalnymi, a więc, że skórka tych pędów należy do innego komponenta niż pozostała część pędu. Należałaby ona do tego komponenta, który tworzy białe względnie żółte pędy w miejscach rozszczepiania się chimery peryklinalnej. Wynika stąd pierwsze zadanie w niniejszej pracy: po zapoznaniu się z właściwościami tkanek chlorotycznych pędów, zbadać skórkę pędów zielonych, a w szczególności komórki szparkowe, które, jak wiadomo, normalnie zawierają chloroplasty.

Definicja chimery mówi o oddzielnych komórkach inicjalnych dla każdego komponenta. W wypadku chimery peryklinalnej muszą istnieć co najmniej dwa piętra komórek inicjalnych, a więc wierzchołek choćby czasowo musi mieć budowę typu tunika-korpus. W wypadku stale rozszczepiającej się chimery peryklinalnej w komórkach inicjalnych warstwy powierzchniowej muszą od czasu do czasu występować podziały peryklinalne, tak jak to się dzieje na wierzchołkach *Juniperus Sabina variegata*. Stąd więc drugie zadanie: zbadać wierzchołki omawianych form.

MATERIAŁ I METODA

Pracą niniejszą zostały objęte formy *variegata* z rodziny *Cupressaceae* rosnące w Arboretum Kórnickim, a mianowicie: *Chamaecyparis pisifera aureo-variegata* hort., *Chamaecyparis pisifera filifera aureo-variegata* hort. i *Juniperus chinensis variegata* hort.

Badania na obecność chlorofilu przeprowadzono przy zastosowaniu urządzenia fluorescencyjnego ze światłem fioletowym. Do tego celu użyto „Kleines Mikroprojectionsgerät“ Zeissa i mikroskop z normalną niekwar-

cową optyką. Jako filtr dla światła wzbudzającego fluorescencję zastosowano kuwetę o grubości 50 mm wypełnioną 30% roztworem siarczanu miedzi w 20% amoniaku. Filtr wygaszający promienie fioletowe na zewnątrz preparatu stanowił nasycony roztwór K_2CrO_4 w formie warstwy o grubości 1 mm nad górną soczewką okularu. W urządzeniu tym czerwona fluorescencja chlorofilu była silniejsza i dzięki temu wyraźniejsza niż w oryginalnym urządzeniu fluorescencyjnym Zeissa. Obecność chlorofilu (fluorescencję chlorofilu) sprawdzano na ręcznych, świeżo przygotowywanych skrawkach.

Wierzchołki pędu badano na przekrojach podłużnych przygotowanych według metody parafinowej, krojonych na mikrotomie i barwionych tanią z chlorkiem żelazowym. Przy ustalaniu stanu komórek inicjalnych warstwy okrywającej (rozszczipione czy też nie) brano pod uwagę oprócz centralnych przekrojów również przekroje sąsiednie.

Badania fluorescencyjne i opis wariegacji przeprowadzono w okresie zimowym (luty 1957 r.), zaś badania wierzchołków na materiale utrwalconym w sierpniu 1956 r.

WYNIKI

OPIS WARIEGACJI

Juniperus chinensis variegata hort.

Oprócz pędów zielonych (łuskowatych i igiełkowatych) forma ta posiada drobne gałązki białe (względnie sektorialne zielono-białe) rozproszone po całej roślinie. Pędy sektorialne stanowią przedłużenie pędów zielonych. Sektory są ostro odgraniczone. Pędy boczne wyrastające z białych sektorów są białe, z sektorów zielonych są zielone. Zwykle również wierzchołek sektorialny po pewnym czasie staje się cały biały w rezultacie powiększania się białego sektora.

Przekształcanie się wierzchołków zielonych w sektorialne zachodzi w ciągu całego roku. Pędy białe są krótkotrwale; nie żyją dłużej niż jeden rok. Równolegle więc z wytwarzaniem coraz to nowych białych pędów zachodzi stała ich eliminacja. Ilość punktów wytwarzania białych pędów nie jest duża; w każdym razie jest wyraźnie mniejsza niż u *Juniperus Sabina variegata*.

Na białych pędach sporadycznie mogą występować listki z wysepkami zielonej tkanki. Nie zaobserwowano dotąd wyrastania pędów zielonych z pędów białych, jak to podaje Küster (1919). W każdym razie, oprócz tkanki zielonej tworzącej podobnie jak u *Juniperus Sabina variegata* ciągły system, istnieć może tkanka zielona poza tym systemem wytwarzana *de novo*.

Chamaecyparis pisifera aureo-variegata

U formy tej na końcach zielonych pędów pojawiają się podobnie jak u formy poprzednio opisanej żółte, chlorotyczne, ostro od zielonej części pędu odgraniczone sektory, z których z kolei wyrastają jednolite pędy boczne. Pąki wierzchołkowe tych chlorotycznych pędów są z lekka zazielenione. Żółte gałązki tej formy żyją nieco dłużej i dzięki temu osiągną nieco większe rozmiary niż białe gałązki u *Juniperus chinensis variegata* i *Juniperus Sabina variegata*. Po pewnym czasie jednak również one obumierają. Ilość punktów wytwarzania żółtych sektorów jest mniejsza niż u *Juniperus Sabina variegata* i mniej więcej taka sama, jak u *Juniperus chinensis variegata*.

Chamaecyparis pisifera filifera aureo-variegata hort.

Pod względem wariegacji przedstawia taki sam typ, jak forma poprzednia. Różnice między tymi formami są tego samego rodzaju, jak między zwykłą formą *Chamaecyparis pisifera* i formą *filifera*. Pędy chlorotyczne są lekko zazielenione zwłaszcza w obrębie pąków.

BADANIA W URZĄDZENIU FLUORESCENCYJNYM

Badania fluorescencyjne miały za zadanie ustalić, czy w komórkach chlorotycznego komponenta domniemanych chimer występuje chlorofil czy też nie. Badaniom tym poddane zostały tkanki pędów chlorotycznych oraz skórka pędów zielonych, o której w myśl postawionej hipotezy można było sądzić, że należy do zewnętrznego chlorotycznego komponenta chimery. Oprócz form, którymi zajmuje się niniejsza praca badania te objęły również *Juniperus Sabina variegata*. Wyniki zestawione są w tabeli 1.

Jak z powyższego zestawienia wynika, jedynie *Juniperus Sabina variegata* utworzony jest z komponentów krańcowo różniących się co do zawartości chlorofilu. U innych form, jeżeli w ogóle są one chimerami, cechą zewnętrznego komponenta jest nie całkowity brak chlorofilu, ale defekt chloroplastów pogłębiający się w miarę rozwoju komórek. Defekt ten nie ujawnia się w komórkach szparkowych zielonych pędów u obu form *Chamaecyparis*. Może nie ujawniać się również w przypadkowo rozmieszczonych komórkach lub grupach komórek chlorotycznych pędów *Juniperus chinensis variegata*.

WIERZCHOŁKI PĘDÓW

Zbadano wierzchołki zielonych pędów *Juniperus chinensis variegata* i *Chamaecyparis pisifera aureo-variegata*. Ogólnie rzecz biorąc, pod wzglę-

Tabela 1 — Table 1

Występowanie chlorofilu w tkankach form *variegata*
Occurrence of chlorophyll in tissues of the forms *variegata*

Nazwa formy Name of the form	W tkankach pędów chlorotycznych (z wyjątkiem skórki) In tissues of chlorotic shoots (excepting the epidermis)		W komórkach szparkowych In the guard cells	
	W obrębie pąka wierzchołkowego In the bud	Poza pąkiem wierzchołk. Beyond the bud	Pędów zielonych Of the green shoots	Pędów chlorotycznych Of the chlorotic shoots
<i>Juniperus Sabina variegata</i>	Brak Lack	Brak Lack	Brak Lack	Brak Lack
<i>Juniperus chinensis variegata</i>	Nieco Fair	Ślady * Trace	Brak Lack	Brak Lack
<i>Chamaecyparis pisifera aureo-variegata</i>	Dość obficie Fairly abundant	Ślady Trace	Obficie Abundant	W starszych liściach brak Beyond the bud lack
<i>Chamaecyparis pisifera filifera aureo-variegata</i>	Dość obficie Enough abundant	Ślady Trace	Obficie Abundant	Jak poprzednio As previous
Kontrolne The control	—	—	Obficie Abundant	—

Skala: brak, ślady, nieco, dość obficie, obficie.

The scale: lack, trace, fair fairly abundant, abundant.

* Uwagi: W pojedynczych komórkach względnie grupach komórek przypadkowo rozmieszczonych występują normalne chloroplasty, co zresztą jest widoczne bez uroscencji.

dem interesujących nas cech są one podobne do wierzchołków *Juniperus Sabina variegata*. We wszystkich dzielących się antyklinalnie wypadkach istnieje powierzchniowa warstwa komórek. Peryklinalne podziały w obrębie tej warstwy prowadzące do odnawiania komórek inicjalnych wewnętrznej części wierzchołka występują sporadycznie tylko na szczycie wierzchołków. Na 87 wierzchołków *Juniperus chinensis variegata* tylko 8 (9%) posiadało komórki warstwy powierzchniowej rozszczepione (Tab. 1, fot. 3), pozostałe miały jakby tunikę. U *Chamaecyparis pisifera aureo-variegata* na 57 wierzchołków 7 (12%) miało rozszczepioną „tunikę“.

Sposób wzrostu wierzchołków, jak można sądzić na podstawie układu komórek, jest taki sam, jak u *Juniperus Sabina variegata*, to znaczy wierzchołki rosną według bazalnego typu wzrostu.

Rozważając wierzchołki pod kątem zagadnienia chimer w zasadzie nie interesuje nas zróżnicowanie strukturalne (chyba że wiąże się ono bezpośrednio ze sposobem wzrostu wierzchołka). Tym niemniej warto tu zwrócić uwagę na wyraźnie zaznaczającą się depresję charakteru merystatycznego w centrum wierzchołków *Juniperus chinensis variegata*. Należy ją homologizować, jak się wydaje (Hejnowicz 1957), ze strefą centralnych komórek macierzystych tak charakterystyczną dla wierzchołków niższych nagonasiennych.

Porównując zdjęcie na tab. 1 nie trudno dostrzec, że komórki na wierzchołkach *Juniperus chinensis variegata* są wyraźnie większe niż u form *Chamaecyparis pisifera* (podobne różnice występują między *J. chinensis variegata* a *Jun. Sabina variegata*). W związku z tym warto przypomnieć, że *Jun. chinensis* jest tetraploidem — $2n = 44$ (Sax &, 1925, cyt. wg Darlingtona 1945). Forma *variegata* tego gatunku, jak stwierdziliśmy, posiada również $2n = 44$ chromosomy. Równocześnie stwierdziliśmy, że formy *variegata* pozostałych omawianych gatunków są diploidami — $2n = 22$. Podobne różnice w rozmiarach komórek na wierzchołkach skorelowane z ilością chromosomów u szpilkowych opisał Cross (1945) dla *Sequoia* i *Sequoiadendron*.

OMÓWIENIE WYNIKÓW

Stosunki panujące na wierzchołkach pędu omawianych form pozwalają na przyjęcie hipotezy, że formy te są stale rozszczepiającymi się peryklinalnymi chimeraми. Na podstawie tej hipotezy można przewidzieć pewne fakty i zależności. Mianowicie, jeżeli u danej formy, o której przy-

Tabela 2 — Table 2

Nazwa Name	Ilość wierzchołków z rozszczepioną „tuniką“ Number of apices with „tunica“ dividing periclinally	Wytwarzanie pędów chlorotycznych w porównaniu z <i>Jun. Sab. v.</i> Formation of chlorotic shoots in comparison with <i>Jun. Sab. v.</i>
<i>Juniperus Sabina variegata</i>	58%	—
<i>Juniperus chinensis variegata</i>	9%	Rzadziej Less often
<i>Chamaecyparis pisifera aureo-variegata</i>	12%	Rzadziej Less often

puszcza się, że jest stale rozszczepiającą się chimerą peryklinalną, częstotliwość wytwarzania chlorotycznych pędów jest mniejsza niż u *Juniperus Sabina variegata*, to można przewidywać, że również częstotliwość podziałów peryklinalnych w komórkach inicjalnych warstwy okrywającej będzie mniejsza.

Dane przedstawione na tabeli 2 potwierdzają nasze przewidywania. Hipoteza została w ten sposób sprawdzona.

Pozostają do wyjaśnienia takie fakty, jak występowanie śladów chlorofilu w chlorotycznych komponentach badanych form. Już we wstępie zwrócono uwagę na to, że komponenty chimery niekoniecznie muszą się różnić w skali „chloroplasty są — chloroplastów brak”. Nie nasuwa również trudności wyjaśnienie faktu ponownego zazieleniania się, to znaczy występowania normalnych zielonych komórek w komponencie chlorotycznym. Przede wszystkim należy przypomnieć, że defekt chloroplastów u tych roślin rozwija się i pogłębia w miarę dojrzewania komórek. Każda zatem komórka chlorotycznego komponenta ma potencjalną możliwość posiadania chloroplastów. Możliwość ta normalnie nie może być zrealizowana ze względu na przyczyny powodujące stopniowy zanik chlorofilu. Niekiedy jednak, jak wynika z przedstawionych danych, przyczyny te przestają działać w pojedynczych przypadkowo dobranych komórkach, w rezultacie czego komórki takie oraz ich komórki potomne rozwijają normalne chloroplasty. Powtórne zazielenianie się ma wszelkie cechy mutacji: przede wszystkim jest zjawiskiem przypadkowym.

Pozorną trudność w przyjęciu hipotezy, że zielone pędy *Chamaecyparis pisifera variegata* są peryklinalnymi chimerami, stanowi fakt występowania chloroplastów w ich komórkach szparkowych. Wyjaśniając ten fakt przede wszystkim należy przypomnieć, że wiele niewątpliwych chimer u dwuliściennych, których skórka należy do komponenta „białego”, wykształca normalne chloroplasty w komórkach szparkowych (Thielke, 1954). Prawdopodobnie w komórkach szparkowych istnieją szczególnie warunki nie pozwalające na ujawnianie się niektórych rodzajów defektów chloroplastów. Występowanie chloroplastów w komórkach szparkowych na zielonych pędach przy ich jednoczesnej nieobecności w komórkach szparkowych na pędach białych u obu form *Chamaecyparis pisifera* można tłumaczyć stymulującym wpływem sąsiedniej tkanki na te komórki.

Chimeralną naturę *Juniperus Sabina variegata* i *Juniperus chinensis variegata* łatwo było ustalić dzięki temu, że posiadają one „białe” płaszcze na pędach zielonych. Nie trudno jednak przez analogię zrozumieć naturę bardziej skomplikowanych form *Chamaecyparis pisifera*.

Hipoteza postawiona w poprzedniej pracy dla *Juniperus Sabina variegata* ułatwiła poznanie natury innych form *variegata* w tej samej ro-

dzinie. Zarazem jednak pozytywny wynik sprawdzenia tej hipotezy na innych formach pozwolił ją ugruntować również w odniesieniu do *Juniperus Sabina variegata*.

WNIOSKI

Juniperus chinensis variegata hort., *Chamaecyparis pisifera aureo-variegata* hort. i *Chamaecyparis pisifera filifera aureo-variegata* są stale rozszczepiającymi się peryklinalnymi chimeraми podobnie jak *Juniperus Sabina variegata*.

Zakład Dendrologii i Pomologii PAN w Kórniku

i

Instytut Botaniczny Uniwersytetu Wrocławskiego

(Wpłynęło dn. 5.3.1957 r.)

SUMMARY

Juniperus chinensis variegata hort., *Chamaecyparis pisifera aureo-variegata* hort. and *Chamaecyparis pisifera filifera aureo-variegata* hort. are eversporting periclinal chimeras likewise *Juniperus Sabina variegata* hort. (Hejnowicz 1956). The components of these chimeras do not differ in so extreme a way as those of *Juniperus Sabina variegata*; the outer component is not devoid of chlorophyll but it shows a defect of chloroplasts intensifying with the age of cells.

It has been found that the weaker frequency of formation of white shoots (or white sectors) in comparison with *Juniperus Sabina variegata* is correlated with the weaker frequency of periclinal divisions within the surface layer on the summit of apices.

LITERATURA

- Darlington C. D., Janaki Ammal E. K., 1945, Chromosome atlas of cultivated plants, London.
- Cross G. L., 1943, A comparison of the shoot apices of the Sequoias, *Am. J. Bot.* 30: 130—141.
- Hejnowicz Z., 1956, O pierwszej chimerze peryklinalnej wśród nagonasiennych. *Acta Soc. Bot. Poloniae* 25 (1): 181.
- Hejnowicz Z., 1957, Rozwojowe badania nad wierzchołkami pędu *Chamaecyparis pisifera* i interpretacja formy *squarrosa*, *Acta Soc. Bot. Poloniae* 26 (2).
- Küster E., 1919, Über sectoriale Panaschierung und andere Formen der sectorialen Differenzierung, *Monatsh. f. naturwiss. Unters.* 12: 37—43 und 73—84.
- Thielke Ch., 1954, Die histologische Structur des Sprossvegetationskegels einiger *Commelinaceen* unter Berücksichtigung panaschierter Formen, *Planta (Berl.)* 44: 18—74.
- Wettstein P., 1937, Nachtrag zu Correns: Nichtmendelnde Vererbung, *Handbuch der Vererbungslehre*, Bd. II S. 40, Berlin.

Centralne przekroje podłużne przez wierzchołki *Juniperus chinensis variegata* hort. — fot. 1, 3, 5, i *Chamaecyparis pisifera aureo-variegata* hort. — fot. 2, 4, 6.

Powiększenie jednakowe, 485 $\times$

Central longitudinal sections through apices of *Juniperus chinensis variegata* hort. (fot. 1, 3, 5) and *Chamaecyparis pisifera aureo-variegata* hort. (fot. 2, 4, 6). 485 $\times$