Udział wzrostu intruzywnego w procesie zrastania się miazgi po poprzecznym nacięciu u modrzewia

Significance of intrusive growth in establishment of cambial union after transverse incision in Larix

Z. HEJNOWICZ

Badania nad procesami zrastania się przeciętnej miazgi mogą rzucić nieco światła na problem zrastania się miazg partnerów szczepienia. Zaletą tych badań jest prostota zabiegu (nacięcie zamiast szczepienia) oraz łatwość sporządzenia odpowiednich przekrojów w miejscu zrastania się tkanek. Do badań bowiem można użyć łydyg na tyle grubych, że krzywizna powierzchni nie przeszkadza w wykonaniu stycznych przekrojów. W badaniach takich poza tym mamy do czynienia z idealnym złożeniem tkanek, w szczególności miazgi obu części znajdującą się w jednej płaszczyźnie.

Niniejsza praca przedstawia procesy wywołane w miazdze przez poprzeczne nacięcie w pniu starych drzew *Larix europaea* pod kątem widzenia zrastania się przeciętej miazgi. Badania przeprowadzono w oparciu o materiał i metody takie same, jak w poprzedniej pracy autora (Hejnowicz 1963).

WYNIKI

W skład miazgi wchodzi, jak wiadomo, długie komórki inicjalne wrzecionowate i oraz krótkie komórki inicjalne promieni. Długość pierwszych w naszym wypadku wynosi około 3 mm, ilość drugich wynosi 300 na mm². Poprzeczne nacięcie przez łyko i miazgę powoduje uszkodzenie pewnej ilości wrzecionowatych komórek. W ten sposób, bezpośredni skutek zabiegu w postaci martwych komórek wrzecionowatych można znaleźć w miazdze i łyku jeszcze w odległości 3 mm od nacięcia. Ponieważ prawdopodobieństwo przecięcia komórki wrzecionowatej jest jednakowe na całej długości komórki, więc w przeciętej miazdze niepiętrowej będziemy mieli 50 % inicjałów wrzecionowatych przeciętych w dolnej połowie i tyleż samo przeciętych w górnej połowie komórki. Jeżeli rozpatrywać fragment miazgi nad nacięciem, to końce komórek, które zostały przecięte w swoich górnych połowach nie będą sięgały wyżej niż na wysokość równą połowie długości przeciętnej tych komórek — w naszym wypadku na wysokość 1,5 mm. W miejscu nacięcia komórki takie stanowiły 50 % wszystkich przeciętych komórek miazgi. Na wysokości 1,5 mm wszystkie one są zastąpione przez komórki zaczynające się ponad nacięciem; na tej wyso-

kości jest więc 50 % komórek miazgi nie uszkodzonych. Analogicznie, na wysokości 3 mm od nacięcia nie będzie już niemal w ogóle komórek uszkodzonych. Prawdopodobieństwo rozkładu ilości uszkodzonych przez nacięcie komórek wrzecionowatych w zależności od odległości nacięcia przedstawiono na ryc. 1.

Zupełnie inaczej wygląda rozkład uszkodzonych komórek inicjalnych promieni. Dzięki znikomej długości leżą one w wąziutkiej strefie o szerokości kilkunastu mikronów, tuż przy nacięciu. Okazuje się bowiem, że nacięcie miazgi u *Larix* powoduje obumieranie tylko komórek przeciętych. Sąsiadujące z nimi komórki nie uszkodzone pozostają żywe. Co więcej, sąsiedztwo martwych komórek pobudza je do intensywnego wzrostu intruzywnego i w wypadku komórek wrzecionowatych — do podziałów poprzecznych. Z powyższych rozważań wynika, że w miazdze z długimi, wrzecionowatymi inicjałami w pobliżu nacięcia istotną rolę będą pełniły komórki inicjalne promieni. Żywyimi komórkami w pobliżu nacięcia są bowiem głównie komórki inicjalne promieni.

Ryc. 1

Zdjęcia 1—4 na tablicy I przedstawiają miazgę oraz łyko w pobliżu nacięcia (w obrębie strefy uszkodzonych komórek wrzecionowatych), po kilku dniach od nacięcia. Widać, że zarówno w miazdze, jak i w łyku zachodzi tu proliferacja komórek promieni. Powoduje ona obliterację uszkodzonych komórek wrzecionowatych. W strefie miazgi oprócz tego pojawia się wzrost intruzywny niektórych dotychczasowych komórek inicjalnych promieni, zamieniający je na krótkie inicjały wrzecionowate (fot. 5, 6 tabl. I). Nie uszkodzone komórki wrzecionowate miazgi ulegają poprzecznym podziałom, przy czym strefa miazgi objęta tymi podziałami sięga dość daleko od nacięcia (Hejnowicz 1963). Segmenty powstałe w wyniku tych podziałów rosną intruzywnie. W ten sposób z komórek inicjalnych promieni i z segmentów komórek inicjalnych wrzecionowatych powstaje w pobliżu nacięcia duża ilość krótkich komórek wrzecionowatych rozrastających się sposobem intruzywnym. Zmiany powyższe zachodzą w miazdze nad i pod nacięciem, lecz nie rozprzestrzeniają się na boki od nacięcia (fot. 4 — tabl. I).

Komórki miazgi graniczące z nacięciem, w szczególności komórki promieni wrastają w przestrzeń spowodowaną nacięciem i dzieląc się wytwarzają kallus (fot. 4 — tabl. II). Kallus jest również tworzony

w części łykowej przez dojrzałe komórki promieni łykowych lub przez komórki miękiszu łykowego (fot. 7 — tabl. I).

W płaszczyźnie miazgi nie ma ostrych granic między kallusem wypełniającym przestrzeń spowodowaną nacięciem a miazgą (fot. 5 — tabl. II).

Tkanę powstającą w miazdze, nad i pod nacięciem, można traktować również jako kallus. Tworzy się ona bowiem na miejscu obumarłych komórek wrzecionowatych. Ten wewnętrzny kallus, jak go można nazywać, po jednej stronie przechodzi w kallus wypełniający przestrzeń spowodowaną nacięciem, po drugiej w normalną miazgę. Kallus wewnętrzny charakteryzuje się od początku burzliwym wzrostem intruzywnym komórek. W kallusie wypełniającym rozcięcie wzrost intruzywny pojawia się dopiero po pewnym czasie, zależnym od szerokości rozcięcia. Gdy rozcięcie było duże to w związku z długotrwałym hamowaniem fali wzrostu intruzywnego na brzegach kallusu wewnętrznego może następować zaginanie wstecz rosnących intruzywnie końców komórkowych i tworzenie wałeczkowatych zgrubień.

Wzrost intruzywny w obrębie kallusa wypełniającego rozcięcie polega na: 1) wrastaniu doń komórek z kallusa wewnętrznego, a więc od brzegów rozcięcia, na podobieństwo łagiewek pyłkowych wrastających w tkanę szyjki słupka, 2) na wzroście intruzywnym komórek, które wypełniały rozcięcie. Z pojawieniem się wzrostu intruzywnego na poziomie rozcięcia szybko zacierają się w płaszczyźnie miazgi różnice między tym co nazywaliśmy kallusem wewnętrznym a kallusem wypełniającym rozcięcie, przy czym kallus zmienia się stopniowo na normalną miazgę.

W międzyczasie, dzięki podziałom komórek kallusa wewnętrznego i kallusa wypełniającego rozcięcie, odkładane są stale komórki na stronę drewna. Różnicują się one w przyranne drewno lub też łyko. Komórki te zachowują taki układ, jaki istniał w płaszczyźnie miazgi w momencie ich tworzenia. W ten sposób badając serię przekrojów stycznych z obrębu strefy miazgi (miazgi właściwej i stref różnicowania w kierunku drewna lub łyka), w dwa tygodnie po zabiegu można odtworzyć historię zmian w miazdze. Fot. 1—3 tablicy II pokazują ten sam fragment na trzech kolejnych skrawkach stycznych: fot. 1 i 2 przedstawiają stan na dwu kolejnych skrawkach, pochodzących z granicy strefy od strony łyka, a fot. 3 w strefie komórek inicjalnych miazgi w odległości 40 μ od przekroju przedstawionego na fot. 2. Jak widać w płaszczyźnie właściwej miazgi nastąpiło przerośnięcie komórek poprzez miejsce rozcięcia (fot. 3).

Powyższy opis wskazuje na ważną rolę wzrostu intruzywnego w procesie zrastania się przeciętej miazgi u *Larix*. Trudno powiedzieć, czy jest to sytuacja wyjątkowa występująca właśnie u takiego gatunku jak modrzew, z długimi komórkami inicjalnymi miazgi, czy też jest

bardziej ogólna. Dotychczasowe anatomiczne opisy procesów zrastania się miazgi przy szczepieniu, jakie można znaleźć w literaturze, na ogół nie mówią o wzroście intruzywnym lub o przerastaniu pomiędzy siebie komórek miazgi partnerów szczepienia. Nie należy z tego jednak wyciągać wniosku, że dane uzyskane dawniej wykluczają udział wzrostu intruzywnego przy zrastaniu się miazgi. Metoda badania bowiem, wykorzystująca przekroje poprzeczne i przekroje promieniste, nie pozwalała na uchwycenie tego wzrostu. Jest jednak rzeczą oczywistą, że u podstaw łączenia się dwu tkanek szczepienia musi leżeć „intermitling of the callus of the stock and the scion” (E s a u 1954), w procesie zaś „intermitling” odgrywałby rolę wzrost intruzywny. Na wrastanie komórek jednego partnera szczepienia, między komórki drugiego zwrócił *explicite* uwagę F u n c k (1929). Stwierdził on na przekrojach poprzecznych przez miejsce szczepień heteroblastycznych (z udziałem różnych gatunków *Solanaceae* lub *Cactaceae*) wrastanie komórek kallusa jednego gatunku pomiędzy komórki drugiego. I choć autor ten nie opisuje wzajemnego wrastania między siebie komórek kambium komponentów szczepienia, to można się domyśleć, że proces taki występował tam, gdzie zrośnięcie w strefie miazgi zachodziło bez pozostawienia granicy między komponentami. Równie zdjęcia z przekrojów stycznych miazgi w strefie zrośnięcia po szczepieniu u tytoniu w pracy C r a f t (1934) pozwalają domyślać się, że komórki miazgi zraza i podkładki powrastały między siebie.

Od dawna w procesie zrastania się szczepień przypisywano szczególną rolę komórkom promieni łykodrzewnych, choć wielu autorów (patrz B i a ł o b o k 1952) na pierwszym miejscu pod tym względem stawiało miazgę. Okazuje się na podstawie niniejszych badań, że również wtedy, gdy rozpatruje się procesy związane ze zrastaniem, a zachodzące w obrębie miazgi, komórki promieni — ściślej komórki inicjalne promieni — odgrywają szczególną rolę.

Na wstępie powyższego opisu wskazano, że nacięcie miazgi wywołuje w pobliżu nacięcia pewne zmiany w miazdze, które można traktować jako zmiany przygotowawcze do procesów zrastania. Występują one zapewne również przy szczepieniu przed zrośnięciem. Nasuwa się myśl, aby — w tych wypadkach, w których zrastanie się komponentów szczepienia nasuwa normalnie trudności — wywoływać zmiany przygotowawcze w miazdze przed aktem szczepienia przez odpowiednie nacinanie podkładki i pędu, z którego zraz ma być dostarczony.

PODSUMOWANIE

1. Nacięcie miazgi wywołuje w niej następujące zmiany:

a) komórki inicjalne promieni, znajdujące się w sąsiedztwie uszkodzonych komórek wrzecionowatych, rozpoczynają wzrost intruzywny i zamieniają się na inicjalne komórki wrzecionowate,

b) nie uszkodzone komórki wrzecionowate ulegają rozczłonowaniu w rezultacie podziałów poprzecznych,

c) komórki zmienione w rezultacie procesów, wymienionych pod a i b, rosną intensywnie sposobem wzrostu intruzywnego.

2. Komórki inicjalne promieni, komórki promieni łykowych oraz komórki miękiszu łykowego graniczące z nacięciem wrastają w przestrzeń spowodowaną nacięciem i dzieląc się wytwarzają kallus. W płaszczyźnie miazgi od początku brak ostrych granic między kallusem wypełniającym nacięcie a zmienioną miazgą nad i pod nacięciem.

3. Po pewnym czasie, w obrębie kallusa wypełniającego rozcięcie, w płaszczyźnie miazgi, pojawia się wzrost intruzywny, a mianowicie:

a) wrastają doń komórki z przylegającej miazgi,

b) zaczyna się wzrost intruzywny komórek, które wypełniały rozcięcie.

4. Komórki przerastają poprzez poziom nacięcia, po czym zrosnięta miazga stopniowo wraca do normalnego stanu.

Niniejsza praca została wykonana z funduszków PAN, przy współpracy z Zakładem Dendrologii PAN w Kórniku.

Katedra Anatomii i Cytologii Roślin
Uniwersytetu Wrocławskiego

(Wpłynęło dn. 15.7.1962 r.)

SUMMARY

Incision of cambium of *Larix europaea* results in following: a) ray initials in the neighbourhood of severed fusiform initials start up to grow intrusively and take on the character of fusiform initials, b) survived fusiform initials undergo transverse divisions followed by rapid intrusive growth.

The cambial cells as well as phloem parenchyma cells grow into the cavity forming a callus. There are any sharp boundaries of the callus in the plane of cambial initials but for some period the callus cells do not grow intrusively in contrary to neighbouring cambial cells. Later on intrusive growth appears among the callus cells and the last ones themselves start to grow intrusively. The cells intermingle and the united cambium return gradually to the normal state.

LITERATURA

- Białobok S., 1952, Morfologia i anatomia zrosnięcia zrazu z podkładką niektórych gatunków i odmian z rodzaju *Malus*, Prace Zakładu Dendrologii i Pomologii w Kórniku, 260—283.
- Crafts A. S., 1934, Phloem anatomy in two species of *Nicotiana*, with notes on the interspecific graft union, Bot. Gaz. 95:592—608.
- Esau K., 1953, Plant Anatomy (p. 392), New York, John Willey and Sonn, inc.
- Funck R., 1929, Untersuchungen über heteroplastische transplantationen bei Solanaceen und Cactaceen, Inaugural-Dissertation zu Bonn.
- Hejnowicz Z., 1963, Wzrost intruzywny, podziały poprzeczne i skośne we wrzecionowatych komórkach inicjalnych zranionej miazgi modrzewia, Acta Soc. Bot. Pol. 32 (3) : 493.

Tablica I — Plate I

Miazga i łyko modrzewia w pobliżu nacięcia

Fot. 1. Miazga, 3 dni po nacięciu, tuż nad nacięciem. Widać komórki inicjalne promieni wrastające w uszkodzone komórki wrzecionowate.

Fot. 2. Jak fot. 1, ale po 7 dniach od nacięcia

Fot. 3. Przekrój styczny z łyka tuż nad nacięciem, 7 dni po nacięciu

Fot. 4. Przekrój poprzeczny 300 μ nad nacięciem, 7 dni po nacięciu

Fot. 5, 6. Fragmenty przekrojów stycznych w płaszczyźnie miazgi, ilustrujące wzrost intruzywny dotychczasowych komórek inicjalnych promieni, np. kom. α na fot. 5, 2 tyg. po nacięciu

Fot. 7. Przekrój styczny w płaszczyźnie łyka ilustrujący kallus wypełniający nacięcie w części łykowej, 3 tyg. po nacięciu

Fot. 8. Przekrój styczny w płaszczyźnie miazgi z pogranicza nacięcia, po wystąpieniu wzrostu intruzywnego w obrębie kallusa wypełniającego rozcięcie. Nacięcie znajdowało się na poziomie środka zdjęcia i sięgało z prawej strony od linii AA. Widać, że zmiany spowodowane nacięciem nie rozprzestrzeniają się poza linię AA

Cambium and young phloem of *Larix* in the region of incision

Phot. 1. Cambium 3 days after incision just above incision. The ray initials growing into severed fusiform initials are seen

Phot. 2. As 1 but 7 days a. i.

Phot. 3. Young phloem just above the incision, 7 days a. i.

Phot. 4. Transection from 300 μ above the incision, 7 days a. i.

Phot. 5, 6. As 1 but 2 weeks a. i. and in greater magnification

Phot. 7. Callus in the plane of young phloem, 3 weeks a. i.

Phot. 8. Tangential section in the plane of cambial initials at the border of incision. The incision correspond to the middle level of the photo. 4. week a. i.

Tablica II — Plate II

Miazga modrzewia w pobliżu nacięcia

Fot. 1. Trzy skrawki styczne z tego samego fragmentu miazgi: 1a — z pogranicza miazgi i łyka; 1b — następny skrawek w stronę miazgi; 1c — przekrój w płaszczyźnie miazgi 40 μ od przekroju na fot. 1a. Nacięcie znajdowało się na poziomie środków zdjęć. Na fot. 1c widać komórki, które przerosły poprzez poziom nacięcia, 3 tyg. po nacięciu, utrwalone na początku maja

Fot. 2. Przekrój w płaszczyźnie miazgi 10 dni po nacięciu. Widać tworzący się kallus, który ma wypełnić rozcięcie

Fot. 3. Przekrój w płaszczyźnie miazgi, 16 dni po nacięciu, po wytworzeniu kallusa wypełniającego rozcięcie

Cambium in region of incision

Phot. 1. Tangential sections deriving from one fragment of cambium: 1a — section from the boundary between phloem and cambium; 1b — the next section on the cambium side; 1c — section just in the plane of cambial initials 40 μ from the one on photo 1a. The incision was at the middle level of the photos. 3 weeks after incision. Fixed at the beginning of May

Phot. 2. Section in the plane of cambial initials. 10 days a. i.

Phot. 3. As 2 but 16 days a. i., after formation the callus filling the cavity

Plate I

Plate II