Korelacje między podziałami antyklinalnymi, wzrostem intruzywnym i eliminacją inicjalnych komórek wrzecionowatych kambium u *Pinus silvestris* L.

Relations between anticlinal divisions, intrusive growth and loss of fusiform initials in the cambium of Pinus silvestris

St. BRAŃSKI

WSTĘP

Pod względem morfologicznym komórki kambium są zróżnicowane na dwa typy: a) komórki izodiametryczne, b) komórki wrzecionowate, silnie wydłużone. Pierwsze produkują komórki promieni łykoдрzewnych, drugie produkują komórki podłużnego systemu drewna i łyka. Kambium *Pinus silvestris* L., jak zresztą wszystkich drzew nagozalążkowych i większości dwuliściennych należy do typu kambium niepiętrowego. Cechą takiego układu komórek (widoczną na przekroju stycznym przez kambium) jest ułożenie na różnych poziomach końców sąsiednich komórek wrzecionowatych. Taki układ powstaje dzięki skośnym podziałom antyklinalnym i wzrostowi intruzywnemu wrzecionowatych komórek inicjalnych. Antyklinalne ściany podziałowe (prostopadłe do powierzchni kambium) ustawiać się mogą w komórce w dwojaki sposób: a) ukośnie względem osi komórki, ściana podziałowa jest wtedy krótsza od wymiaru podłużnego i dłuższa od wymiaru poprzecznego komórki, b) w poprzek komórki, ściana podziałowa jest wtedy równa szerokości komórki. W kambium niepiętrowym występuje zwykle pierwszy sposób, drugi jest raczej anormalny i zachodzi w warunkach działania szczególnych czynników zewnętrznych (Hejniewicz, 1963a; Evert i Kozłowski, 1967). Skośne podziały antyklinalne zachodzą głównie we wrzecionowatych komórkach inicjalnych, natomiast w komórkach macierzystych drewna i łyka są one spotykane stosunkowo rzadko. Według Bannana (1957), podziały antyklinalne w komórkach macierzystych stanowią około 10% wszystkich podziałów tego typu w strefie kambium. Ogólnie skośne podziały antyklinalne powodują zwiększenie ilości promienistych szeregów komórek, jednak podczas gdy podział taki w komórce inicjalnej daje trwałe podwojenie szeregu (nowe szeregi sięgają od drewna do łyka przez kambium), to w komórce macierzystej podwojenie szeregu jest przemijające i wystę-

puje ostatecznie po jednej tylko stronie kambium, bowiem miejsce podwojenia szeregu jest odsuwane na peryferia kambium w wyniku wytwarzania coraz to nowych komórek macierzystych przez niepodzielone antyklinalnie komórki inicjalne.

Wzrost intruzywny komórek kambium jest to wzrost końców komórek. W wyniku tego wzrostu jedynie koniec komórki przesuwa się względem ścian dwu sąsiednich komórek, położenie innych części ściany nie ulega zmianie (Hejnowicz, 1963b). W związku z odkładaniem pokładów drewna średnica walca kambium zwiększa się, wzrasta więc powierzchnia kambium. W wypadku kambium niepiętrowego odbywa się to dzięki wzrostowi komórek na długość oraz w pewnym stopniu dzięki wzrostowi na szerokość, zwłaszcza końcowych odcinków komórek powstałych w rezultacie skośnych podziałów antyklinalnych. W czasie zwiększania powierzchni kambium, wzrasta ilość wrzecionowatych komórek inicjalnych. Ten wzrost dokonuje się dzięki podziałom antyklinalnym. Szybkość wzrostu intruzywnego i tempo podziałów antyklinalnych są znacznie wyższe, niż wynikałoby to z zapotrzebowania na rozrost powierzchni kambium. I tak np. u tui szybkość wzrostu intruzywnego jednej przeciętnej komórki (wliczając w to komórki nie rosnące, lub wręcz skracające się) wynosi 0,2—0,3 mm w czasie potrzebnym do odłożenia warstwy drewna o grubości 1 mm, podczas gdy w danej odległości wystarczyłby wzrost o wartości 0,04 mm (Hejnowicz i Brański, 1966).

Nadmiar przyrostu komórek powstały dzięki podziałom antyklinalnym i wzrostowi intruzywnemu jest kompensowany eliminacją komórek inicjalnych kambium, tzn. przzerwaniem ciągłości w obrębie kambium należących doń szeregów promienistych na skutek zaniku komórek inicjalnych, albo na skutek zamiany w całości na komórki macierzyste (Bannan 1951; Evert 1961; Hejnowicz i Brański 1966). Oba typy procesów (zwiększających i zmniejszających powierzchnię kambium) muszą być do siebie tak dopasowane, aby w sumie dawały przyrost powierzchni kambium zgodny z wymaganiami wzrastającej powierzchni pnia, określonej proporcją $\Delta r/r$, gdzie r — promień, Δr — przyrost promienia. W kambium młodym, leżącym blisko rdzenia istnieje przewaga procesów prowadzących do zwiększenia powierzchni ($\Delta r/r$ ma tutaj dużą wartość), w kambium starym, leżącym w dużej odległości od rdzenia oba typy procesów mogą być w praktyce sobie równe ($\Delta r/r$ ma tutaj wartość bliską zeru). Dla przykładu: w odległości 4 mm od rdzenia przyrost warstwy drewna = 1 mm powoduje przyrost powierzchni o 25%, odłożenie takiej samej warstwy w odległości 100 mm od rdzenia daje przyrost powierzchni tylko o 1%. Ilustracją względnej szybkości rozrostu powierzchni kambium (wyrażonej w ‰) jest ryc. 8. Wszystkie trzy procesy: wzrost intruzywny, podziały antyklinalne i eliminacje komórek inicjalnych występują w czasie całego okresu działalności kambium, jednak ich wzajemne proporcje mogą zmieniać się wraz z wiekiem kambium.

Intensywności wymienionych procesów wygodnie jest określać nie w odniesieniu do jednostkowego czasu, ale w odniesieniu do okresu czasu potrzebnego do wytworzenia warstwy drewna o jednostkowej grubości. Ponieważ szybkość odkładania drewna może być różna, więc jednakowe intensywności procesów w ten sposób obliczone nie muszą być jednakowe w przeliczeniu na jednostkę czasu. Dalej wygodnie jest przeliczać te intensywności na jedną wrzecionowatą komórkę inicjalną. W przypadku wzrostu intruzywnego, który jest procesem ciągłym, będziemy mówić o szybkości wzrostu intruzywnego na 1 mm drewna na jedną komórkę. W przypadku podziałów antyklinalnych, które następują w sposób nieciągły, będziemy mówić o częstotliwości podziałów antyklinalnych na 1 mm drewna na 1 komórkę. Eliminacja jest również procesem nieciągłym (raptowne przerwanie ciągłości szeregu promienistego), będziemy więc mówić o częstotliwości eliminacji, ale również w przeliczeniu na 1 mm drewna na 1 komórkę.

W pracy niniejszej podjęto próbę opisu tak wyrażonej szybkości wzrostu intruzywnego, częstotliwości podziałów antyklinalnych i częstotliwości eliminacji w pniu sosny zwyczajnej.

Interesujące nas procesy są współzależnione (Hejnowicz i Brański, 1966; Hejnowicz, 1967). Zależność między szybkością wzrostu intruzywnego, częstotliwością podziałów antyklinalnych z jednej strony, a częstotliwością eliminacji z drugiej strony określana jest proporcją $\Delta r/r$. Oznaczmy powierzchnię kambium przez S , zaś przyrost tej powierzchni przez ΔS . Zakładając, że kambium tworzy cylinder, powierzchni S odpowiada pewien promień cylindra R . Przyrost powierzchni ΔS jest konsekwencją przyrostu promienia ΔR i zachodzi następujący związek:

$$1. \quad \frac{\Delta S}{S} = \frac{2\pi h(R + \Delta R) - 2\pi hR}{2\pi hR} = \frac{\Delta R}{R}.$$

Powierzchnię S można wyrazić jako iloczyn łącznej długości komórek wrzecionowatych L oraz przeciętnej szerokości komórek w .

$$2. \quad S = Lw.$$

Przeciętna szerokość komórek zmienia się bardzo wolno, a przyrost powierzchni spowodowany jest przede wszystkim przyrostem łącznej długości komórek

$$3. \quad \Delta L, \text{ czyli } \Delta S = \Delta L w$$

ΔL jest sumą przyrostu spowodowanego: wzrostem intruzywnym ΔL_e (znaczek e od elongation) i przyrostu spowodowanego przez skośne podziały antyklinalne ΔL_p (znaczek p od partition, należy bowiem pamiętać, że suma długości dwu komórek powstałych na skutek podziału antyklinalnego jest większa od długości komórki macierzystej), od której należy odjąć ubytek długości spowodowany eliminacją, ΔL_f (f od failing).

Mamy zatem:

$$4. \quad \Delta L = \Delta L_e + \Delta L_p - \Delta L_f.$$

Podstawiając wzory (2) i (3) do (1) otrzymujemy:

$$5. \quad \frac{\Delta L}{L} = \frac{\Delta R}{R}.$$

Zależność ta musi być spełniona dla całości powierzchni kambium (przy założeniu, że przeciętna szerokość komórek dla danego R i $R + \Delta R$ nie zmieni się), niekoniecznie jednak musi być spełniona dla części tej powierzchni.

Jeżeli jakaś część kambium rozrasta się słabiej, to inna musi rozrastać się odpowiednio silniej. Badając zatem rozrost grupy komórek kambium i stwierdzając odstępstwa od powyższej zależności uzyskujemy informację o niejednorodności rozrostu powierzchni kambium.

Sprawa — jak empiryczne ΔL ma się do ΔL obliczonego z wzoru (5) — jest również przedmiotem badań niniejszej pracy.

Zachodzi zależność między szybkością wzrostu intruzywnego E (E od elongation), częstotliwością podziałów antyklinalnych P (P od partition), a średnią długością komórek (H e j n o w i c z 1967).

Oznaczając średnią długość komórek w odległościach R i $R + \Delta R$ od rdzenia przez H_r i $H_{r+\Delta r}$, zaś początkową ilość komórek przez N , a zmianę tej ilości przez ΔN mamy:

$$6. \quad H_r = \frac{L}{N_r}, \quad H_{r+\Delta r} = \frac{L + \Delta L}{N_r + \Delta N}.$$

Zmiana ilości komórek w czasie odkładania warstwy drewna o grubości ΔR spowodowana jest podziałami antyklinalnymi ΔN_p oraz eliminacją komórek ΔN_f .

$$7. \quad \Delta N = \Delta N_p - \Delta N_f \text{ zatem:}$$

$$8. \quad H_{r+\Delta r} = \frac{L + \Delta L}{N_r + \Delta N_p - \Delta N_f}.$$

Przeciętna długość w danej próbce może wzrastać, czyli $H_{r+\Delta r} > \frac{L}{N_r}$, może

maleć, czyli $H_{r+\Delta r} < \frac{L}{N_r}$, wreszcie w szczególnym przypadku może być stała,

czyli $H_{r+\Delta r} = \frac{L + \Delta L}{N_r + \Delta N_p - \Delta N_f}$ co po przekształceniu daje:

$$9. \quad H_{stała} = \frac{\Delta L}{\Delta N_p - \Delta N_f}.$$

Wynika stąd, że przy danej szybkości wzrostu intruzywnego, częstotliwości podziałów antyklinalnych i eliminacji, stałą przeciętną długością

komórek, czyli długością dopasowaną do szybkości wzrostu i częstotliwości podziałów i eliminacji byłaby długość określona następującym wzorem:

$$9a. \quad H_{eq} = \frac{\Delta L}{\Delta N_p - \Delta N_f},$$

gdzie H_{eq} jest ową długością dopasowaną. Aktualna długość komórek zmienia się od długości początkowej w kierunku do H_{eq} . Wzór 9a możemy przekształcić:

$$H_{eq} = \frac{\Delta L_e + \Delta L_p - \Delta L_f}{\Delta N_p - \Delta N_f}.$$

Ponieważ: $\Delta L_e = V_e \Delta RN$, $\Delta L_p = V_p \Delta RN$, $\Delta L_f = V_f \Delta RN$, gdzie: V_e — jest średnią szybkością wzrostu intruzywnego, wykazującą ile wzrasta na długość przeciętna komórka zespołu w czasie potrzebnym do odłożenia warstwy drewna o grubości 1 mm, V_p — jest szybkością przyrostu sumarycznej długości spowodowanego skośnym ustawieniem antyklinalnych ścian podziałowych, V_f — natężenie eliminacji, określające, jaką długość produkuje jedna komórka inicjalna na straty spowodowane eliminacją, również w czasie potrzebnym do odłożenia warstwy drewna o grubości 1 mm, dalej: $\Delta N_p = p \Delta RN$, $\Delta N_f = f \Delta RN$, gdzie p — częstotliwość podziałów antyklinalnych, tzn. ilość podziałów na jedną komórkę zespołu w czasie potrzebnym do odłożenia 1 mm warstwy drewna, f — częstotliwość eliminacji, tzn. ilość komórek wyeliminowanych w czasie odkładania warstwy drewna o grubości 1 mm, w przeliczeniu na jedną komórkę zespołu, otrzymamy zatem:

$$9b. \quad H_{eq} = \frac{V_e + V_p - V_f}{p - f}.$$

Ponieważ: $V_p = p a H$, $V_f = f b H$,

gdzie a jest stosunkiem długości ściany z podziału antyklinalnego do przeciętnej długości komórek, zaś b jest stosunkiem przeciętnej długości komórek eliminowanych do przeciętnej długości komórek.

Po wstawieniu do wzoru 9b, otrzymujemy:

$$9c. \quad H_{eq} = \frac{V_e}{p(1-a) + f(b-1)}.$$

Z wzoru tego wynika, że przeciętna długość komórek jest proporcjonalna do szybkości wzrostu intruzywnego i odwrotnie proporcjonalna do sumy zawierającej w sobie częstotliwość podziałów antyklinalnych i częstotliwość eliminacji. Proporcjonalność do szybkości wzrostu, odwrotna proporcjonalność do częstotliwości podziałów antyklinalnych są intuicyjnie zrozumiałe: im szybszy wzrost, tym większa długość, im częstotliwość podziałów antyklinalnych jest większa, tym mniejsza długość. Jakże ma jednak znaczenie czynnik zawierający częstotliwość eliminacji? Należy

zauważyć, że czynnik ten staje się zerem, gdy b jest równe jedności, czyli gdy eliminowane komórki są długości tej samej co długość komórek nie ulegających eliminacji. Gdy eliminowane komórki są długości innej niż przeżywające oznacza to, że działa selekcja względem długości komórek. Nasz czynnik opisuje wpływ owej selekcji na przeciętną długość komórek.

Wiadomo, że w kambium przeciętna długość komórek wzrasta z wiekiem, aż do osiągnięcia pewnej wartości wokół której oscyluje (Sanio, 1872; Spurr i Hyvarinen, 1954; Hejnowicz i Hejnowicz, 1958). Nasuwa się zatem istotne pytanie: czy zmiana ta dokonuje się dlatego, że odpowiednio zmienia się szybkość wzrostu intruzywnego i częstotliwość podziałów antyklinalnych, czy też jest po prostu wyrazem dążenia przeciętnej długości komórek kambium do osiągnięcia wartości określonej szybkością wzrostu i częstotliwością podziałów antyklinalnych niezależnej od wieku kambium? Również ta sprawa jest przedmiotem badań niniejszej pracy.

METODA

Badania procesów anatomicznych zachodzących w kambium można przeprowadzać na seriach przekrojów przez drewno, zwłaszcza u drzew iglastych. Zmiany długości komórek mające miejsce w trakcie różnicowania się drewna są na tyle małe, że można uważać iż skrawek styczny przez drewno posiada taki układ komórek, jaki istniał w warstwie kambium w chwili, gdy komórki skrawka zostały przez kambium wytworzone. W pracy niniejszej oparto się na analizie skrawków stycznych przez drewno sosny zwyczajnej. Historię rozwoju jednej komórki inicjalnej kambium śledzono obserwując na kolejnych skrawkach stycznych cewki wytworzone przez tę samą komórkę inicjalną. Ze względu na trwałość tkanki drzewnej badania można było przeprowadzić wzdłuż całego promienia, poczynawszy od rdzenia, aż do obwodu, a więc w całym zakresie czasu istnienia i działalności kambium. Materiał użyty do badań pochodził z jednego okazu sosny z Nadleśnictwa Miękinia (leżącego na północny-zachód od Wrocławia). Drzewo było proste, o pniu oczyszczonym, koronie umieszczonej wysoko, rosnące w zwartym drzewostanie. Wiek drzewa liczony na podstawie przyrostów rocznych (na wysokości 0,5 m) wynosił 92 lata. Próbkę drewna w postaci krążków zostały pobrane z wysokości 12 m. Przed sporządzeniem preparatów wycinano z krążka odpowiednie fragmenty, które następnie gotowano w mieszaninie gliceryny i wody w celu zmiękczenia drewna i jego częściowego odpowietrzenia. Skrawki styczne o wymiarach około 6 x 9 mm i grubości 40 μ krojono na mikrotomie saneczkowym. Część serii skrawków zatapiano na szkiełkach podstawowych w szkle wodnym, po uprzednim dokładnym odpowietrzeniu każdego skrawka. Tak sporządzane preparaty nie wymagały barwienia, gdyż współczynniki załamania światła w ścianach komórkowych i w szkle

wodnym różnią się tak bardzo, że obraz mikroskopowy posiada wystarczający kontrast do przeprowadzenia obserwacji i pomiarów.

Druga część była sporządzona nieco inaczej: skrawki przyklejano do szkiełek podstawowych lepikiem Haupta, odwadniano i odpowietrzano w gotującym się alkoholu absolutnym i po przeprowadzeniu przez ksylen zatapiano w balsamie kanadyjskim. Preparaty odznaczają się wtedy mniejszym kontrastem, ale zaletą tej metody jest znacznie prostsza i szybsza obróbka. Z preparatów sporządzano zdjęcia metodą bezpośredniej projekcji na papier fotograficzny. Do tego celu został użyty czytnik „Dokumentator” produkcji Zeiss Jena. Obiektywem projekcyjnym był Tessar 2,8/50 mm. Użyto papieru fotograficznego Brom Dokumentowy (Brom D formatu 30 x 40 cm), który odznacza się dużą kontrastowością. Zdjęcia były formatu 40 x 15 cm, lub 30 x 20 cm. Uzyskiwano powiększenia 40 x, zdjęcia były negatywowe, tzn. ściany komórkowe były białymi liniami, światło komórek czarne. Do sporządzania zdjęć nie nadawał się mikroskop, gdyż pole widzenia obiektywu mikroskopowego (nawet minimalnie powiększającego) jest zbyt małe jak na potrzeby tej metody badawczej. Serie zdjęć (zjęcia robiono z co 2-go, co 4-go skrawka) były materiałem wyjściowym do badań zmian zachodzących w układzie komórek kambium. Pomiarów wykonywano w następujący sposób: na zdjęciu z pierwszego preparatu danej serii robiono pomiar położenia obu końców cewki (odpowiadającej komórce inicjalnej) względem poziomego odniesienia, którym był wybrany dowolnie promień drzewny. Na kolejnych zdjęciach śledzono cewki leżące w tym samym szeregu promienistym, czyli wytworzone przez tę samą komórkę inicjalną. W chwili, gdy stwierdzono w szeregu podział antyklinalny, robiono drugi raz pomiar położenia zarówno końców starych (uprzednio istniejących), jak też nowych (powstałych po podziale antyklinalnym). Porównanie położenia starych końców cewek z obu pomiarów dawało wartość wzrostu intruzywnego, lub eliminacji częściowej w okresie od wytworzenia komórek skrawka, na którym wykonano pierwszy pomiar, do wytworzenia komórek skrawka, na którym wykonano drugi pomiar. Przesunięcie końców komórki od jej środka świadczyło o wzroście intruzywnym, przesunięcie końców komórki do jej środka, świadczyło o eliminacji częściowej. Należy pamiętać, że pewne przesunięcia końców cewek mogą powstać w czasie ich różnicowania się. Wzrost w czasie różnicowania się może sięgać 15% pierwotnej długości, ponieważ jednak jest taki sam w różnych komórkach i w różnych miejscach działalności kambium, automatycznie znosi się w czasie pomiarów. Odróżniano podziały antyklinalne w komórkach inicjalnych od podziałów antyklinalnych w komórkach macierzystych drewna.

W pierwszym wypadku rozszczepienie szeregu jest trwałe, aż do następnego podziału antyklinalnego w komórce inicjalnej, względnie do zaniku na skutek eliminacji całkowitej. W drugim wypadku rozszczepienie szeregu jest przemijające. Podziały antyklinalne w komórkach macie-

rzystych drewna nie były brane pod uwagę przy obliczeniach częstotliwości podziałów antyklinalnych. Nowo powstałe po podziale antyklinalnym komórki otrzymywały odpowiednie numery i dla każdej z nich powtarzano w ten sam sposób pomiary położenia obu końców, pierwszy raz w chwili powstania danej komórki, drugi raz w chwili kiedy ulegała ona podziałowi antyklinalnemu. W wypadku, gdy dana komórka ulegała eliminacji całkowitej, do odpowiedniej rubryki wpisywano tę długość, jaką miała ona w chwili pierwszego pomiaru (tzn. na początku serii, lub na preparacie na którym pojawiła się w rezultacie podziału antyklinalnego). W rezultacie badania danej serii preparatów otrzymywano dane dotyczące wzrostu intruzywnego, podziałów antyklinalnych i eliminacji w wybranym zespole komórek w określonym czasie. Otrzymane wyniki (np. sumę wzrostu intruzywnego dla wszystkich komórek danej serii) dzieliłem przez średnią ilość komórek w danej serii, jeszcze raz dzieliłem przez grubość warstwy drewna (Δr — jest tutaj wyrazicielem czasu objętej badaną serią preparatów). Średnią ilość komórek w serii obliczałem dzieląc przez dwa sumę ilości komórek na początku serii i na jej końcu. Ostatecznie otrzymałem:

Częstotliwość podziałów antyklinalnych (p), tzn. ilość podziałów antyklinalnych na jedną komórkę serii w czasie potrzebnym do odłożenia 1 mm warstwy drewna.

Średnią szybkość wzrostu intruzywnego (V_e) wykazującą ile wzrasta na długość (w mm) przeciętna komórka serii w czasie potrzebnym do odłożenia warstwy drewna o grubości 1 mm.

Częstotliwość eliminacji (f), tzn. ilość komórek wyeliminowanych w czasie odkładania warstwy drewna o grubości 1 mm, w przeliczeniu na jedną komórkę serii.

Natężenie eliminacji (V_f) — określające jaką długość w mm produkuje na straty spowodowane eliminacją jedna komórka inicjalna serii, w czasie potrzebnym do odłożenia warstwy drewna o grubości 1 mm.

Średnia długość komórek na początku i na końcu serii.

Średnia długość komórek w chwili ich podziałów antyklinalnych.

Średnia długość komórek powstałych po podziale antyklinalnym: osobno dla a) komórek, które następnie ulegają eliminacji i komórek, które nie ulegają eliminacji,

b) osobno dla komórek górnych i dolnych.

Średnia długość antyklinalnej ściany podziałowej, wyrażona w wartościach względnych i bezwzględnych (względnych jako % długości komórki w chwili jej podziału antyklinalnego).

WYNIKI

Częstotliwość podziałów antyklinalnych (p)

Wykres na ryc. 1 przedstawia częstotliwość podziałów antyklinalnych komórek inicjalnych w różnej odległości kambium od rdzenia. W okresie trzech pierwszych lat działalności kambium częstotliwość podziałów anty-

Ryc. 1. Częstotliwość podziałów antyklinalnych (p), czyli ilość podziałów antyklinalnych przypadających na jedną komórkę, w czasie potrzebnym do odłożenia warstwy drewna o grubości 1 mm

Oś pionowa — częstotliwość podziałów antyklinalnych (p), osie poziome: dolna — odległość od rdzenia (mm), górna — nr przyrostów rocznych. Co piąta próbka jest zaznaczona

Fig. 1. Frequency of anticlinal divisions (p), i.e. number of anticlinal divisions per cell, during formation of 1 mm of xylem

Vertical axis — frequency of anticlinal division (p), horizontal axes: lower — distance from pith (mm), upper — annual ring number. Every fifth specimen is numbered

klinalnych jest wyższa niż w przyrostach pochodzących z lat późniejszych. Wyjątkiem jest próbka nr 2, gdzie częstotliwość jest około trzy razy niższa od pozostałych z tego obszaru. Próbka ta przedstawia kambium w wiosennym okresie jego działalności, kiedy to częstotliwość podziałów jest z reguły niższa od wartości przeciętnej (B a n n a n, 1950, 1955, 1964; E v e r t, 1961).

Przez pierwsze trzy lata działalności kambium, częstotliwość podziałów antyklinalnych jest rzędu 0,8—0,9. Począwszy od czwartego roku życia częstotliwość podziałów antyklinalnych w większości próbek ma wartość poniżej 0,5. Jednak między poszczególnymi próbkami istnieją mniejsze, lub większe różnice częstotliwości. Krańcowo mała i duża częstotliwość podziałów antyklinalnych zawiera się w granicach od 0,2 (próbka nr. 17) do 0,67 (próbka nr. 10).

Średnia szybkość wzrostu intruzywnego (V_c)

Średnia szybkość wzrostu intruzywnego utrzymuje się przez cały czas działalności kambium na jednym poziomie (wykres na ryc. 2). Wartość jej oscyluje w zakresie od 0,42 do 0,91 mm. W poszczególnych próbkach, tak w pobliżu rdzenia, jak i w dużej od niego odległości zróżnicowanie tego procesu jest takie same. W serii próbek nr 12—16 badano mniej

Ryc. 2. Średnia szybkość wzrostu intruzywnego (V_c), czyli przyrost na długość w mm przeciętnej komórki w czasie potrzebnym do odłożenia warstwy drewna o grubości 1 mm

Fig. 2. Rate of intrusive growth (V_c), i.e. mean increment of the length (mm) of a cell during formation of 1 mm of xylem

więcej ten sam zespół komórek, widoczne jest zróżnicowanie średniej szybkości wzrostu intruzywnego, jest ona raz mniejsza, raz większa. Średnia szybkość wzrostu intruzywnego nie jest jednakowa na obu końcach komórek. Na 16 przebadanych pod tym względem próbek, w 14 wzrost intruzywny końców górnych był intensywniejszy od wzrostu intruzywnego końców dolnych. W dwu próbkach sytuacja była odwrotna.

Częstotliwość eliminacji (f)

Z wykresu a na ryc. 3 przedstawiającego częstotliwość eliminacji całkowitej w różnych próbkach wynika, że w pobliżu rdzenia jest ona ogólnie rzecz biorąc wyższa, w próbkach z dalszych przyrostów niższa. W próbce nr 1, leżącej na styku z rdzeniem, częstotliwość eliminacji jest najwyższa i wynosi 1,19. Jest ona wyższa od częstotliwości podziałów antyklinalnych w tejże próbce, czego wynikiem jest zmniejszenie ilości komórek z 47 na początku do 34 na końcu próbki. Podobnie w próbce nr 2 przewa-

Ryc. 3. a — częstotliwość eliminacji (f), czyli ilość eliminowanych komórek na jedną przeciętną komórkę próbki, w czasie potrzebnym do odłożenia warstwy drewna o grubości 1 mm; b — procent dolnych komórek wśród wszystkich wyeliminowanych komórek próbki

Fig. 3. a — frequency of loss initials (f), i.e. number eliminated cells per one mean cell, during formation of 1 mm of xylem; b — percentage of basal cells among the lost cells

ga częstotliwości eliminacji nad częstotliwością podziałów antyklinalnych zmniejsza ilość komórek z 48 na początku próbki do 42 na jej końcu. W pozostałych próbkach pochodzących z okresu pierwszych trzech lat działalności kambium widać przewagę częstotliwości podziałów nad częstotliwością eliminacji, co prowadzi do zwiększenia ilości komórek w danej próbce. Od czwartego roku życia począwszy następuje spadek częstotliwości eliminacji. O ile w poprzednio omawianych próbkach wahała się ona w granicach od 0,5—1,19, teraz spada do 0,22—0,54.

Jak się okazuje prawdopodobieństwo eliminacji wśród dwu nowo powstałych po podziale antyklinálním komórek jest różne. Wśród dwu

nowo powstałych po podziale antyklinalnym komórek rozróżniamy górną i dolną. Wykres b na ryc. 3 przedstawia, jaki procent wśród wszystkich wyeliminowanych komórek stanowią komórki dolne. W poszczególnych próbkach stanowią one od 51—80%, w większości próbek około 60%. Można z tego wyciągnąć wniosek, że z dwu nowo powstałych po podziale antyklinalnym komórek, dolna ma mniejszą szansę przeżycia, niż górna.

Natężenie eliminacji wrzecionowatych komórek inicjalnych kambium (V_f)

Natężenie eliminacji, tzn. długość komórkowa, która idzie na straty, wytworzona przez jedną komórkę w czasie odkładania warstwy drewna o grubości 1 mm przedstawia wykres na ryc. 4. Natężenie eliminacji jest stosunkowo duże, oscyluje w granicach wokół 0,8 mm. Ciekawe, że nie jest wcale mniejsze w młodym kambium, w którym istnieje stosunkowo duże zapotrzebowanie na wzrost powierzchni. Okazuje się mianowicie, że ogólnie istnieje duża nadprodukcja komórek inicjalnych przez kambium również blisko rdzenia i znaczna część komórek idzie na straty. Długość idąca na straty powstaje w wyniku wzrostu intruzywnego oraz skośnych podziałów antyklinalnych. Mamy do czynienia z następującym bilansem: łączna długość komórek eliminowanych = łączna długość początkowa ko-

Ryc. 4. Natężenie eliminacji (V_f), wykazujące, jaką długość (w mm) produkuje na straty jedna komórka w czasie potrzebnym do odłożenia warstwy drewna o grubości 1 mm

Fig. 4. Intensity of cell loss (V_f), showing what is the length (in mm) produced for the loss by one cell during the formation of 1 mm of xylem

mórek + łączna długość skośnych ścian z podziałów antyklinalnych + łączny przyrost długości spowodowany wzrostem intruzywnym — łączna długość końcowa komórek.

Natężenie eliminacji częściowej (poprzedzającej zazwyczaj eliminację całkowitą) jest różne na górnych i dolnych końcach komórek. Na 16 przebadanych pod tym względem próbek, 12 wykazywało silniejszą eliminację końców dolnych, w 4 próbkach sytuacja była odwrotna.

Średnia długość komórek inicjalnych kambium

Wykres na ryc. 5 przedstawia średnią długość komórek inicjalnych na początku i na końcu próbek. Ogólnie rzecz biorąc, średnia długość komórek oscyluje wokół krzywej podnoszącej się w miarę oddalania od rdzenia i osiąga stałą wartość zgodnie z tym co wiadomo na ten temat. W naszym przypadku w pobliżu rdzenia komórki miały długość około 1 mm, w dużej odeń odległości około 3—4 mm. Oprócz ogólnej zmiany średniej długości, widać zmiany średniej długości w obrębie poszczególnych próbek. W jednych próbkach średnia długość komórek wzrasta, w innych maleje. Zmiana średniej długości w obrębie próbki świadczy o tym, że początkowa długość nie była w równowadze z szybkością wzrostu in-

Ryc. 5. Średnia długość wrzecionowatych komórek inicjalnych oraz obliczona wg wzoru 9 długość dopasowana H_{eq} .

Linie ciągłe (grube) — łączą średnią długość komórek inicjalnych na początku i na końcu próbki, linie kropkowane wykazują obliczoną wg wzoru 9 wartość H_{eq} . Widać, że H_{eq} nie jest stałe, lecz oscyluje w dużych granicach, tak w pobliżu rdzenia, jak i w dużej od niego odległości. W każdej próbce średnia długość komórek inicjalnych dąży do osiągnięcia wartości H_{eq} .

Fig. 5. Mean length of fusiform initials and H_{eq} calculated according to formula 9. Continuous heavy line connects the mean length of initials at the beginning and at end of the interval, dotted line indicates the H_{eq} value calculated according to formula 9. Note that H_{eq} is not stable, but varies within a wide range both near the pith and far from it. In every interval the mean length of initials tends to approach the H_{eq} value.

truzywnego i częstotliwością podziałów antyklinalnych. Można obliczyć tę długość H_{eq} , która przy danych o V_e , p i f byłaby w równowadze. Do tych obliczeń, oprócz danych o V_e , p i f przedstawionych na poprzednio omówionych wykresach, wykorzystano również dane o względnej długości antyklinalnych ścian podziałowych i komórek eliminowanych (współczynniki a i b), które przedstawiono na odpowiednich wykresach. Obliczone H_{eq} (patrz wykres na ryc. 5) dla poszczególnych próbek przedstawione są przez linie kropkowane. Jest rzeczą interesującą, że H_{eq} dla próbek z pobliza rdzenia wcale nie są ogólnie niższe od tychże dla próbek z większej odległości. Można na tej podstawie wyciągnąć wniosek, że ogólny wzrost średniej długości komórek występujący w miarę oddalania się kambium od rdzenia nie jest spowodowany wzrostem długości zrównoważonej z aktualnie działającym wzrostem intruzywnym, podziałami antyklinalnymi i selektywnie działającą eliminacją, ale jest wyrazem dążenia kambium do osiągnięcia wspomnianej równowagi przy początkowej (tzn. w pobliżu rdzenia) długości komórek znacznie mniejszej, niż długość zrównoważona.

Średnia długość komórek inicjalnych kambium w momencie ich podziału antyklinalnego

Wykres a na ryc. 6 przedstawia średnią długość komórek inicjalnych w chwili ich podziału antyklinalnego. W kolejnych próbkach położonych coraz dalej od rdzenia długość wzrasta podobnie, jak średnia długość ogółu komórek.

Średnia długość komórek inicjalnych kambium powstałych po podziale antyklinalnym

Średnia długość nowopowstałych komórek jest przedstawiona na dwu wykresach. Wykres b na ryc. 6 przedstawia ją w rozbiciu na dwie grupy: a) komórki nie ulegające eliminacji, b) komórki ulegające eliminacji całkowitej. Wykres c na ryc. 6 przedstawia średnią długość nowo powstałych komórek w rozbiciu na dwie inne grupy: a) średnia długość komórek górnych, b) średnia długość komórek dolnych. Z wykresu b wynika, że średnia długość komórek eliminowanych jest mniejsza od średniej długości komórek przeżywających. Różnice długości wynoszą od kilku do kilkudziesięciu % (np. w próbce nr 8 komórki przeżywające są dłuższe od komórek eliminowanych o 6%, w próbce nr 7 różnice długości obu grup komórek wynoszą 28%).

Z wykresu c wynika, że podział antyklinalny powoduje powstanie komórek różniących się nieco długością. Średnia długość komórek górnych jest większa od średniej długości komórek dolnych. Różnice długości zawierają się w granicach od kilku % (w próbce nr 6 = 4%), do dziesięciu % (w próbce nr 18 = 10%).

Ryc. 6. *a* — średnia długość wrzecionowatych komórek inicjalnych w momencie ich podziału antyklinalnego (mm); *b* — średnia długość nowo powstałych po podziale antyklinalnym komórek inicjalnych: linie ciągłe dotyczą komórek, które przeżywają, linie przerywane dotyczą komórek, które później są eliminowane; *c* — średnia długość nowo powstałych po podziale antyklinalnym komórek: linie ciągłe dotyczą komórek górnych, linie przerywane dotyczą komórek dolnych. W każdej zbadanej próbce, średnia długość komórek górnych była wyższa od średniej długości komórek dolnych

Fig. 6. *a* — mean length of fusiform initials at the moment of their anticlinal division (mm); *b* — mean length of newly formed initials originating from anticlinal division: continuous line represents the cells which survive, dashed line those which are subsequently eliminated; *c* — mean length of initials originating from anticlinal divisions: continuous line represents the apical cells, dashed line the basal cells. In every investigated case, the mean length of the apical cells was higher than that of basal cells

Średnia długość antyklinalnej ściany podziałowej

Wykres a na ryc. 7 przedstawia zmianę średniej długości ściany podziałowej wyrażonej w liczbach bezwzględnych, wykres b ukazuje względną długość antyklinalnych ścian podziałowych (wyrażonej jako % średniej długości komórek dzielących się antyklinalnie). Bezwzględna długość ścian antyklinalnych rośnie w miarę oddalania się warstwy kambium od rdzenia. W pobliżu rdzenia posiada wartość kilkuset mikronów (w próbce nr 1 = 307μ , nr 2 = 353μ). Wzrost długości ustaje po odłożeniu przez kambium warstwy drewna o grubości około 65 mm. Średnia długość osiąga tutaj wartość 879μ . W próbkach leżących w dalszej jeszcze odległości, średnia długość antyklinalnej ściany podziałowej waha się od 850μ (prób-

Ryc. 7. a — średnia długość antyklinalnej ściany podziałowej (mm); b — względna długość antyklinalnej ściany podziałowej, wyrażona jako % długości komórki macierzystej w momencie podziału antyklinalnego. Względna długość jest wyższa przy rdzeniu niż w dalszej od niego odległości

Fig. 7. a — mean length of anticlinal partition (mm); b — relative length of anticlinal partition, expressed as % of the length of the mother cell at the moment of anticlinal division. The relative length is higher near the pith than further away

ka nr 14), do 1005μ (próbka nr 18). Względna długość wykazuje odwrotne tendencje: blisko rdzenia wynosi około 25% średniej długości komórek dzielących się antyklinalnie, w dalszej odległości spada do wartości około 20%. Ta niższa wartość oscyluje w granicach od 19% (próbka nr 18), do 23% (próbka nr 13). Ogólnie można powiedzieć, że średnia długość antyklinalnej ściany podziałowej rośnie w miarę odkładania nowych pokładów drewna do pewnej wartości maksymalnej, podobnie jak średnia długość ogółu komórek, potem zostaje niezmienną. Względna długość maleje w tym czasie od wartości 25% do 20%.

Oczekiwany i rzeczywisty przyrost łącznej długości komórek inicjalnych w próbce

Wykres na ryc. 8 przedstawia szybkość przyrostu łącznej długości komórek w poszczególnych próbkach na tle szybkości przyrostu obliczo-

Ryc. 8. Porównanie rozrostu powierzchni kambium: wyliczonej empirycznie i obliczonej teoretycznie przy założeniu, że powierzchnia kambium rozrasta się jednolicie. Linia przerywana pokazuje obliczony rozrost w czasie potrzebnym do odłożenia warstwy drewna o grubości 1 mm, linie ciągłe (grube) pokazują procentowy rozrost powierzchni w badanych grupach komórek w czasie potrzebnym do odłożenia warstwy drewna o grubości 1 mm. Zespół około 50 komórek rozrasta się z inną szybkością niż szybkość obliczona dla całości powierzchni kambium w danej odległości od rdzenia. Wyjątek stanowi próbka nr 3.

Fig. 8. Comparison of surface area increment, empirical and calculated under the assumption that the surface of the cambium grows uniformly. Dashed line shows the calculated increment during the formation of 1 mm of xylem, continuous heavy line shows the percentage of surface area increase in the studied group of cells during production of 1 mm of xylem. The groups of cells (50 cells in each) grew at other rates than the rate calculated under the mentioned assumption, with the exception of sample No 3.

nego teoretycznie przy założeniu, że cała powierzchnia kambium rozrasta się równomiernie. Ta teoretyczna szybkość rozrostu maleje w miarę oddalania się kambium od rdzenia. Przyrost warstwy drewna o grubości

1 mm w odległości 4 mm od środka rdzenia powoduje rozrost powierzchni o 25%, przyrost takiej samej warstwy w odległości 100 mm o 1% itd. Jak widać z porównania obu szybkości (wyliczonej teoretycznie i praktycznie), istnieją między nimi duże odchylenia.

Wynika z tego, że powierzchnia kambium nie rozrasta się równomiernie, pewne obszary rozrastają się w danym momencie silniej, inne słabiej. Dane tu przedstawione nie pozwalają na wyciągnięcie wniosków o rozmiarach tych obszarów oraz o trwałości danego stanu na danym obszarze. Niedomiar rozrostu w próbkach położonych w pobliżu rdzenia częściowo tłumaczy duże natężenie eliminacji w tych próbkach. Warto zwrócić uwagę, że w próbce nr 3 wykazującej nieznaczny nadmiar rozrostu, natężenie eliminacji jest dość duże.

DYSKUSJA

W pracy tej podjęto próbę opisu współzależności między szybkością wzrostu intruzywnego, częstotliwością podziałów antyklinalnych i intensywnością eliminacji komórek inicjalnych kambium w pniu sosny zwyczajnej (na jednej wysokości pnia).

Pierwszym rozpatrywanym problemem jest wpływ wymienionych procesów na kształtowanie się średniej długości komórek inicjalnych kambium. Ponieważ długość ta ulega zmianie z wiekiem, nasuwa się pytanie: czy również szybkość procesów zmienia się z wiekiem? Stwierdzono dość duże wahania V_e , p i f , jednak systematyczną zmianę zachodzącą z wiekiem zaobserwowano tylko dla częstotliwości podziałów antyklinalnych i częstotliwości eliminacji, ale nie dla szybkości wzrostu intruzywnego i natężenia eliminacji. Częstotliwość podziałów antyklinalnych jest większa w kambium młodym, ciekawe, że również częstotliwość eliminacji jest również wyższa w tym okresie. Intuicyjnie można oczekiwać czegoś innego, że młode kambium, intensywnie powiększające swą powierzchnię nie będzie trwonić komórek.

Intuicyjnie z tych samych powodów można oczekiwać większej częstotliwości podziałów antyklinalnych w młodym kambium; rzeczywiście tak jest, ale jak się okazuje, większość nowopowstałych komórek idzie na straty. Z danych na wykresie b (ryc. 6) wynika, że względna długość komórek eliminowanych w kambium młodym jest mniejsza, niż w kambium starszym. Oznacza to, że selekcja komórek pod względem długości, w kambium młodym może być szczególnie skuteczna.

Dużą częstotliwość eliminacji może należy wiązać z potrzebą selekcji dłuższych komórek. Przy takim punkcie widzenia dużą częstotliwość podziałów w młodym kambium należałoby wiązać nie tylko ze stosunkowo silnym rozrostem powierzchni kambium w tej fazie, ale również z potrzebą selekcji komórek inicjalnych i związaną z tym eliminacją części komórek.

Drugie pytanie to: dlaczego następuje ogólny wzrost średniej długości komórek inicjalnych z wiekiem, w pierwszym okresie rozwoju kambium i dlaczego zmienia się średnia długość komórek w obrębie jednej próbki? Jeżeli w rozwoju kambium następowałyby wahania długości dopasowanej w ten sposób, że w pewnym okresie długość ta byłaby większa niż aktualna średnia długość komórek, w innym okresie zaś mniejsza, to w pierwszym musiałby następować wzrost długości komórek w drugim zaś jej spadek. Rzeczywiście, długość dopasowana nie ma stałej wartości, lecz oscyluje w szerokich granicach i to zarówno w pobliżu rdzenia, jak i w dużej od niego odległości. Wahania długości dopasowanej tłumaczą więc wahania średniej długości komórek.

Amplituda tych ostatnich jest znacznie mniejsza niż pierwszych, co należy tłumaczyć tym, że czasokres trwania jakiejś określonej długości dopasowanej jest za krótki na to, aby mogła ją osiągnąć średnia długość komórek. W ten sposób średnia długość komórek w starszym kambium oscyluje wokół wartości znajdującej się w połowie zakresu wahań długości dopasowanej. Dlaczego jednak następuje ogólny wzrost średniej długości komórek w pierwszym okresie rozwoju kambium? W związku z tym pytaniem należy zwrócić uwagę na to, że długość dopasowana wcale nie jest średnio rzecz biorąc niższa w pobliżu rdzenia niż w dużej od niego odległości, jedynie granice oscylacji z wiekiem ulegają zmniejszeniu. Ogólny wzrost średniej długości należy więc rozumieć jako dążenie kambium do osiągnięcia długości dopasowanej H_{eq} , przy początkowej długości, w momencie powstania kambium, znacznie mniejszej od H_{eq} (Hejniewicz, 1967). Dlaczego jednak to dążenie jest tak wolne? Zmiana średniej długości w poszczególnych próbkach dokonuje się znacznie szybciej i przy takiej szybkości kambium mogłoby osiągnąć długość dopasowaną już po odłożeniu warstwy drewna około 10 mm, tymczasem dokonuje się to na długości promienia kilkudziesięciu milimetrów.

Należy przypuszczać, że nie tylko różne próbki różnią się długością dopasowaną, ale również w jednym i tym samym zespole komórek inicjalnych występują wahania długości dopasowanej. W związku z tym przejście od początkowej długości około 1 mm do ostatecznej 3—4 mm nie może dokonać się po linii gładkiej, lecz musi zachodzić po linii łamanej, co znacznie opóźnia osiągnięcie długości ostatecznej. Oscylacja długości dopasowanej jest wynikiem zmian stosunków między poszczególnymi procesami kambium, które to zmiany mogą zależeć od różnych czynników.

I tak np. Bannan (1963) stwierdził, że częstotliwość podziałów antyklinalnych zależy od grubości przyrostu rocznego: w przyrostach grubych jest ona niższa, w przyrostach cienkich wyższa. Rozpatrując zatem sytuację w dwu kolejnych przyrostach: grubym i cienkim, zakładając, że wzrost intruzywny i eliminacje są w obu przyrostach takie same, należy w przyrostach cienkich spodziewać się długości dopasowanej niższej od średniej długości początkowej, a co za tym idzie zmniejszenia się średniej

długości komórek w obrębie przyrostu. Jest to zgodne z danymi Bannana (1963): u *Picea sitchensis* w przyrostach o grubości poniżej 1 mm występuje wysoka częstotliwość podziałów antyklinalnych, średnia długość komórek jest rzędu 3—4 mm. W przyrostach o grubości 2 mm średnia długość komórek wzrasta do 4,5 mm.

Drugim rozpatrywanym problemem jest zagadnienie, jak przedstawia się szybkość rozrostu powierzchni zajętej przez komórki próbki do szybkości obowiązującej dla całości powierzchni kambium w danej odległości od rdzenia. Za szybkość rozrostu powierzchni kambium odpowiedzialne są te same procesy, które kształtują średnią długość komórek, a więc: wzrost intruzywny, podziały antyklinalne i eliminacje. Dodatkowy czynnik powodujący rozrost powierzchni, jakim jest wzrost szerokości komórek odgrywa minimalną rolę. W okresie czasu potrzebnym do odłożenia warstwy drewna o grubości 1 mm, średnia szerokość komórek nie ulega uchwytnej zmianie, można zatem ten czynnik pominąć w naszych rozważaniach.

Przyrost powierzchni jest spowodowany głównie przyrostem łącznej długości komórek inicjalnych. Można zatem powiedzieć, że $\frac{\Delta S}{S} = \frac{\Delta L}{L}$, gdzie S — powierzchnia, ΔS — przyrost powierzchni, L — łączna długość komórek w próbce, ΔL — przyrost łącznej długości. Dla całości obwodu kambium musi być spełniony warunek: $\frac{\Delta S}{S} = \frac{\Delta R}{R} = \frac{\Delta L}{L}$, ale jak się okazuje nie jest on spełniany dla odpowiedniego małego zespołu komórek, którego powierzchnia może rozrastać się z inną szybkością, niż obowiązująca dla całości powierzchni kambium. Wykres na ryc. 8 przedstawia porównanie szybkości przyrostu łącznej długości komórek w poszczególnych próbkach (należy pamiętać, że przyrost ten jest równoznaczny z przyrostem powierzchni zajętej przez rozpatrywany zespół komórek) na tle teoretycznie obliczonej szybkości przyrostu powierzchni obowiązującej dla całości kambium w danej odległości od rdzenia. Widocznym jest, że szybkość rozrostu powierzchni w poszczególnych próbkach może być mniejsza, lub większa od szybkości ogólnej. Fakt ten pozwala wnioskować, że powierzchnia kambium nie jest jednolita pod względem szybkości rozrostu. Skoro pewien zespół komórek rozrasta się „ponad normę”, to oczywiście jest, że w jego pobliżu inny zespół komórek musi rozrastać się odpowiednio „poniżej normy”, tak aby oba te zespoły dały w sumie przyrost powierzchni zgodny z obowiązującym całość kambium w danej odległości od rdzenia.

Hejniewicz (1964) wprowadził pojęcie „domena” na oznaczenie obszaru powierzchni kambium charakteryzującego się jednokierunkowym ułożeniem antyklinalnych ścian podziałowych. Domenowa struktura kambium została stwierdzona u drzew szpilkowych (Hejniewicz, 1964, Bannan, 1966), a także u drzew liściastych (Hejniewicz, Kraw-

c z y s z y n, 1969). Można przypuszczać, że i pod względem szybkości rozrostu powierzchni kambium składa się z domen, na których komórki rozrastają się z jednakową szybkością, ale w sumie jest to szybkość różna od szybkości obowiązującej całość kambium.

Dane tej pracy nie pozwalają określić wielkości tych domen, można jedynie sądzić, że są to obszary składające się z co najmniej 50 komórek, bo tyle brano do badań w poszczególnych próbkach. Stałość danego stanu w czasie może być różna, bo np. w serii próbek nr 12—16, w których badano mniej więcej ten sam zespół komórek, mamy wzrost powierzchniowy, w okresie czasu potrzebnym do odłożenia warstwy drewna o grubości nieco ponad 10 mm, w kolejnych próbkach ponad normę. W kolejnych dwu próbkach, nr 17 i 18, w których także brano mniej więcej ten sam zespół komórek, widać krańcowy skok szybkości rozrostu powierzchni: w próbce nr 17 w okresie czasu potrzebnym do odłożenia warstwy drewna o grubości 4,3 mm rozrost jest ujemny, tzn. kambium zmniejsza swą bezwzględną powierzchnię, w następnej zaś próbce w okresie czasu potrzebnym do odłożenia warstwy drewna o grubości 4,5 mm występuje rozrost kilkakrotnie silniejszy od obowiązującego całość obwodu kambium w danej odległości od rdzenia.

Trzecim rozpatrywanym problemem jest zjawisko polarności komórek inicjalnych kambium. Dane tutaj uzyskane wskazują, że pewne procesy zachodzą z inną intensywnością na górnych końcach komórek, niż na ich końcach dolnych. Zróżnicowanie szybkości wzrostu intruzywnego na obu końcach komórek opisał B a n n a n (1956 i 1968) oraz C h e a d l e i E s a u (1964). Pierwszy autor stwierdził silniejszy wzrost końców górnych u *Pinus strobus* i silniejszy wzrost końców dolnych w kambium *Thuja occidentalis*, C h e a d l e i E s a u stwierdzili różną szybkość wydłużania obu końców komórek inicjalnych u *Liriodendron tulipifera*, nie identyfikując jednak tychże końców.

Dane uzyskane w tej pracy potwierdzają istnienie zróżnicowania szybkości wzrostu intruzywnego na obu końcach komórek. Jak się okazuje natężenie eliminacji częściowej jest także różne na obu końcach komórek: eliminacja końca dolnego jest silniejsza, końca górnego słabsza. Można przypuścić, że istnieje wzajemna zależność między zróżnicowaniem wzrostu intruzywnego i eliminacji częściowej na obu końcach komórek.

H e j n o w i c z (1961) stwierdził występowanie komórek silnie rosnących intruzywnie w bliskim sąsiedztwie komórek silnie eliminowanych. Być może silniej rosnący górny koniec komórki powoduje silną eliminację częściową dolnego końca komórki leżącej powyżej i odwrotnie: słabiej rosnący dolny koniec tejże komórki powoduje słabszą eliminację częściową górnego końca komórki leżącej poniżej. Podział antyklinalny powoduje powstanie dwu potomnych komórek różniących się nieco długością. Średnia długość komórek górnych jest większa od średniej długości komórek dolnych. Nie można określić przyczyny tego zjawiska, być

może ma ono jakiś związek z uprzednio omówionym zróżnicowaniem wzrostu intruzywnego i eliminacji częściowej na końcach górnych i dolnych.

Jednocześnie z wykresu b na ryc. 6 wynika, że z ogółu nowo powstałych po podziale antyklinalnym komórek, eliminacji ulegają komórki krótsze. Jest to zgodne z danymi na ten temat stwierdzonymi przez B a n a n a i B a y l y ' e g o (1956). Ponieważ komórki dolne są krótsze od górnych, są częściej eliminowane. Potwierdza to wykres b na ryc. 3, z którego wynika, że wśród wszystkich wyeliminowanych komórek próbki, komórki dolne stanowią w każdym wypadku ponad 50% (w krańcowym wypadku 80%).

Pragnę złożyć serdeczne podziękowania doc. dr Z. H e j n o w i c z o w i za pokierowanie tokiem mojej pracy oraz cenne rady i wskazówki.

Zakład Anatomii i Cytologii Roślin
Instytutu Botaniki i Biochemii U.Wr.
Wrocław, ul. Kanonia 6/8

(Wpłynęło dn. 6.4.1970 r.)

SUMMARY

Rate of intrusive growth, V_c , frequency of anticlinal division, p , and frequency of loss of initials, f , in the cambium of pine were studied by analyses of serial tangential sections of xylem. During the production of the first few growth rings p and f were the highest while V_c varied within the same range both in young and old cambium. The relation between V_c , p and the mean cell length, H , was described. The actual value of H varied so as to approach the value H_{eq} determined by the actual V_c and p values, where H_{eq} indicates the calculated mean cell length which would be constant if the actual V_c and p were perpetuated without any change. A considerable variation of the H_{eq} during cambium development has been found. In this respect the young cambium did not differ from the old one. The well known over-all increase in the mean length from the beginning of secondary growth over a number of successive years may be interpreted as a trend of the cambium to attain the mean value of the H_{eq} , when the mean cell length at the beginning was smaller than the minimal value of H_{eq} . The mean cell length did not increase along a smooth line but followed a zigzag, for in the successive time intervals H_{eq} attained values higher and lower than the respective cell length. This explains why the interval of the over-all increase of cell length is so long.

The variation of H_{eq} in older cambium brings about the variation of the mean cell length in successive layers around the general mean value. The variations of V_c , p and f explain probably the nonuniformity of the cambium in respect to surface growth rate: growth at some sites was above the normal rate for the circumference as a whole and in other below it. Fusiform initials grew faster at their apical ends. Withdrawing was more intensive at their basal ends. From the two cells originating from apical division the basal one was on the average shorter than the apical one. The basal cells also underwent loss more frequently than the apical cells what probably was connected with the fact that the frequency of loss of shorter cells was higher.

LITERATURA

- Bannan M. W., 1950, The frequency of anticlinal divisions in fusiform cambial cells of *Chamaecyparis*, Am. Jour. Bot. 37: 511—519.
- Bannan M. W., 1951, The reduction of fusiform cambial cells in *Chamaecyparis* and *Thuja*, Can. Jour. Bot. 29: 57—67.
- Bannan M. W., 1955, The vascular cambium and radial growth in *Thuja occidentalis* L., Can. Jour. Bot. 33: 113—138.
- Bannan M. W., 1956, Some aspects of the elongation of fusiform cambial cells in *Thuja occidentalis* L., Can. Jour. Bot. 34: 175—196.
- Bannan M. W., 1957, The relative frequency of the different types of anticlinal divisions in conifer cambium, Can. Jour. Bot. 35: 875—884.
- Bannan M. W., 1963, Cambial behavior with reference to cell length and ring width in *Picea*, Can. Jour. Bot. 41: 811—822.
- Bannan M. W., 1964, Tracheid size and anticlinal divisions in the cambium of *Pseudotsuga*, Can. Jour. Bot. 42: 603—631.
- Bannan M. W., 1966, Spiral grain and anticlinal divisions in the cambium of conifers, Can. Jour. Bot. 44: 1515—1538.
- Bannan M. W., 1968, Polarity in the survival and elongation of fusiform initials in conifer cambium, Can. Jour. Bot. 46: 1005—1008.
- Bannan M. W. and Bayly I. L., 1956, Cell size and survival in conifer cambium, Can. Jour. Bot. 34: 769—776.
- Cheadle V. I. and Esau K., 1964, Secondary phloem of *Liriodendron tulipifera*, University of California Publications in Botany, Volume 36 No 2 pp. 143—252.
- Evert R. F., 1961, Some aspects of cambial development in *Pyrus communis*, Am. Jour. Bot. 48(6): 479—488.
- Evert R. F. and Kozłowski T. T., 1967, Effect of isolation of bark on cambium activity and development of xylem and phloem in trembling aspen, Am. Jour. Bot. 54/8: 1045—1054.
- Hejnowicz A. i Hejnowicz Z., 1958, Variations of length of vessel members and fibres in trunk of *Populus tremula* L. Acta Soc. Bot. Pol. 27(1): 131—159.
- Hejnowicz Z., 1961, Anticlinal divisions, intrusive growth and loss of fusiform initials in nonstoried cambium, Acta Soc. Bot. Pol. 30(4): 729—748.
- Hejnowicz Z., 1963a, Udział wzrostu intruzywnego w procesie zrastania się miazgi po poprzecznym nacięciu, Acta Soc. Bot. Pol. 32(4):
- Hejnowicz Z., 1963b, Wzrost intruzywny, podziały poprzeczne i skośne we wrzecionowatych komórkach inicjalnych zranionej miazgi modrzewia, Acta Soc. Bot. Pol. 32: 493—503.
- Hejnowicz Z., 1964, Orientation of the partition in pseudotransverse division in cambia of some conifers, Can. Jour. Bot. 42: 1685—1691.
- Hejnowicz Z., 1967, Interrelationship between mean length, rate of intrusive elongation, frequency of anticlinal divisions and survival of fusiform initials in cambium Acta Soc. Bot. Pol. 36(2): 367—378.
- Hejnowicz Z. i Brański S., 1966, Quantitative analysis of cambium growth in *Thuja*, Acta Soc. Bot. Pol. 55(3): 395—400.
- Hejnowicz Z. and Krawczyżyn J., 1969, Oriented morfogenetic phenomena in cambium of broadleaved trees, Acta Soc. Bot. Pol. 38(3): 547—560.
- Sanio K., 1872, Über die Grosse der Holzellen bei der gemeinen Kiefer (*Pinus silvestris*), Jhrb. wiss. Bot. 8: 401—420.
- Spurr S. H. and Hyvarinen M. J., 1954, Wood fiber length as related to position in tree and growth, Bot. Review 20: 561—575.