

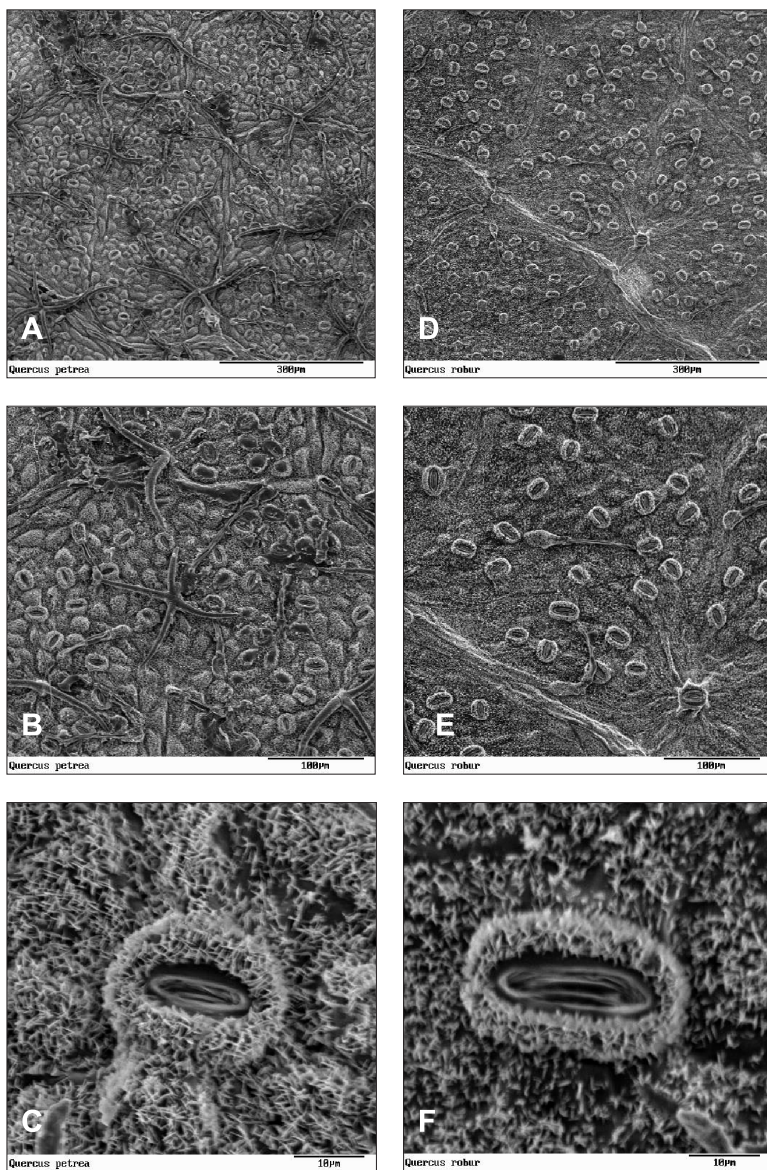
3.1.6. LIŚĆ

Liście dębów są grzbietobrzusne. Pod doosiową (górną) epidermą znajduje się 1–4-piętrowy miękisz palisadowy, a pod nim kilka warstw miękiszu gąbczastego i jednowarstwowa epiderma odosiowa (dolna). Komórki dolnej epidermy są mniejsze niż górnej. Na obu powierzchniach liścia *Q. robur* występują krystaliczne blaszki z ostro zakończonymi palczastymi krawędziami (PRASAD i GULZ 1990). Na grubość blaszki liściowej mają wpływ położenie liścia w koronie i wiek drzewa. U *Q. petraea* na przykład liście na drzewach dorosłych są w strefie nasłonecznionej blisko dwukrotnie grubsze, z trzykrotnie grubszym pokładem miękiszu palisadowego niż liście w ocienionej strefie drzewa. Przypominają pod tym względem liście siewek rosnących na świetle (SCHRAMM 1912). Różnice pomiędzy liśćmi z nasłonecznionej i ocienionej strefy dotyczą również liczby szparek. W pierwszym przypadku na powierzchni 1 mm² znajduje się ich blisko 2 razy więcej niż w drugim, odpowiednio 810 i 468. Również i pod tym względem liście „cieniste” w koronach drzew starych są podobne do „słonecznych” liści siewki. Komórki epidermy zarówno na dolnej, jak i górnej stronie blaszki liściowej są większe w nasłonecznionej strefie korony niż w zacienionej.

Z wstępnych obserwacji wynika, że w budowie liści *Q. petraea* i *Q. robur* występują pewne różnice. U *Q. petraea* na dolnej stronie liścia obecne są gwiaździste włoski, których nie obserwowano u *Q. robur*. Różnice dotyczą również zagęszczenia i wielkości szparek: u *Q. petraea* zagęszczenie jest większe, a szparki mniejsze niż u *Q. robur* (ryc. 6).

3.2. ROZWÓJ I BUDOWA ORGANÓW GENERATYWNYCH

Dęby są jednopienne i mają kwiaty rozdzielнопłciowe. Kwiaty męskie i żeńskie są zebrane w kotki – kwiatostany, których zawiązki pojawiają się w różnych okresach sezonu wegetacyjnego i w odrębnych strefach pędu. Zawiązki męskich kwiatostanów są inicjowane w pachwinach łusek pąkowych, a więc w dolnej części osi zawiązka pędu w początkowej fazie jego wydłużania, czyli w drugiej połowie maja. Natomiast zawiązki żeńskich kwiatostanów powstają w pachwinach podwierzchołkowych zawiązków liści około 2 miesiące później i w początkowej fazie nie różnią się od zawiązków wegetatywnych pąków bocznych, powstających w tej samej strefie zawiązka. Jednak w sierpniu zawiązek pachwinowy przyszłego pędu wegetatywnego ma już zawiązki kilku łusek i zredukowany merystem wierz-



Ryc. 6. Dolna odosiowa powierzchnia blaszki liścia *Quercus petraea* (A–C) i *Q. robur* (D–F) (zdjęcie spod skaningowego mikroskopu elektronowego); na liściach *Q. petraea* widoczne gwiazdziste włoski

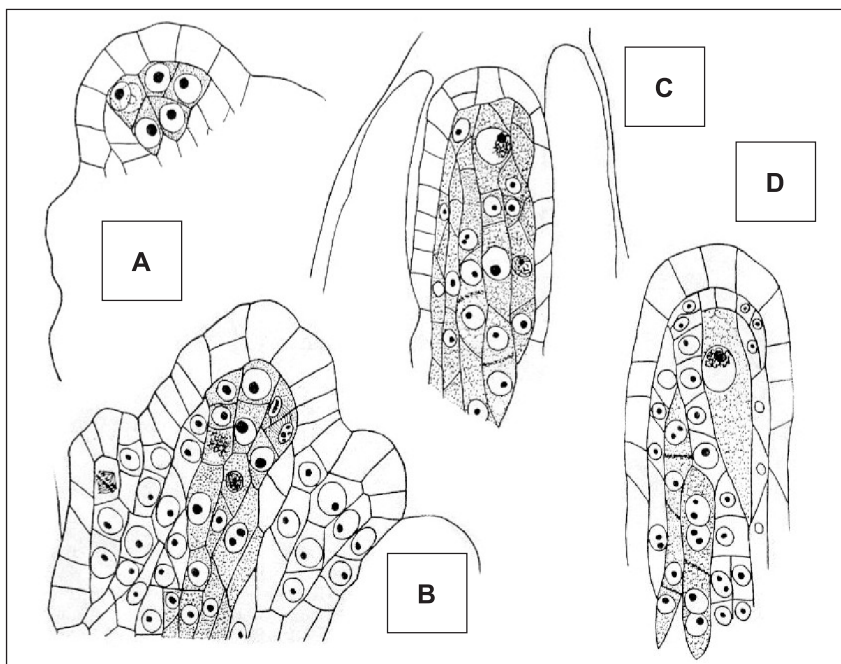
chołkowy, natomiast zawiązek żeńskiego kwiatostanu nie ma jeszcze struktur bocznych. W tej fazie ma postać szerokiego, silnie uwypuklonego wierzchołka, który na przełomie lata i jesieni wytwarza zaledwie kilka zawiązków łusek. W tym stanie wchodzi w okres zimowego spoczynku (LANGDON 1939; NOVIKOVA 1976; MERKLE i in. 1980).

Męski pąk kwiatostanowy jest rozpoznawalny na przełomie maja i czerwca dzięki temu, że od pąka wegetatywnego różni się bardziej zaawansowanym rozwojem struktur bocznych (łusek i liści), pojawiających się w pąku wegetatywnym miesiąc później niż w męskim. Merystem wierzchołkowy zawiązka kwiatostanu inicjuje rozwój kwiatów, które powstają akropetalnie, czyli w kierunku od podstawy ku wierzchołkowi osi pąka. Rozwój zawiązków kwiatów jest bardzo szybki i już na przełomie lipca i sierpnia w zawiązkach powstałych najwcześniej są obecne poszczególne części kwiatu: zredukowane elementy okwiatu i zawiązki zwykle 8 pręcików. W ciągu 2 tygodni po pojawieniu się pręcików okwiat rozrasta się i całkowicie je okrywa. W woreczkach pyłkowych pylnika jesienią wyodrębnia się tkanka sporogenna, której dalszy rozwój przebiega na wiosnę (STAIRS 1964; OSTROLUCKÁ i KRIŽO 1989).

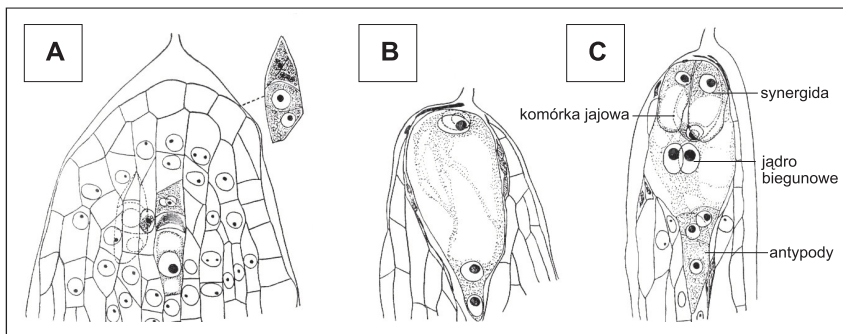
Wczesną wiosną, pod koniec marca, różnicuje się czterowarstwowa ściana pylnika. Najbardziej wewnętrzną część ściany stanowi tapetum typu wydzielniczego. W tkance sporogennej wyodrębniają się mikrosporocyty, które na początku kwietnia wchodzi w fazę podziałów mejotycznych. Podziały trwają 2–4 dni i są asynchroniczne. W cyklu mejotycznym powstaje 12 bivalentów regularnie koniugujących chromosomów. W przebiegu mejozy, nawet w warunkach naturalnych, występują anomalie (OSTROLUCKÁ i KRIŽO 1989). Stanowiły one 15–20% wszystkich obserwowanych przez tych autorów podziałów mejotycznych. W warunkach zanieczyszczonego środowiska procent ten był większy, wynosił 20–25. Anomalie były różne: zakłócenia w powstawaniu bivalentów, opóźnione lub przedwczesne rozchodzenie się chromosomów do przeciwległych biegunów wrzeczona podziałowego lub inne. Wpływ zanieczyszczonego środowiska ujawnił się też powstawaniem gigantycznych ziaren pyłku lub zmienną liczbą apertur w ziarnie (OSTROLUCKÁ i KRIŽO 1989).

U dębów występuje zjawisko równoczesnego powstawania tetrad. Pęknięcie pylników następuje w ostatnich dniach maja i jest zależne od warunków pogodowych. Tuż przed pyleniem w ziarnie pyłku dochodzi do podziału jednojądrowego mikrogametofitu na komórkę generatywną i łagiewkową. Kielkujące na znamieniu słupka ziarno jest więc dwukomórkowe (STAIRS 1964; OSTROLUCKÁ i KRIŽO 1989).

Zawiązki żeńskich kwiatostanów różnicujące się, jak już wspomniano, w pachwinach górnych 3–4 liści, są najwcześniej rozpoznawalne na początku sierpnia. Różnią się od pąków wegetatywnych tym, że nie mają zawiązków struktur bocznych, czyli liści. Struktury liściowe w żeńskim pąku powstają bowiem kilka tygodni później niż w wegetatywnym. Żeński pąk kwiatostanowy wznawia rozwój na wiosnę. Oś kwiatostanu wydłuża się, na wierzchołku powstają liczne zawiązki łusek, w pachwinach których są inicjowane zawiązki 1–5 kwiatów rozwijające się akropetalnie. Podczas gdy kwiaty najniżej położone, a więc powstałe najwcześniej, osiągają już pełną dojrzałość, zawiązki szczytowe, w rozwoju opóźnione, często obumierają. Zawiązek kwiatu ma postać wybrzuszenia z zaznaczonymi koncentrycznymi pierścieniami przyszłego okwiatu i słupekowia. Zalążnia jest 3-komorowa. W każdej z komór znajdują się 2 zalążki. We wczesnej fazie rozwoju zalążka pod epidermą małego uwypuklenia rozwija się kilkukomórkowa tkanka



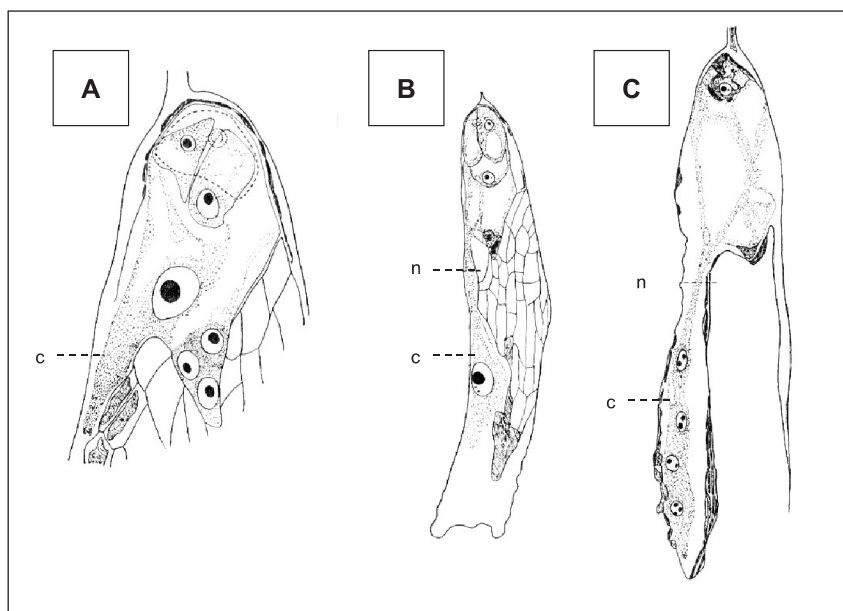
Ryc. 7. Przebieg różnicowania się osłonek i komórek macierzystych megaspor na przekroju podłużnym przez szczytową część zalążka *Quercus robur* (HJELMQVIST 1953): A – różnicująca się tkanka sprogenna; B – pasmo tkanki sprogennej w centralnej części zalążka; C – podziały mejotyczne w niektórych komórkach tkanki sprogennej; D – młody zalązek z komórką macierzystą megaspori w profazie



Ryc. 8. Fragment szczytowej części zalążka *Quercus robur* na przekroju podłużnym (HJELMQVIST 1953): A – tetrada megaspor, z których trzy górne degenerują; B – czterojądrowy woreczek zalążkowy; C – dojrzały, ośmiojądrowy woreczek zalążkowy (pod synergidami zarys komórki jajowej)

sporogenna (ryc. 7A). Zaczątki 2 osłonek rozwijają się w czasie, gdy w tkance sporogennej wyodrębniają się komórki macierzyste megaspor (ryc. 7B–D). Liczba komórek macierzystych w pojedynczym zalążku może być większa niż 1, ale funkcjonującą megasporą staje się zwykle tylko jedna komórka, położona najbliżej mikropylarnego bieguna zalążka. Pozostałe degenerują. Nieco wcześniej od przyszłej megaspor oddziela się kilka małych komórek parietalnych (ryc. 7D). Komórka macierzysta megaspor ulega dwóm podziałom mejotycznym, w wyniku których powstaje tetrada liniowo ułożonych megaspor, czyli komórek macierzystych woreczka zalążkowego (megagametofitu, ryc. 8A). Rozwój woreczka jest monosporowy. Megasporą funkcjonującą staje się megaspora bazalna, rzadziej druga w szeregu. W obrębie zalążka mogą się rozwijać 2 (lub więcej) komórki zapoczątkowujące rozwój kilku woreczków. Najczęściej ulegają one degeneracji jeszcze przed osiągnięciem dojrzałości. Dojrzałe nasiona dębu rzadko mają więcej niż 1 normalnie wykształcony zarodek, co wskazuje na to, że ich selekcja następuje nie tylko w obrębie pojedynczego zalążka, ale i pomiędzy wszystkimi 6 zalążkami obecnymi w zalążni.

Woreczek zalążkowy rozwija się według typu normalnego. Jest więc 8-jądrowy, z dwoma jądrami biegunowymi przewyższającymi rozmiarami pozostałe jądra woreczka. Jądra aparatu jajowego, czyli komórki jajowej i 2 synergid, mają rozmiary mniej więcej jednakowe (ryc. 8C). Na biegunie przeciwnym do aparatu jajowego leżą 3 komórki antypodalne, które bardzo wczesnie degenerują. Jądra biegunowe zlewają się, tworząc wtórne jądro woreczka zalążkowego.



Ryc. 9. Przebieg procesu zapłodnienia, rozwoju *caecum* i bielma u *Quercus robur* (HJELMQVIST 1953): A – formowanie woreczka zalążkowego z *caecum*; B – stadium późniejsze, wtórne jądro woreczka zalążkowego przemieszcza się w dół do *caecum*; C – woreczek zalążkowy z czterema jądrami bielma w *caecum*

Cechą charakterystyczną zalążków dębów jest różnicowanie się cytoplazmy woreczka zalążkowego w *caecum*, do którego przechodzi zapłodnione wtórne jądro rozwijające się w bielmo (ryc. 9).

Łagiewka pyłkowa wnika do woreczka zalążkowego przez mikropylarny wąski kanalik. Jądro jednego z 2 plemników, niszcząc jedną z synergid, łączy się z jądrem komórki jajowej. Jądro drugiego łączy się z wtórnym jądrem woreczka, powstałym przez zlanie się jąder biegunowych, zapoczątkowując rozwój bielma. Zapłodnienie komórki jajowej i powstanie zygoty następuje później niż zapłodnienie wtórnego jądra woreczka. Przed podziałem zygoty bielmo jest już kilkjądrowe i znacznie wyprzedza rozwój prazarodka (HJELMQVIST 1953).

U *Q. robur* czas pomiędzy zapyleniem a zapłodnieniem wynosi około 2 miesięcy (HJELMQVIST 1953), a więc podobnie jak u gatunków zaliczanych do podrodzaju *Lepidobalanus* (np. *Q. alba*). U gatunków z grupy *Erythrobalanus* (np. *Q. rubra*, *Q. coccinea*, *Q. ilicifolia*) okres pomiędzy zapyleniem a zapłodnieniem wynosi około roku (STAIRS 1964), czyli podobnie jak u sosen.

Rozwój zarodka u dębów jest bardzo szybki. Przed zimą zarodek jest w pełni wykształcony.

Polska Akademia Nauk
Instytut Dendrologii
ul. Parkowa 5
62-035 Kórnik

LITERATURA

- BONSEN K. J. M., ZÜRICH E.T.H. 1991. Gefäßverschluss-Mechanismen in Laubbäumen. Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich. 136(1): 13–50.
- CHOVANEC D. 1985. Morfológia benečných elementov listnatých drevín. Vedecké a pedagogické aktuality, Vysoká Škola Lesnícka a Drevárska. Zvolen 1: 1–22.
- FINK S. 1980. Anatomische Untersuchungen über das Vorkommen von Spross- und Wurzelanglagen im Stammbereich von Laub- und Nadelbau. Allg. Forst- Jagd. Ztg. 151: 160–181.
- HJELMQVIST H. 1953. The embryo sac development of *Quercus robur* L. Phytomorphology. 3(4): 377–384.
- HOLDHEIDE W. 1951. Anatomie mitteleuropäischer Gehölzrinden. W: Freund H. (red.) Handbuch der Mikroskopie in der Technik. 5(1) HiFrennd, Wetzlar.
- HUBER B. 1951. Mikroskopische Untersuchungen von Hölzern. W: Freund H. (red.) Handbuch der Mikroskopie in der Technik. 79–192. Frankfurt.
- KAUSSMANN B. 1963. Pflanzenanatomie unter besonderer Berücksichtigung der kulturund natzpflanzen. Jena, Gustav Fischer Verlag
- LADEFOGED K. 1958. The periodicity of wood formation. Dan. Biol. Skrift. 7(3): 1–98.
- LANGDON L. M. 1939. Ontogenetic and anatomical studies of the flower and fruit of the Fagaceae and Juglandaceae. Bot. Gazette 101: 301–327.
- LEBEDENKO L. A. 1962. Sravnitelno-anatomičeskij analiz zreloj drevesiny korniej i stvolov nekotorych drevesnych rastenij. Trudy Instituta Lesa i Drevesiny Akad. Nauk SSSR. 51: 124–134.
- MERKLE S. A., FERET P. P., CROXDALE J. G., SHARIK T. L. 1980. Development of floral primordia in White oak. Forest Sci. 26(2) 238–250.
- NEČESANÝ V. 1961. Bewertung 'normalen' Holzes vom Standpunkt der Struktur. Faserforschung und Textiltechnik. 12(4): 169–178.
- NEČESANÝ V. 1966. Die Vitalitätsveränderung der Parenchymzellen als physiologische Grundlage der Kernholzbildung. Holzforsch. Holzverwertung. 4: 9–13.
- NOVIKOVA A. A. 1976. Rost i razvite poček u nekotorych drevesnych rastenij. Akad. Nauk BSSR, Minsk.
- OSTROLUCKÁ M. G., KRIŽO M. 1989. Biologia samčích reprodukčních orgánov rodu *Quercus* L. Acta Dendrobiologica.

- PRASAD RBN, GULZ P. G. 1990. Surface structure and chemical composition of leaf waxes from *Quercus robur*, *Acer pseudoplatanus* L. and *Juglans regia* L. *Naturforschlung*. 45: 7–8.
- SCHMIDT E. 1941. Mikrophotographischer Atlas der mitteleuropäischen Hölzer. Neudamm.
- SCHRAMM R. 1912. Über die Anatomischen Jugendformen der Blätter einheimischer Holzpflanzen. *Flora* 104(3): 225–295.
- STAIRS G. R. 1964. Microsporogenesis and embryogenesis in *Quercus*. *Bot. Gaz.* 125(2) 115–121.
- SÜSS H. 1967. Über die Längenänderungen der Parenchymstränge, Holzfaseren und Gefäßglieder von Laubhölzern im Verlauf einer Zuwachperiode. *HOLZ als Roh- und Werkstoff* 25: 369–377.
- SÜSS H., LENGERT W., MÜLLER-STOLL W. R. 1978. Vegetationsperiodische Änderungen der Gefäß- und Holzfaserweite sowie der Länge der Markstrahlzellen bei verschiedenen Laub- und Nadelholzarten. *Holztechnologie* 19(4): 235–242.
- WAGENFÜHR R. 1984. Anatomie des holzes under besonderer berücksichtigung der holztechnik. VEB Fachbuchverlag
- WUTZ A. 1955. Anatomische Untersuchungen über System und Periodische Veränderungen der Lenticellen. *Botanische Studien* 4: 43–72.

ANATOMY AND EMBRYOLOGY

Summary

The chapter describes shoot structure and development, including characteristics of the vegetative bud, cambium, secondary xylem, bark, periderm and leaf.

The vegetative winter bud is composed of a embryonic shoot and 30–35 scales covering it. In the upper part of the embryonic shoot, there are primordia of lateral buds and its apical part is occupied by an apical meristem with a well-defined tunica. The development cycle of a new bud in oaks lasts about 20 months.

Cambium is nonstoried. Its activation in spring takes place before resumption of bud development. Mitotic activity of cambial cells ceases in late August.

In respect of the distribution of vessels, oak wood belongs to the ring-porous type. Vessels formed at the beginning of the growing season are about 10 times wider than those formed at the end of the season. Vessels which have ceased to function in conduction of water and substances dissolved in water become obstructed with tyloses, which leads to formation of heartwood. Within vertical series of vessel members, the perforated part of a wall a vessel member is called the simple perforation plate. This is one of the reasons why vessels are ideally suited to fast transport of aqueous solutions. Beside vessels, oak wood contains also tracheids, fiber-tracheids, axial parenchyma and ray parenchyma.

In bark structure, bands of fibres delimit annual increments. Fibres and axial parenchyma are lacking in early phloem but abundant in late phloem. Among fibres, groups of stone cells are often present.

Oak leaf is bifacial (a leaf with palisade parenchyma on one side of the blade and spongy parenchyma on the other). Stomata are present only on the lower (abaxial) side of the blade. Many features of leaf structure (e.g. thickness of leaf blade and of palisade mesophyll, density of stomata in the lower epidermis) depend on light conditions.

The chapter also describes the structure and development of generative organs.