

## ROZDZIAŁ 4

# ANATOMIA, EMBRIOLOGIA I KARIOLOGIA (Alina Hejnowicz)

### 4.1. Rozwój pąka i pierwotna budowa pędu

Do opisanego budowy i rozwoju pąka wykorzystałam głównie wyniki badań własnych (HEJNOWICZ i OBARSKA 1995). Wcześniejsze prace związane z tym tematem były przeze mnie cytowane w poświęconej temu gatunkowi monografii, wydanej w roku 1977 (BIAŁOBOK 1977 red.).

Zawiązki wegetatywnych i generatywnych pędów świerka są w pąkach zimowych makroskopowo łatwo rozróżnialne. Pod mikroskopem takie rozróżnienie jest możliwe już w lipcu. Determinacja pąków następowałaby tym samym wcześniej, prawdopodobnie w czerwcu, na co wskazywałyby niepublikowane badania własne (HEJNOWICZ dane npbl.) (tabl. 5).

Zawiązek pędu składa się z osi zakończonej wierzchołkiem wzrostu. Jego nasadę oddziela od ubiegłorocznego pędu diafragma węzłowa (tabl. 4), utworzona z grubościennych komórek parenchymatycznych znajdujących się w strefie rdzenia i w korze pierwotnej. Komórki rdzenia leżące poniżej diafragmy i tworzące z nią na przełomie lata i jesieni zwarty układ (tabl. 6C), pod koniec jesieni ulegają autolizy, w wyniku czego powstaje w tym miejscu dziura (tabl. 4). Pozostaje przy tym zachowana ciągłość systemu naczyniowego pomiędzy ubiegłoroczną łodygą i zawiązkiem przyszłego pędu (tabl. 4).

W pąku wegetatywnym na osi zawiązka łodygi znajdują się młode igły lub ich nieodróżnicowane zawiązki, osadzone spiralnie, zgodnie z określonym wzorem ulistnienia (filotaksja). Wzór ten oznacza się najczęs-

ziej 2 kolejnymi liczbami z szeregu FIBONACCI'EGO, w którym liczba następna jest sumą dwóch poprzednich, np. 2, 3, 5, 8, 13. U świerka mogą występować różne wzory filotaksji, zmieniające się również w ontogenezie pędu. Filotaksja w dolnej części pędu bywa na przykład inna niż w górnej. System naczyniowy przy różnych wzorach filotaksji pozostaje przy tym stabilny, co wskazywałoby na jego rolę w określaniu na wierzchołku wzrostu pędu położenia kolejno inicjowanych zawiązków liściowych (igieł lub łusek) (ZAGÓRSKA-MAREK 1995).

W zimowym pąku poniżej nasady zawiązka pędu, na tak zwanym receptakulum, są osadzone łuski pąkowe.

Wierzchołek wzrostu pędu świerka, nieodróżnicowany na tunikę i korpus, wykazuje strefowość typową dla większości przedstawicieli klasy *Coniferopsida*. Na szczycie wierzchołka znajduje się grupa komórek apikalnych, pod nią grupa tak zwanych centralnych komórek macierzystych, z odchodzącymi od niej promieniście pasmami komórek merystemu rdzenia. Zewnętrzna, kilkuwarstwowa strefa tworzy merystem periferyczny (tabl. 5). Strefowość wierzchołka i liczba warstw komórek w każdej strefie zmieniają się w ontogenezie pędu, a w przypadku strefy merystemu rdzenia zależą też od wigoru pędu. Szerokość strefy merystemu rdzenia na przykład zmniejsza się w ciągu sezonu i maleje wraz ze wzrostem rzędu odgałęzienia pędu. Budowę strefową wierzchołek osiąga już w siewce, około 30 dnia po wykiełkowaniu (GREGORY i ROMBERGER 1972).

W zimowym pąku świerka nie ma zawiązków pędów bocznych. Ich zaczątki pojawiają się w pachwinach niektórych wydłużających się igieł dopiero na wiosnę, w drugiej połowie kwietnia, kiedy merystem wierzchołkowy wydłużającego się pędu zaczyna odkładać zawiązki łusek przyszłego pąka terminalnego. Pierwsze łuski pąkowe są inicjowane w końcowym okresie morfogenetycznej aktywności merystemu wierzchołkowego w poprzednim sezonie wegetacyjnym (HEJNOWICZ i OBARSKA 1995). Proces inicjowania zawiązków łusek pąkowych, zarówno na wierzchołku terminalnym jak i na wierzchołkach nowozakładanych pąków bocznych, trwa ponad 2 miesiące, po czym, na przełomie czerwca i lipca w pąkach wegetatywnych powstają pierwsze zawiązki igieł. Ostatnie igły są inicjowane około połowy września. Już w czerwcu, w czasie inicjowania łusek pąkowych wyróżniają się 2 typy zawiązków pędu, które różnią się przede wszystkim zagęszczeniem komórek taninowych w młodym rdzeniu (tabl. 5A, B). Te różnice pogłębiają się w następnych fazach wzrostu i różnicowania zawiązka (tabl. 5C, D). Okazuje się wówczas, że komórki taninowe występują w męskich pąkach kwiatowych w znacznie mniejszych ilościach niż w wegetatywnych (tabl. 4A, B i tabl. 6A, B). Komórki taninowe mogą więc umożliwiać identyfikację zawiązków w fazie poprzedzającej inicjowanie zawiązków liściowych, czyli igieł lub mikrosporofili.

W zimowym pąku, w łodygowej części zawiązka pędu znajduje się pierścień pier-

wotnych wiązek naczyniowych, obejmujący parenchymatyczny rdzeń z licznymi komórkami taninowymi. W korze pierwotnej istnieje nieciągły system przewodów żywicznych.

Jednym z przejawów wiosennego przebudzenia pąka jest wznowienie aktywności podziałowej komórek. Aktywacja jest bezpośrednio zależna od temperatury powietrza, która wpływa też na czas, jaki upływa pomiędzy wystąpieniem podziałów komórkowych a pękaniem pąka (szybki wzrost temperatury skraca czas pomiędzy tymi przejawami). Pierwsze dzielące się komórki w zawiązku pędu są na ogół obserwowane mniej więcej w 3–4 tygodniu przed pękaniem pąka (HEJNOWICZ i OBARSKA 1995). W pąku na wiosnę najwcześniej zaczynają się dzielić komórki zawiązków łusek, młodych igieł, a w części osiowej zawiązka pędu komórki prokambium. Najdłużej pozostaje nieaktywna strefa apikalna wierzchołka, obejmująca właściwe komórki apikalne i centralne komórki macierzyste. Strefa ta w ciągu całego sezonu charakteryzuje się najniższą aktywnością mitotyczną.

Wydłużanie zawiązka pędu rozpoczyna się w zamkniętym jeszcze pąku. W tej fazie wzrostu jego długość podwaja się. Całkowity przyrost długości bocznego pędu w dolnej strefie korony drzewa trwa około 6 tygodni, na co jak się wydaje nie mają wpływu opady i wilgotność powietrza, które jednak wpływają na tempo wydłużania pędu, a tym samym w znacznym stopniu decydują o jego ostatecznej długości (HEJNOWICZ i OBARSKA 1995).

## 4.2. Budowa wtórna

### 4.2.1. Kambium

Strefa kambium u świerka w okresie spoczynku składa się z 4–8 warstw komórek tworzących regularne, promieniste szeregi (tabl. 8). W każdym szeregu można wyróżnić komórkę inicjalną, komórki macierzyste floemu i ksylemu oraz ich najbliższe po-

chodne, które również zachowują zdolność dzielenia się. W nieodróżnionym floemie i ksylemie często są widoczne pary lub czwórki komórek objętych wspólną ścianą pierwotną (czwórki SANIO).

Komórki inicjalne elementów układu podłużnego, czyli inicjały wrzecionowate, mają w okresie spoczynku połaśdowaną

zewnątrzną błonę cytoplazmatyczną (plazmalemma), duże, wydłużone jądra, liczne drobne wakuole, plastydy, amyloplasty i kropelki tłuszczu. Natomiast bardzo rzadko są w nich obecne aparat GOLGIEGO i retikulum endoplazmatyczne (TIMELL 1980). Inicjały promieni są bogate w lipidy. W czasie ustępowania zimowego spoczynku drobne wakuole łączą się, tworząc wakuolę pojedynczą, rozmieszczoną centralnie, w cytoplazmie pojawiają się struktury GOLGIEGO oraz lomasomy (włókniste struktury uczestniczące w budowie ściany komórkowej TIMELL 1973).

Wznowienie aktywności kambium na wiosnę zależy od temperatury powietrza, która w początkowym okresie wzrostu wpływa również na tempo podziałów i na średnicę komórek pochodnych. Natomiast w późniejszym okresie decydujące znaczenie ma woda, której deficyt może być częściowo kompensowany nawożeniem mineralnym (DÜNISCH i BAUCH 1994).

Aktywacja kambium w warunkach Polski następuje w kwietniu. Chłodna wiosna, a zwłaszcza niskie temperatury w marcu i kwietniu bardzo znacznie opóźniają ten proces. Według danych WENKA i FIEDLERA (cyt. SCHMIDT-VOGT 1986), w latach o stosunkowo wysokich temperaturach marca i kwietnia, powstawało w kwietniu około 10% rocznego przyrostu wtórnego ksylemu, podczas gdy w latach z niskimi temperaturami marca i kwietnia 10% przyrost był odnotowany dopiero w maju. GREGORY (1971) wyróżnia 3 fazy sezonowej aktywności kambium: wstępną, w której dzielą się komórki strefy kambium powstałe jeszcze w poprzednim sezonie i zdeterminowane pod względem ich dalszego losu, fazą główną, w której powstaje około 80% wszystkich elementów wytworzonych w danym sezonie oraz fazą osłabionej aktywności, całkowicie kończąca się we wrześniu. Na termin zakończenia procesu mitotycznej aktywności komórek kambium, podobnie jak na jego rozpoczęcie, mają wpływ niektóre czynniki klimatyczne takie jak temperatura i opady.

Rozprzestrzenianie się mitoz w strefie kambium u *Picea abies* w obrębie drzewa postępuje od nasady pąka, gdzie podziały komórkowe pojawiają się około 2 tygodnie przed jego pękaniem, a na poziomie 1,3 m kilka dni później (LADEFEGED 1958). W korzeniu cytowany autor obserwował kilkustodniowe lub nawet ponad miesięczne (w zależności od roku) opóźnienie aktywacji kambium w stosunku do pnia. Kierunek rozprzestrzeniania się mitoz w kambium jest związany z kierunkiem przemieszczania się bodźców (np. auksyn, cytokinin) warunkujących aktywność podziałową komórek kambium.

Przyrost obwodu kambium, którego następstwem jest przyrost średnicy pnia, następuje w wyniku wzrostu liczby szeregów komórek inicjalnych, dobudowywanych do pierścienia kambium na drodze poprzeczno-skośnych podziałów (pseudotranswersalne). Pociąga to za sobą skrócenie długości inicjału wrzecionowatego, a w konsekwencji długości odkładanych elementów wtórnego floemu i ksylemu.

Do czynników mających pewien wpływ na wielkość przyrostu wtórnych tkanek naczyniowych (floemu i ksylemu) oraz na wymiary wchodzących w ich skład elementów, poza wymienionymi już temperaturą i stosunkami wodnymi, należą też fotoperiod, światło, siedlisko (m. in. ŻELAWSKI i WODZICKI 1960; WODZICKI i WITKOWSKA 1961; ESCHRICH i BLECHSCHMIDT-SCHNEIDER 1992; DÜNISCH i BAUCH 1994).

#### 4.2.2. Kora wtórna

W porównaniu z innymi przedstawicielami klasy *Coniferopsida* grubość kory wtórnej czyli korowiny u świerka jest mała; średnio wynosi 10–12% średnicy pnia. Na tę grubość, w kolejności od kambium, składają się: wtórny floem, peryderma i martwica korkowa. W zależności od wieku drzewa wtórny floem zajmuje 50–85% grubości kory, a przeciętna szerokość słoja rocznego przyrostu floemu wynosi 0,2–0,3 mm.

W pniach drzew rosnących na stanowiskach ubogich słoje są dwukrotnie węższe niż znajdujących się w warunkach optymalnych (KARTUSCH i wsp. 1991). W najmłodszym floemie granice pomiędzy słojami są wyraźne (tabl. 8A). W starszym floemie nieco się zacierają. Granice między słojami są widoczne dzięki temu, że komórki sitowe powstałe na początku sezonu są w przekroju większe i mają mniej lub bardziej kwadratowe kształty, a powstałe w końcowej części sezonu są stycznie silnie spłaszczone.

Wtórny floem w 60–90% składa się z komórek sitowych oraz z parenchymy osiowej i promieni. Włókien nie ma. Z wiekiem pojawiają się sklereidy będące rezultatem skleryfikacji komórek parenchymatycznych. Liczne są też kryształy szczawianu wapnia.

Jednoroczny przyrost wtórnego floemu składa się z 10–12 warstw komórek sitowych i pojedynczej warstwy komórek parenchymatycznych (tabl. 8). W słabo rosnącym pniu liczba warstw komórek sitowych jest mniejsza.

Komórki sitowe mające średnicę w młodym floemie około 0,02 mm i długość 2,8 mm z wiekiem ulegają zgniataniu. Na ścianach promienistych komórek znajdują się pola sitowe które często są otwarte przez 2 sezony (HOLDHEIDE 1951). Jednak z reguły komórki sitowe funkcjonują tylko przez 1 sezon lub niewielką część sezonu następnego (HUBER, cyt. ESAU 1969).

Parenchyma osiowa występuje w środkowej części słoja, często w nieciągłych pasmach (tabl. 8). Średnica komórki parenchymatycznej jest początkowo mniejsza niż średnica komórki sitowej, ale w odróżnieniu od niej z wiekiem zwiększa się kilka- lub kilkunastokrotnie. Długość komórki parenchymatycznej wynosi około 0,075 mm. Niektóre komórki przekształcają się w sklereidy, których ściany są grube i zdrewniałe, lecz dzięki licznym jamkom nie tracą kontaktu z komórkami sąsiednimi. Sklereidy w większych ilościach powstają we floemie drzew rosnących na ubogich siedliskach (KARTUSCH i wsp. 1991).

Promienie przebiegają faliście; są heterogeniczne, jednorzędowe. W skład promienia wchodzi komórki parenchymatyczne i albuminowe (tabl. 8C). Różnią się one rozmieszczeniem i zawartością. Komórki albuminowe występują na krawędziach promienia i nie zawierają skrobi, która w dużych ilościach jest obecna w komórkach parenchymatycznych. Komórki albuminowe są uważane za odpowiedniki komórek towarzyszących (przysrurkowych) typowych dla przedstawicieli *Angiospermae*, od których różnią się brakiem ontogenetycznego związku z komórkami sitowymi, jaki istnieje pomiędzy członami rurek sitowych i komórkami towarzyszącymi (SRIVASTAVA 1963; TIMELL 1973). Natomiast poprzez liczne jamki komórki albuminowe wchodzi w bezpośredni kontakt z komórkami sitowymi, co wskazywałoby na ich powiązania funkcyjne. W komórkach parenchymatycznych występują kryształy szczawianu wapnia. Na ich obecność i zagęszczenie ma wpływ zawartość wapnia w podłożu i zdolność rośliny do jego pobierania (KARTUSCH i wsp. 1991).

Oprócz promieni jednorzędowych we wtórnym floemie świerka spotyka się promienie kilkurzędowe, z poziomymi przewodami żywicznymi.

Peryderma jest uwarstwiona. W jej budowie zaznaczają się słoje przyrostów rocznych, gdyż fellogen funkcjonuje tylko 1 sezon, odkładając na zewnątrz po 4 lub więcej warstw korka kamiennego, korka gąbczastego i flobafenowego, a do wewnątrz 2–3 warstwową fellodermę. Liczba warstw komórek korka gąbczastego z wiekiem zmniejsza się i w skrajnym przypadku może się on w ogóle nie wytworzyć. W perydermie korzenia korek gąbczasty i flobafenowy składają się z pojedynczych warstw komórek.

Fellogen początkowo zakłada się w korze pierwotnej, w następnych latach w coraz to głębiej położonych pokładach wtórnego floemu. Odcinane na tej drodze zewnętrzne części wtórnej kory tworzą łuskowatą martwicę korkową. Pojedyncza łuska składa się z perydermy i odciętej przez fellogen części

wtórnego floemu. W pniu łuski są drobne i łatwo złuszcza się, w korzeniu są większe i nie odpadają.

Kontakt pomiędzy żywymi tkankami pnia i środowiskiem zewnętrznym jest utrzymywany poprzez przetchlinki. Podobnie jak kora wtórna, przetchlinki są uwarstwione. Są zbudowane głównie z kilku warstw komórek kamiennych, z pojedynczych, cienkościennych komórek przypominających korek gąbczasty perydermy oraz z korka flobafenowego, powstającego pod koniec sezonu wegetacyjnego. Komórki kamienne ciasno przylegają do siebie ścianami stycznymi, natomiast pomiędzy ich ścianami promienistymi istnieje silnie rozwinięty system przestrzeni międzykomórkowych, ułatwiający wymianę gazową pomiędzy korą a środowiskiem zewnętrznym (WUTZ 1955).

Grubość i budowa kory wtórej u *Picea abies* w dużym stopniu zależą od światła. U drzew rosnących pod okapem jej grubość jest 2–3 razy mniejsza niż u drzew rosnących w pełnym oświetleniu. Różnice w budowie mikroskopowej mają charakter ilościowy (EREMIN 1982). Największe różnice dotyczą szerokości walca floemu wtórnego, która u drzew pod okapem jest ponad dwukrotnie mniejsza. W pniu drzew rosnących w oświetleniu komórki sitowe są blisko 2 razy dłuższe i szersze niż u drzew spod okapu. We floemowej części kory wtórej w pniach drzew wolno stojących, ponad sześciokrotnie więcej jest komórek sklerenchymatycznych, a kilka razy mniej kryształonośnych niż w pniach drzew rosnących pod okapem (EREMIN 1982).

#### 4.2.3. Ksyłem wtórny

Drewno, czyli ksylem wtórny, jest u świerka makroskopowo dość jednorodne, gdyż biel i twardele zabarwieniem istotnie się nie różnią. Słoje przyrostów rocznych są wyraźne (tabl. 9). Szerokość słoja jest determinowana przez wielkość zysku asymilacyjnego drzewa, na co mają wpływ różne czynniki zewnętrzne (klimat, siedlisko i in.),

oraz przez dystrybucję produktów asymilacji regulowaną przez czynniki wewnętrzne (np. regulatory wzrostu). W obrębie drzewa, na jednym poziomie pnia szerokość słoja rocznego przyrostu maleje z wiekiem od rdzenia na zewnątrz, a w tym samym słoju maleje od podstawy pnia ku wierzchołkowi. Ostatnia prawidłowość występuje wyraźnie w pierwszych kilkunastu latach życia drzewa i ujawnia się tylko w przyrdzeniowej strefie. W drewnie dojrzałym wahania szerokości słoja są znaczne i niewątpliwie są odbiciem zmiany czynników zewnętrznych, wpływających na funkcjonowanie kambium. W pierwszych kilkunastu latach życia drzewa ten wpływ jest maskowany przez wpływ czynnika genetycznego.

W słoju rocznego przyrostu wyróżnia się drewno wczesne (dw) i późne (dp) (tabl. 9A, B, D). Drewno późne stanowi od kilku do kilkudziesięciu procent szerokości słoja. Udział drewna późnego zwiększa się z wiekiem na tym samym poziomie pnia do około 30 roku, po czym wykazuje bezkierunkowe wahania. W tym samym słoju zwiększa się od podstawy pnia ku wierzchołkowi. Na przykład, w 45-letnim pniu na poziomie 2 m wyniósł około 10%, a na poziomie 20 m około 20% szerokości słoja (HEJNOWICZ 1969). Na gorszych siedliskach udział drewna późnego jest większy (dochodzi do 80% szerokości słoja) niż na optymalnych.

Ponad 90% elementów drewna świerka to cewki. Średnia długość cewki dochodzi do 5 mm, a jej wymiary poprzeczne mieszczą się w granicach  $0,01 \times 0,06$  mm. W ciągu roku promienisty wymiar cewki maleje; w strefie drewna wczesnego jest średnio ponad dwukrotnie większy niż w drewnie późnym (odpowiednio:  $0,01$ – $0,025$  mm  $\times$   $0,026$ – $0,058$  mm HEJNOWICZ 1969).

Wymiary cewek wykazują zmienność kierunkową, zgodnie z prawidłowością ustaloną dla sosny i opisaną już w końcu XIX wieku (SANIO 1872). Na jednym poziomie pnia wymiary cewek zwiększają się od osi na zewnątrz w ciągu pierwszych około 20 lat gwałtownie, po czym wolniej i ustalają

się około 60–80 roku życia drzewa. Mniejszy jest stopień zmiany wymiarów cewek wzdłuż osi pnia. W tym samym słoju zwiększają się od podstawy pnia do nasady korony, a ku wierzchołkowi drzewa maleją.

Przeciętna długość cewki zmienia się w ciągu roku; rośnie od drewna wczesnego do późnego, a pod koniec sezonu maleje. Najdłuższe cewki w słoju występują przy przejściu drewna wczesnego w późne, najkrótsze w przygranicznych warstwach słoja. Spadek średniej długości cewki pod koniec sezonu jest wywołany nagromadzeniem się podziałów pseudotranswersalnych wrzecionowatych inicjałów kambium w końcowym okresie jego funkcjonowania (BANNAN 1963).

Ściana komórkowa cewki składa się ze złożonej blaszki środkowej i trójkątowej ściany wtórnej. Najgrubszy jest pokład środkowy (S2) stanowiący blisko 80% całkowitej grubości wtórnej ściany cewki drewna wczesnego i ponad 80% ściany cewki drewna późnego.

Stwierdzona została pozytywna korelacja pomiędzy grubością ściany a długością dnia i intensywnością światła, a także temperaturą nocy. W temperaturze 7°C powstają ściany dwukrotnie grubsze niż w temperaturze 23°C (RICHARDSON 1964).

W ścianach cewek występują typowe dla *Coniferopsida* jamki lejkowate (tabl. 10) o średnicy 0,011–0,022 mm. Tworzą one w kontaktujących się cewkach odpowiadające sobie pary. Występują najczęściej w 2 szeregach. Na obu końcach cewki jamki są liczniejsze niż w jej środkowej części. Średnia liczba jamek przypadająca na cewkę wynosi od 70 do 210. Centralną część jamki stanowi zatyczka (*torus*) zawieszona na porowatej błonie zamykającej, oddzielającej komory dwóch kontaktujących się ze sobą jamek. We wtórnej ścianie komórkowej, stanowiącej obrzeżenie kanału jamki od strony światła cewki znajduje się wlot, a od strony komory wylot jamki. Średnice zarysów: wlotu, zatyczki i komory mają się do siebie jak 1:2:4. Jamki lejkowate w cewkach drewna wczesnego są rozmieszczone tylko na ścia-

nach promienistych, w drewnie późnym również na ścianach stycznych. Na powierzchni cewki pomiędzy jamkami widoczne są zarysy pierwotnych pól jamkowych (paseмка SANIO).

Sądzone, że struktura jamek lejkowatych może mieć istotny wpływ na właściwości rezonansowe drewna świerka, wykorzystywanego w przemyśle lutniczym. Stosowane w tym celu długotrwałe moczenie drewna przed jego obróbką miałoby powodować destrukcyjne działanie bakterii na błony zamykające jamki. Okazało się jednak, że w próbkach drewna pochodzących ze starych, XVI–XVIII wiecznych włoskich instrumentów smyczkowych błony zamykające w jamkach były nienaruszone (BARLOW i WOODHOUSE 1990).

W cewkach występują poprzeczne beleczki (trabekule), łączące styczne ściany komórek (tabl. 9A). We wtórnym ksylemie drzew rosnących w zanieczyszczonym środowisku trabekule są liczniejsze. W większych ilościach spotyka się je też w drewnie w strefach przyrannych (GROSSER 1986).

Promienie są heterogeniczne, jednorzędowe (tabl. 10C, D). Kilkurzędowe są tylko te, wzdłuż których ciągną się poziome przewody żywiczne (tabl. 10C). Na 1 mm<sup>2</sup> stycznej powierzchni przekroju drewna znajduje się około 30 promieni. W strefie przyrzeniowej zagęszczenie promieni jest nieco większe. W skład promienia wchodzi średnio 6–12 komórek, mających średnicę około 0,02 mm. Promienie składają się z komórek parenchymatycznych i cewek poprzecznych, rozmieszczonych głównie na krawędziach promienia. Na skrzyżowaniu promienia z cewkami podłużnymi, w tak zwanym polu skrzyżowania, znajdują się jamki piceoidalne. (Typ jamek w polu skrzyżowania jest ważną cechą diagnostyczną w obrębie klasy *Coniferopsida*).

System kanałów żywicznych tworzą pionowe i poziome przewody żywiczne. Pionowe znajdują się przeważnie w strefie przejściowej od drewna wczesnego do późnego (tabl. 9B,D oraz tabl. 10A). Przewody są wysłane dwoma typami komórek:

grubościami i cienkościami, pozbawionymi wtórnej ściany. Liczba komórek wyścielających waha się od 7 do 12. Pomiedzy komórkami grubościami, w ścianach antyklinalnych, znajdują się pary jamek prostych, których nie ma w ścianach stycznych, od strony światła przewodu (TAKAHARA i wsp. 1983). Średnica pionowego przewodu żywicznego wynosi przeciętnie 0,04–0,07 mm × 0,05–0,09 mm. W twardej części pnia przewody są często zaczopowane tylozoidami, czyli rozrośniętymi komórkami wydzielnymi wypełniającymi światło przewodu.

W drewnie świerka spotyka się traumatyczne przewody żywiczne, powstające zwykle w drewnie wczesnym pod wpływem różnych niekorzystnych czynników, takich jak na przykład późne przymrozki. Przewody traumatyczne mają często postać cyst lub kieszeni żywicznych.

Świerk ma właściwość wytwarzania drewna reakcyjnego-kompresyjnego (m.in. KOCOŃ 1988), będącego bezpośrednią, geotropiczną reakcją rośliny na długotrwałe działanie bodźców fizycznych. Do cech charakterystycznych ten typ drewna należą: krótsze cewki, obecność pomiędzy nimi przestrzeni

międzykomórkowych, które nadają komórkom zaokrąglone w przekroju kształty (tabl. 9C), grubsze i silniej zdrewniałe ściany komórkowe z proporcjonalnie mniejszą ilością celulozy. Wtórna ściana jest pozbawiona pokładu S3, a pokład S1 jest w cewkach drewna kompresyjnego luźniej niż w drewnie normalnym związany z jednej strony ze ścianą pierwotną, a z drugiej z pokładem S2, co często jest widoczne na obrazach mikroskopowych. W porównaniu z drewnem normalnym większy jest w pokładzie S2 kąt nachylenia mikrofibryli wynoszący 30–50°, podczas gdy w drewnie normalnym 10–30°. Wpływa to ujemnie na niektóre właściwości drewna, powodując zwiększoną zdolność pęcznienia i większą kurczliwość.

Od mikroskopowej struktury zależy rezonansowość drewna. Drewno rezonansowe ma regularne pod względem szerokości słoje przyrostów rocznych, w których jest mniejszy i bardziej wyrównany udział drewna późnego niż w drewnie nieresonansowym. Mniejsze są też w nim zakresy zmienności wymiarów cewek i promieni. Jamki lejkowate w ścianach cewek drewna wczesnego mają większą średnicę niż w drewnie nieresonansowym (KOCZWAŃSKA 1970).

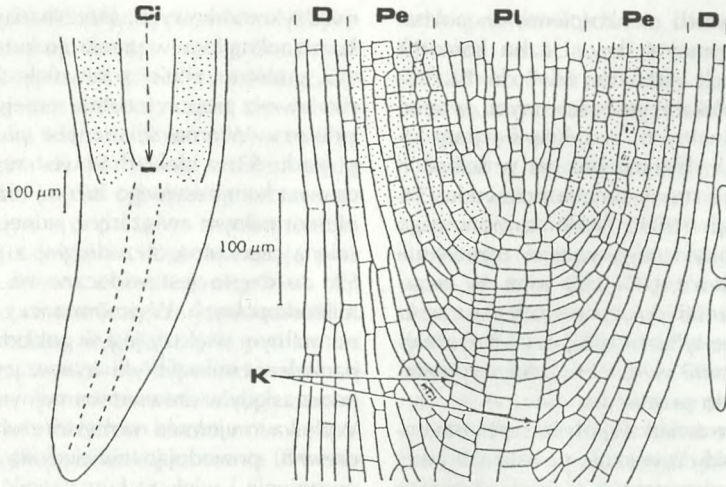
### 4.3. Rozwój i budowa korzenia

Wierzchołek wzrostu korzenia ma jedną, wspólną dla wszystkich stref grupę komórek stanowiących tak zwane centrum inicjalne, w którym znajdują się komórki inicjalne przyszłego walca osiowego, kory pierwotnej i czapeczki korzeniowej (ryc. 4.1). Czapeczka składa się z kilkurzędowej kolumelli, której centralne komórki dzielą się wyłącznie prostopadle do osi korzenia, a brzeżne odbudowują złączające się warstwy zewnętrznej części czapeczki.

Korzenie świerka charakteryzują się cyklicznym, sezonowym wzrostem, którego wyrazem jest między innymi zmiana odległości centrum inicjalnego od strefy różnicowania się i dojrzewania komórek proto-

ksylemu czyli najwcześniej dojrzewających elementów naczyniowych. W okresie spoczynku ta odległość jest niewielka. U świerka nie tworzy się na powierzchni korzenia metakutis, czyli skorkowaciała lub zdrewniała warstwa ochronna, zabezpieczająca zimą wierzchołek wzrostu przed niekorzystnym wpływem środowiska u wielu innych gatunków roślin drzewiastych (PLAUT 1910).

Korzeń świerka jest diarchiczny, to znaczy, że ma 2 połączone pasma pierwotnego ksylemu (proto- i metaksylemu) wchodzące w skład walca osiowego. Zewnętrzną część walca stanowi kilkuwarstwowy perycykl graniczący z endodermą kory pierwotnej. Na



Ryc. 4.1. Wierzchołek wzrostu korzenia na przekroju podłużnym (ESAU 1977)

Ci – centrum inicjalne; D – dermatokalyptrogen (przyszła epiderma i czapeczka korzeniowa); K – kolumella; Pe – peryblem (przyszła kora pierwotna); Pl – plerom (przyszły walec osiowy)

promienistych ścianach komórek endodermi występują pasemka CASPARY'EGO, czyli zdrewniałe lub skorkowaciałe listewki oplatające komórki, stanowiące barierę dla apoplastycznego (poza cytoplazmatycznego) transportu roztworów do walca osiowego (JORUS 1987). Komórki endodermi różnicują się w niewielkiej odległości od centrum inicjalnego wierzchołka wzrostu korzenia.

Pod względem wtórnej budowy korzeń różni się nieco od pnia. Peryderma składa się zaledwie z 2–3 warstw grubościennych, zdrewniałych komórek. Układ komórek we

wtórny floemie jest mniej regularny niż w pniu. We floemie występują włókna żelatynowate, nie spotykane w pniu, ale brak jest komórek kamiennych (CUTLER i wsp. 1987). Słoje przyrostów rocznych w drewnie korzenia są węższe, a przejście od drewna wczesnego do późnego jest bardziej łagodne niż w pniu. W drewnie korzenia, podobnie jak w pniu, występują pionowe i poziome przewody żywiczne z grubościennymi komórkami wydzielniczymi oraz jednorzędowe promienie. Kilkurzędowe są tylko promienie z poziomymi przewodami żywicznymi.

#### 4.4. Budowa liścia

U świerka igły utrzymują się na pędach przez 5–7 lat. Są osadzone pojedynczo. Gatunek *Picea abies* jest zaliczany do sekcji *Picea*, dawniej *Eupicea* między innymi ze względu na kształt przekroju igły (NESTEROVIĆ i wsp. 1986). W części środkowej jest on romboidalny, w nasadowej lekko spłaszczony, a w części wierzchołkowej kwadratowy. Igła zbudowana jest z walca osio-

wego, miękiszu asymilacyjnego (mezofilu), jednowarstwowej endodermi, nieciągłej hypodermi i jednowarstwowej epidermy, pokrytej kutykulą (nabłonkiem) (tabl. 11). Aparaty szparkowe występują w nieciągłych szeregach na wszystkich 4 powierzchniach: w 3–4 szeregach na obu powierzchniach górnych i w 1–2 szeregach na dolnych. Ich



zagęszczenie wynosi średnio 40–50 na  $1 \text{ mm}^2$  powierzchni przekroju (COLLEAU 1968; ČIŽKOVÁ 1988). Mezofil zajmuje 92,2%, a walec osiowy 6,7% poprzecznego przekroju igły. Udział walca osiowego w igle świerka jest więc blisko 4 razy mniejszy niż u sosny, gdzie stanowi 23,7% powierzchni przekroju igły (ČIŽKOVÁ 1988). Udział walca osiowego zwiększa się z wysokością n.p.m. (DRAXLER i RUPPERT 1989).

Komórki epidermy są stosunkowo płaskie; mają wymiary 0,023 mm na 0,007 mm. Zewnętrzna ściana komórek epidermy jest silnie zgrubiała. Powierzchnię ściany pokrywa kutykula z cienką warstwą wosków kutykularnych (tabl. 11D). Grubość ściany wynosi około 9  $\mu\text{m}$ . W jej rozwoju TENBERGE (1992) wyróżnia 5 faz mających też swoje odbicie w budowie. Są to: faza protodermalna, faza wzrostu równomiernego, wzrostu nierównomiernego oraz lignifikacji i modyfikacji wtórnych (np. gromadzenie się polifenoli). Faza ostatnia jest osiągnięta dopiero w 2–5 roku życia igły.

Komórki hypodermy wymiarami przekroju są zbliżone do stycznej średnicy komórek epidermy i wynoszą  $0,021 \times 0,018 \text{ mm}$ . W miarę dojrzewania igły ściany komórek hypodermy grubieją i drewnieją. W miejscach występowania aparatów szparkowych hypoderma jest nieciągła.

Mezofil jest stosunkowo jednorodny. Ściany komórek są pofałdowane, dzięki czemu osiągnięta jest stosunkowo duża powierzchnia zewnętrznej błony komórkowej. Przewodów żywicznych jest stosunkowo niewiele i są one rozmieszczone najczęściej

pod hypoderumą. Występują zwykle w postaci wydłużonych, 2 mm cyst, wysłanych 5–7 komórkami wydzielniczymi (tabl. 11F). Przewody są otoczone 8–10-komórkową pochwą o silnie zdrewniałych ścianach.

Walec osiowy łączy się z mezofilem poprzez jednowarstwową endodermę czyli pochwę skrobiową. Budowa endodermy jest uważana za ważną cechę diagnostyczną w rodzaju *Picea* (MARCO 1939). Liczba komórek endodermy w obrębie gatunku jest stosunkowo stała i wynosi w igle *Picea abies* 15–16. Zewnętrzna ściana komórki jest grubsza niż wewnętrzna. W endodermie nie ma chloroplastów.

Centralną część walca osiowego tworzą 2 kolateralne wiązki naczyniowe, oddzielone od siebie pasmem komórek parenchymatycznych, ponad którym występuje grupa silnie zgrubiałych, lecz niezdrewniałych włókien (tabl. 11E). Przestrzeń pomiędzy endodermą i wiązkami wypełnia tkanka transfuzyjna, poprzez którą wiązki są połączone z mezofilem. Komórki tej tkanki są dwójakiego rodzaju: żywe parenchymatyczne oraz martwe cewki z licznymi jamkami lejkowatymi, a często również z listewkowato zgrubiałymi ścianami wewnętrznymi. W skład pojedynczej wiązki naczyniowej wchodzi grupa komórek sitowych ze zgniecionymi komórkami protofloemu oraz kilkurzędowy ksylem pierwotny (proto- i metaksylem).

Na budowę igły wywiera wpływ skażone środowisko, czego następstwem są niekorzystne zmiany w pełnionych przez nią funkcjach (por. rozdz. 13).

## 4.5. Budowa i rozwój organów generatywnych

Znajdujące się w rozdziale informacje dotyczące budowy i rozwoju organów generatywnych u *Picea abies* pochodzą z prac następujących autorów: MIYAKE (1903), HÄKÄNSSON (1956), SARVAS (1968), MIKKOLA (1969), ANDERSSON i wsp. (1969), CHRISTIANSEN (1972), JONSSON (1973), ANDERSSON

(1980) i MOŠKOVIČ (1992). W przeciwieństwie do innych zbadanych gatunków świerka (OWENS i MOLDER 1980; SINGH i OWENS 1981; HARRISON i OWENS 1983) przebieg rozwoju organów rozmnażania *Picea abies* jest bardzo słabo zilustrowany. Jednak z cytowanych opisów wynika, że pod tym

względem nie ma istotnych różnic nie tylko między gatunkami w obrębie rodzaju, ale i rodzajami w obrębie rodziny *Pinaceae*. Różnice te dotyczą jedynie rozmieszczenia poszczególnych faz rozwojowych w czasie. Dlatego w odniesieniu do świerka aktualne są również ilustracje zamieszczone w „Biologii sosny zwyczajnej”.

#### 4.5.1. Mikrosporogeneza i mikrogametogeneza

Determinacja zawiązków męskich pąków kwiatowych następuje na przełomie wiosny i lata w roku poprzedzającym kwitnienie. W połowie lipca w zawiązku pędu nowoformującego się męskiego pąka zimowego są rozpoznawalne pierwsze mikrosporofile (tabl. 5D). W następnych miesiącach w każdym z nich wyodrębniają się 2 mikrosporangia (woreczki pyłkowe) z tkanką sporogenną w części centralnej mikrosporangium, otoczoną pojedynczą warstwą tapetum. W tym stadium męskie pąki kwiatowe wchodzi w spoczynek zimowy. Na wiosnę, po wznowieniu podziałów mitotycznych w tkance sporogennej wyodrębniają się komórki macierzyste mikrospor. Rozpuszczeniu ulega łącząca je blaszka środkowa. Jądra komórek tapetum dzielą się, lecz nie dochodzi do podziału cytoplazmy, w wyniku czego komórki tapetum są w tej fazie dwujądrowe. Podziały mejotyczne jąder komórek macierzystych mikrospor w warunkach klimatycznych Polski odbywają się mniej więcej w drugiej połowie kwietnia. Czas trwania mejozy wynosi tylko kilka dni, a w jej wyniku powstają tetrady mikrospor, z których każda staje się potencjalnym ziarnem pyłku. Mikrospory przez pewien czas są otoczone wspólną ścianą. Po jej rozpuszczeniu mikrospory tracą ze sobą kontakt.

Istotny wpływ na przebieg mejozy ma temperatura powietrza. Już w temperaturze  $-2^{\circ}\text{C}$  pojawiają się nieregularności w przebiegu mejozy, a temperatura  $-10^{\circ}\text{C}$  całkowicie uszkadza dzielące się komórki. Najczęstszymi zaburzeniami mejozy jest zle-

panie się chromosomów lub ich fragmentacje, prowadzące do powstania uniwalentów w I metafazie, a mikrojąder w telofazie drugiego podziału mejotycznego (ANDERSSON 1980).

Jednojądrowa mikrospora dzieląc się, zapoczątkowuje rozwój męskiego przedrośla (mikrogametofitu). W wyniku pierwszego podziału powstają 2 komórki: centralna i przedroślowa, z których pierwsza po kolejnym podziale odkłada drugą komórkę przedroślową. Komórki przedroślowe zostają zepchnięte ku wewnętrznej ścianie mikrospory i w dojrzałym ziarnie pyłku mają postać szczątkową. Komórka centralna, zajmująca przeważającą część ziarna pyłku, dzieli się na mniejszą komórkę generatywną (anterydialną) i znacznie większą komórkę łagiewkową. W tym stadium rozwoju mikrogametofitu następuje pylenie.

W kiełkującym ziarnie pyłku komórka generatywna dzieli się na komórkę spermatogenną i trzonową. CHRISTIANSEN (1972) kwestionuje obecność u świerka typowych dla innych *Pinaceae* komórek: łagiewkowej i trzonowej. Tym samym liczba podziałów związanych z rozwojem mikrogametofitu byłaby o 2 mniejsza. Przeczą jednak temu obserwacje między innymi HÅKANSSONA (1956), który w rosnącej łagiewce *Picea abies* obserwował zarówno komórkę trzonową jak i jądro łagiewkowe. Podział jądra komórki spermatogennej następuje bezpośrednio przed zapłodnieniem. Nie dochodzi jednak do podziału cytoplazmy, a w konsekwencji tworzy się pojedyncza, dwujądrowa gameta.

W czasie dojrzewania mikrospory różnicuje się jej ściana, złożona z 2 warstw: zewnętrznej egzyny i wewnętrznej intyny. Pomiędzy nimi, na bocznych krawędziach mikrospory tworzą się 2 woreczki powietrzne umożliwiające przenoszenie się pyłku z prądem powietrza.

Dojrzałe ziarna pyłku świerka mają średnicę około 70–90  $\mu\text{m}$ . Są dwukrotnie większe niż sosny, lecz mają mniejsze pęcherzyki powietrzne, co prawdopodobnie jest przyczyną ich mniejszego zasięgu niż pył-

ku sosny. W cytoplazmie dojrzałego ziar-  
na pyłku są nagromadzone znaczne ilości  
skrobi.

#### 4.5.2. Megasporogeneza i megagametogeneza

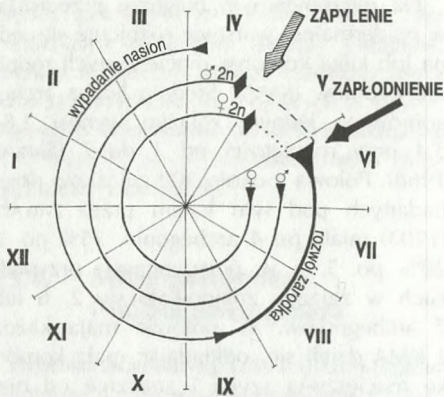
Żeńskie pąki kwiatowe, podobnie jak mę-  
skie są zakładane w roku poprzedzającym  
kwitnienie. W warunkach Polski determina-  
cja żeńskich pąków następuje prawdopo-  
dobnie w czerwcu. W lipcu na wierzchołku  
pędu są inicjowane zawiązki pierwszych  
łusek wspierających. Miesiąc później, w ich  
pachwinach są zakładane łuski nasienne.  
Kilkanaście procent łusek w szyszce, zwa-  
szczą w jej części proksymalnej pozostaje  
płonych (SARVAS 1968). Płonymi są łuski  
inicjowane pod koniec sezonu i na począt-  
ku sezonu następnego. U nasady każdej  
łuski nasiennej po jej doosiowej stronie,  
różnicują się dwa zalążki. Zalązek składa  
się z pojedynczej osłonki (integumentum)  
otaczającej ośrodek (nucellus). W ośrodku  
przed zimą nie ma jeszcze wyodrębnionej  
tkanki sporogennej. Różnicuje się ona  
wczesną wiosną (w marcu) w subepidermal-  
nej warstwie ośrodka. W tkance sporogen-  
nej wyodrębnia się najczęściej pojedyncza  
komórka macierzysta żeńskiego przedrośla  
(megagametofitu), powyżej której, w wyniku  
głównie peryklinalnych podziałów otacza-  
jących ją komórek, rozwija się czapeczka  
nucellarna. Równocześnie ośrodek znacz-  
nie się rozrasta. Komórka macierzysta mega-  
gametofitu powiększa się, a następnie dzieli  
się mejotycznie. W wyniku mejozy powsta-  
ją 4 megaspory, z których 3 wkrótce dege-  
nerują. Rozwój żeńskiego przedrośla zapo-  
czątkowuje zwykle megaspora chalazalna.  
Pierwsza faza jego rozwoju, określana jako  
faza przedrośla wolnojądrowego, trwa kilka  
tygodni. Dopiero 10–14 dnia po zapyleniu,  
w przedroślu rozpoczyna się tworzenie  
ścian komórkowych. Nieco wcześniej na  
powierzchni czapeczki nucelarnej powstaje  
niewielkie zagłębienie, będące przyszłą ko-  
morą pyłkową.

Na mikropylarnym biegunie przedrośla,  
w epidermalnej warstwie różnicuje się jed-  
na lub kilka komórek macierzystych rodni-  
archegoniów (KMA). Średnia liczba arche-  
goniów w jednym zalążku wynosi 2,8–  
3,4 przy rozpiętości od 1 do 7 (SARVAS  
1968). Połowa z około 300 zalążków prze-  
badanych pod tym kątem przez MIYAKE  
(1903) miała po 4 archegonia, 25% po 3,  
20% po 5, a w pojedynczych przypad-  
kach w zalążku znajdowało się 2, 6 lub  
7 archegoniów. W połowie maja każda  
z KMA dzieli się, odkładając małą komór-  
kę macierzystą szyjki i znacznie od niej  
większą komórkę centralną. Kilkakrotnie po-  
dział komórki macierzystej szyjki prowa-  
dzi do powstania 2–4 piętrowej szyjki, po  
2–4 komórki w piętrze. Nieco później, duża  
i silnie zwakuolizowana komórka central-  
na dzieląc się odkłada małą komórkę kana-  
łowo-brzuszną i bardzo dużą komórkę jajo-  
wą, której duże jądro, o rozmiarach ponad  
0,1 mm początkowo znajduje się w mikro-  
pylarnym końcu komórki. Z czasem prze-  
mieszcza się ku jej środkowi. Komórka ka-  
nałowo-brzuszną zachowuje poprzednie  
położenie i przyjmuje kształt niewielkiej  
czapeczki.

#### 4.5.3. Zapylenie i zapłodnienie

Zapylenie w warunkach Polski ma miej-  
sce na przełomie kwietnia i maja. W tym  
czasie żeńskie szyszeczki kwiatowe z roz-  
chylonymi łuskami są ustawione pionowo  
i zachowują przez kilka dni zdolność przy-  
jowania pyłku. Istotną rolę w procesie za-  
pylenia odgrywa kropla zapyłająca wydzie-  
lana na wewnętrzną powierzchnię ramion  
osłonki, dzięki czemu pełnią one funkcję  
łapaczy pyłku (RUNIONS i wsp. 1995).

Kielkowanie pyłku zależy od temperatu-  
ry powietrza, wyrażonej według SARVASA  
(1968) przez wartość tak zwanych degree  
days, określaną sumą średnich dobowych  
temperatur powietrza powyżej 5°C. Dla  
świerka, w warunkach Finlandii przyjmuje  
ona wartość rzędu 220 d.d. (por. rozdz. 6).



Ryc. 4.2. Cykl rozwojowy organów generatywnych w warunkach klimatycznych Polski

Pyłek przez mikropyle dostaje się do komory pyłkowej, a krawędzie osłonki zachodząc na siebie, zamykają kanał mikropylarny. Komora pyłkowa może pomieścić równocześnie do 5 ziaren pyłku.

Kielkowanie pyłku i wzrost łagiewki następuje kilka dni po dostaniu się pyłku do komory pyłkowej. Do końca rosnącej łagiewki przechodzi jądro łagiewkowe oraz komórki: trzonowa i spermatogenna. Gdy łagiewka pokona połowę drogi komórka spermatogenna dzieli się na 2 niejednakowe pod względem wielkości gamety. 4–5 tygodni po zapyleniu łagiewka, niszcząc komórki szyjne oraz kanałowo-brzuszną, wnika do komórki jajowej. Przed zapłodnieniem w cytoplazmie komórki jajowej pojawia się tak zwana wakuola recepcyjna. Jądro większej z 2 gamet męskich zbliża się do jądra komórki jajowej, a jądro mniejszej gamety, wraz z pozostałymi jądrami mikrogametofitu degeneruje. Początkowo, jądra obu gamet (męskiej i żeńskiej) choć przylegają do siebie ściśle, pozostają niezależne. Błony jądrowe obu gamet są zachowane nawet w dzielącej się już zygocie. Autonomia chromosomów rodzicielskich trwa do końca anafazy lub początku telofazy. W profazie są widoczne 2 odrębne wrzeciona kariokinetyczne lub wrzeciono pojedyncze,

lecz wielobiegunowe. W metafazie następuje redukcja liczby wrzecion do 2 i dopiero wówczas chromosomy układają się w jednej płaszczyźnie równikowej wrzeciona.

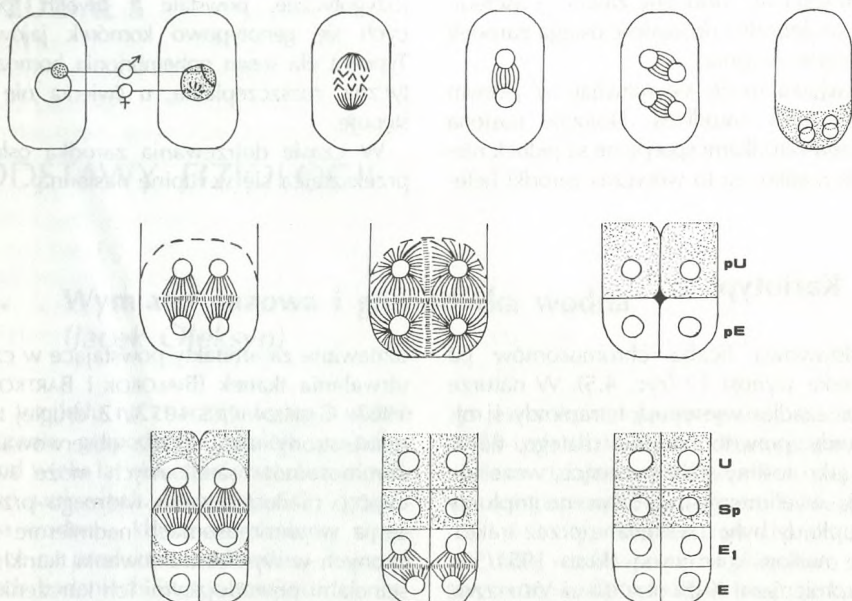
Czas między zapyleniem i zapłodnieniem u *Picea abies* wynosi około 30 dni (ryc. 4.2).

#### 4.5.4. Rozwój prazarodka i zarodka

Dwa kolejne podziały jądra zygoty odbywają się w centralnej części komórki jajowej. Oba podziały następują krótko po sobie, według SARVASA (1968) w ciągu jednego dnia. Powstałe 4 jądra przemieszczają się następnie do dolnego, chalazalnego bieguna komórki, gdzie ma miejsce podział cytoplazmy. Nie powstają ściany komórkowe od strony cytoplazmy komórki jajowej, dzięki czemu zachowany jest bezpośredni kontakt pomiędzy cytoplazmą komórki jajowej i komórkami prazarodka. Z 4 jąder prazarodka po kolejnych podziałach powstają 2 piętra komórek (po 4 w każdym), z których górne nadal pozostaje otwarte. W 8-komórkowym prazarodku najniższe piętro, tak zwane pierwotne piętro embrionalne, zapoczątkowuje powstanie 3 kolejnych pięter: suspensora pierwotnego, suspensora wtórnego oraz piętro właściwego zarodka (ryc. 4.3). Podziały komórek tego piętra przebiegają równocześnie z wydłużaniem się wtórnego suspensora, tworzącego wiązkę rurek embrionalnych (ryc. 4.4). Cecha równoczesności jest charakterystyczna dla świerka, a nie występuje na przykład u jodły.

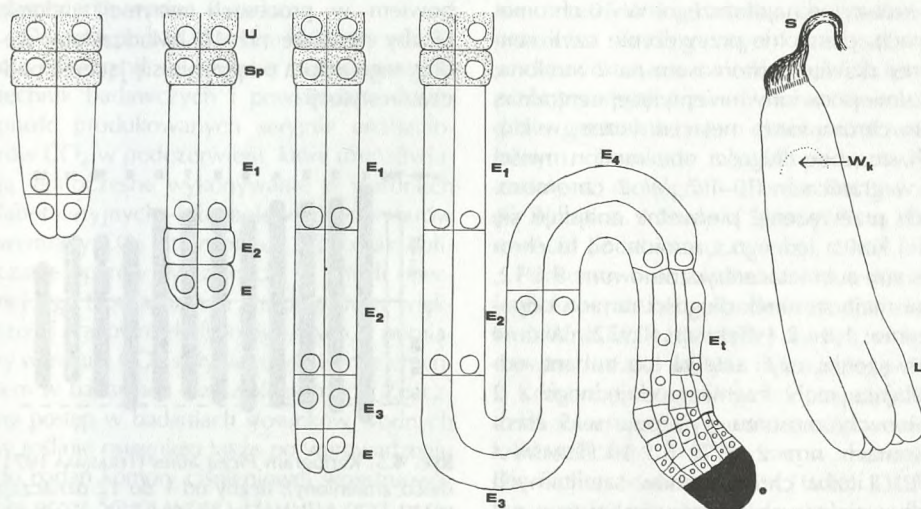
Rozwój prazarodka kończy się około 40 dnia po zapyleniu. W wyniku reakcji enzymów wydzielanych przez rosnący zarodek, w centralnej części gametofitu (prabielma) powstaje szczelina korozyjna. Zarodek wciska się w tę szczelinę trawiąc otaczającą ją komórki. Dla swego rozwoju wykorzystuje tym samym związki pokarmowe otaczającego go prabielma, które ze względu na odżywczą funkcję jest czasami niepoprawnie nazywane bielmem.

6–7 tygodni po zapyleniu zarodek osiąga stadium kuliste, a po 2 następnych tygo-



Ryc. 4.3. Schemat rozwoju prazarodka (DOGRA 1970)

pU – piętro górne; pE – piętro dolne; Sp – piętro pierwotnego suspensora; E<sub>1</sub> – pierwotne piętro embrionalne; E – piętro zarodka



Ryc. 4.4. Schemat rozwoju zarodka (DOGRA 1970); cyfry oznaczają kolejne pokolenia komórek pierwotnego piętra prazarodka tworzące wieszadełko wtórne (suspensor właściwy)  
S – suspensor właściwy; e – zarodek; Wk – wierzchołek korzenia; L – liścień

dniach stają się widoczne zawiązki liścieni. Pełną strukturalną dojrzałość osiąga zarodek w połowie sierpnia.

U świerka może się rozwijać w jednym załączku kilka zarodków. Dojrzałe nasiona z dwoma zarodkami spotykane są jednak niezwykle rzadko. Są to wówczas zarodki hete-

rozygotyczne, powstałe z dwóch różniących się genotypowo komórek jajowych. Typowa dla sosen poliembrionia homozygotyczna, rozszczepialna, u świerka nie występuje.

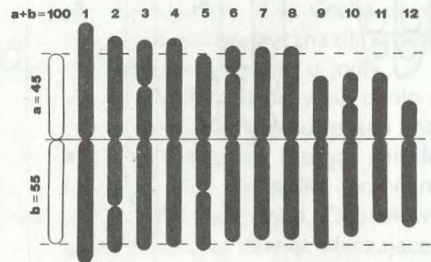
W czasie dojrzewania zarodka osłonka przekształca się w łupinę nasienną.

## 4.6. Kariotyp

Podstawowa liczba chromosomów ( $x$ ) u świerka wynosi 12 (ryc. 4.5). W naturze bardzo rzadko występują tetraploidy i miksploidy, prawdopodobnie dlatego, że w lesie, jako rośliny słabiej rosnące, wcześniej zostają wyeliminowane. Sztuczne triploidy i aneuploidy były uzyskiwane przez traktowanie nasion kolchicyną (ILLIES 1951/52), lub promieniami X (BEVILACQUA i VIDAKOVIĆ 1963; ŠIMAK i wsp. 1968).

Względna długość chromosomów metafazowych, stanowiących podstawę dla konstrukcji idiogramów, wynosi u *Picea abies* średnio 70 do około 130 (BIAŁOBOK i BARTKOWIAK 1967; TERASMAA 1971, 1972). Chromosom najkrótszy jest więc blisko dwukrotnie krótszy od najdłuższego. W 10 chromosomach, pierwotne przewężenie czyli centromer dzielący chromosom na 2 ramiona, jest umiejscowiony mniej więcej centralnie. Są to chromosomy metacentryczne, w których stosunek długości obu ramion mieści się w granicach 1,0–1,7. W 2 chromosomach przewężenie pierwotne znajduje się bliżej końca jednego z ramion. Są to chromosomy submetacentryczne o nrnr 9 i 12, które mają stosunek długości ramion odpowiednio: 1,8 i 2,1 (TERASMAA 1972). Wtórne przewężenie, czyli satelita lub trabant, oddzielające mały fragment od jednego z 2 ramion chromosomu występuje w 5 chromosomach: nrnr 2, 3, 5, 6 i 10 (TERASMAA 1972). Liczba chromosomów satelitarnych według niektórych autorów jest u tego gatunku mniejsza, bo niektóre przewężenia są

uznawane za artefakty powstające w czasie utrwalania tkanek (BIAŁOBOK i BARTKOWIAK 1967; GABRILAVIČJUS 1972). Z drugiej natomiast strony mała liczba obserwowanych chromosomów satelitarnych może świadczyć o niedostrzeganiu wtórnego przewężenia w chromosomach nadmiernie skurczonych w wyniku traktowania tkanki substancjami powodującymi ich kurczenie, na przykład kolchicyną, dla ułatwienia ich identyfikacji w obrazie mikroskopowym. To przypuszczenie potwierdzałyby obserwacje jąder interfazowych w komórkach somatycznych, w których liczba jąder jest często równa lub mniejsza od 10 (TERASMAA 1972). Chromosomy satelitarne uczestniczą bowiem w procesach restytucji jąder. Liczby mniejsze niż 10 świadczyłyby według tego autora o łączeniu się jąder podczas restytucji.



Ryc. 4.5. Kariogram *Picea abies* (TERASMAA 1971, nieco zmieniony); liczby od 1 do 12 oznaczają kolejne numery chromosomów; a, b – względna długość chromosomu