

ANATOMIA, EMBRIOLOGIA I KARIOLOGIA

PEŁ

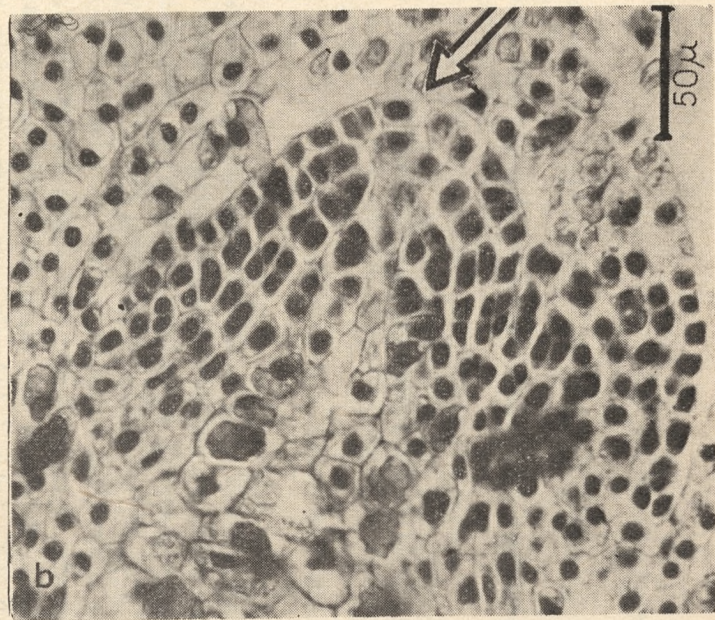
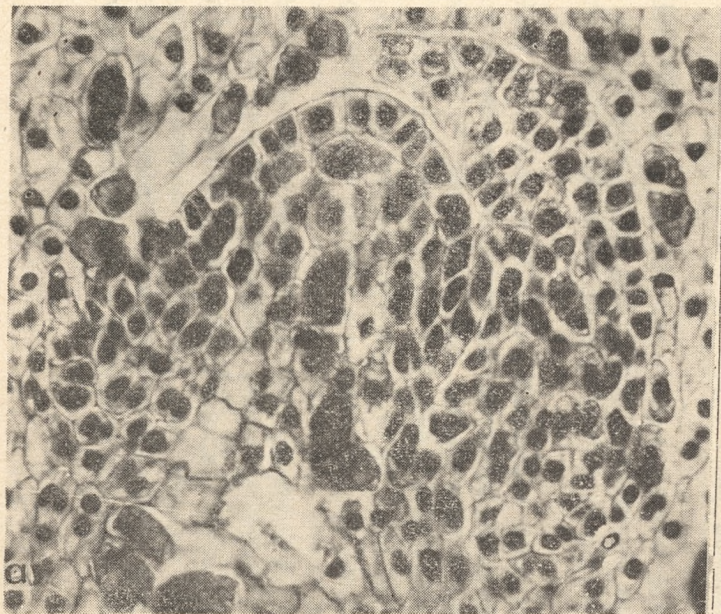
Peł rozwija się z tkanek twórczych znajdujących się na jego szczycie, zwanym wierzchołkiem wzrostu pędu. W pewnej odległości od szczytu znajdują się miejsca, w których tworzą się zawiązki liści, a w ich pachwinach zawiązki bocznych pędów.

W okresie aktywnego rozwoju rośliny na wierzchołku można wyróżnić 3 strefy, w których komórki różnią się kształtem, układem, kierunkiem dzielenia się, stopniem zwakuolizowania cytoplazmy, wielkością jąder i jąderek oraz intensywnością reakcji barwnych.

Wierzchołek wzrostu pędu u cisa nie ma stale wyodrębnionej tuniki. Jednak okresowo w szczytowej części wierzchołka występują (Teleżyński 1974 nie opubl.) podziały peryklinalne (ryc. 1-b).

Szczytowa część wierzchołka posiada w nasadowej części wyróżniającą się grupę komórek, tak zwanych centralnych komórek macierzystych, a zewnętrzny 1-2-warstwowy pokład komórek tworzy merystem powierzchniowy. Aktywność podziałowa komórek jest bardzo słaba. Są one równowymiarowe o średnicy 10 - 12 mikronów, silnie zwakuolizowane z dużymi, słabo barwiącymi się jądrami.

Ze szczytową strefą styka się zewnętrzna strefa obwodowa (peryferyczna) i centralna strefa wewnętrzna. Strefa peryferyczna określana jest często terminem „pierścień inicjalny”, gdyż tworzą się w niej zawiązki liści. Komórki są tu mniejsze niż w poprzedniej strefie, słabo zwakuolizowane, z intensywnie barwiącymi się jądrami i dużymi jąderkami o objętości około 4 razy więk-



Ryc. 1. Budowa wierzchołka wzrostu pędu na przekroju podłużnym. (Fot. z preparatów Z. Mackowskiej wykonała I. Dudzińska): a — z wyodrębnioną tuniką, b — z podzieloną peryklinalnie komórką na szczycie (strzałka)

szej niż w strefie szczytowej. Częstotliwość dzielenia się komórek jest bardzo duża. Aktywność mitotyczna mierzona intensywnością syntezy kwasu rybonukleinowego (RNA) jest w porównaniu np. ze strefą szczytową około dwukrotnie większa (C a m e f o r t 1954).

Komórki merystemu peryferycznego obejmują pierścieniem centralną strefę wierzchołka utworzoną z komórek macierzystych rdzenia, określanych terminem „merystem słupowy” (ryc. 1-a, i 1-b). Pod względem cytologicznym strefa ta jest podobna do strefy peryferycznej, ale aktywność podziałowa komórek jest tu mniejsza. Ich cechą charakterystyczną jest to, że dzielą się wyłącznie prostopadle do osi wierzchołka.

W okresie spoczynku zimowego zróżnicowanie w obrębie wierzchołka nie jest tak duże jak w okresie intensywnego wzrostu. W merystemie spada gwałtownie zawartość RNA i pod tym względem różnice pomiędzy strefami zacieraają się, a najbogatsze w RNA są w tym okresie zawiązki liści (C a m e f o r t 1954).

Aktywność podziałowa w poszczególnych strefach zmienia się również w czasie przekształcania się wierzchołków wegetatywnych w generatywne. Podczas inicjowania kwiatów żeńskich np. nieaktywna strefa centralnych komórek macierzystych staje się aktywna i powstaje z niej tkanka ośrodka (patrz rozdział „Rozwój i budowa organów generatywnych”).

Pierścień inicjalny, jak już o tym była mowa, jest miejscem gdzie zakładają się liście. Proces inicjowania zawiązków liści rozpoczyna się w warstwie komórek leżących bezpośrednio pod pokrywającą wierzchołek skórka. Średnica wierzchołka tuż ponad miejscem uwypuklenia się najmłodszych zawiązków liści wynosi 130 mikronów (L o z é 1965) i zmienia się dość znacznie w różnych fazach wzrostu wierzchołka.

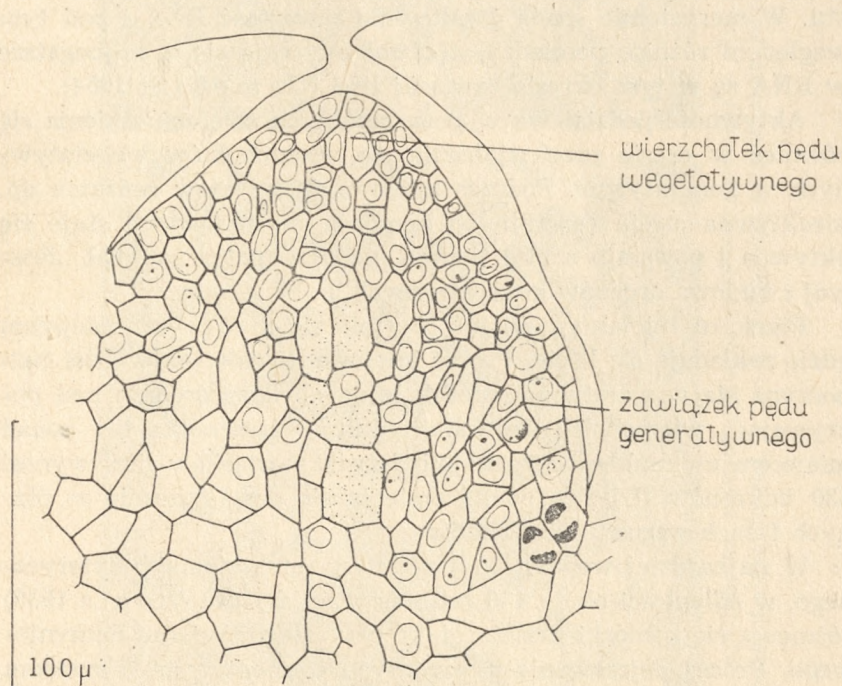
W najbardziej wewnętrznej warstwie merystemu peryferycznego, w odległości około 430 mikronów od szczytu (L o u i s 1935) różnicują się komórki pramiazgi, tj. przyszłego systemu naczyniowego. Proces dojrzewania pierwotnych elementów tego systemu rozpoczyna się bardzo blisko wierzchołka i ma bezpośredni związek z rozwojem zawiązków liści.

Młody pęd jest okryty jednowarstwową skórka, której ściany

zewewnętrzne, a częściowo i promieniste są silnie skutynizowane i pokryte bardzo grubym nabłonkiem. W skórcie występują aparaty szparkowe.

Budowa łodygi u cisa jest związana z charakterystycznym sposobem osadzenia liści. Ich nasady są na znacznej długości zrosnięte z łodygą. W przekroju taki pęd ma kształt nieregularny; posiada wybrzuszenia wypełnione bogatą w chloroplasty tkanką miękką.

Na oznaczenie wszystkich tkanek leżących w łodydze i korzeniu na zewnątrz od miążgi w znaczeniu bardziej ogólnym używa się określenia „kora”, „korowina”, a dokładniej „kora wtórna”. W tym znaczeniu kora wtórna obejmuje więc łyko (floem) pier-



Ryc. 2. Budowa wierzchołka wzrostu pędu w okresie tworzenia się związku pędu generatywnego (Lozé 1965)

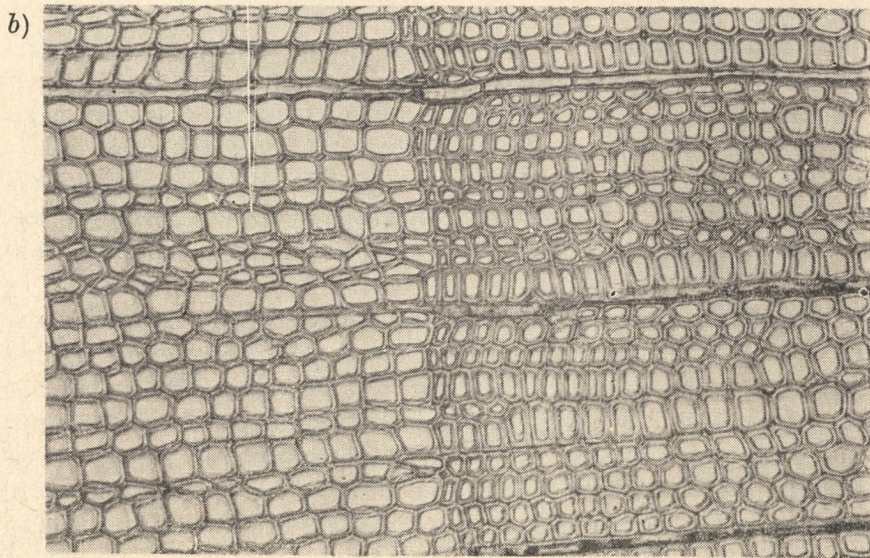
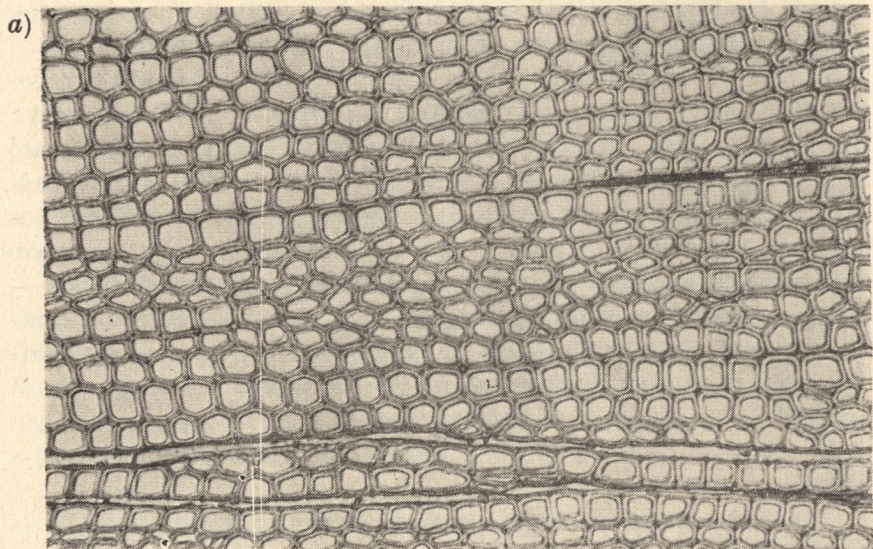
wotne i wtórne, korę pierwotną (cortex), o ile jest zachowana, oraz korkowicę (periderma) i martwicę korkową (rhytidome).

Łyko pierwotne funkcjonuje bardzo krótko i zostaje zgniecione przez rozwijające się komórki łyka wtórnego. W skład łyka wtórnego u cisa wchodzi komórki sitowe, komórki miękiszowe oraz włókna kryształonośne i sklereidy (E s a u 1969, H o l d h e i d e 1951, D e n O u t e r 1967). Poszczególne typy komórek występują w regularnych, stycznych pasmach w następującym porządku: komórki sitowe — komórki miękiszowe — komórki sitowe — włókna kryształonośne i znowu: komórki sitowe — komórki miękiszowe itd. Tworzą się więc powtarzające się pokłady komórkowe, których liczba wytworzona w jednym sezonie wegetacyjnym wynosi od 2 w starych, wolno rosnących gałęziach, do 4 w korze pnia i 4-5 w młodych, szybko rosnących pędach (H o l d h e i d e 1951).

Granice pomiędzy poszczególnymi latami są w łyku słabo zaznaczone, gdyż włókna krystaliczne, które te granice wyznaczają (powstają pod koniec sezonu), nie tworzą się co roku. W takich przypadkach odróżnienie słoików przyrostów rocznych jest możliwe dzięki temu, że istnieje bardzo regularny układ pozostałych elementów łyka. Przy przejściu z jednego sezonu wegetacyjnego do drugiego powstają w takim układzie zaburzenia, gdyż kolejność poszczególnych warstw będzie zależała od tego, jaki typ komórek wykształcił się pod koniec ubiegłego sezonu. Kolejny sezon rozpoczyna się bowiem zawsze od warstwy komórek sitowych.

Komórki sitowe są wydłużonymi, na przekroju czworokątnymi elementami, z szerokimi, okrągłymi polami sitowymi występującymi tylko na ścianach promienistych. Pory lub grupy porów w polu sitowym są rozmieszczone stosunkowo rzadko; przez nie przebiegają pasma cytoplazmy (plasmodesmy) łączące protoplasty dwóch sąsiednich komórek sitowych. Komórki sitowe tak jak i pozostałe elementy łyka nie posiadają ściany wtórnej (B a i l e y i F a u l l 1934, E s a u 1969).

Komórki miękiszu podłużnego (osiowego) w pobliżu miazgi mają kształt prostokątów. Wraz z rozwojem łyka zaokrąglają się,



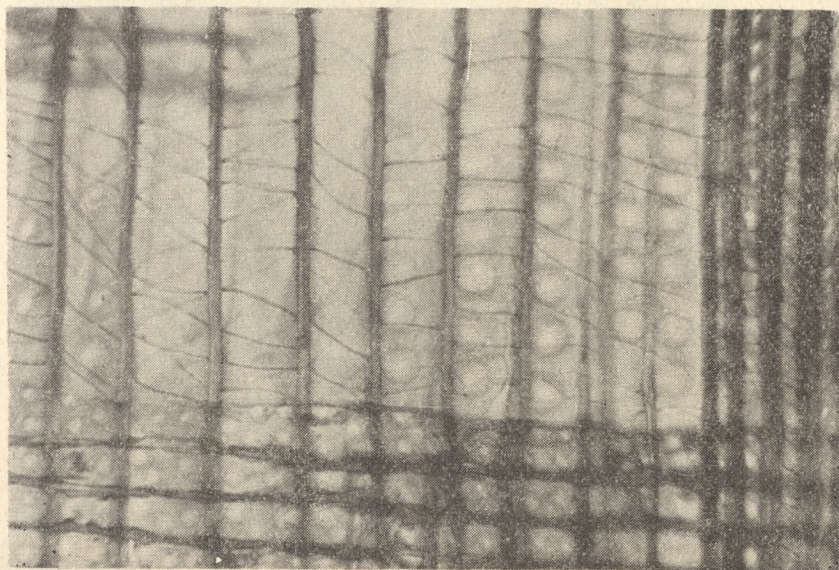
Ryc. 3. Drewno na przekroju poprzecznym: a) w środkowej strefie słoja przyrostu rocznego, b) na granicy dwóch słojów

a ich wymiary powiększają się dwu- trzykrotnie. W ścianach promienistych znajdują się jamki proste.

Typowych włókien w łyku cisa nie ma. Występują natomiast tak zwane włókna kryształonośne, których wewnętrzne ściany są pokryte drobnymi kryształami szczawianu wapnia (piaskiem kryształicznym Chang 1954, Esau 1969, Srivastava 1964, Holdheide 1951). Włókna kryształonośne powstają jako modyfikacje komórek miękiszowych, przekształcających się w starszym łyku w sklereidy włókniste, o grubych, lecz nierównomiernie zgrubiałych ścianach. Proces skleryfikacji przebiega z reguły w łyku niefunkcjonującym.

Promienie łykowe składają się z jednego rzędu komórek miękiszowych. Sporadycznie na brzegach promienia występują komórki albuminowe, jak o tym świadczy ich nazwa, zasobne w substancje białkowe. Miękisz promieni jest obficie wypełniony skrobią i substancjami żywicznymi (Chang 1954).

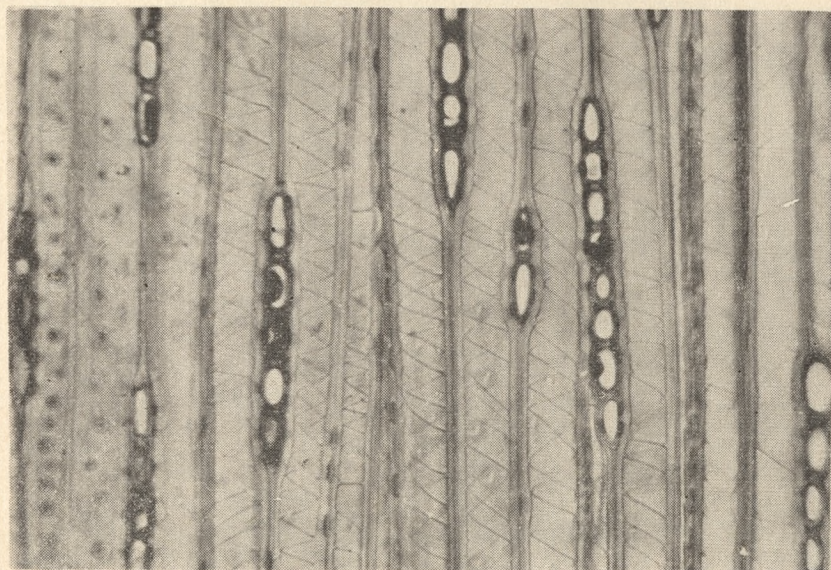
Po zaprzestaniu wydłużania się organu, na jego powierzchni



Ryc. 4. Drewno na przekroju promienistym

wykształca się korkowica. W jej skład wchodzi miazga korkowoczą (fellogen), miękisz korkowy zwany felloderma oraz korek właściwy (felleum). Fellogen powstaje przez styczne podziały niektórych, głębiej pod skórka leżących komórek miękiszowych kory. Do wewnątrz wytwarza on dwu- trzykomórkową felloderma, na zewnątrz korek. U cisa fellogen początkowo nie tworzy zwartego pierścienia i korek powstaje nierównocześnie na całej powierzchni łodygi. Nawet na przekroju przez czteroletnią łodygę można zaobserwować fragmenty pokryte skórka, pod która znajdują się żywe, bogate w chloroplasty komórki kory i fragmenty pokryte korkowica. Korek ma budowę niejednorodną. Widoczne są w nim warstwy komórek grubościennych, we wnętrzu których znajdują się substancje nadające korkowi czerwonobrunatne zabarwienie oraz komórki cienkościennne.

Fellogen może funkcjonować kilka lat. Kolejny fellogen zakłada się w głębszych warstwach kory lub łyka. Odcięte przez



Ryc. 5. Drewno na przekroju stycznym z jednorzędowymi promieniami drzewnymi

ten nowo funkcjonujący fellogen zewnętrzne warstwy kory obumierają tworząc wraz z odciętymi warstwami starego korka martwicę korkową. Ma ona budowę blaszkowatą. Każda blaszka odpowiada 4-12 sezonom wegetacyjnym, a składa się z 17-36 warstw (H o h d h e i d e 1951).

W korkowicy u cisa nie występują przetchlinki (W u t z 1955).

Drewno cisa jest zróżnicowane na biel i twardziel. Część twardzielowa ma zabarwienie brunatne, biel jest jasna. Słoje przyrostów rocznych są wyraźne, a cewki układają się w regularne, promieniste szeregi poprzecinane jednorzędowymi promieniami drzewnymi. Cechą charakterystyczną drewna cisa są spiralne zgrubienia występujące w ścianach cewek zarówno w drewnie wczesnym jak i późnym.

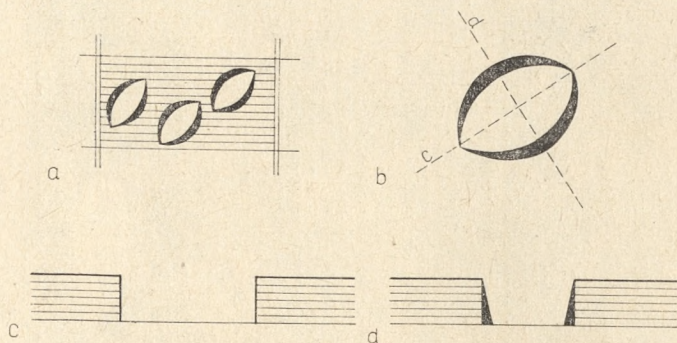
W drewnie nie ma miękiszu podłużnego (osiowego) i przewodów żywicznych. W wyniku uszkodzenia drzewa mogą się tworzyć traumatyczne przewody żywiczne.



Ryc. 6. Drewno na przekroju stycznym; widoczne spiralne zgrubienia wewnętrznych ścian cewek

Promienie drzewne są z reguły jednorzędowe, choć na pewnych odcinkach mogą one czasami posiadać dwa rzędy komórek. Składają się wyłącznie z komórek miękiszowych i nie posiadają cewek poprzecznych (promieniowych). Nie odkłada się też w nich ściana wtórna, a ściana pierwotna jest nierównomiernie zgrubiała. Promienie składają się z 1-15 komórek. Wyższe spotyka się rzadko (Jane 1970). W miejscu, w którym styczą się ściany komórek miękiszowej promienia styka się ze ścianą poprzeczną, tworzą się wgłębienia zwane „indenturami” (Phillips 1941).

Nieprzerwany kontakt pomiędzy różnymi elementami drewna jest utrzymywany za pośrednictwem jamek. Pomiedzy dwiema cewkami występują pary jamek lejkowatych, a pomiedzy cewką i komórką promienia pary jamek mieszanych: w ścianie cewki znajduje się jamka lejkowata, a jej odpowiednikiem w ścianie komórki miękiszowej jest jamka prosta. Typ jamki i ich ilość na płaszczyźnie powstałej ze skrzyżowania cewki z komórką promienia są cechami wykorzystywanymi w diagnostyce drewna. U cisa na jedno pole skrzyżowania przypadają średnio 1-2 jamki, rzadziej 3-4. Typ jamek jest taksoidalny (ryc. 7) lub kupresoidalny.



Ryc. 7. Schemat budowy jamki taksoidalnej w polu skrzyżowania (Jane 1970 nieco zmieniony): a — pole skrzyżowania cewki z komórką promienia drzewnego, b — rzut powierzchniowy jamki, c — przekrój jamki wzdłuż osi c (ryc. 7b), d — przekrój jamki wzdłuż osi d

Jamki są w cewkach ułożone w szeregach pojedynczych. W drewnie wczesnym tylko w ścianach promienistych, w późnym również w ścianach stycznych. Większe skupienia jamek znajdują się na zakończeniach cewek. Para jamek lejkowatych ma wspólną, perforowaną błonę zamykającą z zawieszoną w centralnej jej części zatyczką (torusem) regulującą przepływ roztworów wodnych. Nie ma pomiędzy nimi zarysów pierwotnych pól jamkowych (pasemek Sanio lub *crassulae*) tak charakterystycznych dla wielu gatunków klasy *Coniferae*. Dość częste są natomiast trabekule, czyli listekowate zgrubienia łączące styczne ściany cewek.

LISĆ

Liść cisa ma budowę grzbieto-brzuszną (ryc. 8). Jego powierzchnię tworzy skórka, której cienkościennie komórki o zróżnicowanych wymiarach i kształtach są pokryte nabłonkiem. Na dolnej, grzbietowej powierzchni, zwłaszcza w pobliżu aparatów szparkowych, nabłonek tworzy nieregularne, brodawkowate zgrubienia. Nie występuje w liściu cisa hypoderma i nie ma przewodów żywicznych. Bezpośrednio pod skórką górną leży 1-3-warstwowy pokład komórek tworzących miękisz palisadowy, a pod nim luźno ułożone komórki miękiszu gąbczastego. Wzajemny stosunek obu pokładów zależy od warunków świetlnych panujących w czasie formowania się liścia. W liściach rozwijających się na świetle liczba warstw komórek miękiszu palisadowego jest większa. Miękisz gąbczasty jest bardziej zwarty, ze słabiej rozwiniętym systemem przestrzeni międzykomórkowych niż w liściach rozwijających się na ocienionej stronie drzewa (Marcet 1948).

Aparaty szparkowe znajdują się w zagłębieniach typowych dla liści kseromorficznych. Występują one tylko na dolnej stronie liścia.

W części centralnej liścia przebiega pojedyncza wiązka łyko-drzewna utworzona z pierwotnych elementów łyka i drewna. Najwcześniej powstałe elementy wiązki (protofloem i protoksylem) funkcjonują krótko. W dojrzałym liściu są zachowane tylko później dojrzewające elementy pierwotnego łyka i drewna (meta-

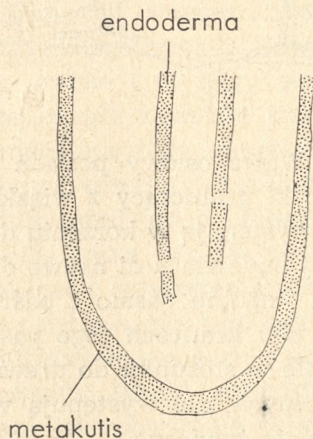


Ryc. 8. Budowa liścia na przekroju poprzecznym (fragment)

floem i metaksylem). Wiązkę otacza pochwa mięksiszowa utworzona z dużych, cienkościennych komórek, połączona z wiązką za pośrednictwem tkanki transfuzyjnej. Tkanka transfuzyjna składa się z żywych, cienkościennych komórek mięksiszowych i z martwych, zdrewniałych cewek. Ściany cewek na wewnętrznej powierzchni posiadają listwowe zgrubienia oraz jamki lejkowate. Tkanka transfuzyjna pośredniczy w przewodzeniu pomiędzy wiązką a mięksiszem asymilacyjnym.

KORZEŃ

Merystematyczna część korzenia jest okryta czapeczką. W okresie aktywnego wzrostu korzenia w niewielkiej odległości od jego wierzchołka znajduje się strefa wydłużania i przylegająca do niej strefa włósnikowa. Po zaprzestaniu funkcji chłonnej zewnętrzne, leżące pod skórką warstwy kory pierwotnej ulegają korkowaceni tworząc egzodermę. Po zakończeniu wzrostu, pod koniec sezonu wegetacyjnego najbardziej zewnętrzne części czapeczki oraz najbardziej wewnętrzna warstwa kory pierwotnej (endoderma) ulegają korkowaceni. Powstaje pochwa (ryc. 9) zabezpieczająca wewnętrzne części korzenia przed niekorzystnymi wpły-

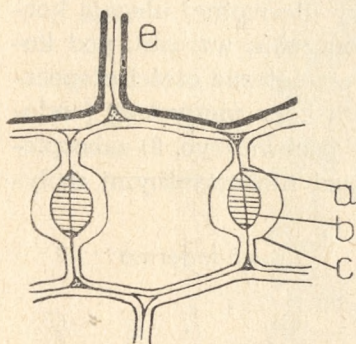


Ryc. 9. Wierzchołek korzenia na przekroju podłużnym z pochwą metaktisu i skutykizowaną endodermą (schemat według Plauta 1910)

wami środowiska w okresie spoczynku zimowego. Pochwę tę określa się terminem „metakutis” (Plaut 1910). Najgrubszy pokład metakutisu występuje na szczycie korzenia. Na początku sezonu wegetacyjnego po wznowieniu wzrostu korzenia warstwa skorkowaciałych komórek odpada.

Brak jest w literaturze danych na temat wewnętrznej organizacji merystematycznej części korzenia cisa.

Kora pierwotna w korzeniu cisa jest utworzona z dużych, cienkościennych komórek mięksiszowych. Natomiast jej wewnętrzna warstwa (endoderma) składa się z komórek małych, stycznie spłaszczonych, posiadających na promienistych ścianach delikatne pasemka Caspary’ego. Do endodermy przylega od zewnątrz warstwa komórek, które na promienistych ścianach posiadają charakterystyczne zgrubienia w kształcie greckiej litery Φ (ryc. 10) (Plaut 1910, Strasburger 1902).



Ryc. 10. Komórki Φ w korzeniu (Plaut 1910): a — blaszka środkowa i ściana pierwotna (złożona blaszka środkowa), b — zdrewniała część ściany wtórnej, c — niezdrewniała część ściany wtórnej, e — fragment komórki endodermy wysłanej warstwą metakutisu

Walec osiowy posiada silnie rozwinięty wielowarstwowy perycykl graniczący z wiązkami pierwotnego łyka i drewna. U cisa występują w korzeniu dwie wiązki łyka i drewna. Korzeń o takiej budowie nosi nazwę diarchicznego. Obie wiązki drewna tworzą wspólne pasmo z odśrodkowo umieszczonym protoksylemem na obu krańcach tego pasma. Wiązki łyka są ustawione prostopadle w stosunku do drewna. Nie ma w korzeniu przewodów żywicznych, ale występują w perycyklu komórki zawierające substancje żywiczne.

Funkcję ochronną w korzeniu po złuszczeniu się skórki, a później i egzodermy pełni korek. Miazga korkotwórcza zakłada się w perycyklu.

Przyrost wtórny w korzeniu istnieją już w cienkich (około 1 mm) korzeniach bocznych (S t r a s b u r g e r 1902). Pierwsze komórki miazgi powstają pomiędzy wiązkami łyka i pasmem drewna przechodząc na jego boki, gdzie pierścień miazgi zamyka się. Wtórne elementy łyka i drewna są w korzeniu takie same jak w pniu.

ROZWÓJ I BUDOWA ORGANÓW GENERATYWNYCH

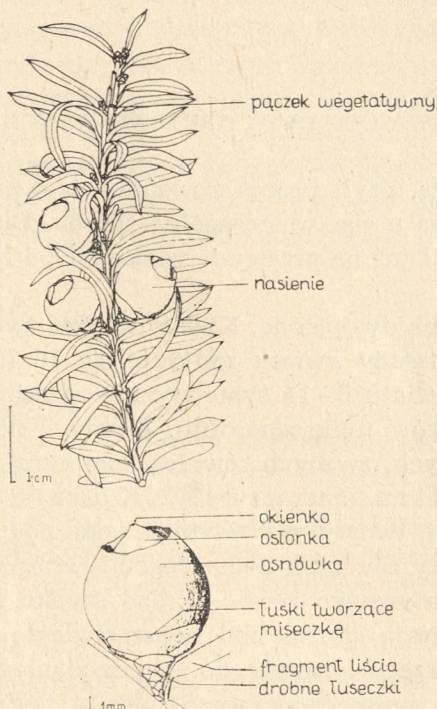
Gametogeneza, czyli proces powstawania komórek płciowych (gamet) przebiega u cisa w szczególny sposób. Duże zasługi w jego poznaniu miał już na przełomie wieku XIX i XX S t r a s b u r g e r (1902).

Cis jest rośliną dwupienną. Kwiaty męskie tworzą się w pachwinie liści. U nasady kwiatu znajduje się 10 łuskowatych listków, a na osi kwiatu 6 - 14 symetrycznie rozmieszczonych tarczowatych pręcików (mikrosporofili). Każdy z nich posiada 5 - 8 worków pyłkowych, zwanych również komorami pyłkowymi (mikrosporangia) (S t r a s b u r g e r 1902, K o n a r i O b e r o i 1969).

Kwiat żeński tworzy się również jako pęd drugiego rzędu (ryc. 11) u nasady zawiązka pędu wegetatywnego (ryc. 2). Zawiązek pędu generatywnego rośnie bardzo szybko i w ciągu około 15 dni wykształcają się na nim naprzeciwległe zawiązki trzech par łusek, w przeciwieństwie do naprzemianległego ustawienia łusek na pędzie wegetatywnym. Struktura takiego wierzchołka i rozmieszczenie na nim aktywności mitotycznej jest do momentu wykształcenia trzeciej pary łusek taka sama jak na wierzchołku wegetatywnym (L o z é 1965). W czasie tworzenia trzeciej pary łusek wzrasta gwałtownie tempo dzielenia się komórek w tkance subepidermalnej i w strefie centralnych komórek macierzystych. Rezultatem intensywnego rozwoju tkanki subepidermalnej w obrębie pierścienia inicjalnego jest powstanie osłonki

(integumentum). Po jej wytworzeniu pierścień inicjalny już nie regeneruje. Szczytowa część wierzchołka przekształca się w ośrodek zalążka.

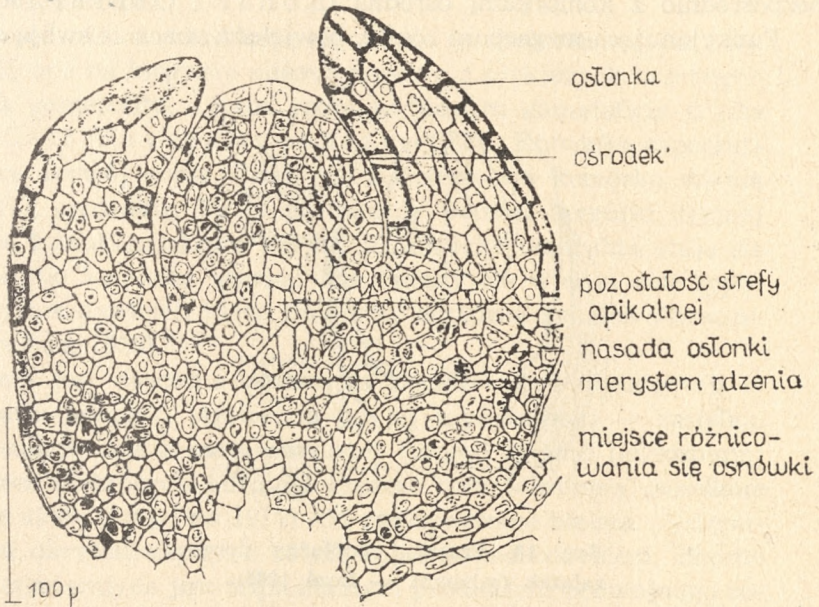
U nasady rozwijającej się osłonki w okresie jesieni i zimy tworzy się zawiązek miseczkowatego zgrubienia zwanego osnówką (*arillus* ryc. 11, Loz 1965).



Ryc. 11. Gałązka z nasionami (u góry) i dojrzałe nasienie (u dołu) jesienią (Loz 1965)

Kwiat żeński składa się więc z pojedynczego, wyprostowanego (atropowego) zalążka oraz z osnówki. Zalązek posiada pojedynczą osłonkę (*integumentum*) tworzącą w szczytowej części kanał mikropylarny, który do momentu zapylenia jest

zatkany kropelką lepkiej cieczy. Osłonka jest na znacznej powierzchni zrosnięta z ośrodkiem (nucellusem). Rola kropli mikropylarnej polega na wyłapywaniu ziarn pyłku, które są następnie wsysane do komory pyłkowej. Komora pyłkowa powstaje jako niewielkie zagłębienie w tkance ośrodka przez degenerację komórek w jego szczytowej, mikropylarnej części.



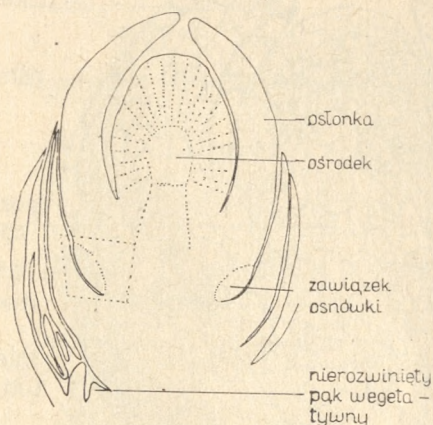
Ryc. 12. Przekrój podłużny przez rozwijający się zalążek (Lozé 1965)

Już we wczesnych fazach rozwoju zalążka, gdy zaczyna się on dopiero uwypuklać, w warstwie subepidermalnej różnicuje się jedna lub kilka komórek macierzystych megaspor. Jedna z nich po dwóch kolejnych podziałach mejotycznych utworzy 4 liniowo ułożone megaspory (ryc. 14a). Wszystkie 4 megaspory mogą osiągnąć zaawansowany stopień rozwoju, lecz tylko jedna z nich, zwykle najbardziej wewnętrzna, osiąga pełną dojrzałość i stanie się komórką macierzystą gametofitu. Bywa jednak i tak, że u cisa w jednym zalążku funkcjonują dwie lub więcej megaspory, w

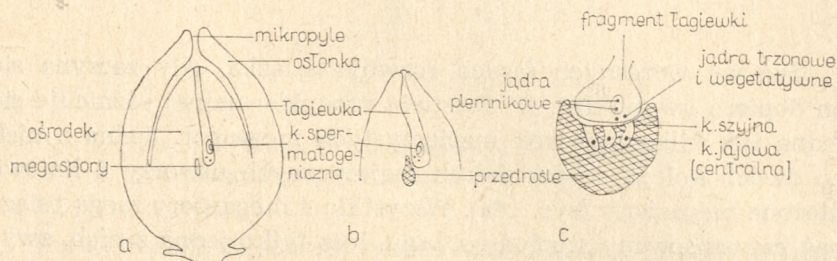
związku z czym może się wykształcić kilka gametofitów (D u p l e r 1917).

Wewnętrzna warstwa ośrodka otaczająca rozwijającą się megasporę pełni funkcję tapetum. U cisa nie powstaje tapetum haploidalne (z tkanek gametofitu) tak charakterystyczne dla przedstawicieli klasy *Coniferae*, a rozwijający się gametofit styka się bezpośrednio z komórkami ośrodka (K o n a r i O b e r o i^o 1969).

Funkcjonująca megaspora rośnie, powiększa znacznie swoją ob-



Ryc. 13. Przekrój podłużny przez zalążek (schemat — Lozé 1965)



Ryc. 14. Rozwój megagametofitu (Favre-Duchartre 1958): a — przekrój podłużny przez zalążek w stadium 4 megaspor, b — szczytowa część ośrodka, c — megagametofit i fragment mikrogametofitu przed zapłodnieniem

jętość, a jej jądro przechodzi w fazę intensywnych podziałów. Powstaje w ten sposób wielojądrowe, haploidalne przedrośle (megagametofit — ryc. 14b). Liczba wolnych jąder w przedroślu w momencie gdy zaczynają się tworzyć pierwsze ściany komórkowe wynosi u cisa według danych Favre-Duchartre (1970) 512, podczas gdy u sosny np. ponad 2000. Przedrośle rozwija się kosztem tkanek ośrodka.

W przedroślu wykształcają się rodnie (archegonia — ryc. 14c). Powstają one na biegunie mikropylarnym z niektórych brzeżnych komórek gametofitu. Liczba rodni w jednym gametoficie u cisa wynosi 3 - 12 (Favre-Duchartre 1970). Komórka zapoczątkowująca rozwój rodni dzieli się najpierw na komórkę szyjną i komórkę centralną. Przez parokrotny podział komórki szyjnej powstaje kilkukomórkowa szyjka, a komórka centralna staje się bezpośrednio komórką jajową. Nie tworzy się więc u cisa typowa dla przedstawicieli klasy *Coniferae* komórka kanałowo-brzuszną (Saxton 1936).

Rodnia jest otoczona płaszczem komórek pośredniczących w odżywianiu komórki jajowej, a po jej zapłodnieniu — zarodka. Przypominają one z racji pełnionej funkcji bielmo (endosperm) i są przez niektórych autorów błędnie tym terminem określane (Jäger 1899, Dupler 1917). Od rzeczywistego bielma występującego u okrytonasiennych różnią się one pochodzeniem. Bielmo u okrytonasiennych jest triploidalnym produktem podwójnego zapłodnienia, a tkanka odżywcza u nagonasiennych, której poprawna nazwa brzmi „prabielmo”, powstaje z tkanek haploidalnego przedrośla.

Rozwój pręcików rozpoczyna się latem w roku porzedzającym zapylenie i zapłodnienie. Na dolnej powierzchni pręcika (mikrosporofilu) rozwijają się worki pyłkowe (mikrosporangia). U cisa komórki inicjalne mikrosporangium znajdują się w warstwie leżącej bezpośrednio pod skórką, która z tej racji nie bierze udziału w jego tworzeniu (Erspamer 1952 cyt. za Fosterem i Giffordem 1959).

Jesienią w mikrosporangium znajdują się komórki macierzyste ziarn pyłku. Podziałom redukcyjnym ulegają one albo jeszcze

jesienią (Hawker 1930, Dupler 1917, Sax i Sax 1933, Favre-Duchartre 1970), albo dopiero pod koniec zimy (Strasburger 1904 cyt. za Duplerem 1917). W miarę rozwoju komórek macierzystych oraz późniejszego dojrzewania ziarn pyłku następuje znaczny rozwój plastydów i gromadzenie się skrobi (Auger-Barreau 1962).

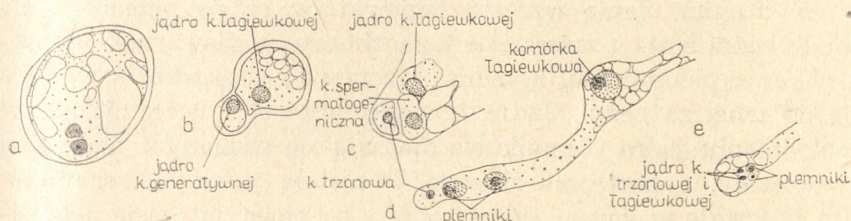
Pyłek u cisa jest kulisty, o średnicy 23 - 30 mikronów (Müller-Stoll 1948). Jego ściana składa się z dwuwarstwowej, nieporowatej egzyny, warstwy pośredniej i intyny (Razmologov 1963). Powierzchnia ziarna jest chropowata. Najgrubsza jest warstwa pośrednia posiadająca konsystencję żelatyny. Jej znaczenie nie jest jasne. Prawdopodobnie pęczniąc w czasie kiełkowania ziarna odrzuca warstwę zewnętrzną umożliwiając jego kiełkowanie (Ruguzov 1972).

ZAPYLENIE I ZAPŁODNIENIE

Ziarna pyłku są rozsiewane przez wiatr w lutym-marcu (Strasburger 1902, Branscheidt 1939, Sterling 1963, Favre-Duchartre 1962, 1970, Jäger 1899). W warunkach klimatycznych Polski (w Kórniku) pod koniec marca. Wysiewanie się pyłku zależy od warunków termicznych.

Pyłek po dostaniu się do kropli mikropylarnej znajdującej się na szczycie zalążka zostaje wessany do kanalika mikropylarnego i osadzony we wgłębieniu ośrodka. Wkrótce po tym (10 - 12 dnia po zapyleniu) pyłek zaczyna kiełkować (Dupler 1917). Koniec łagiewki po 10 dniach od wykiełkowania, tj. po około 3 tygodniach od zapylenia dochodzi do żeńskiego gametofitu. Łagiewka rosnąc powiększa bardzo swoją objętość, na skutek czego znajdujące się na jej drodze tkanki ulegają zniszczeniu. W jednym zalążku może równocześnie kiełkować kilka łagiewek i może dojść do zapłodnienia kilku znajdujących się w zalążku komórek jajowych. Mogą się w ten sposób rozwinąć normalnie wykształcone zarodki.

Ziarno pyłku u cisa dostaje się na powierzchnię zalążka w stadium jednokomórkowym. W zalążku w tym momencie nie ma jeszcze wykształconego żeńskiego przedrośla; komórka macierzysta megaspori znajduje się w trakcie podziału mejotycznego (Favre-Duchartre 1962). Teraz następuje podział jądra w łagiewce, w wyniku którego powstają dwie niejednakowej wielkości komórki (ryc. 15b). Większa jest komórką łagiewkową,



Ryc. 15. Rozwój mikrogametofitu (Branscheidt 1940): a — dwujądrowe ziarno pyłku (pow. $\times 500$), b — kiełkujące ziarno pyłku (pow. $\times 750$), c — fragment zakończenia łagiewki przed podziałem komórki, spermatogenicznej (pow. $\times 400$), d — późniejsze stadium rozwoju gametofitu po podziale komórki spermatogenicznej na 2 gamety (pow. $\times 400$), e — końcowe stadium rozwoju gametofitu przed zapłodnieniem (pow. $\times 200$)

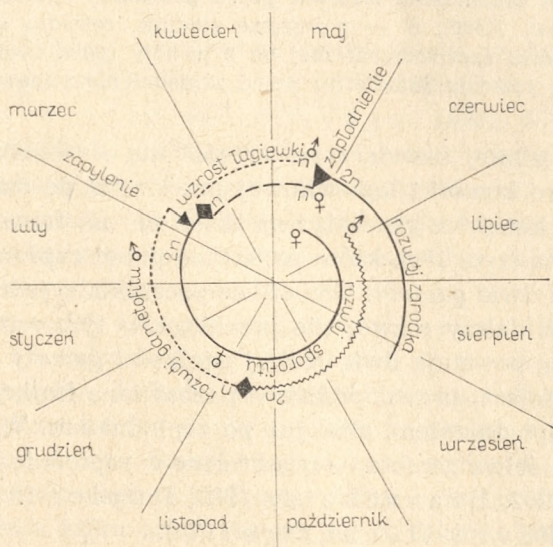
mniejsza, z silniej barwiącą się cytoplazmą — komórką generatywną. Jądro komórki łagiewkowej przechodzi do dolnego końca łagiewki, a komórka generatywna dzieli się na trzonową i spermatogeniczną (ryc. 15c), która na krótko przed zapłodnieniem podzieli się na dwie gamety. Gamety są początkowo jednakowe (ryc. 15d), ale ich dalszy rozwój nie przebiega w tym samym tempie. W rezultacie powstają dwie różnej wielkości gamety (ryc. 15e), z których mniejsza, prawdopodobnie pozbawiona funkcji zanika albo przed zapłodnieniem, albo już po zapłodnieniu. Większa natomiast — właściwa gameta — uczestniczy w zapłodnieniu (Strasburger 1902, Branscheidt 1939, Dupler 1917, Johansen 1940, Favre-Duchartre 1970).

Nie jest definitywnie rozstrzygnięta kwestia czy gamety męskie u cisa są komórkami jak sądzą Jäger (1899), Strasbur-

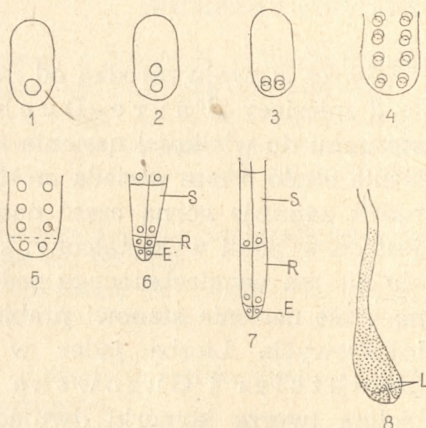
ger (1902), Dupler (1917) i Sterling (1963), czy jądrami pogażonymi w cytoplazmie komórki spermatogennej, z której powstały (Favre-Duchartre 1958, 1960, 1970).

Rosnąca łagiewka wydziela substancje, które stymulują rozwój megaspory. Według Jägera (1899) w chwili gdy łagiewka znajduje się w połowie drogi od gametofitu, składa się on dopiero z 4 jąder. Teraz następuje okres pozornego spoczynku łagiewki, która nie rośnie, lecz jej jądra dzielą się.

W drugim etapie wzrostu łagiewki, w czasie przechodzenia jej do rodni zostają zniszczone komórki szyjne. Zawartość łagiewki wraz z plemnikami, komórką trzonową i łagiewkową wylewa się do wnętrza rodni. Jądro komórki jajowej i uczestniczące w zapłodnieniu jądro plemnikowe otaczają się wspólnym płaszczem cytoplazmy, a następnie zlewają. Pozostałe jądra mikrogametofitu pozostają w górnej części rodni i po pewnym czasie degenerują. Niekiedy obserwowano je nawet we wczesnych stadiach rozwoju prazarodka (Jäger 1899, Dupler 1917).



Ryc. 16. Schemat rozwoju organów generatywnych i przemiany pokoleń u cisza



Ryc. 17. Rozwój prazarodka i zarodka u cisa (schemat): 1 — zygota, 2-4 stadia wolnojądrowego prazarodka, 5 — początkowe stadium tworzenia się ścian komórkowych, 6-8 — rozwój zarodka

Oznaczenia: S — prawieszadełko, R — wieszadełko (rurki embrjonalne), E — zarodek, L — liścienie

Okres czasu, jaki upływa od zapylenia do zapłodnienia wynosi u cisa zwykle 6-8 tygodni (Dupler 1917), a według danych Favre-Duchartre (1970) 3 miesiące.

Jądro powstałej w wyniku zapłodnienia zygoty zanim się podzieli przemieszcza się do podstawy rodni. Od podziału jądra zygoty rozpoczyna się rozwój prazarodka (ryc. 17). We wczesnych stadiach jest on wolnojądrowy. Ściany komórkowe zaczynają się tworzyć najpierw na biegunie chalazalnym, gdy prazarodek jest 8-16 jądrowy (Jäger 1899, Johansen 1950, Konari Oberoi 1969), a nawet 32 jądrowy (Chowdhury 1963, Sterling 1948 cyt. za Fosterem i Giffordem 1959). Jądra w 8 jądrowym prazarodku są ułożone w dwóch piętrach. Górne dzielą się znowu. W takim trzypiętrowym prazarodku komórki środkowe silnie się wydłużają tworząc prawieszadełko (prosuspensor). Komórki najwyższego piętra są od strony rodni otwarte i degenerują podczas wydłużania się prawieszadełka. Po podziale komórek najniższego piętra powstaje od strony rodni system tak zwanych rurek embrjonalnych rozwijających się we wtórne wieszadełko (suspensor właściwy), a na biegunie przeciwnym właściwy zarodek. W jego tworzeniu uczestniczą 4 komórki szczytowego (apikalnego) końca prazarodka.

ZARODEK I NASIENIE

Okres rozwoju zarodka od momentu zapłodnienia wynosi około 3 miesięcy (Favre-Duchartre 1970). Jego wymiary w stosunku do wielkości nasienia są bardzo małe. Przy średnicy nasienia około 5 mm posiada on długość zaledwie 1,2 - 1,5 mm. Zarodek zajmuje górną część nasienia. W dojrzałym nasieniu nie jest on w pełni wykształcony; są w nim zawiązki dwóch liścieni, ale nie ma wyodrębnionego pędu zarodkowego i korzenia. Główną masę nasienia stanowi prabielmo zbudowane z komórek wielojądrowych. Liczba jąder w jednej komórce wynosi 2 - 10 (Zenkteler i Guzowska 1970). Zewnętrzną warstwę prabielma tworzą komórki dwujądrowe. Prabielmo jest bogate w substancje zapasowe, głównie w białka i tłuszcze i stanowi magazyn składników odżywczych dla zarodka. Prabielmo jest trawione za pośrednictwem liścieni, które tę funkcję pełnią aż do czasu wykształcenia się pierwszych liści. Liścienie są pokryte delikatnym nabłonkiem, a w ich skórce rozwijają się aparaty szparkowe. Mięksisz jest jednorodny, nie zróżnicowany na palisadowy i gąbczasty, jak to jest w liściach cisa. W centralnej części liścienia przebiega pojedyncza wiązka pierwotnego łyka i drewna. Wiązki liścieniowe łączą się w szczególny sposób z odpowiednimi wiązkami korzenia siewki. Korzeń ma podobnie jak w dojrzałej roślinie budowę diarchiczną. Według Hill'a i de Fraina (1908) liczba wiązek w korzeniu odpowiada zwykle liczbie liścieni.

KARIOTYP

Cis ma 12 par homologicznych chromosomów ($n = 12$ Sax i Sax 1933, Dark 1932, Löve i Löve 1961). 10 z nich posiada przewężenie pierwotne mniej więcej w centralnej części (chromosomy metacentryczne), dwa bliżej jednego z ramion chromosomu (submetacentryczne), przy czym u jednego z nich, najmniejszego, przewężenie występuje prawie na końcu (subterminalnie Sax i Sax 1933).

LITERATURA

- Auger-Barreau R. 1962. Contribution à l'étude de la microsporogénèse des Gymnosperms. C. R. Acad. Sci. Paris 254 (19): 3408 - 10.
- Bailey I., Faull A. F. 1934. The cambium and its derivative tissues, IX. Structural variability in the redwood, *Sequoia sempervirens*, and its significance in the identification of fossil woods. Journ. Arnold Arb. 15: 233 - 54.
- Branscheidt P. 1939. Befruchtungsphysiologische Untersuchungen an *Taxus baccata* L. Ber. D. Bot. Ges. 57: 495 - 505.
- Camefort H. 1954. Présence et localisation de l'acide ribonucléique dans le point végétatif de quelques Gymnosperms. C. R. Acad. Sci. Paris 238(8): 922 - 4.
- Chang Y. P. 1954. Bark structure of North American Conifers. Tech. Bull. 1095 U. S. Dept. Agric. Washington.
- Chowdhury C. R. 1963. The embryogeny of conifers: a review. Phytomorphology 12(3): 313 - 38.
- Dark S. O. S. 1932. Chromosomes of *Taxus*, *Sequoia*, *Cryptomeria* and *Thuja*. Ann. Bot. 46(184): 965 - 77.
- Den Outer R. W. 1967. Histological investigations of the secondary phloem of Gymnosperms. Meded. Landb. Wageningen 67(7): 1 - 119.
- Dupler A. W. 1917. The gametophytes of *Taxus canadensis* Marsh. Bot. Gazette 64: 115 - 36.
- Esau K. 1969. The phloem. Handb. Pflanzenanatomie B. 5, T. 2 ed. Gebrüder Borntraeger Berlin, Stuttgart.
- Favre-Duchartre M. 1958. Contribution à l'étude de la reproduction sexuée chez *Taxus baccata*. C. R. Acad. Sci. Paris 6: 979 - 82.
- Favre-Duchartre M. 1960. Contribution à l'étude des spermatozoïdes de *Taxus baccata*. Rev. Cytol. Biol. Vég. 21(4): 329 - 37.
- Favre-Duchartre M. 1962. Un mode de figuration des cycles biologiques végétaux appliqué à *Ginkgo*, *Araucaria*, *Taxus*, *Cephalotaxus* et *Ephedra*. Silvae Gen. 11(1): 16 - 9.
- Favre-Duchartre M. 1970. Des ovules aux graines. Coll. Monogr. Bot. Biol. Vég. 8.
- Foster A. S., Gifford E. M. Jr. 1959. Comparative morphology of vascular plants. Ed. Freeman a. C. San Francisco.
- Hawker L. E. 1930. Microsporogenesis in *Taxus*. Ann. Bot. 44 (175).
- Hill T. G., De Fraine E. 1908. On the seedling structure of Gymnosperms L. Ann. Bot. 22(88).
- Holdheide W. 1951. Anatomie mitteleuropäischer Gehölzrinden. In Handbuch der Mikroskopie in der Technik. Ed. H. Freund 5: 193 - 367.
- Jane F. W. 1970. The structure of wood. Ed. A. a. Ch. Black, London.

- Jäger L. 1899. Beiträge zur Kenntnis der Endospermibildung und zur Embryologie von *Taxus baccata* L. Flora o. All. Bot. Zeitung 86: 241 - 88.
- Johansen D. A. 1940. Pant microtechnique. Ed. Mc Graw-Hill New York.
- Johansen D. A. 1950. Plant embryology. Ed. Chronica Botanica 24.
- Konar R. N., Oberoi Y. P. 1969. Recent work on reproductive structures of living conifers and taxads — a review. Bot. Rev. 35(2): 89 - 116.
- Louis J. 1935. L'ontogenèse du système conducteur dans la pousse feuillée des Dicotylées et des Gymnosperms. La Cellule 44(1): 85 - 172.
- Lozé J. C. 1965. Stude de l'ontogenèse de l'appareil reproducteur femelle de l'If, *Taxus baccata* L. Rev. Cyt. Biol. Veg. 28(3): 211 - 56.
- Löve A., Löve D. 1961. Chromosome number of entral and northwest European plant species. Opera Botanica 5: 28.
- Marcet E. 1948. Licht- und Schattenblätter. Schweiz. Zeitschr. Forstw. 99(5): 278 - 80.
- Müller-Stoll W. R. 1948. Zytomorphologische studien am Pollen von *Taxus baccata* L. und anderen Koniferen. Planta 35(3 - 4) 601 - 41.
- Plaut M. 1910. Über die Veränderungen im anatomischen Bau der Wurzel während des Winters. Jahrb. Wiss. Bot. 48(2): 143 - 54.
- Razmologov W. P. 1963. Gistochimičeskoe issledovane pylcy i pylcevyh trubok nekotorych golosemennyh rastenij. Bull. Glav. Bot. Sada 49: 70 - 5.
- Ruguzov I. A. 1972. Izmenčivost pylcy tisa jagodnogo i anomalii v ego razvitii. Bull. Gos. Nikitskogo Bot. Sada 2(18): 34 - 6.
- Sax K., Sax H. J. 1933. Chromosome number and morphology in the conifers. Journ. Arnold Arbor. 14(4): 356 - 75.
- Saxton W. T. 1936. Notes on Conifers X. Some normal and abnormal structures in *Taxus baccata*. Ann. Bot. 50(199): 519 - 22.
- Srivastava L. M. 1964. Anatomy, chemistry, and physiology of bark. Int. Rev. For. Res. 1 Ed. Romberger, Mikola, Acad. Press New York.
- Sterling C. 1963. Structure of the male gametophyte in Gymnosperms. Biol. Rev. 38: 167 - 203.
- Strasburger E. 1902. Botanische Practicum. Ed. G. Fischer, Jena.
- Wutz A. 1955. Anatomische Untersuchungen über System und periodische Weränderungen der Lenticellen. Bot. Studien 4: 43 - 72.
- Zenkter M. A., Guzowska I. 1970. Cytological studies on the regenerating mature female gametophyte of *Taxus baccata* L. and mature endosperm of *Tilia platyphyllos* Scop. in vitro culture. Acta Soc. Bot. Pol. 39(1): 161 - 73.

ALINA HEJNOWICZ

ANATOMY, EMBRYOLOGY AND KARIOLOGY

Summary

In the chapter the development and structure of vegetative and generative organs of yew as well as its karyotype are described. The development and structure of vegetative organs is generally the same as in other *Gymnospermae*. In the development of the generative structures there are significant differences between the genus *Taxus* and other genera. Female flower initials form at the base of the apex of a vegetative shoot, the further development of the latter becoming inhibited, and the flower taking up the terminal position. The ovule has a single integument, the base of which develops into an aril. The layer of cells that plays the function of the tapetum originates from the nucellus, and thus belongs to the tissues of the sporophyte and not the gametophyte as is the case in other *Coniferae*. In yew the ventral canal cell does not exist. The microsporangium develops from the subepidermal cells of the stamen. The male gametes are not of equal size, the bigger one taking part in the fertilization and the smaller one vanishes.

The karyotype of yew consists of 12 chromosome pairs 10 of which are metacentric and 2 are submetacentric.