

ALINA HEJNOWICZ

## ANATOMIA, EMBRIOLOGIA I KARIOLOGIA

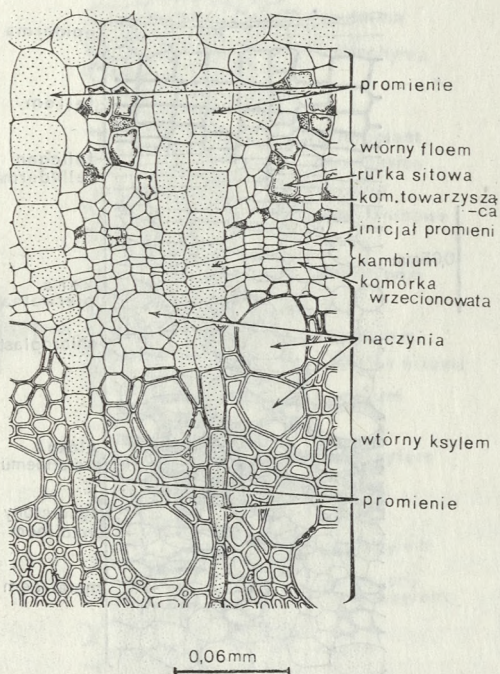
### WSTĘP

Opracowanie budowy i rozwoju organów leśnych drzew owocowych nasuwa wiele trudności. Mało jest w literaturze danych na ten temat i często nie wiadomo, czy dane dotyczą gatunku czy odmiany uprawnej. Nie należy się jednak spodziewać istnienia dużego zróżnicowania pod tym względem pomiędzy gatunkiem i jego odmianami, gdyż w wielu przypadkach nie ma istotnych różnic nawet pomiędzy blisko ze sobą spokrewnionymi rodzajami (np. *Pyrus* i *Malus*). Dlatego w tym rozdziale w wielu przypadkach zostały pominięte objaśnienia, czy dane dotyczą określonego gatunku, czy odmiany.

### 1. CZEREŚNIA PTASIA (*CERASUS AVIUM*)

#### 1.1. BUDOWA ORGANÓW WEGETATYWNYCH

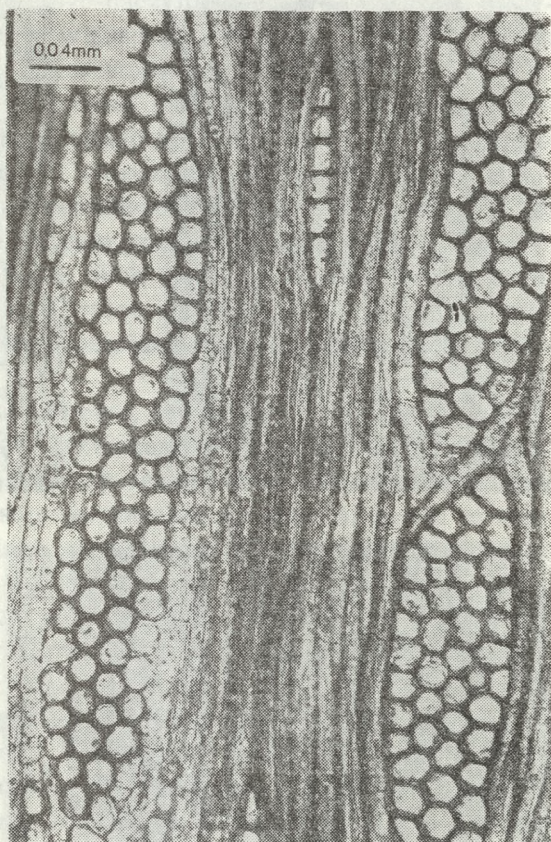
Budowa pierwotnej łodygi jest typowa dla wielu dwuliścianych; pod jednowarstwową epidermą, z pojedynczymi włoskami i aparatami szparkowymi, znajduje się kora pierwotna, której część zewnętrzna jest kolenchymatyczna, wewnętrzna parenchymatyczna (Ryc. 1). W korze liczne są kryształki i druzycy szczawianu wap-



Ryc. 3. Fragment wewnętrznej części jednorocznej łodygi *Prunus* na przekroju poprzecznym (ciąg dalszy ryc. 2 — Esau 1965).

Floem wtórny jest zróżnicowany na wczesny i późny. Mimo to granice pomiędzy przyrostami rocznymi nie są wyraźne. W późnym floemie nieco więcej jest komórek parenchymatycznych. Rurki sitowe z komórkami towarzyszącymi tworzą promieniście układające się pasma (Kaussman 1963). Poszczególne człony rurek sitowych mają płyty, tj. ściany poprzeczne, ustawione pod kątem prostym w stosunku do ścian podłużnych. Płyta sitowa jest jednopłowa, z porami o średnicy około 3 mikronów.

Typowych włókien we wtórnym floemie czereśni ptasiej nie ma. W niefunkcjonującym już łyku występują duże skupienia włókien sklerenchymatycznych, na obrzeżach których znajdują się sklereidy, posiadające średnicę większą niż włókna sklerenchymatyczne i odpowiednio większe światła komórkowe. Wnętrza komórek są wypełnione brunatną zawartością. Włókna sklerenchymatyczne powstają w wyniku skleryfikacji komórek parenchymatycznych; ich

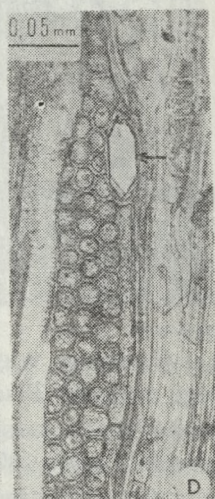
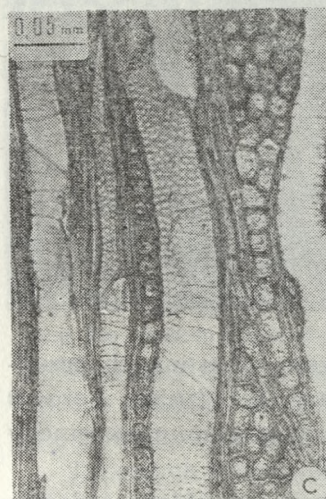
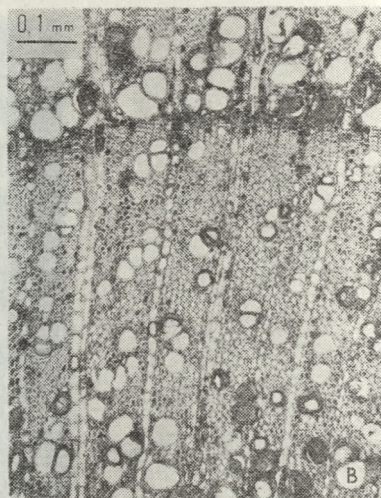
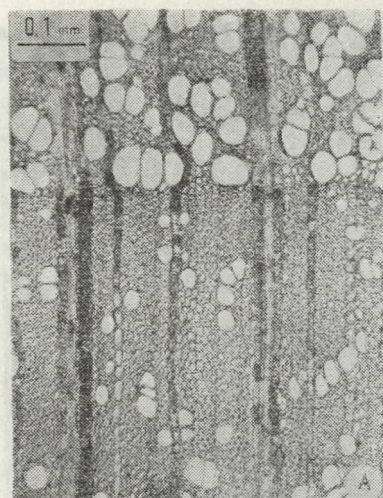


Ryc. 4. Młody, różnicujący się floem ze strefy przykambialnej, kilkulatniej łodygi *Prunus avium*, na przekroju stycznym.

przeciętna średnica jest u *C. avium* większa niż u innych przedstawicieli szeroko pojętego rodzaju *Prunus* (z rodzajem *Cerasus* włącznie) i wynosi 0,017—0,033 mm, podczas gdy np. u czeremchy zaledwie 0,010—0,017 mm (Holdheide 1955).

Promienie są, jak już o tym była mowa, dwojakiego rodzaju: jedno-, rzadziej dwurzędowe, o przebiegu falistym i bez bezpośredniego kontaktu z korą wtórną, oraz 3—5-rzędowe, regularne, kontaktujące się z wtórną korą.

Drewno (ksylem) czereśni posiada wyraźnie zabarwioną twardeł. Na podstawie sposobu rozmieszczenia naczyń jest zali-



Tablica I. Budowa drewna pnia *Cerasus avium*:

A — bielowa część pnia na przekroju poprzecznym, B — twardej części pnia na przekroju poprzecznym, C — spiralne zgrubienia i jamki lejkowate w ścianach naczyń — na przekroju stycznym, D — fragment promienia z pojedynczym kryształem szczawianu wapnia (strzałka) w brzeżnej komórce promienia wielorzędowego — przekrój styczny, E — przebiecia proste w poprzecznych ścianach naczyń i spiralne zgrubienia ścian podłużnych — przekrój promienisty

czane do typu półpierścieniowo-naczyniowego; we wczesnym drewnie naczynia występują w większych skupieniach niż w późnym (Schmidt 1941, Galewski, Korzeniowski 1958, Greguss 1959, Wagenführ 1966, Grosser 1977 i inni). Naczynia w słoju rocznym występują pojedynczo lub w grupach po 2—6. W przekroju są owalne, okrągłe lub wieloboczne. Ich przeciętna średnica wynosi 0,06—0,08 mm. Na 1 mm<sup>2</sup> poprzecznego przekroju znajduje się około 200 naczyń. Człony naczyń mają przebiecia (ściany poprzeczne) proste. W ścianach podłużnych, obok typowych jamek lejkowatych, występują trzeciorzędowe spiralne zgrubienia. W części twardzielowej, światła naczyń są wypełnione czerwono-brunatną wydzieliną.

Główną masę drewna stanowią cewki włókniste oraz formy pośrednie, pomiędzy typowymi cewkami i włóknami (których u cześni nie ma). Często w ścianach cewek, obok jamek, podobnie jak w ścianach naczyń, występują spiralne zgrubienia. Jamki w cewkach włóknistych są jednak mniej liczne niż w naczyniach.

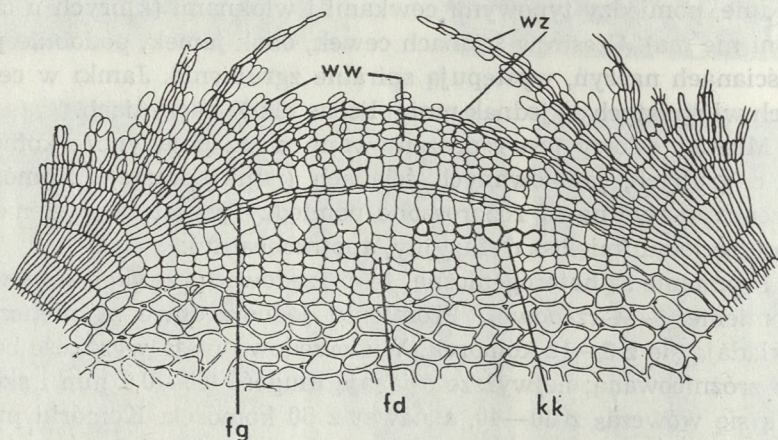
Miękisz osiowy jest reprezentowany przez pojedyncze komórki, o grubych, jamkowanych ścianach (jamki proste). Komórki parenchymatyczne są rozproszone pomiędzy pozostałymi elementami ksylemu (miękisz dyfuzyjny, apotrachealny).

Promienie są heterogeniczne, 1—5-rzędowe (przewagę stanowią promienie 3—4-rzędowe). Promienie jednorzędowe są nieliczne i składają się z 3—12 komórek. Wielorzędowe mają wysokość bardzo zróżnicowaną; najwyższe osiągają długość 0,6—0,7 mm i składają się wówczas z 30—40, a nawet z 50 komórek. Komórki promieni są ciasno wypełnione skrobią. Niektóre komórki posiadają też kryształki i druzo szczawianu wapnia. Komórki brzeżne promieni występują w pojedynczej lub w kilku warstwach. W przekroju są kwadratowe, lub wydłużone w kierunku prostopadłym do przebiegu promieni (komórki stojące).

Peryderma (korkowica) jest powierzchniowa. Fellogen zakłada się w subepidermalnej warstwie kory pierwotnej i funkcjonuje przez wiele lat (Fahn 1967). Korek (fellem) będący produktem działalności fellogenu, w jednym sezonie wegetacyjnym składa się z około 10 warstw komórek o ścianach cienkich. Komórki korka są

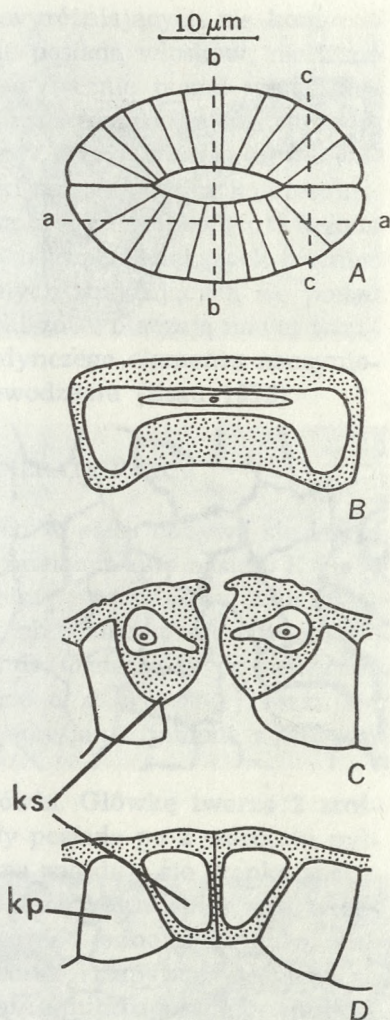
bardzo silnie promieniście spłaszczone; wymiar styczny komórkii około 10-krotnie przewyższa wymiar promienisty (odpowiednio 70—80 mikronów i 8 mikronów). Zewnętrzne warstwy korka są brunatno zabarwione, a ściany komórek skorkowaciałe; warstwy wewnętrzne są bezbarwne i nieskorkowaciałe. Rozróżnienie przyrostów rocznych w korku nie jest możliwe, gdyż w ciągu roku może powstać kilka takich pokładów.

Pierwotne przetchlinki zakładają się z reguły pod aparatami szparkowymi. U *C. avium*, w miarę powiększania się obwodu łodygi przetchlinki poszerzają się i są wówczas widoczne na powierzchni łodygi jako długie, dochodzące do 1 cm, szczeliny. Podobnie jak w korku w budowie przetchlinki widoczne jest prze-



Ryc. 5. Budowa przetchlinki *Prunus avium* (Boureau wg Fahna 1967): ww — warstwy wypełniające; wz — warstwy zamykające; kk — skorkowaciałe komórki fellodermy; fd — felloderma, fg — fellogen

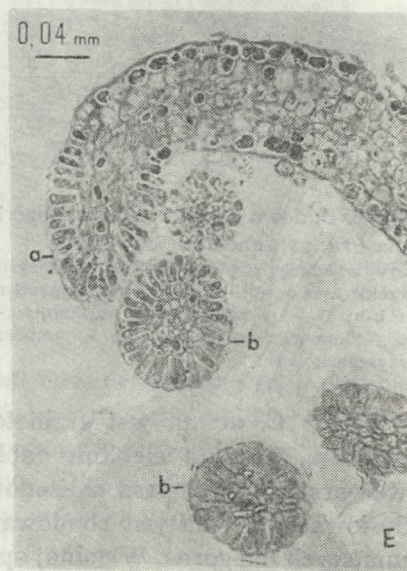
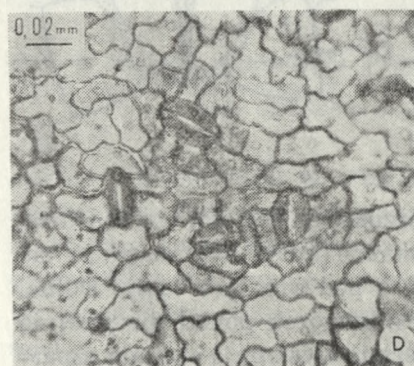
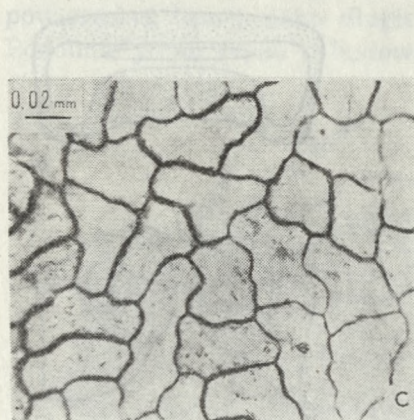
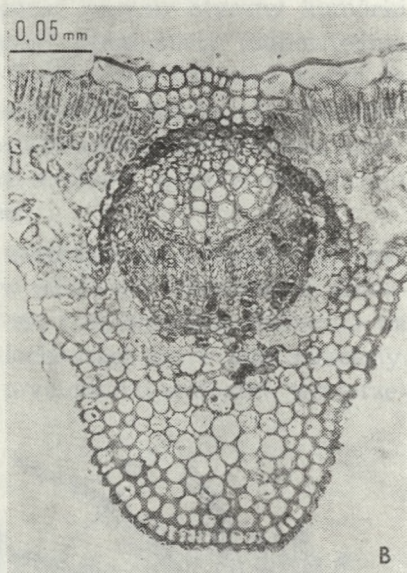
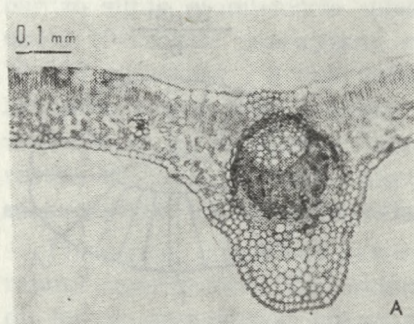
mienne występowanie warstw komórek skorkowaciałych i nieskorkowaciałych (tak zwanych wypełniających). Komórki wypełniające są ułożone luźno. Rozróżnienie corocznych przyrostów w budowie przetchlinki jest również niemożliwe (Wutz 1955). Taki typ budowy przetchlinki Wutz wyodrębnia w osobną kategorię (typ *Prunus*).



Ryc. 6. Budowa aparatu szparkowego liścia *Prunus*; schemat (Esau 1977):

A — widziany z góry; B — w płaszczyźnie przekroju a-a; C — w płaszczyźnie przekroju b-b; D — w płaszczyźnie przekroju c-c; ks — komórki szparkowe; kp — komórka przyszparkowa

Liść *C. avium* jest grzbieto-brzusznym. Pod górną, doosiową epidermą, pokrytą cienkim nabłonkiem (kutykulą) znajduje się dwuwarstwowy miękisz palisadowy, a pod nim gąbczasty. Dolna, odosiowa epiderma jest zbudowana z komórek ponad dwukrotnie mniejszych niż górna. W dolnej epidermie występują aparaty szpar-





kowe, które nie mają strukturalnie wyróżniających się komórek przyszparkowych. Dolna epiderma nie posiada włosków; nieliczne są w epidermie górnej i występują wyłącznie ponad większymi nerwami. W młodych, pąkowych liściach widoczne są wielokomórkowe struktury wydzielnicze (kolleterty), które w czasie dojrzewania liścia zasychają i odpadają. Wiązki naczyniowe są kolateralne. Każda z wiązek jest otoczona pochwą wokółwiązkową utworzoną z komórek parenchymatycznych, a w nerwach większych również grupami komórek sklerenchymatycznych znajdujących się ponad floemową częścią wiązki. Pochwy mięksiszowe otaczają nawet wiązki najmniejsze, składające się z pojedynczego elementu naczyniowego, aktywnie uczestnicząc w przewodzeniu (Esau 1973).

## 1.2. BUDOWA I ROZWÓJ ORGANÓW GENERATYWNYCH

Inicjowanie zawiązków kwiatowych w pąku odbywa się latem w roku poprzedzającym kwitnienie i zawiązywanie nasion. Kwiaty są osadzone na szypułce kwiatostanowej i są w pąku kwiatostanowym inicjowane akropetalnie, lecz ich różnicowanie odbywa się w kierunku odwrotnym, tj. bazypetalnie. Oznacza to, że najwcześniej są inicjowane kwiaty zewnętrzne a najwcześniej rozwijają się na wiosnę kwiaty środkowe (podobnie jak u jabłoni, a odwrotnie niż u gruszy).

Pręcik składa się z nitki i główki. Główkę tworzą 2 zróżnicowane ze sobą pylniki, z których każdy posiada po 2 woreczki pyłkowe (mikrosporangia), w których zimą znajduje się tkanka sporogenna. Ścianę pylnika tworzą: jednokomórkowa epiderma, włókniste endoteczum, 2—3 warstwy pośrednie i jednokomórkowe, wielojądrowe tapetum. Warstwy pośrednie i tapetum są trawione w czasie różnicowania się i dojrzewania mikrospor (ziarn pyłku). Na wiosnę, w woreczkach pyłkowych z komórek sporogennych róż-

### Tablica II. Budowa liścia *Cerasus avium*:

A — fragment liścia z nerwem głównym, B — nerw główny na przekroju poprzecznym, C — górna epiderma — przekrój powierzchniowy, D — dolna epiderma — przekrój powierzchniowy, E — koletery w liściach pąkowych na przekroju podłużnym (a) i poprzecznym (b)

nicują się komórki macierzyste mikrosporocytów. Każda z nich, jeszcze w zamkniętym pąku dzieli się dwukrotnie (mejotycznie) tworząc tetradę mikrospor, zapoczątkowując tym samym rozwój mikrogametofitu. Dojrzały mikrogametofit jest 3-komórkowy, gdyż podział komórki generatywnej na 2 plemnikowe odbywa się jeszcze w mikrosporze, a nie w rosnącej łagiewce pyłkowej tak jak to z reguły ma miejsce u wiśni (Azema 1987). Jednak i u wiśni podział komórki generatywnej może się odbywać w ziarnie pyłku (Krzyżan i in. 1963).

Słupki rozwija się z pojedynczego owocolistka. W początkowej fazie rozwoju kwiatu w zalążni znajdują się 2 zalążki, z których jeden z reguły degeneruje. Primordia zalążków powstają jesienią.

Dojrzałe zalążki są anatropowe, gruboosrodkowe (krassinucelarne) i osadzone na łożysku za pośrednictwem krótkich, grubych sznureczków (funikuli). Zalążek posiada 2 osłonki, które na znacznej długości są ze sobą zrośnięte. Ich zrośnięcie u niektórych przedstawicieli rodzaju *Prunus* (włączając do niego rodzaj *Cerasus*) jest tak znaczne, że granica pomiędzy nimi jest trudna do ustalenia (Czosnowski 1970). Struktura mikroskopowa osłonki a zwłaszcza zewnętrznej epidermy, jest bardzo zróżnicowana. W epidermie występują 2 typy komórek: cienkościenne, silnie zwakuolizowane i beczułkowate, o grubych ścianach, mające charakter sklereidów z licznymi jamkami prostymi. Kształt komórek, stopień zgrubienia ścian i grubość kutykuli jest zmienny, gdyż zależy od miejsca i rodzaju kontaktu z otaczającymi tkankami. W osłonkach występuje silnie rozwinięty system wiązek naczyniowych (Czosnowski 1970).

W górnej części ściany łożyska, ponad mikropylarną częścią zalążka, wykształca się tkanka wydzielnicza, tak zwany obturator, utworzona z wydłużonych komórek o charakterze wydzielniczym, uczestnicząca w procesie wzrostu łagiewki pyłkowej.

Wiosną, w subepidermalnej warstwie ośrodka, różnicuje się tkanka archesporialna, w obrębie której wyróżnia się zwykle 1 komórka, która po oddzieleniu komórki przykrywkowej (parietalnej) staje się komórką macierzystą megaspor. Z komórek epidermal-

nych ośrodka na biegunie mikropylarnym rozwija się kilkuwarstwowa czapeczka (kalota), która zostaje strawiona podczas rozwoju zarodka. Jej obecność była notowana u wielu przedstawicieli rodzaju *Prunus* (Czosnowski 1965).

Komórka macierzysta megaspor dzieli się mejotycznie dwukrotnie, tworząc tetradę linearnie rozmieszczonych megaspor. 3 z nich degenerują, a czwarta, chalazalna staje się komórką macierzystą woreczka zalążkowego (Azema 1987). Woreczek zalążkowy jest więc monosporowy. Dalszy rozwój woreczka polega na powstaniu 3-komórkowego aparatu jajowego (komórka jajowa i 2 synergidy), 2 jąder biegunowych i 3 komórek antypodalnych, które są efemeryczne i degenerują najczęściej już w momencie wykształcania się aparatu jajowego (rzadko zachowują się do czasu zapłodnienia). Synergidy w stadium poprzedzającym zapłodnienie mają wyraźnie widoczny aparat włókienkowy. Jądra biegunowe leżą w pobliżu komórki jajowej i zlewają się bezpośrednio przed, lub w czasie zapłodnienia, tworząc wtórne jądro woreczka (Azema 1987). Woreczek zalążkowy *C. avium* rozwija się według typu Polygonum.

W procesie zapylenia ziarna pyłku dostają się na znamię słupka, którego powierzchnię tworzą brodawkowate komórki wydzielające lepłą substancję, wykrywaną już w stadium pąka. 2—3 dni po kwitnieniu powierzchnia znamienia zostaje całkowicie pokryta tą wydzieliną, a komórki brodawkowate degenerują (Uwate, Lin 1981).

Łagiewka pyłkowa przerastając szyjkę słupka osiąga szczyt zalążka po około 2—4 dobach, osiągając długość 4—7 mm (Berenzenko 1980).

Na chalazalnym biegunie ośrodka, na przedłużeniu woreczka zalążkowego, wyodrębnia się cylinder centralny składający się z kilku słupów spłaszczonych komórek. Po zapłodnieniu, komórki cylindra centralnego są w pierwszej kolejności trawione przez rosnący koniec woreczka, formujący tak zwaną rurkę haustorialną (Czosnowski 1965).

W procesie zapłodnienia *C. avium* wcześniej następuje połączenie jednego z plemników z komórką jajową, a zapłodnienie

wtórne jądra woreczka później. U czereśni były notowane przypadki, że zapłodnieniu ulegała tylko komórka jajowa w wyniku czego rozwijały się zarodki bez bielma, lub tylko wtórne jądro woreczka, zapoczątkowując rozwój bielma bez zarodka (Colochian, Samvelan, cyt. Azema 1987). W normalnym przebiegu zapłodnienia powstaje zygota i pierwotne jądro bielmowe (endosperm), które prawie natychmiast dzieli się, zapoczątkowując rozwój wolnojądrowego endospermu. Podział zygoty następuje zwykle 4—6 dni później (Azema 1987).

Podział zygoty, zapoczątkowujący rozwój zarodka jest poprzeczny. Z pośród powstałych po podziale dwóch komórek „ca” i „cb” pierwsza inicjuje rozwój właściwego zarodka, druga — wieszadełka (suspensora). Brak jest jednak pewnych danych, czy w budowie zarodka nie uczestniczą również pochodne komórki „cb”, gdyż np. u *Prunus cerasifera* Czosnowski (1965) obserwował 2 sposoby dzielenia się komórki „cb”: skośny (typ A czterekomórkowego prazarodka) i poprzeczny, tj. prostopadły do kierunku podziału zygoty (typ B). W pierwszym przypadku pochodna komórki „cb” uczestniczyłaby w budowie właściwego zarodka (typ rozwoju Astaradowy — Johansen 1950), w drugim nie (typ Onagradowy Johansena).

Kształt kulisy zarodek *C. avium* osiąga 15 dnia po zapłodnieniu, sercowaty 10 dni później, a pełny jego rozwój kończy się 30—40 dnia po zapyleniu (Azema 1987).

Dokładny przebieg rozwoju endospermu został przez Czosnowskiego (1965) prześledzony u *Prunus cerasifera*. Dane rozproszone w innych pracach wskazują na to, że jest on typowy dla innych przedstawicieli *Prunus* (włączając do niego rodzaj *Cerasus*). W fazie początkowej endosperm jest wolnojądrowy i na chalczalnym biegunie woreczka załączkowego takim pozostaje do końca, tj. do całkowitego strawienia przez zarodek. Jądra endospermu dzielą się i gromadzą w dolnej części rurki haustorialnej. Pęcherzykowate zakończenie rurki czasami rozgałęzia się i wrasta pomiędzy komórki ośrodka, tworzące w tej części tak zwaną hipostazę. Jest to obszar zmodyfikowanych komórek pełniący rolę pośrednika pomiędzy gametofitem i macierzystym sporofitem.

Owoc czereśni, podobnie jak innych pestkowców, powstaje z górnej zalążni. Jego rozwój przebiega w 3 fazach. W pierwszej, która rozpoczyna się w pąku kwiatowym, ściana zalążni jest merystematyczna, stąd rozwój polega głównie na dzieleniu się komórek. W tej fazie kończy się wzrost ośrodka i osłonek, zaczyna się różnicować kamienny endokarp (przyszła pestka). Wzrost zarodka jest zahamowany. Pierwsza faza trwa u *C. avium* około 20 dni. W fazie II wzrost ściany owocu (perykaru) zostaje ograniczony, natomiast rośnie i różnicuje się zarodek. W fazie III wznowiony zostaje intensywny rozwój perykarpu, trwający do końca fazy dojrzewania owocu i polegający wyłącznie na wroście komórek, natomiast zarodek praktycznie już się nie rozwija (Tukey, Young 1939, Johansen 1950).

Ściana owocu jest zbudowana z zewnętrznej epidermy, kilkuwarstwowej hypodermy (wspólnie określanych terminem „egzokarp”), mięsistego mezokarpu i kamiennego endokarpu, oraz z epidermy wewnętrznej. Epiderma jest jednowarstwowa. W procesie wzrostu ściany owocu uczestniczą podziały komórek i ich wzrost. Podziały komórkowe w endokarpie kończą się przed kwitnieniem, natomiast w mezokarpie trwają około 10 dni dłużej. Wzrost komórek kamiennego endokarpu ustaje najwcześniej, około 20 dnia od kwitnienia, osiągają wielkość dwu- trzykrotnie większą od komórki wyjściowej. Średnica promienista komórki parenchymatycznego mezokarpu powiększa się 20—30-krotnie, styczna 10—20-krotnie. Promienista średnica komórki epidermy powiększa się dwukrotnie, styczna blisko 7-krotnie (Tukey, Young 1939).

Odpadanie owoców u *C. avium* następuje w różnych fazach ich rozwoju i jest związane z występowaniem 2 stref odcinania: pomiędzy owocem i szypułką oraz pomiędzy szypułką i trzonkiem kwiatostanowym (szypułką). Owoce niedojrzałe odpadają u nasady szypułki, dojrzałe u nasady owocu. Pomiedzy owocem i szypułką w strefie odcinania nie powstaje typowa warstwa odcinająca. Odcinanie następuje na drodze rozklejania się ścian komórkowych, bez rozrywania komórek. Komórki w strefie odcinania są małe, izodiametryczne (Stösser i in. 1969, Wittenbach, Bukovac 1972). W strefie odcinania obserwuje się zwiększoną aktywność niektó-

rych enzymów (dehydrogenazy, kwaśnej fosfatazy, peroksydazy) oraz nasiloną syntezę RNA i białek (Stösser 1971, Poovaiah i inni 1973).

W kariotypie czereśni i wiśni liczba podstawowa chromosomów  $x$  wynosi 8 (m.in. Fogle 1975). Większość gatunków i odmian posiada  $2n$  równe 16, 24 lub 32 (di- tri- i tetraploidy). Czereśnie i wiśnie są allopoliploidami. Chromosomy są bardzo małe; u wiśni długość metafazowych chromosomów nie przekracza 1 mikrona (Krzyżan i in. 1963).

U odmian hodowlanych w procesie mega- i mikrosporogenezy bardzo często występują w mejozie zaburzenia prowadzące do powstania uni- tri- i kwadriwalentów, co często jest powodem degeneracji gametofitów w różnych fazach ich rozwoju, i świadczy o ich mieszańcowym pochodzeniu (m.in. Whelan, Hornby 1970, 1971).

## 2. JABŁOŃ DZIKA (*MALUS SYLVESTRIS*)

### 2.1. BUDOWA ORGANÓW WEGETATYWNYCH

Merystem wierzchołkowy pędu jabłoni posiada 2 warstwy płaszczowe (tunika) i trzon (korpus). W inicjowaniu liści, poza tuniką, uczestniczy zewnętrzna warstwa korpusu (Dermen 1955). Dwuwarstwowa tunika jest widoczna na wierzchołku pędu siewki (Wilde, Edgerton 1969) i zarodka (Dawidowicz-Grzegorzewska, Lewak 1978). Widoczna jest również na wierzchołku pędu różnicującego się w pąk kwiatowy (Horavka 1961).

W młodej, wydłużającej się jeszcze łodydze, wyróżnia się kora pierwotna, której zewnętrzną część stanowi kilkuwarstwowa kolenchyma oraz jednowarstwowa epiderma. Walec osiowy tworzą kolateralne wiązki z silnie rozwiniętymi grupami włókien protofloemu. Centralną część łodygi zajmuje jednorodny rdzeń. W korze pierwotnej i w rdzeniu występują kryształki i druzdy szczawianu wapnia, a w epidermie liczne jednokomórkowe włoski.

Charakterystyczną cechą budowy młodej łodygi jest obecność

w korze pierwotnej wysepek komórek merystematycznych, które są miejscami inicjowania pąków przybyszowych. Wysepki nie mają bezpośredniego kontaktu z kambium, do którego dochodzi dopiero po wykształceniu się zawiązku pędu. Wysepki komórek merystematycznych nie uczestniczące w inicjowaniu zawiązka pąka przybyszowego przekształcają się w tak zwane sferoblasty, o grubych, zdrewniałych ścianach komórkowych, które są widoczne często na przekrojach łądygi przy wegetatywnym mnożeniu jabłoni (Dermen 1955, Baldini, Mosse 1956, Welander 1985).

K a m b i u m u jabłoni jest niepiętrowe i zimą składa się z kilku warstw komórek (od 5 do 10). Znaczną ich część w tym okresie wypełniają substancje taninowe. Długość komórki kambium wynosi 0,27—0,72 mm. Człony naczyń zachowują długość komórki macierzystej, natomiast cewki włókniste w czasie różnicowania się długość tę niejednokrotnie podwajają (Bailey cyt. Kausmann 1963).

Sezonowa aktywność podziałowa kambium rozpoczyna się na początku kwietnia i wiąże się z odkładaniem elementów wtórnego floemu. Po około 2 miesiącach, tj. pod koniec maja, rozpoczyna się odkładanie ksylemu. W pierwszej fazie aktywność podziałowa jest słaba; w 15-letniej gałęzi, w ciągu około 6 tygodni powstaje zaledwie 4—6 warstw komórek floemu, co stanowi około 2/3 wszystkich elementów tej tkanki. Pozostałe warstwy powstają w ciągu następnego miesiąca. Odkładanie ksylemu kończy się na przełomie lipca i sierpnia. Maksimum aktywności kambium przypada na czerwiec i pierwszą połowę lipca. Podziały komórek związane z powstawaniem promieni rozpoczynają się w połowie maja, a kończą na początku lipca (Evert 1963b).

Podziały antyklinalne komórek kambium związane z poszerzaniem się obwodu mają miejsce w lipcu, w końcowym okresie działalności (Evert 1963b).

F l o e m wtórny u jabłoni składa się z członów rurek sitowych z komórkami towarzyszącymi, z miękiszu osiowego, włókien sklerenchymatycznych i promieni. Człony rurek sitowych są oddzielone od siebie płytami sitowymi, które ustawione są skośnie i są kilkupolowe. W podłużnych ścianach rurek sitowych występuje pokład perłowy, czyli charakterystycznie zgrubiała część celulozowej ścia-

ny komórkowej. (Nie obserwowano pokładu perłowego w ścianach rurek sitowych floemu gruszy — Evert 1960). W polach sitowych wokół porów, pod koniec sezonu wegetacyjnego gromadzi się kaloza. W rurkach sitowych oraz w komórkach towarzyszących występują ciała śluzowate, zanikające w fazie dojrzewania rurek sitowych. Rurki sitowe obumierają w roku swego powstania. Równoczesnej degeneracji ulegają komórki towarzyszące, a często i parenchymatyczne, które są onogenetycznie związane z rurką sitową (Evert 1963a).

Długość członu rurki sitowej wynosi średnio 0,44 mm (0,2—0,7 mm) a odpowiadających im komórek towarzyszących 0,075—0,375 mm (Evert 1963a).

Komórki parenchymatyczne są trojakiemu typu: krótkie, kryształonośne, występujące w stycznych pasmach, towarzyszących często włóknom sklerenchymatycznym, taninowe i (lub) skrobiowe, oraz komórki pozbawione składników ergastycznych. W ścianach komórek występują jamki proste, które w kontakcie z rurką sitową są odpowiednikami pól sitowych. Komórki parenchymatyczne powstają dwoma drogami; z własnych komórek inicjalnych lub z komórki wspólnej z członem rurki sitowej. Komórki parenchymatyczne czasami są dwujądrowe (Evert 1963a).

Włókna sklerenchymatyczne powstają z przezimowanych w pobliżu strefy kambium komórek parenchymatycznych i wchodzi w skład łyka niefunkcjonującego. W ich ścianach występuje również pokład perłowy. Ściany włókien są grube, zdrewniałe, poprzecinane licznymi, często rozgałęzionymi jamkami prostymi. Czasami przez kilka lat zachowana jest w nich skrobia (Evert 1963a).

Promienie są 1—2-rzędowe. Składają się z 1—78 komórek. Komórki brzeżne są często silniej wydłużone niż pozostałe. W promieniach występują taniny i skrobia. U jabłoni, w starszym floemie promienie nie ulegają podziałom dylatacyjnym (Evert 1963a).

Słoje rocznych przyrostów floemu jabłoni są wyraźne. Średnia szerokość słoja wynosi około 0,16 mm i jest znacznie mniejsza niż np. u gruszy. Dzięki występowaniu w późnym floemie włókien sklerenchymatycznych wyraźne jest zróżnicowanie na część wczesną i późną. Ich średnica jest bowiem mniejsza niż pozostałych



komórek (Holdheide 1951). We wczesnym floemie, w komórkach parenchymatycznych nie gromadzi się skrobia i taniny, które masowo występują we floemie późnym (Evert 1963a).

Ksylem wtórny u jabłoni należy do typu rozpięzchłono-naczyniowego. W drewnie wczesnym, w pobliżu granicy rocznego przyrostu występuje tylko nieznacznie więcej naczyń i o nieco większej średnicy niż w drewnie późnym. W skład drewna wchodzi człon naczyń, cewki włókniste, miękisz osiowy i promienie. Człon naczyń posiadają przebiecia proste. W drewnie wtórnym korzenia jabłoni występują w niewielkiej ilości (2%) również naczynia z przebieciem siateczkowatym i drabinkowatym oraz z ich typami pośrednimi (McKenzie 1961b). W podłużnych ścianach naczyń są obecne jamki lejkowate i proste, o zróżnicowanych kształtach i wymiarach (typ jamek zależy od rodzaju kontaktu z sąsiednimi komórkami). Niektóre naczynia posiadają trzeciorzędowe spiralne zgrubienia (Greguss 1959). Naczynia występują pojedynczo lub w grupach po 2—6. Średnica naczyń waha się od 0,04 do 0,07 mm. W szczegółach budowy mikroskopowej drewno jabłoni jest podobne do drewna gruszy (Grosser 1977). Greguss (1959) za cechę odróżniającą te rodzaje uważa wzajemny układ promieni. U gruszy promienie bardzo często łączą się ze sobą, zwłaszcza poprzez komórki brzeżne, co powoduje, że elementy układu osiowego, a zwłaszcza naczynia i cewki są faliście powyginane. U jabłoni promienie mają układ regularny, a związane z nimi elementy układu osiowego są od siebie w przebiegu niezależne.

Sposób rozmieszczenia miękiszu osiowego bywa różny. Greguss (1959) podaje, że typowym dla jabłoni i gruszy jest miękisz paratrachealny, tj. grupujący się w pobliżu naczyń. Grosser (1977) w drewnie obu rodzajów znajdował miękisz nie związany wyłącznie z naczyniami, lecz rozproszony równomiernie w całym słoju, lub tworzący większe skupienia (miękisz apotrachealny). Komórki parenchymatyczne posiadają grube ściany i liczne, drobne jamki proste, rozmieszczone równomiernie na całej powierzchni komórki.

Promienie są 1—3-rzędowe, homogeniczne. Przewagę stanowią promienie dwurzędowe. Składają się z 1—30, a nawet z większej liczby komórek. Na powierzchni 1 mm<sup>2</sup> znajduje się 75—80 pro-

mieni. Brzeźne komórki promienia są w przekroju kwadratowe i krótsze niż komórki w środkowej jego części, które są okrągłe lub owalne i silnie wydłużone w kierunku zgodnym z przebiegiem promienia (Greguss 1959).

Pierwszy fello-gen zakłada się w subepidermie i funkcjonuje kilkanaście (do 20) lat. Następne powstają w postaci łuków w głębszych warstwach kory pierwotnej i wtórnego floemu. Czasami tworzy się on wokół grup włókien floemu odizolowując je od tkanek sąsiednich (Evert 1963a). Korek jest jednorodny; składa się z warstw spłaszczonych, skorkowaciałych komórek. Felloderma jest dobrze rozwinięta, miejscami 2—3-warstwowa (Holdheide 1951).

Przetchniki u jabłoni są zaliczane do typu *Salix*. Komórki wypełniające są skorkowaciałe. W budowie przetchlinki wyraźne są słoje przyrostów rocznych, gdyż komórki powstające pod koniec sezonu są stycznie bardziej spłaszczone od pozostałych i mają grubsze ściany (Wutz 1955). W przeciwieństwie do czereśni, przetchlinki u jabłoni z wiekiem nie powiększają się, lecz rozpadają na mniejsze i na powierzchni łądygi są widoczne jako okrągłe plamki.

Korzeń jabłoni posiada od 2 do kilku pasm pierwotnego ksylemu i floemu; może być diarchiczny, tri- i poliarchiczny (zależnie od wigoru korzenia). W wyraźnie wykształconej endodermie są obecne pasemka Caspary'ego. Perycykl jest jedno- lub dwuwarstwowy. W perycyklu zakłada się fello-gen i kambium, które inicjuje rozwój promieni. Natomiast kambium powstające w wiązce prokambialnej daje początek zarówno promieniom jak i osiowym elementom naczyniowym (Riedhart, Guard 1956). W perycyklu są też inicjowane korzenie boczne.

Duże znaczenie w praktyce sadowniczej ma wigor podkładki wpływającej na wzrost i zawiązywanie kwiatów. Odbija się to na mikroskopowej strukturze korzenia. Istnieje odwrotna zależność pomiędzy wigorem podkładki a stosunkiem części korowej i ksylemowej w korzeniu. W podkładkach karłowatych stosunek ten jest około dwukrotnie wyższy. Zróżnicowany też jest wzajemny stosunek poszczególnych elementów w ksylemie; w korzeniu silnie rosnącej podkładki większy jest procent naczyń i włókien, mniejszy pro-

mieni i większa średnica naczyń niż w podkładkach karłowych tego samego wieku (Beakbane, Thompson 1939). Mniejsza jest natomiast powierzchnia jaką naczynia zajmują na poprzecznym przekroju drewna (McKenzie 1961a).

Interesującego obliczenia dokonał Muromcev (cyt. Razdorskiej 1949). W systemie korzeniowym jednorocznej siewki jabłoni występuje ponad 17 milionów włosników o łącznej długości około 3000 m. Komórki włosnikowe mają średnicę 0,012 mm i długość dochodzącą do 0,26 mm.

Dzika jabłoń, podobnie jak i inne leśne drzewa owocowe, w warunkach naturalnych wchodzi w endo- i ektotroficzne związki z grzybami. Odmiany uprawne natomiast, tworzą połączenia wyłącznie endotroficzne. W przypadku mikoryzy ektotroficznej strzępki grzybni tworzą na powierzchni korzenia szeroką mufkę, a wra- stając do przestrzeni międzykomórkowych kory pierwotnej — sieć Hartiga (Dominik 1948).

Liść jabłoni jest grzbietobrzuszny. Aparaty szparkowe występują tylko w dolnej epidermie, natomiast włoski są obecne po obu stronach blaszki liściowej. W liściach pąkowych, podobnie jak u *Cerasus avium*, znajdują się kolletere. Komórki epidermy górnej są większe niż dolnej. W procesie różnicowania się blaszki liściowej w górnej epidermie wcześniej ustają podziały komórkowe, które w dolnej epidermie mają miejsce jeszcze wówczas, gdy leżące ponad nimi komórki miękiszu gąbczastego już się nie dzielą. Odwrotna jest sytuacja w miękiszu palisadowym, w którym podziały komórkowe trwają dłużej niż w przyległej epidermie. W konsekwencji, stosunek liczby komórek górnej epidermy do liczby komórek miękiszu palisadowego zmienia się w różnicującej się blaszce liściowej z 1 : 1 na początku jej formowania się, na 1 : 8 (a nawet do 10) w fazie dojrzałej. Jednej komórce górnej epidermy na poprzecznym przekroju liścia odpowiadają w tym przypadku 3—4 komórki miękiszu palisadowego. Aparaty szparkowe różnicują się w fazie tworzenia się w miękiszu gąbczastym przestrzeni międzykomórkowych (MacDaniels, Cowart, cyt. Esau 1973).

## 2.2. BUDOWA I ROZWÓJ ORGANÓW GENERATYWNYCH

Rozwój organów generatywnych jabłoni został opisany na przykładach di- i triploidalnych odmian uprawnych, m.in. przez następujących autorów: Veh (1933), Gorczyński (1934a i 1934b), Howlett (1938), Wanscher (1939), Schneider (1953), Murneek (1954), Meyer (1958), Orlova (1963) i przez szereg innych autorów, w tym radzieckich, których cytuje Ludnikova (1987a).

Kwiat jabłoni jest 5-krotny; składa się z 5 działek kielicha, 5 płatków korony, z około 20 pręcików, z dwudzielnymi, 4 komorowymi pylnikami, oraz z 5 zrosniętych nasadami słupków (czym różni się od gruszy, których słupki są u nasady wolne — Rubcov 1931). Zalążnia, powstała ze zrosnięcia 5 owocolistków jest 5-komorowa. W każdej z komór znajdują się 2—4 anatropowe zalążki, osadzone na łożysku za pomocą krótkich sznureczków, u nasady których wykształca się w postaci fałdy obturator, wchodzący w skład tkanki stygmatoidealnej, stanowiącej drogę dla kielkującej łagiewki pyłkowej. Zalązek składa się z ośrodka i 2 osłonek tworzących na szczycie okienko (mikropyle).

Pąk kwiatostanowy zakłada się u jabłoni latem w roku poprzedzającym kwitnienie (Wiśniewska, Godziejewska 1959, Horavka 1961, Ludnikova 1987a i inni). Na termin zakładania wpływają czynniki wewnętrzne, wiek drzewa, odmiana oraz warunki klimatyczne i pogodowe. Zmiana fazy wegetatywnej w rozwoju wierzchołka wzrostu pędu, na fazę generatywną przejawia się spłaszczeniem wierzchołka i znacznym zwiększeniem średnicy (Gibbs, Swarbrick 1930). Zakładanie pąków kwiatowych w pąku kwiatostanowym odbywa się akropetalnie, od nasady ku wierzchołkowi, a różnicowanie kwiatów w kierunku odwrotnym; największy stopień zróżnicowania uzyskuje pąk terminalny (u gruszy pąki u nasady kwiatostanu). W zimowym pąku kwiatowym, poza elementami okwiatu, znajdują się zawiązki owocolistków oraz pręciki, z wykształconymi woreczkami pyłkowymi wewnątrz których znajduje się pierwotny archespor.

W niedojrzałym pylniku ściana składa się z 5 pokładów; od zewnątrz znajdują się: epiderma, włókniste endotecjum, dwuwar-

stwowy pokład pośredni oraz tapetum, utworzone z komórek wielojądrowych, mających charakter wydzielniczy. W fazie dojrzałej zanika pokład pośredni i tapetum, które zostają strawione w czasie rozwoju mikrospor (ziarn pyłku).

Wiosenny rozwój kwiatu rozpoczyna się od wyodrębnienia w tkance archesporialnej pylnika komórek macierzystych mikrospor. Komórki macierzyste dzielą się mejotycznie wytwarzając tetradę mikrospor. Około 2 tygodni przed kwitnieniem mikrospory dojrzewają, a mikrogametofit osiąga stadium dwukomórkowe (komórka wegetatywna i generatywna). Podział komórki generatywnej na 2 plemnikowe następuje dopiero w rosnącej łagiewce.

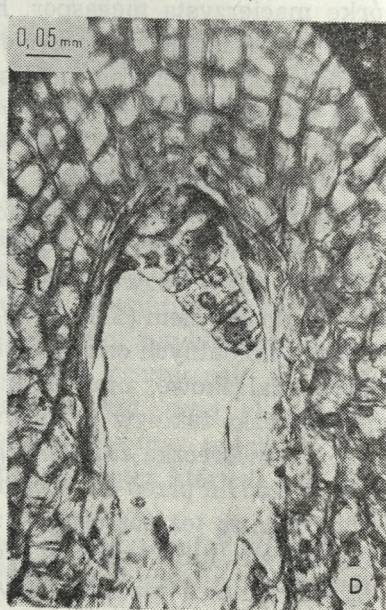
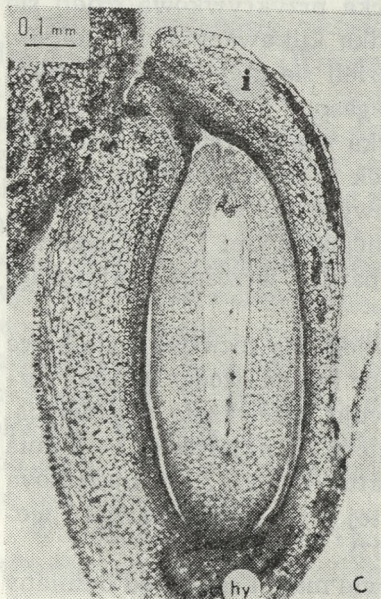
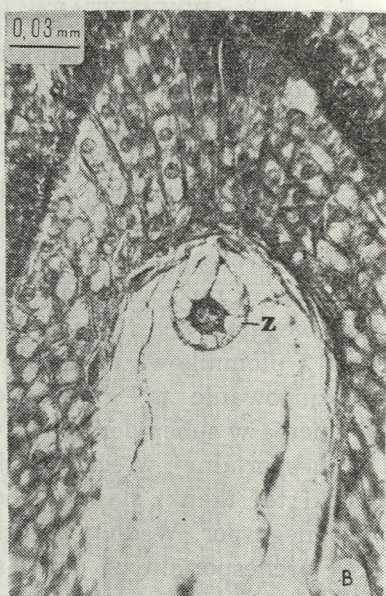
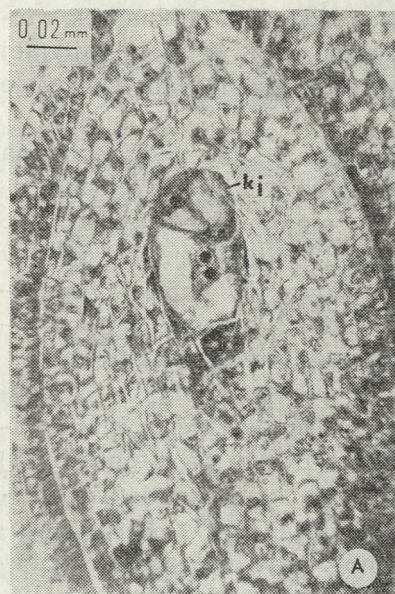
Różnicowanie megagametofitu rozpoczyna się od wyodrębnienia w subepidermalnej warstwie ośrodka pierwotnej tkanki archesporialnej. Według niektórych autorów (Wanscher 1939) komórki tej tkanki stają się bezpośrednio komórkami macierzystymi megaspor. Według innych (Ludnikowa 1987a) każda z komórek archesporialnych dzieli się mitotycznie, odkładając na zewnątrz komórkę przykrywkową (parietalną), a do wewnątrz komórkę macierzystą megaspor. Komórka przykrywkowa dzieli się nadal, wytwarzając na szczycie ośrodka kilkuwarstwowy kołpak.

Komórka macierzysta megaspor dzieli się mejotycznie wytwarzając tetradę linearnie ułożonych megaspor. 3 z nich degenerują, a czwarta, chalazalna staje się komórką macierzystą woreczka zalążkowego (megagametofitu). Woreczek u jabłoni rozwija się według typu *Polygonum*; jest monosporowy, 8-jądrowy, z 3-komórkowym aparatem jajowym, 2 jądrami biegunowymi i 3 antypodami, zanikającymi w rozwoju woreczka bardzo wcześnie, najczęściej przed zapłodnieniem (Tab. IIIA).

U poliploidalnych odmian jabłoni mogą się rozwijać dodatkowe woreczki zalążkowe, z innych megaspor lub na drodze aposporycznej. Woreczki takie w dalszym rozwoju przeważnie degenerują.

Rozwój woreczka zalążkowego kończy się najczęściej 1—2 dnia lub kilka godzin przed otwarciem kwiatu (Howlett 1938, Ludnikowa 1987a), choć są też doniesienia, że w tej fazie rozwoju kwiatu woreczki były 2- lub 4-jądrowe (Veh 1933).

Z a p y l e n i e ma miejsce w połowie maja i zależy od odmiany



oraz warunków pogodowych. Łagiewka rozpoczyna wzrost 4—6 godzin po dostaniu się ziarna pyłku na znamię słupka i osiąga szczyt ośrodka przechodząc przez obturator. Nie jest wyjaśniona droga wnikania łagiewki do woreczka; czy przechodzi poprzez jedną z synergid, czy je omija.

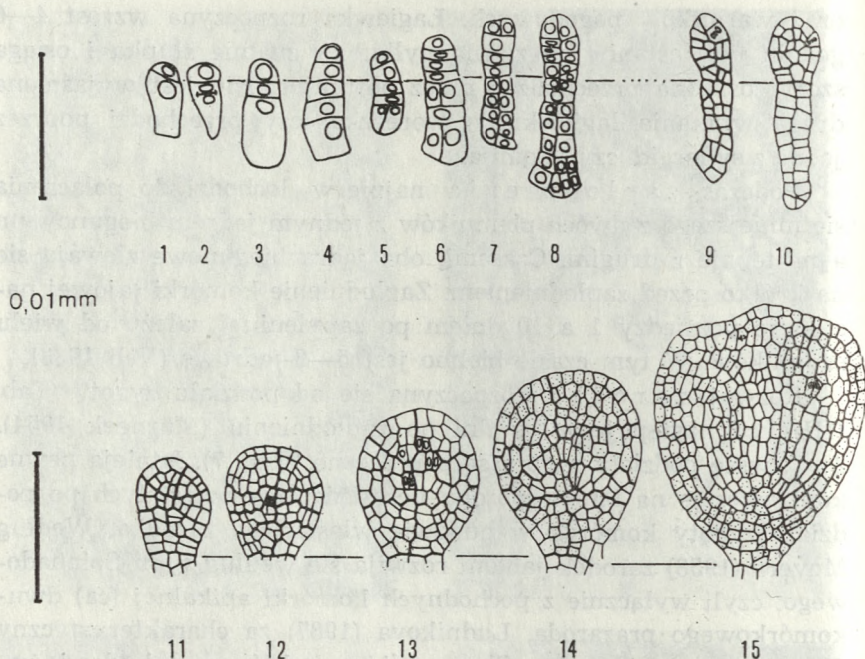
Podczas zapłodnienia najpierw dochodzi do połączenia się mniejszego z dwóch plemników z jednym jądrem biegunowym a następnie z drugim. Czasami, oba jądra biegunowe zlewają się na krótko przed zapłodnieniem. Zapłodnienie komórki jajowej następuje pomiędzy 1 a 10 dniem po zapyleniu i zależy od wielu czynników. W tym czasie bielmo jest 5—6-jądrowe (Veh 1933).

Rozwój zarodka rozpoczyna się od podziału zygoty (Tab. IIIB), co następuje kilka dni po zapłodnieniu (Murneek 1954). 2 pierwsze podziały zygoty są poprzeczne (Ryc. 7). Istnieją pewne kontrowersje na temat sposobu uczestniczenia powstałych po podziale zygoty komórek w budowie właściwego zarodka. Według Meyera (1958) zarodek jabłoni rozwija się według typu Solanadowego, czyli wyłącznie z pochodnych komórki apikalnej (ca) dwukomórkowego prazaroda. Ludnikova (1987) za charakterystyczny dla jabłoni wymienia typ *Chenopodium*, w którym w budowie zarodka miałyby uczestniczyć również jedna z pochodnych komórki „cb”.

Meyer (1958) w rozwoju zarodka jabłoni wyróżnia 4 stadia. Pierwsze, nitkowate, w którym zarodek tylko się wydłuża (3-krotnie w porównaniu z zygotą) nie zmieniając średnicy (Tab. IIID). W końcowej fazie składa się z 12 pięter komórek (Ryc. 7.1—8). W ciągu pierwszych 5 dni tego stadium zarodek wogóle nie rośnie. W stadium II, kulistym ma miejsce charakterystyczne ukierunkowywanie się podziałów komórkowych w poszczególnych piętrach

Tablica III. Budowa megagametofitu i rozwój zarodka jabłoni:

A — zalążek z dojrzałym 8-komórkowym woreczkiem zalążkowym. Na rycinie jest widoczna komórka jajowa (kj) i jedna z dwóch synergid, 2 jądra biegunowe oraz 2 spośród 3-ech degenerujących komórek antypodialnych. (Faza różowego pąka — koniec kwietnia), B — mikropylarna część zależąka; z — zygota (początek maja), C — zalążek z dwoma osłonkami (l), ośrodkiem wewnątrz którego znajduje się kilkukomórkowy prazarodek i wolnojądrowe bielmo. Na biegunie cnałazalnym zależąka — hypostaza (hy-intensywniej zabarwiona część) — połowa maja, D — 8-piętrowy zarodek (kilka dni później niż C).



Ryc. 7. Rozwój zarodka jabłoni. Wybrane ilustracje z tablic Meyera (1958): ryc. 1—8 stadium nitkowate; ryc. 9—12 stadium kuliste; ryc. 13—15 stadium przejściowe; komórki zakropkowane na ryc. 14 i 15 — merystem szczytkowy; komórki puste — merystem podstawowy

zarodka i następuje gwałtowny wzrost jego średnicy (Ryc. 7.9—12). Stadium III, przejściowe charakteryzuje się zróżnicowaniem kierunku wzrostu i podziałów komórkowych w różnych strefach co prowadzi do zróżnicowania histologicznego (wyodrębnia się prakanka waskularna i podstawowa). Stadium to kończy się uwypukleniem się wzgórków liścieniowych (Ryc. 7.13—15). W stadium IV różnicują się liścienie, wierzchołek wzrostu pędu zarodkowego oraz pozostałe części przyszłej siewki.

Dojrzały zarodek składa się z 2 silnie rozwiniętych liścieni, oraz z zawiązka pędu i korzenia zarodkowego.

U jabłoni zarodki mogą powstawać na drodze apomiktycznej; z niezredukowanych makrospor, niezapłodnionej komórki jajowej,



z innych niż komórka jajowa komórek megagametofitu, a także z somatycznych tkanek zalążka, tj. z ośrodka a nawet z integumentów (zarodki aposporyczne) m.in. Dermen 1936, Sax 1959).

Rozwój bielma (endospermu) w początkowej fazie wyprzedza rozwój zarodka. W stadium 2—4-komórkowego prazarodka bielmo wypełnia całe wnętrze woreczka zalążkowego i jest wolnojądrowe (Tab. IIIC). Pierwsze ściany komórkowe w bielmie pojawiają się dopiero wówczas, gdy w zarodku zaczynają wyodrębniać się wzgórki liścieniowe, a więc pod koniec III stadium Meyera (1958). Na chalazalnym biegunie zalążka bielmo pozostaje wolnojądrowe do końca, przyjmując charakter haustorium (Schanderl 1949, Ludnikova 1987). W dojrzałym nasieniu jabłoni resztki bielma są widoczne w postaci cienkiej warstwy zgniecionych komórek pomiędzy zarodkiem a łupiną nasienną, która rozwija się z osłonek; jej część zewnętrzna, twarda z osłonki zewnętrznej, część wewnętrzna błoniasta — z wewnętrznej.

Owoc jabłoni powstaje z dolnej zalążni i rurki kwiatowej. Granica pomiędzy owocolistkową częścią owocu i rurką kwiatową przebiega pomiędzy 5 centralnymi wiązkami owocolistków i 10 wiązkami okwiatu. Na wielkość owocu istotny wpływ ma liczba zawiązanych nasion (Murneek 1954).

Rozwój owocu jest zwykle rozpatrywany w oparciu o wzajemne relacje pomiędzy podziałami komórkowymi, wzrostem i różnicowaniem komórek w różnych strefach owocu (Tetley 1930, 1931, Turkey, Young 1942, Murneek 1954 i inni). Tkanki zalążni są w pąku kwiatowym prawie wyłącznie merystematyczne. W wiązkach prokambialnych różnicują się elementy protofloemu. Stosunkowo długo zachowują zdolność dzielenia się komórki epidermy, z których część, jeszcze w fazie kwiatu różnicuje się we włoski i komórki szparkowe. Podziały komórkowe w epidermie kończą się gdy owoc ma średnicę 4—5 cm, tj. po około 70 dniach od kwitnienia (Skene 1966). Podziały komórkowe w pozostałych tkankach owocu ustają około połowy lipca. Jego dalszy rozwój polega wyłącznie na powiększaniu się objętości komórek i ich różnicowaniu. W pierwszej fazie wzrostu owocu osłabiony jest wzrost zarodka, lecz trwa intensywny rozwój bielma. Koniec fazy dzielenia się ko-

mórek w owocu zbiega się z procesem powstawania w bielmie ścian komórkowych. Długość trwania poszczególnych faz jest zależna od wielu czynników wewnętrznych i zewnętrznych (Tukey, Young 1942).

U niektórych odmian jabłoni, około 6—8 tygodnia od kwitnienia, na powierzchni owocu wykształca się peryderma i powstają przetchlinki (Tetley 1930, 1931).

Opadanie owoców jest związane z istnieniem u nasady szypułki strefy odcinania. W obrębie tej strefy, w początkowej fazie rozwoju owocu, mają miejsce podziały komórkowe w wyniku których powstaje kilkukomórkowa warstwa odcinająca. W strefie odcinania niewielkie są ilości tkanek sklerenchymatycznych, zredukowany jest cylinder tkanek naczyniowych. Przewagę stanowi parenchyma, a pod epidermą kolenchyma. Dzięki temu, po odpadnięciu owocu powierzchnie odcięcia są gładkie (MacDaniels 1936, McCown 1943).

Kariotyp jabłoni składa się z 17 par homologicznych chromosomów. Wśród odmian uprawnych spotyka się również tri- i tetraploidy (Nebel 1929, Moffett 1931a, Crane, Lawrence 1934, Wanschler 1939, Darlington, Janaki-Ammal 1945, Brown 1975). Chromosomy metafazowe mają długość od 1 do 3 mikronów.

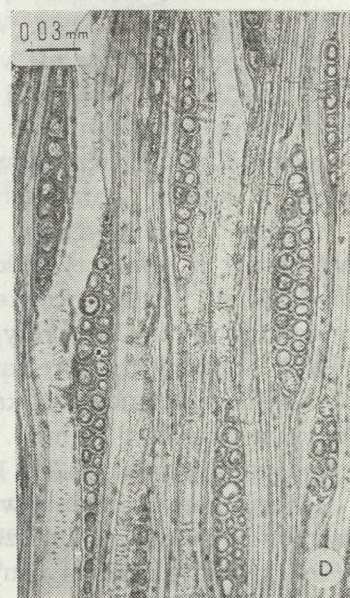
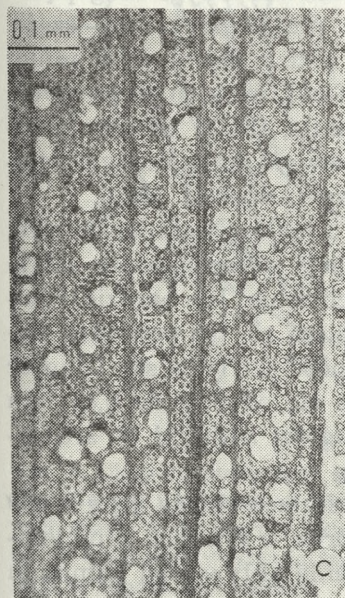
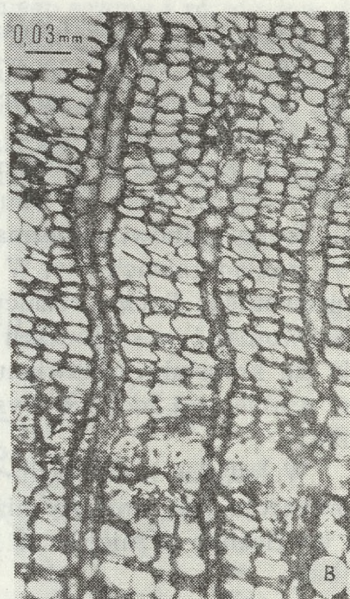
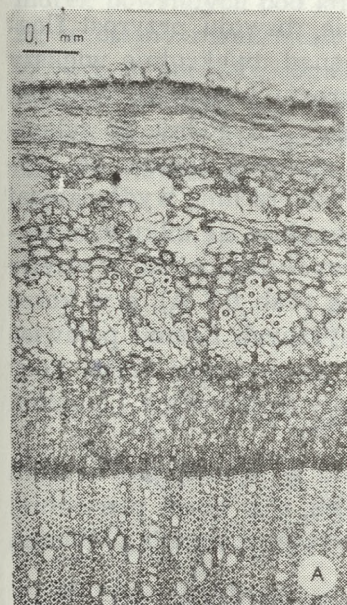
### 3. GRUSZA POSPOLITA (*PYRUS COMMUNIS*)

#### 3.1. BUDOWA ORGANÓW WEGETATYWNYCH

Łodyga gruszy ma wewnętrzną strukturę podobną do jabłoni. Istnieją natomiast dość znaczne różnice w budowie łodygi długo- i krótkopędu, czy pędu kolczastego i „normalnego”. W jednorocznej, wydłużającej się łodydze długopędowej 50% średnicy przypada na rdzeń, niecałe 30% na korę pierwotną i 23% na tkan-

Tablica IV. Budowa łodygi *Pyrus communis*:

A — fragment zewnętrznej części jednorocznej łodygi z silnie rozwiniętymi grupami włókien protofloemu; przekrój poprzeczny, B — warstwowa budowa wtórnego floemu na przekroju poprzecznym kilkuletniej łodygi, C — drewno na przekroju poprzecznym, D — drewno na przekroju stycznym.



kę naczyniową (waskularną). W tej fazie rozwoju przyrost floemowej części tkanki naczyniowej jest ponad dwukrotnie większy niż ksylemowej. Po zainicjowaniu przyrostu wtórnego, stosunek ten zmienia się na korzyść ksylemu i około 3 tygodnia po zakończonym wzroście wydłużeniowym pędu stosunek floemu do ksylemu wynosi około 0,4 (Jaumień 1981). Powierzchnię wydłużającej się łądygi stanowi epiderma, a pod nią znajduje się kilkuwarstwowy pokład kolenchymy. W łądydze nie wydłużającej się w strefie pierwotnego floemu różnicują się włókna (Tab. IV A), a w korze pierwotnej i w komórkach parenchymatycznych floemu pojawiają się kryształki szczawianu wapnia. W wewnętrznej części kory w grubiejącej łądydze występują podziały dylatacyjne (Jaumień 1981).

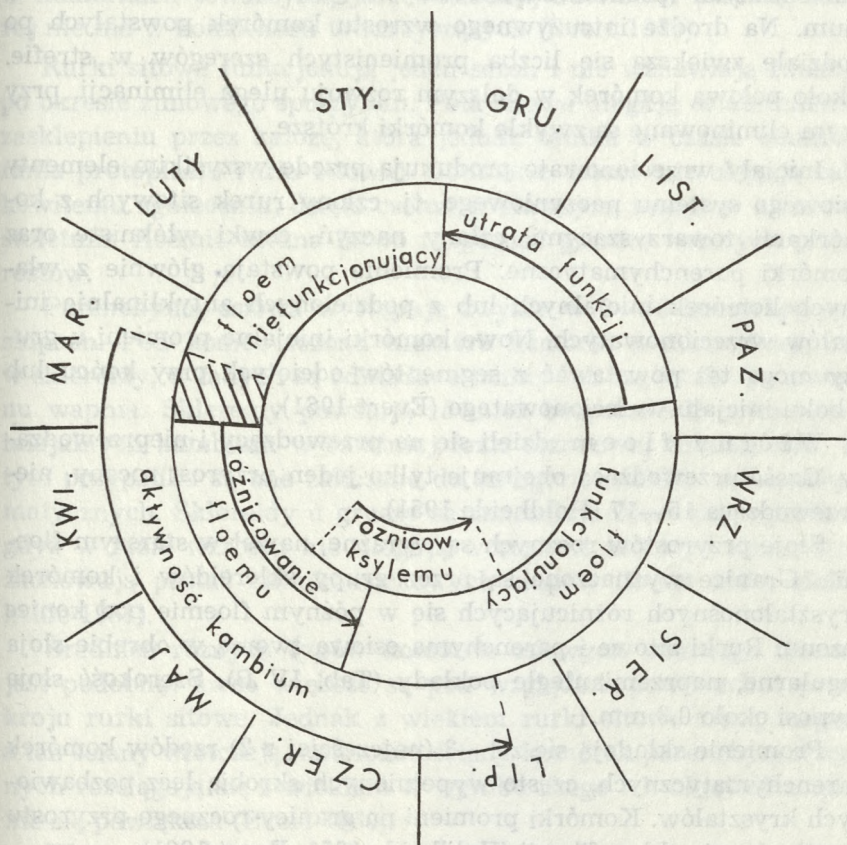
W łądydze krótkopędu udział ksylemu w ogólnej powierzchni przekroju jest mniejszy niż w długopędzie, a w korze pierwotnej i we floemie liczniejsze są kryształki szczawianu wapnia (Jaumień 1981).

Stosunkowo znaczne są różnice w budowie łądygi długopędowej i pędu cierniowego. W pierwszym przypadku udział części korowej jest większy niż w drugim. W pędzie cierniowym mniej jest naczyń i o mniejszej średnicy, więcej włókien drzewnych, z grubszyimi ścianami lecz węższym światłem, mniej włókien floemowych. Komórki rdzenia w pędzie cierniowym mają ściany zdrewniałe, w pędzie „normalnym” celulozowe (Aubertot 1910).

K a m b i u m u gruszy, podobnie jak u jabłoni jest niepiętrowe; występują w nim 2 typy komórek: inicjały wrzecionowate, silnie wydłużone i inicjały promieni o kształtach mniej lub bardziej równowymiarowych. Do strefy kambium zalicza się też pochodne komórek inicjalnych, które zachowały zdolność dzielenia się. Długość komórki wrzecionowatej kambium waha się od 0,12 do 0,85 mm (średnia długość 0,55 mm). Stosunek długości komórki do średnicy stycznej ma się jak 25 : 1 (Evert 1961).

Strefa kambium zimą w 20-letnich gałęziach składa się z 5—10 warstw promieniście spłaszczonych komórek, o ścianach promienistych grubszych niż stycznych. Wznowienie aktywności kambium na wiosnę ujawnia się powiększeniem promienistego wymiaru ko-

mórek powstałych pod koniec poprzedniego sezonu i różnicujących się w człony rurek sitowych (Ryc. 8). Następnym przejawem aktywacji są podziały komórkowe kambium związane z odkładaniem floemu. W ciągu pierwszych 2 miesięcy powstają wyłącznie elementy floemu, a częstotliwość dzielenia się komórek jest w tym okresie niewielka. W maju podziały nasilają się i dopiero wów-



Ryc. 8. Diagram ilustrujący sezonowe zmiany rozwoju i różnicowania wtórnego floemu i ksylemu w 20-letniej gałęzi gruszy, w warunkach klimatycznych Davis — Kalifornia. (Evert 1960 nieco zmieniony). Obszar zakreskowany na diagramie wyznacza fazę różnicowania się elementów floemu powstałych w poprzednim sezonie.

czas rozpoczyna się proces odkładania elementów ksylemu. W czerwcu aktywność mitotyczna kambium ponownie słabnie. Odkładanie floemu kończy się w połowie czerwca, a ksylemu około 6 tygodni później (Ryc. 8) (Evert 1960).

Powiększanie się obwodu kambium związane ze wzrostem średnicy organu odbywa się na drodze poprzecznych (antyklinalnych) lub skośnych (pseudotranswersalnych) podziałów komórek kambium. Na drodze intruzywnego wzrostu komórek powstałych po podziale zwiększa się liczba promienistych szeregów w strefie. Około połowa komórek w dalszym rozwoju ulega eliminacji, przy czym eliminowane są zwykle komórki krótsze.

Inicjały wrzecionowate produkują przede wszystkim elementy osiowego systemu naczyniowego, tj. człony rurek sitowych z komórkami towarzyszącymi, człony naczyń, cewki włókniste oraz komórki parenchymatyczne. Promienie powstają głównie z własnych komórek inicjalnych lub z podzielonych antyklinalnie inicjałów wrzecionowatych. Nowe komórki inicjalne promieni u gruszy mogą też powstawać z segmentów odciętych przy końcu lub z boku inicjału wrzecionowatego (Evert 1961).

W tórny floem dzieli się na przewodzący i nieprzewodzący. Część przewodząca obejmuje tylko jeden przyrost roczny, nieprzewodząca 15—17 (Holdheide 1951).

Słoje przyrostów rocznych są wyraźne, nawet w starszym floemie. Granice wyznaczone są przez grupy sklereidów i komórek kryształonośnych różnicujących się w późnym floemie pod koniec sezonu. Rurki sitowe i parenchyma osiowa tworzą w obrębie słoja regularne, naprzemianległe pokłady (Tab. IV B). Szerokość słoja wynosi około 0,3 mm.

Promienie składają się z 1—3 (najczęściej z 2) rzędów komórek parenchymatycznych, często wypełnionych skrobią lecz pozbawionych kryształów. Komórki promieni na granicy rocznego przyrostu często ulegają skleryfikacji (Holdheide 1951, Evert 1961).

Człony rurek sitowych są oddzielone od siebie skośnie ustawionymi płytami z pojedynczymi lub złożonymi polami sitowymi, z porami o średnicy około 1 mikrona. W najwcześniejszej fazie różnicowania się rurki sitowej wokół porów jest odkładana kalozą,

szczególnie obficie gromadząca się w polach sitowych znajdujących się naprzeciwko pierwotnych pól jamkowych obecnych w ścianach komórek towarzyszących (Evert 1960).

Długość członu rurki sitowej wynosi 0,24—0,60 mm. Odpowiadające im ontogenetycznie komórki towarzyszące są 2—3-krotnie krótsze. Dojrzałe rurki sitowe nie mają jąder, które są obecne w komórkach towarzyszących. Posiadają natomiast skrobię, której nie ma w komórkach towarzyszących (Evert 1960).

Rurki sitowe funkcjonują jeden sezon i nie wznawiają funkcji po okresie zimowego spoczynku. Pola sitowe ulegają ostatecznemu zasklepieniu przez kalozę, która jednak zanika w czasie obumierania protoplastu rurki sitowej. Obumarłe człony nie ulegają całkowitemu zgnieceniu, dzięki czemu w starszym, nawet w kilkusetletnim floemie można łatwo rozpoznać granice rocznych przyrostów.

Parenchyma osiowa występuje zwykle w 2—18-komórkowych słupach. Pod koniec sezonu niektóre komórki przekształcają się w sklereidy, w innych są odkładane taniny lub kryształy szczawianu wapnia. Sklereidy powstają również bezpośrednio z komórek inicjalnych kambium w ostatniej fazie sezonowej działalności. W tym przypadku są one zaliczane do kategorii włókien sklerenchymatycznych. Sklereidy u gruszy są znacznie krótsze niż u jabłoni, gdyż w fazie wzrostu nie ulegają wzrostowi intruzywnemu, lecz zachowują postać kilkukomórkowych słupów (Evert 1960, Holdheide 1951).

Średnica różnych typów komórek osiowych wtórnego floemu jest podobna; nieco większe są pod względem powierzchni przekroju rurki sitowe. Jednak z wiekiem rurki sitowe tracą turgor, a ich ściany wiotczeją, natomiast ściany komórek parenchymatycznych rozciągają się z wiekiem w wyniku czego ich objętość znacznie się powiększa (Evert 1960).

Wtórny ksylem gruszy nie posiada typowej twardzieli. W starych pniach tworzy się twardziel fałszywa. Drewno jest rozpierchłonaczyniowe (Tab. IV C). Tuż w pobliżu granicy słoja po stronie drewna wczesnego naczyń jest nieco tylko więcej niż po stronie drewna późnego. Ich średnica też w drewnie wczesnym

jest nieco większa niż w pozostałej części słoja. Średnie zagęszczenie naczyń (na 1 mm<sup>2</sup> poprzecznego przekroju) dochodzi do 150 (Grosser 1977). Główną masę drewna gruszy (około 49%) stanowią cewki włókniste. Naczyń jest około 27%, parenchymy osiowej do 8%, a promieni 16 — 26% (Galewski, Korzeniowski 1958, Greguss 1959). W drewnie spotyka się plamy rdzeniowe (Schmidt 1941).

Promienie są rozmieszczone stosunkowo gęsto; na 1 mm obwo-  
du przypada średnio 14—16 promieni, a na powierzchni stycznej  
równiej 1 mm<sup>2</sup> znajduje się 45—50 promieni (Greguss 1959).

Naczynia są w przekroju zaokrąglone lub elipsoidalne, czasem  
są bardziej wydłużone w kierunku promienistym. Średnica stycz-  
na wynosi od 0,02 do 0,05 mm a promienista 0,025 do 0,07 mm.  
Naczynia występują pojedynczo lub po 2—4. Przebiecia naczyń są  
proste, całkowite, ustawione prostopadle lub nieco skośnie do prze-  
biegu naczynia. W ścianach podłużnych obecne są jamki lejkwate,  
rozmieszczone w rzędach po 4 na szerokości naczynia. Włoty  
jamek są szczelinowe, zarysy komór okrągłe lub owalne. W ścia-  
nach naczyń występują czasami trzeciorzędowe, spiralne zgrubie-  
nia (Greguss 1959). Długość członu naczynia wynosi około 0,3 mm.

Cewki włókniste są silnie wydłużonymi komórkami, o różno-  
rodnych, czasem rozgałęzionych zakończeniach. Jamki lejkwate  
są liczne, mają okrągłe zarysy komór i szczelinowate włoty. Obec-  
ność jamek lejkwatych jest podstawowym kryterium zaliczenia  
tego typu komórek do kategorii cewek a nie włókien, w ścianach  
których występują wyłącznie szczelinowe jamki proste. Typowych  
włókien w drewnie gruszy nie ma (Greguss 1959).

Parenchyma osiowa jest rozmieszczona równomiernie (paren-  
chyma dyfuzyjna). Średnica komórki i kształt przekroju są po-  
dobne do cewek. Długość komórki parenchymatycznej jest bardzo  
zróżnicowana; obok bardzo krótkich, izodiametrycznych, występu-  
ją takie, których długość kilkunastokrotnie przewyższa średnicę.  
Średnica jamek prostych w ścianach jest zmienna i zależy od typu  
komórki z którą komórka parenchymatyczna kontaktuje się.  
W kontakcie z naczyniem jamki są zwykle duże, pojedyncze,  
w kontakcie z cewką lub promieniem drobne i liczne.



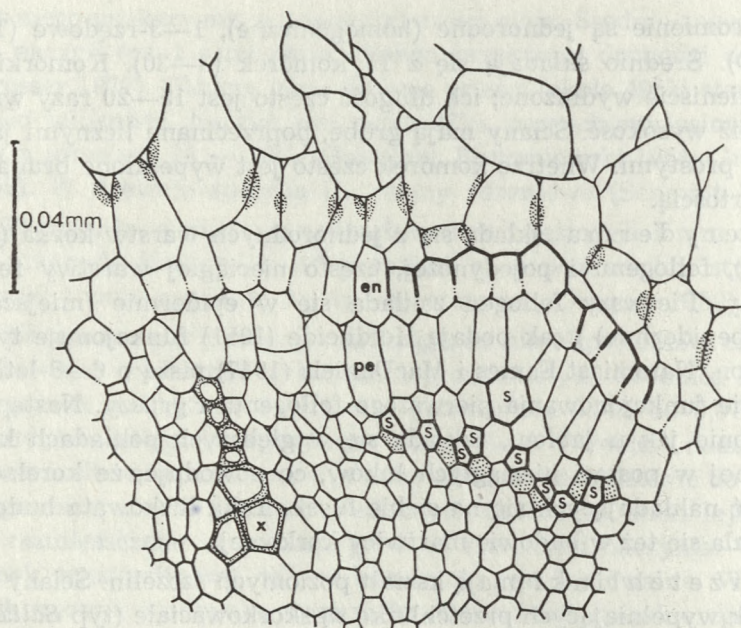
Promienie są jednorodne (homogeniczne), 1—3-rzędowe (Tab. IV D). Średnio składają się z 15 komórek (3—30). Komórki są promieniście wydłużone; ich długość często jest 15—20 razy większa niż wysokość. Ściany mają grube, poprzecinane licznymi jamkami prostymi. Wnętrze komórek często jest wypełnione brunatną zawartością.

**P e r y d e r m a** składa się z jednorodnych warstw korka (fellemu), fellogenu i pojedynczej, często nieciągłej warstwy fello-dermy. Pierwszy fellogen zakłada się w epidermie (miejscami w subepidermie) i jak podaje Holdheide (1951) funkcjonuje tylko 1 sezon. Natomiast Eames i MacDaniels (1947) piszą o 6—8-letnim okresie funkcjonowania pierwszego fellogenu u gruszy. Następny, podobnie jak u jabłoni, zakłada się w głębszych pokładach kory wtórnej w postaci nieciągłych łuków, co powoduje, że korek ma postać nakładających się na siebie łusek. Taka łuskwata budowa utrwała się też w budowie martwicy korkowej.

**P r z e t c h l i n k i** mają kształt poziomych szczelin. Ściany komórek wypełniających przetchlinkę są skorkowaciałe (typ *Salix* — Wutz 1955). Komórki powstające pod koniec sezonu są stosunkowo płaskie, mają silniej zgrubiałe ściany niż komórki powstałe na początku sezonu, dzięki czemu widoczne są w budowie przetchlinki granice rocznych przyrostów.

**K o r z e ń** u gruszy jest przeważnie pentarchiczny, tj. posiada po 5 wiązek pierwotnego floemu i ksylemu. Liczba wiązek może być większa lub mniejsza, gdyż w znacznym stopniu zależy od średnicy korzenia i rzędu jego rozgałęzienia. Wewnętrzna warstwa kory pierwotnej, endoderma, jest jednokomórkowa (Ryc. 9) i na poprzecznych i promienistych ścianach posiada listewkowate zgrubienia (pasemka Caspary'ego). Większość komórek endodermy wypełniają substancje taninowe. W ścianach komórek parenchymatycznych kory pierwotnej bezpośrednio przylegających do endodermy, występują zgrubienia przypominające kolenchymę (Ryc. 9).

Przyrost wtórny w korzeniu zostaje zainicjowany peryklinalnymi podziałami komórek perycyklu leżącymi ponad grupami protofloemu (Ryc. 9). Kolejno dzielą się komórki poza obrębem tych wiązek; powstaje faliście przebiegający pierścień kambium, który



Ryc. 9. Fragment młodego korzenia *Pyrus communis* na przekroju poprzecznym (Esau 1969):

x — grupa naczyń pierwotnego ksylemu; s — pierwsze rurki sitowe pierwotnego floemu (komórki towarzyszące zakropkowane); pe — perycykl; en — endoderma; w komórkach kory pierwotnej leżących na zewnątrz endodermy — zgrubienia ścian o charakterze kolenchymatycznym (zakropkowane)

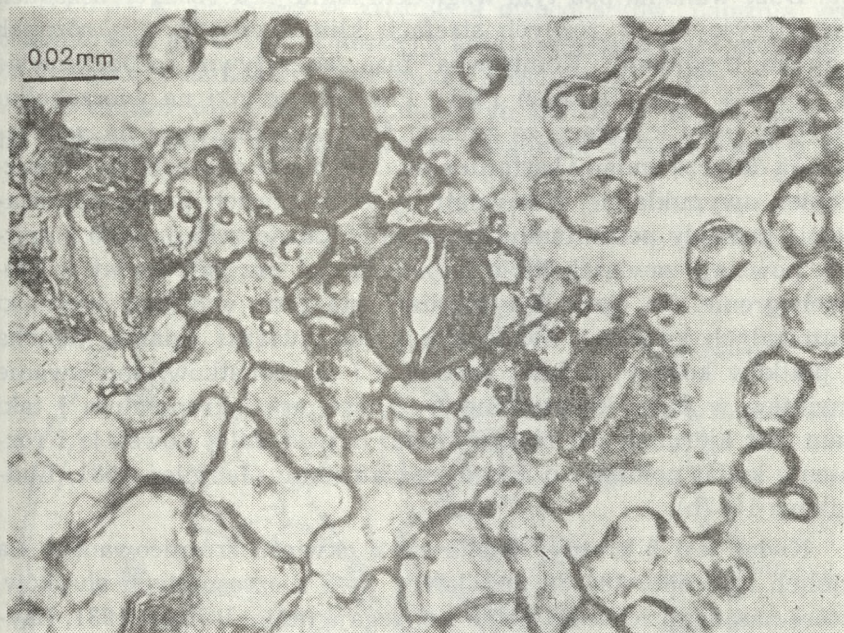
w wyniku intensywniejszego odkładania komórek w stronę ksylemu niż floemu przybiera z czasem kształt cylindra. Komórki kambium powstałe ponad wiązkami protokksylemu inicjują rozwój szerokich promieni naczyniowych (Esau, cyt. Esau 1973).

W perycyklu zakłada się również fellogen. Powstający z fellogenu korek odcina zewnętrzne części korzenia, które w dalszym rozwoju zostają zrzucone (Esau 1973).

Liść gruszy jest grzbieto-brzusznym. Cechy jego budowy są typowe dla roślin mezomorficznych. Pod górną (doosiową) epidermą znajduje się 2—3-warstwowy miękisz palisadowy, pod nim gąbczasty, z silnie rozbudowanym systemem przestrzeni międzykomórkowych. Po dolnej stronie blaszki liściowej znajduje się dol-

na epiderma z licznymi pojedynczymi włoskami. W liściach pąkowych występują koletery (Esau 1977).

Aparaty szparkowe występują tylko w epidermie dolnej (Ryc. 10).



Ryc. 10. Aparaty szparkowe w dolnej epidermie liścia *Pyrus communis*.

Kolateralne wiązki naczyniowe, otoczone są pochwami cienkościennych komórek parenchymatycznych. W dużych nerwach pod pochwą znajdują się grupy silnie zdrewniałych włókien.

Zewnętrzne styczne ściany komórek epidermy są pokryte kutykulą oraz woskowym nalotem. Pomiędzy kutykulą i zewnętrzną styczną ścianą epidermy występuje warstwa pektynowa. Kutykuła na dolnej epidermie i ponad nerwami jest grubsza i wyściela również antyklinalne ściany komórek szparkowych od strony jamy przeddechowej. Nalot woskowy na powierzchni kutykuli ma postać płytek (Norris, Bukovac 1968).

## 3.2. BUDOWA I ROZWÓJ ORGANÓW GENERATYWNYCH

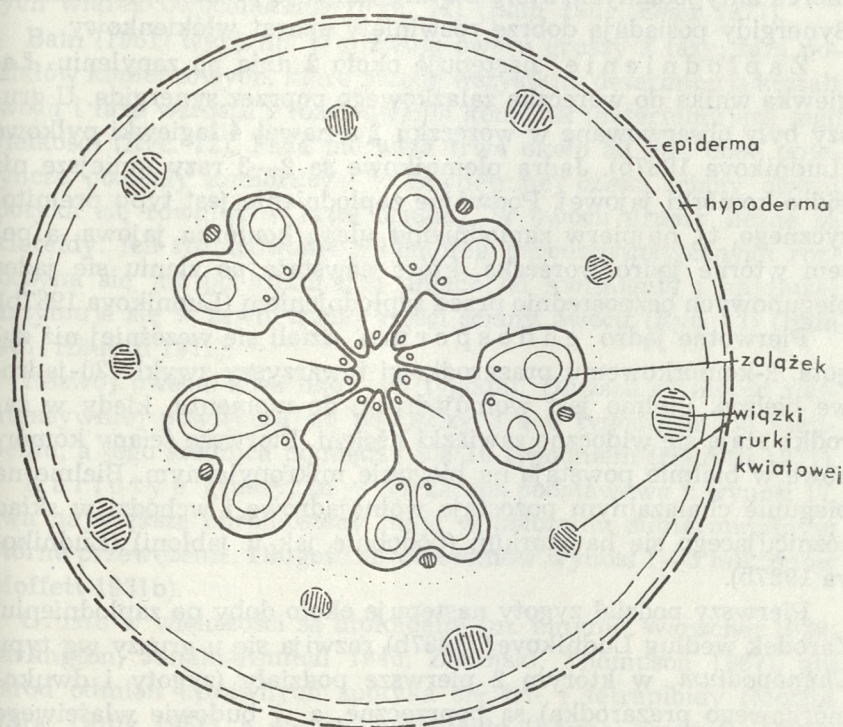
Budowa i rozwój kwiatu *Pyrus communis* zostały opisane głównie na przykładach odmian uprawnych. Pierwsze zawiązki okwiatu w warunkach centralnej Polski są w pąku widoczne w lipcu. Duże wahania pod tym względem istnieją w różnych sezonach wegetacyjnych, w różnych strefach klimatycznych, i u różnych odmian. U odmiany „Komisówka” faza generatywna rozpoczyna się w połowie lipca (Jaumień 1981). Pierwsze oznaki na wierzchołku wzrostu pędu związane ze zmianą fazy wegetatywnej na generatywną dotyczą zmiany kształtu apikalnej części wierzchołka. Wierzchołek uwypukla się, w zewnętrznych warstwach tuniki pojawiają się podziały peryklinalne (styczne do powierzchni). Jako pierwszy powstaje zawiązek liścia wspierającego przyszły kwiat w baldachogronie. Po około 2 tygodniach stają się widoczne zawiązki pozostałych kwiatów, uwidoczniają się zawiązki działek kielicha i płatków korony, później pręcików i owocolistków. Inicjowanie kwiatów w pąku kwiatostanowym następuje akropetalnie i taki sam jest kierunek ich różnicowania: najwcześniej powstaje i różnicuje kwiat położony u nasady kwiatostanu (Jaumień 1981, Ludnikova 1987b).

Kwiat jest 5-krotny; składa się z okwiatu zróżnicowanego na kielich i koronę, 20—30 pręcików i 2—5 niezrośniętych słupków, które nasadami ściśle do siebie przylegają (m.in. Rubcov 1931, Layne, Quamme 1975).

Pręcik (mikrosporofil) składa się z nitki i osadzonej na jej szczycie główki z dwoma pylnikami. Pylnik ma 2 woreczki pyłkowe (mikrosporangia) wewnątrz których znajdują się mikrospory. Zimą pręciki znajdują się w stadium zawiązków pylników. Wyodrębnienie mikrosporangiów następuje wczesną wiosną i wówczas różnicuje się w nich tkanka sporogenna, a w jej obrębie — komórki macierzyste mikrospor. Ściana pylnika składa się z epidermy, fibrylarnego endotecjum, dwóch warstw pośrednich i wielojądrowego tapetum o charakterze wydzielniczym. Komórki macierzyste mikrospor dzielą się mejotycznie tworząc tetrady mikrospor. Ziarna pyłku dojrzewają 2—4 tygodnie przed kwitnieniem.

Dojrzały mikrogametofit jest dwujądrowy. Podział komórki generatywnej następuje po 10—14 godzinach od zapylenia, w rosnącej łagiewce pyłkowej. Plemniki są okrągłe lub owalne, ich cytoplazma jest bardziej jednorodna niż cytoplazma łagiewki (Ludnikova 1987b).

Słupek powstaje ze zrośnięcia owocolistków. Zalążnia jest 5-komorowa (Ryc. 11). W każdej z komór znajdują się 2 anatropowe zalążki, z ośrodkiem otoczonym 2 osłonkami, które są blisko 2 razy dłuższe niż u jabłoni (Ludnikova 1987b). W ścianie zalążni, na łożysku, ponad mikropylarnym biegunem zalążka rozwija się



Ryc. 11. Budowa owocu gruszy w fazie dojrzałego kwiatu; rysunek półschematyczny. Kropkami zaznaczono hipotetyczną granicę pomiędzy częścią owocolistkową, powstałą z dolnej zalążni i częścią powstałą z rurki kwiatowej.

obturator, który jest słabiej wykształcony niż u jabłoni. W tkance archesporialnej ośrodka różnicuje się zwykle jedna komórka będąca właściwym makrosporocytym. Z komórek epidermalnych ośrodka rozwija się 2—7-warstwowa czapeczka nucellarna (kalota). Makrosporocyt dzieli się dwukrotnie mejotycznie, tworząc linearną tetradę megaspor, z których komórką macierzystą woreczka zalążkowego staje się najczęściej makrospora chalazalna, pozostałe degenerują (Davis 1966, Ludnikova 1987b).

Woreczek zalążkowy rozwija się według typu *Polygonum*; składa się z 3-komórkowego aparatu jajowego z 2 jąder biegunowych, zlewających się czasem dopiero w czasie zapłodnienia, oraz z 3 komórek antypodalnych, które zwykle zanikają przed zapłodnieniem. Synergidy posiadają dobrze rozwinięty aparat włókienkowy.

Zapłodnienie następuje około 2 dnia po zapyleniu. Łągiwka wnika do woreczka zalążkowego poprzez synergidę. U gruszy były obserwowane w woreczku 2 a nawet 4 łągiwki pyłkowe (Ludnikova 1987b). Jądra plemnikowe są 2—3 razy mniejsze niż jądro komórki jajowej. Podwójne zapłodnienie jest typu premitotycznego, tj. najpierw zapłodnieniu ulega komórka jajowa, a potem wtórne jądro woreczka, które powstaje po zlaniu się jąder biegunowych bezpośrednio przed zapłodnieniem (Ludnikova 1987b).

Pierwotne jądro *endosperm* u dzieli się wcześniej niż zygota. 2-komórkowemu prazarodkowi towarzyszy zwykle 20-jądrowe bielmo. Bielmo jest wolnojądrowe do momentu, kiedy w zarodku stają się widoczne zawiązki liścieni. Pierwsze ściany komórkowe w bielmie powstają na biegunie mikropylarnym. Bielmo na biegunie chalazalnym pozostaje wolnojądrowe i wchodzi w skład różnicującego się haustorium (podobnie jak u jabłoni) (Ludnikova 1987b).

Pierwszy podział zygoty następuje około doby po zapłodnieniu. Zarodek według Ludnikovej (1987b) rozwija się u gruszy wg typu *Chenopodium*, w którym 2 pierwsze podziały (zygoty i dwukomórkowego prazarodka) są poprzeczne, a w budowie właściwego zarodka uczestniczy tylko komórka apikalna (ca) dwukomórkowego prazarodka. Szczegółowego opisu tej fazy rozwoju prazarodka Ludnikova jednak nie zamieszcza. Zarodek gruszy stadium kuliste

osiąga 20—25 dnia po zapłodnieniu, stadium torpedy 30—35 dnia, a pełne zróżnicowanie 50—60 dnia po zapłodnieniu (Ludnikova 1987b).

Istnieje cały szereg zakłóceń w przebiegu mikro- i makrosporo- genezy, mikro- i makrogametogenezy, a także w przebiegu procesu zapłodnienia u gruszy, zwłaszcza u odmian triploidalnych (obszerną literaturę na ten temat cytuje Ludnikova 1987b).

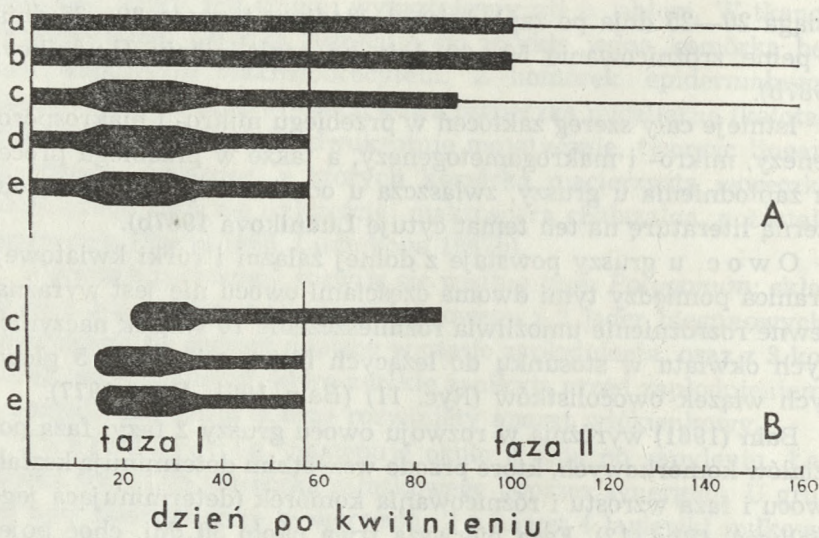
Owoce u gruszy powstaje z dolnej zalążni i rurki kwiatowej. Granica pomiędzy tymi dwoma częściami owocu nie jest wyraźna. Pewne rozróżnienie umożliwia rozmieszczenie 10 wiązek naczyniowych okwiatu w stosunku do leżących bliżej osi owocu 5 głównych wiązek owocolistków (Ryc. 11) (Bain 1961, Esau 1977).

Bain (1961) wyróżnia w rozwoju owocu gruszy 2 fazy; faza podziałów komórkowych, które przede wszystkim determinują kształt owocu i faza wzrostu i różnicowania komórek (determinująca jego wielkość) (Ryc. 12). Faza pierwsza trwa około 50 dni, choć pojedyncze podziały komórkowe w zewnętrznej części ściany owocu spotyka się również w fazie drugiej. W owocu gruszy liczne są sklereidy. Ich różnicowanie z komórek parenchymatycznych rozpoczyna się już po kilkunastu dniach od kwitnienia i najdłużej utrzymuje się w zewnętrznej części ściany owocu (Ryc. 12) (Bain 1961, Häuptli 1971).

Rozwój owocu trwa około 26 tygodni. Dłuższa oś owocu najintensywniej powiększa się pomiędzy 3 a 6 tygodniem po kwitnieniu, a jego średnica pomiędzy 8 a 16 tygodniem (Häuptli 1971).

Karyotyp gruszy,  $2n = 34$ . Liczba podstawowa  $x$  wynosi 17. Dwa największe chromosomy mają w położeniu subterminalnym wtórne przewężenie. Długość chromosomów wynosi 1—3 mikronów (Moffett 1931b).

Grusze w większości są diploidami (m. innymi: Wanscher 1939, Darlington, Janaki-Ammal 1945, Zieliński, Thompson 1967), ale wśród odmian uprawnych spotyka się tri- i tetraploidy (Moffett 1931a, Uhlik 1961), a nawet heksaploidy (Layne, Quamme 1975). Sax (1932) wysunął teorię, że wszystkie *Pomoideae* są allopoliploidami powstałymi ze skrzyżowania przodków o podstawowych liczbach chromosomów 8 i 9 (wśród przedstawicieli rodziny Ro-



Ryc. 12. Diagram przedstawiający długość faz podziałów komórkowych (A) i różnicowania sklereidów (B) w ścianie owocu gruszy. Szerokości pasm na diagramie odpowiadają wartościom względnym (Bain 1961):

a — w warstwie epidermalnej; b — w hypodermie; c — w zewnętrznej części ściany owocu (w „korze” wg Bain); d — w środkowej części ściany owocu (w „korze” wg Bain); e — w wewnętrznej części ściany owocu (w „rdzeniu”)

*saceae* takie liczby spotyka się), za czym przemawia tendencja do łączenia się par biwalentów w mejozie komórek macierzystych ziarn pyłku w grupy po 4 i 6 (Sax 1932).

Instytut Dendrologii,  
ul. Parkowa 5  
62-035 Kórnik

#### LITERATURA

- Aubertot M. 1910. Sur l'anatomie comparée des rameaux polymorphes chez quelques arbustes épineux de la famille des Rosacees. Bull. Soc. Bot. 57 (8): 615—619.



- Azema T. F. 1987. Čeresnja — *Cerasus* Juss. W: M. S. Jakovlev (red.), Embriologija plodovo-jagodnych, techniceskich i stimulirujuscich vozde-lyvajemych rastenij. Ak. Nauk Moldavskoj SSR, Kisinev: 41—45.
- Bailey I. W. 1954. Contributions to plant anatomy. Chronica Botanica, Co. Waltham, Mass.
- Bain J. M. 1961. Some morphological, anatomical and physiological changes in the pear fruit (*Pyrus communis* var. 'Williams Bon Chretien') during development and following harvest. Austr. J. Bot. 9 (2): 99—123.
- Baldini E., Mosse B. 1956. Observations on the origin and develop-ment of sphaeroblasts in the apple. Journ. Hortic. Sci. 31 (3): 156—162.
- Beakbane A. B., Thompson E. C. 1939. Anatomical studies of stems and roots of hardy fruit trees. II. The internal structure of the roots of some dwarfing apple rootstocks and the correlation of structure with vigour. Journ. Pomol. Hortic. Sci. 17 (1): 141—149.
- Berezenko N. P. 1980. Rist pilkoęych trubok u matoęci *Cerasus avium* (L.) Moench. Ukr. Bot. Zurn. 37 (3): 40—43.
- Brown A. G. 1975. Apples. W: J. Janick, J. N. Moore (red.), W. Lafayette, Advances in fruit breeding; Purdue Univ. Press: 3—37.
- Crane M. B., Lawrence W. J. C. 1934. Genetics of garden plants. MacMillan Ltd London.
- Czosnowski E. 1965. The development of the ovule and embryo sac and the early development stages of the seed of *Prunus cerasifera* Ehrh. Bull. Soc. Amis des Sciences et des Lettres de Poznań Ser. D, 6: 37—78.
- Czosnowski E. 1970. Anatomia integumentów *Prunus cerasifera* Ehrh. I. Integumenty nasion rozwijających się w naturze. Pr. Kom. Biolog. Pozn. TPN, 33 (9): 3—20.
- Darlington C. D., Janaki Ammal E. K. 1945. Chromosome atlas of cultivated plants. G. Allen and Unwin, London.
- Davis G. L. 1966. Systematic embryology of the angiosperms. J. Wiley a. Sons, New York, London, Sydney.
- Dawidowicz-Grzegorzewska A., Lewak St. 1978. Anatomy, histochemistry and cytology of dormant and stratified apple embryos. New Phytol. 81: 99—103.
- Dermen H. 1936. Aposporic parthenogenesis in a triploid apple, *Malus hupehensis*. Journ. Arnold Arbor. 17: 90—105.
- Dermen H. 1955. Three additional endogenous tetraploides from giant apple sports. Amer. J. Bot. 42 (9): 837—841.
- Dominik T. 1948. Występowanie mykorhizy u dzikich drzew owocowych rosnących w lesie. Acta Soc. Bot. Pol. 19 (2): 169—189.
- Eames A. J., MacDaniels L. H. 1947. An introduction to plant anto-my. McGraw-Hill Book Company, Inc. New York, London.

- Esau K. 1969. The phloem. Handb. der Pflanzenanatomie 5 (2); Gebrüder Borntraeger, Berlin, Stuttgart.
- Esau K. 1973. Anatomia roślin. PWRiL Warszawa.
- Esau K. 1977. Anatomy of seed plants. J. Wiley a. Sons; New York, London.
- Evert R. F. 1960. Phloem structure in *Pyrus communis* L. and its seasonal changes. Univ. Calif. Publ. in Botany 32 (2): 127—194.
- Evert R. F. 1961. Some aspects of cambial development in *Pyrus communis*. Amer. J. Bot. 48 (6): 479—488.
- Evert R. F. 1963a. Ontogeny and structure of the secondary phloem in *Pyrus malus*. Amer. J. Bot. 50 (1): 8—37.
- Evert R. F. 1963b. The cambium and seasonal development of the phloem in *Pyrus malus*. Amer. J. Bot. 50 (2): 149—159.
- Fahn A. 1967. Plant anatomy. Pergamon Press, Oxford, London, Edinburgh.
- Fogle H. W. 1975. Cherries. W: J. Janick, J. N. Moore (red.), Advances in fruit breeding. W. Lafayette, Purdue Univ. Press: 348—366.
- Galewski W., Korzeniowski A. 1958. Atlas najważniejszych gatunków drewna. PWRiL Warszawa.
- Gibbs M. A., Swarbrick T. 1930. The time of differentiation of the flowerbud of the apple. Journ. Pomol. Hortic. Sci. 8: 61—66.
- Gorczyński T. 1934a. Zytologiczne Analize einiger Pollenentwicklungs-vorgänge bei der Apfelsorte „Schöner von Boskoop” Acta Soc. Bot. Pol. 11: 103—118.
- Gorczyński T. 1934b. Untersuchungen über die Entwicklung der Samenanlagen und des Embryosaches bei der Apfelsorte „Schöner von Boskoop”. Acta Soc. Bot. Pol. Suppl. 11: 87—108.
- Greguss P. 1959. Holzanatomie der europäischen Laubhölzer und Sträucher, Budapest.
- Grosser D. 1977. Die Hölzer Mitteleuropas. Springer Vlg Berlin, Heidelberg, New York.
- Häuptli F. 1971. Die Sklereidendifferenzierung in *Pyrus communis*. Morphologische, anatomische und histochemische Untersuchungen. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 81: 273—319.
- Holdheide W. 1951. Anatomie mitteleuropäischer Gehölzrinden. W: Freund H. (red.) Handbuch der Mikroskopie in der Technik 5 (1). Frankfurt am Main.
- Horavka B. 1961. Microphotography of phases in the development of apple flower buds. Biol. Plant. 3 (2): 137—139.
- Howlett F. S. 1938. Factors affecting the rate and course of development of the female gametophyte in apple varieties. Proc. Am. Soc. Hort. Sci. for 1937, 35: 105—110.
- Jaumień F. 1981. Czynniki wpływające na tworzenie się pąków kwiatow-

- wych u gruszy odmiany Komisówka. Rozpr. Nauk. Monogr. SGGW Warszawa.
- Johansen D. A. 1950. Plant embryology. Chronica Botanica Cp. Waltham, Mass. USA.
- Kaussman B. 1963. Pflanzenanatomie. Veb. G. Fischer Vlg, Jena.
- Krzyżan J., Orłowska M., Radziszewska-Kaźmierska E., Wojciechowska B. 1963. Badania cytologiczne i embriologiczne nad przyczynami sterylności u czterech odmian wiśni. Prace Komisji Biolog. PTPN 28 (1): 1—28.
- Layne R. F. C., Quamme H. A. 1975. Pears. W: J. Janick, N. Moore (red.), Advances in fruit breeding. W. Lafayette, Purdue Univ. Press: 38—70.
- Ludnikova L. A. 1987a. Jablonia — *Malus* Mill. W: M. S. Jakovlev (red.), Embriologija plodovo-jagodnych, techniceskich i stimulirujuscich vozdeľvajemych rastenij. Ak. Nauk Moldavskoj SSR, Kišinev: 5—10.
- Ludnikova L. A. 1987b. Gruša — *Pyrus* L. W: M. S. Jakovlev (red.); Embriologija plodovo-jagodnych, techniceskich i stimulirujuscich vozdeľvajemych rastenij. Ak. Nauk Moldavskoj SSR, Kišinev: 10—16.
- MacDaniels L. H. 1936. Some anatomical aspects of apple flower and fruit abscission. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 34: 122—129.
- McCown M. 1943. Anatomical and chemical aspects of abscission of fruits of the apple. Botanical Gazette 105 (2): 212—220.
- McKenzie D. W. 1961a. Rootstock-secion interaction in apples with special reference to root anatomy. Journ. Hortic. Sci 36 (1): 40—47.
- McKenzie D. W. 1961b. A note on vessel structure in the xylem of roots of M. XVI apple rootstock. Journ. Hortic. Sci. 36 (2): 138.
- Meyer C. F. 1958. Cell patterns in early embryogeny of the McIntosh apple. Amer. J. Bot. 45 (5): 341—349.
- Moffett A. A. 1931a. The chromosome constitution of the *Pomoideae*. Proc. Roy. Soc. Ser. B. 108, No. B. 758: 423.
- Moffett A. A. 1931b. A preliminary account of chromosome behaviour in the *Pomoideae*. Journ. Pomol. a Hortic. Sci. 9: 100—110.
- Murneek A. E. 1954. The embryo and endosperm in relation to fruit development with special reference to the apple, *Malus sylvestris*, Proc. Amer. Soc. Hortic. Sci. 64: 573—582.
- Nebel B. 1929. Zur Cytologie von *Malus* und *Vitis*. Gartenbauwiss. 1: 549—592.
- Norris R. F., Bukovac M. J. 1968. Structure of the pear leaf cuticle with special reference to cuticular penetration. Amer. J. Bot. 55 (8): 975—983.
- Orlova I. N. 1963. Anomalii v embryonalnom razvitii kak pričina caštičnoj sterilnosti jabloni. Bot. Zhurnal 48 (1): 87—93.

- Poovaiah B. W., Rasmussen H. P., Bukovac M. J. 1973. Histochemical localization of enzymes in the abscission zones of maturing sour and sweet cherry fruit. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 98 (1): 16—18.
- Razdorskij W. F. 1949. Anatomija rastenij. Sovetskaja Nauka, Moskva.
- Riedhart J. M., Guard A. T. 1956. On the anatomy of the roots of apple seedlings. *Bot. Gaz.* 118 (3): 191—194.
- Rubcov A. 1931. Gruša. Inst. Rast., Leningrad.
- Sax K. 1932. Chromosome relationship in the *Pomoideae*. *Journ. Arnold Arbor.* 13: 363—367.
- Sax K. 1959. The cytogenetics of facultative apomixis in *Malus* species. *Journ. Arnold Arbor.* 40: 289—297.
- Schanderl H. 1949. Die Entwicklungsgeschichte des Embryos bei den Rosaceengattungen *Prunus*, *Pirus* und *Malus*. *Der Züchter* 19 (7): 206—210.
- Schmidt E. 1941. Mikrophotographischer Atlas der mitteleuropäischen Hölzer. J. Neumann, Neudamm.
- Schneider G. W. 1953. Megagametogenesis and embryology in a diploid and an aneuploid apple. *Amer. J. Bot.* 40 (3): 196—203.
- Skene D. S. 1966. The distribution of growth and cell division in the fruit of Cox's orange pippin. *Ann. Bot. N.S.* 30 (119): 493.
- Stösser R. 1971. Localization of RNA and protein synthesis in the developing abscission layer in fruit of *Prunus cerasus* L. *Zeitsch. Pflanzenphysiol.* 64: 328—334.
- Stösser R., Rasmussen H. P., Bukovac M. J. 1969. A histological study of abscission layer formation in cherry fruits during maturation. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 94: 239—243.
- Tetley U. 1930. A study of the anatomical development of the apple and some observations on the "pectic constituents" of the cell-walls. *Journ. Pom. a. Hort. Sci.* 8: 153—172.
- Tetley U. 1931. The morphology and cytology of the apple fruit with special reference to the Bramley's seedling variety. *Journ. Pom. a. Hort. Sci.* 9: 278—297.
- Tukey H. B., Young J. O. 1939. Histological study of the developing fruit of the sour cherry. *Botanical Gazette*, 100 (4): 723—749.
- Tukey H. B., Young J. O. 1942. Gross morphology and histology of developing fruit of the apple. *Botanical Gazette*, 104 (1): 3—25.
- Uhlik J. 1961. The cytological evaluation of some pear-sorts cultivated in Czechoslovakia. *Biol. Plant.* 3 (3): 205—214.
- Uwate W. J., Lin J. 1981. Development of the stigmatic surface of *Prunus avium* L., sweet cherry. *Amer. J. Bot.* 68 (9): 1165—1176.
- Veh R. 1933. Ergebnisse einer entwicklungsgeschichtlich-cytologischen Untersuchung der Sameanlagen der Apfelsorte „Schöner von Boskoop“. *Der Züchter*, 5 (4): 77—85.

- Wagenführ R. 1984. Anatomie des Holzes. VEB Fachbuchvlg Leipzig.
- Wanscher J. H. 1939. Contributions to the cytology and life history of apple and pear. Den Kongel. Vet. Landb. Aarskrift: 21—70.
- Welander M. 1985. In vitro shoot and root formation in the apple cultivar Åkerö. Ann. Bot. 55: 249—261.
- Whelan E. D. P., Hornby C. A. 1969. Meiotic abnormalities and pollen viability in *Prunus avium* L. cv. 'Lambert'. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 94: 263—266.
- Whelan E. D. P., Hornby C. A. 1971. Radiation-induced translocations in *Prunus avium* cv. 'Lambert'. Can. J. Bot. 49 (4): 623—630.
- Wilde M. H., Edgerton L. J. 1969. Some effects of a growth retardant on shoot meristems of apple. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 94: 118—122.
- Wiśniewska J., Godziejewska J. 1959. Wpływ chemicznego przedziania zawiązków owocowych jabłoni na różnicowanie się pąków kwiatowych. Pr. Inst. Sad. 4: 128—139.
- Wittenbach V. A., Bukovac M. J. 1972. An anatomical and histochemical study of abscission in maturing sweet cherry fruit J. Amer. Soc. Hort. Sci. 97: 214—219.
- Wutz A. 1955. Anatomische Untersuchungen über System und periodische Veränderungen der Lenticellen. Bot. Studien. 4: 43—72.
- Zieliński Q. B., Thompson M. M. 1967. Speciation in *Pyrus*: chromosome number and meiotic behaviour. Bot. Gazette 128: 109—112.

A. Hejnowicz

#### ANATOMY, EMBRYOLOGY AND KARIOLOGY

In the chapter a description is given of the structure and development of vegetative and generative organs of *Prunus avium*, *Malus sylvestris* and *Pyrus communis*. Also their kariotypes are described.

In the chapter much information was used originating from other species than those mentioned above either because information is lacking for these species or because interspecific differences within the genera are lacking.

Some structural features are common, even for all three genera discussed, eg. the nonstoried cambium, the diffuse-porous wood, the composition of wood. In other traits such differences are substantial. For example in mazzard cherry the wood rays are heterogenous, while in apple and pear they are homogenous. Lenticels in cherry are of the *Prunus* type, while in apple and pear of the *Salix* type.

It is a characteristic feature of the development of the ovule of all species described here that in the micropylar end of the ovule there is an obturatory tissue and in the chalazal end a hypostasis.

The embryo sac is monosporous, developing according to the *Polygonum* type. Fertilization is premitotic and the endosperm is at first freenuclear but attains a cellular structure when mature.

The karyotype of cherry is composed of 8 pairs of homologous chromosomes while in apple and pear there are 17 pairs. All these species are allopolyploids. The chromosomes are very small, their length not exceeding 1 micron.