

## 4. ANATOMIA I EMBRIOLOGIA\*

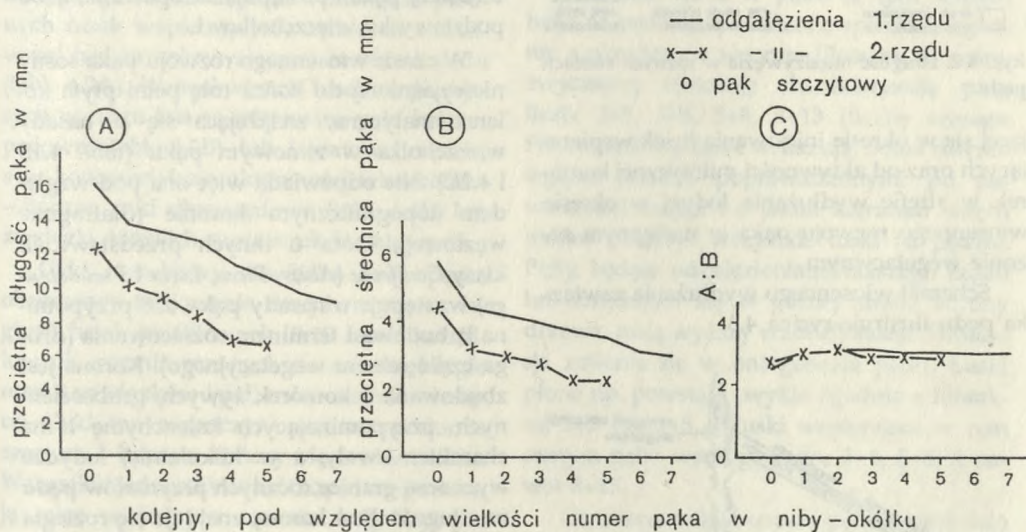
### 4.1. ROZWÓJ I BUDOWA ORGANÓW WEGETATYWNYCH

#### 4.1.1. ROZWÓJ I BUDOWA PĘDU

Sosna zwyczajna należy do grupy sosen monocyklicznych, charakteryzujących się obecnością w zimowym pąku wszystkich części przyszłorocznego pędu oraz zaczątków nowego pąka zimowego (tabl. 4.1A). W pąku wegetatywnym zawiązek pędu jest utworzo-

czyli pąki boczne. Granice pomiędzy jednostkami pędu wyznaczają łuski pąkowe (płone i wspierające).

Pąki spoczynkowe różnią się wielkością (ryc. 4.1), lecz kształt mają podobny, co wyraża się stałą wartością stosunku długości do średnicy pąka (ryc. 4.1C). Długość pąka jest pozytywnie skorelowana z długością jedno-



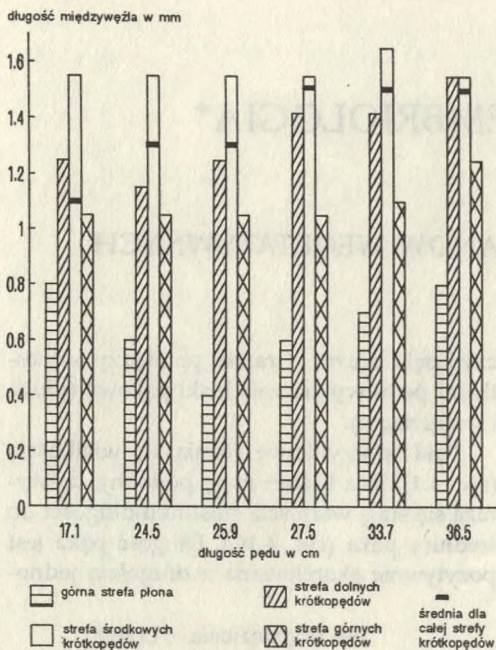
Ryc. 4.1. Wymiary pąka na 5-letnich drzewach (średnie z 30 pąków)

ny ze 100-250 jednostek (zależnie od rzędu rozgałęzienia pędu i dynamiki jego rozwoju), czyli z węzłów i odpowiadających im międzywęźli. Z tej liczby około 50 przypada na strefę płoną, w której nie ma pąków pachwinowych, 50-200 to jednostki krótkopędowe (tabl. 4.1D) i 1-5 to jednostki długopędowe,

rocznego pędu i z długością igły. O długości pędu decyduje liczba jednostek pędu, przede wszystkim w strefie krótkopędów, która stanowi około 90% całkowitej długości pędu. Długość jednostki pędu w tej strefie jest względnie stała (ryc. 4.2) i zależy od 2 czynników: od pierwotnej liczby komórek ustala-

\*Opracowała ALINA HEJNOWICZ

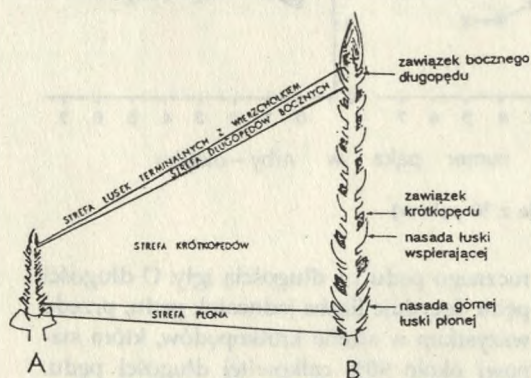




Ryc. 4.2. Długość międzywęzła w różnych strefach pędu

jącej się w okresie inicjowania tusek wspierających oraz od aktywności mitotycznej komórek w strefie wydłużania łodygi w okresie wiosennego rozwoju pąka w następnym sezonie wegetacyjnym.

Schemat wiosennego wydłużania zawiązka pędu ilustruje rycina 4.3.



Ryc. 4.3. Schemat wiosennego rozwoju zawiązka pędu. A – zima, B – początek maja

Aktywacja pąka na wiosnę zależy, jak wiadomo, od temperatury powietrza, a ściślej

od sumy nagromadzonego w pąku ciepła (SARVAS 1962). Pierwszym przejawem aktywacji jest uwalnianie cukrów z ulegających hydrolizie tanin, występujących w wakuolach wielu komórek parenchymatycznych. Uwalniane cukry są przejściowo syntetyzowane w skrobię, której obecność w pąku jest wskaźnikiem jego przebudzenia. W zimowych pąkach skrobi nie ma (HEJNOWICZ 1979).

Istotnym przejawem aktywacji pąka są podziały komórkowe, które pojawiają się, gdy w ciągu kilku następujących po sobie dni średnia temperatura powietrza przekracza 5°C. W obrębie pąka najpóźniej jest aktywowany merystem wierzchołkowy (HEJNOWICZ 1982).

Wszystkie obserwowane pod mikroskopem przejawy aktywacji rozpoczynają się u nasady pąka i postępują akropetalnie, tj. od podstawy ku wierzchołkowi.

W czasie wiosennego rozwoju pąka sosny niewyjaśnioną do końca rolę pełni płyta kolenchymatyczna, znajdująca się u nasady wierzchołka w zimowym pąku (tabl. 4.1B i 4.2C). Nie odpowiada więc ona pod względem topograficznym koronie (diafragmie węzłowej), która u innych przedstawicieli klasy *Coniferae* (*Abies*, *Picea*, *Larix* i *Pseudotsuga*) występuje u nasady pąka, ale przypomina ją budową i terminem różnicowania (druga część sezonu wegetacyjnego). Korona jest zbudowana z komórek żywych, grubościennych, przypominających kolenchymę i ma charakter trwały, a w kilkuletniej łodydze wyznacza granice rocznych przyrostów pędu na długość. Pod koroną znajduje się rozległa luka, powstała po autolizie komórek (LEWIS i DOWDING 1924). Płyta kolenchymatyczna u sosny zwyczajnej nie jest trwała, choć jest zbudowana również z komórek żywych o hemicelulozowych, kolenchymatycznie zgrubiałych ścianach. Komórki te, w przeciwieństwie do komórek korony, w czasie wiosennego rozwoju pąka są „trawione”. Ich zwarty układ ulega rozluźnieniu (tabl. 4.2D). Z czasem komórki degenerują i w fazie końcowej powstaje luka, a uwalniane w wyniku rozpadu komórek cukry są prawdopodobnie



jednym ze źródeł energii dla procesów metabolicznych, zachodzących w pąku we wczesnowiosennej fazie jego rozwoju (HEJNOWICZ 1979). Funkcja płyty kolenchymatycznej u sosny byłaby tym samym nieco inna niż korony pełniącej głównie funkcję wzmacniającą.

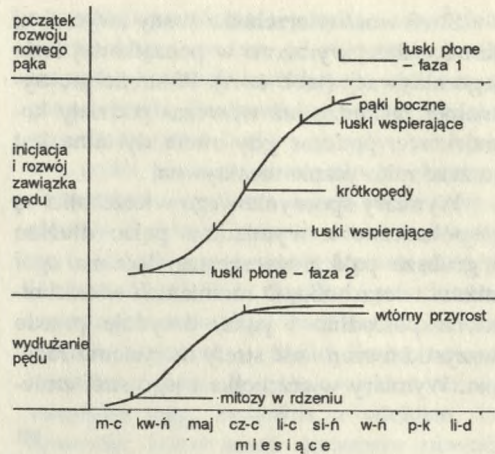
Formowanie się nowego zimowego pąka rozpoczyna się na 1,5 roku przed fazą jego wybijania w pęd. Powstaje wówczas na wierzchołku pewna liczba łusek płonych (tabl. 4.1F). Są one żywe i w tej fazie rozwoju pąka określane terminem „łuski terminalne”. Z czasem łuski te obumierają, stając się dolnymi łuskami płonymi (tabl. 4.1E), tworzącymi u nasady pąka sztywny, nieodpadający kołnierzyk.

Na wiosnę, w początkowej fazie działalności merystemu wierzchołkowego powstają kolejno: górne łuski płone i zawiązki płodnych łusek wspierających, będących właściwymi łuskami okrywającymi zawiązek pędu (tabl. 4.2A). W pachwinach łusek wspierających w ciągu lata są inicjowane pąki krótkopędowe (tabl. 4.2B) lub kwiatowe męskie, a w końcowej fazie aktywności wierzchołka – boczne pąki długopędowe (tabl. 4.4E) lub zawiązki żeńskich szyszerek kwiatowych.

Cykl rozwojowy zawiązka krótkopędu, obejmujący inicjowanie dwóch naprzeciwległych łusek profillowych, 8-10 łusek katafillowych, rozmieszczonych na osi skrzytolegle oraz 2 zawiązków igieł, trwa około 2 miesiące. Cykl ten rozpoczyna się na przełomie czerwca i lipca, a kończy się we wrześniu. Wszystkie jednostki w krótkopędzie powstają więc w jednym sezonie wegetacyjnym (tabl. 4.3A).

Rozwój zawiązków długopędowych przebiega w 2 fazach: jesiennej i wiosennej. W najstarszych zawiązkach powstaje przed zimą, poza dwoma łuskami profillowymi, 7-8 łusek katafillowych (tabl. 4.3B), natomiast w najmłodszych tylko zawiązki dwóch łusek profillowych i 2 lub 3 katafillowych. Pozostałe jednostki długopędu są inicjowane na wiosnę.

Opisany wyżej i zilustrowany na rycinie 4.4 przebieg rozwoju pąka sosny zwyczajnej



Ryc. 4.4. Sezonowy rozwój pąka

oparty jest na badaniach własnych autorki (HEJNOWICZ 1982).

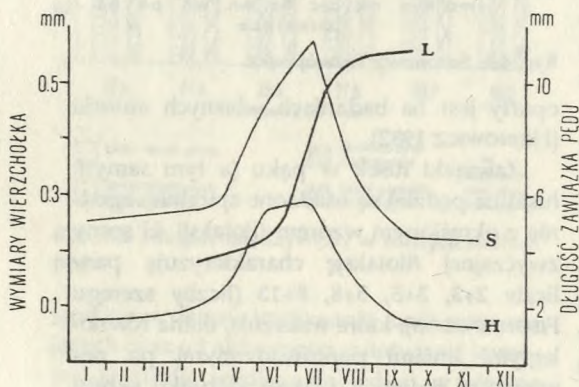
Zawiązki łusek w pąku (a tym samym łuski na pędzie) są osadzone spiralnie, zgodnie z określonym wzorem filotaksji. U sosny zwyczajnej filotaksję charakteryzują pary liczb: 2+3, 3+5, 5+8, 8+13 (liczby szeregu FIBONACCIEGO), które wskazują, iloma równoległymi liniami poprowadzonymi po powierzchni łodygi i o jakim kierunku skrętu można połączyć wszystkie łuski na pędzie. Pędy, będące odgałęzieniami niższego rzędu lub znajdujące się w górnej strefie korony drzewa, mają wyższy wzór filotaksji. Filotaksja zmienia się w ontogenezie pędu. Łuski płone np. powstają zwykle zgodnie z filotaksją 2+3 lub 3+5, a łuski wspierające w tym samym pąku według wzoru 3+5, 5+8, a nawet 8+13.

Na wierzchołku wzrostu pędu wyróżniają się 2 strefy: dystalna i proksymalna (tabl. 4.4A, B). Ich odrębność zaznacza się w układzie komórek, rozmiarach i zróżnicowaniu cytoplazmatycznym. Strefa dystalna obejmuje grupę inicjalów apikalnych (protomerystem) i leżące pod nimi centralne komórki macierzyste. Strefa proksymalna jest strefą determinacji i inicjacji łusek oraz odpowiadających im sektorów łodygi. Do tej strefy zalicza się merystem peryferyczny i merystem słupowy rdzenia, leżący w centralnej części wierzchołka i dający początek rdzeniowi.



Strefowość wierzchołka sosny zwyczajnej jest najsilniej wyrażona w początkowej fazie jego aktywacji (tabl. 4.4A). W strefie proksymalnej zachodzą już wówczas podziały komórkowe, podczas gdy strefa dystalna jest jeszcze mitotycznie nieaktywna.

Wymiary spoczynkowego wierzchołka są współzależne z wymiarami pąka; dłuższe i grubsze pąki mają szersze, lecz na ogół niższe wierzchołki. O rozmiarach wierzchołka, a pośrednio i pąka, decyduje przede wszystkim szerokość strefy merystemu rdzenia. Wymiary wierzchołka i jego stref zmie-



Ryc. 4.5. Sezonowa zmiana wymiarów wierzchołka na tle krzywej wydłużania pędu (L). S – średnica wierzchołka, H – wysokość wierzchołka

niają się w ciągu sezonu (tabl. 4.4C). Największe są w czerwcu – lipcu, tj. w fazie najwyższej aktywności mitotycznej i największego tempa wydłużania zawiązka pędu (ryc. 4.5).

Merystem wierzchołka krótkopędu jest bardzo mały (tabl. 4D); po wytworzeniu zawiązków wszystkich łusek i obu igieł zostaje zredukowany do kilku komórek i w normalnych warunkach, w następnym sezonie, nie wznowia działalności. Jednak gdy z pędu zostaną usunięte wszystkie pąki długopędowe, może dojść do odbudowy wierzchołka krótkopędowego i jego przekształcenia w długopędowy.

System naczyniowy w pąku składa się z pierścienia pierwotnych, kolateralnych wiązek. Od każdej wiązki odchodzą odgałęzienia do łusek i pąków pachwinowych (pojedynczy ślad do łuski i 2 ślady do pąka pachwinowego). W pąku zimowym nie ma przyros-

tu wtórnego. Pojedyncze cewki wtórnego ksylemu spotyka się jedynie w strefie dolnych łusek płonych.

W pąku występują liczne przewody żywiczne (tabl. 4.1C i D). W korze pierwotnej różnicują się one tuż poniżej wierzchołka. W łożdży, w części ksylemowej wiązki naczyniowej, przewody żywiczne pojawiają się dopiero w pobliżu podstawy pąka. Średnica przewodu w korze pierwotnej jest kilkakrotnie większa niż w wiązce naczyniowej i zwiększa się z wiekiem.

Młodą, wydłużającą się łożdżę okrywa epiderma. Pod koniec fazy wydłużania łożdgi funkcję ochronną przejmuje peryderma. Peryderma składa się z fellogenu (kambium korkotwórczego), fellemu i jednowarstwowej fellodermy. Pierwszy fellogen zakłada się w subepidermalnej warstwie kory pierwotnej i zwykle funkcjonuje tylko rok. Fellem, czyli korek właściwy, jest niejednorodny; w ciągu roku powstają 2-3 warstwy komórek kamiennych, 1-2 warstwy korka gąbczastego i pojedyncza warstwa komórek korka flobafenowego. W kolejnych latach następne fellogeny zakładają się w głębszych pokładach kory pierwotnej lub floemu w postaci nieciągłych pasm, czego następstwem jest łuskowata budowa martwicy korkowej (HOLDHEIDE 1951).

System przewietrzający tworzą przetchlinki. Przetchlinki pierwotne powstają na wydłużającej się jeszcze łożdży, a stanowiąc integralną część perydermy są podobnie zbudowane. Silniej jednak jest w przetchlince rozbudowany pokład gąbczasty z systemem przestrzeni międzykomórkowych (WUTZ 1955). Warstwa komórek korka flobafenowego wyznacza w przetchlince granice pomiędzy przyrostami rocznymi, gdyż komórki flobafenowe są bardziej spłaszczone niż komórki pozostałych warstw.

W głębszych pokładach kory wtórnej zakładają się przetchlinki wtórne. Powstają one najczęściej pod przetchlinkami pierwotnymi i mają podobną do nich budowę.

Martwica korkowa u sosny zwyczajnej jest łuskowata, lecz zwarta; łuski od pnia nie odpadają. Pomiędzy łuskami tworzą się głębokie szczeliny, a dna ich na starszych pniach



pokrywa również peryderma, która w bardzo silnym stopniu ogranicza wymianę gazową pomiędzy środowiskiem wewnętrznym i zewnętrznym (WUTZ 1955).

#### 4.1.2. KAMBIUM

Kambium, w znaczeniu strefy dzielących się komórek leżącej pomiędzy wtórnym floemem i ksylemem jest merystemem niejednorodnym. Właściwymi komórkami inicjalnymi są inicjały wrzecionowate i inicjały promieni. Inicjały wrzecionowate dają początek cewkom, czyli elementom naczyniowym ksylemu oraz komórkom sitowym i parenchymatycznym wtórnego floemu. Inicjały promieni są dwójakiego rodzaju: stojące, inicjujące rozwój brzeżnych komórek promienia (albuminowych w strefie floemu i cewek poprzecznych w strefie ksylemu) oraz leżące, dające początek komórkom parenchymatycznym promienia. W odniesieniu do inicjałów kambium nie stosuje się określenia „warstwa”, gdyż inicjały wrzecionowe i inicjały promieni w sąsiadujących ze sobą szeregach są często względem siebie znacznie przesunięte. Taki układ jest skutkiem niesynchronizowanej aktywności komórek w obrębie strefy i różnej szybkości różnicowania się komórek kambium w sąsiednich szeregach (WODZICKI i BROWN 1973).

Układ komórek na przekroju podłużnym przez strefę kambium jest określany jako niepiętrowy. Jest on konsekwencją skośnego ustawienia fragmoplastu podczas poprzecznego podziału komórki i wzrostu jej końców poprzez wciskanie się pomiędzy komórki sąsiednie.

Długość komórki kambium zmienia się w ontogenezie drzewa, a także w obrębie gatunku, gdyż zależy od wielu czynników zewnętrznych i wewnętrznych, takich jak wiek, położenie w koronie, siedlisko itp. Szczegółowe dane na temat charakteru tych zmian zostaną przedstawione w rozdziale „Ksylem wtórny”.

Strefa kambium w okresie spoczynku składa się z 4-11 warstw promieniście spłaszczonej komórki, których średnica, mierzo-

na wzdłuż promienia, wynosi 4-6  $\mu\text{m}$ . Ściany promieniste są grubsze od stycznych. Liczba szeregów komórek kambium z wiekiem organu wzrasta, kompensując wzrost średnicy organu. Przyrost liczby szeregów następuje w wyniku pseudotranswersalnego dzielenia się komórek wrzecionowatych, co ma miejsce głównie w drugiej połowie czerwca i w lipcu, tj. w fazie powstawania drewna późnego (ALFIERI i EVERT 1968). Szybkość pseudotranswersalnych podziałów inicjałów wrzecionowatych kambium, a stąd i liczba nowych inicjałów okazuje się jednak większa niż wymagałaby tego, związana z wiekiem, konieczność kompensacji przyrostu obwodu kambium. Dochodzi więc do wyeliminowania pewnej liczby komórek inicjalnych. Spośród 2 powstałych po podziale komórek, wyeliminowaniu ulega najczęściej komórka dolna, kontaktująca się z mniejszą liczbą sąsiadów niż druga (najczęściej komórka górna). Częstotliwość podziałów pseudotranswersalnych komórek inicjalnych i szybkość ich eliminacji maleją z wiekiem i są największe w przyrodzonnej strefie pnia (BRANŃSKI 1970).

W komórkach kambium na wiosnę obserwuje się fragmentację wakuoli, spadek liczby mitochondriów, wzrost liczby struktur Golgiego, wiązanie przez retikulum endoplazmatyczne rybosomów, pojawienie się w plastydach skrobi oraz spadek ilości substancji lipidowych (MURMANIS 1971).

W obrębie strefy kambium najwcześniej dzielą się komórki macierzyste floemu (w drugiej połowie marca). Natomiast podziały komórek inicjalnych są poprzedzone zwiększeniem ich promienistej średnicy. W pierwszej fazie działalności kambium powstają pochodne floemu, a dopiero około 4-6 tygodni później – ksylemu.

W warunkach środkowej Polski aktywacja kambium u sosny zwyczajnej następuje pomiędzy 3 dekadą kwietnia i 3 dekadą maja. Tak duża rozpiętość terminów zaobserwowana w obrębie populacji drzew tego samego wieku, rosnących w tych samych warunkach siedliskowych i klimatycznych, lecz różniących się pochodzeniem, świadczy o istnieniu



zmienności genotypowej tej cechy (WODZICKI i ZAJĄCZKOWSKI 1983).

Aktywacja kambium u sosny zależy od aktywacji pąków, które są źródłem auksyn niezbędnych do tego procesu. U sosny zwyczajnej podziały kambium na wiosnę były wznawiane kilka lub kilkanaście dni (w zależności od sezonu) po pękaniu pąków. Usunięcie pąków na krótko przed ich wiosenną aktywacją hamowało podziały komórek kambium zanim nie wybiły pąki pachwinowe (krótkopędowe), które w normalnych warunkach pozostają w uśpieniu (HEJNOWICZ i TOMASZEWSKI 1969). Natomiast usunięcie terminalnych i bocznych pąków w pełni sezonu wegetacyjnego hamowało odkładanie drewna całkowicie (WODZICKI i in. 1982).

Związek przyczynowy pomiędzy wiosenną reaktywacją kambium i aktywacją pąków jest prawdopodobnie powszechny, choć są gatunki, u których bezpośrednio nie został stwierdzony. Za jego powszechnością przemawia jednak to, że LADEFOGED (1952) zaliczył również sosnę zwyczajną do grupy gatunków, u których wznawienie działalności kambium następuje przed pękaniem pąków, a więc te procesy nie byłyby ze sobą przyczynowo związane. Pęknięcie pąków u sosny zwyczajnej jest jednak następstwem innych przejawów aktywacji pąka (rozpad wakuoli taninowych, synteza skrobi, podziały komórek), które są obserwowane kilka tygodni przed pękaniem pąków (HEJNOWICZ 1982).

Przeciętny okres funkcjonowania kambium wynosi 75-150 dni i wpływa zasadniczo na wielkość przyrostu drewna. W warunkach środkowej Polski aktywność kambium kończy się pomiędzy 1 dekadą sierpnia i 2 dekadą września. Terminy zakończenia tego procesu są, podobnie jak terminy jego wznawiania, kontrolowane genetycznie, o czym świadczy duża międzypopulacyjna zmienność pod tym względem (WODZICKI i ZAJĄCZKOWSKI 1983). Podobnie duża zmienność dotyczy terminów rozpoczynania produkcji drewna późnego. Daty rozpoczynania produkcji drewna późnego, mieszczące się pomiędzy końcem maja i końcem lipca, są pozytywnie skorelowane z datami wiosennej

aktywacji kambium (WODZICKI i ZAJĄCZKOWSKI 1983).

#### 4.1.3. FLOEM WTÓRNY

Rozwój i budowę wtórnego floemu sosny zbadali ALFIERI i EVERT (1968) oraz SRIVASTAVA (1963) u przedstawicieli gatunków północnoamerykańskich (*P. strobus*, *P. banksiana*, *P. resinosa*). Dane dla sosny zwyczajnej, zestawione przez LOTOVĄ (1987), wskazują na to, że przebadane pod tym względem gatunki są podobne.

Floem wtórny składa się z komórek sitowych, parenchymy osiowej oraz z promieni. Komórki sitowe mają średnicę  $15 \times 25 \mu\text{m}$ , a długość około 2-4 mm. W ścianach komórek znajdują się pola sitowe z porami o średnicy około  $0,8 \mu\text{m}$ , które w czynnym floemie są obramowane kalozą, a w nieczynnym zostają nią zasklepione na trwałe (kaloza ostateczna).

Komórki parenchymatyczne, wypełnione substancjami białkowymi, noszą nazwę albuminowych. Komórki albuminowe towarzyszą komórkom sitowym, czym przypominają komórki przyrurkowe towarzyszące członom rurek sitowych u okrytonasiennych, lecz nie mają z komórkami sitowymi, tak jak w przypadku komórek przyrurkowych, bezpośredniego wspólnego pochodzenia. Komórki albuminowe występują na krawędziach promieni.

W komórkach parenchymatycznych mogą występować kryształki (komórki kryształonośne), lipidy oraz skrobia. Komórki kryształonośne występują w podłużnych pasmach, często już w pobliżu strefy kambium. Kryształki mają kształt wąskich graniastostupów.

Komórki parenchymatyczne w układzie osiowym występują w 1-2-komórkowych pasmach, oddzielających floem wczesny od późnego. W początkowej fazie rozwoju floemu średnica komórki parenchymatycznej jest mniej więcej taka sama, jak komórki sitowej. Komórki parenchymatyczne z wiekiem znacznie się rozrastają, a sitowe ulegają zgniataniu.



Floem jest zróżnicowany na wczesny i późny. Wczesny składa się z 2-4 pokładów komórek sitowych, oddzielonych od floemu późnego nieciągłym pasmem komórek parenchymatycznych, których układ w starszym floemie ulega zakłóceniu. Komórki sitowe w późnym floemie ulegają silniejszemu promienistemu zgniataniu niż floemu wczesnego, co w starszym floemie ułatwia ustalanie granic pomiędzy przyrostami rocznymi.

Komórki sitowe funkcjonują zwykle tylko 1 sezon. Jedynie komórki 2-4 warstw wytworzonych w końcowej części sezonu, zachowują żywe protoplasty i na wiosnę wznawiają funkcję przewodzącą, zanim wytworzą się nowe komórki sitowe.

Promienie są dwojakiego rodzaju: jedno- i kilkurzędowe (wrzecionowate). Promienie wrzecionowate stanowią około 7% ogólnej liczby promieni, a na 1 mm<sup>2</sup> znajduje się ich około 44 (LOTOVA 1987).

#### 4.1.4. KSYLEM WTÓRNY

Badania nad mikroskopową budową i rozwojem wtórnego ksylemu sosny zwyczajnej, zainicjowane już w drugiej połowie XIX wieku przez SANIO (1872; 1873-74), trwają do dnia dzisiejszego, co wiąże się z dużym znaczeniem gospodarczym tego gatunku. Opisy budowy drewna znajdują się w licznych kluczach lub w podobnych opracowaniach (np. GREGUSS 1955; BUDKEVIČ 1961; ČAVČAVADZE 1979; COULTER i in. 1987).

Stoje przyrostów rocznych są wyraźne. Cewki ułożone są w regularne, promieniste szeregi, poprzecinane poziomymi i pionowymi przewodami żywicznymi (tabl. 4.5). Przewody są wysłane cienkościennejmi komórkami wydzielniczymi i otoczone pojedynczą najczęściej warstwą komórek parenchymatycznych o niezdrewniałych ścianach. Mechaniczne lub patogeniczne uszkodzenia kambium powodują powstawanie traumatycznych przewodów żywicznych, które w skrajnych przypadkach przyjmują postać kieszeni żywicznych.

W drewnie wczesnym cewki mają większą promienistą średnicę i cieńsze ściany, z jamkami lejkowatymi rozmieszczonymi wyłącznie w ścianach promienistych. Średnica jamki jest większa niż w drewnie późnym. W drewnie późnym jamki są mniej liczne i występują zarówno w ścianach promienistych, jak i w stycznych; w obu przypadkach ich zagęszczenie jest większe na zakończeniach komórek. We wspólnej z komórką parenchymatyczną ścianie cewki występują pary jamek mieszanych; lejkowata w ścianie cewki i prosta w ścianie komórki parenchymatycznej. W polu skrzyżowania cewki z promieniem, na przekroju promienistym widoczne są duże jamki okienkowe, typowe dla sosen 2- i 3-igłowych, a więc i dla *P. sylvestris* (tabl. 4.6A-C). Typ jamek w polu skrzyżowania jest ważną cechą, wykorzystywaną w diagnostyce drewna klasy *Coniferae*.

Para jamek lejkowatych ma wspólną, elastyczną przegrodę (błonę zamykającą), która w centralnej części jest soczewkowato zgrubiała i tworzy zatyczkę (torus). Część błony, na której zatyczka jest zawieszona, czyli margo, jest utworzona z sieci mikrofibrylli. Oczka sieci powstają w wyniku zanikania niecelulozowego matriks pierwotnej ściany komórkowej i blaszki środkowej. Otwory w margo umożliwiają swobodny przepływ roztworów pomiędzy cewkami. Błona zamykająca jest elastyczna i w warunkach stresowych przemieszcza się ku jednemu z brzegów jamki, zamykając torusem jej otwór i reguluje w ten sposób transport roztworów pomiędzy cewkami. Na promienistym przekroju pomiędzy nadległymi jamkami lejkowatymi w cewkach drewna wczesnego są widoczne zarysy pierwotnych pól jamkowych, tzw. pasemka Sanio lub *crassulae* (tabl. 4.6D).

Promienie są dwojakiego rodzaju: jedno- i kilkurzędowe i wrzecionowate, składające się z kilku rzędów komórek. Wzdłuż promieni wrzecionowatych przebiegają poziome przewody żywiczne (tabl. 4.5C, D).

Promienie składają się z 2 typów komórek: parenchymatycznych i cewek poprzecznych, które występują w szczytowych częściach promienia (tabl. 4.6B, D) lub w jego



środku (tabl. 4.6A, C). Wewnętrzne ściany cewek promieni są grubo ząbkowane (tabl. 4.6C, D). U sosny zwyczajnej stosunek obu typów komórek w promieniu wynosi 1:1, podczas gdy np. w drewnie *Picea abies* 1:4, co sprawia, że przesiąkliwość drewna wzdłuż promienia u sosny jest około 5-krotnie wyższa niż u świerka (LIESE i BAUCH 1967).

Wysokość promienia jest zróżnicowana; wyrażona przez liczbę komórek wynosi od 1 do 12. Rzadko spotyka się promienie wyższe.

Większość cech mikroskopowych drewna sosny zmienia się w obrębie pojedynczego drzewa. Szerokość słoja i udział w nim drewna późnego maleją od nasady ku wierzchołkowi drzewa. U nasady ponad 100-letniego pnia, w zewnętrznej jego części, udział drewna późnego jest np. większy niż w strefie korony i wynosi około 30%, a w strefie korony około 10% (Sanio 1873-74). Przeciętna długość cewki wzrasta od rdzenia na zewnątrz do około 60-80 roku na jednym poziomie pnia lub gałęzi, po czym ustala się, wykazując wahania wynikające z oddziaływania czynników, które wpływają na wielkość promienistego przyrostu drewna. Długość cewki jest bowiem negatywnie skorelowana z szerokością słoja (m. in.: BANNAN 1965; SCHULTZE-DEWITZ 1965; STRICKLAND i GODDARD 1966).

Przeciętna długość cewki zmienia się wzdłuż pnia, w jednym i tym samym słoju: większa się od nasady pnia do nasady korony po czym maleje ku wierzchołkowi drzewa. W pojedynczym słoju rośnie od drewna wczesnego do późnego i w pobliżu granicy słoja nieznacznie zmniejsza się. Ten spadek długości jest spowodowany nagromadzeniem antyklinalnych (pseudotranswersalnych) podziałów komórek kambium w końcowym okresie jego sezonowej działalności (BANNAN 1965).

Podobny jest charakter zmiany stycznej i promienistej średnicy cewki. Zakres zmiany promienistej średnicy jest przy tym większy niż stycznej, zarówno na jednym poziomie pnia, jak i na różnych wysokościach, w jednym i tym samym słoju rocznym. Średnica promienista cewki w obrębie pojedynczego

słoja najpierw powiększa się, a w kierunku granicy słoja maleje.

Ostateczna wielkość komórki ksylemu, a także grubość ściany zależą od przebiegu cyklu rozwojowego komórki, obejmującego 3 fazy: podziału, promienistego wzrostu i dojrzenia. Skrócenie czasu przebywania komórki w fazie wzrostu powoduje powstawanie komórek o mniejszej średnicy, a wydłużenie czasu przebywania komórki w fazie dojrzenia sprzyja odkładaniu grubszego pokładu wtórnej ściany komórkowej. Jedno i drugie prowadzi do powstawania typowych cewek drewna późnego (WODZICKI 1971).

Wewnątrzsobniczym zmianom ulegają też wymiary promieni. W słojach przyrzedzeniowych w kilkudziesięcioletnim pniu nie spotyka się promieni wyższych niż 7-komórkowe (przeważają promienie 1-5-komórkowe), podczas gdy w słojach zewnętrznych w tym samym pniu liczne są promienie nawet kilkunastokomórkowe (ČAVČAVADZE 1979).

Drewno sosny należy do twardełowych. Strefa bielu w około 100-letnim pniu, na wysokości pierśnicy, obejmuje około 35 zewnętrznych słoików rocznych przyrostów (NEČESANÝ 1966).

U sosny, w wyniku naprężeń powstałych pod wpływem różnych czynników (silne wiatry, okiść śniegowa, zalewanie), w pniu i w gałęziach tworzy się drewno kompresyjne (WESTING 1965; NEČESANÝ i OBERLANDEROVA 1967; SHELBOURNE i RITCHIE 1968; YAMAMOTO i KOZŁOWSKI 1987 oraz inni). Różni się ono od drewna normalnego szeregiem cech budowy mikroskopowej i submikroskopowej, które decydują o właściwościach fizycznych i mechanicznych drewna. Cewki drewna kompresyjnego są krótsze od porównywalnych z nimi pod względem położenia cewek drewna normalnego; w przekroju są zaokrąglone, czego następstwem są przestąpienia międzykomórkowe, których nie ma w drewnie normalnym. Ściany cewek drewna kompresyjnego są grubsze, mają liczne szczelinowe spękania, we wtórnej ścianie brak jest pokładu wewnętrznego (S3), a pok-



ład środkowy (S2) jest silniej rozwinięty i zdrewniały niż w drewnie normalnym (NEČESANÝ 1961).

U sosny zwyczajnej istnieje bezpośredni przyczynowy związek pomiędzy tworzeniem się drewna kompresyjnego a stężeniem niektórych fitohormonów, głównie IAA (NEČESANÝ 1958; HEJNOWICZ i TOMASZEWSKI 1969 oraz inni).

#### 4.1.5. ROZWÓJ I BUDOWA KORZENIA

Merystem wierzchołkowy korzenia sosny zwyczajnej, podobnie jak u większości innych przedstawicieli klasy *Coniferae*, ma jedno centrum komórek inicjalnych (tabl. 4.17B, C), zapoczątkowujących rozwój wszystkich prakanek twórczych, czyli histogenów. Są nimi: kalyptragen inicjujący rozwój czapeczki, plerom tj. przyszyły walec osiowy oraz peryblem dający początek korze pierwotnej, a protoderma – epidermie. Zewnętrzne części czapeczki w miarę wzrostu korzenia złuszcza się, a w okresie zimowego spoczynku korkowacją. Powstająca w ten sposób pochwa skorkowaciałych komórek, tzw. metakutis, stanowi zabezpieczenie delikatnych tkanek wierzchołkowej części korzenia przed niekorzystnymi wpływami środowiska zewnętrznego. Metakutis sięga aż do strefy wydłużania korzenia, gdzie łączy się ze skorkowaciałą endodermą. Po wznowieniu wzrostu korzenia metakutis w tej strefie ulega rozerwaniu i wraz ze złuszczałymi się warstwami czapeczki zostaje zrzucony. Przed kolejną fazą spoczynku wykształca się nowy metakutis. W krótkich korzeniach sosny pierścienie metakutisu wyznaczają granice kolejnych faz wzrostu korzenia (PLAUT 1910).

Korzeń sosny zwyczajnej jest diarchiczny; występują w nim 2 pasma pierwotnego floemu i ksylemu, z których każde jest dwoiste i obejmuje w kształcie litery V pierwotny przewód żywiczny. Kambium zakłada się po zewnętrznej stronie ksylemu i wewnętrznej floemu, w wyniku czego pierścień kambium oglądany na przekroju poprzecznym korzenia ma początkowo przebieg falisty. Z cza-

sem, w wyniku nierównomiernie rozłożonej aktywności kambium (większej do wewnątrz) przyjmuje postać regularnego cylindra.

Ksylem wtórny korzenia ma budowę podobną do pnia. Rozmiary komórek zmieniają się również w podobny sposób. Jednak wartości maksymalne są w ontogenezie korzenia osiągnięte znacznie wcześniej. Długość cewki, np. rośnie na jednym poziomie, w kierunku od osi na zewnątrz w ciągu około 10 lat, po czym spada i około 30 roku ustala się (SANIO 1872). (W pniu przeciętna długość cewki wzrasta do około 60-80 roku – SCHULTZE-DEWITZ 1965 lub dłużej – HARTIG, cyt. SCHULTZE-DEWITZ 1965.)

Przeciętne wymiary cewki w korzeniu są takie same lub nieco większe niż w pniu. Znaczne są jednak pod tym względem różnice w obrębie korzenia poziomego; w jego części odsłoniętej cewki są węższe i krótsze niż w części pograżonej w glebie. Różnice, w przypadku niektórych cech, sięgają nawet 50-60% (FAYLE 1968).

W korzeniach sosny występuje drewno kompresyjne. Tworzy się ono po dolnej stronie poziomo rosnącego korzenia, którego część górna jest odsłonięta. W korzeniach rosnących pionowo i w korzeniach poziomych, lecz znajdujących się całkowicie w glebie, drewno kompresyjne nie tworzy się (FAYLE 1968).

#### 4.1.6. ROZWÓJ I BUDOWA LIŚCIA

DOAK (1935) wyróżnia u sosen kilka nacie wyspecjalizowanych typów organów pochodzenia liściowego, z których najważniejsze są:

1. Liścienie.
2. Liście pierwotne (igły), rozmieszczone pojedynczo na łodydze siewki.
3. Łuski pąkowe: płone, bez pąków pachwinowych i płodne, czyli wspierające pąki pachwinowe.
4. Łuski krótkopędowe, tworzące wokół igieł pochewkę.
5. Liście właściwe, czyli igły lub szpilki.



6. Łuski nasienne, każda z dwoma megasporofilami.

7. Mikro- i megasporofille.

W niniejszym rozdziale omówione są głównie liście właściwe, czyli igły.

Związki igieł, inicjowane na wierzchołku krótkopędu na przełomie sierpnia i września, tj. w końcowej fazie działalności merystemu wierzchołkowego krótkopędu, osiągają przed zimą długość około 1 mm. Wydłużanie igieł, wznowione na wiosnę następnego sezonu, trwa do końca lipca.

Ustawienie igieł na krótkopędzie w stosunku do pędu macierzystego może być równoległe, prostopadłe lub skośne. W przebadanych przez DOAKA (1935) krótkopędach sosny zwyczajnej 62% ogólnej ich liczby miało płaszczynę łączącą osie obu igieł ustawioną prostopadłe w stosunku do pędu macierzystego, a 23% równoległe. Sposób ustawienia igieł jest prawdopodobnie następstwem umiejscowienia na wierzchołku krótkopędowym pierwszych podziałów peryklinalnych (stycznych do powierzchni wierzchołka), prowadzących do powstania uwypukleń primordiów liściowych, a nie skręcania się osi krótkopędu w jego późniejszym rozwoju.

Zarys poprzecznego przekroju igły, w środkowej części, jest półkolisty (tabl. 4.7A). Epiderma jest jednowarstwowa; jej komórki są grubościennie, z silnie zredukowanym światłem komórkowym i charakterystycznymi szczelinowymi przewężeniami skierowanymi ku narożnikom komórki. Epidermę pokrywa gruby nabłonek (kutykula). Jego grubość wynosi średnio 3  $\mu\text{m}$  (NESTEROVIĆ i in. 1986). Pod epidermą znajduje się jednowarstwowa hypoderma, która na bocznych krawędziach igły składa się zwykle z 2 warstw komórek. Kontakt ze środowiskiem zewnętrznym umożliwiają aparaty szparkowe, rozmieszczone po obu stronach igły. Aparaty szparkowe rozwijają się również w łuskach pąkowych (tabl. 4.3C). Po górnej, dosiowej czyli brzusznej stronie igły aparatów szparkowych jest więcej na jednostce powierzchni niż po dolnej (odosiowej czyli grzbietowej) stronie. Na 1  $\text{mm}^2$  powierzchni igły po stronie doosiowej znajduje się np. 116

aparatów szparkowych, a po stronie odosiowej 84 (NESTEROVIĆ i in. 1986). Liczba aparatów szparkowych zależy od długości igły, ale ich zagęszczenie tej zależności nie wykazuje. W obrębie igły zagęszczenie aparatów szparkowych maleje od środka ku szczytowi igły i ku jej nasadzie (ŻELAWSKI i GOWIN 1967).

W budowie aparatu szparkowego wyróżniają się dwie komórki szparkowe o nerkowatych kształtach oraz 6 komórek przyszparkowych, nie różniących się od innych komórek epidermy. Pomiedzy komórkami szparkowymi istnieje wąska szczelina (szparka), przechodząca ku wnętrzu igły w rozległą przestrzeń międzykomórkową (jamę przeddechową), wchodząca w skład systemu przestrzemi międzykomórkowych miększu asymilacyjnego.

Miększu asymilacyjny (mezofil) jest jednorodny. Ściany komórek są silnie pofałdowane, z wyrostkami skierowanymi do wnętrza komórki (tabl. 4.7E), dzięki czemu znacznie powiększa się powierzchnia zewnętrznej błony cytoplazmatycznej, co ma duże znaczenia dla procesów fotoasymilacyjnych. W mezofilu występują przewody żywiczne (tabl. 4.7A, B), w liczbie od kilku do kilkunastu (NESTEROVIĆ i in. 1986; SCHÜTT i HATTEMER 1959), a nawet więcej (CHIRA 1964 – do 25, SOKOŁOWSKI 1931 – do 30). Liczba przewodów wzrasta z wiekiem drzewa (m. in. PETRENKO 1967). Na poprzecznym przekroju igły z drzewa 3-letniego znajdowało się od 2 do 11 przewodów żywicznych, a w igłach drzew starszych 5-14. Liczba przewodów maleje od środka igły ku szczytowi (i ku jej nasadzie).

U sosny zwyczajnej przewody żywiczne występują prawie wyłącznie pod hypodermą i są otoczone komórkami sklerenchymatycznymi (tabl. 4.7A, B). W pojedynczych przypadkach są rozmieszczone w głębszych pokładach miększu asymilacyjnego. Przewody żywiczne są wysłane cienkościennymi komórkami wydzielniczymi.

Cylinder centralny w igle jest oddzielony od mezofilu parenchymatyczną pochwą wokółwiązkową (tabl. 4.7A). W skład cylindra wchodzi 2 wiązki naczyniowe otoczone tkanką transfuzyjną (tabl. 4.7D). W wiązce



TABLICE 4.1 – 4.17.



**Tablica 4.1. Budowa zawiązka pędu**

- A – połowa marca; centralny przekrój podłużny
- B – wierzchołek terminalny zimą; centralny przekrój podłużny
  - cp – płyta kolenchymatyczna
- C – fragment łuski wspierającej
  - rd – przewód żywiczny
- D – zawiązek pędu w strefie krótkopędowej; przekrój poprzeczny; początek maja
  - ds – krótkopęd

- E – dolne łuski pełne; przekrój podłużny; połowa marca
- F – zawiązek pędu w strefie łusek terminalnych; przekrój poprzeczny; połowa kwietnia

**Tablica 4.2. Zawiązek pędu na przekroju podłużnym**

- A – początek czerwca
- B – połowa lipca
- C – fragment nasadowej części wierzchołka terminalnego (tabl. 4.1B)
  - cp – płyta kolenchymatyczna

- D – dezintegracja komórek płyty kolenchymatycznej; druga połowa maja

**Tablica 4.3. Zawiązki liściowe na przekroju poprzecznym**

- A – krótkopęd; połowa kwietnia
  - sc – łuska wspierająca
  - p – łuska profilowa
  - c – łuska katafillowa
  - l – zawiązek igły

- B – długopęd; połowa marca
  - oznaczenia jak w A
- C – aparat szparkowy w górnej (odosiowej) epidermie łuski wspierającej krótkopęd; początek maja

**Tablica 4.4. Wierzchołek terminalny i jego strefy**

- A – wierzchołek terminalny boczego pąka; centralny przekrój podłużny; połowa kwietnia
  - dy – strefa dystalna
  - ps – strefa proksymalna
- B – wierzchołek terminalny; centralny przekrój podłużny; połowa czerwca
- C – sezonowa zmiana przeciętnych wymiarów wierzchołka terminalnego i jego stref w pąku terminalnym

- D – wierzchołek zawiązka krótkopędu w początkowej fazie rozwoju; początek lipca
  - sc – łuska wspierająca
- E – zawiązek długopędowego pąka boczego; połowa kwietnia

**Tablica 4.5. Ksylem wtórny; przekrój poprzeczny (A, B) i podłużny – styczny (C, D)**

- rd – przewód żywiczny

**Tablica 4.6. Ksylem wtórny; przekrój podłużny – promienisty**

- rt – cewki promienia
- rp – komórki parenchymatyczne promienia

- tr – trabekule
- bp – jamki lejkowate z pasemkami Sanio

**Tablica 4.7. Budowa igły**

- A – środkowa część igły; przekrój poprzeczny
  - en – pochwa wokółwiązkowa
- B – fragment igły; przekrój poprzeczny
- C – wiązka naczyniowa
  - fl – floem
  - x – ksylem
  - f – włókna międzywiązkowe
  - tt – tkanka transfuzyjna

- D – fragment igły; przekrój podłużny
  - tt – tkanka transfuzyjna
- E – mezofil
  - me – komórki mezofilu z wyrostkami ścian
  - en – pochwa wokółwiązkowa

**Tablica 4.8. Męskie pąki kwiatowe w różnych fazach rozwoju; przekrój podłużny**

- mc – mikrostrombale
- A, B – zima
- C – początek maja

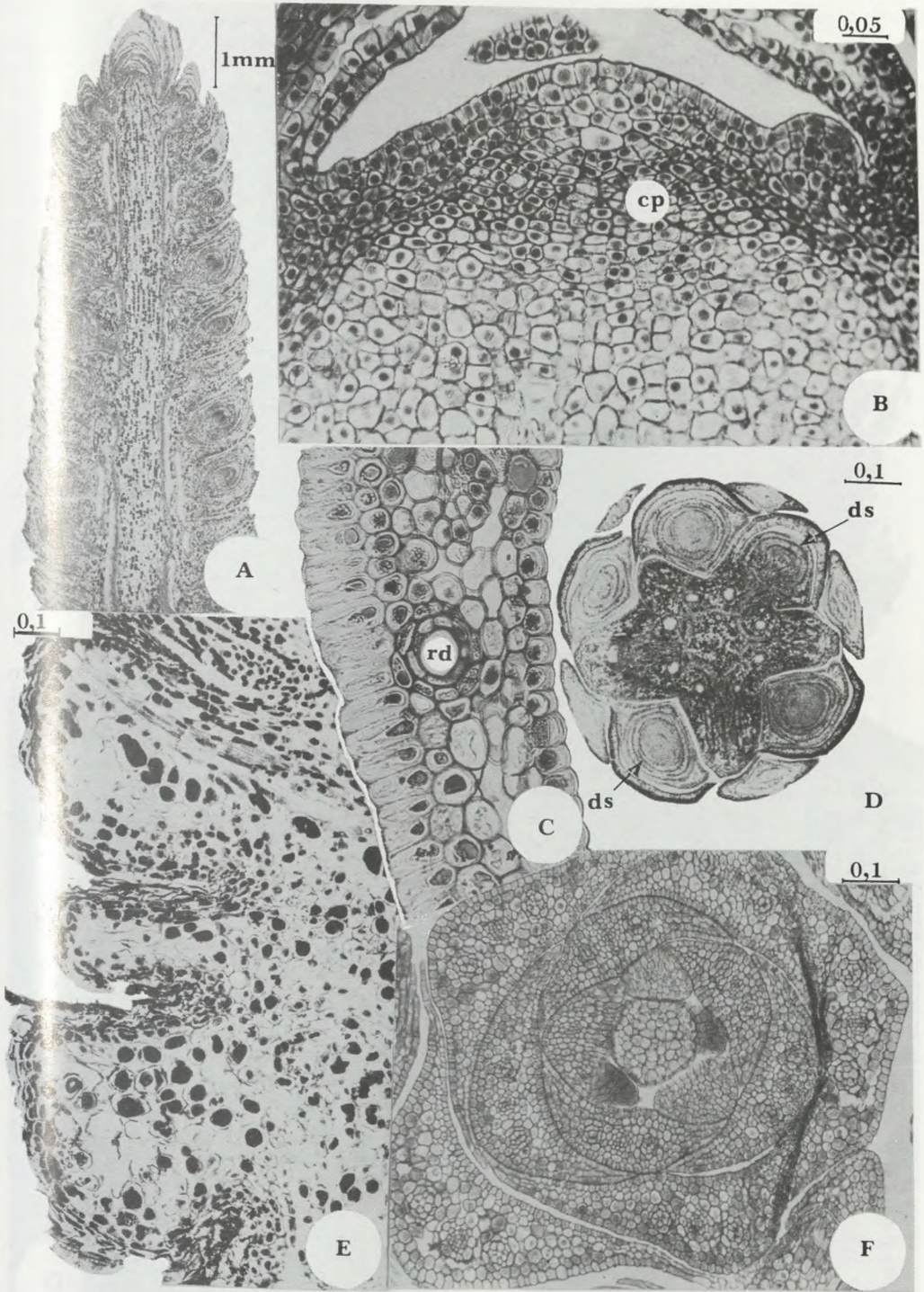
- D – początkowa faza różnicowania męskich kwiatów; początek sierpnia
- E – różnicowanie mikrosporangiów; połowa sierpnia

**Tablica 4.9. Rozwój kwiatu męskiego**

- A – koniec czerwca
- B – inicjowanie łusek katafillowych (c); połowa lipca
- C – jak B, połowa sierpnia
- D – inicjowanie mikrosporofili; połowa sierpnia

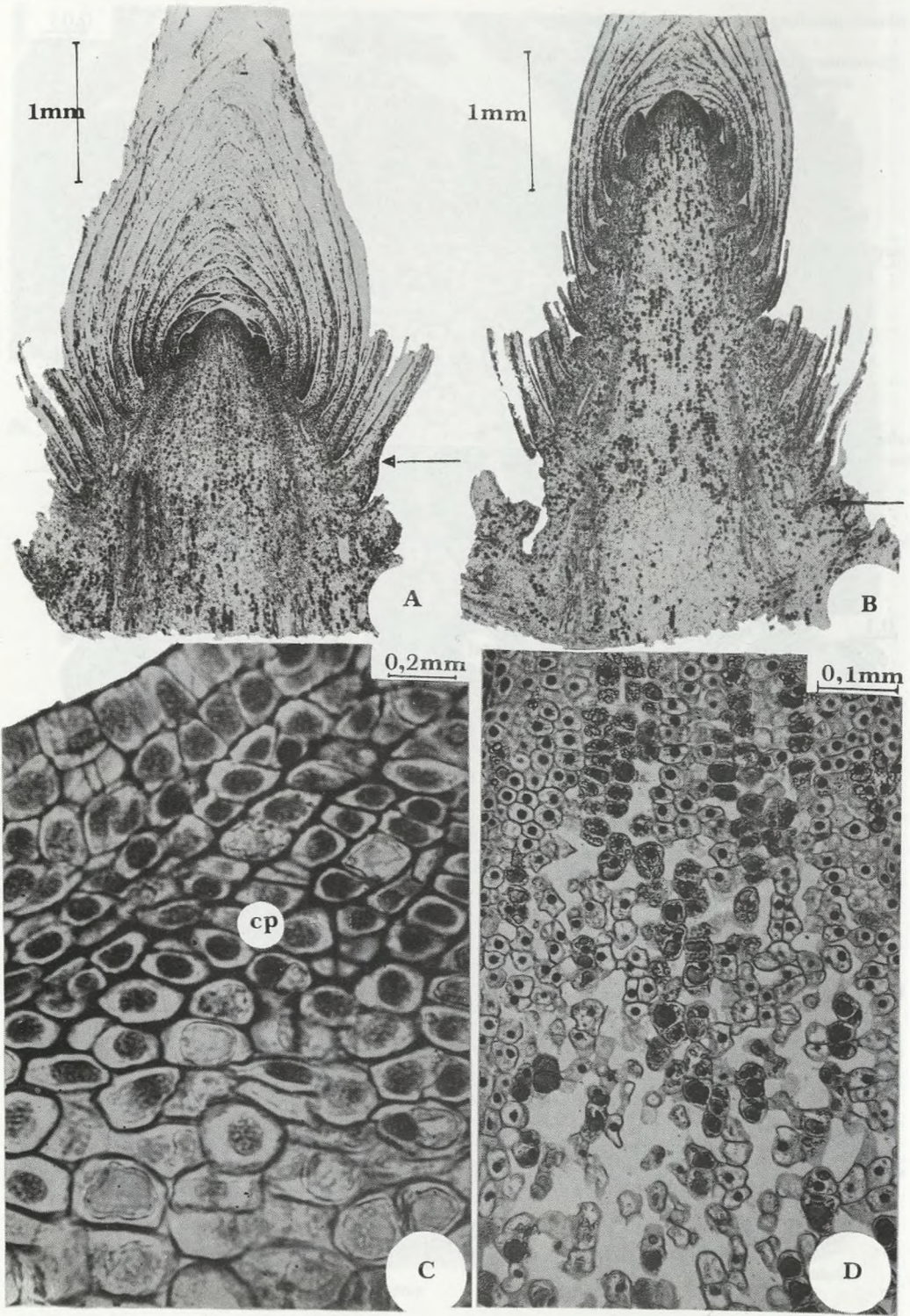
- E – jak D, początek września
  - m – mikrosporofil
- F – różnicowanie mikrosporangiów; połowa września



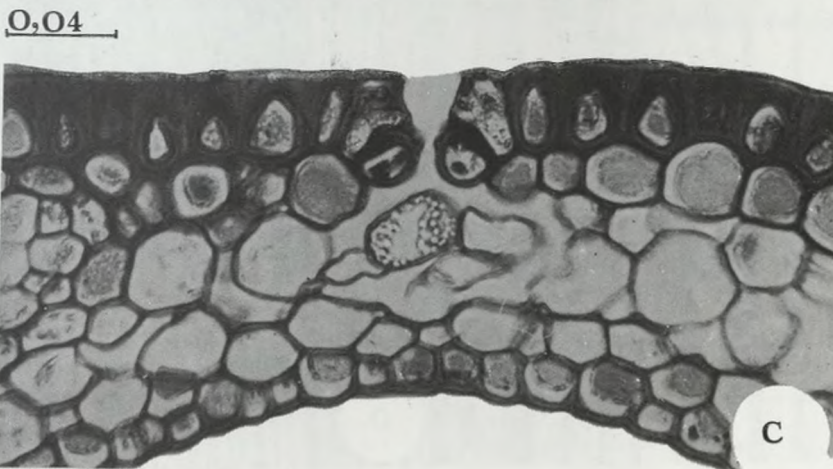
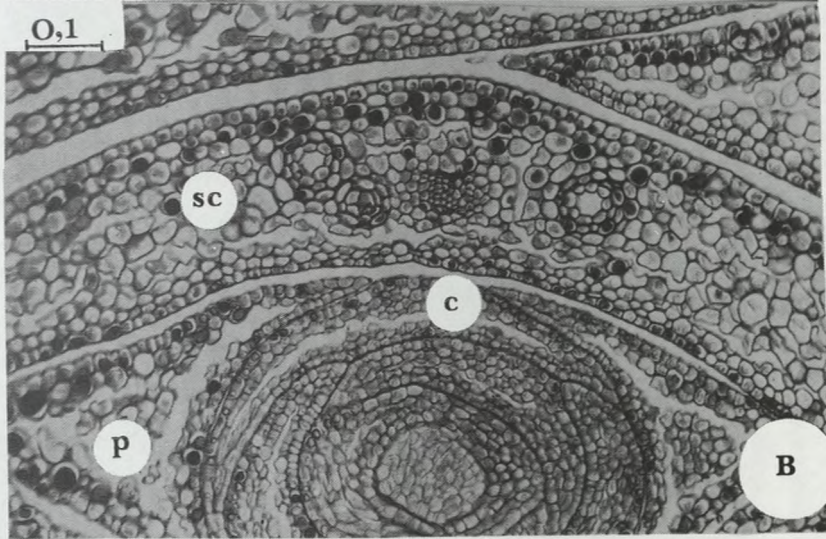
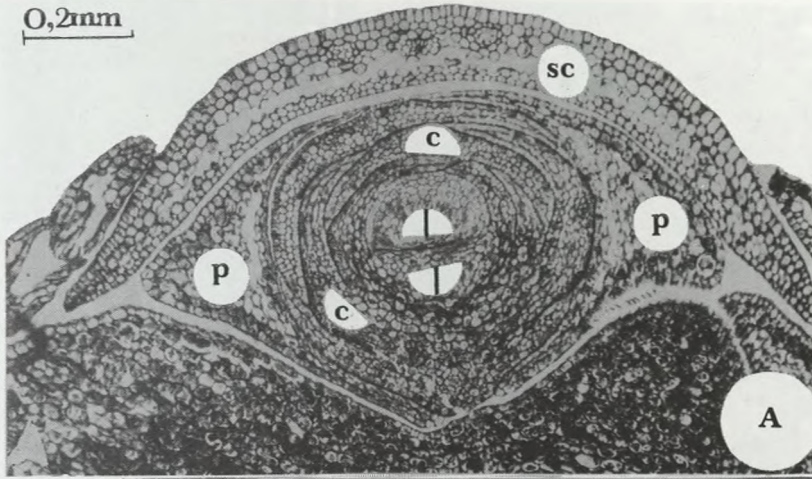




TABLICA 4.2.



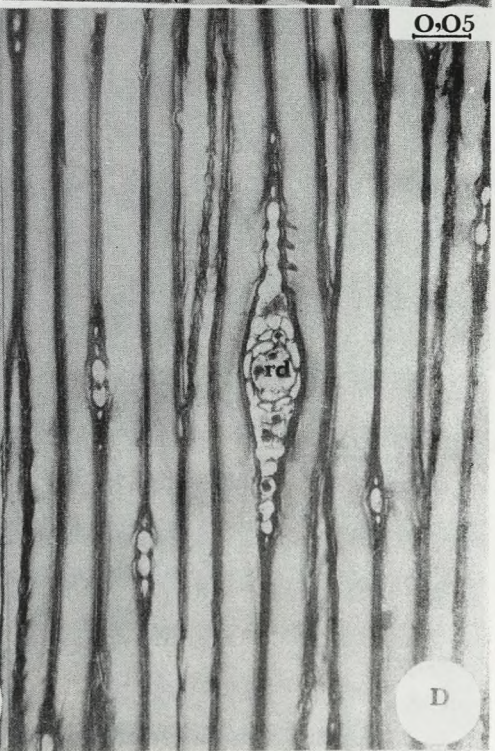
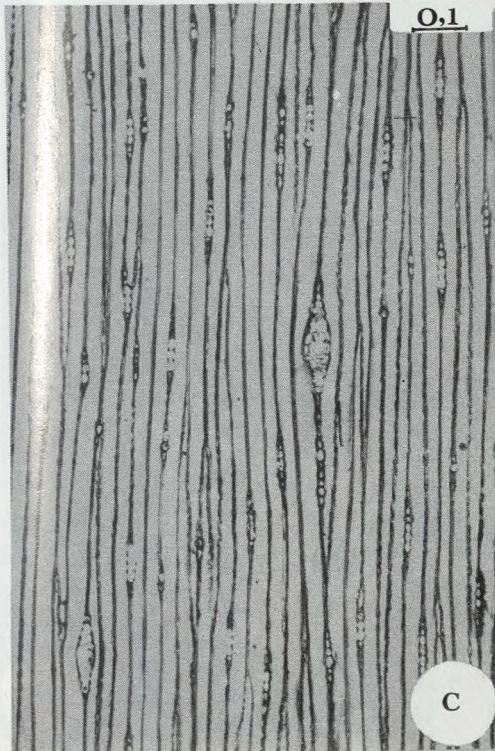
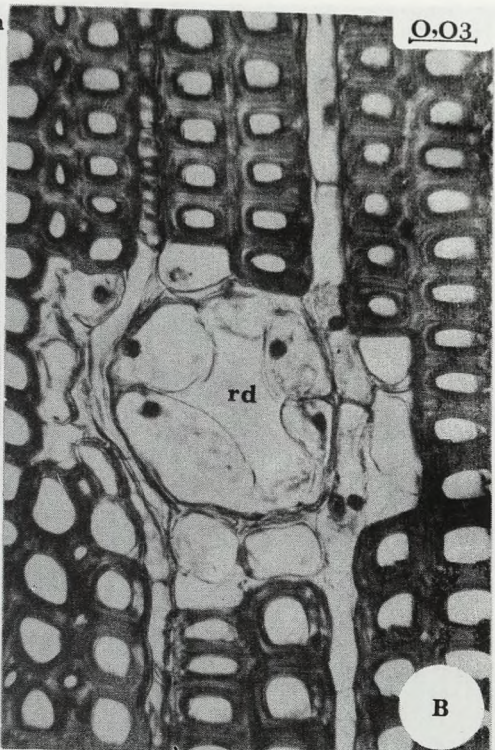
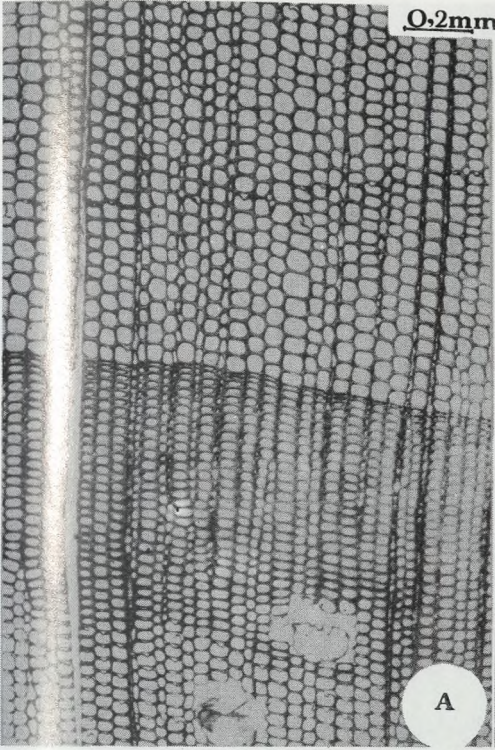






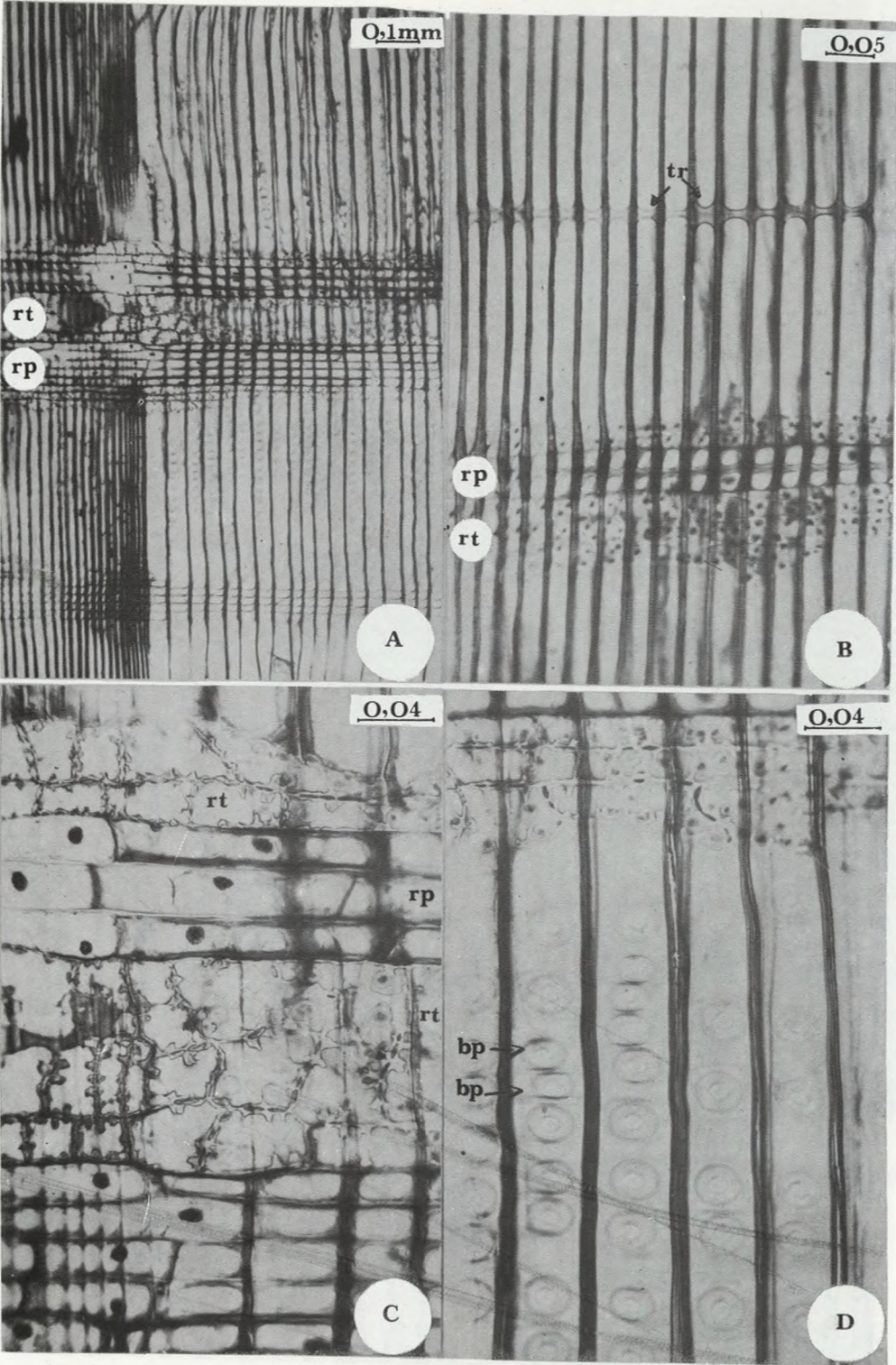




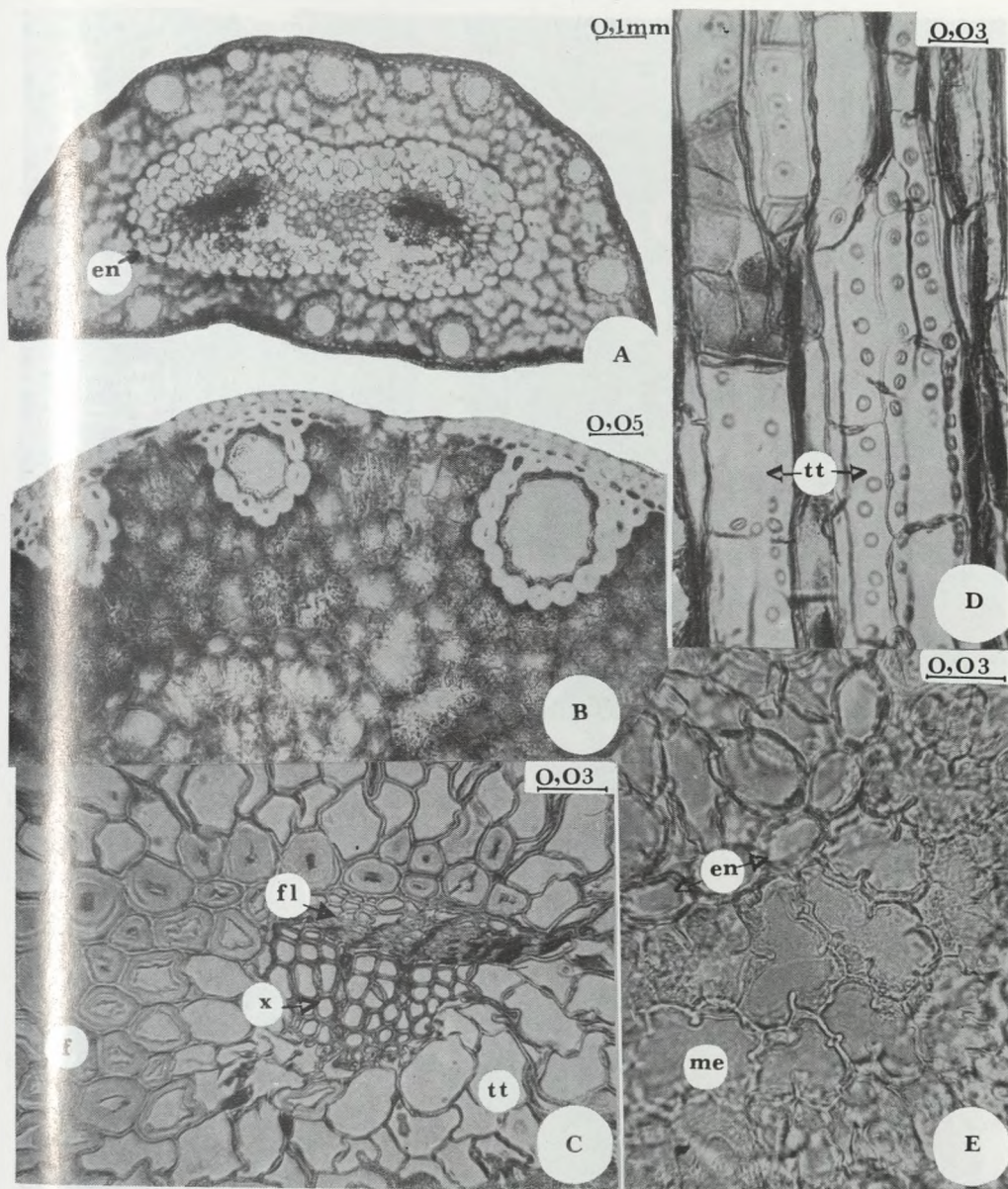




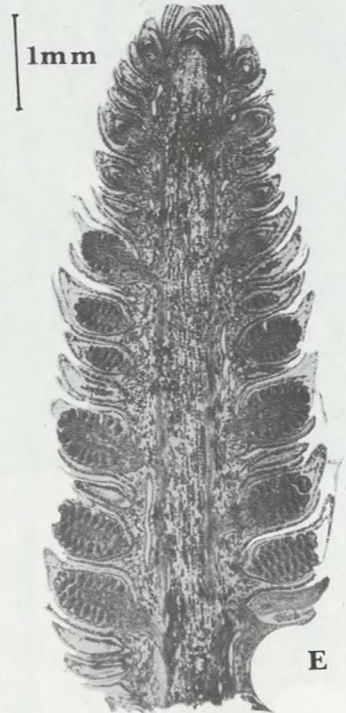
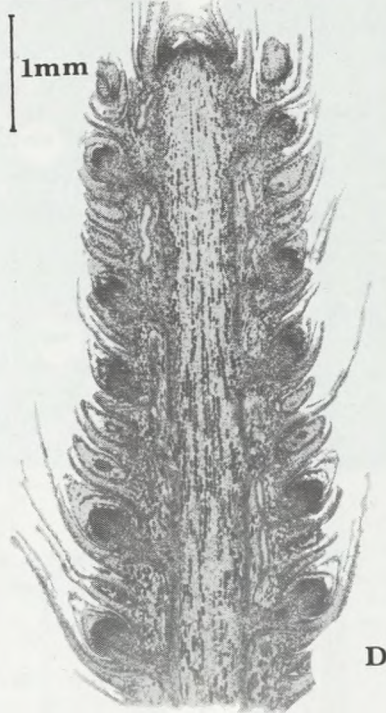
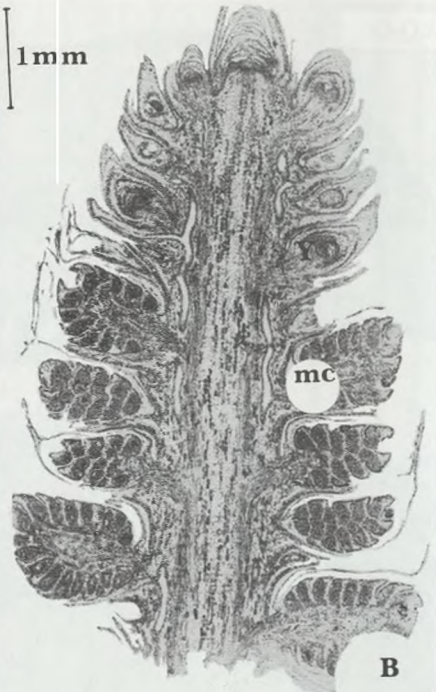
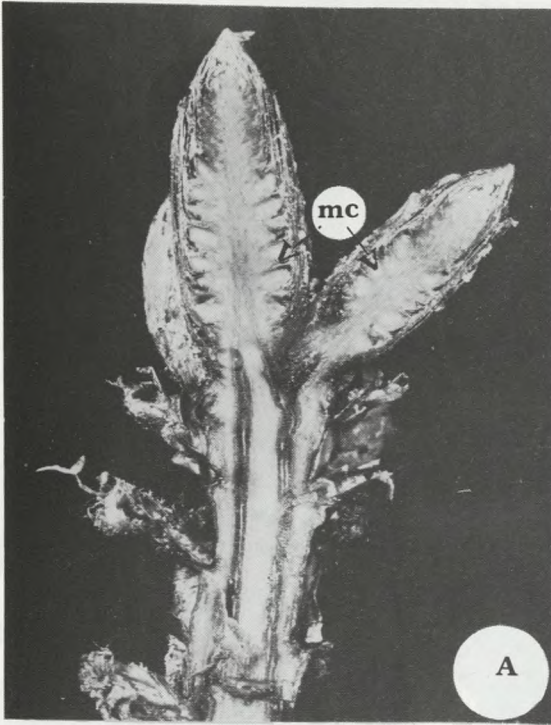
TABLICA 4.6.



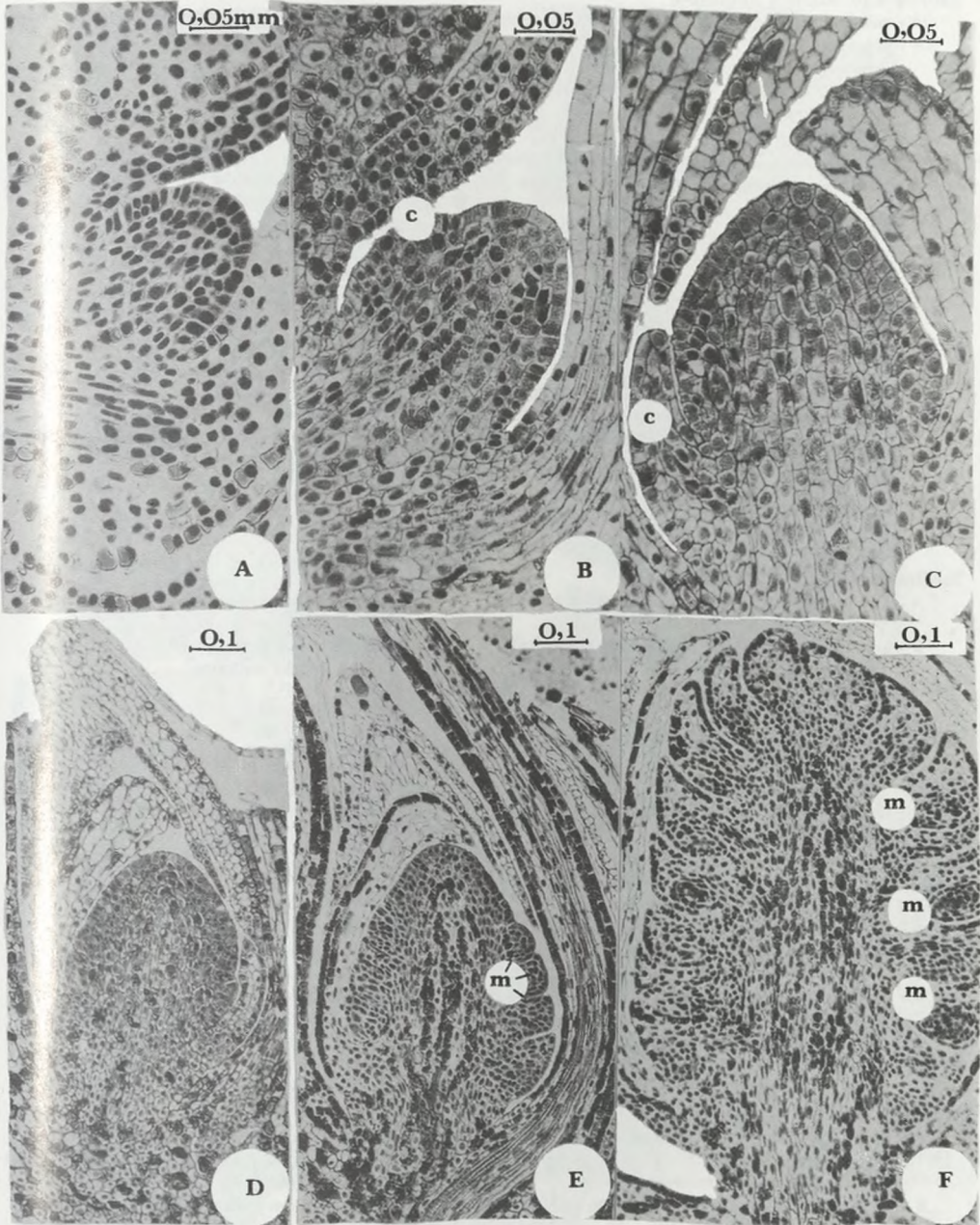














**Tablica 4.10. Rozwój mikrospor**

- A – mikrosporofite; przekrój poprzeczny; 28 kwiecień
- B – fragment mikrosporofila („x” na fot. A); jednokomórkowe mikrospory
- C – podziały mitotyczne komórek archesporialnych; połowa marca

- D – pierwszy podział mejotyczny komórek macierzystych mikrospor
- E – tetrazy mikrospor

**Tablica 4.11. Rozwój żeńskiej szyszczyki kwiatowej; przekrój podłużny**

- A – zawiązek szyszczyki (s) w długopędowej strzecie pąka; zima
- B – zawiązek szyszczyki (s); koniec marca
- C – zawiązek szyszczyki (s); zima

- D – fragment szyszczyki z łuskami nasiennymi (os) i łuską wspierającą (bs) około 2 tygodnie po zapyleńiu; początek czerwca

**Tablica 4.12. Rozwój zalążka po zapyleńiu**

- A – kilka dni po zapyleńiu; 28 maj
  - n – ośrodek
  - ms – ziarno pyłku
  - mgs – megaspora po I podziale mejotycznym
- B – około 11 miesięcy po zapyleńiu; połowa kwietnia; obraz powierzchniowy wolnojądrowego megagametofitu
  - n – ośrodek
  - g – megagametofit
  - t – tapetum

- C – około 12 miesięcy po zapyleńiu; połowa maja
  - mi – mikropylarna część ośrodka
  - in – osłonka (integument)
  - g – megagametofit
  - t – tapetum
- D – megagametofit w fazie odkładania ścian komórkowych; koniec maja

**Tablica 4.13. Rozwój archegonium**

- A – komórki macierzyste archegonium (cia) przed podziałem; koniec maja
- B – komórka archegonialna (a) w początkowej fazie rozwoju (po oddzieleniu się komórki szynnej); koniec maja

- C – silnie zwakuolizowane komórki centralne; połowa czerwca
  - nc – komórki szynne
  - cc – komórka centralna

**Tablica 4.14. Rozwój komórki jajowej**

- A – połowa czerwca
  - cc – komórka centralna
- B – szczytowa część ośrodka zniszczona przez rosnące łagiewki pyłkowe; połowa czerwca
  - j – jądro komórki łagiewkowej

- C, D – archegonium po podziale komórki centralnej na jajową (ec) i kanałowo-brzuszną (vc); druga połowa czerwca
  - nc – komórki szynne

**Tablica 4.15. Budowa megagametofitu (A – C) i ośrodka (D)**

- A – silnie perforowana wspólna ściana archegonium i otaczających ją komórek tapetum (t); druga połowa czerwca
- B – wielkojądrowe komórki tapetum (t)
- C – bezpośrednio przed zapłodnieniem; niezniszczone komórki szynne (nc); przekrój poprzeczny
  - nc – komórki szynne

- D – mikropylarna część ośrodka tuż ponad megagametofitem; przekrój poprzeczny
  - sm – ściana ośrodka
  - in – osłonka

**Tablica 4.16. Rozwój prazarodka**

- A – po podziale zygoty; 27 czerwiec
  - npe – jądra prazarodka
  - d – degenerujące archegonium
- B – degenerująca komórka jajowa (ec); 26 czerwiec

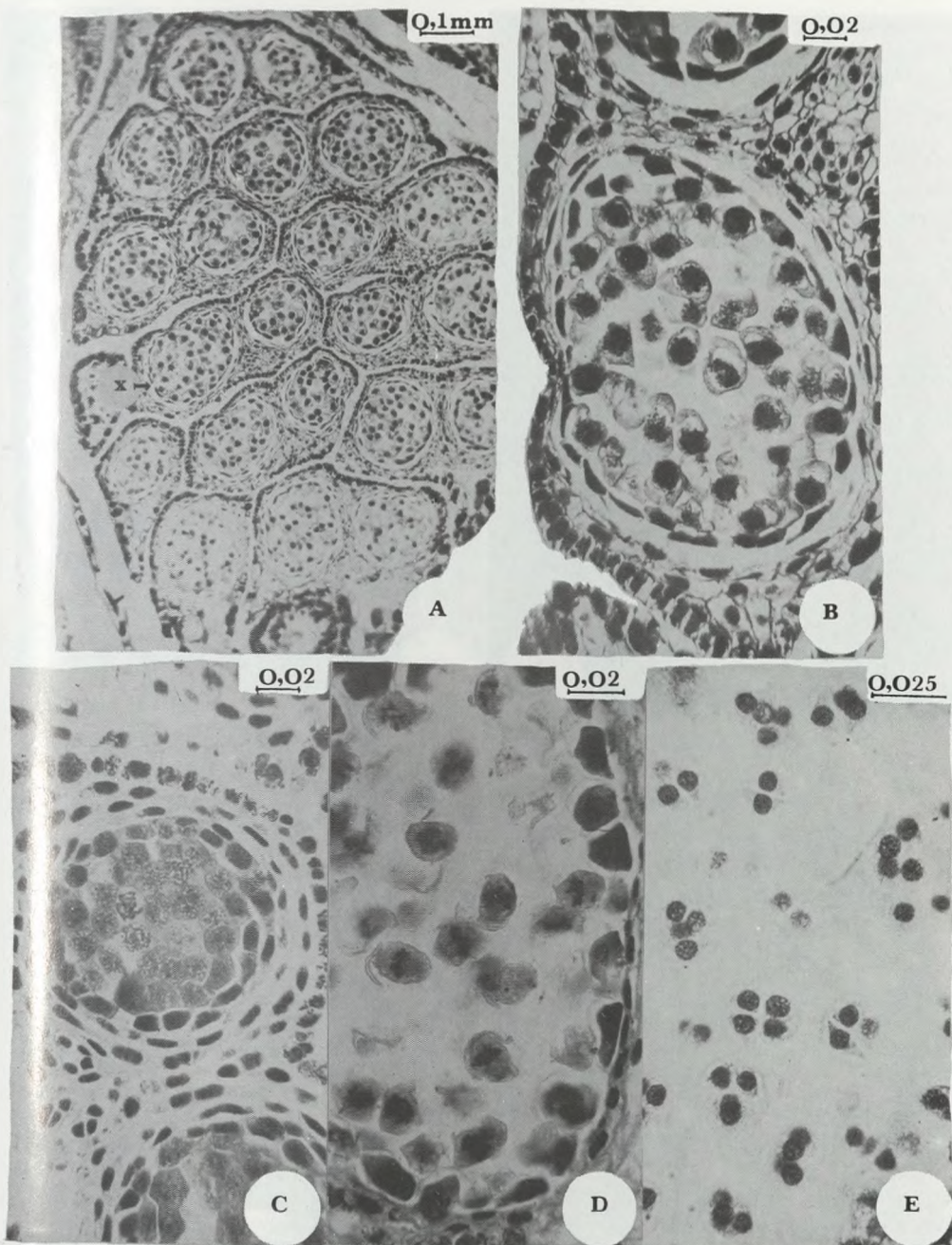
- C – czterojądrowy prazarodek otoczony neocytoplazmą, w czasie podziału jąder (na zdjęciu widoczne są tylko 2 z 4 jąder)
- D – ośmiokomórkowy, dwupiętrowy prazarodek (pe); widoczne są tylko 4 z 8 komórek; 30 czerwiec

**Tablica 4.17. Rozwój zarodka**

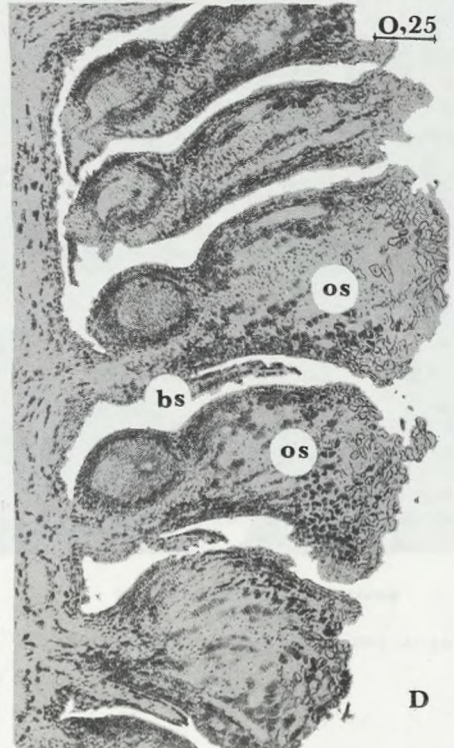
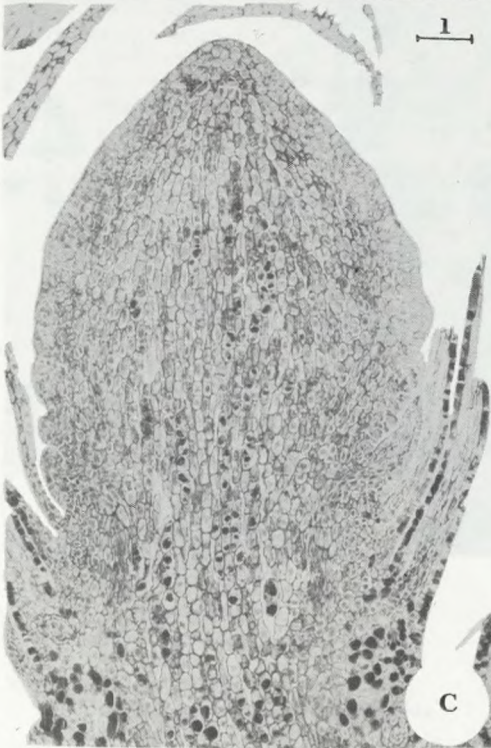
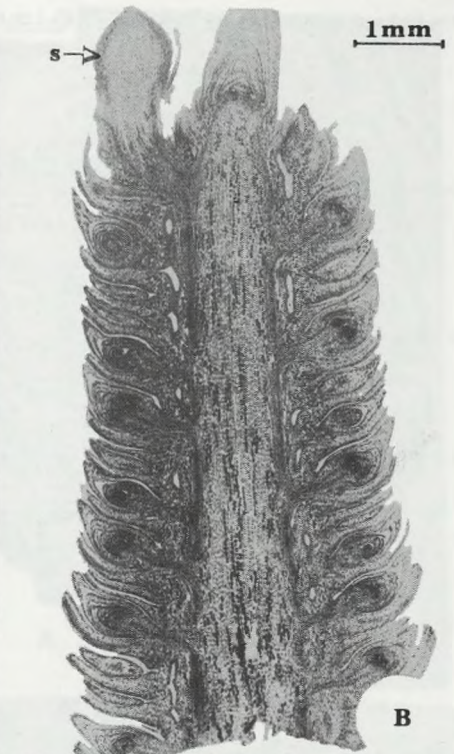
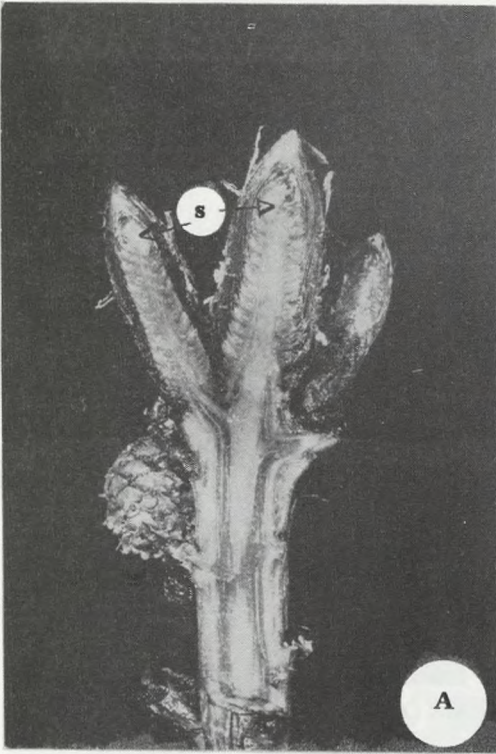
- A – około 3 tygodnie po zapłodnieniu
  - g – megagametofit
- B – około 5 tygodni po zapłodnieniu
  - cl – liścienie
  - g – megagametofit
  - ia – inicjały apikalne wierzchołka pędu

- ri – inicjały wierzchołka korzenia
- rc – czapeczka korzeniowa
- C – około 2 miesiące po zapłodnieniu (druga połowa sierpnia) (objaśnienia jak w B)

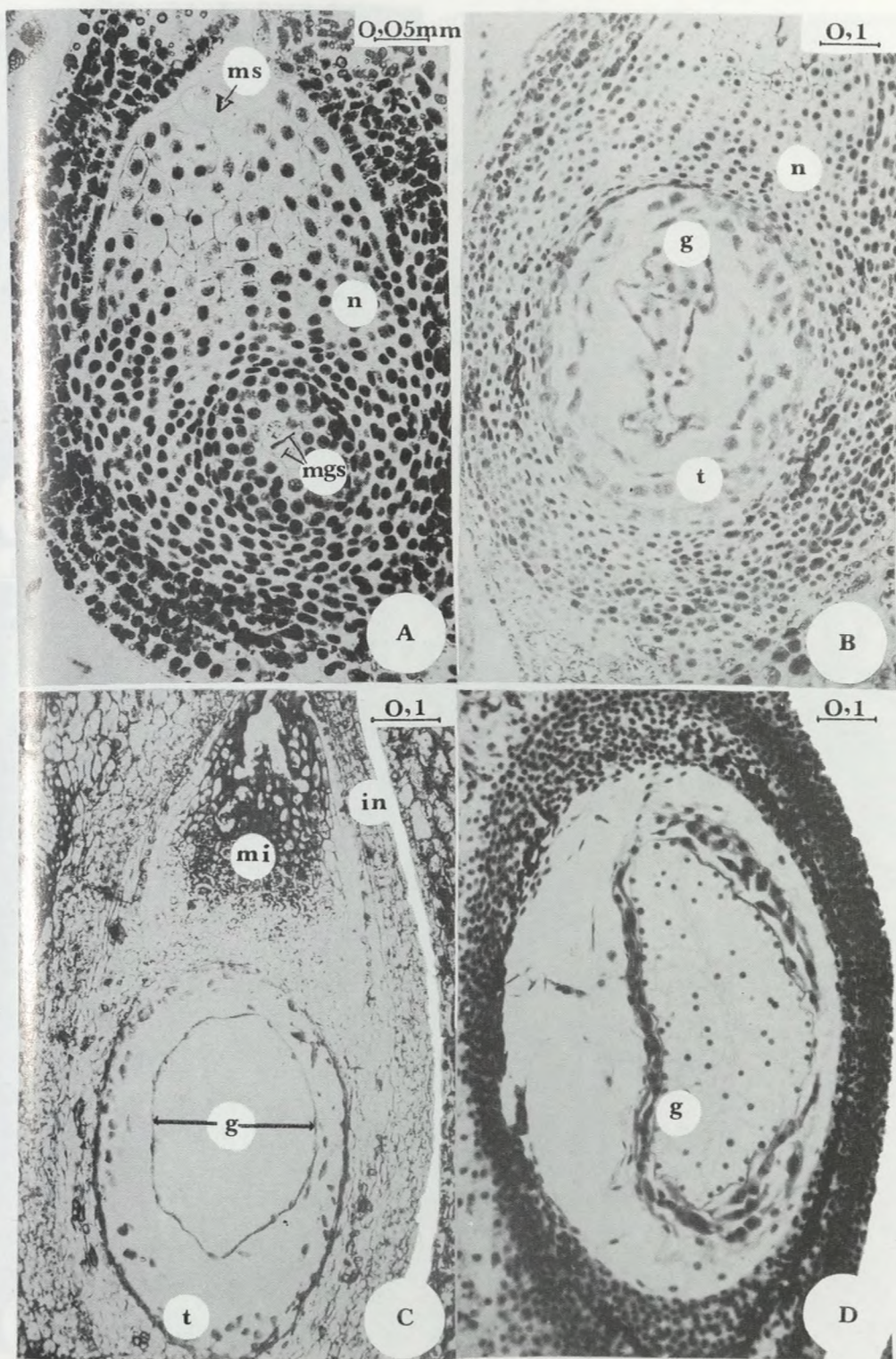




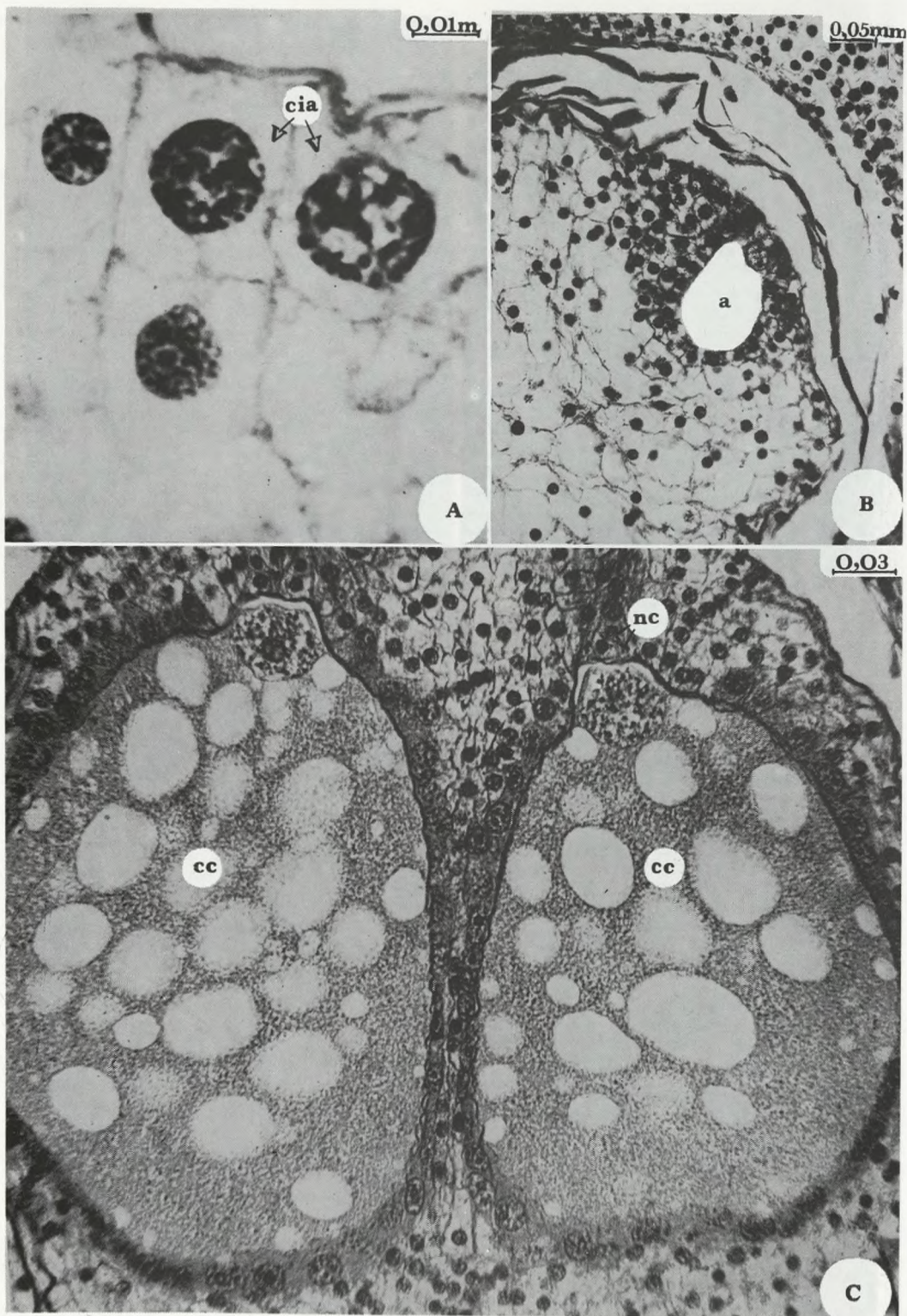




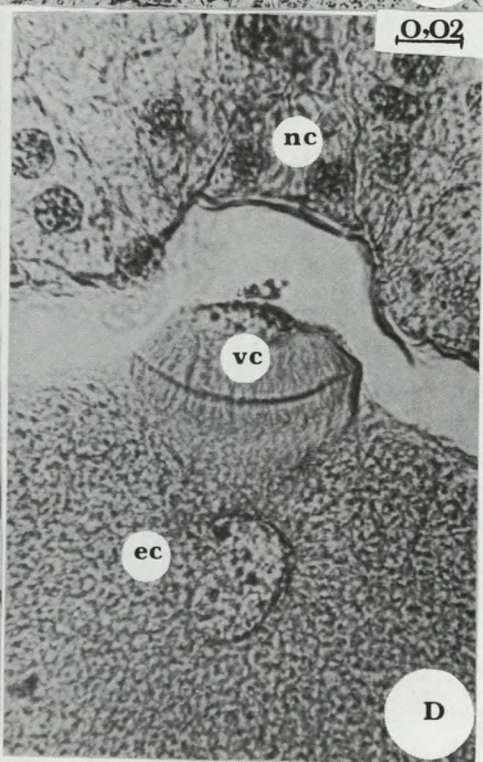
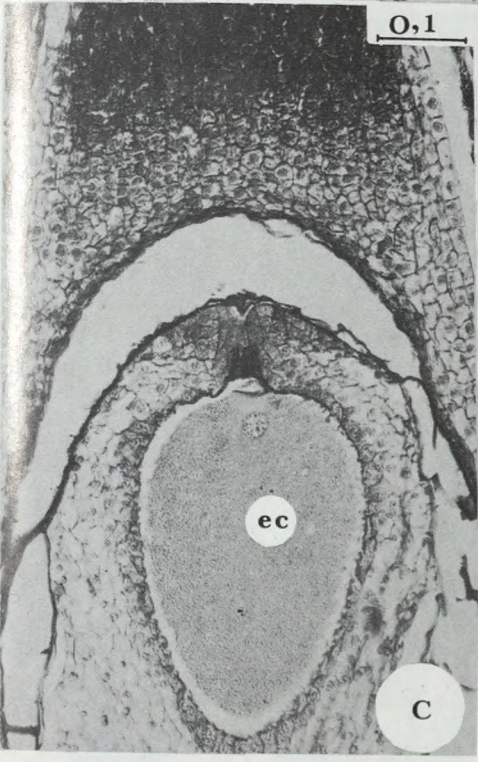
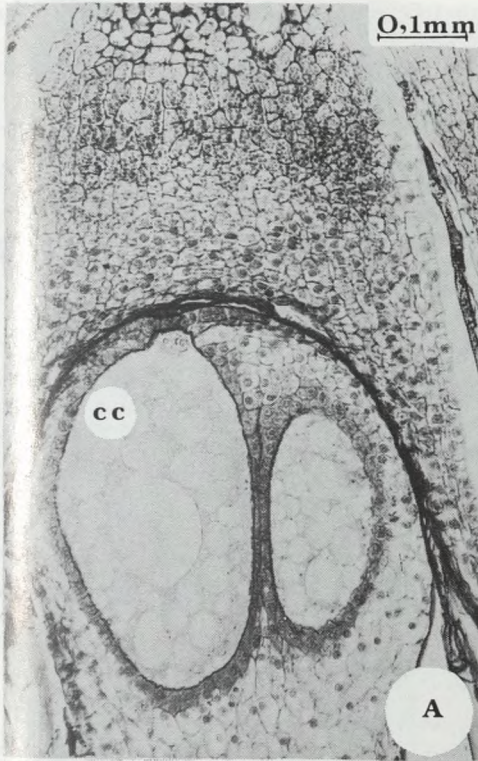




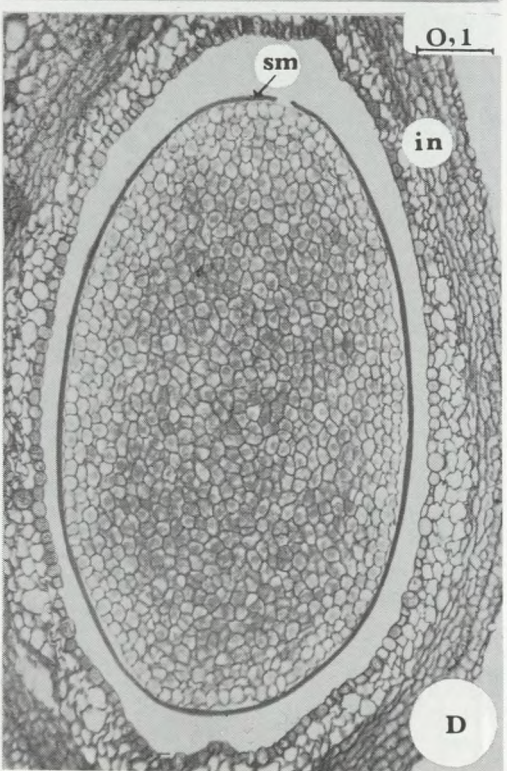
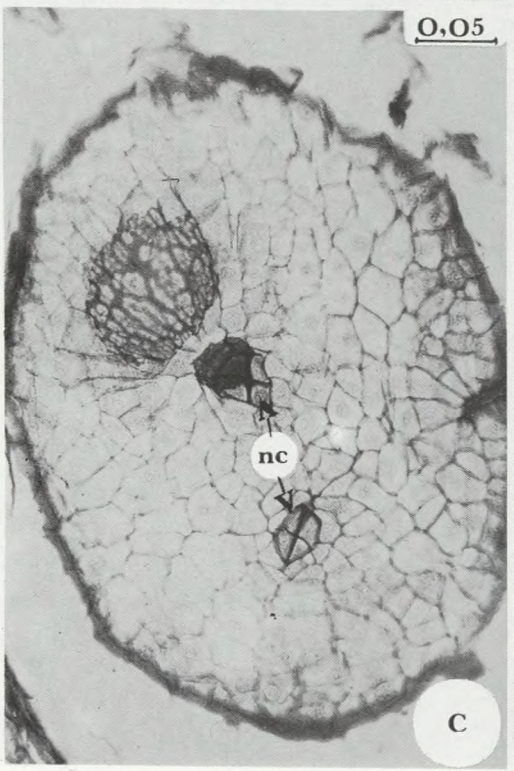
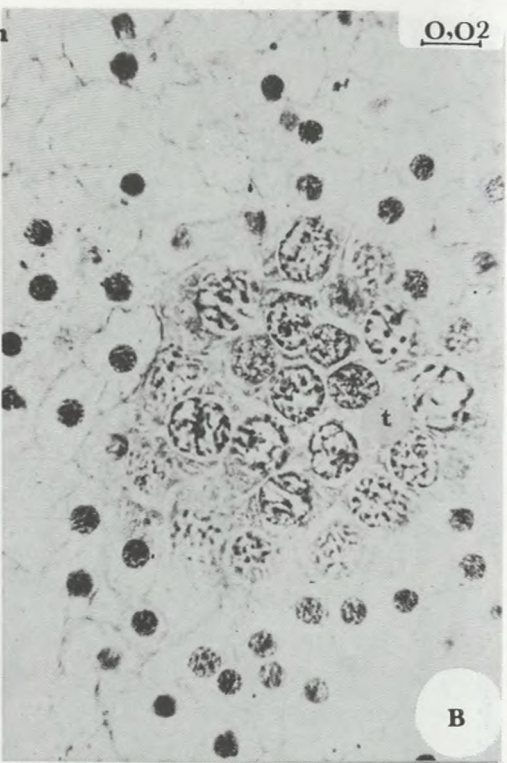




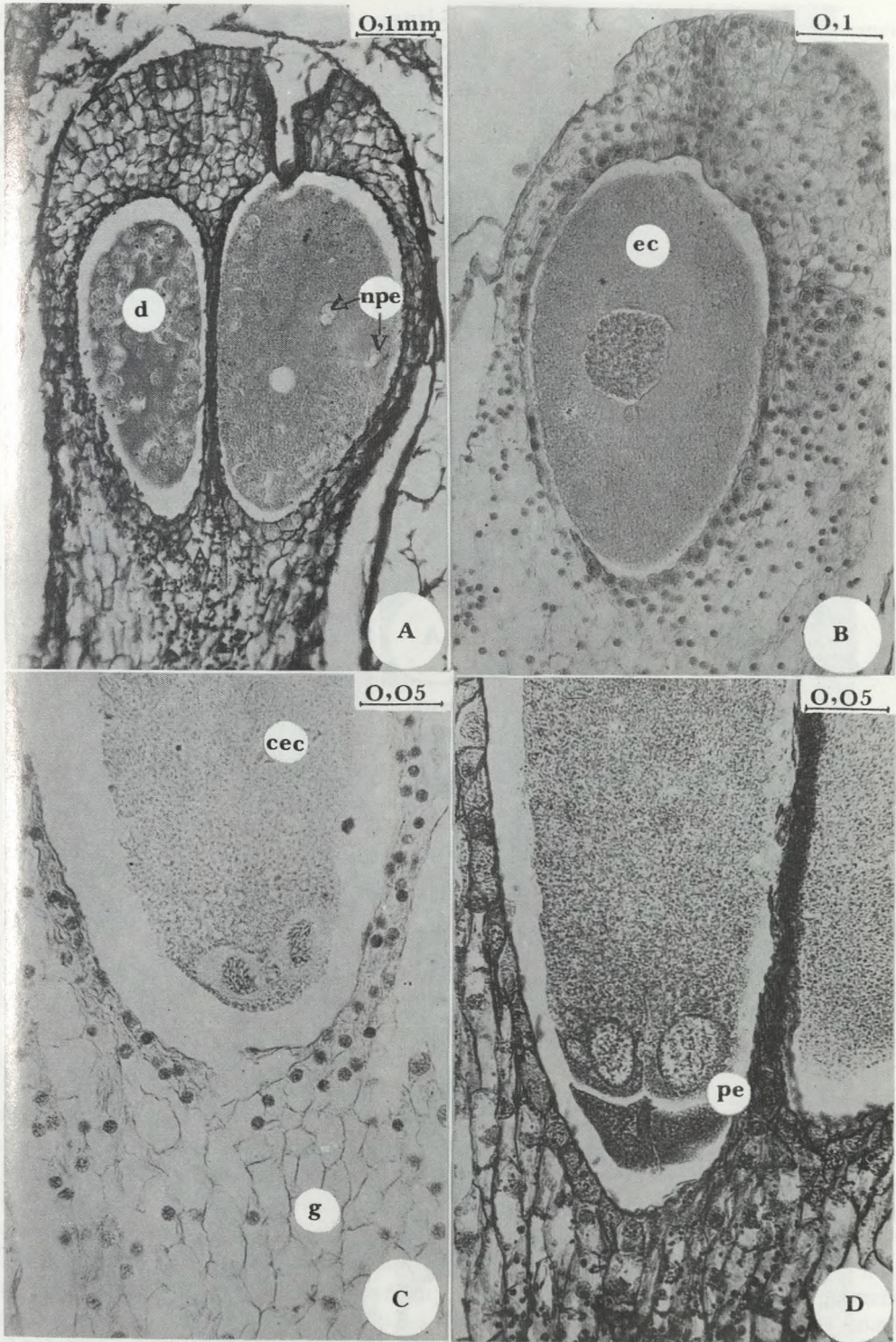




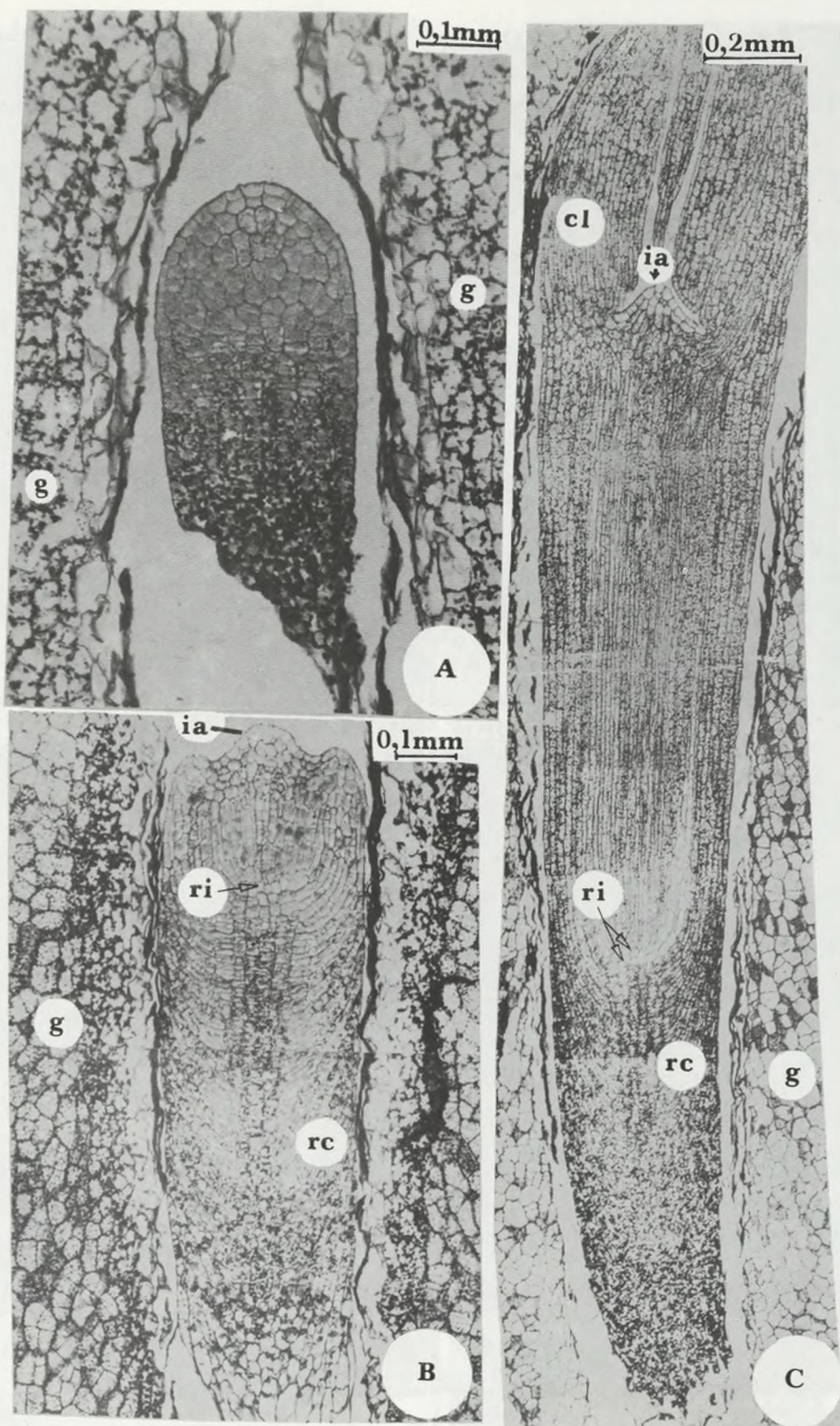














floem znajduje się po odosiowej (grzbietowej) stronie, ksylem po stronie doosiowej (brzuszej) (tabl. 4.7C).

Elementy naczyniowe wiązki są ułożone w regularne, promieniste szeregi, pomiędzy którymi występują pojedyncze pasma komórek parenchymatycznych. Obie wiązki są połączone kilkukomórkowym pasmem sklerenchymy (tabl. 4.7A). Miara rozstępu pomiędzy wiązkami jest pozytywnie skorelowana ze średnicą igły i z liczbą szeregów aparatów szparkowych na jej powierzchni (BOBOWICZ i RADZIEJEWSKA 1989).

Tkanka transfuzyjna składa się z martwych cewek i żywych komórek parenchymatycznych, które poprzez jamki są połączone

z pochwą wokółwiązkową, a tym samym z mezofilem. W ścianach cewek transfuzyjnych występują jamki lejkowate, umożliwiające kontakt z cewkami wiązki naczyniowej (tabl. 4.7D).

W igłach sosny zwyczajnej istnieje ograniczony, jednostronny przyrost wtórny; kambium odkłada tylko elementy wtórnego floemu. Świadczy o tym zwiększanie się liczby komórek floemu w promienistym szeregu, średnio z około 12 w igle jednorocznej do 22 w igle dwuletniej i do 29 w igle czteroletniej, podczas gdy w ksylemowej części wiązki w igłach różnego wieku średnia liczba komórek w szeregu jest mniej więcej taka sama (EWERS 1982).

## 4.2. ROZWÓJ I BUDOWA ORGANÓW GENERATYWNYCH

Rozwój i budowa organów generatywnych oraz przebieg procesu zapłodnienia i rozwoju zarodka sosny zwyczajnej są podreżnikowymi przykładami dotyczącymi klasy *Coniferae* (np. COULTER i CHAMBERLAIN 1910; MALINOWSKI 1980; RODKIEWICZ 1984).

Stosunkowo bogata jest literatura z obszaru zasięgu tego gatunku: HÅKANSSON (1956); WAREING (1958); SARVAS (1962); MICHALEVS-KAJA (1963); GIRGIDOV i wsp. (1964); KOZŁUBOV (1974); KUPILA-AHVENNIEMI i wsp. (1980) oraz inni.

Męskie i żeńskie organy „kwiatowe” u sosen to mikro- i megasporofile. Mikrosporofile są zebrane w szyszeczki, które znajdują się w nasadowej części pędu i położeniem odpowiadają krótkopędowi (tabl. 4.8). Megasporofil stanowi część łuski nasiennej będącej homologiem kwiatu (DOAK 1935). Łuski nasienne są inicjowane w pachwinach zawiązków łusek wspierających, znajdujących się na osi pąka generatywnego, który położeniem na pędzie odpowiada długopędowemu pąkowi boczemu (tabl. 4.11A, B).

### 4.2.1. MIKROSPOROFIL I MIKROSPOROGENEZA

Zawiązki męskich kwiatów pojawiają się w pąku wegetatywnym w pachwinach łusek wspierających w połowie czerwca, tj. około 2 tygodnie wcześniej niż odpowiadające im położeniem zawiązki krótkopędów, co stanowi podstawę dla rozróżnienia pąków w tej fazie ich rozwoju (HEJNOWCZ, niepubl.). W późniejszym okresie cechą umożliwiającą odróżnienie zawiązka kwiatowego od krótkopędowego jest wielkość wierzchołka; wierzchołki przyszłych kwiatów są szersze i wyższe niż wierzchołki krótkopędowe. Rozwój obu typów zawiązków początkowo przebiega podobnie; kolejno są inicjowane 2 łuski profillowe i kilka katafillowych, po czym zamiast igieł (w pąku wegetatywnym) powstają w pąku kwiatowym zawiązki mikrosporofili (tabl. 4.9D, E).

Udział kwiatów męskich w ogólnej liczbie jednostek pędu w krótkopędowej strefie macierzystego pędu wynosi średnio 66% (60-80) (obserwacje własne, niepubl.).



Zawiązki wszystkich mikrosporofili w pojedynczym kwiecie są inicjowane przez około 4 tygodnie, a wszystkie „kwiaty” w pąku powstają w ciągu około 6 tygodni.

Po doosiowej stronie mikrosporofila, u jego nasady różnicują się w warstwie epidermalnej 2 mikrosporangia (tabl. 4.9F). W wyniku licznych podziałów wyodrębnia się ściana mikrosporangium, tapetum i tkanka sporogenna. W tej fazie rozwoju mikrosporofili zimują, choć pewne symptomy fizjologicznej aktywności komórek sporogennych są obserwowane nawet w okresie zimy (KUPIŁA-AHVENNIEMI 1966; 1977; KUPIŁA-AHVENNIEMI I PIHAKASKI 1966; KUPIŁA-AHVENNIEMI i in. 1966; 1978).

Tapetum wykazuje znaczną aktywność fizjologiczną i mitotyczną. Liczne są w nim endomitozy, w wyniku których powstają komórki 2-jądrowe z kilkoma jąderkami lub jądra poliploidalne.

Rozwój mikrospor zostaje wznowiony na wiosnę. Jądra komórek sporogennych dzielą się, cytoplazma staje się optycznie gęstsza niż w sąsiednich komórkach (tabl. 4.10C); różnicują się komórki macierzyste mikrospor (tabl. 4.10D). Pierwszy, mejotyczny podział komórki macierzystej mikrospor prowadzi do powstania diady, a następny tetrady mikrospor (tabl. 4.10E) ze zredukowaną liczbą chromosomów. Kilka dni później wspólna ściana komórkowa tetrady ulega rozpuczeniu. Każda z mikrospor, otoczona własną ścianą staje się funkcjonującą mikrosporą (ziarnem pyłku), zdolną do dalszego rozwoju.

#### 4.2.2. MIKROGAMETOGENEZA

Podczas dojrzewania ziarna pyłku na jego powierzchni różnicuje się charakterystyczna, złożona sporoderma, składająca się z zewnętrznej, uwarstwionej, sporopoleninowej egzyny i celulozowo-pektynowej intyny. Na dystalnym biegunie ziarna pyłku, pomiędzy warstwami egzyny, tworzą się pęcherzyki, które początkowo są wypełnione wodnym roztworem różnych substancji. Po wyparowaniu wody w pęcherzykach pozostaje po-

wietrze, które ułatwia przenoszenie pyłku przez wiatr.

Jądro mikrospory dzieli się; powstają 2 nierównej wielkości komórki; mniejsza staje się komórką przedroślową, większa dzieli się ponownie, odkładając drugą komórkę przedroślową i komórkę generatywną. Po podziale komórki generatywnej powstaje komórka anterydialna i łagiewkowa, a komórki przedroślowe degenerują. Mikrogametofit w dojrzałym ziarnie pyłku składa się więc z komórek: anterydialnej i łagiewkowej oraz ze zdegenerowanych komórek przedroślowych. Dalszy rozwój przedrośla (mikrogametofitu) odbywa się w zalążku, w rosnącej łagiewce.

#### 4.2.3. MEGASPOROFIL I MEGASPOROGENEZA

Zawiązki żeńskich szyszeczek kwiatowych (strobile) wyodrębniają się w pachwinach łusek wspierających (płodnych), w górnej, długopędowej strefie wegetatywnego pąka (tabl. 4.11A, B), na przełomie sierpnia i września. Są już wówczas rozpoznawalne pod mikroskopem, gdyż mają silniej niż pąki długopędowe rozwinięte wierzchołki z rozbudowaną strefą rdzeniową i charakteryzują się większą aktywnością mitotyczną niż wierzchołki długopędowe.

Szyszeczki kwiatowe, na ponad 500 pędach z kilkunastoletnich szczepów dwóch zbadanych klonów, stanowiły około 28% wszystkich długopędowych pąków bocznych. Wśród pędów z żeńskimi pąkami najczęstsze (32%) miały 1 pąk wegetatywny i 1 żeński lub 2 wegetatywne i 1 żeński (29% pędów), a w 16% przypadków jedynym pąkiem bocznym był pąk kwiatowy (obserwacje własne, niepubl.).

Na wierzchołku pąka kwiatowego, podobnie jak w zawiązku pąka długopędowego, przed zimą powstają 2 łuski profillowe i kilka katafillowych. Następnymi jednostkami tworzonymi na wierzchołku pąka generatywnego są zawiązki łusek wspierających, które w postaci niewielkich uwypukleń są widoczne w zimowym pąku (tabl. 4.11C). Ich dalszy



rozwój i proces inicjowania nowych łusek wspierających odbywa się na wiosnę. W kwietniu w pachwinach łusek wspierających środkowej strefy szyszeczki są inicjowane łuski nasienne. U nasady łuski nasiennej, po jej doosiowej stronie, różnicują się 2 załączki (megasporangia) (tabl. 4.11D). Większość z nich degeneruje w różnych fazach rozwoju szyszki. Na 50-60 łuskach nasiennych w szyszce, tuż przed zapłodnieniem, znajdowało się średnio tylko 14 (7-20) wykształconych załączków, w tym 12% łusek miało po 2 i 8% po jednym załączku (obserwacje własne, niepubl.).

Załączek składa się z ośrodka (nucellus) i pojedynczej osłonki (integumentum), która w fazie poprzedzającej zapylenie jest na szczycie otwarta, a jej krawędzie są odgięte na zewnątrz. Pomiędzy krawędziami osłonki znajduje się kanał mikropylarny, przechodzący ponad ośrodkiem w niewielką komorę pyłkową (tabl. 4.12A). Na biegunie przeciwnym, tzw. chalazalnym, ośrodek jest z osłonką zrosnięty. W części niezrosniętej ośrodek jest otoczony silnie zgrubiałą, celulozową ścianą (tabl. 4.15D).

W ośrodku, pod epidermą mikropylarnej części załączka, jeszcze przed wyodrębnieniem zaczątków osłonki, różnicuje się komórka pierwotnego archesporu. Dzieli się ona na parietalną i sporogenną. Z komórki parietalnej rozwija się mikropylarna część ośrodka, a ze sporogennej – archespor, w obrębie którego wyodrębnia się jedna lub kilka komórek macierzystych megaspor (megasporocyty). Jedna z nich staje się mejocytem. Z mejocyty, po dwóch podziałach mejotycznych, powstaje linearna tetrada megaspor, z których trzy degenerują, a czwarta, chalazalna, staje się komórką macierzystą żeńskiego przedrośla (megagametofitu) (tabl. 4.12A). Rozwój megagametofitu jest więc monosporowy.

#### 4.2.4. MEGAGAMETOGENEZA

Pierwsza faza rozwoju megagametofitu obejmuje podziały jąder bez cytokinezy i jest rozdzielona okresem zimowego spoczynku.

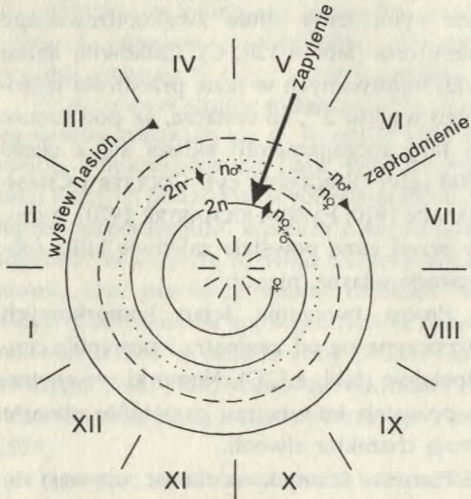
Jądra gromadzą się w przyściennym pokładzie cytoplazmy silnie zwakuolizowanego przedrośla (tabl. 4.12B, C). Całkowita liczba cykli mitotycznych w fazie przedrośla jądrowego wynosi  $2^{11}$ , co oznacza, że pod koniec tej fazy megagametofit składa się z około 2000 jąder (FERGUSON, cyt. COULTER i CHAMBERLAIN 1910; FAVRE-DUCHARTRE 1970), z czego przed zimą powstaje zaledwie kilka (obserwacje własne, niepubl.).

Proces tworzenia ścian komórkowych rozpoczyna się od zewnątrz i postępuje centripetalnie (tabl. 4.12D). Komórki wewnętrzne pozostają ku wnętrzu gametofitu otwarte i mają charakter alweoli.

Pierwsze ściany komórkowe pojawiają się w przedroślu w połowie maja. Już kilka dni później, w powierzchniowej warstwie mikropylarnej części przedrośla różnicują się komórki macierzyste archegoniów (tabl. 4.13A, B). W załączku sosny zwyczajnej znajdują się zwykle 2-4 archegonia (VAZART 1959; CAMEFORT 1956 oraz obserwacje własne), a nawet 5 (FAVRE-DUCHARTRE 1970).

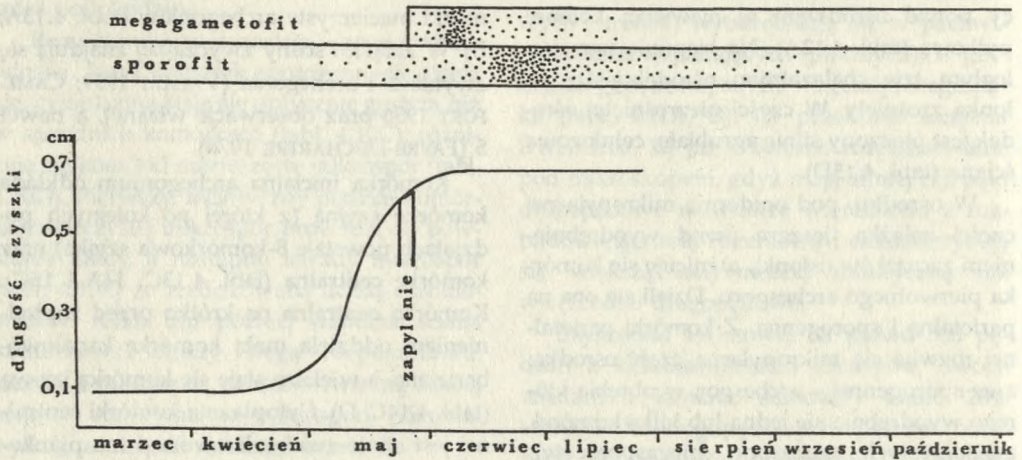
Komórka inicjalna archegonium odkłada komórkę szyjną (z której po kolejnych podziałach powstaje 8-komórkowa szyjka) oraz komórkę centralną (tabl. 4.13C, 14A i 15C). Komórka centralna na krótko przed zapłodnieniem oddziela małą komórkę kanałowobrzuszną, a większa staje się komórką jajową (tabl. 4.14C, D). Cytoplazma komórki centralnej jest silnie zwakuolizowana i ma piankową strukturę (tabl. 4.14A). W miarę dojrzewania wakuole zanikają i bezpośrednio przed podziałem komórki nie są już widoczne w mikroskopie świetlnym. Cytoplazma dojrzałej komórki jajowej jest względnie jednorodna (tabl. 4.14C, D). We wspólnej ścianie komórki jajowej i sąsiadujących z nią komórek gametofitu, silnie rozbudowany jest system jamek prostych (tabl. 4.15A). Komórki gametofitu, otaczające komórkę jajową (tapetum) mają znacznie większe jądra, z liczniejszymi jąderkami i gęstszą cytoplazmą niż inne komórki tej tkanki (tabl. 4.15A, B).





Ryc. 4.6. Przebieg cyklu generatywnego u sosny zwyczajnej

szyszki. Wzrost szyszki zostaje przerwany aż do wiosny następnego sezonu (ryc. 4.7). Łuski nasienne są przed zapyleniem maksymalnie rozchylone. W okienku osłonki pojawia się kropla zapyłająca, która wyłapuje pyłek. Wewnętrzna powierzchnia osłonki od strony kanału mikropylarnego pokryta jest śluzową wydzieliną, która wysychając wciąga pyłek osiadający na powierzchni ośrodka. Mechanizm tego procesu został po raz pierwszy zbadany i opisany już na przełomie XIX i XX wieku przez STRASBURGERA oraz FERGUSSON (cyt. MAHESWARI i KONAR 1971). Przejście ziarn pyłku przez kanał mikropylarny trwa zaledwie kilka minut, po czym zostaje on zamknięty, a wydzielina mikropylarna zresorbowana przez ośrodek. Świadczy o tym masowe pojawienie się skrobi w szczytowej części ośrodka (tabl. 4.14B). Prawie natychmiast rozpoczyna się wzrost łagiewki pyłko-



Ryc. 4.7. Rozwój żeńskiej szyszki kwiatowej w 1 roku życia. Uwaga: W górnej części rysunku jest zaznaczony stopień zagęszczenia skrobi w różnych częściach szyszki; pole czyste – brak skrobi

#### 4.2.5. ZAPYLENIE

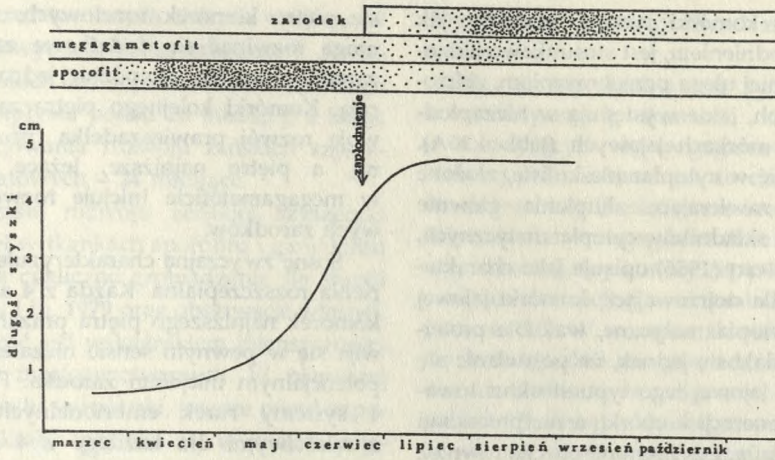
W warunkach klimatycznych Polski zapylenie u sosny zwyczajnej następuje w drugiej połowie maja (ryc. 4.6 i 4.7). Żeńska szyszka kwiatowa ma wówczas długość około 0,7 cm i jest wyniesiona ponad wierzchołkową część wydłużającego się pędu, a załączki częścią mikropylarną skierowane są prostopadle lub nieco skośnie w dół osi

wej, do której przechodzą jądra obu komórek mikrogametofitu: łagiewkowej i anterydialnej.

#### 4.2.6. ZAPŁODNIENIE

Zapłodnienie w warunkach środkowo-zachodniej Polski (w Kórniku) następuje w 3 dekadzie czerwca, tj. 13 miesięcy po zapyleniu (ryc. 4.6 i 4.8). Zlewanie się gamet jest trudne do zaobserwowania, gdyż trwa bar-





Ryc. 4.8. Rozwój dwuletniej szyszki (uwaga jak przy ryc. 4.7)

do krótko i nawet zagęszczenie terminów obserwacji nie dostarcza jasnego obrazu tego procesu, zwłaszcza że jądro komórki jajowej wykazuje w tej fazie rozwoju bardzo dużą oporność na barwienie (MC WILLIAM MERGEY 1958).

Ziarno pyłku, znajdujące się na powierzchni ośrodka, stymuluje intensywny rozwój megasporocytu, który w tym czasie znajduje się w fazie podziałów mejotycznych, prowadzących do powstania 4 megaspor. Łągiówka dochodzi do połowy długości mikropylarnej części ośrodka, gdzie jej wzrost zostaje przerywany do wiosny następnego sezonu. Wiosną, w ciągu 3 miesięcy łągiówka przerasta tkanki ośrodka i dochodzi do szczytu megagametofitu. Komórka anterydialna łągiówki pyłkowej dzieli się wówczas na trzonową i generatywną właściwą, a ta ostatnia na 2 komórki plemnikowe.

Koniec łągiówki, niszcząc komórki szyjne, dochodzi do archegonium. Szczytowa część łągiówki pęka i jej zawartość zostaje wyrzucona do cytoplazmy komórki jajowej. W obszarze mikropylarnym komórki jajowej pojawiają się 1 lub 2 wakuole recepcyjne. Są one widoczne nawet we wczesnych stadiach rozwoju prazarodka (tabl. 4.16A). W niezapłodnionych komórkach jajowych wakuoli recepcyjnych nie obserwowano (tabl. 4.16B).

Do cytoplazmy komórki jajowej przechodzą oba plemniki, jądro komórki trzonowej

i łągiówkowej, plastydy, ziarna skrobi i inne składniki cytoplazmatyczne mikrogametofitu. Jądro komórki jajowej powiększa się, chromatyna ulega rozproszeniu (stąd bardzo słaba barwliwość jądra) i przemieszcza się do centrum komórki. Jeden z plemników dochodzi do jądra komórki jajowej, drugi, łącznie z pozostałymi komórkami mikrogametofitu, pozostaje w mikropylarnej części komórki jajowej i wkrótce degeneruje. W procesie łączenia się obu jąder (komórki plemnikowej i jajowej), w stykających się ze sobą błonach jądrowych pojawiają się kanaliki umożliwiające kontaktowanie się nukleoplazm. Część błony łącząca oba jądra zanika i w obrębie wspólnej błony rozpoczyna się mitoza. Powstaje wielobiegunowe wrzeciono kariokinezytyczne, a grupy rodzicielskich chromosomów zachowują początkowo odrębność. Jednak wkrótce włókna wrzeciona zostają uporządkowane; powstaje wrzeciono dwubiegunowe i wszystkie chromosomy układają się w jego płaszczyźnie równikowej.

Metafazowe chromosomy dzielą się podłużnie; każda z połówek przechodzi do przeciwległego bieguna wrzeciona mitotycznego. Następuje restytucja 2 jąder, z których każde ma diploidalny garnitur chromosomów. U sosn zapłodnienie jest więc postmitotyczne.

W obrębie megagametofitu zapłodnieniu ulega najczęściej 1 lub 2 komórki jajowe. W najwcześniejszej fazie rozwoju prazarodka



cytoplazma komórki jajowej, podobnie jak przed zapłodnieniem, jest stosunkowo jednorodna; później ulega przeobrażeniom, zbliżonym do tych, jakie występują w niezapłodnionych komórkach jajowych (tabl. 4.16A). Pojawiają się w cytoplazmie kuliste, złożone struktury, zawierające skupienia głównie białkowych składników cytoplazmatycznych, które CAMEFORT (1956) opisuje jako charakterystyczne dla dojrzewającej komórki jajowej (inkluzyje cytoplazmatyczne, wakuole proteinowe). Wydaje się jednak, że pojawianie się w komórce jajowej tego typu struktur towarzyszy degeneracji komórki, a nie procesowi jej dojrzewania, gdyż są one obecne również w cytoplazmie zapłodnionej komórki jajowej, lecz w późniejszych fazach rozwoju zarodka.

Materiał jądrowy niezapłodnionej komórki jajowej ulega rozproszeniu, błona jądrowa początkowo rozciąga się, powstają uwypuklenia skierowane do cytoplazmy, a na granicy z cytoplazmą zaznacza się wolna przestrzeń (tabl. 4.16B). W fazie późniejszej błona jądrowa zanika całkowicie.

#### 4.2.7. ROZWÓJ ZARODKA

Rozwój zarodka rozpoczyna się od podziału zygoty w centralnej części archegonium. Po drugim podziale powstaje 4-jądrowy prazarodek, którego jądra powiększają swoje rozmiary i przemieszczają się ku chalazalnemu biegunowi komórki jajowej (tabl. 4.16C, D). Otaczają się neocytoplazmą o większej gęstości optycznej niż gęstość cytoplazmy komórki jajowej (m. in. THOMAS 1973). Neocytoplazma ma pochodzenie jądrowe (CAMEFORT 1956).

W megagametoficie (przyszłym prabieliem) wokół prazarodka gromadzi się skrobia, której nie ma, jeżeli do zapłodnienia nie doszło.

Podziały 4 jąder prazarodka są synchroniczne. W 8-jądrowym prazarodku tworzą się ściany komórkowe. W stadium 16-jądrowym widoczne są 4 piętra komórek, z których najwyższe, skierowane do cytoplazmy komórki jajowej jest otwarte. Pod nim znajduje

się piętro komórek rozetowych, z których mogą rozwinąć się dodatkowe zarodki. Te zarodki wcześniej czy później jednak degenerują. Komórki kolejnego piętra zapoczątkowują rozwój prawieszadełka (prosuspensora), a piętro najniższe, leżące najgłębiej w megagametoficie inicjuje rozwój właściwych zarodków.

Sosnę zwyczajną charakteryzuje poliembryonia rozszczepialna. Każda z 4 apikalnych komórek najniższego piętra prazarodka rozwija się w pewnym sensie niezależnie i jest potencjalnym inicjatorem zarodka. Powstające 4 systemy rurek embrjonalnych, wspólnie z właściwymi dla każdego z 4 zarodków suspensorami, wpychają je w głąb tkanek megagametofitu (prabieliem) (tabl. 4.17A). W prabieliem powstaje szczelina korozyjna, do której wrasta tylko jeden z 4 zarodków, niszcząc ścianę archegonium, w obrębie którego przebiegał jego dotychczasowy rozwój.

Komórka apikalna na szczycie zarodka jest wyróżnialna przez stosunkowo długi czas. Przystaje być widoczna dopiero wówczas, gdy na wierzchołku pojawiają się uwypuklenia liścieni (tabl. 4.17B).

W początkowej fazie rozwoju zarodka najsilniej rozrasta się czapeczka korzeniowa, a zwłaszcza jej część centralna (kalyptrogen). W zarodku 4-tygodniowym czapeczka zajmuje ponad 75% jego długości, a miesiąc później tylko 40%. Pełną strukturalną dojrzałość zarodek osiąga po upływie około 2 miesięcy od zapłodnienia (tabl. 4.17C).

W dojrzałym nasieniu znajduje się zwykle tylko jeden zarodek; z czterech, które rozwijają się z jednej lub z kilku zygot, trzy zwykle degenerują. Spotyka się jednak u sosny zwyczajnej nasiona z dwoma dojrzałymi zarodkami. Są to albo zarodki homozygotyczne, tj. powstałe z jednej komórki jajowej, albo heterozygotyczne, pochodzące z dwóch komórek jajowych w obrębie tego samego załączka, które zostały zapłodnione dwoma plemnikami pochodzącymi z dwóch mikrogametofitów.

Pełny obraz rozwoju generatywnego sosny zwyczajnej w warunkach Polski, oparty na obserwacjach własnych ilustruje rycina



4.6. Z przedstawionych danych wynika, że od chwili wyodrębnienia zawiązków „kwiatów” męskich do wykształcenia dojrzałego nasienia upływa ponad 26 miesięcy, a licząc od zainicjowania rozwoju żeńskich szyszczyk kwiatowych – 24 miesiące.

W czasie rozwoju żeńskiej szyszczyki kwiatowej w tkankach sporofitu i gametofitu występuje cykliczne gromadzenie się skrobi (MU XI-JIN i in. 1979 oraz obserwacje własne). Jej obecność jest wskaźnikiem intensywności procesów morfogenetycznych. W pierwszej fazie wzrostu szyszczyki, jeszcze przed zapyleniem, skrobia pojawia się w postaci pojedynczych ziaren w komórkach somatycznych załączka (ryc. 4.7). Po zapyleniu znaczne jej ilości gromadzą się w mikropylarnej części ośrodka (tabl. 4.14B,C) w obszarze kielkującej łagiewki pyłkowej (dojrzałe ziarna pyłku są

„wypełnione” skrobią). Przed zimą skrobia zanika.

Na wiosnę skrobia jest syntetyzowana w somatycznych tkankach załączka, ale w rozwijającym się megagametoficie (prabielmie) jest nieobecna aż do chwili zapłodnienia (ryc. 4.8). Zapłodnienie i rozwój zarodka wyzwala w megagametoficie proces syntezy skrobi, który kończy się po osiągnięciu przez zarodek pełnej strukturalnej dojrzałości (tabl. 4.17C). W zarodku skrobia utrzymuje się do listopada i jest gromadzona w bardzo dużych ilościach w czapeczce korzeniowej (tabl. 4.17). Zimą, w dojrzałym nasieniu skrobi nie ma, a głównym materiałem zapasowym stają się tłuszcze, które w ciągu sezonu wegetacyjnego występują w ilościach śladowych (ENGELS 1981). W czasie kielkowania nasienia, tłuszcze zapasowe ulegają konwersji w skrobię (NYMAN 1965).



W tym miejscu należy przede wszystkim zwrócić uwagę na fakt, że w literaturze polskiej, mimo iż od lat istnieje tradycja powieści historycznej, nie ma ona do tej pory osiągnęła takiego poziomu, jaki osiągnęła w literaturze zachodniej. Powieści historyczne w Polsce są najczęściej dziełami popularnymi, które nie mają charakteru literackiego. W tym miejscu należy przede wszystkim zwrócić uwagę na fakt, że w literaturze polskiej, mimo iż od lat istnieje tradycja powieści historycznej, nie ma ona do tej pory osiągnęła takiego poziomu, jaki osiągnęła w literaturze zachodniej. Powieści historyczne w Polsce są najczęściej dziełami popularnymi, które nie mają charakteru literackiego.

**127. WYKAZ ZŁOŻKA**

W tym miejscu należy przede wszystkim zwrócić uwagę na fakt, że w literaturze polskiej, mimo iż od lat istnieje tradycja powieści historycznej, nie ma ona do tej pory osiągnęła takiego poziomu, jaki osiągnęła w literaturze zachodniej. Powieści historyczne w Polsce są najczęściej dziełami popularnymi, które nie mają charakteru literackiego.

W tym miejscu należy przede wszystkim zwrócić uwagę na fakt, że w literaturze polskiej, mimo iż od lat istnieje tradycja powieści historycznej, nie ma ona do tej pory osiągnęła takiego poziomu, jaki osiągnęła w literaturze zachodniej. Powieści historyczne w Polsce są najczęściej dziełami popularnymi, które nie mają charakteru literackiego.

Konkretnie rzecz ujęte, w tym miejscu należy przede wszystkim zwrócić uwagę na fakt, że w literaturze polskiej, mimo iż od lat istnieje tradycja powieści historycznej, nie ma ona do tej pory osiągnęła takiego poziomu, jaki osiągnęła w literaturze zachodniej.

W tym miejscu należy przede wszystkim zwrócić uwagę na fakt, że w literaturze polskiej, mimo iż od lat istnieje tradycja powieści historycznej, nie ma ona do tej pory osiągnęła takiego poziomu, jaki osiągnęła w literaturze zachodniej.

W tym miejscu należy przede wszystkim zwrócić uwagę na fakt, że w literaturze polskiej, mimo iż od lat istnieje tradycja powieści historycznej, nie ma ona do tej pory osiągnęła takiego poziomu, jaki osiągnęła w literaturze zachodniej.

W tym miejscu należy przede wszystkim zwrócić uwagę na fakt, że w literaturze polskiej, mimo iż od lat istnieje tradycja powieści historycznej, nie ma ona do tej pory osiągnęła takiego poziomu, jaki osiągnęła w literaturze zachodniej.