

ALINA HEJNOWICZ

### 3. ANATOMIA I EMBRIOLOGIA

#### 3.1. ANATOMIA

##### 3.1.1. BUDOWA PĘDU

Pędy grabu rozgałęziają się sympodialnie. Wierzchołek główny latem zamiera, a jego położenie zajmuje wierzchołek boczny.

Na przekroju poprzecznym przez jednoroczną, już niewydłużającą się łodygę wyróżniają się kolejno: epiderma z licznymi, szczeciniastymi, jednokomórkowymi włoskami, kora pierwotna zróżnicowana na 2 pokłady: zewnętrzny, kolenchymatyczny (tabl. I-1 i 4), bogaty w chloroplasty i wewnętrzny, zbudowany z luźno ułożonych komórek parenchymatycznych (duże przestrzenie międzykomórkowe). W korze, a zwłaszcza w jej pokładzie wewnętrznym, liczne są druzy i pojedyncze kryształki szczawianu wapnia.

Zewnętrzną granicę walca osiowego stanowi mniej lub bardziej zwarty pierścień sklerenchymy, utworzony z gniazd grubościennych włókien protofloemowych, z rozproszonymi pomiędzy nimi pojedynczymi komórkami kryształonośnymi i kamiennymi (tabl. I-2). Komórki metafloemu i zewnętrzna część wtórnego floemu są zgniecione.

Strefa kambium w młodej łodydze jest 2-3 warstwowa.

Wtórny ksylem składa się z naczyń rozmieszczonych przeważnie pojedynczo lub tworzących promieniste łańcuszki, z włókien i parenchymy osiowej oraz z jednorzędowych promieni (tabl. I-1). W jednorocznej łodydze nie ma jeszcze promieni agregatowych, charakterystycznych dla

starszego drewna pnia i korzenia. Włókna wtórnego floemu w tej fazie rozwoju pędu są cienkościennie, słabo zdrewniałe.

Wiązki protoksylemowe po wewnętrznej stronie walca osiowego stykają się z grubościennymi komórkami parenchymatycznymi rdzenia. W ścianach liczne są jamki proste. Wymiary komórek w zewnętrznej strefie są znacznie mniejsze niż wymiary komórek w centralnej strefie rdzenia.

### 3.1.2. KORA WTÓRNA

Kora wtórna jest na zewnątrz gładka z delikatnymi, podłużnymi spękaniem. Zaznaczają się na jej powierzchni nieznaczne żeberkowate wypuklenia. Na tym samym krążku pnia grubość pokładu kory wtórnej jest bardzo różna. W około 100-letnim pniu we wgłębieniu pomiędzy żeberkami grubość kory wynosiła 1,4 mm, a ponad żeberkiem 6 mm (Holdheide 1951). Wypuklenia żeberk znajdują się na przedłużeniach promieni silnie rozbudowanych w wyniku dylatacji.

Floem wtórny tworzą słoje roczne o szerokości około 0,12 mm. Słoje z wiekiem nieco się poszerzają. W skład słoja wchodzi: pojedyncze lub 2-3-komórkowe (w młodym wieku) pasmo parenchymy, 2-3-komórkowe gniazda rurek sitowych z komórkami towarzyszącymi oraz mniej lub bardziej rozwinięte, niejednokrotnie kilkunastokomórkowe wiązki grubościennych włókien (tabl. I-3). Pomędzy komórkami parenchymy osiowej występują czasami drobne rurki sitowe. Średnica rurki wynosi około 30-40  $\mu\text{m}$ , a długość pojedynczego członu rurki sitowej dochodzi do 1 mm (średnia 0,7 mm Huber 1939). Człony rurek sitowych u grabu są więc wyjątkowo długie. U lipy i buka na przykład nie przekraczają one 0,5 mm (średnia 0,4 mm).

Na promienistych ścianach rurki znajdują się pola sitowe o zróżnicowanych wymiarach, z małymi (1  $\mu\text{m}$ ) porami. Pola są oddzielone od siebie szczelkami o grubości 3-11  $\mu\text{m}$ . Typowych płyt sitowych, czyli poprzecznych przegród pomiędzy nadległymi członami rurek sitowych u grabu nie ma.

Rurki funkcjonują tylko jeden sezon lub nawet krócej, po czym tracą turgor, wiotczeją i ulegają całkowitemu zapadnięciu. Z wiekiem ściany wielu z nich drewnieją, podobnie jak ściany komórek parenchymy osiowej.

Średnica komórki parenchymy osiowej powiększa się do drugiego roku życia i osiąga wartość 16-28  $\mu\text{m}$ .

Promienie są wyraźne i stosunkowo gęsto rozmieszczone (13-15 na 1 mm odcinek obwodu pnia). Ich przebieg jest falisty (tabl. II-1). Z wiekiem znacznie się poszerzają w wyniku antyklinalnych podziałów budujących je komórek (promienie dylatujące).

Promienie występują pojedynczo lub łączą się w grupy tworząc promienie złożone (agregatowe tabl. II-1 i 4). Są one przedłużeniami agregatowych promieni wtórnego ksylemu. Złożone promienie wtórnego floemu są zbudowane ze stosunkowo regularnych, promienistych szeregów zdrewniałych i grubościennych włókien oraz z parenchymy, która w starszym floemie często ulega skleryfikacji. W promieniach i w komórkach parenchymy osiowej liczne są druzy oraz pojedyncze kryształki szczawianu wapnia.

Na zewnątrz wtórnego floemu znajduje się wspomniany już pierścień grubościennych, silnie zdrewniałych włókien protofloemowych z gniazdami sklereidów oraz parenchymatyczna kora pierwotna.

Peryderma jest powierzchniowa (tabl. I-4); pierwszy fellogen zakłada się w epidermie i funkcjonuje zwykle przez całe życie pnia lub korzenia. W rezultacie fellem osiąga często znaczną grubość (liczba warstw komórek dochodzi do 75). Komórki korka są promieniście silnie spłaszczone i wypełnione brunatną zawartością.

Martwica korkowa, podobnie jak u buka powstaje niezwykle rzadko i to nie wcześniej niż po 50 roku życia drzewa (Wagenführ 1984).

### 3.1.3. KAMBIUM

Bozkurt (1960) podaje, że zimą strefa kambium w pniu *Carpinus betulus* jest 8-10 warstwowa. Wydaje się jednak, co potwierdzają obserwacje własne autorki, że liczba warstw komórek kambium zimą jest o połowę mniejsza, a Bozkurt do tej strefy zaliczył również kilka warstw niezróżnicowanego floemu, powstałego w końcowej fazie sezonowej działalności kambium.

Kierunek uaktywniania się kambium na wiosnę jest u grabu bazipetalny; rozpoczyna się pod pąkami i przemieszcza w dół drzewa. Pierwsze oznaki aktywacji występują po kilku dniach o temperaturze powietrza powyżej  $+12^{\circ}\text{C}$  (Ladefoged 1958). W młodych gałązkach podziały komórek kam-

bium następowały około 10 dni wcześniej niż w pniu na wysokości 1,3 m, natomiast w korzeniu blisko 2 miesiące później, niż na poziomie korony, dopiero po ogrzaniu się gleby do temperatury 10-13°C.

Początek odkładania wtórnego ksylemu w pniu *C. betulus* zbiega się z zakończeniem rozwoju liści. W zachodniej Turcji (okolice Istambułu) 10 maja, gdy kończył się już rozwój liści, były obserwowane pierwsze komórki wtórnego ksylemu (Bozkurt 1960). Do końca czerwca powstała około połowa całorocznego przyrostu drewna. Odkładanie wtórnego ksylemu trwało do połowy września (Bozkurt 1960).

#### 3.1.4. KSYLEM WTÓRNY

Grab jest zaliczany do gatunków o drewnie beztwardzielowym, to jest takim, w którym część centralna nie wyróżnia się barwą od części peryferycznej, czyli bielastej (Sárkány 1939; Galewski i Korzeniowski 1958; Greguss 1959; Grosser 1977; Schweingruber 1978; Wagenführ 1984). Jednak Hugentobler (1965) na podstawie braku żywych komórek parenchymatycznych w promieniach (destrukcja jądra i jąderka) wyróżnił strefę niezabarwionej twardzieli w 45- i 50-letnich pniach *C. betulus*. Strefa ta obejmowała pierwszych 40 słoje (licząc od rdzenia). Również Bonsen (1991) zaliczył rodzaj *Carpinus* do grupy gatunków, u których występuje twardziel fakultatywna, powstająca w wyniku zranienia lub inwazji patogena.

Granice pomiędzy słojami przyrostów rocznych układają się faliście. Pod względem budowy mikroskopowej wtórne drewno grabu jest podobne do drewna rodzajów *Alnus*, *Betula* i *Corylus*. Jest to drewno rozpięchłonaczyniowe, z widocznymi gołym okiem, faliście przebiegającymi promieniami, osiągającymi wysokość do kilku centymetrów. Naczynia są na poprzecznym przekroju rozmieszczone pojedynczo lub układają się (głównie w drewnie późnym) w promieniste, kilkukomórkowe łańcuszki (tab. III-1). Naczyń jest stosunkowo niewiele; stanowią zaledwie około 10% wszystkich elementów drewna. Główna masa drewna (około 65%) to włókna i cewki włókniste. Tak znaczny udział tych elementów w drewnie, a także ich mikroskopowa budowa (o czym poniżej) decydują o wyjątkowej twardości drewna grabu. Promienie zajmują około 23% poprzecznej powierzchni przekroju drewna, a parenchyma osiowa 2%.

Zagęszczenie naczyń na powierzchni  $1 \text{ mm}^2$  poprzecznego przekroju jest stosunkowo małe, lecz bardzo zróżnicowane. Podawane są skrajnie różne zakresy liczb: od 20-32 (Wagenführ 1984), do 70-85 (Greguss 1959). Naczynia mają średnicę 16-80  $\mu\text{m}$ . W tym samym słoju, w drewnie późnym naczynia są w przekroju mniejsze niż w drewnie wczesnym (między innymi Ladefoged 1958; Lobżanidze 1961; Schweingruber 1978). W drewnie wytworzonym przed 15 czerwca średnica naczyń była na przykład średnio dwukrotnie większa niż w drewnie powstałym po 15 lipca (odpowiednio 45 i 23  $\mu\text{m}$ ), przy czym w pierwszym przypadku naczynia zajmowały powierzchnię blisko 3 razy większą niż w drugim (odpowiednio 3,8 i 1,3% – Ladefoged 1958). Dla Schweingruber (1978) te różnice stanowiły podstawę zaliczenia drewna grabu do typu półprścieniowonaczyniowego, a nie rozpierzchłonaczyniowego.

Długość członu naczynia nie przekracza 1 mm; średnio wynosi 0,4-0,7 mm. W ścianach naczyń wąskich, występujących w drewnie późnym, tuż przy granicy słoja, są widoczne delikatne, spiralne zgrubienia (tabl. III-4 i tabl. IV-2). Poprzeczna ściana (przebiecie) oddzielająca nadległe człony, jest ustawiona skośnie i ma perforację pojedynczą (przebiecie proste tabl. IV-2), zajmującą znaczną część całkowitej powierzchni ściany. Proste przebiecie w naczyniach jest jedyną istotną cechą wyróżniającą drewno grabu od drewnien olszy, brzozy i leszczyny, mających przebiecia drabinkowe. W ścianach naczyń kontaktujących się z promieniami występują duże jamki proste o średnicy 8-10  $\mu\text{m}$ , natomiast w ścianie wspólnej dla dwóch naczyń lub pomiędzy naczyniem i cewką znajdują się jamki lejkowate. Jamki są rozmieszczone w 5 szeregach, naprzemianległe (tabl. III-3). Z wiekiem drewna światła naczyń ulegają zacopowaniu przez wcistki (Bonsen 1991).

Włókna i cewki włókniste są niekiedy bardzo długie i średnio osiągają 1,7-2,3 mm. Spotyka się włókna nawet 6-7 mm. Cewki są nieco krótsze od włókien. Średnica włókna wynosi średnio 0,02 mm, z czego połowa przypada na ściany komórkowe. Parenchyma osiowa występuje w krótkich, stycznych, często skośnych pasmach. Pod względem sposobu rozmieszczenia w słoju jest to parenchyma dyfuzyjna, apotrachealna, czyli niezwiązana bezpośrednio z naczyniami (tabl. III-1 i 2). Często występuje też na granicy słoja (parenchyma terminalna tabl. III-2). Promieniste ściany komórek parenchymatycznych są gęsto jamkowane, natomiast w ścianach stycznych jamek jest bardzo mało.

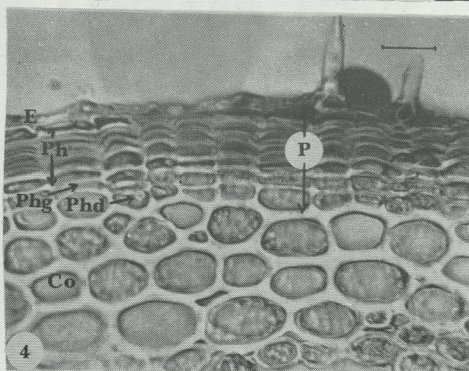
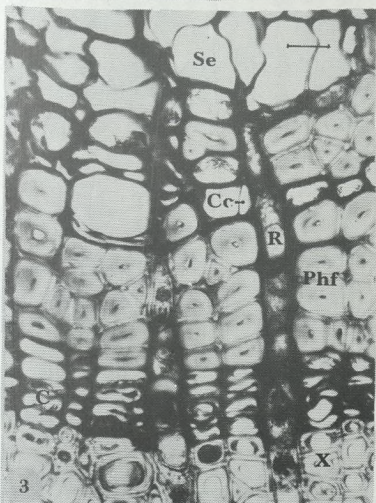
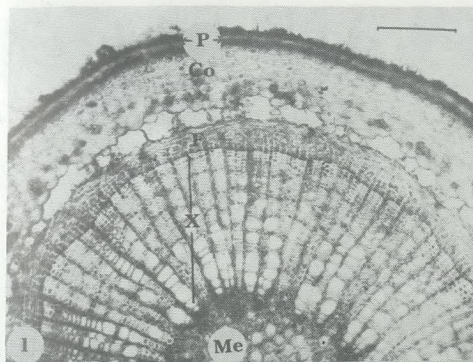
Promienie są 1-2- rzędowe (tabl. III-3 i 4). Szersze, 3-4-rzędowe są jedynie promienie wchodzące w skład promieni agregatowych (tabl. IV-3). Oddzielone są wówczas od siebie pojedynczymi szeregami cewek, parenchymy osiowej lub włókien. Obie krawędzie promieni szerszych niż jednorzędowe składają się z pojedynczych szeregów komórek (tabl. III-3 i 4 oraz tabl. IV-3 i 4). Greguss (1959) wyróżnił u grabu promienie nawet 100 komórkowe. Przeciętna wysokość promienia wynosi 0,33 mm. Promienie przez niektórych autorów są zaliczane do typu homogenicznych (Galewski i Korzeniowski 1958; Greguss 1959; Grosser 1977), przez innych – do heterogenicznych (Sárkány 1939; Wagenführ 1984). Schweingruber (1978) znalazł u grabu promienie obu kategorii. Ta rozbieżność wynika z faktu, że w niektórych promieniach komórki brzeżne różnią się od środkowych kształtem; oglądane na promienistym przekroju drewna są kwadratowe lub wydłużone w kierunku prostopadłym do przebiegu promienia. Mają też grubsze i nierównomiernie zgrubiałe ściany z licznymi jamkami prostymi. Natomiast komórki środkowe są wydłużone w kierunku promienistym i mają ściany cieńsze. Zgodnie z przyjętym przez Schweingruber (1978) podziałem promieni heterogenicznych na 3 typy, promienie grabu autor ten zaliczył do typu I, który stanowi przejście pomiędzy promieniami homo- i heterogenicznymi.

Na styczonym odcinku obwodu drewna, równym 1 mm, znajduje się średnio 15-20, a na powierzchni 1 mm<sup>2</sup> styczego przekroju – 45-65 promieni. W komórkach promienia często są obecne romboidalne, pojedyncze kryształy szczawianu wapnia.

W drewnie korzenia słoje przyrostów rocznych są wyróżnione słabiej niż w pniu. W przeciwieństwie do drewna pnia włókna w korzeniu mają cieńsze ściany, parenchymy osiowej jest mniej i rzadziej niż w pniu spotyka się promienie agregatowe. W drewnie korzenia *C. betulus* promienie są heterogeniczne (Cutler i in. 1987).

### 3.1.5. LIŚĆ

Liść grabu jest grzbietobrzuszny; pokład miękiszu palisadowego składa się z 1-2 warstw komórek. Miękisz gąbczasty ma różną grubość. Aparaty szparkowe znajdują się wyłącznie w dolnej, odosiowej epidermie. Komórki dolnej epidermy są w przekroju 2-3 razy mniejsze od komórek epidermy górnej.



**Tablica I.** Jednoročná łodyga na przekroju poprzecznym

1 – fragment. Linia = 0,1 mm; 2 – komórki sklerenchymatyczne w strefie włókien protofloemowych. Linia = 0,02 mm;

3 – floem wtórny. Linia = 0,02 mm; 4 – zewnętrzna część kory wtórnej. Linia = 0,02 mm

P – peryderma, Co – kolenchymatyczna strefa kory pierwotnej, F – floem wtórny, X – ksylem wtórny, M – komórka parenchymatyczna, R – promień, Me – rdzeń, Cs – komórka kryształonośna, Phf – włókno floemu, S – sklereid, Se – rurka sitowa, Cc – komórka towarzysząca, C – strefa kambium, E – epiderma, Ph – felleum, Phg – fellogen, Phd – felloderma

Promienie są 1-2- rzędowe (tabl. III-3 i 4). Szersze, 3-4-rzędowe są jedynie promienie wchodzące w skład promieni agregatowych (tabl. IV-3). Oddzielone są wówczas od siebie pojedynczymi szeregami cewek, parenchymy osiowej lub włókien. Obie krawędzie promieni szerszych niż jednorzędowe składają się z pojedynczych szeregów komórek (tabl. III-3 i 4 oraz tabl. IV-3 i 4). Greguss (1959) wyróżnił u grabu promienie nawet 100 komórkowe. Przeciętna wysokość promienia wynosi 0,33 mm. Promienie przez niektórych autorów są zaliczane do typu homogenicznych (Galewski i Korzeniowski 1958; Greguss 1959; Grosser 1977), przez innych – do heterogenicznych (Sárkány 1939; Wagenführ 1984). Schweingruber (1978) znalazł u grabu promienie obu kategorii. Ta rozbieżność wynika z faktu, że w niektórych promieniach komórki brzeżne różnią się od środkowych kształtem; oglądane na promienistym przekroju drewna są kwadratowe lub wydłużone w kierunku prostopadłym do przebiegu promienia. Mają też grubsze i nierównomiernie zgrubiałe ściany z licznymi jamkami prostymi. Natomiast komórki środkowe są wydłużone w kierunku promienistym i mają ściany cieńsze. Zgodnie z przyjętym przez Schweingruber (1978) podziałem promieni heterogenicznych na 3 typy, promienie grabu autor ten zaliczył do typu I, który stanowi przejście pomiędzy promieniami homo- i heterogenicznymi.

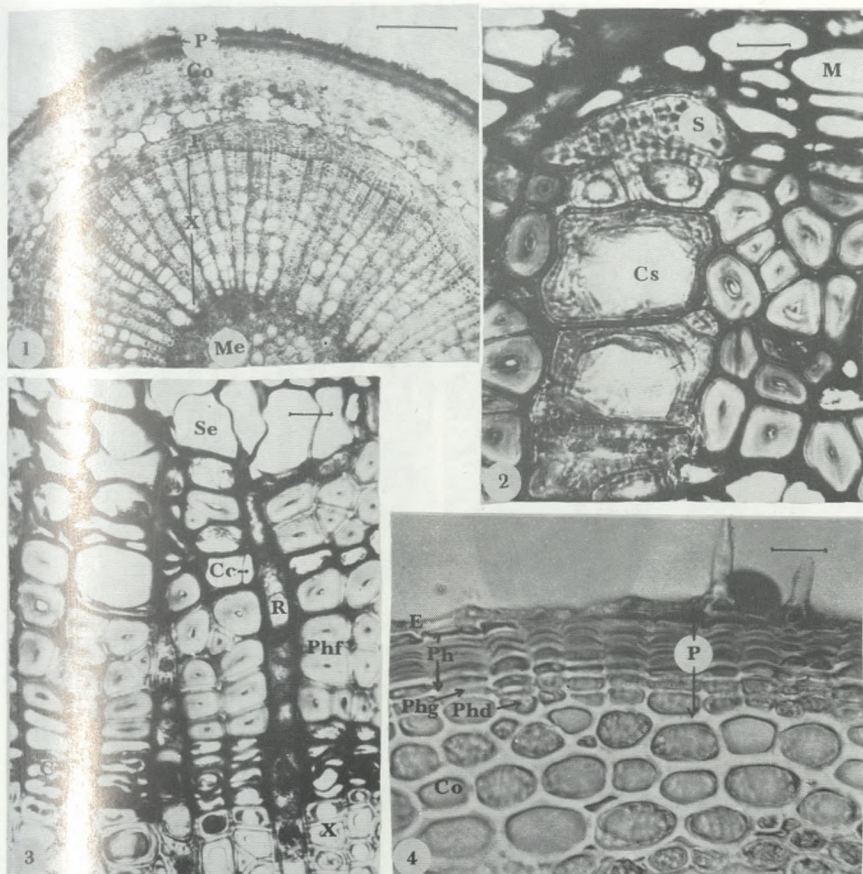
Na styczonym odcinku obwodu drewna, równym 1 mm, znajduje się średnio 15-20, a na powierzchni 1 mm<sup>2</sup> styczego przekroju – 45-65 promieni. W komórkach promienia często są obecne romboidalne, pojedyncze kryształy szczawianu wapnia.

W drewnie korzenia słoje przyrostów rocznych są wyróżnione słabiej niż w pniu. W przeciwieństwie do drewna pnia włókna w korzeniu mają cieńsze ściany, parenchymy osiowej jest mniej i rzadziej niż w pniu spotyka się promienie agregatowe. W drewnie korzenia *C. betulus* promienie są heterogeniczne (Cutler i in. 1987).

### 3.1.5. LIŚĆ

Liść grabu jest grzbietobrzuszny; pokład miększu palisadowego składa się z 1-2 warstw komórek. Miększ gąbczasty ma różną grubość. Aparaty szparkowe znajdują się wyłącznie w dolnej, odosiowej epidermie. Komórki dolnej epidermy są w przekroju 2-3 razy mniejsze od komórek epidermy górnej.



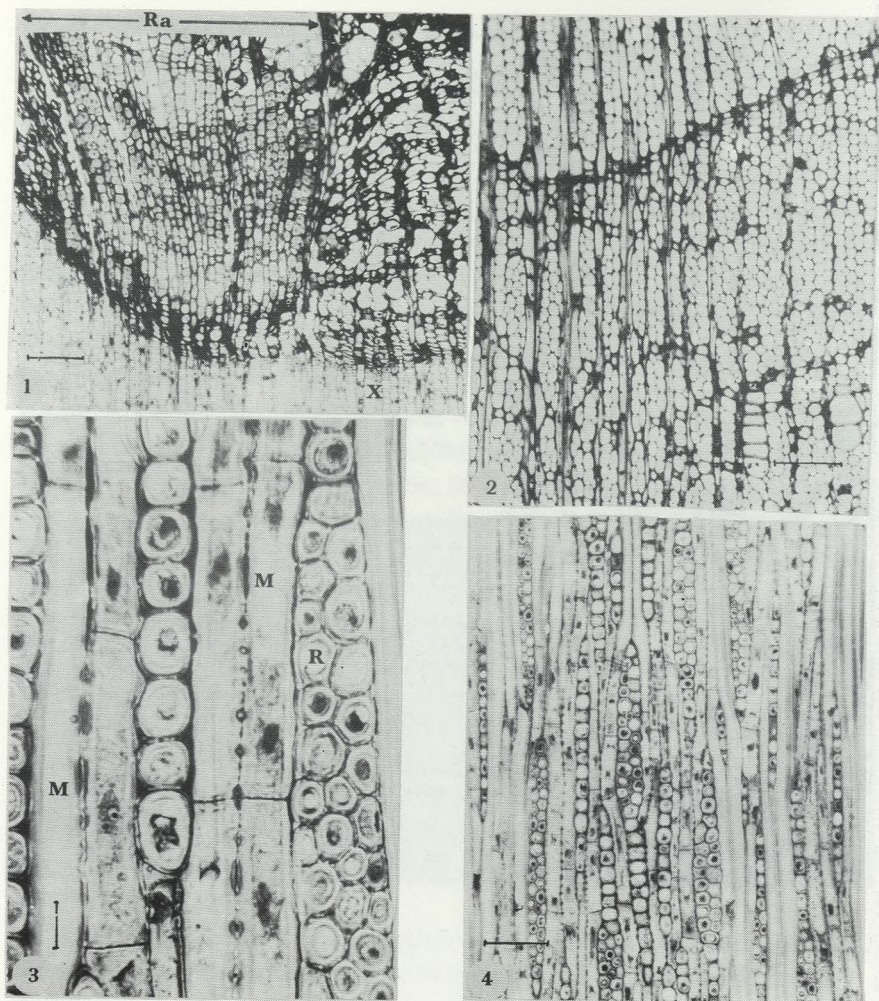


**Tablica I.** Jednoročná łodyga na przekroju poprzecznym

1 - fragment. Linia = 0,1 mm; 2 - komórki sklerenchymatyczne w strefie włókien protofloemowych. Linia = 0,02 mm;

3 - floem wtórny. Linia = 0,02 mm; 4 - zewnętrzna część kory wtórnej. Linia = 0,02 mm

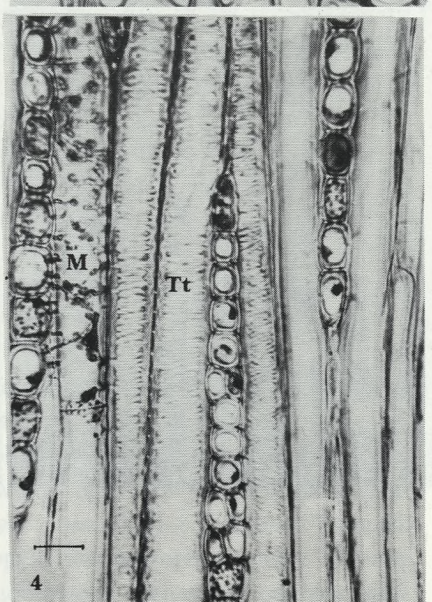
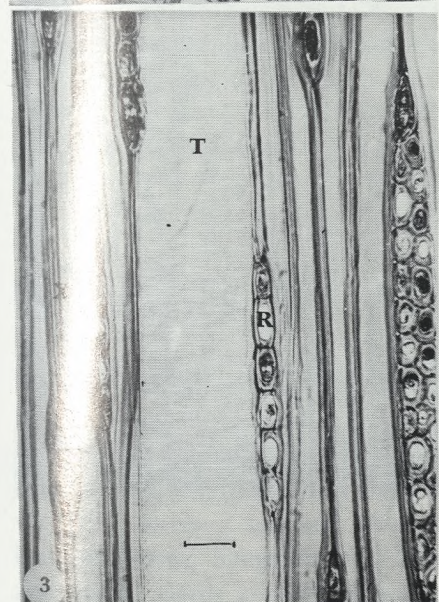
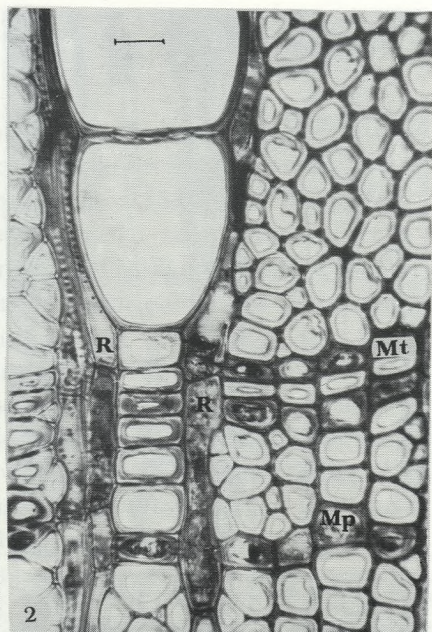
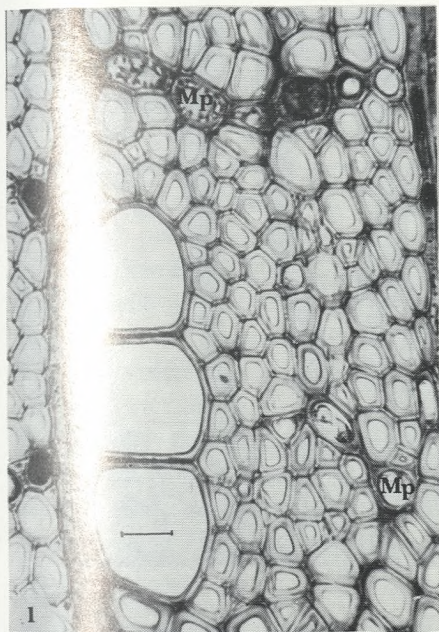
P - peryderma, Co - kolenchymatyczna strefa kory pierwotnej, F - floem wtórny, X - ksylem wtórny, M - komórka parenchymatyczna, R - promień, Me - rdzeń, Cs - komórka kryształonośna, Phf - włókno floemu, S - sklereid, Se - rurka sitowa, Cc - komórka towarzysząca, C - strefa kambium, E - epiderma, Ph - fellem, Phg - fellogen, Phd - felloderma



**Tablica II. Promienie naczyniowe**

1 – floem wtórny w strefie agregatowego promienia (Ra); przekrój poprzeczny. Linia = 0,1 mm; 2 – ksylem wtórny w strefie promienia agregatowego na pograniczu dwóch przyrostów rocznych; przekrój poprzeczny. Linia = 0,1 mm; 3 – floem wtórny; przekrój styczny. Linia = 0,02 mm; 4 – agregatowy promień w strefie kambium; przekrój styczny. Linia = 0,1 mm

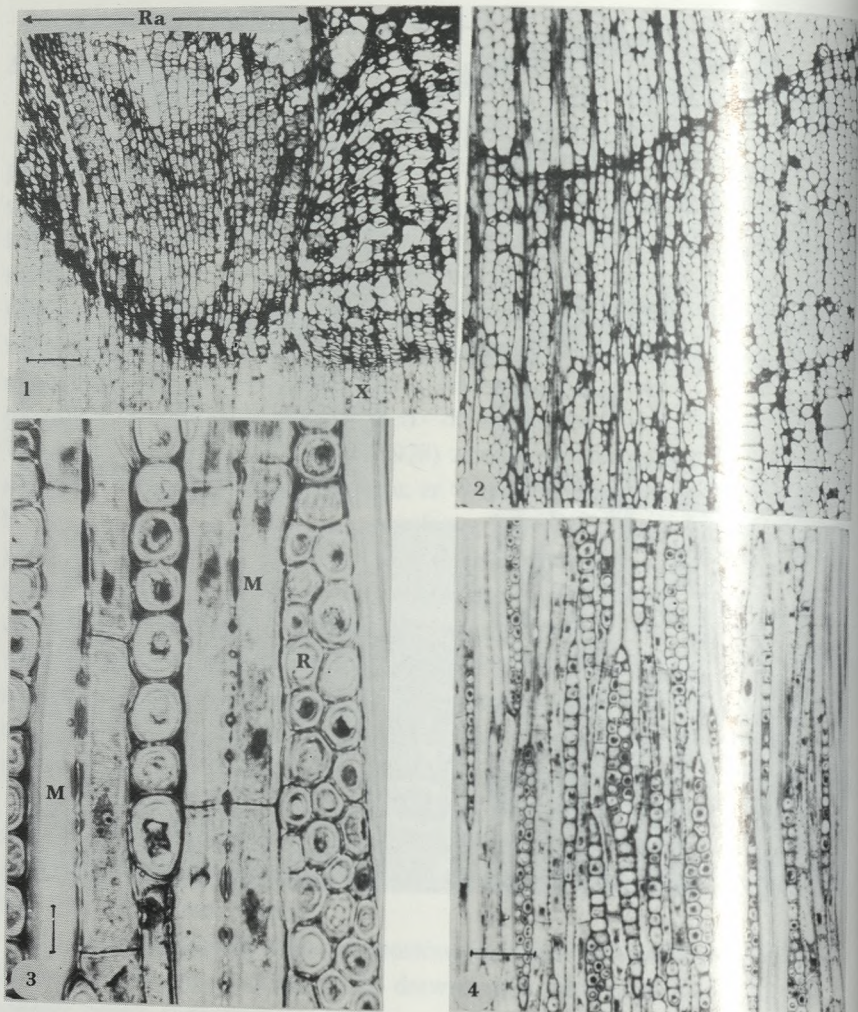
objaśnienia jak w tabl. I



**Tablica III. Ksylem wtórny**

Linia = 0,02 mm, 1 i 2 – przekrój poprzeczny, 3 i 4 – przekrój styczny

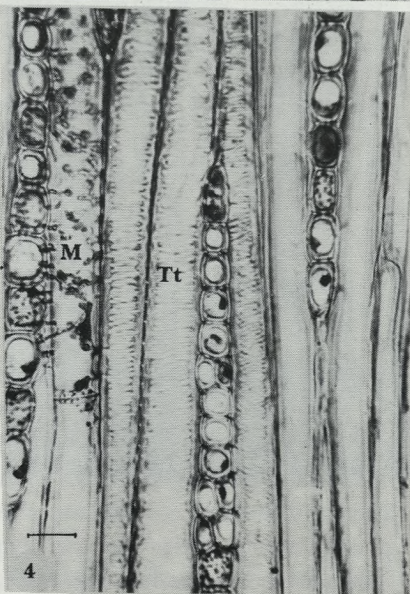
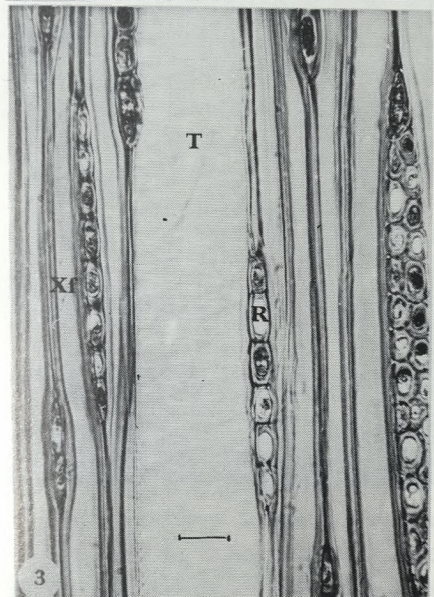
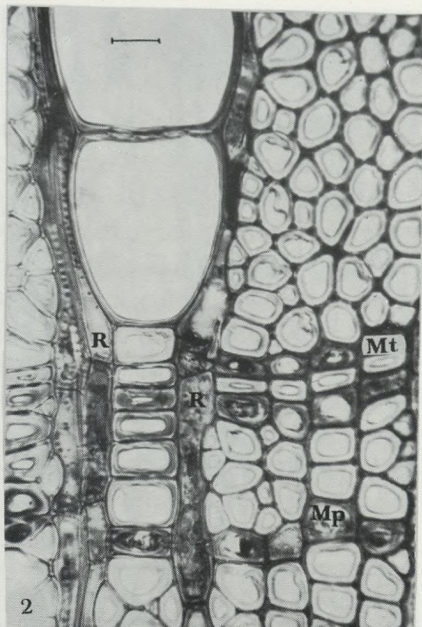
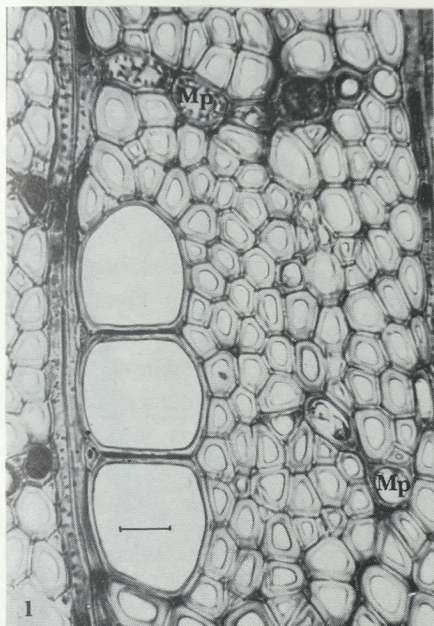
Mt – parenchyma terminalna, Mp – parenchyma apotrachealna, Xf – włókno, T – człon naczynia, Tt – śpiralne zgrubienia w ścianie naczynia, R – promień



**Tablica II. Promienie naczyniowe**

1 – floem wtórny w strefie agregatowego promienia (Ra); przekrój poprzeczny. Linia = 0,1 mm; 2 – ksylem wtórny w strefie promienia agregatowego na pograniczu dwóch przyrostów rocznych; przekrój poprzeczny. Linia = 0,1 mm; 3 – floem wtórny; przekrój styczny. Linia = 0,02 mm; 4 – agregatowy promień w strefie kambium; przekrój styczny. Linia = 0,1 mm

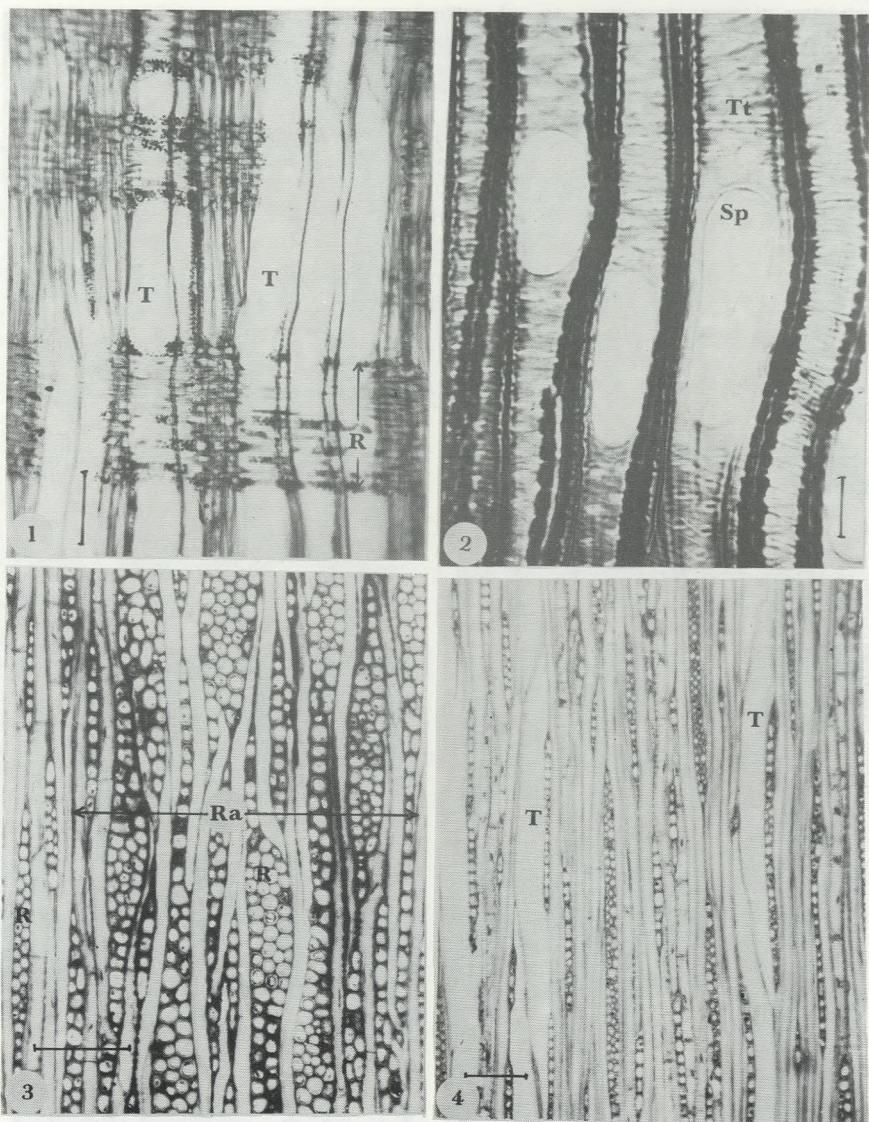
objaśnienia jak w tabl. I



**Tablica III. Ksylem wtórny**

Linia = 0,02 mm, 1 i 2 – przekrój poprzeczny, 3 i 4 – przekrój styczny

Mt – parenchyma terminalna, Mp – parenchyma apotrachealna, Xf – włókno, T – człon naczynia, Tt – spiralne zgrubienia w ścianie naczynia, R – promień



**Tablica IV. Ksylem wtórny**

Linia = 0,02 mm, 1 i 2 – przekrój promienisty; Linia = 0,1 mm, 3 i 4 – przekrój styczny (3 – w strefie agregatywnego promienia Ra).

T – człon naczynia, Tt – spiralne zgrubienia w ścianie naczynia, R – promień, Sp – przebiecie proste

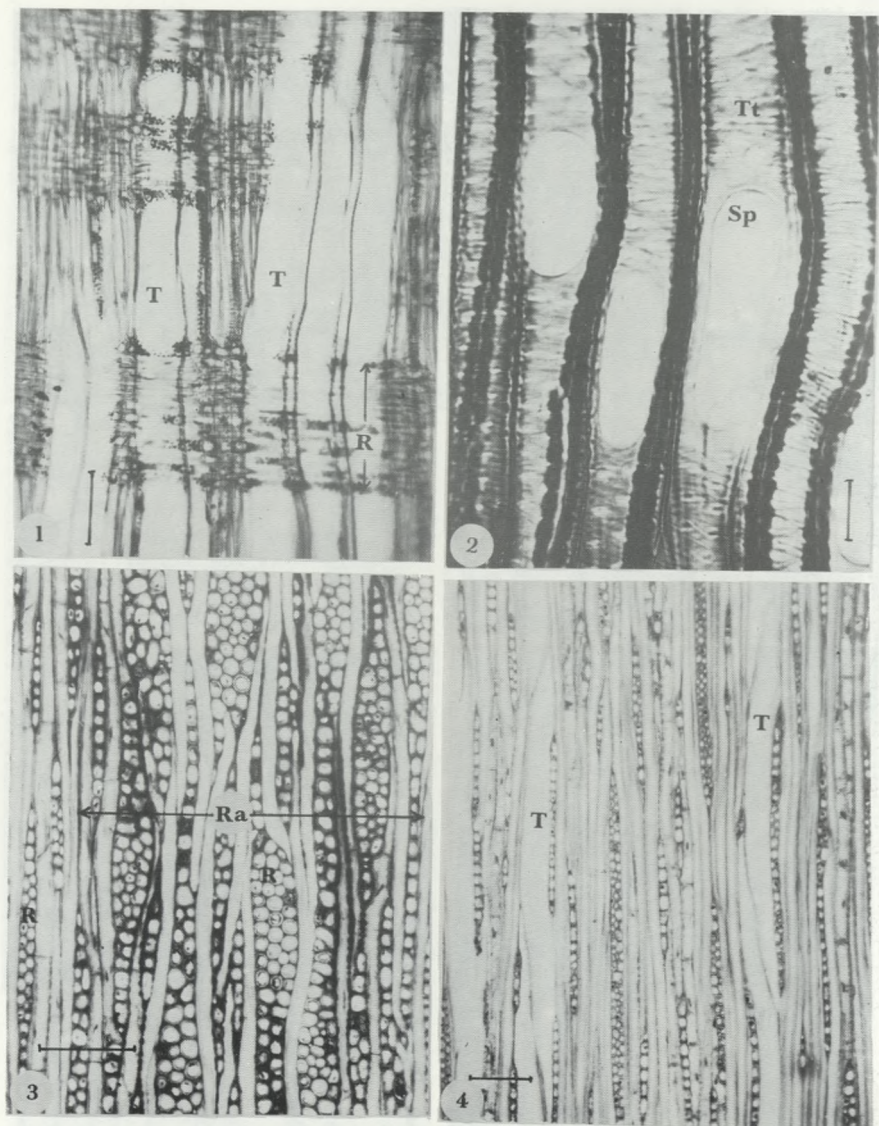
Struktura liścia w znacznym stopniu zależy od światła. W liściach w nasłonecznionej strefie korony grubość blaszki liściowej jest dwukrotnie większa niż w strefie ocienionej (odpowiednio 0,183 mm i 0,093 mm), a grubość pokładu miękiszu palisadowego blisko czterokrotnie większa (odpowiednio 0,097 i 0,026 mm) (Schramm 1912). Zagęszczenie aparatów szparkowych jest również w liściach „słonecznych” ponad dwukrotnie większe niż w „cienistych” (odpowiednio 365 i 170 na powierzchni  $1 \text{ mm}^2$ ). Istnieje duże podobieństwo struktury liścia z ocienionej strefy korony drzewa dorosłego do liścia siewki rosnącej w pełnym świetle. Na przykład na powierzchni  $1 \text{ mm}^2$  w pierwszym przypadku Schramm stwierdził 170 aparatów szparkowych, w drugim 146. Podobna w obu przypadkach jest też sumaryczna długość nerwów na powierzchni  $1 \text{ mm}^2$  (odpowiednio 6,9 i 5,3 mm), podczas gdy w nasłonecznionej strefie korony dorosłego drzewa długość nerwów na tej samej powierzchni liścia wynosiła 9,8 mm (Schramm 1912).

Wpływ światła na strukturę liścia ujawnia się również w zróżnicowaniu stopnia zagęszczenia aparatów szparkowych w liściach z różnych stref korony drzewa. Na powierzchni  $1 \text{ mm}^2$  liścia z dolnej strefy jest ich dwukrotnie mniej niż w liściu ze strefy górnej. Podobnie, w obrębie pojedynczej gałęzi, ponad dwukrotnie mniej aparatów szparkowych znajduje się w liściach z nasady gałęzi, niż z jej strefy szczytowej (dystalnej) (Huzulák i Eliáš 1975).

### 3.2. EMBRIOLOGIA

Niewiele jest informacji na temat budowy i rozwoju organów generatywnych oraz przebiegu procesu zapłodnienia u rodzaju *Carpinus*.

Kwiaty grabu są zebrane w jednopłciowe kotki. Założenia we wczesnej fazie rozwoju jest dwukomorowa, z dwoma anatropowymi zalążkami (Davis 1966). Każdy z zalążków składa się z ośrodka i z 2 osłonek (zalążek krassinucellarny, bitegmiczny). Mikropyle jest utworzone przez osłonkę zewnętrzną. Każda komórka kilkukomórkowego archesporu odkłada pierwotną komórkę parietalną, z których rozwija się 3-4 warstwowa ściana ośrodka. Natomiast komórki apikalne epidermy ośrodka dzielą się peryklinalnie, tworząc czapkę nucellarną. Jądra kilku komórek macierzystych



**Tablica IV. Ksylem wtórny**

Linia = 0,02 mm, 1 i 2 – przekrój promienisty; Linia = 0,1 mm, 3 i 4 – przekrój styczny (3 – w strefie agregatowego promienia Ra).

T – człon naczynia, Tt – spiralne zgrubienia w ścianie naczynia, R – promień, Sp – przebicie proste



Struktura liścia w znacznym stopniu zależy od światła. W liściach w nasłonecznionej strefie korony grubość blaszki liściowej jest dwukrotnie większa niż w strefie ocienionej (odpowiednio 0,183 mm i 0,093 mm), a grubość pokładu miększu palisadowego blisko czterokrotnie większa (odpowiednio 0,097 i 0,026 mm) (Schramm 1912). Zagęszczenie aparatów szparkowych jest również w liściach „słonecznych” ponad dwukrotnie większe niż w „cienistych” (odpowiednio 365 i 170 na powierzchni 1 mm<sup>2</sup>). Istnieje duże podobieństwo struktury liścia z ocienionej strefy korony drzewa dorosłego do liścia siewki rosnącej w pełnym świetle. Na przykład na powierzchni 1 mm<sup>2</sup> w pierwszym przypadku Schramm stwierdził 170 aparatów szparkowych, w drugim 146. Podobna w obu przypadkach jest też sumaryczna długość nerwów na powierzchni 1 mm<sup>2</sup> (odpowiednio 6,9 i 5,3 mm), podczas gdy w nasłonecznionej strefie korony dorosłego drzewa długość nerwów na tej samej powierzchni liścia wynosiła 9,8 mm (Schramm 1912).

Wpływ światła na strukturę liścia ujawnia się również w zróżnicowaniu stopnia zagęszczenia aparatów szparkowych w liściach z różnych stref korony drzewa. Na powierzchni 1 mm<sup>2</sup> liścia z dolnej strefy jest ich dwukrotnie mniej niż w liściu ze strefy górnej. Podobnie, w obrębie pojedynczej gałęzi, ponad dwukrotnie mniej aparatów szparkowych znajduje się w liściach z nasady gałęzi, niż z jej strefy szczytowej (dystalnej) (Huzulák i Eliáš 1975).

### 3.2. EMBRIOLOGIA

Niewiele jest informacji na temat budowy i rozwoju organów generatywnych oraz przebiegu procesu zapłodnienia u rodzaju *Carpinus*.

Kwiaty grabu są zebrane w jednopłciowe kotki. Zalążnia we wczesnej fazie rozwoju jest dwukomorowa, z dwoma anatropowymi zalążkami (Davis 1966). Każdy z zalążków składa się z ośrodka i z 2 osłonek (zalążek krassinucellarny, bitegmiczny). Mikropyle jest utworzone przez osłonkę zewnętrzną. Każda komórka kilkukomórkowego archesporu odkłada pierwotną komórkę parietalną, z których rozwija się 3-4 warstwowa ściana ośrodka. Natomiast komórki apikalne epidermy ośrodka dzielą się peryklinalnie, tworząc czapeczkę nucellarną. Jądra kilku komórek macierzystych

megaspor dzielą się mejotycznie, tworząc linearne tetrazy megaspor. Z megasporoży chalazalnej jednej z tetrad rozwija się woreczek zalążkowy według typu *Polygonum*. Zdarzają się zalążki z dwoma lub więcej woreczkami, lecz dojrzewa zwykle tylko jeden z nich.

Na chalazalnym biegunie zalążka bardzo wczesnie rozwija się wydłużone, często rozdęte caecum, wrastające pomiędzy komórki ośrodka. Antypody w czasie dojrzewania woreczka pozostają w położeniu wyjściowym, w związku z czym trafiają w obszar szyjki rozrastającego się caecum i wczesnie degenerują. Trzykomórkowy aparat jajowy jest słabo zróżnicowany.

Oba jądra biegunowe przechodzą do caecum, gdzie zlewają się tuż przed połączeniem z jądrem plemnikowym, tworząc wtórne jądro woreczka.

Łagiewka pyłkowa wrasta do woreczka zalążkowego najczęściej poprzez chalazę (chalazogamia). W rosnącej łagiewce jądro łagiewkowe wyprzedza 2 jądra plemnikowe (generatywne), będące właściwymi gametami męskimi. Jądro plemnikowe, które znajduje się w pobliżu komórki jajowej, po wydostaniu się z łagiewki, bardzo znacznie powiększa się, podobnie jak to się dzieje u wielu innych roślin.

Przebieg zapłodnienia i rozwoju zarodka u grabu nie został dotąd dokładnie poznany i opisany. Wiadomo jedynie, że w czasie, gdy komórki endospermu intensywnie się już dzielą zygota przechodzi kilkudniowy okres „spoczynku”. Rozwój endospermu jest typu jądrowego; w początkowej fazie nie dzieli się cytoplazma i nie powstają ściany komórkowe (Benson i in. 1906).

Instytut Dendrologii PAN,  
ul. Parkowa 5  
62-035 Kórnik

#### LITERATURA

- Benson M., Sanday E., Berridge E. 1906. Contribution to the embryology of the *Amentiferae*. II. *Carpinus betulus*. Trans. Linn. Soc. London II. Bot. 7: 37-44.
- Bonsen K. J. M. 1991. Gefäßverschluss-Mechanismen in Laubbäumen. Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Ges. Zürich 136/1: 13-50.
- Bozkurt Y. 1960. Investigations of the annual ring evolution in some important tree species in the Belgrad Forest near Istanbul. Istanbul Universitesi Orman Facültesi Dergisi, ser. A. 10(1): 51-56.
- Cuttler D. E., Rudall P. J., Gasson P. E., Gale R. M. O. 1987. Root identification manual of trees and shrubs. Chapman and Hall, London.

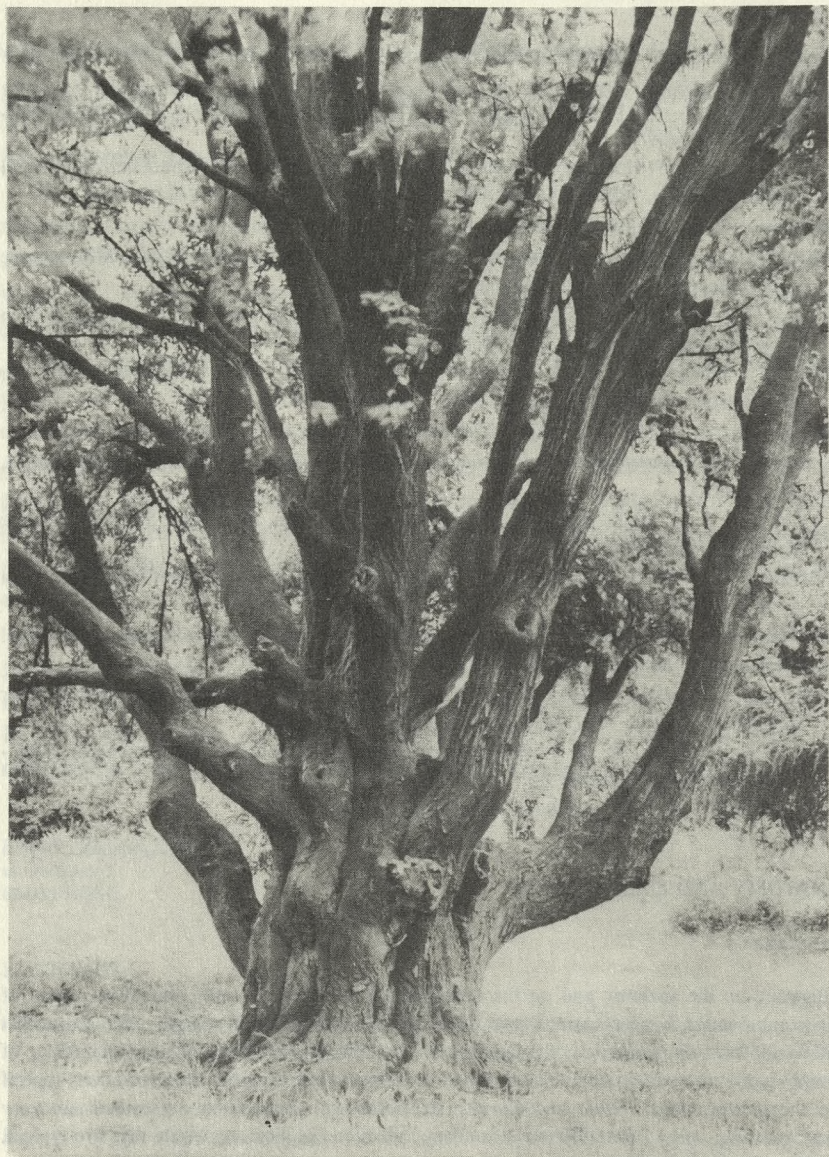
- Davis G. L. 1966. Systematic embryology of the angiosperms. J. Wiley and Sons, New York.
- Galewski W., Korzeniowski A. 1958. Atlas najważniejszych gatunków drewna. PWRiL, Warszawa.
- Greguss P. 1959. Holzanatomie der Europäischen Laubhölzer und Sträucher. Akadémiai Kiadó, Budapest.
- Grosser D. 1977. Die Hölzer Mitteleuropas. Springer Vlg. Berlin.
- Holdheide W. 1951. Anatomie mitteleuropäischer Gehölzrinden. Handb. Mikroskopie in der Technik, H. Freund, Wetzlar 5(1): 193-367.
- Huber B. 1939. Das Siebröhrensystem unserer Bäume und seine jahreszeitlichen Veränderungen. Jahrb. für Wiss. Botanik 88: 176-242.
- Hugentobler U. H. 1965. Zur Cytologie der Kernholzbildung. Vierteljahrsschrift der Naturforschender Ges. in Zürich, 110(2): 321-342.
- Huzulák J., Eliáš P. 1975. Within-crown pattern of ecophysiological features in leaves of *Acer campestre* and *Carpinus betulus*. Folia Geobotanica et Phytotaxonomica, 10: 337-350.
- Ladefoged K. 1958. The periodicity of wood formation. Dan. Biol. Skr.7(3). Danske Videnskabernes Selsk. 2.
- Lobžanidze E. D. 1961. Kambij i formirovanie godičnych kolec drevesiny. Inst. Lesa A. N. Gruzinskoj SSR.
- Sárkány S. 1939. Xylotomia vizsgálatok (Xylotomische Untersuchungen). Botanikai Közlemények 36 (1-2): 45-72.
- Schramm R. 1912. Über die anatomischen Jugendformen der Blätter einheimischer Holzpflanzen. Flora oder Allg. Bot. Ztg 104(3): 225-295.
- Schweingruber F. H. 1978. Mikroskopische Holzanatomie. W. Bosshard, Eidgenössische Anstalt, Zürcher Ag.
- Wagenführ R. 1984. Anatomie des Holzes. VEB, Leipzig.

## ANATOMY AND EMBRYOLOGY

### Summary

Literature on the anatomy and on the development of vegetative and generative organs of *Carpinus betulus* is very scant. An anatomical trait observable in a light microscope that differentiates *Carpinus* from other genera of the family *Betulaceae* is the occurrence of simple perforations between vessel members as distinct from scalariform perforations typical for the genera *Alnus*, *Betula* and *Corylus*. In hornbeam the sieve-tube members are very long, reaching up to 1 mm. For the secondary xylem and phloem aggregate rays are typical, visible even with the naked eye.

The ovule is crassinucellar and bitegmic. The embryo sac develops according to the *Polygonum* type. The pollen tube grows into the embryo sac through a chalaza (chalazogamy). The development of the endosperm is of the nuclear type.



Sulmów, gm. Goszczánów (woj. sieradzkie), obw. ok. 5 m na wys. 0,5 m. Park dworski  
(fot. A. Boratyński)