

ALINA HEJNOWICZ

3. ANATOMIA I EMBRIOLOGIA

3.1. BUDOWA ORGANÓW WEGETATYWNYCH

3.1.1. BUDOWA PIERWOTNA

Jesion wyniosły należy do gatunków o zdeterminowanym wzroście, to znaczy, że ma w zimowym pąku zawiązki wszystkich liści, a tym samym międzywęźli przyszłorocznego pędu. Wegetatywny pąk jesionu składa się zimą z 1–2 par łusek będących zmodyfikowanymi ogonkami liściowymi (na wiosnę bardzo wczesnie odpadających) oraz z 4–8 par zawiązków liści. Układ zawiązków liściowych w pąku jest naprzeciwległy. Wszystkie zawiązki, oprócz pary najmłodszej, mają wykształcony ogonek liściowy i blaszkę złożoną z 3–4 listków. W pąku terminalnym, w pachwinach niektórych zawiązków liści znajdują się zawiązki bocznych pąków, które w następnym sezonie rozwiną się w pąki wegetatywne wyższego rzędu lub w pąki kwiatowe.

Zależnie od płaszczyzny przekroju wierzchołka pędu i fazy rozwoju zawiązków liściowych, merystem wierzchołkowy jest płaski lub nawet lekko wklęsły. Pod koniec plastochronu (odcinek czasu upływającego pomiędzy powstaniem dwóch kolejnych zawiązków), wierzchołek nieznacznie się uwypukla (Remphrey 1989).

Merystem wierzchołkowy ma dwuwarstwową tunikę oraz trzon (korpus). Druga warstwa tuniki nie zawsze jest wyodrębniona, gdyż zdarzają się w niej podziały peryklinalne. W tworzeniu zawiązków liściowych (łusek i liści właściwych) uczestniczą obie warstwy tuniki; komórki pierwszej

warstwy dzielą się tylko antyklinalnie, drugiej anty- i peryklinalnie (Remphrey 1989).

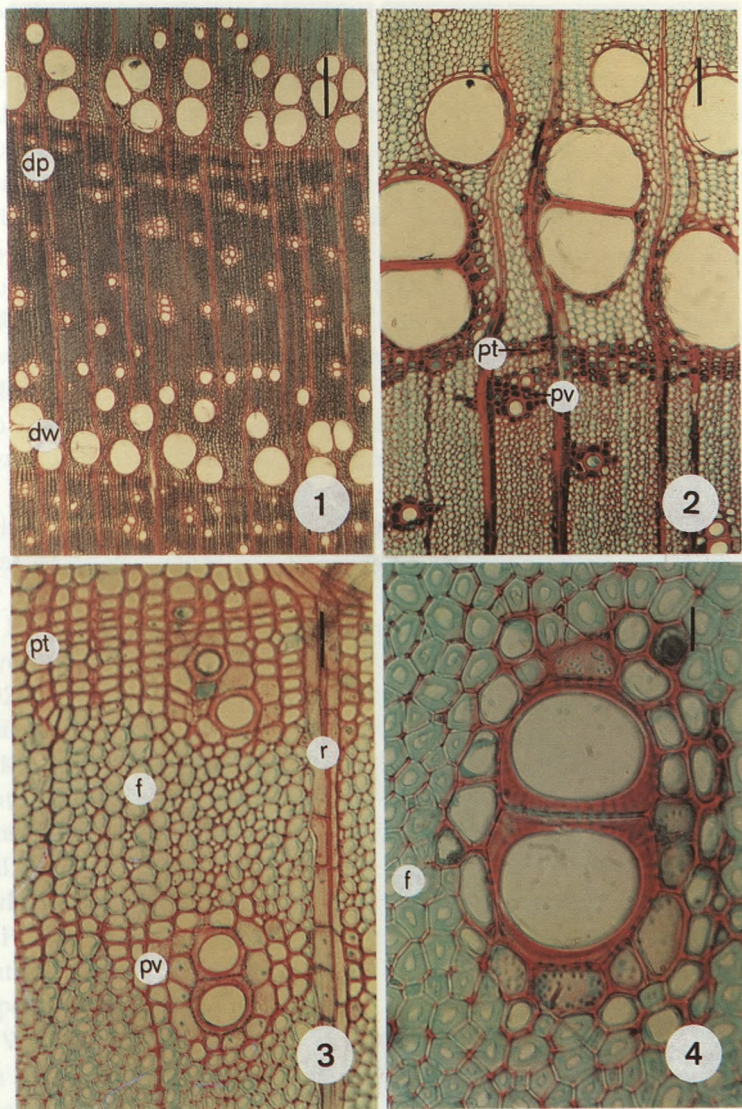
Na wiosnę wznowienie morfogenetycznej działalności wierzchołka rozpoczyna się jeszcze w zamkniętym, nie nabrzmiałym pąku. Wcześniej wzrasta uwodnienie pąka i następuje okresowy spadek zawartości skrobi. Skrobia w zawiązku pędu, w tym i w merystemie wierzchołkowym, jest obecna nawet zimą. W drugiej połowie kwietnia, po wznowieniu w merystemie podziałów, skrobia zanika, ale ponownie zaczyna się gromadzić w drugiej połowie maja, w fazie intensywnego odkładania zawiązków liści (Cottignies 1986). Wznowienie podziałów komórkowych na wierzchołku jest skorelowane z osiągnięciem krytycznego progu zawartości wody w pąku (Cottignies 1983).

Zakończenie morfogenetycznej działalności wierzchołka następuje już w drugiej połowie lipca. Zanika wówczas jego strefowość, wyraźnie zaznaczona w okresie aktywnym. Komórki merystemu wierzchołkowego wchodzi w fazę G₁ cyklu mitotycznego. Spoczynek merystemu wierzchołkowego u jesionu określa się jako pełny; brak podziałów komórkowych, nie zachodzi synteza DNA, a jego zawartość w komórce jest równa 2C (Cottignies 1974).

W pachwinach liści znajdujących się u nasady pędu lub w jego górnej części, tuż pod pąkami bocznymi spotyka się zawiązki pąków uspionych. Można je rozpoznać nawet na przekroju starego pnia. Fink (1980a), ze względu na umiejscowienie i sposób powstania zalicza je do typu pąków „głębokich” (Tiefknospe), stanowiących przedłużenie działalności komórek merystematycznych wierzchołka wzrostu pędu obecnych w pachwinie zawiązka liścia. Z upływem lat pąki te zostają otoczone i „wchłonięte” przez tkanki kory wtórnej.

3.1.2. KORA WTÓRNA

Kora wtórna, obejmująca wszystkie tkanki leżące na zewnątrz od drewna, jest u jesionu stosunkowo gruba. W pięćdziesięcioletnim pniu, na przykład, stanowi około 4% jego średnicy, osiągając szerokość około 6 mm. Kora wtórna, na skutek występowania w niej stycznych pasm tkanki sklerenchymatycznej, jest uwarstwiona (Holdheide 1951).



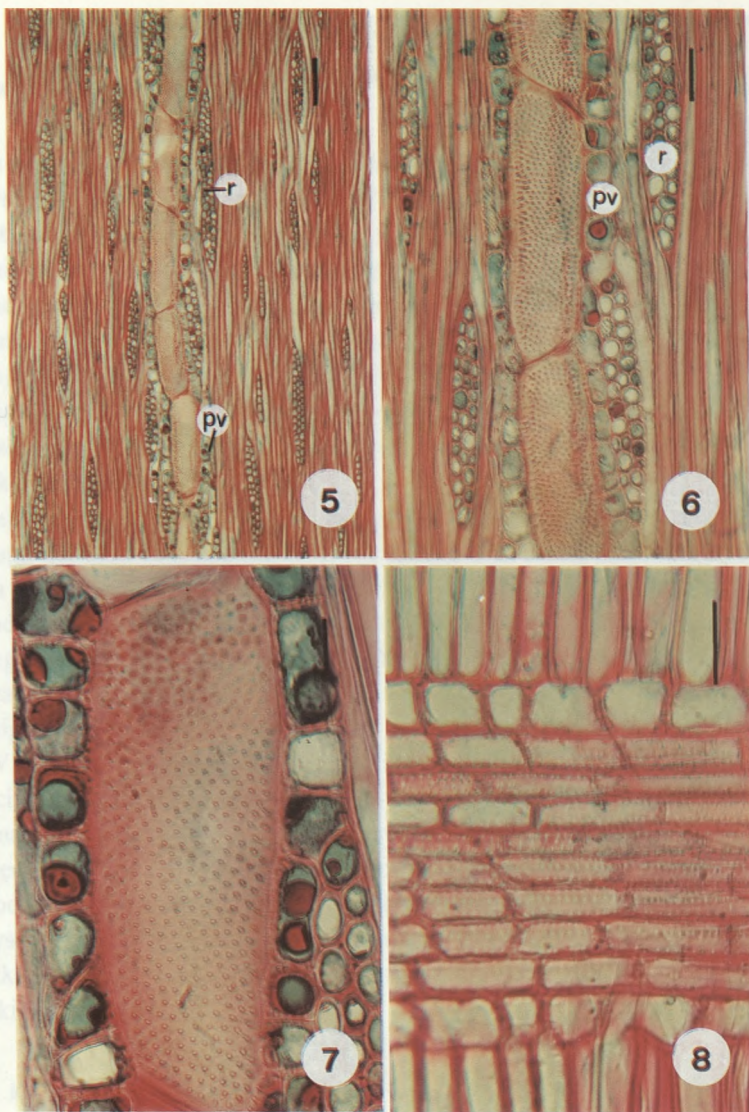
Tablica I-1-4. Drewno na przekroju poprzecznym

1 - Pierścieniowo-cewowy typ drewna; naczynia o dużej średnicy są skupione w drewnie wczesnym; *dw* - drewno wczesne, *dp* - drewno późne; Pionowa kreska = 0,4 mm;

2 - Pogranicze dwóch przyrostów rocznych; warstwy komórek miękiszu powstałe w końcowej fazie aktywności kambium (parenchyma terminalna - *pt*) oraz komórki miękiszu skupione wokół naczyń (parenchyma wazicentryczna - *pv*). Kreska = 0,1 mm;

3 - Fragment drewna późnego. Kreska = 0,04 mm; *pt* - parenchyma terminalna, *pv* - parenchyma wazicentryczna otaczająca naczynia o grubych ścianach i stosunkowo małym świetle, *r* - promień, *f* - włókna;

4 - Fragment drewna ze środkowej części przyrostu rocznego. Grubościenne naczynia są otoczone 1-2 warstwami komórek parenchymatycznych opatrzonych licznymi jankami prostymi. Kreska = 0,02 mm, *f* - włókna



Tablica II-5-7. Drewno na przekroju podłużnym

5 – Przekrój podłużny-styczny; podłużny ciąg członów naczyń oddzielonych od siebie skośnymi ścianami poprzecznymi (przebiciami). Kreska = 0,1 mm; r – promień, pv – parenchyma wazicentryczna;

6 – jak wyżej. Kreska = 0,04 mm;

7 – Człon naczynia z jamkami w ścianie, rozmieszczonymi naprzemiangle, w skośnych szeregach. Kreska = 0,02 mm

Tablica II-8. Drewno na przekroju podłużnym-promieniowym

Fragmēt heterogenicznego promienia, z niskimi, promieniście wydłużonymi komórkami w części środkowej i wyższych, równowymiarowymi komórkami brzeżnymi promienia. Kreska = 0,04 mm

Szerokość pokładu wtórnego floemu dochodzi do 1,8 mm. Granice pomiędzy przyrostami rocznymi są wyraźne tylko w pniach drzew rosnących na bogatych siedliskach. Z jednej strony wyznaczają je pasma komórek parenchymatycznych powstające jesienią, z drugiej grupy sklereidów występujących we wczesnym floemie. Szerokość rocznego słoja wynosi 0,16–0,20 mm i maleje z wiekiem, w wyniku kurczenia się rurek sitowych po utracie ich funkcji przewodzącej (Holdheide 1951).

Rurki sitowe mają średnicę do 0,055 mm. Pojedyncze (proste) płyty sitowe są ustawione prostopadle do podłużnej osi rurki. Pory w płycie mają około 5 μm . Średnica rurki we wczesnym floemie jest większa niż w późnym, a grubość ściany nie przekracza 0,001 mm. Komórki parenchymatyczne, nieliczne we wczesnym floemie, w późnym tworzą styczne pasma lub grupy, wśród których znajdują się pojedyncze, wąskie rurki sitowe. Rurkom sitowym towarzyszą 1 (we wczesnym floemie) lub 2 (we floemie późnym) cienkościenne komórki przyrurkowe, powstałe w wyniku podziałów antyklinalnych wspólnej komórki macierzystej. Spotyka się też rurki z 3 komórkami towarzyszącymi. Komórki przyrurkowe są zwykle w bezpośrednim kontakcie z komórkami parenchymatycznymi promieni (Gill 1932). Zarówno rurki sitowe, jak i komórki towarzyszące obumierają pod koniec pierwszego lub w drugim roku swego powstania.

Komórki parenchymy, najpóźniej w drugim roku życia osiągają swoje ostateczne rozmiary (0,02 mm średnicy). Ich wnętrze wypełniają drobne, wrzecionowate kryształy szczawianu wapnia (piasek krystaliczny), gromadzące się w większych ilościach w dolnych końcach komórek. W komórkach parenchymy, również zimą, są widoczne ziarna skrobi.

Promienie są 1–3 komórkowe; przebiegają prosto, wyginając się nieco w strefie zapadających się rurek sitowych. Komórki promieni są również wypełnione piaskiem krystalicznym.

We wtórnym floemie włókien nie ma. Liczne są sklereidy, które kształtem przekroju przypominają włókna. Nie powstają jednak tak jak włókna z komórek wrzecionowatych kambium, lecz przez skleryfikację komórek parenchymatycznych, co ma miejsce w drugim lub w trzecim roku od ich powstania. Skleryfikacji ulegają głównie komórki wczesnego floemu. Wśród sklereidów spotyka się typowe komórki kamienne.

Pierwszy fellogen u jesionu zakłada się w epidermie i funkcjonuje przez kilka lat, odkładając na zewnątrz kilka warstw cienkościennego korka

(fellemu), a do wewnątrz 4–6 warstwową fellodermę. Z wiekiem maleje liczba warstw korka odkładanego w ciągu roku z 10 do 2, a czasem tylko do jednej warstwy komórek.

Przetchlinki u jesionu są zaliczane do typu *Sambucus*. W ciągu roku fellogen przetchlinki, stanowiący ciągłość z fellogenem perydermy, początkowo wytwarza pokład nieskorkowaciałych, luźno ułożonych komórek wypełniających, a pod koniec sezonu zwarty, 3–5 warstwowy pokład zamknięty, którego komórki mają ściany cienkie, skorkowaciałe.

Martwica korkowa ma budowę łuskowato-włóknistą. Występują w niej stosunkowo głębokie spękania. Starsze części martwicy odpadają.

3.1.3. KAMBIUM

Komórki inicjalne kambium to inicjały wrzecionowate i inicjały promieni. W układzie komórek wrzecionowatych, widocznym na przekroju podłużnym, nie ma regularnych pięter (kambium niepiętrowe). Zimą strefa kambium jest 3–4 warstwowa. Na wiosnę równocześnie zaczynają się dzielić inicjały wrzecionowate i inicjały promieni. W tym samym czasie przylegające do nich komórki macierzyste ksylemu i floemu wydłużają się promieniście, powiększając swoją objętość.

Aktywacja kambium na wiosnę jest, jak wiadomo, uzależniona od temperatury powietrza. U *Fraxinus* następuje dopiero po kilkunastodniowym okresie panowania temperatur powyżej 10°C. Proces ten rozpoczyna się przed pękaniem pąków, przy czym bezpośrednio pod pąkami ma on miejsce nieco wcześniej niż w pniu na poziomie 1,3 m. Aktywacja kambium w korzeniu jest opóźniona w stosunku do pnia o 2–4 tygodnie i następuje kilka dni po wznowieniu wzrostu korzenia na długość (Ladefoged 1958).

Badania aktywacji kambium w jednorocznych siewkach *Fraxinus americana* ujawniły, że pierwsze mitozy w kambium łądygi tuż pod pąkami, pojawiły się po uaktywnieniu mitotycznym komórek merystematycznych zawiązka pędu zawartego w pąku, którego „przebudzenie” nastąpiło kilka dni później (Tepper 1964; Tepper i Hollis 1967). Potwierdza to istnienie przyczynowego związku pomiędzy aktywacją kambium i aktywacją zawartego w pąku zawiązka pędu, związku negowanego u gatunków z drewnem typu pierścieniowo-naczyniowym, do których należy *F. excelsior*.

Aktywność kambium, mierzona wielkością poprzecznego przyrostu drewna, jest największa w czerwcu i lipcu. Powstaje wówczas 60–70% całego rocznego przyrostu (Chalk cyt. za Süß i Müller-Stoll 1969; Ladefoged 1958). W sierpniu aktywność kambium spada do ok. 10% i kończy się w pierwszej dekadzie września, pomimo to, że liście na drzewie utrzymują się zielone jeszcze przez następne 2 miesiące. W młodych gałęziach proces odkładania drewna kończy się kilka tygodni wcześniej niż w pniu na poziomie 1,3 m.

W strefie kambium młodej łądygii jesionu różnicują się pąki przybyszowe, których obecność nie jest bezpośrednim wynikiem uszkodzenia pędu. Pąki te są inicjowane na przedłużeniach szerokich promieni wtórnego ksylemu. W wyniku podziałów antyklinalnych, czyli prostopadłych do powierzchni łądygi, strefa kambium znacznie się poszerza. W jej obrębie może się pojawić równocześnie kilka zawiązków pąków przybyszowych (Fink 1980b).

3.1.4. DREWNO WTÓRNE

Jesion ma drewno twarde, ze strefą bielu obejmującą 30–40 zewnętrznych słoju przyrostów rocznych. W klimacie wilgotnym drewno twarde powstaje później niż w strefach kontynentalnych i ma wówczas charakter fakultatywny (Rudman 1966). Proces powstawania twardego wiąże się z obumieraniem komórek promieni; zanika skrobia i mitochondria, jądra ulegają rozbięciu (jądra pyknoidalne), a w naczyniach rozwijają się wciśki (Frey-Wyssling 1959).

Drewno pnia jest typu pierścieniowo-naczyniowego i ma tym samym wyraźnie zaznaczone granice pomiędzy słojami przyrostów rocznych (tabl. I-1). W drewnie wczesnym naczynia mają większą średnicę i jest ich więcej niż w pozostałej części rocznego przyrostu (tabl. I-1 i 2). Na 1 mm² poprzecznego przekroju drewna znajduje się średnio 15 naczyń. Średnica naczyń w drewnie wczesnym osiąga wielkość 0,35 mm, w drewnie późnym dochodzi zaledwie do 0,05 mm. Drewno jesionu jest więc „gęste” i twarde, gdyż główną jego masę stanowią włókna (tabl. I-3 i 4).

Naczynia występują przeważnie pojedynczo lub po 2–3 w promienistych łańcuskach (tabl. I-1–4). Do elementów układu podłużnego oprócz

naczyń należą włókna i parenchyma osiowa. Cewek w drewnie jesionu nie ma. Promienie gołym okiem są słabo widoczne. Składają się z 1–3 rzędów komórek (tabl. II-5 i 6). Są zaliczane do typu promieni homogenicznych, choć w niektórych promieniach komórki brzeżne są nieco wyższe i krótsze od komórek środkowych (tabl. II-8). Parenchyma towarzyszy naczyniom (paratrachealna-wazicentryczna) oraz występuje na granicy słoja (terminalna) (tabl. I-2 i 3).

Udział poszczególnych elementów w drewnie średnio wynosi: naczynia 12%, włókna 62%, parenchyma osiowa 11% i promienie 15% (Huber i Prutz, cyt. Bosshard 1974; Chovanec 1985).

Przebiecie znajdujące się pomiędzy nadległymi członami naczyń jest proste, całkowite, ustawione prostopadle lub skośnie do dłuższej osi naczynia (tabl. II-5 i 6). Stosunkowo grube są ściany naczyń (tabl. I-3 i 4). Opatrzony są licznymi jamkami lejkowatymi rozmieszczonymi mniej lub bardziej regularnie, naprzemianlegle, w szeregach skośnych (tabl. II-7). Jamki są w zarysie owalne lub soczewkowate i mają stosunkowo duże wloty. Długość członu naczynia wynosi 0,15–0,25 mm, długość włókna 0,15–1,6 mm. W ciągu sezonu przeciętna długość włókna zwiększa się o około 80% i jest rezultatem zarówno sezonowego wzrostu długości komórek kambium (Bosshard 1951; Süß 1967; Süß i Müller-Stoll 1969), jak i wydłużeniowego wzrostu komórek macierzystych. W stosunku do komórki kambium przyrost długości włókna wynosi aż 263% (Süß 1973). Włókna mają stosunkowo cienkie ściany (około 0,003 mm), a światło zajmuje 61% średnicy komórki (Chovanec 1985). Włókna stanowiące ostatnią warstwę komórek w słoju są wąskie i blisko czterokrotnie krótsze od najdłuższych w danym słoju, odpowiednio na przykład 0,45 i 1,28 mm (Chalk 1970). Długość pasma miększu osiowego w ciągu sezonu nie zmienia się i odpowiada długości macierzystej komórki kambium, która z wiekiem maleje.

W drewnie korzenia naczynia są rozmieszczone w słoju bardziej równomiernie niż w drewnie pnia (drewno półpierścieniowo-naczyniowe), choć słoje przyrostów rocznych są również wyraźne. Włókna mają cieńsze ściany. Jamki lejkowate w ścianach naczyń są rozmieszczone regularnie, naprzemianlegle. Promienie są przeważnie heterogeniczne o szerokości 1–2 i wysokości do 21 komórek (Cutler i in. 1987). Zarys poprzecznego przekroju naczynia w korzeniu jest wielokątny, w pniu okrągły (Patel 1965). Naczynia w korzeniu są przeciętnie węższe niż w pniu, a ich średnica

w korzeniu rosnącym pionowo maleje w miarę oddalania od nasady korzenia, podczas gdy w korzeniu poziomym zwiększa się (Bariska, cyt. Bosshard 1974).

Jesion ma zdolność wytwarzania drewna reakcyjnego (tensyjnego). Włókna drewna tensyjnego nie mają jednak tak wyraźnie wykształconego pokładu S3 we wtórnej ścianie komórkowej, jak na przykład u buka (Jutte 1969).

Uwzględniając pewne różnice w budowie anatomicznej drewna drzew rosnących w różnych warunkach siedliskowych, Krasnitskij (1958, 1959) wyodrębnił 3 ekologiczne formy *Fraxinus excelsior*. Różnice te nie dotyczą jednak cech mogących mieć wpływ na cechy użytkowe drewna. Wyróżnione formy mają bowiem podobny udział drewna późnego i parenchymy osiowej w słoju oraz jednakowy współczynnik zagęszczenia naczyń w stosunku do ich średnicy (porowatość drewna).

3.1.5. LIŚĆ

Liść jesionu jest grzbietobrzuszny. Pokład miękiszu palisadowego składa się z 1–2 warstw komórek, przy czym dwuwarstwowy pokład występuje w liściach w nasłonecznionej strefie korony drzewa. Liście „cieniste” i „słoneczne” różnią się też rozmiarami komórek epidermy. W pierwszych są one kilkakrotnie mniejsze niż w drugich. Aparaty szparkowe znajdują się tylko w dolnej epidermie. W liściach wystawionych na światło powstaje blisko trzykrotnie więcej aparatów szparkowych niż w liściach cienistych (odpowiednio 1265 i 478 na 1 mm² powierzchni – Schramm 1912).

3.2. BUDOWA I ROZWÓJ ORGANÓW GENERATYWNYCH

Rozwój i budowa kwiatów, nasion i owoców jesionu zostały w rozdziale opisane głównie na podstawie badań Nikolaeovej (1962, 1966) oraz skąpych informacji zawartych w książce Davisa (1966).

Zawiązki kwiatostanów i kwiatów zakładają się jesienią w roku poprzedzającym kwitnienie. Kwiaty na wiosnę rozwijają się wcześniej niż liście, przy czym męskie kwiaty wyprzedzają w rozwoju kwiaty żeńskie. Kwiaty na ogół są rozdzielnopłciowe, choć spotyka się drzewa lub gałęzie na drzewie z kwiatami obupłciowymi. Okwiat jest silnie zredukowany.

Kwiat żeński składa się ze słupka z rozdwojonym znamieniem. Słupek powstaje ze zrośnięcia dwóch, czasem trzech owocolistków. Zalążnia jest dwukomorowa. Zarysy komór są widoczne jesienią. Na wiosnę w każdej komórce, w górnej części łożyska rozwijają się 2 zalążki = megasporangia, początkowo ustawione równolegle do osi słupka, w fazie dojrzałej przyjmujące położenie odwrotne (zalążki anatropowe). Ich rozwój jest bardzo szybki. Już w zalążkach obróconych o 90° w stosunku do położenia pierwotnego wyodrębnia się pojedyncza osłonka = integumentum. Zalążki są więc unitegmiczne, a ze względu na słabo wykształcony ośrodek – skąpoosrodkowe, czyli tenuinucellarne. W subepidermalnej warstwie ośrodka różnicuje się komórka archesporialna, która bezpośrednio staje się komórką macierzystą megaspor. Mejoza w komórce macierzystej następuje w czasie wyodrębniania się osłonki. Układ powstałych w wyniku mejozy 4 megaspor jest linearny. Funkcjonującą megasporą staje się komórka chalazalna, 3 pozostałe degenerują.

Woreczek zalążkowy, czyli megagametofit rozwija się według typu *Polygonum*; jest monosporowy, 8-jądrowy. Składa się z 3-komórkowego aparatu jajowego, z 2 jąder biegunowych i 3 antypod, które zwykle degenerują jeszcze przed osiągnięciem pełnej dojrzałości woreczka. W zalążni pełną dojrzałość osiągają wszystkie 4 zalążki, choć, jak wiadomo, owoc jesionu jest jednonasienny. Wynika stąd, że degeneracja 3 zalążków następuje w późniejszych fazach rozwoju owocu.

Kwiaty męskie rozwijają się wcześniej niż żeńskie. Główna pręcika składa się z 4 mikrosporangiów. Ściana mikrosporangium jest złożona z jednowarstwowej epidermy, jednowarstwowego endotecjum, 3–4 nietrwałych warstw pośrednich oraz z jednowarstwowego tapetum typu wydzielniczego, którego komórki są w młodym pylniku dwujądrowe. Tapetum od wewnątrz graniczy z różnicującą się jesienią tkanką archesporialną, w obrębie której wyodrębniają się początkowo małe komórki sporogenne. W miarę dojrzewania rozmiary komórek sporogennych powiększają się dwukrotnie. Równocześnie jądra komórek tapetum dzielą się, w wyniku czego powstają komórki 2–8 jądrowe. Jądra komórek tapetum zachowują zdolność dzielenia się nawet wówczas, gdy znaczna jego część zostaje stracona przez różnicujące się komórki sporogenne, które staną się komórkami macierzystymi ziarn pyłku (mikrospor). Podziały mejotyczne jąder komórek macierzystych przebiegają w obrębie mikrosporangium synchronicz-

nie. Równocześnie też z podziałami jąder następuje podział cytoplazmy i powstanie tetrady mikrospor, których wzajemny układ może być tetrahedralny, izobilateralny, linearny lub T-kształtny (Nikolaeva 1962).

U *Fraxinus* słabo jest poznany rozwój mikrogametofitu oraz przebieg zapłodnienia i rozwój zarodka. Dojrzałe, dwujądrowe ziarna pyłku dostają się na znamię słupek w czasie, gdy woreczek zalążkowy nie jest jeszcze wykształcony. Łągiówka przerasta tkanki szyjki słupek i rosnąc po wewnętrznej ścianie łożyska dostaje się do komory zalążni. Do woreczka zalążkowego wnika przez mikropyle. Zlanie się obu jąder biegunowych woreczka i powstanie wtórnego jądra następuje jeszcze przed zapłodnieniem komórki jajowej. W wyniku zapłodnienia wtórnego jądra woreczka powstaje pierwotne jądro endospermu, którego podział wyprzedza w czasie podział zygoty. Pierwotne jądro endospermu dzieli się natychmiast, nie przechodząc okresu spoczynku, który jest charakterystyczny dla zygoty. Od początku bielmo jest komórkowe (typ celularny, Davis 1966) co oznacza, że podziały cytoplazmy (cytokineza) następują bezpośrednio po podziałach jąder.

Od zapylenia do zapłodnienia mijają 2–3 tygodnie. W ciągu następnych 3–4 tygodni zarodek osiąga stadium kuliste, a po kolejnych 7–10 dniach – sercowate. Po 3–4 miesiącach od zapylenia zarodek jest w pełni wykształcony (Nikolaeva 1966).

Instytut Dendrologii PAN
ul. Parkowa 5
62-035 Kórnik

LITERATURA

- Bosshard H. H. 1951. Variabilität der Elemente des Eschenholzes in Funktion von der Kambiumtätigkeit. Schweiz. Z. Forstw. 102(12): 648–665.
- Bosshard H. H. 1974. Holzkunde, Bd 1 i 2. Experimentellen Biologie 19, Birkhäuser, Stuttgart.
- Chalk L. 1970. Short fibres with clearly defined intrusive growth, with special reference to *Fraxinus*. New research in plant anatomy. Acad. Press London: 163–168.
- Chovanec D. 1985. Morfologia buněčných elementů listnatých dřevin. Vedecké a pedagogické aktuality 1.
- Cottignies A. 1974. Les critères nucléaires d'une dormance vraie et totale dans le point végétatif du *Fraxinus excelsior* L. Planta 120: 171–179.

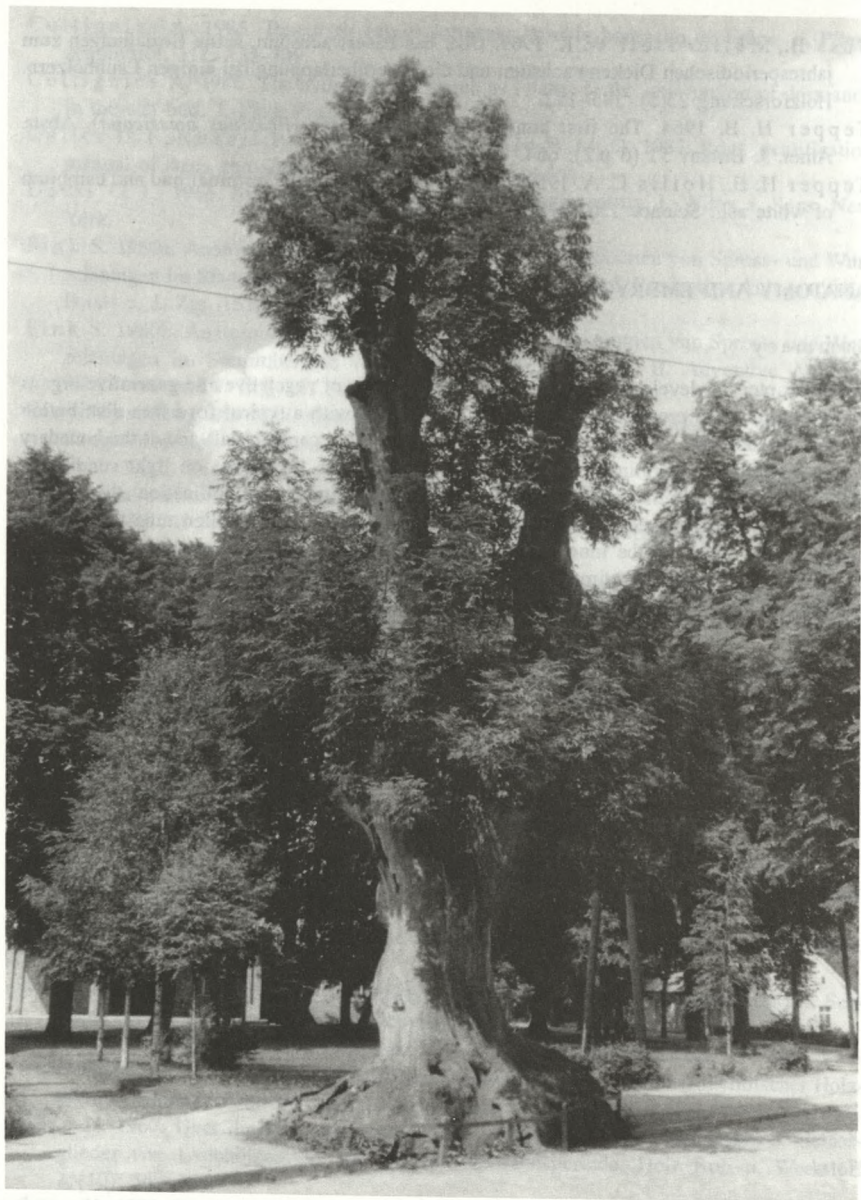
- Cottignies A. 1983. Teneur en eau et dormance dans le bourgeon de Frêne. Z. Pflanzenphysiol. 111: 133–139.
- Cottignies A. 1986. The hydrolysis of starch as related to the interruption of dormancy in the ash bud. J. Plant Physiol. 123: 381–388.
- Cutler D. F., Rudall P. J., Gasson P. E., Gale R. M. O. 1987. Root identification manual of trees and shrubs. Chapman et Hall, London.
- Davis G. L. 1966. Systematic embryology of the angiosperms. J. Wiley a. Sons, New York.
- Fink S. 1980a. Anatomische Untersuchungen über das Vorkommen von Spross- und Wurzelanlagen im Stammbereich von Laub- und Nadelbäumen. I. Proventive Anlagen. Allg. Forst- u. J. Ztg, 151(9): 160–180.
- Fink S. 1980b. Anatomische Untersuchungen über das Vorkommen von Spross- und Wurzelanlagen im Stammbereich von Laub- und Nadelbäumen. II. Adventive Anlagen. Allg. Forst- und J. Ztg, 151 (10): 181–197.
- Frey-Wyssling A. 1959. Cytology of heartwood ray cells. Abstr. Proc. 9th Int. Bot. Congr. Montreal, 2 (123) D.
- Gill N. 1932. The phloem of ash (*Fraxinus excelsior* Linn.) – its differentiation and seasonal variation. Proc. Leeds Phil. a. Lit. Soc. Sect. Proc. 2: 347–355.
- Holdheide W. 1951. Anatomie mitteleuropäischer Gehölzrinden. Handbuch der Mikroskopie in der Technik, H. Freund 5(1): 193–367.
- Jutte S. M. 1969. A comparative study on normal and tension wood fibres in Beech (*Fagus sylvatica* L.) and Ash (*Fraxinus excelsior* L.). Mated. Bot. Lab. Rijks Univ. Leiden, 141.
- Krasnitskij A. M. 1958. Anatomičeskoe stroenie drevesiny jasenija obyknovennogo semennogo i proslavogo proischozdenija v sviazi s ontogenezom dereva. Dokl. Akad. Nauk SSSR, 119(2): 379–381.
- Krasnitskij A. M. 1959. Mikroskopičeskoe stroenie drevesiny jasenija obyknovennogo iz različnyh uslovij proizrastanija. Dokl. Akad. Nauk SSSR, 126(4): 884–885.
- Ladefoged K. 1958. The periodicity of wood formation. Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab Biol. Skr. 7(3): 1–98.
- Nikolaeva Z. V. 1962. Mikrosporogenez u jasenij. Bot. Žurn. 47(9): 1333–1338.
- Nikolaeva Z. V. 1966. Razvite ženskogo gametofita, semeni i ploda jaseniej *Fraxinus*. Bot. Žurn. 51(2): 283–291.
- Patel R. N. 1965. A comparison of the anatomy of secondary xylem in roots and stems. Holzforschung 19(3): 72–79.
- Remphrey W. R. 1989. Shoot ontogeny in *Fraxinus pennsylvanica* (green ash). I. Seasonal cycle of terminal meristem activity. Can. J. Bot. 67: 1624–1632.
- Rudman P. 1966. Heartwood formation in trees. Nature 210: 608–610.
- Schramm R. 1912. Über die anatomischen Jugendformen der Blätter einheimischer Holzpflanzn. Flora o. Allg. Bot. Ztg 104(3): 225–295.
- Süss H. 1967. Über die Längenänderungen der Parenchymstränge, Holzfasern u. Gefäßglieder von Laubhölzern in Verlauf einer Zuwachperiode. Holz Roh- u. Werkstoff 25(10): 369–377.
- Süss H. 1973. Zur Evolution des Holzstammes der Laubhölzer unter besonderer Berücksichtigung seiner Festigkeit. Feddes Repertorium 84(7–8): 517–531.

- Süss H., Müller-Stoll W. R. 1969. Über das Faserwachstum, seine Beziehungen zum jahresperiodischen Dickenwachstum und die Faserüberlappung bei einigen Laubböhlzern. *Holzforschung* 23(5): 145-152.
- Tepper H. B. 1964. The first annual ring of white ash (*Fraxinus americana*). *Abstr. Amer. J. Botany* 51 (6 p.2): 664.
- Tepper H. B., Hollis C. A. 1967. Mitotic reactivation of the terminal bud and cambium of white ash. *Science* 156 (3782): 1635-1636.

ANATOMY AND EMBRYOLOGY

Summary

In this chapter the development and microscopic structure of vegetative and generative organs of European ash is presented. The wood is ring-porous with a typical for ashes distribution of axial parenchyma: associated with the vessels (vasicentric paratracheal) and at the boundary of the growth ring (terminal). Leaf structure is very much dependent on light conditions. Male buds develop in the spring earlier than female ones and during pollination the embryo sac is not fully developed. It takes place during the growth of the pollen tube through the tissues of the style and the inner surface of the ovary wall. The endosperm is cellular and its development precedes in time the development of the zygote. The embryo attains maturity 3-4 months after pollination.



Pomnikowy jesion w Kartuzach (fot. K. Jakusz, 1961)