

ANNA WILCZEK, ALDONA GIZIŃSKA, ADAM MIODEK, WIESŁAW WŁOCH

*Samodzielna Katedra Biosystematyki
Uniwersytet Opolski
Oleska 22, 40-052 Opole
E-mail: a.wilczek@vp.pl*

NOWA HIPOTEZA WZROSTU PROMIENIOWEGO I PRZEBUDOWY KAMBIUM WASKULARNEGO ROŚLIN DRZEWIASTYCH

WSTĘP

Proces ksylogenezy od wielu lat pozostaje w głównym nurcie badawczym licznych ośrodków naukowych ze względu na kluczową rolę drewna, jako jednego z podstawowych, odnawialnych surowców naturalnych. Badania koncentrują się zarówno na regulacji genetycznej tego procesu, jak i na zjawiskach fizjologicznych, towarzyszących różnicowaniu elementów trachealnych. Znacznie mniejsze zainteresowanie towarzyszy obserwacjom struktury kambium waskularnego (kambium), czyli tkanki merystematycznej, która odkłada każdą kolejną warstwę elementów trachealnych.

Istotne wydaje się być zdefiniowanie dwóch, częściowo niezależnych procesów, zachodzących w kambium: wzrostu promieniowego i przebudowy układu inicjałów. W modelu wzrostu promieniowego należy uwzględnić występowanie takich zdarzeń komórkowych jak: i) podziały peryklinalne komórek kambium, w wyniku których odkładane są pochodne na stronę drewna lub łyka (CUMBIE 1963, LARSON 1994); ii) podziały antyklinalne inicjałów, w wyniku których zwiększa się ich liczba (CUMBIE 1967, 1984); iii) wzrost symplastyczny (ekspansja) ścian promieniowych i w nieznacznym stopniu ścian stycznych, odpowiednio do tempa powiększania obwodu cylindra kambium (KARCZEWSKA i współaut. 2009). Po opuszczeniu pokładu komórek merystematycznych komórki pochodne odkładane są odśrodkowo na stronę łyka i dośrodkowo na stronę drewna.

Rozpoczynają skomplikowany proces różnicowania, przeobrażając się odpowiednio w elementy łyka, takie jak człony rurek sitowych i komórki towarzyszące, komórki sitowe, miękisz łykowy i włókna łykowe, lub w elementy drewna, do których należą człony naczyń, cewki, włókna drzewne i miękisz drzewny (LARSON 1994, EVERT 2006).

Idealny model wzrostu promieniowego kambium charakteryzuje się występowaniem wzrostu symplastycznego komórek w kierunku promieniowym i obwodowym, częstych podziałów peryklinalnych oraz stosunkowo nielicznych podłużnych podziałów antyklinalnych. Najbardziej zbliżonym do tego modelu przykładem jest kambium piętrowe (LARSON 1994, EVERT 2006), ale w takim kambium występuje ponadto przebudowa układu komórek, umożliwiającą szybką zmianę nachylenia inicjałów zorganizowanych w piętra, stąd strukturę taką nazwano piętrowością funkcjonalną (KOJS i współaut. 2002, WŁOCH i współaut. 2013). Przebudowa układu inicjałów kambium jest jednym z ważnych procesów umożliwiających adaptację roślin do zmiennego środowiska zewnętrznego i wewnętrznego (KOJS i współaut. 2002).

Układ kambium odzwierciedlony jest w układzie elementów trachealnych, a więc przebudowa układu inicjałów wpływa również na własności hydrauliczne i mechaniczne drewna. Przebudowa układu inicjałów jest prawdopodobnie jednym z mechanizmów tworzenia sieci naczyń w drewnie (ZIMMER-

MANN 1983), w jej wyniku powstają też różne typy włókności drewna: spiralna, falista i zapleciona (HARRIS 1989, LARSON 1994). Szczególnie interesującym przypadkiem jest występowanie włókności zaplecionej, która charakteryzuje wysokie drzewa deszczowych lasów tropikalnych. Kambium tych drzew ma przeważnie strukturę podwójnie piętrową, co oznacza, że nie tylko inicjały wrzecionowate mają układ piętrowy, ale też promienie nie przekraczają granic pięter, co umożliwia szybką przebudowę układu inicjałów, polegającą na zmianie ich nachylenia i orientacji (KOJS i współaut. 2004a). Drewno takie ma dużą wytrzymałość mechaniczną, pozwalającą na szybki wzrost osiowy drzew, przy ograniczonym wzroście promieniowym. W warunkach lasów tropikalnych wzrost osiowy jest ważnym czynnikiem umożliwiającym wygranie silnej konkurencji o światło, jako najważniejszego (lub wręcz jedyne) czynnika ograniczającego wzrost drzew (KOJS i współaut. 2002, 2003; IQBAL i współaut. 2005).

Proces przebudowy powszechnie opisyje się jako proces obejmujący kilka nie-

zależnych zdarzeń, takich jak: wzrost intruzywny, eliminacje, skośne podziały antyklinalne, nierówne (niedoskonałe) podziały peryklinalne oraz łączenie się i dzielenie promieni (LARSON 1994, EVERT 2006, HEJNOWICZ 2012). Wielu autorów sygnalizowało trudności w wyjaśnianiu obserwowanych przypadków przebudowy w oparciu o istniejące hipotezy (HARRIS 1989, LARSON 1994). Według nowej hipotezy zasadniczym mechanizmem przebudowy układu inicjałów jest wzrost intruzywny (KOJS i współaut. 2004a, b; JURA i współaut. 2006; WŁOCH i współaut. 2009, 2013), z którym nierozzerwalnie związane są eliminacje inicjałów i nierówne podziały peryklinalne, i który jest też mechanizmem łączenia (WILCZEK i współaut. 2011a) i dzielenia się promieni. W niniejszym artykule zostały przedyskutowane przede wszystkim te doniesienia ostatnich kilkunastu lat, które wskazują na znaczące zmiany w interpretacji procesów komórkowych, związanych ze wzrostem promieniowym i przebudową układu inicjałów.

WARUNKI MECHANICZNE W KAMBIUM

Komórki kambium poddane są naprężeniom mechanicznym, które wynikają nie tylko z ich turgoru, ale też z naprężeń wzrostowych rozwijających się tkanek waskularnych (HEJNOWICZ 1980, 1997; KWIATKOWSKA i NAKIELSKI 2011). Powszechnie przywiązuje się szczególne znaczenie do rozciągania obwodu kambium przez rosnący walec drewna, co wraz z oporem stawianym przez tkanki zewnętrzne (floem i peryderma), generować ma naprężenie ściskające komórki kambium w kierunku promieniowym (KWIATKOWSKA i NAKIELSKI 2011). Jednak podejrzewano, że w pewnych okolicznościach może występować w kambium naprężenie rozciągające w tym kierunku, spowodowane na przykład zapadaniem się warstw nefunkcjonalnego łyka na początku sezonu wegetacyjnego, co wiązano np. z procesem wzrostu członów naczyń (HEJNOWICZ 1997, KWIATKOWSKA i NAKIELSKI 2011). Jednak nie postawiono pytania, dlaczego delikatna i łatwa do uszkodzenia tkanka merystematyczna, jaką jest kambium, nie ulega zmiażdżeniu, skoro naprężenie wywierane przez rosnący walec drewna miałyby być tak silne, że prowadziłoby do

rozciągnięcia obwodowo warstwy łyka, a nawet do rozerwania martwicy korkowej otaczającej pień? Niejasny pozostaje też mechanizm wzrostu symplastycznego komórek kambium. Zwykle ekspansję ścian wyjaśnia się występowaniem naprężeń rozciągających i w przypadku kambium piętrowego wzrost symplastyczny w kierunku obwodowym wyjaśnia się występowaniem naprężenia rozciągającego w tym kierunku. Jednak wzrost symplastyczny w kambium zachodzi głównie w kierunku promieniowym, a więc w tym, w którym postulowane są warunki stałego i silnego naprężenia ściskającego.

Szczegółowa analiza preparatów anatomicznych oraz integracja wyników badań w trzech dziedzinach: anatomii rozwojowej, fizjologii oraz biomechanice drzew, doprowadziły do sformułowania nowej hipotezy, opisującej układ naprężeń występujących w kambium drzew (KOJS i RUSIN 2011). Podstawowe znaczenie ma w niej bilans wodny, wykazujący znaczące różnice okołodobowe: jest ujemny w dzień, a dodatni w nocy. Ponieważ w dzień występuje intensywna transpiracja i wysokie ujemne ciśnienie wody w

naczyniach, potencjał wody tkanek staje się bardziej ujemny (KLEPPER 1968). Woda przynika do światła naczyń z okolicznych tkanek, powodując spadek ich turgoru; komórki zmniejszają swoje wymiary, co powoduje zmniejszenie średnicy całego organu, tj. pnia lub gałęzi. Zmiany te dotyczą drewna i łyka, ale też każdej tkanki w ich sąsiedztwie. Można spodziewać się, że w żywych komórkach są uruchamiane procesy zapobiegające ich nadmiernemu odwodnieniu (KOJS i RUSIN 2011). Po zachodzie słońca intensywność transpiracji spada, woda napływa do tkanek i uwadnia je, przez co turgor komórek rośnie i tkanki pęcznieją (KLEPPER 1968). Ponieważ drewno zbudowane jest w dużej mierze z martwych komórek, o silnie z lignifikowanych ścianach, można spodziewać się, że odkształca się słabiej niż łyko zbudowane z dużej liczby żywych, aktywnych osmotycznie komórek (MOLZ i KLEPPER 1973). Pomiarów dobowych odkształceń łyka i drewna potwierdziły, że łyko odkształca się znacznie silniej niż drewno (ALMÉRAS i współaut. 2006). Kiedy komórki łyka odzyskują turgor, warstwa łyka odsuwa się od walca drewna, a znajdujące się pomiędzy nimi komórki kambium zostają silnie rozciągnięte w kierunku promieniowym. Dużą część tego odkształcenia stanowi odkształcenie elastyczne, które ulega odwróceniu z rozpoczęciem kolejnego dnia, jednak pewną jego część może stanowić odkształcenie plastyczne, które można określić jako symplastyczny wzrost tkanki w kierunku promieniowym. Hipotezę tę opisano jako tigno-osmotyczną hipotezę wzrostu promieniowego (KOJS i RUSIN 2011). W świetle dobowych zmian uwodnienia tkanek roślinnych zmienne jest także napężenie kambium w

kierunku promieniowym: w nocy, kiedy warstwa łyka pęcznieje i „oddala się” od walca drewna, generowane jest napężenie rozciągające w kambium waskularnym, natomiast w dzień, kiedy warstwa łyka traci turgor i „zbliża się” do walca drewna, generowane jest napężenie ściskające. Takie dobowe zmiany skutkują również zmianami średnicy pnia drzew, które obserwowali ALMÉRAS i współaut. (2006) oraz ALMÉRAS (2008). Jeżeli napężenie rozciągające kambium w kierunku promieniowym w nocy przekroczy próg wytrzymałości tkanki, może następować rozklejanie ścian stycznych i powstawanie między nimi mikroprzestrzeni dostępnych dla wzrostu intruzywnego. Na ścianach stycznych komórek wrzecionowatych występuje zaskakująco niska liczba plazmodesm (HEJNOWICZ 2012), co może wynikać właśnie z częstego ich rozklejania.

W świetle tych doniesień interesujący jest problem funkcjonowania tkanki kambium w kulturach *in vitro*. Z hipotezy tigno-osmotycznej wynika, że dla funkcjonowania kambium niezbędne jest zachowanie określonego układu naprężeń, niezależnie od dostępności różnego rodzaju związków chemicznych, w tym hormonów roślinnych. Po przeniesieniu komórek kambium do kultury *in vitro*, pozostają one żywe, jednak nie obserwuje się przyrostu promieniowego, co więcej komórki przyjmują kształt izodiametryczny, co sugeruje, że kształt komórek wrzecionowatych jest związany z ich lokalizacją w organie (BROWN 1964). Również SRIVASTAVA (1973) zasugerował, że do wystąpienia przyrostu promieniowego *in vitro* kluczowe jest pobranie tkanki kambium wraz z warstwą łyka i drewna.

PRZYROST PROMIENIOWY

WZROST SYMPLASTYCZNY

Wzrost symplastyczny jest skoordynowanym wzrostem tkanki, w którym kontakty komórkowe nie ulegają zmianie. Wzrost taki może być izotropowy, jeżeli tkanka rozrasta się równomiernie we wszystkich trzech kierunkach przestrzeni, lub anizotropowy, kiedy tkanka rośnie w jednym lub dwóch kierunkach. W przypadku komórek kambium głównym kierunkiem wzrostu symplastycznego jest kierunek promieniowy i odpowiednio do wzrostu promienia występuje wzrost obwodu kambium poprzez kompensujący

wzrost symplastyczny w kierunku obwodowym (KARCZEWSKA i współaut. 2009). W powszechnym opisie wzrostu obwodu cylindra kambium wymienia się jednak dwa różne mechanizmy: w przypadku kambium niepiętrowego jest to wzrost intruzywny, a w przypadku kambium piętrowego, wzrost symplastyczny inicjalów (BUTTERFIELD 1972, LARSON 1994). Taki pogląd wydaje się być kontrowersyjny, ponieważ nie wyjaśnia, w jaki sposób oraz kiedy miałyby następować zmiany jednego mechanizmu na drugi w procesie formowania struktury piętrowej ze struktury niepiętrowej kambium.

Ponieważ głównym kierunkiem wzrostu symplastycznego komórek kambium jest kierunek promieniowy, to właśnie ściany promieniowe powinny mieć budowę umożliwiającą ich szybką ekspansję. ROLAND (1978) wykazał, że w ścianach promieniowych komórek wrzecionowatych kambium zasadniczo nie występuje celuloza i zasugerował związek tej cechy z ich szczególną podatnością na odkształcenia mechaniczne. Stwierdził ponadto, że ściany styczne charakteryzują się wysoką zawartością celulozy, co oznacza, że są stosunkowo sztywne i ich podatność na wzrost jest znacząco mniejsza niż w przypadku hemicelulozowych ścian promieniowych. CATESSON i ROLAND (1981) stwierdzili szczególną elastyczność i plastyczność złożonych głównie z hemiceluloz ścian promieniowych komórek kambium, co potwierdziła w niezależnym badaniu CATESSON (1990). BARNETT (1992) obserwował intensywną ekspansję ścian promieniowych również w badaniach wzrostu komórek macierzystych członów naczyni.

Ściany promieniowe i styczne komórek kambium mają ponadto różną grubość: ściany promieniowe są znacznie grubsze od stycznych. MAHMOOD (1968) zaproponował wyjaśnienie takiej obserwacji tym, że komórki kambium otaczają cały swój protoplast nową warstwą ściany pierwotnej po każdym podziale. Hipoteza ta została jednak podważona, bowiem obserwacje podziałów peryklinalnych komórek kambium z zastosowaniem mikroskopii elektronowej nie wykazały odkładania nowych warstw ściany poza obszarem przegrody pierwotnej (CATESSON i ROLAND 1981). W świetle nowej hipotezy wzrostu promieniowego wydaje się, że znaczna grubość ścian promieniowych obserwowana w dzień umożliwia ich intensywną ekspansję w nocy.

PODZIAŁY KOMÓREK KAMBIUM

W trakcie podziałów komórek merystemów wierzchołkowych ściana podziałowa dzielącej się komórki zakłada się zwykle tak, że jej powierzchnia jest minimalna i dzieli komórkę na dwie równe komórki potomne [zasada Errery (ERRERA 1888)]. Wydłużone w kierunku osiowym komórki wrzecionowate kambium powinny zatem dzielić się podziałami poprzecznymi. Okazuje się jednak, że ściana podziałowa w podziałach peryklinalnych, które są najczęściej występującymi podziałami komórek kambium, ma maksymalną powierzchnię, zatem ten typ podziałów stanowi

odstępstwo od zasady Errery (KWIATKOWSKA i NAKIELSKI 2011). W przypadku podziałów antyklinalnych komórek kambium ściana podziałowa zorientowana jest skośnie lub podłużnie (BANNAN 1968, HEJNOWICZ 1968), a zatem powierzchnia ściany podziałowej również jest większa od minimalnej. Odstępstwo od zasady Errery stanowią również podziały boczne, dzielące komórkę na dwie, nierówne komórki potomne (KRAWCZYŹYŃ 1977). Wydaje się zatem, że zasada Errery dobrze opisuje podziały komórek merystemów pierwotnych lub komórek izolowanych, jednak nie ma zastosowania dla podziałów komórek kambium.

Badania prowadzone na izolowanych protoplastach komórek roślinnych wykazały zależność orientacji płaszczyzny podziałowej od układu naprężeń; ściana podziałowa najczęściej zakładana jest równolegle do przyłożonego naprężenia ściskającego (LINTILHAC i VESECKY 1984, LYNCH i LINTILHAC 1997). Logicznym wydaje się, że ściśnięcie protoplastów w jednym kierunku powoduje rozciągnięcie ich błony w płaszczyźnie prostopadłej do ściśnięcia. Należy rozważyć możliwość, że podziały równoległe do kierunku ściskania protoplastów były w istocie prostopadłe do kierunku maksymalnego rozciągania błon protoplastów.

Ponieważ w świetle klasycznego ujęcia komórki kambium są rozciągnięte obwodowo i osiowo, a ściskane w kierunku promieniowym, moglibyśmy spodziewać się licznych podziałów antyklinalnych, ale nie peryklinalnych. Jednak, ponieważ w kambium w zdecydowanej przewadze występują podziały peryklinalne, gdzie ściana podziałowa zakładana jest w płaszczyźnie stycznej, zatem zgodnie z obserwacjami LINTILHACA i VESECKY'EGO (1984) można by oczekiwać, że komórki kambium są ściskane w płaszczyźnie stycznej (osiowo lub obwodowo), ale nie promieniowo. Taki postulowany układ naprężeń jest jednak sprzeczny z licznymi wynikami badań (KWIATKOWSKA i NAKIELSKI 2011). Zatem, jak można wyjaśnić tę kontrowersję? Pewną wskazówką może być inna zasada, dotycząca orientacji zakładającej się ściany podziałowej, mówiąca, że ściana podziałowa zakładana jest w płaszczyźnie prostopadłej do głównego kierunku wzrostu (HOFMEISTER 1863, HEJNOWICZ 1984). Zasada ta rzeczywiście dobrze opisuje sytuację, w jakiej występują podziały peryklinalne komórek kambium, bowiem głównym kierunkiem wzrostu kambium jest kierunek promieniowy. Należy rozważyć

możliwość, że główny kierunek wzrostu jest tożsamy z kierunkiem maksymalnego rozciągania, takie założenie umożliwiłoby opisanie warunków mechanicznych jakim poddane są dzielące się peryklinalnie komórki kambium. W klasycznym ujęciu kambium nie uwzględniono naprężenia rozciągającego w kierunku promieniowym, a więc nie było możliwe wyjaśnienie występowania podziałów peryklinalnych. Ponieważ hipoteza tigmo-osmotyczna zakłada występowanie naprężenia rozciągającego kambium w kierunku promieniowym w rytmie dobowym (w nocy), można przyjąć założenie, że kierunek promieniowy, będący głównym kierunkiem wzrostu kambium, jest również kierunkiem maksymalnego rozciągania, co wyjaśnia występowanie licznych podziałów peryklinalnych.

Kambium zwiększa swój obwód wraz ze wzrostem obwodu walca drewna i zarazem grubości pnia, jednak rozmiary styczne inicjałów kambium są względnie stałe (IQBAL 1990, LARSON 1994), ponieważ w miarę wzrostu obwodu kambium zwiększa się liczba inicjałów w wyniku podziałów antyklinalnych (SRIVASTAVA 1973). Podziały antyklinalne powszechnie wymienia się też jako jeden z mechanizmów przebudowy układu inicjałów. Wyróżniono kilka typów podziałów antyklinalnych inicjałów kambium, biorąc pod uwagę względną długość ściany podziałowej oraz jej orientację: i) podział podłużny, w którym długość ściany podziałowej osiąga przynajmniej 70% długości komórki macierzystej, ii) podział skośny, w którym długość ściany podziałowej wynosi poniżej 70% długości komórki macierzystej i zakłada się na przeciwległych ścianach podłużnych promieniowych, przyjmując orientację S lub Z, oraz iii) podział boczny, w którym względna długość ściany podziałowej wynosi poniżej 70%, jednak zakłada się tylko na jednej ścianie podłużnej promieniowej (CUMBIE 1963, 1967; KRAWCZYSZYN 1977; RAO i DAVE 1985). Dominujący typ podziału antyklinalnego jest charakterystyczny dla struktury kambium. W przypadku kambium niepiętrowego dominują podziały skośne, w przypadku kambium piętrowego, podłużne. Wyróżniono ponadto tzw. przejściową piętrowość, w której podziały antyklinalne charakteryzują się ścianą podziałową o długości względnej pomiędzy 50% a 70% (KRAWCZYSZYN 1977). Co więcej, powstawanie piętrowej struktury kambium wyjaśniano powszechnie występowaniem podłużnych podziałów antyklinalnych (BUTTERFIELD 1972, CUMBIE 1984, AJMAL i współaut.

1986, CARLQUIST 1988, LARSON 1994). Piętra powstałe wyłącznie w wyniku podziałów podłużnych miałyby naturę homogeną. Po podziale podłużnym zachodzi wzrost symplastyczny obu inicjałów siostrzanych; w tym przypadku zatem podziały antyklinalne przyczyniają się jedynie do wzrostu obwodu kambium przez zwiększenie liczby inicjałów, nie mając wpływu na orientację i nachylenie komórek. Interesujące jest także, że w okresie szybkiego formowania się piętrowej struktury obserwowano stosunkowo liczne, skośne i boczne podziały antyklinalne, których udział zmniejszał się w miarę rozwoju piętrowego układu inicjałów (KOJS i współaut. 2004b, WILCZEK 2012).

Uwzględnienie roli zmiennych dobowo naprężeń mechanicznych w funkcjonowaniu kambium rzuca nowe światło na szczególny charakter peryklinalnych i antyklinalnych podziałów komórkowych oraz ich związku z formowaniem się i zachowaniem piętrowego układu inicjałów. Początkowo, występowanie wzrostu intruzywnego w kambium o strukturze piętrowej interpretowano jako przeszkodę w jej utrzymaniu (ZAGÓRSKA-MAREK 1984), jednak dalsze badania doprowadziły do zmiany tego poglądu. Obecnie przyjmuje się, że piętrowość powstaje w wyniku ukierunkowanego wzrostu intruzywnego, prowadzącego do przebudowy pionowej całych pakietów komórek inicjalnych tak, że mozaikowo rozmieszczone pakiety tworzą ostatecznie wspólne, regularne piętra, co oznacza heterogenną naturę pięter (KOJS i współaut. 2004a, b; WILCZEK 2012). W takim ujęciu wydaje się uzasadnione stwierdzenie, że to nie typ zachodzących podziałów antyklinalnych określa strukturę kambium, przeciwnie, to zdolność do formowania struktury piętrowej kambium determinuje typ podziałów antyklinalnych (WŁOCH i współaut. 2013).

W przypadku kambium o strukturze niepiętrowej skośne podziały antyklinalne występują w nadmiarze względem zapotrzebowania wynikającego ze wzrostu obwodu kambium i zwykle po nich następuje wzrost wydłużeniowy jednego z inicjałów siostrzanych, któremu towarzyszy przeważnie eliminacja całkowita drugiego z inicjałów siostrzanych (BANNAN 1950; EVERT 1961; SRIVASTAVA 1973; CUMBIE 1967; LIM i SOH 1997a, b). Podobnego nadmiaru podziałów antyklinalnych nie obserwowano w badaniach kambium piętrowego, gdyż ich liczba jest adekwatna do wzrostu obwodu kambium. Liczba podziałów antyklinalnych jest wysoka w pierw-

szych latach aktywności kambium, jednak w kolejnych latach spada znacząco (BAILEY 1923, BUTTERFIELD 1972, IQBAL 1994, KOJS i współaut. 2004b), co w zasadzie odpowiada zmniejszaniu się względnego przyrostu obwodu kambium w miarę zwiększania się grubości pnia (KARCZEWSKA i współaut. 2009).

Rola nadmiernie licznych podziałów antyklinalnych w kambium niepiętrowym pozostaje niejasna. Jedną z hipotez próbujących wyjaśnić ten problem było powiązanie nadmiaru podziałów z zapotrzebowaniem na ukierunkowany wzrost intruzywny, który jest niezbędny do przebudowy układu inicjałów (HEJNOWICZ 1961, 1968; HEJNOWICZ i BRAŃSKI 1966). Należy rozważyć możliwość, iż występowanie nadmiernej liczby skośnych podziałów antyklinalnych w kambium niepiętrowym jest efektem specyficznego układu naprężeń mechanicznych (szczególnie naprężeń ścinających) (WŁOCH i współaut. 2013). Wydaje się, że zdolność

do ukierunkowanego i synchronicznego wzrostu intruzywnego, cechująca kambium piętrowe oraz podwójnie piętrowe, która umożliwia skoordynowaną zmianę nachylenia i orientacji inicjałów kambium (WŁOCH i POŁAP 1994; KOJS i współaut. 2004a, b; JURA i współaut. 2006), pozwala również na szybką relaksację naprężeń ścinających generowanych w obrębie kambium, przez co nie przekraczają one określonych wartości progowych. W przypadku kambium niepiętrowego taka szybka przebudowa jest niemożliwa, co skutkuje powstaniem naprężeń przekraczających wartości progowe i skutkujących skośnymi podziałami antyklinalnymi komórek inicjalnych (WŁOCH i współaut. 2013). Pogląd taki wydaje się być zasadny, biorąc pod uwagę opisaną wyżej zależność orientacji płaszczyzny podziałowej od układu naprężeń mechanicznych (LINTILHAC i VESECKY 1984, LYNCH i LINTILHAC 1997).

PRZEBUDOWA UKŁADU INICJAŁÓW KAMBIUM

Wzrost intruzywny prowadzi do zmiany kontaktów międzykomórkowych (BANNAN 1968, LARSON 1994) i występuje głównie w inicjałach kambium oraz w komórkach dojrzewających tkanek naczyniowych, ale też sporadycznie w innych tkankach, jak np. łagiewka pyłkowa rosnąca w tkance stigmoidalnej słupka lub komórki mleczne (LEV-YADUN 2001).

Wzrost intruzywny w kambium skutkuje zwiększeniem długości komórek wrzecionowatych i zachodzi z reguły po skośnych podziałach antyklinalnych, jest też uznawany za podstawowy mechanizm wzrostu obwodu kambium niepiętrowego (CUMBIE 1963, HEJNOWICZ i BRAŃSKI 1966, IQBAL 1990). Jeżeli wzrost intruzywny miałby prowadzić do wzrostu obwodu kambium, musiałby zachodzić pomiędzy ścianami promieniowymi sąsiednich inicjałów, co prowadziłoby do ich rozsunęcia (WŁOCH i współaut. 2013). Powszechnie akceptowany jest pogląd, że rosnąca intruzywnie komórka nie wciska się pomiędzy sąsiednie komórki, a jedynie wypełnia przestrzeń dostępną dla wzrostu, istniejącą pomiędzy wcześniej rozsuniętymi komórkami (HEJNOWICZ 2012). Pomimo powszechnego przekonania, że kambium niepiętrowe i piętrowe zwiększają swój obwód w odmienny sposób, odpowiednio: przez po-

działy skośne i wzrost intruzywny oraz przez podziały podłużne i wzrost symplastyczny, nie określono w jakim momencie i w jaki sposób miałyby następować przełączenia się z jednego sposobu na drugi w trakcie formowania struktury piętrowej z kambium niepiętrowego (KOJS i współaut. 2004b).

HEJNOWICZ i ZAGÓRSKA-MAREK (1974) zlokalizowali wzrost intruzywny na krawędziach promieniowych komórek, zdaniem LARSONA (1994) tym samym zasugerowali, że rosnąca komórka penetruje przestrzeń pomiędzy ścianami promieniowymi sąsiednich inicjałów. Nawet jeśli autorzy publikacji badających występowanie wzrostu intruzywnego komórek kambium, tacy jak CUMBIE (1963), HEJNOWICZ i BRAŃSKI (1966) czy IQBAL (1990), nie precyzowali, jaką lokalizację wzrostu intruzywnego założyli, to jednak wymienianie właśnie wzrostu intruzywnego jako mechanizmu zwiększania obwodu kambium dowodzi, że zakładali oni, że wzrost ten zlokalizowany jest pomiędzy ścianami promieniowymi. O podobnym założeniu świadczy też wskazanie na występowanie ściskającego naprężenia mechanicznego w kierunku promieniowym w trakcie wzrostu intruzywnego inicjałów (KWIATKOWSKA i NAKIELSKI 2011), które uniemożliwiałoby występowanie wzrostu intruzywnego pomiędzy ścianami innymi niż promieniowe.

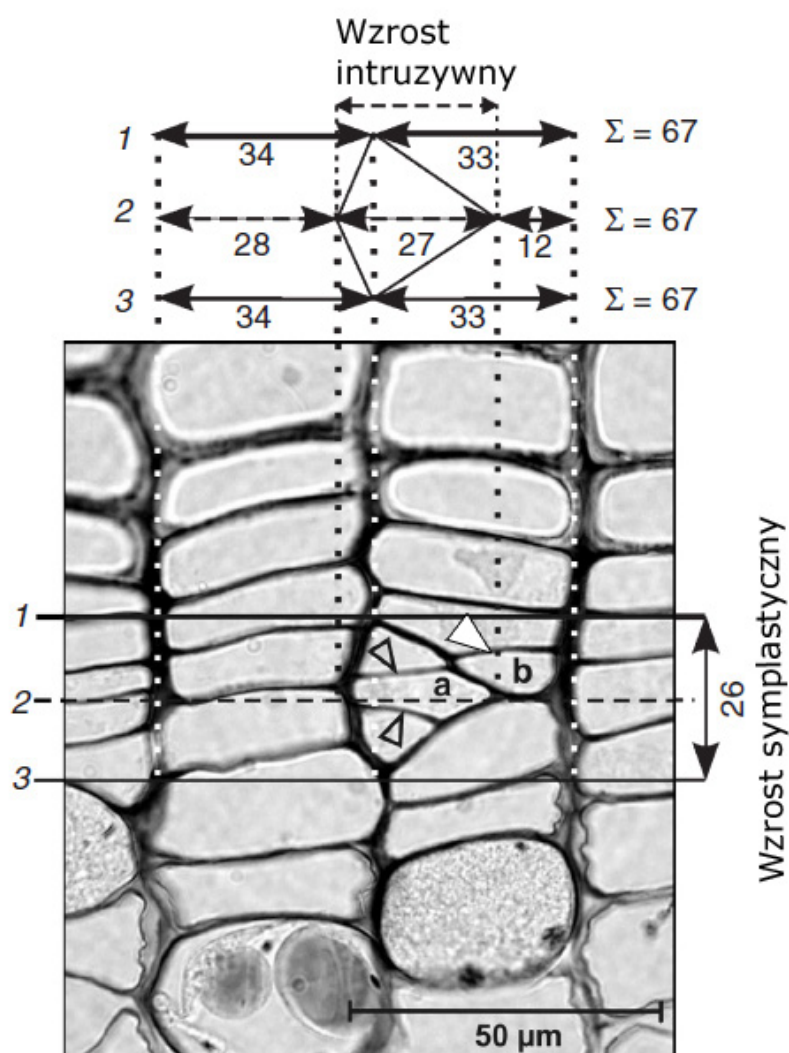
Badania anatomiczne przebudowy układu inicjałów kambium tumorowego (WŁOCH 1976; WŁOCH i współaut. 2001) oraz kambium licznych gatunków drzew (WŁOCH i POŁAP 1994; WŁOCH i współaut. 2002, 2009; KOJS i współaut. 2004a, b; JURA i współaut. 2006; KARCZEWSKA i współaut. 2009) zakwestionowały hipotezę wzrostu intruzywnego zachodzącego pomiędzy ścianami promieniowymi i doprowadziły do sformułowania hipotezy zakładającej, że wzrost intruzywny inicjałów kambium zachodzi pomiędzy ścianami stycznymi sąsiednich inicjałów i ich najbliższych pochodnych, powodując częściową lub całkowitą eliminację tych inicjałów. Ta nieznaczna, wydawałoby się, zmiana lokalizacji wzrostu intruzywnego, w rzeczywistości skutkuje ogromnymi konsekwencjami, bowiem tak zdefiniowany wzrost intruzywny nie może przyczyniać się do wzrostu obwodu kambium. Wielokrotnie obserwacje i analizy wzrostu intruzywnego potwierdziły, że rzeczywiście nie ma on wpływu na wzrost obwodu kambium (WŁOCH i współaut. 2001, 2002, 2009, 2013; KOJS i współaut. 2004a, b; JURA i współaut. 2006; KARCZEWSKA i współaut. 2009; WILCZEK i współaut. 2011a; WILCZEK 2012).

Sytuację, w której jeden inicjał rośnie intruzywnie pomiędzy ścianami stycznymi sąsiedniego inicjału i jego najbliższej pochodnej, można opisać jako krótkotrwałą rywalizację dwóch inicjałów o ten sam fragment powierzchni inicjalnej (ang. initial surface) (patrz WŁOCH i POŁAP 1994). W wyniku tej rywalizacji „wygrana” komórka zajmuje większy niż wcześniej fragment powierzchni inicjalnej, natomiast „przegrana” ulega eliminacji poprzez nierówne podziały peryklinalne. Eliminacja może być częściowa lub całkowita, jeżeli cały inicjał zostaje odsunięty z powierzchni inicjalnej i traci status inicjału. Komórka ta staje się komórką macierzystą drewna lub łyka i zwykle dzieli się jeszcze kilka razy peryklinalne, ostatecznie jednak oddala się od kambium na stronę drewna lub łyka i podejmuje różnicowanie w komórkę tkanki waskularnej. Na przekroju poprzecznym kambium (Ryc. 1) w miejscu, w którym występuje wzrost intruzywny inicjału, pojawiają się charakterystyczne, skośnie zorientowane ściany, wskazujące na stopniową przebudowę ścian stycznych w promieniowe (JURA i współaut. 2006, WŁOCH i współaut. 2009, WILCZEK i współaut. 2011a). Pomimo że dotychczas wzrost intruzywny i eliminacje zwykle były opisywane jako nie-

zależne zdarzenia, jednak w nowym ujęciu są dwoma nierozłącznymi przejawami jednego procesu (KOJS i współaut. 2004b, JURA i współaut. 2006, WŁOCH i współaut. 2009). Skoro wzrost intruzywny nie ma wpływu na zmiany obwodu kambium to wydaje się, że jego kluczową rolą jest relaksacja naprężeń ścinających, generowanych powszechnie w rosnącym kambium pni, konarów i gałęzi drzew.

Również analiza cech blaszek środkowych pomiędzy ścianami stycznymi oraz pomiędzy ścianami promieniowymi wydaje się potwierdzać hipotezę wzrostu intruzywnego pomiędzy ścianami stycznymi. Wykazano mianowicie, że pomiędzy ścianami stycznymi komórek kambium początkowo nie wyróżnia się blaszka środkowa, która pomiędzy ścianami promieniowymi w tych samych komórkach jest wyraźnie wykształcona (CATESSON i ROLAND 1981). W badaniach cytokinezy komórek merystemu wierzchołkowego korzenia stwierdzono, że skład chemiczny blaszki środkowej różni się od składu chemicznego przegrody pierwotnej (MATAR i CATESSON 1988), co może oznaczać, że jej własności mechaniczne formowane są w procesie, który trwa pewien czas po podziale komórkowym. Wydaje się, że własności chemiczne blaszki środkowej zlokalizowanej pomiędzy ścianami promieniowymi znacząco utrudniają rozklejenie tych ścian, co jest niezbędne do zaistnienia wzrostu intruzywnego. W założeniach do hipotezy wzrostu pomiędzy ścianami stycznymi liza blaszki środkowej pomiędzy ścianami promieniowymi nie jest brana pod uwagę.

W klasycznej koncepcji kambium mechanizm eliminacji pozostaje niejasny. Eliminacja inicjału opisywana była jako wynik zmniejszania powierzchni stycznej inicjałów, związanego ze zmniejszeniem turgoru eliminowanych komórek (ang. failing cells undergo tangential contraction) (BANNAN i BAYLY 1956), jako wynik różnicowania eliminowanej komórki w element floemu lub ksylemu (BANNAN 1952, CUMBLE 1967, LARSON 1994), bądź też jako wynik dominacji sąsiednich inicjałów (FOREST i DEMONGEOT 2006). Wskazano też na rolę asymetrycznych (nierównych) podziałów peryklinalnych w eliminacji inicjałów (EVERT 1961), jednak dopiero nowa koncepcja wzrostu intruzywnego wyjaśniła występowanie takich asymetrycznych podziałów peryklinalnych w związku z przebudową poprzez wzrost intruzywny i jednocześnie eliminację inicjałów.



Ryc. 1. Przekrój poprzeczny kambium *Pinus sylvestris* w miejscu występowania wzrostu intruzywnego (wg JURA i współaut. 2006, zmodyfikowane).

Linie poziome wskazują na następujące warstwy komórek: 1 – warstwa komórek macierzystych ksylemu, 2 – prawdopodobna powierzchnia inicjalna, 3 – warstwa komórek macierzystych floemu. Inicjał *a* wzrastając intruzywnie, odsunął z powierzchni inicjalnej fragment inicjału *b*, którego wymiar obwodowy uległ zmniejszeniu, w wyniku nierównego podziału peryklinalnego (biała strzałka). Skośne ściany są przejawem transformacji ścian stycznych w promieniowe. Trzema grotami strzałek zaznaczono zakładające się na skośnych ścianach nowe ściany podziałowe komórek w miejscu przebudowy. Łączna szerokość widocznych rzędów promieniowych w wybranych trzech warstwach pozostaje stała.

Dotychczas wzrost intruzywny inicjałów kambium oraz komórek macierzystych członów naczyń i włókien były analizowane niezależnie, a założenia co do warunków mechanicznych w jakich występowałyby ich wzrost często były ze sobą sprzeczne. Przykładem może być hipoteza wzrostu komórek macierzystych członów naczyń, które miały rosnąć pomiędzy ścianami stycznymi w warunkach lokalnego naprężenia rozciągającego w kierunku promieniowym (HEJNOWICZ 1997, KWIATKOWSKA i NAKIELSKI 2011). W przypad-

ku analizy wzrostu intruzywnego komórek macierzystych włókien również wskazano na lokalizację tego wzrostu pomiędzy ścianami stycznymi sąsiednich komórek, co więcej, obecność ścian stycznych była uznana za niezbędny warunek do podjęcia wzrostu przez komórkę (WENHAM i CUSICK 1975). Sposób wzrostu intruzywnego komórek macierzystych zarówno włókien, jak i członów naczyń, dotychczas był sprzeczny ze sposobem wzrostu intruzywnego inicjałów kambium. Nowa hipoteza wzrostu promieniowego wy-

jaśnia zarazem nie tylko wzrost intruzywny inicjałów, ale też komórek macierzystych członów naczyń i włókien, opierając się na tych samych założeniach, co do warunków

mechanicznych w kambium i różnicujących tkankach waskularnych (WILCZEK i współaut. 2011 b, MIODEK i współaut. 2013; WŁOCH i współaut. 2013).

NOWA HIPOTEZA WZROSTU PROMIENIOWEGO I PRZEBUDOWY KAMBIUM WASKULARNEGO ROŚLIN DRZEWIASTYCH

Streszczenie

Ogólnie przyjęty sposób opisu wzrostu promieniowego i przebudowy układu inicjałów kambium waskularnego nie wyjaśnia wystarczająco współwystępowania oraz roli takich zdarzeń, jak wzrost intruzywny i eliminacje inicjałów, a także procesu tworzenia struktury piętrowej oraz szybkiej zmiany orientacji inicjałów kambium. W niniejszym artykule poddano analizie udział wymienionych procesów komórkowych we wzroście promieniowym i obwodowym kambium oraz w przebudowie układu inicjałów, w oparciu o klasyczne, jak i najnowsze doniesienia.

Przedstawiono podstawowe założenia nowej, tigno-osmotycznej hipotezy wzrostu promieniowego,

wyjaśniającej w spójny sposób występowanie wzrostu intruzywnego inicjałów jako zasadniczego mechanizmu przebudowy układu komórek kambium. Obserwacje ostatnich kilkunastu lat wskazują na występowanie wzrostu intruzywnego pomiędzy ścianami stycznymi, a nie promieniomymi, co było powszechnie przyjęte. Taka lokalizacja wzrostu intruzywnego wyjaśnia, dlaczego wzrost intruzywny i eliminacje są dwoma przejawami tego samego procesu. W przeciwieństwie do powszechnie przyjętego poglądu zarówno wzrost intruzywny, jak i eliminacje, nie biorą udziału we wzroście obwodowym i są związane wyłącznie z przebudową układu inicjałów kambium.

THE NEW HYPOTHESIS OF RADIAL GROWTH AND REARRANGEMENT OF VASCULAR CAMBIUM OF ARBORESCENT PLANTS

Summary

The common description of radial growth and vascular cambial initials' rearrangement does not sufficiently explain the co-occurrence and the role of cell events, such as intrusive growth and elimination of initials, as well as formation of storeyed pattern and rapid changes in orientation of cambial initials. In this paper participation of such cell events in radial and circumferential growth of cambium and in cambial initials' rearrangement is analyzed on the basis of both classic and recent reports.

There are presented basic assumptions of the new, tigno-osmotic hypothesis of radial growth, which explains in a coherent way the occurrence

of intrusive growth of initials, being the key mechanism of cambial initials' rearrangement. Observations from last several years indicate the occurrence of intrusive growth between tangential walls, instead of radial ones — what has been commonly accepted. The new localization of intrusive growth explains why the intrusive growth and eliminations are two manifestations of the same process. Contrary to general opinion, neither intrusive growth nor eliminations do not take part in cambial circumference increment and are related with cambial initials' rearrangement exclusively.

LITERATURA

- AJMAL S., KHAN R., IQBAL M., 1986. *Cambial structure of Holoptelea integrifolia* PLANCH in relation to age. *Flora* 178, 197–202.
- ALMÉRAS T., 2008. *Mechanical analysis of the strains generated by water tension in plant stems. Part II: strains in wood and bark and apparent compliance*. *Tree Physiol.* 28, 1513–1523.
- ALMÉRAS T., YOSHIDA M., OKUYAMA T., 2006. *Strains inside xylem and inner bark of a stem submitted to a change in hydrostatic pressure*. *Trees* 20, 460–467.
- BAILEY I. W., 1923. *The cambium and its derivative tissues IV. The increase in girth of the cambium*. *Am. J. Bot.* 10, 499–509.
- BANNAN M. W., 1950. *The frequency of anticlinal divisions in fusiform cambial cells of Chamaecyparis*. *Am. J. Bot.* 37, 511–519.
- BANNAN M. W., 1952. *Further observations on the reduction of fusiform cambial cells in Thuja occidentalis L.* *Can. J. Bot.* 31, 63–74.
- BANNAN M. W., 1968. *Anticlinal divisions and the organization of the conifer cambium*. *Bot. Gaz.* 129, 107–113.
- BANNAN M. W., BAYLY I. L., 1956. *Cell size and survival in conifer cambium*. *Can. J. Bot.* 34, 769–776.
- BARNETT J. R., 1992. *Reactivation of the cambium in Aesculus hippocastanum L.: A transmission microscope electron study*. *Ann. Bot.* 70, 169–177.
- BROWN C. L., 1964. *The influence of external pressure on the differentiation of cells and tissues cultured in vitro*. [W:] *The Formation of Wood*

- in *Forest Trees*. ZIMMERMANN M. H. (red.). N.Y. Academic Press, 389–404.
- BUTTERFIELD B. G., 1972. *Developmental changes in the vascular cambium of Aeschynomene hispidula Willd.* NZ J. Bot. 10, 373–386.
- CARLQUIST S., 1988. *Comparative wood anatomy*. [W:] *Springer series in wood anatomy*. TIMELL T. E. (red.). Springer-Verlag, Berlin.
- CATESSON A. M., 1990. *Cambial cytology and biochemistry*. [W:] *The vascular cambium*. IQBAL M. (red.). Research Studies Press, Taunton, UK, 63–112.
- CATESSON A. M., ROLAND J. C., 1981. *Sequential changes associated with cell wall formation*. IAWA Bull. 2, 151–162.
- CUMBLE B. G., 1963. *The vascular cambium and xylem development in Hibiscus lasiocarpus*. Am. J. Bot. 50, 944–951.
- CUMBLE B. G., 1967. *Developmental changes in the vascular cambium of Leitneria floridana*. Am. J. Bot. 54, 414–424.
- CUMBLE B. G., 1984. *Origin and development of the vascular cambium in Aeschynomene virginica*. Bull. Torrey Bot. Club 111, 42–50.
- Errera L., 1888. *Über zellformen und seifenblasen*. Bot. Centralbl. 34, 395–398.
- EVERT R. F., 1961. *Some aspects of cambial development in Pyrus communis*. Am. J. Bot. 48, 479–488.
- EVERT R. F., 2006. *Esau's plant anatomy; Meristems, cells and tissues of the plant body; their structure, function and development*. Wiley, Hoboken.
- FOREST L., DEMONGEOT J., 2006. *Cellular modeling of secondary radial growth in conifer trees: application to Pinus radiata (D. Don)*. Bull. Math. Biol. 68, 753–784.
- HARRIS J. M., 1989. *Spiral grain and wave phenomena in wood formation*. Springer-Verlag, Berlin.
- HEJNOWICZ Z., 1961. *Anticlinal divisions, intrusive growth and loss of fusiform initials in nonstoreyed cambium*. Acta Soc. Bot. Pol. 30, 729–758.
- HEJNOWICZ Z., 1968. *The structural mechanism involved in the changes of grain in timber*. Acta Soc. Bot. Pol. 37, 347–365.
- HEJNOWICZ Z., 1980. *Tensional stress in the cambium and its developmental significance*. Am. J. Bot. 67, 1–5.
- HEJNOWICZ Z., 1984. *Trajectories of principal directions of growth, natural coordinate system in growing plant organ*. Acta Soc. Bot. Pol. 53, 301–316.
- HEJNOWICZ Z., 1997. *Graviresponses in herbs and trees: a major role for the redistribution of tissue and growth stresses*. Planta 203, S136–S146.
- HEJNOWICZ Z., 2012. *Anatomia i histogeneza roślin naczyniowych. Organy wegetatywne*. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.
- HEJNOWICZ Z., BRAŃSKI S., 1966. *Quantitative analysis of cambium growth in Thuja*. Acta Soc. Bot. Pol. 35, 395–400.
- HEJNOWICZ Z., ZAGÓRSKA-MAREK B., 1974. *Mechanism of changes in grain inclination in wood produced by storeyed cambium*. Acta Soc. Bot. Pol. 43, 381–398.
- HOFMEISTER W., 1863. *Zusätze und Berichtigungen zu den 1851 veröffentlichten Untersuchungen der Entwicklung höherer Kryptogamen*. Jahrb. Wiss. Bot. 3, 259–293.
- IQBAL M., 1990. *The vascular cambium*. Wiley, New York.
- IQBAL M., 1994. *Structural and operational specializations of the vascular cambium of seed plants*. [W:] *Growth patterns in vascular plants*. IQBAL M. (red.). Dioscorides Press, Portland, 211–271.
- IQBAL M., KOJS P., WŁOCH W., SZENDERA W., JURA J., 2005. *Presence of storeyed cambium in trees of the tropical rain forests: an adaptative strategy*. [W:] *Materiały XVII Int. Bot. Congr.*, Vienna.
- JURA J., KOJS P., IQBAL M., SZYMANOWSKA-PULKA J., WŁOCH W., 2006. *Apical intrusive growth of cambial fusiform initial along the tangential walls of adjacent fusiform initials: evidence for a new concept*. Aust. J. Bot. 54, 493–504.
- KARCZEWSKA D., KARCZEWSKI J., WŁOCH W., JURA-MORAWIEC J., KOJS P., IQBAL M., KRAWCZYŹYŃ J., 2009. *Mathematical modelling of intrusive growth of fusiform initials in relation to radial growth and expanding cambial circumference in Pinus sylvestris L.* Acta Biotheor. 57, 331–348.
- KLEPPER B., 1968. *Diurnal pattern of water potential in woody plants*. Plant Physiol. 43, 1931–1934.
- KOJS P., RUSIN T., 2011. *Diurnal strains in plants*. [W:] *Encyclopedia of agrophysics*. GLIŃSKI J., HORABIK J., LIPIEC J. (red.). Springer, Berlin, 220–224.
- KOJS P., WŁOCH W., RUSIN A., SZENDERA W., JURA J., JURA, RUSIN T., 2002. *Od niefunkcjonalnej do funkcjonalnej piętrowości. Modele piętrowości*. Bull. Bot. Gardens 11, 93–104.
- KOJS P., WŁOCH W., RUSIN A., SZENDERA W., 2003. *Storeyed structure of cambium as an adaptative strategy to environmental conditions in trees forming canopy and the emergent layer of the tropical rain forests*. Bull. Bot. Gardens 12, 23–29.
- KOJS P., WŁOCH W., RUSIN A., 2004a. *Rearrangement of cells in storeyed cambium of Lonchocarpus sericeus (Poir.) DC. connected with formation of interlocked in the xylem*. Trees 18, 136–144.
- KOJS P., WŁOCH W., IQBAL M., RUSIN A., JURA J., 2004b. *Readjustment of cambial initials in Wisteria floribunda (Willd.) DC to ensure the development of storeyed structure*. New Phytol. 163, 287–297.
- KRAWCZYŹYŃ J., 1977. *The transition from non-storeyed to storeyed cambium in Fraxinus excelsior. 1. The occurrence of radial anticlinal divisions*. Can. J. Bot. 55, 3034–3041.
- KWIATKOWSKA D., NAKIELSKI J., 2011. *Mechanics of the meristems*. [W:] *Mechanical integration of plant cells and plants*. WOJTASZEK P. (red.). Springer, Heidelberg, 133–172.
- LARSON P. R., 1994. *The vascular cambium: development and structure*. Springer series in wood science. Springer, New York.
- LEV-YADUN S., 2001. *Intrusive growth - the plant analog of dendrite and axon growth in animals*. New Phytol. 150, 508–512.
- LIM D., SOH W. Y., 1997a. *Cambial development and tracheid length of Dwarf Pines (Pinus densiflora and P. thunbergii)*. IAWA J. 18, 301–310.
- LIM D., SOH W. Y., 1997b. *Development of cambium and length of vessel elements and fibres in dwarf Alnus hirsuta (Spach) Rupr.* J. Plant Biol. 40, 245–248.
- LINTILHAC P. M., VESECKY T. B., 1984. *Stress-induced alignment of division plane in plant tissues grown in vitro*. Nature 307, 363–364.
- LYNCH T. M., LINTILHAC P. M., 1997. *Mechanical signals in plant development: a new method for single cell studies*. Dev. Biol. 181, 246–256.
- MAHMOOD A., 1968. *Cell grouping and primary wall generations in the cambial zone, xylem, and phloem in Pinus*. Austr. J. Bot. 16, 177–195.
- MATAR D., CATESSON A. M., 1988. *Cell plate development and delayed formation of the pectic middle lamella*. Protoplasma 146, 10–17.
- MIODEK A., GZIŃSKA A., WILCZEK A., WŁOCH W., 2013. *Growth of wood fibers in circular-symmetrical annual xylem increment*. [W:] *Interdyscyplinarne i aplikacyjne znaczenie nauk botanicznych*:

- streszczenia wystąpień ustnych i plakatów 56. Zjazdu Polskiego Towarzystwa Botanicznego. BIEDUNKIEWICZ A., DYNOWSKA M. (red.). MANTIS, Olsztyn, 114–115.
- MOLZ F. J., KLEPPER B., 1973. *On the mechanism of water-stress-induced stem deformation*. Agronom. J. 65, 304–306.
- RAO K. S., DAVE Y. S., 1985. *Seasonal variations in the vascular cambium of Holoptelea integrifolia (Ulmaceae)*. Beitr. Biol. Pflanz. 59, 321–331.
- ROLAND J. C., 1978. *Early differences between radial walls and tangential walls of actively growing cambial zone*. IAWA Bull. 1978, 7–10.
- SRIVASTAVA L. M., 1973. *Cambial activity in trees*. Arnoldia 33, 46–66.
- WENHAM M. W., CUSICK F., 1975. *The growth of secondary wood fibers*. New Phytol. 74, 247–261.
- WILCZEK A., 2012. *The formation of heterogeneous storeys in cambium on example of Laburnum anagyroides Medik.* Acta Agrobotan. 65, 47–56.
- WILCZEK A., JURA-MORAWIEC J., KOJS P., IQBAL M., WŁOCH W., 2011a. *Correlation of intrusive growth of cambial initials to rearrangement of rays in vascular cambium*. IAWA J. 32, 313–332.
- WILCZEK A., WŁOCH W., IQBAL M., KOJS P., 2011b. *Position of rays and lateral deviation of vessel elements in the stem wood of some dicotyledonous species with storeyed, doublestoreyed, and non-storeyed cambia*. Botany 89, 849–860.
- WŁOCH W., 1976. *Cell events in cambium, connected with the formation and existence of a whirled cell arrangement*. Acta Soc. Bot. Pol. 45, 313–326.
- WŁOCH W., POŁAP E., 1994. *Zdarzenia komórkowe i ich lokalizacja w trakcie tworzenia wzoru domenowego w kambium Tilia cordata Mill.* Acta Soc. Bot. Pol. 63, 215–228.
- WŁOCH W., MAZUR E., KOJS P., 2001. *Intensive change of inclination of cambial initials in Picea abies (L.) Karst. tumours*. Tress 15, 498–502.
- WŁOCH W., MAZUR E., BIELTOWSKI M., 2002. *Formation of spiral grain in the wood of Pinus sylvestris L.* Trees 16, 306–312.
- WŁOCH W., JURA-MORAWIEC J., KOJS P., IQBAL M., KRAWCZYSZYN J., 2009. *Does intrusive growth of fusiform initials really contribute to circumferential growth of vascular cambium?* Botany 87, 154–163.
- WŁOCH W., WILCZEK A., JURA-MORAWIEC J., KOJS P., IQBAL M., 2013. *Modelling for rearrangement of fusiform initials during radial growth of the vascular cambium in Pinus sylvestris L.* Trees 27, 879–893.
- ZAGÓRSKA-MAREK B., 1984. *Pseudotransverse divisions and intrusive elongation of fusiform initials in the storied cambium of Tilia*. Can. J. Bot. 62, 20–27.
- ZIMMERMANN M. H., 1983. *Xylem structure and the ascent of sap*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.