

MIRELA TULIK

Wzrost intruzywny komórek u roślin drzewiastych

Intrusive growth in woody plants

ABSTRACT

Tulik M. 2007. Wzrost intruzywny komórek u roślin drzewiastych. Sylwan 4: 3-13.

This paper describes intrusive growth that occurs during cells differentiation in woody plants. It is also appeared during development of vascular cambium. The cases of intrusive growth are observed during growth of the tips of the cambial cells initials, elongation of fibers, sclereids and laticifers as well as tyloses formation. However, during intrusive growth the cells enlarge size to be longer passing between the walls of other cells and disrupt structure of the middle lamella no wound response are initiated.

KEY WORDS

Intrusive growth, Cambium, Tyloses, Sclereids, Laticifers

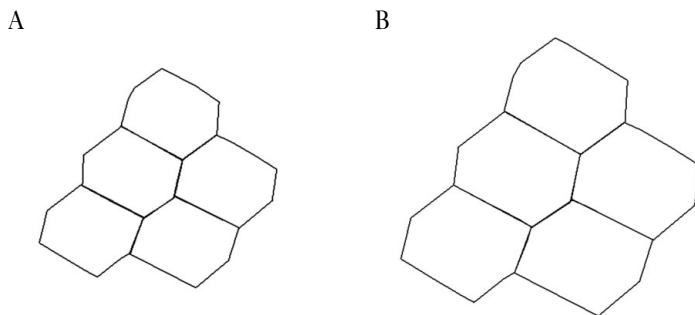
ADDRESSES

Mirela Tulik – Katedra Botaniki Leśnej SGGW;
ul. Nowoursynowska 159; 02-776 Warszawa; e-mail: tulik@wl.sggw.pl

Wzrost i rozwój roślin drzewiastych, które osiągają znaczne rozmiary, a ich wysokość dochodzi nieraz do ponad 100 m, określa się głównie na podstawie funkcjonowania komórek, chociaż jest wiele funkcji, które należy rozpatrywać na poziomie organu lub całego organizmu. Przykładem może być długodystansowy transport wody przez system korzeniowy, pień aż do korony drzew. Opiera się on na zjawiskach fizycznych i jest wypadkową współdziałania transpiracji liści oraz elementów przewodzących wodę. Niemniej jednak to poszczególne komórki tworzą organizm i ich prawidłowe funkcjonowanie umożliwia prawidłowy rozwój długowiecznych drzew.

Komórki roślinne powiększają swe wymiary głównie na drodze wzrostu symplastycznego, który jest przykładem wzrostu uzależnionego od wzrostu organu [Priestley 1930]. Określany jest jako wzrost bez zmiany kontaktów między sąsiadującymi ze sobą ścianami (ryc. 1). Zlepianie bowiem ścian komórek blaszką środkową uniemożliwia ich ślizganie się po powierzchniach ścian bez wcześniejszego rozpuszczenia blaszek środkowych. Ten typ wzrostu odróżnia zatem komórki roślinne od zwierzęcych, które mogą wzajemnie przesuwać się po swoich powierzchniach.

Przemieszczanie się komórek wydaje się być zatem zarezerwowanym zjawiskiem dla świata zwierząt, tymczasem u roślin wiele jest komórek, które powiększając swoje rozmiary „wchodzą” pomiędzy komórki swojej tkanki lub nawet innej. Proces ten realizują na drodze wzrostu intruzywnego, który odgrywa istotną rolę w trakcie różnicowania niektórych typów komórek [Bailey 1944; Bannan 1956; Roberts, Uhnak 1998; Datta, Iqbal 1994]. Wzrost intruzywny jest wzrostem, podczas którego rosną tylko szczytowe lub boczne krawędzie ścian komórkowych, czemu towarzyszy przerwanie starych kontaktów między dwiema sąsiadującymi komórkami i wrastanie między nie krawędzi trzeciej komórki (ryc. 2). Powstają zatem nowe kontakty komórkowe pomiędzy wrastającą intruzywnie nową ścianą komórkową a starymi ścianami [Romberger i in. 1993; Jarvis i in. 2003]. Na przebieg wzrostu intruzywnego wydaje się



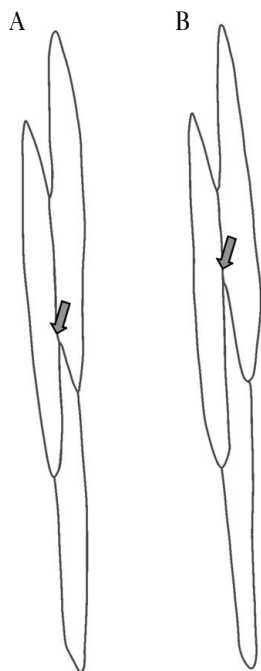
Ryc. 1.

Schemat wzrostu symplastycznego komórek roślinnych

Schematic diagram of symplastic growth of plant cells

A – komórki tkanki przed wzrostem symplastycznym; B – komórki tkanki w czasie wzrostu symplastycznego

A – cells of tissue prior to the symplastic growth; B – cells of tissue during symplastic growth



Ryc. 2.

Schemat wzrostu intruzywnego, podczas którego koniec komórki wskazanej strzałką (A) wydłuża się, rozpłaszcza blaszkę środkową sąsiadujących komórek i zyskuje nowe położenie i nowe kontakty komórkowe (B)

Scheme of intrusive growth in which cell tip indicated by arrow (A) elongates, splits the middle lamella of neighboring cells and possesses new location and new cellular contact (B)

mieć wpływ zjawisko cytosegregacji, polegające na wyróżnieniu na terenie cytoplazmy w okolicach części ściany rosnącej sposobem intruzywnym dwóch obszarów. Mianowicie, (1) wierzchołkowego, w którym obecne są pęcherzykowate twory oraz (2) podwierzchołkowego z różnymi organellami komórkowymi i elementami szkieletu komórkowego zorientowanymi w kierunku podłużnym [Ageeva i in. 2005].

Na podkreślenie zasługuje fakt, iż chociaż podczas wzrostu intruzywnego następuje hydroliza blaszek środkowych sąsiadujących komórek, to nie obserwujemy jakiegokolwiek reakcji na zranienie. Komórki roślinne wykazują się zatem zdolnością autorozprowania. Na poziomie organizminalnym wzrost intruzywny można porównać do drogi, jaką pokonują części roślin zdobywając nowe nisze.

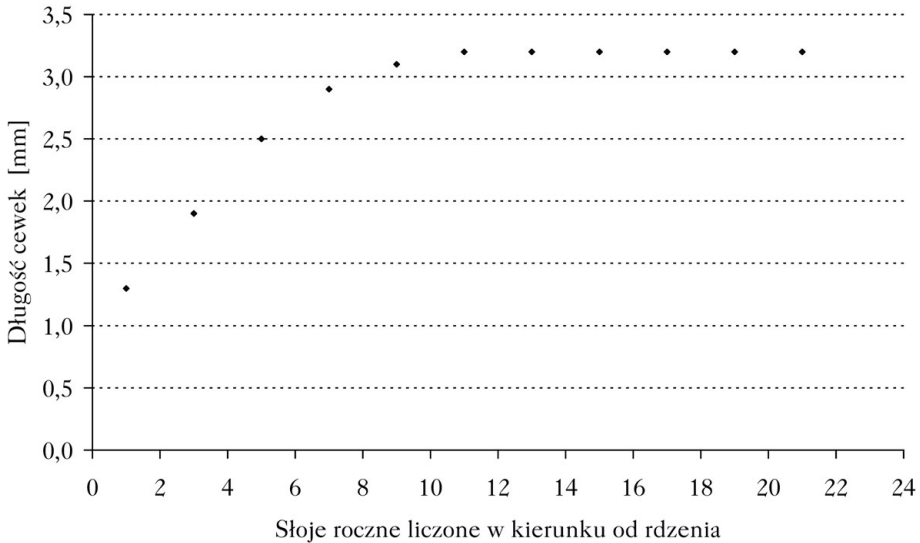
Jak wspomniano, wzrost intruzywny odgrywa istotną rolę w procesach różnicowania niektórych typów komórek. Obecny jest także w rozwoju tkanki kambialnej, z której powstają komórki stanowiące główną masę rośliny drzewiastej, a zwłaszcza drewno. W pracy tej scharakteryzowano zatem komórki, które podlegają wzrostowi intruzywnemu, a które jednocześnie umożliwiają drzewom prawidłowe funkcjonowanie (sprawne przewodzenie wody i tworzenie konstrukcji niezwykle odpornej na działanie czynników mechanicznych). Kończąc pytaniami dotyczącymi wzrostu intruzywnego, na które nie mamy do dzisiaj klarownych odpowiedzi.

Przypadki wzrostu intruzywnego odnotowuje się, jak wspomniano, w kambium, oraz podczas rozwoju włókien, wzrostu ramion rozgałęziających się sklereidów, w rozwoju rurek mlecznych (latycyferów) i powstawaniu wcistków.

Kambium, człony naczyniowe, włókna

Komórki kambialne powiększają swe wymiary na drodze wzrostu symplastycznego i intruzywnego. Wzrost intruzywny kompensuje skutki podziałów antyklinalnych, które skracają długość komórek w kambium [Hejnowicz 1961; Zagórska-Marek 1981; Larson 1994].

Wzrost intruzywny inicjałów kambialnych obok podziałów antyklinalnych, eliminacji komórek, transformacji inicjałów wrzecionowatych w promieniowe i vice versa determinuje strukturę kambium, a w następstwie również drewna i łyka. Wtórne drewno i łyko są tkankami dobrze zorganizowanymi pod względem strukturalnym, co oznacza, że mechanizm kontrolujący wzrost intruzywny inicjałów kambialnych musi być bardzo precyzyjny i przebiegać w taki sposób, by dać początek strukturze drewna typowej dla danego gatunku. Istotne jest to zwłaszcza dla kambium gatunków drzew iglastych, u nich bowiem zmiany, jakie dokonują się w czasie różnicowania komórek drewna są tak niewielkie, iż układ komórek drewna dokładnie odzwierciedla układ komórek w kambium. Wymiar podłużny cewek jest mniejszy w pierwszych przyrostach rocznych drewna, ale w miarę oddalania się kambium od rdzenia dzięki wzrostowi intruzywnemu inicjałów wrzecionowatych cewka osiąga wymiar typowy dla danego gatunku [Bailey 1920; Bannan 1960] (ryc. 3). Długość cewki w drewnie, która odpowiada długości wrzecionowatej komórki kambialnej, osiąga u naszych drzew wielkość ok. 3-5 mm. Najdłuższe cewki występują u sekwoi *Sequoia* i osiągają wymiar ok. 6-9 mm. Związane jest to z tym, że komórki kambialne u tego drzewa przyrastają na długość jeszcze w wieku powyżej 100 lat. Podobny proces obserwuje się w pniach sosny sędziwej *Pinus longaeva* oraz blisko spokrewnionej sosny ościstej *Pinus aristata*, u tych gatunków bowiem cewki mogą stopniowo zwiększać wymiar



Ryc. 3.

Wykres długości cewek jako funkcja odległości od rdzenia wyrażona liczbą słojów rocznych np. sosny *Pinus radiata*. Obserwowany szybki wzrost długości cewek w miarę oddalania się od rdzenia do osiągnięcia wartości ostatecznej, po której następuje stabilizacja [według Bisset i Dadswell 1949, zmodyfikowane przez Tulik] Relation between the tracheid length and distance from pith counted by number of growth ring. It is observed rapid increase in tracheid length from pith outward to a maximum value after that it stabilized OX – słój roczny liczone w kierunku od rdzenia; number of growth rings from pith OY – długość cewek [mm]; tracheid length [mm]

podłużny jeszcze w wieku od 100 do 2000 lat. Warto wspomnieć, iż *Pinus aristata* może osiągać wiek około 4600 lat. Znalezione również obumarłe osobniki, u których doliczono się około 7000 słoików przyrostów rocznych.

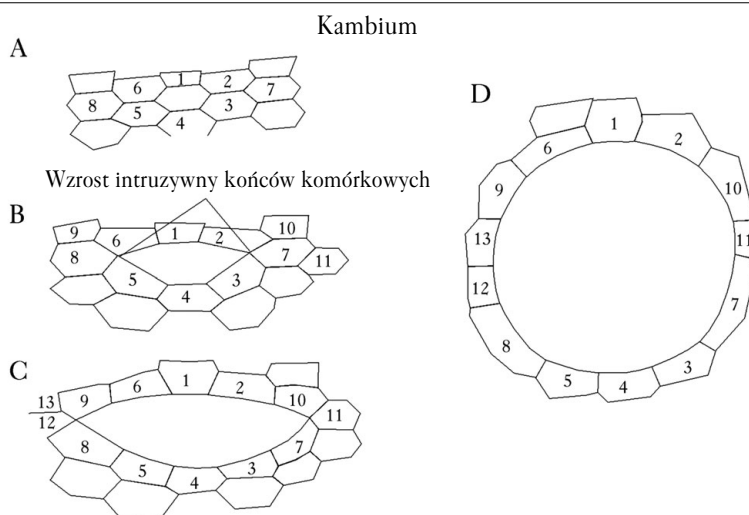
W przypadku drewna gatunków dwuliściennych, które charakteryzuje się już bardziej złożoną strukturą, obserwuje się dodatkowo wzrost intruzywny w trakcie różnicowania włókien drzewnych, a więc poza strefą inicjalnych komórek kambialnych.

Jak wspominałam wielkość wrzecionowatego inicjału kambialnego warunkuje wielkość elementu trachealnego, w tym i członu naczyniowego, który charakteryzuje się znacznie większą średnicą aniżeli cewki. Wymiar ten zostaje powiększony na drodze wzrostu intruzywnego komórek wrzecionowatych kambium. Badania Hejnowicza [1980] prowadzone na jesionie *Fraxinus excelsior* w okresie aktywności podziałowej wykazały, iż w wyniku zaniku turgoru w komórkach wtórnego tyka wytworzonego w poprzednim sezonie wegetacyjnym powstają naprężenia rozciągające ułatwiające rozrost sposobem intruzywnym rozwijającemu się członowi naczyniowemu, co obrazuje rycina 4.

Powiększenie wymiaru poprzecznego członu naczyniowego ma istotne znaczenie dla transportu wody w pniach wysokich drzew, szybkość przewodzenia cieczy proporcjonalna jest bowiem do czwartej potęgi promienia komórki [Týree, Zimmermann 2002].

Hejnowicz, Heineman i Sievers [1977] na podstawie badań nad ryzoidami ramienicy *Chara* wyrażają pogląd, iż wzrost intruzywny zlokalizowany jest w komórce w miejscu, gdzie krzywizna ściany jest największa, a zatem tam, gdzie jest najmniejsze naprężenie ściany komórki spowodowane turgorem. W komórkach inicjalnych kambium lokalne, duże krzywizny obecne są na wszystkich krawędziach komórek wrzecionowatych, a największe na krawędziach szczytowych. Hejnowicz wnioskuje, że minimum naprężenia ściany wyznacza miejsce predestynowane dla wzrostu.

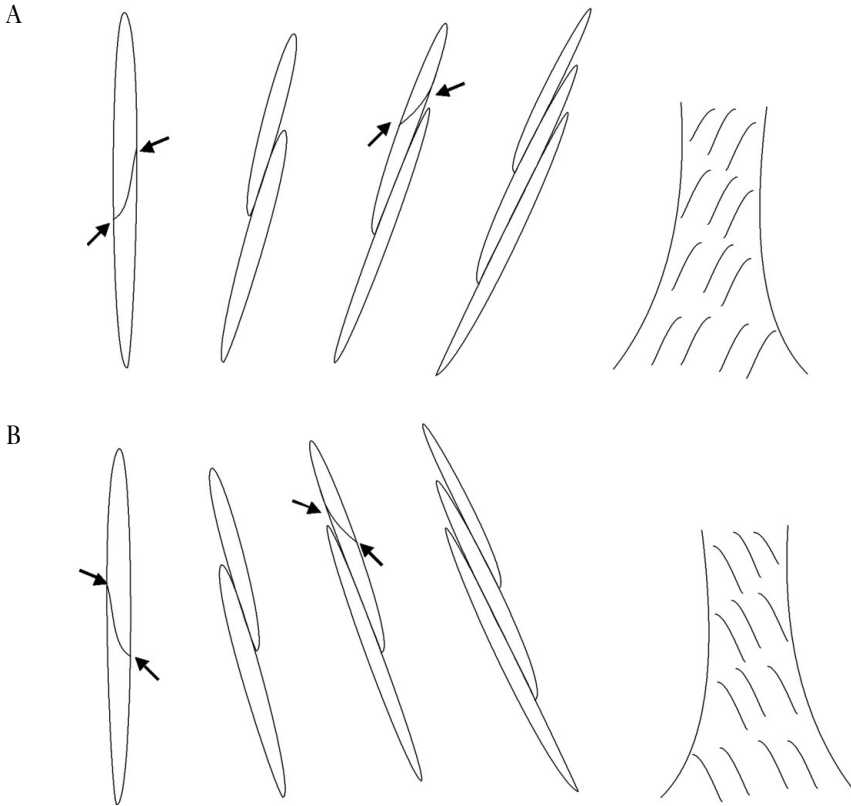
Warto jeszcze nadmienić, iż wzrost intruzywny w kambium ma istotny wpływ na powstanie zjawiska zwanego włóknistością, a w potocznym języku określanego jako skręt włókien (choć nie dotyczy tylko tego typu komórek, ryc. 5) [Harris 1969].



Ryc. 4.

Schemat rozrastania się członu naczyniowego na drodze wzrostu intruzywnego w kolejnych stadiach rozwojowych (A, B, C i D) [według Hejnowicz 2002, zmodyfikowane przez Tulik]

The intrusive growth of vessel member in successive development stage (A, B, C, D) – schematic draw



Ryc. 5.

Schemat powstawania włóknistości drewna na drodze podziałów antyklinalnych i wzrostu intruzywnego komórek kambialnych. Pień z włóknistością zorientowaną w kierunku prawym (A) oraz lewym (B)

Scheme of spiral grain in wood causes by anticlinal divisions and intrusive growth of cambial cells. Stem with spiral grain inclined to right (A) and left (B)

A – kierunek podziału i wzrostu typu Z, czyli na prawo; B – kierunek podziału i wzrostu typu S, czyli na lewo. Przedstawiony na schemacie kąt nachylenia komórek po jednym podziale antyklinalnym jest w rzeczywistości mniejszy i powstawanie włóknistości wymaga wielu kolejnych podziałów antyklinalnych zorientowanych w tę samą stronę i występujących na dużym obszarze pnia

A – Z direction of an anticlinal division and intrusive growth, right – handed designation; B – S direction of an anticlinal division and intrusive growth, left – handed designation. In reality, the angle of cells inclination showing on the scheme after one anticlinal division is smaller. The origin of the spiral grain demands a lot of following oriented in same direction the anticlinal divisions that occur on the large region of the tree stem

Wzrost intruzywny komórek w kambium jest przykładem zdarzenia, które posiada jakby swoje lustrzane odbicie, końce komórkowe bowiem mogą rosnąć w kierunku na prawo bądź na lewo, analogicznie jak chiralne związki chemiczne, występujące w formach prawych i lewych (np. konfiguracja L i D aminokwasów) [Włoch 1988]. Przykładem chiralnych zdarzeń komórkowych w kambium są również i podziały antyklinalne, w których ściana podziałowa może zakładać się na prawo bądź na lewo.

Przewagą jednej z konfiguracji opisanego zdarzenia komórkowego ma swoje konsekwencje w budowie tkanek produkowanych przez kambium i przyczynia się do powstania domenowej struktury kambium, leżącej u podstaw zaproponowanej przez Hejnowicza [1975] teorii mechanizmów regulacji procesów morfogenetycznych na podstawie zjawisk oscylacyjno-falowych.

Oznacza to, że w przypadku włóknistości, komórki drewna i łyka produkowane przez kambium nie mają równoległego ułożenia w stosunku do osi pnia, ale po linii śrubowej. Taki układ

elementów systemu podłużnego drewna i łyka jest wynikiem przewagi jednego kierunku: (prawego lub lewego) kambialnego zdarzenia chiralnego, w tym i wzrostu intruzywnego. Skręt włóknistości można rozpoznać na podstawie spękań martwicy korkowej, skręt dotyczy bowiem inicjalnych komórek kambialnych, co oznacza, że przenosi się na drewno (cewki, naczynia) oraz na łyko (komórki sitowe, człony rurek sitowych), a w konsekwencji również jest widoczny i w martwicy korkowej. Dogodnym przykładem może być obserwacja opisanego zjawiska na podstawie spękań martwicy u kasztanowca *Aesculus hippocastanum*, u którego przeważają chiralne zdarzenia komórkowe przebiegające na prawo [Pyszyński 1980]. O ile kasztanowiec jest gatunkiem, u którego włóknistość zaprogramowana jest genetycznie, to u innych gatunków powstaje ona wtórnie jako wynik wpływu czynników środowiska, np. wiatru i jest dość powszechnym zjawiskiem zarówno u drzew iglastych, jak i liściastych. Oczywiście włóknistość zmniejsza w dużym stopniu wytrzymałość drewna na rozciąganie i zginanie (odchylenie włókien o 15° od kierunku równoległego do osi pnia powoduje zmniejszenie wytrzymałości o 50%), ale mało wpływa na jego łupliwość, co związane jest z anizotropią drewna.

Włókna są zwykle komórkami martwymi nadającymi roślinie drzewiastej wytrzymałość i elastyczność. Spotykamy je powszechnie wśród komórek kory pierwotnej, pierwotnego i wtórnego drewna oraz łyka [Fahn 1990]. Włókna zwykle osiągają swoją długość początkowo dzięki wzrostowi symplastycznemu, a później na drodze powolnego wzrostu intruzywnego. Przeciętna szerokość pojedynczego włókna wynosi 0,01-0,3 mm, a długość 2-6,5 cm; wyjątkowo może być większa, np. u pokrzywy *Urtica* wynosi 7,5 cm. Nawet u krótko żyjących gatunków jak rzodkiewnik *Arabidopsis* w kwiatonośnej łodyżce włókno ma długość większą niż 300 μm [Lev-Yadun 1997, 2001]. Podczas wzrostu intruzywnego włókno osiągające długość kilku centymetrów musi „przejść” i prawdopodobnie zniszczyć strukturę blaszki środkowej między wieloma komórkami przerywając jednocześnie znaczną liczbę połączeń międzykomórkowych (plazmodesm), jednakże wzrost ten nie powoduje powstania żadnego uszkodzenia struktury tkanki.

Znaczenie wzrostu intruzywnego dla powstania wydłużonych komórek pełniących funkcję mechaniczną jest duże. Wiadomo, iż im dłuższa komórka tym lepiej spełni funkcję wzmacniającą, jaką przypisała jej ewolucja (im dłuższe włókna tym większy moduł sprężystości drewna i lepsza wytrzymałość na rozciąganie [Kokociński 2004]).

Warto podkreślić, iż w drewnie iglastych nie występują włókna drzewne, które pełniłyby rolę tkanki mechanicznej; rola ta przypada cewkom powstającym z inicjalnych komórek kambialnych charakteryzujących się zdolnościami wzrostu intruzywnego. Zatem funkcja ta możliwa jest do pełnienia również dzięki wzrostowi intruzywnemu inicjałów kambialnych, w wyniku tego typu wzrostu powstają bowiem wydłużone komórki o kształcie wrzecionowatym, a dodatkowe modyfikacje ściany komórkowej odbywające się już podczas ich różnicowania czynią z nich komórki sprawnie transportujące wodę i stanowiące istotny element tkanki wzmacniającej. Poza tym obfite wytwarzanie takich cewek przez kambium okazało się najlepszą strategią w rozwoju wysokich roślin, czyli formy drzewiastej.

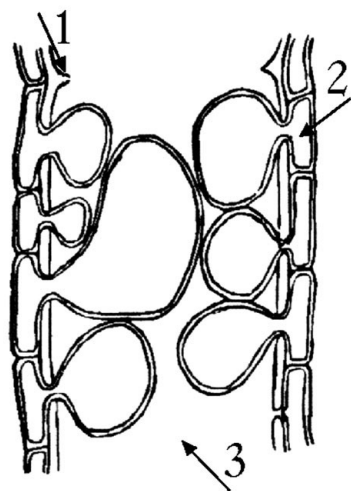
W toku ewolucji nastąpiło rozdzielenie funkcji przewodzącej od wzmacniającej, w drewnie u dwuliściennych obecne są włókna, a naczynia nie osiągają już takiej długości, ich szerokość jest jednak kilka razy większa w porównaniu z cewkami, a zwłaszcza u gatunków z drewnem pierścieniowo-naczyniowym. Ewolucja wykształciła zatem dwa rodzaje elementów przewodzących, w powstawaniu których istotną rolę odgrywa wzrost intruzywny, a mianowicie długie ale wąskie cewki oraz szersze i krótsze człony naczyniowe. Oczywiście transport wody przez szerokie naczynia jest wydajniejszy, ale łatwiej ulec one mogą zapowietrzeniu (embolizm). Powszechne jest zjawisko embolizmu zwłaszcza u gatunków z drewnem pierścieniowo-naczyniowym i powstawanie wcistków.

Wcistki

Wcistkami określa się pęcherzykowate wrosty komórek mięksiszowych, które rosnąc sposobem intruzywnym przechodzą przez jamki do światła zapowietrzonych naczyń bądź cewek, czyli do martwych komórek (ryc. 6) [Stevenson i in. 2004]. Powstawanie wcistek reprezentuje zatem szczególnie przypadek wzrostu intruzywnego.

Do wcistki może przenikać jądro komórkowe, co oznacza, że mogą w niej zachodzić podziały komórkowe, mogą one również gromadzić ziarna skrobi. Wcistki spotykamy powszechnie u większości naszych drzew, a szczególnie obficie u gatunków z drewnem pierścieniowo-nacyniowym (jesion, dąb). Tworzą się one również w procesie przekształcania bielu w twarde, jako jeden z czynników twardeńlowania, albo jak wcześniej wspomniałam jako następstwo zapowietrzenia naczyń. VanderMolen i in. [1987] podają, że sygnałem do tworzenia wcistek może być mechaniczne zranienie lub grzybowa, bakteryjna i wirusowa infekcja. Pearce [2000] przedstawia proces tworzenia wcistek jako powszechne zatykanie naczyń przed rozprzestrzenianiem się strzępek grzyba i formowanie strefy reakcyjnej w drewnie klonów i buka. Wcistki zatykają też światło naczyń w obrębie strefy zrzucania liści. Tworzenie wcistek można zaobserwować po ścięciu drzewa w obumierającym bielu buka; optymalne warunki do tworzenia wcistek to temperatura bliska 30°C, zawartość wody w drewnie powyżej 50% oraz dobra dostępność tlenu [Hejnowicz 2002].

Jakkolwiek wrastanie komórek mięksiszowych do światła elementów przewodzących można potraktować z jednej strony jako element strategii obronnej, z drugiej jednak strony tworzenie wcistek, szczególnie obfite na wiosnę, a będące konsekwencją zapowietrzenia naczyń powoduje wykluczenie ich z transportu wody, co jest szczególnie niebezpieczne dla gatunków drzewiastych z dużymi naczyniami.



Ryc. 6.

Wcistki w naczyniu – przekrój podłużny

Tylosis in vessel – longitudinal section

Strzałki: 1 – ściana komórkowa członu naczyniowego; 2 – mięksisz osiowy; 3 – światło członu naczyniowego [według Malinowski 1983, zmodyfikowane przez Tuliak]

Arrows: 1 – cell wall of vessel member; 2 – axial parenchyma; 3 – lumen of vessel member

Występowanie wcistek w drewnie zmniejsza jego przepuszczalność wody, na przykład w dębowych klepkach na beczki jest dużą zaletą. Natomiast drewno dębu czerwonego, które nie tworzy wcistek nie nadaje się do produkcji klepek beczkowych.

Sklereidy

Kolejnym elementem strukturalnym tkanek roślin drzewiastych, w rozwoju których obserwujemy wzrost intruzywny, są sklereidy. Sklereidy to elementy tkanek wzmacniających (sklerenchymy), których rola polega na ochronie tkanek „miękkich” przed uszkodzeniami mechanicznymi bądź biologicznymi. Są to zazwyczaj komórki martwe (komórki łyka wtórnego, komórki martwicy korkowej), o grubych ścianach komórkowych, wykazujące się niezwykłą odpornością na rozciąganie, ściskanie, zginanie, skręcanie i ścinanie. Jeżeli w ich obecności znajdują się żywe komórki mięksiszowe (owoc gruszy) one także pozostają żywe. Ze względu na kształt

sklereidy dzieli się na asterosklereidy, osteosklereidy [Fahn 1990]. U niektórych roślin, a zwłaszcza u drzew tropikalnych i roślin wodnych, występują one w liściach między komórkami miękiszowymi jako idioblasty. U jodły występują powszechnie na terenie łyka niefunkcjonującego, które wchodzi w skład martwicy korkowej [Golinowski 1971]. Sklereidy wykazują się zdolnością wzrostu intruzywnego między komórki sąsiednie lub do wolnych przestrzeni międzykomórkowych [Foster 1945; Heide-Jørgensen 1990]. Boyd i in. [1982] podają, że w wyniku wzrostu intruzywnego mogą powstać nowe połączenia protoplazmatyczne, pola jamkowe i jamki pomiędzy rosnącym intruzywnie sklereidem a sąsiadującymi komórkami. Savidge [1983] zaobserwował różnicowanie się obok cewek również i sklereidów w kalusie z tkanki regionu kambialnego pnia sosny wydmowej *Pinus contorta* rosnącego na pożywce z dodatkiem egzogennej auksyny, a wiemy, że w normalnym rozwoju u sosny sklereidy nie tworzą się ani we wtórnym drewnie, ani łyku.

Mleczniki (latycyfery)

Mleczniki są wyspecjalizowanymi komórkami lub rzędami komórek zawierającymi sok mleczny (latex) i składającymi się na układ obronny roślin okrytozalążkowych [Dussourd, Denno 1991]. Poniekąd można je porównać funkcjonalnie do przewodów żywicznych u iglastych. Szczególnie obficie występują one u wiecznie zielonych drzew z rodziny *Euphorbiaceae*, cenionych ze względu na właściwości kauczukodajne [Serpe i in. 2004]. Kauczukowiec brazylijski *Hevea brasiliensis* uprawiany w Brazylii i na Malajach obok figowca sprężystego *Ficus elastica* (gumowe drzewo), manioku *Manihot* wydaje się być najwydajniejszym gatunkiem kauczukodajnym. Nacinanie kory tych drzew powoduje wypływ lateksu, który zawiera substancje z grupy węglowodorów nienasyconych tworzących naturalny kauczuk.

Mleczniki rozrastają się wraz ze wzrostem organu. Końce mleczników mogą wciskać się między sąsiednie komórki i rosnać intruzywnie, mogą się również rozgałęziać. O możliwości wzrostu na długość sposobem intruzywnym końców komórkowych mleczników świadczą badania, w których enzym pektynazę rozpuszczającą blaszki środkowe zidentyfikowano w centralnych wakuolach i wzdłuż blaszek środkowych mleczników sąsiadujących komórek [Wilson i in. 1976]. Powstawanie i rozwój mleczników można zaindukować w kulturach tkankowych stosując odpowiednie stężenia hormonów roślinnych w pożywkach, głównie z grupy auksyn [Suri, Ramawat 1995]. U naszych rodzimych drzew członowane rurki mleczne występują powszechnie w łyku liści klonów i przypisać im raczej należy funkcję ochronną.

Przedstawiono już tutaj komórki rosnące wzrostem intruzywnym u roślin drzewiastych, podczas którego komórka zyskuje nowego sąsiada, chociaż nie może się przemieścić tak jak czynią to komórki zwierzęce. Wzrost ten nie powoduje wystąpienia żadnej reakcji na zranienie obserwowanej np. przy infekcji wirusowej, chociaż w obydwu przypadkach dochodzi do uszkodzenia blaszek środkowych komórek. Warto też wspomnieć, iż żadnych reakcji obronnych nie obserwujemy także w przypadku kontaktu: waskularna roślina pasożytnicza (gązewnik *Loranthus* pasożytujący na dębie, jemiola *Viscum* rosnąca na drzewach liściastych i zasiedlająca sosny oraz jodły) – gospodarz oraz w mutualistycznej symbiozie jaką stanowi ekto- i endomikoryza. Czy oznacza to zatem, że mechanizm „inwazji” roślin pasożytniczych czy powstawanie symbioz jest modyfikacją genetyczną mechanizmu normalnie kontrolującego wzrost i różnicowanie komórek rosnących sposobem intruzywnym?

A oto dalsze pytania, które nasuwają się podczas analizy wzrostu intruzywnego komórek roślin drzewiastych:

- ✚ Co jest sygnałem dla komórki wydłużającej się dzięki wzrostowi intruzywnemu i co determinuje kierunek tego wzrostu? Co jest sygnałem dla komórki, by zakończyła wzrost intruzywny bądź by go ograniczyła? Jaka rola przypada naprężeniom tkankowym? Czy wiek komórek odgrywa istotną rolę? Czy może kontrola ponadkomórkowa wydłużonych komórek jest utrudniona?
- ✚ Jaki jest mechanizm komórkowy kontrolujący wzrost intruzywny, który nie zaburza w istotny sposób układu komórek?
- ✚ W jaki sposób roślina drzewiasta rozpoznaje własne komórki rosnące wzrostem intruzywnym i wrastające komórki, np. strzępki grzyba? W tej mutualistycznej symbiozie (ekto- i endomikoryzie), jaką tworzą rośliny drzewiaste z grzybami nie obserwujemy reakcji na zranienie. Dalej: jaki jest mechanizm, podczas którego komórka rozpoznaje penetracje swych tkanek przez patogeny?

Nie znamy do końca odpowiedzi na przedstawione pytania. Istotne jest jednak to, że komórki potrafią rozpoznawać sygnały niesione przez czynniki wewnątrz- i zewnątrzkomórkowe oraz na nie odpowiadać. Sprawne mechanizmy kontroli komórkowej umożliwiają prawidłowe funkcjonowanie tkanek, organów i organizmów, jakimi są rośliny drzewiaste, a w konsekwencji i całych ekosystemów leśnych, a sukces ewolucyjny form drzewiastych możliwy był dzięki produkcji przez kambium wydłużonych cewek na drodze wzrost intruzywnego.

W ostatnich latach, w związku z rozwojem technik biologii molekularnej, udało się ustalić, iż wzrost intruzywny komórek roślinnych możliwy jest dzięki specyficznemu rozmieszczeniu mRNA, który koduje białka ściany komórkowej – ekspansyny, oraz mikrotubul – elementów szkieletu komórkowego. Badania prowadzone przez Im i in. [2000] oraz Gray-Mitsumune i in. [2004] na kulturach tkankowych komórek mięksiszowych z cynii *Zinnia elegans* L. oraz z regionu kambialnego mieszańca topoli *Populus tremula* × *Populus tremuloides* Michx. wykazały, iż mRNA kodujący ekspansyny wykazuje polarne rozmieszczenie i gromadzony jest na terenie cytoplazmy w częściach wierzchołkowych komórek. Takie asymetryczne rozmieszczenie kontrolowane jest przez ułożone podłużnie w stosunku do długiej osi komórki mikrotubule, które kierują ekspansynowe mRNA do szczytowych części komórki, gdzie ulega on translacji. Powstałe białka (ekspansyny) przyczyniają się do uplastycznienia ściany, a przez to do jej nieodwracalnego rozciągnięcia, czyli wzrostu komórki [Hejnowicz 2002].

Metody badawcze, jakie powstają w związku z rozwojem biologii molekularnej, prawdopodobnie pozwolą wkrótce na uzyskanie więcej informacji dotyczących kontroli komórkowej wzrostu intruzywnego niektórych typów komórek.

Literatura

- Ageeva M. V., Petrovska B., Kieft H., Sal'nikov V. V., Snegireva A. V., van Dam J. E., Veenendaal W. L., Emons A. M., Gorshkova T. A., van Lammeren A. A. 2005. Intrusive growth of flax phloem fibers is of intercalary type. *Planta* 222(4): 565-574.
- Bailey I. W. 1920. The cambium and its derivative tissues. II. Size variations of cambial initials in gymnosperms and angiosperms. *Am. J. Bot.* 7: 355-367.
- Bailey I. W. 1944. The development of vessels in angiosperms and its significance in morphological research. *Amer. J. Bot.* 31: 421-428.
- Bannan M. W. 1956. Some aspect of the elongation of fusiform cambial cells in *Thuja occidentalis*. *Can. J. Bot.* 34: 175-196.
- Bannan M. W. 1960. Ontogenetic trends in conifer cambium with respect to frequency of anticlinal division and cell length. *Can. J. Bot.* 38: 795-802.
- Boyd D. W., Harris W. M., Murry L. E. 1982. Sclereid development in *Camellia* petioles. *Am. J. Bot.* 69: 339-347.
- Dussourd D. E., Denno R. F. 1991. Deactivation of plant defense: Correspondence between insect behavior and secretory canal architecture. *Ecology* 72: 1383-1396.

- Fahn A. 1990. Plant anatomy. Oxford, UK: Pergamon Press.
- Foster A. S. 1945. Origin and development of sclereids in the foliage leaf of *Trochodendron aralioides* Sieb. & Zucc. Amer. J. Bot. 32: 425-468.
- Golinowski W. O. 1971. The anatomical structure of the ommon fir (*Abies alba* Mill.) bark. II. Quantitative changes in bark tissues within the stem. Acta Soc. Bot. Pol. XL (4): 569-598.
- Gray-Mitsumune M., Mellerowicz E. J., Abe H., Schrader J., Winzell A., Sterky F., Blomqvist K., McQueen-Mason S., Teeri T.T., Sundberg B. 2004. Expansins abundant in secondary xylem belong to subgroup A of the alpha-expansins gene family. Plant Physiol. 135(3): 1552-1564.
- Harris J. M. 1969. On the causes of spiral grain in corewood of radiata pine. N Z J Bot. 7: 189-213.
- Heide-Jørgensen H. S. 1990. Xeromorphic leaves of *Hakea suaveolens* R. Br. IV. Ontogeny, structure and function of the sclereids. Australian J Bot. 38: 35-43.
- Hejnowicz Z. 1961. Anticlinical divisions, intrusive growth, and loss of fusiform initials in nonstoreyed cambium. Acta Soc. Bot. Pol. 30: 729-758.
- Hejnowicz Z. 1980. Tensional stress in the cambium and its developmental significance. Amer. J. Bot. 67 (1): 1-5.
- Hejnowicz Z. 1975. A model for morphogenetic map and clock. J Theor. Biol. 54: 345-362.
- Hejnowicz Z. 2002. Anatomia i histogeneza roślin naczyniowych. PWN Warszawa
- Hejnowicz Z., Heineman B., Sievers A. 1977. Tip growth: patterns of growth rate and stress in the *Chara rhizoid*. Z. Pflanzen – physiol. 81 (5): 409-424.
- Im K. H., Cosgrove D. J., Jones A. M. 2000. Subcellular localization of expansin mRNA in xylem cells. Plant Physiol. 123 (2): 463-470.
- Datta S. K., Iqbal M. 1994. The laticiferous system in vascular plants. W Iqbal M. [red.]. Growth patterns in vascular plants. Dioscorides Press, Portland.
- Jarvis M. C., Briggs S. P. H., Knox J. P. 2003. Intercellular adhesion and cell separation in plants. Plant, Cell Environ. 26: 977-989.
- Kokociński W. 2004. Drewno. Pomiar właściwości fizycznych i mechanicznych. Prodruck Poznań.
- Larson P. R. 1994. The vascular cambium: Development and structure. In series: Springer Series in Wood Science [red.] T. E. Timell. Springer - Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, London, Paris, Tokyo, Hong Kong, Barcelona, Budapest.
- Lev-Yadun S. 1997. Fibres and Fibre-sclereids in Wild – type *Arabidopsis thaliana*. Annals Bot. 80: 125-129.
- Lev-Yadun S. 2001. Intrusive growth – the plant analog of dendrite and axon growth in animals. New Phytologist 150: 508-512.
- Malinowski E. 1983. Anatomia roślin. PWN Warszawa.
- Pearce R. B. 2000. Decay development and its restriction in trees. J Arboriculture 26(1):1-11.
- Priestley J. H. 1930. Studies in the physiology of cambial activity. II. The concept of sliding growth. New Phytol. 29: 96-140.
- Pyszynski W. 1980. Pattern of ray arrangement on cross section of bark of Aesculus. Acta Soc. Bot. Pol. 49: 415-422.
- Roberts A., Uhnak K. S. 1998. Tip growth in xylogenic suspension cultures of *Zinnia elegans*: implication for the relationship between cell shape and secondary cell wall pattern in tracheary elements. Protoplasma 2004: 103-113.
- Romberger J. A., Hejnowicz Z., Hill F. 1993. Plant Structure: Function and Development. A treatise on anatomy and vegetative development, with special reference to woody plants. Springer – Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, London, Paris, Tokyo, Hong Kong, Barcelona, Budapest.
- Savidge R. A. 1983. The role of plant hormones in higher plant cellular differentiation. II. Experiments with the vascular cambium, and sclereid and tracheid differentiation in the pine, *Pinus contorta*. Histochem J. 15(5): 447-466.
- Serpe M. D., Muir A. J. Andéme – Onzighi Ch. 2004. Differential distribution of calose and a (1,4)β-D-galactan epitope in the laticiferous plant *Euphorbia heterophylla* L. International J Plant Sci. 165
- Stevenson J. F., Matthews M. A., Greve L. C., Labavitch J. M., Rost T. L. 2004. Grapevine susceptibility to Pierce's disease II: Progression of anatomical symptoms. Am. J Enol. Vitic. 55(3): 238-245.
- Suri S. S., Ramawat K. G. 1995. In vitro hormonal regulation of laticifer differentiation in *Calotropis procera*. Annals Bot. 75: 477-480.
- Tyree M., Zimmermann M. H. 2002. Xylem structure and the ascent of sap. Springer – Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- VanderMolen G. E., Beckman C. H., Rodehorst E. 1987. The ultrastructure of tylose formation in resistant banana following inoculation with *Fusarium oxysporum* f. sp. Cubense. Physiol. Molecular Plant Pathology 31: 185-200.
- Wilson K. J., Nessler C. L., Mahlberg P. G. 1976. Pectinase in *Asclepias* latex and its possible role in laticifer growth and development. Amer. J Bot. 63(8): 1140-1144.
- Włoch W. 1988. Chiralne zdarzenia komarkowe i wzór domenowy w kambium lipy (*Tilia cordata* MILL.). Prace naukowe Uniwersytetu Śląskiego w Katowicach.
- Zagórska-Marek B. 1981. Ontogeneza kambium. Wiad. Bot. XVV (2): 89-109

SUMMARY**Intrusive growth in woody plants**

The cases of cells intrusive growth in woody plants are described. The intrusive growth is defined as growth of cellular tips between walls of adjacent cells what means that only parts of cell walls remain in their original location whereas new parts move to new locations. In such intrusive growth a lot of numbers of plasmodesmata are ruptured and damage of structure of the middle lamella appeared. Therefore, although woody plant cells do not migrate as the cells in animal kingdom, their cell parts do reach new locations. The intrusive growth occurs in vascular cambium, during differentiation of fibers, sclereids, growth of laticifers and tylosis formation. There is no convincing evidence that intrusive growth of cells leads to internal self wounding as in case of wound response to penetration of a patogen. Furthemore, the mechanisms by which the cell plants could distinguish between the penetration of biological agents and interpenetration of self cells are not known, but plants "know" how to recognize self and nonself. Due to well recognizing external and internal factors by cells the whole organisms of woody plant would function properly.