

MIRELA TULIK

# Elementarne procesy rozwojowe występujące w kambium związane z tworzeniem drewna

The elementary development processes occurred in the cambium during deposition of xylem

**Abstract.** The elementary developmental processes occurred in the cambium during deposition of xylem and phloem were described. The following cell events in storied and nonstoried cambia were characterized: periclinal and anticlinal divisions, intrusive and symplastic growth and cambial cells elimination.

**Key words:** Wood, elimination, cambium, anticlinal and periclinal divisions, population, selection, intrusive and symplastic growth.

## Wstęp

**W**iedza na temat funkcjonowania i rozwoju kambium jest niezbędna do zrozumienia procesu tworzenia tkanki drzewnej.

Słowo kambium najprawdopodobniej pochodzi z języka arabskiego, gdzie funkcjonowało w terminologii medycznej, określającej coś w rodzaju substancji odżywczej (Larson, 1994). Chociaż trudno jest ustalić, w jaki sposób słowo kambium zaczęło funkcjonować w znaczeniu botanicznym, to niewątpliwym pozostaje fakt, iż pierwszą osobą, która użyła je w tym znaczeniu był Grew w swoim dziele *Anatomia roślin* (1682). Grew nie podał jednak jasno różnic, co do natury kambium, pomiędzy roślinami i zwierzętami. Odnosił on jedynie kambium u roślin do czegoś w rodzaju soku, pojawiającego się pomiędzy korą a drewnem, kiedy to tkanki te można wczesną wiosną stosunkowo łatwo rozdzielić. Mniej więcej w tym samym czasie (1675) ukazała się rozprawa Malpighiego (Larson, 1994) dotycząca roślin, w której autor dokładnie zlokalizował strefę "rosnącego drewna", wskazując na wewnętrzną stronę kory. Chociaż Malpighi w swojej rozprawie utożsamiał system przewodzący roślin z układem krążenia zwierząt, to jednak jego nowa idea, mówiąca iż nowe przyrosty drewna w pniach i gałęziach są wynikiem periodycznych transformacji odbywających się w najgłębszych warstwach kory, została zaadoptowana przez późniejszych anatomów (Sachs, 1890, cyt. za Larsonem 1994).

Obecnie kambium określane jest jako merystem, który wytwarza wtórne tkanki waskularne – drewno i łyko (Esau, 1943; Hejnowicz, 1985; Iqbal, 1990; Romberger i wsp., 1993).

Kambium jest populacją komórek merystematycznych, a więc zdolnych do podziału i wzrostu, a ze względu na swe położenie zaliczane jest do merystemów bocznych. Przez Zimmermanna (1964) kambium zostało określone jako swoiście działająca fabryka produkująca komórki systemu przewodzącego. Komórki merystematyczne kambium to inicjały kambialne (wrzecionowate i promieniowe) oraz ich pochodne – komórki macierzyste drewna i łyka. Inicjały wrzecionowate są wydłużone w kierunku podłużnym, przyjmując kształt ostro zakończonych wrzeciona. Badania Bailey'a (1920) wskazują, że długość tych komórek u nagonasiennych mieści się w przedziale od 0,7 mm do 5 mm, zaś u dwuliściennych od 0,14 do 1,62 mm. Z kolei inicjały promieniowe mają wymiar podłużny kilka razy mniejszy w porównaniu z komórkami wrzecionowatymi i albo są izodiametryczne, albo wydłużone w kierunku radialnym. Wodzicki i Brown (1973) wyróżnili w rodzinie *Pinaceae* cztery typy komórek inicjalnych promieni. Mianowicie są to komórki marginalne (krawędziowe), proste, promieniowo wydłużone i wyścielające przewody żywiczne. Należy zaznaczyć, że termin kambium bywa używany w dwóch znaczeniach. W znaczeniu wąskim i szerokim. Wilson i wsp. (1966) zaproponowali, by kambium utożsamiać z inicjałami kambialnymi, zaś strefę kambialną odnosić do inicjałów oraz do komórek macierzystych drewna i łyka. W tym wąskim znaczeniu – kambium miałoby oznaczać pojedynczą warstwę komórek inicjalnych (Foster, 1949; Fahn, 1974), a w szerokim – pokład dzielących się i niezróżnicowanych komórek, który zlokalizowany jest między wtórnym łykiem i drewnem (Bannan, 1955; Newman, 1956; Evert, 1963; Srivastava, 1966; Hejnowicz, 1968; Butterfield, 1975; Catesson, 1980). Należy jednak zaznaczyć, że zarówno w pierwszym jak i drugim znaczeniu w każdym rzędzie promieniowym niezróżnicowanych komórek, autorzy wyróżnili jedną komórkę inicjalną, przy czym w pierwszym znaczeniu była ona synonimem komórki kambium (Schmid, 1976).

Komórki inicjalne kambium w zasadzie nie różnią się budową od swych pochodnych, które, jak wcześniej wspomniałam, również mają, w nie mniejszym stopniu, zdolność dzielenia się (Srivastava, 1966; Kidwai i Robards, 1969; Barnett, 1973; Murmanis, 1977; Zagórska-Marek, 1981). Różnica między tymi komórkami polega na tym, że pochodne kambialne wcześniej czy później opuszczają merystem, podczas gdy inicjały zawsze w kambium pozostaną. Oznacza to innymi słowy, że inicjał to komórka z której powstają wszystkie inne komórki strefy kambium oraz komórki drewna i łyka. Pojęcie komórki inicjalnej ma więc znaczenie nie tyle strukturalne, co rozwojowe, i o ile w miarę łatwo jest zdefiniować samo słowo kambium, to o tyle trudniej jest precyzyjnie zdefiniować granicę w obrębie populacji dzielących się komórek (Wight, 1933; Bannan, 1955). Niemniej, z dużym prawdopodobieństwem można określić położenie komórki inicjalnej, w rzędach promieniowych można bowiem zaobserwować grupy komórek o wspólnym pochodzeniu, a które pochodzą z kilku ostatnich podziałów peryklinalnych, czyli tzw. kompleksy komórek (Mahmood, 1990; Włoch i Zagórska-Marek, 1982). Kompleks, w którym doszukać się można komórki inicjalnej jest zwykle czterekomórkowy, tzw. czwórka Sanio. W obrębie czwórki występuje komórka inicjalna, komórka macierzysta i dwie komórki potomne (Sanio, 1873, Murmanis, 1977, Timell, 1980, Catesson, 1980; Larson, 1994; Włoch i Połap, 1994; Savidge i wsp. 2000).

U podstaw tworzenia drewna przez komórki kambialne leżą podziały komórkowe, wzrost komórek po podziale oraz eliminacje, a wymienione procesy to przykłady zdarzeń komórkowych, czyli elementarnych procesów rozwojowych występujących w kambium, w związku z tworzeniem drewna (Hejnowicz, 1973).

## Elementarne procesy rozwojowe występujące w kambium

### Podziały komórek kambium

#### Podziały peryklinalne

Podziały peryklinalne (styczne) są dominującym typem podziałów, spośród tych, jakie występują w kambium. Bannan (1956) określił je jako podziały addytywne, gdyż dostarczają one komórek tkankom wtórnego drewna i łyka. Podziały peryklinalne komórki kambialnej doprowadzają do powstania dwóch, niejednakowych pod względem rozwojowym, komórek – komórki inicjalnej i komórki nieinicjalnej, której pochodne opuszczają strefę kambium różnicując się w dalszym etapie na element struktury drewna bądź łyka (Zagórska-Marek, 1981). Konsekwencją występowania w kambium podziałów peryklinalnych jest ułożenie komórek drewna i łyka w rzędy promieniowe, a każdy taki rząd ma jedną komórkę inicjalną oraz leżące do wewnątrz i na zewnątrz komórki pochodne, zwane w obrębie kambium komórkami macierzystymi drewna i łyka (Wilson, 1963; Esau, 1965; Hejnowicz, 1985). Aktywność podziałowa komórek kambium oraz szybkość różnicowania pochodnych kambialnych, a więc intensywność dwóch przeciwstawnych procesów, ma wpływ na grubość strefy kambium, która ulega sezonowym zmianom (Bannan, 1955; Wilson, 1966; Włoch i Zagórska-Marek, 1982; Wodzicki i Zajączkowski, 1983, Kurczyńska, 1986). W okresie zimowym u szpilkowych szerokość kambium wynosi od 2 do 8 komórek, na wiosnę wzrasta do kilkunastu, pozostaje mniej więcej stała w okresie tworzenia drewna wczesnego i spada w okresie tworzenia drewna późnego (Larson, 1994). Z badań Wilsona (1963) wiadomo, że kambium odkłada więcej komórek drewna niż łyka. Różnica ta wynika stąd, że warstwa komórek inicjalnych znajduje się bliżej łyka, a to doprowadza do podziału strefy kambialnej na dwie podstrefy o różnej grubości. Mianowicie w obrębie kambium wyróżnić można podstrefę komórek macierzystych drewna i podstrefę komórek macierzystych łyka. Podstrefa komórek macierzystych łyka jest pojedynczą warstwą, a podstrefa komórek macierzystych drewna obejmuje zwykle na grubość kilka do kilkunastu komórek (Wilson, 1964). Wiosną pierwsze podziały peryklinalne w strefie kambium występują w komórkach macierzystych drewna, następnie pojawiają się w komórkach inicjalnych kambium i w komórkach macierzystych łyka. Bannan (1955, 1962) podaje, że u *Thuja occidentalis* podziały peryklinalne w komórkach inicjalnych kambium występują dopiero po dwukrotnym podziale komórek macierzystych drewna.

Opisując podziały peryklinalne komórek kambialnych należy zaznaczyć, że podziały te są niezwykle, odpowiadają bowiem maksymalnej powierzchni ściany podziałowej, co oznacza, że w tym przypadku mamy do czynienia z odstępstwem od zasady minimalnej powierzchni podziału komórek, a to odróżnia komórki kambium od komórek innych merystemów (Hejnowicz, 1985; Farrar i Evert, 1997). Jakkolwiek istnieją pewne analogie dotyczące struktury i funkcjonowania kambium – merystemu bocznego oraz merystemu apikalnego, (w obu przypadkach bowiem mamy do czynienia z komórkami inicjalnymi i

ich pochodnymi, w obu też przypadkach występują sezonowe transformacje), to jednak tylko w przypadku komórek kambialnych ściana podziałowa ustawia się wzdłuż największej płaszczyzny komórki, a powierzchnia jej jest najczęściej maksymalna.

### Podziały antyklinalne

Sachs (1878) wprowadził terminy – podziały peryklinalne i antyklinalne w odniesieniu do podziałów, jakie występują w merystemie apikalnym. Później, terminy te zostały zaadoptowane celem określenia typów podziałów występujących w merystemie bocznym. Zatem drugim rodzajem podziałów, jakie pojawiają się w kambium, są podziały antyklinalne, czyli prostopadłe do powierzchni walca kambium. Rezultatem podziałów antyklinalnych jest powstanie dwóch, jednakowych pod względem rozwojowym komórek, dwóch inicjałów kambialnych. Każdy z inicjałów może podlegać podziałom peryklinalnym dając w ten sposób początek nowemu, promieniowemu rzędowni komórek macierzystych drewna i łyka. Stąd, podziały te często określane są terminem multiplikatywne, zwiększają bowiem liczbę rzędów promieniowych drewna i łyka. Szczegóły ustawienia antyklinalnych ścian podziałowych we wrzecionowatych komórkach kambium doprowadzają do wyróżnienia dwóch typów strukturalnych kambium. Mianowicie kambium piętrowego, którego końce komórek kambialnych, oglądane na przekroju stycznym, leżą na tym samym poziomie i kambium niepiętrowego, dla którego brak podobnego uporządkowania. W kambium piętrowym antyklinalne ściany podziałowe są ustawione wzdłuż osi komórki wrzecionowatej, od jednego jej końca do drugiego (Bailey, 1923; Beijer, 1927; Zagórska-Marek, 1975; Krawczyżyn, 1977; Włoch, 1988). Takie ustawienia antyklinalnych ścian podziałowych sprawia, że obie komórki potomne mają tę samą długość, co ich komórka macierzysta. W kambium tego typu wzrost komórek na długość (wzrost intruzywny) jest ograniczony, a dominuje wzrost na szerokość (wzrost symplastyczny), czyli do tej szerokości, jaką miała komórka macierzysta. Po kilku takich podziałach powstaje grupa komórek wrzecionowatych o równej długości, a których końce ułożone są na jednym poziomie. Zatem rezultatem podziałów antyklinalnych podłużnych jest powstanie pakietów komórkowych, z których każdy składa się z komórek pochodzących z jednej komórki inicjalnej (Beijer, 1927; Butterfield, 1972; Cumbie, 1984). Zagórska-Marek (1984) analizując układ komórek w piętrowym kambium lipy zaobserwowała, że utrata piętrowości związana jest z występowaniem, ograniczonego co do zasięgu, wzrostu szczytowego komórek kambialnych (wzrost intruzywny) i skośnych podziałów antyklinalnych, a więc zdarzeń komórkowych, typowych dla kambium niepiętrowego, które jest charakterystyczne dla roślin stojących na niższym szczeblu rozwoju filogenetycznego. Zatem inaczej przebiegają podziały antyklinalne w komórkach wrzecionowatych kambium niepiętrowego. Wśród nich wyróżniamy podziały pseudotranswersalne (skośne) i podziały boczne. Według Bannana (1957, 1968a), który prowadził badania porównawcze nad 12 gatunkami drzew iglastych, zarówno pierwsze jak i drugie występują prawie wyłącznie w komórkach inicjalnych kambium, a tylko około 2% podziałów antyklinalnych występuje w komórkach macierzystych drewna. Evert (1963) uważa, że i u dwuliściennych podziały antyklinalne ograniczone są jedynie do komórek inicjalnych. Zaś Hejnowicz (1968) podaje, że podziały antyklinalne w komórkach macierzystych drewna w starym pniu *Picea abies* i *Pinus sylvestris* nie przekraczają 0,5 % całkowitej liczby opisywanych podziałów.

W przypadku podziału pseudotranswersalnego ściana podziałowa, ustawia się skośnie względem długiej osi komórki i z tego też powodu długość jej jest mniejsza od wymiaru podłużnego, a większa od wymiaru poprzecznego komórki kambium (Bannan, 1957; Hejnowicz, 1961; Srivastava, 1963). Długość ściany z podziału pseudotranswersalnego u *Pinus*, *Picea* i *Pseudotsuga* wynosi przeciętnie 12% długości dzielącej się komórki (Bannan, 1964; Brański, 1970a,b). Nowo powstałe końce komórek znajdują się na różnych poziomach i stąd między innymi wynika charakterystyczny dla kambium niepiętrowego układ komórek wrzecionowatych, oglądany na przekroju stycznym. Pseudotranswersalne podziały stanowią 98% wszystkich podziałów antyklinalnych i są głównym sposobem mnożenia komórek kambium, co ma wpływ na zwiększanie się obwodu kambium w miarę wzrostu łodygi na grubość (Bannan, 1957). Pozostałe 2% podziałów antyklinalnych stanowią podziały boczne, podczas których nowa ściana podziałowa osadzona jest swymi końcami na tej samej ścianie promieniowej w komórce macierzystej w ten sposób, że z jej jednej strony zostaje odcięty segment (Cheadle i Esau, 1964). Podział boczny może zapoczątkować nową komórkę wrzecionowatą lub komórkę promienia (Cumbie, 1963, 1967). Z obserwacji Bannana (1968a) wynika, że podział boczny daje serię pochodnych w obu kierunkach, czyli i na stronę drewna i na stronę łyka.

W kambium niepiętrowym występują również poprzeczne podziały antyklinalne, to znaczy takie, w których ściana podziałowa jest równa szerokości komórki. W normalnym kambium poprzeczne podziały antyklinalne spotykane są stosunkowo rzadko. Zachodzą jednak powszechnie w kambium zranionym (Hejnowicz, 1963a,b; Evert i Kozłowski, 1967; Smith, 1967). Dla tych podziałów powierzchnia przegrody podziałowej w komórce wrzecionowej kambium jest minimalna.

Mamy zatem w kambium podziały, które odpowiadają ekstremalnej powierzchni ściany podziałowej. Opisywane wcześniej podziały peryklinalne komórek kambium odpowiadają maksymalnej powierzchni ściany podziałowej zaś poprzeczne podziały antyklinalne minimalnej.

Podziały antyklinalne, jak zostało to wcześniej opisane, powodują zwiększenie ilości promieniowych rzędów komórek. Jednakże gdy podział taki występuje w komórce inicjalnej to daje on wówczas trwałe podwojenie rzędu, gdy zaś w komórce macierzystej wówczas podwojenie rzędu jest przemijające i występuje tylko po jednej stronie kambium (Romberger i wsp., 1993). O tym, w której komórce zaszedł podział można dowiedzieć się analizując układ promieniowych rzędów cewek w kolejnych przyrostach rocznych.

Stwierdzono, że orientacja skośnej ściany podziału antyklinalnego może występować w dwóch alternatywnych konfiguracjach: Z – gdy skos jest zorientowany na prawo lub S – gdy skos jest zorientowany na lewo. Orientacja ta nie jest przypadkowa, w kambium występują bowiem obszary, w których podziały antyklinalne jak i inne zdarzenia zachodzą tylko w jednej konfiguracji (Bannan, 1956, 1966, 1968b; Hejnowicz, 1961, 1963a, b, 1964, 1967, 1968; Brański, 1970a,b; Włoch, 1976; Zagórska-Marek, 1995). Hejnowicz (1964) obszary takie nazwał domenami. Domeny pojawiają się w kambium już podczas odkładania pierwszego przyrostu rocznego drewna. Układ domen nawiązuje wtedy do podziału łodygi na węzły i międzywęzła (Krawczyszyn, 1973; Włoch, Szendera, 1992).

Częstotliwość podziałów antyklinalnych zmienia się i jest zależna od wielu czynników. Zależy od wieku kambium – jest większa w młodym pniu, a mniejsza w starym (Bannan, 1950; Cumbie, 1967; Brański, 1970a,b). Zależy od szerokości słoja rocznego, jest większa w przyrostach cienkich a niższa w słojach grubych. (Bannan, 1967). Bannan (1963) podaje, że np. u *Picea* w przyrostach rocznych o szerokości 2-8 mm, częstotliwość podziałów antyklinalnych utrzymuje się raczej na tym samym poziomie, a znacząco wzrasta, gdy szerokość słoja spada poniżej 1 mm. Ponadto na częstotliwość podziałów antyklinalnych mogą mieć wpływ czynniki zewnętrzne takie jak nacięcia, zranienia czy skażone środowisko (Hejnowicz, 1963a,b, Harris, 1969; Romberger, Hejnowicz, Włoch, 1980; Zagórska-Marek i Little, 1986, Tulik, 2001b).

### **Wzrost intruzywny i symplastyczny**

Skośne podziały antyklinalne, które opisano, jako charakterystyczne dla kambium niepiętrowego, powodują skracanie komórek wrzecionowatych. W miarę upływu czasu następuje natomiast wzrost przeciętnej długości tych komórek, a dzieje się tak dlatego, że szczytowy wzrost intruzywny komórek z nadwyżką kompensuje skutki podziałów antyklinalnych (Hejnowicz, 1985). Wzrost intruzywny definiujemy jako wzrost końców komórkowych (Sinott i Bloch, 1941; Hejnowicz, 1967; Bannan, 1968b, Harris, 1973, Larson, 1994). W wyniku takiego procesu jedynie koniec komórki przesuwa się względem ścian dwu sąsiednich komórek, a położenie innych części ścian rosnącej komórki nie ulega zmianie (Hejnowicz, 1963a). Koniec rosnącej komórki wrzecionowatej wciska się zatem pomiędzy komórki sąsiednie, rozpuszcza blaszki środkowe i rozrywa łączące je plazmodesmy. W tym przypadku, w odróżnieniu od wzrostu symplastycznego, dochodzi do powstania nowych kontaktów komórkowych.

Wzrost symplastyczny, czyli wzrost bez zmiany kontaktów pomiędzy sąsiednimi komórkami, występuje zawsze po podziale peryklinalnym komórek kambialnych oraz, jak wcześniej wspomniano, po podziale antyklinalnym podłużnym w przypadku kambium piętrowego. Może on również mieć miejsce w kambium niepiętrowym po zakończeniu wzrostu intruzywnego. Wzrost symplastyczny decyduje przede wszystkim o zwiększeniu wymiaru stycznego i promieniowego komórki kambialnej.

Wzrost intruzywny odgrywa szczególną rolę w rozwoju niektórych typów komórek, a szczególnie włókien, sklereidów czy mleczników. Pojawia się on jednakże już poza strefą kambium i towarzyszy procesowi różnicowania i dojrzewania tych komórek.

W kambium wzrost intruzywny wywołuje istotne zmiany we wzajemnym ułożeniu komórek tego merystemu. Bezpośrednim jego efektem jest zachodzenie na siebie końców komórkowych rosnących w przeciwnych kierunkach, przy czym końce mogą zachodzić na lewo (S) bądź na prawo (Z) (Hejnowicz, 1961, Harris, 1969; Farrar, 1976, Włoch, 1988, Zagórska-Marek, 1995). Koniec komórki wrzecionowatej może też wrastać z boku między komórki promieni, powodując jego rozszczepienie o konfiguracji S lub Z (Hejnowicz, 1961; Bannan, 1966; Hejnowicz i Krawczyszyn, 1969; Zagórska-Marek, 1975; Włoch, 1985).

Liczne przykłady wskazują na to, że aktywność wzrostowa komórek jest zróżnicowana w poszczególnych komórkach. Mianowicie, Bannan (1956) wykazał, że u szpilkowych

wzrost intruzywny przeciwnie skierowanych końców komórek inicjalnych kambium nie jest jednakowy. Autor ten zaobserwował, że istnieją pewne obszary w kambium, gdzie komórki rosną intruzywnie na końcach bazalnych, a w innych na końcach apikalnych. Przypuszcza, że taka lokalizacja wzrostu intruzywnego jest wynikiem istnienia w kambium specyficznych, lokalnych warunków. Według Hejnowicza i wsp. (1977) ważną rolę odgrywają tutaj naprężenia tkankowe.

O ile podziały antyklinalne powodują wzrost liczby komórek wrzecionowatych, to wzrost intruzywny powoduje powiększenie powierzchni stycznej zajętej przez te komórki. Intensywność wzrostu intruzywnego jest zawsze większa niż aktualne zapotrzebowanie na rozrost powierzchni kambium. I tak np. u *Thuja occidentalis* szybkość wzrostu intruzywnego przeciętnej komórki kambium wynosi 0,2-0,3 mm w czasie potrzebnym do odłożenia 1mm drewna, podczas gdy w danej odległości od rdzenia wystarczyłby wzrost o wartości 0,04 mm (Bannan, 1960; Hejnowicz i Brański, 1966). U *Pinus sylvestris* intensywność wzrostu intruzywnego przeciętnej komórki kambium podczas odkładania warstwy drewna o grubości 1mm waha się w granicach 0,29-0,93 (Brański, 1970a,b).

Należy podkreślić, że o ile intensywne podziały antyklinalne powodują nadprodukcję komórek, to wzrost intruzywny daje nadprodukcję powierzchni zajętej przez te komórki, a nadprodukcja jednego i drugiego typu kompensowana jest eliminacją komórek inicjalnych.

### **Eliminacja wrzecionowatych komórek inicjalnych**

Eliminacja komórek wrzecionowatych kambium polega głównie na zamianie ich na komórki macierzyste drewna lub łyka bądź na zamianie ich na grupę izodiametrycznych komórek inicjalnych promieni łyko – drzewnych, przy czym przerwana zostaje ciągłość szeregu promieniowego (Bannan, 1951; Esau, 1965; Hejnowicz i Brański, 1966).

Proces eliminacji zachodzi w warstwie komórek inicjalnych i zazwyczaj rozpoczyna się stopniowym skracaniem długości i utratą turgoru przez eliminowaną komórkę. Skracanie długości komórek jest wynikiem nierównych podziałów peryklinalnych, tzn. takiej sytuacji, w której nowo powstałe po podziale peryklinalnym komórki są różnej długości (Hejnowicz i Zagórska-Marek, 1974; Włoch, 1976, 1981). Jedna z nich pozostaje komórką inicjalną, druga staje się komórką macierzystą. Na występowanie tego typu podziałów jako czynnika, który może pretendować komórkę do eliminacji, wskazali Savidge i Farrar (1984). Autorzy ci prowadząc badania nad przebudową układu komórek w kambium niepiętrowym określili je jako *imperfect periclinal division*. Po kilku takiego typu podziałach peryklinalnych komórka jest skrócona, zatem i jej powierzchnia ulega zmniejszeniu. Ten typ eliminacji nosi nazwę eliminacji częściowej (Brański, 1970a,b) komórka inicjalna zostaje bowiem skrócona, ale nie zanika całkowicie. Po pewnym jednak czasie uprzednio skrócona komórka może zniknąć zupełnie, tzn., że wypada z warstwy inicjalnej. Rząd promieniowy komórek drewna oraz łyka przestaje być kontynuowany i kończy się ślepo. Ten typ eliminacji nosi nazwę eliminacji całkowitej (Brański, 1970a,b). Widzimy, że eliminacja komórki inicjalnej jest procesem stopniowym. Eliminowana komórka traci turgor, nie rośnie sposobem intruzywnym na swych końcach, przez co traci szansę we współzawodnictwie z bardziej "żywoтными" inicjałami (Hejnowicz, 1961). Należy również wskazać, że niektóre inicjalne komórki wrzecionowate na skutek antyklinalnych podziałów poprzecznych zamieniają się w grupę komórek inicjalnych promieni łyko – drzewnych, a

to również oznacza eliminację wrzecionowatych komórek inicjalnych (Bannan, 1951; Esau, 1965; Hejnowicz i Brański, 1966). Eliminacja jest ważnym procesem, który towarzyszy rozwojowi komórek kambium, gdyż pozwala utrzymać odpowiednią liczbę komórek, a tym samym i powierzchnię kambium przez nie zajmowaną. Wiadomo bowiem, że podziały antyklinalne powodują nadprodukcję komórek, a wzrost intruzywny daje nadprodukcję powierzchni zajmowanej przez te komórki. Według Brańskiego (1970a,b) częstotliwość eliminacji, czyli ilość eliminowanych komórek w populacji kambium w przeliczeniu na przeciętną komórkę kambium i na 1 mm przyrostu drewna u *Pinus sylvestris* waha się w granicach od 0,20 do 1,19. Stosunek ilości eliminacji do podziałów antyklinalnych zależy między innymi od intensywności podziałów peryklinalnych. Bannan (1960), podaje, że u *Thuja occidentalis* przy tworzeniu przyrostów rocznych o grubości około 3 mm i więcej, ilość podziałów antyklinalnych przewyższa ilość eliminacji o 20%, a przy tworzeniu przyrostów cieńszych niż 3 mm, oba procesy mają jednakowe nasilenie. Autor ten (1950) zaobserwował także, że w pierwszym roku działalności kambium u *Chamaecyparis* spośród 1123 zidentyfikowanych podziałów antyklinalnych pozostały tylko 162 komórki wrzecionowate kambium, a reszta powstałych z tych podziałów komórek albo ulegała eliminacji całkowitej, albo transformowała w komórki promieni. Z kolei Evert (1961) zaobserwował, że u *Pyrus communis* eliminacji ulegało 50% nowo powstałych komórek, czyli, że ilość eliminacji całkowitych równała się ilości podziałów antyklinalnych. Podobnie też kształtował się stosunek ilości podziałów antyklinalnych do eliminacji w kambium *Liriodendron tulipifera* (Cheadle, Esau, 1964), gdyż w kambium grubszych pni częstotliwość eliminacji jest zwykle zbliżona do częstotliwości podziałów antyklinalnych. Oznacza to, że ubytek komórek spowodowany eliminowaniem jest niewiele mniejszy w stosunku do przybywania komórek powstałych wskutek podziałów antyklinalnych. Należy zaznaczyć, że eliminacji ulegają zazwyczaj krótsze komórki, a także komórki, które mają mniej kontaktów z promieniami. Eliminacja w populacji komórek kambium ma charakter procesu selekcyjnego, odbywającego się na zasadzie konkurencji komórek o "przeżycie" (Bannan, Bayly 1956; Bannan 1965, 1968; Hejnowicz 1961; Cheadle, Esau 1964; Smith 1967 oraz Brański 1970a,b).

Należy także podkreślić, że eliminacja komórek w kambium jest sposobem na pozbywanie się komórek uszkodzonych mutacyjnie. Ten sposób selekcji spotykany jest tylko w kambium. Gdy spojrzymy na merystem wierzchołkowy pędu, gdzie występuje jedna bądź kilka komórek inicjalnych, to o tym czy dana komórka posiada status komórki inicjalnej decyduje jej położenie na szczycie wierzchołka. Z tym topograficznym wyróżnieniem wiążą się różnice związane z budową i sposobem podziałów. Mianowicie, u glonów, mszaków i większości paprotników komórki inicjalne wyróżniają się kształtem i budową od sąsiednich komórek w każdym stadium rozwojowym. Dzielą się one na nierówne części. Zatem już w momencie podziału wiadomo, która z dwóch siostrzanych komórek pozostanie komórką inicjalną, a która opuści merystem. U roślin nasiennych mamy odmienną sytuację, bowiem komórki inicjalne dzielą się na równe części i wobec tego nie różnią się kształtem od swoich najbliższych komórek potomnych. Każdy równy podział oznacza powstanie dwóch takich samych komórek. W tej sytuacji w szczytowej części wierzchołka u tych roślin znajduje się grupa komórek, z których każda ma równe szanse bycia komórką inicjalną. Klekowski (1984a,b, 1985) i Zagórska – Marek (1988) podają, że eliminacja komórek uszkodzonych mutacyjnie, w merystemie wierzchołkowym pędu o budowie tunika – korpus, odbywa się



w sposób stochastyczny. Zatem uszkodzona mutacyjnie komórka inicjalna w szczytowej części wierzchołka może zostać zepchnięta do podszczytowych regionów, przez co utraci status komórki inicjalnej. Mamy zatem kilka sposobów pozbywania się "niechcianych" komórek. O ile w przypadku eliminacji komórek inicjalnych w merystemie wierzchołkowym odbywa się ona w sposób stochastyczny, to w przypadku merystemu bocznego jakim jest kambium, eliminacja umożliwia konkurencję o "przetrwanie" komórek najlepiej przystosowanych do panujących w danej chwili warunków.

Pisząc o kambium, warto jeszcze wspomnieć, że dla badań nad rozwojem żywej tkanki jest ono niezwykle cennym obiektem. Jest bodaj jedyną tkanką, której historia rozwoju zostaje trwale zapisana w produkowanym przezeń drewnie i łyku. Historię tę można odtworzyć przez analizę opisanych zdarzeń komórkowych w kolejnych skrawkach stycznych w czasie mierzonym wiekiem drzewa. Łyko, jako tkanka stosunkowo nietrwała, głównie ze względu na wtórne procesy takie jak: zgniatanie elementów sitowych czy wzrost dylatacyjny, które to zniekształcają układ komórek, nie pozwala na analizę kambialnych zdarzeń komórkowych w dłuższym czasie. Drewno, a zwłaszcza drzew iglastych, stwarza możliwości badania zjawisk rozwojowych występujących w kambium w sposób ciągły w czasie i przestrzeni. Zmiany, jakie zachodzą w trakcie różnicowania drewna, ze względu na niewielki zasięg wzrostu intruzywnego są na tyle małe, iż można uznać układ komórek w drewnie za adekwatny do układu komórek w kambium w czasie, gdy komórki drewna były przez kambium odkładane. W ten sam sposób nie możemy jednak odczytać historii kambium dwuliściennych roślin drzewiastych. Wzrost intruzywny różnicujących się włókien i rozrost poprzeczny naczyń w tym czasie zniekształca pierwotny układ komórek w kambium. Jednakże pod koniec sezonowej aktywności, kambium odkłada miękisz terminalny, którego układ w drewnie jest taki sam jak w kambium. Porównanie zatem układu komórek w tej warstwie przyrostów rocznych pozwala na odtworzenie, chociaż w sposób nieciągły, historii kambium.

W tej sytuacji może warto byłoby rozszerzyć badania dendrochronologiczne tak, aby w pełni odkrywały przed nami informacje, jakie kryje w sobie drewno. Większość prac, które dotyczą drewna odkładanego przez komórki kambium drzew rosnących w środowiskach o różnym stopniu zagrożenia przemysłowego dotyczy głównie zmian, jakie odnotowuje się w szerokościach słoików rocznych (Michalak i Siekierski, 1990; Schweingruber, 1996) i opisuje anomalie strukturalne drewna (Niewęgłowska-Guzik, 1995; Schmitt i wsp., 2000; Tulik, 2001a). Inne z kolei wskazują na zmiany parametrów fizycznych tej tkanki (Paschalis i Staniszewski, 1994; Splawa-Neyman, 1994). W drewnie tkwi jednak jeszcze cała gama informacji, która dotyczy elementarnych procesów rozwojowych występujących w kambium w związku z tworzeniem wtórnych tkanek waskularnych, a wiadomo, że w warunkach skażonego środowiska ich dynamika ulega zmianie (Tulik, 2001b).

*Dziękuję Profesorom: Z. Hejnowiczowi i W. Włochowi  
oraz Doktor E. Kurczyńskiej z Uniwersytetu Śląskiego w Katowicach  
za zainteresowanie mnie morfologią kambium.*

## Literatura

1. **Bailey I.W.**, 1920. The cambium and its derivatives tissues. III. A reconnaissance of cytological phenomena in the cambium. *Amer. J Bot.* 7: 417-434.
2. **Bailey I.W.**, 1923. The cambium and its derivative tissues. IV. The increase in girth of the cambium. *Amer. J Bot.* 10: 499-509.
3. **Beijer J.J.**, 1927. Die vermehrung der radialen reihen in cambium. *Rec. Trav. Bot. Neerl.* 24: 631-786.
4. **Bannan M. W.**, 1950. The frequency of anticlinal divisions in fusiform cambial cells of *Chamaecyparis*. *Amer. J Bot.* 37: 511-519.
5. **Bannan M.W.**, 1951. The reduction of fusiform cambial cells in *Chamaecyparis* and *Thuja*. *Can. J Bot.* 29: 57-67.
6. **Bannan M.W.**, 1955. The vascular cambium and radial growth in *Thuja occidentalis* L. *Can. J Bot.* 33: 113-138.
7. **Bannan M.W.**, 1956. Some aspects of the elongation of fusiform cambial cells in *Thuja occidentalis* L. *Can. J Bot.* 34: 175-196.
8. **Bannan M.W.**, 1957. The relative frequency of the different types of anticlinal divisions in conifer cambium. *Can. J Bot.* 35: 875-884.
9. **Bannan M.W.**, 1960. Cambial behaviour with reference to cell length and ring width in *Thuja occidentalis* L. *Can. J Bot.* 38: 177-183.
10. **Bannan M.W.**, 1962. The vascular cambium and tree ring development. In: *Tree growth*. Ed. T.T. Kozlowski. New York. The roland Press Comp. 3-22.
11. **Bannan M.W.**, 1963. Cambial behaviour with reference to cell length and ring width in *Picea*. *Can. J Bot.* 41: 811-822.
12. **Bannan M.W.**, 1964. Tracheid size and anticlinal divisions in the cambium of *Pseudotsuga*. *Can. J Bot.* 42: 603-631.
13. **Bannan M.W.**, 1965. Ray contacts and rate of anticlinal division in fusiform cambial cells of some *Pinaceae*. *Can. J Bot.* 43: 487-507.
14. **Bannan M.W.**, 1966. Spiral grain and anticlinal divisions in the cambium of conifers. *Can. J Bot.* 44: 1515-1538.
15. **Bannan M.W.**, 1967. Sequential changes in rate of anticlinal division, cambial cell length and ring width in the growth of coniferous trees. *Can. J Bot.* 45: 1359-1369.
16. **Bannan M.W.**, 1968a. Anticlinal divisions and the organization of conifer cambium. *Bot. Gz.* 129: 107-113.
17. **Bannan M.W.**, 1968b. Polarity in the survival and elongation of fusiform initials in conifer cambium. *Can. J Bot.*: 46: 1005-1008.

18. **Bannan M.W.**, Bayly I.L., 1956. Cell size and survival in conifer cambium. *Can. J Bot.*34: 769-776.
19. **Barnett J.R.**, 1973. Seasonal variation in the ultrastructure of the cambium in New Zealand grown *Pinus radiata*. *D. Don. Ann. Bot.* 37(153): 1005-1011.
20. **Brański S.**, 1970a. Korelacje między podziałami antyklinalnymi, wzrostem intruzywnym i eliminacjami inicjalnych komórek wrzecionowatych kambium u *Pinus sylvestris* L. *Acta Soc. Bot. Pol.* 39:593-615.
21. **Brański S.**, 1970b. Korelacje między procesami eliminowania komórek, podziałami antyklinalnymi i wzrostem intruzywnym w miazdze sosny zwyczajnej. Praca doktorska. Wrocław.
22. **Butterfield B.G.**, 1972. Developmental changes in the vascular cambium of *Aeschynomene hispida*. Willd. *N.Z.J Bot.* 10: 373-386.
23. **Butterfield B.G.**, 1975. Terminology used for describing the cambium. *IAWA Bull.* 1: 13-14.
24. **Catesson A.M.**, 1980. The vascular cambium. In: Control of shoot growth in trees. Ed. C.H.A. Little, Proc. IUFRO Workshop, Fredericton, Canada: 12-40.
25. **Cheadle V.I., Esau K.**, 1964. Secondary phloem of *Liriodendron tulipifera*. *Univ. Calif. Publ. Bot.* 36:143-252.
26. **Cumbie V.I.**, 1963. The vascular cambium and xylem development in *Hibiscus lasiocarpus*. *Amer. J Bot.* 50: 944-951.
27. **Cumbie B.G.**, 1967. Developmental changes in vascular cambium of *Leitneria floridana*. *Amer. J Bot.* 54: 414-424.
28. **Cumbie B.G.**, 1984. Origin and development of the vascular cambium in *Aeschynomene virginica*. *Bull. Torrey Bot. Club.* 111: 42-50.
29. **Esau K.**, 1943. Origin and development of primary vascular tissues in seed plants. *Bot. Rev.* 9: 125-206.
30. **Esau K.**, 1965. *Plant anatomy*. 2<sup>nd</sup> ed. New York. John Wiley and Sons.
31. **Evert R.H.**, 1961. Some aspects of cambial development in *Pyrus communis*. *Amer. J Bot.* 48:479-488.
32. **Evert R.H.**, 1963. The cambium and seasonal development of phloem in *Pyrus malus*. *Amer. J Bot.* 50:149-159.
33. **Evert R.F., Kozłowski T.T.**, 1967. Effect of isolation of bark on cambial activity and development of xylem and phloem in trembling aspen. *Amer. J Bot.* 54(8): 1045-1054.
34. **Fahn A.**, 1974. *Plant anatomy*. 2<sup>nd</sup> ed. Oxford Pergamon Press.
35. **Farrar J.L.**, 1976. Reorientation of cambial initials in relations to spiral grain. XVI IUFRO Congress, Oslo.

36. **Farrar J.J., Evert R.F.**, 1997. Ultrastructure of cell division in the fusiform cells of the vascular cambium of *Robinia pseudoacacia*. *Trees* 11: 203-215.
37. **Foster A.S.**, 1949. Practical plant anatomy. 2<sup>nd</sup> ed. New York D. Van Nostrand Co.
38. **Grew N.**, 1682. The anatomy of plants. Rawlings, London, 1965. Johnson Reprint, New York, 304 pp.
39. **Haris J.M.**, 1969. On the causes of spiral grain in corewood of *Radiata pine*. *N. Z. J Bot. &*: 189-213
40. **Harris J.M.**, 1973. Spiral grain in xylem polarity in *Radiata pine*: Microscopy of cambial reorientation. *N. Z. J For. Sci.* 3: 363-378.
41. **Hejnowicz Z.**, 1961. Anticlinal divisions, intrusive growth and loss of fusiform initials in nonstoried cambium. *Acta Soc. Bot. Pol.* 30: 729-758.
42. **Hejnowicz Z.**, 1963a. Wzrost intruzywny, podziały poprzeczne i skośne we wrzecionowatych komórkach inicjalnych zranionej miazgi modrzewia. *Acta Soc. Bot. Pol.* 32: 493-503.
43. **Hejnowicz Z.**, 1963b. Udział wzrostu intruzywnego w procesie zrastania się miazgi po poprzecznym nacięciu u modrzewia. *Acta Soc. Bot. Pol.* 32: 625-630.
44. **Hejnowicz Z.**, 1964. Orientation of the partition in pseudotransverse division in cambia of some conifers. *Can. J Bot.* 42: 1685-1691.
45. **Hejnowicz Z.**, 1967. Interrelationships between cell length, rate of intrusive elongation, frequency of anticlinal divisions and survival of fusiform initials in cambium. *Acta Soc. Bot. Pol.* 36: 367-378.
46. **Hejnowicz Z.**, 1968. The structural mechanism involved in the changes of grain in timber. *Acta Soc. Bot. Pol.* 37: 347-365.
47. **Hejnowicz Z.**, 1973. Anatomia rozwojowa drzew. PWN. Warszawa.
48. **Hejnowicz Z.**, 1980. Tensional stress in the cambium and its developmental significance. *Amer. J Bot.* (67): 1-5.
49. **Hejnowicz Z.**, 1985. Anatomia i histogeneza roślin naczyniowych. PWN. Warszawa.
50. **Hejnowicz Z., Brański S.**, 1966. Quantitative analysis of cambium growth in *Thuja*. *Acta Soc. Bot. Pol.* 55: 395-400.
51. **Hejnowicz Z., Krawczyszyn J.**, 1969. Oriented morphogenetic phenomena in cambium of broadleaved trees. *Acta Soc. Bot. Pol.* 38: 547-560.
52. **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.
53. **Hejnowicz Z., Heinemann B., Sievers A.**, 1977. Tip growth: patterns of growth rate and stress in the *Chara* rhizoid. *Z. Pflanzen-Physiol.* 81(5): 409-424.

54. Iqbal M (ed.), 1990. The vascular cambium. John Wiley and Sons. New York, Chichester, Toronto, Brisbane, Singapore.
55. Kidwai P., Robards A.W., 1969. On the ultrastructure of resting cambium of *Fagus sylvatica* L. *Planta* 89: 361-368.
56. Klekowski E.J.Jr, Kazarinova -Fukshansky N., 1984a. Shoot apical meristems and mutation: Fixation of selectively neutral cell genotypes. *Amer. J Bot.* 71(1): 22-27.
57. Klekowski E.J.Jr, Kazarinova-Fukshansky N., 1984b. Shoot apical meristems and mutation: selective loss of disadvantageous cell genotypes. *Amer. J Bot.* 71(1): 28-34.
58. Klekowski E.J., Jr, Kazarinova Fukshansky N., Mohr H., 1985. Shoot apical meristems and mutation: Stratified meristems and angiosperm evolution. *Amer. J Bot.* 72(11):1788-1800.
59. Kurczyńska E., 1986. Terminal vessel and early vessel arrangement in internodes of *Fraxinus excelsior*. *Acta Soc. Bot. Pol.* 55: 3-10.
60. Krawczyzsyn J., 1973. Domain pattern in the cambium of young *Platanus* stems. *Acta Soc. Bot. Pol.* 42: 637-648.
61. Krawczyzsyn J., 1977. The transition from nonstoried to storied cambium in *Fraxinus excelsior*. The occurrence of radial anticlinal divisions. *Can. J Bot.* 57: 787-794.
62. Larson P.R., 1994. The vascular cambium. Development and structure. In series: Springer Series in Wood Science (Ed.) Timelli T.E. Springer-Verlag. Berlin, Heidelberg. New York, London, Paris, Tokyo, Hong Kong, Barcelona, Budapest.
63. Mahmood A., 1990. The parental cell walls. In: The vascular cambium. Ed. M. Iqbal. Research Studies Press Ltd., J. Wiley and Sons Inc. N.Y. Chichester, Toronto, Brisbane, Singapore.
64. Michalak K., Siekierski K., 1990. Pattern of diameter increment along the stem in the pine stands of the Olkusz chief forestry. *Annals Of Warsaw Agricultural University SGGW-AR. Forestry and Wood Technology* No. 40: 3-17.
65. Murmanis L., 1977. Development of vascular cambium into secondary tissue in *Quercus rubra*. L. *Ann. Bot.* 41: 617-620.
66. Newman I.V., 1956. Pattern in the meristems of vascular plants. I. Cell partotion in living apices and in the cambial zone in relation to concepts of initials cells and apical cells. *Phytomorphology*, 6: 1-19.
67. Niewęglowska-Guzik B. 1995. Cytological and anatomical changes in pine tree xylem caused by sulphur compounds. *Acta Soc. Bot. Pol.* 64(3): 233-238.
68. Paschalis P., Staniszewski P., 1994. Zmiany niektórych wskaźników własności drewna sosny z terenów zanieczyszczonych przemysłowo. *Sylwan* 8: 35-41.
69. Romberger J.A., Hejnowicz Z., Włoch W., 1980. Gamma irradiation supresses intrusive growth in the *Acer rubrum* cambial region, but orientational domains are not destroyed. *Bot. Soc. Am. Misc. Ser.* 158: 97.

70. **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.
71. **Sachs J.**, 1878. Ueber die Anordnung der Zellen in jüngsten Pflanzentheilen. Arb. Bot. Inst. Würzburg. 2: 46-104.
72. **Sanio K.**, 1873. Anatomie der gemainen Kiefer (*Pinus sylvestris* L.). Jahrb. Wiss. Bot. 9: 50-126.
73. **Savidge R.A., Farrar J.L.**, 1984. Cellular adjustment in the vascular cambium leading to spiral grain formation in conifers. Can. J Bot. 62: 2872-2879.
74. **Savidge R.A., Barnett J.R., Napier R.**, 2000. Cell and molecular biology of wood formation. BIOS Scientific Publishers Ltd
75. **Schmid R.**, 1976. The elusive cambium – another terminological contribution. IAWA Bull. 4: 51-59.
76. **Schmitt U., Grünwald C., Eckstein D.**, 2000. Xylem structure in pine trees grown near the Chernobyl nuclear power plant / Ukraine. IAWA J. 21(4): 379-387.
77. **Schweingruber F.H.**, 1996. Tree rings and environment. Dendroecology. Berne, Stuttgart, Vienna, Haupt. 609p.
78. **Sinott E.W., Bloch R.**, 1941. Division in vacuolate plant cells. Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 26: 223-227.
79. **Smith F.H.**, 1967. Effects of balsam wooly aphid (*Adelges piceae*) infestation on cambial activity in *Abies grandis*. Amer. J Bot. 54: 1215-1223.
80. **Splawa-Neyman S.**, 1994. Zmiany w budowie cewek drewna sosny zwyczajnej pochodzącego z drzew wyrosłych w obszarach zagrożenia ekologicznego. III Krajowe Sympozjum: Reakcje biologiczne drzew na zanieczyszczenia przemysłowe PAN, Instytut Dendrologii, Poznań-Kórnik, 345-348.
81. **Srivastava L.M.**, 1966. On the fine structure of the cambium of *Fraxinus americana* L. J Cell Biol. 31: 79-93.
82. **Timell T.E.**, 1980. Organization and ultrastructure of the dormant cambial zone in compression wood of *Picea abies*. Wood Sci. Technol. 14: 161-179.
83. **Tulik M.**, 2001a. Struktura xylemu wtórnego sosny zwyczajnej (*Pinus sylvestris* L.) po awarii reaktora w Czarnobyli. Sylwan (w druku).
84. **Tulik M.**, 2001b. Cambial history of Scots pine trees (*Pinus sylvestris*) prior and after the Chernobyl accident as encoded in the xylem. Environ. Exp. Bot. 46(1): 1-10.
85. **Wight W.**, 1933. Radial growth of the xylem and the starch reserves of *Pinus sylvestris* a preliminary survey. New. Phytol. 32: 77-79.

86. **Wilson B.F.**, 1963. Increase in cell wall surface area during enlargement of cambial derivatives in *Abies concolor*. *Amer. J Bot.* 50: 95-102.
87. **Wilson B.F.**, 1964. A model for cell production by the cambium of conifers. The formation of wood on forest trees. (Ed.) Zimmerman M.H. New York. Academic Press.
88. **Wilson B.F., Wodzicki T.J., Zahner R.**, 1966. Differentiation of cambial derivatives: proposed terminology. *Forest Sci.* 12: 438-440.
89. **Włoch W.**, 1976. Cell events in cambium, connected with formation and existence of a whirled cell arrangement. *Acta Soc. Bot. Pol.* 45: 313-326.
90. **Włoch W.**, 1981. Nonparallelism of cambium cells in neighbouring rows. *Acta Soc. Bot. Pol.* 50: 625-636.
91. **Włoch W.**, 1985. Time-variable frequency of events in domains of *Tilia* cambium. *Acta Soc. Bot. Pol.* 54: 29-40.
92. **Włoch W.**, 1988. Chiralne zdarzenia komórkowe i wzór domenowy w kambium lipy (*Tilia cordata* MILL). *Prace naukowe Uniwersytetu Śląskiego w Katowicach.* Nr 980.
93. **Włoch W., Zagórska-Marek B.**, 1982. Reconstruction of storeyed cambium of the linden. *Acta Soc. Bot. Pol.* 51: 215-228.
94. **Włoch W., Szendera W.**, 1992. Observation of changes of cambial domain pattern on the basis of primary rays development in *Fagus sylvatica* L. *Acta Soc. Bot. Pol.* 61: 319-330.
95. **Włoch W., Połap E.**, 1994. The intrusive growth of initials in re-arrangement of cells in cambium of *Tilia cordata* Mill. *Acta Soc. Bot. Pol.* 3(2): 109-116.
96. **Wodzicki T.J., Brown L.**, 1973. Cellular differentiation of the cambium in the pinaceae. *Bot. Gaz.* 134(2): 139-146.
97. **Wodzicki T.J., Zajązkowski S.**, 1983. Variation of seasonal cambial activity and xylem differentiation in a selected population of *Pinus sylvestris* L. *Folia For. Pol. Ser. A* 25: 5-23.
98. **Zagórska-Marek B.**, 1975. Growth activity of fusiform initials in storeyed cambium. *Acta Soc. Bot. Pol.* 44: 537-552.
99. **Zagórska Marek B.**, 1981. Ontogeneza kambium. *Wiad. Bot.* XVV(2): 89-109.
100. **Zagórska-Marek B.**, 1984. Pseudotransverse divisions and intrusive elongation of fusiform initials in the storeyed cambium of *Tilia*. *Can. J Bot.* 62: 20-27.
101. **Zagórska-Marek B., Little C.H.A.**, 1986. Control of fusiform initial orientation in the vascular cambium of *Abies balsamea* stems by indol-3-ylacetic acid. *Can. J Bot.* 64: 1120-1128.
102. **Zagórska-Marek B.**, 1988. Mechanizmy regulacji procesów morfogenetycznych na wierzchołku. IV Ogólnopolska Konferencja: Mechanizmy regulacji morfogenezy układów roślinnych. Rogów 9-10.06.1988, str. 79-85.

103. **Zagórska-Marek B.**, 1995. The cambial derivatives. Encyclopedia of Plant Anatomy. Band IX, Teil 4. Gerbuder-Berlin-Stuttgart, str.69-92.
104. **Zimmerman M.H.**, 1964. The formation of wood in forest trees. Academic Press. New York London.

*Katedra Botaniki Leśnej  
Wydział Leśny, SGGW  
Ul. Rakowiecka 26/30, 02-528 Warszawa  
e-mail: tulik@delta.sggw.waw.pl*

## **Summary**

### **The elementary development processes occurred in the cambium during deposition of xylem**

Cambium is a lateral meristem producing the secondary vascular tissues. The purpose of this paper is to point out the developmental processes that occur in the cambium during deposition of xylem and phloem cells. Periclinal and anticlinal divisions, intrusive and symplastic growth as well as cells elimination with selective features were described. The two structural types of the cambium, storied and nonstoried, that are distinguishable by arrangement of cell tips on the tangential sections, were also characterized.