Powstawanie i rozwój korka u *Evonymus europaea* L.
i *Evonymus verrucosa* Scop.

L'origine et le développement du suber chez Evonymus europaea L.
et *Evonymus verrucosa* Scop.

S. JADWIGA KONDRATOWICZ

(Z Zakładu Anatomii i Cytologii roślin U. Ł.)

(wpłynęło 26. VIII. 1950)

W S T Ę P

Pierwsze wzmianki o rozwoju korka u *Evonymus* znajdujemy u D e B a r y' e g o w pracy z 1877 r. pt.: „Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne“. Opisując perydermę typu „Oberflächen-Periderm“ (str. 563) za przykład, obok szeregu innych roślin, podaje też i *Evonymus europaea* L. M o e l l e r w pracy z 1882 r. „Anatomie der Baumrinden“ przy charakterystyce rodziny Celastraceae wywodzi perydermę u rodzaju *Evonymus* od skórki (str. 28) S o l e r e d e r w pracy: „Systematische Anatomie der Dicotyledonen“ z 1899 i 1908 r., powołując się na opracowanie: M o e l l e r'a, D o u l i o t'a, W e i s s'a, S t e n z l'a, M e t z'a stwierdza zgodnie z nimi, że korek u *Evonymus* powstaje „in der Rindenepidermis“ (str. 92 i 241). Również i S o k o ł o w s k i w pracy pt.: „Budowa roślin drzewiastych.: z 1927 r., przy opisie systemu ochraniającego roślin umieszcza *Evonymus* w rzędzie roślin, u których felogen zakłada się w skórcie (str. 113).

Wbrew opinii wyżej wspomnianych autorów moje badania przeprowadzone na dużym materiale wykazały, że peryderma powstaje nie w skórcie, lecz w korze pierwotnej.

Najbardziej odpowiednim okresem dla gromadzenia materiału do badań nad zakładaniem się korka okazał się dla gatunku *Evonymus verrucosa* Scop. początek maja, a cały maj do połowy czerwca na łódzkiej plantacji botanicznej dzielnicy Dołów, oraz w lasach: dla *Evonymus europaea* L. Okazy Trzmieliny zwyczajnej znalazłam na łódzkiej plantacji botanicznej dzielnicy Dołów, oraz w lasach:

Modlicy, Tuszyna i Marysina (okolice Łodzi), także na cmentarzu Środy Śląskiej. Trzmielina brodawkowata pochodziła z Modlicy i Marysina.

Częściowo tylko korzystałam z materiału świeżego, przeważną część materiału utrwaliłam w 70% alkoholu. W celu usunięcia substancji tłuszczowych skrawki z tkanek żywych wkładałam do eteru, lub acetonu, lub do mieszaniny obydwóch. Przekroje i lodygi sporządzałam na różnych jej wysokościach, co umożliwiło mi poznanie przebiegu rozwoju tkanek. Barwiłam preparaty safraniną z zielenią świetlistą i odczynnikami genewskim, oraz stosowałam reakcje mikrochemiczne używane powszechnie w histologii roślin. Rysunki wykonałam przy pomocy aparatu rysunkowego.

Praca niniejsza została wykonana w Zakładzie Anatomii i Cytologii roślin U. Ł. z inicjatywy i pod kierunkiem p. prof. dr. F. Skupieńskiego, oraz życzliwej i aktywnej pomocy p. adiunkt dr A. Walek-Czerneckiej, którym za cenne rady i wskazówki serdecznie dziękuję.

BADANIA WŁASNE

Evonymus europaea

Już pobieżna obserwacja wskazuje na charakterystyczne właściwości morfologiczne korka u *Evonymus europaea* L. Rzuca się w oczy długo zachowująca się barwa zielona pędów. Nie tylko jednoroczne, ale i pięcioletnie, a nawet i o wiele starsze gałęzie posiadają lodygę zieloną. Barwę brunatną posiadają jedynie cztery listwy peridermy, występującej równolegle do osi lodygi. Nadają one gałązkom formę graniastą (rys. 1). Przed rozwinięciem się korka forma gałązki jest owalna (rys. 2).

Listewki korkowe wyginają się nieznacznie wszędzie tam, gdzie występują pączki boczne. Tworzą się zacieki korka, okalające łukiem dolną część nasady pączków. Pączki są ułożone na krzyż naprzeciwległe.

Czas wypiętrzeń naroży korkowych jest nieuchwytny. Zjawiają się one w pierwszym roku okresu wegetacyjnego, częściej jednak w drugim, ale zdarza się, że powstają dopiero w trzecim. Również wysokość ich nad poziomem lodygi bywa różna, w moim materiale wynosiła od 1—3 mm. Krzewy rosnące na stanowiskach wystawionych na większe światło wykazują silniejszy rozrost korka.

Rys. 1. Schemat łodygi *Evonymus europaea* L. z wykształconą perydermą narożną w przekroju poprzecznym ($\times 50$ r.).

Rys. 2. Schemat rocznej gałązki *Evonymus europaea* L. w przekroju poprzecznym. a — rdzeń, b — drewno, c — łyko z włóknami sklerenchymatycznymi, d — miękisz zieleniowy, e — pochwa skrobiowa, f — g — h — kolenchyma, i — skórka, j — wiązka włókien sklerenchymatycznych ($\times 60$ r.).

W starszych organach nie obserwujemy już wyżej opisanej budowy łodyg, naroża korkowe są zrzucane, przez co obwód gałęzi znowu staje się okrągły. Zielona barwa stopniowo znika pod rozszerzającymi się pasmami korka, a także wskutek pojawienia się nowych

płatów korka na powierzchni łądygi. Pojedyncze ogniska korkowe z czasem zlewają się z sobą. W końcu szaro-brązowa korkowica stanowi ochronną powłokę na całej powierzchni łądygi.

Przekrój poprzeczny jednorocznej gałązki przed powstaniem korka (rys. 2) wykazuje typową budowę łądygi roślin dwuliściennych. Warstwą graniczną pomiędzy korą pierwotną, a walcem osiowym jest pochwa skrobiowa. W łąyku znajdują się włókna sklerenchymatyczne bądź pojedynczo, bądź w większych, lub mniejszych wiązках. W korze pierwotnej utworzonej głównie przez cienkościenne miękisz zieleniowy leżą cztery pasma zwarcicy, które ciągną się przez całą długość łądygi.

Wśród komórek kory pierwotnej, zwłaszcza na granicy pochwy skrobiowej, często występują cienkościenne i wydłużone w kierunku stycznym komórki zawierające czasem kryształki szczawianu wapnia. Możliwe, że część ich to komórki kształtującego się systemu wydzielniczego, który wytworzy później substancję o charakterze gutaperki. Operowałam materiałem stosunkowo młodym, a zgodnie z pracą zbiorową pod redakcją S u k a c z e w a i P r a w d i n a (14) „gutta“ ma się zjawiać, szczególnie w łądygach, dopiero w starszych okazach. Pomimo dłuższych obserwacji i stosowaniu odpowiednich reakcji mikrochemicznych nie udało mi się stwierdzić obecności komórek wydzielniczych „gutta’ę“.

Uderza obecność włókien sklerenchymatycznych w skupieniach zwarcicy (rys. 3, 4, 5, 6). Ściany tych włókien są grube, światło komórkowe ogranicza się do wąziutkiego kanalika. Błony cechuje dłu-

Rys. 3

Rys. 3. Przekrój poprzeczny przez pasmo kolenchimy z wiązką włókien sklerenchymatycznych u *Evonymus europaea* L. (× 600 r.).

Rys. 4. Przekrój poprzeczny przez wiązkę włókien sklerenchymatycznych u *Evonymus europaea* L. z dwoma odcinkami komórek inicjalnych — a. (× 550 r.).

Rys. 5

Rys. 5. Przekrój poprzeczny przez wiązkę włókien sklerenchymatycznych u *Evonymus europaea* L. Widoczne są pierwsze podziały komórek otaczających włókna — a ($\times 600$ r.).

Rys. 6

Rys. 6. Przekrój poprzeczny przez wiązkę włókien sklerenchymatycznych otoczonych warstwą korka — a. *Evonymus europaea* L. ($\times 550$ r.).

go zachowujący się charakter celulozowy. Drewnienie w wiązce sklerenchymatycznej rozpoczyna się ekscentrycznie. Ilość włókien w takim gniazdku jest bardzo różna, od kilku do kilkudziesięciu (rys. 2, 3, 4, 5, 6).

Okazy zebrane ze stanowisk otwartych, posiadały więcej włókien; okazy ze stanowisk zwartych — znacznie mniej. Można uważać, w myśl panującej opinii, że czynnik nasłonecznienia warunkuje rozwój włókien.

Skórkę cechuje wybitnie zgrubiała, pałkowato wygięta ściana zewnętrzna. Komórki skórki są wyraźnie wydłużone w kierunku promienistym (rys. 7). Przy pomocy odczynnika genewskiego można odróżnić kutykulę, od silnie rozwiniętej, skutynizowanej błony zewnętrznej. Safranina uwydatnia jaskrawiej te różnice. Częste są podziały promieniste komórek skórki (rys. 8), jeszcze częstsze styczne (rys. 7), co daje pozór zakładającego się felogenu. Obrazy te tłumaczą, skąd się wzięło zdanie niektórych badaczy (o czym będzie mowa później) o epidermalnym pochodzeniu korka u trzmieliny. Jak wykazę dalej, podziały komórek skórki nigdy nie prowadzą do powstania miazgi korkorodnej. W żadnym wypadku nie stwierdziłam, żeby peryderma pochodziła ze skórki, pomimo szczegółowej analizy obfitego materiału.

Rys. 7. Przekrój poprzeczny przez skórę *Evonymus europaea* L. a — komórki skórki w podziale, b — kutykula ($\times 600$ r.).

Rys. 8. Przekrój poprzeczny przez warstwę korka wtórnego pochodzenia u *Evonymus europaea* L. a — feloid, b — korek, c — felogen, d — feloderma, e — kora pierwotna, f — promienisty podział komórki skórki ($\times 600$ r.).

Ponieważ według *Solera* w całej rodzinie Celastraceae korek tworzy się w korze pierwotnej, z wyjątkiem *Evonymus*, gdzie powstaje on w skórcie, niesłusznie autor ten podkreśla wyjątkowe stanowisko rodzaju *Evonymus* we wspomnianej rodzinie.

Rozrost gałęzi na grubość powoduje znaczne zmiany anatomiczne w pędach. Skórka ulega częściowo spłaszczeniu. Na przedłużeniu jednowarstwowych promieni pierwotnych powstają w łyku typowe trójkąty wypełnione cienkościnnymi komórkami „parenchyme de dilatation”. Zjawia się felogen i wykształca się peryderma, ułożona symetrycznie w czterech punktach przekroju łodygi (rys. 1).

Rozwój perydermy odbywa się w następujący sposób: ,

Zwarcica otaczająca pasma włókien sklerenchymatycznych w korze pierwotnej, o których wspominałam wyżej (rys. 2, 3), wykazuje w gałązkach rocznych, częściej dwuletnich, podziały peri- i antyklinalne komórek bezpośrednio sąsiadujących z włóknami. Podział

omawianych komórek zwarcicy najczęściej rozpoczyna się jednocześnie we wszystkich czterech skupieniach tej tkanki w pierścieniu kory pierwotnej; zdarzają się jednak i odstępstwa od tej reguły.

Przekrój poprzeczny jednorocznej łodygi (rys. 5) unaocznia pierwsze podziały komórek, które występują symetrycznie po obu stronach wiązki sklerenchymatycznej. Barwienie odczynikiem genewskim i chlorcyнкjodem wykazało, że błony włókien sklerenchymatycznych w tym stadium rozwoju są celulozowe.

Dalsze preparaty wykazały stopniowe tworzenie się nieprzerwanych jednowarstwowych łuków komórek inicjalnych około wiązek włókien (rys. 4). Warstwy komórek dzielących się obejmują z czasem całą wiązkę sklerenchymatyczną od strony wewnętrznej, dochodząc brzegami do skórki. Na rys. 6 widać już wyraźnie warstwy korka otaczające półkołem grupy włókien; od strony skórki nie wytworzył się felogen. Błony komórek korka potraktowane Sudanem III wykazują typowe zabarwienie pomarańczowo-czerwone, a alkalana natomiast barwi je na brunatno-czerwono. Teraz włókna twardej części wykazują już zdrewniałe błony. Stadium późniejsze powstawania perydermy widzimy na rys. 9b. Miazga korkorodna powstała tutaj w głębszych warstwach kory pierwotnej. Nad korkiem widoczny jest szereg warstw kolenchimy. Rysunek 9a daje nam całość przekroju poprzedniego tej samej gałęzi, ale w mniejszym powiększeniu. Felogen biegnie łukiem. Brzegi jego z dwóch stron dochodzą do skór-

Rys. 9

Rys. 9a. Schemat wynurzającego się naroża korkowego u *Evonymus europaea* L. ($\times 60$ r.), b — fragment powyższego w powiększeniu ($\times 550$ r.), c — felogen, d — korek, f — zwarcica, g — feloderma.

Rys. 10

Rys. 10. Przekrój poprzeczny przez naroże korkowe u *Evonymus europaea* L. a — skórka, b — feloid, d — wiązka włókien sklerenchymatycznych, e — feloderma ($\times 400$ r.).

ki. W środkowej części przylega miazga korkorodna do wewnętrznych warstw kory. Na szczycie widoczne są komórki zwarcicy, odciętej od pozostałej kory pierwotnej przez pokłady korka. Opisana martwica w kształcie soczewek na przekroju poprzecznym, tworzy podłużne listewki korkowe, widoczne na powierzchni młodej łodygi.

Na rys. 10 przedstawiona jest część przekroju poprzecznego dwuletniej rośliny. I tutaj mamy przekonujący obraz zakładania się felogenu w głębszych warstwach kory pierwotnej. Skórka pozostała przerwana w dwóch miejscach. Fragment jej zachował się jedynie na szczycie wynurzającego się naroża warstwic korkowej. Pod skórą widoczna jest część kory pierwotnej, z wiązką włókien sklerenchymatycznych, odciętej przez korek.

Opisany powyżej obraz tworzenia się korka charakterystyczny dla *Evonymus europaea* L., powtarzał się stale na wszystkich przekrojach, we wszystkich łodygach przeze mnie badanych. Toteż nie mogę zgodzić się z twierdzeniem: De Bary'ego (1) Möllera (8), Solereder'a (11) i Sokołowskiego St. (19), że rozwój korka u rodzaju *Evonymus* bierze początek w komórkach skórki. Powstawanie korka u *Evonymus europaea* L. w głębszych warstwach kory pierwotnej ilustrują dobrze moje rysunki: 1, 6, 10, 11 i 12.

Naroża korkowe (rys. 10, 11) wykazują 14—30 warstw regularnie uszeregowanych. Występują tutaj dwa typy tkanek. Bezpośrednio nad felogenem leży 4—6 szeregów komórek powyginanych i wiotkich (rys. 10c, 11b). Wykazują one silne skorkowacenie błon.

Stosowane reakcje i barwniki na korek: ług potasowy, kwas chromowy, alkana i Sudan III dają wyniki dodatnie. Jest to więc typowy korek. Odrębny charakter nosi tkanka granicząca od zewnątrz z właściwym korkiem, która stanowi przeważającą część naroży korkowicy, od 2/3 do 7/8 ich wysokości. Komórki tej tkanki, bądź kwadratowe w przekroju, bądź wydłużone nieco w kierunku promienistym, ułożone są zawsze w prawidłowe szeregi. Często wypełnia je żółto-brunatna zawartość. Błony są grube, sztywne, zdrewniałe. (Reakcje: siarczanu aniliny i floroglucyny z kwasem solnym dały zabarwienie błon, w pierwszym wypadku kanarkowe, w drugim wiśniowe. Sudan III i alkana nie barwiły błon. Rys. 10b, 11a). Jest więc ta tkanka typowym feloidem według określenia H ö h n e l'a. Zdrewnienie błon feloidu u *Evonymus europaea* L. jest słabe, bo tylko blaszka środkowa barwi się wyraźnie floroglucyną z kwasem solnym, natomiast błony wtórne są zaledwie różowe.

Stosowałam również metodę Höhnel'a dla odróżnienia błon feloidu od korka typowego. Polega ona na ostrożnym ogrzewaniu skrawków w mieszaninie Schulz'ego i działaniu chlorocynkodem, po uprzednim wypłukaniu w wodzie. Otrzymuje się niebieskie zabarwienie błon feloidu, a brązowe korka.

Otrzymałam zgodnie z autorem, brunatne zabarwienie korka, natomiast feloid barwił się na fioletowo, a nie na niebiesko. Te same wyniki otrzymał zresztą C. v a n W i s s e l i n g h (16) i sprostował ten szczegół obserwacji Höhnel'a.

Rys. 11.

Rys. 11. Półschematyczny rysunek perydermy narożnej u *Evonymus europaea* L.
a — feloid, b — korek, c — feloderma, e — wiązka włókien sklerenchymatycznych kory pierwotnej ($\times 400$ r.).

Uwagę C. Voigt'a (17) o bardzo słabo skorkowaciałych błonach korka u *Evonymus europaea* L. należy odnieść prawdopodobnie do feloidu, który nie barwi się Sudanem III i stanowi mniej więcej $\frac{3}{4}$ perydermy, a nie do korka właściwego (rys. 10, 11). Autor nie wyróżnił feloidu i wszystkie tkanki powstałe z felogenu uważał za korek.

W starszym materiale, na przekroju poprzecznym pięcioletniej lodygi, peryderma narożna wykazuje znaczne zmiany (rys. 12). Wiadac już mniej feloidu, dzięki temu, że częściowo podpadały zewnętrzne, martwe komórki. Teraz ukazują się również nowe odcinki felogenu, które tworzą się w przedłużeniu uprzednio założonego, lub też

Rys. 12

Rys. 12. Przekrój poprzeczny naroża korkowego rozszerzonego przez nowe odcinki korka. *Evonymus europaea* L. ($\times 100$ r.). Rys. schematyzowany.

zupełnie od niego niezależnie. Powstają w ten sposób nowe strefy perydermy, lub też przedłużenia dawnych. Warstwa feloidu jest w nich zawsze słabo rozwinięta. Korek osiąga i tutaj najwyżej sześć rzędów komórek. Taki rozrost perydermy zmienia stosunek wysokości do szerokości naroża korkowego. Z reguły w młodszym materiale naroża korkowe są wysokie, wąskie, w starszym — niższe i szersze.

W starszych lodygach oprócz perydermy wyżej opisanej, występują warstwy korka głębiej położone. Wytwarza się felogen tworzący się wtórnie w jeszcze głębszych warstwach kory.

Rys. 13 naprzykład, zrobiony z przekroju poprzecznego pięcioletniej lodygi, przedstawia tego rodzaju dwie warstwy korka, wykształcone jedna pod drugą na różnych głębokościach kory pierwotnej. Zwracam uwagę, że w tym wypadku korek wytworzony przez odcinek felogenu, wokół wiązki twardzicy, nie posiada feloidu i barwi się Sudanem III.

Peryderma, powstająca wtórnie zatacza zwykle o wiele większe łuki na obwodzie łodygi. Zdarza się, że brzegi poszczególnych sąsiadujących ze sobą odcinków korka krzyżują się. Utworzona martwica pod naciskiem rozrastającego się drewna wtórnego gałązki pęka od zewnątrz, tworząc szczeliny prostopadłe do osi podłużnej pnia. Powstają w ten sposób na powierzchni charakterystyczne brózdy, które z wyglądu przypominają na przekrojach poprzecznych przetłaczki. Peryderma wtórnego pochodzenia posiada mniej warstw feloidu od korka narożnego. Poza tym skład jest ten sam co korka w narożach. Odróżnienie tkanki feloidowej od korka nie nastręcza trudności. Cechuje obydwie ścianki brak przestrzeni międzykomórkowych

Rys. 13

Rys. 13. A. schemat pięcioletniej łodygi *Evonymus europaea* L. przedstawiający znacznie rozszerzone naroża korkowe, a 2 różnych partiach korka ($\times 400$ r.), B. fragment powyższego: a — korek uprzednio powstały, b — korek wtórnie wykształcony, c — feloid, d — kora pierwotna.

i mniej więcej regularny układ komórek w szeregach promienistych. Wyraźnie odróżnia się jednak feloid, dzięki barwnej zawartości i sztywności błon od cienkościennych i barwnych komórek korka typowego rys. 11.

Co się tyczy felodermy, to albo się nie wytwarza wcale, albo w małym stopniu i tworzy wtedy 1—2—3 rzędy (rys. 9, 10, 11, 12 i 13), sporadycznie tylko spotykałam 5 rzędów.

W zakończeniu chcę jeszcze sprostować pewne spostrzeżenie G. Voigt'a. Voigt podkreśla fakt, dotąd zdaniem jego niespotykany, obecności wiązek włókien sklerenchymatycznych w narożnej masie korkowej u *Evonymus europaea* L.

Jak dowiodłam powyżej, grupy sklerenchymatycznych włókien w narożach nie mają nic wspólnego z korkiem i wytworzyły się w korze pierwotnej, zostały po prostu wysunięte na szczyt listewek narożnych przez tworzące się od dołu warstwy korka (rys. 10). Widocznie G. Voigt posługiwał się materiałem niedość młodym i stąd uszły jego uwadze początkowe stadia rozwoju korka.

Nie można ustalić stałego miejsca zakładania się korka w korze pierwotnej (poza korkiem w narożach), a także i czasu jego zjawienia się. Powstaje on bowiem na różnych głębokościach kory pierwotnej i w różnych okresach.

Rys. 14. Przekrój poprzeczny przez paratygodniową łodygę *Evonymus verrucosa* S c o p. a — obumarłe komórki kory, b — inicjalne komórki ($\times 600$ r.).

Naprzykład na przekroju poprzecznym sześciolatniej łodygi korek wykształcił się w czwartej warstwie, licząc od skórki, kory pierwotnej (rys. 8), a o wiele głębiej występuje na rys. 13, który przedstawia przekrój pięcioletniej łodygi. Nigdy nie spotkałam nieprzerwanego pierścienia felogenu na obwodzie łodygi. Raczej tworzą się odcinki miazgi korkorodnej, które ciągną się co najwyżej od naroża do naroża.

Spotkałam również egzemplarz trzmieliny zwyczajnej liczący około dwunastu lat, o średnicy pnia do 3,5 cm, która posiadała jeszcze zieloną powierzchnię łodygi i tylko obramowanie z czterech listewek korka narożnego.

Funkcjonowanie felogenu ogranicza się prawdopodobnie do jednego okresu wegetacyjnego. Zachowane naroża korkowe na znacznie starszych gałązkach wykazują bowiem tylko rozszerzone listwy korkowe bez przyrostu na wysokość. Podobnie przypuszcza i G. Voigt.

Niekiedy występuje u trzmieliny zwyczajnej korek w postaci brodawczek, bezładnie rozrzuconych na powierzchni młodych i starszych łodyg. Rozwój ich jest całkiem podobny do rozwoju brodawek u *Evonymus verrucosa* S c o p. i będzie przedstawiony przy omawianiu tego gatunku.

R_q, 15

Rys. 15. Przekrój poprzeczny przez skórę *Evonymus verrucosa* S c o p. a — komórki skórki w podziale, b — kutykula ($\times 600$ r.).

Evonymus verrucosa S c o p.

Evonymus verrucosa S c o p., ze względu na długo zachowującą się barwę zieloną łodyg, podobny jest całkiem do *Evonymus europaea* L.

Różni je jednak charakter korka, który u *Evonymus verrucosa* S c o p. wykształca się w formie gęsto rozsianych brodawek (rys. 24).

W bardzo wczesnych stadiach rozwoju pędów *) powierzchnia łodyg wykazuje charakterystyczne, nikle uwypuklenia. Stąd łodyga od początku rozwoju swego nie jest gładka. Uwypuklenia te bardzo szybko brunatnieją i wykształcają się w typowe, chropowate brodawki korkowe o zabarwieniu czarnym.

R_q, 16

Rys. 16. Przekrój poprzeczny przez paratygodniową łodygę *Evonymus verrucosa* S c o p. a — obumarłe komórki skórki, b — komórki inicjalne ($\times 600$ r.).

Przy bocznych pąkach i pędach ilość brodawek zwykle jest większa, tworzą one nawet zwarte pierścienie korka.

W miarę rozrostu pnia na grubość rozszerzają się i brodawki. Następuje także zlanie się najbliższej sobie położonych brodawek, aż wreszcie po kilku latach pokrywają one całą powierzchnię pnia. Korek u *Evonymus verrucosa* S c o p. przy dotknięciu bardzo łatwo się kruszy.

*) Materiał zebrany 3 maja.

Istnieją również i inne różnice pomiędzy obu gatunkami trzmieliny, widoczne pod mikroskopem.

Ry. 17.

Rys. 17. Schemat parotygodniowej łodygi *Evonymus verrucosa* S c o p. w przekroju poprzecznym: a — rdzeń, b — drewno, c — łyko, d — pochwa skrobiowa, e — kolenchyma, f — miękisz zieleniowy, g — skórka, h — łuki komórek obumarłych ($\times 55$ r.).

Przekrój poprzeczny (rys. 17) wykazuje budowę parotygodniowej łodygi trzmieliny brodawkowatej. Warstwą graniczną między korą pierwotną, a walcem osiowym jest i tutaj pochwa skrobiowa. Ale włókna sklerenchymatyczne nie występują ani w łyku, ani w korze pierwotnej.

Dość grubą warstwę kory pierwotnej tworzy: nieprzerwany pierścień cienkościennego miękiszu zieleniowego, składający się z 3—4 szeregów komórek i dwa pierścienie kolenchymy typu płaszczykowego. Jeden z pierścieni kolenchymy o 1—2 szeregach komórek leży pod skórą, drugi — składający się z 4—5 szeregów komórek znajduje się nad pochwą skrobiową.

Miękisz korowy podobnie jak u *Evonymus europaea* L. posiada bardzo liczne idioblasty z kryształami szczawianu wapnia, lub bez nich.

W różnych warstwach kory pierwotnej łatwo dają się zaobserwować komórki z żółto-brunatną zawartością, lub bez zawartości, o błonach sztywnych, żółtawych; Sudan IV bardzo słabo barwi te błony, wygląda za tym, że są one lekko tylko skorkowaciałe.

Bardzo charakterystyczny jest dla wczesnego rozwoju *Evonymus verrucosa* S c o p. układ wyżej wspomnianych komórek. Na przekrojach poprzecznych leżą one na obwodzie półkolem, względnie

plaskim łukiem, tworząc zawsze jedną warstwę. Brzegi łuku oparte są o skórkę. Wgłębienie wypełniają komórki kory.

W ten sposób odcięte zostają od kory pierwotnej soczewkowatego kształtu fragmenty, których dno i ściany tworzą wyżej wspomniane martwe komórki. Wyeliminowane z tkanki żywej soczewkowate partie kory pierwotnej powoli obumierają. Część skórki w tym miejscu nie wykazuje podziałów (rys. 14).

Z reguły skórka składa się (rys. 15) z komórek promieniście wydłużonych. Zewnętrzne błony na młodej lodydze są mało zgrubiałe. W komórkach skórki występują stale, z wyjątkiem wyżej wspomnianych odcinków, podziały peryklinalne, ukazują się one o wiele wcześniej niż u trzmieliny zwyczajnej. Jednak i tu miazga korkorodna nie tworzy się i korek nigdy nie rozwija się w skórze.

Przeto twierdzenie Möllera, Solereder'a i Sokolowskiego, że korek rozwija się u rodzaju *Evonymus* w skórze jest niesłuszne również i w odniesieniu do *Evonymus verrucosa* Scop.

Trafne natomiast, chociaż dość ogólnikowe były obserwacje Stahla (12) dotyczące brodawek u *Evonymus verrucosa* Scop. Píše on: „es sind korkartige Wucherungen des Rindenparenchyms, durch welche die Epidermis in die Höhe gehoben wird. Die Zellen dieser Warzen sind durch einen rothbraunen Inhalt gefärbt“.

Rzeczywiście, jak wynika z moich badań brodawki korkowe u *Evonymus verrucosa* Scop. biorą początek w różnych punktach kory, na różnej głębokości, ale zawsze jedynie tam, gdzie uprzednio wystąpiły łuki obumarłych komórek miękiszowych.

Rozwój brodawek przedstawia się następująco.

Na przekroju poprzecznym (rys. 16) parotygodniowego pędu trzmieliny brodawkowatej pokazane są pierwsze podziały pięciu komórek tkanki korowej pod samą skórą. Charakterystyczny rys, to brak podziałów w komórkach skórki w tej strefie. Te ostatnie są martwe w tych miejscach, skorkowaciałe i posiadają sztywne żółtawe błony.

Podkreślam więc bardzo mocno fakt, że pierwsze podziały komórek inicjalnych przyszłego korka w brodawkach zjawiają się tutaj pod komórkami martwymi.

Komórki inicjalne perydermy, położone w głębszych warstwach kory pierwotnej (IV szereg od skórki), znajdujemy na przekroju

Rys. 18.

Rys. 18. Przekrój poprzeczny przez wypiętrżającą się część kory u *Evonymus verrucosa* S c o p. a — obumarła część kory pierwotnej, b — komórki inicjalne ($\times 600$ r.).

(rys. 18) sporządzonym w innym miejscu tej samej łodygi. Leżą one tym razem pod łukiem komórek martwych, sklerotycznych.

W dalszych stadiach rozwojowych brodawek (rys. 19) następuje obumarcie odciętej, przez łuk komórek sklerotycznych, części kory pierwotnej. W bezpośrednio z nimi sąsiadujących komórkach miększu korowego widzimy dalsze podziały miazgi korkorodnej.

Wzmózone parcie tworzących się od wewnątrz komórek wywołuje widoczne wypiętrżenie się martwej części kory pierwotnej i skórki.

Rys. 19.

Rys. 19. Przekrój poprzeczny przez obumarły i spękany fragment kory u *Evonymus verrucosa* S c o p. a — komórki inicjalne ($\times 600$ r.).

Wkrótce też następuje pęknięcie i odpadanie skórki i przylegających do niej martwych fragmentów kory (rys. 19). Podziały w strefie korkorodnej następują w dalszym ciągu. W rezultacie wykształca się warstwa tkanki korkowej (rys. 20).

Komórki nowopowstałego korka są spłaszczone, cienkościenne, o charakterystycznie powyginanych błonach i nie posiadają zawartości. Reakcje mikrochemiczne świadczą o silnym skorkowaceniu błon. Skórka w tym stadium rozwoju posiada silnie zgrubiałą i skuty-nizowaną błonę zewnętrzną. Błony komórek korka są wybitnie cienkie i martwica bardzo łatwo odpada. Toteż już paromiesięczne łodygi na przekrojach poprzecznych (rys. 21), przedstawiają zawsze gniazdzka korka złożone tylko z komórek korkowych, bez odciętych części kory pierwotnej i skórki.

R₃, 20

Rys. 20. Przekrój poprzeczny przez tworzącą się brodawkę korkową u *Evonymus verrucosa* S c o p. a — warstwa korka, b — odcięta kora pierwotna ($\times 600$ r.).

R₃, 21

Rys. 21. A — Schemat brodawki korkowej u *Evonymus verrucosa* S c o p. ($\times 55$ r.), w powiększeniu ($\times 600$ r.), a — tkanka korkowa.

W takich wypadkach komórki korka wykazują często większe światła i błony mniej faliste, niż w tkance korkowej, która przyciśnięta była przez górne warstwy kory i skórki. Są one teraz prostokątne i wydłużone nieco w kierunku promienistym (rys. 21).

Większe zróżnicowanie tkanki znajdujemy w brodawkach korkowych starszych lodyg.

Przekroje poprzeczne trzyletnich gałązek (rys. 22) przedstawiają na obwodzie lodygi znacznie większe i szersze gniazdko korka, w których występują dwie odmienne grupy korka. Grupa wewnętrzna gniazdko korkowego posiada komórki o ściankach sztywnych i mniej więcej wyprostowanych, wypełnione żółto-brunatną zawartością. Druga grupa korka stanowi jakby obramowanie pierwszej

Rys. 22.

Rys. 22. Przekrój poprzeczny przez brodawkę korkową trzyletniej lodygi *Evo-nymus verrucosa* S c o p. a — korek z żółto-brunatną zawartością, b — korek bez zawartości, c — feloderma ($\times 400$ r.).

od strony wewnętrznej i zewnętrznej. Błony drugiej grupy komórek są bezbarwne, wiotkie, powyginane i spłaszczone. Błony obu partii korka barwią się Sudanem IV, nieco jednak słabiej w korku z zawartością. W celu zbadania charakteru substancji wypełniającej wewnętrzne warstwy korka, poddałam skrawki działaniu roztworów soli żelazowych, oraz dwuchromianu potasu. Lepsze wyniki dał chlorek żelaza. Badane substancje zabarwiły się na granatowo, w końcu na czarno, co pozwoliło uważać je za garbniki.

Na pięcioletniej lodydze (rys. 23) brodawki korkowe zajmują wybitnie większe przestrzenie. Spostrzegamy tu właściwe starszym tkankom korkowym pęknięcia od strony zewnętrznej, spowodowane przez rozrastanie się pnia na grubość. Felem składa się z kilku

warstw: naprzemian leżą w nim warstwy korka z zawartością (garbnikami) i warstwy bez zawartości, o błonach sfałdowanych, które opisałam powyżej.

Na brzegach brodawek leżą z obydwóch stron (na przekroju poprzecznym) zgniecione i zniszczone pasma komórek dawnej kory, o zabarwieniu ciemno-brunatnym. Zostały one oderwane od sąsiednich tkanek przez rozrastający się korek.

Nie miałam żadnej podstawy żeby określić: ile lat czynny jest felogen i o ile powstawanie różnych warstw korka zależne jest od pór roku, a także ile ich powstaje w czasie jednego okresu wegetacyjnego. Zewnętrzne warstwy korka stale się odłupują, natomiast od wewnątrz narastają ciągle nowe. Na gałązkach pięcioletnich tak

Rys. 23.

Rys. 23. Pólschematyczny rysunek przekroju poprzecznego przez brodawkę korkową pięcioletniej łodygi *Evonymus verrucosa* S c o p. a — korek z żółto-brunatną zawartością, b — korek bez zawartości ($\times 60$ r.).

samo, jak na trzyletnich występują brodawki składające się z kilku różnych warstw. Wszystkie jednakże wykazują, że górne warstwy z nich odpadły.

Wypiętrzenie się brodawek na pędach bywa nieznaczne od 0,5—1 mm. Gęstość ich rozsiania jest różna na tym samym egzemplarzu. Może ich być 2—7 na przekroju (rys. 24), ale i więcej. Pokrywanie się korkiem większych powierzchni łodyg na starszych gałęziach powstaje na skutek rozrostu na szerokość i długość pierwotnych brodawek i dzięki zlewaniu się ich ze sobą (rys. 24a).

Nie udało mi się ani razu zaobserwować, by obok już wykształconych gniazd korka, zawiązały się nowe, jak to podaje S o k o ł o w s k i (10).

Fig. 24.

Rys. 24. Schemat łodygi *Evonymus verrucosa* S c o p. Korek wykształcony w postaci brodawek. a — dwie brodawki zlane ze sobą ($\times 50$ r.).

ZESTAWIENIE WYNIKÓW

Podziały styczne komórek skórki w młodych łodygach u *Evonymus europaea* L. i *Evonymus verrucosa* S c o p. nie prowadzą do powstawania miazgi korkorodnej.

Felogen u *Evonymus europaea* L. zakłada się w komórkach kolenchymy wokół włókien sklerenchymatycznych, tworzących cztery skupienia symetrycznie położone w korze pierwotnej. Pierwsze odcinki miazgi korowej zjawiają się w pierwszym roku, częściej w drugim, rzadko w trzecim.

Korek u *Evonymus europaea* L. wykształca się w postaci podłużnych czterech listewek. Powstałe charakterystyczne naroża korkowe nadają łodygom kształt czterokanciasty. Wysokość naroży korkowych wynosi 1—3 mm. Silniejszy rozrost korka posiadają krzewy ze stanowisk bardziej nasłonecznionych.

Felem w narożach wykazuje dwa typy tkanek: typowy korek i feloid. Typowy korek leży bezpośrednio nad felogenem. Występuje on w 4—6 warstwach komórek cienkościennych, bezbarwnych, wypełnionych powietrzem, o ściankach silnie skorkowaciałych, powyginanych, wiotkich. Feloid graniczy od wewnątrz z typowym korkiem, jest przeważającą tkanką w narożu, wynosi 2/3 do 7/8 całej wysokości. Komórki feloidu są wydłużone nieco w kierunku promienistym, ułożone w prawidłowe szeregi, często wypełnione żółto-brunatną zawartością. Błony są grube, sztywne i zdrewniałe.

W starszych gałązkach ukazują się nowe odcinki felogenu, które tworzą się na przedłużeniu uprzednio założonego (w narożu), lub zupełnie niezależnie od niego. W ten sposób powstają nowe strefy perydermy. Warstwa feloidu jest w nich słabo rozwinięta. Korek i tu liczy co najwyżej sześć warstw. W tym stadium rozwoju szerokość naroży korkowych jest większa od wysokości.

Miejsca i czasu zakładania się wtórnych odcinków felogenu nie można określić: tworzą się na różnych głębokościach gałązek, zawsze jednak wewnątrz kory pierwotnej. Czasem ukazują się głębiej na młodszym materiale, a bardziej na zewnątrz w starszym. Zjawiający się wtórnie felogen, w znacznie głębszych warstwach kory pierwotnej, zatacza zwykle o wiele większe łuki na obwodzie łądy. Często zakłada się pod warstwą uprzednio wytworzonego korka, wtedy występują dwie warstwy korka, leżące jedna nad drugą. Niekiedy brzegi poszczególnych odcinków korka krzyżują się ze sobą. Pęknięcia martwicy tworzą brózdy na powierzchni łądy. Felogen u *Evonymus europaea* L. funkcjonuje prawdopodobnie przez jeden okres wegetacji:

Feloderma nie wykształca się wcale, albo w małym stopniu (od 1—2—3 rzędów). Sporadycznie występuje 5 rzędów.

Korek u *Evonymus verrucosa* S c o p. wykształca się w postaci brodawczek gęsto rozsianych na powierzchni łądy. Brodawki biorą początek na różnych głębokościach kory pierwotnej. Felogen tworzy się pod jednowarstwowymi łukami, czy półkolami komórek sklerotycznych, o błonach słabo skorkowaciałych, widocznych w kory pierwotnej. Moment zawiązywania się brodawek przypada na bardzo wczesne stadia rozwoju łądy. Odcięte fragmenty kory pierwotnej powoli obumierają. Rozrastająca się od dołu tkanka korkowa powoduje ich wypiętrzanie się, pękanie i odpadanie.

Wykształcony korek posiada komórki cienkościenne, bezbarwne, bez zawartości, spłaszczone, o z lekka powyginanych i silnie skorkowaciałych błonach.

Trzyletnie gałązki wykazują znacznie większe brodawki korkowe, w których zaobserwować można dwie odmienne grupy korka. Wewnętrzna — posiada komórki o ścianach dość sztywnych i mniej więcej wyprostowanych, wypełnione garbnikami. Druga grupa korka, leżąca od góry i od dołu pierwszej, stanowi jakby jej obramowanie i posiada błony bezbarwne, powyginane i nieco spłaszczone. Są one silnie skorkowaciałe.

Gałązki pięcioletnie przedstawiają kilka warstw korka sztywnego z garbnikami i bez garbnika naprzemian ułożonych.

Niemożliwe jest stwierdzenie, ile lat czynny jest felogen. Również nie można ustalić o ile powstawanie różnych warstw korka uzależnione jest od pór roku i ile ich powstaje w czasie jednego okresu wegetacyjnego, gdyż zewnętrzne warstwy bardzo łatwo i stale się odłupują, a od dołu narastają wciąż nowe. Wysokość brodawek bywa od 0,5—1 mm. Rozsianie ich na powierzchni łodyg — bardzo różne, przypada 2—7 na obwód.

Korek, który pokrywa większą powierzchnię starszych łodyg, powstał przez rozrost pierwotnie założonych brodawek i przez zlewianie się ich ze sobą. Nie spotkałam zakładania się nowych brodawek obok starych, jak to podaje S o k o ł o w s k i.

Zestawienie przebiegu rozwoju korka u obu gatunków *Evonymus* wykazuje najwyraźniej, że felogen zakłada się zarówno u *Evonymus europaea* L., jak i u *Evonymus verrucosa* S c o p. w wewnętrznych warstwach kory pierwotnej, wbrew twierdzeniu M ö l l e r'a, S o l e r e d e r'a, S o k o ł o w s k i e g o i innych.

RÉSUMÉ

Assise génératrice subero-phéllodermique se forme chez *Evonymus europaea* L. dans les cellules du collenchyme, autour des fibres sclérenchymatiques, constituant quatre faisceaux disposés symétriquement dans l'écorce primaire. Les premiers segments de l'assise subero-phéllodermique apparaissent en première année, plus souvent en seconde et rarement en troisième. Le suber chez *Evonymus europaea* L. apparaît, le long de la tige, sous forme de listels dont l'épaisseur atteint de 1 à 3 mm.

Les listels subereux sont composés de deux catégories de tissus: de suber typique et de phélloïde. Le suber typique repose directement sur l'assise subero-phéllodermique. Il est formé de 4—6 assises de cellules incolores, remplies d'air et aux parois fines et fortement suberifiées. Le phélloïde touche de près le suber typique et il constitue l'élément prépondérant des listels.

Les cellules du phélloïde sont légèrement allongées dans la direction radiale, elles sont souvent remplies d'une substance d'un brun jaunâtre. Leurs parois sont dures, épaisses et lignifiées.

Dans les branches plus âgées apparaissent de nouveaux segments d'assise subero-phéllodermique: ceux-ci font suite aux segments plus anciens (dans les coins) ou bien ils sont complètement indépendants. Ainsi apparaissent de nouvelles formations péridermiques, dont la couche du phélloïde est faiblement développée.

Le liège compte ici six couches tout au plus. Dans ce stade du développement les encoignures de liège sont plus larges qu'épaisses.

L'assise subero-phéllodermique ne se forme pas toujours au même endroit: dans les parties plus jeunes de la tige elle apparaît plus profondément et dans les parties plus âgées, dans la région externe. Souvent l'assise subero-phéllodermique se forme au dessous de la couche subereuse ancienne, on constate alors deux couches superposées de suber. Parfois les bords des segments subereux se croisent entre eux, ce qui conduit à la formation du rhytidome labouré de sillons à la surface de la tige. L'assise subero-phéllodermique chez *Evonymus europaea* L. fonctionne probablement pendant une seule période de végétation. Le phélloderme ne se forme pas du tout ou il se forme à peine sous forme de 1—2—3, rarement 5 rangées de cellules.

Chez *Evonymus verrucosa* Scop. le suber a un aspect de mamelons, distribués abondamment à la surface de la tige. Ces mamelons subereux prennent naissance de bonne heure dans différentes profondeurs de l'écorce primaire. L'assise suberophéllodermique se forme sous les voûtes des cellules sclérotiques, dans l'écorce primaire. Les fragments découpés d'écorce primaire meurent lentement et le tissu subereux, provenant d'en dessous, cause leur soulèvement, leur fêlure et leur détachement. Les cellules du suber à parois fines, ainsi formées, sont vides et incolores, applaties et légèrement sinueuses: leurs membranes sont fortement suberifiées.

Les rameaux âgés de trois ans présentent des ilots de rhytidome, composés de deux groupes de suber: l'interne, composé de cellules aux parois assez dures et plus ou moins droites et remplies de tannins. Deuxième groupe est disposée de deux cotés du précédent et forme, pour ainsi dire, son encadrement, ses parois sont incolores, sinueuses et légèrement applaties.

Les rameaux âgés de cinq ans présentent plusieurs couches de suber, dans lesquelles alternent des cellules contenant du tannin avec les cellules qui en sont dépourvues.

Il est difficile de fixer l'âge de l'assise subero-phéllodermique et de définir la corrélation entre la formation des assises subéreuses et des saisons de végétation, car les parties externes du rhytidome tombent facilement et sont remplacées par des couches nouvelles, venant d'en dessous. L'épaisseur des mamelons atteint de 0,5 à 1 mm. et leur nombre sur le pourtour de la tige est de 2 à 7.

Les couches du rhytidome des branches plus âgées proviennent de la fusion des ilots primitifs.

En résumé l'assise subero-phéllodermique chez les deux espèces d'*Evonymus* prend naissances dans les couches internes de l'écorce primaire, contrairement à l'affirmation de Möller, de Solereder, de Sokołowski et des autres.

CYTOWANA LITERATURA

1. De Bary A., 1877. Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. Leipzig.
2. Eames A. J. and Mac Daniels L. H., 1947. An Introduction to Plant Anatomy. New York and London.
3. Foster A. S., 1942. Practical Plant Anatomy. New York.
4. Haberlandt G., 1909. Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig.
5. Haberlandt G., 1875. Über den Kork und das Verkorkte Gewebe überhaupt. Sitzungsber. Kais. Akad. Wiss. Wien 76. H. 11.
7. Molisch H., 1920. Anatomie der Pflanzen. Jena.
8. Moeller J., 1882. Anatomie der Baumrinden. Berlin.
9. Sanio C., 1860. Vergleichende Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung des Korkes. Jahrb. f. wiss. Bot. 2.
10. Sokołowski St., 1927. Budowa roślin drzewiastych. Lwów.
11. Solereder H., 1908. Systematische Anatomie der Dicotyledonen. Stuttgart.
12. Stahl E., 1873. Entwicklungsgeschichte und Bau der Lentizellen. Bot. Zeitung. Nr 36—39.
13. Strasburger E., Noll F., Schenck H., Schimper A. F. W., 1944. Lehrbuch der Botanik. Jena.
14. Trudy Instytutu Lesa. Pod redakcją Sukaczewa i Prawdina, 1947. *TI*.
15. van Wisselingh C., 1925. Die Zellmembran. K. Linsbauer: Handbuch der Pflanzenanatomie. 3/2.
16. Voigt G., 1933. Über die Suberosa-Varietäten der Gehölze und verwandte Erscheinungen. Mitteil. der deutsch. dendrol. Gesellsch. 45.
17. von Mohl H., 1845. Untersuchungen über die Entwicklung des Korkes und der Borke in der Rinde baumartiger Dicotylen.