

ELŻBIETA MYŚKOW, MIRELA TULIK

Wtórne tkanki okrywające u drzew leśnych

Secondary protective tissues of forest tree species

ABSTRACT

Myśkow E., Tulik M. 2014. Wtórne tkanki okrywające u drzew leśnych. Sylwan 158 (3): 192-202.

This paper reviews the structure and formation of periderm and rhytidome in organs both of coniferous and broadleaves trees, in respect to their protective role. The periderm, which is composed of three tissues such as meristematic phellogen giving rise to suberized phellem at the outer side and phelloderm at the inner side. In older organs periderm is replaced with rhytidome composed of dead cells and included subsequent periderms separated by functioning phloem cells. Additionally, the structure and classification of lenticel as well as development of cork wings is described.

KEY WORDS

cork wings, lenticels, periderm, rhytidome, forest trees

ADDRESSES

Elżbieta Myśkow ⁽¹⁾ – e-mail: elzbieta.myskow@uni.wroc.pl

Mirela Tulik ⁽²⁾ – e-mail: mirela.tulik@wl.sggw.pl

⁽¹⁾ Instytut Biologii Eksperymentalnej; Uniwersytet Wrocławski; ul. Kanonia 6/8; 50-328 Wrocław

⁽²⁾ Samodzielny Zakład Botaniki Leśnej; SGGW w Warszawie; ul. Nowoursynowska 159; 02-776 Warszawa

Wstęp

Łodygi i korzenie roślin wieloletnich (zarówno nagolazłkowych, jak i dwuliściennych) pokrywa wtórna tkanka okrywająca, tzw. peryderma [Evert 2006]. W czasie wzrostu organu na grubość peryderma zastępuje epidermę lub ryzodermę. Proces ten może zachodzić szybciej lub wolniej w ontogenezie rośliny, w zależności od czynników wewnętrznych i zewnętrznych. U niektórych drzew, jak np. u buka czy szarańczyna strąkowego (*Ceratonia siliqua*), pojedyncza (pierwsza) peryderma funkcjonuje przez kilkadziesiąt lat [Whitmore 1963; Arzee i in. 1977]. Jednak w większości przypadków wraz ze zwiększaniem się obwodu organu zastępowana jest ona przez nowe, kolejne perydermy poprzedzielane obumarłym łykiem wtórnym, tworząc tzw. martwicę korkową (ang. rhytidome), strukturę okrywającą rośliny wieloletnie, popularnie nazywaną korą [Hejnowicz 2002]. Jednakże w znaczeniu anatomicznym terminem kora (ang. bark) określa się wszystkie tkanki znajdujące się na zewnątrz od kambiumaskularnego [Trockenbrodt 1990]. Drzewa charakteryzują się bardzo zmiennym układem spękań kory, jej barwą i strukturą – są to cechy charakterystyczne pozwalające na odróżnienie poszczególnych gatunków [Evert 2006; Kotina i in. 2012].

Ze względu na rolę, jaką w życiu rośliny drzewiastej pełnią wtórne tkanki okrywające, poznanie ich budowy oraz funkcjonowania ma duże znaczenie. Na uwagę zasługuje również fakt, że element wtórnej tkanki okrywającej (korek) to podobnie jak drewno materiał odnawialny, mający szerokie zastosowanie w różnych gałęziach przemysłu. Celem naszej pracy jest zatem przedstawienie obecnego stanu wiedzy na temat perydermy u drzew leśnych oraz praktycznego wykorzystania jej produktów.

Charakterystyka perydermy

Peryderma zbudowana jest z trzech odrębnych warstw: merystematycznego felogenu (kambium korkotwórczego), który dzieląc się podziałami peryklinalnymi (równoległymi do obwodu łodygi) tworzy felem (korek) odkładany na zewnątrz organu oraz feloderme (tkankę mięksiszową) do wnętrza [Whitmore 1962]. Liczba podziałów prowadzących do wytworzenia kolejnych warstw korka jest znacznie większa niż podziałów na stronę felodermy [Howard 1971]. Zachodzące po sobie podziały peryklinalne kambium korkotwórczego prowadzą do wytworzenia charakterystycznych radialnych szeregów komórek budujących peryderme [Howard 1971], co przypomina układ cewek w drewnie iglastych. Ze względu na szczególną budowę, związaną z adkrustowaniem (powlekaniami) suberyną i woskami powierzchni ścian komórkowych, a następnie ich zaprogramowanym obumieraniem, komórki korka stanowią główną barierę między środowiskiem zewnętrznym a wnętrzem rośliny, pełniąc tym samym podstawową funkcję ochronną.

Felogen jest pojedynczą warstwą wydłużonych osiowo i ściśle ułożonych komórek zawierających duże ilości garbników i flawonoidów. Uważa się, że obecność tanin – związków polifenolowych – w komórkach felogenu jest związana z ich późniejszym wykorzystaniem w czasie tworzenia zsuberyniczowanych ścian korka [Arzee i in. 1968; Godkin i in. 1983]. Felogen jest zazwyczaj aktywny podziałowo w ciągu całego sezonu wegetacyjnego [Hejnowicz 2002; Evert 2006].

Feloderma zbudowana jest najczęściej z kilku do kilkunastu warstw komórek, jednakże u niektórych roślin może nie występować w ogóle [Chang 1954; Howard 1971], podczas gdy u innych, np. u miłorzębu oraz u wielu gatunków drzew lasów tropikalnych, obserwuje się szczególnie grubą feloderme, która może pełnić funkcję ochronną [Evert 2006]. Komórki felodermy przypominają komórki mięksiszowe kory pierwotnej lub komórki mięksiszowe łyka i podobnie jak mięksisz mogą zawierać liczne chloroplasty i być fotosyntetycznie aktywne [Godkin i in. 1983; Kotina i in. 2012]. W komórkach felodermy u szpilkowych często magazynowana jest skrobia oraz taniny [Chang 1954; Grozdits i in. 1982; Janakowski, Golinowski 2000], które występują również u dębów [Arzee i in. 1978]. W felodermie u akacji (*Acacia raddiana*) obserwowano kryształki oraz komórki o charakterze sklerenchymatycznym [Arzee i in. 1970], podobnie jak u wielu szpilkowych [Grozdits i in. 1982]. Pomiędzy komórkami felodermy często obecne są liczne przestwory międzykomórkowe [Evert 2006], a także kanały wydzielnicze [Kotina i in. 2012].

Liczba warstw komórek odkładanych na stronę felodermy może zmieniać się z wiekiem drzewa. Kolejne perydermy, zakładane w głębszych warstwach organu, zawierają zmienną liczbę warstw felodermy [Chang 1954; Arzee i in. 1978], a struktura komórek w poszczególnych warstwach może się różnić, jak np. u wielu gatunków sosen [Howard 1971; Patel 1975].

Budowa i funkcja korka

Położony zewnętrznie korek zbudowany jest z martwych komórek o kształcie zbliżonym do prostopadłościanów, pomiędzy którymi brak jest zazwyczaj przestworów międzykomórkowych [Pereira i in. 1987]. Proces różnicowania komórek felemu przebiega stosunkowo szybko, np. u dębów trwa kilka dni [Arzee i in. 1978]. W tym czasie ściany komórkowe ulegają suberyniczacji (korkowaceniui). Adkrustacja suberyną zwiększa sztywność ścian komórkowych, zapobiega przenikaniu pasożytów przez ścianę oraz zmniejsza przepuszczalność dla wody. Sprawia to, że korek jest tkanką pełniącą główną funkcję ochronną u roślin wieloletnich [Franke, Schreiber 2007; Pollard i in. 2008].

Suberyna jest skomplikowanym w budowie biopolimerem. Ze względu na jej ważną rolę prowadzone są liczne badania, które w ostatnich latach pozwoliły na zidentyfikowanie i scharakteryzowanie szlaków biosyntezy suberyny oraz jej bliskiej pochodnej – kutyny, a także genów i enzymów uczestniczących w tym procesie [Pollard i in. 2008; Schreiber 2010; Beisson i in. 2012]. W czasie różnicowania komórek korka na powierzchni ściany pierwotnej tworzona jest wielowarstwowa, zawierająca suberynę [Pollard i in. 2008] i mająca strukturę lamellarną ściana, uważana zazwyczaj za ścianę wtórną. Dodatkowo na jej powierzchni odkładany jest pokład celulozowy w postaci trzeciorzędowych zgrubień. W ostatnim etapie różnicowania dochodzi do programowanej śmierci komórek felemu, a martwe komórki zostają wypełnione powietrzem lub substancjami płynnymi [Evert 2006]. W czasie rozwoju perydermy ściany radialne (promieniowe) komórek korka ulegają często harmonijkowemu pomarszczeniu [Vogt i in. 1983; Pereira i in. 1987].

Funkcja perydermy, jako bariery ograniczającej utratę wody, może wynikać nie tylko z obecności suberyny w ścianach komórkowych, ale także z wielu innych cech, m.in. z grubości samej perydermy czy występowania wosków związanych z polimerami suberyny w ścianie komórek korka [Soliday i in. 1979; Vogt i in. 1983; Groh i in. 2002]. Najprawdopodobniej rośliny dostosowują poziom suberynizacji do warunków środowiska, regulując w ten sposób swoją gospodarkę wodną. Odbyna się to zarówno w komórkach korka, jak i w skorkowaciałych komórkach endodermy i egzodermy korzenia [Franke, Schreiber 2007; Ranathunge i in. 2011].

Zsuberynizowane komórki korka (tzw. korka właściwego) mogą posiadać zarówno cienkie, jak i grube ściany komórkowe. Grubienie ściany związane jest z tworzeniem zliżnifikowanej warstwy celulozowej na pokładzie suberynowym [Schmidt, Schönherr 1982; Vogt i in. 1983]. Cienkościenne korek właściwy występuje między innymi u jałowca i żywotnika [Chang 1954], podczas gdy grubościenny spotkamy u olszy, grabu, dębu i buka [Hejnowicz 2002] oraz szarańczyna, którego strąki nazwane są chlebem świętojańskim [Arzee i in. 1977]. Czasami komórki korka właściwego mogą różnić się kształtem, jak ma to miejsce u niektórych dębów [Arzee i in. 1978] oraz derenia [Myśkow 2014], gdzie pierwsza warstwa felemu posiada znacznie większe komórki w porównaniu do kolejnych warstw tworzonych przez felogen w tym samym sezonie wegetacyjnym. Dodatkowo u niektórych gatunków występuje tzw. feloid, którego ściany komórkowe nie są adkrustowane suberyną. Podobnie jak komórki korka właściwego, także komórki feloidu mogą być grubościenne lub cienkościenne [Trockenbrodt 1990; Evert 2006].

Różne typy komórek korka mogą być rozmieszczone warstwowo. I tak u sosny występują ułożone na przemian warstwy komórek cienkościennych korka właściwego oraz warstwy komórek grubościennych, posiadających silnie zliżnifikowaną ścianę celulozową i różnicujących się w kierunku komórek kamiennych, tworzące tzw. korek kamienny [Howard 1971]. Patel [1975] zaobserwował, że u sosny i dąględzi tworzony jest początkowo jedynie korek kamienny, który pozostaje przez kilka lat na powierzchni tworzącej się martwicy korkowej, jako najbardziej zewnętrznie położona warstwa. U brzozy warstwy korka właściwego poprzedzielane są pasmami cienkościennego feloidu, w którego komórkach znajdują się ziarenka betuliny nadające korze białe zabarwienie. Także u innych drzew, m.in. u jesionu i bożodrzewu, felem zbudowany jest z dwóch typów komórek: korka właściwego oraz feloidu [Borger, Kozłowski 1972]. Z kolei u choiny, jodły [Grozdzits i in. 1982] oraz u dębu [Pereira i in. 1987; Surovy i in. 2009] występują naprzemiennie warstwy komórek cienko- i grubościennych, ale wszystkie komórki mają ściany adkrustowane suberyną. U niektórych drzew występują trzy typy komórek korka. I tak u jodły wyróżnia się obok grubościennych i cienkościennych komórek korka właściwego również feloid, którego

komórki ulegają skleryfikacji [Golinowski 1971], podczas gdy u świerka wszystkie trzy typy komórek korka zawierają suberynę w ścianach [Godkin i in. 1983]. Występowanie feloidu jest zatem cechą dość powszechną, ale jego rola nie jest całkowicie poznana. Wydaje się, że grubościenny feloid jest dodatkową warstwą ochronną, podczas gdy występujący u brzozy i niektórych szpilkowych cienkościenny feloid ułatwia proces pęknięcia i zdzierania wierzchnich warstw martwicy korkowej [Mühldorf 1926; Wacowska, Tarkowska 1983].

U niektórych roślin drzewiastych komórki skorkowaciałe zawierają dodatkowo taniny i tworzą tzw. korek flobafenowy [Chang 1954; Grozdits i in. 1982; Godkin i in. 1983]. Uważa się, że obecność tanin tworzonych w czasie różnicowania komórek zwiększa odporność tkanki na patogeny [Hejnowicz 2002].

Zakładanie się perydermy

Pierwszy felogen może zakładać się w różnych tkankach rośliny, jednakże zawsze powstaje z komórek żywych, które ulegają odróżnicowaniu i przekształcają się w komórki merystematyczne. U większości gatunków felogen zakłada się w warstwie komórek położonych bezpośrednio pod epidermą (subepidermalnie), np. u jodły [Golinowski 1971; Janakowski, Golinowski 2000], jesionu [Borger, Kozłowski 1972] czy dębu korkowego [Graça, Pereira 2004]. Jednakże może być też tworzony z komórek epidermy, np. u jabłoni i gruszy [Evert 2006], lub z warstw miększu kory pierwotnej położonych głębiej, jak u grochodrzewu [Arzee i in. 1968; Borger, Kozłowski 1972] i dębów [Arzee i in. 1978]. W korzeniach i hypokotylach pierwszy felogen powstaje w wyniku podziałów komórek mięksiszowych kory pierwotnej lub perycyklu [Borger, Kozłowski 1972; Arzee i in. 1977, 1978].

W komórkach, które będą przekształcały się w felogen, następują kolejno po sobie dwa podziały peryklinalne. W większości przypadków na skutek pierwszego podziału powstają dwie komórki, z których wewnętrzna różnicuje się w komórkę felodermy, podczas gdy zewnętrzna staje się komórką felogenu. Ta ostatnia, dzieląc się ponownie, daje początek dwóm komórkom, z których położona wewnętrznie pozostaje merystematyczna, podczas gdy zewnętrzna staje się komórką felemu [Arzee i in. 1968, 1970; Wacowska, Tarkowska 1983; Wacowska 1985]. Zazwyczaj pierwsze podziały prowadzące do wytworzenia felogenu zachodzą w określonych miejscach dookoła obwodu organu. Sukcesywnie obejmują komórki sąsiednie, więc dość szybko tworzony jest ciągły pierścień [Borger, Kozłowski 1972]. Tak wytworzony pierwszy felogen może funkcjonować u grochodrzewu czy akacji przez kilkanaście lat [Arzee i in. 1968, 1970], a u świerka nawet przez 50 [Rosner, Kartusch 2003]. U niektórych drzew raz założony felogen jest aktywny bardzo długo, co w efekcie prowadzi do wytworzenia gładkiej kory, jak ma to miejsce u buka [Whitmore 1963] czy dębu korkowego [Graça, Pereira 2004]. W takim przypadku w felogenie zachodzą podziały antyklinalne prowadzące do zwiększania liczby komórek inicjalnych na obwodzie [Borger, Kozłowski 1972; Graça, Pereira 2004].

Pierwszy felogen zakłada się zazwyczaj mniej więcej w tym samym czasie co kambium waskularne [Borger, Kozłowski 1972; Graça, Pereira 2004], chociaż u szarańcyna [Arbel, Arzee 1967], klonu [Wacowska 1985] czy dereni [Myśków 2014] tworzenie ciągłego pierścienia perydermy zajmuje kilka lat.

Zakładanie, struktura i funkcja przetchlinek

Przetchlinki są zróżnicowanymi obszarami perydermy, w których felogen charakteryzuje się dużą aktywnością merystematyczną i okresowo tworzy tkankę luźno ułożonych komórek z licznymi przestworami międzykomórkowymi, które uczestniczą w wymianie gazowej [Esau 1977; Schönherr,

Ziegler 1980; Trockenbrodt 1990]. Łacińska nazwa przetchlinki (*lenticella*), pochodzi od oznaczającego soczewkę słowa *lens*. Kształt przetchlinek jest soczewkowaty, a ich wielkość waha się od struktur bardzo małych, o wielkości ułamka milimetra, do sięgających powyżej 1 cm długości [Langenfeld-Heysler i in. 1996]. U roślin drzewiastych, u których pierwszy felogen pędu zakłada się z komórek subepidermalnych, pierwsze przetchlinki powstają zwykle pod szparkami, tzn. wokół jamy przeddechowej, gdzie jeszcze w fazie budowy pierwotnej zakłada się felogen [Graża, Pereira 2004]. Komórki miękkiszowe zlokalizowane w sąsiedztwie jamy przeddechowej podlegają intensywnym podziałom i zanika w nich chlorofil, co daje początek bezbarwnej, luźnej tkance. Następnie podziałom podlegają leżące głębiej komórki kory pierwotnej, przy czym obserwuje się przewagę podziałów peryklinalnych, co w konsekwencji doprowadza do wyodrębnienia felogenu przetchlinki [Adams 1975]. Felogen przetchlinki jest połączony z felogenem innych części łodygi. Jego aktywność podziałowa związana jest z cyklicznym odkładaniem felodermy do wnętrza organu oraz komórek cienkościennych w kierunku odśrodkowym. Te ostatnie tworzą w danym sezonie wegetacyjnym tzw. tkankę wypełniającą oraz warstwy: przegradzającą i zamykającą [Esau 1977; Hejnowicz 2002]. Warstwa przegradzająca nie zawsze jest tworzona, można ją spotkać u robinii, gruszy czy brzozy, brak jej natomiast u świerka. Komórki warstwy zamykającej mają ściany komórkowe wysyczone suberyną.

Podobne do komórek korka, ale cienkościennie, okrągłe w kształcie, luźno ułożone komórki tkanki wypełniającej przyczyniają się do powstania licznych przestworów międzykomórkowych, co uznaje się za dowód udziału przetchlinek w procesie transpiracji i wymiany gazowej [Rosner, Kartusch 2003]. Należy jednak zauważyć, że przetchlinki stanowią też miejsce dostępu dla patogenów i rozprzestrzeniania się infekcji [Jacob i in. 1989; Rosner, Führer 2002].

Wutz [1950], przyjmując za kryterium podziału strukturę komórek tkanki wypełniającej, wyróżnia typ przetchlinek charakterystyczny dla iglastych oraz dwuliściennych. U iglastych komórki tkanki wypełniającej korkowacieją, co sprawia, że stają się podobne do komórek korka. Różnią się jednak od nich tym, że mają ściany komórkowe cieńsze, ich wymiar promieniowy jest większy oraz występują między nimi liczne przestwory międzykomórkowe. U dwuliściennych wyróżnione są natomiast trzy typy przetchlinek [Wutz 1950]. W pierwszym typie komórki tkanki wypełniającej, podobnie jak u iglastych, mają ściany skorkowaciałe, jednakże mimo obecności przestworów międzykomórkowych układ komórek jest zwarty. W każdym sezonie wegetacyjnym felogen odkłada komórki różniące się na komórki tkanki wypełniającej o cienkich ścianach i z luźnym układem oraz takie o grubszych ścianach komórkowych, których układ jest bardziej zwarty. Ten typ przetchlinek spotkamy u topoli, gruszy i tulipanowca [Esau 1965]. Drugi typ przetchlinek, charakterystyczny dla jesionu, dębu, bzu oraz lipy, posiada komórki tkanki wypełniającej o ścianach nieskorkowaciałych z luźnym układem. Natomiast z końcem sezonu wegetacyjnego tworzone są komórki warstwy zamykającej o ścianach skorkowaciałych, których rozmieszczenie jest bardziej ściśle [Graża, Pereira 2004]. Typ trzeci, charakterystyczny dla brzozy, buka, czereśni czy robinii, cechują regularnie i naprzemiennie występujące pokłady. Złożone są one z komórek o ścianach nieskorkowaciałych, z luźnym rozmieszczeniem oraz pokłady, w których komórki mają ściany skorkowaciałe, ich układ jest bardziej zwarty i to one stanowią rusztowanie przetchlinki (pokład przegradzający) [Kalachanis, Psaras 2007]. Pokłady tkanki zamykającej są sukcesywnie rozrywane przez warstwy komórek tkanki wypełniającej, którą tworzy felogen [Pereira 2007].

Wetmore [1926] klasyfikuje przetchlinki u dwuliściennych w odniesieniu do szerokości, długości i wysokości promieni łyko-drzewnych. Wyróżnia on zatem przetchlinki poprzeczne występujące u drzew i krzewów z niskimi promieniami łyko-drzewnymi (brzoza, grusza), oraz

podłużne, znacznie częściej występujące, typowe dla drzewiastych z wysokimi promieniami łyko-drzewnymi (buk). U takich gatunków jak lipa, jesion, orzesznik, u których promienie łykowe ulegają dylatacji (tzw. V-kształt), szerokość promieni koresponduje z rzędownym rozmieszczeniem przetchlinek. Autor konkluduje, że ewolucja struktur, jakimi są promienie łyko-drzewne pni, przebiegała równoległe do ewolucji struktur, jakimi są przetchlinki.

Jak wspomniano, funkcja przetchlinek, podobnie jak aparatów szparkowych, związana jest z wymianą gazową organów roślin drzewiastych, która możliwa jest dzięki obecności licznych przestrzeni międzykomórkowych w strukturze przetchlinki [Fahn 1974; Esau 1977; Mauseth 1988]. W warunkach suszy przetchlinki mogą również uczestniczyć w ograniczeniu utraty wody, poprzez zaindukowaną niekorzystnymi warunkami środowiskowymi produkcję komórek tkanki zamykającej o skorkowaciałych ścianach [Langenfeld-Heuser 1997].

Na uwagę zasługują również tzw. hipertroficzne przetchlinki, czyli przetchlinki tworzone głównie przez felogen korzeni podziemnych oraz pneumatofory w warunkach stresu, jakim jest np. powódź [Hahn i in. 1920]. Fizjologiczna rola takich przetchlinek jest dwójaka. Po pierwsze w warunkach niedoboru tlenu zmiana szlaku katabolicznego z tlenowego na beztlenowy doprowadza do powstania, w wyniku procesów fermentacyjnych, szkodliwych produktów przemiany materii, które mogą być uwolnione z komórek korzeni przez te struktury [Kawase 1981]. Po drugie uważa się, że dają one również możliwość dyfuzji tlenu atmosferycznego do komórek korzeni zalegających w wodzie [Angeles i in. 1986].

Przetchlinki możemy też znaleźć na powierzchni niektórych owoców, takich jak jabłko, gruszka, awokado czy mango [Dietz i in. 1988], jednakże ich pochodzenie jest inne niż tych, które występują w perydermie korzeni czy pni drzew.

Martwica korkowa

Okres, kiedy felogen pierwszej perydermy pozostaje żywy i funkcjonuje jako tkanka merystematyczna, nie jest cechą stałą dla wszystkich roślin drzewiastych. U buka i grabu pierwsza peryderma pełni rolę tkanki okrywającej w okresie całego życia drzew [Whitmore 1963]. Jest gładka i nie występują w niej głębokie spękania. Natomiast u dębu, sosny czy jodły okres ten wynosi od kilkunastu do kilkudziesięciu lat [Surmiński 1996]. Wówczas pierwsza peryderma zostaje zastąpiona kolejnymi, których felogen zakłada się w coraz to głębszych warstwach, zwykle przez odróżnicowanie komórek mięksiszowych łyka niefunkcjonującego, co doprowadza do powstania struktury określanej mianem martwicy korkowej [Esau 1977; Trockenbrodt 1990]. Oznacza to, że martwica korkowa pojawia się po wytworzeniu korka drugiej perydermy, a w swej strukturze obejmuje elementy łyka niefunkcjonującego, poprzedzianego kolejnymi pokładami perydermy. W łyku niefunkcjonującym, które będzie elementem struktury martwicy korkowej, zachodzi szereg procesów zmieniających właściwości komórek. Procesy te, czyli tzw. metamorfizacja łyka, związane są z rozrostem komórek mięksiszowych, gromadzeniem w ich wnętrzu substancji typu wydzielniczego i skleryfikacją ścian komórkowych oraz powstawaniem sklerotycznych włókien łykowych [Evert 2006]. Konsekwencją tych procesów jest wytworzenie struktury spełniającej szeroko rozumianą rolę okrywającą i ochraniającą (ochrona termiczna, mechaniczna, ochrona przed patogenami i szkodnikami) [Srivastava 1964; Somers, Harrison 1967].

Sposób, w jaki dochodzi do zakładania się kolejnych pokładów perydermy, odgrywa istotny wpływ na morfologię martwicy korkowej. U sosny, brzozy czy gruszy kolejne perydermy zachodzą na siebie w postaci łuskowatych pokładów, co powoduje, że odcięte przez nie tkanki tworzą szereg drobnych jednostek widocznych jako spękania, które związane są z odrębnymi pokładami perydermy. Martwicę taką określamy jako łuskowatą. Schwerin [1911, za Jelonek i in. 2009,

korespondencja A. Tomczak] wyróżnił natomiast u sosny trzy typy (formy) martwicy korkowej: łuskowatą, muszelkowatą oraz grubo spękaną. W pierwszym typie martwica wykazuje głębokie wyżłobienia, a łuski są grube i zachodzą na siebie. Martwica korkowa muszelkowata pęka na łuski o podwiniętych brzegach. Natomiast typ trzeci dotyczy martwicy grubej, gładko łuszczącej się płatami i często określanej jako martwica lustrzana.

Inny sposób powstawania kolejnych peryderm dotyczy przypadków, kiedy felogen zakłada się nieprzerwanym pierścieniem wokół pędu i wówczas odcięta kora ma kształt pierścienia. Taka sytuacja występuje u tych roślin drzewiastych, u których pierwsza peryderma jest głębinowa (zakłada się na terenie miękiszu kory pierwotnej), a kolejne pokłady perydermy zakładają się mniej lub bardziej koncentrycznie w stosunku do pierwszej, co ma miejsce np. u przedstawicieli *Cupressaceae* [Lev-Yadun, Liphshitz 1989].

Na uwagę zasługuje sposób złuszczenia się martwicy korkowej brzozy, u której na przemian z warstwami komórek korka właściwego występują warstwy cienkościennego feloidu o nieskorkowaciąłych ścianach, zawierającego ziarenka betuliny i pełniące funkcje strefy odcinania [Chattaway 1953]. Złuszczenie się komórek korka odbywa się kosztem rozrywania ścian komórek feloidu [Beck 2010]. Doprowadza to do sytuacji, w której powierzchnia perydermy i łuszczące się płaty korka są białe od betuliny.

Analizując na przekroju poprzecznym martwicy korkowej układ komórek oraz ich cechy biometryczne, tj. grubość ścian komórkowych czy wielkość światła, jesteśmy w stanie, tak jak w strukturze drewna, wyróżnić słoje przyrostów rocznych [Fortes i in. 2004; Surový i in. 2009]. Pereira i in. [1987], zwracając uwagę na geometrię oraz topologię komórek korka u dębu korkowego, wykazali, że komórki tej tkanki tworzone na początku sezonu wegetacyjnego charakteryzują się większymi wymiarami oraz cieńszą ścianą komórkową niż te tworzone latem. Ponadto podają, że komórki korka wiosennego bieżącego słoja rocznego, które przylegają do komórek korka wytworzonego w poprzednim roku, charakteryzują się silnie pofałdowanymi ścianami i zapadają się.

Listwy korkowe

Pędy i pnie niektórych roślin drzewiastych charakteryzują się obecnością struktur określanych mianem skrzydełkowatych listew korkowych bądź korka skrzydłastego [Esau 1973]. Swoją nazwę korek skrzydłasty zawdzięcza symetrycznemu rozszczepianiu się na podłużne pasma, wystające jak skrzydła [Smithson 1954]. Występują one powszechnie u klonu polnego, klonu francuskiego (*Acer monspessulanum*), ambrowca amerykańskiego, a także u wiązów, trzmielin oraz u szybko rosnącego pnąca – kokornaku [Gregory 1888]. Powstawanie skrzydełkowatych listew korkowych u podanych gatunków jest zróżnicowane i wynika z odmiennej budowy łodygi. U klonu polnego w wytwarzaniu korka skrzydłastego bierze udział peryderma obwodowa. Listwy korkowe u trzmieliny tworzone są natomiast według innego wzoru niż te u klonu czy wiazu, a szczegółowe badania nad ich powstawaniem przeprowadził Bowen [1963]. U trzmieliny listwy korkowe tworzą regularne, ujednoczone wzory na pniu powiązane z nakrzyżłą filotaksją. Początkowo pasmo perydermy odpowiedzialnej za tworzenie listew charakteryzuje się aktywnością felogenu produkującego pochodne różnicujące się na komórki korka, które powiększając swoje wymiary, zwłaszcza w kierunku promieniowym, doprowadzają do wzrostu listew, co zwykle trwa 2-3 lata. Powstanie perydermy otaczającej pęd odbywa się jednocześnie z zakończeniem wzrostu listew korkowych, przy czym peryderma tworzy się pod listwami korkowymi. Wyniki badań Bowena [1963] wskazują, że listwy korkowe u trzmieliny są niewątpliwie wynikiem zlokalizowanej jeszcze na etapie budowy pierwotnej aktywności felogenu oraz intensywnego wzrostu radialnego pochodnych tego merystemu różnicujących się na komórki korka.

Znaczenie praktyczne korka technicznego

Skład chemiczny kory, jak i sama kora były przedmiotem zainteresowania od dawnych czasów. Szczegółowy opis możliwości wykorzystania kory został przedstawiony przez Surmińskiego [1996]. Wiadomo, że ze względu na występowanie w tej tkance różnych substancji chemicznych może być ona traktowana jako surowiec garbnikodajny, barwierski, leczniczy lub przyprawowy. Sporządza się z niej m.in. leki (dąb, ambrowiec, kruszyna), przyprawy (np. cynamon z *Cinnamomum verum*), garbniki (dąb, olsza, świerk). Może być też wykorzystywana do produkcji korka, a jako materiał odpadowy przemysłu celulozowo-papierniczego jest kompostowana i wykorzystywana do wzbogacania gleb [Haber, Krause 1981]. Wreszcie kora znajduje zastosowanie jako materiał budowlany, izolacyjny oraz opałowy. Należy jednak zaznaczyć, że w ostatnich czasach produkcja płyt izolacyjnych z kory dla budownictwa jest prawie zaniechana z uwagi na istnienie materiałów izolacyjnych bardziej doskonałych, np. styropianu [Surmiński 1996]. W krajach o znacznie chłodniejszym klimacie (głównie w Norwegii) kory używa się jako podłoża pod nawierzchnie budowanych dróg celem zabezpieczenia terenu przed podnoszeniem się wskutek zamarzania [Faber 1959].

Największe ilości korka naturalnego wykorzystywanego do celów przemysłowych otrzymuje się w zachodniej części rejonów śródziemnomorskich (Portugalia, Hiszpania, Południowa Francja, Włochy, Północna Afryka) oraz w Chinach. Korę pozyskuje się na skalę przemysłową co 9-10 lat z okazów wolno rosnącego, wiecznie zielonego dębu korkowego (*Quercus suber* L.), którego średnica pnia osiągnęła 25 cm [Silva i in. 2005]. Eksploatację prowadzi się do osiągnięcia przez drzewo wieku 200 lat. Pierwszy i drugi korek, który pozyskiwany jest z dębu korkowego w wieku około 20-30 lat, ma nieregularną strukturę (jest chropowaty), grubość oraz gęstość [Pereira i in. 1987]. Jest mało elastyczny, kruszy się, co znacząco obniża jego wartość. Jest zatem wykorzystywany do produkcji tablic korkowych, izolacji, uszczelek i podeszew butów [Cumbre i in. 2000]. Kolejne warstwy korka charakteryzują się już większą elastycznością, nieprzepuszczalnością dla cieczy i gazów oraz doskonałymi właściwościami izolacyjnymi [Surmiński 1996]. Są one określane mianem „reproductive cork” i wykorzystuje się je do produkcji zatyczek korkowych oraz płyt aglomerowanych [Pereira i in. 1987]. Najbardziej pożądana jest kora gładka, bez rys i spękań, której grubość przekracza 4 cm.

Kora większości naszych drzew, ze względu na dużą zawartość ligniny, jest krucha i łamliwa [Surmiński 1996]. Jednakże z kory świerka, modrzewia, dwóch rodzimych gatunków dębów oraz olszy czarnej pozyskuje się garbniki.

Literatura

- Adams M. J. 1975. Potat tuber lenticels: development and structure. *Ann. Appl. Biol.* 79 (3): 267-273.
- Angeles G., Evert R. F., Kozłowski T. T. 1986. Development of lenticels and adventitious roots in flooded *Ulmus americana* seedlings. *Can. J. For. Res.* 16: 585-590.
- Arbel E., Arzee T. 1976. Development of peripheral periderm from cork strips in *Ceratonia siliqua*. *Can. J. For. Res.* 6: 425-428.
- Arzee T., Arbel E., Cohen L. 1977. Ontogeny of periderm and phellogen activity in *Ceratonia siliqua* L. *Bot. Gaz.* 138: 329-333.
- Arzee T., Kamir D., Cohen L. 1978. On the relationship of hairs to periderm development in *Quercus ithaburensis* and *Q. infectoria*. *Bot. Gaz.* 139: 95-101.
- Arzee T., Liphshitz N., Waisel Y. 1968. The origin and development of the phellogen in *Robinia pseudoaccacia* L. *New Phytol.* 67: 87-93.
- Arzee T., Waisel Y., Liphshitz N. 1970. Periderm development and phellogen activity in the shoots of *Acacia raddiana* Savi. *New Phytol.* 69: 395-398.

- Beck Ch. B. 2010. An introduction to plant structure and development: plant anatomy for the twenty-first century. Wyd. 2. Cambridge University Press, United Kingdom.
- Beisson F., Li-Beisson Y., Pollard M. 2012. Solving the puzzles of cutin and suberin polymer biosynthesis. *Curr. Opin. Plant Biol.* 15: 329-337.
- Borger G. A., Kozłowski T. T. 1972. Early periderm ontogeny in *Fraxinus pennsylvanica*, *Ailanthus altissima*, *Robinia pseudoacacia* and *Pinus resinosa* seedlings. *Can. J. For. Res.* 2: 135-143.
- Bowen W. R. 1963. Origin and development of winged cork in *Euonymus alatus*. *Bot. Gaz.* 124: 256-261.
- Chang Y.-P. 1954. Bark structure of North American Conifers. *Dept. Agr. Tech. Bull.* 1095: 1-86.
- Chataway M. M. 1953. The anatomy of bark. I. The genus *Eucalyptus*. *Aust. J. Bot.* 1: 402-433.
- Cumbre F., Lopes F., Pereira H. 2000. The effect of water boiling on annual ring width and porosity of cork. *Wood Fiber Sci.* 32 (1): 125-133.
- Dietz T. H., Thimma Raju K. R., Joshi S. S. 1988. Structure and development of cuticle and lenticels in fruits of certain cultivars of mango. *Acta Hort.* 231: 457-460.
- Esau K. 1965. *Plant anatomy*. Wyd. 2. John Wiley & Sons, New York.
- Esau K. 1973. *Anatomia roślin*. PWRiL, Warszawa.
- Esau K. 1977. *Anatomy of Seed Plants*. John Wiley & Sons, New York.
- Evert R. F. 2006. *Esau's plant anatomy. Meristems, cells, and tissues of the plant body – their structure, function, and development*. John Wiley & Sons, Inc., Hoboken, New Jersey.
- Faber E. 1959. Chemicals from bark. *For. Prod. J.* 9 (4): 25-27.
- Fahn A. 1974. *Plant Anatomy*, Wyd. 3. Pergamon Press, Oxford, UK.
- Fortes M. A., Rosa M. E., Pereira H. 2004. *Cortica*. Editora IST Press, Lisboa.
- Franke R., Schreiber L. 2007. Suberin – a biopolyester forming apoplastic plant interfaces. *Curr. Opin. Plant Biol.* 10: 252-259.
- Godkin S. E., Grodzits G. A., Keith C. T. 1983. The periderms of three North American conifers. II. Fine structure. *Wood Sci. Technol.* 17: 13-30.
- Golinowski W. O. 1971. The anatomical structure of the common fir (*Abies alba* Mill.) bark. *Acta Soc. Bot. Pol.* 40: 149-181.
- Graça J. Pereira H. 2004. The periderm development in *Quercus suber*. *IAWA Journal*: 25: 325-335.
- Gregory E. L. 1888. Development of cork-wings on certain trees. *Bot. Gaz.* 13 (11): 281-287.
- Groh B., Hübner C., Lenzian K. J. 2002. Water and oxygen permeance of phellements isolated from trees: the role of waxes and lenticels. *Planta* 215: 794-801.
- Grodzits G. A., Godkin S. E., Keith C. T. 1982. The periderms of three North American conifers. I. Anatomy. *Wood Sci. Technol.* 16: 305-316.
- Haber Z., Krause J. 1981. *Substrat korowy dla roślin ozdobnych*. Wyd. AR, Poznań.
- Hahn G. G., Hartley C., Rhoads A. S. 1920. Hypertrophied lenticels on the roots of conifers and their relation to moisture and aeration. *J. Agr. Res.* 20 (4): 253-272.
- Hejnowicz Z. 2002. *Anatomia i histogeneza roślin naczyniowych*. PWN, Warszawa.
- Howard E. T. 1971. Bark structure of the southern pines. *Wood Sci.* 3: 134-148.
- Jacob A., Lehmann H., Stelzer R. 1989. Entwicklung und struktur von lenticellen der Buche (*Fagus sylvatica* f. *purpurea* Ait.). *Flora* 183: 417-427.
- Janakowski S., Golinowski W. 2000. Sclerification in the bark tissues of common fir (*Abies alba* Mill.). *Acta Soc. Bot. Pol.* 69: 11-20.
- Jelonek T., Pazdrowski W., Arasimowicz-Jelonek M., Gzyl J., Tomczak A., Floryszak-Wieczorek J. 2009. The relationship between the form of dead bark and lignin content in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Turk. J. Agric. For.* 33: 455-462.
- Kalachanis D., Psaras G. K. 2007. Structural changes in primary lenticels of *Olea europaea* and *Cercis siliquastrum* during the year. *IAWA J.* 28 (4): 445-455.
- Kawase M. 1981. Anatomical and morphological adaptations of plants to waterlogging. *Hort. Sci.* 16: 30-34.
- Kotina E. L., Van Wyk B. E., Tilney P. M., Oskolski A. A. 2012. The systematic significance of bark structure in southern African genera of tribe *Heteromorphae* (*Apiaceae*). *Bot. J. Linn. Soc.* 169: 677-691.
- Langenfeld-Heyser R. 1997. Physiological functions of lenticels. W: Rennenberg H., Eschrich W., Ziegler H. [red.]. *Trees: contributions to modern tree physiology*. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands. 43-56.
- Langenfeld-Heyser R., Schella B., Buschmann K., Speck F. 1996. Microautoradiographic detection of CO₂ fixation in lenticel chlorenchyma of young *Fraxinus excelsior* L. stems in early spring. *Trees* 10: 255-260.
- Lev-Yadun S., Liphshitz N. 1989. Sites of first phellogen initiation in Conifers. *IAWA Bull.* 10 (1): 43-52.
- Mauseth J. D. 1988. *Plant Anatomy*. The Benjamin Cummings Publishing Company, Inc. California, USA.
- Mühdorf A. 1926. Über den Ablösungsmodus der Gallen von ihren Wirts pflanzen nebst einer kritischen Übersicht über die Trennungerscheinungen im Pflanzenreiche. *Bot. Centbl. Beihefte* 42: 54-59.
- Myśkow E. 2014. Occurrence of atypical phellem in representatives of Cornus. *Int. J. Plant Sci.* 175 (3): 328-335.
- Patel R. N. 1975. Bark anatomy of Radiata pine, Corsican pine and Douglas fir grown in New Zealand. *New Zeal. J. Bot.* 13: 149-167.

- Pereira H. 2007. Cork: biology, production and uses. Elsevier, Oxford.
- Pereira H., Rosa H. M., Fortes M. A. 1987. The cellular structure of cork from *Quercus suber* L. IAWA Bull. 8: 213-218.
- Pollard M., Beisson F., Li Y., Ohlrogge J. B. 2008. Building lipid barriers: biosynthesis of cutin and suberin. Trends Plant Sci. 13: 236-246.
- Ranathunge K., Schreiber L., Franke R. 2011. Suberin research in the genomics era – New interest for an old polymer. Plant Sci. 180: 399-413.
- Rosner S., Führer E. 2002. The significance of lenticels of successful *Pityognes chalcographus* (Coleoptera: Scolytidae) invasion on Norway spruce trees (*Picea abies* (Pinaceae)). Trees 16: 497-503.
- Rosner S., Kartusch B. 2003. Structural changes in primary lenticels of Norway spruce over the season. IAWA Journal 24: 105-116.
- Schmidt H. W. Schönherr J. 1982. Fine structure of isolated and non-isolated potato tuber periderm. Planta 154: 76-80.
- Schönherr J., Ziegler H. 1980. Water permeability of *Betula* periderm. Planta 147: 345-354
- Schreiber L. 2010. Transport barriers made of cutin, suberin and associated waxes. Trends Plant Sci. 15: 546-553.
- Schwerin F. 1911. Neue Gehölze. Mitteilung Deutsche Dendrologische Gesellschaft 20: 423.
- Silva S. P., Sabino M. A., Fernandes E. M., Correlo V. M., Boesel L. F., Reis R. L. 2005. Cork: properties, capabilities and applications. Int. Mat. Rev. 50 (6): 345-365.
- Smithson E. 1954. Development of winged cork in *Ulmus × hollandica* Mill. Leeds. Philos. and Lit. Soc. Sci. Sec. Proc. 6: 211-220.
- Soliday C. L., Kolattukudy P. E., Davis R. W. 1979. Chemical and ultrastructural evidence that waxes associated with the suberin polymer constitute the major diffusion barrier to water vapor in potato tuber (*Solanum tuberosum* L.). Planta 146: 607-614.
- Somers T. C., Harrison A. F. 1967. Wood tannins-isolation and significance in host resistance to *Verticillium* wilt disease. Aust. J. Biol. Sci. 20: 475-479.
- Srivastava L. M. 1964. Anatomy, chemistry and physiology of bark. W: Romberger J. S., Mikola P. [red.]. International Review of Forestry Research. Academic Press, N.Y. 203-277.
- Surmiński J. 1996. Kora. Budowa anatomiczna, skład chemiczny, możliwości wykorzystania. Wyd. AR, Poznań.
- Surový P., Olbrich A., Polle A., Ribeiro N. A., Sloboda B., Langenfeld-Heyser R. 2009. A new method for measurement of annual growth rings in cork by means of autofluorescence. Trees 23: 1237-1246.
- Trockenbrodt M. 1990. Survey and discussion of the terminology used in bark anatomy. IAWA. 11: 141-166.
- Vogt E., Schönherr J., Schmidt H. W. 1983. Water permeability of periderm membranes isolated enzymatically from potato tubers (*Solanum tuberosum* L.). Planta 158: 294-301.
- Wacowska M. 1985. Ontogenesis and structure of periderm in *Acer negundo* L. and *Fatschedera lizei* Guillaum. Acta Soc. Bot. Pol. 54: 17-27.
- Wacowska M., Tarkowska J. A. 1983. Ontogenesis and structure of phelloid in *Viburnum opulus* L. Acta Soc. Bot. Pol. 52: 107-114.
- Wetmore R. H. 1926. Organization and significance of lenticels in dicotyledons. Bot. Gaz. 82 (2): 113-131.
- Whitmore T. C. 1962. Studies in systematic bark morphology. I. Bark morphology in *Dipterocarpaceae*. New Phytol. 61: 191-207.
- Whitmore T. C. 1963. Studies in systematic bark morphology. IV. The bark of beech, oak and sweet chestnut. New Phytol. 62: 161-169.
- Wutz A. 1950. Anatomische Untersuchungen über System und periodische Veränderungen der Lenticellen. Bot. Studien. 4: 43-72.

SUMMARY

Secondary protective tissues of forest tree species

Periderm is a secondary protective tissue of woody plant organs. It consists of meristematic phellogen, and its derivatives i.e. phellem and phelloderm. The first periderm sometimes can function over the lifespan of a tree. However, in the majority of tree species, it is replaced by a rhytidome composed of successive periderm layers and dead cells of secondary phloem. Two types of phellem cells, which are thin and thick-walled, are usually distinguished. Their cell walls are overlain by suberin and wax extractive layers. Such a structure of phellem cell walls reduces the permeability of walls and leakage of water in woody plants. However, in some species,

the phelloid cell, which cell walls are not suberized, may occur between typical phellem. Due to the arrangement of phellem cells and the structure of their cell walls it is possible to distinguish the annual increments of secondary protective tissues. The phellogen, as the meristematic tissue, takes part in the production of special structures such as lenticels and winged cork. The lenticels are regions with relatively loosely arranged cells characterized by suberized or non-suberized cell walls, and due to their structure the lenticels are suitable for gas exchange. The winged cork can be formed by phellogen which produces the periderm covering the surface of the stem or by independent phellogen developing prior to the formation of circumferential periderm. Additionally, the periderm (in particular the phellem) has an economic importance and it is used to production of tannins, medications, bottle stoppers as well as building or insulation materials.