

»Les« enokaličnic

The »wood« of monocotyledons

avtor **Niko TORELLI**, Gozdarski inštitut Slovenije, Večna pot 2, 1000 LJUBLJANA

izvleček / Abstract

Opisana je sekundarna rast in »les« drevesastih enokaličnic ter anomalna primarna rast pri palmah v primerjavi s kambijevo sekundarno debelitveno rastjo pri lesnih dvokaličnicah in golosemenkah. Kljub bistvenim anatomskim razlikam so mehanske lastnosti »lesa« različnih tipov drevesastih enokaličnic v grobem primerljive z lesom dvokaličnic in golosemenk primerljive gostote. Na drugi strani pa obstajajo velike razlike v krčenju »lesa« in njegovi prečni anizotropiji.

Secondary growth and »wood« of arborescent monocots as well as the unusual primary growth of palms is described and compared with the cambial secondary thickening growth of woody dicotyledons and gymnosperms. Despite of essentially different anatomical structure the mechanical properties of »wood« of various types of arborescent monocots are roughly comparable with wood of dycotyledons and gymnosperms of comparable density. On the other hand great variations exist in shrinkage of »wood« and its transversal anisotropy between monocots.

Ključne besede: enokaličnice, primarna rast, sekundarna rast, »les«, lastnosti

Key words: monocotyledons, primary growth, secondary growth, »wood«, properties

Enokaličnice: dvokaličnice

Enokaličnice (Monocotyledoneae / =Liliopsida/) in dvokaličnice Dicotyledoneae / =Magnoliopsida/) sta razreda kritosemenk (Angiospermae / =Magnoliophytina/). Drevesaste (arborescentne) oblike imajo predstavniki iz (a) družin zmajevčevk (Draceaceae: zmajevček / *Dracaena*/, kijevka / *Cordyline*/) in agavovk (Agavaceae: agava / *Agave* in juka / *Yucca*/) iz reda beluševcev (Asparagales) nadreda Liliaceae in podrazreda Liliidae, (b) iz družine trav (Poaceae / =Gramineae/) oz. poddružine bambusovk (Bambusoideae) iz reda Poales, nadreda Commelinaceae (=Farinosae) in podrazreda Liliidae ter (c) iz družin palm (Arecaceae / =Palmae/) in pandanovčevk (Pandanaceae) iz redov Arecales oz. Pandanales nadreda Arecaceae in podrazreda Arecidae (=Spadiciflorae).

V razliko od dvokaličnic ima kalček (embrio) enokaličnic en sam klični list (ime!). Dovršene (zaprte) kolateralne ali koncentrične žile enokaličnic (brez kambija med floemom in ksilemom!) so radialno usmerjene in raztresene po vsem osrednjem strženu (ataktostela, gr. *atactos* »brez reda«, gr. *stela* »stolpec«), medtem ko so pri dvokaličnicah v obroču. Listi so večinoma sedeči, z nožnico, večinoma izolateralni in progastožilni (s podolžno potekajočimi vzporednimi žilami). Cvetovi so

pretežno trištevni, tako da so v vsakem vretencu po trije cvetni deli. Cvetno odevalo je homohlamidejsko, ko listi niso izoblikovani v razločno čašo in venec, ampak sestavljajo perigon (gr. *peri* »okoli«, gr. *gone* »rojstvo«).

V nadaljevanju nas bo zanimala predvsem primarna in sekundarna rast enokaličnic, nastanek masivne drevesaste/arborescentne oblike in njihov »les«.

Les in »les«

Les je sekundarni ksilem dvokaličnic in golosemenk (gr. *ksilon* »les«). Pojem les se včasih (nepravilno) uporablja hkrati za primarni in sekundarni ksilem, ki ju potem (nepravilno) imenujejo primarni les in sekundarni les. Sekundarni ksilem ali »pravi« les je centripetalni derivat vaskularnega kambija ali kratko kambija. Nastaja v fazi kambijeve sekundarne debelinske rasti dvokaličnic in golosemenk (vaskularni iz lat. *vas*, *vasis*, pl. *vasa*, -orum »posoda«; (slov. »vaza«), v našem primeru tkivo, ki proizvaja prevodno tkivo; kambij iz novolat. *cambiare* »menjavati«; tkivo, ki se spreminja v nova tkiva). Sekundarni ksilem je tkivni kompleks, t.j. skupek več organsko povezanih tkiv s prevodno, mehansko in založno funkcijo. Pri nekaterih drevesastih enokaličnicah (*Dracaena* spp. *Cordyline* spp.) se pojavi vaskularni kambij, vendar je po načinu

nastanka in delovanja povsem drugačen od »pravega« kambija dvokaličnic in golosemenk, zato ne tvori pravega lesa! Palme nimajo nikakršnega kambija. Vsa tkiva so primarna, zato je raba izraza »les« še bolj problematična. Mehanizem delovanja apikalnega meristema omogoča enakomerno debelino debla od vrha do tal. (Debla dvokaličnic in golosemenk so v osrednjem delu - odvisno od dolžine krošnje in od nje odvisne vzdolžne razporeditve avksina in asimilatov - bolj valjasta (»polnolesna« - kratka krošnja) oz. konična (»malolesna« - dolga krošnja), v območju krošnje pa vselej konična!) Po preseku raztresene žile enokaličnic pogosto obdaja debel ovoj vlaken. Vključene so v parenhimskemu tkivu kot železne palice v armiranem betonu, kar daje rastlini veliko trdnost in upogljivost (do 40 metrov visoki zmajevci, bambusi ali palme v tropskem viharju!). V razliko od armiranega »lesa« enokaličnic je les iglavcev z minimalno postkambialno/ekstrakambialno rastjo, zgrajen po principu zidakov in je zato bolj krhek! Les listavcev s sklenjenim trahejnim omrežjem in bolj ali manj izrazito postkambialno rastjo je veliko bolj žilav. V razliko od dvokaličnic, koreničica (*radicula*) pri enokaličnicah abortira in nove korenine izraščajo iz nodijev adventivo. Prav tako enokaličnice nimajo grč.

Zaradi povsem različnega mehanizma priraščanja »les« enokaličnic nima prirastnih plasti, branik in letnic.

Primarna in sekundarna rast - meristemi

V razliko od živali poteka delitvena dejavnost le v specializiranih lokaliziranih regijah - meristemih (tvorna ali delitvena tkiva, iz. gr. *merizein* »deliti«), kar utegne biti posledica imobilnosti in načina prehranjevanja, ki zahteva veliko zunanjo površino rastlinskega telesa. Glede na lokacijo v rastlinskem telesu

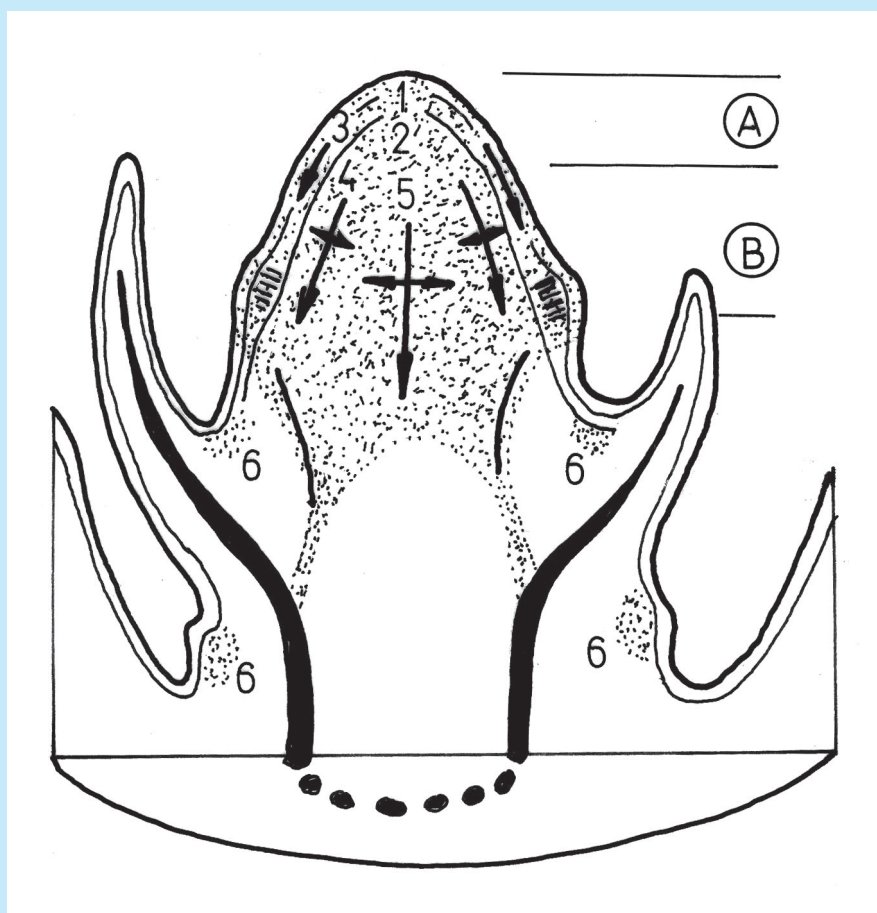
ločimo (a) apikalne/vršne v rastnih vršičkih glavnih in stranskih poganjkov in v koreninah (lat. *apex*, - *icis* »vrh«), (b) interkalarne v zrelem tkivu, npr. na bazah internodijev trav (lat. *intercalare* »objaviti, da je bilo nekaj vključeno«; iz lat. *inter* »vmes« in lat. *calare* »izklicati«, »objaviti«) in (c) lateralne/obstranske, tj. vzporedno z obodom rastline: vaskularni kambij in felogen/plutni kambij v skorji (lat. *lateralis* »stranski«). Slednji so nosilci sekundarne debelitvene rasti. Interkalarni meristemi so deli apikalnega meristema, ki so se oddvojili od apeksa med rastjo. V steblih z interkalarnimi meristemi nodiji ozrelijo prej, medtem ko se interkalarni meristemi lokalizirajo v internodijih. Interkalarni meristemi so npr. pri travah (bambus) (prim. Fahn 1974).

Z aktivnostjo apikalnih meristemov nastane steblo z nodiji (kolenca) in internodiji (medkolenčja), listi, stranskimi popki in stranskimi poganjki. Nodij je del osi poganjka, kjer je pritrjen en ali več listov. V apikalnem meristemu so zaporedni listni primordiji tesno zbiti; kasneje se s celičnimi delitvami pod insercijo listov (z nodiji vred) z interkalarno rastjo razmaknejo.

Apikalni meristem sestoji iz inicialk in njihovih neposrednih derivatov, ki skupaj tvorijo najmanj determiniran del apikalnega meristema: promeristem (protomeristem). Pod apikalnim meristemom se tkivne regije postopoma diferencirajo, pri čemer se spreminja velikost celic, stopnja vakuolizacije ter hitrost in usmerjenost mitoze. Še dlje od apeksa se uveljavi organogeneza (npr. iniciacija listnih primordijev) in histogeneza. Periferna regija, kjer imajo svoj izvor listni primordiji, epidermis, korteks in vaskularna tkiva, se začne vse bolj ločiti od bodočega stržena. V periferni coni celice zadržijo meristemski značaj dlje kot v strženu (celice so tukaj majhne in vakuolizirane!). Ostanek

najmanj diferenciranega dela apikalnega meristema je »preostali meristem« (angl. *residual m.*, nem. *Restmeristem*). Tukaj se inicirajo vaskularna tkiva v obliki prokambija iz ozkih podaljšanih celic, ker prevladujejo longitudinalne delitve (Esau 1977). Celice prokambija se dobro ločijo od krajših, širših in bolj vakuoliziranih celic osnovnega meristema - prekursorja osnovnega tkiva. Medtem protoderm postopoma privzema specifične lastnosti epiderma. V tej razdalji od apikalnega meristema se izoblikujejo trije tkivni sistemi: krovni (epidermski), prevodni (vaskularni) in osnovni (fundamentalni) - sprva v obliki meristemskih prekursorjev (»primarni meristemi«: protoderm, prokambij in osnovni meristem - in nato kot zrela tkiva (Esau 1977). Organizacija apikalnega meristema pri dvokaličnicah in golosemenkah se nekoliko razlikuje.

Za kritosemenke je značilna stratifikacija v promeristemu z ločenimi sloji drug nad drugim in vsak s svojimi inicialkami. Moderno formulacijo ideje o ločenih nizih inicialk pri angiospermah vsebuje Schmidtov koncept »tunica-carpus« (1924) (lat. *tunica* »srajca«, lat. *carpus* »telo«). Po njem sestoji inicialna regija apikalnega meristema iz (a) tunike, tj. enega ali več slojev, ki se delijo antiklino pravokotno na površino meristema in iz (b) korpusa - gmote celic, ki se delijo v različnih ravninah. Karpus in sloji tunike imajo vsaka svoje inicialke. Več kot polovica angiosperm ima dvoslojno tuniko. Pri večini golosemenk promeristem ni organiziran po principu tunika-karpus (izjemi sta npr. aravkarija in eferdra z enoslojno tuniko, ki velja za evlucijski napredek!), temveč je mogoče večinoma dokazati citohistološko conacijo. Citohistološko conacijo je mogoče z nekaj modifikacijami prenesti na kritosemenke (gr. *kytos* »votlina«, »celica«,; gr. *histos* »tkivo«) (sliki 1, 2).



- **Slika 1.** Posplošena shema vršička poganjka dvokaličnice:
1. apikalna inicialna skupina (plaščni sloji);
 2. cona centralnih materinskih celic, k perifernemu meristemu (coni) sodijo plasti tunike;
 3. tukaj kot protoderm, iz katerega nastane epiderm poganjka in listov in kot subprotoderm, kjer z antiklinimi delitvami nastanejo listne zasnove/primordiji (šrafirano);
 4. del perifernega meristema, iz katerega kasneje nastaneta skorja in meristemski cilindri (preostali meristem);
 5. strženov (rebrasti) meristem – zarodnik strženovega parenhima;
 6. zasnove stranskih popkov.
- A. Inicialna cona, večinoma < 50 µm;
- B. morfogenetska (determinacijska) cona in pod njo histogenetska (diferencijska) cona.
- S puščicami so označene glavne delitvene oz. rastne smeri.
- Meristemske celice so označene s pikami in prokambij krepko.
- (Risba po Strasburgerju 1991). Primerjaj sl. 4!

Rezultati, dobljeni s citokimerami, potrjujejo osnovno premiso koncepta tunika-korpus, da diferenciacija različnih regij v rastlini kljub neodvisnosti slojev v promeristemu ni predeterminirana. Res je, da epiderm vselej nastane iz perifernega dela promeristema, vendar pa usoda derivatov globljih slojev pro-

meristema ni vnaprej določena.

Kot zanimivost povejmo, da prav zanimanje predestinacije tkivnih regij v promeristemu bistveno razlikuje koncept-tunika-korpus od klasičnega Hansteinovega koncepta histogenov (ime!), po katerem je avtor ločil v apikalnem meristemu zuanjo cono – dermatogen,

osrednji plerom in periblem med njima. Hanstein je zmotno menil, da se dermatogen, periblem in plerom razvijajo iz neodvisnih skupin inicialk, ki delujejo kot neposredni histogeni. Po tej teoriji naj bi bili meristemi predestinirani za tvorbo posameznih tkiv. Tako naj bi iz dermatogena nastal epiderm, iz periblema korteks in notranja tkiva, iz pleroma pa centralni (= vaskularni) cilindri, tj. prevajalna tkiva in z njimi povezano osnovno tkivo (pericikel, interfascikularne regije in stržen (= stela; gr. *stela* »steber«)). Ker pri večini semenk ni mogoče zanesljivo ločiti periblema in pleroma in ker ni mogoče slediti predeterminacije zrelih tkiv do inicialk, so histogeno teorijo ovrgli.

Medtem ko koncept tunika-korpus pomaga razumeti zgradbo in rast apikalnega meristema, spoznanje o citohistološki conaciji razkriva zvezo med apikalnim meristemom in diferenciacijo v poganjku. Pojem citohistološke conacije se nanaša na diferenciacijo regij z različnimi citološkimi značilnostmi v apikalnem meristemu. Kot prvi jo je opisal Foster (1938) pri ginku, kasneje pa so jo opisali še pri drugih gimnospermah in več angiospermah.

Povejmo, da apikalni meristemi enokaličnic, še posebej arborescentnih, doslej, žal, niso bili deležni tolikšne pozornosti kot apikalni meristemi dvokaličnic in golosemenk (glej dalje!).

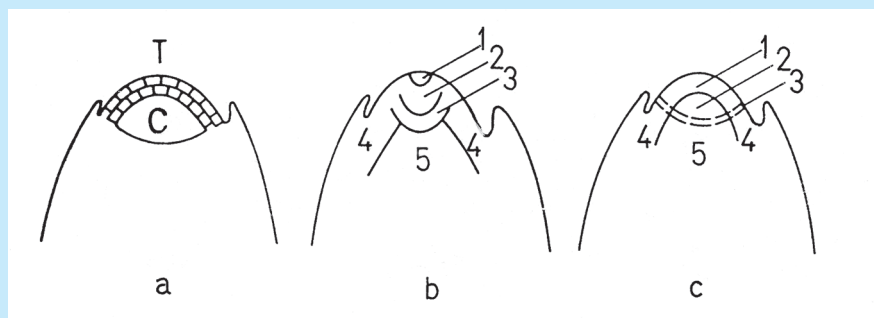
Prokambij se diferencira znotraj »preostalega meristema« (slika 3). Celice lokaliziranih regij se delijo vzporedno z osjo apeksa, s čimer se postopoma oblikujejo prameni ozkih, podaljšanih prokambijevih celic. Na splošno se prokambijevi prameni (»listne sledi«) razvijajo v povezavi z listnimi primordiji, vendar njihov razvoj ni povsem odvisen od predhodno nastalih listnih primordijev (»listna sled«, angl. *leaf trace*, nem. *Blattspur*, del žile, ki sega od listne baze do zlitja s stebelnimi

žilami). V preostalem meristemu zgornjih nodijev je le nekaj prokambijevih pramenov. Z nastankom novih primordijev se med prejšnjimi pojavijo novi (akropetalna diferenciacija prokambija). Končno, ko se izoblikujejo vse »listne sledi«, ki so značilne za določen nivo, se preostali meristem diferencira v interfascikularni parenhim. Obstajajo znatne razlike v primarni in sekundarni zgradbi dvokaličnic in golosemenk (slika 4). Na sliki je prikazan prerez poganjka v primarnem in sekundarnem stanju (a, b, c) za tri tipe rastlin (A, B, C).

Primarni debelitveni meristemi pri enokaličnicah

Primarni debelitveni meristemi so pri enokaličnicah široko razširjeni, dasi ne splošno. V podobni obliki so jih dokazali tudi pri praprotnicah in golosemenkah (ginko, sagovci) in rozetnih dvokaličnicah (DeMason 1983). Glede na položaj v stebelu, uvrščamo primarne debelitvene meristeme med apikalne meristeme. Ti meristemi niso enoslojni in ostro omejeni, kot je kambij, temveč predstavljajo difuzne cone, kjer se vrši intenzivna celična delitev. V obliki ploskih ali stožčastih območij prehajajo v apikalni meristem in bočno nekoliko navzdol, kjer lahko pridejo v sekundarni debelitveni meristem. Z delovanjem primarnih debelitvenih meristemov se apikalni meristem pogosto spusti pod nivo listnih baz, tako, da se nahaja na dnu lijakaste temenske ugreznine in je videti kot majhen stožec v široki temenski depresiji (sliki 5, 6).

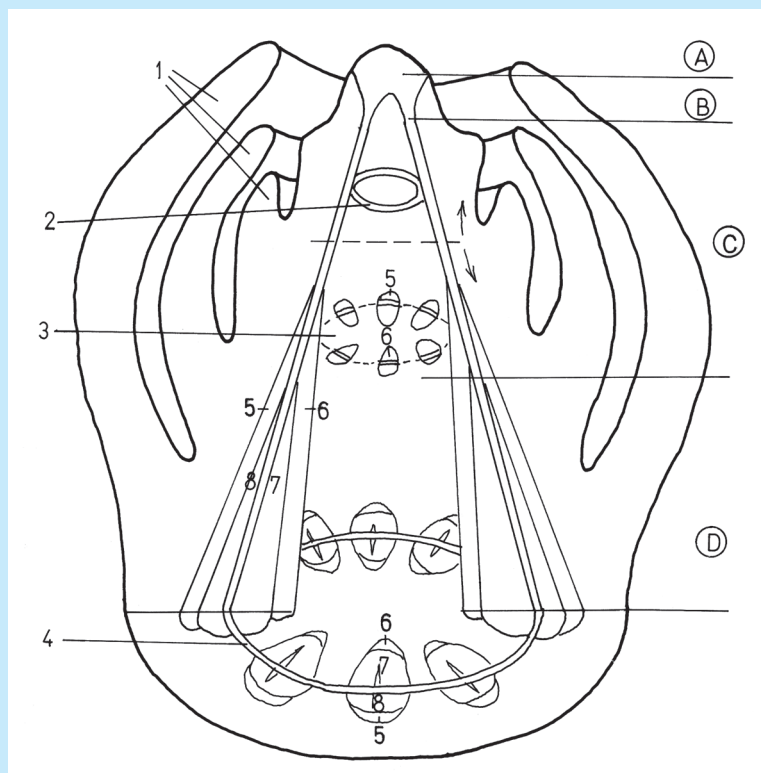
Na slikah se vidi, kako majhni listi, ki rastejo iz depresije, prekrivajo apikalni meristem. Primarni debelitveni meristem tvori antiklino orientirane, najprej poševno navzdol in navznoter usmerjene nize celic; z večajočo se razdaljo od temena zavzamejo nizi vodoraven ra-



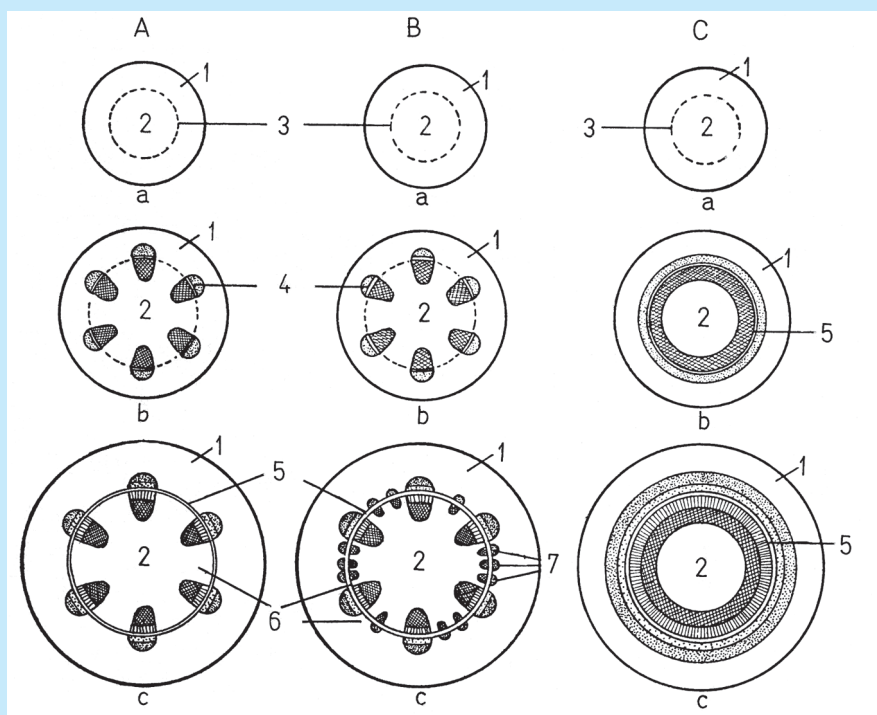
□ Slika 2. Vzдолžni prerez apikalnega meristema dvokaličnic in golosemenk.

(a) Organizacija po principu »tunika-korpus«, kot jo najdemo pri mnogih dvokaličnicah; T. tunika; C. korpus (po Schmidt 1924), (b) Citohistološka conacija pri golosemenkah; 1. skupina apikalnih celic; 2. centralne materinske celice; 3. prehodna cona; 4. periferna cona; 5. rebrasta meristemska cona (po Fosterju 1938 iz Zimmermanna in Browna 1971).

(c) Interpretacija citohistološke conacije za dvokaličnice; 1. plaščevi sloji; 2. cona centralnih materinskih celic; 3. kambijasta cona (često manjka); 4. periferna cona; 5. rebrasti meristem (po Pophamu in Chanu 1950 iz Zimmermanna in Browna 1971).



□ Slika 3. Shema vršičke poganjka dvokaličnice z apikalnim meristemom na temenu; 1, listne zasnovе; 2, meristemski obroč oz. preostali meristem; 3, žilni obroč; 4, kambijev obroč; 5, primarni floem; 6, primarni ksilem; 7, sekundarni ksilem (les); 8, sekundarni floem; A, embrionalna cona; B, determinacijska cona; C, diferenciacijska cona; D, cona sekundarne debelitvene rasti (risba po Trollu in Rahu 1950 iz Kausmanna 1969).



□ **Slika 4.** Shema sekundarne debelitve rasti pri tipih (A) *Aristolochia*, (B) *Helianthus* in (C) *Tilia*. Prerez (a) je tik pod apikalnim meristemom v determinacijski coni, kjer je meristemski obroč oz. preostali meristem, prerez (b) je v območju žilnega obroča in prerez (c) v območju kambijevega obroča (prim. sl. 3 !); 1, primarna skorja; 2, stržen; 3, meristemski obroč/preostali meristem; 4, fascikularni kambij; 5, kambijev obroč; 6, primarni trakovi (»strženovi« trakovi); 7, vmesne žile. Pri tipu *Aristolochia* se sklene kambijev obroč z nastankom interfascikularnega kambija. Pri tipu *Helianthus* nastanejo med širšimi strženski trakovi vmesne žile (7). Pri tipu *Tilia* (lipa) preide meristemski obroč neposredno v kambijev obroč. Primarni in sekundarni ksilem sta na notranji strani kambijevega obroča (iz Kaussmanna 1969).

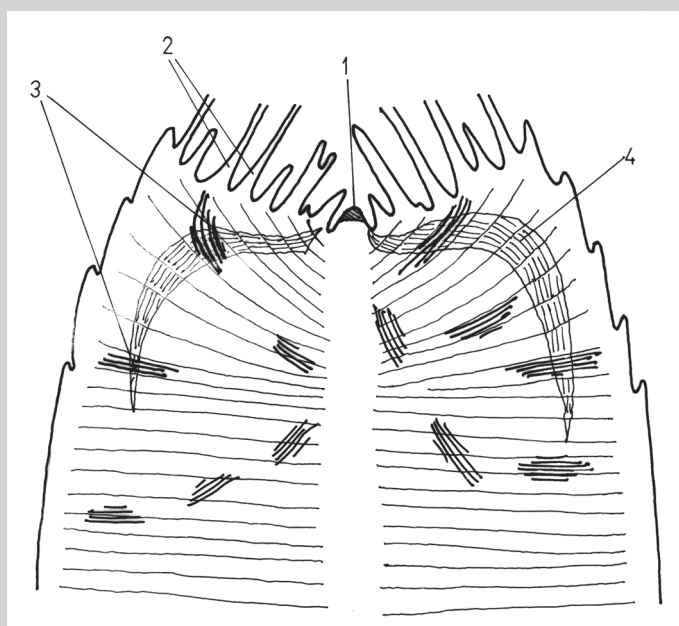
dialen potek. V tem tkivu nastanejo prokambiji listnih sledi, ki prehajajo skozi meristem. Tako se žile povezujejo z že obstoječimi žilami. Z nekaj izjemami so prokambijevi prameni in z njimi žile, razpršene v osnovnem meristemu, še posebej v periferni regiji. Pri enokaličnicah je vaskularna povezava med listi in stebлом zelo kompleksna, ker ima vsak list več listnih sledi. Posledično ima steblo številne individualne žile. Iz vsakega lista vstopa v steblo več velikih in majhnih žil; manjše, večinoma robne in mlajše, ostanejo na periferiji, večje pa prodro globlje proti sredini, nakar se obrnejo

navzven in se niže združijo z drugimi žilami. Takšen razpored žil je posledica delovanja primarnega debelitvenega meristema. Žile niso vselej razpršene. Pri travah z votlimi bili so žile razporejene v dveh ali treh kolobarjih. Nasploh je za enokaličnice značilen difuzen razpored žil v preseku: ataktostela z dovršenimi (zaprtimi) žilami, kjer niso izpolnjeni pogoji za nastanek kambijevega plašča in sekundarne debelitvene rasti (slika 7).

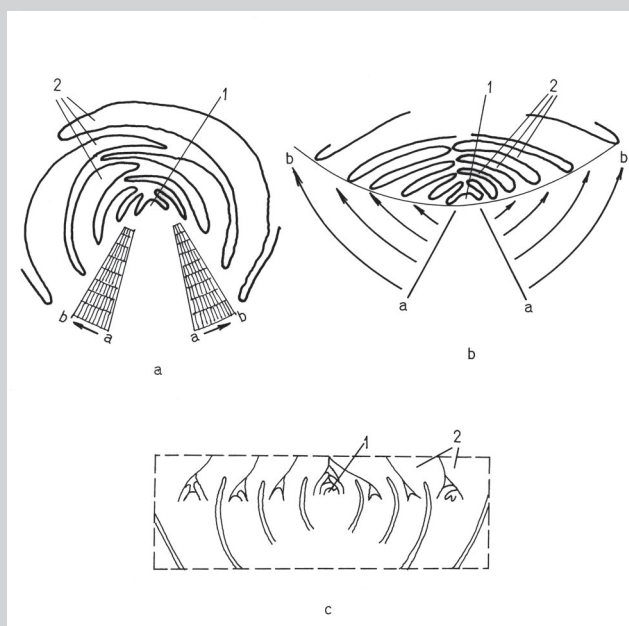
Z dejavnostjo primarnega debelitvenega meristema se začne povečevati premer in nekoliko tudi dolžina vegetacijskega telesa. Potem ko rastlina do-

seže končni premer, se le še podaljšuje. Oba procesa označujemo kot primarno debelitveno rast, čeprav, strogo vzeto, to velja le za prvega. De Masonova (1983) zanj uporablja izraz »*establishment growth*« (ustanovitvena rast), kar ustreza Trollovi (1973) »*Erstarkungswachstum*«-u (učvrstitvena rast). Podaljševanje osi DeMasonova imenuje »*maintenance growth*« (vzdrževalna rast), kar bi bolje ustrezalo »nadaljevalni rasti« (*Folgewachstum*) (prim. Jurzitza 1987). Med primarno debelitvijo dobi steblo obkonično obliko (oblika obrnjenega stožca): zaporedni internodiji postajajo vse širši. Če bi se takšna rast nadaljevala, bi nastala zelo nestabilna os. Pri večini dvokaličnic in več enokaličnicah, sekundarna rast stabilizira os s povečevanjem njene debeline, začnši na bazi. Večina enokaličnic pa nima sekundarne rasti. Pri večini drevesastih enokaličnic, vključno pri večini palm, ostane višinska rast klic kar se da skromna, pri čemer se med ustavitveno rastjo razvije obkonična podzemna os. Rast v višino se začne šele nato, ko krošnja in premer stebela dosežeta »odrasle« dimenzije. Pri nekaj palmah ustanovitvena rast poteka s podaljševanjem internodijev, stabilizacija osi pa se doseže z razvojem opornih korenin (prim. Esau 1977) (slika 8).

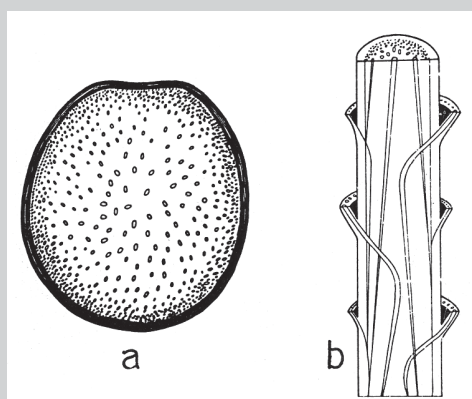
Mehanske lastnosti »lesa« navadne kokosove palme (*Cocos nucifera* L.) so v grobem primerljive z »lesom« zmajevca in lesom dvokaličnic (listavcev) primerljive gostote. Obstaja pa nekaj pomembnih razlik. Radialni in tangencialni skrček sta podobna in znašata pribl. 6 %. Za detajle glej Torelli in Trajković 2002, Siopongco, Rojo, Mosteiro, Rocafort 1989, FAO Tropical Palms – Non-wood forest products 10...income and sustainable forestry. <http://www.fao.org/docrep/X0451E/x0451e00.htm>).



□ **Slika 5.** Primarni debelitveni meristem enokaličnice. Meristem tvori celične nize, ki v bližini apikalnega meristema potekajo poševno na sredino, niže pa radialno. Prokambiji listnih sledi potekajo vzporedno s celičnimi nizi, v sredini pa se obrnejo navzven in navzdol; 1, apikalni meristem; 2, listne baze; 3, prokambij; 4, primarni odebilitveni meristem (risba po DeMasonovi 1983).



□ **Slika 6.** Shema primarne debelinske rasti enokaličnic. (a) Med listnimi nastavki (2) in centralnim cilindrom je meristemski plašč (primarni debelitveni meristem), ki producira celice v smeri puščic, a → b. S periklinimi delitvami na notranji strani meristema se oblikujejo antiklini nizi celic; 1, apikalni meristem; 2, listi (risba po Trollu in Rauhu 1950 iz Kausmanna 1969). (b) Pri močni dejavnosti meristemskega plašča se apikalni meristem (1) pogrezne v temesko depresijo (risba po Helmu 1931 iz Kausmanna 1969). (c). širokolistni rog (*Typha latifolia* L.): centralni vzdolžni presek skozi rizomov vršiček. Med primarno debelitveno rastjo se terminalni popek in popki v listnih pazduhah razvrstijo v ravni vršički; 1, apikalni meristem; 2, listne baze (risba po Eckardu 1941 iz Kausmanna 1969).



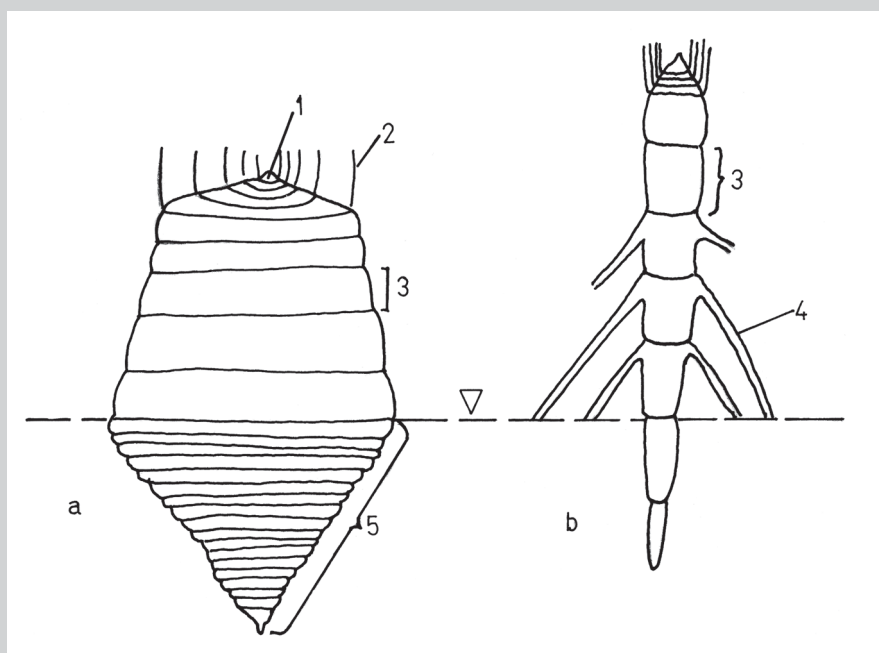
□ **Slika 7.** Potek žil v poganjku enokaličnice (palmski tip, tudi pri koruzi / *Zea mays*/). Sistem žil sestoji izključno iz listnih sledi. (a) Prečni presek skozi internodij; debelejšje žile v sredici, tanjše na periferiji; ksilemski poli brez izjeme usmerjeni navzven. (b) Vzdolžni presek s potekom žil (iz Kausmanna 1969).

Palme rastejo predvsem v tropih. Edina, ki je avtohtona v zahodnem Sredozemlju je *Chamerops humilis* L., ki jo lahko vidimo tudi v parkih našega Primorja. Zelo pogosta je do 6-7 m visoka *Trachycarpus fortunei* (Hook H. Wendl.) (*Chamerops excelsa* Thunb.) s Kitajske, pa bolj skromni primerki kanarskega datljevca (*Phoenix cana-*

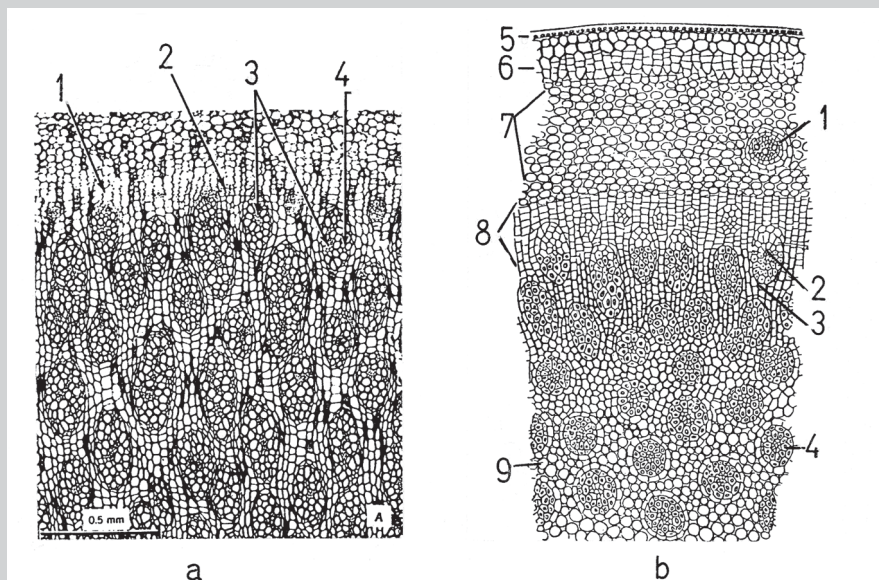
riensis Hort. ex Chabaud.), vašingtonije (*Washingtonia filifera* /Lindl./ H. Wendl.). Za lesarje so pomembne še palme-popenjalke, ratan (npr. rodovi *Calamus*, *Daemonorops* in *Korthalsia*). *Chamerops* in *Phoenix imata* žile s 2-4 metaksilemskimi trahejami v parenhimskem ovoju.

Sekundarni debelitveni meristemi

Sekundarni debelitveni meristemi so lateralni meristemi, ki so podaljšek primarnih debelitvenih meristemov. Steblo obdajajo kot nekakšen plašč. So brez inicialnega sloja. Navzven, predvsem pa navznoter, producirajo paren-

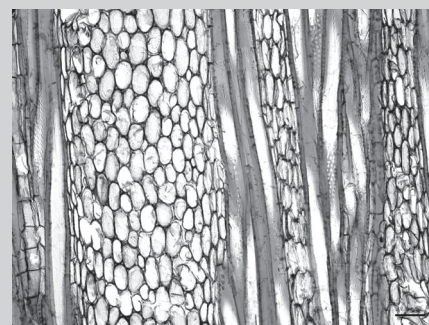
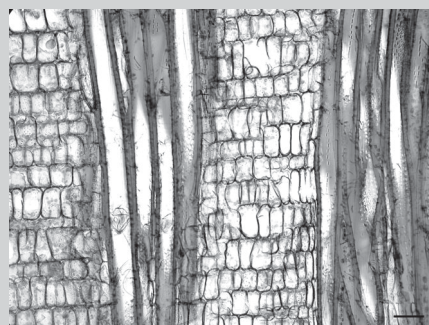
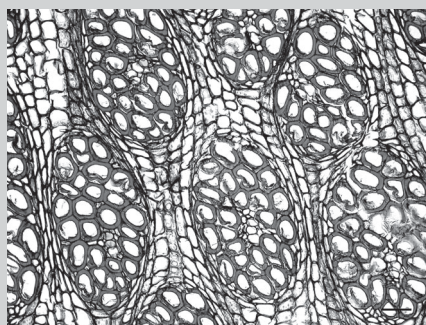


- **Slika 8.** Velike enokaličnice med ustanovitveno rastjo. (a) Tip, kot se pojavlja pri večini palm: mlado podzemno steblo se širi postopoma, internodiji so zelo kratki. Rast v višino z dolgimi internodiji nastopi, potem ko je rastlina pri tleh dosegla premer odrasle rastline. (b) Pri pandanusu (*Pandanus* spp.) in nekaj palmah se začne rast v višino zgodaj; debeleče se steblo podpirajo adventivne oporne korenine (risba po Zimmermannu in Tomlinsonu 1969 iz Esaujeve 1977).



- **Slika 9.** Sekundarna rast pri enokaličnicah. (a) Prečni prerez kijeveke (*Cordyline* spp.): 1. kambij; 2. mlada žila; 3. floem; 4. ksilem (po Chheadlu 1943 iz Esau-ove 1977). (b) Prečni prerez zmajevca (*Dracaena* spp.): 1. listna sled v skorji (7); 2. sekundarna žila; 3. sekundarni parenhim; 4. primarna koncentrična žila; 5. epiderm; 6. pluta; 7. skorja; 8. kambij; 9. primarni parenhim (po Sachs iz Strasburgerja 1991).

him. V slednjem se diferencirajo sekundarne žile, ki v zgornjem delu prehajajo v primarne žile (sliki 9, 10). Pri zmajevcu (*Dracaena* spp.), juki (*Yucca* spp.) in kijeveki (*Cordyline* spp.) nastane nekakšen kambij na zunanji strani perifernih vaskularnih svežnjev, ki ima svoj izvor v celicah korteksa, na podoben način, kot nastane interfascikularni kambij pri dvokaličnicah. Delovanje tega kambija se močno razlikuje od kambija dvokaličnic. Kambijeve celice se delijo periklino in producirajo tankostene celice navznoter in navzven. Zunanje se diferencirajo v parenhim in prispevajo k sekundarnemu korteksu; iz njih nikoli ne nastane vaskularno tkivo. Na splošno ohranijo tenke stene. Včasih se delijo prečno in postanejo krajše od meristemskih celic. Večina notranjih celic se transformira v parenhim, ki tvorijo konjunktivno tkivo (iz lat. *coniungere* »skupaj povezovati«, lat. *con/cum* »skupaj« in lat. *iungere* »povezati«, »združiti«, lat. *iugum* »jarem«) in lahko izoblikujejo debele, lignificirane stene. Izolirane regije (dejanjsko navpični nizi) konjunktivnega parenhima obnovijo mitozo in tvorijo rozete majhnih celic, ki se diferencirajo v fibrovaskularne snopiče - žile s sekundarnim ksilemom in floemom. Periferne celice rozet se diferencirajo v vlakna (Esau 1965, Mauseth 1988, Torelli in Trajković 2003). Sistem sekundarnih žil se povezuje s sistemom listnih sledi, ki spremljajo iniciacijo listov. Kambij zrelega debla se nadaljuje v meristemsko cono pod apeksom. Kambij se močno razlikuje od kambija golosemenk in lesnih dvokaličnic. Namesto enega samega sloja inicialk se inicialke nenehno zamenjujejo in producirajo derivate le kratek čas. Pri starejših rastlinah inicialke delujejo dlje časa. Takšen kambij so v razliko od »normalnega« »inicialnega« imenovali »etažnega« (nem. *etagen* - oz. angl. *tiered cambium*; iz fr. *étage*) (Tomlin-



□ **Slika 10.** Zmajevce-geko (*Dracaena mannii* Baker): prečni, radialni in tangencialni prerez. Sekundarne amfivazalne žile so vključene v radialno potekajočem parenhimu (kot trakovi!), tvoreč konjunktivno tkivo. Ksilem in floem z malo celicami sta znotraj močnega ovoja iz vlaken z debelimi sekundarnimi stenami; daljica = 100 μ m (orig.).

son in Zimmermann 1967). Sekundarne žile se močno razlikujejo od primarnih. Primarne so večinoma dovršene/zaprte kolateralne (žile s ksilemom in floemom, brez kambija med njima), sekundarne pa koncentrične; sestoje iz debelostenih traheid, ki obdajajo le nekaj celic floema (amfivazalna žila).

V Centralnoafriški republiki smo imeli priložnost proučiti zmajevca (geko, *Dracaena mannii* Baker), ki lahko doseže impresivne dimenzije: pri višini do 35 m znaša prsni premer do 75 cm.

Mehanske in tehnološke lastnosti »lesa« gekeja se, kljub povsem drugačni anatomiji (slika 10), niso bistveno razlikovale od enako goste antosteme (*Anthostema aubryanum* Baill) in ndomba (*Oldfieldia africana* Benth, & Hook.F.), pač pa je bil radialni in tangencialni skrček 2x (!) večji kot pri primerjalnih dvokaličnicah, večja je bila tudi prečna krčitvena anizotropija (3:1)! (Torelli in Trajković 2003, slika 10). Poznamo pribl. 40 zmajevcev – vsi iz Afrike, Arabskega polotoka in Madagaskarja – od katerih jih je 8 zaradi izjemne redkosti na »Rdečem seznamu«. Najbolj znan je *Dracaena draco* s Kanarskih otokov in Maroka (slika 11), ki je kot okrasno drevo zelo razširjeno v Sredozemlju. Na »rdeči« listi sta npr. nubijski *Dracaena ombet* (Kotschy &

Peyr.), *Dracaena cinnabari* (Balfour f.) z otoka Sokotre in južnega Jemna. V Sredozemlju je zelo razširjena tudi novozelandska kijevka *Cordyline australis*.

Trave

Lesarje zanimajo predvsem bambusi, ki mnogokrat uspešno zamenjuje les. Kot druge trave, tudi bambus nima sekundarne rasti! Za travne bile so značilni nodiji in internodiji. V nodiju je trdna prečna stena – diafragma, internodiju pa so navadno votli: lakune (lat. *lacuna* »odprtina«). Bočni transport hranil je zato močno otežen in lahko poteka le v nodijih preko diafragme (Liese 1998). Stene bila sestoje iz žil, vklopljenih v osnovnem parenhimskem tkivu. Žile sestoje iz trahej, floemskih cevi s celicami spremljevalkami in vlaken. Na osnovno parenhimsko tkivo bila odpade pribl. 50 %, na vlakna 40-50 % in na prevodno tkivo manj kot 10 % (Liese 1998). Parenhim in prevodne celice so pogostejše v notranji tretjini bilove stene, medtem ko je v zunanji tretjini delež vlaken večji. Vlakna so dolga do 3 mm in imajo debelo polilamelno steno z menjavajočim se mikrofibrilarnim kotom.

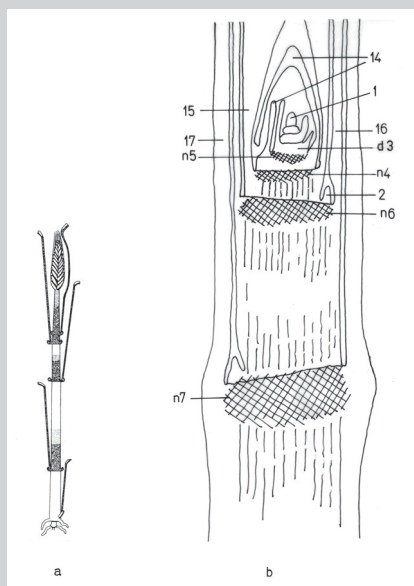
Žile bambusovih internodijev sestoje iz dveh metaksilemskih trahej, tankostenenih nelignificiranih floemskih cevi s celicami spremljevalkami, proto-



□ **Slika 11.** Zmajevce (*Dracaena draco*)



□ **Slika 12.** Kanadski datljevec (*Phoenix canariensis* Hort. ex Chabaud.)



□ Slika 13. (a) Shematski prikaz rasti trave. Interkalarne meristemske regije so močno osenčene. Rastoče regije z delno diferenciranimi tkivi so rahlo osenčene in zrele regije neosenčene (iz Fahna 1974). (b) Plazeča pirnica (*Agropyron repens* (L.) P. Beauv.): dolžinska rast kolenčastega stebila trav (bil), centralni vzdolžni prerez skozi ravnino listov na rizomu. Zveza med razvijajočimi se nodiji (n) in internodiji (pod vsakim n, označenimi z vzdolžnimi črtami) ter insercijskimi diski listnih primordijev (d3) (risba po Hitchu in Sharmanu 1971 iz Esaujeve 1977).

ksilema in vlaknenega ovoja (iz gr. *meta* »potem«, »nato«; gr. *protos* »prvi«). Tipe žil za 52 vrst iz 14 rodov sta opisala Grosser (1971) ter Grosser in Liese (1971, 1973). Žile na periferiji bila so manjše in številnejše, le z nekaj parenhima med njimi. Centripetalno postajajo žile večje in so bolj razmaknjene. Velikost žil se zmanjšuje akropetalno (tj. v smeri proti vrhu: gr. *akron* »konica« in lat. *petere* »težiti«). Glede na večji delež vlaken na periferiji bila, je višja tudi gostota in tlačna trdnost bambusovine. Ustanovitvena rast (»establishing

growth«) pri bambusih in številnih rizomskih enokaličnicah vključuje razvoj vse širših zračnih osi s simpodijskim razvejevanjem podzemnega rizomskega sistema, pri čemer je vsak naslednji vejni red v končni fazi širši od starševske osi, na kateri je nastal. Slednjič doseže rastlina končni premer, kot je značilen za vrsto. Tako lahko nastanejo bili, debeli do 30 cm in visoki do 40 m (prim. Halle, Olderman, Tomlinson 1978).

»Les« bambusov je zaradi močno ojačanih žil zgrajen po principu armiranega betona in zato zelo trden in upogljiv. Debelostena lignificirana vlakna poleg tega vsebujejo vsebujejo do 5 % silicijevega dioksida SiO_2 . Izrazita slaba lastnost bambusov pa je nižja naravna odpornost.

Bambusovina je anizotropna. Skrček je najmanjši v aksialni smeri, radialni skrček pa je nekoliko večji od tangencialnega! Literatura za *Phyllostachys edulis* (/Carrire/ Houzeau de Lahaie) in *P. bambusoides* (Siebold & Zucc.) navaja naslednje razmerje med aksialnim, radialnim in tangencialnim skrčkom 0,33 % : 6,65 % : 4,45 % (Higuchi 1989).

Bambusi so zelo pomembni z ekološkega in ekonomskega vidika. Zelo široko se uporabljajo v gradbeništvu in pohištveni industriji, predstavljajo pa tudi osnovno hrano za orjaškega pande – mednarodni simbol naravovarstvenikov. Bambusi cveto v zelo dolgih intervalih: 10-120 let. Pri tem je zelo zanimivo, da cvetejo istočasno (sinhrono), kar ima za posledico izginotje vrste v celotni regiji! Takšno ciklično cvetenje je zelo redko med cvetnicami. Botaniki si še danes ne znajo razlagati tega pojava. Po eni teoriji naj bi hkratna masovna proizvodnja semenja omogočila, da ga vsega ne pojedjo živali, po drugi teoriji pa naj bi množična proizvodnja peloda povečevala možnost širokega razširjanja v oddaljene, genetsko drugačne populacije. □

literatura

11. DeMason, Darleen A. 1983. The primary thickening meristem: definition and function in monocotyledons. *Amer. J. Bot.* 70:955-962.
2. Esau, K. 1977. *Anatomy of seed plants*. John Wiley & Sons, New York, etc.
3. Esau, K. 1965. *Plant anatomy*. John Wiley & Sons, Inc., New York, etc.
4. Fahn, A. 1974. *Plant anatomy*. 2. izd. Pergamon Press, Oxford, etc.
5. Foster, A. 1938. Structure and growth of the shoot apex in *Ginkgo biloba*. *Bull. Torrey Bot. Club* 65:531-556.
6. Grosser, D. 1971. Beitrag zur Histologie und Klassifikation asiatischer Bambusarten. *Mitt. BFH, Reinbek* 85:1-321.
7. Grosser, D., Liese, W. 1971. On the anatomy of Asian bamboos, with special reference to their vascular bundles. *WoodSci. technol.* 5:290-312.
8. Grosser, D., Liese, W. 1973. present status and problems of bamboo classification. *J. Arnold. Arboretum* 54:293-308.
9. Halle, F., Oldeman, R.A.A., Tomlinson, P.B. 1978. *Tropical trees and forests*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
10. Higuchi, T. 1989. Bamboo. V: *Consise encyclopedia of wood and wood-based materials*, izd. A.P. Schniewind, 59-62. Pergamon Press: Oxford, etc.
11. Jurzitza, G. 1987. *Anatomie der Samenpflanzen*. Thieme.
12. Kausmann, B. 1969. *Botanik für Landwirte*. Gustav Fischer Verlag, Jena.
13. Lack, A.J. in Evans, D.E. 2002. *Plant biology*. BIOS Scientific Publishers Ltd.
14. Liese, W. 1998. The anatomy of bamboo culms. *Techn. Rep. International Network for Bamboo and Rattan*, Vejling, Eindhoven, New Delhi.
15. Mauseth, J.D. 1988. *Plant anatomy*. The Benjamin/Cummings Publishing Company, Inc., Menlo Park/California, etc.
16. Schmidt, A. 1924. Histologische Studien an phanerogamen Vegetationspunkten. *Bt. Arch* 8:345-404.
17. Siopongco, J.O., Rojo, J.P., Mosteiro, A.P., Rocafort, J.E. 1989. Coconut wood. V: *Consise encyclopedia of wood and wood-based materials*, izd. A.P. Schniewind, 59-62. Pergamon Press: Oxford, etc.
18. Strasburger et al. 1991. *Lehrbuch der Botanik*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, etc.
19. Tomlinson, P.B., Zimmermann 1967. The »wood« of monocotyledons. *Bull. Int. Ass. Wood Anatomists* 2:4-24.
20. Torelli, N., Trajković, J. 2003. *Dracaena mannii* Baker – physical, mechanical and related properties. *Holz als Roh- und Werkstoff* 61:477-478.
21. Troll, W., Höhn, K. 1973. *Allgemeine Botanik*. 4. izd. Enke, Stuttgart.
22. Zimmermann, M.H., Tomlinson, P.B. 1969. The vascular system in the axis of *Dracaena fragrans* (Agavaceae). 1. Distribution and development of primary strands. *J. Arnold. Arb.* 50:370-383; 2. Distribution and development of secondary vascular tissues. *J. Arnold. Arb.* 51:478-491.
23. Zimmermann, M.H., Brown, C.L. 1971. *Trees – structure and function*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.