

UDK: 630*81:575.8

Pregledni znanstveni članek (*Review Scientific Paper*)

Evolicija lesnih rastlin (II.)

Izvor in razvoj kritosemenk in njihovega lesa

Evolution of woody plants (Part II.)

Origin and development of the angiosperms and their wood

N. Torelli¹

Izveček:

Prehod od gimnosperm k angiospermam se je izvršil med juro in spodnjo kredo. Najzgodnejši fosili angiospermov listov in lesa datirajo izpred 125-130 milijonov let. Najstarejši znani fosil cveta je star približno 120 milijonov let. Enokaličnice in dvokaličnice so se ločile v dve evolucijski liniji pred manj kot 120 milijoni let. Trahejni členi so se razvili iz traheid in so po izvoru polifiletski. Opisani so poglobljeni trendi lesne evolucije, prav tako znaki, ki so v zvezi s temi trendi, in znaki, ki niso v zvezi z njimi. Skrajševanje fuziformnih kambijevih inicialk pri angiospermah je spremljalo zunajkambijsko podaljševanje vlaken. Diskutiran je prehod iz lesnega tipa stebela v zelnotelega.

Ključne besede: angiosperme, les, evolucija

Abstract:

Transition from gymnosperm to angiosperm occurred during the Jurassic and lower Cretaceous Periods. The earliest fossils of angiosperm leaves and wood date to about 125-130 million years. The oldest known fossil flower is about 120 million years old. Monocots and dicots separated into two evolutionary lineages less than 120 million years. Vessel elements evolved from tracheids and are polyphyletic in origin. Major trends of xylem evolution as well the features related and not related to this trends are described. Shortening of fusiform cambial initials in angiosperms was accompanied by the extracambial intrusive elongation of fibres. The transition from the woody stem to the herbaceous type is discussed.

Key words: angiosperms, wood, evolution

V prvem delu (Torelli 1998, Les 50: 205-208) je bil poudarjen izjemen pomen progimnosperm (odd. Progymnospermophyta). Na sliki 1 je prikazan verjeten filogenetski položaj obeh njihovih redov: Aneurophytales in Archaeopteridales. Tedaj se je razvil bifacialni vaskularni kambij z neomejenim rastnim potencialom, ki je produciral navznoter kompakten monoksilni sekundarni ksilem (les brez trahej) z malo parenhima in navzven sekundarni floem. Sekundarni ksilem arheopterisa (*Archaeopteris*) je bil skoraj povsem podoben lesu današnjih konifer. Bil je iz podolgovatih traheid, večinoma z okroglimi obokanimi piknjami v radialnih stenah, z malo ali nič aksialnega parenhima. Trakovi so bili visoki, večinoma eno- in dvoredni iz ležečih parenhimskih celic, pri nekaterih vrstah s trakovnimi traheidami.

Manjkali so le smolni kanali. Omenili smo tudi, da so tudi likofiti (*Lycophyta* ali *Microphylophyta*), npr. pečatnikovec (*Sigillaria*), luskavec (*Lepidodendron*) in *Stigmaria* ter sfenofiti (*Sphenophyta* ali *Arthrophyta*), npr. *Sphenophyllum*, prav tako imeli vaskularni kambij, ki pa je imel "hudo" pomanjkljivost, saj se njegove inicialke niso mogle deliti antiklino (tj. s stenami pravokotno na deblo) in tako producirati nove fuziformne inicialke. Rastle so samo v dolžino. Kambij zato ni mogel neomejeno slediti debelitvi debela. S povečevanjem obsega debela so se inicialke tangencialno raztegovale hkrati pa so se zaradi dolžinske rasti vrivale druga med drugo. Na ta način se je število inicialk na določenem nivoju debela sicer povečevalo, vendar pa je celotno število inicialk ostalo enako (Mauseth 1991, str 221). Poleg tega je njihov kambij produciral le malo sekundarnega floema ali nič (unifacialni kambij). Red Archaeopteridales je prednik storžnjakov

(konifer), red Aneurophytales pa praproti semenk (Pteridospermales), sagovcev in gnetovcev (*Gnetophyta*), izumrlih cikadeoid (*Cycadeoidophyta*) in morda angiosperm. Današnje gimnosperme so rezultat več evolucijskih linij, od katerih je vsaka klasificirana kot oddelek (divisio) ali deblo (phylum), zato postaja delitev semenk na gimnosperme in angiosperme z znanstvenega vidika sporno (Mauseth 1988, str. 3). Tudi evolucija semena ima svoj začetek pri gimnospermah, najprej z zadržanjem megaspore in nato s tvorbo integumenta (Mauseth 1995). Kot je bilo že omenjeno, ima heterosporija poseben pomen pri kopenskih rastlinah, saj je potreben osnovni pogoj za evolucijo semena. Progimnosperma *Chauleria* (domnevno iz reda Aneurophytales) iz srednjega devona izpred približno 390 milijonov let, je že bila heterosporijska. Predstavniko nekoliko mlajših predstavnikov Archaeopteridales iz zgornjega devona izpred 360 milijonov let

¹ Dr., Oddelek za lesarstvo, Biotehniška fakulteta, Univerza v Ljubljani, Ljubljana, Slovenija

so že imeli različne mikro- in megasporangije. *Archaeopteris halliana* je imel po več megaspor v vsakem megasporangiju, medtem ko je imela *Archaeosperma arnoldii* megasporangij z eno samo megasporo. Megasporangij je obdajal integument z veliko mikropile (mikropile, vrzel v integumentu, skozi katero prodre pelodni mešiček med oploditvijo) (Mauseth 1995, str. 679).

Prehod od gimnosperm k angiospermam je bil postopen. Danes menijo, da so imele mnoge gimnosperme v juri (pred približno 180 milijoni let) že nekaj angiospermских znakov. Skoraj vsi ti predstavniki so danes izumrli, nekaj pa jih je produciralo linije, ki obstajajo še danes, kot so gnetofiti in angiosperme. Koliko linij je bilo udeleženi pri nastanku angiosperm?. Botaniki se večinoma nagibajo k mnenju, da gre za eno samo in da so angiosperme monofiletske. Tej podmeni v prid naj bi govorila dvojna oploditev, cvetovi in razvojna plastičnost. Ti znaki oz. lastnosti naj bi se razvili oz. nastali le enkrat v rastlinski evoluciji (Mauseth 1995, str. 709).

Večina paleobotanikov domneva, da se je prehod med gimnospermami in angiospermami izvršil v juri in spodnji kredi. Prvi fosilni listi, ki nedvomno pripadajo angiospermam, datirajo iz spodnje krede (izpred 130 milijonov let). Bili so to tako listi dvokaličnic kot tudi enokaličnic.

Domnevajo, da so bile prve angiosperme lesni grmi, ki so uspevali na sončnih in suhih rastiščih. V procesu kasnejše diverzifikacije so se razvile tako masivne lesne rastline kot tudi manjše zelnote (tj. brez kambija in sekundarnega ksilema). V zgornji kredi so angiosperme spektakularno prevladale. Pestrost rastlinskih združb se je dramatično povečala. Bistvena dejavnika sta utegnili biti opravevanje z insekti in izpraznitev habitatov po recesiji gimnosperm (dinozavska hipoteza?!). Prvi opravevalci so bili verjetno hrošči, kasneje pa so angiosperme privlačile metulje in čebele (prim. npr. Moore et al. 1998, str. 747). Takšni medsebojni vplivi so od-

ločilno prispevali k diverzifikaciji rastlinskega sveta in prevladi angiosperm, kot jo poznamo še danes.

Najstarejši cvet pripada 120 milijonov let stari Koonwarrski angiospermi, ki so ga odkrili 1986 v Avstraliji (prim. npr. Moore et al. 1998, str. 743). Tako naj bi bili videti predniki cvetnic: majhni, z rizomi, s sekundarno rastjo, z majhnimi reproduktivnimi organi in z enostavnimi, nepopolnimi cvetovi s kompleksi braktej (krovnih listov) na bazah. Ker ima Koonwarrska angiosperma znake tako enokaličnic kot tudi dvokaličnic, se zdi možno, da sta se obe skupini ločili pred manj kot 120 milijoni let. Kot zanimivost omenimo, da hipoteza molekularne ure razcep med eno- in dvokaličnicami postavlja še za 200 milijonov let nazaj. Do njega naj bi potemtakem prišlo pred 320 milijoni let! Tega pa paleontologi preprosto ne morejo razumeti. Napaka? (Po hipotezi molekularne ure je obseg različnosti med dvema sekvencama nukleinske kisline sorazmerna času, ki je pretekel od skupnega predniškega gena). Bo sledilo presenečenje kot v primeru progimnosperme *Archaeopteris*?

Najstarejši les, za katerega se zdi, da je pripadal angiospermi, prihaja iz Japonske in je približno 125 milijonov let star. Fosili, ki zanesljivo pripadajo lesu angiosperm pa so stari pribl. 120 milijonov let (Mauseth 1995, str. 710). Čeprav prvi fosili angiosperm niso mnogo starejši od 130 milijonov let, so angiosperme verjetno nastale precej prej, morda pred 200 milijonov let. Tako starih fosilov ne poznamo, morda zato, ker naj bi se prve angiosperme razvile v suhih hribovitih predelih, ki niso ugodni za fosilizacijo (Moore et al., str. 747).

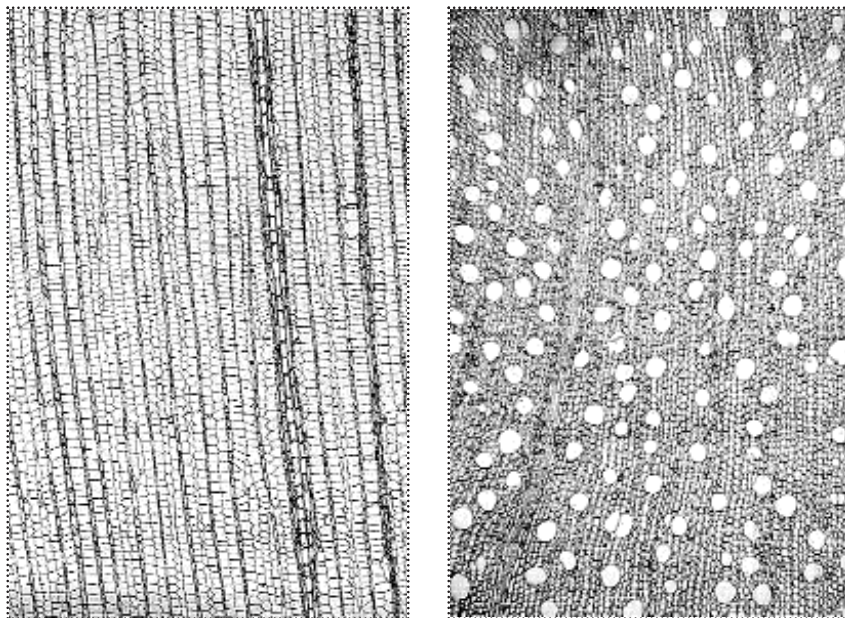
V spodnji in srednji kredi so bile angiosperme splošno razširjene. Modernih rodov takrat verjetno še ni bilo, pač pa njihovi predniki, torej predniki npr. topolov, hrastov itd.

Po čem se angiosperme ločijo od gimnosperm. Glavna razlika je pojav plodnih listov ali karpelov. Z gnetofiti (rodovi *Ephedra*, *Gnetum* in *Welwitschia*) pa jih družijo dvojna oploditev

(različno od angiosperm pri gnetofitih dvojni oploditvi ne sledi tvorba endosperma). Nadaljnje podobnosti so še: cvetovom podobni sestavljeni strobili, trahejni členi v sekundarnem ksilemu, izguba arhegonijev in izguba protalijskih celic v pelodnem zrnu. Zelo blizu angiosperm so tudi izumrli cikadeoidi (Cycadeoidophyta). Nekoč so jih imeli za prednike angiosperm. Razlogov za to je več: mikrosporangiji in semenske zasnove se pojavljajo v istem storžu. Takšen razpored stimulira nastanek popolnega cveta, tj. cveta s prašniki in plodnimi listi, ki je najbolj razširjen tip pri angiospermah (Koonwarrska angiosperma je imela nepopolne cvetove!). Semenske zasnove cikadeoidov so domnevno imele linearne tetrade (štiri spore v vrsti) v megasporangijih, kar je sicer značilnost angiosperm (Moore et al. 1998, str. 747). Zelo verjetno so se angiosperme razvile pred cikadeoidi in gnetofiti. Cvetovi naj bi nastali pri izumrlem bisporangijskem predniku, ki je hkrati tudi prednik cikadeoidov in gnetofitov. Glede na starost fosilnega zapisa cikadeoidov bi to pomenilo, da so se angiosperme pojavile pred vsaj 200 milijoni let (Moore et al., str. 753).

Nas, lesarje, zanima predvsem evolucija lesa. Z vidika zgradbe lesa ločimo pri listavcih dve poglaviti razvojni smeri. Prvo predstavljajo vrste družin brez trahej: Amborellaceae (Monimiaceae), Chlorantaceae, Tetracentraceae, Trochodendraceae in Winteraceae, ki se po zgradbi lesa bistveno ne ločijo od fosilnih in recentnih gimnosperm, saj opravljajo traheide tako vaskularno kot mehansko funkcijo. Za drugo razvojno smer je značilen pojav trahej. Te rabijo pretežno prevajanju vode, medtem ko traheide s postopno redukcijo obokanih pikenj vse bolj prevzemajo mehansko funkcijo.

Med evolucijo listavcev so se uveljavili taksoni, pri katerih je prišlo do deliteve dela, t.j. taksoni, ki imajo specializirane elemente za opravljanje prevajalne (trahejni členi) kot tudi mehanske funkcije (vlakna). Superornost takšnega, kvalitativno novega zgradbenega principa se kaže v popolni prevladi vrst s trahejami in njihovi raznoteri ksilotomski zgradbi. Ta



Slika 1. (a) Prečni prerez *Drimys winteri* (Winteraceae), angiosperme brez traheid in (b) prečni prerez *Gnetum gnemon* (Gnetales), gimnosperme s trahejami

raznoterost se odraža tako v velikosti in obliki elementov, kot tudi v njihovem deležu.

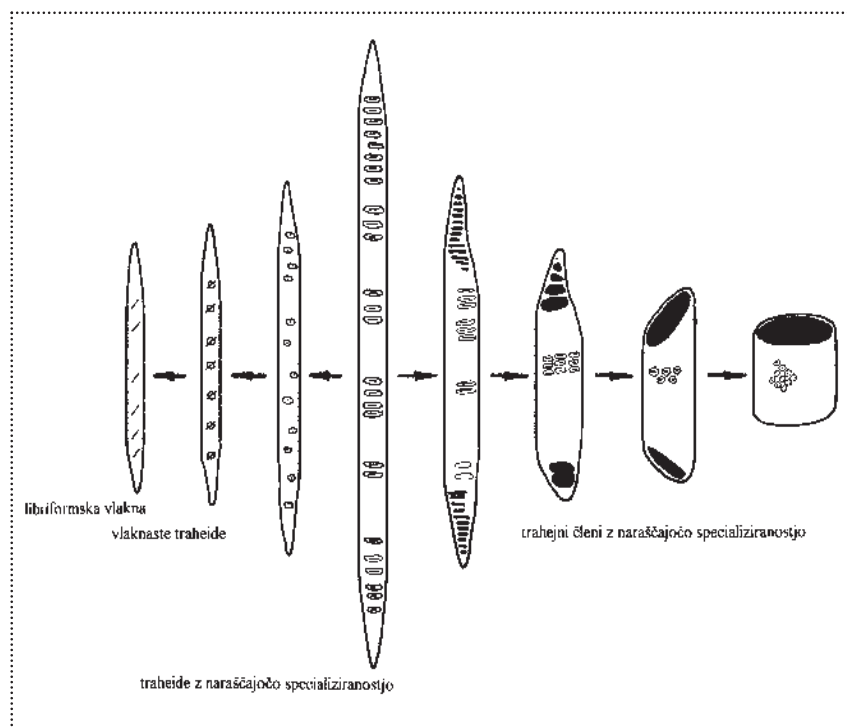
Splošne evoliucijske trende v lesni anatomiji sta formulirala Bailey & Tupper (1918) in jim pravimo kar Bailejevski koncepti. Kasneje so jih potrdili in razširili (povzetek literature npr. pri Carlquistu (1988) in Baasu (1986)). Sprva sta bili vaskularna in mehanska funkcija tesno povezani. Primer so rastline brez trahej, npr. storžnjaki. Kasneje se je vse bolj uveljavljala delitev dela oz. specializacija. Osnovno tkivo najbolj naprednih angiosperm sestavljajo visoko specializirana mehanska libriformska vlakna in trahejni členi (npr. jesen). Sicer pa je najbolj pomembne vidike ksilemske evolucije lesnih dvokaličnic mogoče strniti v naslednje: iz breztrahejnih kritosemenk (slika 1a) so nastale vrste z difuzno razporejenimi, pretežno solitarnimi trahejami z lestvičastimi perforacijami (perforiranimi ploščicami) in vlaknastimi traheidami z velikimi obokanimi piknjami. Nadaljnja specializacija je vključevala redukcijo obokane piknje in nastanek libriformskega vlakna ter eliminacijo lestvičaste perforirane ploščice (slika 2).

Omeniti je treba, da pri recentnih pterofitih, ki nimjo kambija (razen pri Ophioglossaceae), dolžine traheid ne

določa evoliucijski status (položaj), pač pa stopnja elongacije (podaljševanja) v organu, kjer jih najdemo (Carlquist 1988, str. 315). Podobno je z enokaličnicami. Tudi pri njih je dolžina traheid in trahejnih členov odvisna od elongacije organa. Pri storžnjakih in

ginku dolžina traheid ustreza velikosti drevesa ali grma. Traheide so kratke v klicah, v deblu pa vse daljše. Dolžine traheid v vejah so približno v razmerju z njihovo debelino (Carlquist 1988, str. 316). Tudi pri storžnjakih potemtakem ni zveze med dolžino traheid in filetskim statusom. Izjema je morda aravkarija. Pri breztrahejnih kritosemenkah je dolžina prav tako v korelaciji z dolžino debla.

Očitno pa so se razmere povsem spremenile s pojavom trahejnih členov. Ti so približno tako dolgi kot fuziformne kambijeve inicialke, iz katerih so nastali (njihova ekstrakambijalna oz. postkambijalna rast v dolžino je neznatna, velika pa je v prečni smeri!). Skrajševanje fuziformnih inicialk pomeni enega osnovnih trendov v lesni evoluciji. Z napredujočo ksilemsko specializacijo so se skrajševale kambijeve inicialke in z njimi dolžina trahejnih členov. Skrajševanje inicialk in trahejnih členov je spremljalo progresivno ekstrakambijalno podaljševanje vlaken. To je omogočilo velike razlike v velikosti in obliki kambijevih derivatov. Relativen porast dolžine



Slika 2. Povzetek glavnih evoliucijskih trendov (puščice) perforiranih in neperforiranih elementov v lesu kritosemenk; **desno:** progresivna specializacija trahejnih členov: členi postajajo vse krajši, iz lestvičaste, močno nagnjene perforirane ploščice se razvije bolj vodoravna in enostavna enostavna; **levo:** progresivna specializacija vlaken od traheide do libriformskega vlakna: vlakna postajajo vse krajša, obokane piknje pa vse bolj reducirane in maloštevilne. (Modificirano po Baileyu & Tupperju, 1918 in Baasu 1986).

vlaknen glede na dolžino fuziformnih inicialk znaša pri primitivnih listavcih, npr. pri ameriškem ambrovcu (*Liquidambar styraciflua*), 37 %, pri napredni robiniji (*Robinia pseudoacacia*) pa kar 412 % (Süß 1967).

Kaj je povzročilo skrajševanje inicialk? Morda sušnost. Krajši trahejni členi so mehansko trdnejši in lažje kljubujejo deformacijam zaradi tenzije v vodnih stolpcih. Krajši trahejni členi z več perforiranimi ploščicami na enoto dolžine bolje lokalizirajo zračno embolijo kot daljši, pa čeprav so perforirane ploščice enostavne (to sicer ni v skladu s prevladujočim mnenjem!). Antikline delitve v krajših fuziformnih inicialkah utegnejo potekati lažje. Ta trditev prav tako ni posebej prepričljiva, glede na to, da so inicialke pri koniferah mnogo daljše, pa vendar potekajo delitve brez posebnih problemov (prim. npr. Carlquist 1988, str. 318). Etažni kambiji imajo na splošno krajše fuziformne inicialke, vendar ni tesne zveze med etažnim kambijem in suhimi habitati C318. Dolžina trahejnih členov ni v zvezi z velikostjo rastline. Grmi kalifornijske flore imajo krajše člene kot drevesa. Zimmermann (1978) in Baas (1976) celo menita, da dolžina trahejnih elementov s funkcionalnega vidika ni pomembna, kar pa Carlquist (1988) zavrača. Skrajševanje fuziformnih inicialk se kompenzira z bolj ali manj izraženo intruzivno rastjo (odvisno od dosežene evolucijske stopnje).

Trahejni členi so se razvili iz traheid in so po svojem izvoru polifiletski. To pomeni, da se je sposobnost tvoriti perforacije razvila večkrat. Trahejni členi se pojavljajo pri drežici (*Selaginella*), preslici (*Equisetum*), pri štirih praprotilih (med njimi pri orlovi praprotili, *Pteridium aquilinum*) in pri treh zelo nenavadnih golosemenkah (*Ephedra*, *Gnetum* in *Welwitschia*) (slika 1).

Z izjemo nastetih primerov je razvoj trahej in perforiranih ploščic trdno vezan na evolucijo kritosemenk. Vendar se znotraj angiosperm niso razvile traheje, dokler se niso pojavile dvokaličnice (Bailey, 1966, Cheadle, 1953). Še danes obstaja pet družin brez trahej, ki jih štejemo med primitivno

breztrahejne (angl. primitively vesselless) (Mauseth 1988, str.123): Amborellaceae (Monimiaceae), Chloranthaceae (rod *Sarcandra*), Tetracentraceae, Trochodendraceae in Winteraceae).

Nekateri spet menijo, da so imeli predniki angiosperm traheje in da so našete družine sekundarno brez trahej (tj., da so izgubile sposobnost tvoriti traheje). Tako Young (1981) trdi, da če bi bile primitivne angiosperme brez trahej, potem bi morale traheje pri angiospermah nastati kar desetkrat, če bi želeli opravičiti njihovo današnjo porazdelitev oz. razširitev! Carlquist (1983) pobija to tezo in meni, da so imele prvotne kritosemenke le traheide (Mauseth 1988, str. 123). Žal nimamo fosilnega zapisa zgodnjih angiosperm, ki bi pomagali razumeti nastanek trahejnih členov. Kaže, da so ozki in dolgi trahejni členi, ki so zelo podobni traheidam, reliktno primitivni. Pri takšnih trahejnih členih pogosto nastopajo zelo poševne lestvičaste (skalariformne) perforirane ploščice, iz česar je mogoče sklepati, da so nastali iz lestvičasto učvrščenih traheid. Od tod je šel razvoj proti kratkim, širokim trahejnim členom z vodoravnimi enostavnimi perforiranimi ploščicami, kar ni sporno (Bailey, 1953; Cheadle, 1953; Fahn, 1982) (slika 2).

Zgradbene značilnosti angiospermskih cevni elementov, ki so osnova za preučevanje njihove evolucije, so naslednje (prim. Fahn 1974, str. 126):

1. Srednja dolžina traheid pri *Trochodendronu*, dvokaličnici brez trahej, je 4.350 mm. Trahejni členi pri naprednejših vrstah so znatno krajši. Na splošno velja, čim krajši so trahejni členi, bolj napredni so.
2. Premer traheid je manjši od premera trahejnih členov.
3. Stena tipične traheide je tanka in je enako debela po vsem obodu. To lastnost lahko opazujemo tudi pri primitivnih trahejnih členih.
4. Poševne in dolge perforirane ploščice z veliko perforacijami so pri-

mitivne, medtem ko so enostavne, horizontalne najbolj napredne.

5. V prečnem prerezu so traheide in primitivni trahejni členi oglati, napredni pa krožni.
6. Lestvičast razpored pikenj velja za primitivnega. Razvoj je šel prek vmesnih oblik, kjer se lestvičaste pikenje pojavljajo skupaj s krožnimi in eliptičnimi do oblik s samo krožnimi ali eliptičnimi piknjami. Nasproten razpored, kjer so pikenje razporejene v vzporednih nizih, je primitivnejši od izmeničnega razporeda, kjer so pikenje razporejene vzdolž bolj ali manj helikalnih linij. Pojav spiralnih oz. helikalnih odelitev je napreden znak.

Cheadle (1953) je povzel domneven izvor in specializacijo trahejnih členov pri dvokaličnicah in enokaličnicah. Za dvokaličnice je ugotovil naslednje:

1. 10 lesnih rodov nima trahej. Pripadajo petim družinam: Chloranthaceae, Winteraceae, Tetracentraceae, Trochodendraceae in Monimiaceae.
2. 52 botaničnih družin od skupno 147, ima izključno lesne predstavnike. Te družine vsebujejo eno ali več vrst, ki imajo le lestvičasto perforirane trahejne člene (npr. Betulaceae, Magnoliaceae).
3. Od 82 družin, ki imajo lesne in zelne predstavnike, le 7 družin vsebuje eno ali več vrst z izključno lestvičasto perforiranimi trahejnimi členi.
4. Zelnote rastline z lestvičastimi perforacijami so našli le v petih družinah, pa še v teh primerih je perforirana ploščica kratka z malo perforacijami (torej ni preveč primitivna).
5. Od preostalih družin z izključno zelnatimi predstavniki ima 61 družin predstavnike s samo enostavnimi perforacijskimi ploščicami, pri 20 družinah pa so naleteli priložnostno na trahejne člene z lestvičastimi perforiranimi ploščicami.

Sledi, da so se pri dvokaličnicah traheje pojavile najprej pri lesnih rastlinah v sekundarnem ksilemu in kasneje v primarnem ksilemu. Razvile naj bi se neodvisno večkrat, saj najdemo breztrahejne predstavnike v več družinah. Zaradi naprednega značaja trahej v zelnatih rastlinah si je težko predstavljati, da bi se lesne rastline razvile iz zelnatih. Traheje naj bi se torej najprej pojavile v sekundarnem ksilemu in šele kasneje v metaksilemu. Specializacija je torej postopoma napredovala iz sekundarnega v primarni ksilem. Lahko domnevamo, da so se zelnote rastline razvile iz lesnih z redukcijo kambijeve aktivnosti šele po

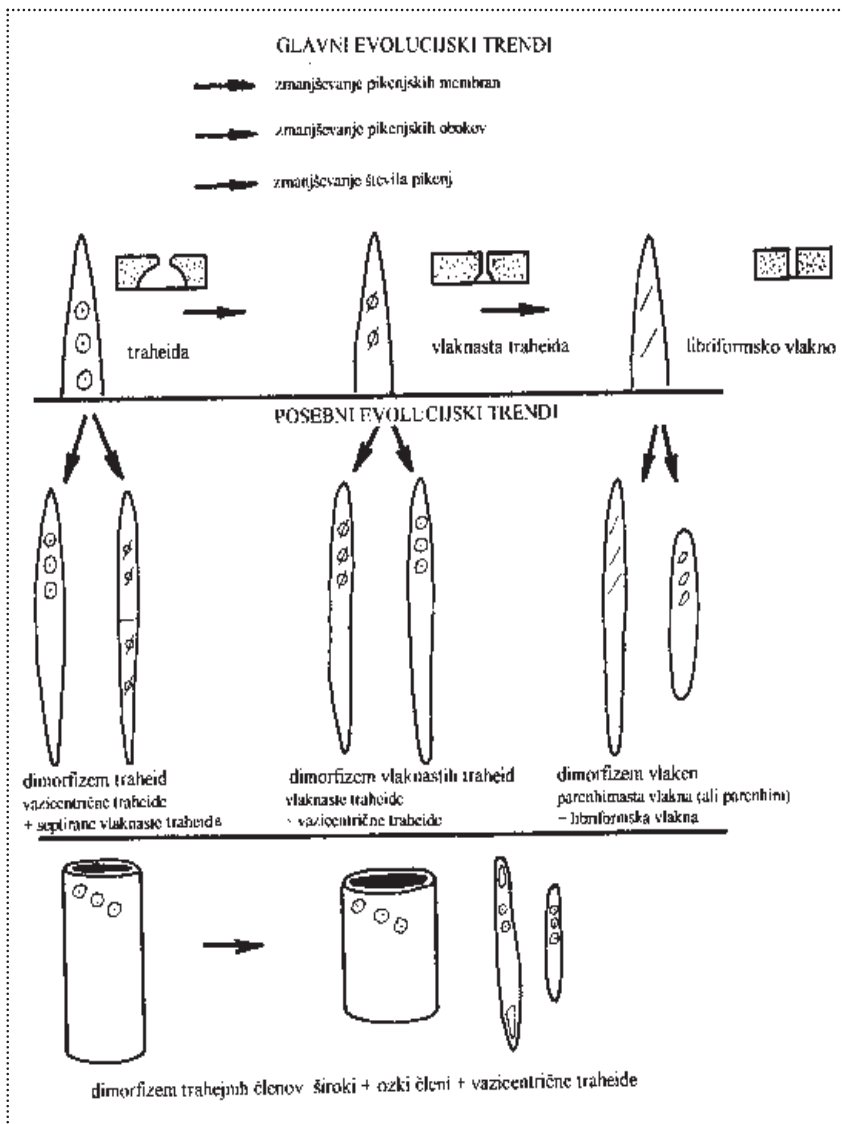
nastanku trahejnih členov.

Iz preučevanja enokaličnic je zaključil, da so traheje najprej pojavile v koreninah in šele nato v steblih in listih. Enokaličnice naj bi imele več tipov trahejnih členov, vsakega na drugačni evolucijski stopnji in vsak naj bi se razvijal neodvisno. (Mauseth 1988, str. 124). Danes to gledanje nekoliko težje sprejemamo. Vse celice rastline imajo enak set genov. In vse celice v rastlini, ki se začno diferencirati v trahejne člene, imajo enak potencial. Navzočnost dimorfnih perforiranih ploščic to potrjuje. Bolj logična razlaga za to, da imajo različni deli rastline

različne tipe trahejnih elementov in perforiranih ploščic zaradi različnih potreb za transport vode. Nevarnost kavitacije zaradi tenzije ni enaka pri nizkih mladih rastlinah in visokih odraslih. Seveda pa so ti koncepti v anatomiji relativno mladi in jih starejši raziskovalci niso upoštevali. Razmišljali o le z vidika največje prevodnosti. Širši elementi z velikimi perforacijami naj bi bili bolj idealni. Trahejni elementi, ki niso bili takšni so bili reliktni (različni evolucijski nivoji znotraj iste rastline!). Tako je Bailey (1944) menil, da je primarni ksilem refugij primitivnih značilnosti, ne pa, da je visoko prilagojen za potrebe klic, listov, cvetov plodov in ravnih vršičkov korenin poganjkov. V osnovi pa Baileyevski principi ostajajo.

Specializacija v smeri vlaken se kaže v napredujoči redukciji obokanih pikelj (slika 3) in skrajševanju.

Lesovi brez trahej imajo traheide z gosto zbitimi obokanimi pikljami. S pojavom trahej so traheide zgubile funkcijo primarnega prevajalnega tkiva, vendar so zadržale velik pomen, ker zagotavljajo prevajalno varnost, npr. v razmerah sušnosti (Casuarinaceae) ali zmrzali (Cornaceae). Lahko bi rekli, da so traheide zaradi majhne dolžine (povprečno 3.500 mm) in majhnih (notranjih) premerov (pribl. 25 mm) varnostni cevni elementi. Dejavniki, ki zmanjšujejo možnost kavitacije so selektivno koristni. Adhezija med vodo in celično steno daje vodi dodatno trdnost, ki zmanjšuje možnost kavitacije in s tem prekinitve vodnega toka. V tem pogledu so ozki elementi, kot so traheide, v izraziti prednosti. Učvrstijo se praktično vse vodne molekule, tudi tiste v sredici vodnega stolpca. V širokih cevnih elementih ostanejo molekule v sredini prosto gibljive in elementi prej kavitirajo. Stenska učvrstitev vodnih stolpcev je pomemben dejavnik pri transportu vode v krošnje najvišjih dreves (do 150 m). Vodni stolpci v kovinskih ali steklenih kapilarah ne bi bili tako trdni, saj izostane učvrščujoči učinek zaradi celičnih sten. Na sušnih rastiščih (npr. vroča južna in jugozahodna skalna pobočja, Mediteran) kjer vode zmanjkuje, je vodni stres običajen.



Slika 3. Smeri evolucije neperforiranih cevni elementov. Značilna je delitev dela na prevodno bolj učinkovite elemente in mehansko trdnije elemente (libriformska vlakna). Možne so še druge smeri. Dimorfizem (pojav dveh oblik) vlaken vodi k nastanku parenhimskih pasov v lesu, dimorfizem trahej pa k vlaknastim trahejnim elementom; možni rezultat takšnega procesa je vazicentrična traheida. Dimorfizem traheid in vlaknastih traheid predstavljata alternativne poti, po katerih lahko nastanejo vazicentrične traheide (Risba po Carlquistu 1988, str.109).

Tukaj pomenijo ozke traheje in še zlasti traheide selektivno prednost. Prednost je tudi majhna dolžina v primerjavi s trahejami (ki so lahko dolge tudi več metrov!). Zaradi velike površinske napetosti se embolija ustavi v drobnih porah pikenjske membrane. Izprazni se le traheida, kjer je prišlo do kavitacije. Če kavitira trahejni člen, se embolija razširi po vsej traheji! Med kserofite (rastline, ki uspevajo v sušnih razmerah sodijo tudi iglavci (struktura njihovih listov, iglic, neposredno potrjuje njihov kserofitski karakter v času nastanka in razvoja (Mauseth 1995, str. 343). Nasprotno pa imajo tropske rastline, ki rastejo v razmerah dobre oskrbe z vodo, široke traheje, saj učvrstitev vodnih stolpcev ni potrebna. Rastline zmernega pasu imajo navadno dovolj vode v začetku vegetacijskega obdobja in tedaj tvorijo široke traheje. Poletje je bolj suho, zato ima kasni ali poletni les ožje traheje ali celo samo traheide. Med sušnim poletjem, ko se tenzija v vodnih stolpcih močno poveča, širši elementi kavitirajo. Podoben učinek kot poletna suša imajo tudi zmrzovanje, vibracije v vetru in insekti, ki vrtajo v les. V kavitirane traheje nekaterih listavcev lahko vraščajo parenhimske celice v obliki til (če velikost pikenj, zlasti med trakovi in trahejami to dovoljuje) in jih blokirajo. Drugod lahko izpraznjene cevne elemente zapolnijo gume in smole. Kavitacija in dreniranje lesnega tkiva utegne imeti pomembno vlogo pri ojedritvi.

V širšem smislu sodijo med vlakna traheide gimnosperm ter vlaknaste traheide in libriformska vlakna lesnih angiosperm. V ožjem smislu uvrščamo med vlakna le vlaknaste traheide in libriformska vlakna, ki imajo debelejšo steno in bolj reducirane obokane piknje od traheid, iz katerih so se razvile (Esau 1965, str. 238). Najlažje si je predstavljati, da traheide, vlaknaste traheide in libriformska vlakna pomenijo kontinuum, pri čemer so traheide gosto posejane z različnimi obokanimi piknjami, medtem ko so obokane piknje pri libriformskih vlaknih povsem reducirane (enostavne) in maloštevilne. Vlaknaste traheide so v tem pogledu nekje vmes. Ker ni mogoče jasno ločiti traheid od vlaknastih tra-

heid in libriformskih vlaken, jih kolektivno imenujemo neperforirani cevni elementi (Bailey 1936, IAWA 1964, Carlquist 1988).

Ne sme nas zato presenetiti, če različni avtorji opisujejo osnovno tkivo npr. bukke različno. Po Grosserju (1977) naj bi bilo osnovno tkivo pretežno iz libriformskih vlaken, vlaknastih traheid naj bi bilo manj, "tu in tam pa se pojavljajo tudi traheide". Po Schweingruberju (1990) naj bi bilo osnovno tkivo bukovega lesa iz vlaknastih traheid. Še več, Braun (1963) meni, da naj bi bilo osnovno tkivo bukovega lesa, tako kot pri iglavcih in še nekaterih listavcih, iz traheid. Jayme in Azolla (1964) spet navajata, da ima bukovina od 0,4 do 1,2 % traheid, Schulz (1957) pa od 3,2 do 9,0 %. Grosser (1977) poudarja, da je razmeroma visok ocenjeni delež traheid posledica metode. Schulz je namreč določeval delež traheid na prečnem prerezu, kjer pa ni mogoče zanesljivo ločiti ozkih trahej in konice širših trahej od traheid. To seveda ne spremeni bistva problema. Metcalfe in Chalk (1950) namesto izraza neperforirani cevni elementi uporabljata izraz vlakno in ga nato opredelita, npr. "vlakno z enostavnimi piknjami". Baas (1986) loči pri angiospermah le dve kategoriji: vlaknaste traheide in libriformska vlakna. Razločevalni kriterij je premer pikenjske votline, ki ga je postavil na 3 mm. Baas (1986) in Reinders (1935) omejujeta izraz traheida le na traheide sekundarnega ksilema storžnjakov, gnetofitov in ginka. Podobno sta izraz traheida omejila tudi Metcalfe in Chalk (1950). Ta doslednost pa prinaša težave.

Bailey (1936) je razlikoval traheido od vlaknaste traheide v filogenetskem smislu (traheide so bolj primitivne od vlaknastih traheid). Baileeyeve traheide kritosemenk so identične s traheidami gimnosperm in breztrahejnih angiosperm.

Traheide lahko definiramo kot celice oz. neperforirane cevne elemente, ki so gosto posejani s povsem obokanimi piknjami in ki so zato usposobljeni za prevajanje. Vlaknaste traheide ne prevajajo ali vsaj v večji meri ne. So

neperforirani cevni elementi z manj piknjami, njihove piknje pa imajo manjši premer in manjšo širino oboka. Carlquist (1984) navaja dokaze, da traheide prevajajo, vlaknaste traheide in libriformska vlakna pa ne.

1. Traheide kot edini neperforirani cevni element zmanjšujejo tendenco grupiranja trahej (traheide so pomožni prevajalni sistem, ki v svoji učinkovitosti prekaša grupiranje trahej).
2. Vazicentrične traheide (kjer jih je veliko), prav tako zmanjšujejo težnjo po grupiranju trahej.
3. Pri tipu branike (tip 5), kjer so traheje v kasnem lesu redke ali jih ni, so traheide učinkovit prevajalni sistem; takšnih branik ni v lesu z vlaknastimi traheidami in libriformskimi vlakni (razen če ni vazicentričnih traheid).
4. Pri golosemenkah in breztrahejnih kritosemenkah ne obstaja težnja po nastajanju vlaknastih traheid poleg traheid ali namesto njih; če bi bile vlaknaste traheide učinkovite prevajalne celice, potem bi lahko pričakovali njihov pojav v breztrahejnih skupinah.
5. Nepričakovano visoko število lesnih dvokaličnic v puščavah, Sredozemlju in v gorah ima traheide. Očitno zaradi varnostnih razlogov (embolija se ne širi iz celice v celico!). Na drugi strani pa kaže to na njihov prevajalni karakter. Vlaknastih traheid je v tej flori izrazito malo.
6. V lesovih s traheidami se trahejni člani filetsko niso skrajševali, pač pa pri lesovih z vlaknastimi traheidami ali libriformskimi vlakni. Očitno so traheide bolj učinkovit način doseganja prevajalne varnosti.
7. Lesovi z vlaknastimi traheidami kot osnovnim neperforiranim cevnim elementom utegne imeti še vazicentrične traheide. Če bi vlaknaste traheide učinkovito prevajale, bi bile vazicentrične traheide odveč.

sira) v ksilemu drugih delov rastline, če so se pojavile ustrezne mutacije (Mauseth 1988, str. 125). Ni tako ne navadno, če se značilnosti, ki so značilne za ksilem juvenilnih delov, pojavijo v ksilemu bolj zrelih delov, če se okolje spremeni in postanejo selektivno koristne. Ekspresija juvenilnega značaja v zrelem tkivu se imenuje pedomorfoza (paedomorphosis). Povsem neznan vidik je mehanizem, ki določa dolžino trahej (ne trahejnih členov), saj njihova dolžina variira od nekaj cm do nekaj metrov. Ne poznamo mehanizma nadzora dolžine. (Mauseth 1988, str. 125).

Obstajajo tudi znaki, ki so le delno povezani z glavnimi trendi ksilemske evolucije, in znaki, ki niso (Carlquist 1988, str. 332-348).

Med znake, ki so delno povezani, sodijo:

1. razmerje med dolžino neperforiranih cevni elementov in dolžino trahejnih členov (podrobneje obdelano v poglavju Evolucija lesnih rastlin),
2. grupiranje trahej (por), prehod iz ogletega (angularnega) prereza traheje v ovalnega.

Znaki, ki niso v zvezi z glavnimi trendi ksilemske evolucije in so povezani z prevajalno učinkovitostjo in varnostjo, naj bi bili:

1. premer trahej,
2. dolžina trahej (ne trahejnih členov!),
3. gostota trahej,
4. branike,
5. trahejni dimorfizem, vlaknsate traheje,
6. prevajalna površina,
7. helikalne skulpture,
8. pojav bradavic in izrastkov (angl. vesturing),

9. vazicentrične traheide,

10. vaskularne traheide.

Obstajajo še drugi znaki, ki prav tako niso v zvezi s poglobitimi trendi ksilemske evolucije (npr. mehanska trdnost, debelina neperforiranih cevni elementov, debelina sten trahejnih členov, odpornost proti škodljivcem) Slika 3 v članku Daljinski transport vode v lesu - vodni potencial, ki je bil objavljen v reviji LES 6/98 str 172, prikazuje načine doseganja prevajalne varnosti v sušnih razmerah, vendar ti znaki niso povezani z glavnimi trendi ksilemske evolucije.

Morda najpomembnejša značilnost razvoja v najmlajši zgodovini angiosperm je zmanjševanje ali popolno prenehanje kambijeve aktivnosti, ki je vodila do nastanka zelnatih oblik. Pri teh manjka sekundarna rast popolnoma ali pa je omejena le na eno ali dve vegetacijski dobi. Zelnatih predstavnikov angiosperm se pojavijo v večjem številu šele s spodnjim miocenom.

Zgodovina kenozojske paleoklime še ni zadostno raziskana. Zdi se, da so v miocenu in pliocenu v srednjih in višjih geografskih širinah zaradi selekcijskega pritiska neugodne klime nastale manjše rastline s skrajšano reproduktivno fazo, kar je slednjič privedlo do zelatega habitusa.

Mehanizem usihanja kambijeve aktivnosti in anatomsko dokazljiv postopen prehod od dokaj olesenelih zranih poganjikov ali lesenih stebelc k zelnatemu habitusu, se je dal doslej dokazati le na primerih recentnih rastlin. Dosedanje raziskave kažejo, da izhaja popuščanje kambijeve aktivnosti vselej iz pramenov listnih sledi, torej iz močno parenhimskega kambijevega območja, nato pa se postopoma širi na tiste dele kambijeve cone, ki producirajo predvsem vlakna.

Težnja, ki je slednjič privedla do prenehanja kambijeve aktivnosti, se da dokazati tudi na trakovih drevesnih rastlin. Na podlagi raziskav na recentnem materialu Chattawayeva (1949) meni, da je razvoj lesa potekal od (a) traheidalnega lesnega telesa brez tra-

kov prek (b) lesa s trakovi s stoječimi celicami, se nadaljeval s (c) lesom s heterogenimi trakovi s stoječimi in ležečimi celicami vse do lesa s (č) homogenimi trakovi z izključno ležečimi celicami. Huber & Mägdefrau (1953) sta to težnjo dokazala na fosilnem materialu.

Tako Chattawayeva (1949) kot tudi Huber & Mägdefrau (1953) sklepajo, da je bil možen takšen razvoj le, če tvori kambij v območju trakov manj celic kot drugod, ali drugače povedano, če je kambijeva aktivnost v območju trakov močno zavrta. Usihajoča kambijeva aktivnost, povezana z radialnim podaljševanjem trakovnih celic, se je v zgodovini rastlin ponovila pri vseh doslej preiskanih rastlinskih skupinah. Pri karbonskih kordaitih (Cordaitopsida) je razmerje med delitvenim tempom kambija v območju trakov in zunaj njega še 1:1. Pri lesovih oblikovnega rodu *Dadoxylon* iz zgornjega karbona 1:2, pri fosilnih najdbah istega rodu iz perma znaša razmerje 1:4-7 in pri recentnih aravkarijevkah 1:5-11. Tudi pri angiospermah se je uveljavil podoben trend. Pri primitivnih taksonih kot tudi pri homoksilnih listavcih (*Drimys*, slika 1a), je kambijeva aktivnost v območju trakov in zunaj njih približno enaka. Z naraščajočo anatomsko specializacijo kambijeva aktivnost v območju trakov vse bolj usiha. Tako pride pri platani (*Platanus*) na eno trakovno celico 9-12 lesnih vlaken. Med recentnimi storžnjaki so v tem pogledu vrste rodu *Abies* z razmerjem med številom trakovnih celic in traheid 1:3-4 prvotnejše od rodu *Pinus* z razmerjem 1:7-10 in rodu *Picea* z razmerjem 1:13. Tudi pojav trakovnih traheid in smolni kanali kažejo, da imajo vrste rodov *Pinus* in *Picea* v primerjavi z vrstami iz rodu *Abies* bolj razvit les. (Süß 1980).

Pri devonski progimnospermi *Callixylon* (= *Archaeopteris*) je razmerje 1:4-5, kar je zelo moderno in zato nepričakovano. Razvoj trakov je šel potemtakem v smeri, ki je značilna za moderne (kenozojske) storžnjake. Morda je v devonu izumrl rod *Callixylon* oz. *Archaeopteris* končni člen razvojne linije, katere začetka še ne poznamo (Süß 1980).

Z glavnimi trendi ksilemske evolucije in raznimi znaki, ki so delno povezani ali nepovezani z njimi, je mogoče pojasniti izjemno variabilnost anatomske zgradbe lesnih dvokaličnic.

LITERATURA

- Baas, P. 1982. Systematic, phylogenetic, and ecological wood anatomy - History and perspectives. V: P. Baas (izd.), *New Perspectives in Wood Anatomy*: 23-58. Martinus Nijhoff Publishers, The Hague.
- Baas, P. 1986. Ecological patterns in xylem anatomy. V: *On the economy of plant form and function*. V: T.J. Givnish (izd.), *On the economy of plant form and function*: 327-352. Cambridge University Press, Cambridge, New York.
- Bailey, I.W. & W.W. Tupper. 1918. Size variation in tracheary cells. I. A comparison between secondary xylems of vascular cryptogams, gymnosperms and angiosperms. *Proc. Amer. Arts & Sci.* 54: 149-204.
- Bailey, I.W. 1936. The problem of differentiation and classification of tracheids, fiber-tracheids and libriform fibers. *Trop. Woods* 45:18-23.
- Bailey, I.W. 1944. The development of vessels in angiosperms and its significance in morphological research. *Amer. J. Bot.* 31:321-428.
- Bailey, I.W. 1956. Evolution of the tracheary tissue of land plants. *American J. Bot.* 31:40-48.
- Bailey, I.W. 1966. The significance of the reduction of vessels in the Cactaceae. *J. Aenold Arbor.* 47:288-292.
- Braun, H.J. 1963. *Die Organisation des Stammes von Bäumen und Sträuchern*. Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft, Stuttgart.
- Braun, H.J. 1970. Funktionelle Histologie der sekundären Sprossachse. I das Holz. V: W. Zimmermann, P. Ozenda & H.D. Wulff (izd.), *Encycl. Plant. Anat.*, 2. Izd. Bornträger, Berlin, Stuttgart.
- Barghorn, E.S. 1964. Evolution of cambium in geologic time. V: M.H. Zimmermann (izd.), *The formation of wood in forest trees*: 3-17. Academic Press, New York, London.
- Carlquist, S. 1983. Wood anatomy of *Bubbia* (Winteraceae), with comments on origin of vessels in dicotyledons. *Amer. J. Bot.* 70:578-590.
- Carlquist, S. 1984. Vessel grouping in dicotyledon woods: significance and relationship to imperforate tracheary elements. *Aliso* 10:505-525.
- Carlquist, S. 1985. Wood anatomy of *Begoniaceae*, with comments on raylessness, paedomorphosis, relationships, vessel diameter, and ecology. *Bull. Torrey Bot. Club* 112:59-69.
- Carlquist, S. 1988. Comparative wood anatomy. Systematic, ecological, and evolutionary aspects. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, London, Paris, Tokyo.
- Chattaway, M.M. 1949. Homogeneity in rays. *IAWA Newsletter*.
- Cheadle, V.I. 1953. Independent origin of vessels in the monocotyledons and dicotyledons. *Phytomorphology* 3: 23-44.
- Dickinson, W.C. 1975. The bases of angiosperm phylogeny: vegetative anatomy. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 62: 590-620.
- Esau, K. 1965. *Plant anatomy*. 2. izd. John Wiley & Sons, Inc., New York, London, Sydney.
- Fahn, A. 1974. *Plant anatomy*. Pergamon Press, Oxford, etc.
- Grosser, D. 1977. *Die Hölzer Mitteleuropas - ein mikrophotographischer Lehratlas*. Springer, Berlin, Heidelberg, New York.
- Huber, B. & K. Mägdefrau. 1953. Zur Phylogenie des heterogenen Markstrahlbaues. *Ber. deut. bot. Ges.* 66:116-122.
- IAWA Committee on Nomenclature. 1964. Multilingual glossary of terms used in wood anatomy. Konkordia, Winterthur.
- Jayme, G., F.K. Azolla. 1965. Zur Morphologie der Tracheiden im Rotbuchenholz (*Fagus sylvatica* L.). *Holzforschung* 19: 69-72.
- Mauseth, J.D. 1988. *Plant anatomy*. Tge Benjamin/Cummings Publishing Company, Inc., Menlo Park, etc.
- Mauseth, J.D. 1991. *Botany*. Saunders College Publishing, Philadelphia, etc.
- Metcalf, C.R. & L. Chalk. 1950. *Anatomy of the dicotyledons*. I. in II. del. Clarendon Press, Oxford.
- Moore, R., Clark, W.D. & D.S. Vodopich. 1998. *Botany*, 2. izd., WCB/McGraw-Hill.
- Schulz, H. 1957. Der Anteil der einzelnen Zellarten and dem Holz der Rotbuche. *Holz Roh- Werkstoff* 15:113-118.
- Süß, H. 1967. Über die Längenänderungen der Parenchymstränge, Holzfasern und Gefäßglieder von Laubhölzern im Verlauf einer Zuwachperiode. *Holz als Roh- und Werkstoff* 25:369-377.
- Schweingruber, F.H., 1990. *Anatomie europäischer Hölzer*. - Anatomy of European woods. Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft, Birmensdorf. Haupt, Bern, Stuttgart.
- Young, D.A. 1981. Are the angiosperms primitively vesselless? *Systematic Bot.* 6:313-330.