

UDK: 630*81:630*176.1

Pregledni znanstveni članek (Preview Scientific Paper)

Zunajkambijska rast celic v lesu dvokaličnic

Extracambial growth of cells in the dicotyledon xylem

N. TORELLI

Izveček:

Med diferenciacijo in zrenjem, ki potekata zunaj kambija, lesne celice rastejo. Obrazložen je mehanizem drseče, simplastične in intruzivne ali interpozicijske rasti vlaken. Razmerje med dolžino neperforiranih cevni elementov in dolžino trahejnih členov je lastnost, ki je delno korelirana z glavnimi trendi ksilemske evolucije. Opisani so učinki intruzivnega podaljševanja vlaken na lesno zgradbo.

Ključne besede: les, dvokaličnice, zunajkambijska rast, vlakna, intruzivno podaljševanje, evolucija

Abstract:

Extracambial changes in cell dimensions occur during the differentiation and maturation. Mechanisms of gliding, symplastic and intrusion or interpositional growth of fibers is explained. The ratio between imperforate tracheary element length and vessel element length ("F/V ratio") represents a feature which is partly related to the mayor trends of xylem evolutions. The effects of the intrusive elongation on the wood structure is described.

Key words: wood, dicotyledons, extracambial growth, fibers, intrusive elongation, evolution.

Kambij večinoma definirajo kot eno celico debelo plast kambijevih inicialk, medtem ko kambijeva cona pomeni celotno cono delečih se celic, tj. poleg inicialk še deleče se materinske celice floema in ksilema (Wilson et al. 1966, Schmid 1976, Larson 1994, str.32). Delitvena aktivnost navznoter, tj. na ksilemsko oz. lesno stran, je mnogo bolj intenzivna kot na floemsko oz. lično stran. To pomeni, da je produkcija lesa nekajkrat večja od produkcije ličja.

V kambijevi coni se število celic, njihova velikost in oblika stalno menja. V kambijevi coni potekajo trije tipi celičnih delitev: multiplikativne, aditivne in transformacijske. Z multiplikativnimi ali razmnoževalnimi delitvami nastajajo nove kambijeve inicialke. Tako kambij "drži korak" z večajočim se obsegom drevesa. V primitivnejšem kambiju z dolgimi fuziformnimi inicialkami so multiplikativne delitve psevdotransverzalne, pri naprednejšem kambiju s kratkimi fuziformnimi

inicialkami pa radialne antikline.

Aditivne, imenovane tudi proliferacijske (Mauseth 1988, str. 304) delitve so perikline, tj. usmerjene tangencialno longitudinalno. Z njimi nastajajo navznoter derivati sekundarnega ksilema (=lesa) in navzven derivati sek. floema (=ličja). S transformacijskimi delitvami nastajajo iz kambijevih fuziformnih inicialk trakovne inicialke (Larson 1994, str. 155; Berlyn 1982, str. 123). Spremembe celičnih dimenzij načelno ločimo na intrakambialne (znotrajkambijske) in ekstrakambialne (zunajkambijske) (Larson 1994, str. 320). Večina intrakambialnih sprememb celičnih dimenzij so posledica antiklinih delitev. Ekstrakambialne oz. zunajkambijske spremembe se realizirajo med diferenciacijo in zrenjem (maturacijo) celic.

Dolžina cevne elementa (traheide ali vlakna) v sekundarnem ksilemu je potemtakem odvisna od (1) dolžine kambijeve materinske celice, kot se je formirala v fazi intrakambialnih sprememb, in od (2) naknadnega podaljševanja v procesu diferenciacije, kot posledice ekstrakambialnih sprememb

dimenzij (Larson 1994, str. 320).

V nadaljevanju nas bodo zanimala zunajkambijske spremembe celičnih dimezij, kot se realizirajo v procesu diferenciacije in maturacije. Zunajkambijska ali ekstrakambialna rast (imenovana tudi postkambialna rast, Panshin & de Zeeuw 1980, str.81) je različna pri različnih tipih celic. Variira pa tudi med vrstami in znotraj braničke. Sicer pa celice med diferenciacijo povečajo bodisi svoj premer ali dolžino. Premer povečajo aksialne traheide ranega lesa iglavcev in še posebej trahejni členi ranega lesa venčastoporoznih listavcev. Premer traheid iglavcev se poveča predvsem v radialni smeri, medtem ko se trahejni členi najprej povečajo radialno, nato pa še tangencialno. Tangencialni premer trahejnih členov ranega lesa pri venčastoporoznih hrastih je lahko 10 do 50-krat večji od tangencialnega premera fuziformnih kambijevih inicialk. Dolžina trahejnih členov je pri primitivnejših vrstah nekoliko večja, pri naprednejših vrstah pa celo nekoliko krajša od fuziformnih inicialk (Bailey 1920).

Preglednica 1. Srednja dolžina kambijevih inicialk, trahejnih členov in vlaken (skrajšano po Baileyu 1920)

Vrsta	Kambijeva inicialka srednja dolžina (mm)	Trahejni členi srednja dolžina (mm)	Vlakna srednja dolžina (mm)
<i>Acer rubrum</i>	490	490	840
<i>Alnus incana</i>	600	660	840
<i>Fraxinus americana</i>	290	310	960
<i>Quercus alba</i>	530	460	1000
<i>Ulmus americana</i>	350	330	153

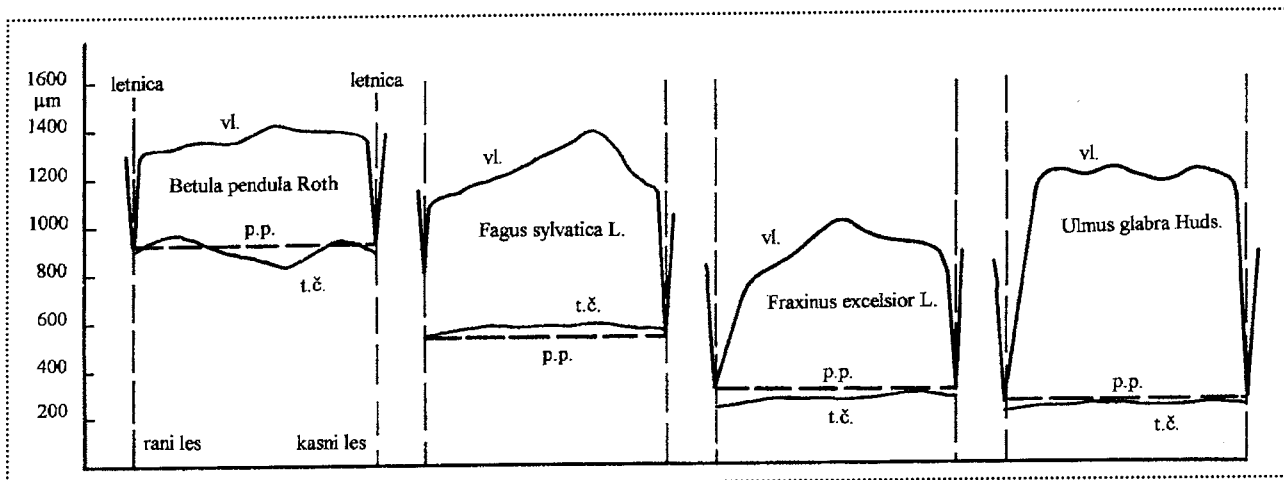
Značilno je, da se dolžina parenhimskih pramenov, ki nastanejo s poddelitvijo fuziformnih kambijevih inicialk (transformacijske delitve), naj-

manj ali komajda loči od dolžine fuziformnih kambijevih inicialk. Njihova dolžina znotraj branike je praktično konstantna z izjemo doba (*Quercus robur*), kjer je povečanje dimenzije v smeri od ranega k kasnemu lesu nastalo pred poddelitvijo fuziformnih derivatov (Süß 1967). Paleontologi lahko potemtakem iz dolžine parenhimskih pramenov in trahejnih členov sklepajo na dolžino fuziformnih inicialk. To je zelo pomembna pomoč pri njihovem delu, saj se nežni kambij v fosilih ni ohranil.

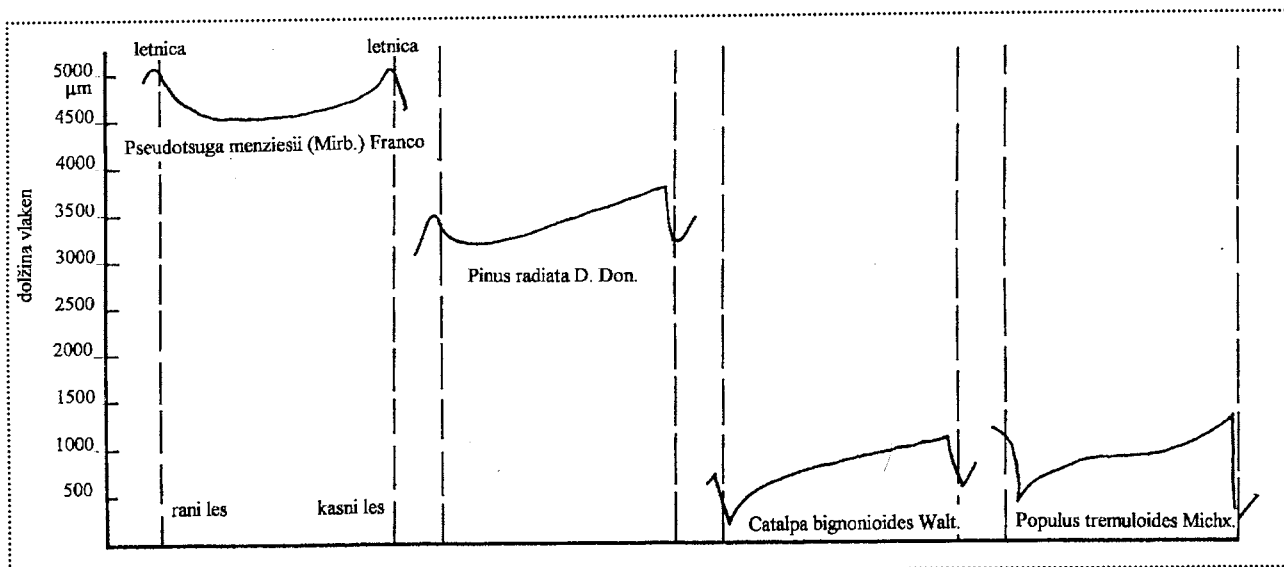
Po Süßu (1967) dolžinska rast lesnih vlaken pri drevju zmerne pasu izka-

zuje podobno periodičnost kot debelinska rast. Maksimum prirastne intenzitete sovпада z maksimalno dolžino vlaken. Na začetju in ob koncu rastnega obdobja je dolžina vlaken praktično enaka dolžini fuziformnih inicialk (slika 1).

Pri duglaziji (*Pseudotsuga menziesii* Mirb. Franco) porazdelitev dolžine vlaken v braniki izkazuje skokovit porast na prehodu iz ranega v kasni les. Za *Pinus radiata* je značilno postopno naraščanje dolžine traheid - razpored, ki je podoben liniji zob pri krožnem žaginem listu (slika 2). Očitno nastanek najdaljših vlaken oz. traheid ne sovпада z največjo prirastno intenziteto.



Slika 1. Varijacija srednje dolžine vlaken (vl), trahejnih členov (t.č.) in parenhimskih pramenov (pp) v braniki pri navadni brezi (*Betula pendula* Roth), buki (*Fagus sylvatica* L.), velikemu jesenu (*Fraxinus excelsior* L.) in golemu brestu (*Ulmus glabra* Huds.). Dolžina parenhimskih pramenov (pp) je približno enaka dolžini fuziformnih kambijevih inicialk in se razen pri dobu znotraj branike skorajda ne spreminja. Dolžina trahejnih členov (t.č.) je le nekoliko večja od fuziformnih inicialk. Njihova variacija je dokaj majhna. Izrazito povečanje in variabilnost pa kažejo vlakna. Spremenjeno po Süßu 1967.



Slika 2. Razporeditev dolžine vlaken pri duglaziji (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco), *Pinus radiata*, navadnem cigariju (*Catalpa bignonioides* Walt.) in *Populus tremuloides* Michx.). Risba po Bissetu in Dadswellu 1950.

Na splošno je zunajkambijsko podaljševanje aksialnih traheid zelo majhno in ne preseže 10 do 15 %. Zunajkambijsko podaljševanje vlaken pri angiospermah znaša pri evolutivno naprednih vrstah tudi prek 400 %.

Znanosti je razumevanje postkambialne rasti celic povzročalo nemalo težav. Schacht (1856, str. 250) je ugotovil, da se celice "ličja naknadno podaljšajo", medtem ko v podaljšanje lesnih celic ni verjel. Sanio (1863, str. 107) je bil prvi, ki je iz razlike v dolžini lesnih vlaken in kambijevih inicialk, iz katerih so nastala, sklepal na naknadno (tj. postkambialno) rast vlaken. To rast oz. podaljšanje si je razlagal tako, da so se sprva poševne prečne stene mladih ksilemskih (in floemskih) vlaken med rastjo vzravnale in v skrajnem primeru postale vzdolžne. Spoznal je tudi, da so celice razvrščene v radialnih nizih (tj. vse potomke iste kambijeve inicialke druga za drugo) le v primeru, ko so zrele celice le nekoliko večje od fuziformnih kambijevih inicialk. Dolgo časa si niso znali razložiti kako naj bi potekalo povečevanje celic med diferenciacijo.

Krabbe (1886) je razvil hipotezo drseče rasti (angl. gliding, sliding growth, nem. gleitendes Wachstum). Po tej hipotezi naj bi se stene sosednjih celic prosto premikale oz. premeščale na skupni srednji lameli. Priestley (1930) je kritiziral to hipotezo in ji zoperstavil hipotezo simplastične rasti (angl. symplastic growth, nem. symplastisches Wachstum). Le-ta naj bi bila običajna v organih, ki se širijo med primarno rastjo. Pri tem je vseeno, ali se vse celice nekega kompleksa še delijo, ali pa so nekatere z delitvijo že končale in se le še povečujejo. Domneval je, da celične stene sosednjih celic rastejo skladno, saj ni našel znakov ločevanja in gubanja sten. Nobene od obeh hipotez ni bilo mogoče dokazati (Süß & Müller-Stoll 1985).

Sinnott in Bloch (1939) sta si predstavljala, da medcelično prilagajanje poteka v obliki intruzivne rasti, po kateri naj bi se celice vrivale druga med drugo. Nekaj let kasneje je Schoch-Bodmer (1945) sam in skupaj s Huberjem (1945) pri lanu dokazal

pravo vršno rast vlaken (nem. Spitzenwachstum). Postkambialno oz. naknadno se vlakna podaljšujejo tako, da rastejo oz. se podaljšujejo njihovi vršički! Takšno rast je Schoch-Bodmer poimenoval interpozicijska rast, ki v bistvu ustreza Sinnott-Blochovi intruzivni rasti. Dokaz za vršno rast vlaken so priložnostne deformacije vršičkov ksilemskih in floemskih vlaken (Wardrop 1964, Süß & Müller-Stoll 1968, Chalk 1970). Takšnih deformacij niso opazili v kambijevih celicah. Torej so nastale med vrivanjem rastočih nežnih vršičkov vlaken med sosednje celice, tj. v procesu zunajkambijske rasti.

Wenham in Cusik (1975) menita, da podaljševanje poteka, medtem ko se celice povečujejo v radialni smeri. Vršički podaljšujejo se vlaken naj bi izločevali encim, ki mehča srednjo lamelo sosednjih celic. Zaradi hkratne radialne širitve in turgorja (notranji tlak celic) se celični obodi nekoliko zaokrožijo. Tako se odpro vzdolžni medcelični prostori, v katere se vrivajo rastoči tankosteni vršički podaljšujočih se vlaken. Tangencialna natezna napetost v kambijevi coni naj bi ta proces olajšala(?) (Hejnowicz 1980). Dokler celice ne dosežejo končnih dimenzij, jih obdaja le primarna stena (P), šele nato se začno navznoter odlagati še sloji sekundarne stene (S_1 , S_2 , S_3). Diferenciacijo vlaken si je treba predstavljati kot proces. Odlaganje sekundarne stene se začne v osrednjem delu celice, kjer se podaljševanje (če je do njega sploh prišlo) konča prej, kot v celičnih vršičkih. W41 PAN 82.

Parenhimske celice trakov in aksialni parenhim, ki sestoji iz parenhimskih pramenov, zadrži svoj protoplast, dokler so del beljave. Diferenciacija vlaken je relativno hiter proces. V začetnem delu vegetacijske periode znaša rast traheid 1-4 tedne, v končnem pa le 1-2 tedna. Formiranje sekundarne stene traja 1-4 tedne na začetku vegetacijske periode in do 7 tednov na koncu (Kutscha et al. 1975, Skene 1969) PAN 84.

Značilno je, da pri gimnospermah, tj. pri koniferah in ginku, obstaja zveza med dolžino traheid in velikostjo drevesa (Bailey & Tupper 1918, Carlquist

1988, str.316): najkrajše so pri klicah, z naraščajočo velikostjo drevesa pa nastajajo vse daljše traheide. V vejah je dolžina traheid prav tako v sorazmerju z vejnim premerom. Določena izjema so aravkarijeve (Araucariaceae), sagovci (Cycadales), ki imajo kljub manjšim dimenzijam daljše traheide. Na splošno velja, da so traheide konifer pa tudi breztrahejnih dvokaličnic sorazmerne velikosti debela in manj odvisne od filetskega statusa.

Povsem drugače je s trahejnimi členi. Njihova dolžina pada med filezo (filogenezo). To hkrati pomeni, da se skrajšujejo tudi fuziformne kambijeve inicialke, saj so, kot vemo, približno tolikšne kot trahejni členi (Carlquist 1988, str. 316, pregl. 2). Na to sta opozorila že Bailey in Tupper (1918).

Zakaj so se fuziformne inicialke in z njimi trahejni členi skrajševali, ni povsem jasno (Carlquist 1988, str. 317, 318).

Mimogrede se spomnimo, da trahejni členi niso "iznajdba" listavcev oz. dvokaličnic. Najdemo jih že pri drežičevkah (Sellaginellaceae), pa tudi v lesu manj znanih golosemenk, kot sta rodova Gnetum in Ephedra! Na drugi strani obstajajo tudi breztrahejne dvokaličnice, resda zelo redke (npr. rod Wintera). Nastanka kritosemenk (angiosperm) torej ni mogoče pogojevati z nastankom trahej!

Skrajševanje fuziformnih inicialk in z njimi trahejnih členov je spremljala zunajkambijska (ekstrakambialna ali postkambialna) rast vlaken v dolžino. Nekateri menijo, da se je s krajšanjem trahejnih členov povečala učinkovitost in zlasti varnost prevajanja vode... Domnevno zmanjšanje mehanske trdnosti zaradi krajših inicialk in vlaken pa naj bi se kompenziralo z naknadno, tj. postkambialno intruzijo vršičkov vlaken (npr. Süß 1980). Süß (1973) je z lastnimi in tujimi podatki opozoril, da imajo filogenetsko naprednejše dvokaličnice oz. listavci krajše fuziformne inicialke in relativno večjo postkambialno rast (preglednica 2).

Znatna dolžinska redukcija lesnih elementov pomeni napredek predvsem

zato, ker je prvi pogoj za povečanje premera trahej. Številnejše prečne stene, natančnejše perforirane ploščice krajših trahejnih elementov so izrazit trdnostni dejavnik. Iz tega razloga se je lahko povečal njihov premer, s tem pa tudi njihova prevodna zmogljivost. Tako je hitrost soka v velikih trahejah ranega lesa pri venčasto poroznih vrstah do 40-krat večja kot v ozkih trahejah difuznoporoznih vrst. Tako zadostuje pri venčastoporoznih vrstah za prevajanje že zelo ozka cona lesa. Pri nekaterih tropskih difuznoporoznih vrstah se zaradi povečanja premera trahej močno zmanjša njihovo število na enoto preseka. V obeh primerih se je delež trahej zmanjšal, povečal pa delež vlaken.

Skrajševanje kambijevih derivatov spremlja naknadno podaljševanje lesnih vlaken (ekstrakambijalna rast, postkambijalna rast). Kot vemo, je leto pri filogenetsko naprednejših lesnih vrstah večje in obratno. S prekrivanjem in medsebojnim prepletanjem se domnevno izravna izguba trdnosti, do katere bi sicer prišlo zaradi skrajšanja elementov in pojava trahej. Süß (1967), Süß (1973) in Süß & Müller-Stoll (1969) sta izračunala kvocient iz absolutnega in relativnega dolžinskega prirastka lesnih vlaken (QL) kot mero za stopnjo specializacije. Nizki kvocienti so značilni za filogenetsko napredne, visoki pa za primitivne les-

ne vrste. Pri prvotnejših vrstah se vlakna podaljšajo le malo, tako pri ameriškem ambrovcu (*Liquidambar styraciflua* L.) do 37 %, pri navadni brezi (*Betula pendula* Roth) do 57 %. Pri ksilotomsko naprednejših vrstah iz družine metuljnic (Fabaceae) in pri rodu *Ulmus* znaša naknadni podaljšek lesnih vlaken več kot 400 % prvotne dolžine.

Preglednici 2 in 3 kažeta primerjavo srednjih dolžin lesnih vlaken in kambijevih inicialk in kvociente iz absolutnega in relativnega dolžinskega prirastka vlaken za nekaj listavcev.

Preglednica 3. Stopnja specializacije, kot se kaže v kvocientu iz absolutnega in relativnega dolžinskega prirastka lesnih vlaken (QL). (Süß & Müller-Stoll, 1970 b)

Lesna vrsta	QL
<i>Microcycas calocoma</i> (Miq.) A.DC.	63,4
<i>Betula</i> spp.	9,1/9,3
<i>Liquidambar styraciflua</i> L.	7,0
<i>Fagus sylvatica</i> L.	5,2
<i>Carya ovata</i> (Mill.) K.Koch	5,2
<i>Quercus</i> spp.	4,2/5,3
<i>Ulmus</i> spp.	2,5/3,5
<i>Fraxinus</i> spp.	2,9/3,0
<i>Acer platanoides</i> L.	2,9
<i>Laburnum</i> spp., <i>Robinia</i> spp.	1,6 in 1,7

Preglednica 2. Primerjava srednje maksimalne dolžine lesnih vlaken in kambijevih celic za nekaj listavcev (Süß, 1967).

Vrsta	Lesno vlakno dolžina (mm)	Parenhimski prameni dolžina (mm)	Relativno povečanje dolžine vlaken (%)
<i>Acer platanoides</i>	675	290	133
<i>Betula pendula</i>	1440	920	57
<i>Carya ovata</i>	1300	520	150
<i>Fagus sylvatica</i>	1375	520	164
<i>Fraxinus excelsior</i>	1070	295	263
<i>Liquidambar styraciflua</i>	960	700	37
<i>Platanus acerifolia</i>	1640	640	156
<i>Quercus alba</i>	1000	530	89
<i>Quercus robur</i>	1205	470	156
<i>Robinia pseudoacacia</i>	870	170	412
<i>Ulmus americana</i>	1530	350	337
<i>Ulmus glabra</i>	1260	250	404

Microcycas calocoma (Miq.) A. DC. je predstavnik cikadej (Cycadeae). Za konifere so kvocienti med 33 in 40.

Obstajajo indici, da utegne biti skrajševanje fuziformnih kambijevih inicialk in z njimi trahejnih členov posledica prilagajanja na življenje v sušnih razmerah. Trahejni členi dvokaličnic s sušnih habitatov so krajši od trahejnih členov njihovih sorodnikov iz vlažnejših habitatov. Če skušamo dolžinsko redukcijo spraviti v zvezo s kseromorfozo, se ponuja več razlag. Krajši trahejni členi utegnejo biti močnejši, saj pride na eno-

to dolžine traheje več "armatur" v obliki končnih sten oz. perforiranih ploščic (tudi če gre za enostavne perforacije).

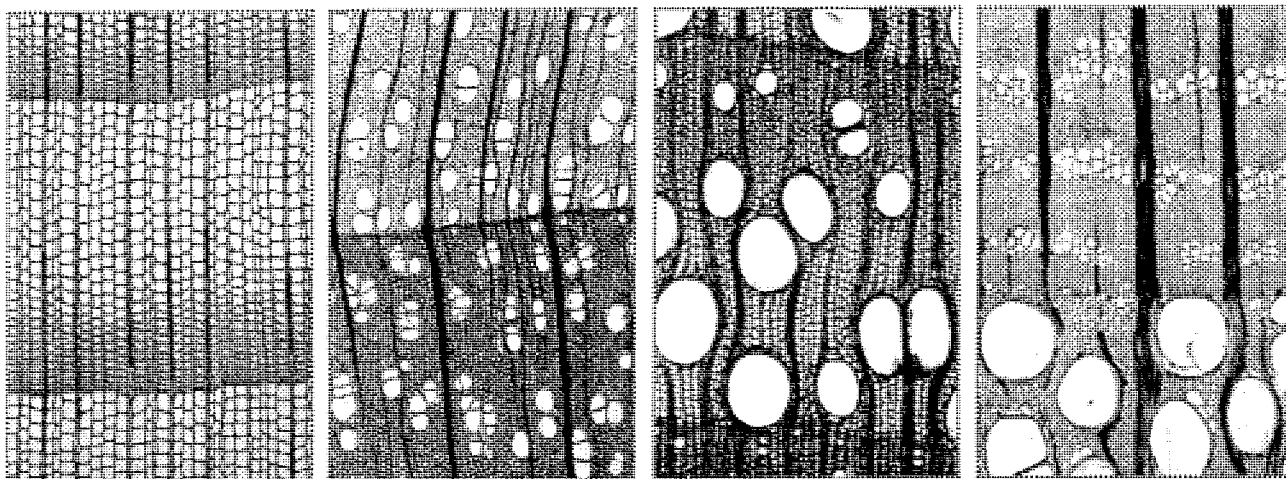
Tako okrepljene traheje prenesajo večjo tenzijo vodnih stolpcov (transpiracijsko-kohezijska teorija dvigovanja vode!). Ponuja pa se še druga razlaga: krajši trahejni členi lokalizirajo zračno embolijo uspešneje kot daljši, kjer se perforirane ploščice pojavljajo na večjih razdaljah (npr. Tyree in Dixon 1986).

Res je tudi, da se v ožjih trahejah pojavi embolija redkeje (Ellmore & Ewers 1985). Prav lahko bi ožanje trahejnih členov povzročilo njihovo skrajševanje, seveda, če bi obstajala morfološka zveza med premerom in dolžino trahejnih členov. To tezo se da lahko ovreči s primerom venčastoporoznih listavcev. Ozke traheje v kasnem lesu so nastale brez krajšanja trahejnih členov. Še več, trahejni členi kasnega lesa so celo nekoliko daljši od zelo širokih trahejnih členov ranega lesa (Swamy et al. 1960). Lahko bi razmišljali še naprej. Krajše fuziformne inicialke bi utegnile pomeniti prednost pri antiklinih delitvah pri vrstah z etažnim kambijem. Dolge fuziformne inicialke golosemenk govorijo proti omenjeni podmeni.

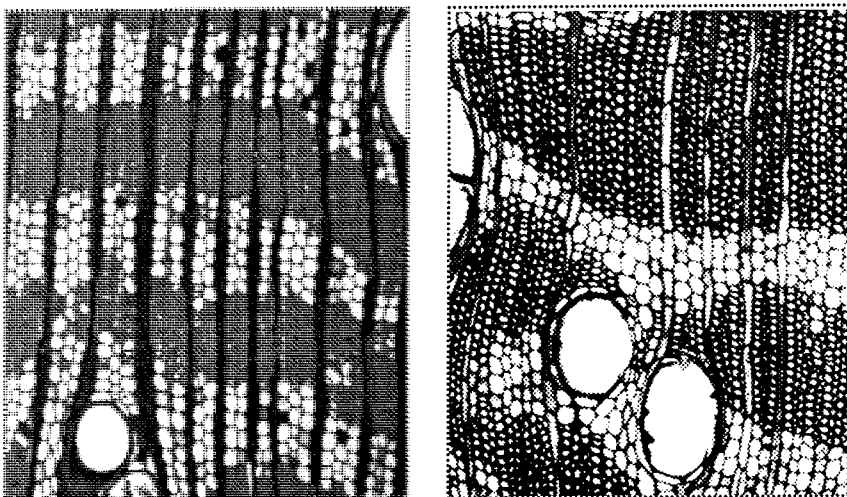
Etažni kambiji imajo izrazito kratke fuziformne inicialke; med pojavom etažnega kambija in suhim habitatom ni močne korelacije, pač pa obstaja močna korelacija med pojavom kratkih trahejnih členov in suhimi habitatami. Prav tako ni tesne korelacije med pojavom etažnega kambija in suhih habitatov.

Tudi ni zveze med dolžino trahejnih členov in velikostjo rastline. Vendar tudi tega ni težko ovreči: v juž. Kaliforniji imajo grmi daljše trahejne člene kot drevesa, zelike (zelenke rastline) pa daljše kot grmi (Carlquist 1988).

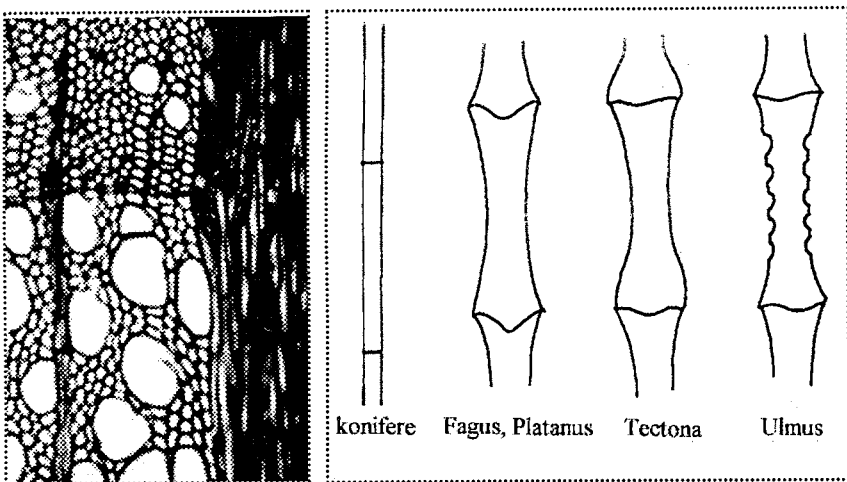
Lahko pa bi bili razlogi za krajšanje fuziformnih inicialk mehanske narave, kar bi pomenilo, da je bistvo razvojnega trenda dolžina neperforiranih cevni elementov in ne dolžina trahejnih členov. Vendar tudi to ne drži.



Slika 3. Učinek zunajkambijske dolžinske rasti vlaken na radialno urejenost lesnih tkiv pri (a) jelki (*Abies alba* Mill.), (b) navadni brezi (*Betula pendula* Roth), (c) velikem jesenu (*Fraxinus excelsior* L.) in (d) golem brestu (*Ulmus glabra* Huds.). Tkivo pri jelki je povsem radialno urejeno (potomke iste fuziformne inicialke zaradi minimalne intruzivne rasti ostajajo v radialnem nizu). Pri evolucijsko primitivni brezi še vedno najdemo dokajšnjo radialno urejenost, ki je pa pri evolucijsko naprednih jesenu in brestu zaradi velike zunajkambijske intruzivne elongacije izgubljena. (Orig.)



Slika 4. Razširitev trakov v območju aksialnega parenhima: (a) *Pachileasma tessmannii* Harms. (Afrika) in (b) *Guorea glabra* Vahl. (Mehika). (Orig.)



Slika 5. (a) Bukev (*Fagus sylvatica* L.): kolencasta razširitev trakov in radialen potek vlaken v območju letnice (orig.) (b) oblike trakov (po Süßu 1973)

Vemo, da pri naprednih listavcih z intenzivno apikalno intruzijo nastanejo vlakna, ki so lahko nekajkrat daljša od trahejnih členov. Povprečna dolžina neperforiranih cevni elementov (vlakn) pri dvokaličnicah je 1317 μm , trahejnih členov pa le 649 μm (Metcalf in Chalk 1950, str. 1360-1361).

Zelo zanimivi so učinki naknadne zunajkambijske dolžinske rasti vlaken na anatomsko zgradbo. Velikost naknadnega podaljševanja lahko do neke mere ocenimo na prečnem prerezu. Zaradi intruzivnega podaljševanja vlaken se lesno tkivo bočno razriva. Potomke iste fuziformne inicialke ne stojijo druga za drugo v radialnih nizih, kot je zaradi skromne naknadne rasti značilno za aksialne traheide iglavcev in vlakna breztrahejnih listavcev pri golosemenkah in breztrahejnih kritosemenkah. Na splošno je neurejenost celic največja pri evolucijsko najnaprednejših vrstah (jesen, brest), kjer je zunajkambijska rast najbolj intenzivna. Razlike v velikosti intruzije pa obstajajo tudi znotraj branike. Najmanjša je v začetnem ranem lesu in končnem kasnem lesu, kjer so vlakna na splošno krajša kot v sredini vegetacijskega obdobja. Razlike v dolžini vlaken znotraj branike so rezultat zunajkambijskega podaljševanja in ne posledica podaljševanja fuziformnih inicialk (slika 3).

Tipična je tudi razširitev trakov pri prehodu skozi masivne pasove aksialnega parenhima pri tropskih listavcih. Ker tukaj ni vlaken, ki bi z intruzivno rastjo pritiskali na trakove, trakovi nekoliko nabreknejo (slika 4).

Različno močna intruzija in od nje odvisen tangencialni tlak na plastične strženske trakove se kaže v tudi kolenčasti razširitvi trakov v območju letnic (slika 5). Trakovi so najširši, ker je tangencialni tlak zaradi intruzije manjši kot v osrednjem delu branike in ne morda zato, ker bi bil trak v območju letnice več celic širok. Zaradi neznatne intruzije in posledično manjšega tangencialnega tlaka so celice v območju letnice razporejene radialno. Lep primer je bukev.

Trakovi se razširijo tudi pri prehodu čez parenhimatsko barierno cono.

Reference

- Bailey, I.W. 1920. The cambium and its derivative tissues. II. Size variations of cambial initials in gymnosperms and angiosperms. *Am. J. Bot.* 7:355-367.
- Bailey, I.W. & W.W. Tupper. 1918. Size variation in tracheary cells. I. A comparison between the secondary xylems of vascular cryptogams, gymnosperms, and angiosperms. *Proc. Am. Acad. Arts Sci.* 54:149-204.
- Berlyn, G.P. 1982. Morphogenetic factors in wood formation and differentiation. V: P. Baas (izd.), *New perspectives in wood anatomy* 123-150. Martinus Nijhoff/Dr. Junk Publishers, The Hague, Boston, London.
- Bisset, I.J.W. & H.E. Dadswell 1950. The variation of the cell length within one growth of certain angiosperms and gymnosperms. *Austr. For.* 14:17-29.
- Carlquist, S. 1988. *Comparative wood anatomy*. Springer-Verlag, Berlin. itd.
- Chalk, L 1970. Short fibres with clearly defined intrusive growth, with special reference to *Fraxinus*.
- V: N.K.B. Robson & D.F. Cutler & M. Gregory (izd.), *New research in plant anatomy*. Acad. Press, London.
- Ellware, G.S. & F.W. Ewers 1985. Hydraulic conductivity in trunk xylem of elm, *Ulmus americana*. *IAWA Bull. N.s.* 6:303-307.
- Esau, K. 1965. *Plant anatomy*. 2. Izd. John Wiley & Sons, Inc., New York, itd.
- Hejnowicz, Z 1980. Tensional stress in the cambium and its developmental significance. *Amer. J. Bot.* 67:1-5.
- Larson, P.R. 1994. *The vascular cambium*. Springer Verlag, Berlin, itd.
- Hrjnowicz, A. & Z. Hejnowicz 1958. Variation of length of vessel members and fibres in the trunk of *Populus tremula* L. *Acta Soc. Bot. Pol.* 27:131-159.
- Panshin, A.J. & C. de Zeeuw. 1980. *Textbook of wood technology*. 4. izd. McGraw-Hill Book Company, New York, itd.
- Priestley, J.H. 1930. Studies in the physiology of cambial activity. II The concept of sliding growth. *New Phyt.* 29:96-140.
- Sanio, C. 1863. Vergleichende Untersuchungen über die Elementarorgane des Holzkörpers. *Bot. Ztg. (Leipzig)* 21:85-91, 93-98, 101-111, 113-118, 121-128.
- Schacht, H. 1856. *Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Gewächse*. I. Die Pflanzenzelle und ihre Lebenserscheinungen. Berlin.
- Schmid, R. 1976. The elusive cambium - another terminological contribution. *IAWA Bull.* 1975/4:51-59.
- Schoch-Bodmer, H. 1945. Interpositionswachstum, symplastisches und gleitendes Wachstum. *Ber. Schweiz. Bot. Gesellsch.* 55:313-319.
- Schoch-Bodmer, H. & P. Huber. 1945. Das Spitzenwachstum der Fasern bei *Linum perenne* L. *Experientia* 1:327-328.
- Sinnott, E.W. & R. Bloch. 1939. Changes in intercellular arrangements during the growth and differentiation of living plants tissues. *Amer. J. Bot.* 26:625-634.
- Süß, H. 1967. Über die Längenänderung der Parenchymstränge, Holzfasern und Gefäßglieder von Laubhölzern im Verlauf einer Zuwachperiode. *Holz Roh- Werkstoff* 25:369-377.
- Süß, H. 1973. Zur Evolution des Holzkammern der Laubhölzer unter besonderer Berücksichtigung seiner Festigkeit. *Feddes Repertorium* 84 (7-8):517-531.
- Süß, H. 1980. Ursprüngliche und fortgeschrittene Holzstrukturen. *Wissenschaftliche Zeitschrift der Humboldt-Universität zu Berlin, Math.-Nat. R.* XXIX 3:319-321.
- Süß, H. & W.R. Müller-Stoll. 1969. Über das Faserwachstum, seine Beziehungen zum jahresperiodischen Dickenwachstum und die Faserüberlappung bei einigen Laubhölzern. *Holzforsch.* 23:145-151.
- Süß, H. & W. Lier. 1985. Das Längenwachstum der Holzfasern und seine Auswirkungen auf den Gewebeverband. *Gleditschia* 13 (1):47-52.
- Tyree, M.T. & M.A. Dixon 1986. Water stress induced cavitation and embolism in some woody plants. *Physiol. Plant* 66:397-405.
- Wardrop, A.B. 1964. The structure and formation of the cell wall in xylem. V: M.H. Zimmermann (izd.), *The formation of wood in forest trees*: XXX Acad. Press, New York.
- Wilson, B.F., Wodzicki, T.J. & R. Zahner 1966. Differentiation of cambial derivatives: proposed terminology. *For. Sci.* 12:438-440.