

JOANNA JURA-MORAWIEC, MIRELA TULIK

# Budowa pni drzew jednoliściennych

Stem structure of monocotyledonous trees

## ABSTRACT

Jura-Morawiec J., Tulik M. 2010. Budowa pni drzew jednoliściennych. Sylwan 154 (11): 755-763.

This paper describes process of secondary stem growth in monocotyledonous trees realized by anomalous cambium or diffuse secondary growth. The anatomical structure of stem wood and external covering tissues are also described.

## KEY WORDS

anomalous cambium, diffuse secondary growth, wood, monocotyledonous trees

## ADDRESSES

Joanna Jura-Morawiec <sup>(1)</sup> – e-mail: j.jura@op.pl  
Mirela Tulik <sup>(2)</sup> – e-mail: mirela.tulik@wl.sggw.pl

<sup>(1)</sup> Ogród Botaniczny – Centrum Zachowania Różnorodności Biologicznej PAN; ul. Prawdziwka 2; 02-973 Warszawa

<sup>(2)</sup> Samodzielny Zakład Botaniki Leśnej; SGGW; ul. Nowoursynowska 159; 02-776 Warszawa

## Wprowadzenie

Drzewo definiuje się jako roślinę drzewiastą posiadającą zazwyczaj jeden, wieloletni, zakończony koroną pień i mierzącą w stanie dojrzałym kilka metrów wysokości (np. przynajmniej 4 [Little 1953] lub 6 m [Panshin i in. 1964]). W strefie klimatu umiarkowanego występują drzewa iglaste oraz dwuliścienne. Ich pnie przyrastają na grubość w związku z aktywnością merystematyczną kambium waskularnego, które wytwarza łyko i drewno wtórne [Hejnowicz 2002], oraz kambium korkotwórczego, które powoduje powstanie wtórnej tkanki okrywającej. W strefie klimatu subtropikalnego i tropikalnego, oprócz drzew dwuliściennych i rzadko iglastych, występują także drzewa z grupy roślin jednoliściennych. Surowce pozyskiwane z niektórych z nich mają duże znaczenie ekonomiczne. Zestawienie rodzin i rodzajów roślin jednoliściennych, w obrębie których występują drzewa, wraz z przykładami, prezentuje tabela. Warto dodać, że należące do jednoliściennych bananowce (*Musa*) czy bambusy (*Dendrocalamus*), które mogą dorastać do kilku, a nawet kilkudziesięciu metrów wysokości i potocznie uznawane są za drzewa, w rzeczywistości są bylinami. Pozorny pień bananowca jest zbudowany z zeschniętych pochw liściowych, a bambus jest zdrewniałą trawą [Thomas 2001].

Wiadomo, że z anatomicznego punktu widzenia pień rośliny określanej jako drzewo składa się głównie z drewna (ksylemu wtórnego), tkanki wtórnej powstałej w wyniku działalności kambium [Hallé i in. 1978]. W pniu jednoliściennych powstaje zdrewniała tkanka, również nazywana drewnem [Tomlinson, Zimmermann 1967; Parthasarathy, Klotz 1976], choć ma specyficzną budowę i nie zawsze powstaje przy udziale kambium. Niniejsza praca prezentuje informacje na temat sposobów przyrostu wtórnego pni jednoliściennych drzew, zasadniczo odmiennych od tych, które spotykamy u drzew dwuliściennych i iglastych, jak również wybrane informacje na

**Tabela.**

Drzewa jednoliścienne według Thomas [2001] (pozycja systematyczna za Angiosperm... [2003] oraz Latta [2008])

Monocotyledonous trees according to Thomas [2001] (systematic position as in Angiosperm... [2003] and Latta [2008])

Rodzina	Rodzaj (przykłady)
<i>Asparagaceae</i>	<i>Agave</i> (np. <i>A. rigida</i> ), <i>Yucca</i> (np. <i>Y. brevifolia</i> – juka szerokolistna)
<i>Asphodelaceae</i>	<i>Aloe</i> (np. <i>A. dichotoma</i> – drzewo kołczanowe), <i>Xanthorrhoea</i> (np. <i>X. preissi</i> )
<i>Laxmanniaceae</i>	<i>Cordyline</i> (np. <i>C. australis</i> – kordylina australijska)
<i>Ruscaceae</i>	<i>Beaucarnea</i> (np. <i>B. recurvata</i> – drzewo butelkowe), <i>Dasyllirion</i> (np. <i>D. wheeleri</i> ), <i>Dracaena</i> (np. <i>D. draco</i> – dracena smocza)
<i>Arecaceae</i>	np. <i>Jubaea</i> , <i>Corypha</i> , <i>Roystonea</i>
<i>Pandanaceae</i>	<i>Pandanus</i> (np. <i>P. tectorius</i> )

temat znaczenia gospodarczego ich drewna. W literaturze polskiej niewiele jest danych na ten temat (za wyjątkiem kilku podręczników akademickich), dlatego warto czytelnika zapoznać z tym zagadnieniem.

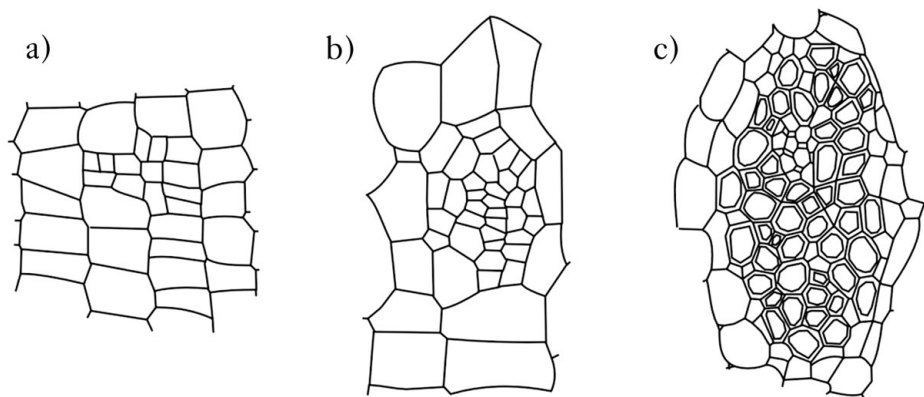
### Jednoliścienne drzewa z rodzin *Asparagaceae* (agawy, juki), *Asphodelaceae* (aloesy), *Laxmanniaceae* (kordyliny) i *Ruscaceae* (draceny)

Rośliny jednoliścienne należące do rodzin *Asparagaceae*, *Asphodelaceae*, *Laxmanniaceae* czy *Ruscaceae* to głównie formy zielne lub krzewiaste, rzadko drzewa (tab.). Przykładowo w *Ruscaceae* rodzaj *Dracaena* obejmuje ponad 60 gatunków, ale tylko *D. draco*, *D. schizantha*, *D. ombet*, *D. cinnabari*, *D. serrulata*, *D. tamaranae* to drzewa [Adolt, Pavlis 2004]. Mogą one dorastać do kilkunastu metrów wysokości, podobnie jak te z rodzajów *Yucca*, *Cordyline*, *Xanthorrhoea*, *Dasyllirion*, *Agave* czy *Aloe*. Największy opisany osobnik z tej grupy drzew to dracena smocza (*D. draco*) rosnąca na Teneryfie, mierząca 22 m wysokości i 14 m w obwodzie pnia [Langenheim 2003]. Pędy tych roślin rozgałęziają się głównie sympodialnie [Tomlinson i in. 1970], a więc podobnie jak pędy grabów, wiązów czy wielu drzew owocowych. Oznacza to, że rozgałęziają się wielosiowo, ponieważ ich osie boczne rosną silniej od macierzystych i przejmują funkcje osi głównej.

W pierwotnej fazie przyrostu na grubość pędy zwiększają swoją średnicę w związku z aktywnością pierwotnego merystemu przyrostu na grubość [Esau 1965]. Przyrost wtórny rozpoczyna się po zakończeniu wzrostu wydłużeniowego i odbywa się z udziałem specyficznej wtórnej tkanki merystematycznej, która stanowi kontynuację pierwotnego merystemu przyrostu na grubość i jest ograniczona do cylindra dzielących się komórek. Ten wtórny merystem znacznie różni się od typowego kambium spotykanego u drzew iglastych i dwuliściennych, dlatego u roślin jednoliściennych nazywany jest kambium anomalnym [Hejnowicz 2002]. Jest to tkanka jednorodna, zbudowana z jednego typu komórek o kształcie zbliżonym do wrzecionowatego [Cheadle 1937]. Komórki tego merystemu dzieląc się peryklinalnie (ścianami równoległymi do powierzchni stycznej organu) tworzą pochodne, odkładane w dwóch kierunkach. Centryfugalnie (odśrodkowo) pochodne odkładane są rzadko i różnicują się wyłącznie w komórki miękiszowe. Większość pochodnych odkładana jest centrypetalnie (dośrodkowo), co daje początek wiązkom przewodzącym oraz tkance miękiszowej zwanej tkanką koniunktywną. Każda wiązka powstaje z pojedynczej komórki, która ulega wielokrotnym podziałom, początkowo peryklinal-

nym, a następnie dalej z pochodnymi dzieli się antyklinalnie (prostopadle do powierzchni organu) i skośnie [Barkley 1924] (ryc. 1a, b). W obrębie wiązki najpierw różnicują się elementy łyka. Elementy drewna dojrzewają później i u większości gatunków otaczają łyko, w konsekwencji powstaje wiązka koncentryczna typu amfiwazalnego (ryc. 1c). Zwykle wiązki wtórne są typu amfiwazalnego, wyjątek opisano m.in. dla *Agave rigida*, gdzie oprócz wiązek amfiwazalnych powstają także wiązki kolateralne zamknięte (tzn. z naprzeciwległym ułożeniem elementów łyka i drewna) [Lu, Chiang 1976]. Cechą szczególną wiązek wtórnych u drzew jednoliściennych jest to, że nie posiadają naczyń. Jedynymi elementami trachealnymi są silnie wydłużone cewki. Waterhouse [1987] podaje, że wymiar podłużny cewek może nawet 20-krotnie przewyższać długość komórek wrzecionowatych. Tymczasem pozostałe elementy wiązek wtórnych (np. rurki sitowe, komórki towarzyszące) zachowują długość komórek kambium, z których wzięły początek. Warto dodać, że jedynie w wiążkach tkanki wtórnej *Aloe vera* zaobserwowano naczynia [Lu, Chiang 1976].

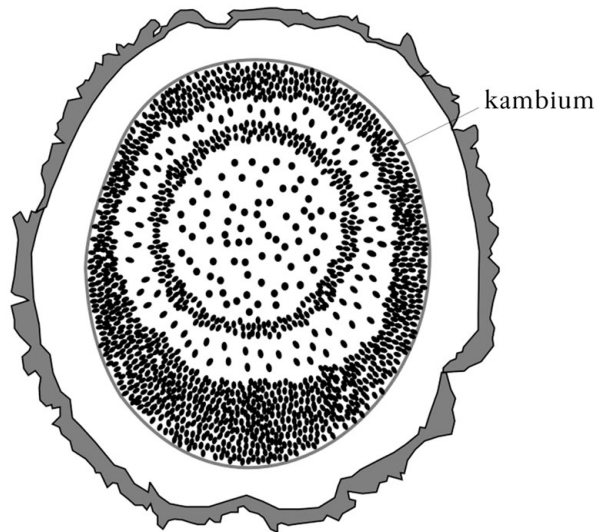
Na uwagę zasługuje fakt, że w tkance wtórnej drzew jednoliściennych może występować uwarstwienie przypominające słoistość drewna drzew dwuliściennych i iglastych. Słoistość zaobserwowano u takich gatunków jak np. *Aloe ferox* [Chamberlain 1921], *Yucca aloifolia* [Barkley 1924], *Beaucarnea recurvata*, *Cordylone terminalis* [Fisher 1975]. Widoczne gołym okiem na przekrojach pni, występujące na przemian jasne i ciemne pierścienie przyrostu, na poziomie anatomicznym, są wynikiem zmiany wielkości wiązek waskularnych i ich zagęszczenia oraz wielkości komórek parenchymatycznych, grubości (stopnia lignifikacji) ich ścian komórkowych oraz ich zagęszczenia (ryc. 2). W strefie rozróżnianej jako ciemny pierścień wiązki są mniejsze i liczniejsze, a komórki parenchymy silnie zlignifikowane w przeciwieństwie do strefy rozróżnianej jako pierścień jasny [Barkley 1924]. Chamberlain [1921] oraz Tomlinson i Zimmermann [1967] sugerują, że koncentryczne uwarstwienie tkanki wtórnej może odzwierciedlać sezonowe lub roczne zmiany aktywności tkanki merystematycznej odpowiedzialnej za ten przyrost. Tymczasem Chedale [1937], wątpiąc w korelacje tych warstw z cyklem rocznym, proponował neutralne określenie tych zmian „pierścieniami przyrostu”. Do czynników, które wywierają



Ryc. 1.

Schemat powstawania wtórnej wiązki waskularnej u *Yucca*: a), b) – dwa wczesne stadia; c) dojrzała wtórna wiązka amfiwazalna, grubościennie komórki drewna otaczają cienkościennie komórki łyka [Barkley 1924, zmodyfikowane]

The schema of secondary vascular bundle development in *Yucca*: a), b) early stages of development; c) mature secondary amphivasal vascular bundle, the thin-walled phloem elements are surrounded by thick-walled elements of xylem [Barkley 1924, modified]



Ryc. 2.

Ekscentryczny przyrost wtórny u *Cordyline terminalis* z widocznymi pierścieniami przyrostu [Fisher 1975, zmodyfikowane]

The eccentric secondary growth in stem of *Cordyline terminalis* with growth rings [Fisher 1975, modified]

wpływ na aktywność kambium jednoliściennych, w taki sposób, by w tkance wtórnej powstały strefy anatomiczne o charakterze pierścieni, należy: przesadzanie roślin, inwazja szkodników i minimalna nocna temperatura [Fisher 1975].

Bardzo twarde, silnie zliżnifikowane pierścienie tkanki parenchymatycznej pełnią funkcje podporowe i stabilizują mechanicznie. Natomiast niezliżnifikowana parenchyma bierze udział w transporcie substancji pokarmowych, a u gatunków pustynnych odpowiada za magazynowanie wody [Cordemoy 1893; Lindinger 1909].

U drzew dwuliściennych i iglastych odchylenie pędów od normalnego położenia względem wektora grawitacji skutkuje wytwarzaniem drewna reakcyjnego. Oznacza to, że drewno jest nierównomiernie odkładane i ma zmodyfikowaną budowę. U iglastych szersze słoje drewna reakcyjnego, zwanego kompresyjnym, powstają po spodniej stronie pochylonego pnia. Cewki mają kształt okrągły, charakteryzują się zgrubiałymi, silnie zliżnifikowanymi ścianami. W warstwie S2 wtórnej ściany komórkowej, między pęczkami fibryl celulozowych znajdują się szczeliny, w których gromadzi się wielocukier zwany laricinianem. Zdolność pęcznienia cukru powoduje wydłużanie się cewek drewna kompresyjnego i korektę położenia pnia względem wektora grawitacji. Natomiast u dwuliściennych więcej drewna reakcyjnego, zwanego tensyjnym, powstaje po górnej stronie odchylonego pędu i cechuje go obecność włókien żelatynowatych, które również gwarantują jego prawidłową orientację w stosunku do pola grawitacyjnego. Wiadomo, że specyficzne kambium jednoliściennych nie wytwarza typowego drewna wtórnego, zatem rozważanie obecności drewna reakcyjnego u tych roślin jest sprawą dyskusyjną. Nie oznacza to jednak, że zmiana orientacji łodygi w stosunku do jej normalnego położenia względem pionu nie ma wpływu na aktywność anomального kambium drzew jednoliściennych. Tomlinson i Zimmermann [1967] wskazali na ekscentryczność wzrostu wtórnego w pochylonej łodydze *Yucca aloifolia*. Z kolei Fisher [1975] opisał ekscentryczny przyrost wtórny w horyzontalnie ułożonych pędach drzewiastych gatunków *Cordyline*, *Dracaena*, *Beaucarnea* oraz *Yucca*.

We wszystkich badanych przypadkach intensywniejszy wzrost wtórny miał miejsce po spodniej stronie pochylonej łodygi. Na przekroju pnia, już okiem nieuzbrojonym, widać układ tkanki wtórnej, który przypomina drewno kompresyjne u iglastych (ryc. 2). Niemniej jednak brak zgrubiałych, silnie zliżnifikowanych ścian cewek charakterystycznych dla drewna kompresyjnego, jak również włókien żelatynowatych, charakterystycznych dla drewna tensyjnego wskazuje na brak dowodów, które mogłyby świadczyć o drewnie reakcyjnym u jednoliściennych [Fisher 1975]. Ekscentryczności wzrostu wtórnego towarzyszy również charakterystyczne uwarstwienie tkanki wtórnej przypominające słoistość drewna drzew dwuliściennych i iglastych. W tym jednak przypadku ze względu na owalny kształt przekroju pnia, warstwy mają kształt elipsy.

U drzew jednoliściennych, które grubieją przy udziale kambium anomального, powstaje również specjalny typ tkanki okrywającej, tzw. korek piętrowy. Komórki miększu powierzchniowego dzieląc się wielokrotnie peryklinalnie, tworzą kilkukomórkowe serie, widoczne na przekroju poprzecznym. Następnie ściany komórek w tych seriach ulegają suberynizacji, co skutkuje powstaniem pokładu komórek skorkowaciałych, podobnego do korka drzew dwuliściennych [Esau 1965].

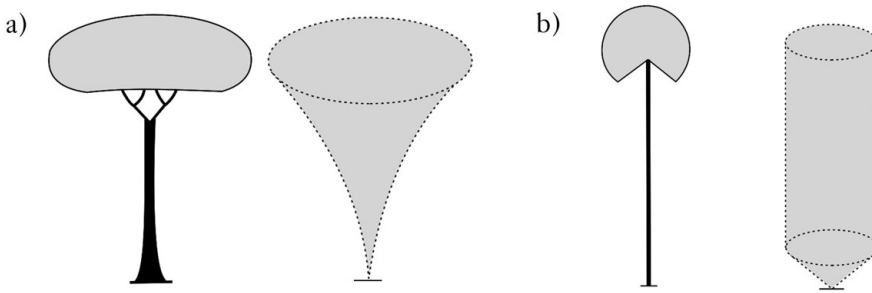
Specyficzne drewno tych drzew nie ma dużego znaczenia ekonomicznego. Jest m.in. wykorzystywane przez rdzennych mieszkańców Afryki i Australii. Przykładowo gałęzie *Aloe dichotoma*, drzewa występującego w Namibii, wykorzystywane są przez Buszmenów do wyrabiania kołczanów. Z kolei pień *Xanthorrhoea australis* rosnącej w Australii jest dla Aborygenów źródłem materiału do produkcji broni i sprzętów codziennego użytku.

### Jednoliścienne drzewa z rodzin *Arecaeae* i *Pandanaceae* (palmy i pandany)

Palmy są charakterystycznym elementem wilgotnych lasów tropikalnych, ale można je również spotkać na sawannach czy nadmorskich plażach. Pień palm, zwany też kłodziną [Strasburger i in. 1972; Viard 1999], może dorastać do kilkudziesięciu metrów wysokości. Parthasarathy i Klotz [1976] donoszą, że dojrzałe palmy woskowe z rodzaju *Ceroxylon* mogą dorastać do 50 m wysokości.

Znaczna część palm ma pokrój kolumnowy, który jest wynikiem braku wegetatywnych pąków bocznych [Zimmermann, Brown 1971]. Oznacza to, że pnie są pozbawione konarów i gałęzi, i że rolę nietypowej korony pełnią liście powstałe z pąków szczytowych zlokalizowanych na wierzchołku, osiągające czasem nawet ponad 6 m długości. Z pąka szczytowego powstają również kwiaty i owoce. Ten sposób rozwoju niesie ze sobą duże zagrożenie, gdyż zniszczenie górnej części rośliny przez burzę, zwierzę lub człowieka doprowadza do jej zamierania. Pnie palm zazwyczaj nie rozgałęziają się. Ciekawym wyjątkiem jest palma *Hyphaene*, której pień rozgałęzia się dychotomicznie, czyli tak jak pędy widłaków [Tomlinson i in. 1970]. Takie rozgałęzienie powstaje, gdy oś macierzysta pędu dzieli się na wierzchołku na dwie osie potomne. W przypadku wcześniej wspomnianych rozgałęzień sympodialnych osie potomne tworzą się poniżej wierzchołka osi macierzystej.

Zdaniem de Granville [1992], palmy są lepiej przystosowane do wypełniania luk w sklepieniu lasu niż drzewa dwuliścienne. Pień drzew dwuliściennych stale grubieje, a korona silnie się rozrasta, co powoduje, że ostatecznie drzewo kształtem przypomina odwrócony stożek (ryc. 3a). Tymczasem strategia wzrostu palm opiera się na w miarę stałym rozmiarze korony, i w efekcie w miarę stałej przestrzeni dla wzrostu palmy, która kształtem przypomina walec. To pozwala zrozumieć ogromną rolę palm w odnowie drzewostanu i wyjaśnia przyczyny ich częstego występowania w tych drzewostanach, które uległy zaburzeniu (ryc. 3b).



Ryc. 3.

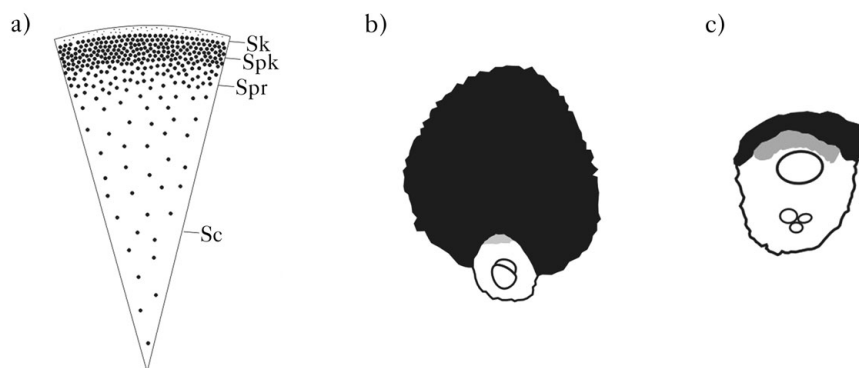
Strategia wzrostu drzew dwuliściennych (a) oraz palm o pojedynczym pniu (b) [de Granville 1992, zmodyfikowane]

The growth strategy of dicotyledonous trees (a) and palms with a single stem (b) [de Granville 1992, modified]

Palmy to jednoliścienne drzewa, których pień grubieje bez udziału kambium. Początkowo łodyga powiększa średnicę w związku z aktywnością komórek strefy merystematycznej zlokalizowanej tuż u podstawy zawiązków młodych liści [Schoute 1912; Helm 1936; Eckardt 1941]. Po osiągnięciu właściwej dla danego gatunku szerokości podstawy pnia rozpoczyna się jego wydłużanie. Palmy cechuje więc odmienny plan przyrostu od tego charakterystycznego dla drzew iglastych i dwuliściennych, u których najpierw ma miejsce wydłużanie łodygi na skutek aktywności podziałowej komórek stożka wzrostu pędu, a następnie dzięki aktywności komórek kambium następuje jej stopniowe grubienie. Schoute [1912] i Tomlinson [1961] donoszą, że niektóre palmy po zakończeniu wzrostu wydłużeniowego kontynuują wzrost promieniowy. Dzieje się tak nie na skutek aktywności kambium, a na skutek tzw. dyfuzyjnego wzrostu wtórnego, czyli rozrostu komórek miękiszowych znajdujących się pomiędzy wiązkami przewodzącymi, jak również na skutek wzrostu intruzywnego włókien w zewnętrznych częściach wiązek przewodzących. Rozrostowi komórek miękiszowych zazwyczaj towarzyszy postępująca z wiekiem skleryfikacja ścian komórkowych [Tomlinson 1964].

Rozkład wiązek waskularnych oraz ich budowa nie są jednakowe w pniu palmy. Na przekroju poprzecznym pnia można wyróżnić strefy: korową, podkorową, przejściową i centralną [Waterhouse, Quinn 1978]. Wąska strefa korowa zawiera drobne pęczki włókien, zwykle tykowych. Strefa podkorowa decyduje o wytrzymałości pnia i jest zbudowana z gęsto ułożonych, pooddzielanych miękiszem wiązek waskularnych, z których każda zaopatrzona jest w pochwę wokółwiązkową zbudowaną z dużej ilości włókien (ryc. 4a). W strefie przejściowej wiązki mają nieco rozluźniony układ. Natomiast w strefie centralnej wiązki przewodzące mają większe rozmiary, zawierają więcej elementów przewodzących, mniej włókien, a tkanka miękiszowa charakteryzuje się obecnością przestworów międzykomórkowych (ryc. 4b, c).

Warto nadmienić, iż u palm niektóre elementy wiązek przewodzących (cewki, rurki sitowe i komórki towarzyszące) są pod względem histologicznym identyczne jak te, które spotyka się u dwuliściennych. Istnieje jednak różnica związana z czasem funkcjonowania elementów łyka. Mianowicie u iglastych i dwuliściennych elementy sitowe funkcjonują przez stosunkowo krótki czas, np. u sosny tylko w sezonie wegetacyjnym, w którym zostały wytworzone, zaś u lipy mogą pozostawać żywe przez około 7 lat. U palm natomiast zdolność ta i, co się z tym wiąże, pełnienie funkcji przewodzącej przez rurki sitowe, utrzymywana jest przez cały okres życia rośliny, trwający nawet około 200 lat [Tomlinson 2006]. Niektórzy anatomowie właśnie w tym długim funkcjonowaniu elementów sitowych upatrują podstawy długowieczności palm.



Ryc. 4.

Budowa pnia palmy [Tomlinson 1961; Rich 1987, zmodyfikowane]

The structure of palm stem [Tomlinson 1961; Rich 1987, modified]

a) wycinek przekroju poprzecznego (Sk – strefa korowa; Spk – strefa podkorowa; Spr – strefa przejściowa; Sc – strefa centralna), b) budowa wiązek w strefie podkorowej oraz c) w strefie centralnej; kolorem czarnym zaznaczono pochwę wiązkową zbudowaną z włókien; kolorem szarym – tyko; białym – drewno

a) cross section (Sk – cortical zone; Spk – subcortical zone; Spr – transition zone; Sc – central zone), the vascular bundles in b) peripheral and in c) central zone; black – bundle sheath composed of fibres; grey – phloem; white – xylem

Tkanka okrywająca w pniach palm może przybierać różną formę. U niektórych epiderma pozostaje w stanie nienaruszonym przez całe życie, przy czym niekiedy może silnie ztwardnieć. W pniach grubszych palm, jak np. *Phoenix* czy *Raphia*, powstaje specjalny typ tkanki okrywającej w wyniku aktywności nietypowego fellogenu. U innych palm, jak *Washingtonia filifera*, tkanki okrywające powstają na skutek silnego grubienia i skleryfikacji ścian komórek kory pierwotnej [Tomlinson 1961].

Wydawać się może, że skoro kłodzina palm nie posiada typowej budowy, jak pnie drzew iglastych i dwuliściennych, gdyż nie ma typowego drewna wtórnego (mianem drewna u palm określa się wyłącznie pierwotne wiązki przewodzące zatopione w miękiszu), które stanowiłyby zasadniczą część jego struktury, to nie spełnia dobrze funkcji mechanicznej. Tymczasem specyficzna budowa wiązek przewodzących i ich rozmieszczenie sprawia, że kłodziny palm są bardzo wytrzymałe [Rich 1987]. Właśnie z uwagi na tę cechę, drewna kokosu właściwego używa się do budowy mebli czy kładek. Kłodzinę palmy kokosowej wykorzystuje się w budownictwie i rzeźbiarstwie. Z włókna kokosowego wytwarza się też liny, pędzle, szczotki, maty zastępujące dywany, uszczelnia się nim łodzie. Szeroko jest też używane w ogrodnictwie do robienia kompostu jako substytut torfu. Drewno palm z rodzaju *Borassus* (winodań lub palma delep) uważane jest za niezwykle odporne na działalność szkodników. Z kolei drewno *Oncosperma* wykorzystywane jest przy budowie kutrów. Kubańczycy praktycznie z całych pni palm z rodzaju *Colpothrinax* budują statki. Zasadniczo drewno tych jednoliściennych roślin drzewiastych wykorzystuje się do produkcji mebli oraz jako materiał budowlany stosowany przy wyrobie krokwi, belek czy kołków.

Wśród jednoliściennych istnieją także rośliny, które wyglądem przypominają palmy, ale nimi nie są. Należą do nich pandany z rodziny *Pandanaceae*, charakterystyczny element flory tropikalnej Azji i wysp Oceanu Indyjskiego. Drzewa te mogą dorastać nawet do 30 m wysokości. Część z nich cechuje obecność charakterystycznych korzeni podporowych. Pandany, podobnie jak draceny czy juki, rozgałęziają się sympodialnie. Ich pień, tak jak pień palm, jest zbudowany wyłącznie z tkanek pierwotnych i nie posiada kambium [Tomlinson 1964]. Charakterystyczną cechą przekroju poprzecznego pnia pandanów, która pozwala na łatwe odróżnienie go

od pnia palm, jest obecność tzw. złożonych wiązek waskularnych [Tomlinson, Zimmermann 1967]. Meyer [1933] donosi, że powstają one w wyniku specyficznej fuzji dwóch lub większej liczby wiązek waskularnych. Drewno pandanów jest bardziej miękkie niż drewno palm [Tomlinson, Zimmermann 1967]. Wykorzystywane jest do budowy konstrukcji budynków, uszczelniania łodzi, wyrobu lin i sznurów. Pnie służą także jako opał i materiał kompostowy.

U drzew iglastych i dwuliściennych ewolucyjny sukces w związku z tworzeniem drewna jako tkanki mechanicznej i przewodzącej związany był z umiejscowieniem aktywności merystematycznej w kambium, u jednoliściennych drzew, jak np. juki czy draceny, polegał na wytworzeniu specyficznego kambium anomalnego, natomiast u palm na modyfikacji „planu” przyrostu na grubość i wysokość, bez udziału kambium.

## Literatura

- Adolt R., Pavlis J. 2004. Age structure and growth of *Dracaena cinnabari* population on Socotra. *Trees* 18: 43-53.
- Angiosperm Phylogeny Group II. 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Bot. J. Linn. Soc.* 141: 399-436.
- Barkley G. 1924. Secondary stellar structure of *Yucca*. *Bot. Gaz.* 78: 433-439.
- Chamberlain C. 1921. Growth rings in monocotyledons. *Bot. Gaz.* 72: 293-304.
- Cheadle V. I. 1937. Secondary growth by means of a thickening ring in certain monocotyledons. *Bot. Gaz.* 98: 535-555.
- Cordemoy E. J. 1893. *Flore L'île de la Réunion*. Paris: Paul Klincksieck.
- Eckardt T. 1941. Kritische Untersuchungen über das primäre Dickenwachstum bei Monokotylen, mit. Ausblick auf dessen Verhältnisse zur sekundären Verdickung; *Bot. Arch.* 42: 289-334.
- Esau K. 1965. *Plant anatomy*. John Wiley and Sons, New York.
- Fisher J. 1975. Eccentric secondary growth in *Cordylina* and other *Agavaceae* (*Monocotyledonae*) and its correlation with auxin distribution. *Amer. J. Bot.* 62: 292-302.
- de Granville J. J. 1992. Life forms and growth strategies of Guianan palms as related to their ecology. *Bull. I. Fr. Étud. And.* 21: 533-548.
- Halle F. R., Oldeman A. A., Tomlinson P. B. 1978. *Tropical Trees and Forest: an Architectural Analysis*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New-York.
- Hejnowicz Z. 2002. *Anatomia i histogeneza roślin naczyniowych*. PWN, Warszawa.
- Helm J. 1936. Das Erstärkungswachstum der Palmen und einiger anderer Monokotylen, zugleich ein Beitrag zur Frage des Erstärkungswachstums der Monokotylen überhaupt. *Planta* 26: 319-364.
- Langenheim J. 2003. *Plant resins: chemistry, evolution, ecology, ethnobotany*. Timber Press, Inc. Portland, Cambridge.
- Latta J. 2008. Changing to APGII-theory put into practice. *Sibbaldia* 6: 133-153.
- Lindinger L. 1909. Jahresringe bei den Monokotylen der Drachenbaumform. *Naturwiss. Wochenschrift N. F.* 8: 491-494.
- Little E. L. 1953. Check-list of native and naturalized trees of the United States (Including Alaska) (U.S.D.A. For. Ser. Handbook 41), Washington D.C.
- Lu Ch., Chiang S. 1976. Lateral thickening in the stem of *Agave rigida* Mill. and *Aloe vera* L. *Taiwania* 21: 204-219.
- Meyer F. J. 1933. Über das Leitbündelsystem von *Pandanus utilis* und den Begriff der "zusammengesetzten Leitbündel". *Planta* 19: 607-613.
- Panshin A. J., DeZeeuw C., Brown H. P. 1964. *Textbook of wood technology*. McGraw-Hill Book Co., New York. 257-276.
- Parthasarathy M. V., Klotz L. H. 1976. Palm "wood". *Wood Sci. Tech.* 10: 215-229.
- Rich P. M. 1987. Mechanical structure of the stem of arborescent palms. *Bot. Gaz.* 148 (1): 42-50.
- Schoute J. C. 1912. Über das Dickenwachstum der Palmen. *Annales du Jardin Botanique de Buitens-zorg, Deuxième Serie* 11: 1-209.
- Strasburger E., Nolla F., Schencka H., Schimper A. F. W. 1972. *Botanika PWRiL*, Warszawa.
- Thomas P. 2001. *Trees: their natural history*. Cambridge University Press.
- Tomlinson P. B. 1961. *Palmae*. W: Metcalfe C. R. *Anatomy of the Monocotyledons*. Vol. 2. Clarendon Press, Oxford. 1-453.
- Tomlinson P. B. 1964. Stem structure in arborescent monocotyledons. In: *The formation of wood in forest trees*. Academic Press, New York.
- Tomlinson P. B. 2006. The uniqueness of palms. *Bot. J. Linn. Soc.* 151: 5-14.
- Tomlinson P. B., Zimmermann M. H. 1967. The "wood" of monocotyledons. *Bull. Int. Ass. Wood Anat.* 4-24.
- Tomlinson P. B., Zimmermann M. H., Simpson P. G. 1970. Dichotomous and pseudodichotomous branching of monocotyledonous trees. *Phytomorphol.* 20: 36-39.
- Viard M. 1999. *Drzewa. 1000 fotografii*. Arkady, Warszawa.



- Waterhouse J. T. 1987. The phylogenetic significance of Dracaena-type growth. Proc. Linn. Soc. New South Wales 109: 129-138.
- Waterhouse J. T., Quinn C. J. 1978. Growth patterns in the stem of the palm *Archonotophoenix cunninghamiana*. Bot. J. Linn. Soc. 77: 78-93.
- Zimmermann M. H., Brown C. L. 1971. Trees Structure and Function, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New-York.

## SUMMARY

### Stem structure of monocotyledonous trees

Secondary stem growth of monocotyledonous trees is described. It is known, in coniferous and dicotyledonous trees, that secondary increment is an effect of activity of vascular and cork cambia. Vascular cambium causes an increase in girth of tree trunk by adding new xylem and phloem cells, whereas cork cambium contributes to radial growth of tree trunk by forming protective tissue. The monocotyledonous plants generally do not have cambium and secondary growth typical of coniferous and dicotyledonous trees. However, there are some monocots that enlarge their girth with special type of secondary growth and produce special form of wood. In tree-like species of *Asparagaceae*, *Asphodelaceae*, *Laxmanniaceae* and *Ruscaceae* families the secondary radial increment is a result of activity of the meristematic region, named as anomalous cambium. This anomalous cambium is composed of axially elongated cells. The result of its activity is production of vascular bundles that are submerged in conjunctive tissue. Protective tissue, in this group of plants, is referred to as storied cork and arises without the formation of cork cambium. Palm stem is composed of vascular bundles embedded in more or less uniform parenchyma. There is no cylindrical cambium and the secondary increase in girth is possible by occurrence so-called diffuse secondary growth, which concerns expansion of parenchyma cells and fibers of bundle sheath. Distribution and structure of vascular bundles explains significant mechanical strength of palms stem that have economical importance. Here protective tissue can be formed by the activity of a specialized meristem or by suberization and sclerosis of cortical zone cells.