

MIRELA TULIK, JOANNA JURA-MORAWIEC

Wymierne cechy elementów przewodzących w drewnie

Measurable traits of tracheary elements in wood

ABSTRACT

Tulik M., Jura-Morawiec J. 2017. Wymierne cechy elementów przewodzących w drewnie. Sylwan 161 (1): 81-88.

The trade-off in case of water transport is captured in ecological theory by the safety vs. efficiency concept. As the efficiency of transport of water depends mainly on the dimensions of the conductive elements in wood, this paper presents the survey on some methods that allow to quantify the tracheids and vessels attributes including their diameter (tangential/radial, hydraulic), length as well as arrangement (axial, radial). Each trait of conductive elements is briefly described and formula for its calculation is given. Moreover, the usefulness of measurable traits for calculating the meso- and xeromorphy index is presented. Given the fact that the structure of pits and complexity of perforation plate (scalariform, ladder-like) are important factors in wood hydraulic resistance, the following parameters were additionally characterized: the pit membrane diameter, pit membrane thickness, pit chamber depth and the number of bars per perforation plate between the adjacent vessel elements.

KEY WORDS

tracheids, bordered pits, vessels, cavitation, perforation plate, xeromorphy index, mesomorphy index

ADDRESSES

Mirela Tulik ⁽¹⁾ – e-mail: mirela.tulik@wl.sggw.pl
 Joanna Jura-Morawiec ⁽²⁾

⁽¹⁾ Samodzielny Zakład Botaniki Leśnej, SGGW w Warszawie; ul. Nowoursynowska 159, 02-776 Warszawa

⁽²⁾ Polska Akademia Nauk, Ogród Botaniczny – CZRB w Powsinie; ul. Prawdziwka 2, 02-973 Warszawa

Wstęp

Drewno (ksyłem wtórny) stanowi interesujący obiekt badawczy nie tylko dla anatomów, ale także dla fizjologów i ekologów roślin. Charakterystyka elementów strukturalnych drewna dostarcza informacji o funkcjonalnym przystosowaniu roślin do środowiska zewnętrznego [Verheyden i in. 2005; Yaman 2008; López i in. 2014; Tulik, Bijak 2016; Hacke i in. 2016] i pozwala łączyć anatomię drewna z innymi dyscyplinami wiedzy. Gonzales i Eckstein [2003] szczególną uwagę zwracają na średnicę światła członów naczyniowych – jako wskaźnika zmian środowiskowych mających miejsce podczas tworzenia tych komórek. Dostępność wody jest bowiem czynnikiem limitującym ich wymiary. Z kolei Medeiros i Pockman [2014] oraz Schreiber i in. [2015] wskazują, że średnica naczyń jest wypadkową kontroli genetycznej i plastyczności gatunku warunkowanej zmianami środowiskowymi.

Celem pracy było wskazanie możliwości kwantyfikacji elementów przewodzących drewna, których cechy budowy podlegają zmianom w zależności od warunków środowiska zewnętrznego i w ten sposób modyfikują transport wody. Szczególną uwagę zwrócono na liczbowe sposoby

opisu: (i) średnicy elementów przewodzących, (ii) długości cewek (L_T [μm]) i członów naczyniowych (L_{VE} [μm]) oraz (iii) długości naczyń (L_V [cm]) i ich rozmieszczenia (osiowego/promieniowego). Jako elementów opisu użyto stosowanych w badaniach ekologii drewna i ściśle związanych z wymiernymi cechami elementów przewodzących pojęć kseromorfizmu i mezomorfizmu drewna oraz podatności na kawitację – wyrażanych za pośrednictwem tzw. indeksów ekologicznych. W regeneracji ciągłości słupa wody i zapobieganiu rozprzestrzenianiu się pęcherzyków powietrza wynikających z kawitacji elementów przewodzących uczestniczą też jamki lejkowate, przypisuje się również rolę płycie perforacyjnej, dlatego przedstawiono informacje na temat możliwości ich analizy ilościowej.

Średnica i długość elementów przewodzących

Jedną z ważniejszych cech elementów przewodzących, która ma bezpośredni związek z wydajnością transportu wody, jest ich średnica – zgodnie ze wzorem Hagen-Poiseuille'a wydajność transportu wody jest wprost proporcjonalna do czwartej potęgi średnicy naczyń bądź cewek [Tyree, Zimmermann 2002]:

$$K_h = \pi D^4 / 128 \eta$$

gdzie:

K_h – przewodnictwo hydrauliczne,
 η – współczynnik lepkości wody.

Wielkość ta ma również związek z podatnością drzew na warunkowaną zamarzaniem czy suszą kawitację, czyli przerwanie ciągłości słupa wody i w konsekwencji zapowietrzenie komórek. Wiadomo bowiem, że drzewa z drewnem pierścieniowo-naczyniowym i posiadające naczynia o dużej średnicy są bardziej podatne na kawitację niż drzewa iglaste i drzewa z drewnem rozpierzchło-naczyniowym [Pockman, Sperry 2000; Christman i in. 2012; Tulik 2014].

W anatomicznych opisach cech drewna średnicę elementów przewodzących przedstawia się jako styczną lub promieniową średnicę komórki (D_T oraz D_R [μm]) lub też jako wielkość uśrednioną z wartości średnic stycznych i promieniowych. Należy jednak nadmienić, że ten sposób charakterystyki średnicy elementów przewodzących nie bierze pod uwagę kształtu komórki i w związku z tym jej udziału w przewodnictwie hydraulicznym drewna. Zwykle na przekroju poprzecznym naczynia nie mają kształtu okrągłego, a cewki są kwadratowe lub przybierają inne formy geometryczne [Lewis 1992; Sperry, Sullivan 1992; Davis i in. 1999], dlatego w literaturze spotkać można informacje na temat pomiarów średnicy elementów przewodzących wyrażonej poprzez ich obwód (conduit perimeter, P):

$$D_T = P / \pi$$

lub przez ich pole powierzchni (conduit surface area, A):

$$D_T = \sqrt{\frac{4A}{\pi}}$$

$$\text{dla naczynia } A_v = \pi \times D_{RL} \times L_V [\text{mm}^2]$$

gdzie:

D_{RL} – opór średnicy światła elementu przewodzącego.

Inną wielkością, która opisuje średnicę elementów przewodzących i zarazem nawiązuje do ich bezpośredniego udziału w transporcie wody, jest tzw. średnica hydrauliczna, zwana również hydrauliczną średnicą ważoną (hydraulically weighted diameter D_H [μm]). Jest to parametr, który największą wagę w kontekście ilości wody przepływającej przez komórkę przypisuje

właśnie jej średnicy. Z uwagi na fakt, że elementy przewodzące nie są idealnymi kapilarami, tzn. mają nieregularny kształt (np. naczynia typu zigzag [Tulik 2006]), a ściany komórkowe mogą być zaopatrzone w spiralne wzmocnienia, w literaturze funkcjonują dwa estymatory, za pomocą których wyrażana jest średnica hydrauliczna komórek. Tyree i Zimmermann [2002] proponują, aby tę wielkość obliczać według wzoru:

$$D_H = (\Sigma D^5 / N)^{1/4}$$

zaś Sperry i in. [1994] zgodnie z wzorem:

$$D_H = \Sigma D^5 / \Sigma D^4$$

Warto dodać, że średnica elementów przewodzących zmienia się wzdłuż promienia pnia, jak również w kierunku osiowym (korzeń-korona) i przy pomiarach tego parametru te tendencje rozwojowe są brane pod uwagę.

Kolejną wielkością wykorzystywaną w badaniach drewna jest opór średnicy światła elementu przewodzącego (D_{RL} [μm]) [Tyree, Zimmermann 2002; Sperry i in. 2005; Hacke i in. 2007]. D_{RL} jest średnicą elementu przewodzącego wynikającą z oporu światła komórki (R_L) [Scholz i in. 2013], którą można obliczyć za pomocą wzoru Hagena-Poiseuille'a:

$$R_L = 128\eta / \pi D^4$$

Warto nadmienić, że na drodze ewolucji nastąpiła minimalizacja wspomnianych oporów, bowiem: 1) średnica światła elementów przewodzących uległa zwiększeniu, 2) wytworzona została perforacja i jamki lejkowate zaopatrzone w margo, 3) łączna powierzchnia przekroju poprzecznego przez światła elementów przewodzących znacząco wzrosła oraz 4) wykształcone zostały mechanizmy umożliwiające regenerację ciągłości słupa wody w naczyniu w wyniku kawitacji [Sperry 2003].

Znajomość średnicy naczyń i ich gęstości w drewnie [liczba/ mm^2 drewna] pozwala określić tzw. indeks odporności drewna na kawitację [Carlquist 1977, 2001]. Jest on ilorazem średnicy naczyń i ich gęstości. Jego niska wartość oznacza dużą odporność (redundancy) oraz że im mniejszy udział naczyń w drewnie, tym mniejsze prawdopodobieństwo, że transport wody mógłby ulec w znaczący sposób dysfunkcji w związku ze stresem wodnym. Drewno roślin żyjących w ekstremalnych warunkach środowiska zwykle charakteryzuje się dużą gęstością i obecnością naczyń o małej średnicy [Carlquist 2001], co w kategoriach bezpiecznego transportu wody jest rozważane jako przystosowanie do warunków suszy [De Micco, Aronne 2012]. Alternatywną wielkością dla wspomnianego indeksu jest indeks wskazujący na mezomorficzny charakter cech elementów strukturalnych drewna, a jego wielkość jest iloczynem indeksu odporności na kawitację i długości członów naczyniowych. Mezomorficzny charakter drewna będzie zatem wyrażony przez obecność dłuższych naczyń niż w drewnie o cechach kseromorficznych i o dużej średnicy, ale małej gęstości.

Długość cewek czy członów naczyniowych odzwierciedla długość wrzecionowatych komórek kambialnych i wraz ze zwiększaniem się odległości od rdzenia długość tych elementów w drewnie wzrasta, aż do ustalenia się wielkości charakterystycznej dla danego gatunku (reguła Sanio [Bannan 1964]). Metody, które pozwalają zmierzyć długość komórek przewodzących, to maceracja i metoda Ladella [1959]. Ta ostatnia opiera się na przekrojach podłużnych stycznych i jest rekomendowana dla pomiarów długości cewek (L_T). Na przekrojach stycznych wyznacza się dwie linie o znanej długości (ΔLL), a następnie w wyznaczonym przez linie obszarze określa się liczbę cewek (N_T), którą dzieli się przez liczbę końców komórkowych (N_{TPs}) zawartych w obszarze wyznaczonym przez linie. Długość cewek określa wzór:

$$L_T = [N_T (\Delta LL)] / N_{TTps}$$

Metoda Ladella zakłada losowe rozmieszczenie komórek. Jest wykorzystywana znacznie rzadziej niż maceracja, chociaż uzyskuje się przy jej zastosowaniu podobne wyniki [Wilkins, Bamber 1983; Baas i in. 1986]. Należy jednak nadmienić, że o ile precyzyjna lokalizacja komórek jest możliwa, to identyfikacja końców komórkowych może być utrudniona w przypadku, gdy średnica cewek jest mniejsza od 20 μm .

Długość członów naczyniowych można określić metodą mikroodlewów (microcasting) zaproponowaną przez André'a [2005], natomiast określenie długości naczyń jest nadal problematyczne, pomimo rozwoju wielu technik badawczych [Zimmermann, Jeje 1981]. Techniki, które umożliwiają określenie średniej długości naczyń, to wstrzykiwanie pigmentu [Greenidge 1952] lub farby olejnej [Zimmermann, Jeje 1981; Ewers, Fisher 1989], wdmuchiwanie gazu, który tak jak farba trudno przenika przez ścianę nieperforowaną [Skene, Balodis 1968; Zimmermann, Jeje 1981; Cohen i in. 2003], metoda kinematograficzna [Bosshard, Kucera 1973; Huggett, Tomlinson 2010], wprowadzanie drutu [Kanai i in. 1996], użycie promieni rentgenowskich tytanu z roztworem lakieru [Middleton 1989], iniekcja silikonu [Sperry i in. 2005] czy zastosowanie tomografii komputerowej o wysokiej rozdzielczości [Brodersen i in. 2011].

Rozmieszczenie naczyń w drewnie

U dwuliściennych rozmieszczenie naczyń na przekroju poprzecznym stanowi cechę diagnostyczną ułatwiającą identyfikację gatunków. Naczynia mogą być rozmieszczone pojedynczo lub mogą się grupować. Rozmieszczone są zwykle losowo, z wyjątkiem takich miejsc jak okolice węzłów czy strefa odcinania liści i kwiatów [André i in. 1999; Rancić i in. 2010]. Ciekawy sposób liczbowego opisu rozmieszczenia naczyń kryje się pod pojęciami tzw. indeksów grupowania się naczyń (V_G , V_S , F_{VM}). I tak indeks V_G zaproponowany przez Carlquista [2001] jest ilorazem całkowitej liczby naczyń do całkowitej liczby naczyń, które występują w zgrupowaniu ($V_G = Nv/Nv$ w zgrupowaniu). Całkowita liczba grup jest zaś sumą naczyń występujących pojedynczo, naczyń tworzących grupy w postaci gron oraz występujących w grupach zorientowanych promieniowo. Pojedyncze naczynie określane jest jako jedna grupa naczyń. Wartość indeksu wynosząca 1 wskazuje na wyraźne występowanie pojedynczych naczyń w drewnie, zaś przy większych wartościach naczynia wykazują tendencję do grupowania się. Indeks ten nie bierze pod uwagę średnicy naczyń i przeciwstawić mu można indeks wielokrotnej frakcji (F_{VM}) naczyń zaproponowany przez Martínez-Vilalta i in. [2012], który jest ilorazem pojedynczych naczyń i całkowitej liczby naczyń występujących w zgrupowaniach ($F_{VM} = Nv$ w zgrupowaniu/ Nv). Kolejny indeks określający stopień grupowania się naczyń to tzw. indeks pojedynczych naczyń V_S , wyrażony w postaci ilorazu całkowitej liczby pojedynczych naczyń do całkowitej liczby naczyń występujących w zgrupowaniu ($V_S = N$ pojedynczych naczyń/ N naczyń grupujących się). Do naczyń występujących w zgrupowaniu również w tym przypadku zalicza się naczynia pojedyncze oraz występujące w zgrupowaniach po dwa lub więcej.

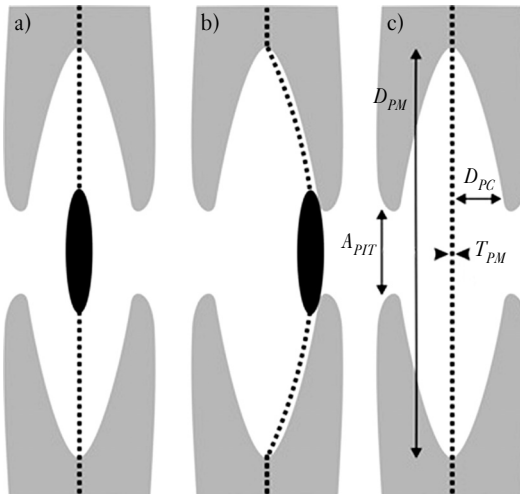
Grupowanie się naczyń pełni istotną rolę w funkcjonowaniu mechanizmu naprawczego utrudniającego rozprzestrzenianie się pęcherzyków powietrza z zapowietrzonego naczynia [Lens i in. 2011], dlatego rozpoznanie przestrzennego rozmieszczenia tych elementów przewodzących skupia coraz większą uwagę naukowców.

Ilościowy opis cech jamki lejkowatej i płyty perforacyjnej

Ważnym czynnikiem decydującym o wydajności hydraulicznej drewna roślin są jamki lejkowate – odpowiadają one za >50% całkowitego oporu hydraulicznego [Choat i in. 2008]. Jamka jest za-

głębieniem w ścianie wtórnej komórki, na dnie którego znajdują się blaszka środkowa i ściana pierwotna, zwane wspólnie błoną zamykającą. Błona zamykająca jamkę może być niejednorodna (heterogenous) z wyraźnie widoczną zgrubiałą, centralną częścią zwaną torusem, którą otacza część porowata zwana margo (ryc. 1a i b). Jamki lejkokowate z torusem występują zwykle w elementach przewodzących drewna roślin nagozalążkowych. Natomiast u okrytozalążkowych, poza *Oleaceae*, *Thymelaeaceae*, *Rosaceae*, *Ulmaceae* i *Cannabaceae* [Wheeler 1983; Dute, Rushing 1987; Dute i in. 1992, 2004; Jansen i in. 2004], błona zamykająca jamkę jest jednorodna (homogenous) (ryc. 1c). Istotna z punktu widzenia bezpiecznego transportu wody jest średnica błony zamykającej jamkę (D_{PM} [μm]), którą można określić na przekroju poprzecznym jamki (ryc. 1c) lub pośrednio na przekroju promieniowym, na podstawie pomiaru średnicy jamki. U nagozalążkowych stosunek średnicy torusa, średnicy margo i średnicy apertury jamki, mierzonyj w jej najszerszym punkcie, zmienia się liniowo i określa stopień przylegania torusa do wlotu jamki (ryc. 1b). Na tej podstawie wyróżniono gatunki mniej i bardziej odporne na kawitację [Sperry, Tyree 1990; Hacke, Jansen 2009]. Różnica średnicy torusa i wlotu (apertury) jamki podzielona przez średnicę torusa określa stopień przylegania torusa do wlotu jamki (na zasadzie wentyla, valve theory), co ma miejsce, gdy wskutek kawitacji pojawi się duży gradient ciśnienia [Delzon i in. 2010]. Bardzo ściśle przyleganie torusa do wlotu jamki o wartości około 0,41 jest charakterystyczne dla roślin porastających tereny środowisk suchych, wartości 0,29-0,28 są typowe dla roślin klimatu umiarkowanego i stref tropikalnych, zaś najniższa wartość – 0,24 – cechuje rośliny klimatu borealnego [Bouche i in. 2014]. Maksymalny zakres odchylenia błony zamykającej od położenia środkowego określa natomiast głębokość komory jamki (D_{PC} [μm]), która jest wyrażana jako odległość od obrzeżenia jamki do błony zamykającej.

U roślin okrytozalążkowych grubość błony zamykającej jamkę (T_{PM} [nm]) jest zróżnicowana i waha się od około 100 nm do >1000 nm [Jansen i in. 2009]. Dla wydajnego transportu wody najlepsze są cienkie, porowate błony zamykające, zaś ze względu na bezpieczeństwo przepływu błony grube, których pory mają mniejszą średnicę. Należy nadmienić, że średnica porów w błonie zamykającej u roślin dwuliściennych waha się w granicach 5-20 nm [Choat i in. 2004], co pozwala na swobodny przepływ wody z jednej komórki do drugiej. Oznacza to jednocześnie, że gazowa faza podczas kawitacji nie przekracza ścian komórkowych, bowiem do utrzymania podciśnienia (–3 MPa) wystarcza menisk na porze o średnicy 25 nm. Warto też wspomnieć, że błona zamykająca jamki



Ryc. 1.

Schemat pary jamek lejkokowatych w przekroju poprzecznym z torusem (a), z efektem zamknięcia wlotu jamki przez odchyleny od położenia środkowego torus (b) oraz bez torusa (c) (za Delzon i in. [2010] oraz Tixier i in. [2014], zmodyfikowane)

Scheme of a bordered pit pair in transverse section with a torus (a), with a torus valve effect (i.e. the torus overlaps the pit border) (b) and without a torus (c) (after Delzon et al. [2010] and Tixier et al. [2014], modified)

A_{PIT} – apertura (wlot) jamki, D_{PM} – średnica błony zamykającej, D_{PC} – głębokość komory jamki, T_{PM} – grubość błony zamykającej

A_{PIT} – pit aperture, D_{PM} – pit membrane diameter, D_{PC} – pit chamber depth, T_{PM} – pit membrane thickness

stanowi barierę dla ewentualnego przenikania patogenów. Bakterie są bowiem zdolne do pasywnego przemieszczania się z pnia do liści, kiedy błona zamykająca ulegnie uszkodzeniu [Thorne i in. 2006].

Ilościowe różnice w budowie złożonej płyty perforacyjnej w naczyniu mogą być rozpatrywane jako możliwość rozwiązania konfliktu między transportem wydajnym a bezpiecznym. Odnotowana różnica w liczbie szczelbeków w płycie perforacyjnej złożonej w naczyniach drewna wczesnego i późnego może wskazywać na funkcjonalne przystosowanie do zmieniających się warunków środowiska przyrodniczego oraz na możliwość regeneracji ciągłości słupa wody [Zimmermann 1983]. W zapowietrzonych komórce pęcherzyki powietrza lokalizują się zwykle tuż przy powierzchni płyty perforacyjnej. Złożona płyta perforacyjna sprzyja powstaniu większej liczby małych pęcherzyków powietrza, których rozpuszczenie jest znacznie łatwiejsze niż rozpuszczenie jednego dużego pęcherzyka [Sperry 2003].

Podsumowanie

Zastosowanie mikroskopii świetlnej umożliwia analizy morfometryczne elementów strukturalnych drewna, a zwłaszcza elementów przewodzących (cewek w drewnie u iglastych oraz członów naczyniowych u drzew z klasy dwuliścienne). Wydajność transportu wody uzależniona jest m.in. od średnicy i długości tych komórek. Istotną rolę odgrywają też struktury subkomórkowe obecne w ścianach komórek przewodzących (jamki, płyty perforacyjne). Obserwowane na przestrzeni lat zjawisko zamierania ważnych drzew lasotwórczych, które niejednokrotnie przybiera charakter procesu globalnego, można tłumaczyć, opierając się na analizach ilościowych komórek uczestniczących w transporcie wody. Wydaje się zatem, że kwantyfikacja cech budowy elementów przewodzących w drewnie ułatwia zrozumienie złożonego procesu adaptacji drzew do zmiennych czynników środowiskowych, który ma na celu zbilansowanie ryzyka pomiędzy wydajnym i bezpiecznym transportem wody i wpływa na przeżywalność gatunku.

Literatura

- André J. P. 2005. Vascular Organization of Angiosperms. A New Vision. Enfield, NH: Science Publishers, Inc.
- Baas P., Schmid R., Heuven B. J. 1986. Wood anatomy of *Pinus longaeva* (bristlecone pine) and the sustained length-on-age increase of its tracheids. IAWA Bull. 7: 221-228.
- Bannan M. W. 1964. Tracheid size and anticlinal divisions in the cambium of *Pseudotsuga*. Can. J. Bot. 42: 603-631.
- Bosshard H. H., Kucera L. 1973. Die vernetzung des gefäßsystems in *Fagus sylvatica* L. Holz Roh. Werkst. 31: 437-448.
- Bouche P. S., Larter M., Domec J. Ch., Burrett R., Gasson P., Jansen S., Delzon S. 2014. A broad survey of hydraulic and mechanical safety in the xylem of conifers. J. Exp. Bot. 65: 4419-4431.
- Brodersen C. R., Lee E. F., Choat B., Jansen S., Phillips R. J., Shackel K. A., McElrone A. J., Matthews M. A. 2011. Automated analysis of three-dimensional xylem networks using high-resolution computed tomography. New Phytol. 191: 1168-1179.
- Carlquist S. 1977. Ecological factors in wood evolution: a floristic approach. Am. J. Bot. 64: 887-896.
- Carlquist S. 2001. Comparative wood anatomy – systematic, ecological and evolutionary aspects of dicotyledon wood. 2nd Edn., Berlin Springer-Verlag.
- Choat B., Cobb A., Jansen S. 2008. Structure and function of bordered pits: new discoveries and impacts on whole-plant hydraulic function. New Phytol. 177: 608-626.
- Choat B., Jansen S., Zieniecki M. A., Smets E., Holbrook M. 2004. Changes in pit membrane porosity due to deflection and stretching: the role of vestured pits. J. Exp. Bot. 55: 1569-1575.
- Christman M. A., Sperry J. S., Smith D. 2012. Rare pits, large vessels and extreme vulnerability to cavitation in a ring-porous tree species. New Phytol. 193: 713-720.
- Cohen S., Bennink J., Tyree M. T. 2003. Air method measurements of apple vessel length distributions with improved apparatus and theory. J. Exp. Bot. 54: 1889-1897.
- Davis S. D., Sperry J. S., Hacke U. 1999. The relationship between xylem conduit diameter and cavitation caused by freezing. Am. J. Bot. 86: 1367-1372.
- Delzon S., Douthe C., Sala A., Cochard H. 2010. Mechanism of water-stress induced cavitation in conifers: bordered pit structure and function support the hypothesis of seal capillary-seeding. Plant, Cell & Environ. 33: 2101-2111.

- De Micco V., Aronne G. 2012. Morpho-anatomical traits for plant adaptation to drought. W: Aroca R. [red.]. Plant responses to drought stress: from morphological to molecular features. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg. 37-62.
- Dute R. R., Martin A. L., Jansen S. 2004. Intervascular pit membranes with tori in wood of *Planera aquatica* J.F.Gmel. J. Ala. Acad. Sci. 75: 7-21.
- Dute R. R., Rushing A. E. 1987. Pit pairs in the wood of *Osmanthus americanus* (Oleaceae). IAWA Bull. 8: 237-244.
- Dute R. R., Rushing A. E., Freeman J. D. 1992. Survey of intervessel pit membrane structure in *Daphne* species. IAWA Bull. 13: 113-123.
- Ewers F. W., Fisher J. B. 1989. Techniques for measuring vessel lengths and diameters in stems of woody plants. Am. J. Bot. 76: 645-656.
- Gonzales I. G., Eckstein D. 2003. Climatic signal of earlywood vessels of oak on a maritime site. Tree Physiol. 23: 497-504.
- Greenidge K. N. H. 1952. An approach to the study of vessel length in hardwood species. Am. J. Bot. 39: 570-574.
- Hacke U. G., Jansen S. 2009. Embolism resistance of three boreal conifer species varies with pit structure. New Phytol. 182: 675-686.
- Hacke U. G., Sperry J. S., Feild T. S., Sano Y., Sikkema E. H., Pittermann J. 2007. Water transport in vesselless angiosperms: conducting efficiency and cavitation safety. Int. J. Plant Sci. 168: 1113-1126.
- Hacke U. G., Spicer R., Schreiber S. G., Plavcova L. 2016. An ecophysiological and developmental perspective on variation in vessel diameter. Plant, Cell & Environ. DOI: 10.1111/pce.12777.
- Huggett B., Tomlinson P. 2010. Aspects of vessel dimensions in the aerial roots of epiphytic Araceae. Int. J. Plant Sci. 171: 362-369.
- Jansen S., Choat B., Pletsers A. 2009. Morphological variation of intervessel pit membranes and implications to xylem function in angiosperms. Am. J. Bot. 96: 409-419.
- Jansen S., Choat B., Vinckier S., Lens F., Schols P., Smets E. 2004. Intervascular pit membranes with a torus in the wood of *Ulmus* (Ulmaceae) and related genera. New Phytol. 163: 51-59.
- Kanai Y., Fujita M., Takabe K. 1996. Vessel network tracing by wire insertion and pigment injection. Bull. Kyoto Univ. Forest 68: 127-136.
- Ladell J. L. 1959. A new method of measuring tracheid length. Forestry 32: 124-125.
- Lens F., Sperry J. S., Christman M. A., Choat B., Rabaey D., Jansen S. 2011. Testing hypothesis that link wood anatomy to cavitation resistance and hydraulic conductivity in the genus *Acer*. New Phytol. 190: 709-723.
- Lewis A. 1992. Measuring the hydraulic diameter of a pore or conduit. Am. J. Bot. 79: 1158-1161.
- López J., del Valle J. I., Giraldo J. A. 2014. Flood-promoted vessel formation in *Prioria copaifera* trees in the Darien Gap, Colombia. Tree Physiol. DOI: 10.1093/treephys/tpu077.
- Martínez-Vilalta J., Mencuccini M., Alvarez X., Camacho J., Loepfe L., Piñol J. 2012. Spatial distribution and packing of xylem conduits. Am. J. Bot. 99: 1-8.
- Medeiros J. S., Pockman W. T. 2014. Freezing regime and trade-offs with water transport efficiency generate variation in xylem structure across diploid populations of *Larrea* sp. Am. J. Bot. 101: 598-607.
- Middleton T. M. 1989. Modification of the latex paint infusion technique for the determination of vessel length in hardwoods. Wood Sci. Technol. 302: 299-302.
- Pockman W. T., Sperry J. S. 2000. Vulnerability to xylem cavitation and the distribution of Sonoran desert vegetation. Am. J. Bot. 87: 1287-1299.
- Rancić D., Quarrie S. P., Radosević R., Terzić M., Pečinar I., Stikić R., Jansen S. 2010. The application of various anatomical techniques for studying the hydraulic network in tomato fruit pedicels. Protoplasma 246: 25-31. DOI: 10.1007/s00709-010-0115-y.
- Scholz A., Klepsch M., Karimi Z., Jansen S. 2013. How to quantify conduits in wood. Front. Plant Sci. 4: 56.
- Schreiber S. G., Hacke U. G., Hamann A., Thomas B. R. 2015. Genetic variation of hydraulic and wood anatomical traits in hybrid poplar and trembling aspen. New Phytol. 190: 150-160.
- Skene D. S., Balodis V. 1968. A study of vessel length in *Eucalyptus obliqua* L'Herit. J. Exp. Bot. 19: 825-830.
- Sperry J. S. 2003. Evolution of water transport and xylem structure. Int. J. Plant Sci. 164: 115-127.
- Sperry J. S., Hacke U. G., Wheeler J. K. 2005. Comparative analysis of end wall resistivity in xylem conduits. Plant Cell Environ. 28: 456-465.
- Sperry J. S., Nichols K. L., Sullivan J. E. M. 1994. Xylem embolism in ring-porous, diffuse-porous, and coniferous trees of Northern Utah and Interior Alaska. Ecology 75: 1736-1752.
- Sperry J. S., Sullivan J. E. M. 1992. Xylem embolism in response to freeze-thaw cycles and water stress in ring-porous, diffuse-porous, and conifer species. Plant Physiol. 100: 605-613.
- Sperry J. S., Tyree M. T. 1990. Water stress induced xylem embolism in three species of conifers. Plant Cell Environ. 13: 427-436.
- Thorne E. T., Young B. M., Young G. M., Stevenson J. F., Labavitch J. M., Matthews M. A., Rost T. L. 2006. The structure of xylem vessels in grapevine and a possible passive mechanism for the systemic spread of bacterial disease. Am. J. Bot. 93: 497-504.

- Tixier A., Harbette S., Jansen S., Capron M., Tordjeman P., Cochard P., Badel E. 2014. Modelling the mechanical behaviour of pit membranes in bordered pits with respect to cavitation resistance in angiosperms. *Ann. Bot.* 114: 325-334.
- Tulik M. 2006. Różnorodność form w rzędach elementów trachealnych komórek roślinnych. *Sylwan* 150 (3): 31-38.
- Tulik M. 2014. The anatomical traits of trunk wood and their relevance to oak (*Quercus robur* L.) vitality. *Eur. J. Forest Res.* 133 (5): 845-855.
- Tulik M., Bijak S. 2016. Are climatic factors responsible for the process of oak decline in Poland? *Dendrochronologia* 38: 18-25.
- Tyree M. T., Zimmermann M. H. 2002. *Xylem Structure and the Ascent of Sap*. 2nd Edn. Berlin, Heidelberg, New York, Springer-Verlag.
- Wheeler E. A. 1983. Intervascular pit membranes in *Ulmus* and *Celtis* native to the United States. *IAWA Bull.* 4: 79-88.
- Wilkins A. P., Bamber R. K. 1983. A comparison between Ladell's wood section method and the macerated wood method for tracheid length determination. *IAWA J.* 4: 245-247.
- Yaman B. 2008. Variation in quantitative vessel element features of *Juglans regia* wood in the western black sea region of Turkey. *Agrociencia* 42: 357-365.
- Verheyden A., Ridder F. D., Schmitz N., Beeckman H., Koedam N. 2005. High-resolution time series of vessel density in Kenyan mangrove trees reveal a link with climate. *New Phytologist* 167: 425-435.
- Zimmermann M. H. 1983. *Xylem structure and the ascent of sap*. Berlin, Springer-Verlag.
- Zimmermann M. H., Jeje A. A. 1981. Vessel-length distribution in stems of some American woody plants. *Can. J. Bot.* 59: 1882-1892.