

MIRELA TULIK

Różnorodność form w rzędach elementów trachealnych komórek roślinnych

Various forms among tracheary elements rows in plant cells

ABSTRACT

Tulik M. 2006. Różnorodność form w rzędach elementów trachealnych komórek roślinnych. Sylwan 3: 31-38.

This paper reviews non classical forms of tracheary elements. Various forms of the tracheary elements were presented as follows: circular tracheids and vessels, zigzag, branched and heterogeneous vessels. The shapes and localizations of the vessels types were showed on figures and micrographs. It seems that access to information recorded in shape and size of woody cells could help for a better understanding of physiological functions of vascular system in woody plant.

KEY WORDS

Circular tracheids and vessels, zigzag vessels, branched vessels, heterogeneous vessels, wood

ADDRESSES

Mirela Tulik – Katedra Botaniki Leśnej SGGW;
ul. Nowoursynowska 159; 02-776 Warszawa; e-mail: tulik@wl.sggw.waw.pl

Wstęp

Tworzenie się drewna jest skomplikowanym procesem pociągającym za sobą wiele różnorodnych reakcji metabolicznych w korzeniu, pniu, koronie drzew i krzewów. Istota tych procesów związana jest z aktywnością komórek kambialnych, rezultatem jest powstawanie pochodnych, które podlegając procesowi dojrzwiania stają się martwymi komórkami drewna. Zagadnienia z tego zakresu morfogenezy, a szczególnie u roślin drzewiastych, od lat stanowiły kluczowy problem badawczy botaników i leśników. W ich toku poznane zostały etapy i mechanizmy tłumaczące sposób, w jaki z komórek merystematycznych powstaje pierwotne i wtórne drewno. Jednakże mimo znacznego rozwoju technik, zwłaszcza z zakresu biologii molekularnej, jaki dokonał się w ostatnich latach, wiele zjawisk związanych z tworzeniem się drewna nie jest do końca wyjaśnionych. Wydaje się zatem słuszne ciągle poznawanie budowy i mechanizmów tworzenia elementów systemu waskularnego, daje to bowiem podstawę do lepszego zrozumienia jego fizjologicznej funkcji. Ponadto znajomość cech budowy anatomicznej drewna może być pomocnym kryterium do określenia pozycji systematycznej roślin, a wiedza na te tematy może być użyteczna zarówno w pracach o charakterze dydaktycznym jak i dotyczących zagospodarowania obszarów leśnych gatunkami drzew o dobrze poznanej fizjologii.

Warto również zaznaczyć, iż drewno jest histogenetyczną pamięcią o głównych zdarzeniach dotyczących procesów wzrostu i rozwoju roślin, wpływu czynników środowiska na układ komórek. Oznacza to, że śledząc szerokości przyrostów rocznych, kształt i rozmiar komórek w słojach, mamy dostęp do pełnej ksylogenetycznej informacji i jesteśmy w stanie odtworzyć historię z minionych lat.

Ciało rośliny kształtowane jest dzięki funkcjonowaniu merystemów, których komórki charakteryzują się zdolnościami podziałowymi. W budowie młodej rośliny występuje zatem

drewno pierwotne, które jest wytworem prokambium powstającego dzięki właściwościom merystematycznym komórek stożka wzrostu pędu oraz korzenia i reprezentowane jest przez elementy proto i metaksylemu (głównie cewki u iglastych i naczynia u okrytozalążkowych). Natomiast, we wtórnym drewnie roślin wyróżnia się dwa systemy, będące konsekwencją funkcjonowania dwóch rodzajów merystematycznych komórek kambialnych, a mianowicie system podłużny i system poprzeczny. System podłużny powstaje z inicjalnych komórek wrzecionowatych i u iglastych reprezentowany jest przez cewki i niewielką ilość miękiszu osiowego, zaś system poprzeczny, powstający z inicjalnych komórek promieniowych, zbudowany jest z promieni drzewnych. W obydwu systemach drewna mogą występować przewody żywiczne. W gromadzie okrytozalążkowych system podłużny zwykle reprezentowany jest przez naczynia (naczynie zbudowane jest z członów naczyniowych), cewki, włókna i miękisz osiowy zaś system poprzeczny stanowią promienie drzewne. Elementy trachealne (naczynia i cewki) są komórkami martwymi przystosowanymi do pełnienia funkcji przewodzącej jak też i wzmacniającej. Funkcje te pełnią dzięki specyfice budowy wtórnej ściany komórkowej, która tworzona jest w procesie różnicowania pochodnych kambialnych.

Proces różnicowania drewna jest klasycznym przykładem programowanej śmierci komórki [Programmed Cell Death – PCD; Groover i wsp. 1996; Fukuda 1997; Groover, Jones 1999] i składają się na niego dwie fazy. Mianowicie jest to faza wzrostu promieniowego oraz faza maturacji, podczas której odkładane są lamelle wtórnej ściany i następuje autoliza protoplastu [Wodzicki 1971]. Konsekwencją tego procesu jest powstanie wysoce zorganizowanej i warstwowej struktury ścian komórkowych elementów drewna roślin drzewiastych [Harada i Cote 1985]. Ściany komórkowe są integralnym składnikiem komórek roślinnych, które podlegają dynamicznym zmianom w odpowiedzi na dopływające bodźce wewnętrzne i zewnętrzne [Wojtaszek 2000]. Mikrofibryle celulozowe, jako zasadniczy składnik ścian, wzmacniają je i przeciwstawiają rozciąganiu w związku z turgorem. Orientacja nowo odkładanych mikrofibryl celulozowych na wewnętrznej powierzchni pierwotnej ściany determinuje kierunek wzrostu komórek, a w konsekwencji decyduje o ich kształcie i wielkości. Ledbetter i Porter [1963] jako pierwsi wskazali, iż w orientacji mikrofibryl celulozowych ważną rolę odgrywają elementy cytoszkieletu, a mianowicie mikrotubule kortykalne. Mikrotubule, które ściśle związane są z błoną komórkową wpływają na sposób odkładania mikrofibryl celulozowych przez kierowanie ruchem kompleksu syntetazy celulozowej [Nick 2000].

Na uwagę zasługuje fakt, iż morfotyp programowanej śmierci komórki podczas ksylogenezy został opisany przez Wodzickiego i Brown'a już w 1973. Autorzy przedstawiają go w następujący sposób. Mianowicie, w początkowym okresie tworzenia wtórnej ściany komórkowej komórka różnicująca się na element trachealny spośród wszystkich organelli komórkowych posiada dwa szczególnie silnie rozbudowane. Jest to retikulum endoplazmatyczne z przewagą części szorstkiej oraz Aparat Golgiego. Wakuola przetkana jest siecią nici cytoplazmatycznych, z których odpączkowały pęcherzyki. Zawartość tych pęcherzyków trawiona jest w soku komórkowym, który zawiera enzymy hydrolityczne. Produkty hydrolizy są następnie wchłaniane przez przyścienny pokład cytoplazmy, gdzie przetwarzane są na substraty niezbędne do budowy wtórnej ściany komórkowej różnicującej się komórki. Pod koniec grubienia ściany komórkowej dochodzi do destrukcji nici cytoplazmatycznych i autolizy cytoplazmy. W tej fazie dochodzi również do aktywacji enzymów, które biorą udział w syntezie prekursorów ligniny oraz enzymów, które aktywują syntezę ligniny w ścianie komórkowej, konsekwencją czego jest lignifikacja ściany komórkowej. Oznacza to zatem, że proces lignifikacji ściany komórkowej ma istotne znaczenie, nie tylko ze względu na tworzenie określonych właściwości mechanicznych ścian komórkowych

dojrzałych elementów trachealnych, ale również zabezpiecza białkowe składniki ściany przed samostrawieniem.

Opisany powyżej przebieg programowanej śmierci komórki różniącej się na cewkę lub człon naczyniowy jest odmienny od tego, jaki spotykamy u większości komórek zwierzęcych. Tam struktury cytoplazmatyczne zachowują pełną integralność, komórka tworzy wypustki, z których powstają tzw. ciała apoptotyczne, fagocytowane (pochłaniane) przez sąsiednie komórki. Komórki zwierzęce, które odebrały sygnał śmierci ulegają zatem całkowitemu strawieniu, zaś w przypadku komórek jakimi są elementy trachealne, proces programowanej śmierci można by opisać jako swego rodzaju proces typu „życie za życie”, bowiem martwa, dojrzała cewka czy człon naczyniowy dalej pełni funkcje, bardzo istotne dla życia i funkcjonowania roślin.

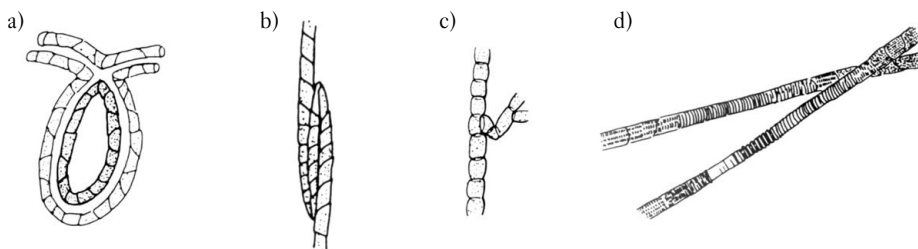
„Klasyczny” wzór elementów trachealnych przedstawia liniowy łańcuch komórek kontaktujących się ze sobą przez jamki i płyty perforacyjne, w różnicowaniu których istotną rolę odgrywa auksyna [Zajączkowski i wsp. 1984; Wodzicki 2001]. Dość powszechnie naczynie przedstawiane jest w postaci rury ciągnącej się przez całą długość rośliny. Jednakże obserwacje przy użyciu techniki microcasting, upowszechnionej m.in. przez André [1993, 1998, 1999] wykazały, że struktury elementów trachealnych mogą mieć bardziej skomplikowany obraz, typowy dla danej rodziny, a na dodatek mogą występować tylko w określonych miejscach ciała rośliny.

Artykuł ten ma charakter pracy przeglądowej i dotyczy unikatowych, ale i dość często występujących form elementów trachealnych, wskazuje na ich lokalizację oraz przyczyny powstawania na podstawie istniejącego stanu wiedzy na ten temat.

Cewki i naczynia kołowe

Cewki i naczynia kołowe reprezentują wyjątkowy typ wzoru spiralnej włóknistości w drewnie [Larson 1994; Lev-Yadun 2000]. Naczynia kołowe opisywane są jako połączenia kilku członów naczyniowych w taki sposób, że tworzą one zamkniętą pętlę (ryc. 1a, 2). Członki naczynia kołowego są krótkie prawdopodobnie ze względu na dużą częstotliwość podziałów antyklinalnych komórek kambialnych, z których biorą początek, a wzór wtórnej ściany komórkowej jest taki sam jak w naczyniach normalnych. Naczynia kołowe często tworzą koncentryczne serie, które otoczone są przez koncentryczne naczynie tworzące wokół nich otwartą pętlę.

Naczynia kołowe zostały zidentyfikowane w tkance kalusowej [Sachs i Cohen 1982], powyżej i dookoła pąków uspionych [Aloni i Wolf 1984], w miejscach rozgałęzień [Lev-Yadun



Ryc. 1.

Schematy nie klasycznych typów elementów trachealnych: naczynia kołowe (a), naczynia typu ziggag (b), naczynia rozgałęzione (c), naczynia różnorodne (d)

Schematic draws of non classical vessels types: circular vessels (a), zig-zag vessels (b), branched vessels (c), heterogenous vessels (d)

Skopiowano za zgodą – Permission for reprint of images is granted by: BIOS Scientific Publishers Ltd, Oxford, wg. André J. P., 2000. Heterogeneous, branched, zigzag and circular vessels: unexpected but frequent forms of tracheary element files: description – localization – formation, fig. 1 p. 388. W: Cell and Molecular Biology of wood formation. (eds). Savidge R. A., Barnett J. R. & Napier R.



Ryc. 2.

Naczynia kołowe w izolowanych międzywęzłach jesionu (*Fraxinus excelsior*) w stanie spoczynku po dostarczeniu auksyny *in vitro*. Naczynia kołowe w okolicach pąka pachwinowego zaznaczono strzałkami [fot. Tulik M]

Circular vessels near axillary buds in the dormant isolated internodes of ash (*Fraxinus excelsior*) after application of auxin *in vitro* were marked by arrows. [phot. Tulik M]

nałożenia się dwóch przepływów auksyny. Prowadzi to prawdopodobnie do zawirowania w polarnym transporcie tego hormonu (ryc. 3).

Miejsca rozgałęzień są ważnymi elementami, które mają wpływ na architekturę drzewa. W tym miejscu zrzucane są gałęzie [Eames, MacDaniels 1947], a kąt jaki tworzą gałęzie z głównym pędem determinuje architekturę korony [Horn 1971]. Zarówno proces zrzucania gałęzi jak i kąt gałęzi względem pnia regulowany jest hormonalnie. Lev-Yadun [1990] sugeruje, że region z kołowymi naczyniami w miejscu odgałęzienia może wpływać na architekturę drzewa w sposób pośredni i bezpośredni. Bezpośrednio, przez wpływ na proces zrzucania gałęzi na skutek osłabienia właściwości mechanicznych pnia, a pośrednio wpływając na ruch regulatorów wzrostu i asymilatów, co z kolei determinuje pęd funkcjonujący jako przewodnik. Modyfikacja przepływu regulatorów wzrostu spowodowana obecnością elementów kołowych w miejscu odgałęzienia może dotyczyć zarówno sygnałów pochodzących z merystemu wierzchołkowego korzenia (cytokiny) jak również i transportu auksyny oraz innych regulatorów płynących z liści do korzenia przez kambium waskularne i floem. Autor ten sugeruje zatem, że powstawanie naczyń kołowych znajduje się pod ścisłą kontrolą hormonalną.

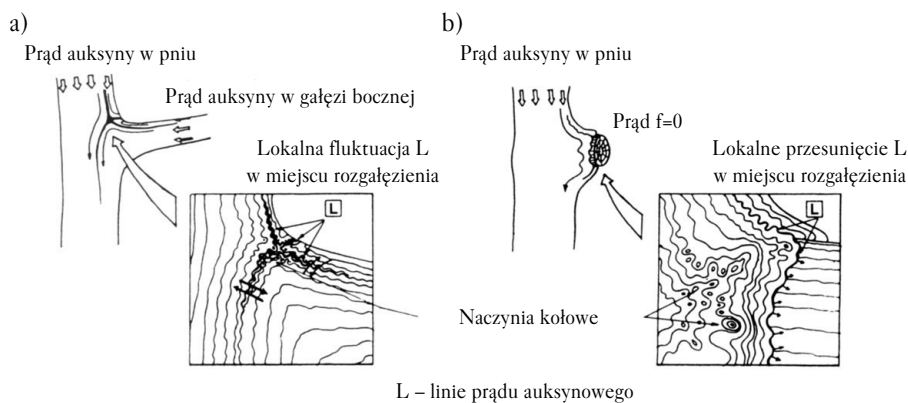
Naczynia typu „zigzag”

W drewnie wtórnym młodych pni obecne są krótkie segmenty obejmujące naczynia o kształcie przypominającym zygzak (ang. zigzag). Zlokalizowane są one głównie w węzłach po bokach

1996; Aloni i wsp. 1997], w tumorach [Włoch 1976]. Kurczyńska i Hejnowicz [1991] donoszą, że naczynia kołowe występują powszechnie w łodygach *Fraxinus excelsior* oraz w łodygach innych roślin drzewiastych, tuż nad pąkami pachwinowymi. Różnicowanie naczyń kołowych można także wymusić w izolowanych odcinkach międzywęzła *Fraxinus excelsior* przez aplikacje auksyny *in vitro*.

Lev-Yadun [1996] zaobserwował, że naczynia kołowe powstają również we wtórnym drewnie krótkiego pędu *Arabidopsis thaliana* po kilkakrotnym obcinaniu rozwijających się kwiatostanów. Powstawanie cewek i naczyń kołowych indukuje się przez nacięcia pędów, tam bowiem zaburzona zostaje pierwotna polarność komórek kambium.

Indukcja cewek i naczyń kołowych w kambium wiązana jest z zaburzeniami polarnego transportu auksyny z liści do korzenia. Istnieje hipoteza, że wszędzie tam, gdzie kanalizacja przepływu auksyny zostaje zakłócona, w kambium powstaje kołowy wzór elementów trachealnych [Sachs, Cohen 1982; Kurczyńska, Hejnowicz 1991]. Aloni, Zimmermann [1984], Aloni [1987] zaproponowali, że w miejscu odgałęzienia powstają naczynia kołowe na skutek lokalnego wzrostu koncentracji auksyny będącego wynikiem



Ryc. 3.

Lokalizacja naczyń kołowych i sposób powstawania w żywej gałęzi (a) oraz w gojącym się drewnie (b)
 Localization and way of circular vessels formation in living branch (a) and in healing wood (b)

Skopiowano za zgodą – Permission for reprint of images is granted by:
 BIOS Scientific Publishers Ltd, Oxford, wg. André J. P., 2000. Heterogeneous, branched, zigzag and circular vessels: unexpected but frequent forms of tracheary element files: description – localization – formation, fig. 2 p. 389. W: Cell and Molecular Biology of wood formation. (eds) Savidge R. A., Barnett J. R. & Napier R., zmodyfikowane przez Tulik M.

wyrastających ogonków liściowych i gałęzi. Naczynia typu ziggzag znaleziono u licznych rodzin roślin okrytozalążkowych np. u *Lycopersicum esculentum* M. (*Solanaceae*), u *Quercus robur* L. (*Fagaceae*). Tego typu naczynia są również dość często spotykane na przekrojach stycznych normalnego drewna [André 2000]. Naczynia o kształcie przypominającym ziggzag składają się z dwóch liniowo zorientowanych naczyń wzajemnie do siebie równoległych, ale nie połączonych ze sobą. Połączenie ich następuje przez sieć krótkich rzędów przylegających do siebie członów naczyniowych (ryc. 1b). Szczególna lokalizacja naczyń typu ziggzag pozwala przypuszczać, że wzrost przylegających organów (ogonków liściowych, gałęzi) wywiera w kierunku stycznym mechaniczne naprężenie, które dezorganizuje liniowe różnicowanie naczyń powstających w ich sąsiedztwie [André 2000]. Przypuszcza się również, że liczne naczynia typu ziggzag obecne w węzłach mogą lokalnie powodować wzrost hydraulicznego oporu i mieć wpływ na dostępność wody, ale prawdopodobnie wywierają niewielki wpływ na ruch soków ku górze.

Naczynia rozgałęzione

Rozgałęziające się naczynia zidentyfikowano we wtórnym drewnie roślin dwuliściennych, jednakże ich występowanie nie jest częste (mniej niż jedno na 1000). Występują one jednak powszechnie w proto i metaksylemie gatunków z klasy jednoliścienne, a szczególnie w rodzinie *Poaceae*. Rozgałęzienia mogą być pojedyncze lub wielokrotne w zależności od ilości trójperforowanych członów (ryc. 1c). Występowanie i kierunkowość naczyń rozgałęzionych wydaje się być przypadkowa, jednakże dwa rozgałęzienia zawsze są względem siebie równoległe i kontaktują się ze sobą na całej swej długości, co sugerować może, iż składają się one z dwóch siostrzanych rzędów komórek.

U gatunków z rodziny *Poaceae* wiązki przewodzące ciągną się przez kilka międzywęźli i mają swoje dolne i górne końce w węzłach. Naczynia proto i metaksylemu rozgałęziają się i przyjmują strukturę przypominającą splot utworzony z tysiąca perforowanych i jamkowych elementów trachealnych.

André [2000] podaje, że w rosnącej łodydze traw wymiar rozgałęzionych naczyń metaksylemu jest większy po bazalnej niż po dystalnej stronie węzłów, a podczas dojrzewania

węzłów szybkość różnicowania metaksylemu prawdopodobnie wzrasta, co pociąga za sobą zwiększenie liczby elementów przewodzących w każdym rozgałęzieniu. W tym czasie utworzone już rozgałęzione naczynia protoksylemu mają taką samą strukturę jak metaksylemu, ale różnią się szczegółem budowy wtórnej ściany komórkowej. Mianowicie rozgałęzione naczynia protoksylemu mają siateczkowaty typ wtórnej ściany komórkowej.

Naczynia różnorodne

Pojęcie naczyni „różnorodnych” zostało wprowadzone w związku z wyróżnieniem typu naczyni, w których pomiędzy dwoma rzędami jamkowanych członów naczyniowych znajdują się krótkie sekwencje (około 5-20 członów naczyniowych) o różnej strukturze wtórnej ściany komórkowej (ryc. 1d). Ten typ naczyni zidentyfikowano ostatnio zarówno u roślin jedno jak i dwuliściennych [André 1998]. W gałęziach *Bambuseae* została zidentyfikowana pełna i symetryczna sekwencja struktury wtórnej ściany komórkowej naczyni różnorodnych i przedstawia się ona następująco: drabinkowa – siateczkowata – helikalna – pierścieniowa – helikalna – siateczkowata – drabinkowa.

Naczynia różnorodne są zawsze obecne w miejscu, gdzie występuje strefa odcinania bądź łączenia się dwóch organów lub dwóch części organu. Naczynia te występują zatem w śladzie liściowym gatunków dwuliściennych (klon, dąb, klematis), w nerwie głównym liści (orzech włoski) w szypułkach kwiatowych, liściowych (pomidor, pieprz angielski). Ich występowanie pomiędzy protoksylemem a wtórnym drewnem sugeruje, że są naczyniami metaksylemu [André 2000].

W rodzinie *Poaceae* naczynia różnorodne występują zwykle u podstawy każdego węzła i w miejscu połączenia pochwy i blaszki liściowej, co sugerować może, że są pozostałością merystemu interkalarnego. Naczynia różnorodne nie występują jednak często w pierwszym bazalnym międzywęźle łodygi traw. Stają się one coraz to pełniej wykształcone w dystalnych międzywęźlach i gałęziach.

Zakłada się *a priori* dwa morfogenetyczne procesy leżące u podstaw tworzenia naczyni różnorodnych. Mianowicie, pierwszy proces związany jest z występowaniem kontinuum: prokambium – metakambium – kambium i opóźnieniami w szybkości dojrzewania komórek wzdłuż wspomnianego kontinuum, czego konsekwencją są opóźnienia w przejściu od prokambium do kambium i różnorodność struktury ściany komórkowej naczyni [Larson 1983; André i wsp. 1999]. Druga hipoteza proponowana przez Savidge [1996] zakłada powstawanie naczyni różnorodnych z merystemu interkalarnego u roślin z rodziny *Poaceae*.

Wymienione hipotezy wyjaśniają w pewnym stopniu heterogenność wśród naczyni, nie dają jednak pełnej odpowiedzi na pytanie czy naczynia różnorodne charakterystyczne są tylko dla metaksylemu, czy też można je spotkać zarówno w protoksylemie jak i drewnie wtórnym drzew i krzewów?

Zgromadzona jest już ogromna wiedza na temat procesów różnicowania jedno, dwu- i trójperforowanych elementów trachealnych. Konsekwencją tych procesów jest bogactwo form kształtu dobrze znanych elementów przewodzących u roślin drzewiastych. Możemy zadać sobie pytanie, co kryje jeszcze w sobie tkanka drzewna? Wiemy na pewno, że „archiwum” minionych lat, a to czynić ją może niezwykle interesującym obiektem badawczym.

Literatura

- Aloni R. 1987. Differentiation of vascular tissues. *Annu Rev. Plant Physiol.* 38: 179-204.
 Aloni R., Wolf A. 1984. Suppressed buds embedded in the bark across the bole and the occurrence of their circular vessels in *Ficus religiosa*. *Amer. J. Bot.* 71: 1060-1066.
 Aloni R., Zimmermann M. H. 1984. Length, width and pattern of regenerative vessels along strips of vascular tissues. *Bot. Gaz.* 154: 50-54.

- Aloni R., Alexander J. D., Tyree M. T. 1997. Natural and experimentally altered hydraulic architecture of branch junctions in *Acer saccharum* Marsh. and *Quercus velutina* Lam. trees. *Trees* 11: 255-264.
- André J. P. 1993. Micromoules des espaces vides intra et intercellulaires dans les tissus végétaux. *C. R. Acad. Sci. Paris*. 316: 1336-1341.
- André J. P. 1998. A study of the vascular organisation of bamboos (*Poaceae* – *Bambuseae*) using microcasting method. *IAWA J.* 19: 265-278.
- André J. P. 2000. Heterogenous, branched, zigzag and circular vessels: unexpected but frequent forms of tracheary element files: description – localization – formation. In: *Cell and Molecular Biology of wood formation*. (eds. Savidge R. A., Barnett J. R. and Napier R.). BIOS Scientific Publishers Limited, Oxford. 387-395.
- André J. P., Cateson A. M., Liberman M. 1999. Characters and origin of vessels with heterogenous structure in leaf and flower abscission zones. *Can. Bot.* 77 (2): 253-261.
- André J. P., Cateson A. M., Liberman M. 1999. Characters and origin of vessels with heterogenous structure in leaf and flower abscission zones. *Can. J. Bot./Rev.* 77 (2): 253-261.
- Eames A. J., MacDaniels L. H. 1947. *An introduction to plant anatomy*. 2nd edn. McGraw – Hill, New York.
- Fukuda H. 1997. Tracheary element differentiation/*The Plant Cell* 9: 1147-1156.
- Groover A., de Witt N., Heidel A., Jones A. 1996. Programmed cell death of plant tracheary elements differentiating *in vitro*. *Protoplasma* 196: 197-211.
- Groover A., Jones A. 1999. Tracheary element differentiation uses a novel mechanism coordinating programmed cell death and secondary cell wall synthesis. *Plant Physiol.* 119: 375-384.
- Harada H., Cote W. A. Jr. 1985. Structure of wood. In: *Biosynthesis and Biodegradation of Wood Components*. (ed. Higuchi T.). Academic Press, Orlando. 1-42.
- Horn H. S. 1971. *The adaptive geometry of trees*. Princeton University Press, Princeton.
- Kurczyńska E. U., Hejnowicz Z. 1991. Differentiation of circular vessels in isolated segments of *Fraxinus excelsior*. *Physiol. Plantarum* 83: 275-280.
- Larson P. R. 1982. The concept of cambium. In: *New perspectives in wood anatomy*. [red. Baas P.]. Martinus Nijhoff Publ., The Hague, Boston, London. 85-121.
- Larson P. R. 1994. *The vascular cambium: Development and Structure*, Springer-Verlag, Heidelberg.
- Ledbetter M. C., Porter K. R. 1963. A 'microtubule' in plant cell fine structure. *J. Cell. Biol* 19: 239-250.
- Lev-Yadun S., Aloni R. 1990. Vascular differentiation in branch junctions of trees: circular patterns and functional significance. *Trees* 4: 49-54.
- Lev-Yadun S. 1996. Circular vessels in the secondary xylem of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. (*Brassicaceae*) *IAWA J.* 17: 31-35.
- Lev-Yadun S. 2000. Whirled grain in wood and topological defects. *J. theor. Biol.* 2005: 511-514.
- Nick P. 2000. *Plant microtubules. Potential for Biotechnology*, Springer-Verlag, Heidelberg.
- Sachs T., Cohen D. 1982. Circular vessels and the control of vascular differentiation in plants. *Differentiation* 21: 22-26.
- Savidge R. A. 1996. Xylogenesis, genetic and environmental regulation. A review. *IAWA J.* 17: 269-310.
- Włoch W. 1976. Cell events in cambium, connected with the formation and existence of a whirled cell arrangement. *Acta Soc. Bot. Pol.* 45: 313-326.
- Wodzicki T. J., Brown C. L. 1973. Organization and breakdown of the protoplast during maturation of pine tracheids. *Amer. J. Bot.* 60 (7): 631-640.
- Wodzicki T. J. 2001. Natural factors affecting wood structure. *Wood Sci. Technology* 35: 5-26.
- Wojtaszek P. 2000. Czym jest komórka roślinna. Miejsce ścian komórkowych. *Postępy Biologii Komórki* 27: 315-324.
- Zajączkowski S., Wodzicki T. J., Romberger J.A., 1984. Auxin waves and plant morphogenesis. Springer-Verlag, Berlin. In: *Encyclopedia of Plant Physiology* 10: 244-262.

SUMMARY

Various forms among tracheary elements rows in plant cells

The article reviews non classical tracheary elements forms paying attention to their localization and existing hypothesis concerning their formation. The circular vessels and tracheids are often described as closed endless ring – shaped elements. They exist usually along the junction between the stem and branch. It is suggested that circular elements are formed when the original polar auxin transport underwent reversals and the resulting inductive signals therefore created unique patterns in cambial cells. In young woody stems the short vessels with less or more complicated zigzag shapes occurred. The zigzag vessels are found in numerous dicot species from different families. Another forms of non classical tracheary elements are the branched vessels.

They are formed in the secondary xylem of dicotyledons and in the proto and metaxylem of Poaceae species. The term "heterogeneous" was proposed to characterize a vessel type in which about 5-20 members with different ornamentation of walls are inserted between files of pitted members. It is proposed two morphogenetic processes to explain the formation of a heterogeneous vessel. One of them postulated the existence of the procambium – metacambium – cambium continuum, the second hypothesis proposed by Savidge focus on intercalary meristem in Poaceae as a place from which the heterogeneous vessels deriving.