

KATARZYNA SOKOŁOWSKA

*Zakład Biologii Rozwoju Roślin
Instytut Biologii Eksperymentalnej
Wydział Nauk Biologicznych
Uniwersytet Wrocławski
Kanonia 6/8, 50-328 Wrocław
E-mail: katarzyna.sokolowska@uwr.edu.pl*

KOMUNIKACJA SYMPLASTOWA W DREWNI

WSTĘP

Prawidłowe funkcjonowanie roślin drzewiastych wymaga efektywnej komunikacji, która integruje procesy wzrostu i rozwoju poszczególnych komórek i tkanek w organizmie roślinnym. Wymiana informacji przebiega zarówno na niewielkie odległości (komunikacja krótkodystansowa), w obrębie danej komórki czy pomiędzy komórkami, jak również na duże odległości za pośrednictwem systemu przewodzącego drewna (ksylemu) i łyka (floemu), łącząc struktury i organy roślinne znacznie od siebie oddalone, nawet na odległość kilkudziesięciu metrów, jak w przypadku najwyższych gatunków drzew (HEJNOWICZ 2002, EVERT 2006, STARCK 2008, SOWIŃSKI 2013). Trzeba jednak pamiętać, że choć często analiza szlaków transportowych u roślin utożsamiana jest z badaniami procesów komunikacji, samo pojęcie komunikacji jest szersze od pojęcia transportu i obejmuje oprócz szlaków transdukcji sygnałów, także procesy ich wytwarzania, wysyłania, odbierania i przetwarzania, skutkujące np. specyficzną reakcją komórek czy tkanek na dany czynnik. W niniejszym artykule, w celu uproszczenia omawianego mechanizmu, procesy komunikacji u roślin będą rozpatrywane w wąskim znaczeniu i rozumiane głównie jako transport cząsteczek pomiędzy poszczególnymi komórkami czy tkankami roślinnymi. Należy również zaznaczyć, iż ze względu na obecność ściany komórkowej, organizm roślinny złożo-

ny jest z dwóch wzajemnie przenikających się systemów: apoplastu i symplastu. Apostast stanowi przedział zewnątrzkomórkowy obejmujący układ połączonych ścian komórkowych, przestworów międzykomórkowych i zawartości martwych elementów drewna. Natomiast terminem symplastu określa się system żywych protoplastów komórek połączonych plazmodesmami, czyli cytoplazmatycznymi kanałami przebiegającymi w poprzek ściany (HEJNOWICZ 2002, EVERT 2006, WOJTASZEK 2007, SOWIŃSKI 2013). W związku z tym, transport związków, zarówno na mniejsze, jak i na większe odległości, przebiega albo w obrębie omawianych systemów apoplastu lub symplastu, albo zachodzi w poprzek błony komórkowej, prowadząc do wymiany związków pomiędzy wspomnianymi układami. W niniejszej pracy scharakteryzowany zostanie jeden z elementów szlaku transportowego przebiegającego w obrębie symplastu, który funkcjonuje w rejonie drewna wtórnego u roślin drzewiastych. Składa się on z przestrzennego systemu żywych komórek, które połączone plazmodesmami tworzą ciągły, trójwymiarowy układ odpowiedzialny m.in. za magazynowanie i transport substancji odżywczych, reakcje obronne czy regulację procesów rozwojowych w drewnie wtórnym (VAN BEL 1990, BARNETT 2006, CARLQUIST 2007a, SOKOŁOWSKA 2013, SPICER 2014).

DREWNO WTÓRNE JAKO ZINTEGROWANY SYSTEM SYMPLASTU I APOPLASTU

Drewno wtórne jest tkanką heterogenną, złożoną z różnych typów komórek o przeważnie silnie z lignifikowanych ścianach wtórnych, które w dojrzałej tkance funkcjonują jako elementy martwe lub żywe. Elementy trachealne (naczynia i cewki) są odpowiedzialne za długodystansowy transport wody w systemie apoplastowym i pełnią tę rolę jako struktury martwe, pozbawione protoplastu. Za zwiększenie odporności mechanicznej odpowiadają włókna drzewne, funkcjonujące przeważnie jako elementy martwe o silnie zgrubiałej ścianie wtórnej, cewki roślin iglastych oraz cewki włókniste występujące u niektórych gatunków roślin dwuliściennych. Natomiast żywym elementem drewna wtórnego są komórki miękiszu drzewnego, niektóre włókna i komórki epitelu otaczające kanały żywiczne lub gumowe (VAN BEL 1990, ROMBERGER i współaut. 1993, HEJNOWICZ 2002, SOKOŁOWSKA 2013). W związku z tym, w drewnie wtórnym oba szlaki komunikacyjne funkcjonują równocześnie i wzajemnie na siebie oddziałują. Dzięki temu transport w drewnie wtórnym musi być rozpatrywany całościowo, jako zintegrowany układ wzajemnie przenikających się systemów apoplastu i symplastu.

Głównym składnikiem symplastu w drewnie wtórnym są komórki miękiszu drzewnego, które występują zarówno w poprzecz-

nym, jak i w podłużnym układzie elementów drewna. Oba układy tkankowe powstają w wyniku aktywności podziałowej komórek kambium, tworzących merystem boczny roślin drzewiastych, odpowiedzialny za produkcję tkanek wtórnych. Kambialne inicjały promieniowe tworzą rozciągające się w kierunku radialnym elementy systemu poprzecznego, czyli promienie drzewne po stronie ksylemu wtórnego oraz promienie łykowe w rejonie floemu wtórnego. Natomiast kambialne inicjały wrzecionowate formują układ wydłużonych osiowo różnych typów komórek drewna i łyka wtórnego, składający się z elementów przewodzących, wzmacniających oraz miękiszu osiowego (ROMBERGER i współaut. 1993, HEJNOWICZ 2002, KENDROV 2012). Dzięki obecności komórek miękiszowych w poprzecznym i podłużnym systemie oraz utrzymaniu możliwości transportu za pośrednictwem plazmodesm, żywe elementy drewna tworzą trójwymiarowy system połączonych ze sobą komórek zapewniający sprawną komunikację symplastową w apoplastowej przestrzeni tkanki. W związku z tym, obecność żywych komórek stanowi niezbędny czynnik warunkujący prawidłowe funkcjonowanie drewna wtórnego (BARNETT 2006, CARLQUIST 2007a, KENDROV 2012, SOKOŁOWSKA 2013).

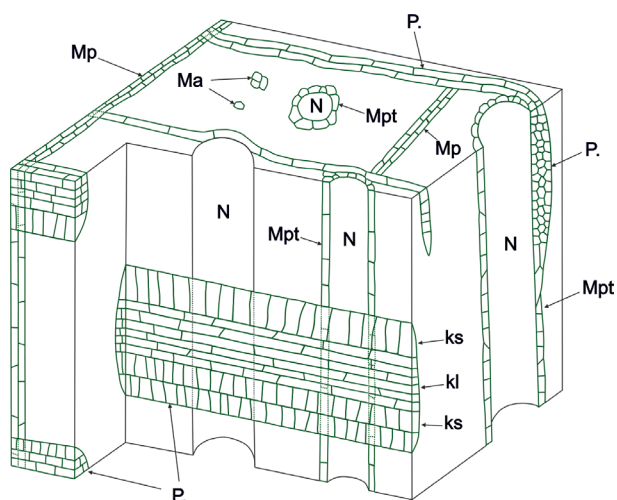
MIĘKISZ DRZEWNY UKŁADU POPRZECZNEGO I PODŁUŻNEGO

PROMIENIE DRZEWNE

Do pełnego zrozumienia roli komunikacji symplastowej w drewnie wtórnym niezbędne jest poznanie organizacji przestrzennej układu miękiszu drzewnego (Ryc. 1). Jak wspomniano wcześniej, komórki miękiszowe występują zarówno w poprzecznym, jak i w podłużnym systemie elementów drewna. Promienie drzewne zbudowane są przeważnie z żywych komórek miękiszowych, choć u niektórych gatunków w promieniach mogą występować także inne typy komórek, najczęściej są to cewki promieniowe (obecne u *Pinus* sp.) oraz kanały wypełnione żywicą, gumami lub śluzami (*Pinus* sp., *Larix* sp., *Picea* sp., *Pseudotsuga* sp.), czasem także naczynia lub włókna (METCALFE i CHALK 1983, IAWA COMMITTEE 1989, CARLQUI-

ST 2007a, SOKOŁOWSKA 2013). W przypadku, kiedy promień drzewny zbudowany jest wyłącznie z komórek jednego typu, mówimy o promieniu homogennym, natomiast jeśli tworzony jest z różnych typów komórek mamy do czynienia z promieniem heterogennym. Ponadto, termin promieni heterogennych odnosi się także do struktur zbudowanych w całości z komórek miękiszowych, które wyraźnie różnią się od siebie kształtem, np. występujące u derenia promienie heterogenne (Ryc. 1) złożone są z komórek stojących, wydłużonych w kierunku osiowym, oraz komórek leżących, charakteryzujących się dłuższym wymiarem promieniowym (METCALFE i CHALK 1983, HEJNOWICZ 2002).

Promienie drzewne występują u większości gatunków roślin drzewiastych. U drzew



Ryc. 1. Schematyczny układ rozmieszczenia wybranych komórek miękiszowych w drewnie wtórnym roślin okrytozalążkowych.

Promienie drzewne (P) oraz różne rodzaje miękiszu osiowego: apotrachealnego (Ma) i paratrachealnego (Mpt) tworzą przestrzenny system żywych komórek połączonych symplastowo. Na schemacie przedstawiono również miękisz pierścieniowy (Mp) oraz komórki leżące (kl) i komórki stojące (ks) budujące promień heterogenny. Aby zwiększyć przejrzystość schematu, z pozostałych elementów występujących w drewnie wtórnym zaznaczono jedynie naczynia (N).

iglastych procentowy udział miękiszu systemu poprzecznego w całej objętości drewna

Tabela 1. Porównanie procentowego udziału poprzecznych i podłużnych elementów miękiszowych w stosunku do całkowitej objętości drewna wtórnego u wybranych gatunków drzew iglastych i liściastych (wg BROWN i współaut. 1949 oraz SPICER 2014).

	Udział promieni drzewnych [%]	Udział miękiszu osiowego [%]
Drzewa iglaste		
<i>Pinus</i> sp. (sosna)	6–8	–
<i>Picea</i> sp. (świerk)	5–7	–
<i>Larix</i> sp. (modrzew)	10	–
<i>Abies</i> sp. (jodła)	6–8	–
<i>Cupressus</i> sp. (cyprys)	6	< 0.2
<i>Juniperus</i> sp. (jałowiec)	6	< 0.2
Drzewa liściaste		
<i>Populus</i> sp. (topola)	10–14	< 0.2
<i>Betula</i> sp. (brzoza)	10–17	2
<i>Ulmus</i> sp. (wiaz)	13–18	2–8
<i>Fraxinus</i> sp. (jesion)	12–15	3–10
<i>Juglans</i> sp. (orzech)	8–17	9–14
<i>Quercus</i> sp. (dąb)	18–32	8–24

wtórnego (Tabela 1) wynosi przeważnie 6–8 %, natomiast u drzew liściastych osiąga zdecydowanie wyższe wartości, od 10–17%, z wyjątkiem dębu, u którego promienie drzewne stanowią nawet 32% całkowitej objętości drewna wtórnego. Jednak największy udział inicjałów promieniowych odnotowano u jednego z gatunków drzew tropikalnych, *Dillenia indica*, u którego promienie osiągały aż 75% objętości drewna (GHOUSE i YUNUS 1974). Promienie drzewne stanowią główny szlak transportu radialnego u drzew, dzięki czemu integrują funkcjonowanie tkanek wtórnych i kambium, a przez to wpływają na procesy fizjologiczne zachodzące w całym organizmie roślinnym. Dane te wskazują że, promienie drzewne stanowią istotny element strukturalny i funkcjonalny drewna wtórnego. W związku z tym, ich ilość i wzajemne rozmieszczenie podlegają ścisłej regulacji hormonalnej, realizowanej poprzez wzajemne oddziaływanie etylenu i auksyny. Etylen stymuluje tworzenie nowych inicjałów promieniowych oraz powiększanie inicjałów już istniejących. Jego antagonistą jest auksyna, która transportowana radialnie, indukuje tworzenie cewek promieniowych oraz naczyni i włókien w promieniach (LEV-YADUN i ALONI 1991, 1995).

DREWNO BEZPROMIENIOWE

Biorąc pod uwagę kluczową rolę promieni drzewnych, interesujące jest, w jaki sposób mogą funkcjonować gatunki z tzw. drewnem bezpromieniowym (ang. rayless wood), u których nie odnotowano obecności promieni lub powstają one tylko w starszych okazach. Drewno bezpromieniowe jest spotykane głównie u roślin zielnych posiadających zdrewniałą łodygę, np. w rodzajach *Plantago*, *Geranium*, *Viola*, *Amaranthus*, *Celosia*, *Leptodactylon* czy u *Digera arvensis* (CARLQUIST 1970, 2001). Stanowi również jeden z wyznaczników drewna młodocianego u niektórych gatunków egzotycznych, tworzących formy drzewiaste, takich jak np. *Plantago arborescens*, *Sueda monoica* (CARLQUIST 1970, LEV-YADUN i ALONI 1991). U wielu gatunków charakteryzujących się drewnem bezpromieniowym wymiary osiowe inicjałów promieniowych i wrzecionowatych w kambium są podobne, co unie-

możliwia wyróżnienie promieni drzewnych na przekrojach anatomicznych, szczególnie w drewnie młodocianym. Jednak, w trakcie rozwoju ontogenetycznego rośliny, różnice w kształcie inicjałów kambialnych stają się wyraźniejsze, co często prowadzi do wyróżnienia promieni w starszych odcinkach łodyg. Natomiast funkcję transportu i komunikacji w kierunku radialnym przejmują w drewnie bezpromieniowym żywe elementy układu podłużnego, takie jak miękisz osiowy i włókna, które tworzą system szerokich, połączonych ze sobą pasm komórkowych (LEV-YADUN i ALONI 1991). Drewno bezpromieniowe występuje również u sukulentów z rodziny Aizoaceae, charakteryzujących się obecnością kambium wielokrotnego, tworzącego kolejne, koncentryczne cylindry tkanek przewodzących, naprzemiennie z cylindrami tkanek miękiszowych. Tkanki miękiszowe z poszczególnych rejonów są ze sobą połączone, dzięki czemu, mimo braku promieni, możliwy jest radialny transport np. asymilatów w systemie osiowych tkanek miękiszowych (CARLQUIST 2001, 2007b).

MIĘKISZ OSIOWY

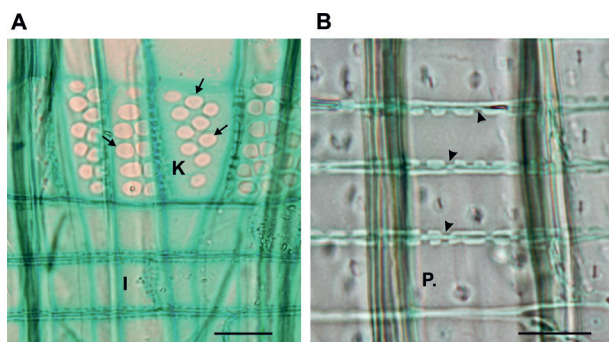
Żywe elementy miękiszowe występują także w drugim układzie tkanek wtórnych – systemie podłużnym (osiowym). Najczęściej miękisz osiowy tworzą wydłużone szeregi komórek, które w trakcie różnicowania podlegają liczny podziałom poprzecznym tworząc tzw. miękisz szeregowy, choć proces różnicowania tej tkanki może przebiegać również bez podziałów, czego efektem będzie tzw. miękisz wrzecionowaty (HEJNOWICZ 1973). U drzew iglastych elementy miękiszu układu podłużnego występują niezmiernie rzadko, osiągając większe wartości jedynie u *Cupressus* sp. i *Juniperus* sp., sięgające i tak poniżej 0,2% całkowitej powierzchni drewna wtórnego (Tabela 1). W związku z tym, klasyfikacja różnych typów miękiszu osiowego dotyczy przede wszystkim gatunków liściastych i opiera się na lokalizacji tych komórek względem elementów trachealnych, przede wszystkim naczyń. Wyróżniamy zatem dwa główne typy miękiszu osiowego: miękisz apotrachealny, którego elementy nie sąsiadują z naczyniami, oraz miękisz paratrachealny, który znajduje się przy naczyniach lub cewkach naczyniowych (Ryc. 1). W zależności od ilości elementów miękiszowych i sposobu ich rozmieszczenia, w obrębie obu typów miękiszu wyróżnia się kilka podtypów, np. miękisz apotrachealny rozproszony, paratra-

chealny ubogi, wokółnaczyńniowy, skrzydełkowy czy smugowy. Ostatnim wyróżnianym typem miękiszu osiowego jest tzw. miękisz pierścieniowy (Ryc. 1), który występuje w postaci stycznych warstw lub pokładów. Może on kontaktować się z naczyniami (miękisz paratrachealny pierścieniowy) lub pozostawać wolnym (miękisz apotrachealny pierścieniowy), jednak najczęściej jest zlokalizowany w rejonie granicy przyrostu rocznego, gdzie tworzy pokład miękiszu inicjalnego na początku przyrostu, albo warstwę miękiszu terminalnego, odkładaną pod koniec aktywności podziałowej kambium w danym roku (HEJNOWICZ 1973, METCALFE i CHALK, 1983, EVERT 2006). Poszczególne typy miękiszu osiowego mają znaczenie taksonomiczne i charakteryzują się różnym procentem występowania w stosunku do całkowitej objętości rejonu drewna wtórnego u danego gatunku (Tabela 1). Jak wspomniano wcześniej, najmniejsze wartości miękiszu osiowego podawane są dla gatunków iglastych, a wśród drzew liściastych np. dla topoli czy wierzby. Natomiast najwięcej miękiszu osiowego występuje np. u dębu czy u licznych gatunków lian (BROWN i współaut. 1949, SPICER 2014).

KOMÓRKI IZOLOWANE I KONTAKTOWE

Odrębną klasyfikację można przeprowadzić dla komórek miękiszowych będących w bezpośrednim kontakcie z elementami trachealnymi (Ryc. 2.). W przypadku, kiedy komórki posiadają tzw. jamki kontaktowe umożliwiające komunikację i wymianę substancji między apoplastem (sokiem ksylenowym elementów trachealnych) i symplastem (cytoplazmą komórek miękiszowych), mówimy o komórkach kontaktowych, natomiast kiedy takie połączenia międzykomórkowe nie występują, mamy do czynienia z komórkami izolowanymi (CZANINSKI 1977, GREGORY 1978, SAUTER i KLOTH 1986, MURAKAMI i współaut. 1999). Komórki izolowane są odpowiedzialne za rozpraszanie substancji przez plazmodesmy między pozostałymi żywymi elementami drewna. Pojawiają się one w późniejszej fazie rozwoju ontogenetycznego promienia i są zlokalizowane w jego środkowej części. Należy zaznaczyć, że do elementów miękiszu izolowanego i kontaktowego mogą należeć zarówno komórki miękiszowe układu podłużnego, jak i poprzecznego (BARNETT i współaut. 1993, HEJNOWICZ 2002, SOKOŁOWSKA 2013).

Komórki izolowane, razem z żywymi włóknami, są również odpowiedzialne za



Ryc. 2. Jamki w promieniach drzewnych u roślin nasiennych.

[A] Komórki kontaktowe (K) i izolowane (I) w promieniu u *Salix* sp. Strzałki wskazują jamki kontaktowe. [B] Jamki proste w ścianach komórek promieniowych (P) u *Picea*. Groty strzałek wskazują błony zamykające jamki. Skala: 20 μ m.

magazynowanie substancji zapasowych. Komórki pełniące tę funkcję określane są terminem miękiszu spichrzowego. Gromadzą przede wszystkim ziarna skrobi i krople tłuszczu, ale również ciała białkowe oraz kryształy. Zawartość substancji zapasowych w żywych komórkach drewna podlega sezonowym zmianom. Przeważnie zwiększa się pod koniec sezonu wegetacyjnego, osiągając swoje maksimum w okresie spoczynku zimowego, a następnie drastycznie spada wczesną wiosną, w momencie pęknięcia pąków i rozwoju pierwszych liści (ZIEGLER 1964, SAUTER 2000, CARLQUIST 2007a). Dodatkowo, zmiany w akumulacji związków cukrowych, a szczególnie stosunku skrobi do sacharozy, są odnotowywane w czasie spoczynku zimowego względnego, u drzew narażonych na zapowietrzanie naczyń (embolizm) w wyniku dużych zmian temperatur w ciągu doby, prowadzących do cyklicznego zamarzania i rozmrażania soku ksylemowego (AMÉGLIO i współaut. 2001, NARDINI i współaut. 2011).

Komórki kontaktowe odgrywają natomiast istotną rolę w procesach sygnalizacyjnych i transportowych w drewnie przebiegających na granicy symplastu i apoplastu. Komórki te mają mniejsze rozmiary w porównaniu z pozostałymi elementami miękiszu spichrzowego, gęstszą cytoplazmę, wyraźne, duże jądra, niewielkie wakuole oraz liczne mitochondria i rybosomy (CZANINSKI 1977, GREGORY 1978). Ponadto, nie gromadzą skrobi oraz charakteryzują się wyższą, w porównaniu z miękiszem spichrzowym, aktywno-

ścią metaboliczną, której poziom podlega zmianom sezonowym; stopniowo wzrasta w okresie jesiennym i zimowym, osiągając szczyt wczesną wiosną, w okresie pęknięcia pąków spoczynkowych oraz rozwoju pierwszych liści.

Ściana komórek kontaktowych ma dodatkową warstwę o luźnym i nieregularnym układzie mikrofibrylli celulozowych, która odznacza się dużą zawartością pektyn i brakiem ligniny. Pokład ten jest zlokalizowany pomiędzy błoną komórkową a wewnętrzną warstwą ściany wtórnej. Otacza on cały protoplast komórki kontaktowej, choć w rejonie jamek jest wyraźnie grubszy (BARNETT i współaut. 1993, MURAKAMI i współaut. 1999). Pokład ten często określany jest terminem warstwy ochronnej (ang. protective layer), choć w najnowszej literaturze bardziej preferuje się termin warstwy amorficznej (ang. amorphous layer). Wydaje się, że warstwa amorficzna nie pełni funkcji ochronnej i w związku z tym nie jest zaangażowana, tak jak wcześniej przypuszczano, w proces tworzenia wcisków (wrostów komórek miękiszowych do światła naczyń przez jamki), ani w ochronę żywych komórek miękiszowych przed wysokim ciśnieniem osmotycznym soku ksylemowego i jego fluktuacjami. Nie zapobiega również tworzeniu kryształków lodu, zwiększając przez to odporność drzew na niskie temperatury (BARNETT i współaut. 1993, SOKOŁOWSKA 2013, SPICER 2014). Przypuszcza się jednak, że niezlignifikowana warstwa amorficzna w komórkach kontaktowych odgrywa istotną rolę w transporcie międzykomórkowym. W drewnie, ze względu na lignifikację ścian wtórnych, transport związków między żywymi komórkami miękiszowymi a martwymi elementami trachealnymi jest ograniczony do powierzchni błony zamykającej jamki. Dodatkowo, w jamkach kontaktowych miękiszu przynaczyniowego nie występują plazmodesmy (GREGORY 1978), co eliminuje możliwość szlaku symplastowego oraz wymusza udział tylko biernego i aktywnego transportu związków przez błony. Tak więc warstwa amorficzna, która przylega do plazmolemy, a jednocześnie jest ciągła z systemem ścian i przestworów międzykomórkowych apoplastu, zwiększa efektywność transportu przez błony. Dzięki jej obecności powierzchnia wymiany związków między symplastem i apoplastem w komórkach kontaktowych nie jest ograniczona tylko do rejonu jamek, ale rozciąga się wokół całego protoplastu (BARNETT i współaut. 1993, MU-

Tabela 2. Wybrane funkcje miękiszu drzewnego roślin drzewiastych (wg SOKOŁOWSKA 2013, HEJNOWICZ 2002).

Funkcje	Charakterystyka	
Spichrzowa	Gromadzenie polisacharydów, związków tłuszczowych i azotowych oraz wody	
Transportująca	w symplaście	Transport wody i substancji odżywczych przez plazmodesmy
	na granicy symplastu z apoplastem	Wydzielanie związków cukrowych z miękiszu do naczyń (wspomaganie transportu wody, eliminacja embolizmu)
		Pobieranie związków cukrowych z naczyń do miękiszu (transport do rozwijających się pąków)
		Wydzielanie do naczyń substancji ograniczających infekcję bakteryjną i grzybową
		Udział w tworzeniu twardzieli
Wzmacniająca	Zwiększanie elastyczności łądyg oraz odporności mechanicznej na naprężenia biegnące w kierunku radialnym	
	Przewodzenie naprężeń w pochylonych pniach	
Regulacyjna	Rozwój członów naczyń, tworzenie drewna pierścieniowo-naczyniowego	
	Regulacja różnicowania elementów drewna, transport sygnałów przez plazmodesmy w jamkach z pseudo-torusem	

RAKAMI i współaut. 1999, SOKOŁOWSKA 2013, SPICER 2014). Zaangażowanie komórek kontaktowych w transport związków przez błony potwierdza również immunolokalizacja specyficznych białek błonowych takich jak: pierwotna pompa protonowa H^+ -ATPaza czy transporterów sacharozy (JrSUT1) i heksozy (JrHT1) w jamkach kontaktowych u *Robinia pseudoacacia* i *Juglans regia* (FROMARD i współaut. 1995, ALVES i współaut. 2001, DECOURTEIX i współaut. 2008). Wymiana substancji na granicy symplastu i apoplastu stanowi istotny etap wielu procesów fizjologicznych i rozwojowych zachodzących w rejonie drewna wtórnego takich jak np.: eliminacja embolizmu, reakcje odpornościowe czy tworzenie twardzieli. Jednakże niniejsza praca prezentuje aspekty wyłącznie komuni-

kacji symplastowej, charakteryzując specyfikę żywych elementów drewna oraz znaczenie przebiegającego między nimi transportu przez plazmodesmy. W związku z tym wybrane zagadnienia dotyczące wymiany związków na granicy symplastu i apoplastu zostały przedstawione w Tabeli 2 i nie będą dalej szerzej rozpatrywane. Czytelników zainteresowanych pogłębieniem tego tematu odsyłam do licznych artykułów przeglądowych i prac oryginalnych (SAUTER i współaut. 1973, BRAUN 1984, BARNETT i współaut. 1993, BARNETT 2006, BONHOMME i współaut. 2009, NARDINI i współaut. 2011, SECCHI i ZWIENIECKI 2011, KENDROV 2012, SOKOŁOWSKA 2013, SPICER 2014).

CHARAKTERYSTYKA TRANSPORTU SYMPLASTOWEGO W DREWNI

Realizacja procesów związanych z transportem związków odżywczych i regulatorowych oraz magazynowaniem substancji zapasowych wymaga utrzymania wysokiej aktywności metabolicznej żywych komórek drewna oraz zachowania intensywnej komunikacji międzykomórkowej, przede wszystkim za

pośrednictwem plazmodesm. Ściany wtórne elementów drewna, ze względu na obecność ligniny, są nieprzenikalne dla wody. W związku z tym, jedynym możliwym miejscem bocznego transportu rozpuszczonych w wodzie substancji odżywczych i regulatorowych są jamki. Jamki (Ryc. 2.) stanowią kanały prze-

biegające w poprzek ściany komórkowej, w świetle których nie występuje ściana wtórna, a na ich dnie znajduje się tzw. błona zamykająca (inaczej jamkowa) zbudowana ze ściany pierwotnej (ROMBERGER i współaut. 1993, HEJNOWICZ 2002, EVERT 2006). Jamki sąsiadujących komórek są ułożone naprzeciw siebie tworząc pary, a analiza ich rozmieszczenia na powierzchni poszczególnych ścian elementów drewna: promieniowych, stycznych czy poprzecznych, umożliwia wyznaczenie dominujących kierunków transportu w drewnie. W przypadku promieni drzewnych transport odbywa się głównie w kierunku radialnym, ze względu na dużą liczbę jamek w ścianach stycznych, w porównaniu ze ścianami radialnymi, natomiast miękisz układu podłużnego jest zaangażowany głównie w rozprowadzanie substancji w kierunku osiowym, na co wskazuje wydłużony kształt komórek oraz znaczna liczba jamek w ścianach poprzecznych, w porównaniu do ścian stycznych i promieniowych (CARLQUIST 2007a). Ponadto, w błonie zamykającej jamek niektórych elementów drewna, przede wszystkim miękiszu drzewnego i żywych włókien, ale również różnicujących się elementów trachealnych u niektórych gatunków z rodzin Rosaceae i Ericaceae, znajdują się liczne, proste lub rozgałęzione plazmodesmy (YANG 1978, SAUTER i KLOTH 1986, LACHAUD i MAUROUSSET 1996). W drewnie topoli najwięcej plazmodesm znajduje się w błonach zamykających jamek, występujących w ścianach stycznych komórek izolowanych, co wskazuje na ich lepsze przystosowanie do symplastowego transportu w kierunku radialnym, w porównaniu z komórkami izolowanymi (SAUTER i KLOTH 1986).

Wiadomo, że plazmodesmy w jamkach komórek miękiszu drzewnego pełnią funkcje transportowe i umożliwiają efektywne rozprowadzanie substancji w obrębie symplastu drewna wtórnego, co zostało potwierdzone eksperymentalnie w analizie rozkładu potencjałów błonowych pomiędzy poszczególnymi elementami drewna (VAN DER SCHOOT i VAN BEL 1990, VAN BEL i EHLERS 2005) oraz w doświadczeniach obrazujących rozprzestrzenianie się między komórkami znakowanych radioaktywnie asymilatów (KOROLEV i współaut. 2000), barwników fluorescencyjnych (VAN DER SCHOOT i VAN BEL 1990; SOKOŁOWSKA i ZAGÓRSKA-MAREK 2007, 2012) czy substancji zapasowych transportowanych wiosną z komórek miękiszowych do intensywnie dzielącego się rejonu kambium (FUCHS i

współaut. 2010b). Szczególnie interesujące wyniki zostały uzyskane w trakcie doświadczeń z wykorzystaniem znaczników podawanych do roślin w formie dwuocanu (np. dwuocanu karboksylfluoresceiny). Elementy te potwierdziły funkcjonalność systemu miękiszu drzewnego w symplastowym transporcie substancji w drewnie wtórnym. Aplikowane znaczniki swobodnie rozprzestrzeniały się w między komórkami miękiszu osiowego i promieni drzewnych; zostały zlokalizowane w cytoplazmie badanych komórek i w kanałach jamek prostych (SOKOŁOWSKA i ZAGÓRSKA-MAREK 2012). Zastosowanie związków w formie dwuocanów stanowi zatem efektywną metodę badawczą, szczególnie polecaną w wizualizacji szlaków transportu symplastowego u roślin drzewiastych. W formie dwuocanu związki te nie wykazują właściwości fluorescencyjnych oraz swobodnie rozprzestrzeniają się w przestrzeni ściany komórkowej, dyfundując także przez błonę komórkową do cytoplazmy. W momencie przejścia do cytoplazmy żywych komórek następuje odcięcie od analizowanego związku reszt octanowych i jego przekształcenie w znacznik fluorescencyjny, który nie ma możliwości dyfuzji przez błonę komórkową. Dzięki temu dalszy transport analizowanego znacznika zachodzi między komórkami wyłącznie przez plazmodesmy. U roślin drzewiastych, ze względu na konieczność podawania roztworów do systemu przewodzącego łądyg o budowie wtórnej, transport znaczników najpierw przebiega w formie dwuocanu, głównie w strumieniu transpiracyjnym pasm ksylemowych (w apopląście), natomiast do konwersji znacznika i jego przekształcenia w symplastowy barwnik fluorescencyjny dochodzi dopiero w przylegających do elementów trachealnych komórkach miękiszu przynacyniowego. Pozwala to na wprowadzenie barwników symplastowych do wewnętrznych tkanek łądyg w sposób prosty i mało inwazyjny (SOKOŁOWSKA i ZAGÓRSKA-MAREK 2007, 2012).

Specjalizację komórek miękiszu drzewnego do rozprzestrzeniania związków szlakiem symplastowym potwierdza również regularny oraz ukierunkowany układ cytoszkieletu aktynowego i tubulinowego w omawianych komórkach. Wiązki mikrotubul i mikrofilamentów są ułożone równolegle do dłuższej osi komórki, tworząc struktury zorientowane osiowo w miękiszu układu podłużnego oraz radialnie w systemie poprzecznym. Uważa się, że ukierunkowana organizacja cytoszkieletu w komórkach miękiszu drzewnego

ułatwia transport wewnątrzkomórkowy oraz odgrywa istotną, integracyjną rolę w transporcie międzykomórkowym (CHAFFEY i BARLOW 2001). System cytoszkieletu obecny w kambium oraz w żywych komórkach łyka i

drewna wtórnego tworzy połączony, trójwymiarowy układ, który wspomaga transport symplastowy między wspomnianymi tkankami oraz integruje ich funkcjonowanie.

RADIALNY TRANSPORT W SYSTEMIE APOPLASTU

Mimo iż transport komórkami miękiszowymi drewna wtórnego zachodzi głównie szlakiem symplastowym, nie można wykluczyć udziału także drugiego potencjalnego systemu transportowego przebiegającego w apoplacie. Miękisz drzewny, a szczególnie komórki izolowane, charakteryzują się obecnością przestrzennego systemu kanalików i przestworów międzykomórkowych, które są połączone z jamkami oraz mogą być ciągle z przestworami występującymi w łyku wtórnym. System ten jest interpretowany przez niektórych badaczy jako potencjalny szlak apoplastowego transportu wody i substancji w niej rozpuszczonych, rozciągający się wzdłuż promieni drzewnych w kierunku radialnym (VAN BEL 1990). Jednak omawiane przestwory są przeważnie wypełnione powietrzem, nawet jeśli otaczają żywe komórki miękiszowe czy sąsiadują z elementami trachealnymi transportującymi wodę. Ponadto, układ przestworów międzykomórkowych jest silniej rozbudowany u gatunków charakteryzujących się wyższą tolerancją na niedobór tlenu w podłożu, występujących na terenach podmokłych. W związku z tym, system połączonych przestworów i kanałów

międzykomórkowych uznaje się obecnie za element wymiany gazowej w drewnie (NAGAI i UTSUMI 2012), który odpowiada za utrzymanie odpowiedniego poziomu przewentylowania tkanki. A zatem system ten nie jest zaangażowany w transport wody w kierunku radialnym. Na ograniczenie apoplastowego transportu miękiszem drzewnym wskazują także doświadczenia pokazujące sposób rozprzestrzeniania się różnych barwników apoplastowych podawanych do systemu przewodzącego roślin drzewiastych. Transport tych związków odbywa się głównie w kierunku osiowym, za pośrednictwem naczyń, ponieważ aplikowane znaczniki są zlokalizowane w świetle elementów trachealnych oraz w ich ścianach. Natomiast radialne rozprzestrzenianie się barwników apoplastowych w systemie ścian i przestworów międzykomórkowych żywych elementów drewna jest silnie ograniczone, ponieważ związki te są widoczne jedynie w komórkach kontaktowych miękiszu przynacyniowego i nie są transportowane do pozostałych elementów miękiszowych, np. promieni drzewnych czy miękiszu osiowego (SANO i współaut. 2005, SOKOŁOWSKA i ZAGÓRSKA-MAREK 2012).

ZNACZENIE MIĘKISZU DRZEWNEGO W REGULACJI PROCESÓW ROZWOJOWYCH W DREWNI

Przebieg wielu procesów wzrostu i różnicowania u roślin znajduje się pod ścisłą kontrolą sygnalizacji międzykomórkowej przebiegającej w obrębie symplastu. Jej kluczowym elementem są plazmodesmy, które poprzez regulację stopnia otwarcia swojego kanału cytoplazmatycznego decydują o możliwości oraz intensywności transportu substancji odżywczych i regulatorowych między komórkami. W przypadku, gdy plazmodesmy znajdują się w stanie otwartym lub rozszerzonym, utrzymywany jest swobodny transport między sąsiadującymi komórkami, czego konsekwencją w aspekcie procesów rozwojowych jest np. synchronizacja podziałów oraz różni-

cowanie komórek w tym samym kierunku. Natomiast w wyniku zamknięcia lub zaniku plazmodesm następuje czasowa lub trwała blokada wymiany związków w obrębie symplastu, określana terminem izolacji symplastowej, dzięki której sąsiadujące ze sobą komórki mogą realizować odmienne programy rozwojowe (EHLERS i współaut. 1999, SOKOŁOWSKA 2005, WOJTASZEK 2007, EHLERS i GROßE WESTERLOH 2013). Zagadnienia dotyczące roli izolacji symplastowej oraz znaczenia sygnalizacji międzykomórkowej przebiegającej za pośrednictwem plazmodesm są intensywnie badane w różnych tkankach i organach roślinnych, także u gatunków

drzewiastych (RINNE i VAN DER SCHOOT 1998; FUCHS i współaut. 2010a, b; SOKOŁOWSKA i ZAGÓRSKA-MAREK 2012). Wiadomo, że pasma kompleksu rurek sitowych i komórek towarzyszących są izolowane symplastowo od otaczających je komórek miękiszu floemowego (VAN BEL i VAN RIJEN 1994, VAN BEL i EHLERS 2005, LIESCHE i SCHULZ 2013), a transport symplastowy między komórkami promieniomowymi i wrzecionowatymi w kambium podlega czasowej (sezonowej) oraz przestrzennej regulacji (SOKOŁOWSKA i ZAGÓRSKA-MAREK 2007, FUCHS i współaut. 2010a, SOKOŁOWSKA i współaut. 2013). Ponadto, rozwojowa analiza zmian w rozmieszczeniu i morfologii plazmodesm w ścianach komórek inicjalnych kambium oraz ich najbliższych pochodnych, jak również prowadzone eksperymenty z aplikacją do tych komórek fluorescencyjnych znaczników symplastowych, wykazały pojawienie się czasowej izolacji symplastowej w trakcie różnicowania się komórek drewna i łyka wtórnego w łodygach pomidora (EHLERS i VAN BEL 2010). Jednak uzyskane dane nadal nie tłumaczą mechanizmu leżącego u podstaw tworzenia tak różnorodnej architektury drewna wtórnego, szczególnie bogatej u drzew liściastych. Przypuszczalnie, proces ten jest, choć częściowo, kontrolowany przez sygnalizację przebiegającą szlakiem symplastowym, ponieważ różnicowanie i dojrzewanie niektórych elementów drewna wtórnego, głównie naczyń i włókien, jest regulowane obecnością żywych komórek miękiszowych oraz funkcjonalnością występujących w jamkach plazmodesm. Komórki miękiszu przynaczyniowego, tworząc rodzaj pochwy wokół formującego się naczynia, zwiększają jego odporność mechaniczną i chronią cienkie ściany naczyń przed zapadaniem się i zniszczeniem. Funkcjonują zatem jako dodatkowe, żywe rusztowanie zapewniające sztywność tworzącemu się naczyniu (KENDROV 2012). Dzięki temu możliwe jest powstawanie członów naczyń o większej średnicy w krótszym czasie, co jest niezmiernie istotne szczególnie wczesną wiosną, w przypadku konieczności intensywnego transportu wody pasmami ksylemowymi do pękających pąków i rozwijających się liści. Ilość oraz rozmieszczenie komórek miękiszu osiowego może również wpłynąć na rodzaj tworzonego przez roślinę typu drewna, tj. rozpiechło-naczyniowego czy pierścieniowo-naczyniowego. Drewno rozpiechło-naczyniowe charakteryzuje się obecnością naczyń o mniej więcej porównywalnej średnicy i równomiernym rozmiesz-

czeniu w przestrzeni przyrostu rocznego. Natomiast w drewnie pierścieniowo-naczyniowym powstają skupienia naczyń wiosennych, które wyróżniają się dużo większą średnicą w porównaniu z naczyniami tworzonymi w drugiej połowie sezonu wegetacyjnego (IAWA COMMITTEE 1989, METCALFE i CHALK 1983, HEJNOWICZ 2002). Ciekawe zjawisko regulacji powstawania poszczególnych typów drewna zaobserwowano u gatunków z rodzaju *Gmelina* (CHOWDHURY 1953). W przypadku braku lub niewielkiej ilości miękiszu osiowego występującego na początku przyrostu rocznego tworzone było drewno rozpiechło-naczyniowe, natomiast pojawienie się dużej ilości komórek miękiszowych w formie pochwy wokół tworzących się naczyń inicjowało powstawanie drewna pierścieniowo-naczyniowego. A zatem komórki miękiszowe mogą regulować proces różnicowania i dojrzewania elementów drewna, co otwiera niezwykle interesujące kierunki przyszłych badań nad regulacją procesów ksylogenezy u drzew.

Kolejne doniesienie, które wskazuje na istotną rolę komunikacji symplastowej w procesach rozwojowych drewna, dotyczyło analizy rozmieszczenia i ultrastruktury jamek u *Sorbus torminalis* (LACHAUD i MAUROSSET 1996). W drewnie młodocianym u tego gatunku występują dwa rodzaje jamek: typowe jamki lejkowate o cienkiej, niezgrubiałej błonie zamykającej, występujące między elementami trachealnymi oraz jamki nietypowe, charakteryzujące się obecnością nierównomiernego zgrubienia ściany pierwotnej w błonie zamykającej, tzw. pseudo-torusa, przez który przechodzą liczne, rozgałęzione plazmodesmy. Tuż przed zakończeniem procesu różnicowania komórek na powierzchnię pseudo-torusa odkładana jest cienka warstwa ściany wtórnej, która potencjalnie może ograniczać transport międzykomórkowy w przestrzeni jamki. Jamki z pseudo-torusem mogą występować zarówno na kontakcie naczyń z komórkami miękiszowymi, jak również pomiędzy naczyniami i różnicującymi się cewkami włóknistymi (klasyfikowanymi czasem jako cewki naczyniowe) oraz między dwoma różnicującymi się cewkami włóknistymi. Nie wiadomo czy plazmodesmy obecne w zgrubiałej błonie zamykającej są funkcjonalne, ponieważ eksperymenty z wykorzystaniem znaczników symplastowych nie zostały przeprowadzone. Jednak brak osmofilnych materiałów zatykających plazmodesmy w kanale cytoplazmatycznym i/lub w przestrzeni ściany komórkowej otaczającej rejon szyjki plazmodesmy pozwala przypusz-

czać, że plazmodesmy występujące w pseudo-torusie są otwarte i mogą transportować związki między sąsiadującymi komórkami. Dzięki temu zapewniają utrzymanie komunikacji symplastowej między różnicującymi się elementami drewna. Młodociane drewno u *Sorbus torminalis* cechuje się niewielkim stopniem wyspecjalizowania. Jego naczynia są wąskie i rozmieszczone pojedynczo, mięksisz osiowy jest typu apotrachealnego rozproszonego, a cewki mają grubą ścianę o licznych

i dużych jamkach lejkowatych. Przypuszczalnie brak specjalizacji jest efektem utrzymania ciągłości komunikacji symplastowej w trakcie różnicowania się elementów drewna. Możliwość wymiany sygnałów przez plazmodesmy zlokalizowane w pseudo-torusie może ograniczać lub opóźniać procesy różnicowania, stając się bezpośrednią przyczyną braku specjalizacji w strukturze drewna u tego gatunku (LACHAUD i MAUROSSET 1996).

PODSUMOWANIE

Żywe elementy drewna wtórnego stanowią nie tylko element strukturalny, ale przede wszystkim funkcjonalny, odgrywając istotną rolę w procesach fizjologicznych i rozwojowych roślin drzewiastych. Odpowiedzialne są za transport i magazynowanie substancji odżywczych i regulatorowych w obrębie szlaku symplastowego oraz uczestniczą w transporcie związków na granicy symplastu z apoplastem, biorąc udział w eliminacji embolizmu, reakcjach odpornościowych roślin oraz procesach prowadzących do wytworzenia twardzieli. Regulują również procesy rozwojowe przebiegające w tkankach wtórnych oraz wpływają na mechanikę i kompensację

naprężeń obecnych w drewnie. Nadal jednak wiele aspektów dotyczących aktywności komórek mięksiszowych, ultrastruktury plazmodesm w błonach zamykających jamek oraz mechanizmów regulujących intensywność transportu międzykomórkowego, zarówno na poziomie związków nisko-, jak i wielko-cząsteczkowych, pozostaje nieznanych. Przypuszczalnie, rozwój technik badawczych, przede wszystkim związanych z wizualizacją struktur komórkowych, pozwoli w najbliższym czasie rozwiązać choć część zagadnień z zakresu komunikacji symplastowej, dzięki czemu będziemy mogli lepiej zrozumieć funkcjonowanie roślin drzewiastych.

LITERATURA

- ALVES G., SAUTER J. J., JULIEN J.-L., FLEURAT-LESSARD P., AMEGLIO T., GUILLOT A., PÉTEL G., LACOINTE A., 2001. *Plasma membrane H⁺-ATPase, succinate and isocitrate dehydrogenases activities of vessel-associated cells in walnut trees*. J. Plant Physiol. 158, 1263–1271.
- AMEGLIO T., EWERS F. W., COCHARD H., MARTIGNAC M., VANDAME M., BODET C., CRUIZIAT P., 2001. *Winter stem xylem pressure in walnut trees: effects of carbohydrates, cooling and freezing*. Tree Physiol. 21, 387–394.
- BARNETT J. R., 2006. *Cell-cell communication in wood*. [W:] *Cell-cell channels*. BALUSKA F., VOLKMANN D., BARLOW P. W. (red.). Landes Biosci. Springer Sci. Business Media, New York, 135–147.
- BARNETT J. R., COOPER P., BONNER L. J., 1993. *The protective layer as an extension of the apoplast*. IAWA J. 14, 163–171.
- BONHOMME M., PEUCH M., AMEGLIO T., RAGEAU R., GUILLOT A., DECOURTEIX M., ALVES G., SAKR S., LACOINTE A., 2009. *Carbohydrate uptake from xylem vessels and its distribution among stem tissues and buds in walnut (Juglans regia L.)*. Tree Physiol. 30, 89–102.
- BRAUN H. J., 1984. *The significance of the accessory tissues of the hydrosystem for osmotic water shifting as the second principle of water ascent, with some thoughts concerning the evolution of trees*. IAWA Bull. 5, 275–294.
- BROWN H. P., PANSHIN A. J., FORSAITH C. C., 1949. *Textbook of wood technology. Vol. 1. Structure, identification, defects, and uses of the commercial woods of the United States*. McGraw-Hill Book Company, Inc. New York.
- CARLQUIST S., 1970. *Wood anatomy of insular species of Plantago and the problem of raylessness*. Bull. Torrey Bot. Club 97, 353–361.
- CARLQUIST S., 2001. *Comparative wood anatomy. Systematic, ecological and evolutionary aspects of dicotyledon wood*. Drugie wydanie. Springer-Verlag, Berlin.
- CARLQUIST S., 2007a. *Bordered pits in ray cells and axial parenchyma: the histology of conduction, storage and strength in living wood cells*. Bot. J. Linn. Soc. 153, 157–168.
- CARLQUIST S., 2007b. *Successive cambia revisited: ontogeny, histology, diversity, and functional significance*. J. Torrey Bot. Soc. 134, 301–332.
- CHAFFEY N., BARLOW P., 2001. *The cytoskeleton facilitates a three-dimensional symplasmic continuum in the long-lived ray and axial parenchyma cells of angiosperm trees*. Planta 213, 811–823.
- CHOWDHURY K. A., 1953. *The role of initial parenchyma in the transformation of the structure diffuse-porous to ring-porous in the secondary*

- xylem of the genus *Gmelina* Linn. Proc. Natl. Inst. Sci. India 19, 361-369.
- CZANINSKI Y., 1977. Vessel-associated cells. IAWA Bull. 3, 51-55.
- DECOURTEIX M., ALVES G., BONHOMME M., PEUCH M., BAAZIZ K. B., BRUNEL N., GUILLIOT A., RAGEAU R., AMÉGLIO T., PÉTEL G., SAKR S., 2008. Sucrose (*JrSUT1*) and hexose (*JrHT1* and *JrHT2*) transporters in walnut xylem parenchyma cells: their potential role in early events of growth resumption. Tree Physiol. 28, 215-224.
- EHLERS K., VAN BEL A. J. E., 2010. Dynamics of plasmodesmal connectivity in successive interfaces of cambial zone. Planta 231, 371-385.
- EHLERS K., GROßE WESTERLOH M., 2013. Developmental control of plasmodesmata frequency, structure and function. [W:] *Symplasmic transport in vascular plants*. SOKOŁOWSKA K., SOWIŃSKI P. (red.). Springer Science+Business Media, New York, 41-82.
- EHLERS K., BINDING H., KOLLMANN R., 1999. The formation of symplasmic domains by plugging of plasmodesmata: a general event in plant morphogenesis. Protoplasma 209, 181-192.
- EVERT R. F., 2006. *Esau's plant anatomy: meristems, cells, and tissues of the plant body: their structure, function, and development*, 3 ed. New Jersey: John Wiley and Sons, Inc.
- FROMARD L., BABIN V., FLEURAT-LESSARD P., FROMONT J.-C., SERRANO R., BONNEMAIN J.-L., 1995. Control of vascular sap pH by the vessel-associated cells in woody species. Plant Physiol. 108, 913-918.
- FUCHS M., VAN BEL A. J. E., EHLERS K., 2010a. Season-associated modifications in symplasmic organization of the cambium in *Populus nigra*. Ann. Bot. 105, 375-387.
- FUCHS M., EHLERS K., WILL T., VAN BEL A. J. E., 2010b. Immunolocalization indicates plasmodesmal trafficking of storage proteins during cambial reactivation in *Populus nigra*. Ann. Bot. 106, 385-394.
- GHOUSE A. K. M., YUNUS M., 1974. The ratio of ray and fusiform initials in some woody species of the Ranalian complex. Bull. Torrey Bot. Club 101, 363-366.
- GREGORY R. A., 1978. Living elements of the conducting secondary xylem of sugar maple (*Acer saccharum* Marsh.). IAWA Bull. 4, 65-69.
- HEJNOWICZ Z., 1973. *Anatomia rozwojowa drzew*. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.
- HEJNOWICZ Z., 2002. *Anatomia i histogeneza roślin naczyniowych. Organy wegetatywne*. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.
- IAWA COMMITTEE, 1989. *IAWA list of microscopic features for hardwood identification*. IAWA Bull. 10, 219-332.
- KENDROV G. B., 2012. *Functioning wood*. Wulfenia 19, 57-95.
- KOROLEV A. V., TOMOS A. D., FARRAR J. F., 2000. The trans-tissue pathway and chemical fate of ^{14}C photoassimilate in carrot taproot. New Phytol. 147, 299-306.
- LACHAUD S., MAUROUSSET L., 1996. Occurrence of plasmodesmata between differentiating vessels and other xylem cells of *Sorbus torminalis* L. Crantz and their fate during xylem maturation. Protoplasma 191, 220-226.
- LEV-YADUN S., ALONI R., 1991. Polycentric vascular rays in *Suaeda monoica* and the control of ray initiation and spacing. Trees 5, 22-29.
- LEV-YADUN S., ALONI R., 1995. Differentiation of the ray system in woody plants. Bot. Rev. 61, 45-84.
- LIESCHE J., SCHULZ A., 2013. Symplasmic transport in phloem loading and unloading. [W:] *Symplasmic transport in vascular plants*. SOKOŁOWSKA K., SOWIŃSKI P. (red.). Springer Sci. Business Media, New York, 133-164.
- METCALFE C. R., CHALK L., 1983. *Anatomy of dicotyledons. 2nd ed. Wood structure and conclusion of the general introduction*. Oxford: Clarendon; 1983.
- MURAKAMI Y., FUNADA R., SANO Y., OHTANI J., 1999. The differentiation of contact cells and isolation cells in the xylem ray parenchyma of *Populus maximowiczii*. Ann. Bot. 84, 429-435.
- NAGAI S., UTSUMI Y., 2012. The function of intercellular spaces along the ray parenchyma in sapwood, intermediate wood, and heartwood of *Cryptomeria japonica* (Cupressaceae). Am. J. Bot. 99, 1553-1561.
- NARDINI A., LO GULLO M. A., SALLEO S., 2011. Refilling embolized xylem conduits: is it a matter of phloem unloading? Plant Sci. 180, 604-611.
- RINNE P. L. H., VAN DER SCHOOT C., 1998. Symplasmic fields in the tunica of the shoot apical meristem coordinate morphogenetic events. Development 125, 1477-1485.
- ROMBERGER J. A., HEJNOWICZ Z., HILL J. F., 1993. *Plant structure: function and development*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.
- SANO Y., OKAMURA Y., UTSUMI Y., 2005. Visualizing water-conduction pathways of living trees: selection of dyes and tissue preparation methods. Tree Physiol. 25, 269-275.
- SAUTER J. J., 2000. Photosynthate allocation to the vascular cambium: facts and problems. [W:] *Cell and molecular biology of wood formation*. SAVIDGE R. A., BARNETT J. R., NAPIER R., (red.). BIOS Scientific, Oxford, 71-83.
- SAUTER J. J., KLOTH S., 1986. Plasmodesmatal frequency and radial translocation rates in ray cells of poplar (*Populus x canadensis* Moench 'robusta'). Planta 168, 377-380.
- SAUTER J. J., ITEN W., ZIMMERMANN M. H., 1973. Studies on the release of sugar into the vessels of sugar maple (*Acer saccharum*). Can. J. Bot. 51, 1-8.
- SECCHI F., ZWIENIECKI M. A., 2011. Sensing embolism in xylem vessels: the role of sucrose as a trigger for refilling. Plant Cell Environ. 34, 514-524.
- SOKOŁOWSKA K., 2005. Regulacja łączności symplastowej w procesach wzrostu i rozwoju roślin. Post. Biol. Kom. 32, 603-616.
- SOKOŁOWSKA K., 2013. *Symplasmic transport in wood: the importance of living xylem cells*. [W:] *Symplasmic transport in vascular plants*. SOKOŁOWSKA K., SOWIŃSKI P. (red.). Springer Science+Business Media, New York, 101-132.
- SOKOŁOWSKA K., ZAGÓRSKA-MAREK B., 2007. Seasonal changes in the degree of symplasmic continuity between the cells in cambial region of *Acer pseudoplatanus* and *Ulmus minor*. Acta Soc. Bot. Pol. 76, 277-286.
- SOKOŁOWSKA K., ZAGÓRSKA-MAREK B., 2012. Symplasmic, long-distance transport in xylem and cambial regions in branches of *Acer pseudoplatanus* (Aceraceae) and *Populus tremula x p. tremuloides* (Salicaceae). Am. J. Bot. 99, 1-11.
- SOKOŁOWSKA K., BRYSZ A. M., ZAGÓRSKA-MAREK B., 2013. Spatial pattern of long-distance symplasmic transport and communication in trees. Plant Signal. Behav. 8, e26191-e26191.
- SOWIŃSKI P., 2013. Characteristics of symplasmic transport. [W:] *Symplasmic transport in vascular plants*. SOKOŁOWSKA K., SOWIŃSKI P. (red.). Springer Science+Business Media, New York, 1-40.
- SPICER R., 2014. *Symplasmic networks in secondary vascular tissues: parenchyma distribution and activity supporting long-distance transport*. J. Exp. Bot. 65, 1829-1848.

- STARCK Z., 2008. *Funkcja tkanek przewodzących: zaopatrzenie w substancje pokarmowe i udział w koordynacji procesów w roślinach*. Kosmos 57, 67–83.
- VAN BEL A. J. E., 1990. *Xylem-phloem exchange via the rays: the undervalued route of transport*. J. Exp. Bot. 41, 631–644.
- VAN BEL A. J. E., VAN RIJEN H. V. M., 1994. *Microelectrode-recorded development of the symplasmic autonomy of the sieve element/companion cell complex in the stem phloem of *Lupinus luteus* L.* Planta 192, 165–175.
- VAN BEL A. J. E., EHLERS K., 2005. *Electrical signalling via plasmodesmata*. [W:] *Plasmodesmata*. OPAR-KA K. J. (red.). Blackwell Publishing Ltd, Oxford, 263–278.
- VAN DER SCHOOT C., VAN BEL A. J. E., 1990. *Mapping membrane potential differences and dye-coupling in intermodal tissues of tomato (*Solanum lycopersicum* L.)*. Planta 182, 9–21.
- WOJTASZEK P., 2007. *Komórka w organizmie*. [W:] WOJTASZEK P., WOŹNY A., RATAJCZAK L., (red.) *Biologia komórki roślinnej. Funkcja*. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa, 512–558.
- YANG K.-C., 1978. *The fine structure of pits in yellow birch (*Betula alleghaniensis* Britton)*. IAWA Bull. 4, 71–77.
- ZIEGLER H., 1964. *Storage, mobilization and distribution of reserve material in trees*. [W:] ZIMMERMANN M. H., (red.) *The formation of wood in forest trees*. Academic Press, New York, 303–320.

KATARZYNA SOKOŁOWSKA

*Zakład Biologii Rozwoju Roślin
Instytut Biologii Eksperymentalnej
Wydział Nauk Biologicznych
Uniwersytet Wrocławski
Kanonia 6/8, 50-328 Wrocław*

KOMUNIKACJA SYMPLASTOWA W DREWNI

Streszczenie

Rejon drewna wtórnego, oprócz martwych elementów przewodzących i wzmacniających, zawiera żywe komórki połączone za pośrednictwem plazmodesm, które tworzą trójwymiarowy system, w obrębie którego zachodzi intensywny transport symplastowy. Prezentowany artykuł przybliża znaczenie komunikacji symplastowej w drewnie wtórnym, omawiając istotną rolę żywych komórek drewna m.in. w magazynowaniu substancji odżywczych, w transporcie międzykomórkowym oraz w regulacji procesów rozwojowych wybranych elementów drewna. Charakteryzuje również anatomię miększu drzewnego, drewno bezpromieniowe oraz różnice między komórkami izolowanymi i kontaktowymi oraz omawia specyfikę transportu symplastowego przebiegającego w apoplastowej przestrzeni drewna wtórnego.

KATARZYNA SOKOŁOWSKA

*Zakład Biologii Rozwoju Roślin
Instytut Biologii Eksperymentalnej
Wydział Nauk Biologicznych
Uniwersytet Wrocławski
Kanonia 6/8, 50-328 Wrocław*

SYMPLASMIC COMMUNICATION IN WOOD

Summary

The secondary xylem region, aside from dead conducting and strengthening elements, contains living xylem cells connected *via* the plasmodesmata which form a three-dimensional system, among which intensive symplasmic transport is continued. The article describes the significance of symplasmic communication in the secondary xylem and the crucial role of living xylem cells in nutrient storage, intercellular transport and the regulation of developmental processes of particular xylem elements. Also provides characteristic of the anatomy of xylem parenchyma, the peculiarity of rayless wood and the nature of symplasmic transport sustained in the apoplastic wood areas.