

URSZULA ZAJĄCZKOWSKA

Architektura drzewa w aspekcie biomechaniki i działania auksyny

Tree architecture in the context of biomechanics and auxin activity

ABSTRACT

Zajączkowska U. 2013. Architektura drzewa w aspekcie biomechaniki i działania auksyny. Sylwan 157 (6): 453-457.

Tree architecture is the result of morphogenetic processes at different levels of plant body organization. These phenomena are under endogenous and environmental control and also depend also the internal plant biomechanics. This paper reviews the problem of various aspects of tree architecture development with respect hormonal control and plant biomechanics. The role of morphogenetic field associated with auxin polar transport, formation of reaction wood and the biomechanical aspects with respect to various environmental conditions are discussed.

KEY WORDS

tree architecture, biomechanics, auxin, reaction wood, plant organ movement

ADDRESSES

Urszula Zajączkowska – e-mail: urszula.zajaczkowska@wl.sggw.pl

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

Wstęp

Kształtowanie się architektury drzewa jest wynikiem procesów morfogenetycznych na różnych poziomach organizacji ciała rośliny. W hierarchiczny mechanizm regulacyjny, odpowiedzialny za integrację i koordynację zdarzeń morfogenetycznych na różnych poziomach organizacji (subkomórkowym, komórkowym, tkankowym, organowym itd.), wprzęgnięte są zarówno mechanizmy endogenne (genetyczne, epigenetyczne), jak też czynniki środowiskowe (światło, grawitacja, wiatr itp.). Uważa się, że wśród czynników endogennych dominującą rolę regulacyjną odgrywa auksyna – hormon roślinny, wyróżniający się polarnością transportu, odzwierciedlającą biegunowe zróżnicowanie fizjologiczne ciała rośliny na stronę apikalną i bazalną. Równocześnie formowanie się architektury drzewa związane jest z procesami wzrostu i różnicowania wpływającymi na strukturę anatomiczną tkanek i organów. Procesy te są ściśle warunkowane przez układ wewnętrznej biomechaniki. Każda zmiana architektury drzewa zmienia rozkład wewnętrznych naprężeń, szczególnie w pniu głównym i gałęziach bocznych, co przekłada się bezpośrednio na stabilność całego drzewa [Niklas 1992]. Zjawiska towarzyszące tej ciągłej reorganizacji architektury drzewa odznaczają się wysoką dynamiką i kinetyką. U roślin drzewiastych ruchy organów, wyrażające się zmianami orientacji przestrzennej pni (pędów) głównych i gałęzi bocznych, mogą obejmować nawet najstarsze partie drzewa, których wiek może przekraczać 100 i więcej lat. Jest to możliwe dzięki zdolności tej grupy roślin do tworzenia tzw. drewna reakcyjnego, istotnie różniącego się strukturą i własnościami fizycznymi od tzw. drewna normalnego.

Architektura korony a naprężenia mechaniczne w drewnie pnia i gałęzi

W literaturze spotyka się dość licznie publikacje z zakresu technologii drewna opisujące własności fizykochemiczne drewna reakcyjnego i ich znaczenie, głównie dla wykorzystania jako surowca drzewnego. Z punktu widzenia kształtowania się architektury drzewa szczególnie interesujące są badania opisujące tworzenie się drewna reakcyjnego w pniu głównym i gałęziach bocznych powodujące zmiany orientacji przestrzennej tych organów [Hejnowicz 2003; Tulik, Jura-Morawiec 2011]. Drewno kompresyjne, tworząc się z dolnej strony pochyłonych pni, dzięki własnościom rozprężającym powoduje podnoszenie się tych organów do góry. Natomiast w przypadku drewna tensyjnego, dzięki własności kurczenia się (skracania się długości włókien żelatynowych) ten sam kierunek ruchu pnia zachodzi wówczas, gdy ten typ drewna reakcyjnego tworzy się z górnej strony tych organów.

Regulacja biomechaniczna drzewa jest jednak w dalszym ciągu niedostatecznie poznana. Występujące w pochyłonych organach naprężenia ściskające bądź rozciągające nie są bowiem w każdym przypadku decydującym bodźcem do stymulacji tworzenia drewna reakcyjnego. Szczególnie widoczne jest to w gałęziach bocznych, które przy pewnym kącie odchylenia od pnia głównego (tzw. kąt neutralny) nie tworzą drewna reakcyjnego, mimo występujących tam naprężeń [Hejnowicz 2003; Tulik, Jura-Morawiec 2011]. Wymuszona zmiana tego kąta (zwiększenie bądź zmniejszenie) powoduje stymulację tworzenia drewna reakcyjnego w taki sposób, by przywrócić położenie neutralne. W przypadku dekapitacji pędu głównego zachowanie się najwyższej położonej gałęzi bocznej zmienia się diametralnie: tworzenie drewna reakcyjnego zachodzi w taki sposób, by wywołać reorientację w kierunku pionowym i przejście przez nią roli usuniętej części pędu głównego. Fakt, że proces ten można zahamować, przez dostarczenie auksyny na zdekapitowany koniec pędu głównego, wskazuje, że w mechanizm ten zaangażowany jest również ten hormon roślinny.

Szczególnie interesującym i słabo opisanym w światowej literaturze zjawiskiem jest fakt, że dynamika architektury drzewa jest procesem, który wyraża się ruchem. Badanie dynamiki wzrostu roślin, ze względu na to, że proces ten odbywa się bardzo wolno (biorąc pod uwagę percepcję ludzkiego oka) możliwe jest przy zastosowaniu filmowej metody poklatkowej, która rejestruje kinetykę przestrzennej reorganizacji organów roślinnych, dostarczając materiału do komputerowego modelowania wzrostu. Badania te, połączone ze szczegółowymi studiami mikroskopowymi przemieszczających się organów oraz ich biomechaniką, a także opracowanym na ich podstawie matematycznym modelem wzrostu, mogą w istotny sposób przyczynić się do lepszego poznania i zrozumienia związków między strukturą anatomiczną pędu, na bieżąco „usprawnianą” w celu optymalizacji kształtu drzewa w warunkach zmiennego środowiska.

Wśród prac poświęconych problematyce optymalizacji architektury i struktury wewnętrznej drzew na szczególną uwagę zasługują publikacje Matthecka i Kublera [1995], Matthecka [1998] czy Matthecka i Bethge [1998]. Przedstawiają one strukturalną optymalizację drzew jako wynik minimalizacji wewnętrznych naprężeń. Podstawowe aksjomaty tej teorii oraz przykłady optymalizacji struktury kształtu drzew zostały omówione wcześniej przez Zajączkowską [2006]. Teoria jednorodnego rozkładu naprężeń w drzewie dostarcza szeregu szczegółowych propozycji dotyczących propozycji zjawisk towarzyszących mechanice rosnącego drzewa, szczególnie w odniesieniu do zmiennych warunków środowiska. Należy jednak zaznaczyć, że powyższe propozycje spotkały się z zastrzeżeniami niektórych badaczy w stosunku do głównego założenia teoretycznego koncepcji, która przyjmuje jednorodny rozkład naprężeń [Niklas, Spatz 2000].

Obszerny przegląd literatury światowej dotyczącej biomechaniki roślin w aspekcie wpływów środowiskowych, ze szczególnym uwzględnieniem architektury drzew, został przedstawiony w pracy Read i Stokes [2006]. Badania w tym zakresie skupiają się m.in. na poznaniu, w jaki sposób czynniki biotyczne i abiotyczne określają ekspresję poszczególnych cech anatomicznych i w jakim stopniu cechy odziedziczone w procesach ewolucji są dominantą w tych reakcjach [Niklas 1992, 1999]. Podejmowane są też badania w celu opisu konkretnych właściwości architektury drzew wpływających na interakcję ze środowiskiem, np. poszukiwanie optymalnej formy korony drzewa dla percepcji światła słonecznego [Berthier, Stokes 2005] czy też oddziaływanie na obieg biomasy, jakości światła docierającego do dna lasu itp.

Znaczący wkład w poznanie różnych aspektów biomechaniki architektury drzewa wniosły badania instytutu AMAP w Montpellier. Odnosiły się one zarówno do korzeni, jak i części nadziemnej drzew [Fourcaud i in. 2008a; Genet i in. 2008; Stokes i in. 2009; Abd Ghani i in. 2009]. Obejmowały m.in. modelowanie regulacji kształtu drzew [Barci i in. 2008; Fourcaud i in. 2008b], wpływu wieku drzewa [Genet i in. 2008] i struktury roślinności leśnej [Genet i in. 2010], wpływu wiatru [Sellier i in. 2008; Sellier, Forcaud 2009], a także optymalizacji stabilności drzewa [Qi i in. 2009]. W pracach tych stosowano zarówno techniki eksperymentalne, jak i modelowania matematycznego. Stosowano m.in. metodę 3D elementów skończonych [Dupuy i in. 2007; Ji i in. 2007; Sellier i in. 2007], a także opracowanych oryginalnie programów do symulacji architektury drzewa [Forcaud i in. 2008b], uwzględniających aspekty biomechaniczne wynikające z wewnętrznych naprężeń, przyrostu masy rośliny oraz formowania się drewna reakcyjnego.

Architektura korony drzewa a pole morfogenetyczne związane z polarnym transportem auksyny

W obecnym Samodzielnym Zakładzie Botaniki Leśnej SGGW w Warszawie od wielu lat prowadzone są badania z zakresu morfogenezy roślin drzewiastych, ze szczególnym uwzględnieniem procesów tworzenia się drewna. W badaniach tych stosowane były zarówno techniki cytologiczne, jak i anatomii rozwojowej, metody kultur tkankowych i izolowanych odcinków pędu, metody identyfikacji i określania ilościowego naturalnych hormonów roślinnych, głównie auksyny. Prace prowadzono zarówno na drzewach rosnących w warunkach naturalnych w lesie, jak również w laboratoriach na kulturach tkankowych i izolowanych odcinkach pędu. Wynikiem tych wieloletnich badań kompleksowych było m.in. zaproponowanie oryginalnego modelu mechanizmu regulacji morfogenezy roślin, koordynującego procesy wzrostu i różnicowania na różnych poziomach organizacji rośliny. W tym hierarchicznym mechanizmie dominującą rolę przypisuje się zjawiskom oscylacyjno-falowym związanym z polarnym transportem auksyny w regionie kambialnym pędu głównego gałęzi bocznych [Zajączkowski, Wodzicki 1978a b; Zajączkowski i in. 1984]. W modelu tym m.in. została przedstawiona propozycja dotycząca regulacji architektury korony drzewa. Opisano, w jaki sposób pole morfogenetyczne związane z polarnym transportem auksyny w pniu głównym mogłoby determinować tzw. neutralny kąt odchylenia gałęzi bocznych od pnia głównego, a także regulować tworzenie drewna reakcyjnego w gałęziach bocznych w przypadku wymuszonych zmian tego kąta przez czynniki zewnętrzne, niezależnie od oczekiwanego teoretycznie rozkładu naprężeń [Tulik, Jura-Morawiec 2011].

Wydaje się, że możliwość przetestowania tej hipotezy z wykorzystaniem nowoczesnej aparatury, technik kinematograficznych i programów komputerowych do modelowania ruchów organów, związanych z procesami determinującymi architekturę drzewa, stwarza wyjątkową szansę na wyjaśnienie tego jednego z najbardziej zagadkowych mechanizmów morfogenezy. Poznanie tego zagadnienia może stanowić klucz do wyjaśnienia epigenetycznej regulacji szeregu procesów,

w których oddziaływanie polarnego (bazypetalnego) transportu auksyny na duże odległości i w różnych kierunkach (akropetalnym i bazypetalnym) może zachodzić za pośrednictwem regulacji zjawisk o charakterze polowym. Tego typu badania mogłyby też przyczynić się do uzyskania odpowiedzi na pytanie, jak kinetyka reorganizacji przestrzennej drzewa zarówno na poziomie komórkowym, jak i w skali całej rośliny wpływa na formę, a zatem i funkcję poszczególnych elementów organizmu. Z tego punktu widzenia, badania dostarczyłyby zupełnie nowych danych umożliwiających próby odpowiedzi na fundamentalne pytania – jak rośliny organizują geometrię ciała, jak wpływa to na sposób percepcji czynników zewnętrznych środowiska, co jest priorytetem podczas procesów wzrostowych roślin, jak możemy umożliwić optymalne warunki dla wzrostu roślin itd. Ponadto obok znaczenia poznawczego, wyniki tych badań mogą mieć także duże znaczenie praktyczne, bowiem mogą być wykorzystane w przyszłości do opracowania nowych metod hodowli lasu, pozwalających na kształtowanie bardziej stabilnych drzewostanów i bardziej niż obecnie odpornych na działanie silnych wiatrów czy innych niekorzystnych czynników środowiskowych.

Literatura

- Abd Ghani M., Stokes, A., Fourcaud T. 2009. The effect of root architecture and root loss through trenching on the anchorage of tropical urban trees (*Eugenia grandis* Wight). *Trees – Structure and Function* 23: 197-209.
- Barezi J. F., Rey H., Caraglio Y., de Reffye P., Barthélémy D., Dong Q., Fourcaud T. 2008. AMAPsim: an integrative whole-plant architecture simulator based on botanical knowledge. *Annals of Botany* 101: 1125-1138.
- Berthier S., Stokes A. 2005. Phototropic response induced by wind loading in maritime pine seedlings (*Pinus pinaster* Ait). *Journal of Experimental Botany* 56: 851-856.
- Dupuy L., Fourcaud T., Lac P., Stokes A. 2007. A generic 3D finite element model of tree anchorage integrating soil mechanics and real root system architecture. *American Journal of Botany* 94: 1506-1514.
- Fourcaud T., Ji J. N., Zhang Z., Stokes A. 2008a. Understanding the impact of root morphology on overturning mechanisms: a modelling approach. *Annals of Botany* 101: 1267-1280.
- Fourcaud T., Zhang X. P., Stokes A., Lamber H., Koerner C. 2008b. Plant growth modelling and applications: the increasing importance of plant architecture in growth models. *Annals of Botany* 101: 1053-1063.
- Genet M., Kokutse N. K., Stokes A., Fourcaud T., Cai J., Ji J., Mickovski S. B. 2008. Root reinforcement in plantations of *Cryptomeria japonica* D. Don: effect of tree age and stand structure on slope stability. *Forest Ecology and Management* 256: 1517-1572.
- Genet M., Stokes A., Fourcaud T., Norris J. E. 2010. The influence of plant diversity on slope stability in a moist evergreen deciduous forest. *Ecological Engineering* 36: 265-275.
- Hejnowicz Z. 2003. Anatomia i histogeneza roślin naczyniowych. Organy wegetatywne. Wydawnictwo Naukowe PWN.
- Ji J. N., Zhang Z. Q., Fourcaud T., Lao E. 2007. Finite element analysis of herringbone-like root anchorage in representative soil types. *Science of Soil and Water Conservation* 5: 14-18.
- Mattheck C. 1998. Design in nature – learning from trees. Springer.
- Mattheck C., Bethge K. 1998. The structural optimization of trees. *Naturwissenschaften* 85: 1-10.
- Mattheck C., Kubler H. 1995. Wood – the internal optimization of trees. Springer.
- Niklas K. J. 1992. Plant biomechanics. An engineering approach to plant form and function. The University of Chicago Press.
- Niklas K. J. 1999. A mechanical perspective on foliage leaf form and function. *New Phytologist* 143: 19-31.
- Niklas K. J., Spatz H. C. 2000. Wind-induced stresses in cherry trees: evidence against the hypothesis of constant stress levels. *Trees* 14: 230-237.
- Qi R., Letort V., Kang M., Cournède P. H., de Reffye P., Fourcaud T. 2009. Application of the GreenLab model to simulate and optimize tree stability and wood production: a theoretical study. *Silva Fennica* 43: 465-487.
- Read J., Stokes A. 2006. Plant biomechanics in an ecological context. *American Journal of Botany* 93: 1546-1565.
- Sellier D., Brunet Y., Fourcaud T. 2008. A numerical model of tree aerodynamic response to a turbulent air flow. *Forestry* 81: 279-297.
- Sellier D., Fourcaud T. 2009. Crown structure and wood properties: influence on tree sway and response to high winds. *American Journal of Botany* 96: 885-896.
- Sellier D., Fourcaud T., Lac P. 2006. A finite element model for investigating effects of aerial architecture on tree oscillations. *Tree Physiology* 26: 799-806.
- Stokes A., Atger C., Bengough A. G., Fourcaud T., Slide R. C. 2009. Desirable plant root traits for protecting natural and engineered slopes against land slides. *Plant and Soil* 324: 1-30.

- Tulik M., Jura-Morawiec J. 2011. Drewno reakcyjne a architektura korony drzewa. *Sylvan* 155 (12): 808-815.
- Zajączkowska U. 2006. Optymalizacja kształtu i struktury drzewa według teorii jednorodnego rozkładu naprężeń. *Sylvan* 150 (4): 53-58.
- Zajączkowski S., Wodzicki T. J. 1978a. On the question of stem polarity with respect to auxin transport. *Physiologia Plantarum* 44: 122-126.
- Zajączkowski S., Wodzicki T. J. 1978b. Auxin and plant morphogenesis – a model of regulation. *Acta Soc. Bot.Pol.* 47: 233-243.
- Zajączkowski S., Wodzicki T. J., Romberger J. A. 1984. Auxin waves in cambium and plant morphogenesis. W: Scott T. K [red.]. *Hormonal regulation of development II. The function of hormones from the level of the cell to the whole plant. Encyclopedia of Plant Physiology New Series* 10: 244-262.

SUMMARY

Tree architecture in the context of biomechanics and auxin activity

Tree architecture is the result of the morphogenetic phenomena at different (subcellular, cellular and supracellular) levels of plant organization. Integration and coordination of these processes are under control of endogenous mechanisms (genetic, epigenetic) and the environmental factors (light, gravity, wind etc.) and depend also upon the internal plant biomechanics. Among the endogenous factors dominant role is ascribed auxin- the main plant phytohormone. This paper reviews the problem of various aspects tree architecture development with respect to auxin control and plant internal biomechanics. The role of morphogenetic field associated with polar transport of auxin, formation of reaction wood with respect to movement and spatial reorientation of main stem and lateral branches, and the biomechanical aspects related to tree adaptation to changing environment are discussed.