

Mechanizmy wzrostu ekscentrycznego i formowania się drewna reakcyjnego w kontekście badań dendrogeomorfologicznych — wprowadzenie do nowej hipotezy

Paweł Kojs, Ireneusz Malik, Małgorzata Wistuba

Abstrakt. W oparciu o osmomechaniczną hipotezę wzrostu promieniowego drzew zaproponowany został nowy mechanizm tłumaczący powstawanie ekscentryczności w drewnie oraz drewna reakcyjnego. Ze względu na ścisłe powiązanie tych zjawisk z czynnikami mechanicznymi, a nie jak dotychczas sądzono hormonalnymi (auksyną), hipoteza ta w znacznie większym stopniu pozwala na bezpośrednie zestawienie ekscentryczności przyrostów rocznych drzew porastających stoki aktywne geomorfologicznie. Model ten wskazuje na to, że wzrost promieniowy drzew jest wynikiem adaptacji do generowanego przez floem stresu mechanicznego. W pionowo rosnącym pniu siły mechaniczne rozkładają się kołowsymetrycznie a wzrost jest koncentryczny. Jednak nawet niewielkie odchylenie pnia od pionu spowodowane działaniem zewnętrznych sił zmienia wzór funkcjonowania kambium i powoduje pojawienie się ekscentryczności lub pod wpływem działania większej siły mechanicznej również różnicowanie się drewna reakcyjnego. Dodatkowym warunkiem jest odpowiednio długi okres działania czynnika mechanicznego. Osmomechaniczna hipoteza wzrostu promieniowego drzew dostarcza dendrochronologii nowych narzędzi interpretacyjnych dotyczących powstawania ekscentryczności przyrostów drzew oraz drewna reakcyjnego na aktywnych geomorfologicznie stokach.

Słowa kluczowe: wzrost promieniowy, wzrost ekscentryczny, drewno reakcyjne, dendrogeomorfologia

Abstract. On the basis of the osmomechanical hypothesis of radial growth of trees a novel mechanism explaining eccentric growth and reaction wood formation was proposed. The aforementioned processes are strictly connected with mechanical factors rather than with hormonal ones (i.e. auxin) as it was frequently supposed. The present hypothesis allows for direct correlation of the eccentric growth of trees growing on slope with its active geomorphological processes. This model shows that radial growth of trees is an outcome of adaptation to mechanical stress generated by phloem. In vertically growing tree trunk mechanical forces are circum-symmetrically distributed and the radial growth is concentric. But even minor leaning of tree trunk caused by external mechanical forces distorts concentric growth and causes eccentric growth and if these forces are even stronger reaction wood differentiation is observed. Additional condition for this process to occur is adequately long exposition time to the mechanical factor. Osmomechanical hypothesis of radial growth of trees supports dendrochronological research providing it with new theoretical tools helping to interpret the phenomena of formation of the eccentric growth as well as the reaction wood on geomorphologically active slopes.

Key words: radial growth, eccentric growth, reaction wood, dendrogeomorphology

Wstęp

Drzewa są organizmami, na przykładzie których wyraźnie widać wpływ czynników mechanicznych na procesy wzrostu i rozwoju. Ze względu na ich długowieczność i systematyczne odkładanie kolejnych warstw komórek w sezonie wegetacyjnym oraz kolejnych słoików, rok po roku możemy śledzić reakcję drzew na przestrzeni długiego okresu czasu na zmiany środowiska zewnętrznego i wewnętrznego. Jednak drzewa iglaste i liściaste mimo podobnej budowy nie są ze sobą blisko spokrewnione. Pojawienie się na scenie ewolucji drzew iglastych (280-248 milionów lat temu) a następnie liściastych (ok. 100 milionów lat temu) rozdziela okres ok. 150 mln lat (Stanley 1986).

Wśród tych dwóch grup roślin mamy liczne przykłady konwergencji, które powodują, że nie dostrzegamy wielu różnic, a inne jesteśmy skłonni bagatelizować. Jedną z podstawowych konwergencji jest podobny sposób odkładania komórek merystemu bocznego i tworzenie tzw. pierścieni przyrostów rocznych (w klimacie z wyraźną sezonowością). Jest to podstawowy powód traktowania drzew jako jednorodnego fenomenu, podlegającego tym samym mechanizmom wzrostu i rozwoju oraz doszukiwanie się anatomicznego i fizjologicznego kontinuum pomiędzy drzewami iglastymi i liściastymi. W takim podejściu należy upatrywać źródeł teorii wzrostu promieniowego opartej na paradygmacie „auksynowym” i szerzej fitohormonalnym i wynikającym z tego paradygmatu wyjaśnianiu mechanizmów powstawania drewna reakcyjnego i wzrostu dekoncentrycznego. Według licznych autorów u podstaw tworzenia drewna reakcyjnego leżą interakcje hormonalne. Szczególnie dużą rolę w tworzeniu drewna reakcyjnego przypisuje się zmianom koncentracji auksyny pod wpływem czynnika grawitacyjnego w kambium waskularnym (Timell 1986; Tulik, Jura-Morawiec 2011). Wskazywano na korelację między wysoką koncentracją auksyny, a tworzeniem drewna kompresyjnego u iglastych (dolna strona pędu) oraz niskim stężeniem tego hormonu po stronie tworzenia drewna tensyjnego (górna strona pędu) (Timell 1986; Srivastava 2002). O ile na gruncie anatomii rozwojowej drzew teoria ta rozwijała się w sposób dynamiczny i stanowiła podstawę do interpretacji licznych wyników badań eksperymentalnych, o tyle wyjaśnienie zmian anatomicznych zachodzących pod wpływem zjawisk geomorfologicznych nastręczało i nadal nastręcza wielu problemów teoretycznych wynikających z wciąż słabo rozpoznanych relacji pomiędzy fitohormonami a czynnikami mechanicznymi. Dlatego wykorzystanie fitohormonalnych teorii wzrostu i rozwoju drzew, jako narzędzi do interpretacji zjawisk o podłożu mechanicznym, nie znalazło do tej pory szerszego zastosowania.

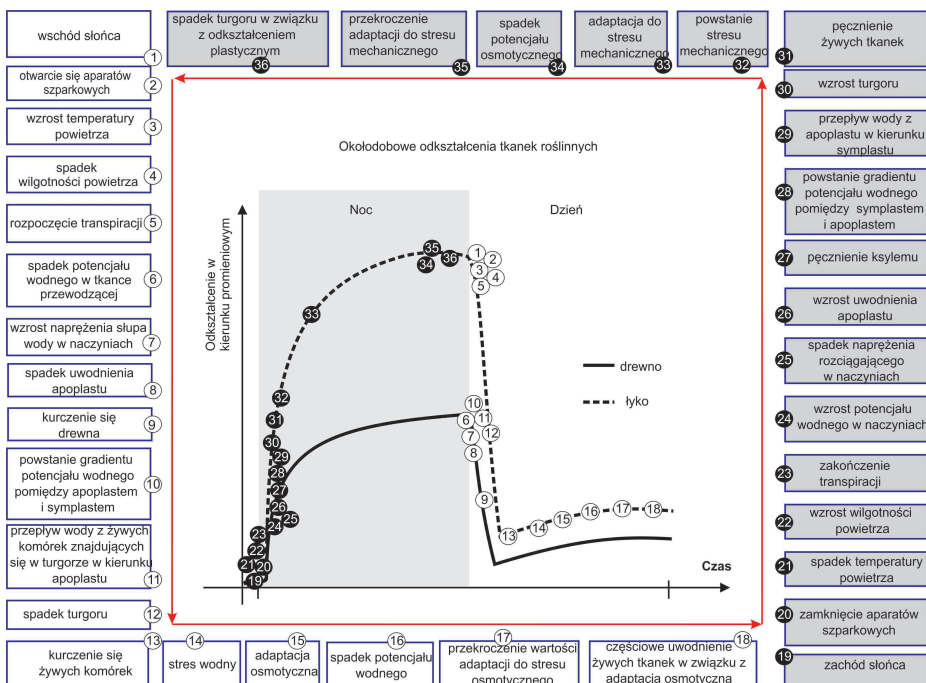
Jednak wiele dokonanych obserwacji i eksperymentów, przez ostatnie 70 lat, wskazuje na to, że mechanizm wzrostu promieniowego drzew związany jest ściśle z czynnikami mechanicznymi. Wyniki te nie wpłynęły na modyfikację obowiązującego paradygmatu i zostały przesunięte do pojemnej kategorii „wyników trudnych do interpretacji”. Jednym z przykładów jest, omawiana w tym opracowaniu, reakcja na silny stres mechaniczny, którego źródłem może być trwałe pochylenie się pnia pod wpływem czynników zewnętrznych (wiatru, osuwania materiału na stokach). Reakcja ta jest różna dla drzew iglastych i liściastych. Doskonale to widać w dwóch typach drewna reakcyjnego: kompresyjnym - charakterystycznym dla drzew iglastych oraz tensyjnym - charakterystycznym dla drzew liściastych. W świetle badań i obserwacji różnica w reakcji na stres mechaniczny, a nie stężenie fitohormonów, wydaje się mieć znaczenie fundamentalne (Wardrop 1956; Hartmann 1942; Sinnott 1952).

Hipoteza ta wydaje się o tyle ciekawa, że w świetle ostatnich badań dotyczących wpływu koncentracji auksyny na powstawanie drewna reakcyjnego u drzew iglastych i liściastych rola regulacji hormonalnej w reakcji drzew na stres mechaniczny została wyraźnie osłabiona, jeśli nie podważona (Hellgren et al. 2004). Dlatego też osmomechaniczna hipoteza wzrostu drzew wskazująca na to, że ma on podłożo mechaniczne, może okazać się ciekawym narzędziem interpretacyjnym służącym wyjaśnieniu mechanizmu powstawania przyrostów ekscentrycznych zarówno u drzew liściastych jak i iglastych. Hipoteza ta odwołuje się do okołodobowo pojawiającego się stresu

mechanicznego związanego z kurczeniem się tkanek w dzień (ściskanie kambium waskularnego) i pęcznieniem ich w nocy (rozciąganie kambium waskularnego) (Kojas, Rusin 2011). Według tej hipotezy kurczenie się i pęcznienie żywych tkanek związane jest z okołodobowymi zmianami potencjału wodnego w naczyniach lub cewkach w związku z zamykaniem i otwieraniem aparatów szparkowych (ryc. 1).

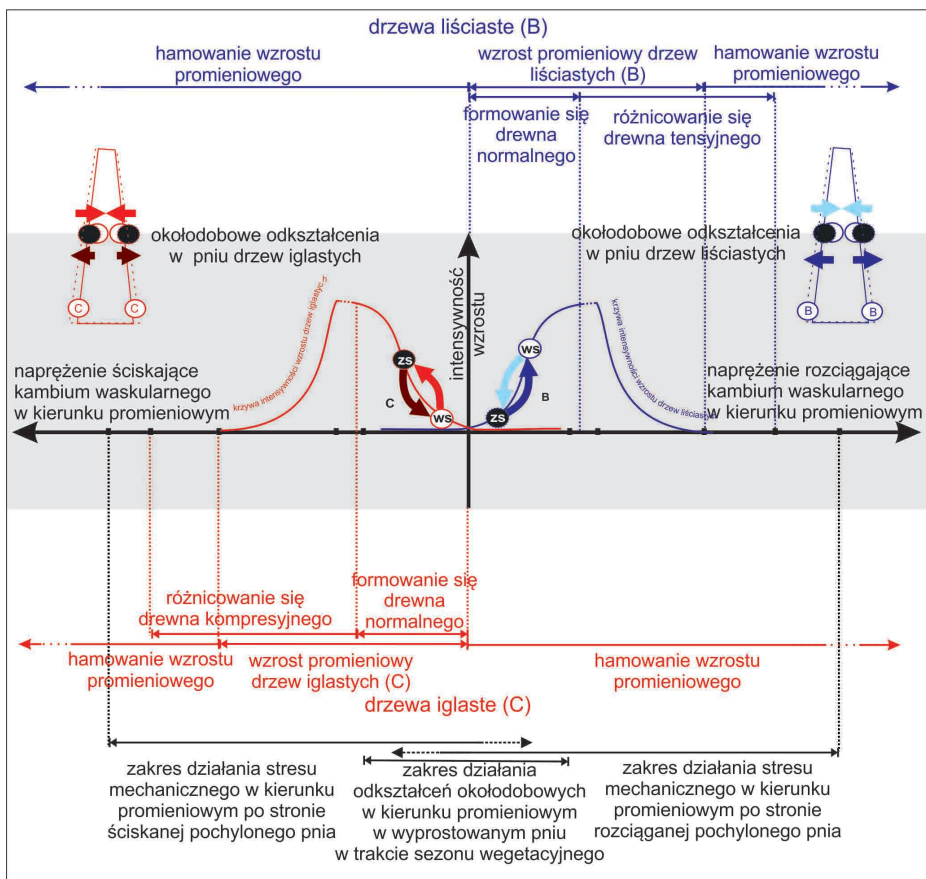
Mechanizm taki wpisany jest w fizjologię i biomechanikę wszystkich roślin lądowych, a w szczególności roślin prowadzących fotosyntezę typu C3 (do tej grupy zaliczane są wszystkie drzewa klimatów umiarkowanych i zdecydowana większość drzew w strefach klimatów podzwrotnikowych, zwrotnikowych i równikowych, gdzie dodatkowo występują również drzewa charakteryzujące się fotosyntezą typu CAM).

W przypadku roślin drzewiastych (nie tylko drzew i krzewów iglastych i liściastych) sąsiadują ze sobą martwe i żywe tkanki, które w różny sposób reagują na zmianę ich uwodnienia (ryc. 2). Podstawową różnicą w mechanizmie wzrostu jest odmienna reakcja na stres mechaniczny. Drzewa liściaste rosną wówczas gdy merystem boczny jest rozciągany a drzewa iglaste kiedy jest ściskany. Powoduje to, że silne nocne pęcznienie floemu i słabe pęcznienie drewna generuje naprężenie rozciągające, w kierunku promieniowym, działające na kambium waskularne. Zaś w dzień silniejsze kurczenie się łyka niż drewna powoduje powstanie naprężenia ściskającego pomiędzy łykiem i drewnem i tym samym ściskanie kambium. Obserwując drewno reakcyjne oraz wzrost ekscentryczny i łącząc to ze zjawiskiem okołodobowych odkształceń pni drzew uzyskujemy ciągłość procesów wzrostowych i rozwojowych jako funkcję działania czynnika mechanicznego.



Ryc. 1. Procesy i zdarzenia związane z okołodobowymi odkształceniami tkanek roślinnych (na podstawie Kojas, Rusin 2011)

Fig. 1. Processes and events connected with diurnal strains in plant tissues (based on Kojas, Rusin 2011)



Legenda

- | | |
|--|---|
| <p>WS wschód słońca - początek transpiracji - drzewa iglaste</p> <p>ZS zachód słońca - zakończenie transpiracji - drzewa iglaste</p> <p>WS wschód słońca - początek transpiracji - drzewa liściaste</p> <p>ZS zachód słońca - zakończenie transpiracji - drzewa liściaste</p> <p>C okołodobowe odkształcenia pnia drzew iglastych</p> | <p>WS wschód słońca - początek transpiracji - drzewa liściaste</p> <p>ZS zachód słońca - zakończenie transpiracji - drzewa liściaste</p> <p>B okołodobowe odkształcenia pnia drzew liściastych</p> |
|--|---|

Ryc. 2. Model jakościowy wzrostu promieniowego drzew liściastych i iglastych wskazujący na związek wzrostu promieniowego z odkształceniami sezonowymi i okołodobowymi

Fig. 2. Qualitative model of radial growth of broadleaf and coniferous trees showing relationship between radial growth and seasonal as well as diurnal strains

W kontekście powyżej opisanego procesu różnica w reakcji na stres mechaniczny, pomiędzy drzewami iglastymi i liściastymi, wydaje się być konsekwencją charakterystycznych procesów wzrostowych i rozwojowych. Reakcja wzrostowa pojawia się przed tym zanim dojdzie do różnicowania się komórek kambium w elementy typowe dla drewna reakcyjnego zarówno tensyjnego jak i kompresyjnego. Reakcja ta przejawia się ekscentrycznością wzrostu promieniowego drzew, czyli nierównomiernym przyrostem promieniowym kambium waskularnego pod wpływem nierównomiernego obwodowego rozkładu sił mechanicznych. Niewiele wiadomo o mechanizmie ekscentrycznego przyrostu promieniowego kambium waskularnego. Powstawanie ekscentryczności najczęściej przypisywane jest pojawieniu się niewielkiego stresu mechanicznego, związanego z nieznacznym lub krótkotrwałym pochyleniem pnia, który indukuje zwiększony przyrost odpowiednio po stronie ściskanej w przypadku drzew iglastych oraz rozciąganej w przypadku drzew liściastych (Timell 1986; Schweingruber 2007).

Można zatem postawić grupę hipotez jakościowych przyjmujących, że:

- 1) dla przyrostu koncentrycznego, bez różnicowania się drewna reakcyjnego, wartości sił mieszczą się w przedziale charakterystycznym dla adaptacji plastycznej i są równomiernie rozłożone na całym obwodzie pnia (kołowoosymetrycznie), w wyniku czego mamy do czynienia z normalnym wzrostem promieniowym drzew liściastych lub iglastych.
- 2) dla przyrostu ekscentrycznego, bez różnicowania się drewna reakcyjnego, wartości sił mieszczą się w przedziale charakterystycznym dla adaptacji plastycznej, ale nie są rozłożone równomiernie na całym obwodzie pnia, w wyniku czego mamy do czynienia z ekscentrycznym wzrostem promieniowym drzew liściastych lub iglastych.
- 3) dla przyrostu ekscentrycznego wraz z różnicowaniem się drewna reakcyjnego, wartości sił przekraczają zakres charakterystyczny dla adaptacji plastycznej. Jednocześnie siły działające na kambium waskularne rozłożone są nierównomiernie na obwodzie pnia. W wyniku tego mamy do czynienia z ekscentrycznym przyrostem drewna reakcyjnego drzew liściastych lub iglastych.
- 4) dla przyrostu koncentrycznego, z różnicowaniem się drewna reakcyjnego, wartości sił znacznie przekraczają zakres charakterystyczny dla adaptacji plastycznej i choć nie są równomiernie rozłożone na całym obwodzie pnia, ze względu na zbyt dużą siłę hamują przyrost promieniowy nie hamując procesu różnicowania drewna reakcyjnego drzew liściastych lub iglastych. Jednak w kolejnym sezonie wegetacyjnym powstanie warstwy drewna reakcyjnego powinno pozwolić na włączenie reakcji charakterystycznej dla przyrostu ekscentrycznego wraz z różnicowaniem się drewna reakcyjnego

Celem niniejszej pracy jest rozważenie możliwości zastosowania teorii osmomechanicznego wzrostu drzew do wyjaśnienia powyższych hipotez i sformułowanie odpowiednich modeli wzrostu promieniowego drzew dla poszczególnych układów sił działających na pień drzewa.

Wyniki i dyskusja

Siła mechaniczna działająca na kambium waskularne, niezależnie od jej źródła, może zarówno zwiększać intensywność wzrostu promieniowego jak i go hamować. Stwierdzenie to, implikuje wprowadzenie dodatkowego założenia, które mówi, że naprężenie działające na kambium waskularne może przyjmować wartość:

- a) zbyt małą, aby wywołać reakcję adaptacyjną w postaci odkształcenia plastycznego (wzrostu),
- b) wywołującą reakcję adaptacyjną w postaci odkształcenia plastycznego,
- c) zbyt dużą, aby wywołać reakcję adaptacyjną w postaci odkształcenia plastycznego.

Wartość tej siły zmienia się sezonowo oraz dodatkowo okołodobowo i odpowiada za odkształcenia elastyczne i plastyczne kambium waskularnego w kierunku promieniowym i obwodowym. Pojawienie się dodatkowo siły generowanej w związku z pochyleniem się pnia (jej źródłem jest grawitacja) modyfikuje istniejący w pniu układ naprężeń.

Przyrost koncentryczny bez różnicowania się drewna reakcyjnego

Jeśli pień nie będzie odchylony od pionu wówczas wzrost promieniowy będzie kołowsymetryczny, czyli koncentryczny, a siły działające na kambium waskularne będą miały równą wartość na całym obwodzie pnia. W takich warunkach różnice sił będą decydowały o szybszym lub wolniejszym przyroście promieniowym pnia na całym jego obwodzie. W fizjologicznym zakresie odkształceń sezonowych i okołodobowych należy się spodziewać, że przyrost promieniowy w przypadku drzew liściastych będzie zachodził nocą, czyli wówczas gdy kambium waskularne jest rozciągane a w przypadku drzew iglastych w dzień a więc wówczas kiedy kambium waskularne jest ściskane (ryc. 2). Natomiast hamowanie wzrostu kambium waskularnego następuje odpowiednio w dzień — drzew liściastych, a w nocy — drzew iglastych.

Przyrost ekscentryczny bez różnicowania się drewna reakcyjnego

Można dalej przyjąć, że obwodowe zróżnicowanie działania sił mechanicznych pod wpływem grawitacji spowoduje powstanie różnicy w przyroście promieniowym drzew. W przypadku drzew iglastych intensywniejszy wzrost pojawia się po stronie ściskanej natomiast po stronie rozciąganej wzrost ulega zahamowaniu. Odwrotna sytuacja ma miejsce w przypadku drzew liściastych, gdzie wzrost jest większy po stronie rozciąganej, a mniejszy po stronie ściskanej.

Tego typu reakcje, związane z pojawieniem się wyłącznie wzrostu ekscentrycznego, są powszechnie obserwowane w grupach roślin drzewiastych, u których w ogóle nie pojawia się drewno reakcyjne (Fisher 1975; Fisher, Marler 2006). Na podstawie dostępnych danych wiemy, że pień rosnący pionowo nie wytwarza ani drewna reakcyjnego ani przyrostu ekscentrycznego a pień pochylony powyżej $3,5^{\circ}$ rośnie ekscentrycznie i wytwarza drewno reakcyjne (Hejnowicz 2002). Możemy zatem przyjąć, że jeśli pień jest odchylony od pionu (PP) w zakresie $0^{\circ} > PP > 3,5^{\circ}$ (przez co najmniej 24 godziny), przyrost promieniowy może ulec przyspieszeniu po jednej stronie a spowolnieniu po drugiej (ryc. 3).

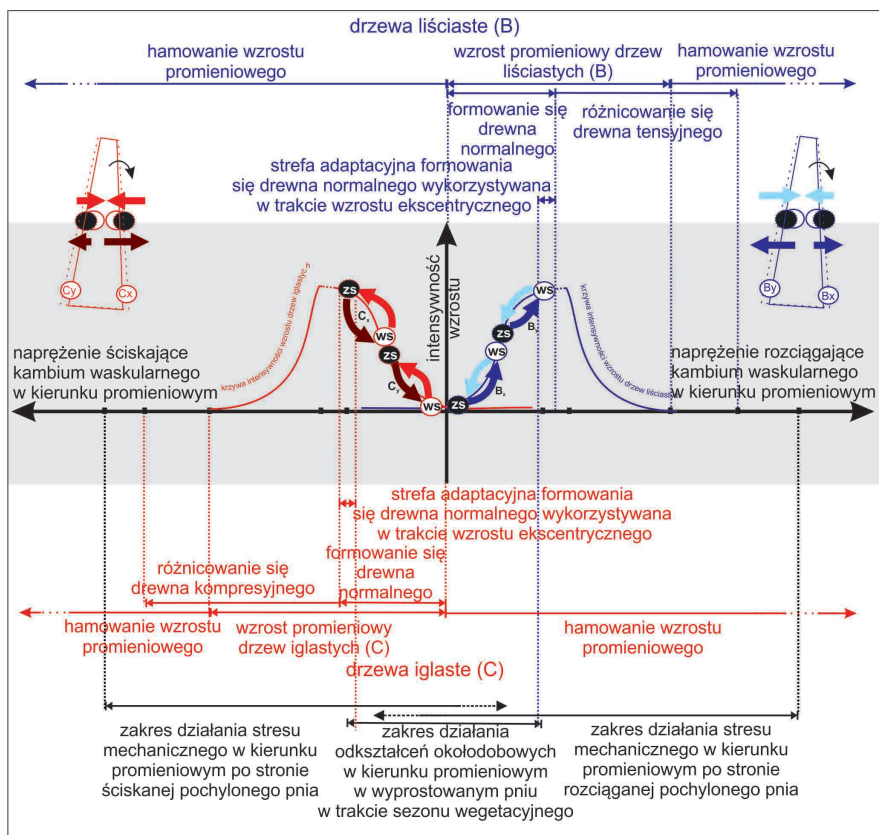
Z modelu tego wynika, że brak drewna reakcyjnego związany jest ze zbyt niską wartością siły mechanicznej działającej na kambium waskularne, co uniemożliwia uruchomienie charakterystycznego dla drewna reakcyjnego programu różnicowania elementów trachealnych odpowiednio drewna tensyjnego ze zredukowaną liczbą naczyń dla drzew liściastych oraz drewna kompresyjnego z cewkami kompresyjnymi dla drzew iglastych. W takiej sytuacji będzie ono morfologicznie podobne do drewna wczesnego (po stronie rozciąganej u drzew liściastych lub po stronie ściskanej u drzew iglastych). Zatem wzrost może być dekoncentryczny bez zróżnicowania drewna reakcyjnego, jeśli siły mechaniczne będą rozłożone asymetrycznie oraz wartość działającej siły będzie zawierała się w przedziale wartości fizjologicznych dla wzrostu drewna od wczesnego do późnego.

Przyrost ekscentryczny z różnicowaniem się drewna reakcyjnego

Najczęściej jednak asymetrycznemu przyrostowi drzew towarzyszy różnicowanie się elementów trachealnych w drewno tensyjne lub kompresyjne (ryc. 4). Jak wspomniano powyżej dzieje się tak wówczas jeśli odchylenie pnia od pionu przekroczy $3,5^{\circ}$ (Hejnowicz 2002). Odwołując się do hipotezy okołodobowych odkształceń tkanek roślinnych można założyć, że suma naprężeń, działających na kambium waskularne, przekroczyła wartość progową dla różnicowania się drewna reakcyjnego. Ekscentryczność przyrostu promieniowego może, ale nie musi, występować łącznie z różnicowaniem się elementów drewna w drewno reakcyjne.

Przyrost koncentryczny z różnicowaniem się drewna reakcyjnego

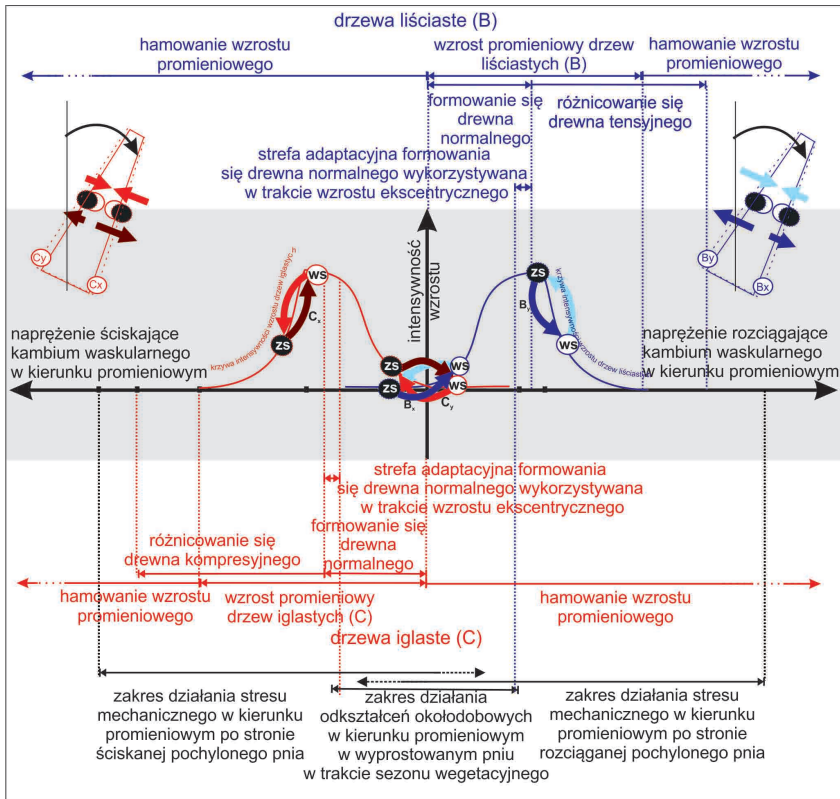
Teoretycznie możliwą sytuacją jest również ta, w której duże i szybkie pochylenie pnia uruchomi proces różnicowania bez wcześniejszego asymetrycznego wzrostu. Wówczas w obrębie symetrycznych przyrostów po jednej stronie pnia będziemy mogli zobaczyć odpowiednio drewno kompresyjne (drzewa iglaste) lub drewno tensyjne (drzewa liściaste) bez ekscentrycznego przyrostu promieniowego (ryc. 5).



Legenda

- | | |
|---|--|
| wschód słońca - początek transpiracji - drzewa iglaste | zmiany naprężenia rozciągającego lub ściskającego u drzew iglastych podczas dnia |
| zachód słońca - zakończenie transpiracji - drzewa iglaste | zmiany naprężenia rozciągającego lub ściskającego u drzew iglastych podczas nocy |
| wschód słońca - początek transpiracji - drzewa liściaste | zmiany naprężenia rozciągającego lub ściskającego u drzew liściastych podczas dnia |
| zachód słońca - zakończenie transpiracji - drzewa liściaste | zmiany naprężenia rozciągającego lub ściskającego u drzew liściastych podczas nocy |
| C okołodobowe okształcenia pnia drzew iglastych | B okołodobowe okształcenia pnia drzew liściastych |
| C_x okształcenia po stronie ściskanej pnia drzew iglastych | B_x okształcenia po stronie ściskanej pnia drzew liściastych |
| C_y okształcenia po stronie rozciąganej pnia drzew iglastych | B_y okształcenia po stronie rozciąganej pnia drzew liściastych |
| C_x ≠ C_y | B_x ≠ B_y |

Ryc. 3. Model jakościowy ekscentrycznego wzrostu promieniowego drzew liściastych i iglastych
Fig. 3. Qualitative model of eccentric radial growth of broadleaf and coniferous trees

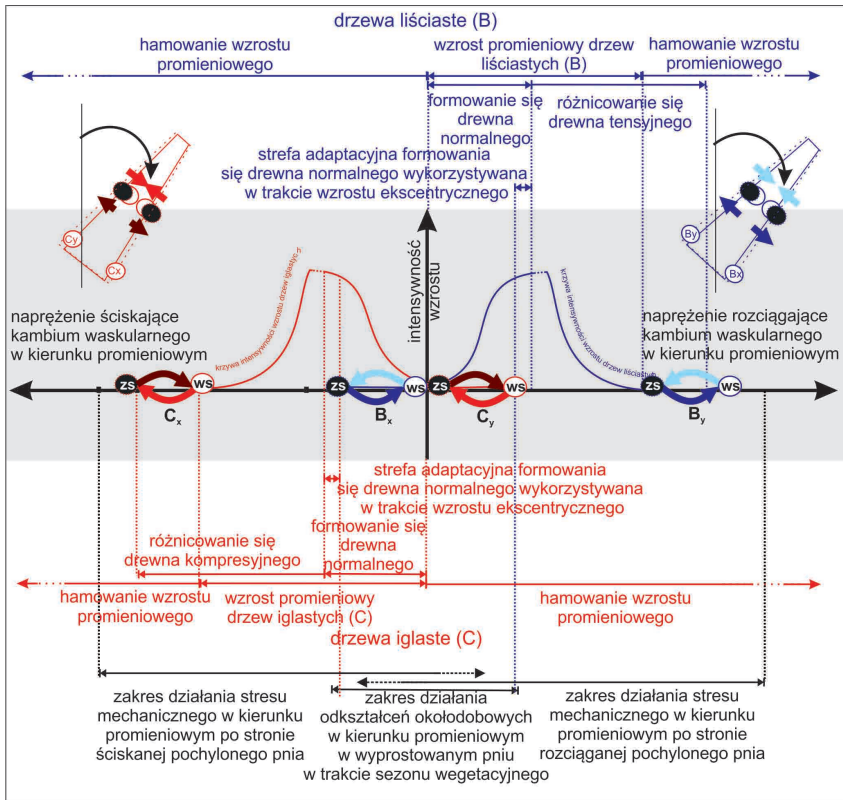


Legenda

- | | | | |
|---------------------------------|---|--|---|
| ws | wschód słońca - początek transpiracji - drzewa iglaste | | zmiany napężenia rozciągającego lub ściskającego u drzew iglastych podczas dnia |
| zs | zachód słońca - zakończenie transpiracji - drzewa iglaste | | zmiany napężenia rozciągającego lub ściskającego u drzew iglastych podczas nocy |
| ws | wschód słońca - początek transpiracji - drzewa liściaste | | zmiany napężenia rozciągającego lub ściskającego u drzew liściastych podczas dnia |
| zs | zachód słońca - zakończenie transpiracji - drzewa liściaste | | zmiany napężenia rozciągającego lub ściskającego u drzew liściastych podczas nocy |
| C | okołodobowe odkształcenia pnia drzew iglastych | | okołodobowe odkształcenia pnia drzew liściastych |
| C _x | odkształcenia po stronie ściskanej pnia drzew iglastych | | odkształcenia po stronie ściskanej pnia drzew liściastych |
| C _y | odkształcenia po stronie rozciąganej pnia drzew iglastych | | odkształcenia po stronie rozciąganej pnia drzew liściastych |
| C _x ≠ C _y | | | B _x ≠ B _y |

Ryc. 4. Model jakościowy ekscentrycznego wzrostu promieniowego drzew liściastych i iglastych z różnicowaniem drewna reakcyjnego

Fig. 4. Qualitative model of eccentric radial growth of broadleaf and coniferous trees with reaction wood formation



Legenda

- WS wschód słońca - początek transpiracji - drzewa iglaste
- ZS zachód słońca - zakończenie transpiracji - drzewa iglaste
- WS wschód słońca - początek transpiracji - drzewa liściaste
- ZS zachód słońca - zakończenie transpiracji - drzewa liściaste
- C** okołodobowe odkształcenia pnia drzew iglastych
- C_x** odkształcenia po stronie ściskanej pnia drzew iglastych
- C_y** odkształcenia po stronie rozciąganej pnia drzew iglastych
- C_x ≠ C_y**
- ← zmiany napężenia rozciągającego lub ściskającego u drzew iglastych podczas dnia
- ↔ zmiany napężenia rozciągającego lub ściskającego u drzew iglastych podczas nocy
- ← zmiany napężenia rozciągającego lub ściskającego u drzew liściastych podczas dnia
- ↔ zmiany napężenia rozciągającego lub ściskającego u drzew liściastych podczas nocy
- B** okołodobowe odkształcenia pnia drzew liściastych
- B_x** odkształcenia po stronie ściskanej pnia drzew liściastych
- B_y** odkształcenia po stronie rozciąganej pnia drzew liściastych
- B_x ≠ B_y**

Ryc. 5. Model jakościowy koncentrycznego wzrostu promieniowego drzew liściastych i iglastych z różnicowaniem drewna reakcyjnego

Fig. 5. Qualitative model of concentric radial growth of broadleaf and coniferous trees with reaction wood formation

Podsumowanie

Wzrost promieniowy drzew, zarówno liściastych jak i iglastych może być postrzegany jako adaptacja do stresu mechanicznego. Niezależnie od kombinacji reakcji na stres mechaniczny uzyskiwany jest podobny efekt adaptacyjny. Pień drzewa iglastego lub liściastego, w pewnym zakresie odchylenia od pionu, może zostać wyprostowany bądź to dzięki ekscentrycznemu przyrostowi pnia bądź dodatkowo dzięki wyróżnicowaniu drewna reakcyjnego.

Przedstawione powyżej wyjaśnienie mechanizmu powstawania ekscentryczności przyrostów rocznych, pozwala na bezpośrednie powiązanie tego zjawiska z niewielkimi ruchami masowymi wskazującymi na geomorfologiczną aktywność stoków. Każdy ruch osuwiskowy zmieniający nachylenie osi drzewa spowoduje bowiem reakcję adaptacyjną do pojawiającego się dodatkowego stresu mechanicznego. Może to być szczególnie ważne narzędzie diagnostyczne w sytuacjach, kiedy dla danego stoku brak danych historycznych dotyczących ruchów masowych. Czulość tej metody oraz okres, który może zostać wzięty pod uwagę, wynikający z wieku rosnących na tym terenie drzew, pozwala na określenie potencjalnego zagrożenia np. osuwiskami i tym samym umożliwia podjęcie racjonalnych decyzji dotyczących zmian miejscowego planu zagospodarowania przestrzennego. Metoda ta jest dokładana, a analizy chronometryczne mogą obejmować okres nawet kilkuset lat. Badania mogą być wykonane w krótkim czasie, a w związku z zaangażowaniem tradycyjnych narzędzi do badań anatomicznych w standardowo wyposażonym laboratorium botanicznym i w związku z tym relatywnie tanio.

Literatura

- Hartmann F. 1942. *Das statische Wuchsgesetz bei Nadel und Laubbaumen*. Neue Erkenntnis über Ursache, Gesetzmässigkeit and Sinn des Reactionsholzes. Springer.
- Fisher J. B. 1975. *Eccentric secondary growth in Cordyline and other Agavaceae (Monocotyledonae) and its correlation with auxin distribution*. Amer. J. Bot. 62: 292-302.
- Fisher J. B., Marler T. E. 2006. *Eccentric secondary growth but no compression wood in a horizontal stem of Cycas micronesica (Cycadales)*. IAWA J. 27: 377-382.
- Hejnowicz Z. 2002. *Anatomia i histogeneza roślin naczyniowych*. PWN, Warszawa.
- Hellgren J. M., Olofsson K., Sundberg B. 2004. *Patterns of auxin distribution during gravitational induction of reaction wood in poplar and pine*. Plant Physiol. 135: 212-220.
- Kojs P., Rusin T. 2011. *Diurnal strains in plants*. W: Gliński J., Horabik J., Lipiec J. (red.). *Encyclopedia of Agrophysics*. Springer Verlag, Berlin. 220-224.
- Schweingruber F. H. 2007. *Wood Structure and Environment*. Springer-Verlag, Berlin.
- Sinnot E. W. 1952 *Reaction wood and the regulation of tree form*. Amer. J. Bot. 39: 69-78.
- Srivastava L. M. 2002. *Plant growth and development*. Academic Press, London
- Stanley S. M. 1986. *Earth and Life Through Time*. W. H. Freeman and Company, New York.
- Wardrop A. B. 1956. *The distribution and formation of tension wood in some species of Eucalyptus*. Aust. J. Bot. 4: 152-166.
- Timell T. E. 1986. *Compression wood in gymnosperms*. Springer-Verlag, New York.
- Tulik M., Jura-Morawiec J. 2011. *Drewno reakcyjne a architektura korony drzewa*. Sylwan 155: 808-815.

Paweł Kojs^{1,2*}, Ireneusz Malik³, Małgorzata Wistuba³,

***pkojs@op.pl**

¹Polska Akademia Nauk Ogród Botaniczny — Centrum Zachowania Różnorodności Biologicznej w Powsinie

²Śląski Ogród Botaniczny w Mikołowie

³ Wydział Nauk o Ziemi, Uniwersytet Śląski