

MIRELA TULIK, JOANNA JURA-MORAWIEC

Drewno reakcyjne a architektura korony drzewa

Reaction wood and tree crown architecture

ABSTRACT

Tulik M., Jura-Morawiec J. 2011. Drewno reakcyjne a architektura korony drzewa. Sylwan 155 (12): 808-815.

The structure of reaction wood, both compression in coniferous and tension in dicotyledonous trees is described. The mechanism of reaction wood formation and its deposition in main stem and lateral branches in respect to tree crown architecture is also discussed.

KEY WORDS

reaction wood, compression wood, tension wood, tree crown architecture, auxin, gravity

ADDRESSES

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

Joanna Jura-Morawiec ⁽²⁾ – e-mail: j.jura@op.pl

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

⁽²⁾ Ogród Botaniczny – Centrum Zachowania Różnorodności Biologicznej; Polska Akademia Nauk; ul. Prawdziwka 2; 02-973 Warszawa

Wstęp

Pokrój drzewa, czyli kształt jego części nadziemnych (korony i pnia), jest wynikiem realizacji programu rozwojowego właściwego dla danego gatunku i wypadkową interakcji czynników wewnątrz- i zewnątrzkomórkowych. Spośród czynników zewnątrzkomórkowych, których wpływ rozpatrywać można w kategorii oddziaływań pól wektorowych przezeń tworzonych, są światło, wiatr i grawitacja. Grawitacja wymusza na pniu głównym orientację pionową, podczas gdy gałęzie rosną zawsze skośnie, czyli pod pewnym kątem w stosunku do kierunku działania wektora grawitacji.

Wśród czynników wewnątrzkomórkowych istotną rolę odgrywają hormony roślinne, a w szczególności auksyna, której miejscem syntezy są merystemy wierzchołkowe. Związek ten jest jedynym hormonem, którego transport jest polarny, ma kierunek bazypetalny w pniach i pędach bocznych drzew oraz akropetalny w korzeniach. Można zatem jej wpływ rozpatrywać w kategorii interakcji pól wektorowych pnia głównego i gałęzi bocznych lub też w interakcji z grawitacją czy z innym czynnikiem środowiskowym. W związku z małą prędkością dyfuzyjnego przemieszczania się molekuł auksyny na większe odległości (około 1 cm/h), Zajączkowski i Wodzicki [1978a] postulują oscylacyjno-falowy mechanizm transportu auksyny w pniach i pędach roślin drzewiastych. Zgodnie z proponowanym modelem przenoszenie informacji morfogenetycznej za pośrednictwem fali auksynowej jest znacznie szybsze, zatem może bardzo szybko przemieszczać się wzdłuż pnia.

Komórki budujące organizm drzewa charakteryzują się kompetencją „udzielającą” odpowiedzi na działanie czynników, których źródło pochodzi ze środowiska zewnątrz- i wewnątrz-

komórkowego. W jaki sposób kompetencja ta widoczna jest w procesie morfogenezy korony drzewa wpływając na plagiotropizm (rozmieszczenie gałęzi w przestrzeni) pędów bocznych?

Naturalną orientacją gałęzi drzewa jest położenie skośne będące wynikiem oddziaływań auksyny pnia głównego i pędu bocznego. Zgodnie z oscylacyjno-falową koncepcją polarnego transportu auksyny, ze względu na większy wpływ pola wektorowego auksyny z pnia głównego, następuje odgięcie gałęzi bocznej (ugięcie fali auksyny w pędzie bocznym) i wytworzenie tzw. kąta neutralnego, tj. takiego ustawienia pnia i pędu bocznego, przy którym nie tworzy się drewno reakcyjne [Zajączkowski, Wodzicki 1978b; Zajączkowski i in. 1984; Wodzicki, Zajączkowski 1989] (ryc. 1a). Fala auksyny w pędzie bocznym ma zatem wektor propagacji niezgodny z kierunkiem działania grawitacji. Oznacza to dalej, że w tym przypadku wpływ pola grawitacyjnego na pęd boczny jest „tłumiony” przez wpływ pola wektorowego auksyny z pnia głównego. Jednakże pędy boczne rosną, powiększają swoje wymiary w związku z ich wzrostem wydłużeniowym i przyrostem promieniowym będącym wynikiem aktywności merystematycznej kambium waskularnego i fellogenu. Prowadzi to do zmiany momentu siły zginającej i pęd boczny powinien wygiąć się do dołu pod własnym ciężarem, czyli zmienić swoje położenie w stosunku do tego wyznaczonego przez kąt neutralny. W tym jednak wypadku gałąź boczna „wyzwała” się spod dominującego wpływu pola wektorowego auksyny i czynnikiem, który zaczyna odgrywać zasadniczą rolę w orientacji pędu bocznego, jest grawitacja. Bodziec grawitacyjny wymusza na kambium waskularnym tworzenie drewna reakcyjnego (kompresyjnego lub tensyjnego). Sytuację tę można jednak zmienić nanosząc na zdekapitowany koniec pędu głównego syntetyczną auksynę. Jej polarny transport w pędzie głównym będzie maskował wpływ grawitacji, która jest jednym z czynników wpływających na tworzenie drewna reakcyjnego.

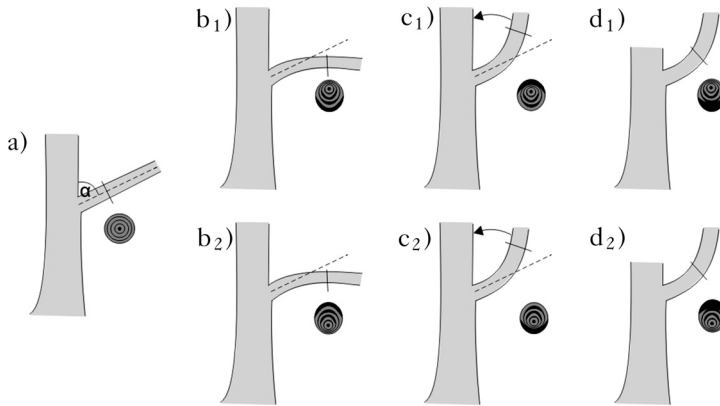
Właściwości i indukcję drewna reakcyjnego studiowało wielu badaczy, m.in. Onaka [1949], Wardrop [1965], Timell [1977] oraz Plomion i in. [2001], jednakże mechanizm fizjologiczny tworzenia tej tkanki nie jest w pełni wyjaśniony. Z punktu widzenia technologii drewna obecność drewna reakcyjnego w pniach i gałęziach uznaje się zwykle za wadę anatomiczną i drewno to ma niewielkie znaczenie użytkowe, natomiast odgrywa ono istotną rolę w kształtowaniu pokroju drzew i krzewów.

Celem niniejszej pracy jest przedstawienie struktury i mechanizmu powstawania drewna reakcyjnego oraz jego roli w kształtowaniu architektury korony drzew.

Drewno kompresyjne

Drewno kompresyjne zwykle tworzy się po dolnej (ściskanej) stronie pochylonego pnia głównego oraz gałęzi bocznej, która zmieniła położenie w stosunku do tego wyznaczonego przez pole wektorowe auksyny (ryc. 1b₁, 2a). Przyjmuje się, że wychylenie od pionu pnia głównego o 3-4 stopnie przez co najmniej 24 godziny jest bodźcem wystarczającym do wytwarzania drewna reakcyjnego [Hejnowicz 1973], którego zadaniem jest przyjęcie przez organ położenia normalnego w stosunku do działania grawitacji. Drewno kompresyjne występuje u większości roślin nagonasiennych, tj. iglastych oraz nagozalążkowych drobnolistnych z rodzaju *Ginkgo* (miłorząb) [Westing 1965, 1968]. Nie występuje natomiast u *Cycadales* [Fisher, Marler 2006; Altaner i in. 2010]. Może także powstawać u niektórych dwuliściennych roślin drzewiastych, które nie posiadają włókien ani cewek włóknistych, jak np. u gatunków z rodzaju *Buxus* (bukszpan).

Drewno kompresyjne różni się od drewna normalnego budową makro- i mikroskopową (tab.). Wytwarzanie przez kambium waskularne drewna kompresyjnego po spodniej stronie pędu prowadzi do powstania ekscentrycznych słoików, gdyż zawsze w danym sezonie wegetacyjnym kambium wytwarza znacznie więcej drewna kompresyjnego niż normalnego. Jego zabarwienie jest intensywnie czerwone lub brunatne ze względu na znacznie większą zawartość ligniny.

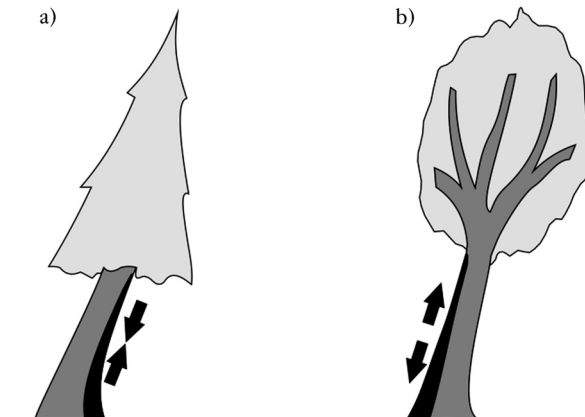


Ryc. 1.

Rozmieszczenie drewna reakcyjnego w gałęzi bocznej u iglastych i dwuliściennych
Distribution of reaction wood in branch of coniferous and dicotyledonous tree

a) Gałąź położona w stosunku do pnia pod kątem neutralnym (α), brak drewna reakcyjnego, na przekroju poprzecznym widoczne koncentryczne słoje przyrostów rocznych drewna. Rozmieszczenie drewna kompresyjnego u iglastych w gałęzi: b₁) ugiętej pod własnym ciężarem; c₁) podgiętej oraz d₁) przejmującej funkcję odciętego pędu głównego. Rozmieszczenie drewna tensyjnego u dwuliściennych odpowiednio b₂), c₂), d₂). Linia przerywana wskazuje neutralne położenie gałęzi bocznej [Zimmermann, Brown 1971, zmodyfikowane]

a) Branch located according to the gravitropic set-point angle (α), the lack of reaction wood and concentric growth rings visible on transverse section. Location of compression wood in coniferous: b₁) bent branch, c₁) branch artificially bent upwards and d₁) branch taking over function of a main axis in decapitated tree. Location of tension wood in branch of dicotyledonous: b₂), c₂), d₂) respectively. Dashed line indicates location of a branch according to the gravitropic set-point angle [Zimmermann, Brown 1971, modified]



Ryc. 2.

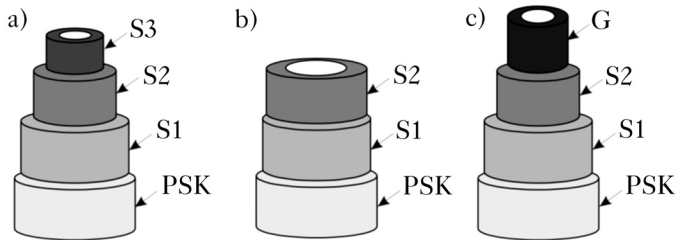
Drewno kompresyjne (a) i tensyjne (b) w pniu pochylonego drzewa
Compression (a) and tension (b) wood of an inclined tree

Na poziomie anatomicznym różnice dotyczą budowy cewek, natomiast inne składniki drewna, tj. miękisz promieni drzewnych i przewody żywiczne, pozostają bez zmian. W porównaniu z cewkami drewna normalnego, cewki drewna kompresyjnego nie są na przekroju poprzecznym wielokątami, tylko są okrągłe, co prowadzi do powstania między nimi licznych przestworów międzykomórkowych. Ponadto są znacznie krótsze, ze względu na zachodzące znacznie częściej w trakcie tworzenia drewna podziały antyklinalne skośne, skracające długość komórki. Kolejne różnice tkwią w szczegółach struktury ich ściany komórkowej (ryc. 3). Cewki drewna kompresyjnego nie mają we wtórnej ścianie komórkowej pokładu S3, a w pokładzie S2 fibryle celulo-

Tabela.

Charakterystyka drewna reakcyjnego na podstawie Cote i Day [1965]
Features of reaction wood according to Cote and Day [1965]

Drewno kompresyjne	Drewno tensyjne
Miejsce powstawania, budowa makroskopowa i właściwości mechaniczne	
Ekscentryczne słoje na przekroju poprzecznym, tworzone po dolnej stronie pnia głównego i pędu bocznego.	Ekscentryczne słoje na przekroju poprzecznym, tworzone po górnej stronie pnia głównego i pędu bocznego.
Czerwono-brunatne na przekroju poprzecznym.	Błyszczące na przekroju promieniowym, ciemniejsze na przekroju poprzecznym.
Tendencja do podłużnego rozprężania się po dojrzeniu.	Silnie kurczące się po dojrzeniu.
W stosunku do dużej gęstości mało elastyczne; niska wytrzymałość na rozciąganie, duża na zgniatanie.	Duża wytrzymałość w stanie suchym na rozciąganie, niska w stanie wilgotnym.
Anatomia i ultrastruktura	
Okrągłe, grubościennie cewki, przestwory międzykomórkowe, szczeliny w warstwie S2 ściany komórkowej cewek.	Obecność włókien żelatynowatych.
Mikrofibryle tworzą kąt 45 stopni z długą osią cewek.	Mikrofibryle celulozowe w ścianie włókien ułożone równoległe w stosunku do długiej osi komórki.
Wysoki stopień lignifikacji ścian komórkowych i blaszki środkowej.	Niewielki stopień zlignifikowania ścian komórkowych bądź jej brak.
Niska zawartość celulozy w ścianach cewek.	Bardzo wysoka zawartość celulozy w ścianach komórkowych włókien.



Ryc. 3.

Uwarstwienie ściany komórkowej w elementach drewna normalnego (a), cewkach drewna kompresyjnego (b) i włóknach żelatynowatych drewna tensyjnego (c) [Scurfield, Wardrop 1962, zmodyfikowane]

Structure of cell wall in wood elements of normal wood (a), tracheids of compression wood (b) and in gelatinous fibers of tension wood (c) [Scurfield, Wardrop 1962, modified]

PSK – pierwotna ściana komórkowa; S1, S2, S3 – warstwy wtórnej ściany komórkowej; G – warstwa żelatynowata
PSK – primary cell wall; S1, S2, S3 – layers of secondary cell wall; G – gelatinous layer

zowe tworzą z długą osią komórki kąt 45 stopni, czyli mają układ mniej stromy. Dodatkowo, w szczelinach między pęczkami fibryl celulozowych obecny jest larcinian lub kalozopodobny 1,3 glukan [Włoch, Hejnowicz 1983]. Związek ten ma zdolność wiązania cząsteczek wody. Pęcznienie powoduje wydłużanie cewek, co prowadzi do rozprężania drewna kompresyjnego i korekty położenia organów drzew.

Drewno kompresyjne u *Ginkgo* nieco różni się pod względem struktury od drewna kompresyjnego u iglastych, gdyż cewki tworzą mniej regularny układ, są bardziej zróżnicowane pod względem grubości ścian, a na przekroju poprzecznym mają kanciasty kształt [Timell 1978].

Drewno kompresyjne tworzy się po dolnej stronie pochylonych pni i wygiętych ku dołowi gałęzi. Można jednak wymusić jego tworzenie po górnej stronie gałęzi. Wystarczy zmienić położenie gałęzi, wyznaczone przez pole wektorowe auksyny pędu głównego, podnosząc ją ku górze (ryc. 1c₁). Z kolei wykonanie dekapitacji wierzchołka pędu głównego spowoduje uwolnienie pędu bocznego spod wpływu auksyny, a pole grawitacyjne „wymusi” za pośrednictwem drewna kompresyjnego uzyskanie orientacji pionowej i przejście przezeń, jeżeli znajduje się najbliżej miejsca cięcia, roli pędu głównego (ryc. 1d₁).

Siły, jakie może wytwarzać drewno kompresyjne, są bardzo duże. Hejnowicz [2002] podaje, że aby przeciwdziałać rozprężeniu suchego drewna kompresyjnego, po namoczeniu potrzebne jest ciśnienie 20 MPa.

Drewno tensyjne

Drewno tensyjne powstaje u większości roślin okrytozalążkowych z klasy dwuliściennych. Natomiast w pochylonych pędach drzewiastych roślin jednoliściennych zaznacza się ekscentryczność tkanek wtórnych, ale drewno reakcyjne nie powstaje [Fisher 1975].

Drewno tensyjne tworzy się po górnej (rozciąganej) stronie pnia odchyłonego względem wektora grawitacji lub gałęzi wygiętej pod własnym ciężarem i kompensuje jej opadanie. Różni się ono budową makro- i mikroskopową od drewna normalnego oraz kompresyjnego (ryc. 1b₂, 2b, tab.). W odróżnieniu od drewna kompresyjnego nie jest zabarwione. Na poziomie mikroskopowym zmiana w stosunku do drewna normalnego dotyczy budowy włókien, które charakteryzuje obecność w strukturze wtórnej ściany komórkowej niezłignifikowanego pokładu żelatynowatego (G), który w literaturze jest też określany pokładem żelatynowym [Hejnowicz 1973]. Pokład ten może występować jako dodatkowa warstwa wtórnej ściany komórkowej bądź też zastępować pokład S3 lub S2 i S3 (ryc. 3). Liczne obserwacje mikroskopowe wykazały, że występuje on w postaci pofałdowanej, co świadczy, że nie mieści się na powierzchni wytworzonych warstw ściany i że stopień pofałdowania zależy od uwodnienia komórki [Scurfield, Wardrop 1962]. Jeżeli zatem zwiększy się stopień uwodnienia włókna, pokład żelatynowaty zaczyna pęcznieć i wytwarzać znaczne siły rozciągające działające w kierunku poprzecznym, co powoduje kurczenie się podłużne włókna, a to pociąga za sobą korektę położenia pochylonego pnia czy wygiętej gałęzi. Zatem mechanizm skurczu podłużnego włókien żelatynowatych leży u podstaw mechaniki organów prowadzących do utrzymania lub odtworzenia ich rozmieszczenia określonego przez grawitację i kąt neutralny (ryc. 1b₂, c₂, d₂).

Główny składnik drewna tensyjnego stanowią opisane powyżej włókna żelatynowate, w ścianie których fibryle celulozowe ułożone są równolegle względem długiej osi komórki [Haygreen, Bowyer 1996], natomiast liczba naczyń oraz udział komórek miększu osiowego są znacznie zredukowane [Wardrop, Davies 1964].

Pokład żelatynowaty jest warstwą, która występuje tylko w komórkach o charakterze włókien, a więc w typowych włóknach drzewnych, włóknach typu libriformu oraz w cewkach włóknistych. Z kolei włókna żelatynowate są składnikiem nie tylko drewna reakcyjnego, ale można je również znaleźć wśród elementów strukturalnych łyka wtórnego, jak to ma miejsce u *Gnetum gnemon* [Tomlinson 2001].

Powstawanie drewna reakcyjnego

Aby wszystkie cechy drewna reakcyjnego zostały wytworzone, cały proces ksylogenezy musi odbywać się pod wpływem działania bodźca grawitacyjnego. U podstaw tworzenia drewna reakcyjnego leżą interakcje hormonalne. Szczególną rolę w początkowym okresie badań nad two-

rzeniem drewna reakcyjnego przypisywano zmianom koncentracji auksyny w komórkach strefy kambialnej [Timell 1986]. Wskazywano na związek między wysoką koncentracją auksyny a tworzeniem drewna kompresyjnego u iglastych oraz niskim stężeniem tego hormonu po stronie tworzenia drewna tensyjnego [Timell 1986; Srivastava 2002].

Obecnie pogląd, że auksyna odgrywa szczególną rolę w indukcji drewna reakcyjnego, jest szeroko dyskutowany w związku z wynikami badań Hellgren i in. [2004]. W pracy tej wskazano, że u sosny cewki drewna kompresyjnego, których tworzenie indukowane było grawitacyjnie, różnicowały się przy takiej samej koncentracji auksyny, jak cewki drewna normalnego, tworzonego po stronie przeciwnej.

W tworzeniu drewna reakcyjnego sugeruje się także udział innych czynników sygnałowych, między innymi etylenu, hormonu roślinnego zaliczanego do inhibitorów wzrostu i rozwoju roślin. Potwierdzeniem hipotezy o znaczącej roli tego hormonu w indukcji drewna kompresyjnego są wyniki prac Blake'a i in. [1980], Little'a i Eklunda [1999] oraz Du i Yamamoto [2007]. Badacze ci zaobserwowali obecność etylenu po dolnej stronie wygiętej gałęzi i pochylonego pędu głównego, a więc w miejscu, gdzie tworzone jest drewno kompresyjne. Auksyna i etylen w tworzeniu drewna reakcyjnego oddziałują synergistycznie, wzajemnie regulują swoją morfogenetyczną aktywność i poziom koncentracji. Istnieją dwie hipotezy tłumaczące synergistyczną interakcję etylenu i auksyny w tworzeniu drewna reakcyjnego. Pierwsza z nich zakłada wpływ etylenu jako czynnika indukującego wzrost stężenia auksyny w związku z jego hamującym wpływem na polarny bazypetalny transport auksyny lub też powodującym wzrost wrażliwości komórek na auksynę [Little, Eklund 1999]. Druga natomiast zakłada wpływ auksyny na syntezę etylenu [Abeles i in. 1992].

Znaczącą rolę w tworzeniu drewna reakcyjnego, zarówno kompresyjnego, jak i tensyjnego przypisuje się również giberelinom, które stymulują aktywność komórek kambialnych i proces różnicowania elementów strukturalnych tkanki drzewnej [Larson 1962; Baba i in. 1995].

Śród wewnątrzkomórkowych czynników o charakterze sygnałowym, które najprawdopodobniej odgrywają istotną rolę w reakcjach grawitropicznych związanych z tworzeniem drewna reakcyjnego, wymienia się jony wapnia [Poovaiah, Reddy 1993; Kuriyama, Fukuda 2000]. Wapń może uczestniczyć w procesie lignifikacji ściany komórkowej cewek [Lohrasebi i in. 1999] i w tworzeniu drewna kompresyjnego. Badania Poovaiaha i Reddy'ego [1993] na roślinach zielnych wskazują, że stymulowany przez grawitację ruch jonów wapnia może regulować transport auksyny i wrażliwość komórek na ten hormon.

Mechanizm tworzenia drewna reakcyjnego nie jest dostatecznie wyjaśniony, wiadomo jednak, że w reakcji grawitropicznej występuje percepcja bodźca grawitacyjnego, a następnie uruchomione zostają mechanizmy jego transmisji i transdukcji. Wydaje się, że w percepcji bodźca grawitacyjnego prowadzącego do tworzenia drewna reakcyjnego istotną rolę odgrywają sedymentujące amyloplasty, które pełnią rolę statolitów w komórkach pochwy endodermalnej [Nakamura i in. 2001] lub w komórkach miękiszowych promieni łykowych [Hejnowicz 1997]. Warto odnotowania jest stwierdzenie podane przez Hejnowicza [1997], że u *Juglans regia* L. odm. pendula, którego pędy nie wykazują reakcji grawitropicznej, w pochwie skrobionośnej nie występują amyloplasty. Zajączkowi i Wodzicki [1978b] tłumaczą natomiast mechanizm tworzenia drewna reakcyjnego w oparciu o zmiany (odchylenia) wektora propagacji fali auksynowej w stosunku do kierunku działania grawitacji, a więc bez udziału amyloplastów.

Szczególną rolę w reakcjach grawitropicznych przypisuje się też tzw. mechanoreceptorom – mechanowrażliwym kanałom jonowym w błonie komórkowej [Hoson i in. 2005]. W odpowiedzi grawitropicznej przy udziale mechanoreceptorów nie uczestniczą statolity, a strukturalno-fizjologiczne *conituum* obejmujące elementy cytoszkieletu (mikrotubule)-błonę komórkową-

-ścianę komórkową. Nie wiadomo jednak, który element strukturalny komórki uczestniczy w percepcji bodźca grawitacyjnego, mając swój wpływ na kształtowanie architektury drzew. Wiadomo natomiast, że prawidłowa kompetencja komórek na współdziałanie: grawitacji, światła i hormonów warunkuje właściwy kierunek wzrostu gałęzi, tak by otaczająca ich przestrzeń i światło były optymalnie wykorzystane.

Literatura

- Abeles F. B., Morgan P. W., Saltveit M. E. jr. 1992. Ethylene in Plant Biology. Academic Press, San Diego.
- Altaner C. M., Jarvis M. C., Fisher J. B., Marler T. E. 2010. Molecular xylem cell wall structure of an inclined *Cycas micronesica* stem, a tropical gymnosperm. IAWA J. 31: 3-11.
- Baba K., Adachi K., Take T., Yokoyama T., Ito T., Nakamura T. 1995. Induction of tension wood in GA3 – treated branches of the weeping type of Japanese cherry, *Prunus spachiana*. Plant Cell Physiol. 36: 983-988.
- Blake T. J., Pharis R. P., Reid D. M. 1980. Ethylene, gibberelins, auxin and the apical control of branch angle in conifer *Cupressus arizonica*. Planta 148: 64-68.
- Cote W. A., Day A. C. 1965. Anatomy and ultrastructure of reaction wood. W: Cote W. A [red.]. Cellular ultrastructure of woody plants. Syracuse Univ. Press.
- Du S., Yamamoto F. 2007. An overview of the biology of reaction wood formation. J. Integrative Plant Biol. 49 (2): 131-143.
- Fisher J. B. 1975. Eccentric secondary growth in *Cordylone* 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.
- Haygreen J. G., Bowyer J. L. 1996. Forest Products and Wood Science. IOWA State University Press, Ames Iowa.
- Hejnowicz Z. 1973. Anatomia rozwoju drzew. PWN, Warszawa.
- Hejnowicz Z. 1997. Graviresponses in herbs and trees: a major role for the redistribution of tissue and growth stresses. Planta 203: 136-146.
- 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.
- Hoson T., Saito Y., Soga K., Wakabayashi K. 2005. Signal perception, transduction, and response in gravity resistance. Another graviresponse in plants. Adv. Space Res. 36: 1196-1202.
- Kuriyama H., Fukuda H. 2000. Regulation of tracheary element differentiation. J. Plant Growth Regul. 20: 35-51.
- Larson P. R. 1962. A biological approach to wood quality. TAPPI J. 45: 443-448.
- Little C. H. A., Eklund L. 1999. Ethylene in relation to compression wood formation in *Abies balsamea* shoots. Trees 13: 173-174.
- Lohrasebi H., Mabee W. E., Roy D. N. 1999. Chemistry and pulping feasibility of compression wood in black spruce. J. Wood Chem. Technol. 19: 13-25.
- Nakamura T., Negishi Y., Funada R., Yamada M. 2001. Sedymentation amyloplasts in starch sheath cells of woody stems of Japanese cherry. Adv. Space Res. 27: 957-960.
- Onaka F. 1949. Studies on compression- and tension-wood. Mokuzaki Kenkyu, Wood Res. Inst. Kyoto Univ.
- Plomion C., Leprovost G., Stokes A. 2001. Wood formation in trees. Plant Physiol. 127: 1513-1523.
- Poovaiah B. W., Reddy A. S. N. 1993. Calcium and signal transduction in plants. Crit. Rev. Plant Sci. 12: 185-211.
- Scurfield G., Wardrop A. B. 1962. The nature of reaction wood. VI. The reaction anatomy of seedlings of woody perennials. Aust. J. Bot. 93: 93-105.
- Srivastava L. M. 2002. Plant growth and development. Academic Press, London.
- Timell T. E. 1978. Ultrastructure of compression wood in *Ginkgo biloba*. Wood Sci. Technol. 12: 89-103.
- Timell T. E. 1986. Compression wood in gymnosperms. Springer-Verlag, New York.
- Tomlinson P. B. 2001. Reaction tissues in *Gnetum gnemon* a preliminary report. IAWA J. 22: 401-413.
- Wardrop A. B., 1965. The formation and function of reaction wood. W: Cote W. A [red.]. Cellular ultrastructure of woody plants. Syracuse Univ. Press. 371-390.
- Wardrop A. B., Davies G. W. 1964. The nature of reaction wood. VIII. The structure and differentiation of compression wood. Aust. J. Bot. 12: 24-38.
- Westing A. H. 1965. Formation and function of compression wood in gymnosperms. Bot. Rev. 31: 381-480.
- Westing A. H. 1968. Formation and function of compression wood in gymnosperms II. Bot. Rev. 34: 51-78.
- Włoch W., Hejnowicz Z. 1983. Location of loricin in compression wood tracheids. Acta Soc. Bot. Pol. 52: 201-203.
- Wodzicki T. J., Zajączkowski S. 1989. Auxin waves in cambium and morphogenetic information in plants. W: Krukule J., Sidlova F. [red.]. Proc. Sect. 32 Biochemical Congress (1988) in Prague., SPB Academic Publishing, the Hague. 45-64

- Zajączkowski S., Wodzicki T. J. 1978a. On the question of stem polarity with respect to auxin transport. *Physiol. Plant.* 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 and plant morphogenesis. W: Scott T. K. [red.]. *Hormonal regulation of Development. II. Encyclopedia of Plant Physiology.* Springer-Verlag, New York. 244-262.
- Zimmermann M. H., Brown C. L. 1971. *Trees Structure and Function*, Springer-Verlag, New-York

SUMMARY

Reaction wood and tree crown architecture

Reaction wood is formed by vascular cambium of trees in response to various environmental stresses, especially gravity and thus influences their architecture. It is formed in inclined stems and branches according to the gravitropic set-point angle. There are two types of reaction wood: compression and tension wood, which differ in structure from the normal one.

Compression wood generally occurs in gymnosperms and in typical conditions is formed on the lower side of a leaning tree trunk or branch. Its tracheids are shorter, strong lignified and rounded with intercellular spaces between. The structure of secondary cell wall of compression tracheid is modified as the S3 layer is absent and the angle of microfibrils in S2 layer reaches ca. 45 degrees. Between the microfibrils in S2 layer the cavities or fissures are filled with larinian or callose-like substance. Due to the great capability for water imbibitions, the tracheids of compression wood become longer and exert a pushing force in the upward direction.

Tension wood, which is generally characteristic for dicotyledons, is usually formed on the upper side of a leaning tree trunk or branch. There is no record of reaction wood in monocotyledons, however the eccentricity of their secondary tissues, more conifer-like, was reported. Tension wood is associated with high content of tension wood fibers, which possess extra secondary wall layer, named gelatinous or G-layer, that is hygroscopic, so might absorb water and became swollen. In a consequence fibers undergo shrinkage and the right position of a leaning trunk or branch is back.

The mechanism of reaction wood formation is still not fully understood and its formation is usually attributed to auxin gradient in cambial zone.