

URSZULA ZAJĄCZKOWSKA

Procesy regeneracji pni drzew po zranieniu

Processes of tree stem regeneration after wounding

ABSTRACT

Zajączkowska U. 2006. Procesy regeneracji pni drzew po zranieniu. Sylwan 3: 3-10.

The review of regeneration processes after tree stem wounding is given. The wounds can be caused by various abiotic and biotic factors and also by human activities. The regeneration processes differ between shallow and deep wounds. Regeneration of deep stem wounds involves both filling the cavity and regeneration of the cambial surface. The pattern of cambial activity and differentiation xylem tissues are modified at various distances from the wound edges. Involvement of mechanical stress in the regeneration processes is discussed.

KEY WORDS

Tree, stem regeneration, stem wounding, wound healing, cambium regeneration

ADDRESSES

Urszula Zajączkowska – Katedra Botaniki Leśnej SGGW;
ul. Nowoursynowska 159; 02-776 Warszawa; ula@botanik.pl

Procesy związane z gojeniem się ran oraz regeneracją tkanek i organów, uszkodzonych w wyniku różnorodnych czynników, występują powszechnie w żywych organizmach. Odgrywają one kluczową rolę w utrzymaniu lub odtworzeniu integralności organu po uszkodzeniu bądź utracie tkanki. Procesy te mają charakter kompleksowy, w który zaangażowane są różnorodne zdarzenia komórkowe oraz procesy biochemiczne i biofizyczne. Z tego powodu mechanizmy regulacji tych procesów są jeszcze stosunkowo mało poznane, mimo że zainteresowanie tą problematyką sięga jeszcze okresu starożytnego. Jednym z pierwszych zachowanych pisanych dokumentów dotyczących tych zagadnień jest, pochodzący sprzed ok. 4500 lat, tzw. Edwin Smith Surgical Papyrus [Murray 2003], opisujący techniki gojenia i leczenia ran u ludzi. W przypadku roślin, tematyka dotycząca zranień organów oraz procesów ich gojenia lub regeneracji, związana głównie z działalnością człowieka w zakresie uprawy roślin, również znajduje swój wyraz w starożytnych tekstach.

Proces gojenia się ran wiąże się z elementarnymi zdarzeniami i procesami na poziomie komórki. Jedną z charakterystycznych cech roślin jest zjawisko tzw. totipotencjalności komórki [Steward 1970; Street 1976; Cutter 1978]. Wyraża się ono m.in. tym, że nawet z dalece zróżnicowanej pojedynczej komórki roślinnej, w określonych warunkach, może zostać odtworzona cała roślina. Odbywa się to zwykle przez liczne podziały komórkowe, prowadzące początkowo do dedyferencjacji i wytworzenia tkanki kalusowej. Zachodzące następnie procesy różnicowania, prowadzą do wytworzenia zawiązków pędu i korzenia, a następnie całej rośliny. Podstawowych informacji, dotyczących przebiegu i regulacji tych zjawisk, dostarczyły bardzo liczne, prowadzone od końca XIX wieku, badania *in vitro* komórek, tkanek i organów roślinnych. Wyniki tych badań były obszernie omawiane w licznych monografiach [np. Halperin 1969, Street 1974, Roberts 1976].

W świecie roślin szczególne miejsce zajmują drzewa, których maksymalne rozmiary sięgają ponad 100 metrów, a ich wiek może dochodzić do kilkuset, a nawet 3000-4000 lat. U tak dużych i tak długowiecznych organizmów, zakłócenia procesów wzrostu i rozwoju oraz procesów metabolicznych, związane z uszkodzeniami tkanek i organów mają szczególnie istotne znaczenie. Specjalną rolę w strukturze drzewa spełniają pnie, które z jednej strony pełnią funkcje mechaniczne, podtrzymujące nadziemną część rośliny, a z drugiej strony, występujące w nich tkanki przewodzące – drewno i łyko – zapewniają ciągłość transportu wody, związków mineralnych, asymilatów i fitohormonów. Stąd też uszkodzenia pni drzew powodować mogą zarówno naruszenie struktury mechanicznej całego drzewa jak też zakłócenia dróg transportu, zapewniających integrację części nadziemnej i podziemnej, stanowiącej warunek prawidłowego rozwoju całej rośliny.

Uszkodzenia te mogą być wywołane różnymi czynnikami abiotycznymi i biotycznymi. Do pierwszej grupy zaliczyć można np. mróz, suszę, wyładowania atmosferyczne, a do drugiej zwierzęta, rośliny pasożytnicze czy grzyby. Należy też zauważyć, że do lokalnego naruszenia ciągłości tkanek dochodzi także w wyniku naturalnych procesów rozwojowych drzewa, związanych np. z tzw. oczyszczaniem się pni czyli odcinaniem i odpadaniem dolnych gałęzi z pnia głównego. Wśród uszkodzeń o charakterze mechanicznym szczególne miejsce zajmują rany związane z działalnością człowieka.

Problematyką zranień pni drzew zajmowało się wielu badaczy, zarówno na poziomie makro- jak i mikroskopowym, a ich wyniki znalazły podsumowanie w licznych monografiach i pracach przeglądowych [np. Bartlett 1935; Shigo 1984a, b; Larson 1994; Liese, Dujesiefken 1996]. W Polsce badania nad regeneracją zranień pni i zarastaniem pniaków drzew leśnych prowadzili m.in. Kobendza [1932, 1955], Szczerbiński i Szymański [1958], Tumiłowicz [1958], Molski [1970], Czekalski [2002], Danielewicz, Maliński [2002]. Warto zaznaczyć, że to właśnie prowadzone w pierwszej połowie XIX wieku prace odnoszące się do zarastania ran na pniach, w istotny sposób przyczyniły się do poznania struktury i funkcji kambium [Larson 1994]. Merystem ten, produkujący w kolejnych sezonach nowe pokłady drewna i łyka wtórnego, odgrywa szczególnie istotną rolę w procesach gojenia się ran lub zarastania uszkodzonych tkanek w pniach drzew.

Przebieg tych procesów zależy jednak w istotny sposób od charakteru uszkodzeń. W przypadku zranień płytkich, w wyniku których kambium jest zaindukowane do reakcji, ale nie jest bezpośrednio uszkodzone, tworzy się tzw. strefa bariery (barrier zone), która ochrania tkanki wewnętrzne przed inwazją patogenów. Strefa ta, produkowana przez kambium, zbudowana jest ze specyficznych komórek [Shigo i in. 1977; Moore 1978; Shortle, Cowling 1978; Mulhern i in. 1979; Bauch i in. 1980; Armstrong i in. 1981; Bangerter 1984; Shigo 1984b; Wisniewski i in. 1985; Rioux, Oullette 1989, 1991; Schmitt, Liese 1990; Larson 1994]. Blisko tej warstwy rozwija się następnie tzw. przyranna peryderma. Jeżeli uszkodzenia pnia wywołane zostaną w czasie sezonu wegetacyjnego, a w ich wyniku zostaną usunięte tkanki korowe, ale kambium pozostanie nienaruszone, wówczas na całej powierzchni rany następuje zwykle tworzenie kalusa [Zhengli, Keming 1988; McDougall, Blanchette 1996; Kielbaso, Hart 1997; Dujesiefken i in. 2001; Stobbe i in. 2002]. W czasie sezonu wegetacyjnego mechaniczne oddzielenie tkanek kory od pnia następuje jednak najczęściej w warstwie różnicującego się ksylemu znajdującego się pod strefą kambium. Jeżeli warstwa ta jest zabezpieczona przed wysychaniem, wówczas na odkrytej w ten sposób powierzchni drewna tworzy się kalus, który powstaje z proliferujących komórek promieni drzewnych.

Przy głębokich uszkodzeniach mechanicznych, gdy rana sięga do głębszej warstwy drewna i kalus nie może się wytworzyć z promieni drzewnych, proces gojenia się rany obejmuje zarówno

regenerację kambium jak i pokrycie przestrzeni uszkodzonej. Zdaniem Kublera [1983], w przypadku takich uszkodzeń, w rzeczywistości nie zachodzi typowy proces gojenia się rany. Pokrycie powierzchni odkrytego drewna odbywa się przy udziale nowotworzonych tkanek drewna i korowych zarastających ranę od jej brzegów. W przypadku takich dużych i głębokich ran, odsłonięte drewno zmienia barwę, wysycha i często pęka, tworząc tzw. martwicę. Przez otwartą ranę mogą wnikać do wnętrza zarodniki grzybów, owady itp. W miejscu występowania martwicy pień drzewa przestaje przyrastać, natomiast brzegi rany zarastają. Na obrzeżach martwicy powstają wałki (fałdy przyrostowe) tkanki przyrannej, które stopniowo pokrywają ranę. Nowopowstałe drewno nie zrasta się jednak z drewnem martwicy, która zamknięta w pniu zachowuje się jak ciało obce. W technologii drewna określa się to mianem zabitki [Krzysik 1975] i zaliczane jest do wad drewna, obniżających jego jakość techniczną. W zależności od stopnia zabliznienia rany wyróżnia się (a) zabitki otwarte (gdy martwica jest odsłonięta albo między brzegami zarastającej tkanki przyrannej występuje zmniejszająca się stopniowo szczelina) i (b) zamknięte (gdy wraz z upływem czasu zabitka otwarta wraz z tkanką przyranną otoczona zostanie jednolitym pierścieniem przyrostów rocznych).

W procesach regeneracji tkanek pnia szczególną rolę odgrywa kambium, które jest tkanką bardzo wrażliwą na różnego rodzaju zranienia. Jako przykład mogą posłużyć tu eksperymenty Hejnowicza [1963ab] nad *Larix*, który obserwował, że nakłucia lub nacięcia kambium, powodują obumieranie uszkodzonych komórek oraz stymulują podziały antyklinalne w inicjalach wrzecionowatych i komórkach macierzystych ksylemu, nawet w znacznej odległości od miejsca zranienia. W bezpośrednim sąsiedztwie rany kambium zmienia się w tkankę podobną do kalusa. Intensywne podziały antyklinalne oraz towarzyszący im wzrost intruzywny i eliminacja inicjalów umożliwiają przebudowę ich układu. Bardzo interesujące badania nad przebudową układów komórek kambium, w wyniku zastosowania nacięć na pniach o zróżnicowanej geometrii, prowadziło wielu autorów, zarówno na gatunkach iglastych jak i liściastych [Hartig 1858; de Vries 1876; Mäule 1896; Brown 1936, 1937; Kirschner i in. 1971; Savidge, Farrar 1984; Zagórska-Marek, Little 1986]. Zdolność tkanki kambialnej do przebudowy struktury, również w nieuszkodzonym pniu drzewa, była przedmiotem badań licznych autorów zajmujących się zagadnieniami intensywności podziałów antyklinalnych, eliminacji i wzrostu intruzywnego inicjalów wrzecionowatych kambium [Bannan 1950, 1953, 1957, 1961, 1963; Bannan, Bayly 1956; Hejnowicz 1967; Hejnowicz, Zagórska-Marek 1974; Brański 1970; Zagórska-Marek 1975; Harris 1989]. Ich wynikiem było m.in. odkrycie domenowej struktury kambium [Hejnowicz 1971; Hejnowicz, Romberger 1973; Krawczyszyn 1972, 1973; Krawczyszyn, Romberger 1980], które stanowiło podstawę do zaproponowania oryginalnej teorii morfogenezy roślin, w której kluczową rolę przypisuje się procesom o charakterze oscylacyjno-falowym [Hejnowicz 1975].

Nawet stosunkowo nieznaczne zranienia pnia o regularnych kształtach [Dujesiefken i in. 1999] powodowane np. świdrem przyrostowym Presslera, stosowanym w pracach z zakresu urządzania lasu, mogą również powodować lokalne zwiększenie intensywności podziałów peryklinalnych kambium w odległości kilku centymetrów od miejsc zranienia. Efekt ten należy uwzględnić m.in. w badaniach sezonowej dynamiki aktywności podziałowej kambium i tworzenia rocznych słoju drewna, w których wykorzystuje się próbki pobierane okresowo z pnia tego samego drzewa [Wodzicki, Zajązkowski 1970; Wodzicki 1971].

Regeneracja kambium zależy od sił ściskających działających na ten merystem. Dla zilustrowania tego zjawiska, w literaturze przeglądowej najczęściej podaje się klasyczne eksperymenty Browna i Saxa (1962), chociaż zdaniem Larsona [1994] pierwsze informacje na ten temat podawane już były w XIX wieku przez Hartiga [1845] i de Vries [1876]. Brown i Sax [1962]

przewodili badania zarówno na drzewach stojących, poddanych zabiegowi częściowego oddzielenia fragmentu kambium i tkanek korowych od drewna pnia, jak też w warunkach hodowli merystemu wraz z fragmentem floemu w kulturach *in vitro* [Brown 1964]. W obydwu typach doświadczeń, jeżeli kambium nie zostało poddane naciskowi mechanicznemu, komórki tego merystemu ulegały proliferacji, tworząc niezróżnicowaną tkankę kalusową. W przypadku drzew stojących, gdy pokład kalusa był dostatecznie gruby, zaczynał się wytwarzać spłaszczony pierścień kambium, odkładający ksylem do wewnątrz i floem na zewnątrz. Jeżeli jednak na kambium został zastosowany nacisk mechaniczny, wówczas, w przypadku drzew stojących, kambium nie tworzyło kalusa, a w kulturach *in vitro* proliferacja uległa zahamowaniu; w obu przypadkach, a po stronie ksylemu nadal różnicowały się elementy trachealne.

Szczegółowe badania nad regeneracją kambium prowadzili też Warren Wilson i Warren Wilson [1961, 1981, 1984]. Na podstawie serii eksperymentów przedstawili wnioski, zgodnie z którymi regenerujące kambium tworzy się stycznie do powierzchni organu i zawsze w jego głębi, począwszy od istniejącego kambium oraz zachowuje swoją polarność, wytwarzając ksylem do wewnątrz i floem na zewnątrz.

Towarzyszące procesom aktywności kambium i tworzenia się tkanki drzewnej zjawiska fizyczne, związane z pojawianiem się naprężeń mechanicznych, opisywane były przez licznych badaczy, zajmujących się zarówno problematyką związaną z biologią drzew jak również technologów drewna, badających wpływ tych naprężeń na zmiany i uszkodzenia surowca drzewnego [Archer 1986; Kubler 1987]. Przyczyną pojawiających się w pniach drzew naprężeń wzrostowych są zmiany zachodzące w ścianach komórkowych elementów drewna po ich wykształceniu, m.in. podczas procesu lignifikacji. Zmiany te, powodując skracanie się ścian, którym przeciwstawia się pokład drewna wytworzonego wcześniej, generują bardzo duże naprężenia ściskające i rozciągające. Przestrzenny rozkład tych naprężeń w drewnie pnia zmienia się w ciągu życia drzewa, wraz z wytwarzaniem się nowych pokładów drewna oraz relaksacją naprężeń w drewnie wytworzonym wcześniej. Naprężenia podłużne ściskające osiągają wielkości rzędu 200 kG/cm^2 u drzew liściastych i kilkunastu kG/cm^2 u iglastych, a podłużne rozciągające odpowiednio ok. 100 i 10 kG/cm^2 [Hejnowicz 1973]. Wielkość naprężeń poprzecznych ściskających sięga wielkości ok. 25 kG/cm^2 u liściastych i 7 kG/cm^2 u iglastych. Naprężenia wzrostowe w drewnie pnia mają wielkie znaczenie dla jego właściwości mechanicznych, powodując tzw. wstępne sprężenie kolumny pnia, zwiększające znacznie jego elastyczność.

Do naprężeń wzrostowych drewna zaliczane są także naprężenia powodowane wytwarzaniem się drewna reakcyjnego, które u iglastych nosi nazwę drewna kompresyjnego, a liściastych drewna tensyjnego [Wardrop 1964; Westing 1965; Timell 1986; Hejnowicz 2002]. Drewno kompresyjne po dojrzaniu ulega podłużnemu rozprężeniu, natomiast drewno tensyjne kurczy się silniej niż drewno normalne. Ze względu na zjawisko kurczenia ścian komórkowych, naprężenia wzrostowe w drewnie normalnym nawiązują do właściwości drewna tensyjnego.

Należy zauważyć, że w ostatnich dwudziestu latach naprężeniom mechanicznym przypisuje się coraz większe znaczenie w regulacji procesów morfogenezy [Hejnowicz, Sievers 1995; Hejnowicz 2004]. Stanowi to w pewnym sensie nawiązanie do wcześniejszych koncepcji przedstawionych przez D'Arcy Thompsona [1917], jednak uwzględnia ono bardzo istotny fakt, że naprężenia mechaniczne są wielkościami fizycznymi o charakterze tensorowym oraz to, iż wielkością tensorową jest także szybkość wzrostu organu roślinnego [Hejnowicz, Romberger 1984]. Istotny wkład w bliższe poznanie tych zależności i wyznaczenie głównych kierunków tensorów wniosły badania teoretyczne i empiryczne nad geometrią wierzchołków wzrostu roślin [Hejnowicz 1984; Nakielski 1982, 1987; Nakielski, Barlow 1995; Dumais, Kwiatkowska 2001; Kwiatkowska, Dumais 2003].

Bardzo oryginalne i interesujące podejście do problematyki regeneracji pnia po zranieniach wywołanych czynnikami mechanicznymi, z uwzględnieniem pojawiających się naprężeń, zaproponowali Mattheck i Kubler [Mattheck, Kubler 1995; Mattheck 1997]. Na podstawie obserwacji innych autorów oraz badań własnych z zastosowaniem metody CAO (Computer-Aided Optimization) zaproponowali oni teorię mechanicznej samo- optymalizacji drzew (mechanical self-optimization of trees). Zgodnie z tą koncepcją proces zarastania dużych i głębokich ran mechanicznych pnia o charakterze zabitki ma charakter analogiczny do tego, jaki występuje w przypadku kontaktu rosnącego pnia drzewa z obcym obiektem (np. kamieniem, ogrodzeniem itp.). W tych warunkach obserwuje się tendencję do redukcji naprężeń w miejscach kontaktu z obiektem przez zwiększenie powierzchni kontaktowej. Zwiększenie to odbywa się przez tworzenie lokalnie szerszych rocznych słoików drewna, których granice ulegają reorientacji, ustawiając się prostopadle do powierzchni styku. Powoduje to zmniejszenie naprężeń jednostkowych, podczas gdy całkowita siła w miejscu kontaktu pozostaje stała.

Jak wynika z przedstawionego tutaj krótkiego przeglądu badań, proces regeneracji tkanek pnia drzew po zranieniu obejmuje wiele aspektów, będących przedmiotem zainteresowania różnych dyscyplin naukowych z zakresu biologii, leśnictwa, sadownictwa i technologii drewna. Mimo bardzo licznych prac, mechanizmy regulujące te procesy pozostają jednak w dużym stopniu nieznanne.

Literatura

- Archer R. R. 1986. Growth stresses and strains in trees. Springer, Berlin, Heidelberg, New York.
- Armstrong J. E., Shigo A. L., Funk D. T., McGinnes E. A., Smith D. E. 1981. A macroscopic and microscopic study of compartmentalization and wound closure after mechanical wounding of black walnut trees. *Wood Fiber* 13: 275-291.
- Bangerter U. M. 1984. Der Verschlussmechanismus von Langswunden am Stamm von *Larix decidua* Mill. und *Picea abies* (L.) Karst. *Vierteljahrsh. Naturforsch. Ges. Zurich* 129: 339-398.
- Bannan M. W. 1950. The frequency of anticlinal divisions in fusiform cambial cells in *Chamaecyparis*. *Am. J. Bot.* 37: 511-519.
- Bannan M. W. 1953. The vascular cambium and radial growth in *Thuja occidentalis* L. *Can. J. Bot.* 33: 113-138.
- Bannan M. W. 1957. Girth increase in white cedar stems of irregular form. *Can. J. Bot.* 35:425-434.
- Bannan M. W. 1961. Anticlinal division and cell length in the cambium of conifers. *IAWA Bull.* 1: 2-6.
- Bannan M. W. 1963. Tracheid size and rate of anticlinal division in the cambium of *Cupressus*. *Can. J. Bot.* 41: 1187-1197.
- Bannan M. W., Bayly I. L. 1956. Cell size and survival in conifer cambium. *Can. J. Bot.* 34: 769-776.
- Bartlett F. A. 1935. Historical background of cavity work. *Proc. Natl. Shade Tree Conf.* 11: 39-51.
- Bauch J., Shigo A. L., Starck M. 1980. Wound effects in xylem of *Acer* and *Betula* species. *Holzforschung* 34: 153-160.
- Brański S. 1970. Korelacje między podziałami antyklinalnymi, wzrostem intruzywnym i eliminacją inicjalnych komórek wrzecionowatych kambium u *Pinus sylvestris*. *Acta Soc. Bot. Pol.* 39: 593-615.
- Brown A. B. 1936. Cambial activity in poplar with particular reference to polarity phenomena. *Can. J. Res.* 14C: 74-83.
- Brown A. B. 1937. Activity of the vascular cambium in relation to wounding in the balsam poplar *Populus balsamifera* L. *Can. J. Res.* 15C: 7-31.
- Brown C. L. 1964. The influence of the external pressure on the differentiation of secondary tissues cultured *in vitro*. W: Zimmermann M. H. [red.]. *The formation of wood in forest trees*. Academic Press, New York pp. 389-404.
- Brown C. L., Sax K. 1962. The influence of pressure on the differentiation of secondary xylem tissues. *Am. J. Bot.* 49: 683-691.
- Cutter E. G. 1978. *Plant anatomy*. Part I. Cells and tissues (second edition), Edward Arnold.
- Czekalski M. 2002. O zdolności regeneracyjnej sosny zwyczajnej (*Pinus sylvestris* L.). *Rocznik Dendrologiczny* 50: 49-61.
- D'Arcy Thompson. 1917. *On Growth and Form* (New Edition 1966). Cambridge University Press, Cambridge.
- de Vries H. 1876. Ueber Wundholz. *Flora* 59: 2-8, 17-25, 38-45, 81-88, 97-108, 113-121, 129-139.
- Danielewicz W., Maliński T. 2002. Trunk deformations in the stands of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in the Lower Silesian Coniferous Forests (western Poland). *Rocznik Dendrologiczny* 50: 63-72.
- Dujesiefken D., Rhaesa A., Eckstein D., Stobbe H. 1999. Tree wound reactions of differently treated boreholes. *J. of Arboriculture*: 25: 113-123.
- Dujesiefken D., Stobbe H., Kowol T. 2001. Der Flächenkallus – eine Wundreaction von Baumen nach Rucke- und Anfarschaden. *Forstwissenschaftliches Centralblatt* 120: 80-89.

- Dumais J., Kwiatkowska D. 2001. Analysis of surface growth in shoot apices. *The Plant Journal* 31: 229-241.
- Halperin W. 1969. Morphogenesis in cell cultures. *A. Rev. Pl. Physiol.* 20: 395-418.
- Harris J. M. 1989. *Spiral grain and wave phenomena in wood formation*. Springer, Berlin, Heidelberg, New York.
- Hartig T. 1845. Ueber kunstliche Erzeugung neuer Holz- und Riden auf entrindeten. Holzflächen dur Fensterung. *Allg. Forst-Jahdztg* 11: 160-165.
- Hartig T. 1858. Ueber die Bewegung des Saftes in den Holzpflanzen. *Bot. Ztg.* 16: 329-335.
- Hejnowicz Z. 1963a. Intrusive growth, transverse and pseudotransverse divisions in fusiform initials of wounded cambium in *Larix europaea*. *Acta Soc. Bot. Pol.* 32: 403-503.
- Hejnowicz Z. 1963b. Significance of intrusive growth in establishment of cambial union after transverse incision in *Larix*. *Acta Soc. Bot. Pol.* 32: 625-630.
- Hejnowicz Z. 1967. Interrelationship between mean length, rate of intrusive elongation, frequency of anticlinal divisions and survival of fusiform initials in cambium. *Acta Soc. Bot. Pol.* 36: 367-378.
- Hejnowicz Z. 1971. Upward movement of the domain pattern in the cambium producing wavy grain in *Picea excelsa*. *Acta Soc. Bot. Pol.* 40: 499-512.
- Hejnowicz Z. 1973. *Anatomia Rozwojowa Drzew*. PWN, Warszawa.
- Hejnowicz Z. 1975. A model for morphogenetic map and clock. *J. Theor. Biol.* 54: 345-362.
- Hejnowicz Z. 1984. Trajectories of principal directions of growth, natural coordinate system in growing plant organ. *Acta Soc. Bot. Pol.* 53: 29-42.
- Hejnowicz Z. 2002. *Anatomia i histogeneza roślin naczyniowych. Organy wegetatywne*. Wydawnictwo Naukowe PWN.
- Hejnowicz Z. 2004. Jak komórka wybiera kierunki przestrzeni w swoim rozwoju. *Znaczenie wielkości tensorowych. Postępy Biologii Komórki* 31, Suplement 22: 23-42.
- Hejnowicz Z., Romberger J. A. 1973. Migrating cambial domains and the origin of wavy grain in xylem of broadleaved trees. *Am. J. Bot.* 60: 209-222.
- Hejnowicz Z., Romberger J. A. 1984. Growth tensor in plant organs. *J. Theor. Biol.* 110: 93-114.
- Hejnowicz Z., Sievers A. 1995. Tissue stresses in organs of herbaceous plants. I. Poissons ratios of tissue and their role in determination of the stresses. *J. Exp. Bot.* 289: 1035-1043.
- Hejnowicz Z., Zagórska-Marek B. 1974. Mechanism of changes in grain inclination in wood produced by storied cambium. *Acta Soc. Bot. Pol.* 43: 381-398.
- Kielbaso J., Hart J. H. 1997. Wunverschlussmittel im Test. *Baumzeitung* 31: 170-173.
- Kirschner H., Sachs T., Fahn A. 1971. Secondary xylem reorientation as a special case of vascular tissue reorientation. *Isr. J. Bot.* 20: 184-190.
- Kobendza R. 1932. O zarastaniu ściętych pni jodłowych. *Acta Soc. Bot. Pol.* vol. IX Supplementum.
- Kobendza R. 1955. Dalsze studia nad zarastaniem ściętych pni drzew. *Rocznik Sekcji Dendrologicznej PTB* 10: 1-29.
- Krawczyzsyn J. 1972. Movement of the cambial domain pattern and mechanism of formation of interlocked grain in *Platanus*. *Acta Soc. Bot. Pol.* 41: 443-461.
- Krawczyzsyn J. 1973. Domain pattern in the cambium of young *Platanus* stems. *Acta Soc. Bot. Pol.* 42: 637-648.
- Krawczyzsyn J., Romberger J. A. 1980. Interlocked grain, cambial domains, endogenous rhythms, and time relations with emphasis on *Nyssa sylvatica*. *Am. J. Bot.* 67: 228-236.
- Krzysik F. 1975. *Nauka o drewnie*. PWN, Warszawa.
- Kubler H. 1983. Mechanism of frost crack formation in trees – a review and synthesis. *Forest Science* 29: 559-568.
- Kubler H. 1987. Growth stresses in trees and related wood properties. *Forestry Abstracts*: 48: 131-189.
- Kwiatkowska D., Dumais J. 2003. Growth and morphogenesis at the vegetative shoot apex of *Anagallis arvensis* L. *J. Exp. Bot.* 54: 1585-1595.
- Larson P. R. 1994. *The vascular cambium: development and structure*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, London, Paris, Tokyo, Hong Kong, Barcelona, Budapest.
- Liese W., Dujesiefken D. 1996. Wound reactions of trees. W: Raychaudhuri S. P., Maramorosch K. [red.]. *Forest trees and palms: diseases and control*. New Delhi, Oxford: IBH Publishing.
- Mattheck C. 1997. *Design in nature. Learning from trees*. Springer, New York, Berlin, Heidelberg.
- Mattheck C., Kubler H. 1995. Wood – The internal optimization of trees. Springer, New York, Berlin, Heidelberg.
- Mäule C. 1896. *Der Faserverlauf im Wundholz. Eine anatomische Untersuchung*. *Bibl. Bot.* 33: 1-2.
- Molski B. 1970. Regeneracja ospalowanych przez zwierzynę łowną pędów sosny zwyczajnej (*Pinus sylvestris* L.). *Rocznik Dendrologiczny* 24: 61-79.
- Mc Dougall D. N., Blanchette R. A. 1996. Polyethylene plastic wrap for tree wounds: a promotor of wound closure on fresh wounds. *J. of Arboriculture* 22: 205-210.
- Moore K. E. 1978. Barrier-zone formation in wounded stems of sweetgum. *Can. J. For. Res.* 8: 389-397.
- Mulhern J., Shortle W. C., Shigo A. L. 1979. Barrier zones in red maple: an optical and scanning microscope 4examination. *For. Sci.* 25: 311-316.
- Murray J. D. 2003. *Mathematical biology. II. Spatial models and biomechanical applications (Third Edition)*, Springer, New York, Berlin, Heidelberg.
- Nakielski J. 1982. Geometry of shoot apical dome and distribution of growth rates. *Acta Soc. Bot. Pol.* 51: 389-402.
- Nakielski J. 1987. Spatial variation of growth within domes having different patterns of principal growth directions. *Acta Soc. Bot. Pol.* 56: 611-623.

- Nakielski J., Barlow P. W. 1995. Principal directions of growth and the generation of cell patterns in wild-type and gib-1 mutant roots of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) grown *in vitro*. *Planta* 196: 30-39.
- Rioux D., Oulette G. B. 1989. Light microscope observations of histological changes induced by *Ophiostoma ulmi* in various nonhost trees and shrubs. *Can. J. Bot.* 67: 2335-2351.
- Rioux D., Oulette G. B. 1991. Barrier zone formation in host and nonhost trees inoculated with *Ophiostoma ulmi*. I. Anatomy and histochemistry. *Can. J. Bot.* 69: 2055-2073.
- Roberts L. W. 1976. Cytodifferentiation in plants. Xylogenesis as a model system. Cambridge University Press.
- Savidge R. A., Farrar J. J. 1984. Cellular adjustment in the vascular cambium leading to spiral grain formation in conifers. *Can. J. Bot.* 62: 2872-2879.
- Schmitt U., Liese W. 1990. Wound reaction of the parenchyma in *Betula*. *IAWA Bull.* 11: 413-420.
- Shigo A. L. 1984a. Tree decay and pruning. *Arbor. J.* 8: 1-12.
- Shigo A. L., Shortle W. C., Garrett P. W. 1977. Genetic control suggested in compartmentalization of discolored wood associated with tree wounds. *For. Sci.* 23: 179-182.
- Shigo A. L. 1984b. Compartmentalization: a conceptual framework for understanding how trees defend themselves. *Annual Review of Phytopathology* 22: 189-214.
- Shortle W. C., Cowling E. B. 1978. Development of discoloration, decay, and microorganisms following wounding of sweet-gum and yellow poplar trees. *Phytopathology* 68: 609-616.
- Smith K. T., Shortle W. C. 1990. IAA oxidase, peroxidase, and barrier-zone formation in red maple. *Eur. J. For. Pathol.* 20: 241-246.
- Steward F. C. 1970. From cultured cell to whole plants: the induction and control of their growth and differentiation. *Proc. R. Soc. B.* 175: 1-30.
- Stobbe H., Schmitt U., Eckstein D., Dujesiefken D. 2002. Developmental stages and fine structure of surface callus formed after debarking of living lime trees (*Tilia* sp.). *Ann. Bot.* 89: 773-782.
- Street H. E. [red.] 1974. Tissue culture and plant science. Academic Press, London.
- Street H. E. 1976. Experimental embryogenesis – the totipotency of cultured plant cells. W: Graham C. F., Wareing P. F. [red.]. *The developmental biology of plants and animals*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 73-90.
- Szczerbiński W., Szymański S. 1958. Reakcja młodej sosny zwyczajnej *Pinus sylvestris* L. na uszkodzenia mechaniczne o różnym nasileniu. *Rocznik Dendrologiczny* 12: 393-412.
- Timell T. E. 1986. Compression wood in gymnosperms, 3 volumes. Springer, Berlin, Heidelberg, New York.
- Tumiłowicz J. 1958. O zarastaniu ściętych pni modrzewia. *Rocznik Dendrologiczny* 12: 151-160.
- Wardrop A. B. 1964. The reaction anatomy of arborescent angiosperms. W: Zimmermann M. H. [red.]. *The formation of wood in forest trees*. Academic Press, New York. 405-456.
- Warren Wilson J., Warren Wilson P. M. 1961. The position of regenerating cambia – a new hypothesis. *New Phytol.* 60: 63-73.
- Warren Wilson J., Warren Wilson P. M. 1981. The position of cambia regenerating in grafts between stems and abnormally-oriented petioles. *Ann. Bot.* 47: 473-484.
- Warren Wilson J., Warren Wilson P. M. 1984. Control of tissue patterns in normal development and in regeneration. W: Barlow P.B., Carr D.I. [red.]. *Positional controls in plant development*. Cambridge University Press, 225-280.
- Westing A. H. 1965. Formation and function of compression wood in gymnosperms. *Bot. Rev.* 31: 381-480.
- Wisniewski M., Bogle A. L., Wilson C. L. 1985. Seasonal variation in cambial electrical resistance and its relation to growth in two cultivars of peach. *Can. J. Plant Sci.* 65: 345-350.
- Wodzicki T. J. 1971. Mechanism of xylem differentiation in *Pinus sylvestris* L. *J. Exp. Bot.* 22: 670-687.
- Wodzicki T. J., Zajęzowski S. 1970. Methodical problems in studies on seasonal cambial production of cambial xylem derivatives. *Acta Soc. Bot. Pol.* 39: 509-520.
- Zagórska-Marek B. 1975. Growth activity of fusiform initials in storeyed cambium. *Acta Soc. Bot. Pol.* 44: 537-552.
- Zagórska-Marek B., Little C. H. A. 1986. Control of fusiform initial orientation of the vascular cambium of *Abies balsamea* stems by indolyl-3-acetic acid. *Can. J. Bot.* 64: 1120-1128.
- Zhengli L., Keming C. 1988. Differentiation of secondary xylem after girdling. *IAWA Bulletin* 9: 375-383.

SUMMARY

Processes of tree stem regeneration after wounding

The paper presents review of tree stem regeneration processes after stem wounding. The wounds can be caused by various abiotic (e.g. frost, drought, lighting) and biotic (e.g. insects, mammals, fungi, parasitic plants) factors. Local disruption tissue continuity can also be caused by natural processes during ontogenesis of forest trees (e.g. natural pruning). Various mechanical stem wounds can also be produced by human activities. The specificity of stem regeneration depends highly

upon wound characteristics. The regeneration processes differ between shallow wounds, when the cambium is injured but underlying xylem is intact, and deep wounds that penetrate the xylem tissues. Regeneration of deep stem wounds involves both filling the cavity and regeneration of the cambial surface. In such case the wounded tree does not really heal but only covers the wound with xylem and callus tissues that growth from the wound boundaries [Kubler 1983]. Pattern of cambial activity and differentiation xylem tissues are modified at various distances from the wound edges. Involvement of mechanical stresses in the regeneration processes is discussed.