



A THIGMOMORFOGENEZIS FOLYAMATA ÉS JELENTŐSÉGE A KERTÉSZETI TERMESZTÉSBEN – ÁTTEKINTÉS

KISVARGA SZILVIA - FARKAS DÓRA - ISTVÁNFI ZSANETT - ORLÓCI
LÁSZLÓ

Magyar Agrár- és Élettudományi Egyetem,
Tájépítészeti, Településtervezési és Díszkertészeti Intézet

ÖSSZEFOGLALÁS

A thigmomorfogenezis a növények növekedésének leírására alkalmazott kifejezés, amelyet mechanikai stimulusra reagálva, természetes úton abiotikus tényezők váltanak ki, vagy mesterségesen alakul ki a káros agroklimatikus események szimulációja révén. A thigmomorfogenezissel kapcsolatos vizsgálatok a 18. századig nyúlnak vissza. A jelenséget 1973-ban nevezték el. A thigmomorfogenezis a „thigmo”, a „morpho” és a „genesis” görög eredetű szavakból vonták össze, növényt ténylegesen érő mechanikai stresszre (érintés, simítás) adott válaszként értelmezzük. A thigmomorfogenezis folyamatát morfológiai, anatómiai, élettani, és molekuláris változások sorozata jellemzi. A növények növekedésének ellenőrzött szabályozása a piacképes dísznövények termesztésének előfeltétele. A fogyasztók és a kereskedők az erősebb, kompaktabb habitusú növényeket részesítik előnyben, mivel ezek nemcsak jobban megfelelnek a kereskedelmi és fogyasztói igényeknek, hanem növelik az egységnyi területen termesztendő növények számát, valamint a csomagolást és a szállítást is megkönnyítik. A vegyszerhasználat fokozatos elhagyása korunk egy központi problémája. Egy alternatív megoldást jelenthet a megoldásban a fizikai módon történő vegyszermentes törpítés és növekedésszabályozás. A mechanikai stimuláció által kiváltott thigmomorfogenetikus reakció nem csak dísznövényeknél, hanem a zöldségnövényeknél is egy fontos és alkalmazható technológia lehet, hiszen alternatív megoldásként kimutatták, hogy a

mechanikus stimuláció olyan növényi reakciókat vált ki, amelyek kereskedelmi szempontból releváns fenotípusokat eredményeznek, beleértve a bokrosabb habitust, a nagyobb növényátmérőt, a sötétzöldebb leveleket és a virágzás késleltetését.

Kulcsszavak: thigmomorfogenezis, kertészet, díszkertészet, mechanikai stressz, növekedésszabályozás

IRODALMI ÁTTEKINTÉS

Boehm (1887) megfigyelte, hogy a levágott paradicsom hajtások respirációja megnőtt – a maximum értéket a vágás utáni 36 órával érte el. Ezen vizsgálatokat *Stick* (1891) és *Richards* is folytatta (1896) (*Audus* 1935), majd *Jaffe* (1973) nevezte el thigmomorfogenezisnek a növényt ténylegesen érő mechanikai stresszre (érintés, simítás) adott választ a „thigmo”, a „morfo” és a „genesis” görög eredetű szavakból. A thigmomorfogenetikus válasz a természetben is előforduló jelenség, leginkább a víz vagy a szél hatására alakul ki (*Jaffe és Forbes* 1993; *Dranski* 2013), de ezen mechanizmus mögöttes molekuláris útjai gyakorlatilag ismeretlenek (*Sousa-Baena et al.* 2021). Az esetleges habituskárosodások szél hatására a természetben gyakran helyreállnak lágyszárúak, és fásszárú növények esetében is, ha a vízhez és a tápanyagokhoz megfelelő módon hozzáférnek (*Gardiner et al.* 2016). A növények rendkívül érzékeny biológiai rendszerrel reagálnak a mechanikus stresszhatásokra. Ezen ingerekre bizonyos növényfajok már pár másodperc elteltével ingerválaszt adnak, s bizonyos fajoknál ez a válasz morfológiai változásokat is eredményezhet. A mechanikai ingerek hatására különböző jelzőmolekulák és fitohormonok lépnek működésbe, mint pl. az intracelluláris kalcium, a jázmonátok, az etilén, az abszciszinsav, az auxin, a brassinoszteroidok, a nitrogén-oxid és a reaktív oxigének. A mechanikai érintés során gének is indukálódnak, amelyek nagy része részt vesz a fehérjekódolásban is (kalcium-érzékelés, sejtfalmódosítási mechanizmusok). Különböző genetikai, biokémiai és molekuláris eszközök alkalmazása lehetővé teszi azoknak a mechanizmusoknak a tisztázását, amelyek révén a növények érzékelik a mechano-ingereket és intracellulárisan továbbítják a jeleket a megfelelő válaszok kiváltása érdekében (*Chehab et al.* 2009). A thigmomorfogenezissel kapcsolatos kutatásokat alapjait a természetben észlelt hatások indították el. *Grace* (1988) széles körben vizsgálta a szél hatásait fűféléken. *Marbà et al.* (1994) a *Thalassia testudinum* Banks hajtásainak vertikális növekedését figyelték meg

négyszer réten, az 1988-as Gilbert hurrikán hullámainak kitett tartományban. A nagyarányú függőleges hajtásnövekedést a hosszú internódiumokkal és a magas levélszámmal társították, amely a függőleges hajtásnövekedés mértékével megegyező mértékben vagy azonosan nőtt. Szövet- és növényi szinten fokozatos alkalmazkodás és morfológiai változás következik be a mechanopercepció hatására (Sparke *et al.* 2020). Egyes fajok növelik a szövetek szilárdságát merevségét, míg mások nagyobb rugalmassággal reagálnak a mechanikai zavarokra (Biddington 1986) és bizonyos fajok nem reagálnak a mechanikai ingerekre. Amikor a *Hordeum vulgare* L. fiatal növényei, a *Bryonia dioica* Jacq., a *Cucumis sativus* L., a *Phaseolus vulgaris* L., a *Mimosa pudica* L., és a *Ricinus communis* L. mechanikai ingert kaptak az internódium ingerlésével kb. 10 másodpercig naponta egyszer vagy kétszer, a megnyúlás jelentős lelassulása volt tapasztalható. A *Cucurbita pepo* L., a *Pisum sativum* L. és a *Triticum aestivum* L. növények azonban nem mutattak ilyen reakciót. Amikor az ingert 7 nap elteltével megszüntették, a megnyúlás felgyorsult (Jaffe 1973).

Fajon belül is érzékelhető a genomhatás a mechanikai stresszre adott válaszként. *Pinus taeda* L. egyedek egy részénél a radiális növekedés nagyobb lett, míg másoknál csökkent mechanikai inger hatására (Telewski 2016). Az bizonyos, hogy azon fajok esetében, melyek reagálnak a mechanikai stimulációra, az inger hatására a növénymagasság is csökken (Latimer 1991).

A kérdést, miszerint növényi szervek befolyásolhatják-e a thigmomorfogenezist, vagy sem, szintén számos vizsgálati eredmény válaszolja meg. A hajtáscsúcs vagy a sziklevelek korai eltávolítása nem befolyásolja a thigmomorfogenezist, ami annak a jele, hogy ezek a szervek nem gyakorolnak hatást a thigmomorfofenetikus válaszra. Az oltott növényi részek bármelyikének mechanikus stimulációja az alanyban és a nemesben is thigmomorfogenezist eredményez. Ez azt jelzi, hogy az ingerválasz átjut a mechanikailag zavart donorból a nem kezelt alanyba (Erner *et al.* 1980).

Morfológiai változások

A thigmomorfogenezis hatására szöveti változások figyelhetők meg a növényi szervezetben. Knight (1803) írta le elsőként a szél hatására létrejött morfológiai változásokat almafákat vizsgálva. A lekötött, lesúlyozott egyedek magasabbak lettek, és kisebb volt a mért radiális növekedés, mint a nem leszályozott fák esetében. Általánosan elmondható, hogy a mechanikai stimuláció hatására a levelek kisebbek, a

hajtások rövidebbek, a habitus kompaktabb lesz (*Biddington* 1986). Az általános növekedési hatások mellett a thigmomorfogenezis magában foglalhat más változásokat is, amelyek a különböző fajok esetében gyakran eltérők. A mechanikai zavarok által gyakran érintett egyéb folyamatok közé tartozik a virágzási idő, a nyugalom, az öregedés folyamata, a klorofill-tartalom, az aszály ellenállóság, az abszcizinsavszint, az alacsony hőmérsékleti ellenállás, a szűrősség, a sztóma nyílás és a kórokozókkal szembeni ellenállás (*Biddington* 1986). *Anten et al.* (2010) szintén megállapították, hogy a *Plantago major* egyedek mechanikai stimulációja eltérő levélfejlődési reakciókat mutattak a kontroll egyedekhez képest.

A mechanikai erőhatásokat kutatva hangsúlyt kap a gyökérrögzítettség mérése is a tartóközegnél, vagyis annak a pontnak a megtalálása, amely még nem károsítja a növényt. A mechanikai hatásokra kialakult növényi szerkezeti elváltozásokat helyreállító erő alapja a gyökérszövet, a gyökér talajt vagy közeget érintő részei, vagy a talaj távolabbi részei, amelyekre a gyökértömeg közvetve hat. Ezt gyökérszövet tulajdonságaival, a gyökér geometriai jellemzőivel, a gyökér és a talaj közötti súrlódási és tapadási határfelülettel, valamint a talaj anyag tulajdonságaival jellemezhetjük (*Stubbs et al.* 2019). A növények nagyon finom ingereket is képesek érzékelni. Gyökereik a talajban való előrehaladásuk miatt rendkívül érzékenyek az érintésre, s így a futónövények hajtásai is érzékenyek, mivel növekedésük során érezniük és felismerniük kell a mechanikai támaszt (*Mishra et al.* 2019). Az *Arabidopsis thaliana* 'Columbia' fajta ecsettel való mechanikai inger hatására rövidebb levélnyélek alakultak ki a kontroll növényekhez képest (*Braam és Davis* 1990). A taposásnak kitett *Plantago asiatica* egyedein (naponta egyszer egy növényre lépve) a mechanikai stressz hatására csökkent a levélnyél átmérője és a levéllemez szélessége, valamint a levéllemez hosszúságának és szélességének egymáshoz viszonyított aránya nőtt.

Egyéb, thigmomorfogenezishez hasonló mechanikai zavaró hatások is alkalmazhatóak a fásszárú dísznövények termesztésében. A szeizmomorfogenezis (rázó hatás) növeli a xylem mennyiségét a fásszárúaknál (*Telewski* 2016). Az *Abies balsamea* (L.) Mill. betakarításánál a rázás és bálázás eredményeként fellépő mechanikai zavarok indukálják az etilén bioszintézisét és szabályozását a tülevél abszorpciójának szabályozása érdekében (*Korankye et al.* 2018).

A thigmomorfogenezis szöveti szinten nem magyarázható közvetlenül, mivel a farész sűrűsége nem csökken mechanikai zavarás hatására, így az okokat sejtszinten kell kutatni,

fejtették ki munkájukban *Bouche et al.* (2015), akik *Pinus taeda* egyedek hajlításozavarásának következményeként állapították meg a fentieket. A jelenség okait valószínűleg a sejtfal MFA (mikrofibrilláris szög) szintjének mérésénél érdemes keresni. Az *Abies fraseri* faj egyedeinek tracheidáinak szekunder sejtfal MFA növekedése a thigmomorfo-genetikus válasz részeként felelős.

Anatómiai változások

A thigmomorfo-genetikus választ egyaránt vizsgálták a növényi szövetekben, sejtekben. Mechanikai stimuláció hatására a xylem működése intenzívebbé válik. A vaszkuláris kambium által létrehozott új xylemsejtek megrövidülnek, a sejtfalak megvastagodnak, és nagyobbakká válik a mikrofibrillum Mindezek által a farész rugalmasabbá válik (*Telewski* 2006). Az *Arabidopsis thaliana* L. egyedek esetében fokozott xylemtermelés lép fel a megnövekedett magassággal járó megnövekedett súlyra reagálva (*Ko et al.* 2004). A fiatalabb szövetek nagyobb mértékű válaszokat mutatnak, mint az idősebb szövetek (*Biddington* 1986). A nagy távolságú jelzés azért is valószínű, mert a növekedés változásai nem korlátozódnak a közvetlenül stimulált régiókra, hanem olyan helyeken is megtalálhatók, amelyeket közvetlenül nem stimuláltak (*Coutand et al.* 2000).

Szövet-tani és biokémiai mérések is igazolják a thigmomorfo-genézis hatékonyságát. *Phaseolus vulgaris* L. növényeken mechanikai stimulációt végezve csökken a növény-magasság, a sugárirányú növekedés elindul, csökken az epidermisz-sejtek növekedése, csökken a szállítószövetrendszer sejtjei és a bélszöveti sejtek száma. A sugárirányú növekedés és megnövekedett szekunder xylemtermelés oka a megemelkedett kambiális aktivitás. A növények ethrellel történő kezelése a mechanikai stresszhatást követi le (*Biro et al.* 1980). A *Vicia faba* L. mechanikai ingerek hatására hasonlóan reagál, a fotostimuláció által okozott hatásokra, és ennek minden okozott paraméterére, különösen a sejtfalvastagodásra (*Bünning et al.*, 1948). A *Phaseolus vulgaris* L. mechanikai inger hatására etilént termel, ami viszont magas IAA- szint felhalmozódását és ABA-képződést eredményez, amely hozzájárul az internódiumok meghosszabbodásának gátlásához (*Erner et al.* 1982).

A mechanikus zavarnak kitett fiatal *Phaseolus vulgaris* L. növények első internódiumainak vizsgálata csökkent megnyúlást és fokozott radiális növekedést mutat. A csökkent megnyúlás mind az epidermális, mind a kortikális sejtek csökkent sejtnyúlásának tulajdonítható. A megnövekedett radiális megnövekedés a kortikális

sejtek fokozott megnövekedésének és a megnövekedett kamrai aktivitás következtében megnövekedett másodlagos xylemtermelésnek köszönhető. Ezek a válaszok egyetlen mechanikus zavarás után néhány órán belül megfigyelhetők. A növények ethrellel történő kezelése utánozza a mechanikai zavarok mindezen hatásait (*Biro et al.* 1980).

Pinus taeda L. csemeték szárainak hajlítása következtében a szárban és a gyökérzetben szárazanyag halmozódott fel, elsősorban az oldalsó gyökerekben, ezzel párhuzamosan a levélfelület és szárazanyag-tartalom csökkenését figyelték meg. A növények hajlításával a stimulált magoncok nagyobb túlélési rátát és növekedési sebességet mutattak (*Dranski* 2013). *Ulmus americana* L. magoncok üvegházi körülmények között, mesterséges hajlítások hatására kisebb magasságot és növényátmérőt értek el, a levélfelület nagysága csökkent. Az a megállapítás, hogy a fásszárú növények nagyobb érzékenységet mutatnak az alacsony hajlítási dózissal szemben, mint a nagy hajlítási dózissal szemben, azt jelzi, hogy az enyhe szélnek való kitettség nagy kezdeti változást eredményezhet a szár morfológiájában, ami thigmomorfo-genetikus hatást eredményez (*Telewski* 1998).

Élettani változások és folyamatok

Számos inter- és intracelluláris jelátviteli komponens, beleértve a hormonokat és a potenciális másodlagos hírvivőket, szerepet játszik a növények morfogenezis érintés által kiváltott változásaiban. Ezen a ponton a bizonyítékok erőteljesen magukban foglalják ezeket a potenciális jeleket, mint mechanikus stimulációra adott válaszokat, és így fiziológiai reakciókat válthatnak ki. Azonban a növényi mechano-válaszok teljes készletét vezérlő elsődleges jelet, ha ilyen jel létezik, még nem sikerült azonosítani (*Braam* 2005). *Marler* (2019) közleményében ugyancsak olvasható, hogy a thigmomorfo-genezist kiváltó endogén jeleket még nem ismerjük teljesen. Kutatásai során kimutatta, hogy a hormonok és a kalcium létfontosságú lehet a mechanikai stimulációra adott morfológiai és növekedési reakciók kialakításában.

Az etilén szerepének vizsgálata jelenleg is folyik a thigmomorfo-genetikus mechanizmus mérésekkel kapcsolatban. Korábbi tanulmányok arra utalnak, hogy az etilén szerepe fontos a thigmomorfo-genezisben (*Yoshiaki és Ota* 1975). Több mutagenézis- és inhibitoros vizsgálat eredménye arra utal, hogy bár az etilénnek szerepe lehet a thigmomorfo-genesis radiális expanziós aspektusaiban, az etiléntermelés és / vagy válasz nem szükséges a mechanikai perturbáció által kiváltott megnyúlás növekedésének csökkenéséhez (*Boyer et al.* 1983; *Biddington* 1986). Ezek az

eredmények összhangban állnak azzal az elképzeléssel, hogy az etiléntermelés lehet az egyik válasz a mechanikai zavarokra, de az etilén valószínűleg nem az elsődleges jelátviteli molekula, amely az összes érintési választ ellenőrzi. *Telewski és Jaffe* (1986) 48 órán keresztül figyelték az etiléntermelést az üvegházban termesztett *Pinus taeda* L. egyedeken, amelyeken hajlítással mechanikai zavarást okoztak; ezen kívül *Abies fraseri* (Pursh) Poir egyedeket figyelték 22 órán keresztül terepen, amely egyedeket szél által közvetített mechanikai zavarásnak tették ki. Mindkét faj etiléntermelése megnőtt 18 órával a mechanikai zavarást követően. A *Bryonia dioica* internódiumainak sebzése során a növények csökkentették etiléntermelésüket, de növelték azon képességüket, hogy az 1-aminociklopropán-1-karbonsavat (ACC) etilénné alakítsák (*Boyer et al.* 1983).

Jaffe 1973-ban megjelent munkájában szintén azon a véleményen van, miszerint a thigmomorfogenezis az etilén közreműködésével megy végbe. *Biro és Jaffe* (1984) babnövényeken vizsgálta a thigmomorfogenezis jelenségét. Munkájuk során kimutatták, hogy a mechanikai zavarok dörzsölés vagy sebzés formájában etiléntermelődést okoznak a *Phaseolus vulgaris* L. cv. Cherokee Wax növényegyedekben. Ez a termelődé a mechanikai hatást követően 45-60 perccel kezdődik, és körülbelül 2 órával később éri el a maximum szintjét. Kimutatták, hogy a thigmomorfogenetikus hatás azokban az internódiumokban éri csak el ezt a legmagasabb szintet, amelyek hossza maximum 10 mm. Az etilén legnagyobb mennyiségben a hosszabb hajtásokban keletkezik. Ha az egyik internódiumot éri a zavaró hatás, az etilén nem vándorol át ide más internódiumoktól, még akkor sem, ha azok thigmomorfogenetikusan reagálnak. Az etilénfejlődés pedig a megnövekedett 1-amino-ciklopropán-1-karbonsav (ACC) eredménye. Az ACC és az etilén szintézis inhibitorai gátolják a radiális növekedést, de nem csökkentik a megnyúlást. Az etilén viszont csak egy befolyásoló tényező a thigmomorfogenezist okozó számos tényező között.

Újabb tanulmányok az érintés által indukálható génextpresszió központi szerepét a TCH géncsaládnak tulajdonítják. Kimutatták, hogy a TCH génekkel rendelkező *Arabidopsis thaliana* L. egyedeken a genom több, mint 2,5%-a az érintésstimulációt követően 30 percen belül legalább kétszeresen expresszálódik (*Lee et al.* 2005).

Az érintés által szabályozott génextpressziót vezérlő jelátviteli utakat és transzkripciós mechanizmusokat még nem kutatják. Az intracelluláris kalcium (Ca^{2+}) fontos hírvivője a mechano-szignalizáció és válaszreakció folyamataiban az állati és a növényi sejtekben egyaránt (*Batiza et al.* 1996). Az intracelluláris Ca^{2+} ingadozások és a fehérje

foszforilációja szerepet játszhatnak az érintéssel szabályozott gén expresszióban (Braam 1992; Wright *et al.* 2002). Funkcionális etilén választ azonban nem szükséges a TCH szabályozásához (Johnson *et al.* 1998). További vizsgálat szükséges a mechanikai perturbációs válaszok és a növényi betegségekkel szembeni rezisztencia közötti lehetséges kapcsolatáról (Braam 2004). A kinázt és a transzkripciós faktorokat kódoló gének több mint 10% -ának expressziós szintje megnő az érintéssel stimulált növényekben (Lee *et al.* 2005), ami azt jelzi, hogy sok kináz transzdukciós útvonalat és további transzkripciós aktivitásokat befolyásolhat egy egyszerű érintéses zavar (Braam 2004).

Braam és Davies (1990) *Arabidopsis thaliana* L. növényeket tettek ki vízpermetezés, szubirigáció, szél, érintés, sebzés és sötétség hatásainak. Kimutatták, hogy az *Arabidopsis* növényben a kísérlet hatására legalább négy, érintés által indukált (TCH) gén expressziója történt meg. Tíz-harminc perccel a stimuláció után az mRNS szintje akár 100-szorosára is emelkedett. Az érintéssel stimulált *Arabidopsis* növények kisebb hosszúságú hajtásokat és levélnyelet fejlesztettek. Ezt a fejlődési választ thigmomorfogenezisként írták le. A TCH géncsalád megtalálható a több növényben is, mint például a búzában. A géncsalád működésében a kalmodulin részt vesz, ez arra utal, hogy a kalciumionok és a kalmodulin részt vesznek a környezetből származó jelek transzdukciójában, lehetővé téve a növények számára, hogy érzékeljék és reagáljanak a környezeti változásokra, ezáltal szerepük lehet a thigmomorfogenezisben (Braam és Davies 1990).

Kertészeti jelentőség

A növények növekedésének ellenőrzött szabályozása a piacképes dísnövények termesztésének általános előfeltétele. A fogyasztók és a kereskedők az erősebb, kompaktabb habitusú növényeket részesítik előnyben, mivel ezek nemcsak jobban megfelelnek a kereskedelmi és fogyasztói igényeknek, hanem növelik az egységnyi területen termesztendő növények számát, valamint a csomagolást és a szállítást is megkönnyítik. A vegyszerhasználat fokozatos elhagyása korunk egyik központi problémája. Egy alternatív megoldást jelenthet a megoldásban a fizikai módon történő vegyszermentes törpítés és növekedésszabályozás. A mechanikai stimuláció által kiváltott thigmomorfogenetikus reakció tehát nem csak dísnövényeknél, hanem a zöldségnövényeknél is egy fontos és alkalmazható technológia lehet, hiszen alternatív megoldásként kimutatták, hogy a mechanikus stimuláció olyan növényi reakciókat vált

ki, amelyek kereskedelmi szempontból releváns fenotípusokat eredményeznek, beleértve a bokrosabb habitust, a nagyobb átmérőt, a sötétzöldebb leveleket és a késleltetését. A növények képessége a mechanikai ingerek érzékelésére és azok reagálására adaptív tulajdonság. Számos példa arra utal, hogy a növényházi körülmények között alkalmazott mechanikus stimuláció felhasználható a növények növekedésének megváltoztatására a piacképes növények előállítására érdekében (Börnke és Rocksch 2018). A thigmomorfoenezissel kapcsolatos vizsgálatokat megnehezíti a nagyfokú kézimunka igény, illetve az emberi kéz érintésével járó változó erősségű mechanikai stresszhatást. Ennek kiküszöbölésére terveztek egy mechanikai stressz kiváltó automata gépet, amely az inger erősségét is azonos szinten tudja tartani. A gépre szórófejek is felszerelhetők, amelyekkel imitálni tudják az esőcseppeket (Wang et al. 2019).

A mechanikai stimuláció üvegházi környezetben felhasználható a növekedési ütem megváltoztatására, ezáltal piacképes növények előállítására (Börnke és Rocksch 2018). Latimer és Thomas (1991) *Solanum lycopersicum* Mill. növényeken végzett mechanikai zavarást. Méréseik eredményeképpen az ecsetsörtével kiváltott mechanikai stimuláció növényeknél a szárhosszúság 37%-kal, a levélfelület 31%-kal csökkent a kontroll csoport növényeihez képest. Az ecsettel kezelt *Solanum lycopersicum* Mill. egyedek sötétebb színűek lettek és tartósabbak. Schnelle et al. (1994) két *Solanum lycopersicum* Mill. fajtán végeztek thigmomorfoenezisen alapuló vizsgálatokat. A növényeket 5 héten keresztül, naponta két alkalommal kezelték. Azt tapasztalták, hogy mindkét fajtán megmutatkozott a thigmomorfoenezis hatása. Johjima et al. (1992) szintén *Solanum lycopersicum* Mill. növényeken végeztek mechanikai zavarást. A kezelésekk alatt egy felfüggesztett acélrúd naponta két alkalommal, 1,5 percig, 18 napon keresztül érintette a növényeket. Eredményeik kimutatták, miszerint a kezelt növények levélszáma csökkent, ahogy a levelek mérete és a szárhossz is. A kezelt növények talaj feletti részeinek száraztömege kisebb lett, de a gyökérzet száraztömege gyakran meghaladta a kontroll növényeken mért eredményeket. Sabine et al. (2020) *Solanum lycopersicum* Mill. egyedek harmadik internódiumán okozott mechanikai stresszhatás vizsgálata során megállapították, hogy a kezelt növényeken markáns morfológiai különbségek alakultak ki (fokozott ligninlerakódás), a növénymagasság jelentősen csökkent, ahogyan a harmadik és a negyedik internódiumok hossza is. A fenoltartalom csökkent, míg a flavonoid tartalom nőtt a sejtekben. *Viola tricolor* L. palántákon alkalmazva az ecsettel történő mechanikai ingerhatást a levélhossz csökken, s minél gyakoribb a mechanikai inger, annál kisebb a

levélméret. Napi 10-20 simító hatás 25-30%-os magasságbeli csökkenést eredményezett. A virágzást nem befolyásolta a hatás (*Garner és Langton 1997*). Mechanikusan ingerelt gyógynövények szignifikánsan alacsonyabb hossznövekedést mutattak a kontroll csoporthoz képest. Fajtól és a fajtától függően a cserepes gyógynövények minősége javítható ezzel a módszerrel (*Koch et al. 2011*).

A mechanikai stressz növényvédelmi szempontból is hatásos lehet. *Acacia koa* A. Grey növényeken alkalmazott mechanikai stresszmérésnél kimutatták, hogy 53 gént, köztük a kalcium szignálműködést, az etilén bioszintézist, az abszcizinsav lebontást, a stresszhez kapcsolódó transzkripciós szabályozást és a betegségekkel szembeni rezisztenciát kiváltó gének több, mint kétszeres aktivitása mutatkozott meg a mechanikai stresszt követő 10 perc alatt. *Latimer és Oetting (1999)* megállapították, hogy a naponta kétszeri, alkalmanként 40 mechanikai simító hatást jelentő kondicionálás során az *Aquilegia × hybrida* Sims 'McKana Giants', az *Impatiens hawkeri* Bull. 'Antares', a *Tagetes erecta* L. 'Little Devil Mix' és az *Ageratum houstonianum* Mill. 'Blue Puffs' növényeket fertőztek meg kártevőkkel. Azt tapasztalták, hogy a mechanikai kondicionálás következetesen csökkentette a *Frankliniella occidentalis* és a *Tetranychus urticae* egyedek számát a növényeken.

Rózsánál is hatékonyan alkalmazható a thigmomorfogenezis. *Morel et al. (2012)* felvetik, hogy a rózsánál alkalmazott kémiai retardánsok környezetre gyakorolt hatásuk miatt helyettesítésre szorulnak. Emiatt a *Rosa L. hybrida* 'Radrazz' növényeket különböző gyakoriságokkal tették ki mechanikai zavaró hatásnak. Megfigyelték, hogy a vizsgált egyedek szárhossza csökkent.

Növényházi dísnövények esetében is alkalmazható a mechanikai stresszkezelés. *Epipremnum aureum* egyedeknél a támfalra futtatott növények nagyobb leveleket képeznek, mint a csüngő változatok, ennek oka a thigmomorfogenezis és a gravimorfogenezis (*Benedetto et al., 2018*). A légyökereket és a hajtásokat thigmomorfogenetikus hatásoknak kitéve viszont csökkenthető a növény mérete (*Steinitz és Hagiladi, 1987*). Szintén csökkent a magasság *Coleus blumei* Lour. növényeken alkalmazott vibrációs stressz hatására, a kezelés növelte a szár mechanikai ellenállóképességét is (*Safaei Far et al. 2019*).

Alkalmazása a jövőben

A thigmomorfo genesis alkalmazása megvalósítható üzemi körülmények között, melyre már javaslatok is történnek egyes taxonok termesztési protokollja kapcsán. A *Derianthes nelsonii* Merr. árnyékban nevelt egyedeinél javasolt valamilyen mechanikai stimuláció a termelési protokollhoz (Marler, 2019).

A mechanikai stimuláció könnyen megoldható üvegházi termesztésben. *Viola tricolor* L. palántákon alkalmazva az ecsettel történő mechanikai ingerhatást a levélhossz csökken, s minél gyakoribb a mechanikai inger, annál kisebb a levélméret. Napi 10-20 simító hatás 25-30%-os magasságbeli csökkenést eredményezett. A virágzást nem befolyásolta a hatás (Garner és Langton, 1997). Mechanikus ingert kapott gyógynövények szignifikánsan alacsonyabb hajtáshossz növekedést mutattak a kontroll csoporthoz képest. A fajtól és a fajtától függően a cserepes gyógynövények minősége javítható ezzel a módszerrel (Koch *et al.* 2011).

PROCESS AND SIGNIFICANCE OF THIGMOMORPHOGENESIS IN HORTICULTURAL CULTIVATION - OVERVIEW

SZILVIA KISVARGA – DÓRA FARKAS - ZSANETT ISTVÁNFI - LÁSZLÓ
ORLÓCI

Hungarian University of Agricultural and Life Sciences,
2100 Gödöllő Páter Károly street 1.

SUMMARY

Thigmomorphogenesis is a term used to describe the growth of plants that, in response to a mechanical stimulus, are naturally triggered by abiotic factors or artificially developed by simulating adverse agroclimatic events. Studies of thigmomorphogenesis date back to the 18th century. The phenomenon was scientifically named in 1973. Thigmomorphogenesis has been combined from the Greek words “thigmo,” “morpho,” and “genesis,” interpreted as a response to mechanical stress (touch, smoothing) that actually affects a plant. The process of thigmomorphogenesis is characterized by a series

of morphological, anatomical, and physiological, molecular changes. Controlled control of plant growth is a general prerequisite for the cultivation of marketable ornamental plants. Consumers and traders prefer plants with stronger, more compact habits because they not only better meet commercial and consumer demand, but also increase the number of plants that can be grown per unit area and make packaging and transportation easier. The phasing out of chemical use is a central problem of our time. An alternative solution could be to physically chemical-free dwarfing and growth control in the solution.

Keywords: thigmomorphogenesis, horticulture, ornamental horticulture, mechanical stress, growth regulation

IRODALOMJEGYZÉK

Anten, N.P.R. - Alcalá-Herrera R. - Schieving, F., - Onoda, Y. (2010): Wind and mechanical stimuli differentially affect leaf traits in *Plantago major*. *New Phytologist*, 188, 554-564.

Audus, L. (1935): Mechanical Stimulation and Respiration Rate in the Cherry Laurel. *The New Phytologist*. 34, (5) 386-402.

Batiza A. F - Schulz T. - Masson P. H. (1996): Yeast respond to hypotonic shock with a calcium pulse. *Journal of Biological Chemistry*. 271, 23357– 23362.

Benedetto, A. D. - Galmarini, C. - Tognetti, J. (2018): New insight into how thigmomorphogenesis affects *Epipremnum aureum* plant development. *Horticultura Brasileira*. 36, (3) 330–340.

Biddington, N.L. (1986): The effects of mechanically-induced stress in plants- a review. *Plant Growth Regulation*, 4,103-123.

Biro, R. L. - Hunt, E. R. - Erner, Y. - Jaffe, M. J. (1980): Thigmomorphogenesis: Changes in Cell Division and Elongation in the Internodes of Mechanically-perturbed or Ethrel-treated Bean Plants*. *Annals of Botany*, 45, (6) 655–664.

Biro, R.L. - Jaffe, M.J. (1984): Thigmomorphogenesis: Ethylene evolution and its role in the changes observed in mechanically perturbed bean plants. *Physiologia Plantarum*, 62, 289-296.

Boehm, J. (1887): Ueber die respiration der Kartoffel. *Bot. Zeit.* 45, 671.

Bouche, P. S. - Delzon, S. - Choat, B. – Badel E. - Brodribb, T. J. - Burlett, R. - Cochard, H. - Charra-Vaskou, K. - Lavigne, B. - Li, S. - Mayr, S. - Morris, H. - Torres-Ruiz, J. M.

- Zufferey, V. - Jansen, S. (2016): Are needles of *Pinus pinaster* more vulnerable to xylem embolism than branches? New insights from X-ray computed tomography. *Plant, Cell & Environment*, 39, 860–870.
- Boyer, N. - Desbiez, M-O. - Hofinger, M. – Gaspar, T. (1983): Effect of Lithium on Thigmomorphogenesis in *Bryonia dioica* Ethylene Production and Sensitivity. *Plant Physiology*. 72, (2) 522-525.
- Börnke, F., - Rocksch, T. (2018): Thigmomorphogenesis–Control of plant growth by mechanical stimulation. *Scientia Horticulturae*. 234, 344–353.
- Braam, J - Davis R. W. (1990): Rain-, wind- and touch-induced expression of calmodulin and calmodulin-related genes in *Arabidopsis*. *Cell* 60, 357–364.
- Braam, J. (1992): Regulated expression of the calmodulin-related TCH genes in cultured *Arabidopsis* cells: Induction by calcium and heat shock. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 89, 3213–3216.
- Braam, J. (2005): In touch: plant responses to mechanical stimuli. *New Phytologist*, 165, 373-389.
- Bünning, E. - Haag, L. - Timmermann, G. (1948): Weitere Untersuchungen über die formative Wirkung des Lichtes und mechanischer Reize auf Pflanzen. *Planta*. 36, (1–2) 178–187.
- Chehab, E. W. - Eich, E. - Braam, J. (2009): Thigmomorphogenesis: a complex plant response to mechano-stimulation, *Journal of Experimental Botany*. 60, (1) 43–56.
- Coutand C. - Julien J. L - Moulia B. - Mauget J. C - Guitard D. (2000): Biomechanical study of the effect of a controlled bending on tomato stem elongation: global mechanical analysis. *Journal of Experimental Botany* 51, 1813–1824.
- Dranski, J. A. L. (2013): Tigmomorfogênese na rustificação e sobrevivência em mudas de *Pinus taeda* L. Tese (Doutorado em Agronomia). Universidade Estadual do Oeste do Paraná, Marechal Cândido Rondon. 107.
- Erner Y. - Biro R. - Jaffe M. J. (1980): Thigmomorphogenesis: Evidence for a translocatable thigmomorphogenetic factor induced by mechanical perturbation of beans (*Phaseolus vulgaris*) *Physiologia Plantarum* 50, 21–25.
- Erner, Y. - Jaffe, M. J. (1982): Thigmomorphogenesis: The Involvement of Auxin and Abscisic Acid in Growth Retardation Due to Mechanical Perturbation, *Plant and Cell Physiology*, Volume 23, (6) 935–941.

- Gardiner, B. - Berry, P., - Moulia, B. (2016):* Review: Wind impacts on plant growth, mechanics and damage. *Plant Science*, 245, 94–118.
- Garner, L. C. - Langton, F. A. (1997):* Brushing pansy (*Viola tricolor* L.) transplants: A flexible, effective method for controlling plant size. *Scientia Horticulturae*. 70, (2) 187–195.
- Grace, J. (1977):* Windbreak Technology. *Plant Response to Wind*. Academic Press. London.
- Jaffe, M.J. (1973):* Thigmomorphogenesis: the response of plant growth and development to mechanical stimulation. *Planta* 114, 143–157.
- Jaffe, M.J. - Forbes, S. (1993):* Thigmomorphogenesis: the effect of mechanical perturbation on plants. *Plant Growth Regul.* 12, 313–324.
- Johjima, T. – Latimer J. G. - Wakita, H. (1992):* Brushing Influences Transplant Growth and Subsequent Yield of Four Cultivars of Tomato and Their Hybrid Lines. *Journal of the American Society for Horticultural Science*. 117, (3) 384–388.
- Johnson, K. A. - Sistrunk, M. L. - Polisensky, D. H. - Braam, J. (1998):* Arabidopsis thaliana responses to mechanical stimulation do not require ETR1 or EIN2. *Plant Physiology* 116, 643– 649.
- Kauze, L. - Ishihara, E. - Lee, K. W. - Borthakur, D. (2016):* Thigmomorphogenesis: changes in morphology, biochemistry, and levels of transcription in response to mechanical stress in *Acacia koa*. *Canadian Journal of Forest Research*. 47, (5) 583-593.
- Knight, T.A. (1803):* Account of some experiments on the descent of sap in trees. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 93, 277-289.
- Ko J.-H. - Han K.-H. - Park S., - Yang J. (2004):* Plant body weight-induced secondary growth in Arabidopsis and its transcription phenotype revealed by whole-transcriptome profiling. *Plant Physiology* 135, 1069– 1083.
- Koch, R. - Sauer, H. - Ruttensperger, U. (2011):* Einfluss von mechanischen Berührungsreizen auf das Wachstum von Küchenkräutern im Topf. *Gesunde Pflanzen*. 63, (4) 199–204.
- Korankye, E. A. - Lada, R. R. - Asiedu, S. K. - Caldwell, C. (2018):* Mechanical Shaking and Baling of Balsam Fir Trees Influence Postharvest Needle Senescence and Abscission. *American Journal of Plant Sciences*, 9, (3) 339–352.
- Latimer, J. (1991):* Brushing can control transplant height. *American Vegetable Grower*, 39, (98) 102-103.

- Latimer, J. G. - Oetting, R. D.* (1999): Conditioning Treatments Affect Insect and Mite Populations on Bedding Plants in the Greenhouse. *HortScience*. 34, (2) 235–238.
- Latimer, J. G. - Thomas, P. A.* (1991): Application of Brushing for Growth Control of Tomato Transplants in a Commercial Setting. *HortTechnology*. 1, (1) 109–110.
- Lee, D. - Polisensky, D.H. - Braam, J.* (2005): Genome-wide identification of touch- and darkness-regulated *Arabidopsis* genes: a focus on calmodulin-like and XTH genes. *New Phytologist*. 165, 429-444.
- Marbà, N. - Gallegos, M. E. - Merino, M. - Duarte, C. M.* (1994): Vertical growth of *Thalassia testudinum*: seasonal and interannual variability. *Aquatic Botany*. 47, (1) 1–11.
- Marler, T. E.* (2019): Thigmomorphogenesis and biomechanical responses of shade-grown *Serianthes nelsonii* plants to stem flexure. *Plant Signaling & Behavior*. 14, (7) 1601953.
- Marler, T. E.* (2019): Thigmomorphogenesis and biomechanical responses of shade-grown *Serianthes nelsonii* plants to stem flexure. *Plant Signaling & Behavior*. 14, (7) 1601953.
- Mishra, R. C. - Bae, H.* (2019): Plant Cognition: Ability to Perceive ‘Touch’ and ‘Sound.’ In S. Sopory (Ed.), *Sensory Biology of Plants*, Springer. 137-162.
- Morel, P. - Crespel, L. - Galopin, G. - Moulia, B.* (2012): Effect of mechanical stimulation on the growth and branching of garden rose. *Scientia Horticulturae*. 135, 59–64.
- Sabina, S. - Jithesh, M. N.* (2020): Mechanical rubbing of tomato internode influence stem growth, improve tensile strength but negatively impact flavonoid levels. *Advances in Horticultural Science*. 34, (4) 373-380.
- Safaei Far, A. - Rezaei Nejad, A. - Shahbazi, F. - Mousavi-Fard, S.* (2019): The Effects of Simulated Vibration Stress on Plant Height and Some Physical and Mechanical Properties of *Coleus blumei* Benth. *International Journal of Horticultural Science and Technology*. 6, (2) 273–282.
- Schnelle, M. A. - McCraw, B. D. - Schmoll, T. J.* (1994): A Brushing Apparatus for Height Control of Bedding Plants. *HortTechnology*. 4, (3) 275–276.
- Sousa-Baena, M. S. - Hernandez-Lopes, J. - Van Sluys M-A.* (2021): Reaching the top through a tortuous path: helical growth in climbing plants. *Current Opinion in Plant Biology*. (59) 101982. ISSN 1369-5266.

Sparke, M. - Wünsche, J. (2020): Mechanosensing of Plants. In I. Warrington (Ed.), Horticultural Reviews. 1. 43–83.

Steinitz, B. - Hagiladi, A. (1987): Thigmomorphogenesis in Climbing *Epipremnum aureum*, *Monstera obliqua* and *Philodendron scandens* (Araceae). Journal of Plant Physiology. 128, (4–5) 461–466.

Stubbs, C. J. - Cook, D. D. - Niklas, K. J. (2019): A general review of the biomechanics of root anchorage. Journal of Experimental Botany, 70, (14) 3439–3451.

Telewski, F. W. - Pruyn, M. L. (1998): Thigmomorphogenesis: a dose response to flexing in *Ulmus americana* seedlings, Tree Physiology. 18, (1) 65–68.

Telewski, F.W. (2016): Flexure wood: mechanical stress induced secondary xylem formation. In Kim, Y. S. - Funada, R. - Singh, A. P. (Eds.) Secondary Xylem Biology: Origins, Functions and Applications, Elsevier, Oxford, ISBN: 978-12-802185-9.

Telewski, F.W. (2006): A unified hypothesis of mechanoperception in plants. American Journal of Botany, 93, 1466-1476.

Telewski, F.W. - Jaffe, M.J. (1986): Thigmomorphogenesis: Field and laboratory studies of *Abies fraseri* in response to wind or mechanical perturbation. Physiologia Plantarum, 66, 211-218.

Yoshiaki, H. - Ota, Y. (1975): Relation between growth inhibition and ethylene production by mechanical stimulation in *Lilium longiflorum*. 16, (1) 185–189.

Wang, K. – Law, K – Leung, M. – Wong, W. – Li, N. (2019): A Labor-saving and Repeatable Touch-force Signaling Mutant Screen Protocol for the Study of Thigmomorphogenesis of a Model Plant *Arabidopsis thaliana*. J Vis Exp. (6), 150.

A szerzők levélcíme – Address of the authors:

Kisvarga Szilvia

Magyar Agrár- és Élettudományi Egyetem,

Diszertészeti, Településtervezési és Diszertészeti Intézet,

2100 Gödöllő Páter Károly u. 1.;

Kisvarga.Szilvia@uni-mate.hu

Farkas Dóra

Magyar Agrár- és Élettudományi Egyetem,
Díszkertészeti, Településtervezési és Díszkertészeti Intézet,
2100 Gödöllő Páter Károly u. 1.;
Farkas.Dora@uni-mate.hu

Istvánfi Zsanett

Magyar Agrár- és Élettudományi Egyetem,
Díszkertészeti, Településtervezési és Díszkertészeti Intézet,
2100 Gödöllő Páter Károly u. 1.;
Istvanfi.Zsanett@uni-mate.hu

Dr. Orlóci László

Magyar Agrár- és Élettudományi Egyetem,
Díszkertészeti, Településtervezési és Díszkertészeti Intézet,
2100 Gödöllő Páter Károly u. 1.;
Orloci.Laszlo@uni-mate.hu