

TOMASZ WODZICKI

ZWIĄZEK MIĘDZY WZROSTEM WYSOKOŚCI I TWORZENIEM SIĘ DREWNA W ŚWIETLE BADAŃ NAD REDAKCJĄ FOTOPERIODYCZNĄ DRZEW

Aktywność kambium od dawna była przedmiotem zainteresowań wielu badaczy. Dzięki temu literatura dotycząca badań nad różnymi aspektami tej aktywności, której rezultatem jest między innymi odkładanie się warstw drewna wzdłuż pnia i pędów u drzew (wzrost promieniowy), jest ogromnie bogata. Badania te przede wszystkim pozwoliły w dużym stopniu poznać budowę komórek kambium i specyfikę ich podziału, a także częściowo przebieg wzrostu i różnicowania się komórek po podziale. Przegląd tych prac zawarty jest w publikacjach Büsgena (1927), Priestleya (1930 a, b), Aleksandrowa (1936), Jane'a (1956) i innych.

Wielostronne obserwacje i badania poświęcono także fizjologicznej stronie procesów związanych z aktywnością tkanki kambialnej, a szczególnie korelacji między rozwijaniem się pączków i zapoczątkowaniem aktywności kambium na wiosnę. Priestley (1930 c), na podstawie zestawienia wyników wielu wcześniejszych prac (których autorzy wskazywali na możliwość istnienia takiej korelacji), wysunął hipotezę, że zapoczątkowanie aktywności kambialnej po okresie spoczynku u drzew zależy od wcześniejszych zmian wzrostowych zachodzących w pączkach. Wnioski swoje Priestley oparł na dwóch podstawowych obserwacjach. Po pierwsze, u wielu gatunków drzew rozwój pączków, lub choćby tylko ich napęcznienie poprzedza rozpoczęcie się podziałów komórkowych w kambium, oraz po drugie, czas rozpoczęcia podziałów komórkowych w kambium jest różny w różnych częściach drzewa. U wielu gatunków drzew rozpięchłonaczyniowych i niektórych iglastych kambium staje się aktywne najpierw w młodych pędach i gałęziach, a następnie w coraz niżej położonych częściach pnia. W pracy swej Priestley zwrócił uwagę także na znany już dawniej fakt, że u gatunków pierścieniowonaczyniowych i niektórych iglastych rozpoczęcie aktywności kambialnej następuje jeszcze przed widocznym rozwinięciem się pączków i w krótkim czasie może być stwierdzone w całym pniu drzewa. Późniejsze badania Wareinga (1951 a, b) nad dekapitowanymi siewkami *Pinus silvestris* oraz dekapitowanymi i obrączkowanymi drzewkami gatunków pierścieniowonaczyniowych: *Fraxinus excelsior*, *Quercus robur*, *Robinia pseudacacia*, i *Castanea sativa* wykazały, że także u tych gatunków rozpoczęcie aktywności kambialnej

związane jest z bardzo wczesnym stadium wzrostu pączków. Do takiego też wniosku doszedł i Richardson (1957) w oparciu o badania nad współzależnością wzrostu korzeni i rozwijaniem się pączków. Autor ten uważa, że procesy wzrostowe zachodzące w pączkach mogą wpływać na rozpoczęcie aktywności kambialnej znacznie wcześniej, niż dadzą się zaobserwować jakieś widoczne gołym okiem oznaki wzrostu pączków.

Kryterium stopnia rozwinięcia się pączków przyjęte w licznych cytowanych przez Priestleya, a także późniejszych pracach, polegało na obserwacji zewnętrznych zmian — napęcznienia pączków i ich pęknięcia. Zrozumiałe jest, że takie kryteria wydają się za mało dokładne dla wnioskowania o istnieniu (lub braku) związku między inicjacją aktywności kambium, a zmianami zachodzącymi uprzednio w pączkach spoczynkowych.

Do wyjaśnienia związku między wzrostem pączków i zapoczątkowaniem aktywności kambialnej na wiosnę w ogromnym stopniu przyczyniły się badania przeprowadzone nad zawartością substancji wzrostowych w spoczywających i rozwijających się pączkach oraz pędach roślin drzewiastych (Bennett, Skoog 1938, Söding 1936, Avery, Burkholder, Creighton 1937, Brown, Cormack 1937, Gouwentak 1936, Zimmerman 1936/7, Krasnossiej-skaja, Richter 1942). Prace te zgodnie podkreślają możliwość stymulowania podziałów komórkowych w kambium przez substancje wzrostowe, których bogatym źródłem są rozwijające się pączki. Gouwentak, Maas (1940) oraz Gouwentak (1941), wykazały, że także dostarczenie syntetycznej heteroauksyny przez powierzchnię cięcia po usunięciu pączka na pędzie, może zastąpić wpływ rozwijającego się pączka na zainicjowanie aktywności kambialnej.

W oparciu o własne i przeprowadzone przez innych badania, Söding (1952) doszedł do wniosku, że substancje wzrostowe przemieszczają się polarnie z rozwijającego się pączka w kierunku podstawy pędu i stymulują podział oraz wzrost najbliższych komórek kambialnych. Komórki te rosnąc wytwarzają nowe ilości substancji wzrostowych, które przemieszczając się basipetalnie stymulują podział i wzrost leżących niżej komórek kambium. Wpływ pąków polegałby zatem na dostarczeniu substancji wzrostowych niezbędnych jedynie dla zapoczątkowania wzrostu komórek kambialnych leżących bezpośrednio poniżej pączka. Świadczyłby o tym, także według Södinga, między innymi fakt, że wzrost na wysokość u wielu gatunków drzew kończy się znacznie wcześniej w okresie wegetacyjnym niż wzrost promieniowy, a ilość substancji wzrostowych w pączkach maleje ku jesieni bardzo znacznie (Avery i in. 1937). Na poparcie swej hipotezy Söding przytacza również badania Müncha (1938) nad obrączkowanymi pędami *Pinus silvestris*, w których autor ten obserwował zwiększenie aktywności kambium w dalszych częściach pędu poniżej obrączki, podczas gdy bezpośrednio pod samą obrączką nie udało się jej wykryć. Zgodnie ze swą hipotezą, Söding przypuszcza, że drobne ilości substancji wzrostowych, tworzące

się w miejscu zranienia pędu, mogły w tym wypadku stymulować podział niżej leżących komórek kambium.

Dotychczas nie wiadomo jednak dokładnie, jakie substancje wzrostowe stymulują aktywność kambium w warunkach naturalnych. Na ogół uważa się, że są to substancje typu auksyn (Leopold 1955). Frausson (1953) przeprowadził próbę ich identyfikacji w młodych pędach *Pinus silvestris* i wykazał, że nie był to kwas β -indoliloctowy. Ciekawych danych dotyczących wpływu substancji wzrostowych na aktywność kambium drzew liściastych dostarczył Wareing (1958 a). Stosował on kwas β -indoliloctowy oraz kwas giberelinowy w paście lanolinowej na powierzchnię po ścięciu górnej części pędów *Acer pseudoplatanus*, *Populus nigra* i *Fraxinus excelsior*, z których usunięto pączki przed ich rozwinięciem się. Okazało się, że pędy, którym dostarczono samą auksynę wytworzyły wąską strefę nowego ksylemu ze zdrewniałymi naczyniami. W pędach kontrolnych (z samą pastą lanolinową) nie znaleziono wcale nowego drewna; pędy, które otrzymały kwas giberelinowy, wytworzyły warstwę nowej tkanki złożonej z małych komórek, o błonach nie zdrewniałych, bez szerokich naczyń. Tylko pędy, którym dostarczono łącznie auksynę i kwas giberelinowy, wytworzyły szeroką strefę drewna o naczyniach w pełni zdrewniałych, podobną do strefy drewna wytworzonej w pędach, na których pozostawiono pączki. Wareing sugeruje, że wpływ kwasu giberelinowego sprowadzał się w tym wypadku głównie do stymulacji podziałów komórek kambialnych, auksyny zaś do stymulacji wzrostu i różnicowania się nowopowstałych komórek. Badania te potwierdzają pogląd, że w procesach, związanych ze stymulacją aktywności kambium i tworzenia się drewna, biorą udział różne substancje wzrostowe i mogą odgrywać różną rolę. Należy jednak tu również podkreślić, że (jak wykazały liczne badania) na wzrost gatunków drzew iglastych substancje typu giberelin nie wywierały większego wpływu (Marth, Audia, Mitchell 1956, Nelson 1957, Westing 1959, Chotianowicz, Bajdalina 1959). Znane są również badania, które świadczą o możliwości wpływu na aktywność kambium także różnych innych substancji takich jak np. kwas askorbinowy i aneuryna (Künning 1950). Widać zatem, że potrzebne są jeszcze dalsze badania dla poznania naturalnych substancji związanych z procesami podziałów, wzrostu i różnicowania się komórek kambium.

Korelacja między wzrostem wysokości a aktywnością kambium, widoczna wyraźnie w okresie rozpoczynania wzrostu na wiosnę, znacznie trudniejsza jest do obserwacji w okresie późniejszym. Wiadomo, że drzewa kończą wzrost na wysokość w różnym czasie w ciągu okresu wegetacyjnego (Kramer 1943, Kozłowski, Ward 1957 a, b i inni.) Trwa on od kilku tygodni do kilku miesięcy u różnych gatunków drzew, poczem na wierzchołkach pędów tworzą się pączki spoczynkowe. U niektórych gatunków z okresem tym zbiega się także zakończenie wzrostu promieniowego (na grubość), (Ladefoged 1952). Inne gatunki jednak, zwłaszcza należące do pierścieniowonaczyniowych,

a także iglastych, po zakończeniu wzrostu na wysokość długi czas jeszcze utrzymują aktywność kambium. Reimer (1949), badając pięć gatunków drzew liściastych stwierdził, że wzrost promieniowy trwał w czterech wypadkach od 4—11 tygodni dłużej niż wzrost na wysokość. Podobnie *Pinus silvestris* Wight (1933) stwierdził aktywność kambium aż do października, podczas gdy wzrost na wysokość zakończył się w czerwcu i ograniczony był tylko do wzrostu zawiązków pędu utworzonych już w pączku spoczynkowym ubiegłego roku. Po założeniu się pączka spoczynkowego, po zakończeniu okresu wzrostu pędu na wysokość, aktywność stożka wzrostu jeszcze przez pewien czas istnieje, a u wielu gatunków prowadzi do utworzenia w pączku zawiązków całego pędu następnego okresu wegetacyjnego (Sokołowski 1927). U *Pinus silvestris* zanika ona dopiero we wrześniu (Warening 1951 a). Podobną aktywność w pączkach *Acer platanoides* obserwował także Pollock (1953). Jost (1891) uważał nawet, że u *Pinus silvestris* trwa ona przez całą zimę. Niektórzy badacze sądzą, że dzięki tej słabej aktywności merystematycznej stożków wzrostu po założeniu pączka spoczynkowego, wytwarzają się drobne ilości substancji wzrostowych, które wpływają na aktywność kambium nawet po zakończeniu widocznego wzrostu na wysokość (Priestley, Scott 1936).

U licznych gatunków, z okresem zakończenia wzrostu na wysokość zbiega się (w przybliżeniu), okres zmiany typu tworzącego się drewna. Przejście od tworzenia się drewna wczesnego do późnego następuje zwykle stopniowo, przy czym tworzy się drewno przejściowe.

Od dawna istniały próby wytłumaczenia przyczyn tworzenia się drewna wczesnego i późnego. Najczęściej zjawisko to tłumaczono zmianami zapotrzebowania na wodę w ciągu okresu wegetacyjnego (Hartig 1882, 1897, Strasburger 1908, Haberlandt 1924), różnicami turgoru (Russow 1881 w/g Ladefogeda 1952) lub mechanicznie wzrastającym naciskiem kory na kambium i rosnący pierścień młodego drewna (Sachs 1867). Metzger (1910) próbował także zjawisko to ująć w formuły matematyczne. Istniały także próby powiązania zmian w typie formowanego w okresie wegetacyjnym drewna z różnicami w nasileniu procesu fotosyntezy (Hartig 1891). Jost (1891, 1914) sugerował istnienie pewnego związku między typem tworzonego drewna i wzrostem na wysokość, wskazując na wewnętrzną rytmikę procesów kierujących obydwoma tymi zjawiskami. Hipotezy te szczegółowo omawia szereg badaczy (Büsgen 1927, Priestley 1930 c, Ladefoged 1952).

Priestley (1930 c), w oparciu o zebrane z wcześniejszych badań materiały wysunął przypuszczenie, że komórki drewna późnego tworzone są w wyniku wzmoczonego dopływu asymilatów do tkanki kambialnej po zakończeniu wzrostu na wysokość. Wraz z zakończeniem wzrostu na wysokość znaczna ilość tworzonych intensywnie asymilatów przez wykształcone już w pełni liście może być wykorzystana jako materiał budulcowy przy tworzeniu grubych ścian komórkowych cewek drewna późnego. W roku 1945 Oppenheimer

wysunął inną hipotezę, według której typ tworzonego przez kambium drewna zależy od utrzymania pewnej proporcji między poziomem auksyn a poziomem asymilatów, w jakie kambium zostaje zaopatrywane. Według tej hipotezy drewno późne tworzyłoby się wówczas, gdy poziom asymilatów pozostaje wysoki, przy ograniczonym dopływie substancji wzrostowych, a więc przy zwolnionej szybkości podziałów komórkowych. Oppenheimer sugeruje przy tym, że zjawisko tworzenia się drewna późnego tylko pośrednio uzależnione jest od takich czynników, jak temperatura powietrza lub opady. Również Wareing (1958 b) wyraża pogląd, że typ tworzonego drewna uzależniony jest głównie od określonego poziomu substancji wzrostowych, w jakie zaopatrywane jest kambium. Wiadomo, że źródłem substancji wzrostowych, obok wierzchołka są przede wszystkim rosnące liście (Delisle 1937, Jacobs 1952 i inni). Tak więc rozwijający się na wiosnę pęd otrzymuje znaczne ilości substancji wzrostowych. Wareing przypuszcza, że przyczyną powstawania drewna wczesnego może być wysoki poziom substancji wzrostowych, w jakie kambium zostaje zaopatrywane w tym czasie. Po zakończeniu wzrostu na wysokość, kambium w dalszym ciągu może kontynuować swą działalność twórczą, jednak przy ograniczonym dopływie substancji wzrostowych, co według Wareinga wiązałoby się z tworzeniem drewna późnego. O ile ilość substancji wzrostowych docierających do kambium spadnie zbyt nisko po zakończeniu wzrostu na wysokość rośliny, tkanka kambialna może całkowicie przerwać aktywność wzrostową.

Przedstawione poglądy mają wciąż jeszcze raczej charakter hipotez roboczych, nie są bowiem dostatecznie udokumentowane materiałem doświadczalnym.

W ostatnich latach przeprowadzono liczne badania nad wpływem czynników środowiska na długość okresu aktywności wzrostowej merystemu wierzchołkowego i kambium. Specjalnie szerokie badania, związane z reagowaniem wzrostowym pędu na bodziec fotoperiodyczny, pozwalają na bliższe wniknięcie w istotę związku między wzrostem na wysokość i wzrostem promieniowym u drzew. Znany wpływ długości okresów światła oraz następujących po nich okresów ciemności u roślin zielnych może dotyczyć zarówno przechodzenia ich w fazę generatywną, jak też regulowania wzrostu wegetatywnego (Lang 1952, Liverman 1955, Doorenbos, Doorenbos, Welensiek 1959). W badaniach nad wpływem długości dnia na wzrost roślin drzewiastych stwierdzono również typowe reagowanie fotoperiodyczne. Badania te wykazały, że różne procesy u roślin drzewiastych mogą ulegać wpływowi czynnika fotoperiodycznego.

Długie dni lub nieprzerwane oświetlenie może powodować u wielu gatunków przedłużenie wzrostu wysokości pędu, zaś pod wpływem działania krótkich dni liczne gatunki drzew hamują wzrost na wysokość i wchodzą w stan spoczynku (Garner, Allard 1923, Bogdanow 1931, Kramer 1936, 1937, Moszkow 1929/30, Leman 1948, 1955, Pauley 1952, Bałut, Żelawski

1955, Wassink, Wiersma 1955, Downs, Borthwick 1956 a i inni.). Wykazano także wpływ długości dnia na przerywanie spoczynku przez siewki niektórych drzew (Gustafson 1938, Phillips 1941, Snyder 1955), na kiełkowanie nasion (Black, Wareing 1954, Vaartaja 1956), ukorzenianie zrzewów (Moszkow, Kocherzenko 1939), kwitnienie niektórych krzewów (Allard 1935, Nasr, Wareing 1958) i zrzucanie liści (Matzke 1936, Olmsted 1951 i inni). Znane jest również różne reagowanie roślin drzewiastych na bodziec fotoperiodyczny w zależności od warunków temperatury dnia i nocy (Van der Veen 1951, Kramer 1957) oraz od intensywności i składu spektralnego światła (Malczewski 1946, Downs, Pringer 1958, Downs, Borthwick, Pringer 1958 i inni). Przegląd badań nad reakcją fotoperiodyczną drzew zawarty jest w pracach Wareinga (1949 a, 1956) oraz Nitscha (1957 a).

Fotoperiodyczny charakter tych reakcji wzrostowych u różnych gatunków roślin drzewiastych wykazano szczególnie w badaniach, w których długie okresy ciemności przerwano krótkotrwałym oświetleniem (Wareing 1950 a, Downs 1955, Zachner 1955, Żelawski 1957, Irgens-Moller 1958), lub stosowano dodatkowe oświetlenie o słabej intensywności (Wareing 1950 b, Żelawski 1957). W tych warunkach wzrost wysokości siewek różnych gatunków drzew nie ulegał zahamowaniu w ciągu dłuższego okresu czasu. Rośliny zielne reagują na bodziec fotoperiodyczny, o ile jego działaniu poddane zostaną młode, ale już w pełni wykształcone liście (Czajłachian 1936, Moszkow 1952 i inni). Ostatnio stwierdza się jednak, iż największą wrażliwość posiadają liście, które osiągnęły 1/2—2/3 pełnej wielkości (Khudairi, Hamner 1954, Downs, Borthwick 1956 b). W celu określenia miejsca percepcji bodźca fotoperiodycznego u roślin drzewiastych Wareing (1950 b, 1954) przeprowadził odpowiednie badania. Stwierdził on w doświadczeniach przeprowadzonych na siewkach i pędach różnych gatunków roślin drzewiastych, że szczególnie wrażliwa na działanie czynnika fotoperiodycznego jest górna część pędu. Także Nitsch (1957 a) uważa, że decydujący wpływ na wzrost wysokości roślin drzewiastych mogą wywierać młode, rosnące liście w zależności od warunków fotoperiodycznych, w jakich się znajdują. Według Wareinga (Wareing 1953, Black, Wareing 1955) istnieje także możliwość przejmowania bodźca fotoperiodycznego bezpośrednio przez tkankę merystematyczną pączków spoczynkowych, np. *Fagus sylvatica* i kiełkujących nasion *Betula pubescens*. Mechanizm tych procesów jest jednak jeszcze bardzo mało znany.

Niezależnie od nasuwających się wątpliwości odnośnie do możliwości przejęcia bodźca fotoperiodycznego bezpośrednio przez merystem wierzchołkowy (nie jest dotąd wyraźnie sprecyzowane działanie uboczne czynnika termicznego w pączkach), poglądy Wareinga dotyczące reakcji fotoperiodycznej stanowią dziś najpoważniejszą podstawę do interpretacji tych zjawisk u roślin drzewiastych. Wareing uważa, że wzrost w warunkach długiego

dnia lub nieprzerwanego oświetlenia związany jest głównie z wyższym poziomem substancji wzrostowych, utrzymującym się w warunkach dni długich. Istotnie, Nitsch (1957 b) wykazał, że zawartość substancji wzrostowych u *Rhus typhina* w czasie traktowania krótkimi dniami maleje. Podobny spadek ilości substancji stymulujących wzrost wykazali wcześniej inni badacze u roślin zielnych (Czajłachian, Żdanowa 1945, 1938, von Witsch 1941, Leopold 1949, Cooke 1954). Ostatnio przeprowadzone badania nad przerywaniem spoczynku u drzew pod wpływem kwasu giberelinowego wykazały, że niektóre gatunki drzewiaste nawet w warunkach krótkiego dnia podejmują na nowo wzrost (Marth i in. 1956, Lockhart, Bonner 1957, Bourdeau 1958). Nitsch (1957 b) stwierdził, że po dostarczeniu kwasu giberelinowego rośliny *Rhus typhina* rosły w warunkach krótkiego dnia nieprzerwanie, a wierzchołki ich zawierały znaczną ilość auksyny. U roślin, na które oddziaływano krótkimi fotoperiodami bez zaopatrzenia w kwas giberelinowy, po upływie 14 dni od początku indukcji zawartość auksyn znacznie spadła, a pojawiły się inhibitory i wzrost wysokości został całkowicie zahamowany. Badania te podkreślają rolę, jaką spełniać mogą substancje podobne do giberelin w reakcji fotoperiodycznej roślin drzewiastych. Ze względu jednak na wpływ tych substancji na wzrost roślin drzewiastych także w warunkach dni długich, Nitsch uważa, że substancje typu giberelin w każdym razie nie są bezpośrednio związane z ich reakcją fotoperiodyczną.

W badaniach swych Wareing (1954) wykazał, że dla wzrostu wysokości niektórych gatunków drzew (np. *Acer pseudoplatanus* i *Robinia pseudacacia*), nie jest obojętne, w jakich warunkach oświetlenia znajdują się starsze wykształcone liście, niezależnie od reakcji zachodzącej w młodych liściach. Stwierdził on, że jeżeli starsze liście znajdują się pod działaniem długich okresów ciemności, to wywierają one hamujący wpływ na wzrost rośliny. Wpływ taki widoczny jest także w hamowaniu rozwijania się pączków, o ile obecne na pędzie liście poddane zostaną działaniu krótkich dni. Downs, Borthwick (1956 b), wykazali, że usuwanie liści u *Weigela florida* powoduje podjęcie na nowo wzrostu w warunkach krótkiego dnia. Titman, Wetmore (1955) stwierdzili również, że usunięcie liści może zapobiec zrzućeniu wierzchołkowej części pędu, gdy wzrost rośliny jest sympodialny. Znane są także w warunkach naturalnych wypadki podejmowania na nowo wzrostu przez drzewa, po całkowitym zniszczeniu liści przez owady (Rose 1958). Należy zatem spodziewać się, że w czasie długich okresów ciemności, w starszych liściach u pewnych gatunków drzew przebiega jakiś proces, wywołujący hamujący wpływ, być może, formowany jest inhibitor wzrostu. Nitsch (1957 b) rzeczywiście wykazał, że w pędach *Rhus typhina* zwiększa się zawartość substancji hamujących wzrost na wysokość, w czasie oddziaływania krótkimi dniami. Zagadnienia związane z wpływem inhibitorów na wzrost roślin dyskutowane są obszernie w pracach przeglądowych (Doorenbos 1953, Samish 1954).

Jednocześnie z doświadczeniami nad reakcją fotoperiodyczną wierzchołka

wzrostu, przeprowadził Wareing (1949 b, 1951 a) badania nad reakcją kambium *Pinus silvestris* na dodatkowe oświetlenie niskiej intensywności. W tych warunkach kambium kontynuowało działalność twórczą dłużej niż pod wpływem dni krótkich. Na podstawie tych badań Wareing uważa, że naturalne zmiany długości dnia jesienią mogą regulować czas trwania czynności kambium u *Pinus silvestris*. Ponieważ wzrost długości i wzrost igieł u sosny kończy się wcześniej w ciągu lata, Wareing przypuszcza, że kambium reaguje bezpośrednio na bodziec fotoperiodyczny przekazywany przez igły. Reakcja ta nie nosi więc charakteru wtórnego, związanego z wpływem na jakieś inne procesy wzrostowe. W doświadczeniach przeprowadzonych na drugorocznych siewkach *Robinia pseudacacia* Wareing, Roberts (1956) wykazali, że pod wpływem 4-ro tygodniowego oddziaływania krótkim fotoperiodem rośliny zrzucały część wierzchołkową pędów, a po następnych 30 krótkich dniach u wszystkich roślin stwierdzono również zahamowanie podziałów komórek kambialnych. Badacze ci stwierdzili jednak, że u większości roślin kambium znajdowało się w stanie aktywności, jeżeli po odpadnięciu części wierzchołkowej przeniesiono rośliny w warunki dnia długiego (uzyskane przez dodatkowe oświetlenie światłem o niskiej intensywności). Okazało się, że w warunkach tych tworzyło się drewno podobne do drewna późnego. Ponieważ w tym wypadku usunięte zostały również wszelkie zawiązki pędów bocznych, a sama łodyga została osłonięta, akceptorem bodźca fotoperiodycznego mogły być jedynie starsze liście. Na podstawie tych badań Wareing przypuszcza, że podobny mechanizm (związany ze zmianami w poziomie substancji wzrostowych), jaki reguluje wzrost wysokości, może być także czynny w fotoperiodycznej reakcji merystemu wtórnego.

Badania, jakie przeprowadzili Żelawski (1956, 1957) oraz Molski, Żelawski (1958), wykazały, że reakcji fotoperiodycznej wierzchołka wzrostu *Larix decidua* towarzyszy zjawisko tworzenia się drewna późnego. Żelawski stwierdził, że w warunkach nieprzerwanego oświetlenia, uzyskanego przez doświetlanie w nocy światłem żarowym o intensywności około 1300 luks, tworzyło się drewno wczesne, a wzrost wysokości pędu postępował nieprzerwanie. W warunkach 12-godzinnych fotoperiodów jednak tworzyło się typowe drewno późne, o zgrubiałych błonach komórkowych i zmniejszonym świetle cewek, a po 18 krótkich dniach na wierzchołku pędu założył się pączek spoczynkowy. Żelawski stosował także słabe dodatkowe oświetlenie rzędu 10 i 70 luks przez 12 godzin w ciągu doby jako uzupełnienie 12 godzin intensywnego światła we dnie. Stwierdził on, że wówczas także tworzyło się drewno późne, mimo że wzrost na wysokość i różnicowanie igieł nie uległo zahamowaniu. Tak więc Żelawski postuluje, że zmiana w typie tworzącego się drewna nie ma charakteru typowej reakcji fotoperiodycznej, chociaż może być uzależniona od warunków oświetlenia, a mechanizm jej w dalszym ciągu jest nieznan. Badania te podważają także powszechnie przyjęty pogląd, że zmiana w typie tworzącego się drewna związana jest z zakończeniem wzrostu na wysokość

ponieważ drewno późne tworzyło się w czasie, gdy wzrost wysokości postępował nieprzerwanie. Żelawski sugeruje również, że zmiana typu tworzącego się drewna może być uwarunkowana zaopatrzeniem w produkty asymilacji. Sądzi on także, iż reakcja ta jest szybsza niż reakcja wierzchołka wzrostu, co byłoby przyczyną braku wyraźnej strefy drewna przejściowego, jaka normalnie występuje u siewek rosnących w warunkach naturalnych. Żelawski przypuszcza również, że w warunkach dni krótkich komórki tworzą się wolniej niż przy nieprzerwanym oświetleniu.

Znane w literaturze prace o kształtowaniu się rocznego słoja przyrostu drewna prowadzone były głównie pod kątem badań wpływu różnych czynników klimatycznych na wielkość ogólnego przyrostu drewna i długości okresu, w jakim roczny przyrost powstaje. Niestety, badania te przeważnie oparte na pomiarze przyrostu pnia w korze, albo nawet szerokości słoja, ale przy zastosowaniu niedostatecznie dokładnych metod mikroskopowych, nie przedstawiają większej wartości dla analizy fizjologicznych procesów kierujących aktywnością kambium. Ogólnie dane te wskazują, że na czas trwania przyrostu grubości drewna oraz na wielkość tego przyrostu mogą wpływać stosunki wilgotnościowe gleby (Paul, Marts 1931, Fahn 1955, Mc Clurkin 1958) lub wahania temperatury powietrza i opadów (Chalk 1930, Dobbs 1951, 1953, Tryon, True 1958, Ermich 1959, Dmitrijewa 1959). Na szczególniejszą uwagę zasługują badania przeprowadzone nad wpływem redukcji korony drzewa na kształtowanie się przyrostu rocznego drewna. Usunięcie pewnej części igliwia przeważnie powoduje obniżenie przyrostu dopiero w latach następnych (Bruce 1956, Blais 1959). Jednak usunięcie wszystkich liści powoduje jednocześnie całkowite zahamowanie wzrostu promieniowego (Megli 1955, Mancuso 1955, Rose 1958). Marts (1951) przytacza dane, z których wynika, że redukcja korony u *Pinus silvestris* odbija się nie tylko na szerokości rocznego słoja przyrostu drewna, ale także powoduje redukcję procentowego udziału drewna wczesnego. Linzon (1958) podaje ciekawe dane dotyczące redukcji przyrostu wysokości i grubości u *Pinus strobus*. Usuwał on na wiosnę igły różnego wieku i wykazał, że jakkolwiek spośród trzechletniego igliwia znajdującego się zwykle na pędach *Pinus strobus*, usunięcie któregośkolwiek rocznego «garnituru» igieł powoduje w końcu roku obniżenie przyrostu, to jednak brak młodego igliwia odbija się znacznie na przyroście wysokości i tylko nieznacznie na przyroście grubości. Jeżeli jednak usunięte zostały zarówno rozwijające się, jak i jednoroczne igły, zarówno wzrost na wysokość, jak i wzrost promieniowy został osłabiony. Dane z tych doświadczeń, chociaż pośrednio, wydają się wskazywać na stosunkowo znaczną niezależność procesów związanych z aktywnością tkanki kambialnej od wzrostu wysokości. Badania te prowadzone raczej dla bezpośrednich potrzeb praktyki leśnictwa, niestety, nie zawierają bardziej szczegółowych danych i dlatego nie pozwalają na wyciąganie dalej idących wniosków. Bardziej dokładne dane, oparte na pomiarach cewek, przy-

tacza Van Buijtenen (1958) z doświadczeń, w których badał wpływ temperatury powietrza, wilgotności gleby i długości oświetlenia na średnicę i grubość błon komórkowych cewek u siewek i dorosłych drzew *Pinus taeda*. Dane jego wykazały jedynie wpływ niskiej temperatury nocy na zwiększenie grubości błon komórkowych, czemu nie towarzyszyły zmiany średnicy cewek. Stwierdził on także pewien wpływ krótkich dni na zmniejszenie średnicy cewek, natomiast nie stwierdził różnic w grubości błon komórkowych tworzącego się drewna, ani pod wpływem różnych warunków fotoperiodycznych, ani zmiany wilgotności gleby. Na podstawie tych badań Van Buijtenen wysuwa wniosek, że ani długość dnia, ani zmiany wilgotności gleby nie są czynnikiem decydującym o letniej zmianie typu tworzącego się drewna. Zmianę tę wiąże on z bliżej niesprecyzowanym ogólnym stanem drzewa i zaopatrzeniem kambium w substancje budulcowe. Badania Van Buijtena w zasadzie przeczą wynikom uzyskanym przez Żelawskiego, w których udowodnił niewątpliwie możliwość oddziaływania na grubość błon komórkowych tworzących się elementów przewodzących drewna przez stosowanie różnych warunków długości oświetlenia dziennego u siewek *Larix decidua*. Podobna zależność została także później stwierdzona dla siewek *Picea abies* (Żelawski, Wodzicki 1960). Materiał doświadczalny przedstawiony przez Van Buijtenena, niestety, nie pozwala na bliższą analizę przyczyn rozbieżności wyników tych badań (poza różnicą gatunku), ponieważ brak w nim wielu ważnych danych dotyczących strony metodycznej przeprowadzonych doświadczeń.

Na podstawie przedstawionego wyżej krótkiego przeglądu dotychczasowych badań stan naszej wiedzy dotyczący związku między aktywnością merystematyczną wierzchołka pędu i kambium oraz wpływu warunków środowiska zewnętrznego, a szczególnie warunków fotoperiodycznych na procesy związane z tworzeniem się drewna można w ogólnym zarysie przedstawić następująco:

1. W czasie zapoczątkowania aktywności kambialnej, po okresie spoczynku, istnieje wyraźny wpływ rozwijających się pączków, a więc i zmian wzrostowych związanych z aktywnością merystemu pierwotnego, na podział komórek kambium. Nie jest jednak wiadomo, czy poza tym okresem, w ciągu wegetacji w czasie wchodzenia rośliny w spoczynek, istnieje również związek między aktywnością tych dwóch tkanek twórczych.

2. Na podział komórek kambium wpływają substancje wzrostowe, których źródłem mogą być rozwijające się pączki. Procesy wzrostu i różnicowania się nowopowstałych komórek mogą również ulegać wpływowi różnych substancji hormonalnych. Nie wiadomo natomiast jakie są to substancje w warunkach naturalnych i jaką mogą odgrywać rolę w procesach podziału, wzrostu i różnicowania w strefie kambialnej. Bardzo mało także zbadana jest możliwość wzajemnego związku między tymi procesami.

3. Długość oświetlenia dziennego może wywierać wpływ na aktywność kambium oraz na typ tworzącego się drewna. Przypuszcza się jednak, że

wpływ ten związany ze zmianami w typie tworzącego się drewna, nie jest bezpośrednio uzależniony od reakcji fotoperiodycznej wierzchołka wzrostu. Wykazano ostatnio, że reakcja fotoperiodyczna wierzchołka pędu zależna jest w dużym stopniu od warunków oświetlenia, w jakich znajdują się rosnące liście. Stwierdzono także, że w pełni wykształcone starsze liście mogą w warunkach krótkiego dnia wywierać hamujący wpływ na wzrost wierzchołka. Nie jest jednak bliżej wiadomo, w jaki sposób warunki oświetlenia dziennego mogą wywierać wpływ na podział komórek kambium i na typ tworzącego się drewna, oraz czy procesy te związane są z jakąś specyficzną dla nich reakcją rośliny.

4. Znany jest wpływ różnych czynników środowiska zewnętrznego (poza długością dnia) albo redukcji aparatu asymilacyjnego na szybkość tworzenia się komórek drewna lub typ tworzących się elementów przewodzących drewna. Nie udało się jednak dotąd bliżej zbadać, w jaki sposób i w jakim stopniu wpływ ten związany jest z procesami wzrostu i różnicowania się komórek w strefie kambialnej.

Wyniki dotychczasowych badań przeprowadzonych na różnych gatunkach drzew tylko z trudem dają się porównywać ze względu na różne, utrwalone dziedzicznie przystosowania do warunków środowiska i znaczne różnice w budowie anatomicznej drewna. Złożony problem związku między wzrostem wysokości i tworzeniem się drewna, a szczególnie przyczyn różnicowania się słoja przyrostu rocznego drewna jest wciąż jeszcze bardzo mało poznany i wymaga dalszych wszechstronnych, zarówno anatomicznych jak i fizjologicznych badań.

Katedra Botaniki Leśnej SGGW

LITERATURA

- Aleksandrow W. G., 1936. Kambij i proischodiaszczyje iz nieho tkani. Botan. Żurn. SSSR 21: 344—378.
- Allard H. A., 1935. Response of the woody plants *Hibiscus syriacus*, *Malvaviscus conzattii* and *Buginvillea glabra* to length of day. Jour. Agr. Res. 51: 27—34.
- Avery G. S., Burkholder P. R., Creighton H. B., 1937. Production and distribution of growth hormone in shoots of *Aesculus* and *Malus* and its probable role in stimulating cambial activity. Am. J. of Botany, 24: 51—58.
- Bałut S., Żelawski W., 1955. Przebieg rocznego cyklu życiowego siewek sosny i świerka przy nieprzerwanym oświetleniu. Sylwan.
- Bennett J. P., Skoog F. 1938. Preliminary experiments on the relation of growth promoting substances to the rest period in fruit trees. Plant Phys. 13: 219.
- Black M., Wareing P. F., 1954. Photoperiodic control of germination in seeds of birch (*Betula pubescens*, Erh.). Nature, 174: 705.
- — 1955. Growth studies in woody species. VII. Photoperiodic control of germination in *Betula pubescens* Erh. Physiol. Plantarum 8 (2): 300—316.

- Blais J. R., 1958. Effects of defoliation by spruce budworm on radial growth at breast height of balsam fir and white spruce. *Forest Chron.* 34 (1): 39—47.
- Bogdanow P. L., 1931. O fotoperiodyzmie u drzewianych porod. *Trudy po les. opyt. diełu*, 10: 21—55.
- Bourdeau P. F., 1958. Interaction of gibberellic acid and photoperiod on the vegetative growth of *Pinus elliotii*. *Nature*, 182: (4628).
- Brown A. B., Cormack R. G. H., 1937. Stimulation of cambial activity, locally in the region of application and at a distance in relation to wound, by means of heteroauxin. *Canad. Journ. of Res. C*, 15: 433—441.
- Bruce D., 1956. Effect of defoliation on growth of longleaf pine seedlings. *Forest. Sci.* 2 (1): 31—35.
- Buijtenen van J. P., 1958. Experimental control of environmental factors and their effect upon some aspects of wood anatomy in Loblolly pine. *Tappi* 41 (4): 175—178.
- Büsgen M., 1927. *Bau und Leben Unserer Waldbäume*. Jena.
- Chalk L., 1930. The formation of spring and summer wood in Ash and Douglas Fir. *Oxford Forestry Memoirs No. 10*: 1—44.
- Chotianowicz A. W., Bajdalina H. A., 1959. Opyt wozdiejstwa gibberelinowej kisłotoj na niekatoryje porody. *Lesnoje Choz.* 7: 32—35.
- Cooke A. R., 1954. Changes in free auxin content during the photoinduction of short-day plants. *Plant Physiol.* 29: 440—444.
- Czajłachian M. C., 1936. On the mechanism of photoperiodic reaction. *Compt. Rend. Acad. Sci. USSR* 10: 89.
- Żdanowa L., 1938. Photoperiodism and the creation of growth hormones. *Compt. Rend. Acad. Sci. USSR*, 19: 107.
- Delisle A. L., 1937. The influence of auxin on secondary branching in two species of Aster. *Am. Journ. of Bot.* 24: 159—166.
- Dmitriewa E. W., 1959. Opyt analiza wlijania klimata na prirost dierewiew razlicznych miestoabytanij na karielskom pereszejkie. *Bot. Żurn.* 44 (22): 162—176.
- Dobbs C. G., 1951. A study of growth ring in trees. I. *Forestry* 24: 22—35.
- 1953. A study of growth rings in trees. III. *Forestry* 26 (2): 97—110.
- Doorenbos J., 1953. Review of the literature on dormancy in buds of woody plants. *Med. v. d. Land Wag.* 53 (1): 1—15.
- Wellensiek S. J., 1959. Photoperiodic control of floral induction. *Ann. Rev. Pl. Phys.* 10: 147—184.
- Downs R. J., 1955. Photoperiodic growth responses of seedlings and cuttings of several woody plants. *Plant Phys. Supl.* 30: 21.
- Borthwick H. A., 1956 a. Effects of photoperiod on growth of trees. *Bot. Gaz.* 117(4): 310—326.
- — 1956 b. Effect of photoperiod upon the vegetative growth of *Weigela florida*. *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.* 68: 518—521.
- Pringer A. A., Jr., 1958. Effects of photoperiod and kind of supplemental light on vegetative growth of pines. *Forest Sci.* 4 (3): 185—195.
- Borthwick H. A., Pringer A. A., 1958. Comparison of incandescent and fluorescent lamps for lengthening photoperiods. *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.* 71: 171—81.
- Ermich K., 1959. Badania nad sezonowym przebiegiem przyrostu grubości pnia u *Pinus silvestris* i *Quercus robur*. *Acta Soc. Bot. Pol.* 28 (1): 15—63.
- Fahn A., 1955. The development of the growth ring in wood of *Quercus infectoria* and *Pistacia lentiscus* in the hill region of Israel. *Tropical Woods* 101: 52—59.
- Frausson P., 1953. Studies on auxin in young stem parts of *Pinus silvestris*. *Physiol. Plant.* 6 (3): 544—550.
- Garner W. W., Allard H. A., 1923. Further studies in photoperiodism, the response of the plant to relative length of day and night. *Journ. Agr. Res.* 2: 871—920.

- Gouwentak C. A., 1936. Kambiumtätigkeit und Wuchsstoff. I. Meded. van de Land. Wag. 40: 3.
 — 1941. Cambial activity as dependent on the presence of growth hormone and the non-resting condition of stems. Proc. Nederl. Akad. van Wetenschappen 44 (5): 654—663.
 — Maas M. L., 1940. Kambiumtätigkeit und Wuchsstoff. II. Meded. van de Land. Wag. 44 (1).
 Gustafson F. G., 1938. Influence of length of day on the dormancy of tree seedlings. Plant Phys. 13: 655—658.
- Haberlandt G., 1924. Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig.
- Hartig R., 1882. Verteilung der organischen Substanz, des Wasser und Luftraumes in den Bäumen. Berlin.
- 1891. Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Pflanzen. Berlin.
 — 1897. Issledowanie choda rosta zapasa dubowych nasazdienij (tłum. z niem.). Warszawa.
- Irgens-Moller H., 1958. Genotypic variation in the time of cessation of height growth in Douglas Fir. Forest Science 4 (4): 325—330.
- Jacobs W. M. P., 1952. The role of auxin in differentiation of xylem around a wound. Am. J. Bot. 39 (5): 301—309.
- Jane F. W., 1956. The structure of wood. New York.
- Jost L., 1891. Über Dickenwachstum und Jahresringbildung. Bot. Ztg. 49: 485.
 — 1914. Fizjologija rastienij (tłum z niem.) S. Peterburg.
- Khudairi A., Hamner K. C., 1954. The relative sensitivity of *Xanthium* leaves of different ages to photoperiodic induction. Plant Physiol. 29: 251—257.
- Kozłowski T. T., Ward R. C., 1957 a. Seasonal height growth of Conifers. Forest Science 3 (1): 61—65.
 — — 1957 b. Seasonal height growth of deciduous trees. Forest Sci. 3 (2): 168—174.
- Kramer P. J., 1936. The effect of variation in length of day on the growth and dormancy of trees. Plant Physiology 11: 122.
 — 1937. Photoperiodic stimulation of growth by artificial light as a cause of winter killing. Plant Physiology 12: 881.
 — 1943. Amount and duration of growth of various species of tree seedlings. Plant Phys. 18: 239—51.
 — 1957. Some effects of various combinations of day and night temperatures and photoperiod on the height growth of loblolly pine seedlings. Forest Science 3 (1): 45—55.
- Krasnosselskaja T. A., Richter A. A., 1942. Transport of break of winter dormancy of buds along branches of woody plants. Compt. Rend. Acad. Sci. USSR 35: 184—186.
- Künning H., 1950. Untersuchungen über die Wirkstoffregulation der Kambiumtätigkeit. Planta 38 (1): 36—64.
- Ladefoged K., 1952. The periodicity of wood formation. Det Kong. Dan. Biol. Skrift. 7 (3).
- Lang A., 1952. Physiology of flowering. Ann. Review of Plant Physiology 3: 265.
- Leman W. M., 1948. O powiedienij siejancew duba pri nieprieriwnom elektriczskom oswieszczeni. Dokl. Akad. Nauk SSSR 60 (7).
 — 1955. Wyraszczwanie siejancew drzewnych porod pri elektriczskom oswieszczeniu. Trudy Inst. Fiziol. Rast. 1955 (10): 91—100.
- Leopold A. C., 1949. The control of tillering in grasses by auxin. Am. Journ. of Bot. 36: 437.
 — 1955. Auxins and plant growth. Berkeley, California University Press.
- Linzon S. M., 1958. The effect of artificial defoliation of various ages of leaves upon white pine growth. Forest Chron. 34 (1): 50—56.
- Liverman J. L., 1955. The physiology of flowering. Ann. Rev. of Plant Physiology 6: 177—210.
- Lockhart J., Bonner J., 1957. Effects of gibberellic acid on the photoperiodic controlled growth of woody plants. Plant Physiology 32 (5): 492—494.
- Malczewski W. P., 1946. Primienienie iskustwiennogo swieta dla uskorienja rosta i razwitja siejancew drzewnych porod. Trudy Inst. Fiziol. Rast. III. w. 2.

- Mancuso B., 1955. Anomalie anatomiche nel legno di rami di ciliegio sottoposti a defoliazione. *Nuovo Giorn. Bot. Ital.* 62 (1/2): 335—344.
- Marth P. C., Audia W. V., Mitchell T. W., 1956. Effects of gibberellic acid on growth and development of plants of various genera and species. *Bot. Gaz.* 118: 106—111.
- Marts R. O., 1951. Influence of crown reduction on spring wood and summer wood distribution in longleaf pine. *Journ. Forest* 49 (3): 183—189.
- Matzke E. B., 1936. The effect of street lights in delaying leaf-fall in certain trees. *Am. J. Bot.* 23: 446—52.
- Mc Clurkin D. C., 1958. Soil moisture content and shortleaf pine radial growth in North Mississippi. *Forest Science* 4 (3): 232—238.
- Megli V., 1955. Prove di degemmazione nel pesco e loro effetti sulla istogenesi della cerchia legnosa. *Nuovo Giorn. Bot. Ital.* 62 (1/2): 47—74.
- Metzger K., 1910. Über das Konstruktionsprinzip des sekundären Holzkörpers. *Bot. Zentralbl.* 113: 161—163.
- Molski B., Żelawski W., 1958. Wstępne badania anatomiczne procesu kształtowania się drewna późnego w słoju rocznym u siewek modrzewia (*Larix europaea* D. C.) w związku z warunkami długości oświetlenia dziennego. *Acta Soc. Bot. Pol.* 27 (1): 83—102.
- Moszkow B. S., 1929/30. O fotoperiodyzmie u niektórych drzewiastych porod. *Trudy po prikladnoj botanikie, gienetike i seliekcji.* 23 (2).
- 1952. Fizjologiczna natura fotoperiodycznej reakcji liścia. *Problemy rozwoju stadialnego roślin.* Ser. *Przeł. Post. Wiedzy Roln.* z. 5.
- Kocherzenko I. E., 1939. Rooting of woody cuttings as dependent upon photoperiodic condition. *Compt. Rendus Acad. Sci. USSR* 24: 392—395.
- Münch E., 1938. Untersuchungen über Harmonie der Baumgestalt. *Jahrb. für Wiss. Bot.* 86: 581—673.
- Nasr T., Wareing P. F., 1958. Photoperiodic induction of flowering in black-current. *Nature* 182: 269.
- Nelson T. C., 1957. Early responses of some southern tree species to gibberellic acid. *Journ. of Forestry* 55: 518—520.
- Nitsch J. P., 1957 a. Photoperiodism in woody plants. *Proc. Am. Hort. Sci.* 70: 526—544.
- 1957 b. Growth responses of woody plants to photoperiodic stimuli. *Proc. Amer. Hort. Sci.* 70: 512—525.
- Olmsted Ch. E., 1951. Experiments on photoperiodism, dormancy, leaf age and abscission in sugar maple. *Bot. Gaz.* 112 (4): 365—393.
- Oppenheimer H. R., 1945. Cambial wood production in stems of *Pinus halepensis*. *Palestine Journ. Bot. Sci. R* 5: 22—51.
- Paul B. H., Marts R. O., 1931. Controlling the proportion of summer wood in longleaf pine. *Journ. Forest.* 29: 784—796.
- Pauley S. S., 1952. Photoperiodic growth response in *Populus*. *Genetics* 37 (5): 613.
- Phillips J. E., 1941. Effect of day-length on dormancy in tree seedlings. *Journ. Forest.* 39.
- Pollock B. M., 1953. The respiration of Acer buds in relation to the inception and termination of winter rest. *Physiologia Plantarum* 6: 47—64.
- Priestley J. H., 1929/30 a. Studies in the physiology of Cambial activity. I. Contrasted types of cambial activity. *The New Phytologist* 29 (1): 57—73.
- 1929/30 b. Studies in the physiology of cambial activity. II. The concept of sliding growth. *The New Phytologist* 29 (2): 96—141.
- 1929/30 c. Studies in the physiology of cambial activity. III. The seasonal activity of the cambium. *The New Phytologist* 29 (4): 317—354.
- Scott L. I., 1936. A note upon summer wood production in the tree. *Proc. Leeds Phil. and Lit. Soc. (Sci. Sect.)* 3: 235—248.
- Reimer Ch. W., 1949. Growth correlations in five species of deciduous trees. *Butler Univ. Bot. Stud.* 9 (1/11): 43—59 (Abstract).

- Richardson D. S., 1957. Bud dormancy and root development in *Acer saccharum*. The Physiol. of Forest Trees, 409—425. New York.
- Rose A. H., 1958. The effect of defoliation on foliage production and radial growth of Quaking Aspen. Forest. Science 4 (4): 335—342.
- Sachs J., 1867. Rukowodstwo k opytnej fizjologii rastienij. (Tlum. z niem.) Santpeterburg.
- Samish R. M., 1954. Dormancy in woody plants. Ann. Rev. of Plant Physiology 5: 183—204.
- Snyder W. E., 1955. Effect of photoperiod on cuttings of *Taxus cuspidata* while in the propagation bench and during the first growing season. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 66: 397—402.
- Sokołowski S., 1927. Budowa roślin drzewiastych. Lwów.
- Söding H., 1936. Über den Einfluss von Wuchsstoff auf das Dickenwachstum der Bäume. Ber. Deut. Bot. Ges. 54: 291—304.
- 1952 (1955). Die Wuchsstofflehre, Ergebnisse und Probleme der Wuchsstoffforschung (Tlum. na ros.) Moskwa.
- Strasburger E., 1908. Lehrbuch der Botanik. Jena.
- Titman P., Wetmore R. H., 1955. The growth of long and short shoots in *cercidiphyllum*. Am. J. Bot. 42: 364—372.
- Tryon E. H., True R. P., 1958. Recent reductions in annual radial increments in dying scarlet oaks related to rainfall deficiencies. Forest Sci. 4 (3): 219—231.
- Vaartaja O., 1956. Photoperiodic response of germination of seed of certain trees. Canad. J. Bot. 34: 377—388 (Abs).
- Veen van der R., 1951. Influence of daylength on the dormancy of some species of the genus *Populus*. Physiol. Plant. 4 (1): 35—40.
- Wareing P. F., 1949 a. Photoperiodism in woody species. Forestry 22 (2): 211—221.
- 1949 b. Photoperiodic control of leaf growth and cambial activity in *Pinus silvestris*. Nature 163: 770.
- 1950 a. Growth studies in woody species. I. Photoperiodism in first-year seedlings of *Pinus silvestris*. Physiologia Plantarum 3 (3): 258—276.
- 1950 b. Growth studies in woody species. II. Effect of day length on shoot growth in *Pinus silvestris* after the first year. Physiologia Plantarum 3 (3): 300—314.
- 1951 a. Growth studies in woody species. III. Further photoperiodic effect in *Pinus silvestris* Physiologia Plantarum 4 (1): 41—56.
- 1951 b. Growth studies in woody species. IV. The initiation of cambial activity in ring-porous species. Physiol. Plant. 4 (3): 546—561.
- 1953. Growth studies in woody species. V. Photoperiodism in dormant buds of *Fagus sylvatica*. Physiologia Plantarum 6 (4): 692—706.
- 1954. Growth studies in woody species. VI. The locus of photoperiodic perception in relation to dormancy. Physiologia Plantarum 7 (2): 261—277.
- 1956. Photoperiodism in woody plants. Ann. Rev. of Plant Physiol. 7: 191—214.
- 1958 a. Interaction between indoleacetic acid and gibberellic acid in cambial activity. Nature 181: (4625).
- 1958 b. The physiology of cambial activity. Journ. Inst. Wood. Sci. 1: 34—42.
- Roberts D. L., 1956. Photoperiodic control of cambial activity. in *Robinia pseudacacia* L. The New Phyt. 55: 356—566.
- Wassink E. C., Wiersma J. H., 1955. Daylength responses of some forest trees. Acta Bot. Neerl. 4: 657—670.
- Westing A. H., 1959. Effect of gibberellin on conifers: generally negative. Journ. Forestry 57 (2): 120—122.
- Wight W., 1933. Radial growth of the xylem and starch reserves of *Pinus silvestris*, a preliminary survey. The New Phytologist 32: 77—96.
- Witsch von H., 1941. Über den Zusammenhang zwischen Membranbau, Wuchsstoffwirkung und der Sukkulenzzunahme von *Kalanchoe blossfeldiana* im Kurztag. Planta. 31: 638—652.

- Zahner R., 1955. Effect of interrupted dark period on height growth of two tree species. *Forest Sci.* 1 (3): 193—5.
- Zimmermann W. A., 1937. Untersuchungen über die räumliche und zeitliche Verteilung des Wuchsstoffes bei Bäumen. *Zetschr. Bot.* 30: 209—292.
- Żdanowa L. P., 1945. *Comp. Rend. Acad. Sci. USSR* 49: 62—65. (Abstr.).
- Żelawski W., 1956. Badania rocznej rytmiki rozwojowej rośliny drzewiastej ze szczególnym uwzględnieniem reakcji fotoperiodycznej siewek modrzewia europejskiego (*Larix europaea* D. C.). *Acta Soc. Bot. Pol.* 25 (2): 245—274.
- 1957. Dalsze badania reakcji fotoperiodycznej siewek modrzewia (*Larix europaea* D. C.). *Acta Soc. Bot. Pol.* 26 (1): 80—103.
- Wodzicki T., 1960. Różnicowanie się słoja drewna u siewek *Picea excelsa* Lk., w związku z rytmiką dziennego oświetlenia. *Folia Forestalia Pol. Ser. A* z. 2.