

F. KADEJ

## O AKTYWNOŚCI TWÓRCZEJ KOMÓREK KONSTRUKCYJNEGO CENTRUM MERYSTEMÓW WIERZCHOŁKOWYCH KORZENI

Pierwsze wiadomości o centrum twórczym korzeni podali Trécul (1845) i niezależnie od niego Karsten (1847). Według Karstena korzenie palm (*Iriarte*) oraz korzenie paprotników (*Lycopodium*) rozwijałyby się za pośrednictwem działalności tkanki twórczej nazywanej miazgą (*cambium*). Nie znając organizacji merystemów wierzchołkowych korzeni sądził on, że miazga ta funkcjonowałaby podobnie jak miazga łykodrzewna w kierunku szczytowym oddzielając czepek (*Wurzelmütze*), ku wewnątrz zaś wszystkie pozostałe tkanki korzenia.

W tym samym czasie Nägeli (1845) po raz pierwszy w merystemach korzeni paproci dostrzegła komórkę szczytową i opisuje związki genetyczne między komórkami potomnymi. W oparciu o analizę tych związków Hofmeister (1851) jako pierwszy sformułował myśl, że wzrost szczytowy korzeni paprotników odbywa się przez powtarzające się (*wiederholte*) podziały komórki szczytowej. Dla podkreślenia znaczenia szczytowych części pędu i korzenia w rozwoju rośliny, Nägeli (1858) wprowadza termin prameristem (*Urmeristem*) rozumiejąc pod nim niezróżnicowaną tkankę twórczą, która daje początek wszystkim innym tkankom. Nieco później Pringsheim (1858) wprowadza termin «Segmente» na oznaczenie pierwotnych komórek siostrzanych wytworzonych przez komórkę szczytową.

W oparciu o analizę układu komórkowego Hofmeister (1867, str. 96) wysunął pogląd, że układ segmentowy z jedną komórką szczytową na wierzchołku jest możliwy do przyjęcia jedynie przy założeniu, że komórka szczytowa rośnie i dzieli się szybciej niż partie bazalne. Również Nägeli i Leitgeb (1867) sądzili, że najsilniejszy wzrost musiałby występować w częściach szczytowych, gdyż za tym przemawiałby ich zdaniem słaby przyrost w dalszych częściach merystemu, oraz regularne tempo podziałów komórki szczytowej. Jednakże zdaniem Nägeliiego i Leitgeba maksimum wzrostu może występować u tego samego gatunku albo w samej komórce szczytowej, albo w jednym z młodszych segmentów. (Maksimum wzrostu może występować niekiedy w czwartym lub piątym kolejnym segmencie, czyli stosunkowo daleko od szczytu). Obaj badacze odróżniają już wzrost podłużny

i poprzeczny i uważają, że wzrost poprzeczny znajduje się w ścisłym związku ze wzrostem podłużnym. Gdyby wzrost podłużny był wszędzie równomierny, to zdaniem wymienionych autorów, wzrost poprzeczny byłby jedynie funkcją kąta nachylenia «den die Oberfläche mit der Achse bildet: es wäre nämlich am grössten da, wo die Oberfläche mit der Achse einen rechten Winkel bildet, und um so kleiner, je mehr sie sich der parallelen Richtung nähert» (Nägeli i Leitgeb, 1867, str. 93).

Wprawdzie badania nad rozmieszczeniem wzrostu w merystemie Nägeli i Leitgeb przeprowadzili głównie na korzeniach paprotników, wydaje się jednak, że poglądy przez nich na tej drodze uzyskane dotyczyły również roślin okrytonasiennych. Tym bardziej, że ich zdaniem merystemy korzeni okrytonasiennych miałyby również segmentową organizację z komórką szczytową, podobnie jak u paprotników.

Poglądy Hofmeistera i Nägeliego o intensywnej działalności komórek zaczątkowych nie utrzymały się długo. Pogląd przeciwny zainicjował w 1872 r. Sachs. W oparciu o znaną powszechnie metodę znakowania korzenia na równe odcinki Sachs (1874) wykazał, że w obrębie strefy zaczątkowej korzeń rośnie bardzo wolno, w miarę oddalania się od szczytu szybkość wzrostu stopniowo wzrasta, osiąga maksimum i następnie stopniowo maleje, aż wreszcie spada do zera. W późniejszych badaniach Sachs (1878) zauważył, że w rysunkach podanych między innymi przez Nägeliego i Leitgeba objętości segmentów wzrastają tym bardziej, im bardziej kolejne segmenty są oddalone od szczytu. Na podstawie krytycznej analizy układu komórkowego, przeprowadzonej na materiale własnym, na modelach sztucznych oraz na rysunkach w dostępnych mu publikacjach Sachs doszedł do przekonania, że komórka szczytowa u paprotników nie rośnie intensywniej w porównaniu z częściami dalszymi. Zdaniem Sachsa dawniejsze poglądy o szybszym wzroście komórki szczytowej opierały się na niedostatecznej znajomości wszystkich konsekwencji, wynikających z segmentowego układu komórkowego.

Jednakże wbrew poglądom Sachsa na podstawie badań, prowadzonych również na wierzchołkach pędu, niektórzy badacze w dalszym ciągu opowiadali się za występowaniem maksymalnego wzrostu bądź w komórkach szczytowych, bądź też w najmłodszych segmentach (Westermaier 1879—1881).

Zdaniem Kleina (1884) różnice w poglądach na aktywność zaczątkowych komórek wynikły z nieporozumienia. Poprzednicy jego nie rozróżniali bowiem w zasadzie wzrostu względnego i bezwzględnego (absolutnego). W oparciu o badania własne, przeprowadzone głównie na wierzchołkach pędu *Polypodium vulgare* i *Pteris aquilina* oraz na podstawie krytycznej analizy prac swoich poprzedników Klein wskazał, że «Am Vegetationspunkt nimmt in den ersten drei bis vier Segmenten im Durchschnitt das absolute Wachstum von der Scheitelzelle aus kontinuierlich zu, das relative ab». Do podobnych wniosków pod wpływem publikacji Westermaiera doszedł również nieco wcześniej Goebel (1882 i 1881).

Badania nad wzrostem merystemów wierzchołkowych w tym okresie były prowadzone głównie w oparciu o analizę układu, rozmieszczenia i wielkości komórek

(Nägeli, Leitgeb, Hofmeister, Sachs, Westermaier, Klein l. c.). Ponadto dość często opierano się również na rozważaniach teoretycznych (Westermaier, Sachs, Reinke l. c.). O intensywności wzrostu komórek zaczątkowych wnioskowano także na podstawie liczby wykształconych liści (Klein u *Pteris* l. c.). Do badań nad rozmieszczeniem intensywności wzrostu korzeni *Askenazy* (1880) próbował nawet zastosować swoją metodę «Plastochronu». Jednakże metoda ta, jego zdaniem, dla korzeni *Zea* okazała się bezużyteczna.

Z biegiem czasu w badaniach rozwojowych pojawiają się nowe metody. Nemeč (1897) w analizie wzrostu merystemów wierzchołkowych korzeni oparł się głównie na rozmieszczeniu mitoz. Na tej podstawie doszedł do wniosku «dass sich in dem eigentlichen Vegetationspunkt aut. die Zellen überhaupt nicht theilen. Die Theilungen gehen vielmehr in den die Initialen umgebenden Zellen vor sich, weiter in einer ziemlich langen embryonalen Zone, die bei *Allium* die Länge von 2 mm erreichen kann». (Cytat z pracy Nemeca, przytoczony przez Hofa, 1898, str. 115). Na słabszy wzrost centrum twórczego w merystemie wierzchołkowym korzenia wykazywałyby również wyniki Nemeca (1905) uzyskane na podstawie pomiarów długości kolejnych segmentów u *Asplenium*.

Hof (1898) zaobserwował, że komórki inicjalne w badanych przez niego korzeniach między innymi *Pteris gigantea*, *Ephedra* i *Vicia* były uboższe w cytoplazmie i dzieliły się bardzo rzadko.

Rosen (1896) w badaniach porównawczych nad strukturą jądra komórkowego, przeprowadzonych między innymi na korzeniach paproci *Oleandra* oraz na korzeniach *Vicia*, *Hyacinthus* i *Zea*, zwrócił uwagę na zasadniczo identyczne zachowanie się merystemów wszystkich tych korzeni względem stosowanych przez niego barwników. Wykazał on także, że jądra i jąderka w komórkach grupy inicjalnej u *Hyacinthus*, *Vicia* i *Zea* są znacznie mniejsze niż w pozostałych częściach merystemu. Ponadto wskazał na słabiej zaznaczoną «Kyanophilie» jądra komórki szczytowej u *Oleandra*, przejawiającą się w słabszym powinowactwie do zieleni jodowej. Na tej podstawie przypuszczał on, że komórka szczytowa dzieliłaby się raczej rzadko. Możliwość taką, zdaniem Rosena, potwierdzałby fakt nie zaobserwowania przez niego ani jednej mitozy w komórce szczytowej.

O jednakowym tempie wzrostu i podziałów komórek zaczątkowych u paproci i u roślin okrytonasiennych był przekonany również Wagner (1938 i 1939—40). Jego zdaniem jednakże komórki zaczątkowe zarówno u paprotników, jak i u roślin okrytonasiennych rosłyby i dzieliłyby się szybciej niż komórki w częściach bazalnych merystemu.

Próbie uchwycenia jednolitego schematu rozwojowego wszystkich korzeni w obrębie różnych grup roślinnych poświęcił wiele uwagi Guttenberg. Zapowiedź dążeń Guttenberga zaznacza się już w jego «Primäre Bau der Angiospermenwurzeln» (1940). W monografii tej wysunął sugestie, że różne typy organizacji merystemów wyróżniane dawniej przez ich twórców (Janczewski 1874, Eriksson 1878, Haberlandt 1818, Kroll 1912 i inni), możnaby sprowadzić do dwóch typów zasadniczych. Inne korzenie z odmienną organizacją skłonny był traktować jedynie

jako pewne modyfikacje typu podstawowego. (Przykładem podstawowego typu dla roślin dwuliściennych byłyby korzenie *Brassica*, dla jednoliściennych zaś korzenie traw (Guttenberg 1940).

Nieco później autor ten (1947) na podstawie badań własnych przeprowadzonych na różnych korzeniach roślin okrytonasiennych doszedł do przekonania, że centrum twórcze korzeni tych roślin można sprowadzić do jednej komórki centralnej, analogicznej do komórki szczytowej u paprotników. Komórka centralna byłaby zasadniczą komórką inicjalną dla wszystkich stref histogenetycznych, chociaż w rozwoju ontogenetycznym może być ona często zamaskowana wytworzonymi przez nią komórkami potomnymi, które przez pewien czas pełniłyby funkcje histogenów. Stanowisko Guttenberga, początkowo w istotny sposób odrębne od wszystkich dotychczasowych, w następnych latach zostało nieco zmodyfikowane. W ostatnich latach zarówno on, jak i jego współpracownicy unikają najczęściej terminu komórki centralnej i jej analogizowania z komórką szczytową paprotników. Komórka centralna miałaby raczej znaczenie historyczne. Jej rola przejawiałaby się jedynie w najmłodszych fazach rozwoju korzeni (Guttenberg, Burmeister, Brossel 1955). Stosują oni również termin «Verbindungszellen». Znaczenie tych komórek dla rozwoju korzenia nie jest jednak dość jasno sprecyzowane. Najczęściej przez termin ten rozumieją oni komórki zajmujące centralne miejsce wśród grupy komórek zaczątkowych kory pierwotnej. Ostatecznie jednak według Guttenberga (1960) i jego współpracowników (1957) rozwój merystemów wierzchołkowych korzeni byłby związany z twórczą działalnością wszystkich elementów centrum twórczego niezależnie od tego, czy poszczególne jego komórki rosną szybciej czy też wolniej.

Na istnienie niewielkiego centrum twórczego, ograniczonego u *Vicia* i *Crepis* najwyżej do trzech lub czterech komórek, wskazywał również Brumfield (1943) na podstawie rezultatów uzyskanych przy użyciu metody aberacji chromosomowych wywołanych promieniami X.

W latach 1951 i 1953 Clowes w oparciu o badania układu komórek w merystemach wierzchołkowych korzeni *Fagus* wystąpił z poglądem, według którego strefa inicjalna w merystemach wierzchołkowych korzeni roślin okrytonasiennych byłaby dość obszerna i miałaby kształt odwróconej filizanki. Właściwą rolę inicjalną pełniłyby komórki leżące na peryferiach tej filizanki. Centrum konstrukcyjne, czyli tzw. «minimal constructional centre» byłoby nieczynne (quiescent centre) i nie odgrywałoby większej roli w produkcji nowych komórek.

Na istnienie szerokiego promerystemu z nieczynnym centrum w środku zdaniem Clowesa wskazywałyby różnice strukturalne, jakie występują w obu połówkach merystemu podczas regeneracji korzenia *Zea* i *Triticum* po uprzednim ukośnym odcięciu połowy «minimal constructional centre».

Poważnych argumentów na istnienie centrum nieczynnego dostarczył Clowes również w nowszych badaniach, analizując intensywność włączania radioaktywnych prekursorów kwasów nukleinowych (Clowes, 1956a, 1956b, 1958a, 1958b).

Istnienie centrum nieczynnego w korzeniach roślin okrytonasiennych poza badaniami Clowesa zdają się ponadto potwierdzać badania oparte głównie o metody histochemiczne, a zwłaszcza autoradiograficzne, które w ostatnich latach na *Allium* i *Vicia* przeprowadzili Jensen i jego współpracownicy (Jensen 1955a, 1955b, 1956a, 1956b, 1957, 1958a, 1958b, 1960, Jensen i Kavaljian 1956, 1958, Jensen i Ashton 1960 oraz Jensen, Kavaljian i Martinot 1960).

O istnieniu centrum nieczynnego na podstawie częstotliwości mitoz u *Allium* jest także przekonany Buvat i Geneves (1951) oraz Buvat i Liard (1953a) u *Triticum*.

Z poglądami Clowesa, w oparciu o analizę struktury merystemu *Hordeum* zgadza się również Hageman (1956 i 1957).

Wreszcie z istnieniem centrum nieczynnego u *Vicia faba* wiąże wyniki swych badań Davidson (1961). W publikacji tej Davidson podaje, że «The apex of the normal root of *Vicia* is not occupied by a single totipotent cell but by a quiescent centre of many cells surrounded by a promeristem containing 30 or more cells».

Nawet Guttenberg, Burmeister i Brossell (1955) pisząc: «Und entsprechend wie Rauh und Reznik kamen wir zu der Auffassung, dass hier ein «ruhender Punkt» vorliegt, den man vielleicht besser eine «schlummernde Zellreserve» nennen könnte, die dann aktiviert wird, wenn die Umstände es erfordern» (str. 221), mają również na myśli słabszą aktywność komórki centralnej w korzeniu.

Jednakże wbrew wszystkim dotychczasowym poglądom Clowes stwierdził, że szeroki promeristem z nieczynnym centrum w środku, występowałby tylko w merystemach korzeni roślin okrytonasiennych. U paprotników natomiast, według Clowesa, centrum twórcze byłoby niewielkie i pokrywałoby się z «minimal constructional centre».

Na możliwość istnienia niewielkiego centrum twórczego ograniczonego u paprotników w zasadzie do jednej komórki szczytowej wskazywałyby wyniki Clowesa (1956b) uzyskane metodą autoradiografii u *Azolla*. Dodatkowym argumentem na istnienie u paprotników centrum twórczego ograniczonego do jednej komórki byłyby zdaniem Clowesa (1959c) negatywne wyniki, cytowanych przez niego badań, jakie niegdyś prowadzili Simon (1904), Prantl (1874) nad regeneracją korzeni paprotników.

Do podobnych wniosków doszedł także Gifford (1960). Wykazał on u *Ceratopteris thaliktroides*, że duża ilość  $^3\text{H}$ -tymidyny nagromadza się w komórce szczytowej korzenia. Poglądy o istnieniu u *Equisetum* centrum nieczynnego postulowanego przez Buvata i Liarda (1953b) Grifford uważa za niedostatecznie udokumentowane, gdyż metoda oparta o występowanie mitoz, nie jest, jego zdaniem, całkowicie przekonująca.

Interesujące jest, że niezależnie od badań Clowesa, Hejnowicz (1955) w swojej teoretycznej pracy nad rozmieszczeniem wzrostu w merystemach wierzchołkowych korzeni również doszedł do wniosku, że korzenie mające układ komórek charakterystyczny dla merystemów korzeni roślin okrytonasiennych powinny rosnać

według bazalnego typu wzrostu, czyli całkowicie odmiennie niż wierzchołki paprotników, które jego zdaniem rosłyby według typu apikalnego.

Przegląd ten wykazuje, że różnice poglądów na sposób wzrostu korzenia, a w szczególności na udział komórek centrum konstrukcyjnego merystemu w rozwoju korzenia wystąpiły bardzo dawno. Znamienne jest przy tym, że w różny sposób interpretowano rolę komórek konstrukcyjnego centrum merystemu u tych samych gatunków i na podstawie tych samych klasycznych metod analizy układu komórkowego. Rolę komórek konstrukcyjnego centrum merystemu interpretowano różnie nawet u paprotników, u których układ komórkowy zebrany w kolejnych segmentach pozwala nie tylko na wnioskowanie o ich pochodzeniu, ale także sugeruje sposób i porządek różnicowania tych segmentów.

Łatwo zauważyć, że do wniosków o rozmieszczeniu wzrostu w merystemie, wysuwanych na podstawie budowy segmentowej, należy podchodzić ostrożnie. Budowa segmentowa korzeni nie daje bowiem zupełnie pewnych informacji o wzroście, tym bardziej, że wiemy bardzo niewiele o rytmice ich rozwoju. Budowa segmentowa korzeni pozwoliłaby wyciągnąć wnioski o rozmieszczeniu wzrostu w merystemie jedynie wówczas, gdybyśmy mieli informacje o tym, w jakich odstępach czasu kolejne segmenty byłyby wytwarzane.

Jednakże o roli komórek konstrukcyjnego centrum merystemu nie łatwo też moim zdaniem wnioskować na podstawie rozmieszczenia śladów pierwiastków radioaktywnych. Intensywne nagromadzenie się prekursorów radioaktywnych w komórce szczytowej paprotników wskazywałoby wprawdzie na jej aktywną rolę w produkcji nowych komórek, lecz wniosek ten trudno pogodzić z obserwacjami nad rozmieszczeniem mitoz.

Komórki konstrukcyjnego centrum merystemów wierzchołkowych korzeni roślin okrytonasiennych prekursorów radioaktywnych nie gromadzą. Wyniki uzyskane przy zastosowaniu prekursorów radioaktywnych pokrywają się tutaj z obserwacjami mitoz. Pokrywają się one także z wnioskami wysuwanymi na podstawie analizy wielkości jąderek. Jednakże pogląd o istnieniu u tych roślin nieczynnego centrum trudno pogodzić z organizacją segmentową stwierdzoną przeze mnie u *Cyperus* i *Juncus*. Podobieństwo segmentów *Cyperus* do segmentów paproci wymaga bowiem identycznego interpretowania ich u obu tych roślin. Ale wówczas małej aktywności rozwojowej należałoby wbrew poglądom Clowesa i Gifforda dopatrywać się także w komórce szczytowej paprotników.

*Katedra Anatomii i Cytologii Roślin UMCS Lublin*

#### BIBLIOGRAFIA

- Askenazy E., 1880, Ueber eine neue Methode, um die Vertheilung der Wachstumsintensität in wachsenden Theilen zu bestimmen. (Separat-Abdruck aus d. Verhandl. d. Naturhist.-Med. Vereins zu Heidelberg. N. S. II. Bd. 2. Heft.
- Brumfield R. T., 1943, Cell-lineage Studies in the root meristems by means of chromosome rearrangements induced by X-rays. *Am. J. Bot.* 30: 101—109.

- Buvat R., Geneves L., 1951, Sur l'inexistence des initiales axiales dans la racine d'*Allium cepa*, L. (Liliacées). *Compt. Rend. Acad. Sci. Paris.* 232: 1579—1581.
- Buvat R., Liard O., 1953a, Nouvelle constatation de l'inertie des sci-disant initiales axiales dans le méristème radicaire de *Triticum vulgare*. *Compt. Rend. Acad. Sci. Paris.* 236: 1193—1195.
- Buvat R., Liard O., 1953b, Interprétation nouvelle du fonctionnement de l'apex d'*Equisetum arvense* L. *Compt. Rend. Acad. Sci. Paris* 237: 88—90.
- Clowes F. A. L., 1950, Root apical meristems of *Fagus sylvatica*. *New Phytol.* 49: 248—268.
- Clowes F. A. L., 1953, The cytogenenerative centre in roots with broad columella. *New Phytol.* 52: 48—57.
- Clowes F. A. L., 1954, The promeristem and the minimal constructional centre in grass root apices. *New Phytol.* 53: 108—116.
- Clowes F. A. L., 1956a, Nucleic acids in root apical meristems of *Zea*. *New Phytol.* 55: 29—35.
- Clowes F. A. L., 1956b, Localization of nucleic acid synthesis in root meristems. *J. exp. Bot.* 7: 307—312.
- Clowes F. A. L., 1958a, Development of quiescent centres in root meristems. *New Phytol.* 57: 85—88.
- Clowes F. A. L., 1958b, Protein synthesis in root meristems. *J. exp. Bot.* 9: 229—238.
- Clowes F. A. L., 1959, Adenine incorporation and cell division in shoot apices. *New Phytol.* 58: 16—19.
- Clowes F. A. L., 1959b, Reorganization of root apical after irradiation. *Ann. Bot. N. S.* 23: 205—210.
- Clowes F. A. L., 1959c, Apical meristems of roots *Biol. Rev.* 34: 501—529.
- Clowes F. A. L., 1961, Apical meristems. Blackwell Scient. Publ. Oxford.
- Davidson D., 1961, Mechanisms of reorganization and cell repopulation in meristems in roots of *Vicia faba* following irradiation and Colchicine; From the Biology Division, Oak Ridge National Laboratory. (maszynopis).
- Erikson J., 1878, Ueber das Urmeristem der Dikotylen-Wurzeln. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 11: 380—436.
- Esau K., 1953, *Plant Anatomy*; J. Wiley a. sons, INC. New York.
- Goebel K., 1881, Ueber die Wachstumsintensität der Scheitezelle und der jüngsten Segmente. Von Dr. M. Westermaier. *Bot. Ztg.* 39: 838—840.
- Goebel K., 1882, Ueber das Wachstum von *Matzgeria furcata* und *Aneura*. *Arb. d. Bot. Inst. in Würzburg* 2: 285—290.
- Gifford E. M., 1960, Incorporation of  $H^3$ -thymidine into shoot and root apical of *Ceratopteris Thalictroides*. *Am. J. Bot.* 47: 834—837.
- Guttenberg H. von, 1940, Der primäre Bau der Angiospermen-wurzel; *Handb. d. Pflanzenanat.*, Berlin: Gebrüder Borntraeger.
- Guttenberg H. v., 1947, Studien über die Entwicklung des Wurzelvegetationspunktes der Dicotyledonen *Planta* 35: 360—396.
- Guttenberg H. v., Burmeister J., Brossell H. J., 1955, Studien über die Entwicklung des Wurzelvegetationspunktes der Dicotyledonen, II. *Planta* 46: 179—222.
- Guttenberg H. v., Heydel H. R., Pankow H., 1954a, Embryologische Studien an Monokotyledonen. I. Die Entstehung der Primärwurzel bei *Poa annua* L. *Flora.* 141: 298—311.
- Guttenberg H. v., Heydel H. R., Pankow H., 1954b, Embryologische Studien an Monokotyledonen. II. Die Entwicklung des Embryos von *Allium giganteum* RGL. *Gloria* 141: 476—500.
- Guttenberg H. v., und Mitarbeiter, 1957, Embryologische und Histogenetische Untersuchungen an Monokotyledonene. *Botanische Studien*, Heft 7.
- Guttenberg H. v., 1960, Grundzüge der Histogenese Höherer Pflanzen. Gebrüder Borntraeger—Berlin.
- Haberlandt G., 1918, *Physiologische Pflanzenanatomie*. Leipzig. str. 74—87.
- Hageman R., 1956, Untersuchungen über die Mitosenhäufigkeit in Gerstenwurzeln. *Die Kulturpflanze.* 4: 46—82.
- Hageman R., 1957, Anatomische Untersuchungen an Gerstenwurzeln. *Die Kulturpflanze* 5: 75—107.
- Hejnowicz Z., 1955, Growth Distribution and Cell Arrangement in Apical Meristems. *Acta Soc. Bot. Polon.* 24: 583—608.
- Hejnowicz Z., 1959, Growth and cell division in the apical meristem of wheat roots. *Physiol. Pant.* 12: 124—138.

- Hof A. C., 1898, Histologische Studien an Vegetationspunkten. Bot. Centralblatt. 76: 65—69; 113—118; 166—171; 221—226.
- Hofmeister W., 1851, Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung Hoherer Kryptogamen... Leipzig.
- Hofmeister W., 1867, Die Lehre von der Pflanzenzelle. Leipzig.
- Holle H. G., 1876, Ueber den Vegetationspunkt der Angiospermen-Wurzeln., insbesondere die Haubenbildung. Bot. Ztg. 34: 241—264.
- Janczewski E., 1874, Das Spitzenwachstum der Phanerogamenwurzeln. Bot. Ztg. 32: 113—127.
- Jensen W. A., 1955a, The histochemical localization of peroxidase in roots and its induction by indoleacetic acid. Plant Physiol. 30: 426—432.
- Jensen W. A., 1955b, A morphological and biochemical analysis of the early phases of cellular growth in the root tip of *Vicia faba*. Exptl. Cell. Research. 8: 506—522.
- Jensen W. A., 1956a, The cytochemical localization of acid phosphatase in root tip cells. Am. J. Bot. 43: 50—54.
- Jensen W. A., 1956b, On the distribution of nucleic acids in the root tip of *Vicia faba*. Exptl. Cell. Research. 10: 222—224.
- Jensen W. A., 1957, The incorporation of  $C^{14}$  adenine and  $C^{14}$  phenylalanine by developing root-tip cells. Proc. Nat. Acad. Sci. 43: 1038—1046.
- Jensen W. A., 1958a, The nucleic acid and protein content of root tip cells of *Vicia faba* and *Allium cepa*. Exptl. Cell Research 14: 575—583.
- Jensen W. A., 1958b, Carbohydrate content of the root tip cells of *Allium cepa*. Plant. Physiol. 33: 64—65.
- Jensen W. A., 1960, The composition of the developing primary wall in onion root tip cells. II. Cytochemical localization. Am. J. Bot. 47: 287—295.
- Jensen W. A., Ashton M., 1960, Composition of developing primary wall in onion root tip cells. I. Quantitative analyses. Plant. Physiol. 35: 313—323.
- Jensen W. A., Kavaljian L. G., 1956, The cytochemical localization of ascorbic acid in root tip cells. J. biophys. a. biochem. Cytol. 2: 87—92.
- Jensen W. A., Kavaljian L. H., 1958, An analysis of cell morphology and the periodicity of division in the root tip of *Allium cepa*. Am. J. Bot. 45: 365—372.
- Jensen W. A., Kavaljian L. G., Martinot S., 1960, The incorporation of  $H^3$ -thymidine by developing root tip cells. Exptl. Cell Research 20: 361—367.
- Kadej F., 1962, Interpretacja układu komórkowego w merystemach wierzchołkowych korzenia *Cyperus gracilis* L. v. *alternifolius*. Acta Soc. Bot. Pol. (w druku).
- Karsten H., 1847, Die Vegetationsorgane der Palmen. Berlin.
- Klein L., 1884, Vergleichende Untersuchungen ueber Organbildung und Wachstum am Vegetationspunkt dorsiventraler Farne. Bot. Zeit. 42: 577—587; 593—604; 609—615; 625—635; 641—649.
- Kroll G. H., 1912, Kritische Studie ueber die Verwertbarkeit der Wurzelhaubentypen fur die Entwicklungsgeschichte. Bot. Centralbl., Beihefte 28: 134—158.
- Nägeli C., 1845, Zeitschr. f. Wiss. Bot. 2: 123.
- Nägeli C., 1858, Ueber das Wachstum des Stammes und der Wurzel bei den Gefäßpflanzen. Beitr. z. Wiss. Bot. Erstes Heft.
- Nägeli C., Leitgeb H., 1867, Entstehung und Wachstum der Wurzeln. Beitr. zur Wissenschaftl. Bot. Heft 4: 73—160.
- Nemec B., 1897, Cytologická pozorování na vegetacních vrcholech rostlin. Vestnic Král'ceské Společnosti Nauk. V. Praze.
- Nemec B., 1905, Studien ueber die Regeneration. Berlin: Gebrüder Borntraeger.
- Prantl K., 1874, Untersuchungen ueber die Regeneration des Vegetationspunktes an Angiospermenwurzeln. Arb. Bot. Inst. Wurzburg, 1: 546—562.
- Pringsheim N., 1863, Zur Morphologie der *Salvinia natans*. Jahrb. f. wiss. Bot. 3: 484—541.
- Rosen F., 1896, Beiträge zur Kenntniss der Pflanzenzellen. III. Beitr. zur Biol. d. Pflanzen 7: 225—313.



- Rubideau G. S., Mericle L. W., 1953, The distribution of  $C^{14}$  in the root and shoot apices of young corn plants. *Plant Physiol.* 28: 329.
- Sachs J., 1872, Studien über das Längenwachstum der Wurzeln. Sitzung d. phys.-med. Gesellschaft in Würzburg. (Sonderdruck).
- Sachs J., 1872, Über das Wachstum der Haupt — und Nebenwurzeln. *Arb. d. Bot. Inst. in Würzburg* 1: 385—474.
- Sachs J., 1878, Ueber die Anordnung der Zellen in jüngsten Pflanzentheilen. *Arb. d. Bot. Inst. in Würzburg* 2: 46—104.
- Schuepp O., 1926, Meristeme; *Handb. d. Pflanzenanat.*, Berlin Gebrüder Borntraeger.
- Schwendener S., 1882, Über das Scheitelwachstum der Phanerogamen-Wurzeln. *Sitzber. Berl. Acad. Wiss.*: Berlin.
- Sisken J. E., 1959, The synthesis of nucleic acids and proteins in the nuclei of *Tradescantia* root tip. *Exptl. Cell Research* 16: 602—614.
- Trécul K., 1845, *Ann. d. sciences nat.*
- Wagner N., 1938, Wachstum und Teilung der Meristemzellen in Wurzelspitzen. *Planta* 27: 550—582.
- Wagner N., 1939—40, Über die Entwicklungsmechanik der Wurzelhaube und des Wurzelrippenmeristems. *Planta* 30: 21—66.
- Westermaier M., 1879—1881, Ueber die Wachstumsintensität der Scheitelzelle und der jüngsten Segmente. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 12: 439—472.