

WIESŁAW NOWAKOWSKI

HIPOTEZY DOTYCZĄCE MECHANIZMU DZIAŁANIA AUKSYN Z UWZGLĘDNIENIEM GOSPODARKI WODNEJ ROŚLIN

Począwszy od 1927 r., kiedy B. W. Went (1974) w Instytucie Botaniki na Uniwersytecie w Utrechcie wykazał, że wzrost komórek roślinnych uwarunkowany jest specyficznymi substancjami wzrostowymi, co doprowadziło do ustalenia struktury chemicznej auksyn przez B. Kögla w 1932 r., to nadal trwają badania nad mechanizmem działania auksyn w tkance roślinnej. Badania te idą w kierunku ustalenia pierwotnej reakcji działania auksyny, odpowiedzialnej za wzrost tkanki roślinnej.

W 1959 r. J. van Overbeek w ogłoszonej przez siebie teorii dotyczącej mechanizmu działania auksyn podał, że pierwotna reakcja działania auksyn na organizmy roślinne polega na zjawisku fizykochemicznym. Autor stwierdza, że w pierwszym etapie działania cząsteczka auksyny reaguje na powierzchni błon cytoplazmatycznych poprzez system wiązań wodorowych, spełniając rolę brakującego ogniwa, dostarczenie którego powoduje oscylację utworzonego układu. Powstanie układu oscylacyjnego wiązań wodorowych zmienia strukturę membran cytoplazmatycznych, w kierunku zwiększenia ich hydratacji, co z kolei oddziałuje na zmiany aktywności enzymów, odpowiedzialnych za reakcje metaboliczne komórki. Według J. S. Knypla (1961) twórcza idea teorii J. van Overbeeka sprowadza się do roli oscylującego systemu wiązań wodorowych w zmianie hydratacji substratu, będącego akceptorem auksyny, co ma swoje konsekwencje we wzroście tkanki roślinnej, poddanej działaniu substancji wzrostowej.

Nejfach (1973) oraz Robinson i współ. (1968) stwierdzają, że właściwości fizyko-chemiczne błon komórkowych są podstawą nie tylko integralności funkcjonowania organelli komórkowych, lecz również i mechanizmu działania hormonów, w którym doniosłą rolę odgrywa 3,5-AMP. Na rolę cyklicznego 3,5-AMP w indukcji hormonalnej u roślin zwracają uwagę m. in. doświadczenia wykonane przez Kamisaka (1972), który stwierdził, że cykliczny AMP stymuluje działanie auksyn we wzroście bulwy karczocha ogrodowego.

Według Thimann (1972) oraz Evans (1974), większość dotychczas ogłoszonych wyników badań, utożsamia mechanizm działania auksyn z ich wpływem na meta-

bolizm komórki, obejmujący takie procesy jak: zmiany stosunku ATP/ADP (Masuda i in. 1972), stymulację syntezy RNA i białek (Key 1964, 1969, Key i in. 1964, Pilet i in. 1967), wzrost aktywności enzymów (Davies i in. 1968, Pilet 1961). Pod wpływem działania auksyn zachodzą nie tylko zmiany procesów metabolicznych w tkance roślinnej, ale stwierdzono również ich wpływ na zmiany potencjałów membran komórkowych (Stolarek 1968). Auksyny powodują zwiększenie przepuszczalności dla wody oraz wzrost rozściągłości ścian komórkowych (Cleland i in. 1961, 1972, Thimann i in. 1955), stymulują ruchy protoplazmatyczne (Bonner i in. 1952, Booij i in. 1949), zwiększają przepływ jonów wodorowych przez membrany komórkowe (Barkley i in. 1973, Hager i in. 1971, Rayle 1973).

Współczesne poglądy dotyczące mechanizmu działania auksyn opierają się na podobieństwie reakcji auksyn oraz kwaśnego odczynu na wzrost. Evans (1974), Evans i in. (1971), Hager i in. (1971), Rayle i in. (1970), Rayle (1973) oraz Barkley i in. (1973) stwierdzili, że koloptyle i łodygi *Avena* oraz *Pisum* traktowane kwaśnym buforem w granicach pH 3 do 5 wykazują stymulację wzrostu podobną do optymalnego działania auksyny na wzrost.

Hager i in. (1971) oraz Rayle i Cleland (1970) sugerują, że IAA zmniejsza przepuszczalność membran cytoplazmatycznych dla jonów wodorowych, powodując przestrzenne rozdzielanie protonów po obu stronach błony. To przestrzenne rozdzielanie protonów po obu stronach błony, według teorii chemiosmotycznej Mitchella (1966) jest przyczyną syntezy ATP w procesie fosforylacji oksydacyjnej i fotosyntezy. Hager i in. (1971) przypuszczają, że IAA wiąże się z receptorami błony cytoplazmatycznej i działa jako efektor zależnej od ATP-azy pompy protonowej.

Evans (1974) w rozważaniach nad mechanizmem tzw. kwaśnego działania auksyn na ściany komórkowe podaje fakty, które podważają uniwersalność teorii kwaśnego działania auksyn na wzrost. A mianowicie w hypokotyli roślin dwuliściennych (słonecznik, groch) nie obserwuje się reakcji wzrostowej pod wpływem kwaśnego odczynu, ponadto kwaśny odczyn modyfikujący ściany komórkowe nie wpływa na zmiany turgoru komórki, na które działa auksyna. W tkankach roślin dwuliściennych zauważa się nieznaczną reakcję w działaniu auksyn na przepływ protonu przez membrany komórkowe. Evans (1974) przypuszcza, że jon H^+ jest przenośnikiem w działaniu auksyn na wzrost, ale zajmuje on tylko pewną część reakcji w mechanizmie działania auksyny.

Według Siniuchina i Stolarek (1962) mechanizm przekazywania informacji hormonalnej u roślin, polega również na procesach zachodzących w membranach komórkowych. Stolarek (1968, 1972) podaje, że w komórkach roślinnych istnieje bezpośrednia zależność między potencjałem membranowym a działaniem auksyn. Pierwotna reakcja działania auksyn polega na jej wpływie na regulację przepuszczalności plazmalemy, o czym donosi również Woodcock i Wilkins (1971). Stolarek (1968, 1972) na podstawie badań nad wpływem IAA na zmiany przepuszczalności wody w komórkach *Characeae*, mierzonej osmozą transkomórkową, wprowadzoną po raz pierwszy przez Kamiya i Tamizawę (1956), stwierdza że IAA zwiększa uwodnienie badanych komórek, o czym świadczy zwiększone przewodnictwo wody (Lp) do środka komórki. Autor sugeruje, że mechanizm działania IAA na gospodarkę

wodną roślin polega na ukierunkowanej zmianie przepuszczalności plazmalemy dla wody.

Na podstawie pomiarów oporności elektrycznej roztworów substancji dyfundujących z liści do wody, Chromiński (1971a) stwierdza, że IAA powoduje również obniżenie przepuszczalności błon plazmatycznych i ścian komórkowych dla wody w tkance pomidora.

Wodzicki (1969) w rozważaniach nad mechanizmem działania auksyn stwierdził, że rola auksyn w zmianach zachodzących w ścianie komórkowej i związane z tym większe pobieranie wody przez obniżenie ciśnienia osmotycznego komórki, jest jedną z najstarszych i chyba najbardziej interesujących hipotez wyjaśniających mechanizm działania auksyn w organizmie roślinnym.

Według Evenari (1962), Oppenheimera (1961), Maksimowa i in. (1944), Morizet i Robelin (1975), Stockera (1961) i Strebeyki (1957, 1959) warunki suszy glebowej modyfikują właściwości biochemiczne i fizykochemiczne protoplazmy i błony komórkowej, w kierunku zmniejszenia ich potencjału chemicznego wody. Maksimow i in. (1944) zwrócili uwagę na fizjologiczne i biochemiczne właściwości protoplazmy komórek roślinnych, poddanych stresowi wodnemu. Badania autorów wykazały, że u roślin pod wpływem suszy glebowej następuje zwiększenie przepuszczalności oraz zmniejszenie lepkości plazmy. Według Iljina (1957) silne odwodnienie komórek powoduje mechaniczne rozrywanie struktury protoplazmy, która może doprowadzić do zamierania całej tkanki roślinnej. Stocker (1961) stwierdza, że w protoplazmie komórki pod wpływem odwodnienia w czasie pierwszej fazy reakcji następują zniekształcenia wiązań siateczkowej struktury protoplazmy, głównie w micelach białkowych, co w konsekwencji doprowadza do zmniejszenia lepkości błony komórkowej. Oppenheimer (1961) podkreśla znaczenie nukleoproteidów i fosfolipidów występujących w błonie komórkowej w odporności roślin na suszę. Autor twierdzi, że nukleoproteidy wpływają na zmniejszenie denaturacji oraz hydrolizy białek konstytucyjnych w komórkach roślinnych.

W warunkach deficytu wodnego pod wpływem działania substancji wzrostowych następuje zmniejszenie potencjału wodnego w komórkach roślinnych, o czym donoszą m. in. badania przeprowadzone przez Cohen i Atsmon (1974) oraz Tal i Imber (1971), którzy badali wpływ kinetyny, IAA i ABA na potencjał wodny w hypokotyli ogórka i w korzeniach pomidora. Według autorów, ABA i IAA wpływa na obniżenie potencjału osmotycznego soku komórkowego w badanych tkankach, co jest przyczyną zwiększonego pobierania wody przez tkanki, traktowane substancjami wzrostowymi. Już w 1948 r. Lewitt, a następnie Hackett (1952), Hackett i Thimann (1952) oraz Commoner i in. (1943) stwierdzili wpływ auksyny na zwiększone pobieranie wody przez fragmenty tkanki bulw ziemniaka. Takaoki (cytat za Darbyshire 1971a) wykazał, że tylko słabe stężenie kwasu naftalenoctowego 10^{-8} M wpływa na zwiększoną absorpcję wody przez korzenie, natomiast stężenia wyższe od 10^{-7} M NAA hamują pobieranie wody. Również badania Kozinka (1966, 1967, 1968) dowiodły, że wysokie stężenia NAA i IAA, wynoszące 10^{-3} M, natychmiast działają hamująco na pobieranie wody przez system korzeniowy.

Hsiao (1973) podaje, że w warunkach stresu wodnego występuje wyrażana zależność pomiędzy działaniem substancji wzrostowych a gospodarką wodną roślin. Tezę o hormonalnej regulacji gospodarki wodnej roślin w warunkach stresu wodnego, poparły wyniki badań przeprowadzone m. in. przez Darbyshire (1971 a, b), Tal i Imber (1971), Wright i Hiron (1972), Larson (1963), Doley i Leyton (1968), Michniewicz i in. (1960, 1961), Chromiński (1971 a, b, 1972), Nowakowski (1971, 1973 a, b, c), Nowakowski i in. (1975).

Darbyshire (1971 a) w etiolowanych siewkach *Pisum sativum* w warunkach stresu osmotycznego (mannitol — 10 atm) stwierdził od 16% do 62% wzrost aktywności IAA-oksydazy, w stosunku do roślin kontrolnych. Ten sam autor wykazał ponadto, że zwiększenie aktywności IAA-oksydazy w liściach siewek pomidora następuje w miarę wzrastającego stresu wodnego od 2 do 16 atm. W warunkach deficytu wodnego obserwuje się zwiększoną aktywność IAA-oksydazy oraz równocześnie spada poziom endogennych auksyn (Darbyshire 1971 b). Podobną zależność obserwuje się w trakcie starzenia roślin, w czasie którego również stwierdza się zwiększoną aktywność IAA-oksydazy. Deficyt wodny wpływa na przyspieszenie procesu starzenia. Hartung i Witt (1968) stwierdzili zwiększenie zawartości endogennych auksyn u *Anastatica heriostachya* i *Helianthus annuus* w miarę wzrastającego uwilgotnienia gleby od 30%, 60% do 80% maksymalnej pojemności wodnej.

Larsen (1963) wykazał, że hamowanie wzrostu komórek naczyniowych w siewkach *Pisum resinosa* poddanych suszy, wynika z obniżonej syntezy auksyn w warunkach stresu wodnego. Podobnie, Doley i Leyton (1968) stwierdzili obniżenie zawartości auksyn w odciętych łodygach *Fraxinus excelsior*, poddanych stresowi wodnemu.

Wright i Hiron (1972), Zeevaart (1971) wykazali wzrost zawartości kwasu abscysynowego w tkance roślinnej w warunkach stresu wodnego. Simpson i Saunders (1972) stwierdzili, że w liściach *Pisum sativum* nie poddanych stresowi wodnemu, zawartość ABA wynosi 4,3 $\mu\text{g}/\text{kg}$ świeżej masy, natomiast u roślin w warunkach stresu wodnego zawartość ABA osiągnęła poziom 70 $\mu\text{g}/\text{kg}$ świeżej masy. Kwas abscysynowy uważany jest za inhibitora wzrostu, który oddziałuje na procesy starzenia i spoczynku u roślin. Ponadto ABA wpływa na obniżenie transpiracji, poprzez zamykanie aparatów szparkowych. Mansfield (1967) wykazał, że również syntetyczne auksyny, jak kwas 2-naftylooksyoctowy, kwas 1-naftylooctowy i 2,4-D wpływają na przemykanie aparatów szparkowych.

Michniewicz i in. (1960) oraz Chromiński (1968) stwierdzili, że w warunkach suszy glebowej, przy potencjale osmotycznym wyższym niż 5 atm, stosowane przedsiwennie substancje wzrostowe IAA, CCC, TIBA oraz giberelina wpływają na podwyższenie siły ssącej kiełkującego ziarna pszenicy oraz nasion pomidora. Chromiński (1971 a, b, 1972) stwierdził również, że IAA wpływa na obniżenie transpiracji oraz zmniejszenie stopnia rozwarcia aparatów szparkowych w liściach pomidora.

Doświadczenia laboratoryjno-wazonowe przeprowadzone przez Nowakowskiego (1971, 1973 a, b, c) i Nowakowskiego i Lubańską (1975) wykazały wyższe uwodnienie pędu, wzmoczone natężenie fotosyntezy, wyższą produktywność

transpiracji oraz zwiększenie siły ssącej kielkującego ziarna badanych zbóż jarych, pod wpływem działania IAA w warunkach suszy glebowej.

Hipoteza o hormonalnej regulacji gospodarki wodnej, w świetle współczesnych badań wydaje się słuszna dla organizmu roślinnego, chociaż w dalszym ciągu dokładny mechanizm działania auksyn na wzrost pozostaje niewyjaśniony (Chojnacka 1975). Warunki stresowe, jak np. kwaśny odczyn lub brak wody w środowisku, a może i inne warunki stresowe, stosowane w trakcie badania działania auksyn, mogą przyczynić się do odkrycia „utajonych” reakcji działania auksyn i może doprowadzą do całkowitego wyjaśnienia mechanizmu działania auksyn w organizmie roślinnym.

Cząsteczka wody wykazuje właściwości magnetyczno-elektryczne uwarunkowane przestrzenną budową, która poprzez m. in. wiązania wodorowe i siły van der Waalsa umożliwia jej szeroką reaktywność w układach biologicznych. Według Duval (1971) woda w stanie ciekłym występuje w postaci mieszaniny 18 związków (przynajmniej tyle na razie rozpoznanych). Cząsteczka wody wykazuje wiele anomalii stałych fizyko-chemicznych, które wynikają z różnorodnego układu jej atomów. Sedlak (1969) podaje, że cząsteczka wody jest najprostszym półprzewodnikiem biologicznym. Woda jest półprzewodnikiem o wyjątkowych właściwościach ustawicznej rekombinacji protonów i elektronów, które wykazują ogromną aktywność w reakcjach biologicznych. Duval (1971) twierdzi, że struktura i właściwości cząsteczki wody w stanie cieczy pozostają jeszcze ostatecznie nie poznane. Fakt ten oraz ogromna reaktywność cząsteczki wody w układach biologicznych, może również wpływać na trudności w badaniach nad mechanizmem auksyn, w którym cząsteczka wody wydaje odgrywać doniosłą rolę.

LITERATURA

- Barkley G. M., Leopold A. C., 1973. *Comparative effects of hydrogen ions, carbon dioxide, and auxin on pea stem segment elongation*. Plant Physiol. 52: 76—78.
- Bonner J., Bandurski R. S., 1952. *Studies of the physiology, pharmacology, and biochemistry of the auxin*. Ann. Rev. Plant Physiol. 3: 59—86.
- Booij H. L., Veldestra H., 1949. *Researches on plant growth regulators. XVI. The effect of plant growth substances on coacervates*. Biochim. Biophys. Acta 3: 242—259.
- Chojnacka D., 1975. *Regulatory wzrostu a gospodarka wodna roślin*. Wiad. Bot. 19 (4): 219—229.
- Chromiński A., 1971a. *Wpływ regulatorów wzrostu na gospodarkę wodną rośliny. Cz. I. Uwodnienie liści pomidorów traktowanych IAA, TIBA, GA i CCC w warunkach różnej wilgotności gleby*. Zesz. Nauk. UMK 29: 187—207.
- Chromiński A., 1971b. *Wpływ regulatorów wzrostu na gospodarkę wodną rośliny. Cz. II. Transpiracja i rozwarcie szparek nieuszkodzonych roślin pomidorów traktowanych IAA, TIBA, GA, CCC*. Zesz. Nauk. UMK 29: 209—228.
- Chromiński A., 1972. *Wpływ regulatorów wzrostu na gospodarkę wodną rośliny. Cz. III i IV. Transpiracja i rozwarcie szparek pozbawionych korzeni roślin pomidora traktowanych IAA, TIBA, GA i CCC. Wnioski końcowe*. Zesz. Nauk. UMK 30: 125—143.
- Cleland R. E., Burstrom H., 1961. *Theories of the auxin action on cellular elongation*. Encycl. Plant Physiol. 15: 807—811.

- Cleland R. E., Thompson W. F., Hughton F. M., Rayle D. L., 1972. *Macromolecule synthesis and water extensibility in relation to the mechanism of auxin-induced cell elongation*. Plant Growth Substances 1970. Ed. D. J. Carr, pp. 1—8.
- Cohen D., Atsmon D., 1972. *Measurements of water potentials and hormone transport associated with the growth of Cucumber hypocotyls*. Plant Growth Substances 1970. Ed. D. J. Carr, pp. 23—29.
- Commoner B., Fogel S., Muller W. H., 1943. *The mechanism of auxin action. The effect of auxin on water absorption by potato tuber tissue*. Amer. J. Bot. 30: 23—28.
- Darbyshire B., 1971a. *The effect of water stress in indoleacetic acid oxidase in pea plants*. Plant Physiol. 47: 65—67.
- Darbyshire B., 1971b. *Changes in indoleacetic acid oxidase activity associated with plant water potential*. Physiol. Plant. 25: 80—84.
- Davies E., MacLachlan G. A., 1968. *Effects of IAA on intracellular distribution of β -glucanase activities in the pea epicotyl*. Arch. Biochem. Biophys. 128: 595—600.
- Doley D., Leyton L., 1968. *Effect of growth regulation substances and water potential on the development of secondary xylem in Flaxinus*. New Phytol. 67: 579—594.
- Duval C., 1971. *L'eau. Ser. Que sais-je*. II ed. Press Univ. France.
- Evans M. L., Ray P. M., Reinhold L., 1971. *Induction of coleoptile elongation by carbone dioxide*. Plant Physiol. 47: 335—341.
- Evans M. L., 1974. *Rapid responses to plant hormones*. Ann. Rev. Plant Physiol. 25: 195—223.
- Evenari M., 1962. *Physiologie végétale et recherches sur la zone aride*. Acte du colloque de Paris, UNESCO, pp. 191—213.
- Hackett D. P., 1952. *The osmotic change during auxin induced water uptake by potato tissue*. Plant Physiol. 27: 279—292.
- Hackett D. P., Thimann K. V., 1952. *The nature of auxin-induced water uptake by potato tissue*. Amer. J. Bot. 39: 553—560.
- Hager A., Menzel H., Krauss A., 1971. *Experiments and hypothesis concerning the primary action of auxin in elongation growth*. Planta 100: 47—75.
- Hartung W., Witt J., 1968. *On the influence of soil moisture on the auxin content of Anastatica hierochuntica and Helianthus annuus*. Flora Abt. 157: 603—614.
- Hsiao T. C., 1973. *Plant responses to water stress*. Ann. Rev. Plant Physiol. 24: 519—570.
- Ilijin W. S., 1957. *Drought resistance in plant and physiological processes* Ann. Rev. Plant Physiol. 8: 237—274.
- Kamisaka S., 1972. *Auxin-induced growth of tuber of Jerusalem artichoke. VII. Effect of cyclic 3,5-adenosine monophosphate on the auxin-induced cell expansion growth*. Plant Growth Substances 1970. Ed. D. J. Carr, pp. 654—660.
- Kamiya N., Tamizawa M., 1956. *Studies of water permeability of a single-plant cell by means of trans-cellular osmosis*. Protopl. 46: 394—422.
- Key J. L., 1964. *Ribonucleic acid and protein synthesis as essential processes for cell elongation*. Plant Physiol. 39: 365—370.
- Key J. L., 1969. *Hormones and nucleic acid metabolism*. Ann. Rev. Plant Physiol. 20: 449—474.
- Key J. L., Shannon J. C., 1964. *Enhancement by auxin of ribonucleic acid synthesis in excised soybean hypocotyl tissue*. Plant Physiol. 39: 360—364.
- Knypl J. S., 1961. *Podstawowy mechanizm biologicznej aktywności auksyn. Teoria J. van Overbeeka*. Wiad. Botan. 5: 123—133.
- Kozinka V., 1966. *The effect of high concentration of growth substances on water uptake*. Biol. Plant. 8: 235—245.
- Kozinka V., 1967. *Water uptake during rapid changes of transpiration induced by the presence of high concentration of growth substances in root medium*. Biol. Plant. 9: 222—233.
- Kozinka V., 1968. *Water balance of plants during root application of high concentration of growth substances*. Biol. Plant. 10: 398—408.
- Larson P. R., 1963. *The indirect effect of drought on tracheid diameter in red pine*. For. Sci. 9: 52—62.

- Levitt J., 1948. *The role of active water absorption in auxin-induced water uptake by aerated potato discs.* Plant Physiol. 23: 505—515.
- Maksimow N. A., Możajewa L. W., 1944. *Wzrostnyje izmienenija kolloidnochimicznych swojstw rastitelnych kletok.* Dokl. AN SSSR 42: 236—240.
- Mansfield T. A., 1967. *Stomatal behavior following treatment with auxinlike substances and phenylmercuric acetate.* New Phytol. 66: 325—330.
- Masuda Y., Yamamoto R., Tanimoto E., 1972. *Auxin-induced changes in cell wall properties and growth of Avena coleoptiles and green pea epicotyls.* Plant Growth Substances 1970. Ed. D. J. Carr, pp. 17—22.
- Michniewicz M., Chromiński A., 1960. *Wpływ auksyn i gibereliny na odporność na suszę pszenicy w okresie kielkowania i wschodów.* Roczn. Nauk Rol. 81: 383—399.
- Michniewicz M., 1961. *Wpływ auksyny i gibereliny na intensywność transpiracji pomidorów.* Acta Soc. Bot. Pol. 30: 133—148.
- Mitchell P., 1966. *Chemiosmotic coupling in oxidative and photosynthetic phosphorylation.* Bio. Rev. 41: 445—502.
- Morizet J., Robelin M., 1975. *Evaluation de la poussée radicaire. Confrontation des résultats avec les données de la théorie osmotique. Calcul de la conductivité de la racine pour l'eau.* Ann. Agron. 26: 125—137.
- Nejfach S. A., 1973. *Mechanizmy integracji przemian komórkowych.* PWN, W-wa.
- Nowakowski W., 1971. *Wpływ IAA w warunkach różnej kapilarnej pojemności wodnej piasku na plon pszenicy jarej i jęczmienia jarego.* Hod. Rośl. Aklim. Nasien. 15: 177—187, 1971.
- Nowakowski W., 1973a. *Quelques remarques concernant l'action de l'IAA sur la transpiration examinée au premier stade végétatif du Triticum durum var. Oued Zenati 368.* Biul. Acad. Pol. Sc. 21: 165—169.
- Nowakowski W., 1973b. *Action de l'IAA sur la teneur en azote total et protéinique des graines de céréales cultivées à différent niveau de la capacité capillaire en eau.* Acta agrobot. 26: 89—95.
- Nowakowski W., 1973c. *Badania nad działaniem kwasu 3-indoliloctowego na plonowanie zbóż w warunkach niedostatku wody w glebie.* Zesz. Probl. Post. Nauk Rol. 140: 305—330.
- Nowakowski W., Lubańska G., 1975. *Wpływ IAA i GA₃ na natężenie fotosyntezy, oddychania i transpiracji siewek pszenicy jarej i kukurydzy w warunkach niedostatku wody w glebie.* Acta agrobot. 28: 79—87.
- Oppenheimer H. R., 1961. *L'adaptation à la sécheresse: le xerophytism. Echange hydrique des plantes en milieu aride ou semi-aride.* UNESCO, pp. 115—153.
- Overbeek J. van, 1959. *New theory on the primary mode of auxin action. IV Internat. Congress on Plant Growth Regulation.* New York, pp. 10—19.
- Pilet P. E., 1961. *L'action des auxines sur la croissance des cellules.* Encycl. Plant Physiol. 14: 784—806.
- Pilet P. E., Braun R., 1967. *The interrelation of RNA, auxin and auxinoxidases in lentil roots.* Physiol. Plant. 20: 870—878.
- Rayle D. L., Cleland R., 1970. *Enhancement of wall loosening and elongation by acid solution.* Plant Physiol. 46: 250—253.
- Rayle D. L., 1973. *Auxin-induced hydrogen-ion secretion in Avena coleoptiles and its implications.* Planta 114: 63—73.
- Sedlak Wł., 1969. *ABC elektromagnetycznej teorii życia.* Kosmos 2: 165—174.
- Simpson G. M., Saunders P. E., 1972. *Abscisic acid associated with wilting in dwarf and tall Pisum sativum.* Planta 102: 272—276.
- Siniuchin A. M., Stolarek J., 1962. *O przewodzeniu prądów czynnościowych przez wiązki przewodzące Cucurbita pepo.* Ann. UMCS ser. C 16: 215—228.
- Stocker O., 1961. *Les effets morphologiques et physiologiques du manque d'eau sur les plantes. Echanges hydriques des plantes en milieu aride ou semi-aride.* UNESCO, pp. 69—113.
- Stolarek J., 1968. *Ionic relation and electrophysiology of single cells of Characeae. IV. The effect of IAA on bioelectric potentials in single cells of Characeae.* Acta Soc. Bot. Pol. 37: 473—483.
- Stolarek J., 1972. *Niektóre aspekty transportu i zjawisk elektrofizjologicznych w komórkach roślinnych.* Rozpr. habil. UMCS Lublin.

- Strebejko P., 1959. *Znaczenie wody w produkcji roślinnej*. Hod. Rośl. Aklim. Nasien. 3: 407—414.
- Strebejko P., 1957. *Wahania zawartości wody w liściach roślin uprawnych jako wskaźnik i miara wahań bilansu wodnego*. Roczn. Nauk Rol. 79: 1—145.
- Tal M., Imber D., 1971. *Abnormal stomatal behavior and hormonal imbalance in Flacca, a wilted mutant of tomato. III. Hormonal effects on the water status in plant*. Plant Physiol. 47: 849—850.
- Thimann K. V., 1972. *The mode of action on auxin*. In: Plant Physiology, ed. F. C. Stewart, pp. 237—332.
- Thimann K. V., Samuel E. W., 1955. *The permeability of potato tissue to water*. Proc. Nat. Acad. Sc. US. 41: 1029—1034.
- Went F. W., 1974. *Reflection and speculations*. Ann. Rev. Plant Physiol. 25: 1—26.
- Wodzicki T., 1969. *Mechanizm działania regulatorów wzrostu roślin w świetle badań ostatnich lat*. Wiad. Botan. 13: 175—186.
- Woodcock A. E. R., Wilkins M. B., 1971. *The geoelectric effect in plant shoots. IV. Inter-relationship between growth, auxin concentration and electrical potentials in Zea coleoptiles*. J. Exp. Bot. 22: 521—525.
- Wright S. T. C., Hiron R. W. P., 1972. *The accumulation of abscisic acid in plants during wilting and under other stress conditions*. Plant Growth Substances 1970. Ed. D. J. Carr, pp. 291—298.
- Zeevaart J. A. D., 1971. *Abscisic acid content of spinach in relation to photoperiod and water stress*. Plant Physiol. 48: 86—90.

Adres autora:

Dr WIESŁAW NOWAKOWSKI

Instytut Ochrony Środowiska SGGW, ul. Nowoursynowska 166, 02-766 Warszawa.