

JACEK ZAKRZEWSKI

ROLA FITOHORMONÓW W KSYLOGENEZIE

Warunkiem aktywności kambium i różnicowania się drewna jest zarówno dopływ substancji żywieniowych jak i funkcjonowanie mechanizmu regulującego, w którym, jak wskazuje większość dotychczasowych badań, dominującą rolę odgrywają hormony roślinne.

Obszerna literatura dotycząca tych zagadnień omówiona została w szeregu prac przeglądowych [182, 88, 135, 196, 14, 28, 79, 169, 138, 154]. Pomimo nagromadzenia dużej ilości danych doświadczalnych w dalszym ciągu stosunkowo mało poznany jest mechanizm regulacji sezonowych zmian w aktywności kambium, różnicowania rocznego słoja na drewno wczesne i późne, a także dojrzewania z komórek tkanki kambialnej wyspecjalizowanych funkcjonalnie i tworzących określoną strukturę, różnych elementów drewna.

Wielu badaczy podkreślało ważną rolę jaką odgrywają czynniki żywieniowe w procesie tworzenia drewna [72, 80, 136, 47, 9, 92]. Badania Everta i Kozłowskiego [35] oraz Everta i in. [36] wskazują, że różnicowanie się normalnego ksylemu u topoli i klonu zależne jest od nieprzerwanego zaopatrzenia w asymilaty. Cukier obok auksyny jest czynnikiem koniecznym w procesie tworzenia drewna w odcinkach pędu wierzby [137] i sosny [206]. Różne węglowodany mogą wywoływać zróżnicowaną reakcję tkanki [6]. Jeffs i Northcote [67] zaobserwowali, że zorganizowana tkanka ksylemu tworzyła się w eksplantatach grochu w obecności dwusacharydów zawierających α -glikozydowy rodnik przy nieredukcyjnym końcu cząsteczki. Wszystkie inne badane cukry powodowały tworzenie się rozproszonych elementów przewodzących. Na stymulację tworzenia się drewna w eksplantatach karczocha najbardziej wpływała skrobia [105] a w izolowanych odcinkach pędu sosny, sacharoza [205].

Jakkolwiek w literaturze znane są przykłady indukcji ksylogenezy wyłącznie przez same cukry [27, 156], to jednak przeważająca liczba prac świadczy o tym, że rolę węglowodanów należy rozpatrywać jako niespecyficzną w aspekcie ich współdziałania z regulatorami wzrostu, a szczególnie z auksyną [203, 105]. Znane są także przykłady tworzenia się drewna bez dostarczania cukru, tylko pod wpływem regu-

latorów wzrostu [86], ale w tym przypadku nie można wykluczyć interakcji z endogennymi substancjami odżywczymi, które mogły występować w badanych tkankach.

Jednak w kulturach tkankowych ksylogeneza może zachodzić tylko przy obecności auksyny i węglowodanów [189, 188, 166, 39]. Według Wetmore i Riera [188] w obecności auksyny, przy niskim stężeniu sacharozy, w homogenym kalusie *Syringa* tworzyły się elementy ksylemu, zaś przy wysokiej koncentracji — elementy floemu. Pośrednie stężenia sacharozy wpływały na tworzenie się zarówno ksylemu, jak i floemu.

Obok żywieniowych funkcji węglowodanów, Doley i Leyton [32, 33] wskazują na zależność ksylogenezy od zmian potencjału wodnego środowiska spowodowanych osmotycznymi właściwościami cukrów.

Z wielu prac wiadomo, że różnicowanie pierwotnej i wtórnej tkanki przewodzącej pobudzone jest przez czynniki pochodzące z liści i pączków. Usunięcie tych organów poważnie redukuje tworzenie się ksylemu, a umieszczenie wierzchołków wzrostu pędów w homogenym kalusie powoduje różnicowanie się w nim tkanki waskularnej [158, 69, 15, 181, 60, 188, 179, 177, 178, 146, 147]. Główny i jak dotychczas niewyjaśniony problem dotyczący tworzenia się drewna związany jest z mechanizmem powstawania różnych typów komórek z pochodnych kambialnych. Zdaniem Shiningera [152] różnicowanie naczyń podlega innym czynnikom niż różnicowanie cewek i włókien. Autor ten stwierdził, że normalne różnicowanie ksylemu w pędach siewek *Xanthium* wymagało obecności rozwijających się liści lub dostarczania egzogennych regulatorów wzrostu. Usunięcie liści i pączków powodowało zatrzymanie różnicowania się włókien i cewek, przy nieprzerwanej produkcji pochodnych kambialnych, z których różnicowały się normalne, małe naczynia. Potencjalne włókna i cewki pozostawały cienkościennymi komórkami parenchymatycznymi. Procent komórek wytworzonych przez kambium, które rozwinęły się w naczynia był taki sam w roślinach nienaruszonych, dekapitowanych lub z pozostawionym jednym liściem. Rozwój pojedynczego liścia powodował stymulację równoczesnego tworzenia się włókien i cewek jedynie w czasie szybkiego wzrostu blaszki liściowej. Sugeruje to, że niedojrzałe liście dostarczają czynników do wydłużania komórek, tworzenia ściany wtórnej i lignifikacji potencjalnych cewek i włókien [152].

Hess i Sachs [55] wysunęli hipotezę, że z liści do kambium transportowany jest więcej niż jeden stymulator i że stymulatory te mogą się tworzyć w niejednakowych proporcjach w liściach o różnym wieku. Wykazali oni, że stymulatory produkowane przez liście młode i dojrzałe różnią się przynajmniej jednym komponentem. Poniżej młodych liści *Phaseolus vulgaris* tworzyło się wiele naczyń, natomiast pojedynczy dojrzały liść powodował tworzenie się dużej ilości ksylemu zawierającego w całości przeważnie włókna. W badaniach tych efekty spowodowane przez młode liście można było wywołać egzogenną auksyną, natomiast przez liście dojrzałe mieszaniną auksyny i gibereliny.

Whitmore i Jones [191] zaobserwowali, że inicjały kambialne u brzoskwiń porażonych wirusem jamkowatości łądygi były stosunkowo krótkie i różnicowały się na komórki parenchymatyczne zamiast na normalne elementy przewodzące.

Tkanka kambialna chorych drzew zawierała nienormalnie wiele giberelin a mało auksyny. Zjawisko podobne do wywoływanego przez chorobę było powodowane także przez podział na odcinki pędu kwasem giberelowym (GA_3). Natomiast normalny ksylem mógł się tworzyć po dodaniu auksyny kwasu-3-indoliloctowego (IAA). Autorzy ci sądzą, że zakłócona równowaga hormonalna może być odpowiedzialna za anatomiczną charakterystykę drewna chorych drzew.

Opisany powyżej efekt działania kwasu giberelowego jest zgodny z wynikami innych badań, w których wykazano, że dostarczenie samego GA_3 do pędów roślin drzewiastych stymulowało aktywność kambialną, ale nie wpływało na różnicowanie elementów ksylemu [184, 183, 32, 137, 153]. Różnicowanie drewna odbywało się wówczas gdy giberelina była stosowana razem z auksyną [184, 29, 30], lub wówczas, gdy była dostarczana do nienaruszonych roślin, w których endogenna auksyna mogła występować w dostatecznej ilości [11, 10, 1].

Synergizm, jaki istnieje między auksyną i kwasem giberelowym w stymulacji tworzenia się drewna, może dotyczyć wpływu gibereliny na transport auksyny. Wskazują na to badania Fielda [38], w których stwierdzono, że szybkość przemieszczania się znaczonego IAA w pędach wierzby wyraźnie zwiększała się po dostarczeniu GA_3 .

Aktywność kwasu giberelowego stwierdzono w licznych procesach fizjologicznych u wielu gatunków z rodzaju *Quercus* [96]. Michniewicz i Samek [104] stwierdzili synergistyczne współdziałanie IAA i GA_3 na wzrost siewek dębu szypułkowego. W badaniach tych autorów rośliny, którym dostarczano hormony charakteryzowały się szybszym wzrostem pędów i korzeni, były także grubsze i wyższe niż rośliny kontrolne. Obecność substancji giberelinopodobnych i auksyny w rozwijających się nasionach dębu stwierdził Michalski [100, 101, 102], a w rozwijających się pędach szczytowych Michalski i Krzysko [103].

Stymulujący wpływ kwasu giberelowego na tworzenie się drewna gatunków roślin iglastych jest zwykle nieznaczny [87, 37, 202]. Rośliny te są również mniej wrażliwe na działanie GA_3 pod względem stymulacji wzrostu wydłużeniowego pędów [114, 187, 81]. Kwas giberelowy nie stymuluje także wzrostu kalusa sosny zwyczajnej [145], hypokotyli sosny zwyczajnej [212], sosny czarnej [50] i świerka pospolitego [34].

Egzogenne cytokiny są konieczne do indukcji podziałów komórkowych w wielu kulturach *in vitro*, ale tworzenie tkanki waskularnej wymaga obecności nie tylko cytokinin, ale i auksyny [169]. Interakcje cytokinin z auksyną w morfogenezie drewna stwierdzono w kulturze kalusa korzeni *Pisum* i *Convolvulus*, kalusa pędu *Centaurea*, [167], kalusa soi [167, 40] kalusa tytoniu [8], w odcinkach korzenia grochu [168], w korowych eksplantatach korzenia grochu [124], w eksplantatach rdzenia sałaty [26]. Optymalne warunki do podziałów komórek kambialnych i różnicowania ksylemu w izolowanych korzeniach rzodkiewki [97, 170, 171] i rzepy [123] występują przy łącznym dostarczaniu do pożywki cytokininy, auksyny, sacharozy i inositolu. Wyłączenie którejkolwiek z tych substancji wpływało na obniżenie ilości tworzonego drewna.

Różne substancje zaliczane do grupy cytokinin charakteryzują się także różną

aktywnością w stymulacji tworzenia drewna. W procesie ksylogenezy w eksplantatach rdzenia sałaty, zeatyna w interakcji z auksyną okazała się bardziej skuteczna niż kinetyna [24]. Zdaniem Dalessandro i Robertsa [26] najbardziej aktywna jest zeatyna, następnie kinetyna i benzyladenina.

Stymulację aktywności podziałowej kambium i różnicowania drewna w pędach jabłoni, przez syntetyczne cytokininy w interakcji z auksyną stwierdzili Pieniążek i Jankiewicz [128, 129], Pieniążek [127], Pieniążek i Saniewski [130], a w pędach wierzby Robards i in. [137].

Jakkolwiek tworzenie elementów tkanki waskularnej może być indukowane przez same cytokininy, co zostało stwierdzone między innymi w izolowanych międzywęzłach grochu [162] lub w kulturach tkankowych zarodków ręcznika [155], to z drugiej strony proces ten mógł być wywołany bez dostarczenia cytokinin, tylko w obecności auksyny, np. w odcinkach pędu *Coleus* [39] czy w eksplantatach bulw karczocha [25]. Ponieważ z tkanek tych roślin wyizolowano jednak znaczne ilości substancji cytokininowych i auksyn [7, 119], fakty te mogłyby wskazywać na możliwość współdziałania endogennych i egzogennych, tych dwu grup regulatorów wzrostu.

Należy brać pod uwagę, że stymulacja procesu tworzenia drewna przez syntetyczne cytokininy w pędach roślin drzewiastych może być uzależniona od sezonowej wrażliwości tkanki kambialnej. Jak wykazały bowiem badania Hejnowicz i Tomaszewskiego [52] oraz Zajączkowskiego [206], synergistyczna interakcja kinetyny z IAA w stymulacji aktywności kambialnej i różnicowania drewna u sosny występowała jedynie w okresie wiosennym.

Hipotezę, że substancje z grupy cytokinin mogą uczestniczyć w regulacji procesu aktywności kambialnej i różnicowania elementów drewna wydają się potwierdzać także badania Zajączkowskiego i Wodzickiego [209], w których wykazano, że ekstrakt metanolowy z tkanki kambialnej i łyka pnia sosny pospolitej, dostarczony do pożywki razem z IAA powoduje wydłużanie czasu tworzenia i zwiększenie ilości powstającego drewna w kulturze izolowanych odcinków pędu sosny. Dalsze badania wykazały, że ekstrakt ten zawiera substancje o aktywności cytokininowej [207] oraz, że oczyszczone frakcje cytokinin wpływają na drewnienie cewek ksylemu sosny [83]. Według Kubowicz [84] sezonowe zmiany ilości substancji cytokininowych u sosny są skorelowane z sezonowymi wahaniami w intensywności tworzenia się drewna. Ponadto sezonowe zmiany zawartości naturalnych cytokinin w tkankach kilku gatunków drzew stwierdzili Hewett i Wareing [56, 57], van Staden [172, 173, 174, 175], Skene [157].

W regulacji procesów aktywności kambialnej i różnicowania ksylemu, oprócz stymulatorów mogą brać udział także inhibitory wzrostu. Występowanie substancji o charakterze inhibitorów stwierdzono w tkankach roślin drzewiastych w drugiej części sezonu wegetacyjnego [126, 44, 76, 78], a także u roślin poddanych warunkom doświadczalnym indukującym przejście w stan spoczynku [118, 126, 142, 90, 141, 31, 194, 195]. Wśród naturalnych inhibitorów wzrostu największą aktywnością odznacza się powszechnie występujący u roślin kwas abscysynowy (ABA) [121].

W badaniach związanych ze współdziałaniem różnych regulatorów wzrostu

w tworzeniu ksylemu najczęściej stosuje się znany inhibitor transportu auksyny — kwas 2,3,5-trójjodobenzoesowy (TIBA).

Morfologiczne zmiany w budowie drewna tworzonego w obecności TIBA stwierdziło szereg autorów [91, 21, 22, 109, 74, 52]. W badaniach tych obserwowano tworzenie się drewna reakcyjnego w pędach poniżej miejsca dostarczania TIBA. W świetle badań Wershinga i Baileya [186] Necesanego [112], oraz Casper-sona [16, 17], w których stwierdzono, że tworzenie się drewna reakcyjnego spowodowane było miejscowym dostarczaniem auksyny lub wytworzeniem poprzecznego gradientu tego hormonu w pędzie, wydaje się, że obserwowane efekty działania TIBA na budowę drewna są skutkiem wpływu tej substancji na mechanizm regulacji procesu tworzenia drewna, zależny od poziomu i rozmieszczenia auksyny w tkankach. Takie przypuszczenie wydaje się być zgodne z badaniami Moreya i Cronshawa [108], w których nie stwierdzono tworzenia się drewna reakcyjnego jeżeli do pędów, oprócz TIBA, była dostarczana auksyna. W innych badaniach [74, 107] obserwowano tworzenie się pod wpływem TIBA, wąskich, nieregularnych i zniekształconych naczyń. Zmniejszenie wielkości naczyń w pędach roślin poddanych działaniu TIBA obserwowali także Ghorashy [43] i Krause [82]. Z kolei Robnett i Morey [143] wykazali, że dostarczenie TIBA do siewek *Prosopis* powodowało zmniejszenie liczby tworzących się włókien połączone ze znacznym zwiększeniem ilości miększu drzewnego. Według Shiningera [153] kambium tworzy komórki mięksiszowe w warunkach niskiego poziomu auksyny. W dalszych badaniach na siewkach *Prosopis* stwierdzono, że zmiany w budowie anatomicznej drewna tworzącego się w obecności TIBA są podobne do zmian wywołanych przez inne inhibitory transportu auksyny [106, 144, 110]. Także tworzenie się drewna w obecności auksyny i cytokiny w wycinkach rdzenia sałaty było całkowicie hamowane po dodaniu TIBA do pożywki [140]. Siebers i Ladage [156] wykazali, że wysokie stężenie TIBA hamowało aktywność kambialną i różnicowanie ksylemu w hypokotylu *Ricinus*. Ponadto Thompson i Jacobs [165] stwierdzili, że 1% roztwór TIBA w lanolinie dostarczony na obrączkę wokół międzywęzła *Coleus*, powyżej zranienia, powodował zahamowanie regeneracji tkanki waskularnej, pomimo dostarczenia auksyny do pędu powyżej obrączki.

Wcześniejsze badania wykazały, że w obecności TIBA zmniejsza się ilość dyfuzyjnej auksyny w tkankach roślinnych [3, 23, 193]. W każdym przypadku wyniki badań były zgodne z hipotezą, że TIBA zmniejsza ilość endogennej auksyny dostępnej dla procesów różnicowania komórek. Mechanizm działania TIBA nie został dotychczas bliżej poznany, jednak zdaniem wielu badaczy, działanie tej substancji związane jest z hamowaniem polarnego transportu auksyny [85, 117, 51, 116, 19, 2, 73, 192]. Libbert [94] postuluje, że TIBA jest inhibitorem transportu wielu substancji, których przemieszczanie wymaga dostarczenia energii.

Wśród wielu poznanych dotychczas substancji wzrostowych główne znaczenie w procesach regulacji różnicowania komórek roślinnych przypisuje się auksynie. Na nadrzędną rolę tej substancji w regulacji morfogenezy drewna, wskazywały klasyczne już dziś badania, w których po odizolowaniu kambium od źródła natural-

nej auksyny (przez usunięcie wierzchołków wzrostu, bądź zaobrączkowanie łodygi) następowało zahamowanie aktywności kambium [158, 111, 69, 59, 180, 181]. Dostarczenie auksyny syntetycznej powodowało natomiast stymulację aktywności podziałowej kambium i różnicowanie pochodnych [132, 159, 48, 49, 186, 70, 41].

Stwierdzono również sezonowe zmiany aktywności endogennej auksyny w tkankach pni drzew [215, 4, 161]. Wyniki tych badań były podstawą do wysunięcia hipotezy, że sezonowe zmiany aktywności kambium i różnicowanie się słoja na drewno wczesne i późne regulowane są poprzez zmiany stężenia naturalnej auksyny w pniu [122, 182, 89, 91].

Na dominujący udział auksyny w regulacji procesu morfogenezy tkanki naczyniowej wskazywały też wyniki badań nad indukcją ksylogenezy *in vitro* [139, 24, 25, 26]. Wetmore i Rier [188] wykazali, że IAA dostarczony miejscowo do kalusa z *Fraxinus americana*, *Syringa vulgaris*, *Ligustrum vulgare*, *Salix purpurea*, *Parthenocissus tricuspidata* i *Helianthus tuberosus*, indukował tworzenie się „skupień” tkanki naczyniowej. Podobne wyniki otrzymali Jeffs i Northcote [66] przy użyciu kalusa *Phaseolus vulgaris* i *Camellia* oraz Wright i Northcote [203] w kalusie klonu.

Wodzicki [198] stwierdził jednak, że aktywność auksyny ekstrahowanej z regionu kambialnego pnia sosny pospolitej nie wykazuje wyraźnych zmian i jest wysoka w ciągu całego roku. Również Jenkins i Shepherd [68] stwierdzili u *Pinus radiata* jedynie niewielkie zmiany zawartości auksyny ekstrakcyjnej w czasie sezonu, wykazujące małą korelację ze wzrostem kambium. Dostarczanie do dekapitowanych pędów głównych sosny auksyny syntetycznej w paście lanolinowej wpływa na tworzenie się dużej ilości drewna w okresie wiosennym, natomiast późnym latem wpływ jest nieznaczny [202]. Zajączkowski [206] stwierdził, że jakkolwiek stymulacja aktywności kambialnej uwarunkowana jest stężeniem auksyny dostarczonej w pożywce, to jednak wrażliwość kambium na działanie tej samej koncentracji IAA zmienia się w ciągu sezonu i może być różna na różnych wysokościach pnia sosny.

Sezonowe zmiany wrażliwości kambium i różnicowania ksylemu na działanie tej samej ilości auksyny w kulturze odcinków pędu stwierdzono również u dębu, jesionu, lipy, klonu i wierzby [133]. W badaniach tych najczęściej drewna tworzyło się na wiosnę, a najmniej późnym latem i jesienią. Gatunki pierścieniowonaczyniowe (dąb, jesion) na wiosnę tworzyły drewno z dużymi naczyniami, podobnymi do naczyń drewna wczesnego, natomiast latem powstawały naczynia o niewielkiej średnicy, przypominające elementy przewodzące drewna późnego. Zróżnicowaną reakcję kambium na auksynę podawaną do dekapitowanych pędów *Fraxinus* w okresie wzrostu i w czasie spoczynku obserwowała już wcześniej Reinders-Gouwentak [134]. Zdaniem tej autorki w rozwoju kambium występują na przemian okresy autonomicznego spoczynku i zdolności do wzrostu, a stymulujący wpływ auksyny ujawnia się tylko po ustąpieniu spoczynku [135].

Od dawna wiadomo, że pędy roślin drzewiastych charakteryzują się polarnością odzwierciedlającą osiowe zróżnicowanie ciała rośliny, która utrzymuje się także w izolowanych odcinkach, co ujawnia się podczas regeneracji korzeni i korony [176]. Wysoką autonomiczną polarność przejawia tkanka kambialna, na co wska-

zują między innymi obserwacje zjawisk regeneracyjnych u roślin poddanych różnym zranieniom, dekapitacji, szczepieniom itp. [20, 13, 148, 185, 53]. Z kolei głównym czynnikiem związanym z polarnością kambium może być auksyna, której obecność w regionie kambialnym stwierdziło szereg autorów [197, 190, 149, 120], ponieważ hormon ten jest aktywnie transportowany w kierunku od wierzchołka do podstawy pędu [93, 99, 98, 46, 42, 58].

Zgodnie z hipotezą, że bazipetalny transport endogennej auksyny tworzącej się w czasie rozwoju pączków jest stymulatorem inicjacji podziałów kambialnych na wiosnę [215, 160, 4], postulowano, że polarny transport auksyny w pędzie jest głównym elementem mechanizmu regulującego aktywność kambialną i różnicowanie się komórek pochodnych kambium [64, 52, 46, 164].

Rozległe badania nad rolą polarnego transportu auksyny w tworzeniu ksylemu zostały wykonane w laboratorium Jacobsa [60, 61, 62, 63, 64, 65]. Wykazały one, że brak auksyny transportowanej z liści jest czynnikiem ograniczającym regenerację ksylemu w pędach *Coleus*. Regeneracja ksylemu była ściśle skorelowana z transportem auksyny z liści powyżej zranienia. Transport auksyny z liści poniżej zranienia nie miał wpływu na regenerację. Zależność między kierunkiem transportu auksyny a regeneracją ksylemu następowała również w przypadku obciążenia blaszek liściowych i dostarczenia powyżej miejsca zranienia auksyny syntetycznej. Także Balatínecz i Farrar [5] stwierdzili, że podanie auksyny w paście lanolinowej na miejsce zranienia odcinków pędu kilku gatunków roślin drzewiastych powodowało indukcję tworzenia się drewna tylko w kierunku bazipetalnym od miejsca dostarczenia hormonu. Podobnie u sosny, obrączkowanie lub obcięcie korony drzewa, powodowało obniżenie poziomu auksyny jak też zahamowanie aktywności podziałowej kambium [199]. Także tworzenie się drewna w izolowanych odcinkach pędu sosny było uzależnione od kierunku dostarczenia IAA do odcinków pędu [208]. Doświadczenia innych autorów, w których auksynę dostarczano bocznie do strefy kambialnej [12, 184, 146], lub badano wpływ zranienia pędu na tworzenie się drewna [113, 71, 75, 163] wskazują także na konieczność uwzględnienia czynników warunkujących polarny transport auksyny w badaniach mechanizmu regulacji różnicowania drewna.

Niektóre doświadczenia dotyczące polarnego transportu auksyny wskazują na możliwość oscylacyjno-falowego charakteru tego procesu u roślin [115, 45, 54, 131, 150, 151, 210]. Wyniki tych badań stanowiły podstawę do opracowania modelu mechanizmu regulacji procesów wzrostu i różnicowania roślin, w których decydującą rolę spełnia oscylacyjno-falowy charakter polarnego transportu auksyny [211]. Długość fali jest wielokrotnie większa niż długość komórek w strefie kambialnej badanych gatunków drzew [201, 200, 213], co wskazuje na istnienie ponadkomórkowego systemu oscylacyjnego, który tworzy pole morfogenetyczne w tkance pędu. Dostarczenie IAA do apikalnego końca pędu, szczególnie w czasie wiosennej inicjacji aktywności kambialnej, powoduje wzrost amplitudy fali auksyny. Inhibitory polarnego transportu auksyny — kwas 2,3,5-trójodobenzoesowy i kwas abscysynowy [18, 95] — powodują wygaszanie fali auksynowej, natomiast zeatyna i kwas gibberelowy całkowicie odwracają efekt inhibitorów i przywracają falowy charakter bazipetalnego

wpływu auksyny ze strefy kambialnej. Modulujący wpływ fitohormonów jest przemieszczany wzdłuż pędów przynajmniej 5 do 8 razy szybciej niż znana prędkość polarnego transportu molekuł auksyny.

Fakty te mogą być interpretowane jako dowody na istnienie apikalnej kontroli pól morfogenetycznych występujących w obszarze tworzenia się drewna, poprzez wpływ na ponadkomórkowy system połączonych oscylatorów w tkance. Jako czynniki kształtowania się takich pól można by traktować fitohormony przyjmując, że są one nośnikami odpowiedniej informacji morfogenetycznej dostarczanej do poszczególnych komórek.

Z przedstawionego powyżej przeglądu literatury wynika, że auksyna odgrywa dominującą rolę w procesie morfogenezy drewna, jednakże wpływ auksyny może być modyfikowany przez regulatory wzrostu typu cytokinin, giberelin, inhibitorów a także czynniki żywieniowe. Na podkreślenie zasługuje fakt, że auksyna działa zarówno na stymulację aktywności kambialnej, jak i na różnicowanie elementów drewna. O ile wpływ na podziały komórek kambialnych nie jest prawdopodobnie specyficzną funkcją działania auksyny, ponieważ można je pobudzić innymi czynnikami (np. kwasem giberelowym), to jednak różnicowanie ksylemu wydaje się podlegać mechanizmowi, w którym kluczową rolę odgrywa ten hormon.

LITERATURA

- [1] Ahuja M. R., Doering G. R. 1967. Effect of gibberellic acid on genetically controlled tumor formation and vascularization in tomato. *Nature* 216, 800—801.
- [2] Audus L. J., Bakhsh J. K. 1961. On the adaptation of pea roots to auxin and auxin homologues. W: *Plant growth regulation*, (ed.) R. M. Klein, 109—126. Ames: Iowa State University Press.
- [3] Audus L. J., Thresh R. 1956. The effects of synthetic growthregulator treatments on the levels of free endogenous growth substances in plants. *Ann. Bot. N. S.* 20, 439—459.
- [4] 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. Bot.* 24, 51—58.
- [5] Balatinez J. J., Farrar J. L. 1966. Pattern of renewed cambial activity in relation to exogenous auxin in detached woody shoots. *Can. J. Bot.* 44, 1108—1109.
- [6] Ball E. 1955. Studies on the nutrition of the callus culture of *Sequoia sempervirens*. *Ann. Biol.* 31, 281—305.
- [7] Banko T. J., Roberts L. W., Boe A. A. 1976. The detection of cytokinin in xylem exudate of *Coleus blumei* Benth, by the induction of xylogenesis in pith parenchyma explants of *Lactuca sativa* L. *Ann. Bot.* 40, 651—654.
- [8] Bergmann L. 1964. Der Einfluss von Kinetin auf die Ligninbildung und Differenzierung in Gewebekulturen von *Nicotiana tabacum*. *Planta* 62, 221—254.
- [9] Beslow D. T., Rier J. P. 1969. Sucrose concentration and xylem regeneration in *Coleus internodes in vitro*. *Plant Cell Physiol.* 10, 69—77.
- [10] Bostrack J. M., Struckmeyer B. E. 1967. Effect of gibberellic acid on the growth and anatomy of *Coleus blumei*, *Antirrhinum majus* and *Salvia splendens*. *New Phytol.* 66, 539—544.
- [11] Bradley M. V., Crane J. C. 1957. Gibberellin-stimulated cambial activity in stems of apricot spur shoots. *Science* 126, 972—973.
- [12] Brown A. B. 1937. Activity of the vascular cambium in relation to wounding in the balsam poplar, *Populus balsamifera* L. *Can. J. Res. C.* 15, 7—31.
- [13] Brown A. B., Cormack R. G. H. 1937. Stimulation of cambial activity, locally in the region of application at a distance in relation to a wound, by means of heteroauxin, *Can. J. Res. C.* 15, 433.

- [14] Brown C. L. 1970. Physiology of wood formation in conifers. *Wood Sci.* 3, 8—22.
- [15] Camus G. 1949. Recherches sur le rôle des bourgeons dans les phénomènes de morphogénèse. *Rev. Cytol. et Biol. Veg.* 9, 1—199.
- [16] Casperson G. 1965. Über endogene Faktoren der Reaktionsholzbildung. I. Mitt. Wüchsstoffapplikation and Kastanielepipikotylen. *Planta (Berlin)* 64, 225—240.
- [17] Casperson G. 1968. Wirkung von Wuchs- und Hemmstoffen auf die Kambiumtätigkeit und Reaktionsholzbildung. *Physiol. Plant.* 21, 1312—1321.
- [18] Chang Y. P., Jacobs W. P. 1973. The regulation of abscission and IAA by senescence factor and abscisic acid. *Am. J. Bot.* 60: 10—16.
- [19] Christie A. E., Leopold A. C. 1965. On the manner of triiodobenzoic acid inhibition of auxin transport. *Plant Cell Physiol.* 6, 337—345.
- [20] Colquhoun T. T. 1929. Polarity in *Casuarina paludosa*. *Trans. Proc. R. Soc. South Aust.* 53, 353—358.
- [21] Cronshaw J., Morey P. R. 1965. Induction of tension wood by 2,3,5-triiodobenzoic acid. *Nature (London)* 205, 816—818.
- [22] Cronshaw J., Morey P. R. 1968. The effect of plant growth substances on the development of tension wood in horizontally inclined stems of *Acer rubrum* seedlings. *Protoplasma* 65, 379—391.
- [23] Cummings B. G. 1959. The control of growth and development in red clover (*Trifolium pratense* L.) *Can. J. Bot.* 37, 1049—1054.
- [24] Dalessandro G. 1973a. Hormonal control of xylogenesis in pith parenchyma explants of *Lactuca*. *Ann. Bot.* 37, 375—382.
- [25] Dalessandro G. 1973b. Interaction of auxin, cytokinin and gibberellin on cell division and xylem differentiation in cultured explants of Jerusalem artichoke. *Plant. Cell Physiol.* 14, 1167—1176.
- [26] Dalessandro G., Roberts L. W. 1971. Induction of xylogenesis in pith parenchyma explants of *Lactuca*. *Am. J. Bot.* 58, 378—385.
- [27] De Maggio A. E. 1972. Induced vascular tissue differentiation in fern gametophytes. *Bot. Gaz.* 133, 311—317.
- [28] Denne M. P. 1970. Xylem development in conifers. W: Physiology of Tree Crops. (red. L. C. Luckwill, C. V. Cutting.) Academic Press, New York, 83—96.
- [29] Digby J., Wareing P. F. 1966a. The effect of applied growth hormones on cambial division and the differentiation of the cambial derivatives. *Ann. Bot.* 30, 539—548.
- [30] Digby J., Wareing P. F. 1966b. The effect of growth hormones on cell division and expansion in liquid suspension cultures of *Acer pseudoplatanus*. *J. Exp. Bot.* 17, 718.
- [31] Digby J., Wareing P. F. 1966c. The relationship between endogenous hormone levels in the plant and seasonal aspects of cambial activity. *Ann. Bot.* 30, 607—622.
- [32] Doley D., Leyton L. 1968. Effects of growth regulating substances and water potential on the development of secondary xylem in *Fraxinus*. *New Phytol.* 67, 579—594.
- [33] Doley D., Leyton L. 1970. Effects of growth regulating substances and water potential on the development of wound callus in *Fraxinus*. *New Phytol.* 69, 87—102.
- [34] Dunberg A. 1974. Occurrence of gibberellin-like substances in Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.) and their possible relation to growth and flowering. *Stud. For. Suec.* 111, 5—62.
- [35] Evert R. F., Kozłowski T. T. 1967. Effect of isolation of bark on cambial activity and development of xylem and phloem in trembling aspen. *Am. J. Bot.* 54, 1045—1054.
- [36] Evert R. F., Kozłowski T. T., Davis J. D. 1972. Influence of phloem blockage on cambial growth of sugar maple. *Am. J. Bot.* 59, 632—641.
- [37] Farrar J. L., Fan W. 1970. Response of decapitated Jack pine seedlings to indole acetic acid and gibberellic acid. *Proc. 1-st North. Am. Conf. on Forest Biol. Mich. St. Univ.*
- [38] Field R. J. 1973. The effect of gibberellic acid, kinetin and indolylacetic acid on the growth regulators in willow stems. *New Phytol.* 72, 471—478.
- [39] Fosket D. E., Roberts L. W. 1964. Induction of wound-xylem differentiation in isolated *Coleus* stem segments *in vitro*. *Am. J. Bot.* 51, 19—25.
- [40] Fosket D. E., Torrey J. G. 1969. Hormonal control of cell proliferation and xylem differentiation in cultured tissues of *Glycine max.* var. Biloxi. *Plant Physiol.* 44, 871—880.

- [41] Fraser D. A. 1949. Production of spring wood with β -indole acetic acid (heteroauxin). *Nature* (London) 164, 542.
- [42] Fulford R. M., Quinlan J. D., Lacey H. J., Barlow H. W. B. 1968. The acropetal movement of growth substances from young leaves on woody shoots. W: *Biochemistry and Physiology of Plant Growth Substances*. (eds.) F. Wightman and G. Setterfield. 1187—1203. Runge Press. Ottawa. (Proc. Sixth Int. Conf. on Plant Growth Substances, Carleton Univ., Ottawa, July 1967).
- [43] Ghorashy S. R. 1967. Effects of 2,3,5-tri-iodobenzoic acid on the anatomy of *Glycine max* (L.) Merrill. Ph.D. thesis University of Nebraska, Lincoln. 108.
- [44] Giertych M., Forward D. F. 1966. Growth regulator changes in relation to growth and development of *Pinus resinosa* Ait. *Canad. J. Bot.* 44; 717—783.
- [45] Goldsmith M. H. M. 1967. Movement of pulses of labeled auxin in corn coleoptiles. *Plant Physiol.* 42, 258—263.
- [46] Goldsmith M. H. M. 1969. Transport of plant growth regulators. W: *Physiology of Plant Growth and Development* (ed.) M. B. Wilkins. McGraw-Hill, London, 127—162.
- [47] Gordon J. C., Larson P. R. 1968. The seasonal course of photosynthesis, respiration and distribution of ^{14}C in young *Pinus resinosa* trees as related to wood formation. *Plant Physiol.* 43, 1617—1624.
- [48] Gouwentak C. A. 1936. Kambiumtätigkeit und Wuchsstoff. I. Meded. Landbouwhoges. Wageningen 40, 1—23.
- [49] Gouwentak C. A., Mass M. I. 1940. Kambiumtätigkeit und Wuchsstoff. II. Meded. Landbouwhoges. Wageningen 44, 1—16.
- [50] Hashizume H. 1965. A method for auxin measurement using pine hypocotyl sections. *J. Japan Forest Soc.* 47, 304—312.
- [51] Hay J. R. 1956. The effect of 2,4-D and 2,3,5-triiodobenzoic acid on the transport of indoleacetic acid. *Plant Physiol* 31, 118—120.
- [52] Hejnowicz A., Tomaszewski M. 1969. Growth regulators and wood formation in *Pinus silvestris*. *Physiol. Plant.* 22, 984—992.
- [53] Hejnowicz Z. 1963. Udział wzrostu intruzywnego w procesie zrastania się miazgi po poprzecznym nacięciu u modrzewia. *Acta. Soc. Bot. Pol.* 32, 625—630.
- [54] Hertel R., Flory R. 1968. Auxin movement in corn coleoptiles. *Planta* 82, 123—144.
- [55] Hess T., Sachs T. 1972. The influence of a mature leaf on xylem differentiation. *New Phytol.* 71, 903—914.
- [56] Hewett E. W., Wareing P. F. 1973a. Cytokinins in *Populus X robusta*: changes during chilling and bud burst. *Physiol. Plant.* 28, 393—399.
- [57] Hewett E. W., Wareing P. F. 1973b. Cytokinins in *Populus X robusta*: qualitative changes during development. *Physiol. Plant.* 29, 386—389.
- [58] Hollis C. A. Tepper H. B. 1971. Auxin transport within intact dormant and active white ash shoots. *Plant Physiol.* 48, 146—149.
- [59] Huber B. 1948. Physiologie der Rindenschälung bei Fichte und Eichen. *Forstwiss. Centbl.* 67, 129—164.
- [60] Jacobs W. P. 1952. The role of auxin in differentiation of xylem around a wound. *Am. J. Bot.* 39, 301—309.
- [61] Jacobs W. P. 1954. Acropetal auxin transport and xylem regeneration—a quantitative study. *Am. Nat.* 88, 327—337.
- [62] Jacobs W. P. 1956. Internal factors controlling cell differentiation in the flowering plants. *Am. Nat.* 90, 163—169.
- [63] Jacobs W. P. 1959. What substance normally controls a given biological process? I. Formulation of some rules. *Develop. Biol.* 1, 527—533.
- [64] Jacobs W. P. 1961. Auxin as a limiting factor in the differentiation of plant tissue. *Recent Advances in Botany*. Published by the University of Toronto Press. Canada, 786—790.
- [65] Jacobs W. P., Morrow I. B. 1957. A quantitative study of xylem development in the vegetative shoot apex of *Coleus*. *Am. J. Bot.* 44, 823—842.

- [66] Jeffs R. A., Northcote D. H. 1966. Experimental induction of vascular tissue in an undifferentiated plant callus. *Biochem. J.* 101, 146—152.
- [67] Jeffs R. A., Northcote D. H. 1967. The influence of indol-3-yl-acetic acid and sugar on the pattern of induced differentiation in plant tissue cultures. *J. Cell Sci.* 2, 77—78.
- [68] Jenkins P. A., Shepherd K. R. 1974. Seasonal changes in levels of indole-acetic acid and abscisic acid in stem tissues of *Pinus radiata*. *New Zealand. J. For. Sci.* 4, 511—519.
- [69] Jost L. 1940. Physiologie der Gefäßbildung. *Z. Bot.* 35, 114—150.
- [70] Jost L. 1942. Über Gefäßbrücken. *Z. Bot.* 38, 161—215.
- [71] Kaan Albest A. von (1934). Anatomische und physiologische Untersuchungen über die Entstehung von Siebröhrenverbindungen. *Z. Bot.* 27, 1—94.
- [72] Karstens W. H. K., de Meester-Manger Cats V. 1960. The cultivation of plant tissues *in vitro* with starch as a source of carbon. *Acta Bot. Neerl.* 9, 263—274.
- [73] Keitt G. W., Baker R. A. 1966. Auxin activity of substituted benzoic acids and their effect on polar auxin transport. *Plant Physiol.* 41, 1561—1569.
- [74] Kennedy R. W., Farrar J. L. 1965. Induction of tension wood with the anti-auxin 2,3,5-triiodobenzoic acid. *Nature (London)*, 208, 406—407.
- [75] Kirschner H., Sachs T., Fahn A. 1971. Secondary xylem reorientation as a special case of vascular tissue differentiation. *Israel. J. Bot.* 20, 184—198.
- [76] Kopcewicz J. 1970. Seasonal changes of auxin-like substances and growth inhibitors in the apical meristems of pine (*Pinus silvestris* L.). *Zeszyty Naukowe U. M. K. w Toruniu*, z. 23, *Biologia* 13, 123—130.
- [77] Kopcewicz J., Michniewicz M., Kriesel K. 1967. Dynamics of gibberellin-like substances and growth inhibitors in pine (*Pinus silvestris* L.) and larch (*Larix decidua* Mill.) in relation to age and season. *Bull. Acad. Pol. Sci., ser. biol.* 15, 427—433.
- [78] Kopcewicz J., Michniewicz M., Kriesel K. 1970. Auxin and growth inhibitors in pine (*Pinus silvestris* L.) and larch-trees (*Larix decidua* Mill.) of different age. *Zeszyty Naukowe U. M. K. w Toruniu* z. 23, *Biologia* 13, 139—146.
- [79] Kozłowski T. T. 1971. *Growth and Development of Trees*. vol. 2. Cambial growth, root growth and reproductive growth. Academic Press, New York.
- [80] Kozłowski T. T., Keller T. 1966. Food relations of woody plants. *Botan. Rew.* 32, 293.
- [81] Kraus J. F., Johansen R. W. 1960. A test of gibberellic acid on longleaf pine. *J. Forest.* 58, 194.
- [82] Krause B. F. 1971. Structural and histological studies of the cambium and shoot meristems of soybeans treated with 2,3,5-triiodobenzoic acid. *Am. J. Bot.* 58, 148—159.
- [83] Kubowicz B. D. 1978. Możliwość udziału naturalnych substancji o aktywności cytokinin w regulacji aktywności kambium i różnicowania cewek drewna wtórnego *Pinus silvestris* L. Praca doktorska, SGGW-AR, Warszawa.
- [84] Kubowicz B. D. 1979. The possible relation between cytokinins and secondary xylem formation in *Pinus silvestris*. *Acta Soc. Bot. Pol.* 2, 295—303.
- [85] Kuse G. 1953. Effect of 2, 3, 5-triiodobenzoic acid on the growth of lateral bud and on tropism of petiole. *Mem. Coll. Sci. Univ. Kyoto, Ser. B*, 20; 207—215.
- [86] La Motte C. E., Jacobs W. P. 1963. A role of auxin in phloem regeneration in *Coleus* internodes. *Develop. Biol.* 8, 80—98.
- [87] Larson P. R. 1960. A physiological consideration of the springwood-summerwood in red pine. *Forest Sci.* 6, 110—122.
- [88] Larson P. R. 1962a. Auxin gradients and the regulation of cambial activity. W: *Tree Growth*, (red.) T. T. Kozłowski; pp. 97—117. The Ronald Press, New York.
- [89] Larson P. R. 1962b. The indirect effect of photoperiod on tracheid diameter in *Pinus resinosa*. *Am. J. Bot.* 49, 132—137.
- [90] Larson P. R. 1963. The indirect effect of drought on tracheid diameter in red pine. *Forest. Sci.* 9, 52—62.
- [91] Larson P. R. 1964. Some indirect effect of environment on wood formation. W: *The Formation of Wood in Forest Trees*, (red.) M. H. Zimmermann, 345—365. Academic Press, New York.

- [92] Larson P. R. 1969. Incorporation of ^{14}C in developing walls of *Pinus resinosa* tracheids earlywood and latewood. *Holzforschung* 23 (1), 17—26.
- [93] Leopold A. C. 1961. The transport of auxin. W: *Encyclop. of Plant Physiology*, (red.) W. Ruhland vol. XIV, 671—682. Springer-Verlag, Berlin, Göttingen, Heidelberg.
- [94] Libbert W. 1959. Trijodobenzoesäure und die Stoffleitung bei höheren Pflanzen. *Planta* 53, 612—627.
- [95] Little C. H. A., 1975. Inhibition of cambial activity in *Abies balsamea* by internal water stress: role of abscisic acid. *Can. J. Bot.* 3041—3050.
- [96] Longman K. A., Coutis M. P. 1974. Physiology of the oak tree. W: *The British oak*. (red. M. G. Morris, F. H. Perring.) B. S. B. I., 194—221.
- [97] Loomis R. S., Torrey J. G. 1964. Chemical control of vascular cambium initiation in isolated radish roots. *Proc. Nat. Acad. Sci. (USA)* 52, 3—11.
- [98] Mc Cready C. C. 1966. Translocation of growth regulators. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 17, 283—194.
- [99] Mc Cready C. C., Jacobs W. P. 1963. Movement of growth regulators in plants. II. Polar transport of radioactivity from indoleacetic acid- (^{14}C) and 2, 4-dichlorophenoxyacetic acid (^{14}C) in petioles of *Phaseolus vulgaris*. *New. Phytol.* 62, 19—34.
- [100] Michalski L. 1968. Content of plant growth regulators in the developing seed of oak (*Quercus robur* L.) 1. Gibberellin-like substances. *Acta Soc. Bot. Pol.* 37, 541—546.
- [101] Michalski L. 1969. Content of plant growth regulators in the developing seeds of oak (*Quercus robur* L.) 2. Auxin-like substances. *Acta Soc. Bot. Pol.* 38, 157—163.
- [102] Michalski L. 1970. Plant growth regulators in oak (*Quercus robur* L.) seeds during their development. W: *Seed physiology of woody plants*. ed. S. Białobok and B. Suszka, Poznań.
- [103] Michalski L., Krzysko K. 1970. Seasonal changes in the dynamics of auxins and gibberellin-like substances during the development of the terminal buds of oak. *Proc. 3rd Symp. Plant. Growth Regulators*, Toruń, 147—152.
- [104] Michniewicz M., Samek T. 1968. Wpływ auksyny i gibereliny na wzrost siewek dębu szypułkowego. *Sylwan.* 55—61.
- [105] Minocha S. C., Halperin W. 1974. Hormones and metabolites which control tracheid differentiation, with or without concomitant effects on growth in cultured tuber tissue of *Helianthus tuberosus* L. *Planta* 116, 319—331.
- [106] Morey P. R. 1973. The effects of DPX-1840 on cambial cell differentiation. *Am. J. Bot.* 60 (suppl.) 11.
- [107] Morey P. R., Cronshaw J. 1966. Induced structural changes in cambial derivatives of *Ulmus americana*. *Protoplasma* 62, 76—85.
- [108] Morey P. R., Cronshaw J. 1968a. Developmental changes in the secondary xylem of *Acer rubrum* induced by various auxins and 2,3,5-tri-iodobenzoic acid. *Protoplasma* 65, 287—313.
- [109] Morey P. R., Cronshaw J. 1968b. Developmental changes in the secondary xylem of *Acer rubrum* induced by gibberellic acid and 2,3,5-tri-iodobenzoic acid. *Protoplasma* 65, 316—326.
- [110] Morey P. R., Dahl B. E. 1975. Histological and morphological effects of auxin transport inhibitors on honey mesquite. *Bot. Gaz.* 136, 274—280.
- [111] Münch E. 1938. Untersuchungen über die Harmonie der Baumgestalt. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 86, 581—673.
- [112] Nečasany V. 1958. Effect of β -indoleacetic acid on the formation of reaction wood. *Phyton (Vincente Lopez)*, 11, 117—127.
- [113] Neeff F. 1922. Über polares Wachstum von Pflanzenzellen. *Jb. wiss. Bot.* 61, 205—285.
- [114] Nelson T. C. 1957. Early responses of some southern tree species to gibberellic acid. *J. Forest.* 518—520.
- [115] Newman I. A. 1963. Electric potential and auxin translocation in *Avena*. *Aust. J. Biol. Sci.* 16, 629—646.
- [116] Niedergang-Kamien E., Leopold A. C. 1957. Inhibitors of polar auxin transport. *Physiol. Plant.* 10, 29—38.
- [117] Niedergang-Kamien E., Skoog F. 1956. Studies on polarity and auxin transport in plants. I. Modification of polarity and auxin transport by triiodobenzoic acid. *Physiol. Plant.* 9, 60—73.

- [118] Nitsch J. P. 1957. Growth responses of woody plants to photoperiodic stimuli. *Proc. Amer. Hort. Sci.* 70, 512—525.
- [119] Nitsch J. P., Nitsch C. 1960. Le problème de l'action des auxines sur la division cellulaire présence d'un cofacteur de division dans le tubercule de Topinambour. *Ann. Physiol. Vég.* 2, 261—268.
- [120] Nix L. E. Wodzicki T. J. 1974. The radial distribution and metabolism of IAA-¹⁴C in *Pinus echinata* stems in relation to wood formation. *Can. J. Bot.* 52, 1349—1355.
- [121] Okhuma K., Lyon J. L., Addicott F. T., Smith O. E. 1963. Abscisin II, and abscission accelerating substance from young cotton fruit. *Science* 142, 1592.
- [122] Oppenheimer H. R. 1945. Cambial wood production in stems of *Pinus halepensis*. *Palestine. J. Bot. Sci. R.* 5, 22—51.
- [123] Peterson R. L. 1973. Control of cambial activity in roots of turnip (*Brassica rapa*). *Can. J. Bot.* 51, 475—480.
- [124] Philips R., Torrey J. G. 1973. DNA synthesis, cell division and specific cytodifferentiation in cultured pea root cortical explants. *Develop. Biol.* 31, 336—347.
- [125] Philips J. D. J., Wareing P. F. 1958. Studies in dormancy of sycamore. I. Seasonal changes in the growth substance content in the shoot. *J. Exp. Bot.* 9, 350—365.
- [126] Phillips J. D. J., Wareing P. F. 1959. Studies in dormancy of Sycamore. II. The effects of daylight on the natural growth inhibitor content of the shoot. *J. Bot.* 10, 504—514.
- [127] Pieniżek J. 1968. The growth in vitro of isolated appleshoot tips from young seedlings on media containing growth regulators. *Bull. Acad. Pol. Sci., Ser. sci. biol.* 16, 179—183.
- [128] Pieniżek J., Jankiewicz L. S. 1966. Combined effect of naphthaleneacetic acid and 6-benzylaminopurine on bud development and on initiation of cambial activity in dormant apple seedlings. *Bull. Acad. Pol., Ser. sci. biol.* 14, 805—808.
- [129] Pieniżek J., Jankiewicz L. S. 1967. Initiation of cambial activity during dormancy due to naphthaleneacetic acid, 6-benzylaminopurine and gibberellin in the apple shoot. *Wiss. Zeitsch. Univ. Rostock Math. Naturwiss. Reihe, J.* 16, 4/5, 651—652.
- [130] Pieniżek J., Saniński M. 1968. The synergistic effect of benzyladenine and morphactin on cambial activity in apple shoots. *Bull. Acad. Pol. Sci., Ser. sci. biol.* 16, 381—384.
- [131] Polewoj W. W. 1972. Fizjologija i biochimija diejstwija auksina na rost rastitelnych kletok. *Mechanizmy Rieglatornych Processow. Trudy pietiergofskogo biologičeskogo instituta.* No. 21, 191—207. Izdat. Leningrad. Univ.
- [132] Priestley J. H., Scott L. J. 1936. A note upon summerwood production in the tree. *Proc. Leeds. Phil. Let. Soc. (Sci. sect.)* 3, 235—248.
- [133] Przykorska T. W. 1975. Próba zastosowania metody sterylnej kultury izolowanych odcinków pędu do badań różnicowania drewna drzew liściastych. *Praca magisterska. Wydział Leśny SGGW-AR.* Warszawa.
- [134] Reinders-Gouwentak C. A. 1941. Cambial activity as dependent on the presence of growth hormone and the nonresting condition of stems. *Proc. Ned. Akad. Wet. Amst.* 44, 654—662.
- [135] Reinders-Gouwentak C. A. 1965. Physiology of the cambium and other secondary meristems of the shoot. *Encyclop. of Plant Physiology, (red.) W. Ruhland, vol. XV/1,* 1076—1105. Springer-Verlag, Berlin, Göttingen, Heidelberg.
- [136] Rier J. P., Beslow D. T. 1967. Sucrose concentration and the differentiation of xylem in callus. *Bot. Gaz.* 128, 73—77.
- [137] Robards A. W., Davidson E., Kidwai P. 1969. Short-term effects of some chemicals on cambial activity. *J. Exp. Bot.* 20, 912—921.
- [138] Roberts L. W. 1976. Cytodifferentiation in Plants. *Xylogenesi as a Model System.* Cambridge Univ. Press., Cambridge, London, New York, Melbourne.
- [139] Roberts L. W., Baba S. 1970. Auxin and kinetin interaction during xylem differentiation. *Mem. Fac. Science, Kyoto Univ., Ser. Biol.* 3, 1—12.
- [140] Roberts L. W., Sankhla N. 1973. Inhibition of xylogenesi by morphactin in pith parenchyma explants of *Lactuca*. *Plant Cell Physiol.* 14, 521—530.
- [141] Robinson P. M., Wareing P. F. 1964. Chemical nature and biological properties of the inhibitorvarying with photoperiod in sycamore (*Acer pseudoplatanus*). *Physiol. Plant.* 17, 314—323.

- [142] Robinson P. M., Wareing P. F., Thomas T. H. 1963. Isolation of the inhibitor varying with photoperiod in *Acer pseudoplatanus*. Nature (London) 199, 874—876.
- [143] Robnett W. E., Morey P. R. 1973. Wood formation in Prosopis: effect of 2,4-D; 2,4,5-T and TIBA. Am. J. Bot. 60, 745—754.
- [144] Robnett W. E., Morey P. R. 1974. Effect of ethephon on mesquite and Huisache stem anatomy. Weed. Sci. 22, 280—284.
- [145] Rogozińska J. H. 1970. Culture of scots pine callus and its nutritional requirements. Acta Soc. Bot. Pol. 39, 151—160.
- [146] Sachs T. 1968. On the determination of the pattern of vascular tissues in peas. Ann. Bot. 32, 781—790.
- [147] Sachs T. 1969. Polarity and the induction of organized vascular tissues. Ann. Bot. 33, 263—275.
- [148] Sax K., Dickson A. Q. 1956. Phloem polarity in bark regeneration. J. Arnold Arbor. Harv. Univ. 37, 173—179.
- [149] Sheldrake A. R. 1971. Auxin in the cambium and its differentiating derivatives. J. Exp. Bot. 22, 735—740.
- [150] Shen-Miller J. 1973a. Rhythmicity in the basipetal transport of indoleacetic acid through coleoptiles. Plant Physiol. 51, 615—619.
- [151] Shen-Miller J. 1973b. Rhythmic differences in the basipetal movement of indoleacetic acid between separated upper and lower halves of geotropically stimulated corn coleoptiles. Plant Physiol. 52, 166—170.
- [152] Shiner T. L. 1970. The production and differentiation of secondary xylem in *Xanthium pennsylvanicum*. Am. J. Bot. 57, 769—781.
- [153] Shiner T. L. 1971. The regulation of cambial division and secondary xylem differentiation in *Xanthium* by auxins and gibberellins. Plant. Physiol. 47, 417—422.
- [154] Shiner T. L. 1979. The control of vascular development. Ann. Rev. Plant Physiol. 30, 313—337.
- [155] Siebers A. M. 1972. Vascular bundle differentiation and cambial development in cultured tissue blocks excised from the embryo of *Ricinus communis* L. Acta Bot. Neerl. 21, 327—342.
- [156] Siebers A. M., Ladage C. A. 1973. Factors controlling cambial development in the hypocotyl of *Ricinus communis* L. Acta Bot. Neerl. 22, 416—432.
- [157] Skene D. S. 1972. Cytokinins in the xylem sap of grape vine canes: changes in activity during cold storage. Planta 104, 89—92.
- [158] Snow R. 1935. Activation of cambial growth by pure hormone New Phytol. 34, 347—360.
- [159] Söding H. 1936. Über den Einfluss von Wuchsstoff auf das Dickenwachstum der Bäume. Ber. Deut. Bot. Ges. 54, 291—304.
- [160] Söding H. 1937. Wuchsstoffe und Kambiumtätigkeit der baume. Jahrb. wiss. Bot. 84, 639—670.
- [161] Söding H. 1940. Weiter Untersuchungen über die Wuchsstoffregulation der Kambiumtätigkeit. Zeitschr. f. Bot. 36, 113—141.
- [162] Sorokin H. P., Mathur S. N., Thimann K. V. 1962. The effects of auxin and kinetin on xylem differentiation in the pea epicotyl. Am. J. Bot. 49, 444—453.
- [163] Thair B. W., Steeves T. A. 1976. Response of the vascular cambium to reorientation in patch grafts. Can. J. Bot. 4, 361—373.
- [164] Thimann K. V. 1972. The natural plant hormones. Plant Physiology. A Treatise. (red.) F. C. Steward. vol VI b, 3—332. Academic Press, New York, London.
- [165] Thompson N. P., Jacobs W. P. 1966. Polarity of IAA effect on sieve-tube and xylem regeneration in *Coleus* and tomato stems. Plant. Physiol. 41, 673—682.
- [166] Torrey J. G. 1963. Cellular patterns in developing roots. Symp. Soc. Exp. Biol. 17, 285—314.
- [167] Torrey J. G. 1968. Hormonal control of cytodifferentiation in agar and cell suspension cultures. W: Biochemistry and Physiology of Plant Growth Substances, (red.) F. Wightman, G. Setterfield, 843—855. Reunge Press, Ottawa.
- [168] Torrey J. G., Fosket D. E. 1970. Cell division in relation to cytodifferentiation in cultured pea root segments. Am. J. Bot. 57, 1072—1080.
- [169] Torrey J. G., Fosket D. E., Hepler P. K. 1971. Xylem formation: a paradigm of cytodifferentiation in higher plants. Am. Sci. 59, 338—352.

- [170] Torrey J. G., Loomis R. S. 1967a. Auxin-cytokinin control of secondary vascular tissue formation in isolated roots of *Raphanus*. *Am. J. Bot.* 54, 1098—1196.
- [171] Torrey J. G., Loomis R. S. 1967b. Ontogenetic studies of vascular cambium formation in excised roots of *Raphanus sativus* L. *Phytomorphology*. 17, 401—409.
- [172] Van Staden J. 1976a. The identification of zeatin glucoside from coconut milk. *Physiol. Plant.* 36, 123—126.
- [173] Van Staden J. 1976b. Occurrence of a cytokinin glucoside in the leaves and in honeydew of *Salix babylonica*. *Physiol. Plant.* 36, 225—228.
- [174] Van Staden J. 1976c. Seasonal changes in the cytokinin content of *Ginkgo biloba* leaves. *Physiol. Plant.* 38, 1—5.
- [175] Van Staden J. 1977. Seasonal changes in the cytokinin content the leaves of *Salix babylonica*. *Physiol. Plant.* 40, 296—299.
- [176] Vöchting H. 1906. Über Regeneration und Polarität bei höhern Pflanzen. *Bot. Zh.* 64, 101—148.
- [177] Waisel G., Ilana Noah, Fahn A. 1966b. Cambial activity in *Eucalyptus camaldulensis* Dehn: II. The production of phloem and xylem elements. *New Phytol.* 65, 319—324.
- [178] Waisel G., Ilana Noah, Fahn A. 1966a. Cambial activity in *Eucalyptus camaldulensis* Dehn: I. The relation to extension growth in young saplings. *La-Yaaran* 16, 103—108.
- [179] Wangermann E. 1967. The effect of the leaf on differentiation of primary xylem in the internode of *Coleus blumei* Benth. *New Phytol.* 66, 747.
- [180] Wareing P. F. 1950. Extension and radial growth in trees. *Nature (London)* 178, 867.
- [181] Wareing P. F. 1951. Growth studies in woody species. IV. The initiation of cambial activity in ring-porous species. *Physiol. Plant.* 4, 546—562.
- [182] Wareing P. F. 1958a. The physiology of cambial activity. *J. Inst. Wood Sci.* 1, 34—42.
- [183] Wareing P. F. 1958b. Interaction between indole-acetic acid and gibberellic acid in cambial activity. *Nature (London)* 181, 1744—1745.
- [184] Wareing P. F., Haney C. E. A., Digby J. 1964. The role of endogenous hormones in cambial activity and xylem differentiation. W: *The Formation of Wood in Forest Trees*, (red.) M. H. Zimmermann, 323—344. Academic Press, New York.
- [185] Warren J., Wilson P. M. 1961. The position of regenerating cambia — a new hypothesis. *New Phytol.* 60, 63—73.
- [186] Wershing H. F., Bailey I. W. 1942. Seedlings as experimental material in the study of „redwood” in conifers. *J. Forest.* 40, 411—414.
- [187] Westing A. H. 1959. Effect of gibberellin on conifers: generally negative. *J. Forest.* 57, 120—122.
- [188] Wetmore R. H., Rier J. P. 1963. Experimental induction of vascular tissues in callus of angiosperms. *Am. J. Bot.* 50, 418—430.
- [189] Wetmore R. H., Sorokin S. 1955. On the differentiation of xylem. *J. Arnold Arbor.* 36, 305—324.
- [190] Whitmore F. W. 1968. Auxin and cell wall formation in the cambial derivatives of pine and cottonwood. *Forest Sci.* 14, 179—205.
- [191] Whitmore F. W., Jones B. M. 1972. Altered auxin-gibberellin ratios in abnormal vascular development of peach. *Plant Physiol.* 49 (suppl.).
- [192] Winter A. 1967. The promotion of the immobilization of auxin in *Avena* coleoptiles by triiodobenzoic acid. *Physiol. Plant.* 20, 330—336.
- [193] Winter A. 1968. 2,3,5-Triiodobenzoic acid and the transport of 3-indoleacetic acid. W: *Biochemistry and physiology of plant growth substances*. (ed.) F. Wightman. G. Setterfield, 1063—1073. Rounge Press, Ottawa.
- [194] Wodzicki T. J. 1964. Photoperiodic control of natural growth-substances and wood formation in larch (*Larix decidua* D. C.). *J. Exp. Bot.* 15, 584—599.
- [195] Wodzicki T. J. 1965a. Annual ring of wood formation and seasonal changes of natural growth-inhibition in larch. *Acta Soc. Bot. Pol.* 34, 117—151.
- [196] Wodzicki T. J. 1965b. Rola regulatorów wzrostu w procesie różnicowania się rocznego słoja drewna. *Sylwan* 109, 35—43.
- [197] Wodzicki T. J. 1968. On the question of occurrence of indole-3-acetic acid in *Pinus silvestris* L. *Am. J. Bot.* 55, 564—571.

- [198] Wodzicki T. J. 1971. Mechanism of xylem differentiation in *Pinus silvestris* L. J. Exp. Bot. 22, 670—687.
- [199] Wodzicki T. J., Wodzicki A. B. 1973. Auxin stimulation of cambial activity in *Pinus silvestris*. II. Dependence upon basipetal transport. Physiol. Plant. 29, 288—292.
- [200] Wodzicki T. J. and Wodzicki A. B., 1981. Modulation of the oscillatory system involved in polar transport of auxin by other phytohormones. Physiol. Plant. 53, 176—180.
- [201] Wodzicki T. J., Wodzicki A. B., Zajączkowski S. 1979. Hormonal modulation of the oscillatory system involved in polar transport of auxin. Physiol. Plant. 46, 97—100.
- [202] Wodzicki T. J., Zajączkowski S. 1974. Effect of auxin on xylem tracheids differentiation in decapitated stems of *Pinus silvestris* L. and its interaction with some vitamins and growth regulators. Acta Soc. Bot. Pol. 43, 129—148.
- [203] Wright K., Northcote D. H. 1972. Induced root differentiation in sycamore callus. J. Cell Sci. 11, 319—337.
- [204] Zajączkowski S. 1969. Xylem formation in isolated stem segments of *Pinus silvestris* L. Acta Soc. Bot. Pol. 38, 671—675.
- [205] Zajączkowski S. 1971. Wpływ niektórych regulatorów wzrostu i koncentracji cukru na aktywność kambium i różnicowanie się drewna w izolowanych odcinkach pędu *Pinus silvestris* L. Praca doktorska, SGGW, Warszawa.
- [206] Zajączkowski S. 1973. Auxin stimulation of cambial activity in *Pinus silvestris*. I. The differential cambial response. Physiol. Plant. 29, 281—287.
- [207] Zajączkowski S. 1978. Aktywność kambium a kompleks naturalnych regulatorów wzrostu u *Pinus silvestris* L. Zeszyty Naukowe SGGW-AR. Rozprawy Naukowe.
- [208] Zajączkowski S., Romberger J. A. 1978. Polarity of xylem formation in isolated stem segments of *Pinus silvestris* L. Physiol. Plant. 44, 175—180.
- [209] Zajączkowski S., Wodzicki T. J. 1975. Inhibition and requirement of natural stimulator for cambial xylem production in isolated stem segments of *Pinus silvestris*. Physiol. Plant. 33, 71—74.
- [210] Zajączkowski S., Wodzicki T. J. 1978a. On the question of stem polarity with respect to auxin transport. Physiol. Plant. 44, 122—126.
- [211] Zajączkowski S., Wodzicki T. J. 1978b. Auxin and plant morphogenesis — a model of regulation. Acta Soc. Bot. Pol. 47, 233—243.
- [212] Zakrzewski J. 1975. Response of pine hypocotyl sections to growth regulators and related substances. Acta Soc. Bot. Pol. 43, 123—132.
- [213] Zakrzewski J. 1980. Hormonal control of cambial activity and vessel differentiation in *Quercus robur* L. In Final Technical Report PL-480. Project NO: PL-FS-72. „Natural regulators of seasonal cambial activity and xylem differentiation”.
- [214] Zasada J. C., Zahner R. 1969. Vessel element development in the earlywood of red oak (*Quercus rubra*). Can. J. Bot. 47, 1965—1971.
- [215] Zimmerman W. A. 1936. Untersuchungen über die räumliche und zielliche Verteilung des Wuchsstoffes bei Bäumen. Ztschr. f. Bot. 30, 209—252.

Dr JACEK ZAKRZEWSKI

Instytut Biologii Roślin SGGW-AR, ul. Rakowiecka 26/30,
02—528 Warszawa