

BOŻENA BORKOWSKA

FIZJOLOGICZNE PODSTAWY ROZWOJU PĄKÓW ROŚLIN DRZEWIASTYCH

PHYSIOLOGICAL ASPECTS OF BUD DEVELOPMENT OF WOODY PLANTS

Przebieg rozwoju

W strefie klimatu umiarkowanego aktywność wzrostu roślin drzewiastych zmienia się cyklicznie w ciągu roku. Po okresie aktywnego wzrostu następuje jego zahamowanie. Za początek cyklu rozwojowego drzew przyjmuje się wiosnę, kiedy to merystemy wierzchołkowe znajdujące się dotychczas wewnątrz pąków śpiących uaktywniają się i rozpoczynają wzrost. Po pęknięciu pąków rozpoczyna się intensywny wzrost wydłużeniowy. Równocześnie z wydłużaniem pędu formowane są boczne wierzchołki, które dają początek pąkom bocznym: kątowym (pachwinowym) i przybyszowym [17, 19]. Pąki boczne mogą zaraz po uformowaniu kontynuować dalszy rozwój wytwarzając nowe zawiązki liściowe i rozpoczynając wzrost wydłużeniowy. Najczęściej jednak, w pełni uformowane pąki boczne pozostają nierozwinięte do następnego roku lub dłużej. W okresie letnim odbywa się też różnicowanie pąków kwiatowych [9, 38]. W drugiej połowie lata kończy się wzrost wydłużeniowy pędów i zakładane są pąki szczytowe [37]. Uważa się, że jest to początek wchodzenia drzew w okres spoczynku. Mówiąc o spoczynku najczęściej ma się na myśli spoczynek całego drzewa. Traktowanie drzew jako całości jest z wielu względów uzasadnione np. w produkcji sadowniczej ważne jest kiedy całe drzewo rozpoczyna i kończy wzrost. Trzeba jednak pamiętać, że o stanie spoczynku oraz aktywności życiowej całej rośliny decydują przede wszystkim pąki. Zawierają one bowiem merystemy wierzchołkowe, które mogą przebywać w ciągu długiego okresu czasu w stanie nieaktywnym, a po wejściu w fazę aktywnego wzrostu odtwarzają komórki sobie podobne jak również inne komórki, które różnią się od siebie strukturalnie i funkcjonalnie.

Wszystkie pąki znajdujące się na drzewie bez względu na czas zakładania, budowę i funkcję przechodzą przez okres spoczynku. Do niedawna w spoczynku

pąków roślin drzewiastych wyróżniano 3 stadia: 1. spoczynek letni, 2. spoczynek głęboki (właściwy, naturalny) i 3. spoczynek wymuszony. Był to podział czysto umowny, nie oddający ponadto właściwego obrazu fizjologicznego pąków. Obecnie mówi się o cyklu rozwojowym pąków w którym wyróżnia się kilka etapów:

1. formowanie pąków (bud formation)

2. spoczynek (dormancy, rest. Termin „rest” jest używany wymiennie z „dormancy”, ale częściej jego znaczenie jest rozszerzane na okres po zakończeniu spoczynku)

3. proces pęknięcia (breaking of dormancy, resumption of growth, bud swelling, after rest period)

ad. 1. Okres ten zaczyna się podziałami komórkowymi inicjującymi powstawanie bocznej wierzchołka wzrostu i kończy osiągnięciem przez pąk jego finalnej wielkości. Ten etap rozwoju charakteryzuje się intensywnymi podziałami komórkowymi, prowadzącymi do powstawania zawiązków liściowych i formowania osi pąka. W formującym się pąku tworzone są elementy przewodzące, które mają połączyć pąk z pędem macierzystym. W czasie formowania pąk zwiększa swoją masę i wielkość. Pąki kątowe po zakończeniu tego etapu najczęściej nie posiadają jeszcze łusek.

ad. 2. Okres ten zaczyna się gdy formowanie pąka jest zakończone i trwa aż do ponownego wznowienia aktywności życiowej. Mimo pozornej stagnacji tego okresu w pąkach muszą zachodzić przemiany, które wpływają na zmianę głębokości spoczynku. Pierwszy okres tego etapu charakteryzuje się wzrostem głębokości spoczynku, drugi natomiast jego zmniejszaniem się. Mimo wieloletnich badań nad spoczynkiem brak jest jednoznacznej i precyzyjnej definicji tego zjawiska. Przyjmuje się, że spoczynek jest to taka faza rozwoju, która charakteryzuje się całkowitym zahamowaniem wzrostu wydłużeniowego oraz bardzo silnym ograniczeniem innych czynności fizjologicznych [21, 29].

ad. 3. Pod pojęciem pęknięcia rozumie się na ogół samo otworzenie pąka, jest to niestety uproszczenie. „Pęknięcie” jest bowiem długotrwałym procesem rozpoczynającym się wzrostem uwodnienia i uaktywnianiem przemian metabolicznych w pąkach, a „otworzenie” pąka jest konsekwencją tych przemian i zakończeniem etapu pęknięcia.

Zasadniczą różnicą pomiędzy spoczynkiem a etapem pęknięcia są różne wymagania temperaturowe. Do ustąpienia spoczynku wymagane są niskie, dodatkowo temperatury (chłód). W pąkach odbywa się akumulacja godzin/jednostek chłodu. Do prawidłowego przebiegu procesu pęknięcia potrzebne są znacznie wyższe temperatury (ciepło) a w pąkach następuje akumulacja godzin/jednostek ciepła [2, 11, 40].

Wymaganie ciepłe okresu spoczynku i etapu pęknięcia

Prawidłowe ustępowanie spoczynku odbywa się wyłącznie w warunkach chłodu (2—10°), przy czym optymalna temperatura dla większości drzew wynosi 2—4° a za górną granicę przyjmuje się najczęściej 7° [18, 28, 35]. Różne gatunki wymagają

różnego okresu działania niskiej temperatury. Z doświadczeń przeprowadzonych przez Couvillona i Ereza [11], Richardsona, Seeley'a [28] oraz Taylora i Dumbroffa [34] wynika, że gatunki charakteryzujące się krótkim okresem spoczynku jak brzoskwinia, wymagają 700—900 h niskiej temperatury. Gatunki o dłuższym okresie spoczynku jak jabłoń, grusza czy klon potrzebują nawet do 2 500 godzin chłodu. Długość spoczynku zależy nie tylko od gatunku ale i od odmiany np. odmiana brzoskwini Coronet ma znacznie niższe wymagania chłodu (700 h) niż odmiana Cardinal (900 h).

Na ścisły związek pomiędzy okresem spoczynku a etapem pęknięcia oraz wymaganiami chłodu i wymaganiami ciepła wskazują prace wielu autorów [11, 16, 18, 40]. Young i Werner [40] traktowali 6 podkładek jabłoni różną ilością chłodu (500—1800 h w 4°) po czym przenosili je do temp. 22° na okres 700—1700 h. Okres ciepła, w przeliczeniu według modelu opracowanego przez Richardsona i Seeley'a [28] wynosił średnio 372 GDH na dobę (Growing Degree Hours). Autorzy stwierdzili, że podkładka M 7a ma najniższe wymagania co do chłodu (590 jednostek — CU — chilling units) i co do ciepła (4279 GDH). Najwięcej chłodu potrzebują podkładki M 106 (1220 CU), a najwyższe wymagania ciepła ma M 26 (6138 GDH). Podobne doświadczenia wykonali Couvillon i Frez [11] na pędach jabłoni, czereśni, brzoskwini i gruszy. Autorzy stwierdzili, że GDH dla poszczególnych gatunków można zmniejszyć jeżeli przedłuży się okres chłodzenia ponad optymalne wymagania. Stwierdzone zostało także [16], że przeniesienie do ciepła pąków których wymagania chłodu nie zostały w pełni zaspokojone, powoduje częściowe lub nawet całkowite „zapomnienie” wcześniej zakumulowanych jednostek chłodu (CU).

Generalnie, rośliny pochodzące z cieplejszych stref klimatycznych wymagają mniej chłodu do ustąpienia spoczynku, ale równocześnie potrzebują wyższych temperatur do prawidłowego przebiegu procesu pęknięcia. Rośliny pochodzące z chłodniejszego klimatu, gdzie zimy są długie a lata krótkie i stosunkowo chłodne, wymagają do ustąpienia spoczynku długiego okresu chłodu, natomiast proces pęknięcia rozpoczyna się przy stosunkowo niskich temperaturach i trwa krótko.

Przemiany metaboliczne i anatomiczne przy przejściu ze stanu spoczynku do etapu pęknięcia

Mimo, że efekty działania temperatury na pąki poznane są dobrze, mechanizmy odpowiedzialne za przebieg spoczynku i pęknięcia ciągle niestety nie są znane.

Trudności w ustalaniu prawidłowości związanych z obydwojema fazami rozwoju mogą wynikać z faktu, że większość badań jest prowadzona na całych drzewach, które są skomplikowanym systemem biologicznym. W warunkach naturalnych, rozwój lub brak rozwoju pąków jest uwarunkowany nie tylko spoczynkiem, ale również korelacjami wzrostowymi, żywotnością drzew, warunkami zewnętrznymi itp. Tak więc to co powszechnie uważa się za spoczynek pąków, jest w rzeczywistości wypadkową działania całego szeregu czynników. W związku z tym zaczęto wprowadzać do badań nad spoczynkiem metodę kultur *in vitro*, pojedynczych pąków.

Technika kultur tkankowych była stosowana do badania spoczynku różnych gatunków roślin drzewiastych [1, 6, 12, 14, 27]. Metoda hodowli *in vitro* pojedynczych pąków pozwala na uzyskanie bardzo prostego systemu, w którym pąki nie podlegają wpływowi wewnętrznym całego drzewa oraz są odizolowane od niekontrolowanych warunków otoczenia.

Na podstawie doświadczeń przeprowadzonych w kulturach *in vitro* stwierdzono, że działaniu niskiej temperatury towarzyszą charakterystyczne zmiany uwodnienia pąków. Wzrost zawartości wody w pąkach rozpoczyna się dopiero po 9 tygodniach chłodzenia, mimo jej stałej dostępności. W ciągu następnych tygodni zawartość wody wzrasta stale, aż do maksymalnego poziomu w pąkach pękniętych. Jak sugeruje Borkowska [3], Dumbroff i in. [13] oraz Taylor i Dumbroff [34] wzrost uwodnienia pąków jest ważnym elementem ustępowania spoczynku. Podobne sugestie wysuwa Suszka [33] odnośnie nasion. Zmiany w uwodnieniu zarówno pąków jak i nasion wskazują, że pobieranie wody nie jest funkcją czasu, tylko aktywnym procesem fizjologicznym. Po osiągnięciu przez pąki odpowiedniego stanu uwodnienia wzrasta aktywność enzymatyczna, związki zapasowe ulegają hydrolizie — w pąkach następuje wzrost zawartości cukrów prostych i białek rozpuszczalnych, co jest niezbędnym warunkiem rozpoczęcia aktywnego wzrostu.

W pąkach jabłoni mobilizacja związków pokarmowych rozpoczyna się po 18 tygodniach chłodzenia i jest początkiem fazy pękania. Badania histochemiczne pąków jabłoni wykazały [7], że ziarna skrobi wypełniające komórki pąków spoczynkowych prawie całkowicie zanikają w czasie fazy pękania. Najbardziej charakterystyczną cechą tego etapu jest spadek zawartości związków wcześniej zmobilizowanych, bardzo szybki wzrost ciężaru pąków i dalszy wzrost uwodnienia. Analiza anatomiczna pąków wykazała, że w czasie procesu pękania silnie rosną na długość komórki rdzenia i komórki mięksiszowe podstawy zawiązków liściowych, w rezultacie wydłuża się cały pąk. Nie stwierdzono występowania podziałów mitotycznych w pąkach jabłoni [7].

W mechanizmie ustępowania spoczynku ciągle jest niewyjaśniona rola tlenu i oddychania. Z jednej strony stwierdzono wielokrotnie, że warunki beztlenowe lub niska zawartość tlenu przyspieszają wychodzenie pąków (nasion) ze spoczynku. Z drugiej strony jest wiadomo, że intensywność oddychania wzrasta wraz z ustępowaniem spoczynku [23].

Interesujące badania związane z udziałem oddychania w mechanizmie ustępowania spoczynku pąków wykonali Cole i in. [10]. Doświadczenie przeprowadzono na pąkach gruszy *Pyrus calleryana* i *P. communis*. Gatunek *P. calleryana* kwitnie o cały miesiąc wcześniej od *P. communis*. Badana była intensywność oddychania pąków w temp. 5°, powodującej ustępowanie spoczynku i 25°, w której spoczynek nie ustępuje. Wzrost intensywności oddychania pąków *P. calleryana* wyprzedzał o cały miesiąc intensyfikację oddychania pąków *P. communis*. Najbardziej jednak interesujące jest to, że w temp. 5° pąki *P. calleryana* oddychały dwukrotnie silniej niż pąki *P. communis*, podczas gdy w temp. 25° oddychanie obydwu gatunków było podobne. Stosując inhibitor oddychania cytochromowego (cyjanek potasu) oraz inhibitor alternatywnej drogi oddychania (kwas salicylohydroksamowy) auto-

rzy stwierdzili, że w temp. 5° oddychanie pąków *P. calleryana* aż w 60—70% może się odbywać na drodze cyjanoodpornej. W pąkach *P. communis* udział tej drogi był znacznie mniejszy. Poza tym pąki *P. calleryana* miały znacznie większą zdolność uruchamiania jeszcze innej drogi oddychania, która nie była ani cytochromową ani alternatywną ale odporną na cyjanek potasu i kwas salicylohydroksamowy.

Doświadczenie to nie wyjaśnia jednak w jakim stopniu i kiedy jest uruchomiona droga oddychania inna niż cytochromowa. Stwierdzenie istnienia obu łańcuchów oddechowych nie świadczy bowiem o ich równoczesnym wykorzystywaniu. Można przypuszczać, że w pąkach, które są analogicznym obiektem do nasion niektóre procesy mogą przebiegać podobnie. W doświadczeniach z nasionami jabłoni Rychter [30] stwierdziła w czasie ustępowania spoczynku istnienie oddychania niewrażliwego na cyjanek. Droga ta nie była jednak wykorzystywana i transport elektronów zachodził wyłącznie przy udziale drogi cytochromowej. W tych samych nasionach w czasie kiełkowania obie drogi w równym stopniu uczestniczyły w pobieraniu tlenu.

Trudno jest w tej chwili definitywnie wyjaśnić czy oddychanie alternatywne (w szerokim pojęciu cyjanoodporne) spełnia funkcję tylko drogi rezerwowej czy też jest wykorzystywane równocześnie z drogą cytochromową.

Trudno jest również znaleźć wspólne wyjaśnienie dla wyników otrzymanych przez Ereza i in. [15] oraz wyżej omówionych. Autorzy ci stwierdzili, że obniżenie zawartości tlenu w atmosferze, w której znajdowały się pąki brzoskwini miało takie samo znaczenie jak trzymanie pąków w warunkach chłodu. Zawartość 2.5% O₂ stymulowała pękanie pąków w porównaniu do 21% O₂.

Rola kwasu abscysynowego

Podczas, gdy rola i udział oddychania w spoczynku jest dopiero w trakcie wyjaśniania, wydaje się, że w ostatnich latach zrobiono duży postęp w wyjaśnieniu roli kwasu abscysynowego w spoczynku.

W wielu doświadczeniach przeprowadzanych w latach 70-ych stwierdzono, że zmiany w zawartości endogennego ABA przebiegają równoległe do zmian w głębokości spoczynku. Maksimum zawartości ABA występuje w czasie najgłębszego spoczynku i zmniejsza się wraz z jego ustępowaniem [20, 31, 39]. Takie zmiany zawartości ABA sugerowały, że pogłębianie się spoczynku jest wynikiem zwiększania zawartości endogennego kwasu abscysynowego, natomiast zanikowi ABA towarzyszyłoby wychodzenie pąków ze spoczynku.

W żadnej z cytowanych prac nie określano jednak zmian w poziomie ABA równoległe w pąkach chłodzonych (o ustępującym spoczynku) i nie chłodzonych (gdzie spoczynek nie ustępuje). Inne prace, szczególnie doświadczenia wykonane w późniejszych latach wykazały, że zmiany w poziomie endogennego ABA przebiegają podobnie w pąkach o spoczynku ustępującym i nie ustępującym. Tak więc nie ma związku przyczynowego między spoczynkiem a ABA [8, 22, 24, 25, 34].

Również doświadczenia z egzogennym kwasem abscysynowym nie potwierdziły udziału ABA w spoczynku.

Na podstawie powszechnie przyjętego kryterium używanego do określania działania ABA możnaby powiedzieć, że pąki traktowane kwasem abscysynowym nie wychodzą ze spoczynku, ponieważ ich pękanie jest całkowicie lub częściowo zahamowane. W wielu doświadczeniach prowadzonych zarówno w Instytucie Sadownictwa jak i w innych laboratoriach próbowano wyjaśnić czy taka interpretacja działania ABA jest słuszna. Pojedyncze pąki hodowane w kulturach *in vitro* pękają po pełnym przechłodzeniu. Jeżeli w pożywce znajdować się będzie kwas abscysynowy pąki mimo przechłodzenia nie otworzą się. Czy jednak można uznać, że pąki te znajdują się w stanie spoczynku? Okazało się, że w pąkach traktowanych ABA zwiększa się zawartość wody, następuje w nich mobilizacja związków pokarmowych, wzrasta aktywność enzymów hydrolitycznych [3, 4, 5]. Analiza anatomiczno-cytologiczna wykazała postępującą wakuolizację komórek i zmiany w położeniu jądra. Analiza histochemiczna wykazała, że ziarna skrobi ulegają rozpadowi [7]. Wszystko to wskazuje, że pąki traktowane ABA zakończyły spoczynek i przeszły do fazy pęknięcia a przemiany metaboliczne są w nich takie same jak w pąkach nie traktowanych kwasem abscysynowym. Hamujące działanie ABA wystąpiło dopiero w zaawansowanym stadium procesu pęknięcia. Stwierdzono częściowe zahamowanie wzrostu wydłużeniowego komórek położonych poza strefą centralną pąka i całkowite zahamowanie wydłużania komórek rdzenia (osi) pąka. W tej fazie rozwoju nastąpiło zahamowanie pobierania wody a związki pokarmowe obecne w pąkach nie były zużytkowane. Ograniczenie lub całkowite zahamowanie zużytkowania związków pokarmowych jest z pewnością związane z zahamowaniem wzrostu wydłużeniowego osi pąka i to jest bezpośrednią przyczyną pozostawania pąków w stadium nie pękniętym — ale nabrzmiałym [5, 7].

O wysokiej aktywności metabolicznej pąków traktowanych ABA świadczą również wyniki Altmana i Gorena [1]. Pąki pomarańczy hodowane na pożywce z ABA nie pękały, ale u ich podstawy wyrastał bardzo obficie kalus. Tworzenie tkanki kalusowej można tłumaczyć jako „wzrost rekompensacyjny”, w którym wykorzystywane są energia i związki pokarmowe nagromadzone w pąku a nie zużytkowane do wzrostu wydłużeniowego pąka.

Już w roku 1964 Smith i Kefford [32] twierdzili, że inhibitorowa teoria spoczynku jest oparta na błędnych założeniach. Według tych autorów spoczynek jest serią zmian rozwojowych zachodzących w pąkach a więc koncepcja inhibitora nie jest właściwie zastosowana. Również wiele lat temu Pieniążek [26] sugerowała że ABA nie przedłuża okresu spoczynku pąków tylko hamuje ich wzrost wydłużeniowy. Również Wareing i Philips [37] zmienili swoje stanowisko odnośnie roli ABA w spoczynku pąków. W trzecim wydaniu ich książki rozdział dotyczący roli ABA w spoczynku pąków jest całkowicie zmieniony w stosunku do pierwszego wydania.

Wydaje się, że obecny stan wiedzy pozwala na sformułowanie następującej hipotezy dotyczącej roli ABA w cyklu rozwojowym pąków: dla prawidłowego przebiegu spoczynku nie jest istotne czy poziom ABA w pąkach zmienia się czy też nie

Ważne jest natomiast, aby zawartość ABA spadła po wejściu pąków w fazę pęknięcia. ABA nie działała jako stymulator spoczynku tylko jako inhibitor tej fazy pęknięcia, w której rozpoczyna się wzrost wydłużeniowy pąków.

Poliaminy

Ostatnio do badań nad mechanizmem spoczynku i pęknięcia włączono poliaminy [36]. Autorzy stwierdzili wzrost zawartości poliamin po przejściu pąków jabłoni od stadium spoczynku do etapu pęknięcia. W odmianie późnokwitnącej zawartość poliamin była wyższa niż w pąkach odmiany wczesnej. Stwierdzone przez autorów zmiany w poziomie poliamin, oczywiście nie wyjaśniają jeszcze ich roli w cyklu rozwojowym pąków. Nie mniej jest to rozszerzenie zakresu badań.

W wielu pracowniach na świecie ciągle są prowadzone badania nad rozwojem pąków. Badania te obecnie nie zawężają się do stadium spoczynku. Musi upłynąć jednak jeszcze sporo czasu zanim ciągle niejasne mechanizmy zostaną całkowicie wyjaśnione.

LITERATURA

- [1] Altman A., Goren R., 1974. Interrelationship of abscisic acid and gibberellic acid in the promotion of callus formation in the abscission zone of citrus bud cultures. *Physiol Plant.*, 32, 55—61.
- [2] Ashcroft G. L., Richardson E. A., Seeley S. D., 1977. A statistical method of determining chill unit and growing degree hour requirements for deciduous fruit trees. *HortSci.*, 12, (4), 347—348.
- [3] Borkowska B., 1980a. Effects of chilling period, benzyloaminopurine (BA) and abscisic acid (ABA) on physiological and biochemical changes in non-growing and growing apple buds. *Fruit Sci. Rep.*, VII, (3), 101—115.
- [4] Borkowska B., 1980b. Releasing the single apple buds from dormancy under the influence of low temperature, BA and ABA. *Fruit Sci. Rep.*, VII, (4), 147—153.
- [5] Borkowska B., 1981. The influence of low temperature, BA and ABA on reducing sugars, soluble proteins and acid phosphatase in excised apple buds cultivated *in vitro*. *Bull. Polon. Acad. Sci.*, XXIX, (3—4), 185—190.
- [6] Borkowska B., Powell L. E., 1979. The dormancy status of apple buds as determined by *in vitro* culture system. *J. Am. Soc. Hort. Sci.*, 104, (6), 796—799.
- [7] Borkowska B., Habdas H., 1982. Effect of chilling, benzyloaminopurine and abscisic acid on development and cell constituents of *in vitro* cultured apple buds from dormant trees. *Z. Pflanzenphysiol.*, 106, (5), 453—457.
- [8] Borkowska B., Powell L. E., 1982/1983. Abscisic acid relationships in dormancy of apple buds. *Scientia Hort.*, 18, 111—117.
- [9] Bubán T., Simon I., 1978. Cytochemical investigations in apices of apple buds with special reference to flower initiation. *Acta Hort.*, 80, 193—198.
- [10] Cole M. E., Solomos T., Faust M., 1982. Growth and respiration of dormant flower buds of *Pyrus communis* and *Pyrus calleryana*. *J. Am. Soc. Hort. Sci.*, 107, (2), 226—231.
- [11] Couvillon G., Erez A., 1985. Influence of prolonged exposure to chilling temperatures on bud break and heat requirement for bloom of several fruit species. *J. Am. Soc. Hort. Sci.*, 110, (1), 47—50.

- [12] DeMaggio A. E., Freeberg J. A., 1969. Dormancy regulation: hormonal interaction in maple (*Acer platanoides*). *Can. J. Bot.*, 7, 1165—1169.
- [13] Dumbroff E. B., Cohen D. B., Webb D. P., 1979. Seasonal levels of abscisic acid in buds and stems of *Acer saccharum*. *Physiol. Plant.*, 45, (2), 211—214.
- [14] Dutcher R. D., Powell L. E., 1972. Culture of apple shoots from buds *in vitro*. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 97 511—514.
- [15] Erez A., Couvillon G. A., Kays S. J., 1980. The effect of oxygen concentration on the release of peach leaf buds from rest. *HortSci.*, 15, (1), 39—41.
- [16] Erez A., Couvillon G. A., Hendershott C. H., 1979. The effect of cycle length on chilling negation by high temperatures in dormant peach leaf buds. *J. Am. Soc. Hort. Sci.*, 104, (4), 573—576.
- [17] Esau K., 1965. *Plant Anatomy*. J. Wiley and Sons INC, New York, London, Sydney: 109—112.
- [18] Felkler F. C., Robitaille H. A., 1985. Chilling accumulation and rest of sour cherry flower buds. *J. Am. Soc. Hort. Sci.*, 110, (2), 227—232.
- [19] Garrison R., 1955. Studies in the development of axillary buds., *Am. J. Bot.*, 42, 257—266.
- [20] Harrison M. A., Saunders P. F., 1975. The abscisic acid content of dormant birch buds. *Planta*, 123, 291—298.
- [21] Michniewicz M., 1977. *Fizjologia Roślin*, red. J. Zurzycki i M. Michniewicz, PWRiL, Warszawa, 556—559.
- [22] Mielke A. E., Dennis Jr. F. G., 1978. Hormonal control of flower bud dormancy in sour cherry (*Prunus cerasus* L.). III. Effects of leaves, defoliation and temperature on levels ABA in flower primordia. *J. Am. Soc. Hort. Sci.*, 103, 446—449.
- [23] Oncelay C. Y., Daley L. S., Vines R. M., Couvillon G. A., Hendershott C. H., 1979. Seasonal fluctuation in dry weight, water content, titratable acids, pH, and respiration of dormant peach (*Prunus persica* L. Batsch.) flower buds. *Fruit Sci. Rep.*, VI, (4), 163—171.
- [24] Perry T. O., Hellmers H., 1973. Effects of abscisic acid on growth and dormancy of two races of red apple. *Bot. Gaz.*, 134, (4), 283—289.
- [25] Philips I. D. J., Hofmann A., 1979. Abscisic acid, abscisic acid-esters and phaseic acid in vegetative terminal buds of *Acer pseudoplatanus* during emergence from winter dormancy. *Planta*, 146, 591—596.
- [26] Pieniżek J., 1974. *Inter. Symp. Dormancy in Tress*. Ed. Polish. Acad. Sci. Kórnik, Poland, 54.
- [27] Pierik R. L. M., 1976. Relative dormancy in excised vegetative buds of rhododendron. *Nehr. J. Agric.*, 24, 98—104.
- [28] Richardson E. A., Seeley S. D., 1974. A model for estimating the completion of rest for „Redhaven” and „Elberta” peach trees. *HortSci.*, 9, (4), 331—332.
- [29] Romberger J. A., 1963. Meristems, growth and development in woody plants. *U. S. Dept. Agric. Bull.*, 1293.
- [30] Rychter A. M., 1982. Alternatywna droga oddechowa w roślinach wyższych. *Postępy Bioch.*, 28, (1—2), 89—111.
- [31] Seeley S. D., 1971. Electron capture gas chromatography of plant hormones with special reference to ABA in plant bud dormancy. *Praca Doktorska*, Cornell University, Ithaca, U. S. A.
- [32] Smith H., Kefford N. P., 1964. The chemical regulation of the dormancy phase of bud development. *Am. J. Bot.*, 51, (9), 1001—1012.
- [33] Suszka B., 1962. *Fizjologia Roślin Sadowniczych*, red. L. S. Jankiewicz, PWN Warszawa, 721.
- [34] Taylor J. S., Dumbroff E. B., 1975. Bud, root and growth regulator activity in *Acer saccharum* during the dormant season. *Can. J. Bot.*, 53, 321—331.
- [35] Thompson W. K., Jones D. L., Nichols D. G., 1975. Effects of dormancy factors on the growth of vegetative buds of young apple trees. *Aust. J. Agric. Res.*, 26, 989—996.
- [36] Wang S. Y., Faust M., Steffens G. L., 1985. Metabolic changes in cherry flower buds associated with breaking of dormancy in early and late blooming cultivars. *Physiol. Plant.*, 65, (1), 89—94.
- [37] Wareing P. F., Philips I. D. J., 1981. *Growth and Differentiation in Plants*, third edition, Pergamon Press, Oxford, New York, Toronto, Sydney, Paris, Frankfurt.
- [38] Wiśniewska J., Godziejewska J., 1959. Wpływ chemicznego przeredzania kwiatów i zawiązków owocowych jabłoni na różnicowanie się pączków kwiatowych. *Prace Inst. Sad.*, 4, 130—141.

- [39] Wright S. T. C., 1975. Seasonal changes in the levels of free and bound abscisic acid in blackcurrant (*Ribes nigrum*) buds and beech (*Fagus sylvatica*) buds. J. Exp. Bot., 26, (91), 161—174.
- [40] Young E., Werner D. J., 1985. Chill unit and growing degree hour requirements for vegetative bud break in six apple rootstocks. J. Am. Soc. Hort. Sci., 110, (3), 411—413.

Doc. dr hab. Bożena Borkowska

Instytut Sadownictwa i Kwiaciarnictwa, 96-100 Skierniewice