

TOMASZ WODZICKI

## Rola regulatorów wzrostu w procesie różnicowania się rocznego słoja drewna

Роль регуляторов роста в процессе дифференциации годичного слоя древесины

The role of growth regulators in a process of growth annual rings of wood differentiation

Związek aktywności kambialnej i różnicowania się słoja drewna u roślin drzewiastych ze zmianami zawartości substancji wzrostowych był obserwowany przez wielu badaczy od dawna. Jeszcze na długo przed odkryciem regulatorów wzrostu przypuszczano, że aktywność kambium uzależniona jest od dopływu specyficznych substancji z pączków lub młodych, rozwijających się liści (21, 22, 72). Zależność ta była następnie przedmiotem licznych badań szczegółowo omówionych w pracach przeglądowych (49, 38, 40), jednakże przypuszczenie, że substancja stymulująca aktywność kambium posiada charakter hormonalny wypowiedziana została po raz pierwszy przez Emmę Kastens w 1924 r. (26). Wkrótce po odkryciu auksyn, Snow (55) opierając się na badaniach własnych (56) oraz wykorzystując wnioski płynące z prac innych badaczy (57, 24, 36) wykazał, że stymulatorem aktywności kambialnej może być auksyna. Dalszych dowodów potwierdzających wyniki uzyskane przez Snowa, dostarczyły liczne badania nad zawartością naturalnych substancji stymulujących wzrost w różnych częściach roślin drzewiastych (6, 81, 2, 59, 41) oraz prace, w których zastosowano ekstrakt z pączków (14) lub syntetyczne auksyny w celu pobudzenia podziału komórek kambialnych u różnych gatunków drzewiastych (58, 3, 15, 52).

Prace te dotyczyły głównie problemu stymulacji podziału komórek kambium, chociaż w niektórych z nich autorzy (15) wskazywali także na rolę substancji wzrostowych w procesie różnicowania słoja drewna, na drewno wczesne i późne, a nawet na proces grubienia błony komórkowej (55).

Na podstawie przedstawionych prac i wyników dalszych badań powstały pierwsze hipotezy dotyczące przyczyn różnicowania się słoja drewna, przyjmujące za podstawę zmiany zawartości substancji wzrostowych typu auksyn, dostępnych dla tkanki kambialnej w ciągu okresu wegetacyjnego.

Było to ujęcie zupełnie różne od dotychczasowego sposobu tłumaczenia przyczyn tworzenia się drewna wczesnego i późnego, który przyjmował, że czynnikami decydującymi są zmiany w zapotrzebowaniu rośliny na wodę, różnice w turgorze komórek, zmiany w dopływie asymilatów lub nacisk kory na kambium w ciągu okresu wegetacji. Zainteresowani czytelnicy znajdą wyczerpujące omówienie tych poglądów w wielu pracach przeglądowych i monograficznych (16, 4, 31, 62, 76).

Poniżej nieco szerzej przedstawię tylko hipotezy dotyczące roli substancji wzrostowych w procesie różnicowania się słoja drewna, z uwzględnieniem wyników uzyskanych w ostatnich latach.

Już Priestley i Scott (50) wysunęli przypuszczenie, że wysoka zawartość substancji typu auksyn towarzysząca wiosennemu rozwijaniu się pączków i wzrostowi młodych pędów, związana jest z tworzeniem się szerokich elementów przewodzących drewna wczesnego. Badacze ci przypuszczali, że spadek zawartości auksyn w okresie kiedy kończy się wzrost na wysokość i kiedy tworzy się początek, a następnie różnicują się zawiązki pędu przyszłorocznego sprzyja utrzymaniu powolnej aktywności kambialnej i powstaniu komórek drewna późnego. Oppenheimer (46) rozwinął tę hipotezę postulując, że typ wytwarzanego przez kambium drewna zależy od stosunku jaki utrzymuje się między zawartością auksyn, a poziomem asymilatów w kambium. Oppenheimer zaproponował następujące wyjaśnienie: wiosną gdy poziom auksyn jest wysoki, a rozwijające się liście nie osiągną jeszcze maksymalnej zdolności fotosyntetycznej, kambium wytwarza drewno wczesne zbudowane z szerokich i cienkościennych komórek. Po zakończeniu wzrostu roślin na wysokość i osiągnięciu przez liście wielkości zbliżonej do maksymalnej w danych warunkach, następuje spadek poziomu auksyn i poważne zwiększenie ilości asymilatów dopływających do kambium. Sprzyjałoby to według Oppenheimera, tworzeniu się grubościennych komórek, o wąskim świetle — komórek drewna późnego.

Wyciągając wnioski z dotychczasowych prac, a także na podstawie własnych badań nad reakcją fotoperiodyczną i geotropizmem roślin drzewiastych również Wareing (66) wyraził pogląd, że poziom substancji wzrostowych typu auksyn jest czynnikiem decydującym o różnicowaniu się słoja przyrostu wtórnego na drewno wczesne i drewno późne. Podobne stanowisko zajmowała też wcześniej Maškowá (40), a później także Larson (34), który wnioski swe oparł o wyniki własnych badań nad wpływem heteroauksyny i różnych warunków fotoperiodycznych na tworzenie się drewna u *Pinus resinosa*.

Tworzenie się drewna jest procesem złożonym i obejmuje co najmniej trzy fazy odpowiadające procesom, związanym z aktywnością merystematyczną, prowadzącą do wytworzenia określonych, wysoce zróżnicowanych tkanek. Są to fazy: 1) podziału komórek inicjalnych tkanki merystematycznej kambium, 2) wzrostu wydłużeniowego lub objętościowego komórek powstałych w czasie podziału i nie zachowujących właściwości komórek inicjalnych i wreszcie 3) faza funkcjonalnego różnicowania tych komórek.

Rozpatrując gatunki drzew iglastych, jako tworzące drewno zbudowane w przeważającej mierze z elementów jednego rodzaju cewek, można stwierdzić, że cewki drewna wczesnego i późnego różnią się głównie średnicą i grubością wtórnej błony komórkowej. Te dwie cechy kształtują się zgodnie z przebiegiem dwóch kolejnych faz tworzenia się cewek. Średnica uzależniona jest od nasilenia procesu wzrostu objętościowego, natomiast grubość błony komórkowej tych cewek uzależniona jest od przebiegu procesów zachodzących w fazie różnicowania.

W dotychczasowych badaniach fakty te nie znajdowały wystarczającego uwypuklenia. Uwaga większości badaczy ześrodkowana była głównie na znaczeniu substancji wzrostowych w procesach związanych z aktywnością kambialną, tj. tworzeniem nowych pochodnych komórek przez podział komórek inicjalnych kambium. Dopiero ostatnio Larson (33) dostarczył bezpośredniego dowodu, że proces wzrostu objętościowego komórek po podziale w kambium, od którego zależy wielkość średnicy cewek, może być również kontrolowany przez auksynę. Wniosek ten potwierdzają wyniki uzyskane drogą pośrednią w czasie badań nad wpływem warunków fotoperiodycznych i dekapitacji na tworzenie się drewna (42, 33, 35, 74, 75).

Omówione wyżej fakty pozwoliły wielu badaczom wyciągnąć wnioski, że o różnicowaniu słoja na drewno wczesne i późne decyduje zmiana poziomu substancji wzrostowych typu auksyn, zachodząca w ciągu okresu wegetacji. Podobne przypuszczenia nasuwały także wyniki obserwacji uzyskanych na gatunkach pierścieniowo-naczyniowych (15, 68), u których drewno wczesne różni się od późnego przede wszystkim obecnością szerokich elementów przewodzących.

Badania, w których wykazano wpływ auksyn na różnicowanie się komórek ksylemu (70, 20, 39, 71), między innymi prace Jacobsa (18, 19) dotyczące roli auksyn w procesach regeneracji tkanki przewodzącej po zranieniu łodygi roślin drzewiastych nie zaprzeczały też takiej możliwości.

Na dowód, że procesy związane z grubieniem wtórnej błony komórkowej zachodzące w fazie różnicowania cewek, kontrolowane są także przez auksyny, cytuję się zwykle wyniki badań wykazujących wpływ auksyn na tworzenie się drewna reakcyjnego (69, 45, 63, 43). Wershing i Bailey zastosowali heteroauksynę w paście lanolinowej i spowodowali u *Pinus strobus* wytworzenie typowego drewna reakcyjnego, charakteryzującego się m. in. zgrubiałą błoną cewek. W tym przypadku, przyjmując założenie, że cienkościenne cewki powstają na wiosnę, gdy utrzymuje się wysoka koncentracja substancji typu auksyn, uzyskany wynik nie potwierdzałby jednak omawianej hipotezy. Badania Fräsera (13) naświetliły nieco bliżej tę sprawę wskazując, że przy niższych koncentracjach heteroauksyny tworzy się drewno podobne do drewna wczesnego, a drewno reakcyjne wytwarzało się jedynie tylko wtedy, gdy zastosowano wyższe koncentracje. Również dużo wcześniejsze spostrzeżenie dokonane przez Snowa (55) wydawało się zgodne z przyjętą hipotezą. Mianowicie, po zastosowaniu auksyny na powierzchnię ścięcia, po usunięciu wierzchołka u *Helianthus annuus*, pomimo wzmożenia podziału komórek inicjalnych, wiele komórek nie wykazało normalnego zgrubienia błony. Jednak Snow, na podstawie stwierdzenia, że dekapitowane rośliny kontrolne wykształciły komórki o cienkiej błonie, doszedł do wniosku, że proces grubienia błon komórkowych uzależniony był od innego czynnika niż „stymulator kambium”, a więc w tym przypadku stosowana przez niego auksyna. Na podstawie wyników badań wpływu warunków fotoperiodycznych, zastosowania heteroauksyny i dekapitacji u *Pinus resinosa* także Larson (33) wywnioskował, że grubienie wtórnej błony komórkowej podporządkowane jest innym czynnikom fizjologicznym niż zmiany poziomu auksyn decydujące o wielkości średnicy promieniowej cewek. Jak widać, wyniki i interpretacja przedstawionych prac nie są jednoznaczne.

Na brak bezpośredniej zależności procesu grubienia błony komórkowej od wzrostu na wysokość zwrócił uwagę Żelawski (82) oraz Molski i Żelawski (42) w badaniach nad reakcją fotoperiodyczną u *Larix decidua*. Dalsze badania z zastosowaniem równoczesnej dekapitacji lub obrączkowania wraz ze zmianą warunków fotoperiodycznych lub lokalnym oddziaływaniem fotoperiodycznym tylko na wierzchołek rośliny, zostały przeprowadzone na *Larix polonica* i *Picea abies* (74, 75, 79). Wykazały one rzeczywiście, iż procesy istotnie decydujące o grubieniu wtórnej błony komórkowej, chociaż ulegały wpływowi warunków fotoperiodycznych (podobnie jak aktywność kambialna i proces wzrostu objętościowego cewek) jednak w przeciwieństwie do tych ostatnich nie były bezpośrednio związane ze wzrostem wierzchołka pędu. Sugerowałyoby to pośrednio brak wyraźnego związku ze zmianami zawartości naturalnych stymulatorów wzrostu typu auksyn w zakresie koncentracji fizjologicznych. Wiele wyników uzyskanych w czasie tych doświadczeń wskazywało, że procesy związane z grubieniem błony wtórnej cewek uzależnione były od wpływu warunków fotoperiodycznych na w pełni wyrosnięte igły, co mogłoby sugerować związek grubienia błony komórkowej z wielkością fotosyntezy. Inne wyniki nie wykazy-

wały jednak korelacji między procesem grubienia błony komórkowej, a przyrostem masy roślin, a więc prawdopodobnie i zmianami poziomu fotosyntezy (w badanym zakresie). Na brak bezpośredniego związku między procesem fotosyntezy i procesem grubienia wtórnej błony komórkowej powoływał się również Larson (34), chociaż nie przytaczał danych eksperymentalnych. Wareing i Roberts zwracali także uwagę na fakt, że tworzenie się drewna późnego u *Robinia pseudoacacia* uzależnione było od warunków fotoperiodycznych w jakich znajdowały się w pełni wyrosnięte liście. Wareing i Roberts wiązali tę aktywność kambialną z tworzeniem się pewnych ilości stymulatora wzrostu w liściach w pełni wyrosniętych.

Już wcześniej zwrócono uwagę na wyraźną korelację między szerokością poszczególnych warstw w strefie kambialnej, a typem tworzącego się drewna u gatunków iglastych (73, 77, 80). W pracach tych podczas rozpatrywania zmiany w szerokości warstwy, w której odbywa się wzrost średnicy promieniowej oraz warstwy, w której obserwuje się grubienie błony wtórnej komórek różnicujących się na cewki wykazano, że w ciągu okresu wegetacji czas trwania tych procesów ulega zmianie. Przypuszczano, że znaczne wydłużenie okresu grubienia błony wtórnej, jakie obserwowano w drugiej połowie okresu wegetacyjnego sprzyja tworzeniu cewek grubościennych (nawet w przypadku zmniejszonej intensywności procesu grubienia błony w tym czasie).

Zmiany zaobserwowane w strefie kambialnej roślin iglastych wykazują znaczne podobieństwo do zmian towarzyszących zahamowaniu wzrostu korzeni roślin w warunkach doświadczalnych. Według Torreya (61) wielu badaczy wykazało, że zahamowanie wzrostu korzeni powoduje znaczne zbliżenie się strefy zróżnicowania do strefy merystematycznej, co przyspiesza tworzenie się elementów ksylemu. Torrey uzyskał ten sam wynik stosując kwas  $\beta$ -indoliloctowy oraz dwie inne substancje hamujące wzrost korzeni. Wysunął też sugestię, że auksyna bierze aktywny udział w procesie różnicowania, w tworzeniu błony wtórnej, jej drewnieniu i wreszcie dezorganizacji zawartości cytoplazmatycznej, tworzących się elementów pierwotnego ksylemu. Podobnie Wardrop (63) wskazywał na możliwość udziału substancji typu auksyn w ustaleniu określonych proporcji między wzrostem objętościowym i różnicowaniem włókien i cewek.

W strefie kambialnej roślin iglastych, w końcu okresu wegetacyjnego, warstwa różnicowania zbliża się znacznie do warstwy komórek merystematycznych. Świadczyłoby to o wcześniejszym rozpoczynaniu procesu grubienia błony komórkowej, a także drewnienia. Proces ten trwa również dłużej, bowiem w okresie tym obserwuje się zwolnienie dezorganizacji zawartości protoplazmatycznej komórek różnicujących się na cewki. W świetle omawianych wyżej badań, przypuszczenie, że substancje wzrostowe mogą decydować o różnicowaniu się słoja przyrostu rocznego drewna przez kształtowanie w ciągu okresu wegetacyjnego odpowiednich proporcji między procesem wzrostu i różnicowania, przejawiające się zmianami szerokości poszczególnych warstw strefy kambialnej, wydaje się prawdopodobne.

Obecność substancji wzrostowych stymulujących wzrost w tkankach roślin iglastych stwierdziło już dawniej wielu badaczy (6, 81, 41, 11, 12). Substancje te prawdopodobnie należały do grupy auksyn, podobnie jak substancje wykryte i zidentyfikowane ostatnio (1, 34, 5). W badaniach własnych autora (78) nie stwierdzono jednak korelacji między zmianami zawartości substancji zaliczonych do grupy auksyn, a zmianami w grubości błony komórkowej cewek tworzących się w różnych warunkach fotoperiodycznych u modrzewia. Zarówno bowiem, w warunkach nieprzerwanego oświetlenia o wysokiej intensywności jak i nieprzerwanego oświetlenia o bardzo niskiej intensywności w ciągu 12 godzin na dobę, stwierdzono w tkankach korowych wysoką zawartość promotorów (najprawdopodobniej substancji typu auksyn).

O ile jednak w pierwszym przypadku tworzyły się cewki cienkościenne, o tyle działanie drugiego rodzaju warunków fotoperiodycznych spowodowało utworzenie się cewek o błonie zgrubiałej. Także w ostatnio przeprowadzonych badaniach autora na roślinach rosnących w warunkach naturalnych (83) substancji typu auksyn nie udało się wykryć w tkankach korowych już na około 30 dni przed wystąpieniem pierwszego rozszerzenia warstw wzrostu i różnicowania w strefie kambialnej i na długo przed pojawieniem się cewek drewna późnego. Poziom tych substancji w późniejszym okresie nie uległ już podwyższeniu. Sprawa ta w omówionych badaniach nad modrzewiem była jednak badana tylko wstępnie i wymagałaby poważniejszych studiów. W istocie rzeczy przytoczone obserwacje zgodne są z wynikami Södinga (59), Zimmermanna (81) i innych, którzy wykazali, że po wiosennym nagromadzeniu, związanym z rozwojem pączków i wzrostem młodych pędów, poziom auksyn u wielu roślin drzewiastych maleje szybko i na ogół w drugiej dekadzie czerwca jest już wielokrotnie niższy niż w maju. Fakty te<sup>1</sup>, jak i wyniki wcześniejszych badań (74, 75) pozwalają wysnuć wniosek, że zmian zachodzących w strefie kambialnej i różnicowania słoja rocznego drewna nie da się wytłumaczyć całkowicie tylko wpływem substancji typu auksyn. Tworzenie się drewna reakcyjnego, zbudowanego u drzew iglastych z komórek o błonie zgrubiałej, pod wpływem heteroauksyny, wysuwane jako dowód, że substancje typu auksyn mogą być czynnikiem decydującym o grubieniu błon komórkowych w czasie tworzenia się drewna późnego, zasługuje tu jednak na baczniejszą uwagę. W znanych dotąd badaniach, drewno reakcyjne powstawało jedynie wówczas, gdy zastosowano znacznie wyższe koncentracje heteroauksyny niż koncentracje fizjologiczne. W tych warunkach heteroauksyna mogła działać jak inhibitor, podobnie jak w badaniach Torrey'a prowadzonych na korzeniach. Charakterystyczne jest, że w czasie tworzenia się drewna reakcyjnego warstwa różnicowania również ulega znacznemu rozszerzeniu i przybliżeniu do warstwy merystematycznej, co wielokrotnie obserwowano przy okazji dotychczasowych badań nad zmianami szerokości strefy kambialnej w różnych porach roku (dane własne nieopublikowane). Taka możliwość pozostałaby w zgodzie z sugestią, że substancje typu inhibitorów mogą wywierać wpływ na tworzenie się drewna reakcyjnego. (43).

Już w dawnych latach zwracano uwagę na możliwość udziału w procesach związanych z aktywnością kambialną także innych substancji czynnych w procesach wzrostowych, należących np. do tak zwanej grupy „bios” (8, 9), lub takich substancji jak kwas askorbinowy i aneuryna (30) lub w ogóle bliżej nieokreślonych substancji, o których udziale wnioskowano pośrednio (23, 25, 7, 51, 60). W ostatnich latach Wareing (67) wykazał wyraźnie, u kilku gatunków drzew liściastych, że dopiero zastosowanie równocześnie heteroauksyny i gibereliny umożliwiała tworzenie się normalnych komórek drewna.

Wiadomo, że zmiana długości dnia wpływa na poziom auksyn tworzących się w rosnących częściach rośliny, głównie w wierzchołku wzrostu i młodych liściach (badania omówione szczegółowo w pracach przeglądowych 32, 37, 53). Z tą zmianą w poziomie auksyn może więc być związany wpływ warunków fotoperiodycznych na aktywność kambialną i na wzrost średnicy komórek różnicujących się na cewki. Zmiana warunków fotoperiodycznych powoduje jednak również zmiany w zawartości substancji hamujących wzrost — inhibitorów wzrostu, wytwarzanych głównie w liściach w pełni wyrosniętych (64, 44, 28, 29, 48, 27). Fakt ten mógł więc sugerować udział substancji typu inhibitorów wzrostu w procesach związanych z grubieniem wtórnej błony komórkowej cewek, skoro jak wyżej wspomniano, procesy te uzależ-

<sup>1</sup> O ile uznać, że fakty te odzwierciedlają szerszą prawidłowość w przebiegu sezonowych zmian aktywności auksyn u różnych grup taksonomicznych roślin drzewiastych.

nione były od warunków fotoperiodycznych jakim poddano w pełni wyrosnięte liście. W celu bliższego zbadania możliwości udziału inhibitorów wzrostu w procesach określających typ tworzącego się drewna autor przeprowadził serię doświadczeń obejmujących równocześnie badanie drewna i zmiany zawartości naturalnych substancji wzrostowych w szczególności inhibitorów w tkankach korowych i wierzchołkowych podczas oddziaływania różnymi warunkami fotoperiodycznymi u modrzewia. Wyniki tych badań (78) wykazały wyraźnie wysoki stopień korelacji między zmianami zawartości substancji wzrostowych typu inhibitorów w tkankach korowych, a grubością błony komórkowej utworzonych cewek. Jednocześnie wykazały one brak analogicznej korelacji z aktywnością substancji stymulujących wzrost (prawdopodobnie auksyn).

Dalsze badania wykazały, że w tkankach roślin modrzewia rosnących w warunkach naturalnych gromadzą się w końcu okresu wegetacji substancje hamujące wzrost najprawdopodobniej podobne do tych, których nagromadzenie obserwowano w czasie oddziaływania krótkiego fotoperiodu (praca autora w druku). Akumulację tych substancji w tkankach korowych poprzedzało nagromadzenie się ich w igłach i wierzchołkach pędów u roślin poddanych warunkom krótkiego dnia, usunięcie wierzchołka pędu nie powodowało jednak mniejszego nagromadzenia się inhibitora w tkankach korowych. Odwrotnie, zabieg dekapitacji powodował podwyższenie zawartości tych substancji (przeciwnie niż substancji stymulujących wzrost tworzących się głównie w rosnących częściach rośliny). Można więc przypuszczać, że substancje hamujące wzrost tworzyły się w znacznych ilościach w drugiej połowie lata przede wszystkim w igłach i stąd przemieszczały się do tkanek korowych, gdzie mogły oddziaływać na różnicowanie się komórek ksylemu powstałych przez podział w kambium.

Na uwagę zasługuje przy tym fakt, że nagromadzenie inhibitora w tkankach korowych bezpośrednio poprzedzało wystąpienie istotnych zmian w szerokości poszczególnych warstw strefy kambialnej, a następnie tworzenie się grubościennych cewek drewna późnego. Wykazanie równoległości między gromadzeniem się inhibitorów i grubieniem błony wtórnej w różnych warunkach fotoperiodycznych i w warunkach naturalnych nie świadczy jeszcze o przyczynowym związku między tymi dwoma procesami. Niemniej jednak zwrócona została baczniejsza uwaga na możliwość udziału tej grupy substancji w procesie różnicowania się drewna, podobnie jak podejrzewa się udział tych substancji w procesach różnicowania się pączka spoczynkowego (10, 54, 65, 17, 47).

W celu bliższego określenia roli substancji typu inhibitorów w procesie różnicowania się drewna, konieczne byłyby bezpośrednie badania z zastosowaniem wyizolowanych z tkanek substancji oraz badania nad ich biologicznymi właściwościami jako regulatorów wzrostu. Obecnie można jedynie przypuszczać, że substancje typu inhibitorów i substancje typu auksyn współdziałają w procesie różnicowania słoja przyrostu rocznego drewna.

Z Katedry Botaniki Leśnej Szkoły Głównej Gospodarstwa Wiejskiego w Warszawie.

#### LITERATURA

1. Allen R. M. — Changes in acid growth substances in terminal buds of long leaf pine saplings during the breaking of winter dormancy. *Physiol. Plant.* 13 (3): 555—558, 1960.
2. Avery G. S., Burkholder P. R., Creighton H. B. — 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. 1937.
3. Brown A. B., Cormack R. G. H. — Stimulation of cambial activity, locally in the region of application and at a distance in relation to wound, by means of heteroauxin. *Canad. Journ. of Res. C.*, 15: 433—441. 1937.

4. Büs gen M. — Bau und Leben unsere Waldbäume. Jena str. 88—93, 144—153. 1917.
5. Clark J., Bonga J. M. — Evidence for indole-3-acetic acid in Balsam fir, *Abies balsamea* (L.) Mill. *Canad. Jour. Bot.* 41 (1): 165—173, 1963.
6. Czaja A. Th. — Der Nachweis des Wuchsstoffes bei Holzpflanzen *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* 52 (2): 267—271, 1934.
7. Czaja A. Th. — Wurzelwachstum, Wuchsstoff und die Theorie der Wuchsstoffwirkung. *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* 53 (2): 221—245. 1935.
8. D ag y s J. — Wuchsstoffe der Mikroorganismen in embrionalen Geweben und im Blatungssaften Protoplasma 24. 1935.
9. D ag y s J. — Die Hefewuchsstoffe in Knospen und Blättern. *Protoplasma*, 26 (1): 20—44, 1936.
10. Doorenbos J. — Review of the literature on dormancy in buds of woody plants. *Meded. v. d. Land. Wageningen.* 53 (1): 1—15. 1953.
11. Fransson P. — Studies on auxin in young stem of *Pinus silvestris*. *Physiol. Plant.* 6 (3): 544—550. 1953.
12. Fransson P. — Studies on a shoot and root cell elongation stimulator in *Pinus silvestris*. *Physiol. Plant.* 12 (1): 188—198. 1959.
13. Fraser D. A. — Production of spring wood with  $\beta$ -indole acetic acid (hetero-auxin). *Nature (London)* 164: 542. 1949.
14. Gouwentak C. A. — Kambiumtätigkeit und Wuchsstoff. I. *Meded. van de Land. Wageningen* 40 (3). 1936.
15. Gouwentak C. A., Maas M. L. — Kambiumtätigkeit und Wuchsstoff. II. *Meded. van de Land. Wageningen* 44 (1). 1940.
16. Grossenbacher J. G. — Periodicity and distribution of radial growth in trees and their relation to the development of the annual rings. *Wisc. Acad. Sci. Arts and Letters* 18: 1—77. 1915.
17. Hemberg T. — The occurrence of acid inhibitors in resting terminal buds of *Fraxinus*. *Physiol. Plant.* 11 (3): 610—614. 1958.
18. Jacobs W. P. — The role of auxin in the differentiation of xylem around a wound. *Am. J. Bot.* 39: 301—309. 1952.
19. Jacobs W. P., — Aeropetal auxin transport and xylem regeneration — a quantitative study. *American Naturalist* 88 (842): 327—337. 1954.
20. Jacobs W. P., Morrow J. B. — A quantitative study of xylem development in the vegetative shoot apex of *coleus*. *Amer. Jour. Bot.* 44 (10): 823—842. 1957.
21. Jost L. — Über Dickenwachstum und Jahresringbildung. *Bot. Zeitung* 49 (37): 605—611 (38): 625—630. 1891.
22. Jost L. — Über Beziehung zwischen der Blatentwicklung und der Gefäßbildung in der Pflanze *Bot. Zeitung* 51 (6/8): 89—138. 1893.
23. Jost L. — Die Determinierung der Wurzelstruktur. *Zeitschrift für Botanik* 25: 481—522. 1931/32.
24. Jost L. — Wuchsstoff und Zellteilung. *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* 35. (8): 733—750. 1935.
25. Jost L. — Zur Physiologie der Gefäßbildung. *Zeitschrift für Botanik* (35) (3/4): 114—150. 1949.
26. Kastens E. — Beiträge zur Kenntnis der Funktion der Siebröhren. *Mitt. Inst. allg. Bot. Hamburg.* 6, 33, 1924.
27. Kawase M. — Growth Substances related to dormancy in *Betula*. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 78: 532—544. 1961.
28. Kawase M., Nitsch J. P. — Growth substances and the photoperiodic control of Growth in *Betula pubescens*. *Plant Physiol.*, 33 (sup.), XIX. 1958.
29. Kawase M., Nitsch J. P. — Growth substances and the photoperiodic control of Growth in *Betula pubescens* and *Betula lutea*. *Plant Physiol.*, 34 (sup.) IV. 1959.
30. Künning H. — Untersuchungen über die Wirkstoffregulation der Kambiumtätigkeit. *Planta* 38 (1): 36—64. 1950.
31. Ladefoged K. — The periodicity of wood formation. *Det. Kong. Dan, Biol. Skrift.* 7 (3). 1952.
32. Lang A. — Physiology of flowering. *Ann. Review of Plant Physiology* 3: 265—306. 1952.
33. Larson P. R. — A physiological consideration of the springwood — summerwood transition in Red pine. *Forest Sci.* 6 (2): 110—122. 1960.
34. Larson P. R. — Auxin gradients and the regulation of cambial activity. In *Tree Growth* ed. Kozłowski. p. p. 97—117. The Ronald Press Co. 1962.

35. Larson P. R. — The indirect effect of photoperiod on tracheid diameter in *Pinus resinosa*. Amer. Journ. Bot. 49 (2): 132—137. 1962.
36. Leibach F. — Über die Auslösung von Kallus und Wurzelbildung durch  $\beta$ -indolylessigsäure. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 35 (3): 359—364. 1935.
37. Liverman J. L. — The physiology of flowering. Ann. Review of Plant Physiology 6: 177—210. 1955.
38. Mac Dougal D. T. — Tree Growth. Leiden, Holland. 1938.
39. Maggio A., Wetmore R. H., Morel G. — Induction de tissu vasculaire dans le prothalle de Fougere. C. R. Acad. Sc. 256, 5196—5199. 1963.
40. Mašková J. — O letokruzich s hlediska hormonové theorie. Lesnická Pracé 27 (2): 55—59, 27 (3): 88—99. 1948.
41. Mirov N. T. — Distribution of growth hormone in shoots of two species of pine. Journ. Forestry 39: 457—464. 1941.
42. Molski B., Żelawski W. — Wstępne badania anatomiczne procesu kształtowania się drewna późnego w słoju rocznym u siewek modrzewia (*Larix europea* D. C.) w związku z warunkami długości oświetlenia dziennego. Acta Soc. Bot. Pol. 27 (1): 83—102. 1958.
43. Nečasany V. — Effect of  $\beta$ -indoleacetic acid on the formation of reaction wood. Phytion 11 (2). 117—127. 1958.
44. Mirov N. T. — Distribution of growth hormone in shoots of two species Proc. Amer. Hort. Sci. 70: 512—525. 1957.
45. Onaka F. — Studies on compression and tension wood. Bull. Wood Res. Inst. Kyoto Uniw. 1:1—88, 1949.
46. Oppenheimer H. R. — Cambial wood production in stems of *Pinus halepensis*. Palestine Journ. Bot. and Hort. Sci. 5: 22—51. 1945.
47. Phillips I. D. J., Wareing P. F. — Studies in dormancy of Sycamore I. Seasonal changes in the growth substance content of the shoot. Journ. Exp. Bot. 9 (27): 350—365. 1958.
48. Phillips I. D. J., Wareing P. F. — Studies in dormancy of Sycamore II. The effect of daylength on the natural growth-inhibitor content of the shoot. Journ. Exp. Bot. 10 (30): 504—514. 1959.
49. Priestley J. H. — Studies in the physiology of cambial activity. III. The seasonal activity of the cambium. The New Phytologist 29 (4): 317—354. 1929/30.
50. Priestley J. H., Scott L. J. — A note upon summer wood production in the tree. Proc. Leeds. Phil. and Lit. Soc. (Sci. Sect.) 3: 235—248. 1936.
51. Rhem S. — Zur Entwicklungsphysiologie der Gefäße und des Trachealensystems. Planta 26 (2): 255—274. 1937.
52. Reinders-Gouwentak C. A. — Cambial activity as dependent on the presence of growth hormone and nonresting condition of stems. Proc. Nederl. Akad. van Wetenschappen 44 (5): 654—663. 1941.
53. Rylska T. — Z zagadnień fizjologii kwitnienia. Wiadomości botaniczne. 2 (4): 193—212. 1958.
54. Samish R. M. — Dormancy in woody plants. Ann. Rev. of Plant Physiol. 5: 183—204. 1954.
55. Snow R. — Activation of cambial growth by pure hormones. The New. Phyt. 34 (5): 347—360. 1935.
56. Snow R. — The nature of the cambial stimulus. The New. Phyt. 32 (4): 288—296. 1933.
57. Söding H. — Die Ausführung des Wentchen Auxintestes am Tageslicht. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 53 (3): 331—334. 1935.
58. Söding H. — Über den Einfluss von Wuchsstoff auf das Dickenwachstum der Bäume. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 54 (3): 291—304. 1936.
59. Söding H. — Wuchsstoff und Kambiumtätigkeit der Bäume. Jahrb. f. Wiss. bot. 84 (4): 639—670. 1937.
60. Söding H. — Weitere Untersuchungen über die Wuchsstoffregulation der Kambiumtätigkeit. Zeitschr. f. Bot. 36: 113—141. 1940/41.
61. Torrey J. G. — The effect of certain metabolic inhibitors on vascular tissue differentiation in isolated pea roots. Amer. Journ. Bot. 40 (7): 525—533. 1953.
62. Trendelenburg R. — Das Holz. als Rohstoff. München. 1955.
63. Wardrop A. B. — The phase of lignification in the differentiation of wood fibres. Tappi 40: 225—243. 1957.
64. Wareing P. F. — Growth studies in woody species. VI. The locus of photoperiodic perception in relation to dormancy. Physiol. Plant. 7 (2): 261—277. 1954.



65. Wareing P. F. — Photoperiodism in woody plants. *Ann. Rev. of Plant. Physiol.* 7: 191—214. 1956.
66. Wareing P. F. — The physiology of cambial activity. *Journ. Inst. Wood. Sci.* 1: 34—42. 1958.
67. Wareing P. F. — Interaction, between indoleacetic acid and gibberellic acid in cambial activity. *Nature* 181, (4625): 1744—1745. 1958.
68. Wareing P. F., Roberts D. L. — Photoperiodic control of cambial activity in *Robinia pseudoacacia* L. *The New Phyt.* 55: 356—366. 1956.
69. Wershing H. P., Bailey I. W. — Seedlings as experimental material in the study of „redwood“ in conifers. *Journ. Forestry* 40: 411—414. 1942.
70. Wetmore R. H., Sorokin S. — On the differentiation of xylem. *Journ. Arnold. Arboretum* 36: 305—317. 1955.
71. Wetmore R. H., Rier J. P. — Experimental induction of vascular tissues in callas of angiosperms. *Amer. Journ. Bot.* 50 (5): 418—430. 1963.
72. Wieler A. — Über die jährliche Periodicität im Dickenwachstum des Holzkörpers der Bäume. *Tharandter forstliches Jahrbuch*, 48, 39—139. 1898.
73. Wodzicki T. — Investigation on the kind of *Larix polonica* Rac. wood formed under various photoperiodic conditions. I. Plants Growing in natural conditions. *Acta Soc. Bot. Pol.* 29 (4): 713—730, 1960.
74. Wodzicki T. — Investigation on the kind of *Larix polonica* Rac. wood formed under various photoperiodic conditions. II. Effect of different light conditions on wood formed by seedlings grown in greenhouse. *Acta Soc. Bot. Pol.* 30 (1): 111—131. 1961.
75. Wodzicki T. — Investigation on the kind of *Larix polonica* Rac. wood formed under various photoperiodic conditions. III. Effect of decapitation and tinging on the wood formation and cambial activity. *Acta Soc. Bot. Pol.* 30 (2): 293—306. 1961.
76. Wodzicki T. — Związek między wzrostem wysokości i tworzeniem się drewna w świetle badań nad reakcją fotoperiodyczną drzew. *Wiadomości Botaniczne* 5 (1): 57—72. 1961.
77. Wodzicki T. — A contribution to the rate of xylem cell formation and differentiation of tracheids in *Pinus silvestris* L. *Acta Soc. Bot. Pol.* 31 (2): 219—227. 1962.
78. Wodzicki T. — Photoperiodic control of natural growth-substances and wood formation in larch *Larix decidua* D. C. *Journ. Exp. Bot.* Vol. 15 (45): 584—599. 1964.
79. Wodzicki T., Witkowska L. — On the photoperiodic control of extension growth and wood formation in Norway spruce (*Picea abies* L.) Karst. *Acta Soc. Bot. Pol.* 30 (34): 755—764. 1961.
80. Wodzicki T., Peda T. — Investigation on the annual ring of wood formation in european silver fir (*Abies pectinata* D. C.). *Acta Soc. Bot. Pol.* 32 (3): 609—618. 1963.
81. Zimmermann W. A. — Untersuchungen über die räumliche und zeitliche Verteilung des Wuchsstoffes bei Bäumen. *Zeitsch. f. Bot.* 30, 209—252. 1936/37.
82. Żelawski W. — Dalsze badania reakcji fotoperiodycznej siewek modrzewia (*Larix europea* D. C.). *Acta Soc. Bot. Pol.* 2661: 80—103. 1957.
83. Wodzicki T. J. — Annual ring of wood formation and seasonal changes of natural growth — inhibitors in larch. *Acta. Soc. Bot. Pol.* 34 (1): 117—151. 1965.

Praca wpłynęła do Komitetu Redakcyjnego 12 listopada 1964 r.