

植物生长调节剂在控制形成层 活动中的作用

崔克明

(北京大学生物系, 北京 100871)

THE ROLE OF PLANT GROWTH REGULATORS IN THE CONTROL OF CAMBIAL ACTIVITY

Cui Ke-ming

(Department of Biology, Peking University, Beijing 100871)

植物形成层的活动既包括通过平周分裂或斜向横分裂增加形成层自身, 也包括通过平周分裂向外形成韧皮部, 向内形成木质部。五大类植物生长调节剂[生长素、赤霉素(GAs)、细胞分裂素(CKs)、乙烯和脱落酸(ABA)]都参与了这一过程的调节^[42]。这方面的研究发展很快, 近年已出版了一本专著^[60], 许多有关植物生长调节剂的专著中也都有专门章节讨论这一问题^[3, 27, 63, 112]。本文仅就近些年的进展作一简要介绍。

方法学比较

研究植物生长调节剂(PGRs)在控制形成层活动中的作用, 通常从两方面进行一测定内源激素水平和施用外源PGRs一定时间后观察形成层的反应。第一种方法, 测定处于不同活动状态的形成层区域中自然存在的内源激素水平。但这要求具备精密的化学分析仪器和技术; 而且难于准确地将形成层带与其它组织分离, 所测定的组织往往除含有形成层带细胞外, 还含有未成熟的木质部或/和韧皮部细胞, 甚至还可能含有少数成熟的维管分子, 所以称之为“形成层区域”, 而不称“形成层带”。并且即使准确地测定出了形成层带的内源激素水平, 也很难说这些激素是直接在这里合成的, 还是别处合成后运到这里的, 还是别处合成其前体运到这里后再转化为植物激素, 或者是别处合成其钝化形, 运到后再活化的。

第二种方法就是用羊毛脂、琼脂、水或培养基作为PGRs的载体, 将含有已知PGRs的这类载体置于各种处在被动休眠期的去掉内源激素的“源”(芽、叶和根)的茎的生理末端, 插入蒸馏水中, 置于适于树木生长的人工气候室中, 培养几周后测定形成层反应。这种

方法比较简单,而且所加PGRs是已知的。但是在施用时,组成茎的其它组织也暴露于PGRs,因此就很难说形成层活动的反应必然是由所用PGRs直接引起的。换句话说,这种反应也可能是PGRs首先引起非形成层细胞中的代谢过程的改变,产生出新的代谢物,进而影响形成层的活动。不过,形成层对外源PGRs的反应反映了形成层及其衍生组织中的细胞吸收、运输和代谢能力。当然这些过程还受到其它许多因素的影响。现在的趋势是将两种方法结合起来,植物生理学家,植物生物化学家与植物形态解剖学家共同进行协作研究,彼此取长补短,并已取得较好结果^[58,59,85,86,87]。

形成层区域的内源激素

虽然生物试法早已提供了明显的证据,说明形成层区域中存在着促进或抑制其活动的物质,但是至今关于硬材形成层区域中发现内源激素的报道极少,只在一些松科植物的形成层区域中测定出了自然存在的生长素(IAA)^[12,78]脱落酸(ABA)^[79]、赤霉素(GA₁, GA₃, GA₄, GA₇和GA₉)^[88]和细胞分裂素[玉米素(Z)、玉米素核苷(2R)^[87,88]和二氢松柏醇(DCA)^[89]]。Savidge和Wareing^[73]测定了槭树、杨树和栎树等形成层区域中的IAA含量。质谱—气相色谱的测定指出硬材和软材的茎部都产生乙烯^[8,47,48,55,81],但是没有结论性的证据说明形成层区域中产生乙烯。

长期以来,人们就推测形成层区域自身产生内源激素^[80,93],不过,目前在形成层区域中仅仅证实了存在着乙烯中间产物^[76]。Pharis等^[53]将³H-GA₄注射到*Pinus radiata*茎中,14天后就在形成层区域发现了几种不确定的GA成分。顶端的分生组织和叶子是向形成层提供内源激素的一个“源”,在许多种的芽^[43,87]、叶^[11,25,79]、伸展的枝条^[5,10,12,15,24,28,52,95,108]和木质部液^[4,22,34]中都证实存在着生长素、细胞分裂素、脱落酸和赤霉素。当去掉芽、枝或叶,或切断树冠与下部的连系(环剥)就减少了形成层区域中IAA^[13,41,72,84,97]和ABA^[41]的含量。当年生的*Pinus contorta*叶子中IAA和ABA含量随着叶子的成熟而减少^[73]。当将¹⁴C-IAA分别施于分开的各部分时,叶子比其它部分的放射性输出多^[89]。这些说明顶端和叶子,特别是幼叶是IAA和ABA合成的重要场所。

根端是合成形成层区域植物激素的另一场所,用非木本植物的输导实验表明,根不仅是合成细胞分裂素的主要场所,而且与幼叶一样,也是赤霉素^[86,76,77]和乙烯前体1-氨基-环丙烷-1-羧酸(ACC)^[103]的合成场所。

许多树种的韧皮部^[29,96,97]和木质部液^[14,22,34]中已经检查出IAA、GAs和CKs。对*Salix viminalis*^[18,35],*Salix fragilis*^[17]和*Acer pseudoplatanus*^[111]中¹⁴C-IAA,以及*Salix viminalis*中¹⁴C-GA的观察都说明它们在木质部和韧皮部之间通过形成层区域进行径向运输。

大量的证据说明,IAA在形成层区域中进行向基的极性运输。在用*Malus sp.*^[9]、*Abies balsamea*^[38]和*Pinus densiflora*^[51]等的茎所做实验中¹⁴C-IAA在向基方向上的运输和移动远远超过了向顶方向上的。顶端补充³H-IAA的*Fagus sylvatica*的横切面照片说明:在形成层活动期,IAA在形成层带、分化着的衍生细胞和韧皮部薄壁细胞中运输;而在形成层休眠期则在形成层带和韧皮部薄壁组织细胞中运输^[32]。与此相似,Nix和

Wodzicki^[49]发现, 将¹⁴C-IAA从顶端用于生长着的*Pinus echinata*茎上2天后绝大多数检查出的放射性位于形成层带和分化中的衍生细胞中, 特别是在木质部一面。但是用*Picea sitchensis*茎的实验表明, 来自基端的内源ABA流与来自顶端的相似, 这就说明ABA的移动是没有极性的。环剥说明, 切断了*Abies balsamea*^[38]中¹⁴C-IAA, *Prunus persica*^[13]、*Picea sitchensis*^[41]和*Pinus contorta*^[78]中的内源IAA以及*Picea sitchensis*^[41]中内源ABA的运输。

PGRs在形成层活动中的生理作用

(一) 控制形成层活动周期

在温带树木中形成层的活动存在着明显的周期性: 每年初春形成层开始活动, 春夏季活动旺盛, 夏末秋初活动变慢, 秋末冬初开始进入休眠。大量的试验说明植物激素参与了这一过程的调节。许多松柏类树去芽去叶或环剥后, 一年生枝条形成层区域的IAA水平降低, 而且使生长枝条中的形成层活动停止, 而当补充以外源IAA时, 就会阻止IAA水平的降低, 使形成层恢复活动^[41, 57, 71, 73, 74, 81]。在*Picea sitchensis*^[43]、*Pinus silvestris*^[65]、*Pinus contorta*^[74]和*Abies balsamea*^[87]中木质部发育期间形成层区域IAA水平明显比休眠期高。但是Sundberg等^[80]的最新研究说明, 在形成层活动旺盛期IAA水平提高, 但浓度降低, 这可能是由于分化中的木质部和韧皮部增加。

松柏类和散孔硬材树木中, 春季形成层活动都是由绽开的芽基部开始, 沿着幼干或幼枝以每小时约1厘米的速度向基运输^[95], 这正是IAA向基运输的速度。不过Lachand和Bonnemain^[30, 31]发现, *Fagus sylvatica*等散孔材中形成层的活动几乎在各地同时开始, 当伸长生长和叶发育停止后及去叶后形成层活动也立即停止。如果将散孔材在早春去芽, 直到新芽长出之前形成层不活动。

环孔材中形成层的活动则不一样。去叶、环剥, 甚至把一大直径的树干砍短都不能阻止已开始的早材导管的形成^[94]。常有报道说, 甚至在大树的整个茎和全部分枝中形成层反应和早材发育的开始同时发生。然而在*Quercus sp.*^[30]等植物中则明显是一个向基过程。

许多研究还发现, 形成层对IAA的反应随季节变化, 即与活动周期有关。在稳定的环境条件下, 形成层活动后期对*Pinus sylvestris*枝条施用IAA就不如早期施用对管胞形成的刺激作用大^[100, 110]。外源IAA也不能阻止*Picea sitchensis*^[41]枝条中形成层活动的自然停止。同样, 不管温度是否适于生长, 外源IAA都不能使短日照所诱导的*Picea sitchensis*枝条中已开始的休眠终止^[41]。在人工控制的适于生长的条件下, 休眠开始时对*Pseudotsuga menziesii*^[33]、*Pinus densiflora*^[66]和*Abies balsamea*^[38, 58, 60, 87]去芽的枝条顶端施用IAA比休眠结束时使用诱导产生的管胞少得多。但在*Abies balsamea*^[38]和*Pinus densiflora*^[61]的休眠早期和形成层活动期中¹⁴C-IAA的运输相似, 这就说明在休眠早期形成层对外源IAA反应较少不能归因于IAA的运输不足。这也似可说明IAA不是控制形成层休眠的直接因素。不过有一些研究却说明ABA的水平与形成层休眠密切相关。外源ABA能抑制形成层活动。当对*Picea glauca*插条基部使用ABA^[39]和将ABA注射入*Pinus radiata*幼苗^[63]时, 形成层细胞平周分裂的频率和管胞径向增大的范围却减小。而且每年

从早材向晚材的转变,以及形成层细胞有丝分裂的停止都是由于内源 ABA 的累积^[41,98]。Webber 等对 *Pseudotsuga menziesii* 枝条中内源 ABA 的测定说明休眠期 ABA 的水平明显比 7 月形成层活动期高^[65]。有限的证据说明,乙烯也参与了形成层活动的控制,在 *Juglans nigra* 和 *Prunus serotina* 中形成层的休眠与内源乙烯水平密切相关^[47]。乙烯可以满足休眠形成层对冷冻的需要。

(二) 维持形成层纺锤状细胞的形态和排列方向

大量的研究说明,由幼叶产生的生长素沿茎轴向根尖的运输有两条主要途径^[45]。一条是诱导维管分化的极性运输,从幼叶始途经原形成层、形成层、分化中的维管分子和薄壁组织向根运输^[46],此途径对生长素运输抑制剂非常敏感^[44],而且此途径由于运输速度的振动而沿着植物轴呈波形移动^[101,102,111,112],这种沿着体轴的呈波形移动的信号也可能传递着形态发生和位置效应的信息。生长素运输的第二条途径是从成熟叶开始经过韧皮部筛管快速而非极性的移动。当成熟叶下面的筛管被切断后,这种生长素可以促进维管组织再生。

Sachs 通过一系列实验研究提出,来自幼叶的生长素流的形成决定着维管分化的规则式样^[62,63]。这种来自幼叶的生长素流最初是以在细胞中扩散的形式出现,进而诱导了生长素的极性运输。这种运输方式与分化间的关系是一种正反馈,即生长素流愈强,细胞运输生长素的能力就愈强。也就是说分化能提高细胞运输引起这一分化的信号物质的能力。生长素围绕着创伤区域的水平扩散就沿着一新的水平极性诱导出运输生长素的细胞^[19,20]。生长素的连续的极性流就可最后诱导形成一复杂的维管束,维管束又维持着进行生长素连续极性运输的途径—与维管束结合的具有运输生长素的能力的细胞^[26,27]。维管束是移动生长素的最快的路线^[32],当这些维管束与来自幼小的发育中的叶子的生长素流接触时就形成了维管束网。从另一方面来说,也就是生长素在维持维管形成层纺锤状原始细胞及其衍生细胞的形态上起着重要作用。在 *Pinus contorta* 幼小的去叶和芽的茎段中看到形成层纺锤状细胞发生了横向分裂而成轴向短的薄壁组织细胞,如果的去芽端加上外源 IAA 就阻止了这种横分裂的进行,维持了纺锤状细胞的形态^[67,68,72]。杜仲剥皮后如果没能再生新皮,也就是切断了树冠与下部韧皮部的连系,2—3 个月后剥皮处以下的树干中的形成层纺锤状原始细胞及其衍生细胞就不再与茎轴平行,有的甚至几乎与茎轴垂直^[1]。如果部分环剥后只留下一具有全部组织的斜桥,这就改变了 IAA 的运输方向,从而引起桥中纺锤状细胞的重新定向,直到其长轴与斜桥的方向平行^[21,70,109];而当在 *Abies balsamea*^[109] 的螺旋环剥处分别施以吲哚丁酸 (IBA) 或 IAA 则都抑制了桥上部边缘附近纺锤状细胞的重新定向,这就表明是 IAA 流的方向影响着纺锤状细胞的定向。不过, Zagorsk-Marek 和 Little^[109] 还发现,在当年生的 *Abies balsamea* 枝条的螺旋桥中 ¹⁴C-IAA 的运输受到抑制,环剥后一天,这种抑制范围明显大于 11 天后生长期结束时,但在桥的底部边缘附近却出现了不少重新定向的形成层纺锤状细胞。这里虽然肯定存在着斜向运输^[102],但在重新定向前,斜桥中可能已存在着大量圆周分裂和管胞分化。因此纺锤状细胞的定向可能还包括了 IAA 以外的因素,其一可能就是物理压力^[9,23,37]。

(三) 控制木质部分化

五大类植物生长调节剂几乎都参与了木质部分化的控制。无论是对松柏类还是硬材树种,IAA 都能促进木质部分化。在 *Picea sitchensis*^[47] 和 *Pinus radiata*^[81] 等裸子植

物中的实验证明, IAA促进了管胞的形成。这些实验还说明, 内源IAA水平影响着形成层衍生细胞的量和产生的速率。*Picea sitchensis*^[41]、*Pinus sylvestris*^[67]、*Pinus contorta*^[74]和*Abies balsamea*^[87]中发现, 木质部发育期间形成层区域的IAA水平比休眠期高。对去芽的处在被动休眠期的一年生*Pinus contorta*^[67,71]和*Pinus sylvestris*^[87]等插条施用外源IAA时, 大大地促进了管胞的产生。对硬材的一年生去芽的插条顶端弦切面施用外源生长素, 就可刺激处理部位以下的形成层活动和木质部发育^[111], 而且IAA还能刺激发育中的导管分子径向扩大^[50,80,82]。但是IAA的这一作用随着树木的年龄有所变化, 对*Pinus contorta*^[67,71]的去叶的二年生插条施用IAA, 只在使用点附近和插条基部刺激管胞分化, 中间的形成层没反应, 如果用在8年生或更老的茎段上, 则无论单独用IAA还是与其它PGRs共同用都不能诱导形成层活动。在*Abies balsamea*^[59]中外源IAA对管胞产生的促进作用也随着形成层年龄的增大而减少。在硬材中也有类似反应, 对一年生的环孔插条, IAA可促进发育着的导管分子径向扩大^[50,79,80], 但在20年生的*Quercus robur*树的3—5年生侧枝上使用IAA则可刺激形成层活动和木质部发育^[111]。

植物生长抑制剂ABA在形成层活动的控制中也起着抑制作用。ABA可使*Pinus radiata*幼苗中管胞的径向增大范围减小^[53], 并可使*Abies balsamea*插条中的管胞分化减少^[40]。另一些实验说明ABA是通过改变IAA的运输抑制管胞分化。而且从早材向晚材的转化, 以及形成层活动的停止都与内源ABA的积累相平衡。

关于GAs对木质部形成的作用的意见很不一致, 甚至相互矛盾。许多研究说明, 松柏类中外源GAs可促进管胞产生^[71,72], 有的则说没有作用^[33,56]。而用硬材树所做的实验则说明, 当GAs和IAA并用时对木质部产生, 特别是对纤维分化和伸长有着明显促进作用^[4,64,111]。

细胞分裂素只有与生长素和/或赤霉素共同使用时才能对木质部的形成和分化有一定作用。对环割的*Picea sitchensis*茎单独使用6-卞基腺嘌呤(BA)或与IAA共同用都可促进木质部产生^[56]。Zakrzewski^[111]在*Quercus robur*中发现, 随着季节的变化激动素(K)可提高或减少IAA+GA₃所引起的形成层活动, 玉米素(Z)和玉米素核苷(ZR)与IAA在促进导管发育上也有交互作用。在*Salix fragilis*中使用IAA、GA和K比只用其中的一种或两种都更能促进形成层活动和木材形成^[60]。

乙烯也参与了木材形成的调节。外源乙烯可抑制*Malus domestica*茎的伸长, 但却刺激茎的长粗^[61]。对*Salix fragilis*枝条使用乙烯, 可在使用部位引起茎的膨大和木材形成^[84], 而对*Morus alba*使用乙烯则可提高管胞的量, 减小管胞直径, 从而抑制加粗生长^[78]。在*Salix fragilis*中高水平的乙烯诱导形成含有明显的晶体、高度木质化并出现横隔的纤维的木质部^[54]。另外的实验说明乙烯也与反应木的形成密切相关。Nilson和Hillis^[48]的研究说明内源乙烯水平的提高与伸张木的形成有关。在*Pinus contorta*形成压缩木枝干的底面发现了乙烯前体ACC^[76]。对*Pinus radiata*^[7]和*Pinus taeda*^[91,92]使用乙烯明显提高了垂直茎的径向生长^[7,91]。在*Cupressus arizonica*^[8]形成压缩木的枝干中乙烯的释放增加, 而且枝干向上一半比向下一半释放乙烯更多^[8]。Telewski和Jaffe^[91]还发现由风和机械引起的枝干的弯曲也使乙烯的产生增加, 并使管胞的产生也增加, 而管胞的长度则变短^[79,89,90]。

(四) 控制韧皮部分化

由于观察韧皮部困难, 有关PGRs对韧皮部分化影响的研究较少。但也有一些研究说明, IAA不仅能促进木质部分化, 也能促进韧皮部分化^[16], 特别是与GAs结合时更能促进韧皮部的分化^[16], 而且对韧皮部纤维的伸长更有着明显的刺激作用^[60]。NAA + GA可促进杜仲剥皮后再生韧皮部的发育^[2]。少数报道说乙烯也可促进韧皮部的分化^[104, 105, 106]。对 *Picea sitchensis* 的环割实验说明, 6-卞基腺嘌呤 (BA) 单独使用或与 IAA 共同使用时都可促进韧皮部的产生^[56]。

综上所述, 五大类植物生长调节剂都不同程度地参与了形成层活动的调节, 由于条件的限制, 还有许多问题不甚了解, 现有的认识是初步的、浮浅的, 而且有的还相互矛盾。总之还有许多工作有待我们去完成。

参 考 文 献

- [1] 李正理, 崔克明, 1984; 植物学报, 26: 252—257.
- [2] 李正理, 崔克明, 1985; 植物学报, 27: 1—6.
- [3] Aloni, R., 1987; In: Davies, D. J. (ed): plant Hormones and Their Roles in Plant Growth and Development, Kluwer Academic Publishers, London, pp.365—374.
- [4] Aloni, R., 1985, *United states patent* no. 4, 507, 144 issued, March 26.
- [5] Andersson, B. et. al.; 1978, *J. Chromatogr.* 157: 303—310.
- [6] Antoszewski, R. et. al. 1978, *Physiol. Plant.* 44: 347—350.
- [7] Barker, J. E., 1979, *N. Z. J. For. Sci.*, 9: 15—19.
- [8] Blake, T. J., 1980, *Planta*, 148: 64—68.
- [9] Brown, C. L. and K. Sax, 1962, *Amer. J. Bot.*, 49: 683—691.
- [10] Caruso, J. L., et. al., 1978, *Plant Physiol.*, 62: 841—845.
- [11] Cornforth, J. W. et. al., 1965, *Nature* (London), 205: 1269—1270.
- [12] Crozier, A. et. al., 1980, *Planta*, 150: 366—370.
- [13] Dann, I. R. et. al., 1985, *Aust. J. Plant Physiol.*, 12: 395—402.
- [14] Dathe, W. et. al., 1982, *Plant Cell physiol.*, 23: 115—123.
- [15] Davies, J. K. et. al., 1985, *Plant physiol.* 78: 473—476.
- [16] Ewers, F. W. and R. Aloni, 1985, *Bot. Gaz.*, 146: 466—471.
- [17] Field, R. J., 1974, *Bull. Roy. Soc. N. Z.*, 12: 673—679.
- [18] Field, R. J. and A. J. Peel, 1971, *New phytol.* 70: 743—749.
- [19] Gersani, M., 1987, *Physiol. Plant.*, 70: 516—522.
- [20] Gersani, M. and T. Sachs, 1984, *Differentiation*, 25: 205—208.
- [21] Harris, J. M., 1981, In: J. R. Barnett, (ed); *Xylem Cell Development*, pp. 256—274. Tunbridge Wells, England.
- [22] Hautala, E. et. al., 1986, *J. Chromatogr.*, 351: 560—565.
- [23] Hejnowicz, Z., 1980, *Am. J. Bot.*, 67: 1—5.
- [24] Hoque, E. et. al., 1983, *Biochem. physiol. pflanz.* 178: 287—293.
- [25] Horgan, R. et. al., 1975, *Phytochemistry*, 14: 1005—1008.
- [26] Jacobs, M. and S. F. Gilbert, 1983, *Science*, 220: 1297—1300.
- [27] Jacobs, M. and T. W. Short, 1986, In: Bopp, M. (ed); *Plant Growth Substances*, pp.218—226. Springer, Berlin.
- [28] Jensen, E. and O. Junttila, 1982, *Physiol. Plant.*, 56: 241—244.
- [29] Kaldewey, H., 1984, In T. K. Scott, (ed); *Hormonal Regulation of Development II.* Encyclopedia of Plant Physiology 10: 80—148.

- [30] Lachaud, S. and J. L. Bonnemain, 1981, *Can. J. Bot.*, 59: 1222-1230.
- [31] Lachaud, S. and J. L. Bonnemain, 1982, *Can. J. Bot.*, 60: 869-876.
- [32] Lachaud, S. and J. L. Bonnemain, 1984, *Planta*, 161: 207-215.
- [33] Lavender, D. P. and R. K. Hermann, 1970, *New Phytol.*, 69: 675-694.
- [34] Lee, T. S. et. al., 1981, *Planta*, 152: 571-577.
- [35] Lepp, N. W. and A. J. Peel, 1971, *Planta*, 99: 275-282.
- [36] Letham, D. S. et. al, 1978, *Phytohormones and Related Compounds, A Comprehensive Treatise I and II*. Biomedical Press, New York.
- [37] Lintilhac, P. M. and T. B. Vesecky, 1984, *Nature (London)* 307: 363-364.
- [38] Little, C. H. A., 1981, *Can. J. Bot.*, 59: 342-348.
- [39] Little, C. H. A., 1968, *Nature (London)*, 220: 498-499.
- [40] Little, C. H. A. and D. C. Eidt, 1970, *Can. J. Bot.*, 48: 1027-1028.
- [41] Little, C. H. A. and P. F. Wareing, 1981, *Can. J. Bot.*, 59: 1480-1493.
- [42] Little, C. H. A. and R. A. Savidge, 1987, *Plant Growth Regul.* 6: 137-169.
- [43] Little, C. H. A. et. al., 1972, *Phytochemistry*, 11: 3535-3536.
- [44] Meicenheimer, R. D. and P. R. Larson, 1985, *J. Exp. Bot.*, 36: 320-329.
- [45] Morris, D. A. and G. O. Kadir, 1972, *Planta*, 107: 171-182.
- [46] Morris, D. A. and A. G. Thomas, 1978, *J. Exp. Bot.*, 29: 147-158.
- [47] Nelson, N. D. and W. E. Hillis, 1978, *Aust. For. Res.*, 8: 69-73.
- [48] Nelson, N. D. and W. E. Hillis, 1978, *Wood Sci Technol.*, 12: 309-315.
- [49] Nix, L. E. and T. J. Wodzicki, 1974, *Can. J. Bot.*, 52: 1349-1355.
- [50] Odani, K., 1980, *Mokuzai Gakkaishi*, 26: 127-131.
- [51] Odani, K., 1985, *J. Jap. For. Soc.* 67: 332-334.
- [52] Odén, P.-C. et. al., 1982, *J. Chromatogr.*, 274: 133-140.
- [53] Pharis, R. P. et. al., 1981, *Aust. J. Plant Physiol.*, 8: 559-570.
- [54] Phelps, J. E. et. al., 1975, *Bull. Acad. Pol. Sci.*, 23: 495-497.
- [55] Phelps, J. E. et. al., 1983, *Wood Fiber Sci.*, 15: 23-27.
- [56] Philipson, J.J. and M. P. Coutts, 1980, *Ann. Bot. (London)*, 46: 747-755.
- [57] Poradowski, J. et. al., 1982, *Acta Soc. Bot. Pol.*, 51: 203-214.
- [58] Riding, R. T. and C. H. A. Little, 1984, *Can. J. Bot.*, 62: 2570-2579.
- [59] Riding, R. T. and C. H. A. Little, 1986, *Can. J. Bot.*, 64: 2082-2087.
- [60] Roberts, L. W. et. al., 1988, *Vascular Differentiation and Plant Growth Regulators*. Springer-Verlag, Berlin.
- [61] Robitaille, H. A. and A. C. Leopold, 1974, *Physiol. Plant.* 32: 301-304.
- [62] Sachs, T., 1981, *Adv. Bot. Res.*, 9: 151-202.
- [63] Sachs, T., 1986, In: Bopp, M. (ed); *Plant Growth Substances*. pp. 231-235. Springer, Berlin.
- [64] Saks, Y. et. al., 1984, *Plant Physiol.*, 76: 638-642.
- [65] Sandberg, G. and A. Ericsson, 1987, *Tree Physiol.* 3: 173-183.
- [66] Sandberg, G. and P.-C. Odén, 1982, *Physiol. Plant.*, 55: 309-314.
- [67] Savidge, R. A., 1983, *Histochem. J.*, 15: 447-466.
- [68] Savidge, R. A., 1985, In: M. G. R. Cannell and J. E. Jackson (ed); *Attributes of Trees as Crop Plants*. pp. 208-227. Inst Terrestrial Ecol. Monks Exp. Sta., Abbots Ripton, England.
- [69] Savidge, R. A., 1987, *Phytochemistry*, 26: 93-94.
- [70] Savidge, R. A. and J. L. Farrar, 1984, *Can. J. Bot.*, 62: 2872-2879.
- [71] Savidge, R. A. and P. F. Wareing, 1981, *Planta*, 153: 395-404.
- [72] Savidge, R. A. and P. F. Wareing, 1981, In: J. R. Barnett (ed); *Xylem Cell Development*. pp. 192-235. Castle House, Tunbridge Wells, England.
- [73] Savidge, R. A. and P. F. Wareing, 1982, *Can. J. Bot.*, 60: 681-691.
- [74] Savidge, R. A. and P. F. Wareing, 1984, *Can. J. For. Res.*, 14: 676-682.

- [75] Savidge, R. A. et. al., 1982, *Planta*, 155: 89-92.
- [76] Savidge, R. A. et. al., 1983, *Plant Physiol.*, 71: 434-436.
- [77] Sembdner, G. et. al., 1980, In: J. MacMillan (ed) : Hormonal regulation of Development I. Encyclopedia of Plant Physiology, 9: 281-444.
- [78] Sharma, H. K. et. al., 1979, *Phytomorphology*, 29: 53-56.
- [79] Shashikany, B. and G. C. Martin, 1977, *J. Amer. Soc. Hortic Sci.*, 102: 300-302.
- [80] Sheldrake, A. R., 1973, *Biol. Rev.*, 48: 509-559.
- [81] Sheriff, D. W., 1983, *Aust. J. Plant Physiol.*, 10: 131-135.
- [82] Smolinski, M. et. al., 1980, *Acta Agrobot*, 33: 103-107.
- [83] Stiebeling, B. et. al., 1985, 12th Intl. Conf. on Plant Growth Substances, Heidelberg, F. R. G.
- [84] Sundberg, B. and C. H. A. Little, 1987, *Physiol. Plant.*, 71: 430-435.
- [85] Sundberg, B. et. al., 1990a, *Plant Physiol.* 94: (In press) .
- [86] Sundberg, B. et. al., 1990b, *Plant Physiol.* 94: (In press) .
- [87] Sundberg, B. et. al., 1987, *Physiol. Plant.*, 71: 163-170.
- [88] Taylor, J. S. et. al., 1984, *Plant Physiol.*, 74: 626-631.
- [89] Telewski, F. W. and M. J. Jaffe, 1986, *Physiol. Plant.*, 66: 211-218.
- [90] Telewski, F. W. and M. J. Jaffe, 1986, *Physiol. Plant.*, 66: 219-226.
- [91] Telewski, F. W. and M. J. Jaffe, 1986, *Physiol. Plant.*, 66: 227-233.
- [92] Telewski, F. W. et. al., 1983, *Plant Physiol.*, 72: 177-181.
- [93] Van Staden, J. and N. A. Choveaux, 1980, *Z. Pflanzenphysiol.*, 96: 153-161.
- [94] Wareing, P. F., 1958, *J. Inst. Wood Sci.*, 1: 34-42.
- [95] Webber, J. E. et. al., 1979, *Can. J. Bot.*, 57: 534-538.
- [96] Weiler, E. W., 1984, *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 35: 85-95.
- [97] Weiler, E. W. and H. Ziegler, 1981, *Planta*, 152: 168-170.
- [98] Wodzicki, T. J. and A. B. Wodzicki, 1980, *Physiol. Plant.*, 48: 443-447.
- [99] Wodzicki, T. J. et. al., 1983, *Physiol. Plant.*, 46: 97-100.
- [100] Wodzicki, T. J. et. al., 1982, *Acta Soc. Bot. Pol.*, 51: 187-201.
- [101] Wodzicki, T. J. et. al., 1984, *Physiol. Plant.* 61: 209-213.
- [102] Wodzicki, T. J. et. al., 1987, *Plant Physiol.*, 84: 135-143.
- [103] Wood, B. W., 1985, *J. Amer. Soc. Hortic Sci.*, 110: 340-343.
- [104] Yamamoto, F. et. al., 1987, *IAWA Bull. n. s.*, 8: 3-9.
- [105] Yamamoto, F. and T. T. Kozłowski, 1987, *IAWA Bull. n. s.*, 8: 11-19.
- [106] Yamamoto, F. and T. T. Kozłowski, 1987, *IAWA Bull. n. s.*, 8: 21-29.
- [107] Yang, S. F., 1980, *Hortscience*, 15: 238-243.
- [108] Yokota, T. and N. Takahashi, 1980, *Phytochemistry*, 19: 2367-2369.
- [109] Zagorska-Marek, B. and C. H. A., 1986, *Can. J. Bot.*, 64: 1120-1128.
- [110] Zajaczkowski, S. and J. A. Romberger, 1978, *Physiol. Plant.*, 44: 175-180.
- [111] Zakrzewski, J., 1983, *Physiol. Plant.*, 57: 537-542.
- [112] Zakrzewski, J. et. al., 1984, In: Scott, T. K. (ed) , Hormonal Regulation of Development II. The Functions of Hormones from the Level of the Cell to the Whole Plant. Encyclopedia of Plant Physiology, 10: 244-262. Springer, Berlin.