

OS FITOHORMÔNIOS NA FORMAÇÃO DA MADEIRA

Regina Paula Willemen Pereira¹
Maria Beatriz de Oliveira Monteiro¹
Heber dos Santos Abreu¹

RESUMO

A madeira é um produto originado de um metabolismo bioquímico complexo de uma árvore. Esse metabolismo tem sido parcialmente descrito com base em estudos químicos, bioquímicos, enzimáticos e genômicos. A lignificação, por exemplo, é um processo final de uma via metabólica expressamente associada à formação do lenho, ativando os mecanismos do desenvolvimento geral e principalmente da diferenciação de determinados tecidos. Esse processo de formação xilemática recai sobre um controle de fatores altamente diversificados como nutrição, doenças e sistema hormonal. Esta revisão apresenta os fitohormônios como agentes reguladores do processo de formação da madeira. Estes fitohormônios são substâncias especiais que controlam vários processos fisiológicos e morfológicos de uma planta, assumindo grande importância sobre o contexto anatômico, bioquímico, fisiológico e genético. Em alguns, casos o efeito sinérgico sobre a xilogênese controla o processo de lignificação, por exemplo, na regulação da atividade da peroxidase na parede celular.

Palavras-chaves: fitohormônios, lignificação, madeira

THE PHYTOHORMONES IN THE WOOD FORMATION

ABSTRACT

The wood is a product from a complex biochemical metabolic process of a tree. This metabolic process has been partially described as a chemical, biochemical, enzymatic and genomic events. The lignification, for example, is a final metabolism line associated with xylem formation, activating the mechanism of the general development for the differentiation of certain kind of tissues. This process is base on a diversified control of factors as nutrition, diseases and hormonal system. In this review the phytohormones were considered as a controller of the wood formation. These hormones control some physiology and morphology processes in the plants, playing an important role on the anatomical, biochemical, physiological and genetic context. The synergy effect on the xylogenesis, for example has been observed on peroxidase activity.

Key words: phytohormones, lignification, wood

INTRODUÇÃO

A madeira é um material natural que transcende a pré-história à vida contemporânea. Na vida moderna constitui um material de nobreza, fino acabamento e conforto. Mas, o que vem ser a madeira e como se formou? São várias as explicações – desde a hipótese sobre a expressão gênica à origem da vida. Nesse contexto podemos atribuir alguns

casos específicos, como a participação dos hormônios vegetais no controle do processo da xilogênese (diferenciação celular e lignificação) (Fig. 1), (Zimmermann & Brown, 1971). Estudos da distribuição de auxina, por exemplo, em tecidos da região cambial em plantas transgênicas, sugerem que a auxina codifica a informação sobre a duração da expansão e da morte de uma célula meristemática.

¹ Departamento de Produtos Florestais/IF/UFRRJ – Br 465, km 07, cep.:234890-000; e-mail:willemen@ufrj.br

Recebido para publicação em 2004

Sob o ponto de vista da atuação bioquímica e genética na formação do tecido lenhoso, os fitohormônios são distinguidos por possuírem importantes funções na diferenciação do xilema e do floema (Roberts et al., 1988). Segundo Roberts (1988), quase todos os processos fisiológicos são regulados por duas ou mais classes de hormônios (auxina, etileno, citocinina e giberelina), simultaneamente ou em alguma ordem seqüencial, atuando sobre as proteínas chamadas receptoras. Os sinais hormonais são freqüentemente amplificados e avançam por rotas bioquímicas através de substâncias intermediárias chamadas de mensageiros secundários (Nagata, 1995). A mudança da expressão gênica no núcleo celular é causada pela ativação ou desativação de gemas. As auxinas, por exemplo, afetam o crescimento da célula promovendo mudanças na arquitetura e nas propriedades químicas da parede celular (Fukuda, 1996), assim como o aumento da síntese protéica, na respiração e na circulação da água de uma célula (Davies, 1995). Estudo revela também que os hormônios podem interferir no sistema genômico gerando expressões enzimáticas, que medeiam a formação da lignina dentro da parede celular (Higuchi, 1997). Nesta revisão são discutidas as principais classes de fitohormônios e suas funções para a formação do desenvolvimento do lenho de uma árvore.

Auxina

Entre os hormônios, a auxina é indubitavelmente a principal classe de hormônio importante na diferenciação do floema e do xilema (Thompson & Jacobs 1966, Aloni, 1980; Sachs, 1984; Warren & Warren, 1984), regulando o crescimento e estimulando o alongamento das células dos tecidos jovens (Davies, 1995). A base molecular para a ação da auxina em qualquer processo fisiológico, ainda permanece desconhecida, mas, as células isoladas do mesófilo de *Zinnia spp* apresentam sinais de espessamento da parede secundária em 77 horas em meio de cultura de células contendo cinetina. Além disso, a atuação da auxina (Fukuda & Komamine, 1980), regula a expressão RNA e na síntese de proteína entre 24 e 60 horas em cultura de tecido, principalmente sobre as enzimas e as tubulinas durante a citodiferenciação (Fukuda & Komamine, 1983), sobre tudo as peroxidases (Massuda & Fukuda, 1983) e entre outras enzimas ligadas à lignificação (Fukuda & Komamine, 1982). Acredita-se que à inibição da atividade da fenilalanina amônia liase (PAL) e ao processo de lignificação (Smart & Armheim, 1985). A atividade das auxinas também está associada ao meristema cambial em plantas lenhosas, promovendo divisão celular, neste caso garantindo um processo de diferenciação e espessamento da parede normal (Wareing, 1958; Bruck & Paolillo, 1984).

Em experimentos com raízes isoladas de *Raphanus sativus*

o AIA (ácido 3-indolacético) exógeno demonstrou, também importante papel na iniciação e no crescimento cambial (Torrey & Loomis, 1967). Em *Pinus sylvestris*, o AIA é encontrado principalmente na zona cambial (Sundberg et al., 1990). Estudos com *Pinus contora* mostraram que a atuação desse hormônio ocorre durante a diferenciação do xilema (Savidge et al., 1982). Fatores como o peso da copa da árvore em *Coleus spp*, e arranjo de brotos interferiram na diferenciação de células do parênquima e dos elementos traqueóides (Funada et al., 1987). Há diminuição de AIA endógeno na região do câmbio por arrancamento de brotos, desfolhamento ou pela aplicação de um inibidor de AIA (Little & Sadvige, 1987; Sundberg et al., 1990).

De acordo com Wodzicki & Wodzicki (1980) há uma acumulação gradual do ácido abscísico na zona cambial e no floema mais jovem da região basal do caule de *Pinus silvestre*, ao fim de uma estação de crescimento. O aumento de ácido abscísico pode até mesmo inibir o fluxo polar da auxina e como resultado, retardar o processo de autólise dos protoplastos durante a fase final de diferenciação dos traqueóides assim como induzir o aumento da espessura da parede de traqueóides durante a formação de lenho tardio em conífera (Roberts, 1988). De acordo com Wodzicki et al. (1979) a aplicação exógena do ácido abscísico reduz também a amplitude de transporte morfogênico de auxina. Jenkins (1974) demonstrou que o ácido abscísico injetado no caule de muda de *Pinus radiata*, durante formação de lenho juvenil, produz uma redução no diâmetro dos traqueóides e na atividade mitótica das células do câmbio vascular.

Etileno

O etileno afeta vários aspectos da formação da madeira, inclusive no crescimento em diâmetro, lignificação e formação de lenho de reação (Yamamoto & Kozlowski, 1987; Roberts 1976). A diferenciação dos traqueóides também pode ser alvo desse hormônio, na citodiferenciação durante cultura de tecidos de plantas. Promoção da diferenciação de floema também foi observada em mudas de *Ulmus spp*, *Pinus spp* e *Thuja spp* (Yamamoto et al., 1987; Yamamoto & Kozlowski, 1987). Estudos também mostram que o etileno tem um efeito sinérgico na presença de auxina e citocinina, sobre a xilogênese controlando a lignificação, mediando a atividade da peroxidase na parede celular (Miller et al., 1985). Dessa forma, a ação do etileno, estaria ligada a regulação da fenilalanina amônia-liase (PAL) e da peroxidase no processo de lignificação (Gaspar et al., 1982).

Xiloglucano

O xiloglucano atua na parede celular de células vegetais em crescimento (Hayashi et al, 1994, Takeda, 2002).

Principalmente ocorrendo na parede primária das células das plantas superiores. Quando incorporado à parede de células do caule de ervilha, induz o rearranjo dos microtúbulos corticais - de transversal para longitudinal - isto coaduna com a hipótese de que o metabolismo do xiloglucano controla o alongamento das células vegetais (Hayashi et al., 1994). O xiloglucano também contribui para a rigidez da parede da célula promovendo a formação de ligações cruzadas com as microfibrilas adjacentes (Hayashi, 1989).

Brasinoesteróides

Vários esteróides estruturalmente semelhantes já foram identificados, entretanto o brassinolídeo é o primeiro e o mais ativo componente entre os brassinosteróides (Brosa et al., 1996). Rose et al., (2002) confirmaram que as enzimas que controlam as modificações da parede da célula têm sido relatadas por serem influenciadas por brassinolídeo.

Para entenderem o envolvimento do brasinoesteróide na citodiferenciação, trabalharam com zínia (*Zinnia elegans* L.), quantificando o teor endógeno desse fitohormônio em cada fase de diferenciação dos traqueóides e confirmando assim sua importância na fase final (Yamamoto et al 2001). Em face de sua recente descoberta poucos dados estão disponíveis sobre a sua contribuição ao desenvolvimento do xilema.

Poliaminas

As poliaminas têm um papel importante na indução da divisão, no alongamento de células e na xilogênese em explantes excisados de tubérculo de alcachofra (*Helianthus tuberosus*) (Daykin, et al., 1997; Phillips et al. 1987). A presença de poliamina junto à auxina e citocinina promove uma seqüência de processos que se inicia com uma fase de ativação (0-24h); atividade mitótica (24-48h) e diferenciação do xilema (depois de 48h) (Friedman et al., 1986; Phillips et al., 1987). As poliaminas estão também envolvidas nos sistemas dos protoplastos de muitas plantas (Huhtinen, et al., 1982). Entretanto, a aplicação exógena de giberelina pode induzir um aumento nos níveis desse hormônio (Kaur-Sawhney, et al., 1986).

Diamina-oxidase

Essa classe de poliamina ocorre esporadicamente no reino vegetal e tem sido enfatizada por estar presente em grão de cevada (*Hordeum vulgare* L.) em desenvolvimento e também por ter um possível papel na produção de peróxido de hidrogênio, substância com importante função na formação da lignina (oxidação) na parede celular (Asthir, et al., 2002).

Giberelina

A giberelina está envolvida na atividade cambial

sob forte sinergismo com a auxina no desenvolvimento normal do câmbio (Wang et al., 1992). Com a atuação apenas da giberelina o câmbio sofre divisão, porém sem diferenciação celular (Wareing, 1958; Denne & Wilson, 1977). As giberelinas são diterpenóides com diferente natureza estrutural, sendo formadas no plastídio (Hedden & Kamiya, 1997; Biemelt, et al., 2004; Olszewski et al., 2002; Iwasaki et al., 2003, Aach et al., 1997; Hedden & Phillips, 2000, Lichtenthaler et al., 1997; Helliwell et al., 2001).

As giberelinas ativas mostram muitos efeitos fisiológicos, entre os quais o estímulo ao alongamento do caule (Hedden & Proebsting, 1999), a divisão e alongamento das células (Davies, 1995; Kende & Zeevaart, 1997). A indução do alongamento de células do xilema assim como a diferenciação do floema e combinada à auxina aumenta a diferenciação das fibras floemáticas e promove o crescimento de caule e folha (Sun & Gubler, 2004).

Numa visão mais ampla, o crescimento longitudinal envolve o alongamento de unidades funcionais do caule como folha, broto axilar, entrenó subjacente e depois de um período de dormência (crescimento fixo) ou a iniciação simultânea e extensão de novas células do caule (crescimento livre), ou alguma combinação destes dois processos (Lanner, 1976). Com relação à estimulação do crescimento longitudinal (Wang et al., 1995) as giberelinas afetam tanto a plasticidade das paredes celulares como também o processo osmótico sobre o potencial hídrico responsável pela entrada de água nas células vegetais (Pharis et al., 1991). As giberelinas também contribuem para promover a síntese de enzimas que hidrolisam o amido, a sacarose e a frutose, para o aumento da concentração de solutos e conseqüentemente para a redução do potencial hídrico no interior das células (Castro, 1988).

A diferenciação das células do parênquima pode levar aos elementos vasculares longitudinais que formam fibras do floema regenerativo. Essa evidência foi observada pela indução nas feridas em entrenós do caule jovem de *Coleus* (Aloni, 1976). As fibras regenerativas são lentas ao diferenciarem e podem ser observadas em 3 semanas ou mais depois de uma lesão. Elas alongam-se principalmente pelo crescimento intrusivo de seus fins basais e apicais (Aloni, 1976). A aplicação exógena de GA₃ sobre as folhas de plantas saudáveis aumentou o número de fibras em juta (Sircar & Chakraverty, 1960), assim como a duração de fibras em linho (Atal, 1961), e o número e tamanho de fibras em plantas de outros gêneros (Stant, 1963).

O uso da excisão combinada com partes injuriadas do caule em *Coleus* tem mostrado que os sinais de diferenciação de fibras originam nas folhas e no fluxo da seiva em uma forma estritamente polar vindo das folhas para as raízes. Estudos sobre a diferenciação da fibra de floema primário em *Coleus* têm mostrado que a

diferenciação é induzida por estímulos que originam em folhas jovens (Aloni, 1978) bem como em folhas maduras (Aloni, 1976, 1978). Seguindo o enfoque da relação das folhas com as fibras, Aloni (1979) mostrou que o papel das folhas na diferenciação de fibras de floema primário em *Coleus* pode ser substituído por aplicações exógenas de combinação de AIA e GA₃, considerando que o GA₃ puro não apresentou efeito visível sobre a formação da fibra. Evidentemente, a GA₃ só pode afetar a diferenciação da fibra de floema na presença de auxina, portanto, combinações de AIA com GA₃ substituem completamente o papel das folhas em diferenciação de fibra de floema, qualitativamente e quantitativamente (Aloni, 1979). Segundo Aloni (1979) o efeito da giberelina regula o crescimento e a diferenciação das fibras, porém, diminuiu consideravelmente à medida que se distancia da fonte de aplicação. Estas conclusões explicam provavelmente a diminuição no número de fibras e o seu aumento no tamanho ao longo do eixo da planta desde as folhas aos ápices das raízes (Denne & Whitbread, 1978; Aloni & Gad, 1982; Dodd, 1985).

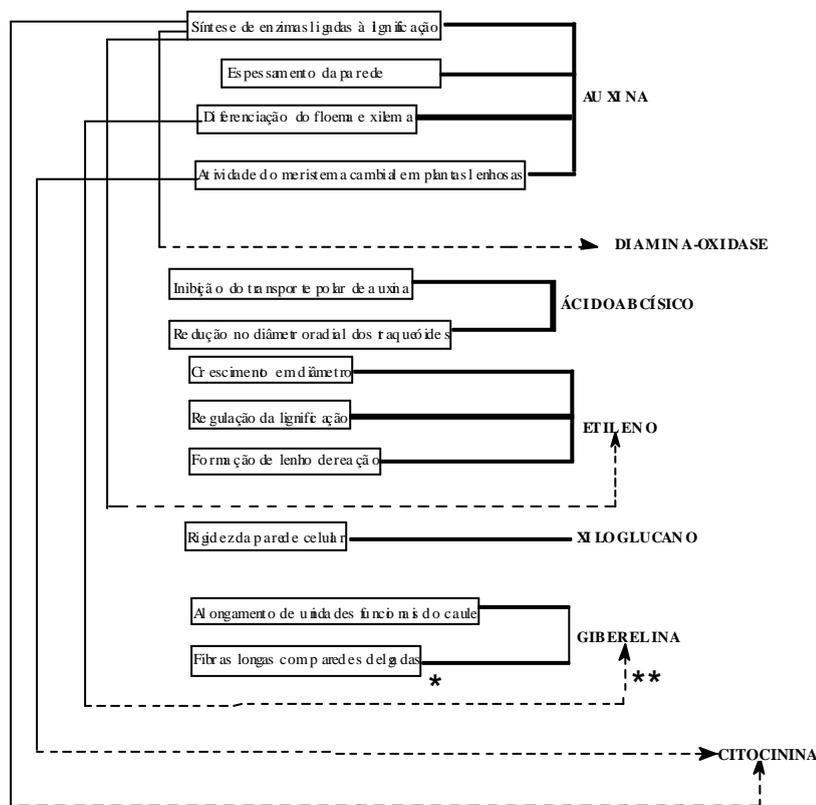
Quando várias combinações de ambos os reguladores de crescimento são aplicadas em caules decapitados, concentrações altas de AIA estimulam a diferenciação rápida de fibras e o espessamento de parede secundária, considerando que níveis altos de GA₃

produzem fibras longas com paredes delgadas (Aloni, 1979). A indução de fibras longas pela GA₃ é compatível com estudos recentes do efeito de GA₃ aplicado por pulverização em folhas de plantas saudáveis (Atal, 1961; Stant, 1963). A combinação de auxina e giberelina é imprescindível para a diferenciação de fibras do xilema secundário de *Populus* (Digby & Wareing, 1966) e em *Phaseolus* (Hess & Sachs, 1972).

Citocinina

Toteva-Kapchina & Yakimova (1997) trabalhando com *Rosa hybrida* L. (roseira) *in vitro*, utilizando citocinina na concentração 1.0 ¼M [N⁶-benziladenina (BA)] verificaram o aumento da atividade da peroxidase.

Experimento com aplicação exógena de citocinina estimulou a atividade cambial e a indução de auxina (Mok & Mok, 2001). No entanto, a presença de cinetina pode bloquear a xilogênese durante a cultura de células dos segmentos de caule excisado de *Coleus* (Fosket & Roberts, 1964). Em experimentos com cultura de tecido, a citocinina estimulou a divisão celular controlando a diferenciação dos elementos xilêmicos (Dalessandro & Roberts, 1971; Aloni, 1982). Estudos com aplicação exógena no caule de *Coleus* evidenciaram aumento na sensibilidade para a auxina em relação à formação de vasos condutores (Fukuda, 1989; 1982).



*Altos níveis de GA₃
**Somente em presença de auxina

Figura 1. Atuação dos fitohormônios durante a formação do lenho.
Figure 1. Actuation of the phytohormones during the wood formation.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

A formação da madeira está firmemente vinculada aos sinais bioquímicos dos hormônios controlados por uma biblioteca de genes. O conhecimento dos processos que regulam a xilogênese, principalmente a lignificação, conduz aos entendimentos dos mecanismos hormonais sobre a formação da madeira, assim como abre portas para a biotecnologia da madeira e aplicabilidade do uso exógeno de vários tipos de hormônios.

Dentro desse contexto, as auxinas revelaram-se uma classe de hormônios extremamente envolvida na formação da parede celular; entretanto, fatores bióticos e abióticos levam a modificação das condições normais de formação dos tecidos lenhosos. Isto permitir propor alguns mecanismos de ação, modificação genética e aplicações silviculturais. Assim a aplicabilidade dos fitohormônios em espécies florestal foi impulsionada recentemente sobre o aspecto da atuação endógena dessas substâncias que é fundamental nos processos fisiológicos e morfológicos das células. Processos fisiológicos e morfológicos que participam das diferentes fases implicadas até o final da xilogênese, de onde se tem a formação do lenho. O controle dessas substâncias reguladoras do crescimento endógeno e/ou exógenamente, combinados entre as diferentes classes de auxina, citocinina, giberelina, etileno, etc., pode acarretar efeitos sinérgicos capazes de modificar a formação do xilema definitivo.

AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem a CAPES pelo apoio financeiro através de concessão de bolsa do Programa de Pós-graduação em Ciências Ambientais e Florestais do Instituto de Florestas da UFRRJ.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AACH, H.; BODE, H.; ROBINSON, D. G. & GRAEBE, J. E. ent-Kaurene synthase is located in proplastids of meristematic shoot tissue. **Planta**, V.202, p.211-219, 1997.
- ALONI R. The role of auxin and gibberellin in controlling lignin formation in primary phloem fibers and in xylem of *Coleus blumei* stems. **Plant Physiology**, V.94, p.1743-1747, 1990.
- ALONI, R. Polarity of induction and pattern of primary phloem fiber differentiation in *Coleus*. **Am J Bot.**, V.63, p.877-889, 1976.
- ALONI, R. Role of auxin and gibberellin in differentiation of primary phloem fibers. **Plant Physiology**, V.63, p.609-614, 1979.
- ALONI, R. Role of cytokinin in differentiation of secondary xylem fibers. **Plant Physiology**, V.70, p.1631-1633, 1982.
- ALONI, R. Source of induction and sites of primary phloem fibre differentiation in *Coleus blumei*. **Ann Bot.**, V.42, p.1261-1269, 1978.
- ALONI, R., GAD, A. E. Anatomy of the primary phloem fiber system in *Pisum sativum*. **Am J Bot.**, V.69, p.979-984, 1982.
- ALONI, R., Role of auxin and sucrose in the differentiation of sieve and tracheary elements in plant tissue cultures. **Planta**, V.150, p.255-263, 1980.
- ASTHIR, B.; DUFFUS, C.; SMITH, R.; SPOOR W. Diamine oxidase is involved in H₂O₂ production in the chalazal cells during barley grain filling. **J. Exp. Bot.**, V.53, p.1-6, 2002.
- ATAL, C. K. Effect of gibberellin on the fibers of hemp. **Econ Bot.**, V.15, p.133-139, 1961.
- BIEMELT, S.; TSCHERSCH, H.; SONNEWALD, U. Impact of altered gibberellin metabolism on biomass accumulation, lignin biosynthesis, and photosynthesis in transgenic tobacco plants. **Plant Physiology**, V.135, p.254-265, 2004.
- BROSA C.; CAPDEVILA J. M.; ZAMORA I. Brassinosteroids: a new way to define the structural requirements. **Tetrahedron**, V.52, p.2435-2448, 1996.
- BRUCK, D. K.; PAOLILLO, D. J. Jr. Anatomy of nodes vs. internodes in *Coleus*: The longitudinal course of xylem differentiation. **Am J Bot.**, V.71, p.151-157, 1984.
- CASTRO, P. R. C. **Utilização de reguladores vegetais na fruticultura, na horticultura e em plantas ornamentais**. Piracicaba, ESALQ-DIBD, 1988. 92 p.
- DALESSANDRO, G. & ROBERTS, L. W. Induction of xylogenesis in pith parenchyma explants of *Lactuca*. **Am J Bot.**, V.58, p.378-385, 1971.
- DAVIES, P. J. The Plant Hormones: Their Nature, Occurrence, and Functions. In: DAVIES, P. J. (Ed). **Plant Hormones: Physiology, Biochemistry and Molecular Biology**. Estados Unidos, Kluwer Academic Publishers, 1995, p.1-12.

- DAYKIN A.; SCOTT I.; CAUSTON D.; FRANCIS D. Gibberellin does not accelerate rates of cell division in the dwarf pea shoot apical meristem. **J. Exp. Bot.**, V.48, p.1147–1150, 1997.
- DENNE, M. P. & WHITBREAD, V. Variation of fibre length within trees of *Fraxinus excelsior*. **Can J For Res**, V.8, p.253-260, 1978.
- DENNE, M. P. & WILSON, J. E. Some quantitative effects of indole-acetic acid on the wood production and tracheid dimensions of *Picea*. **Planta**, V.134, p.223-228, 1977.
- DIGBY, J. & WAREING, P. F. The effect of applied growth hormones on cambial division and the differentiation of the cambial derivatives. **Ann Bot**. V.30, p.539-548, 1966.
- DODD, R. S. Within-tree variation in wood production and wood quality in sycamore (*Acer pseudoplatanus*): its relation to crown characteristics. **Can J For Res**, V.15, p.56-65, 1985.
- FOSKET, D. E. & ROBERTS, L. W. Induction of wound-xylem differentiation in isolated *Coleus* stem segments in vitro. **Am J Bot**, V.51, p.19-25, 1964.
- FRIEDMAN, R.; LEVIN, N.; ALTMAN, A. Presence and identification of polyamines in xylem and phloem exudates of plants. **Plant Physiology**. V.82, p.1154-1157, 1986.
- FUKUDA, H. Cytodifferentiation in isolated single cells. **Bot Mag Tokyo**, V.192, p.491-501, 1989.
- FUKUDA, H. & KOMAMINE, A. Lignin synthesis and its related enzymes as markers of tracheary element differentiation in single cells isolated from mesophyll of *Zinnia elegans*. **Planta**, V.155, p.423-430, 1982.
- FUKUDA H, & KOMAMINE A. Establishment of an experimental system for the tracheary elements differentiation from single cells isolated from the mesophyll of *Zinnia elegans*. **Plant Physiology**, V.52, p.57-60, 1980.
- FUKUDA, H. Xylogenesis: Initiation, progression and cell death. **Plant Physiology Plant Mol Biol**, V.47, p.299-325, 1996.
- FUKUDA, H. & KOMAMINE, A. Changes in the synthesis of RNA and protein during tracheary element differentiation in single cells isolated from the mesophyll *Zinnia elegans*. **Plant Cell Physiology**, V. 24, p.603-614, 1983.
- FUNADA, R.; SUGIYAMA, T.; KUBO, T.; FUSHITANI, M. Determination of indole-3-acetic acid levels in *Pinus densiflora* using the isotope dilution method. **Mokuzai Gakkaishi**, V. 33, p.83-87, 1987.
- GASPAR, T.; PENEL, C.L.; THORPE, T.; GREPPIN, H. **Peroxidases 1970-1980. A survey of their biochemical and physiological roles in higher plants**. Univ Genève, Cent Bot, 1982. 324p.
- HAYASHI, T. Xyloglucan in the primary cell wall. **Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol**, V. 40, p.139-168, 1989.
- HAYASHI, T.; OGAWA, K.; MITSUISHI, Y. Characterization of the adsorption of xyloglucan to cellulose. **Plant Cell Physiology**. V. 35, p.1199-205, 1994.
- HEDDEN, P. & KAMIYA, Y. Gibberellin biosynthesis: enzymes, genes and their regulation. **Annu. Rev. Physiology Plant Mol. Biol**. V. 48, p. 431-460, 1997.
- HEDDEN, P. & PHILLIPS A. L. Gibberellin metabolism: new insights revealed by the genes. **Trends Plant Sci**, V. 5, p.523-530, 2000.
- HEDDEN, P. & W.M.. Genetic analysis of gibberellin biosynthesis. **Plant Physiology**, Proebsting V.119, p.365-370, 1999.
- HELLIWELL, C. A.; SULLIVAN, J. A.; MOULD, R. M.; GRAY, J. C.; PEACOCK, W. J.; DENNIS, E. S. A plastid envelope location of *Arabidopsis* ent-kaurene oxidase links the plastid and endoplasmic reticulum steps of the gibberellin biosynthesis pathway. **Plant J**. V. 8, p.201-208, 2001.
- HESS, T. & SACHS, T. The influence of a mature leaf on xylem differentiation. **New Phytol** , V.71, p. 903-914, 1972.
- HIGUCHI, T. **Biochemistry and molecular biology of wood**. Springer, 1997, 506p.
- HUHTINEN O.; HONKANEN J.; SIMOLA L. Ornithine and putrescine supported divisions and cell colony formation in leaf protoplasts of alders (*Alnus glutinosa* and *incana*). **Plant Sci. Lett**. V. 28, p.3–9, 1982.
- IWASAKI, Y.; FUJISAWA, Y.; KATO, H. Function of Heterotrimeric G Protein in Gibberellin Signaling. **J. Plant Growth Regul**. V.22, p.126-133. 2003.
- JENKINS, P. A. Influence of applied indoleacetic acid and on xylem cell dimensions in *Pinus radiata* D. Don. In:

- BIELESKI, R. L.; FERGUSON, A. R.; CRESSWELL, M. M. (Eds.) **Mechanisms of regulation of plant growth**. R Soc NZ, Wellington, 1974. p. 737-742.
- KAUR-SAWHNEY R.; DAI, R.; GALSTON A. Effect of inhibitors of polyamine biosynthesis on gibberellin-induced internode growth in light-grown dwarf peas. **Plant Cell Physiol**. V.27, p.253-260, 1986.
- KENDE, H. & ZEEVAART, J. A. D. The five "classical" plant hormones. **Plant Cell**, V.9, p. 1197-1210, 1997.
- LANNER R. M. **Patterns of shoot development in Pinus and Their relationship to growth potential**. In: CANNE, M. G. R. I.; LAST, F. T. (Eds.) "Tree Physiology and Yield Improvement". **Academic Press, London, 1976. p. 223-243**.
- LICHTENTHALER, H. K.; ROHMER, M.; SCHWENDER, J. Two independent biochemical pathways for isopentenyl diphosphate and isoprenoid biosynthesis in higher plants. **Physiology Plant**. V. 101, p. 643-652, 1997.
- LITTLE, C.H.A. & SAVIDGE, B. The role of plant growth regulators in forest tree cambial growth. **Plant Growth Regul.**, V.6, p.137-169, 1987.
- MASSUDA, H. & FUKUDA, H. K. Changes in peroxidase isoenzyme patterns during tracheary element differentiation in a culture of single cells isolated from the mesophyll of *Zinnia elegans*. **Pflanzenphysiol**, V.112, p.417-426, 1983.
- MILLER, A. R.; CRAWFORD, D. L.; ROBERTS, L. W. Lignification and xylogenesis in *Lactuca* pith explants cultured in vitro in the presence of auxin and cytokinin: a role for endogenous ethylene. **J Exp Bot**, V. 36, p.110-118, 1985.
- MOK, D.W.S. & MOK, M.C. Cytokinin metabolism and action. **Annu Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.** V.52, p.89-118, 2001.
- NAGATA, T. Multifunction of auxin responding genes. In: Nagata T., Uchinyah (Eds) **Gene expression in plants**. Kodansha Scientific, Tokyo, p. 69-80, 1995.
- OLSZEWSKI, N.; SUN, T.; GUBLER, F. Gibberellin signaling: Biosynthesis, catabolism, and response pathways. **Plant Cell**, V.14, p.61-80, 2002.
- PHARIS, R. P.; YEH, F. C.; DANCIAK, B. P. Superior growth potential in trees: What is its basis, and can it be test for at an early age. **Can J. For. Res.**, V. 21, p.368-374, 1991.
- PHILLIPS, R.; PRESS, M.C.; EASON, A. Poliamyines in relation to cell division and xylogenesis in cultured explants of *Elianthus tuberosos*: lack of evidence for growth-regulatory action. **J Exp Bot**, n.38, p.164-172, 1987.
- ROBERTS, L. W. **Cytodifferentiation in plants. Xylogenesis as a model system**. Cambridge University Press, Cambridge, 1976. 160p.
- ROBERTS, L. W. Hormonal Aspects of Vascular Differentiation. In: ROBERTS, L. W., GAHAN, P. B., ALONI, R. **Vascular Differentiation and Plant Growth Regulators (Springer series in wood science)**. Estados Unidos, Springer-Verlag, , 1988p. 22-38.
- ROSE, J. K. C.; BRAAM, J.; FRY, S. C.; NISHITANI, K. The XHT family of enzymes involved in xyloglucan endotransglucosylation and endohydrolysis: current perspectives and a new unifying nomenclature. **Plant Cell Physiology**, V.43, p.1421-1436, 2002.
- SACHS, T. Axiality and polarity in vascular plants. In: Barlow P W, Carr D J (Eds.) **Positional controls in plant development**. Cambridge University Press, Cambridge, 1984, p.193-224.
- SAVIDGE, R.A.; HEALD, J.K.; WAREING, P.F. Non-uniform distribution and seasonal variation of endogenous indol-3ylacetic in the cambial region of *Pinus contorta* Dougl. **Planta**, V.155, p.89-92, 1982.
- SIRCAR, S. M. & CHAKRAVERTY, R. The effect of gibberellic acid on jute (*Corchorus capsularis*). **Sci Cult**, V. 26, p.141-143, 1960.
- SMART, C. C. & ARMORHEIN, N. The influence of lignification on the development of vascular tissue in *Vigna radiata*. **Protoplasma**, V.124, p.87-95, 1985.
- STANT, M. Y. The effect of gibberellic acid on cell width and the cell-wall of some phloem fibers. **Ann Bot**, n.27, p.185-190, 1963.
- SUN, T. & GUBLER, F. Molecular mechanism of gibberellin signaling in plants. **Annu. Rev. Plant Biol.** V. 55, p. 197-223, 2004.
- SUNDBERG, B.; LITTLE, C. H. A.; CUI, K. Distribution of indole-3-acetic acid and the occurrence of its alkali-labile conjugates in the extraxylary region of *Pinus sylvestris* stems. **Plant Physiol**, V. 93, p.1295-1302, 1990.

- THOMPSON, N. P. & JACOBS, W. P. Polarity of IAA effect on sieve-tube and xylem regeneration in *Coleus* and tomato stems. **Plant Physiology**, n. 41, p.673-682, 1966.
- TORREY, J.G. & LOOMIS, R. S. Auxin-cytokinin control of secondary vascular tissue formation in isolated roots of *Raphanus*. **Am. J. Bot.** V. 54, p.1098-1106, 1967.
- TOTEVA-KAPCHINA, V. & YAKIMOVA, E. Effect of purine and phenylurea cytokinins on peroxidase activity in relation to apical dominance of *in vitro* cultivated *Rosa hybrida* L. Bulg. **J. Plant Physiology**, V.23, p.40-48, 1997.
- WANG, Q.; LITTLE, C.; ODEN, P. C. Effect of laterally applied gibberellin A_{4/7} on cambial growth and the level of indole-3-acetic-acid in *Pinus sylvestris* shoots. **Physiol Plant**, V. 95, p.187-194, 1995.
- WANG, Q.; LITTLE, C.; SHENG, C. ODEN, P.; PHARIS, R. Effects of exogeneous gibberellin A_{4/7} on tracheid production, longitudinal growth and levels of indole-3-acetic acid and gibberellins A₄, A₇ and A₉ in the terminal shoot of *Pinus sylvestris* seedlings. **Physiol Plant**, V. 86, p.202-208. 1992.
- WAREING P. F. Interaction between indole-acetic acid and gibberellic acid in cambial activity. **Nature**, Lond., n.181, p.1744-1745, 1958.
- WARREN WILSON, J. & WARREN WILSON P. M. Control of tissue patterns in normal development and in regeneration. In: Barlow, P M, Carr D J (Eds.) **Positional controls in plant development**. Cambridge University Press, Cambridge, 1984. p.225-280.
- WODZICKI, T. J. & WODZICKI, A. B. Seasonal abscisic acid accumulation in the stem cambial region of *Pinus silvestris*, and its contribution to the hypothesis of a latewood control system in conifers. **Physiol Plant**, V.48, p.443-447, 1980.
- WODZICKI, T. J.; WODZICKI, A. B.; ZAJACZKAWSKI, S. Hormonal modulation of the oscillatory system involved in polar transport of auxin. **Physiol Plant**, V.46, p.97-100, 1979.
- YAMAMOTO, F.; ANGELES, G.; KOZLOWSKI, T.T. Effect of ethrel on stem anatomy of *Ulmus americana* seedlings. **IAWA Bull N S**, V.8, p.3-9, 1987.
- YAMAMOTO, F. & KOZLOWSKI, T.T. Effect of ethrel on growth and stem anatomy of *Pinus halepensis* seedlings. **IAWA Bull N S**, V.8, p.11-19, 1987.
- YAMAMOTO, F. & KOZLOWSKI, T.T. Effects of flooding of soil on growth stem anatomy, and ethylene production of *Thuji orientalis* seedlings. **IAWA Bull N S**, V. 8, p.21-29, 1987.
- YAMAMOTO, R.; FUJIOKA, S.; DEMURA, T.; TAKATSUTO, S.; YOSHIDA, S.; FUKUDA, H. Brassinosteroid Levels Increase Drastically Prior to Morphogenesis of Tracheary Elements. **Plant Physiology**. V.125, n.2, p.556-563, 2001.
- ZIMMERMANN, M. H. & BROWN, C. L. **Trees Structure and function**. Springer, Berlin Heidelberg New York, 1971, p. 336.