

REVISION

Morfogénesis vegetal. Una mini revisión

Edgardo Raúl Montaldi

RESUMEN

Goethe (1790) acuñó el término **Morfología**, la rama más antigua de la Botánica, que analiza las formas prescindiendo en absoluto de las causas que las generan. Sachs (1880) siguiendo la idea de Bacon (1561-1626) aplicó la ley de la causalidad a la morfología descriptiva y así nació la **Morfogénesis**. La **Fitomorfogénesis** entró hace mucho tiempo en los dominios de la Fisiología, la Bioquímica, la Biofísica y la Biología molecular. La Fitomorfogénesis es la ciencia que trata de las causas y el origen de las formas. En un vegetal las formas se van desarrollando en etapas graduales de cambios estructurales perfectamente ordenados que van organizando el ser (epigénesis). Los cambios de diseño están programados en el genoma pero la expresión está controlada por precisos mecanismos endógenos y señales específicas del ambiente. Desde el punto de vista fenomenológico operan la axialidad, polaridad, diferenciación y las correlaciones. El desarrollo fisiológico es un proceso concomitante con la morfogénesis, ambos confluyen en la floración, fenómeno climático tanto para uno como para el otro. La planta regula el desarrollo del programa almacenado en la cigota de manera armónica en el tiempo justo y en el espacio adecuado. La correlación juega un papel fundamental, pues cada célula recibe información de todas partes del organismo mediante señales químicas (hormonas, nutrientes) o físicas (luz, gravedad). La diferenciación de un nuevo órgano o tejido implica la expresión de genes específicos inducida por la interacción de hormonas y/o nutrientes y/o señales físicas. Las hormonas ligadas a un receptor proteico actúan sobre el **promotor** de una secuencia génica a modo de "señales trans-acting" provocando la expresión. En muchos casos el complejo **hormona-receptor** actúa generando respuestas fisiológicas sin implicar a los genes.

La expresión exactamente discriminada de cada órgano o tejido de una región específica del genoma implica mecanismos bioquímicos sutiles de selección de loci que aún se desconocen.

La señal del ambiente que causa cambios formativos dramáticos en una planta es la luz. La **fotomorfogénesis** ha merecido por ello un tratamiento intensivo. Se admite que la luz, a través del fitocromo, regula la expresión en la etapa de transcripción. En los promotores génicos existen porciones de DNA regulados por la luz (cis-acting light regulatory elements, LRE). Es posible transferir la secuencia de LRE a un Promotor de un gen no regulado por la luz y hacerlo así dependiente de este factor. Los genes Fitocromo-estimulados poseen el mismo patrón de regulación de su expresión. Se acepta que en reacciones muy rápidas mediadas por la radiación, el fitocromo no actuaría a través del genoma sino modificando la permeabilidad de las membranas y produciendo cambios biofísicos o bioquímicos.

La floración ha sido el proceso morfogénico más estudiado experimentalmente. Existe consenso en que los genes que codifican este evento existen en la cigota y se conservan intactos durante el crecimiento hasta que el ambiente celular modulado por factores endógenos o del entorno genere una señal para su expresión. Se han aislado y clonado porciones del genoma que contienen la secuencia de DNA recombinantes específicos de flores, así como se han caracterizado y aislado genes específicos de otros órganos y di-

versos tejidos. La dificultad está centrada en su expresión, porque sus **promotores** no han sido aún identificados.

La maduración y senescencia de órganos (flores, hojas, frutos) ha merecido últimamente un trato preferente. Como la floración, el proceso de senescencia y muerte están programados en el genoma. Se han clonado genes de senescencia y RNA transcritos específicos del proceso y hay pruebas de que la expresión está modulada por la hormona etileno.

En la actualidad el problema de la diferenciación de órganos, su vida media, su tamaño, su forma, está focalizado en la expresión de los genes y más precisamente en el modo de acción del promotor y de los activadores o inhibidores de éste. Se ha mencionado antes que las hormonas son señales cuyo blanco es el Promotor así como lo es la luz. Sin embargo, desde hace tiempo otras sustancias han sido mencionadas como actuando en la regulación de la morfogénesis como son los oligosacáridos (oligosacarinas), fosfatos de mioinositol, ion calcio, polipéptidos y las últimas hormonas descubiertas: ácido abscísico, ácido arachdónico, ácido jasmónico.

Se está avanzando de manera espectacular en varios frentes, pero vallas a traspasar son muchas para tener un claro concepto del origen de las **formas**.

Palabras clave: Fitomorfogénesis, fotomorfogénesis, modulación hormonal y trófica, desarrollo ontogenético, biología molecular.

Montaldi, E.R., 1992. Plant Morphogenesis. Agriscientia, IX, N° 1 : 31-36.

ABSTRACT

The term **Morphology**, coined by Goethe (1790) refers to the oldest branch of botany, devoted to the analysis of shapes regardless of the causes which generate them. Sachs (1880), following the ideas of Bacon (1561-1626) applied the law of causality to descriptive morphology and thus, **Morphogenesis** was born. **Phytomorphogenesis** has long been part of physiology, biochemistry, biophysics and molecular biology. It is the science that deals with the causes and the origin of shapes. In a plant, shapes develop in gradual stages of perfectly ordered structural changes which result in organization (epigenesis). The changes in design are programmed in the genome but their expression is controlled by precise endogenous mechanisms and environmental signals. From the phenomenological point of view, axiality, polarity, differentiation and correlations are all operative.

Physiological development is concomitant with morphogenesis, and both result in the climax process of flowering.

Correlation plays a fundamental role as each cell receives information from all parts of the organism by means of chemical (hormones, nutrients) or physical signals (light, gravity). The differentiation of a new organ or tissue implies the expression of specific genes induced by the interaction of hormones, nutrients or physical signals.

An environmental signals which causes dramatic morphogenetic changes in plants is light. Thus, **Photomorphogenesis** has been the subject of intensive treatment.

Phytochrome-stimulated genes all have the same pattern of regulation of their expression. It is accepted that in very rapid reactions mediated by radiation, phytochrome would not act through the genome but rather by modifying membrane permeability and producing biophysical or biochemical changes.

Flowering has been the most widely studied morphogenetic process. There is consensus that genes which code for this event exist in the zygote and remain intact during growth until the cellular environment, modulated by endogenous or external factors, generates a signal for their expression.

Ripening and senescence of organs (flowers, leaves, fruits) have lately received preferential attention. As in the case of flowering, the processes of senescence and death are programmed in the genome. Genes for senescence and specific RNA transcripts for these processes have been cloned and there are proofs that their expression is modulated by the plant hormone ethylene. Spectacular advances are being made in various fronts but still a lot remains to be done to have a clear understanding of the origin of shapes.

Edyardo Raúl Montaldi, Instituto de Fisiología Vegetal, Fac. de Cs. Agrarias y Forestales UNLP, CC 31, 1900 La Plata, Argentina

La forma de las cosas siempre interesó al hombre. En el comienzo de la civilización como conocimiento para sobrevivir, luego como producto de la actividad mental libre y más tarde como inquietud exclusivamente estética, a veces exagerada como en el caso del escultor Augusto Rodin. Los filósofos griegos se ocuparon del tema. Platón (427-347 a.C.) distinguía entre Materia y Forma y creía que el espíritu era inherente a ésta y Aristóteles (384-322 a.C.) consideraba la materia como un ser en potencia que a través de la Forma llegaba a convertirse en un organismo vivo. Pero es muchos siglos después que los hombres estudian las Formas para describir los animales y las plantas. Fue Goethe (1790) prototipo de la novela romántica, el que acuñó el término Morfología. En esta rama de la Botánica –la más antigua–, se analiza la forma prescindiendo en absoluto de las causas que la generan y de la función a la cual está adaptada. Sachs (1880) siguiendo la idea del pensador inglés Francis Bacon (1561-1626) que el conocimiento de las causas es la sola verdad, aplicó la ley de la causalidad a la Morfología descriptiva, base de la Taxonomía, y así nació la Morfogénesis. Goebel (1908) introdujo la experimentación y así la Morfogénesis fue gradualmente entrando en el dominio de la Fisiología y hoy día se encuentra oscilando entre la Fisiología, la Bioquímica y la Genética Molecular.

Forma no significa sólo lo que se entiende vulgarmente como la figura o aspecto exterior de un órgano o su diseño geométrico, sino el arreglo celular que genera una estructura especializada para una función dentro de la planta. La Morfogénesis es la Ciencia que trata las causas y el origen de las Formas.

En un vegetal las Formas se van desarrollando en etapas graduales de cambios estructurales perfectamente ordenados que van organizando al ser (epigénesis). Los cambios en el diseño están codificados en el genoma, pero la expresión de la información almacenada está controlada por precisos mecanismos endógenos y señales específicas del ambiente.

En la cigota, a partir de la cual se inicia el ciclo ontogénico, los primeros metabolitos descodificados del genoma son las enzimas que rigen la mitosis. Las nuevas células se disponen simétricamente sobre un eje imaginario o axis. Las que se ubican en ambos extremos son fisiológicamente diferentes desde su inicio. Se crea así una Polaridad que hace que se diferencien a lo largo del axis distintas estructuras y funciones. En ambos extremos se originarán meristemas, uno caulinar y otro radical. La axialidad y la polaridad son los

primeros atributos determinados por el genoma. La polaridad se crea por un flujo de iones calcio que genera un campo eléctrico intra e intercelular que inducen el movimiento de las moléculas cargadas y de los orgánulos. Asociada a la polaridad y axialidad se produce la diferenciación, por la cual las células hijas van adquiriendo propiedades estructurales y funcionales diferentes a sus progenitoras. Así, a medida que el crecimiento ocurre, se originan los tejidos especializados y los órganos.

El núcleo dirige la especialización, pero las células tisulares conservan intacto su genoma original. En éstas está discriminada solamente la expresión génica, por lo que en las plantas cada célula aislada se comporta en condiciones determinadas como una cigota. El desarrollo fisiológico y morfológico de una planta requiere la expresión de 60.000 diferentes genes aproximadamente para ejecutar el programa codificado en la cigota. (Este número representa en el tabaco solo el 5% del genoma total). La regulación de la expresión de esta cantidad de genes a medida que se produce el crecimiento y se van originando estructuras diferentes con funciones específicas, es la cuestión fundamental que debe resolver la biología molecular. El desarrollo fisiológico y la morfogénesis son procesos concomitantes que culminan y confluyen en la floración. Experimentalmente se ha logrado desfazar la secuencia morfológica de la fisiológica. Embriones de *Chenopodium* sp. florecen en una caja de Petri cuando sólo han expandido los cotiledones activando los antogenes con sólo un ciclo fotoperiódico. Por lo contrario, con fotoperíodos que mantienen los genes reprimidos, la planta continúa su organogénesis en estado vegetativo.

Es lícito preguntarse cómo la planta controla el desarrollo del programa genómico tan armónicamente en el tiempo y espacio. La cuestión no está aún totalmente dilucidada, pero se están realizando avances significativos. La idea que la planta funciona como un todo condujo al concepto de Correlación entre los distintos órganos. Este fenómeno exigía la existencia de señales de una parte del organismo a otra. Duhamel de Monceau (1758) pensó que la información era llevada por una savia ascendente y otra descendente y Sachs en el período de 1880 a 1893 elaboró una completa teoría de la morfogénesis y la correlación. Este último investigador asumió la existencia de sustancias específicas para la formación de los distintos órganos que se trasladaban en pequeñas cantidades de un lugar de síntesis a otro de acción. La rizocalina se elaboraría en las hojas y ge-

neraría raíces en la base del tallo, mientras que la caulocalina era la sustancia que organizaría el tallo. Esta idea persistió hasta 1919 cuando surge el concepto de hormonas vegetales (Paal, 1919) al que le siguió una larga y fructífera serie de descubrimientos que condujo al conocimiento actual de las numerosas sustancias reguladoras existentes. Muy pronto se descubrió que ninguna de ellas es formadora de órganos aisladamente. En 1955 Skoog y Miller echaron por tierra la idea de Sachs de la presencia de hormonas específicas formadoras de órganos. Experimentalmente descubrieron que la diferenciación de órganos (tallos y raíces) está determinada por un balance de auxinas y citocininas. Posteriormente se verificó este concepto que se extendió a otros procesos regulados por la interacción de varias hormonas. Skoog también informó que la citocinina podía actuar a nivel de los ácidos nucleicos avisorando su acción a nivel de los genes.

En verdad, a esta altura de los conocimientos de la fisiología, las hormonas parecen ser las sustancias más sospechosas de actuar en la expresión o represión génica. Este concepto se vio apoyado por el hallazgo que el ácido giberélico desreprime los genes que codifican la enzima amilasa en la capa de aleurona de los cereales. Existe consenso en admitir que las hormonas juegan un papel importante en la expresión génica, ya sea de manera aislada o a través de una interrelación o balance. Pero ¿cómo actúan a nivel de los genes para expresar algunos y no otros? ¿Cómo se regula el tiempo preciso de su acción para diferenciar una estructura floral o una vegetativa? ¿Por qué en un tiempo preciso se inicia la senescencia de un órgano, sea una hoja, un fruto o toda la planta?

Algunos estudios indican que las hormonas se ligan a un Receptor presente sólo en las células de un órgano específico. El complejo hormona-receptor actuaría sobre el Promotor de una secuencia génica a modo de señales trans-acting que haría posible su expresión. Se debe admitir *a priori*, para aceptar esta hipótesis, que los Receptores serían específicos de cada órgano, mientras que las hormonas circularían en distintas concentraciones en los mismos interactuando en cada proceso. Cabe preguntarse ¿por qué mecanismo se expresan los genes que codifican los Receptores hormonales de cada órgano?. Es evidente que se está lejos de develar el modo de acción de las hormonas a pesar de los avances notables de la biología molecular. No obstante, el complejo Hormona-Receptor puede generar respuestas fisiológicas sin implicar a los genes. El complejo

ABA-Receptor de las células estomáticas puede regular la apertura del poro sin interactuar con el DNA del núcleo.

De cualquier manera se están descubriendo cada día que pasa, nuevos hechos que demuestran de manera indubitable que las hormonas desempeñan un rol importante en la expresión de la información génica. Se puede mencionar que el ácido jasmónico provoca la senescencia de las hojas des-reprimiendo genes que codifican proteínas (enzimas) que actúan en el proceso. Es sugerente que el ABA des-reprima los genes de la misma proteína. Por otro lado, las auxinas aumentan los transcriptos que codifican las enzimas de la elongación celular. Se ha encontrado que un tratamiento con 2,4-D de 2,5 min aumenta los SAUR (small auxin-up-regulated RNAs) lo que demuestra la rapidez del proceso de descodificación (Zeiger, 1991).

No sólo los ácidos jasmónico, abscísico e indol acético son excitadores (elicitors) de los Promotores génicos, sino otras hormonas como el etileno, giberelinas y citocininas pueden actuar como reprogramadores de la expresión génica en cada órgano de la planta que se diferencia.

La morfogénesis floral ha atraído a los fisiólogos desde siempre.

Esta compleja serie de acontecimientos genéticamente programados y, en numerosas especies, controlados por el ambiente, es aún materia de especulación. La idea de sustancias antoformadoras como antesinas y giberelinas (Chailakhan, 1958) y florigen ha sido descartada. Este proceso debe estar dirigido por familias de genes que se ponen en funcionamiento en momentos muy precisos del desarrollo del individuo. Se han aislado y clonado porciones del genoma que contienen DNA recombinante específicos de las flores. Como era previsible fueron encontrados en las anteras del tabaco 10.500 especies de RNAm y 10.000 en los ovarios que no se hallan presentes en la población de RNAm de las células de las hojas. Esta es una prueba de la existencia de una expresión genética diferencial en los distintos órganos. Corroboró este aserto el descubrimiento de diferencias cuali y cuantitativas en las proteínas (enzimas) solubles de los órganos florales y de las hojas del tomate. Asimismo, se han caracterizado genes específicos de órganos, como los estambres y pistilos del tomate, así como otros que se expresan sólo en el tejido del tapete. Estos genes han sido clonados y pueden ser importantes para dilucidar el control del origen de los órganos así como el mecanismo de expresión. Co-

mo es lógico, muchas proteínas estaban presentes en todos los órganos analizados, es decir, tanto en las flores como en las hojas. Estas funcionan en el metabolismo básico común a todas las células, y aquellas, en la diferenciación de estructuras especializadas para las funciones específicas de los diferentes órganos.

Actualmente se está intentando aislar genes que codifiquen específicamente la diferenciación de la estructura floral y descubrir cómo se regula la expresión del ciclo ontogénico.

La luz es el factor ambiental más importante en la morfogénesis vegetal y merece un comentario por separado. La fotomorfogénesis ha merecido por parte de los fisiólogos un tratamiento preferencial.

Históricamente el fenómeno de fotoblastismo de las semillas fue el primero en ser estudiado y los resultados obtenidos se extendieron a otras respuestas de las plantas a la luz, como la inducción floral, la elongación del tallo, la expansión foliar, la reversión del ahilamiento y luego a muchas más. Las plantas perciben la luz por medio de varios sistemas fotorreceptores. El mejor estudiado es el fitocromo, aunque otro sistema descubierto (absorbe los fotones entre 300 a 500 nm) es el criptocromo.

El fitocromo media sus efectos morfogénicos activando o desactivando genes específicos, hipótesis propuesta hace 20 años por Mohr (1972) y verificada por numerosos experimentos realizados con técnicas desarrolladas por la biología molecular. Está suficientemente aceptado que el fitocromo regula la transcripción. Han sido identificados Promotores génicos con porciones de DNA que son regulados por la luz (cis-acting light regulatory elements, LRE) a través de proteínas (Factores Transacting). Se ha transferido la secuencia LRE de arveja a un Promotor de un gen normalmente no regulado por la luz en *Petunia* y el nuevo gen se hizo dependiente de la luz, lo que demuestra que los genes Fitocromo-Estimulados tienen el mismo patrón de regulación. La transducción del Pfr podría efectuarse directamente o indirectamente a través de las membranas por medio del flujo de iones calcio asociados a calmodulina. La combinación Ca^{++} -calmodulina activaría los Factores Transacting que pegados a las secuencias de LRE del Promotor, estimularían la transcripción de los genes. Si bien es suficiente 1 min de luz roja para producir un aumento en la concentración de RNAm y que casi el mismo tiempo se requiere de roja lejana para revertirlo, se considera que el fitocromo puede ac-

tuar, además, modificando la permeabilidad de las membranas y así explicar reacciones morfogénicas muy rápidas.

El fitocromo además de regular procesos morfogénicos también regula su propia expresión génica, controlando así su nivel en la célula. Lo hace modulando el nivel estacionario de su mRNA en respuesta a la luz.

Se han aislado clones de genes de los varios tipos de fitocromo que existen (Fitocromos 1,2,3 y 4) y, de unos de ellos, se dilucidó la secuencia completa de nucleótidos.

Hasta ahora lo tradicional era buscar la desrepresión génica entre las hormonas o la luz. Últimamente se están descubriendo otras sustancias que inician la expresión del código. Es de mucho interés que factores tróficos hayan sido mencionados en el pasado como dirigiendo el desarrollo vegetal. La relación carbono/nitrógeno para muchos biólogos vegetales del siglo pasado, era la responsable del cambio vegetativo-reproductivo de muchas especies. El descubrimiento del fotoperiodismo en 1920 descartó esta hipótesis. Mucho después la forma de las hojas atrajo el interés de los fisiólogos y numerosas investigaciones demostraron que en muchas especies los hidratos de carbono, y en otras la luz, regulaban su diseño (Allsopp, 1952, 1963, 1967; Sussex y Cutter, 1960; Feldman y Cutter, 1970; Njoku, 1971; Montaldi, 1970, 1974; Sánchez, 1967). En la década del 80 los oligosacáridos fueron nuevamente tirados sobre el tapete como señales que regulan la morfogénesis. Las oligosacarinas como se las llama-muchos investigadores las consideran reguladores del crecimiento (Gollin, 1984). Se ha demostrado su acción en la formación de raíces, en la desdiferenciación de células de la corteza y en la producción de nódulos aún en ausencia de rizobios.

BIBLIOGRAFIA

- Aristóteles. *Metafísica*. Ed. Sarpe. Madrid. 1985. 403 p.
- Ashby, G. 1950. Studies in the morphogenesis of the leaves. VI. Some effects of length day upon the leaf shape in *Ipomoea caerulea*. *New Phytologist*. 49: 375-387.
- Bacon, F. *Novum organum*. Ed. Sarpe. Madrid. 1984. 302 p.
- Bernier, G. The control of Plant Evocation and Morphogenesis. En: *Ann. Rev. Pl. Phys.* 39 (1988) 175. Palo alto, California. EEUU.
- Bonner, J. *The molecular Biology of Development*. Clarendon Press. Oxford. 1965. 155 p.

- Cholodny, N. G. 1939. Fitogormony. Kiev. Iza. Akad. Nauk. URSS.
- Gasser, Ch. S. Molecular studies on the differentiation of Floral Organs. En: Ann. Rev. Pl. Phys. 42 (1991). 621. Palo Alto. California.
- Goebel, K. 1980. Bertrage sur Morphologie und Physiologie des Blates. Bot. Ztg 38: 801-815.
- Goebel, K. Organography of Plants. Part I. General Organography. 1900. Oxford, At the Clarendon Press. 270 p.
- Goethe, J.W. 1790. Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären. Gotha.
- Gollin, D.J. et al. 1984. Biol. Cell. 51: 275-80.
- Gray, P. The Encyclopedia of the Biological Sciences. 1960. Reinhold Publ. Co. New York.
- Grierson, D. y S. N. Covey. 1991. Biología Molecular de las plantas. Ed. Acribia, S. A. Zaragoza. España. 243 p.
- Keller, J. M. and H. P. Hersky. 1989. Structure and Regulation of light-inducible Genes: Phytochrome, Properties of a photoreceptor that regulates its own expresion. En: Cell culture and somatic cell genetics of Plants. Ed. I. K. Vasil. Vol. 6. Molecular Biology of Plant Nuclear Genes. Ed. J. Schell and I. K. Vasil. Academic Press. New York.
- Kendrick, R. E. and G. H. M. Kronenberg. 1986. Photomorphogenesis in plants. Ed. Martims Nijhoff Publ. Boston 580.
- Kendrick, R. E. ; G. H. Kronenberg. Photomorphogenesis in Plants. Martims Nijhoff Publ. 1986. Lancaster. 580 p.
- Meense, A. D. J. 1966. Fundamental of Phytomorphology. The Roland Press Co. New. York. 231 P.
- Mohr, H. Principles in plant morphogenesis. En: Axioms and Principles of Plant Construction. R. Sattler (ed.) p. 93-111. Martims Nijhoff. La Haya.
- Montaldi, E. R. Factores tróficos en la morfogénesis vegetal. En: Recientes Adelantos en Biología. Ed. Mejía, R. H. y J. A. Moguilevsky. Imprenta Bona. Bs. As. 1971. p. 265.
- Sachs, J. 1880. Stoff und Form des Pflanzenorgane. Arb. Bot. Inst. Wurzburg II: 452.
- Sachs, J. von. 1887. Lectures on the Physiology of Plants. Oxford, At the Clarendon Press. 836 p.
- Sallsbury, F. B. and R. V. Parke. Vascular Plants: Form and Functlon. Wadsworth Publ. Co. Inc. Belmon, California. 1965. 184 p.
- Sánchez, R. Fotomorfogénesis vegetal. En: Recientes Adelantos en Biología. Ed. Mejía, R. H. y J. A. Moguilevsky. Imprenta Bona. Bs. A. 1971.p. 268.
- Sinnot, E. W. 1953. Plant Morphogenesis. En: Growth and differentiation in plants. Ed. by Loomis W. E. p. 19.
- Smith, A. G. et al. 1989. Structure and Regulation of Organ-and Tissue especific genes: Regulated expression of flower-specific Genes. En Cell culture and somatic cell genetics of Plants. Ed. I. K. Vasil. Vol. 6 Molecular Biology of Plant Nuclear Genes. Ed. J. Schell and I. K. Vasil. Academic Press. New York.
- Smith, A. G.; C. S. Gasser; K. A. Budeller-Sachs; M. A. Hinchee; Sheila McCormick; R. b. Horsch and R. T. Fraley. 1989. Structure and Regulation of Organ-and Tissue-Specific genes: Regulated Expression and Flower-Specific Genes. En: I. K. Vasil . Cell Culture and Somatic Cell Genetics of plants. Vol. 6. Molecular Biology of Plant Nuclear Genes. J. Schell and I. K. Vasil. (ed). Chapter 8 y 9 p. 175-214.
- Steeves, T. A. and Sussex, I. M. 1972. Patterns in Plant Development. Prentice- Hall, Inc, New Yersey. EEUU. 302 p.
- Steward, F. C. Growth and Organizacion in Plants. 1968. Addison-Wesley Publ Co. Reading, Massachussets. 564 p.
- Torrey, J. G. Development in Flowering Plants. 1967. Ed. MacMillan Co. New York. 184 p.
- Tran Than Van, K. et al. 1985. Nature 314:615-17.
- Went, F. W. and K. V. Thimann. 1937. Phytohormonas. The MacMillan Co. 294. P.