

TERESA RYLSKA

Z ZAGADNIENÍ FIZJOLOGII KWITNIENIA

Wszystkie procesy fizjologiczne towarzyszące formowaniu się organów płciowych oraz pozostałych części kwiatu obejmujemy mianem fizjologii kwitnienia (przemiana materii, wzrost, różnicowanie, reakcja na bodźce itd.). Kwitnienie jest jedną z ostatnich faz cyklu rozwojowego rośliny — fazą przygotowawczą do procesu rozmnażania.

Mechanizm procesów rozwojowych stanowi jeszcze w tej chwili niełatwy do rozwiązania problem. Każda jednostka roślinna czy zwierzęca odtwarza w rozwoju osobniczym właściwy swemu gatunkowi (odmianie) «wzór czasowo-przestrzenny». Realizowanie tego wzoru jest zagwarantowane zespołem cech przenoszonych z pokolenia na pokolenie w substancji dziedzicznej komórek rozrodczych. Zespół cech dziedzicznych znajduje się w całości w każdej żywej komórce organizmu. W każdej komórce jest więc wzór czasowo-przestrzenny rozwoju całego organizmu.

Wszystkie problemy mechanizmu rozwoju sprowadzają się do zagadnienia, w jaki sposób «wzór» zawarty w chromatynie jądra może zapewnić uporządkowany wewnętrznie i zsynchronizowany z innymi komórkami przebieg procesów. Wzoru nie rozumiemy oczywiście statycznie jako «sztancy», według której tworzyłyby się jednakowe odbitki lecz dynamicznie jako wytyczanie kierunku rozwoju. Zmienność osobnicza jest faktem wynikającym z dwóch przyczyn: zmienności wzoru i różnych warunków środowiska. Zmiany wzoru następują w drodze mutacji (w naturze rzadki wypadek) oraz przy rozmnażaniu płciowym jako rezultat skrzyżowania cech rodzicielskich. Już wzór jest więc w każdej jednostce trochę inny a zmienne warunki środowiska decydują o silniejszym lub słabszym przejawieniu się odziedziczonej cechy. Ontogeneza jest wypadkową specyficznych jednostkowych cech dziedzicznych i środowiska, a więc w wypadku każdej żywej istoty jest czymś oryginalnym i niepowtarzalnym. W tym leży trudność badań biologicznych. Mamy zawsze do czynienia z osobnikami, z których musimy «obdzierać» to wszystko co własne — jednostkowe — pozostawiając wspólny rdzeń. W wypadku badań nad rozwojem szukamy mechanizmów, które — niezależnie od zmiennych cech jednostkowych — prowadzą do wykształcenia dojrzałego osobnika zdolnego do wydania potomstwa.

Większość roślin przechodzi do reprodukcji przy sprzyjających warunkach w określonym dziedzicznie wieku; nazywamy to — analogicznie do świata

zwierzęcego — dojrzewaniem płciowym. Roślina jest dojrzała, gdy kwiat jej jest w pełni rozwinięty, gotowy do zapłodnienia.

Jedną z dróg badania mechanizmu procesów rozwojowych jest eksperymentalne zmienianie ich biegu. Szczególnie cenne w tym wypadku jest poznanie czynników, które mogą wpłynąć na kierunek rozwoju: generatywny czy też wegetatywny. Czynników takich nie znamy zbyt wiele; w grę tu wchodzi przede wszystkim: światło i temperatura. Przy tym niektóre tylko gatunki czy odmiany roślin i w pewnych tylko okresach rozwojowych na dany czynnik reagują. Jedne z nich (np. rośliny dwu- lub wieloletnie) potrzebują jakiegoś okresu niskiej temperatury, inne zaś lub nawet te same w późniejszym okresie są wrażliwe na cykl dobowy światła i ciemności. U roślin tych typów możemy, sztucznie zmieniając warunki zewnętrzne, regulować w szerokich granicach porę dojrzewania. Jest to szczególnie wdzięczny materiał do badań fizjologii rozwoju, gdyż można dość ściśle określić, w jakich warunkach zachodzi inicjacja kwitnienia albo jej powstrzymanie. Czynnik zewnętrzny (temperatura, światło) działa oczywiście pośrednio, wyzwalając tkwiące w roślinie możliwości. Inaczej mówiąc, jeżeli bodziec zadziała wtedy, gdy roślina nie jest gotowa do jego przyjęcia, to nie wywoła kwitnienia.

Artykuł ten ma na celu przedstawienie wyników współczesnych badań odnośnie do pewnego odcinka fizjologii kwitnienia, a mianowicie badań nad wpływem długości dnia na procesy rozwojowe (fotoperiodyzm).

Wpływ światła na zakwitanie roślin może zależeć od różnych jego właściwości: intensywności, barwy, następstwa światła i ciemności itd. Zależność ostatnia została odkryta stosunkowo niedawno (Garner i Allard 1920 i 1923), a zajmuje obecnie jedną z poważniejszych pozycji w fizjologii rozwoju roślin. Badania wpływu intensywności i barwy światła zostały częściowo włączone do badań fotoperiodycznych. Okazało się bowiem, że działanie światła tej samej intensywności i barwy może być diametralnie różne na dwie różne rośliny, na jedną zaś roślinę zależnie od pory i następstwa naświetlania. Porę rozumiemy tutaj dwojako: jako porę doby i jako okres życia rośliny.

Różnicowanie generatywne stożka wzrostu pędu jest pierwszym uchwytym wzrokowo przejawem dojrzewania rośliny; poprzedzają je oczywiście niewidoczne dla nas procesy fizyko-chemiczne w liściu i w pędzie. Możemy tu rozróżnić następujące etapy:

1. Wytwarzanie w liściu „substancji“ lub „stanu“ kwitnienia (właściwa inicjacja kwitnienia).

2. Transport wytworzonego czynnika kwitnienia z liścia do wierzchołka wzrostu pędu.

3. Przemiany fizyko-chemiczne w wierzchołku wzrostu.

4. Zmiany morfologiczne w wierzchołku wzrostu — różnicowanie generatywne.

Decydujące znaczenie ma pierwszy z tych etapów — inicjacja kwitnienia. Uwarunkowana jest ona szeregiem czynników wewnętrznych i zewnętrznych. Dla wielu roślin szczególną rolę tutaj odgrywa (jak już wspominaliśmy) następstwo światła i ciemności. Takie rośliny nazywamy «wrażliwymi fotoperiodycznie». Wśród nich rozróżniamy kilka typów reakcji, z których zajmujemy się szczególnie dwoma: roślinami krótkiego dnia (RKD), które potrzebują długich nocy i roślinami długiego dnia (RDD), które wymagają długich dni, aby mogły przystąpić do reprodukcji. Działanie określoną długością dnia czy nocy dla wywołania kwitnienia roślin nazywamy indukcją fotoperiodyczną. Pojedynczy okres świetlny zwiemy fotoperiodem. Okres naświetlania, oraz długość i liczba fotoperiodów potrzebnych dla indukcji fotoperiodycznej są zależne z jednej strony od cech dziedzicznych rośliny, z drugiej zaś od jakości podawanego światła. Wobec tego, że wrażliwość fotoperiodyczna jest cechą odmianową, trzeba warunki skutecznej indukcji określać osobno dla każdej odmiany. Ponieważ jednak pewne prawidłowości występują u wielu roślin, możemy suponować istnienie wspólnego schematu mechanizmu zakwitania.

Wszystkie rośliny wymagają w okresie indukcji fotoperiodycznej choć kilku godzin silnego światła. Dla RKD po świetle musi następować ciemność, a potem znowu silne światło. Dla RDD ciemność nie jest konieczna, zakwitają i przy ciągłym oświetleniu. Zanim przejdziemy do omawiania teorii mechanizmów fotoperiodyzmu przypomnimy sobie pokrótce, co wiemy o przemianie materii i energii w roślinie w poszczególnych periodach cyklu dobowego.

A. Pierwszy okres silnego światła (dzień)

W ciągu dnia na drodze fotosyntezy i innych reakcji fotochemicznych gromadzą się w liściach różne substancje — substraty dla późniejszych «ciemnych» reakcji prowadzących do kwitnienia. Że wchodzi tu w grę produkty fotosyntezy, wnosimy z tego, że dla efektu fotoperiodycznego tego okresu konieczny jest dwutlenek węgla w atmosferze (Parker 1940), że wymagana intensywność światła jest dosyć duża — dla RKD około 12.000 erg/cm²-sek. w ciągu 9 godzin (średnia z badań różnych autorów i dla różnych roślin, Harder i Witsch 1940), a dla RDD 9600 erg/cm²-sek. w ciągu 24 godzin (Sivori i Went 1944) oraz z tego, że roślinom trzymanym w ciemności światło można w pewnym stopniu zastąpić cukrem infiltrowanym przez liście. To ostatnie stwierdzenie między innymi stwierdzili Pirson, Schön i Döring (1954) dla glonu *Hydrodictyon* (tabl. I).

W pierwszym okresie świetlnym musi się wytwarzać u RKD substancja zdolna do wiązania CO₂ w ciemności, warunkująca normalny dla tych roślin metabolizm. Substancją tą jest prawdopodobnie jakiś aldehyd (Gaffron 1951, cyt. za Livermanem 1955) lub cukier (Sen i Leopold 1956).

Tablica I

	Procent kwitnących	Liczba roślin	
		weget.	kwitn.
Dzień długi	0	6	0
8 godzin światła słonecznego, 16 godzin ciemności	83	1	5
24 godz. ciemności, czysta destylowana woda	0	6	0
24 godz. ciemności, 1% glukoza	67	2	4
24 godz. ciemności 10% glukoza	50	3	3

Według Pirsona, Schöna i Döringa 1954, oryg. tab. IV, s. 125.

Niezależnie od fotosyntezy przebiegają w okresie świetlnym inne reakcje fotochemiczne, w których główną rolę odgrywają barwniki niechlorofilowe. Stwierdzono, że przy tej samej długości fotoperiodu i przy tym samym natężeniu światła jedne rośliny zakwitają prędzej przy świetle czerwonym, inne przy podczerwonym lub niebieskim (Borthwick 1952, Stolwijk 1955, Wassink i Stolwijk 1956). Widocznie obok fotosyntezy dużą rolę odgrywają tu inne procesy fotochemiczne, w wysokim stopniu zależne od długości fali światła. Natomiast wydajność fotosyntezy jest w dużym stopniu niezależna od barwy światła (badania Stolwijka na pomidorach 1954).

Liście roślin wrażliwych fotoperiodycznie zawierają prawdopodobnie barwniki pochłaniające wybiórczo światło pewnej długości fali. Może to być nawet jeden barwnik, który pod wpływem światła czerwonego przemienia się w formę czułą na podczerwień i odwrotnie (Borthwick 1952). Barwnikom takim przypisują niektórzy badacze zasadniczą rolę w reakcjach fotoperiodycznych (Wassink, Borthwick, Liverman i inni).

W syntezie substancji potrzebnych dla kwitnienia — białek, węglowodanów itd. odgrywają niewątpliwie rolę substancje wysokoenergetyczne (kwas adenozynotrójfosforowy — ATP i inne); do ich wytwarzania w mitochondriach też jest potrzebne światło (Arnon 1954). Przypuszcza się, że na świetle — prócz czynników sprzyjających kwitnieniu — zwłaszcza u RKD wytwarza się też substancja czynnie ten proces hamująca — czemu przypisują niektórzy ujemne działanie dla tych roślin przedłużania dnia (Schwabe 1956, Wa-reng 1956).

B. Period ciemny

Ciemność jest konieczna dla roślin krótkiego dnia w pewnej ich fazie rozwojowej. Niektórym roślinom wystarcza jeden kilkunastogodzinny okres ciemny (*Xanthium* — rzepień), inne wymagają ich kilka lub kilkanaście (konopie, pachnotka). Period ciemny działa wspólnie z dwoma periodami świetlnymi: poprzedzającym i następującym. Długość jego ma dla każdej rośliny pewne optimum, po przekroczeniu którego indukcja słabnie. Ciem-

ność musi być w tym okresie dość głęboka, gdyż nawet bardzo słabe światło (10 lux na poziomie roślin) lub bardzo krótkotrwałe lecz silne (1 sek.) przeciwdziała ciemnym procesom fotoperiodycznym. Zarówno RDD jak RKD, którym przedłużamy krótki dzień albo przerywamy noc słabym światłem (zwłaszcza czerwonym), zachowują się tak jakby były na dniu długim — RDD kwitną, a RKD pozostają wegetatywne (Wassink i Stolwijk 1952). Błysk światła czerwonego w kilka godzin po rozpoczęciu okresu ciemnego hamuje kwitnienie RKD: *Kalanchoë* (Hamner 1936) i *Xanthium* (Salisbury i Bonner 1956), a przyspiesza kwitnienie RDD: *Hyoscyamus* — (Stolwijk 1955). Jednocześnie obserwuje się zahamowanie oddychania pod wpływem czerwieni u RKD, a wzmożenie go u RDD (Leopold 1954). Światło podczerwone zastosowane po czerwonym odwraca te reakcje (Borthwick 1952).

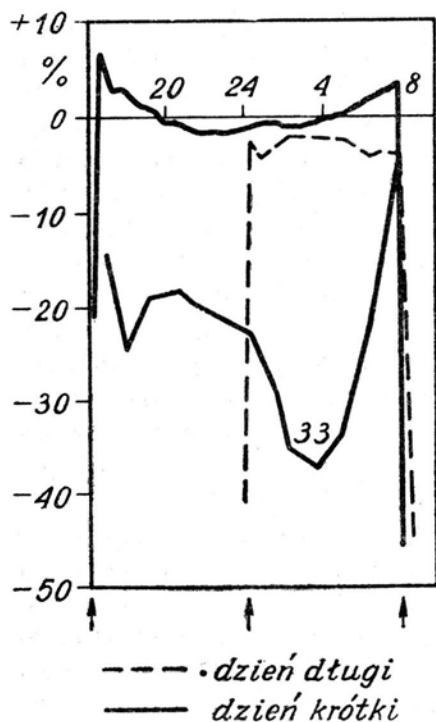
Można zneutralizować indukujące działanie ciemności nocnej stosując na liście RKD nadmiar auksyn (kwasu indoloocetowego — IAA lub in., Thurlow 1947, Zeeuw i Leopold 1956). Antyauksyna (kwas 2, 3, 5-trójzobenzoesowy lub in.) zastosowana po auksynie niweczy jej działanie i sprzyja procesom generatywnym (Murneek 1951, Lang 1954). Światło czerwone sprzyja syntezie auksyn (stąd prawdopodobnie jego szkodliwość dla RKD w nocy), a podczerwone tak jak ciemność wzmacnia czynność oksydazy IAA — enzymu rozkładającego auksynę i w rezultacie powoduje spadek poziomu auksyn (Galston 1954, Liverman 1955).

W czasie okresu ciemnego konieczny jest w atmosferze CO_2 oraz pewne minimum temperatury (Langston 1954). U RKD po pewnym okresie indukcji dniem krótkim zachodzi przestawienie metabolizmu CO_2 — ma tu miejsce intensywne wiązanie CO_2 w ciemności przy pomocy akceptora wytworzonego w poprzedzającym ciemność okresie świetlnym (Gregory, Spear i Thimann 1954), a wydzielanie dwutlenku węgla w okresie świetlnym (rys. 1). Przerywanie okresu ciemnego (choćby błyskiem światła) powoduje także gwałtowne wydzielanie CO_2 (rys. 2), a jednocześnie opóźnia kwitnienie u RKD i przyspiesza u RDD. Wskazuje to na związek metabolizmu CO_2 z fotoperiodyzmem (Spear 1953, Thimann, Spear i Gregory 1954, Sen i Leopold 1956).

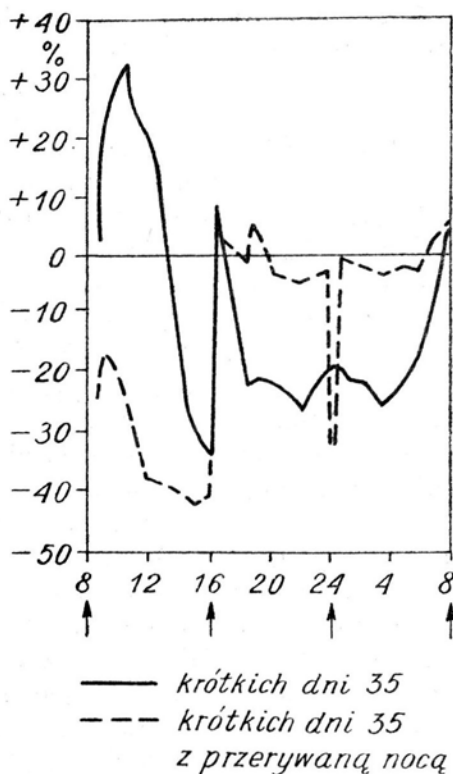
C. Drugi okres silnego światła

Następujący po ciemności drugi okres świetlny wydaje się niezbędny dla dopełnienia reakcji fotoperiodycznej u RKD (Lockhart 1955). Z naszych doświadczeń wynika, że liście trzymane w ciągłej ciemności w okresie największej wrażliwości fotoperiodycznej mniej wytwarzają czynnika kwitnienia, niż liście trzymane 16 godz. w ciemności, a 8 godzin na świetle (doświadczenia z 1952 r. jeszcze nie opublikowane). Możliwe, że światło jest potrzebne dla ustabilizowania powstałego w ciemności stanu czy hormonu kwitnienia. Liverman (1955) przypuszcza, że czynnikiem stabilizującym jest tu auksyna. Może także wchodzić w grę transport hormonu z liści do wierzchołka, którego

szybkość zależy od intensywności światła (Salisbury 1955). O ile po okresie ciemnym następuje normalny period świetlny, to u *Xanthium* już w 40 godzin od początku pierwszego długiego okresu ciemnego obserwujemy generatywne różnicowanie się wierzchołka (Salisbury 1955).



Rys. 1. Pochłanianie i wydzielanie CO₂ u *Kalanchoë blossfeldiana* w ciągu doby przy dniu długim oraz po 1 (górna linia ciągła) i po 33 dniach krótkich. Odcięte — czas w godzinach. Rzędne — pochłanianie (—) względnie wydzielanie (+) CO₂ w %. 1) wyłączenie światła dla roślin na krótkim dniu, 2) wyłączenie światła dla roślin na długim dniu, 3) włączenie światła (Gregory, Spear, Thimann, 1954)



Rys. 2. Wymiana CO₂ u *Kalanchoë blossfeldiana* po 35 krótkich dniach (linia ciągła) oraz po 35 dniach krótkich i nocach przerywanych 10 minutowym światłem. Odcięte — czas w godzinach. Rzędne — pochłanianie (—) względnie wydzielanie (+) CO₂ w % od ogólnej ilości. 1) włączenie światła, 2) wyłączenie światła, 3) włączenie światła na 10 minut, 4) włączenie światła (Gregory, Spear, Thimann, 1954)

Znajomość metabolizmu w poszczególnych periodach cyklu dobowego u RKD i RDD nie daje nam jeszcze zrozumienia mechanizmu procesów rozwojowych. Potrzebna jest teoria ogólna, która by powiązała otrzymane przyczynki w sensowną całość. Teorii powstało kilka; zatrzymamy się nad tymi, które zdają się mieć choć w części słusność, a mianowicie nad teoriami hormonalnymi, fotochemicznymi i rytmiki dobowej.

I. Specjalne hormony kwitnienia

Kwitnienie ma być uwarunkowane powstaniem w liściu hormonu nazywanego przez Czajłachjana (1937) «florigenem». Florigen po przewędrowaniu z liścia do stożka wzrostu powodowałby jego różnicowanie się generatywne.

Za tą hipotezą przemawiają następujące fakty: Indukcja fotoperiodyczna RKD następuje nawet wtedy, gdy skracamy dzień nie całej roślinie tylko jednemu jej rozwiniętemu liściowi (Moszkow 1931—1952, Harder i Witsch 1940). Efekt jest specjalnie silny, jeżeli inne liście usuniemy. Natomiast jeżeli uniemożliwimy transport hormonu do wierzchołka przez wycięcie łyka w ogonku liściowym, roślina nie zakwitnie (Withrow 1943 cyt. za Murneek 1948).

Bezpośrednich dowodów wytwarzania i wędrówki substancji kwitnienia dostarczyli — niezależnie od siebie — jeszcze w roku 1936 Czajłachjan (ZSRR) i Melchers (Niemcy). Stwierdzili oni, że liść z rośliny zaindukowanej przeszczepiony w odpowiednim czasie na roślinę wegetatywną powoduje jej zakwitanie. Potwierdzili to Carr i Melchers (1954) oraz Bocchi, Lona i Sachs (1956). Działanie indukujące nie jest tu specyficzne; np. zaindukowany długim dniem *Hyoscyamus niger* (RDD) przeszczepiony na *Nicotiana tabacum* var. *Maryland Mammoth* (RKD) rosnącym na długim dniu — nieodpowiednim — wywołuje jego kwitnienie (Melchers 1948, Khudairi 1954). Warunkiem przenoszenia się bodźca do kwitnienia jest rzeczywisty zrost podkładki ze zrazem. Nie świadczy to na korzyść teorii florigenów, gdyż dyfuzja hormonu normalnie zachodzi już przy zetknięciu powierzchni przecięcia.

Zaciemnianie nie całej rośliny, tylko wierzchołka pędu z 4 młodymi liśćmi powoduje indukację tylko zaciemnianej części pędu, bez żadnego wpływu na pędy boczne wyrastające poniżej zaciemnianych liści (nasze prace z 1952 roku jeszcze nie publikowane). Można to tłumaczyć wytwarzaniem w liściach substancji kwitnienia, która wędruje polarnie tylko ku wierzchołkowi pędu.

Słabą stroną teorii Czajłachjana są niepowodzenia prób wyizolowania substancji kwitnienia. Pozytywne doniesienie Roberta (1951) stanowi wyjątek nie potwierdzony później ani przez innych badaczy ani przez samego autora. Nasze doświadczenia z przenoszeniem homogenizatów z liści roślin zaindukowanych na liście roślin wegetatywnych (w paście lanolinowej) nie dały efektów dodatnich. Kwitnienie tych roślin nie było przyspieszone (dośw. z 1954 r. jeszcze nie publikowane).

W ostatnich latach okazało się, że produkty metabolizmu grzyba *Gibberella fujikuroi* Wr. — giberelina i kwas giberelinowy (znane od trzydziestu już lat w Japonii a od kilku lat w krajach anglosaskich jako substancje hormonalne powodujące wydłużanie się komórek) działają także w pewnych wypadkach jak hormon kwitnienia (Stowe i Yamaki, 1957). Stwierdzono mianowicie, że spryskiwanie kwasem giberelinowym powoduje zakwitanie

lulka 2-letniego już w pierwszym roku (Lang 1956) oraz w warunkach krótkiego dnia (Curry i Wassink 1956) oraz przyspiesza kwitnienie pomidorów (Rappaport 1957); sałaty, dali, petunii (Marth, Aufia i Mitchell 1956).

Moim zdaniem rozwiązania problemu indukcji generatywnej nie należy się spodziewać na drodze czysto chemicznej. Hormon kwitnienia (o ile istnieje) jest tylko jednym z ogniw łańcucha zjawisk fizycznych i chemicznych zapoczątkowujących procesy płciowe w roślinie. Nawet gdybyśmy znali dokładnie skład chemiczny hormonu kwitnienia, to nie znaczyłyby jeszcze, że byłby jasny zarówno mechanizm jego powstawania w liściu, jak i mechanizm jego działania w stożku wzrostu. Przecież mechanizm pobudzania wzrostu przez auksyny nie jest jeszcze zadowalająco wyjaśniony, choć skład chemiczny licznych auksyn znamy od dawna.

II. Rola auksyn

Według Chołodnego (1939) o inicjacji kwitnienia decyduje określony poziom hormonów wzrostu (auksyn) w wierzchołku pędu. Rzeczywiście w pewnych wypadkach heteroauksyna — kwas 3-indoliloctowy (IAA) stosowany na liście w nocy przeciwdziała zakwitaniu RKD, a sprzyja zakwitaniu RDD (Thurlow 1954, Lang 1954, Zeeuw i Leopold 1956), antyauksyna zaś działa przeciwnie (Lang 1952). IAA zaś stosowany na wierzchołek pędu zarówno u RDD jak i u RKD przyspiesza kwitnienie (Salisbury 1955).

Gdyby jednak sama auksyna bezpośrednio regulowała procesy generatywne, powinna by być korelacja między zawartością auksyn w wierzchołku wzrostu a terminem zakwitania. Rażący brak takiej korelacji stwierdził Stowijk (1954) u pomidorów. Liverman (1955) — gorący zwolennik teorii auksynowej — tłumaczy ten fakt możliwością istnienia nieczynnej formy auksyny, która dopiero po połączeniu z odpowiednim akceptorem stawałaby się formą czynną. W takim wypadku analiza chemiczna byłaby niemiarodajna wskazując jedynie stężenie wolnej auksyny nieczynnej.

Liverman i Bonner (1953) łączą teorię auksynową z hormonalną florigenową. Przypuszczają oni, że wysoki poziom auksyn w liściu w okresie ciemnym może całkowicie powstrzymać syntezę florigenu. U RKD czynniki, które wzmagają syntezę auksyny (albo obniżają czynność jej oksydazy) jak np. światło czerwone — przeciwdziałają inicjacji kwitnienia, czynniki zaś, które rozkładają czynny kompleks auksyny lub wzmagają czynność oksydazy IAA — np. podczerwień — stwarzają warunki dla syntezy florigenu i wywołują kwitnienie.

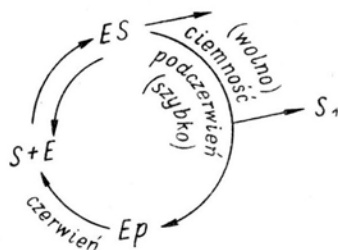
Liverman i Bonner (1953) proponują poniższy schemat cyklicznego powstawania i rozkładu auksyn w liściu pod wpływem światła czerwonego i jego antagonisty — podczerwonego (rys. 3).

Rezultatem syntezy auksyn jest pobudzanie wzrostu, rezultatem zaś ich rozkładu odwrotnie — zahamowanie wzrostu i inicjacja kwitnienia. Dla kwit-

nienia jest więc potrzebny pewien optymalny poziom auksyn. Poziom ten jest dużo niższy niż optimum dla wzrostu.

W ciemności poziom auksyn spada zarówno u RKD jak u RDD. U RKD stężenie auksyn po krótkim dniu jest niewysokie i łatwo spada do poziomu, który nie przeszkadza syntezie florigenu. U RDD zaś poziom auksyn przy długiej nocy spada poniżej minimum potrzebnego dla ich kwitnienia (Lang 1954). Becker (1953) przypuszcza, że między auksyną a florigenem istnieje

Rys. 3. Reakcje na auksyny, S = auksyna, E = receptor auksyny, ES = kompleks: receptor + auksyna powodująca przyśpieszenie wzrostu lub hamowanie kwitnienia u RKD, S₁ = nieczynna auksyna wyłączona z obiegu, E_p = pseudo-receptor nie przyjmujący auksyny



rodzaj rywalizacji o ATP, którego roślina produkuje ograniczone ilości; auksyna kierowałaby ATP do syntez substancji związanych ze wzrostem, a florigen — do syntez substancji potrzebnych dla rozwoju.

Podsumowując można stwierdzić, że auksyny są niewątpliwie jednym z czynników mających wpływ na inicjację kwitnienia, ale rola ich jest raczej pośrednia, a nie decydująca.

III. Rola dynamiczna światła

Niektórzy autorzy nie wglębiając się w skomplikowany mechanizm reakcji fotoperiodycznych suponują, że dla inicjacji kwitnienia RDD wymagają światła, a RKD ciemności (Łysenko 1932, Maksimow 1939, Awakian 1948, Moszkow 1951, Razumow 1951). Rzeczywiście zanotowano szereg faktów świadczących o ważności fazy ciemnej dla indukcji RKD. Mówi o tym wzmiankowana już szkodliwość przerywania nocy choćby błyskiem światła, podczas gdy parogodzinne nawet przerywanie dnia ciemnością nie ma wpływu na zakwitanie RKD, byle tylko noc była długa (nasze badania z 1954 r., nie publ.). Stwierdzono także, że nieodpowiednia temperatura albo też narkotyki silniej hamują procesy generatywne, gdy są podawane w nocy niż w dzień (Hamner i Bonner 1939, Parker i Borthwick 1943, Harder i Gall 1945).

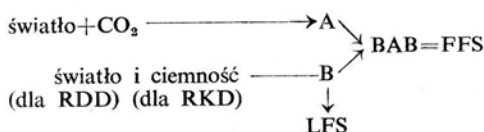
Czajłachjan (1956) przypuszcza, że hormony kwitnienia tworzą się u obu typów roślin na świetle na drodze fotosyntezy, a tylko ich stabilizacji u RKD sprzyja ciemność, a u RDD światło. Liverman (1955) zakłada aż trzy fazy tworzenia się hormonu kwitnienia: pierwsza w okresie świetlnym poprzedzającym ciemność, druga w okresie ciemnym, trzecia zaś w okresie świetlnym (po ciemności); w ostatniej fazie następowałaby dopiero stabilizacja hormonu.

Rozważając te fakty i teorie musimy pamiętać, że ciemność jest tylko brakiem światła widzialnego, brakiem pewnego zakresu fal elektromagnetycznych. Trudno stawiać w jednym rzędzie bierną rolę ciemności z pozytywnym działaniem określonego światła. Dlatego mimo stwierdzenia, że ciemność jest dla RKD do zakwitania potrzebna, należy szukać wytłumaczenia tego faktu przede wszystkim w poprzedzającym i następującym okresie świetlnym.

Jak już wspominaliśmy, rola światła w procesach rozwojowych jest napewno wieloraka, przy tym pośrednia i bezpośrednia. Pośrednia — głównie przez produkty fotosyntezy, bezpośrednia — w specjalnych reakcjach fotodynamicznych. W wypadku tych ostatnich reakcji może wchodzić w grę zarówno synteza jak rozkład pod wpływem światła substancji potrzebnych do zakwitania.

Próbowano tłumaczyć mechanizm reakcji fotoperiodycznych współdziałaniem kilku substancji, z których jedne (A) powstają na świetle na drodze fotosyntezy, a drugie (B) powstają dla RDD na świetle drogą fotochemiczną, dla RKD zaś powstają tylko w ciemności i są przez światło rozkładane. Rezultat ich połączenia (BAB) jest stabilny i daje początek hormonowi kwitnienia (FFS). W wypadku podziałości światłem na fotolabilną substancję B, zamiast FFS tworzą się auksyny LFS — hormony wzrostu.

Schemat Bakhuyzena (1954) dla RDD i RKD:

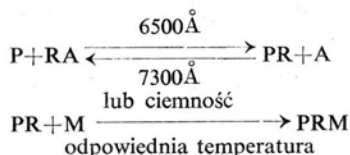


Weześniejsze schematy Hamnera, Gregory'ego i innych są podobne. Wszystkie one operują spekulatywnie hipotetycznymi substancjami. Zatrzymamy się raczej nad możliwym mechanizmem reakcji fotodynamicznych. Światło nie jest tu (jak przy fotosyntezie) źródłem energii, tylko wywiera wpływ na taki czy inny bieg procesów zachodzących na koszt energii uprzednio zmagazynowanej w roślinie. W ten sposób słaby bodziec świetlny może się stać źródłem wielkich wewnętrznych przeobrażeń. Intensywność światła — tak ważna przy fotosyntezie — tu prawie nie gra roli; pochłonięcie nielicznych kwantów wystarcza, żeby wywołać reakcję. Pochłaniaczami światła są w tym wypadku specjalne substancje — najczęściej barwniki (ale nie chlorofile lub karotenoidy). Stężenie ich w komórkach może być bardzo małe — stąd trudność wyizolowania i analizy chemicznej.

Do reakcji fotodynamicznych prócz zjawisk fotoperiodycznych zaliczamy fototropizm, fotoregulację wzrostu lub kiełkowania nasion, biosyntezę antocjanów itd. We wszystkich tych zjawiskach ściśle badania wykazują, że ilość energii wniesiona przez bodziec świetlny jest znikoma w stosunku do wywołanych efektów. Wassink (1954) przypuszcza istnienie systemów «wzmocnia-

jących» w organizmie roślinnym, które przy znacznym nakładzie energii własnej zwielokrotniają nikłą energię bodźca, doprowadzając drogą reakcji łańcuchowej do wymienionych makroefektów. Pierwszym członem tej reakcji byłoby pochłonięcie nielicznych kwantów energii promienistej przez specjalny barwnik, czy system barwników.

Borthwick (1952) przypuszcza, że za wszystkie wymienione reakcje odpowiedzialny jest jeden i ten sam system barwników, albo może nawet jeden barwnik występujący w dwóch formach, z których jedna pochłania promienie czerwone, druga — podczerwone. Ilustruje to załączony schemat:



P = barwnik czuły na czerwień

RA = substancja pośrednicząca w reakcji

PR = barwnik czuły na podczerwień

A = zmieniona substancja

PRM = barwnik odpowiedzialny za inicjację kwitnienia, kiełkowania nasion, fototropizm itd.

Potwierdzeniem tego schematu może być fakt, że zahamowanie procesów prowadzących do kwitnienia spowodowane przez błysk światła czerwonego pośrodku długiej nocy może być całkowicie zneutralizowane przez zastosowanie w przeciągu najbliższych 30 minut błysku światła podczerwonego (Borthwick, Hendricks i Parker 1952).

W pewnych wypadkach udało się wyizolować z liści barwniki czynne fotochemicznie. Jedne z nich okazały się pochodnymi riboflawiny (Bühnemann 1955), inny — otrzymany przez Todda i Galstona (1954) należy do grupy porfiryń i jest podobny do metylopyrofeoforbidu a (stężenia bardzo małe, rzędu 0,001%). Ostatni autorzy stwierdzili nawet korelację między zawartością barwnika a wrażliwością kiełkujących nasion sałaty na światło.

Światło przerywające okres ciemny może działać także poprzez odwrócenie normalnego dla RKD metabolizmu CO₂. Mianowicie błysk światła czerwonego w środku fazy ciemnej wywołuje ewolucję CO₂ (Sen i Leopold 1956). Może CO₂ odgrywać jakąś rolę przy nocnej reaktywacji czulego na światło barwnika w liściach RKD.

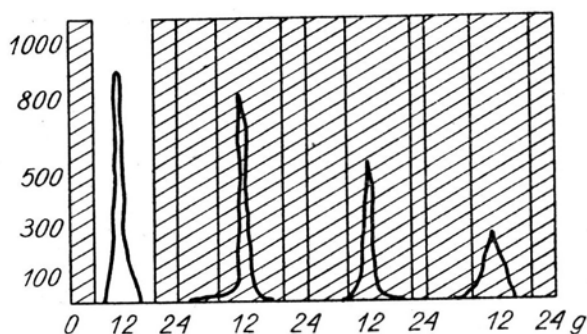
IV. Rola wewnętrznej rytmiki dobowej

Bünning (1937) powiązał zjawiska fotoperiodyzmu z dość powszechnie w świecie roślin i zwierząt występującym zjawiskiem rytmiki dobowej. Objawem rytmiki są u roślin różnego typu ruchy nastyczne — jak opuszczanie

się liści na noc (fasola, soja), otwieranie lub zamykanie na dzień kwiatów (*Nicotiana*, *Portulaca*, *Mirabilis jalappa*), a także periodyczna sporulacja glonów, wydzielanie olejków eterycznych itd. U zwierząt zaś: wahania ciepłoty organizmu, nasilenie ruchliwości, senność itd.

Bünning przypuszcza, że metabolizm roślinny jest dziedzicznie przystosowany do następstwa światła i ciemności. Po reakcjach wymagających światła zachodzą reakcje «ciemne», którym światło nie tylko nie jest potrzebne, ale może nawet przeszkadzać. W rytmie dobowym mamy więc w dzień fazę fotofilną (światłolubną), a w nocy skotofilną (ciemnolubną). Światło w fazie skotofilnej przeszkadza w kwitnieniu RKD, a dla RDD jest obojętne.

Z przytoczonych już we wstępie danych wynika, że między metabolizmem dziennym i nocnym są istotne różnice. Sporna jest tylko kwestia, czy różnice



Rys. 4. Szybkość tworzenia zarodni u *Pilobolus sphaerosporus* przy indukcji 12 godz. ciemności i 12 godz. światła, a potem w stałej ciemności. Odcięte — czas w godzinach. Rzędne — liczba zarodni na 30 minut. (Uebelmesser, 1954)

te są wynikiem dobowej rytmiki zewnętrznej, czy też są przejawem własnej rytmiki rośliny.

O potrzebie ciągłości procesów nocnych świadczą liczne doniesienia o zależności efektu fotoperiodycznego od pory zastosowania błysku światła przerywającego ciemność (Bünsow 1953, Carr 1954, Bünning 1956, Schwabe 1956, Wareing 1956). Procesy zachodzące w dzień też są zapewne ciągłe, zaś to, że zastosowanie krótszej lub dłuższej ciemności w ciągu dnia nie ma wpływu na kwitnienie (Garner i Allard 1920, Wóycicki i Grzybowski 1938 i inni), można tłumaczyć zasadniczą różnicą między czynną rolą światła a bierną ciemności, o czym już mówiliśmy.

Zwykła obserwacja wskazuje na to, że rytmika u roślin jest cechą dziedziczną: gatunkową lub odmianową. Każdy osobnik tytoniu np. rozchyła płatki okwiatu wieczorem, a stula je w wąską rurkę nad ranem, podczas gdy narcyz raz rozchyliwszy swe płatki otwiera kwiat coraz szerzej i tak pozostaje przez szereg dni i nocy. Stwierdzenie, że objawy rytmiki są cechą dziedziczną nie przesądza jednak sprawy jej «wewnętrzności». Dziedziczna może być bowiem zarówno sama zdolność do wykonywania pewnych ru-

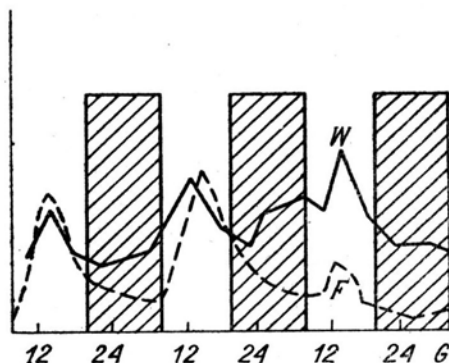
chów pod wpływem danego bodźca, jak i zdolność do wykonywania samostnych ruchów o pewnych porach doby.

Badania Pirsona, Schöna i Döringa (1956), Schwabego (1956), Wareinga (1956) zdają się świadczyć, że fotoperiodyzm jest reakcją bodźcową regulowaną wyłącznie przez światło.

Natomiast inni badacze dostarczają ważkich argumentów na korzyść teorii Bünninga. Opierają się oni na następujących faktach:

1. Po usunięciu bodźców zewnętrznych (przy oświetleniu ciągłym albo stałej ciemności) objawy rytmiki się utrzymują kilka lub nawet kilkanaście dni (Uebelmesser 1954, Pirson, Schön i Döring 1954). (Rys. 4 i 5).

Rys. 5. Szybkość wzrostu (W) i natężenia fotosyntezy (F) u *Hydrodictyon* w oświetleniu ciągłym po uprzedniej indukcji 12 godz. światła i 12 godz. ciemności. Pola kreskowane — czas, w którym uprzednio wypadł okres ciemności (Pirson, Schön, Döring, 1954)



2. Przy ciągłym oświetleniu albo stałej ciemności cykle bywają krótsze albo dłuższe od 24 godzin. (Bühnemann 1955). (tabl. II). Wyklucza to możliwość żeby wpływały tu jakieś nieznanne nam rytmy 24-godzinne (np. niewidoczne promienie).

Tablica II

Długość cyklu sporulacji glonu *Oedogonium* zależnie od temperatury (Bühnemann 1955)

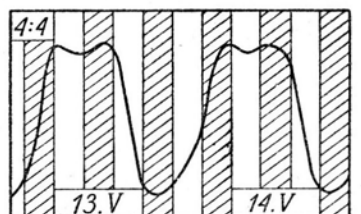
Temperatura (w °C)	Długość cyklu (godz.)
17,5	20
25,0	22
27,5	25

3. Przy sztucznych bardzo krótkich cyklach (np. 4 godziny światła i 4 godziny ciemności) kwiaty *Kalanchoë* zachowują normalną rytmikę 24-godzinną (Bünsow 1953). (Rys. 6).

4. Ruchy płatków *Kalanchoë* są w wysokim stopniu niezależne od temperatury (przy wahaniami od 15° do 30°C), od wilgotności powietrza (w granicach od 30 do 70%), od natężenia światła, bodźców mechanicznych, siły

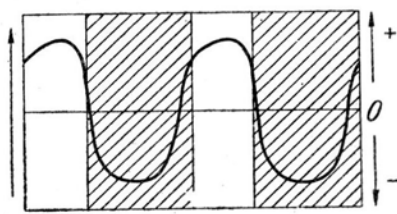
ciężkości i od wieku rośliny. Jednocześnie okazało się, że z położenia płatków korony możemy odczytać czy i kiedy roślina zakwitnie, gdy w danym momencie przerwiemy jej ciemność nocną błyskiem światła (Bünsow 1953, Bünning 1954 i 1956). (Rys. 7).

5. Największe zahamowanie kwitnienia otrzymuje się u *Xanthium* (RKD), gdy przerwie się ciemność w 6 do 8 godzin od jej początku (Liverman 1955). Jeżeli zaś po 1-godzinnym okresie świetlnym trzymamy *Kalanchoë* w stałej ciemności przez 62 godziny, to błysk światła sprzyja kwitnieniu, gdy go za-



0 2 6 10 14 18 22 2 6 10 14 18 22

Rys. 6. Krzywa ruchu płatków korony pojedynczego kwiatka *Kalanchoë blossfeldiana* przy cyklach 8-godzinnych (4 godz. światła + 4 godz. ciemności (Bünsow, 1953).



0 12 24 12 24

Rys. 7. Stosunek między ruchami korony *Kalanchoë blossfeldiana*, a wrażliwością fotoperiodyczną na światło i ciemność. Cykle 9-godz. światła i 15-godz. ciemności. Odcięte — czas w godzinach. Rzędne — na lewo stopień otwarcia kwiatu, na prawo hamowanie (—) i przyspieszanie (+) kwitnienia. (Bünsow, 1953)

stosujemy 10 i 43 godziny od początku okresu ciemnego, a więc w przypuszczalnej fazie fotofilnej, a przeszkadza kwitnieniu w 7, 31 i 55 godzin, a więc w prawdopodobnej fazie skotofilnej (Melchers 1956). To samo stwierdzają Claus i Werner (1956) dla *Arabidopsis thaliana* (RKD), zahamowanie zaś dla *Hyoscyamus* (RDD).

6. Przy czasowym przesunięciu bodźców w cyklu dobowym 24-godzinnym (zrobienie np. z nocy dnia) objawy rytmiki są początkowo w rażącej sprzeczności z działającymi bodźcami, a potem stopniowo — po kilku dniach — następuje przestawienie na nową rytmikę. Natomiast gdy takim «przestawionym» roślinom damy z powrotem światło o zwykłej dla nich porze wracają natychmiast do normalnej rytmiki.

Oprócz tych czysto fizjologicznych można przytoczyć również ważne argumenty z dziedziny biochemii przemawiające za słusznością teorii «wewnętrznej rytmiki».

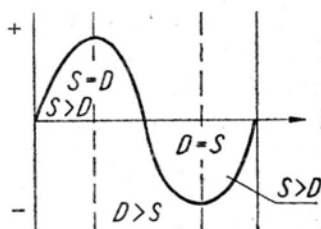
1. W liściach *Kalanchoë blossfeldiana* zależnie od długości dnia są znaczne różnice w zawartości kwasu fosfoglicerynowego oraz aminokwasów: alaniny i seryny (Norris i Calvin 1955), kwasu glutaminowego, asparaginowego (Madan Chaman Lal 1956), kwasów organicznych (Neyland i Thimann 1956).

2. Czynność fosfatazy w liściach *Kalanchoë* zmienia się w rytmie 24-godzinnym (12:12) bez względu na to czy dzień jest 12-godzinny, czy dłuższy (Ehrenberg 1954).

3. Zarówno u RKD przy odpowiednich dla nich długościach dnia polifenoloksydaza zastępuje w liściach peroksydazę, a jednocześnie roślina zakwita (Okuncow 1957).

4. Synteza i rozkład heteroauksyny (IAA) zachodzi rytmicznie w cyklu dobowym. Maksimum produkcji IAA u *Kalanchoë* jest w około 6 godzin od początku okresu świetlnego, potem spada — czynność oksydazy IAA wtedy się wzmacnia (Becker 1953, Galston i Dalberg 1954). (Rys. 8). Maksimum produkcji suchej substancji w siewkach *Perilla* i *Hyoscyamus* zanotowano także w mniej więcej 6 godzin po rozpoczęciu «dnia» (Rau 1954, Clauss 1954).

Rys. 8. Zmiany kwasu indoloocetowego w liściach w cyklu dobowym. Odcięte — czas w godzinach. Rzędne — wysoki (+) i niski (—) poziom IAA w liściu, S = synteza, D = rozkład. (Galston, Dalberg, 1954)



5. Wiązanie CO_2 dla roślin gruboszowatych krótkiego dnia (*Kalanchoë blossfeldiana*, *Aloes*) po 36 dniach indukcji krótkim dniem zachodzi prawie wyłącznie w nocy, podczas gdy te same rośliny trzymane na długim dniu asymilują normalnie w dzień (Gregory, Spear i Thimann 1954). Rys. 1. Gdy rośliny są trzymane w nocy w atmosferze bez CO_2 , to mimo odpowiedniej długiej nocy indukcja nie następuje (Langston 1954 na *Xanthium*).

Zahamowanie procesów oddychania (przez zadziałanie którąś ze znanych «truczn oddechowych») nie przeszkadza działaniu mechanizmów rytmiki — w danym przypadku dobowej rytmice sporulacji gronów (Bühnemann 1955).

W ostatnich swoich pracach (1957) Bünning próbuje powiązać objawy rytmiki dobowej ze zmianami w objętości jądra komórkowego i w tych właśnie zmianach upatruje przyczynę dziennej periodyczności w procesach metabolizmu.

W związku z tym warto zwrócić uwagę na doniesienia Turkowej (1957) o większej zawartości kwasów nukleinowych (zwłaszcza DRN) w wierzchołku wzrostu RKD rosnących na krótkim dniu a RDD — na długim, oraz Okuncowa (1957) o zastępowaniu peroksydazy przez polifenoloksydazę w systemie enzymów utleniających u roślin przechodzących do reprodukcji.

Jak widzimy, argumentów na korzyść teorii Bünninga przybywa. Ostatnio zyskała ona zwolenników i na wschodzie — na ostatnim zjeździe Wszechradzieckiego Towarzystwa Botanicznego (maj 1957) Czajlachjan powiedział,

że «wszystko wskazuje, że punkt ciężkości procesów ontogenezy leży nie w środowisku zewnętrznym lecz wewnątrz samych roślin...».

Czy jednak rytmika dobowa nie jest po prostu rezultatem następujących rytmicznie po sobie bodźców świetlnych, to jeszcze kwestia nie rozstrzygnięta. Przeprowadzane przeze mnie w ostatnich latach doświadczenia nad indukcją fotoperiodyczną *Perilla ocimoides* przy sztucznym oświetleniu wskazują na prawie zupełną obojętność roślin na porę naświetlania. — Dzień czy noc, ranek czy wieczór, — byle tylko ilość godzin i natężenie światła było jednakowe — rośliny zakwitają równocześnie (Rylska, 1958).

Gdyby w przejawach rytmiki decydującą rolę odgrywał czynnik wewnętrzny, rośliny które przebywały już parę tygodni w warunkach naturalnego dnia i nocy powinny przy zmianie pory naświetlania zareagować silnym zakłóceniem procesów metabolizmu i opóźnieniem kwitnienia. Tego właśnie nie stwierdzono. Wyniki doświadczeń, które miały na celu dodać jeden więcej dowód dla teorii wewnętrznej rytmiki Bünninga, świadczą przeciw tej teorii. Do zupełnie podobnych wniosków doszedł fizjolog łotewski Vegis (1953 i 1955), wywołując sztucznie rozwój pączków śpiących u *Hydrocharis* w różnych porach roku.

Kwitnienie jest rezultatem wielu procesów enzymatycznych mających różne nasilenie w różnych porach doby. Na procesy te mają wpływ różnorakie warunki zewnętrzne, w okresie inicjacji kwitnienia na czoło ich wysuwa się następstwo światła i ciemności. Dla pewnych typów roślin (RDD i RKD) odpowiednia długość dnia i nocy w rzeczonym okresie jest bezwzględny warunkiem zakwitania. Doświadczalnie stwierdzono dla tych roślin, że zmiana czy to długości okresów światła i ciemności w cyklu dobowym, czy długości całego cyklu (więcej lub mniej niż 24 godziny), czy też pory stosowania światła i ciemności, głęboko psuje harmonię procesów prowadzących do kwitnienia. Roślina albo wcale nie zakwita, albo zakwita z opóźnieniem przystosowując się powoli do zmienionej rytmiki zewnętrznej.

Jak widzieliśmy, wyniki licznych eksperymentów świadczą, że specyfika metabolizmu dziennego i nocnego istnieje.

Obecnie możemy tylko z pewną dozą prawdopodobieństwa przedstawić przypuszczalny schemat mechanizmu inicjacji kwitnienia.

Pierwszym bodźcem byłoby pochłonięcie przez specjalne barwniki niechlorofilowe — zawarte w komórkach liścia — pewnej niewielkiej liczby kwantów świetlnych. Ta pierwsza reakcja chemiczna mogłaby być impulsem do reakcji łańcuchowej, która z kolei doprowadzałaby do nagromadzenia różnych czynników (hormonów, substancji wysokoenergetycznych, enzymów itd.) niezbędnych dla powstania «substancji» czy «stanu» kwitnienia.

Kilka byłoby warunków wywołania reakcji fotochemicznej (początek inicjacji kwitnienia) a potem normalnego przebiegu reakcji łańcuchowej doprowadzającej do wytworzenia organów rozrodczych. Po pierwsze, w liściu

musi być czuły na światło barwnik, a w świetle padającym odpowiadająca mu długość fali. Następnie stężenie tego barwnika powinno przekraczać pewne konieczne minimum. Dalej w tkance liścia nie mogą się znajdować inne substancje, które by w skuteczny sposób rywalizowały z naszym barwnikiem o kwanty tej samej energii. Dla umożliwienia zaś drugiego etapu — reakcji łańcuchowej — konieczne jest utrzymanie pełnego potencjału życiowego w liściu, a więc stały dopływ energii z procesów oddychania, obecność substancyj wysokoenergetycznych, dostateczna ilość wody — to wszystko, co warunkuje sprawne działanie złożonej dynamicznej struktury układów enzymatycznych w komórce.

Dla RKD warunkiem pomyślnego przebiegu tych dalszych reakcji jest długa noc. Może to być spowodowane koniecznością reaktywowania w ciemności barwnika, aby mógł na nowo w następnej fazie fotofilnej pochłaniać światło. Według Borthwicka różnica reakcji RKD i RDD ma swe źródło w różnym zestawie barwników biorących udział w przemianach metabolizmu prowadzących do kwitnienia. O istnieniu tych różnic świadczą badania Wassinka i Stolwijka nad wpływem barwy światła na wzrost i rozwój roślin.

Wyżej wspomniane barwniki powstają w tkankach roślinnych na drodze określonych procesów enzymatycznych przebiegających według ustalonych dziedzicznie schematów. W pewnych stadiach tych procesów czynną rolę musi odgrywać światło, czy to jako bodziec stymulujący syntezę, czy jako czynnik destrukcji substancyj kwitnienia.

Głębsze poznanie z jednej strony wewnętrznej rytmiki dobowej przemiany materii i energii, z drugiej zaś prawidłowości oddziaływania czynników zewnętrznych (zwłaszcza intensywności, barwy i czasu działania światła) może w niedługim czasie pozwolić nam lepiej zrozumieć i wytłumaczyć procesy ontogenezy.

Laboratorium Fizjologii Rozwoju Roślin Instytutu Hodowli i Aklimatyzacji Roślin, Warszawa

LITERATURA

- Arnon D. I., Allen M. B. and Whatley F. R., 1954, Photosynthetic phosphorylation, the conversion of light into phosphate bond energy by chloroplasts, Rapp. and Comm. VIII Congr. Intern. Bot., Sec. 11:1—2.
- Becker T., 1953, Wuchstoff und Säureschwankungen bei *Kalanchoë Blossfeldiana* in verschiedenen Dunkelwechseln, *Planta* 43 :1—24.
- Bocchi A., Lona F. und Sachs R. M., 1956, Photoperiodic induction of disbudded *Perilla* plants, *Plant. Physiol.* 31(6):480.
- Borthwick H. A., Hendricks S. B. and Parker M. W., 1952, Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. 38:929—934.
- Bühnemann F., 1955, Das endodiurnale System der Oedogoniumzelle. IV. Die Wirkung verschiedener Spektralbereiche auf die Sporulations und Mitoserhythmik, *Planta* 46:227—255.
- 1955, Die rhythmische Sporenbildung von *Oedogonium cardiacum*, *Biol. Zentr.*, 74:1—54.

- Bühnemann F., 1955, Das endodiurnale System der Oedogoniumzelle. II. Der Einfluss von Stoffwechselfgiften und anderen Wirkstoffen, *Biol. Zentr.* **74**:691—705.
- Bünning E., 1954, Endogene Periodizität und Photoperiodismus bei Soja, I Congr. Intern. Photobiol I(13):9.
- 1954, Der Verlauf der endogenen Tagershytmik bei photoperiodischen Störlicht-Versuchen mit Soja, *Physiol. Plant.* **7**(3):538—547.
- 1956, Endogenous rhythms in plants, *Ann. Rev. Plant Physiol.* **7**, 71—90.
- 1957, Über die Urethan Vergiftung der endogenen Tagesrhythmik, *Planta* **48**(4):453—458.
- und Schöne-Schneiderholm G., 1957, Die Bedeutung der Zellkerne im Mechanismus der endogenen Tagesrhythmik, *Planta* **48**(4):459—467.
- Bünsow R., 1953, Endogene Tagesrhythmik und Photoperiodismus bei *Kalanchoë Blossfeldiana*, *Planta* **42**:220—252.
- Carr D. J. and Melchers G., 1954, Auslösung von Blütenbildung bei der Kurztagpflanze *Kalanchoë Blossfeldiana* in Langtagbedingungen durch Propfpartner, *Z. Naturwiss.* **9**(3):216—218.
- Chołodny N. G., 1939, *Herbage Rev.*, **7**:223—247.
- Claus H. and Werner R., 1956, Über die Blütenbildung von *Hyoscyamus niger* und *Arabidopsis thaliana* in 72-Stunden-Zyklen, *Z. Botan.* **44**/5/:437—454.
- Curry G. M. i Wassink E. C., 1956, Photoperiodic and formative effects of various weve'enght regions in *Hyoscyamus niger* as influenced by gibberellic acid, *Meded. Landbouwhogeschool, Wageniningen.* **56**/14/:1—8.
- Czajłachjan M. H., 1937, Hormone theory of plant development, *Acad. Sci. USSR.* **198**.
- 1956, Fotoperiodizm i osnovnyje fizjologiczeskije procesy rastienij, *Ž. Obszcz. Biol.* **17** (2):121—141.
- 1957, Osnovnyje zakonomiernosti ontogienieza wysszich rastienij, *Tiezisy dokładow D.Ž.W.B.O.* (2):5—15.
- Ehrenberg M., 1954, Einfluss verschiedenen Licht-dunkelwechsels auf die rhythmik der Phosphataseaktivität in den Blättern von *Kalanchoë Blossfeldiana*, *Planta* **43**/6/:528.
- Galston A. W., 1954, Adaptive enzymes endogenous rhythmus and the photoperiodic behaviour of plants, *Rapp. and Comm. VIII Intern. Congr. Bot., Sec. 11*:326.
- Galston A. W. and Dalberg L. Y., 1954, The adaptive formation and physiological significance of indolacetic acid oxidase, *Am. J. Bot.* **41**:285—372.
- Garner W. W. and Allard H. A., 1920, Effect of the relative length of day and night and other factors of the environment on growth and reproduction in plants, *J. Agric. Res.* **18**(11):553—606.
- 1923, Further studies in photoperiodism, the response of the plant to relative lentgh of day and night, *J. Agric. Res.* **23**(11):871—920.
- Gregory F. G., Spear I. and Thimann K. V., 1954, The interrelation between CO₂ metabolism and photoperiodism in *Kalanchoë*, *Plant Physiol.* **29**(3):220—229.
- Harder R. and Witsch H., 1940, Wirkung von Photoperiodismus und Yarowisation auf die Blütenbildung von *Kalanchoë*, *Gartenbauwiss.* **15**(2):226—246.
- Hendricks S. B. and Borthwick H. A., 1954, Photoperiodismus bei den Pflanzen, I Intern. Congr. Photobiol. I(20):16.
- Klesznin A. F., 1954, *Rastienie i swiet*, Moskwa.
- Kudhairi A. K. and Lang A., 1954, Flowering hormone of short-day and long-day plants, *Rapp. and Comm. VIII Intern. Congr. Bot., Sec. 11*:331.
- Lal Madan Chaman, 1956, Die Verteilung der freien Aminosäuren in der Pflanze und ihre Beeinflussung durch photoperiodische Induktion, *Planta* **41** (1):53—80.
- Lang A., 1952, Physiology of flowering, *Ann. Rev. Plant Physiol.* **3**:265—306.
- 1954, I Congr. Intern. Photobiol. (12):18.
- 1955, Entwicklungsphysiologie, *Fortschritte der Botanik* **17**:712—790.

- Lang A., 1956, *Naturwissenschaften* **43**:257—258.
- Langston R. and Leopold A. C., 1954, The dark fixation of carbon dioxide as a factor in photoperiodism, *Plant Physiol.* **29**:436—440.
- Liverman J. L., 1955, The physiology of flowering, *Ann. Rev. Plant Physiol.* **6**:177—205.
- and Bonner J., 1953, Biochemistry of the photoperiodic response the high-intensity-light reaction, *Botan. Gaz.* **115** (2):121—128.
- 1953, The interaction of auxin and light in the growth responses of plants, *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* **39**:905—916.
- and Lang A., 1956, Induction of flowering in long day plants by application indoleacetic acid, *Plant Physiol.* **31** (2):147.
- Marth P. C., Audia W. V. and Mitchell J. W., 1956, *Botan. Gaz.* **118**:106—111.
- Melchers G., 1952, The physiology of flower initiation, Lectures given in University of London.
- 1954, Zusammenhang der Vernalization mit dem Photoperiodismus, *Rapp. and Comm. VIII Congr. Intern. Bot., Sec. 11*:(c)dbitka).
- 1956, Die Beteiligung der endogenen Tagesrhythmik am Zustandekommen der photoperiodischen Reaktion, *Z. Naturwiss.* **11b** (9/10):544—548.
- Moszkow B., 1952, Fizjologiczna natura fotoperiodycznej reakcji liścia, *Probl. Rozw. Stad. Roślin*: 97—143.
- 1953, Pieriodyczskie czieriedowanije swieta i ciemnoty i ritm dwizenija listiew, *Agrobiol.* (4):125.
- Murneck A. E., 1948, Nutrition and metabolism as related to photoperiodism, *Symp. Vernalization and Photoperiodism*: 83—90.
- 1951, Growth regulating substances in relation to reproduction of some horticultural plants, *Symp. Plant Growth Substances, Univ. Wisc. Press*: 350—365.
- Neyland M. and Thimann K. V., 1956, Organic acid content of *Calanchoë* leaves on different photoperiods, *Plant Physiol.* **31**, Suppl: 34.
- Norris L. and Calvin M., 1954, Vergleich der ersten Photosyntheseprodukte zwischen lang-tägigen und kurz-tägigen *Kalanchoë* Pflanzen, *I Congr. Intern. Photobiol.* **1** (2):1.
- Okuncow M. M. i Ronżina O. A., 1957, Rieprodukcja rastienij kak riezultat pieriestrojki obmena w ontogenezie, *Tiezisy dokladow D.Z.W.B.O.* (2) 66—69.
- Parker M. W. and Borthwick H. A., 1940, Floral initiation in Biloxi soybeans as influenced by photosynthetic activity during the induction period, *Bot. Gaz.* **102** (2):256—268.
- Pirson A., Schön W. J. and Döring H., 1954, Wachstums- und Stoffwechselferiodik bei *Hydrodictyon*, *Z. Naturforsch.* **9b** (5) :349—353.
- Rappaport L., 1957, Effect of gibberellin on growth, flowering and fruiting of the Earlypak tomato *Lycopersicum esculentum*, *Plant Physiol.* **32** (5):440—444.
- Rau W., 1954, *Z. Botan.* **42**:305—329.
- Roberts R. H., 1951, The induction of flowering with a plant extract, *Symp. Plant Growth Substances, Univ. Wisc. Press*: 347—350.
- Rylska T., 1958, Wpływ pory doby naświetlania na efekt indukcji fotoperiodycznej u rośliny krótkiego dnia *Perilla ocimoides* L. *Acta Soc. Bot. Pol.* **27** (4).
- Rylska T. i Wisłocka M., 1956, Badania nad fotoperiodyzmem pachnotki (*Perilla ocimoides* L.). I. Znaczenie i zastosowania praktyczne, *Acta Agrobotanica*, **4**:13—43.
- Salisbury B. B., 1955, Kinetic studies on the physiology of flowering, *Doct. thesis, Pasadena, California*.
- and Bonner J., 1956, The reactions of the photoinductive dark period, *Plant Physiol.* **31** (2):141.
- Schwabe W. W., 1956, Evidence for a flowering inhibitor produced in long days in *Kalanchoë blossfeldiana*, *Ann. of Bot.* **20**:1—15.
- Sen S. P. and Leopold A. C., 1956, Influence of light and darkness upon carbon dioxide fixation, *Plant Physiol.* **31** (5):323—329.

- Sivori E. and Went F., 1944, Bot. Gaz. **105** (3):321—329.
- Spear I., 1953, The interrelation between carbon dioxide metabolism and photoperiodism, Doct. thesis, Harvard Univ., Cambridge.
- Stolwijk J. A. J., 1954, Wave length dependence of photomorphogenesis in plants, Meded. Landbouwhoge. Wageningen **54** (5):181—244.
- and Zeevaart J. A. D., 1955, Wave length dependence of different light reactions governing flowering in *Hyoscyamus niger*, Proc. Konin. Nederl. Akad. Wetenschap. **58** (3):386—396.
- Stowe B. B. and Yamaki T., 1957, The history and physiological action of the gibberellins, Ann. Rev. Pl. Physiol. **8**:181—216.
- Thimann V., Spear I. and Gregory F. G., 1954, The influence of photoperiod on CO₂ metabolism in *Kalanchoë*, Rapp. and Comm. VIII Congr. Intern. Bot., Sec 11: 324.
- Todd G. W. and Galston A. W., 1954, A porphyrin pigment from photosensitive non-chlorophyllous plant tissues, Plant Physiol. **29**:311—318.
- Thurlow J. and Bonner J., 1947, Inhibition of photoperiodic induction in *Xanthium*, Am. J. Bot. **34**:603—604.
- Turkowa N. S. i Żdanowa L. A., 1957, Osobienności nukleinowowe obmiana pri podgotowkie rastenij k cwietieniu, Tiezisy dokładow D.Z.W.B.O. (2):61—63.
- Uebelmesser E. R., 1954, Über den endonomen Tagesrhythmus der Sporangienträgerbildung von *Pilobolus*, Arch. Mikrobiol. **20** (1):1—33.
- Vegis A., 1953, The significance of temperature and the daily light-dark-period in the formation of resting buds, Experientia **9** (12):462—463.
- 1955, Über den Einfluss der Temperatur und der täglichen Licht-Dunkel-Periode auf die Bildung der Ruheknospen zugleich ein Beitrag zur Entstehung des Ruhezustandes, Symb. Bot. Upsal. **14** (1):7—175.
- Wareing P. F., 1956, Photoperiodism in woody plants, Ann. Rev. Plant Physiol. **7**:191—214.
- Wassink E. C., 1954, I Congr. Intern. Photobiol. V (13):6.
- and Stolwijk A. J., 1956, Effects of light quality on plant growth. Ann. Rev. Plant Physiol. **7**:373—400.
- Wellensiek S. J., Doorenbos J. and Zeeuw D., 1954, The mechanism of photoperiodism, Rapp. and Comm. VIII Congr. Intern. Bot., Sec. 11:307.
- Wóycicki St. i Grzybowski M., 1938, Wpływ długości dnia na rozwój i kwitnienie złocieni (*Chrysanthemum indicum* L.), Roczn. Nauk Ogr. **5**:141—176.
- Zeeuw D. and Leopold A. C., 1956, The promotion of floral initiation by auxin, Amer. J. Bot. **43** (1):47—50.