

ELŻBIETA TESKE

## KONCEPCJA FLORIGENU W BADANIACH NAD ROŚLINAMI DŁUGIEGO-KRÓTKIEGO DNIA

Rośliny długiego-krótkiego dnia (rośliny DKD), łączące wymagania dwu grup roślin fotoperiodycznie wrażliwych, stały się w ostatnim dwudziestolecu obiektem intensywnie prowadzonych badań, mających na celu przybliżenie poznania mechanizmu zakwitania.

Pierwsze doniesienia o roślinach wymagających do zakwitania dwojakiego fotoperiodu pochodzą z lat pięćdziesiątych Dostal 1949, 1950, (Cyt. Lang 1965), Resende 1952, 1959, Sachs 1956 a—c. W chwili obecnej do grupy roślin DKD zaliczane są trzy gatunki *Bryophyllum*; *B. daigremontianum*, *B. tubiflorum* i *B. crenatum*, pewne gatunki i mieszańce *Kalanchoe* i *Aloe* oraz jeden gatunek z rodziny *Solanaceae-Cestrum nocturnum*. Spośród tej nielicznej grupy roślin najczęstszym obiektem badań było *B. daigremontianum*. Stwierdzono, że rośliny DKD wymagają do zakwitania kolejnego traktowania dwiema długościami dnia. W pierwszym okresie minimalną ilością dni długich (DD), a następnie pewną minimalną ilością dni krótkich (KD) Penner 1960, Zeewaart i Lang 1962, Marcelle 1969 cyt. Marcelle 1971, Czajłachian i wsp. 1971, 1973. Poszczególne gatunki *Bryophyllum* różnią się między sobą długością trwania fazy juwenilnej, tzn. długością okresu, podczas którego młode rośliny nie mogą być indukowane do kwitnienia. Najdłuższą fazę juwenilną przechodzi *B. daigremontianum*, u którego kwitnienie przez zmianę DD—KD można uzyskać u roślin co najmniej rocznych (Penner 1960) lub zgodnie z Resende (cyt. Zeewaart 1962) dopiero dwuletnich. Według innych autorów, gatunek ten musi mieć rozwiniętych 10—12 par liści, aby osiągnąć stan gotowości do kwitnienia (Zeewaart 1962). Natomiast już kilkumiesięczne rośliny *B. tubiflorum* i *B. crenatum* odpowiadają kwitnieniem na zmianę DD—KD (Penner 1960). Minimalna ilość KD doprowadzająca do kwitnienia *Bryophyllum* wynosi według Pennera (1960) około 15 dni lub według Zeewaarta (1969b) około 40 dni.

W nielicznych pracach można znaleźć wzmianki o zakwitaniu *Bryophyllum* w innych układach fotoperiodycznych. Resende (cyt. Penner 1960) obserwował zakwitanie *B. daigremontianum* w warunkach jednej długości dnia zbliżonej do warto-

ści krytycznej (12,5 godz.), a Penner (1960) przyspieszenie zakwitania tego gatunku przy zastosowaniu przeniesienia fotoperiodycznego KD—DD—KD. Autorka wykazała możliwość zakwitania *B. daigremontianum* przy traktowaniu roślin ciągłym DD (przy okresowo obniżonej temperaturze), natomiast w przypadku *B. tubiflorum* kwitnienie występowało jedynie u roślin poddanych kilkakrotnie zmianie fotoperiodu KD—DD—KD—... (Teske 1977).

Wymagania termiczne *Bryophyllum* określane były jedynie w kilku pracach (Zeewaart i Lang 1962, Zeewaart 1969b, Van de Pol 1972 cyt. Zeewaart 1976, Teske 1977). Początkowo Zeewaart i Lang (1962) wysuwali sugestię, że przeniesienie z warunków DD do KD daje w efekcie kwitnienie tylko wówczas gdy temperatury podczas 16-godzinnego okresu ciemności nie przekraczają 15°C. Ostatnio Zeewaart (1976) powołuje się na prace Van de Pola, z których wynika, że przeniesienie z DD do KD będzie efektywne w tych wszystkich kombinacjach temperatur dziennych i nocnych, w których suma iloczynów temperatur i godzin w cyklu 24-godzinnym nie przekroczy wartości 472. Z doświadczeń przeprowadzonych przez autorkę (Teske 1977) wynika, że w przypadku *B. daigremontianum* można alternatywnie stosować obniżoną temperaturę lub skrócenie dnia.

W badaniach nad wpływem hormonów roślinnych na kwitnienie roślin DKD wykazano, że działanie długiego dnia można zastąpić, (podobnie jak u roślin DD) przez podanie gibereliny lub substancji giberelinopodobnych roślinom utrzymanym w warunkach KD (Bunsow i Harder 1956, Bunsow i wsp. 1958, Penner 1960, Zeewaart i Lang 1962, Michniewicz i Lang 1962, Marcelle 1971, Teske 1977). Stwierdzono także, że traktowanie roślin gibereliną prowadzi do szybszego wytwarzania kwiatów niż zmiana warunków fotoperiodycznych. Ponadto giberelina może wywołać kwitnienie nawet u form juvenilnych, podczas gdy przeniesienie fotoperiodyczne u roślin co najmniej rocznych. Zeewaart i Lang (1962) wykazali także, że stan indukcji wywołany traktowaniem gibereliną można przenosić przez szczepienie, przy czym liście traktowane gibereliną są lepszymi donatorami kwitnienia niż liście indukowane zmianą fotoperiodu.

Próby ekstrakowania i oznaczania zawartości endogennych giberelin u *Bryophyllum* w warunkach KD i DD (Zeewaart 1969) wykazały, że poziom giberelin jest 20-krotnie wyższy w warunkach DD. Po indukującym przeniesieniu z DD do KD oraz w okresie wytwarzania zawiązków kwiatowych obserwowany był dalszy wzrost poziomu GA (Zeewaart i Lang 1962, Zeewaart 1969). Traktowanie roślin CCC (chlorkiem chlorocholiny) przynosiło w efekcie obniżenie poziomu GA i hamowanie kwitnienia (Zeewaart i Lang 1963).

Wszystkie te dane świadczą wyraźnie o istotnej roli gibereliny w procesie doprowadzającym do kwitnienia rośliny DKD. Nie ulega też wątpliwości, że okres indukcji dniem długim konieczny jest do ustalenia wysokiego poziomu gibereliny w roślinie (Penner 1960, Zeewaart i Lang 1962, 1963, Zeewaart 1969 a, b, Czajłachian i wsp. 1971, 1973). Wiadomo jednak, że sama giberelina nie może wywołać kwitnienia roślin DKD. Po okresie długiego dnia, tzn. po ustaleniu wysokiego poziomu GA, konieczne jest działanie KD (Penner 1960, Zeewaart i Lang 1962, Marcelle 1969), lub obniżoną temperaturą (Teske 1977). Wyłoniła się wobec

tę kwestia czy giberelina jest prekursorem, czy też jednym ze składników bodźca kwiatowego (florigenu) powstającego później w warunkach KD.

Penner (1960) wysuwa przypuszczenie, że w warunkach KD wytwarzana jest jakaś hipotetyczna substancja, powstająca w okresie ciemności (być może nawet z gibereliny) a pod wpływem światła unieczynniana, co sprawia, że jest tak trudna do wykrycia. Według Pennera, zarówno substancja powstająca w warunkach DD, jak i substancja powstająca w warunkach KD, muszą być obecne w określonej minimalnej ilości równocześnie i w tym samym liściu, aby doszło do kwitnienia. Fakt, że tylko zmiana fotoperiodu z DD do KD indukuje kwitnienie, w odróżnieniu od przeniesienia z KD do DD, Penner tłumaczy tym, że „substancja DD” zachowuje dłużej swą aktywność i nie rozkłada się w czasie przebywania rośliny w warunkach KD, w przeciwieństwie do „substancji KD”, która jest bardzo nietrwała. Kwitnienie *B. daigremontianum* przy ciągłej ekspozycji w jednej długości dnia, obserwowane przez Resende, Penner tłumaczy tym, że w zakresie krytycznej długości dnia tworzy się jednocześnie „substancja DD i KD”, ale bardzo powoli, tak, że kwitnienie jest wyraźnie opóźnione.

Lang (1965) i Zeewaart (1969a) wysuwają hipotezę, że giberelina nagromadzona w wyniku długodniowej części indukcji, jest prekursorem dla bodźca kwiatowego („floral stimulus” czasem nazywany wprost florigenem) wytwarzanego w warunkach KD. Poparcia dla tej hipotezy dostarczają doświadczenia ze szczepieniem *B. daigremontianum* (Zeewaart i Lang 1962, Zeewaart 1969). W doświadczeniach tych na podkładkach ze zdekapitowanych roślin KD traktowanych gibereliną lub roślin traktowanych zmianą fotoperiodu szczepiono zrazy-rośliny DD lub KD. W obu przypadkach dochodziło do kwitnienia. O ile w przypadku zrazu KD można by sądzić, że giberelina przechodząc doń wywołuje kwitnienie, to drugi przypadek, gdzie receptorem był zraz DD, obala, według autorów, to przypuszczenie, ponieważ GA nigdy przy długim dniu nie wywołuje sama kwitnienia. Musiały więc pod wpływem gibereliny zajść w podkładce KD takie zmiany, jak po przeniesieniu z DD do KD. Na podstawie dalszych doświadczeń Zeewaart (1969a) postuluje, że u *B. daigremontianum* miejsce działania gibereliny w regulacji hormonalnej zlokalizowane jest w liściach. Merystemy wierzchołkowe nie odgrywają, według Zeewaarta, roli w indukowanej przez GA produkcji bodźca kwiatowego, potrzebne są jedynie do wykrycia i ujawnienia obecności tegoż bodźca.

W nawiązaniu do prac Zeewaarta i Langa (1962, 1963, 1969, 1969a, 1969b), Czajłachian i wsp. (1971, 1972, 1973, 1975, 1976) podjęli się prób rozstrzygnięcia problemu czy giberelina jest prekursorem dla powstającego w warunkach KD florigenu, czy też istnieją dwie grupy samoistnych, niezależnych od siebie substancji odpowiedzialnych za kwitnienie. Dla wyjaśnienia tego zagadnienia Czajłachian i Janina (1971) przeprowadzili szereg skomplikowanych doświadczeń ze szczepieniem *B. daigremontianum*. We wszystkich omawianych doświadczeniach jeden z komponentów był przed i po szczepieniu w warunkach KD, drugi zawsze w warunkach DD. Po upływie paru miesięcy od szczepienia, autorzy obserwowali kwitnienie pędów bocznych powstających na zrazie lub podkładce, ale tylko w tych przypadkach gdy w warunkach DD znajdowała się podkładka. Ponieważ ani zraz ani pod-

kładka nie były poddane zmianie DD—KD, Czajłachian i Janina sugerują, że kwitnienie pędów zrazu lub podkładki następowało dzięki działaniu metabolitów, dostarczonych z podkładki DD (gibereliny) i metabolitów dostarczonych z liści KD (hipotetyczne antezyny). Gibereliny konieczne są jedynie do stymulacji pędu kwiatowego, natomiast wytwarzanie kwiatów zachodzi pod wpływem antezyn. Substancje giberelinopodobne poruszają się prawie wyłącznie w kierunku akropetalnym, natomiast antezyny równie swobodnie w kierunku akro- jak i basipetalnym (Czajłachian i wsp. 1972, 1975). Brak kwitnienia w układzie: podkładka KD-zraz DD, Czajłachian tłumaczy zahamowaniem transportu giberelin w kierunku podkładki (ale dlaczego nie kwitną pędy boczne zrazu DD?). Zdaniem Czajłachiana gibereliny i antezyny są odrębnymi grupami substancji, z których żadna nie jest prekursorem dla drugiej. Czajłachian (1975) sugeruje, że sukcesywne powstawanie tych dwu grup substancji rozdzielone w czasie (przy indukującym traktowaniu fotoperiodycznym DD—KD) może być zastąpione przez ich równoczesne powstawanie w różnych miejscach w roślinie. Potwierdza to według Czajłachiana teorię o istnieniu dwuskładnikowego kompleksowego systemu hormonalnego regulującego kwitnienie. W tejże pracy Czajłachian wysuwa hipotezę o dwu typach regulacji kwitnienia: autonomicznej i fotoperiodycznej sugerując, że rośliny DKD podlegają wyłącznie regulacji fotoperiodycznej (rośliny obojętne fotoperiodycznie podlegają jedynie kontroli autonomicznej, natomiast u roślin DD wytwarzanie giberelin podlega regulacji fotoperiodycznej a wytwarzanie antezyn autonomicznej; u roślin KD przebiega to odwrotnie).

Zeewaart (1976) wysuwa zarzut przeciw dowodom przedstawionym przez Czajłachiana na poparcie teorii giberelinowo-antezynowej sugerując, że wyniki doświadczeń ze szczepieniem dwu nieindukowanych komponentów dają się również dobrze wyjaśnić w świetle klasycznej teorii florigenu. Kwitnienie krótkodniowego zrazu na długodniowej podkładce można według Zeewaarta wyjaśnić nagromadzeniem giberelin w podkładce a następnie przemieszczeniem ich do zrazu KD (gibereliny poruszają się w kierunku akropetalnym), w wyniku tego w warunkach KD zostaje wytworzony florigen. Obserwowany brak kwitnienia przy szczepieniu odwrotnym: podkładka KD zraz DD, daje się również w tym ujęciu wyjaśnić zahamowaniem transportu giberelin w kierunku bazipetalnym i brakiem w podkładce prekursora dla florigenu.

Obie przedstawione teorie (Zeewaarta i Langa: giberelina prekursorem dla florigenu; Czajłachiana: gibereliny + antezyny składają się na florigen) oparte wprawdzie na obszernym materiale doświadczalnym nie przyniosły jeszcze rozwiązania problemu. Zarówno „floral stimulus”, jak i antezyny nie zostały dotychczas wyizolowane, a wszystkie dowody mają charakter pośredni. Ponadto zarówno Czajłachian, jak i Zeewaart szereg argumentów lub kontrargumentów opierają na założeniu, że giberelina porusza się swobodnie tylko w kierunku akropetalnym. Natomiast w literaturze dane na temat transportu giberelin są nadal podzielone. Np. Wilkins (1969) na podstawie doświadczeń Zweiga i wsp. (1961) z użyciem znakowanej gibereliny, podaje, że giberelina może poruszać się w roślinie w obu

kierunkach. Jones (1973) również uważa, że dane na temat polarnego ruchu gibbereliny są niejednoznaczne i wymagają dalszych badań.

Nie jest to jedyny niejasny punkt. Teoria Czajłachiana nie wyjaśnia np., dlaczego do zakwitania *Bryophyllum* wymagana jest kolejność fotoperiodyczna DD—KD, skoro antezyny i gibbereliny powstają niezależnie od siebie. Na czym polega też różnica między roślinami długiego-krótkiego i krótkiego-długiego dnia. Zastanawia też brak doświadczeń, w których nie szczepioną roślinę poddano by partiami jednoczesnemu działaniu dwu różnych fotoperiodów.

W teorii Zeewaarta i Langa niezrozumiały natomiast wydaje się fakt wzrostu poziomu gibbereliny po przeniesieniu indukującym z DD do KD, a zwłaszcza w okresie wytwarzania zawiązków kwiatowych. Jeżeli gibberelina jest prekursorem dla „floral stimulus”, można by się raczej spodziewać spadku poziomu GA.

Z przedstawionego wyżej przeglądu wynika wyraźnie, że badania prowadzone nad grupą roślin DKD wymagają dalszej kontynuacji, stwarzając jednocześnie możliwość wyciągania daleko idących wniosków, dotyczących mechanizmu zakwitania u wszystkich grup roślin.

Ogród Botaniczny UMCS

#### LITERATURA

- Bünsow R., Harder R., 1956. *Blütenbildung von Bryophyllum durch Gibberellin*. Naturwiss., 43, 479.
- Bünsow R., Penner J., Harder R., 1958. *Blütenbildung bei Bryophyllum durch Extrakt aus Bohnensamen*. Naturwiss., 45, 46.
- Czajłachian M. Ch., 1975. *Substances of plant flowering*. Biol. Plantarum (Praha), 17, 1—11.
- Czajłachian M. Ch., 1976. *Hormonal regulators of plant florescence (ros.)*. Fizjoł. Rast., 23, 1160—1173.
- Czajłachian M. Ch., Chłopienkova L. P., 1972. *Transport of gibberellins and substances influencing formation of flowers in entire plants (ros.)*. Fizjoł. Rast., 19, 1002—1011.
- Czajłachian M. Ch., Janina Ł. I., 1971. *Influence of metabolites of the leaves of long and short day on the flowering of Bryophyllum shoots (ros.)*. Dokł. Akad. Nauk SSSR, 199, 234—237.
- Czajłachian M. Ch., Janina Ł. I., 1973. *Regulation of flowering of shoots of Bryophyllum daigremontianum by means of graftings (ros.)*. Dokł. Akad. Nauk SSSR, 208, 749—752.
- Jones R. L., 1973. *Gibberellins: their physiological role*. Ann. Rev. Plant Physiol., 24, 571—598.
- Lang A., 1965. *Physiology of flower initiation w: Encycl. Plant Physiol.*, red. W. Ruhland, Springer Verlag, Berlin—Göttingen—Heidelberg, Vol. XV/1, 1380—1536.
- Marcelle R., 1971. *Sur la production du stimulus floral chez Bryophyllum daigremontianum (plante de JL—JC): differences entre deux types d'induction florale*. Z. Pflanzenphysiol., 65, 465—468.
- Michniewicz M., Lang A., 1962. *Effect of nine different gibberellins on stem elongation and flower formation in cold-requiring and photoperiodic plants grown under non-inductive conditions*. Planta, 58, 549—563.
- Penner J., 1960. *Über den Einfluss von Gibberellin auf die photoperiodisch bedingten Blühvorgänge bei Bryophyllum*. Planta, 55, 542—572.
- Resende F., 1952. *Long-short-day plants*. Portug. Acta biol. A 3, 318—321.
- Resende F., 1959. *On the transmission of the „floral state” through grafting' from LSDP-or SDP-donors to LSDP-acceptors in LD and SD*. Portug. Acta. Biol., 6, 1—17.
- Sachs R. M., 1956a. *Floral initiation in Cestrum nocturnum L. I. A long-short-day plant*. Plant. Physiol., 31, 185—192.

- Sachs R. M., 1956b. *Floral initiation in Cestrum nocturnum L. II. A 24-hour versus a 16-hour photoperiod for long day induction.* Plant Physiol., 31, 429—430.
- Sachs R. M., 1956c. *Floral initiation in Cestrum nocturnum L. III. The effect of temperature upon long day and short day induction.* Plant Physiol., 31, 430—433.
- Teske E., 1977. *Badania nad reakcją fotoperiodyczną Bryophyllum daigremontianum (Ham. et Perr.) Berger i Bryophyllum tubiflorum Harv.* Rozprawa doktorska wykonana w Ogrodzie Botanicznym UMCS.
- Wilkins M. B., 1976. *Fizjologia wzrostu i rozwoju roślin.* (McGraw-Hill Publ. Comp. Ltd., 1969,) PWRiL, Warszawa.
- Zeevaart J. A. D., 1962. *The juvenile phase in Bryophyllum daigremontianum.* Planta, 58, 543—548.
- Zeevaart J. A. D., 1969. *Gibberellin-like substances in Bryophyllum daigremontianum and the distribution and persistence of applied gibberellin A<sub>3</sub>.* Planta, 86, 124—133.
- Zeevaart J. A. D., 1969a. *The leaf as site of gibberellin action in flower formation in Bryophyllum daigremontianum.* Planta, 84, 339—347.
- Zeevaart J. A. D., 1969b. *Changes in the gibberellin content of Bryophyllum daigremontianum in connection with floral induction.* Neth. J. Agric. Sci., 17, 339—347.
- Zeevaart J. A. D., 1976. *Physiology of flower formation.* Ann. Rev. Plant Physiol., 27, 321—348.
- Zeevaart J. A. D., Lang A., 1962. *The relationship between gibberellin and floral stimulus in Bryophyllum daigremontianum.* Planta, 58, 531—542.
- Zeevaart J. A. D., Lang A., 1963. *Suppression of floral induction in Bryophyllum daigremontianum by a growth retardant.* Planta, 59, 509—517.