Wpływ podwyższonej temperatury na niektóre procesy biochemiczne w okresie kiełkowania i wschodów pszenic

Część I. Wpływ podwyższonej temperatury na aktywność katalazy

Effect of raised temperature on some biochemical processes during germination and early growth of wheats

Part I. Effect of raised temperature on catalase activity

JAN JERZY STANISŁAWSKI

WSTĘP

Badania nad rozwojem ontogenetycznym pszenic budzą od dawna zainteresowanie zarówno fizjologów, jak i biochemików, nie tylko ze względów ściśle teoretycznych, lecz również z uwagi na duże znaczenie gospodarcze tych roślin. Szczególnie liczne prace były już przeprowadzane nad pszenicami ozimymi, które wykazały ogromne znaczenie temperatury zarówno w procesie jaryzacji, jak również w dalszych etapach wzrostu i rozwoju roślin.

Po raz pierwszy Łojkin (1936) (cyt. Crocker i Barton 1957) zauważył, że efekt jaryzacji pszenicy ozimej zostaje zniwelowany działaniem podwyższonych temperatur, zastosowanych bezpośrednio po jaryzacji. Dalsze badania Thompsona, Langa i Melchersa, Sena i Chakravatiego (Hänsel 1953), Jefiejkina, Filippenki (Crocker i Barton 1957) wykazały, że podwyższone temperatury, stosowane bezpośrednio po jaryzacji przebiegającej w niskich temperaturach, wywołują odjaryzowanie (devernalizację) odmian ozimych, w rezultacie czego rośliny takie nie przechodzą do fazy generatywnej. Szczegółowe doświadczenia przeprowadzone przez Purvis i Gregorego (1952) dostarczyły licznych dowodów nie tylko na odjaryzowanie roślin ozimych w wyniku działania podwyższonych temperatur, lecz wykazały również możliwość ponownej jaryzacji tych roślin w niskich temperaturach. Wspomniani autorzy dowiedli, że stopień

odjaryzowania roślin uzależniony jest od czasu trwania uprzedniej jaryzacji, gdyż rośliny jaryzowane przez dwanaście tygodni nie podlegały zupełnie odjaryzowaniu.

Badania A w a k i a n a i J a s t r i e b a (1952) wskazują, że odjaryzowaniu podlegają jedynie rośliny, które nie ukończyły jaryzacji. Rośliny takie wysiane w warunkach niskiej temperatury (od $+5^{\circ}\text{C}$ do $+15^{\circ}\text{C}$) kończą jaryzację w polu. O ile poddane jednak zostaną działaniu podwyższonych temperatur (od $+30^{\circ}\text{C}$ do $+33^{\circ}\text{C}$), nie posiadają warunków na ukończenie jaryzacji i z tego względu nie kłoszą się lub kłoszą się z opóźnieniem. Według nich raz zjaryzowane rośliny ozime nie podlegają odjaryzowaniu nawet po dziesięciodniowym działaniu podwyższonych temperatur. Podobne wyniki uzyskał R a z u m o w (1955).

Pogląd A w a k i a n a i J a s t r i e b a trudno jest jednak pogodzić z rezultatami innych prac (N a p p - Z i n n 1961). Wskazują one, że odjaryzowanie roślin ozimych uzależnione jest od: długości okresu jaryzacji oraz temperatury jaryzacyjnej, od okresu między działaniem niskiej i podwyższonej temperatury, oraz od czasu działania samej podwyższonej temperatury (od $+20^{\circ}\text{C}$ do $+40^{\circ}\text{C}$).

Na uwagę zasługuje fakt, że odjaryzowanie nie następuje w przypadku, gdy rośliny ozime po jaryzacji rosły przez pewien czas w temperaturze $+15^{\circ}\text{C}$, a następnie dopiero poddane zostały działaniu podwyższonych temperatur (Purvis i Gregory 1952, Crocker i Barton 1957). Fakt ten przemawiałby raczej za koncepcją Worta, Van de Sande Bakhuyzena czy Mathona (Purvis 1961), którzy przyjmują istnienie fazy przejściowej między jaryzacją (termofaza) a okresem indukcji świetlnej (fotofaza), odgrywającej decydującą rolę w procesach wzrostu i rozwoju roślin.

Teoretycznie bardzo ważna wydaje się również kwestia zależności między temperaturą a światłem w procesie odjaryzowania roślin ozimych. Jak stwierdza Schwabe oraz Doorenbos (Napp-Zinn 1961), odjaryzowanie uzyskiwano wyłącznie w przypadku, gdy na rośliny działano podwyższoną temperaturą w ciemności. Należy jednak zauważyć, że już proces kiełkowania roślin uzależniony jest od udziału temperatury i światła. Badania przeprowadzone przez Purvis (1934) wykazały, że żyto ozime po okresie działania niskiej temperatury ($+1^{\circ}\text{C}$) wymaga długiego dnia, a żyto jare, aczkolwiek w okresie kiełkowania nie jest wrażliwe na działanie temperatury, to jednak wymaga długiego dnia dla normalnego wzrostu i rozwoju. Zależność między temperaturą a światłem w samym procesie jaryzacji dotychczas nie jest jeszcze ostatecznie wyjaśniona. Doświadczenia McKinney i Sando jak również Stelznera i Hartischa (Napp-Zinn 1961) przeprowadzone na pszenicy ozimej wykazały jednoznacznie, że światło nie wywiera

najmniejszego wpływu na jaryzację. Badania natomiast Vossa jak również Markowskiego (Napp-Zinn 1961) przeprowadzane również na pszenicy ozimej pozwoliły na stwierdzenie, że światło ciągle, a nawet dziewięciogodzinny dzień przyspieszał jaryzację. Również Purvis i Gregory (1937) badając wpływ zmiennych okresów niskiej temperatury i krótkiego dnia stwierdzili, że przyspieszają one przechodzenie roślin do fazy generatywnej.

Istnieje również duża rozbieżność poglądów dotyczących samego rozwoju fazowego roślin (Łysenko 1950, Junges 1956, cyt. Napp-Zinn 1961), czego najlepszy wyraz znajdujemy w pracy Markowskiego i Kloski (1957), którzy stwierdzają, że dopóki nie zostanie poznana fizyko-chemiczna istota procesów stadialnych, trudno jest nawet ustalić, kiedy jedno stadium się kończy, a drugie zaczyna.

Należy jednak stwierdzić, że liczne badania biochemiczne przeprowadzane na roślinach ozimych odnosiły się głównie do ustalenia zmian zachodzących w procesie jaryzacji. Badano udział azotu i węglowodanów (Purvis 1944), zmiany zawartości auksyn i ich prekursorów (Pilet 1954), zmiany enzymatyczne (Michajłowa 1949, Hänsel 1953, Gawriłowa 1954), zmiany w dynamice regulatorów wzrostu roślin (Kentzer 1960) oraz zmiany w zawartości witaminu C (Michniewicz 1961).

W literaturze brak jest jednak zupełnie danych odnośnie zmian biochemicznych, które zachodzą w roślinach ozimych jaryzowanych i nie jaryzowanych pod wpływem podwyższonych temperatur przy udziale światła lub ciemności. Tego rodzaju badania wydają się szczególnie ważne ze względu na to, że problem odjaryzowania (devernalizacji) roślin ozimych wymaga potwierdzenia biochemicznego (Listowski 1954). Wiadomo jednak (Purvis 1952), że rośliny jare okazały się bardzo mało wrażliwe na działanie podwyższonych temperatur, co wskazywałoby na konieczność prowadzenia równoległych badań na roślinach ozimych i jarych.

Podając badania nad wpływem podwyższonych temperatur na niektóre procesy biochemiczne w okresie kiełkowania i wschodów pszenic, wzięto pod uwagę fakt, że wszelkie zmiany biochemiczne wiążą się ściśle z działalnością odpowiednich enzymów (Krietowicz 1955), na które duży wpływ wywiera jaryzacja (Michajłowa 1949). W procesie jaryzacji zachodzą bowiem zmiany w aktywności katalazy czy peroksydazy (Hänsel 1953, Gawriłowa 1954), które występując powszechnie w świecie roślinnym spełniają ważną rolę w procesach wzrostowych, gdyż współdziałają z regulatorami wzrostu roślin (Galston i Baker 1951, Pilet i Galston 1955). Na dużą rolę katalazy w procesie wzrostu i rozwoju roślin wskazują liczne prace

(Prokopienko 1927, Wort i Cowie 1953, Lanz 1953, Dykyj-Sajfertowa 1956, Hori i Nomura 1957, Michniewicz i Stanisławski 1961). Z tego względu podjęte badania biochemiczne rozpoczęto od oznaczeń aktywności katalazy.

Celem pierwszej części niniejszej pracy było zbadanie wpływu podwyższonej temperatury na aktywność katalazy w okresie kiełkowania i wschodów pszenicy ozimej nie jaryzowanej i jaryzowanej oraz pszenicy jarej, utrzymywanej w ściśle kontrolowanych warunkach na świetle i w ciemności.

METODA

Materiał doświadczalny stanowiła pszenica ozima „Dańkowska Selekcyjna” (klasyfikowana przez Stację Hodowli Roślin — Dańków) charakteryzująca się według Słabońskiego (1949) 60-dniowym okresem jaryzacji. Równolegle prowadzono badania na pszenicy jarej „Ostka Chłopicka” (klasyfikowanej przez Stację Hodowli Roślin — Boguchwałę).

Nasiona pszenicy „Dańkowska Selekcyjna” podkiełkowano w temperaturze 23°C , a następnie jaryzowano w ciemności przez 60 dni w temperaturze od 0 do $+2^{\circ}\text{C}$.

Zjaryzowane nasiona pszenicy „Dańkowska Selekcyjna” oraz podkiełkowane do wielkości nasion zjaryzowanych, lecz nie jaryzowane nasiona pszenicy „Dańkowska Selekcyjna” i „Ostka Chłopicka” wysiewano do wazonów z glebą ogrodniczą.

W celu stwierdzenia równoczesnego wpływu podwyższonej temperatury i światła na przemiany biochemiczne pszenic, umieszczono część wazonów w termoluminostatach* oświetlanych przez 16 godzin (seria świetlna), zaś część w termostatach* w ciemności (seria ciemna).

Termoluminostaty oświetlano za pomocą 40 W lamp fluorescencyjnych typu „White”, których rozkład widmowy wyznaczony dla trzech dowolnie wybranych lamp metodą fotoelektryczną przedstawia tabela 1.

Graficznie przedstawiono na ryc. 1 w jednostkach względnych wartości E emitowane przez lampy jako funkcję długości fali światła.

Niezależnie od rozkładu widmowego wykonano pomiary rozkładu przestrzennego natężenia oświetlenia przestrzeni roboczej termoluminostatu. Pomiary wykonano przy pomocy luksomierza typu „Standart Luxmeter B. Lange”, których wyniki zebrano w tabeli 2.

Pomiary rozkładu widmowego oraz przestrzennego światła wykonano w Zakładzie Fizyki Doświadczalnej U.M.K. w Toruniu.

Rośliny serii świetlnej i ciemnej utrzymywano w temperaturze pod-

* Termoluminostaty oraz termostaty wybudowano w Zakładzie Fizjologii Roślin Uniwersytetu M. Kopernika w Toruniu według projektu autora.

Ryc. 1. Rozkład widmowy promieniowania lamp fluorescencyjnych

1 — lampa nr 1; 2 — lampa nr 2; 3 — lampa nr 3

Spectral distribution of the radiation of fluorescence lamps

1 — lamp No. 1; 2 — lamp No. 2; 3 — lamp No. 3

wyższej $+30^{\circ}\text{C}$ lub kontrolnej $+18^{\circ}\text{C}$. W pracy badano działanie podwyższonej temperatury w dwóch różnych okresach wschodów. Wykonano niezależne doświadczenia, w których rośliny wzrastały:

I. Od pierwszego do dziesiątego dnia w temperaturze $+30^{\circ}\text{C}$, a od dziesiątego do dwudziestego dnia w $+18^{\circ}\text{C}$.

II. Od pierwszego do dziesiątego dnia w temperaturze $+18^{\circ}\text{C}$, a od dziesiątego do dwudziestego dnia w $+30^{\circ}\text{C}$.

III. Od pierwszego do dwudziestego dnia w temperaturze $+18^{\circ}\text{C}$.

Do oznaczeń aktywności katalazy pobierano 20 g próbki świeżej masy roślinnej, po uprzednim wypłukaniu systemu korzeniowego w silnym strumieniu wody i wysuszeniu bibułą. Określano aktywność katalazy w nasionach zjaryzowanych bezpośrednio po wyjęciu ich z lodówki i w podkiełkowanych, lecz nie jaryzowanych nasionach pszenic, a następnie podczas kiełkowania i wschodów co 48 godzin przez okres 20 dni.

Ekstrakcję katalazy prowadzono w oparciu o metodę podaną przez Galstona (Colowick i Kaplan 1955), a oznaczanie aktywności

TABELA 1 - TABLE 1

Rozkład widmowy promieniowania lamp fluorescencyjnych
Spectral distribution of the radiation of fluorescence lamps

Długość fali w mμ Wave lengths in mμ	Względne natężenie światła Relative light intensity			Długość fali w mμ Wave lengths in mμ	Względne natężenie światła Relative light intensity		
	lampa nr 1 lamp no.1	lampa nr 2 lamp no.2	lampa nr 3 lamp no.3		lampa nr 1 lamp no.1	lampa nr 2 lamp no.2	lampa nr 3 lamp no.3
370	13	16	8	540	60	64	57
375	16	20	12	546	4000	5000	3570
380	20	25	17	550	75	79	70
385	24	29	21	555	83	87	78
390	28	32	25	560	91	94	86
395	31	36	28	565	98	103	94
400	35	39	31	570	105	110	100
404	1500	1800	1450	575	110	115	104
407	149	170	140	577	150	148	135
410	41	47	37	579	154	162	141
415	44	49	40	580	111	116	105
420	47	51	43	585	110	114	103
425	50	54	45	590	106	111	100
430	53	56	48	595	100	104	94
436	2700	3000	2650	600	93	95	87
440	58	61	52	605	85	88	80
445	61	65	54	610	77	80	72
450	64	67	56	615	69	71	65
455	65	68	58	620	61	62	57
460	67	70	59	625	53	54	50
465	68	71	60	630	46	48	42
470	68	71	60	635	40	41	36
475	68	71	60	640	34	35	30
480	67	70	59	645	29	30	26
485	66	68	58	650	24	25	22
490	64	66	56	655	20	20	28
495	61	64	54	660	16	17	15
500	58	61	51	665	14	15	12
505	55	57	49	670	11	12	10
510	53	56	48	675	10	11	8
515	51	54	46	680	8	9	7
520	50	53	46	685	7	7	5
525	50	53	47	690	5	6	4
530	51	55	49	695	5	5	3
535	55	57	52	700	4	4	3

TABELA 2 - TABLE 2

Rozkład przestrzenny natężenia oświetlenia w luksach
Spatial distribution of illumination intensity in luxes

Poziom Level	Położenie Situation	a	b	c	d	e	f	Wartość średnia oświetlenia Average illumination value
h ₁	1	3400	4100	4450	4350	4200	3450	4160
	2	3620	4300	4780	4750	4420	3800	
	3	3690	4320	4760	4800	4440	3800	
	4	3500	4120	4450	4760	4200	3550	
h ₂	1	3750	4450	4850	4800	4550	3800	4500
	2	3900	4750	5200	5250	4800	4120	
	3	3880	4800	5250	5250	4820	4100	
	4	3700	4400	4650	4700	4550	3700	
h ₃	1	3950	4800	5400	5450	5000	4000	4900
	2	4200	5200	5850	6000	5300	4350	
	3	4200	5350	6000	6000	5500	4320	
	4	3950	4900	5520	5450	5000	4000	
h ₄	1	4200	5400	5900	6000	5500	4250	5500
	2	4300	5950	6750	6800	6100	4700	
	3	4400	6000	6720	6750	6100	4620	
	4	4280	5450	6100	6000	5500	4200	
h ₅	1	4600	5900	6400	6600	6000	4900	6230
	2	5750	6720	7700	7700	7050	5200	
	3	5750	6700	7600	7600	6920	5000	
	4	4500	5980	6700	6650	6230	4350	
Średnia ogólna wartość natężenia oświetlenia - 5058 Average general of illumination intensity - 5058								

Objaśnienia: Pomiary rozkładu przestrzennego natężenia oświetlenia wykonano, wprowadzając do termoluminostatu płytę o wymiarach przestrzeni roboczej termoluminostatu, na której naniesiono siatkę o oczkach 22x23 cm. Luksomierz umieszczano na wszystkich punktach węzłowych, które oznaczono wzdłuż płyty literami a, b, c, d, e, f, zaś wszęch cyframi 1, 2, 3, 4. Pierwsze pomiary wykonano na poziomie h₁ odpowiadającemu wysokości doniczek, następne na poziomie h₂, h₃, h₄, h₅ kolejno co 10 cm wyżej.

Explanations: The measurements of the spatial distribution of illumination intensity were by induction into the "termoluminostat" a plate of dimensions equal to the working space of the "termoluminostat" upon the plate was sketched a netting with meshes 22x23 cm. Luxmetr was placed in every node point that was marked along the plate by letters a, b, c, d, e, f and broadwise by members 1, 2, 3, 4. First measurements were made on the level h₁ equal to the height of pots, the following on the level h₂, h₃, h₄, h₅ successively every 10 cm higher.

katalazy wykonywano stosując metodę Eulera i Josephsona zmodyfikowaną przez Jollesa (Sumner i Somers 1947). Szczegóły obu metod opisano w pracy Michniewicz i Stanisławski (1961).

Pomiary aktywności katalazy wykonano w trzech powtórzeniach, a uzyskane wyniki wyrażone w jednostkach aktywności katalazy poddano analizie statystycznej, obliczając najmniejszą różnicę udowodnioną dla $P = 0,05$. Średnie arytmetyczne z trzech pomiarów przedstawiono w tabelach i za pomocą diagramów.

WYNIKI

I. Wpływ podwyższonej temperatury w okresie od pierwszego do dziesiątego dnia wschodów na aktywność katalazy

1. Seria świetlna

Jak wynika z tabeli 3 i ryc. 2, pszenica ozima „Dańkowska Selekcyjna” nie jaryzowana uzyskała maksimum aktywności katalazy w 10 dniu po wysiewie, natomiast jaryzowana pszenica tej samej odmiany posiadała maksymalną aktywność tego enzymu w 6 dniu. U odmiany jarej „Ostka Chłopicka” maksimum aktywności wypadło w 8 dniu po wysiewie. Należy stwierdzić, że pszenicę ozimą nie jaryzowaną charakteryzowała szczytowa aktywność katalazy w okresie, w którym pszenica jara i ozima jaryzowana wykazała spadek aktywności.

Obliczenia statystyczne wskazują na brak w dniu wysiewu istotnych różnic w aktywności katalazy między jaryzowanymi nasionami pszenicy ozimej bezpośrednio po wyjęciu ich z lodówki, a podkiełkowanymi do analogicznej wielkości, lecz nie jaryzowanymi nasionami pszenicy ozimej i jarej. Porównując aktywność enzymu u badanych pszenic w poszczególnych dniach wschodów, można stwierdzić istotne różnice między odmianą ozimą jaryzowaną i nie jaryzowaną w 6, 14 i 18 dniu; między pszenicą ozimą jaryzowaną a jarą w 2, 4, 8 i 14 dniu, oraz między pszenicą ozimą nie jaryzowaną a jaryzowaną w 4, 6, 8, 12 i 14 dniu. Jak wynika z tabeli 3 i ryc. 2, najwyższą maksymalną aktywność katalazy osiągnęła pszenica jara. Pszenica ozima jaryzowana uzyskała maksymalną aktywność niższą od pszenicy jarej, lecz wyższą od pszenicy ozimej nie jaryzowanej. Pszenicę ozimą nie jaryzowaną cechowała najniższa maksymalna aktywność katalazy. Począwszy od 14 do 20 dnia od wysiewu aktywność katalazy była najwyższa u pszenicy ozimej jaryzowanej, niższa u pszenicy jarej, natomiast najniższa u pszenicy ozimej nie jaryzowanej.

2. Seria ciemna

Z danych zebranych w tabeli 3 i przedstawionych graficznie na ryc. 2 wynika, że pszenica ozima jaryzowana oraz pszenica jara wyka-

Ryc. 2. Aktywność katalazy u pszenicy poddanej działaniu podwyższonej temperatury w okresie od 1 do 10 dnia od wysiewu

1 — Dańkowska Selekcyjna nie jaryzowana; 2 — Dańkowska Selekcyjna jaryzowana; 3 — Ostka Chłopicka

Catalase activity (in activity units) of wheat subjected to the operating increased temperature in the period from the first to the tenth day after sowing

1 — Dańkowska Selekcyjna non vernalized; 2 — Dańkowska Selekcyjna vernalized; 3 — Ostka Chłopicka

zała najwyższą aktywność katalazy w 6 dniu, natomiast pszenica ozima nie jaryzowana w 8 dniu po wysiewie. Kształtowanie się aktywności katalazy w poszczególnych dniach wschodów zbliżone było do poziomu, jaki obserwowano u roślin serii świetlnej.

Istotne różnice aktywności enzymu między odmianą ozimą jaryzowaną i nie jaryzowaną stwierdzono w 4, 6, 10, 14, 16, 18 i 20 dniu a między pszenicą jarą i ozimą jaryzowaną w 4, 6, 8, 14 i 18 dniu, natomiast między pszenicą jarą i ozimą nie jaryzowaną w 4, 6, 8 i 18 dniu.

Podobnie jak w serii świetlnej, najwyższą aktywność maksymalną katalazy wykazała pszenica jara, niższą pszenica ozima jaryzowana, a najniższą pszenica ozima nie jaryzowana.

Ogólne kształtowanie się aktywności katalazy u etiolowanych pszenic było podobne jak u roślin serii świetlnej (tabela 3, ryc. 2).

TABELA 3 - TABLE 3

Aktywność katalazy (w jednostkach aktywności) u pszenicy poddanej działaniu podwyższonej temperatury w okresie od 1 do 10 dnia od wysiewu
 Catalase activity (in activity units) of wheat subjected to the operating increased temperature in the period from the first to the tenth day after sowing

Temperatura - Temperature		30°C						18°C				
Warunki światłotłumina-cje Conditions	Dzień od wysiewu Day since sowing	0*	2	4	6	8	10	12	14	16	18	20
Światło Light	Dońkowska Selekcja jna nie jaryzowane Dońkowska Selekcja jna non vernalized	1,17	3,91	17,35	28,53	30,18	35,28	16,40	6,15	7,52	8,20	7,47
	Dońkowska Selekcja jna jaryzowana Dońkowska Selekcja jna vernalized	4,35	5,30	20,38	45,09	45,70	30,20	19,41	15,25	11,00	12,59	11,39
	Ostka Chłopińska	2,07	2,41	7,36	50,16	60,10	34,50	24,43	8,38	9,19	10,56	8,58
	Ostka Chłopińska	3,35	1,85	5,23	7,26	6,99	7,09	8,00	2,44	3,67	4,33	5,13
Najmniejsza różnica udowodniona P = 0,05 The least difference proven P = 0,05												
Ciężno Darkness	Dońkowska Selekcja jna nie jaryzowana Dońkowska Selekcja jna non vernalized	1,17	5,50	20,35	22,56	25,39	22,44	14,30	5,40	6,26	5,49	5,34
	Dońkowska Selekcja jna jaryzowana Dońkowska Selekcja jna vernalized	4,35	6,18	25,40	30,20	28,46	17,22	16,28	10,31	11,28	10,53	9,52
	Ostka Chłopińska	2,07	3,60	10,49	45,19	38,43	20,37	19,10	7,54	9,64	8,45	7,12
	Ostka Chłopińska	3,35	5,75	3,93	5,82	6,31	5,26	5,21	2,74	4,15	1,34	2,86
Najmniejsza różnica udowodniona P = 0,05 The least difference proven P = 0,05												

0* - Dla roślin jaryzowanych oznacza aktywność katalazy w nasionach po wyjściu z lodówki.

Dla roślin nie jaryzowanych oznacza aktywność katalazy w nasionach podkiełkowanych do analogicznej wielkości jak nasiona jaryzowane.

0* - For vernalized plants indicates the catalase activity in seeds when taken out of the refrigerator.

For non vernalized plants indicates the catalase activity in seeds germinated to analogous size as vernalized seeds.

II. Wpływ podwyższonej temperatury w okresie od dziesiątego do dwudziestego dnia wschodów pszenic na aktywność katalazy

1. Seria świetlna

Aktywność katalazy u pszenic poddanych działaniu podwyższonej temperatury po 10 dniach od wysiewu kształtowała się odmiennie niż w poprzednim doświadczeniu. U badanych roślin wystąpiły dwa maksima aktywności katalazy, jedno w temperaturze $+18^{\circ}\text{C}$, drugie w temperaturze $+30^{\circ}\text{C}$. Wyniki zebrane w tabeli 4 i przedstawione graficznie na ryc. 3 wskazują, że pszenica jara uzyskała pierwsze maksimum 10 dnia, a drugie 16 dnia od wysiewu, zaś pszenica ozima jaryzowana

Ryc. 3. Aktywność katalazy u pszenicy poddanej działaniu podwyższonej temperatury w okresie od 10 do 20 dnia od wysiewu

1 — Dańkowska Selekcyjna nie jaryzowana; 2 — Dańkowska Selekcyjna jaryzowana; 3 — Ostka Chłopicka

Catalase activity (in activity units) of wheat subjected to the operating increased temperature in the period from the first to the tenth day after sowing

1 — Dańkowska Selekcyjna non vernalized; 2 — Dańkowska Selekcyjna vernalized; 3 — Ostka Chłopicka

uzyskała pierwsze maksimum aktywności w czasie analogicznym jak pszenica jara, natomiast drugie 18 dnia od wysiewu. Pszenica ozima nie jaryzowana charakteryzowała się najwyższą aktywnością enzymatyczną w 10 i 18 dniu od wysiewu.

Analiza statystyczna wskazuje na brak istotnych różnic w aktywności katalazy między pszenicą ozimą jaryzowaną i nie jaryzowaną. Między pszenicą jarą i ozimą jaryzowaną wystąpiły różnice istotne 2, 6, 8, 10 i 16 dnia, natomiast między pszenicą jarą i ozimą nie jaryzowaną jedynie 12, 16 i 20 dnia. Najwyższy wzrost aktywności katalazy w dwóch maksimach wykazała pszenica jara, zaś pszenica ozima jaryzowana uzyskała w pierwszym maksimum aktywność niższą od pszenicy ozimej nie jaryzowanej, natomiast w drugim — wyższą.

TABELA 4 - TABLE 4

Aktywność katealazy (w jednostkach aktywności) u pszenicy poddanej działaniu podwyższonej temperatury w okresie od 10 do 20 dnia od wysiewu
 Catalase activity (in activity units) of wheat subjected to the operating of increased temperature in the period from the tenth to the twentieth day after sowing

Temperatura - Temperature		18°C						30°C				
Warunki światłowe illumination conditions	Dzied od wysiewu Day since sowing	0*	2	4	6	8	10	12	14	16	18	20
Światło Light	Deżkowska Selekcijna nie jeryzowana Deżkowska Selekcijna non vernalized	1,17	4,27	6,26	10,22	20,69	22,53	20,50	8,36	11,65	14,58	4,63
	Deżkowska Selekcijna jeryzowana Deżkowska Selekcijna vernalized	4,35	5,45	7,60	12,42	16,14	19,43	16,42	11,53	13,25	18,15	13,42
	Ostka Chłopińska Ostka Chłopińska	2,07	3,46	5,32	8,34	22,62	25,36	13,35	12,40	18,41	14,78	14,24
	Najmniejsza różnica udowodniona P = 0,05 The least difference proven P = 0,05											
Ciemno Darkness	Deżkowska Selekcijna nie jeryzowana Deżkowska Selekcijna non vernalized	1,17	5,53	9,59	12,24	14,35	17,41	13,30	11,69	6,55	4,44	4,50
	Deżkowska Selekcijna jeryzowana Deżkowska Selekcijna vernalized	4,35	6,36	10,69	13,52	12,85	12,48	14,62	10,69	9,36	8,71	8,50
	Ostka Chłopińska Ostka Chłopińska	2,07	4,58	6,53	10,55	20,41	15,58	10,76	8,54	8,64	7,43	7,31
	Najmniejsza różnica udowodniona P = 0,05 The least difference proven P = 0,05											

Uwaga: Znaczenie 0* podano w objaśnieniu do tabeli 3.
 Attention: Meaning 0* is given in the explanation to the table 3.

2. Seria ciemna

U roślin etiolowanych nie stwierdzono występowania dwóch maksimum aktywności katalazy tak jak u pszenic serii świetlnej. Pszenica ozima jaryzowana osiągała maksymalny wzrost aktywności katalazy 6 dnia, pszenica ozima nie jaryzowana 10 dnia, natomiast pszenica jara 8 dnia od wysiewu. Aktywność katalazy u badanych pszenic po osiągnięciu maksimum malała i wreszcie utrzymywała się na określonym poziomie.

Analiza statystyczna nie wykazała różnic w aktywności enzymu między pszenicą ozimą nie jaryzowaną a pszenicą jarą. Między pszenicą ozimą jaryzowaną a nie jaryzowaną stwierdzono istotne różnice jedynie w 10 i 18 dniu, natomiast między pszenicą jarą i ozimą jaryzowaną istotne różnice wystąpiły jedynie w 4 i 8 dniu.

Najwyższą maksymalną aktywność katalazy stwierdzono u pszenicy jarej, a najniższą u pszenicy ozimej jaryzowanej. Podwyższona temperatura zastosowana po 10 dniach wschodów nie wywołała u pszenic etiolowanych ponownego wzrostu aktywności katalazy.

III. Aktywność katalazy u pszenic nie poddanych działaniu podwyższonej temperatury

1. Seria świetlna

Wyniki zebrane w tabeli 5 i przedstawione graficznie na ryc. 4 wskazują, że pszenica jara i ozima jaryzowana osiągały maksimum aktywności katalazy w 10 dniu, a pszenica ozima nie jaryzowana w 12 dniu od wysiewu.

Ryc. 4. Aktywność katalazy u pszenicy nie poddanej działaniu podwyższonej temperatury

1 — Dańkowska Selekcyjna nie jaryzowana; 2 — Dańkowska Selekcyjna jaryzowana; 3 — Ostka Chłopicka

Catalase activity (in activity units) in the wheat non subjected to the operation of increased temperature

1 — Dańkowska Selekcyjna non vernalized; 2 — Dańkowska Selekcyjna vernalized; 3 — Ostka Chłopicka

TABELA 5 - TABLE 5

Aktywność katalazy (w jednostkach aktywności) u pszenicy nie poddanej działaniu podwyższonej temperatury
Catalase activity (in activity units) in the wheat non subjected to the operation of increased temperature

Temperatura - Temperature		18°C											
Warunki światłenne Illumination conditions	Dzień od wysiewu Day since sowing	0°	2	4	6	8	10	12	14	16	18	20	
Światło Light	Matka Selekcyjna nie jaryzowana Matkowska Selekcyjna non vernalized	1,17	4,27	6,26	10,22	20,69	22,69	30,41	9,20	10,78	8,59	5,35	
	Matka Selekcyjna jaryzowana Matkowska Selekcyjna vernalized	4,35	5,45	7,60	12,42	16,14	19,43	19,37	19,30	20,84	16,57	13,28	
	Ostka Chłopicka Ostka Chłopicka	2,07	3,46	5,32	8,34	22,62	25,36	16,12	13,22	14,38	10,38	6,44	
	Najmniejsza różnica udowodniona P = 0,05 The least difference proven P = 0,05	3,35	1,39	2,66	3,49	6,21	3,64	1,24	1,29	5,97	4,06	2,74	
Ciemno Darkness	Matka Selekcyjna nie jaryzowana Matkowska Selekcyjna non vernalized	1,17	5,53	9,59	12,24	14,35	17,41	6,55	7,35	6,68	5,40	4,41	
	Matka Selekcyjna jaryzowana Matkowska Selekcyjna vernalized	4,35	6,36	10,69	13,52	12,85	12,48	11,32	14,36	11,45	8,47	8,22	
	Ostka Chłopicka Ostka Chłopicka	2,07	4,58	6,53	10,55	20,41	15,58	9,33	11,52	8,39	7,56	6,33	
	Najmniejsza różnica udowodniona P = 0,05 The least difference proven P = 0,05	3,35	2,69	3,57	3,89	6,85	3,13	4,38	1,98	2,39	2,05	1,66	

Uwaga: Znaczenie 0° podano w objaśnieniu do tabeli 3.

Attention: Meaning 0° is given in the explanation to the table 3.

Różnice istotne w aktywności katalazy między pszenicą ozimą jaryzowaną i nie jaryzowaną wystąpiły od 12 do 20 dnia, a między pszenicą jarą i ozimą jaryzowaną na przestrzeni całego badanego okresu z wyjątkiem 4 dnia, natomiast między pszenicą jarą i ozimą nie jaryzowaną jedynie 12 i 14 dnia po wysiewie.

2. Seria ciemna

Nieco inne wyniki uzyskano u pszenic etiolowanych. Maksymalną aktywność katalazy uzyskała odmiana jara i ozima jaryzowana 8 dnia, natomiast odmiana ozima nie jaryzowana 10 dnia od wysiewu (tabela 5 i ryc. 4).

Różnice istotne w aktywności katalazy wystąpiły między pszenicą ozimą nie jaryzowaną i jaryzowaną od 10 do 20 dnia, między pszenicą ozimą jaryzowaną i jarą 4, 8, 14, 16 i 20 dnia, natomiast między pszenicą nie jaryzowaną i jarą 14, 18 i 20 dnia od wysiewu.

DYSKUSJA

Wyniki niniejszej pracy wskazują, że w okresie kiełkowania i wschodów zarówno pszenicy ozimej „Dańkowska Selekcyjna” jaryzowanej i nie jaryzowanej, jak i pszenicy jarej „Ostka Chłopicka”, występują charakterystyczne zmiany w dynamice aktywności katalazy, nie mające żadnej korelacji ze wzrostem roślin.

Stwierdzono, że podwyższona temperatura zastosowana w okresie od wysiewu do dziesiątego dnia wschodów potęguje wzrost aktywności katalazy (w porównaniu z roślinami kontrolnymi), jednak tylko do pewnej wartości maksymalnej, zaś po jej przekroczeniu występuje spadek aktywności enzymatycznej. Prawdliwość ta ujawniła się zarówno u pszenicy ozimej jaryzowanej, nie jaryzowanej, jak i u pszenicy jarej, bez względu na warunki świetlne.

Podwyższona temperatura zastosowana w okresie między dziesiątym a dwudziestym dniem wzrostu roślin, czyli inaczej mówiąc, zastosowana po dziesięciu dniach przebywania w temperaturze kontrolnej, wywołała zupełnie odmienne zmiany w aktywności tego enzymu. Stwierdzono bowiem nieznaczny tylko wzrost aktywności katalazy, i to wyłącznie u roślin serii świetlnej.

Pszenice uprawiane przez okres dwudziestu dni w temperaturze kontrolnej stanowiły kryterium obrazujące zmiany katalazy u roślin nie poddanych działaniu podwyższonej temperatury. U roślin kontrolnych stwierdzono również występowanie maksimów aktywności katalazy, bez względu na warunki świetlne, oraz brak zależności między zmianami w aktywności tego enzymu a wzrostem roślin.

Na uwagę zasługuje fakt, że uzyskane wyniki nie wskazują na stałe istotne różnice w aktywności katalazy między badanymi pszenicami. Wskazują one, że w poszczególnych dniach kiełkowania i wschodów zmieniają się ilościowo stosunki katalazy u pszenicy ozimej jaryzowanej, nie jaryzowanej, jak i u pszenicy jarej.

Wyniki niniejszej pracy zgodne są z rezultatami uzyskanymi przez Reifera, Kleczkowską i Solecką (1956), którzy nie stwierdzili wyższej aktywności katalazy w kielkach pszenicy jaryzowanej w porównaniu z nie jaryzowaną. Zgodne są one również z wynikami Prokopienki (1927) i Buruiana (1959), którzy wykazali, że aktywność katalazy w początkowym okresie rozwoju ontogenetycznego wzrasta do pewnej wartości maksymalnej, a po jej przekroczeniu maleje.

Należy stwierdzić, że na aktywność katalazy u pszenicy ozimej jaryzowanej, nie jaryzowanej, jak i jarej, silny wpływ wywierała podwyższona temperatura, który uzależniony był od równoczesnego działania światła lub jego braku.

W literaturze brak jest danych omawiających zmiany biochemiczne zachodzące przy działaniu podwyższonych temperatur na jaryzowane i nie jaryzowane pszenice ozime czy pszenice jare, a problem odjaryzowania (devernalizacji) roślin nie był dotychczas badany w aspekcie biochemicznym (Listowski 1954).

Należy dodać, że sama strona metodyczna przeprowadzanych doświadczeń nad odjaryzowaniem roślin budzi często zastrzeżenia. Na przykład Jefiejkin (1947) umieszczał jaryzowane nasiona pszenicy w szklanym naczyniu, nakrywał bibułą filtracyjną zanurzoną w wodzie i szczelnie nakrywał drugim szklanym naczyniem, poddając je następnie w okresie sześciu dni działaniu podwyższonej temperatury (od $+36$ do $+37^{\circ}\text{C}$). Metoda ta wydaje się bardzo wątpliwa z tego względu, że rośliny przy dostatecznej wilgotności wykazują w podwyższonej temperaturze silny wzrost, a przestrzeń szczelnie zamknięta między dwoma naczyniami wydaje się być zupełnie nieodpowiednia względem wymagań roślin. O wiele bardziej poprawna wydaje się metoda stosowana przez Awakiana i Jastrieba (1952), którzy poddawali zjaryzowane pszenice działaniu podwyższonej temperatury (od $+30^{\circ}\text{C}$ do $+33^{\circ}\text{C}$) w okresie dziesięciu dni, w glebowych kulturach wazonowych. W pracy niniejszej przeprowadzano również badania nad wpływem podwyższonej temperatury na rośliny, które uprawiano w kulturach glebowych.

Na uwagę zasługuje również sama metoda oznaczania katalazy. W pracy stosowano metodę opartą na wyznaczaniu „stałej jednocząsteczkowej” dla czasu zerowego, która według Biełozjerskiego i Preskuriakowa (1954) pozwala na szczególnie dokładne pomiary tego enzymu.

Jak wiadomo, katalaza spełnia w organizmie roślinnym podwójną funkcję biochemiczną. Po pierwsze rozkłada ona nadtlenek wodoru, powstający w roślinach w czasie utleniania mleczanów (sole lub estry kwasu 1-hydroksyetanokarboksylowego-1) lub glikolanu (ester kwasu glikolowego), które to procesy badał Kenten i Mann (1952). Po wtóre spełnia ona funkcję peroksydatywną względem niektórych fenoli (Laser 1955, Keilin i Hartree 1955). Ogromne znaczenie fizjologiczne katalazy polega na tym, że z aktywnością tego enzymu wiąże się proces wzrostu roślin. Katalaza rozkładając bowiem nadtlenek wodoru usuwa z tkanek niezbędny substrat, przy udziale którego peroksydaza utlenia aktywny fizjologicznie kwas 3-indoliloctowy do aldehydu indolilowego (Galston i Baker 1951, Pilet i Galston 1955). Katalaza spełnia w systemie oksydoredukcyjnym funkcję enzymu ochronnego względem najbardziej aktywnego regulatora wzrostu roślin z grupy auksyn, jakim jest kwas 3-indoliloctowy.

Poznanie zatem nie tylko dynamiki aktywności katalazy, lecz również udziału peroksydazy i kwasu 3-indoliloctowego w procesie działania podwyższonej temperatury na pszenice ozimą jaryzowaną, nie jaryzowaną i jarą, pozwoli dopiero na bliższe zobrazowanie zmian biochemicznych związanych ściśle ze wzrostem i rozwojem roślin. Tego rodzaju badania są obecnie kontynuowane w Zakładzie Fizjologii Roślin U.M.K.

W niniejszej pracy ograniczono się jednak ze względów technicznych do jednej tylko odmiany pszenicy ozimej i jarej, przeto zbyt szczupły materiał biologiczny nie uprawnia do snucia wniosków ogólnych dotyczących pszenic, może jednak w pełni służyć jako punkt wyjścia do dalszych badań biochemicznych.

STRESZCZENIE I WNIOSKI

Aktywność katalazy oznaczano w okresie od 1 do 20 dnia wschodów u pszenicy ozimej „Dańkowska Selekcyjna” jaryzowanej i nie jaryzowanej oraz u pszenicy jarej „Ostka Chłopicka”. Część roślin rosła na długim dniu, druga zaś część w ciemności. Rośliny utrzymywano w trzech różnych warunkach termicznych. Działano podwyższoną temperaturą 30°C na rośliny od 1 do 10 dnia wschodów, a następnie od 10 do 20 dnia utrzymywano je w temperaturze 18°C. Badano następnie rośliny, które od 1 do 10 dnia utrzymywano w temperaturze 18°C, a od 10 do 20 dnia poddano działaniu podwyższonej temperatury. Aktywność katalazy oznaczano również u pszenic nie poddanych działaniu podwyższonej temperatury.

Pomiary aktywności badanego enzymu wykonywano co 48 godzin na przestrzeni 20 dni. Uzyskane wyniki poddano analizie statystycznej.

Uzyskane wyniki pozwoliły na wyciągnięcie następujących wniosków:

1. Nie stwierdzono statystycznie istotnych różnic w aktywności katalazy między jaryzowanymi nasionami pszenicy ozimej „Dańkowska Selekcyjna” a podkiełkowanymi do analogicznej wielkości, lecz nie jaryzowanymi nasionami pszenicy ozimej „Dańkowska Selekcyjna” i jarej „Ostka Chłopicka”.

2. Wpływ podwyższonej temperatury na aktywność katalazy uzależniony był od okresu, w którym działano nią na rośliny.

3. W porównaniu z roślinami uprawianymi w temperaturze 18°C, podwyższona temperatura zastosowana w pierwszych 10 dniach kiełkowania wywołała, bez względu na warunki świetlne, silny wzrost aktywności u pszenicy ozimej „Dańkowska Selekcyjna” jaryzowanej i nie jaryzowanej oraz u pszenicy jarej „Ostka Chłopicka”.

4. Podwyższona temperatura zastosowana między 10 a 20 dniem wschodów pszenicy wywołała znacznie mniejszy wzrost aktywności katalazy u pszenic uprawianych na świetle. U roślin etiolowanych nie stwierdzono wzrostu aktywności katalazy.

5. Bez względu na warunki termiczne i świetlne aktywność katalazy wzrastała do określonego maksimum, po czym malała mimo nieprzerwanego wzrostu roślin.

6. Stwierdzono, że maksymalne wielkości aktywności katalazy były odmienne dla pszenicy „Dańkowska Selekcyjna” jaryzowanej i nie jaryzowanej oraz dla pszenicy jarej „Ostka Chłopicka” poddanej działaniu podwyższonej temperatury, jak i nie poddanej działaniu podwyższonej temperatury.

7. Rośliny uprawiane w warunkach 16-godzinne go dnia wykazywały wyższą wartość maksymalnej aktywności katalazy niż rośliny etiolowane.

8. Nie stwierdzono stałych różnic statystycznych w aktywności katalazy między odmianą ozimą jaryzowaną i nie jaryzowaną a odmianą jarą.

Kierownikowi Zakładu Fizjologii Roślin U.M.K. w Toruniu, Panu Doc. Dr. M. Michniewiczowi, składam serdeczne podziękowanie za cenne wskazówki i rady udzielone mi przy wykonywaniu niniejszej pracy.

*Zakład Fizjologii Roślin
Uniwersytetu M. Kopernika
w Toruniu*

(Wpłynęło: 27.7.1961 r.)

SUMMARY AND RESULTS

The catalase activity was determined from the 1st to the 20th day of germination in vernalized and non-vernalized Dańkowska Selekcyjna winter wheat and in the Ostka Chłopicka spring wheat. One part of the plants were kept in 16-hour light, the other part — in darkness. The plants were grown in various thermic conditions. The plants were subjected to temperature raised to 30°C from the 1st to the 10th germination day, and then maintained at 18°C up to the 20th day. Other plants were maintained at 18°C from the 1st to the 10th day, and subjected to raised temperature from the 10th to the 20th day. Catalase activity was also studied in wheat plants not exposed to raised temperature.

The measurements of catalase activity were taken every 48 hours over 20 days. The results obtained were subjected to statistical analysis.

The results obtained permit to draw the following conclusions:

1. No statistically significant differences have been found in catalase activity between vernalized seeds, of the Dańkowska Selekcyjna winter wheat and non-vernalized seeds of both Dańkowska Selekcyjna winter and Ostka Chłopicka spring wheat germinated to the same size.

2. The effect of raised temperature on catalase activity depended on the growth period in which the plants were subjected to it.

3. In comparasion with the plants grown at 18°C, raised temperature applied in the first 10 days of germination, disregarding light conditions, induced a marked increase of activity in vernalized and non-vernalized Dańkowska Selekcyjna winter wheat and in Ostka Chłopicka spring wheat.

4. Raised temperature applied between the 10th and the 20th day of wheat germination induced a much lower increase in catalase activity in wheat plants grown in light. In etiolated plants no increase in catalase activity was noted.

5. Independently of thermic and light conditions catalase activity increased to a certain maximum, and then diminished in spite of further continuous plant growth.

6. It was found that the maximum values of catalase activity were different for vernalized and non-vernalized Dańkowska Selekcyjna and for Ostka Chłopicka subjected and not subjected to raised temperature.

7. Plants grown in 16-hour light showed higher values of maximum catalase activity than the etiolated plants.

8. No constant statistical differences in catalase activity were found between the vernalized and non-vernalized winter varieties and the spring variety.

LITERATURA

1. Awakian A., Jastrieb M., 1952, O nieodwracalności procesów stadialnych, Post. Wiedzy Roln. Seria Przekładów 5: 7—18.
2. Biełozjerski A., Proskuriakow N., 1954, Ćwiczenia z biochemii roślin, Państw. Wyd. Roln. i Leśne, Warszawa.
3. Buruiana L. M., Pop V., Pop Eug., Popa L., 1959, Variatia catalazei si a acidului citric in tipul germinatiei unor seminte, Studii si cercietari biochim Acad. RPR, 2, 4: 395—402 (Refer. Żurnal, 1960, 24: 115).
4. Colowick S. P., Kaplan N. O., 1955, Methods in enzymology Vol. II Acad Press. New York.
5. Crocker W. Barton L. V., 1957, Physiology of seeds, Waltham, Mass U.S.A.
6. Dykyj-Sarfertowa D., 1956, Vliv rustových stimulatoru na enzymy klicichu semena II. Aktivita katalazy w klicici stimulowane psenici, Sbor. Ceskosl. akad. zemd. ved. Rada — Rostl. wyroba, 29(2): 181 (Refer. Żurnal, 1957, 4: 111).
7. Galston A. W., Baker R. S., 1951, Studies on the physiology of light action III. Light activation of a flavoprotein enzyme by reversal of a naturally occuring inhibition, Amer. Journ. Bot., 38: 190.
8. Gawriłowa N. N., 1954, Fermenty jarowizirujemych i prorastajuszczich siemian, Trudy Saratowsk. Zootechn. wet. 5: 154—156 (Refer. Żurnal, 1956, 8: 106).
9. Hänsel H., 1953, Vernalisation (Jarovisation, Kältestimmung) Forschungsergebnisse und ihre Verwertung in Pflanzenbau, Sabenbau und Pflanzenzüchtung (Übersicht) Zeitschr. für Pflanzenzücht. 32: 233—274.
10. Hori T., Nomura Y., 1957, Wpływ zadziałania nasion *Vicia faba* kwasem indoliloctowym na aktywność katalazy w kielkach (po japońsku) Sci. Rept. Fac. Lib. Arts. Educ., Gifu Univ (Natur. Sci.), 2(1): 37 (Refer. Żurnal, 1959, 18: 116).
11. Jefiejkin A. K., 1947, K woprosu ob obratimosti processa jarowizacji, Dokl. Akad. Nauk SSSR, 56(1): 95—97.
12. Keilin D., Hartree E. F., 1955, Catalase, Peroxidase and Metmyoglobin as Catalysts of Coupled Peroxidatic Reactions, Biochem. Journ., 60(2): 310—324.
13. Kenten R. H., Mann P. J. G., 1952, Hydrogen Peroxide Formation in Oxidations Catalysed by Plant 1-Hydroxyacid Oxidase, Biochem. Jour., 52(1): 130—134.
14. Kentzer T., 1960, Dynamika regulatorów wzrostu w procesie jaryzacji pszenicy ozimej Leszczyńska Wczesna, Cz. II Zmiany zawartości auksyn wolnych i związanych w procesie jaryzacji, Cz. III Analiza chromatograficzna regulatorów wzrostu w procesie jaryzacji nasion i początkowym okresie wzrostu pszenicy ozimej, Zeszyty Naukowe U.M.K. Toruń, 6: 31—63.

15. Krietowicz W., 1955, *Biochemia roślin*, Państw. Wyd. Roln. i Leśne, Warszawa.
16. Lanza F., 1953, Contributo allo studio della jarovizzazione di alcuni tritici. Nota I. Ricerche agrobiologiche, 7, 6: 1887—1906 (Refer. Żurnal, 1955, 17: 107).
17. Laser H., 1955, Peroxidatic Activity of Catalase, *Biochem. Journ.*, 61(1): 122—127.
18. Listowski A., 1954, „Devernalizacja”, czyli o tzw. odwracalności rozwoju, *Pot. Nauki Roln.* 6(30): 20—24.
19. Łysenko T., 1950, *Agrobiologia*, Państw. Inst. Wyd. Rol., Warszawa.
20. Markowski A., Kloska K., 1957, *Studia nad rozwojem pszenic. Cz. III Wpływ wyższych temperatur na kształtowanie się pierwszych faz rozwoju generatywnego pszenicy ozimej i jarej*, *Roczn. Nauk. Roln.* 77-A-1: 39—64.
21. Michajłowa L. W., 1949, K woprosu ob obmene wescestw u rastenii pri prochożdenii stadii jarowizacji, *Dokł. Akad. Nauk SSSR*, 64(6): 857—860.
22. Michniewicz M., 1961, Wpływ jaryzacji na zawartość kwasu askorbinoowego u pszenic ozimych, *Acta Agrobot.* 10(2): 119—131.
23. Michniewicz M., Stanisławski J., 1961, Wpływ auksyny i gibbereliny na aktywność katalazy w okresie kiełkowania i wschodów pszenicy, *Acta Agrobot.* 11: 157—175.
24. Napp-Zinn K., 1961, Vernalisation und verwandte Erscheinungen, *Handbuch der Pflanzenphysiologie B. XVI*, 24—59, Springer-Verlag, Berlin. Göttingen. Heidelberg.
25. Pilet M. P. E., 1954, Croissance et Rhisogenese des Racines De Plantules Vernalisees et role du froid sur les auksines et leurs precurseurs Danes les Graines et les Racines, *Rev. Gen. de Botanique* 61(729): 637—664.
26. Pilet P. E., Galston A. W., 1955, Auksin destruction peroxidase activity and peroxidase genesis in the roots of lens culinaris, *Physiol. Plant* 8: 4.
27. Prokopienko N., 1927, K. woprosu ob izuczenii kaliczestwa fermentow w prorastajuszczej ozimoi i jarowej pszenice, *Nauczna Agronom. Żurn.* 5—6: 347—354.
28. Purvis O. N., 1934, An Analysis of the Influence of Temperature during Germination on the subsequent Development of certain Winter Cereals and its Relation to the Effect of Length of Day, *Ann. of. Bot.*, XLVIII: 919—955.
29. Purvis O. N., Gregory F. G., 1937, Studies in Vernalisation of Cereals. I. A Comparative Study of Vernalisation of Winter Rye by Low Temperature and by Short Days, *Ann. of Bot. I*: 569—591.
30. Purvis O. N., 1944, Studies in the Vernalisation of Cereals. VIII. The Role of Carbohydrate and Nitrogen Supply in the Vernalisation of Excised Embryos of Petkus Winter Rye, *Ann. of Bot.* 8: 285—314.
31. Purvis O. N., Gregory F. G., 1952, Studies in Vernalisation. XII. The Reversibility by High Temperature of the Vernalised Condition in Petkus Winter Rye, *Ann. of Bot.* 16: 1—21.
32. Purvis O. N., 1961, 2. The physiological analysis of vernalisation. *Encyclopedia of Plant Physiology Vol. XVI* Springer-Verlag, Berlin-Göttingen, Heidelberg, 76—117.

33. Razumow W., 1955, Środowisko a właściwości rozwoju roślin, Państw. Wyd. Roln. i Leśne, Warszawa.
34. Reifer I., Kleczkowska D., Solecka M., 1956, Badania nad wpływem jaryzacji na aktywność niektórych enzymów w pszenicach ozimych, *Acta Biochim. Pol.* 3(1): 41—53.
35. Słaboński A., 1949, Doświadczenia z jarowizacją pszenicy ozimej prowadzone w Rolniczym Zakładzie Doświadczalnym w Gorzowie Wielkopolskim, *Post. Wiedzy Roln.* 3—4: 168.
36. Sumner J. B., Somers G. F., 1947, *Chemistry and methods of enzymes*, Acad. Press., New York.
37. Wort D. J., Cowie L. M., 1953, The effect of 2,4-dichlorophenoxyacetic acid on phosphorylase, phosphatase, amylase, catalase and peroxidase activity in wheat, *Plant Physiol.* 28(1): 135.