Badania rocznej rytmiki rozwojowej rośliny drzewiastej ze szczególnym uwzględnieniem reakcji fotoperiodycznej siewek modrzewia europejskiego (*Larix europaea* D. C.)

*A Research on the Yearly Cycle in the Growth of Woody Plants with Special Reference to Photoperiodism in Seedlings of the European Larch (*Larix europaea* D. C.)*

W. ŻELAWSKI

WSTĘP

Problem prawidłowości przebiegu procesów wzrostowych i rozwojowych roślin drzewiastych jest jednym z najbardziej aktualnych zagadnień zarówno fizjologii, jak i hodowli. Krytyka dotychczasowych prób rozszerzenia osiągnięć teorii stadialnego rozwoju na procesy ontogenezy drzew świadczy dobitnie o tym, że bez poważnych eksperymentów nie da się wykryć prawidłowości rozwoju roślin wieloletnich (polikarpicznych). Uogólnianie dotychczasowego materiału faktycznego i dopatrywanie się w zjawiskach zachodzących na pędach wegetatywnych przejawów stadialności rozwoju (jak to czyni np. J a b ł o k o w — 1952 i in.) okazuje się spekulatywne, przedwczesne i zawodne.

W wyniku prac G a r n e r a i A l l a r d a (1920, 1923, 1931), B o g d a n o w a (1930), M o s z k o w a (1929—30, 1932, 1935), M i c z u r i n a (1932), K r a m e r a (1936), M a l c z e w s k i e g o (1946), L e m a n a (1950, 1948), S z c z e p o t i e w a (1947, 1948, 1950), S z u l c a (1949) i innych wiadomo ogólnie, że większość a właściwie niemal wszystkie dotychczas zbadane rośliny drzewiaste strefy umiarkowanej w warunkach długiego dnia lub nieprzerwanego oświetlenia wzmagają wzrost i przedłużają okres wegetowania¹, natomiast reagują wstrzymaniem wzrostu, skróceniem okresu wegetowania i przygotowaniem się do zapadnięcia w stan spoczynku zimowego, gdy je traktować krótkim fotoperiodem. Badania wykazały (M o s z k o w — 1932),

¹ Używamy tu rozmyślnie terminu „okres wegetowania“, a nie „okres wegetacji“, aby nie mieszać z pojęciem okresu wegetacji, stosowanym dla określenia pory roku o sprzyjających procesom wzrostowym i rozwojowym rośliny — warunkach meteorologicznych. Uwaga ta dotyczy również dalszych wywodów.

że wpływom fotoperiodyzmu podporządkowany jest cały proces tzw. jesiennego dojrzewania pędu wegetatywnego rośliny drzewiastej, a więc nie tylko wstrzymanie wzrostu i opadanie liści, lecz również drewnienie pędu i pokrywanie się warstwą korka oraz gromadzenie substancji zapasowych w korze i drewnie.

Praca nasza miała na celu ogólne stwierdzenie, czy modrzew europejski, o którym danych w literaturze nie znaleźliśmy, zareaguje na długość dnia podobnie jak inne gatunki oraz bliższe zbadanie związku długości okresu wegetowania z fotoperiodem.

Bezpośrednim celem pracy było znalezienie odpowiedzi na następujące kwestie:

1. Jak przebiega wzrost siewek modrzewia (na wysokość i na grubość) oraz czy i jakim zakłóceniom ulega naturalna okresowość przejawów życiowych siewek hodowanych w sztucznych, możliwie niezmiennych warunkach oświetlenia i temperatury.

2. Jaki jest przebieg wzrostu siewek w warunkach sztucznie skróconego fotoperiodu, przy zastosowaniu różnej jego długości, oraz w jakich granicach długości dnia i intensywności światła występuje reakcja fotoperiodyczna.

3. Na jakim etapie wzrostu roślina zdolna jest już do odbierania bodźców fotoperiodycznych i jak długi musi być okres oddziaływania fotoperiodycznego, aby wywołać reakcję.

4. Czy reakcja fotoperiodyczna pędu wegetatywnego rośliny drzewiastej ma charakter indukcyjny.

*

Pragnę wyrazić podziękowanie wszystkim, którzy przyczynili się do wykonania tej pracy. W szczególności dziękuję serdecznie prof. drowi K. B a s s a l i k o w i za cenne wskazówki w czasie wykonywania badań. Dziękuję również drowi J. T r e l i za bezinteresowną pomoc przy badaniach mikroskopowych oraz drowi J. Z u r z y c k i e m u za zrobienie mikrofotografii. Specjalne podziękowanie należy się laborantowi b. Wydziału Leśnego UJ — ob. Romanowi Z m y s ł o, który bardzo sumiennie i z dużym zainteresowaniem opiekował się naszymi doświadczeniami.

METODA BADAŃ

Większość wykonanych przez nas eksperymentów dotyczy badań reakcji fotoperiodycznej pędu wegetatywnego modrzewia europejskiego.

Doświadczenia nasze wykonane były w większości w pracowni przy sztucznym elektrycznym świetle. Rośliny poddawane działaniu krótkiego dnia chowano na określonej ilości godzin w ciągu doby do drewnianych

skrzynek, przy czym stosowana długość fotoperiodu wynosiła najczęściej 10 godzin (od 8³⁰ do 18³⁰).

Do stosowania tak krótkiego dnia, który, jak się później okazało, stanowi dolną granicę długości fotoperiodu, przy którym reakcja fotoperiodyczna modrzewia występuje, skłoniła nas przede wszystkim chęć uchwycenia wpływu krótkiego dnia, przy czym przed przystąpieniem do właściwych doświadczeń, woleliśmy przesadzać z dawkowaniem ciemności aniżeli zastosować fotoperiod, który w efekcie okazałby działanie takie, jak długi dzień. W dalszych badaniach, mimo wyjaśnienia się tej kwestii, utrzymaliśmy świadomie 10-godzinny dzień, a to ze względu na możliwość porównywania wyników, a także z uwagi na trudności techniczne stosowania innych długości dnia.

Większość doświadczeń wykonano na siewkach modrzewia europejskiego (*Larix europaea* D. C.). Modrzew jest obiektem szczególnie odpowiednim do badań reakcji fotoperiodycznej pędu wegetatywnego rośliny drzewiastej ze względu na długi okres pędzenia — od wiosny do jesieni (wrzesień) — i związaną z tym wyraźną zależność procesów wzrostowych od długości dziennego oświetlenia. Materiał, na którym eksperymentowano, wyhodowany został z nasion zebranych na terenach nadleśnictwa Nowy Targ oraz Parku Narodowego w Pieninach.

Pierwsze próby hodowli modrzewia pod sztucznym, nieprzerwanym oświetleniem rozpoczęto w ostatnich dniach maja 1952 roku. Miały one głównie na celu ustalenie szczegółów metodyki i sprawdzenie rezultatów dawniejszych badań innych gatunków modrzewia — na modrzewiu europejskim.

Doświadczenia wykonywano początkowo w warunkach pokojowych, w pomieszczeniu ogrzewanym w porze zimowej kaloryferami. Temperatura powietrza była zwykle wyższa od 20°C. Nieprzerwanego światła dostarczała żarówka elektryczna o mocy 500 Watt, zawieszona na wysokości około 55 cm ponad roślinami doświadczalnymi. Uzyskane w ten sposób natężenie światła wahało się w granicach od kilkuset luksów do około 3200 luksów w ciągu dnia, kiedy rośliny otrzymywały ponadto naturalne, rozproszone światło dzienne (okna pracowni zwrócone były ku północy). Temperatura powietrza w bezpośrednim zasięgu działania żarówki była zwykle o około 2° wyższa od temperatury pomieszczenia i wynosiła zazwyczaj 22—26°C. Pomiary wilgotności powietrza w tej początkowej fazie doświadczeń nie były przeprowadzane.

Późniejsze badania wykonywano w specjalnie do tego celu przystosowanym pomieszczeniu bez okien, lecz posiadającym dobrą wentylację, a oświetlenie wyłącznie sztuczne. Źródło światła stanowiła jak poprzednio 500-Wattowa żarówka elektryczna. W tych warunkach rośliny otrzy-

mywały światło o natężeniu od 450 do 1000 luksów, w zależności od odległości od lampy. Systematyczne pomiary temperatury i wilgotności powietrza wykazały stosunkowo niewielkie wahania wilgotności względnej (od 45⁰/o do 55⁰/o) i dość znaczne różnice temperatury w zimie i w lecie (od 15⁰ do 25⁰ — pomieszczenie nie było opalane), przy niewielkich stosunkowo zmianach w przebiegu dobowym.

Rośliny doświadczalne rosły pojedynczo lub po kilka sztuk w glinianych, niepolewanych wazonach, o pojemności około 600 cm³ i górnej średnicy równej około 10 cm w świetle. Do doświadczeń użyto próchnicznej gleby ogrodowej, zmieszanej pół na pół z piaskiem.

By uzyskać możliwie równomierne wschody i równowiekowe siewki, nasiona przed ich wysiewem poddawano moczeniu i kiełkowaniu na kiełkowniku piaskowym lub Jacobsena, wysiewając jedynie ziarna równocześnie nadkiełkowane (wg sposobu opisanego przez B a ł u t a i G o l d m a n a, 1953).

Szczegóły dotyczące metodyki poszczególnych etapów pracy podano w części doświadczalnej, w rozdziałach poświęconych opisom poszczególnych doświadczeń.

CZEŚĆ DOŚWIADCZALNA

1. *Badania przebiegu wegetowania siewek w warunkach nieprzerwanego oświetlenia*

Pozytywne wyniki badań wpływu nieprzerwanego światła na wzrost siewek gatunków drzewiastych, o których świadczą przykłady z literatury (M a ł c z e w s k i 1946, L e m a n 1948 i 50 i in.), były jedną z pobudek do rozpoczęcia przez nas doświadczeń w tym zakresie.

Jednakże wyniki nasze, uzyskane na siewkach modrzewia europejskiego, są nieco skromniejsze od podawanych przez M a ł c z e w s k i e g o: w ciągu 12 miesięcy wegetacji siewki osiągnęły przeciętną wysokość 44 cm, choć niektóre sztuki przekroczyły wzrost 40 cm jeszcze przed upływem roku, na dwa a nawet na pięć miesięcy wcześniej, tylko że dalszy ich przyrost uległ zahamowaniu.

Przyrost siewek w warunkach nieprzerwanego oświetlenia nie trwa bez przerwy, obserwuje się okresy wzmaganie tempa wzrostu, jak również stany całkowitego zastoju lub zwolnienia procesów wzrostowych. Siewki modrzewia na nieprzerwanym świetle wegetują właściwie bez przerwy, nie zrzucając igieł i nie zapadając w stan spoczynku głębokiego, lecz ich przyrost wzwyż po dłuższym lub krótszym czasie ulega zahamowaniu i rośliny wykształcają mniej lub bardziej wyraźny pączek szczytowy, który wkrótce rozwija się na nowo i kontynuuje wzrost. Dłu-

gość pierwszego okresu pędzenia do chwili założenia pączka szczytowego (który zresztą nie zawsze wykształca się w sposób typowy) nie jest jednakowa u wszystkich roślin, ale najczęściej wynosi około 3—4 miesięcy od chwili skielkowania nasienia. Za to w następnych „cyklach“ naturalna rytmika ulega całkowitemu zakłóceniu. W jednostajnych niemal warunkach światła, temperatury i wilgoci, jakie utrzymują się w pracowni, rośliny zachowują się podobnie, jak w tych nielicznych na kuli ziemskiej obszarach krajów tropikalnych, gdzie nie ma wyraźnej rocznej rytmiki przebiegu pogody, tzn. nie tylko poszczególne egzemplarze, ale nawet poszczególne części jednej i tej samej rośliny wykazują odrębną i niezależną od siebie periodyczność przejawów vegetacji.

Czas trwania okresu spoczynkowego w warunkach nieprzerwanego oświetlenia jest również różny u różnych roślin i u poszczególnych gałęzi tej samej rośliny i trwa w skrajnych wypadkach do 3 miesięcy. W związku z tym w ciągu 12 miesięcy trwania badań obserwowało się u siewek modrzewia niejednakową ilość okresów intensywnego wzrostu i zahamowania procesów wzrostowych; zwykle dawało się zauważyć 2—3-krotny nawrót vegetacji w ciągu roku.

Drugi okres wzrostowy cechowała z reguły największa intensywność przyrostu i wzmożone gałęzienie się, natomiast w trzecim okresie przyrost był znacznie mniejszy i rośliny najczęściej zaczynały usychać. W dotychczasowych doświadczeniach przy nieprzerwanym oświetleniu nie udało się nam przetrzymać siewek poza ten trzeci okres wzrostowy, tzn. po rocznym lub co najwyżej półtorarocznym okresie wegetowania w tych, zdawałoby się, optymalnych dla wzrostu warunkach rośliny wykazują objawy zwolnienia tempa wzrostu i stopniowo usychają.

Ryc. 1. 8-miesięczna siewka modrzewia europejskiego, hodowana przy nieprzerwanym oświetleniu

Tak więc, jeżeli chodzi o wzrost siewek na wysokość, badania nasze nie dały tak znacznych wyników, jak prace *M a l c z e w s k i e g o*. Najprawdopodobniej różnica spowodowana została znacznie niższą intensywnością światła od tej, przy której eksperymentował *M a l c z e w s k i* (4000—6000 luksów). Niemniej wzrost siewek hodowanych na nieprzerwanym oświetleniu ulegał znacznemu podwyższeniu, w porównaniu z hodowanymi w warunkach naturalnych.

Natomiast co się tyczy rytmiki rozwojowej rośliny hodowanej w tych sztucznych, niemal jednostajnych warunkach, to badania nasze wykazały jej silne zakłócenia wobec braku kierującego działania rytmiki warunków zewnętrznych.

2. *Badania porównawcze wzrostu i przebiegu wegetowania siewek, hodowanych w warunkach nieprzerwanego światła oraz przy krótkim dniu*

Wyniki naszych doświadczeń, wykonanych w pracowni w warunkach nieprzerwanego oświetlenia oraz przy krótkim 10-godzinnyim dniu, wykazały, że modrzew europejski podobnie jak inne, poprzednio zbadane gatunki, reaguje na krótki dzień wstrzymaniem wzrostu i założeniem pączka szczytowego, podczas gdy całodobowe oświetlenie rośliny działa w kierunku wzmoczenia wzrostu i przedłużenia okresu wegetowania.

Różnice w rozwoju wegetatywnym siewek rosnących na nieprzerwanym świetle i krótkim dniu dały się zauważyć już w dziewiątym i dziesiątym dniu doświadczenia. Jedne i drugie zrzuciły już do tego czasu łupinki nasienne i rozwinęły liścienie, ale o ile pierwsze od razu wypuściły pierwoigły i zaczęły intensywnie rosnąć, o tyle u drugich pierwoigły pojawiły się o kilka dni później i nastąpiło wyraźne zwolnienie tempa wzrostu. Po upływie około 4 tygodni różnica wzrostu siewek w obu wariantach doświadczenia wynosiła około 1—1,5 cm, po 7 tygodniach siewki osiągnęły wymiary przedstawione na zdjęciu nr 2, a po 9 tygodniach siewki hodowane przy nieprzerwanym oświetleniu osiągnęły przeciętną wysokość 7—8 cm, gdy tymczasem w warunkach krótkiego dnia wysokość ich wahała się w granicach 2—4 cm. Wymiary siewek po 13 tygodniach badań przedstawia zdjęcie (ryc. 3).

Siewki modrzewia hodowane od momentu skiełkowania przy krótkim, 10-godzinnyim dniu wstrzymywały wzrost w ciągu 3 do 4 tygodni i zakładały pączek szczytowy po upływie 6 tygodni (ryc. 4).

Jednoroczne sadzonki modrzewia (polskiego) reagowały na długość dziennego oświetlenia podobnie; traktowane krótkim dniem kończyły wzrost i zakładały pączek szczytowy po upływie około 8 tygodni, osiągając w tym czasie wymiary niemal 4-krotnie mniejsze od roślin rosną-

Ryc. 2. Siewki modrzewia europejskiego po 7 tygodniach hodowli przy krótkim dniu (po lewej) i przy nieprzerwanym świetle (po prawej)

Ryc. 3. Siewki modrzewia europejskiego po 13 tygodniach hodowli przy krótkim dniu (po prawej) i przy nieprzerwanym świetle (po lewej)

cych przy nieprzerwanym świetle i o połowę mniejsze niż przy naturalnej długości dnia (ryc. 5).

A zatem rezultaty uzyskane przez nas z modrzewiem europejskim i polskim, w zestawieniu z faktami stwierdzonymi przez innych autorów z innymi gatunkami modrzewia, świadczą o braku istotnych, jakościowych różnic w sposobie reagowania na długość dnia poszczególnych gatunków.

Należy jednak podkreślić fakt, który nie znalazł odzwierciedlenia w cytowanej poprzednio literaturze, a mianowicie że u modrzewia, którego wzrost odbywa się przede wszystkim wierzchołkowo i trwa przez cały okres wegetacji, prócz stwierdzonych w dawniejszych badaniach procesów jesiennej dojrzewania pędu wegetatywnego, także założenie pączka szczytowego uzależnione jest

Ryc. 4. 6-tygodniowa siewka modrzewia (nieco powiększona), wyhodowana przy krótkim dniu; widoczny wyraźny pączek szczytowy

Ryc. 5. Jednoroczne sadzonki modrzewia (polskiego), hodowane w ciągu drugiego okresu wegetacji przez 8 tygodni w warunkach nieprzerwanego światła (po lewej) i przy krótkim dniu (po prawej)

od warunków fotoperiodycznych. Dzięki temu modrzew okazuje się szczególnie dobrym obiektem do badań reakcji fotoperiodycznej pędu wegetatywnego rośliny drzewiastej w porównaniu

Ryc. 6. Trzymiesięczna siewka modrzewia europejskiego podczas drugiego okresu wegetowania; widoczna różnica zabarwienia świeżych i „zeszłorocznych” igieł

Ryc. 7. Pięciomiesięczne siewki modrzewia podczas trzeciego okresu wegetowania; widoczne poszczególne przyrosty

z gatunkami, które posiadają krótki okres pędzenia na wiosnę i u których zawiązek pączka szczytowego formuje się już we wnętrzu pączka zeszłorocznego.

3. *Reakcja fotoperiodyczna siewek w różnych fazach cyklu wegetowania*

Przy opisie pierwszych naszych doświadczeń, wykonanych przy krótkim dniu, stwierdziliśmy, że siewki modrzewia hodowane od momentu skielkowania w takich warunkach fotoperiodycznych (dzień 10-godz.) reagowały założeniem pączka szczytowego dopiero po upływie co naj-

mniej 6 tygodni. W dalszym ciągu pracy chodziło więc o wyjaśnienie, czy roślina reaguje na warunki fotoperiodyczne jednakowo na początku i przy końcu okresu wegetowania, czy też reakcja ta jest możliwa dopiero na pewnym etapie jej rocznego cyklu rozwojowego. Z drugiej strony chcieliśmy ustalić, jak długi winien być okres oddziaływania krótkiego dnia, by wywołać wstrzymanie wzrostu i założenie pączka szczytowego.

Doświadczenie polegało na oddziaływaniu krótkim dniem na siewki wyrosłe w warunkach naturalnych, po osiągnięciu przez nie wieku 1, 2, 3 itd.... do 7 tygodni. W tym celu pod koniec kwietnia 1953 r. wysiano nasiona modrzewia do doniczek, które pozostawiono w warunkach polowych, w ogrodzie (wkopane równo z powierzchnią gleby). Począwszy od dnia 6 maja, tj. od momentu skielkowania znacznej większości nasion, regularnie co tydzień przynoszono część roślin do pracowni pod elektryczne oświetlenie, przy czym połowę pozostawiono przy nieprzerwanym świetle, a drugą połowę traktowano krótkim, 10-godzinnym dniem.

Wśród roślin, które przebyły różnej długości okres w warunkach terenowych (przy wzrastającej długości dnia) i następnie rosły przy nieprzerwanym świetle, istotnych różnic w przebiegu wegetacji nie zauważono, chyba tylko to, że osiągnęły one w tym samym czasie różną wysokość, zależnie od długości okresu przebywania w warunkach nieprzerwanego światła.

Natomiast rośliny traktowane po okresie przebywania w polu krótkim dniem wstrzymały wzrost i wykształciły pączek szczytowy w następujących terminach:

Długość okresu przebywania w warunkach polowych (w tygodniach od chwili skielkowania)	0	1	2	3	4	5	6	7
Długość okresu przebywania na krótkim, 10 godz. dniu w warunkach pracowni	10	9	8	7	6	5	4	3
Przy krótkim dniu założyły pączek szczytowy po upływie tygodni	6—7	5—6	wygięły	3—4	3	3	3	3
Założyły pączek szczytowy po upływie tygodni (od chwili skielkowania)	6—7	6—7	—	6—7	7	8	9	10

Okazało się zatem, że siewkom modrzewia do wcześniejszego zakończenia wzrostu i założenia pączka szczytowego nie jest konieczny krótki dzień w ciągu całego sezonu wegetacyjnego, lecz wystarcza im około

3-tygodniowy okres oddziaływania fotoperiodycznego. Nie jest jednakże rzeczą obojętną, kiedy nastąpi zaindukowanie tego 3-tygodniowego okresu krótkich dni. Traktowanie rośliny krótkim dniem zaraz po siewku (bądź rozwinięciu pączków — jak zdołaliśmy się przekonać w próbach z jednorocznymi sadzonkami) — nie daje efektu w tak krótkim czasie, jest natomiast skuteczne, gdy siewki osiągną pewien określony wzrost, tj. w wieku co najmniej dwóch tygodni (na nieprzerwanym oświetleniu) albo 3—4 tygodni (w warunkach naturalnych).

Ryc. 8. Siewki modrzewia europejskiego po 2 $\frac{1}{2}$ miesiącach hodowli przy nieprzerwanym świetle i po ok. 2-tygodniowym okresie przebywania w warunkach krótkiego dnia. Pączki szczytowe dobrze wykształcone, na zdjęciu mało widoczne

4. *Badania reakcji fotoperiodycznej pędu wegetatywnego siewek modrzewia przy różnej długości dnia*

W literaturze poświęconej zjawisku fotoperiodyzmu roślin drzewiastych nie znaleźliśmy systematycznych badań, które by pozwoliły na wyjaśnienie zagadnienia charakteru reakcji fotoperiodycznej pędu wegetatywnego w różnych warunkach długości dziennego oświetlenia. Jedynie M o s z k o w (1932) podaje dane, dotyczące zależności przyrostu i czasu trwania okresu wegetowania niektórych gatunków drzewiastych — od długości dnia.

W cyfrach przytoczonych przez M o s z k o w a widać ogólną dla wszystkich gatunków tendencję do skracania okresu wegetowania i zmniejszania przyrostu w warunkach krótkiego dnia. Wyniki badań M o s z k o w a zdają się więc wskazywać na to, że reakcja fotoperiodyczna pędu wegetatywnego jest różna przy różnych warunkach długo-

ści dnia; krótszy fotoperiod wywołuje wcześniejszą reakcję, dłuższy działa opóźniająco na procesy „jesiennego dojrzewania” pędu.

Badania przeprowadzone przez nas na siewkach modrzewia europejskiego miały na celu stwierdzenie, czy przytoczone wyżej badania stanowią wystarczającą podstawę do takiego uogólnienia.

Doświadczenie polegało na potraktowaniu 7-tygodniowych siewek, wyhodowanych przy nieprzerwanym oświetleniu sześcioma wariantami fotoperiodu, tj. 7-, 9-, 11-, 13-, 15-, i 17-godzinny dzień (oczywiście przy zachowaniu 24-godzinnej rytmiki). Oddziaływanie fotoperiodyczne trwało przez okres 4 tygodni, a więc zgodnie z wynikami doświadczeń, o których była już poprzednio mowa, wystarczająco długo dla wywołania reakcji. Po okresie oddziaływania fotoperiodycznego siewki umieszczono z powrotem w warunkach nieprzerwanego oświetlenia. Wynik doświadczenia był następujący.

Siewki hodowane w warunkach 7-godzinnego dnia wstrzymały wzrost i wykazały objawy głodu światła, lecz pączka szczytowego w normalnym czasie nie wykształciły. Dopiero po umieszczeniu na powrót w warunkach całodobowego oświetlenia, trzy spośród sześciu siewek, jakie się zachowały w czasie oddziaływania tym zbyt krótkim fotoperiodem, założyły pączek w ciągu 2—3 tygodni, czego jednakże nie można uznać za potwierdzenie następczego działania fotoperiodyzmu (porównaj rozdział 5), jeśli wziąć pod uwagę, że u 3-miesięcznych siewek obserwuje się to zjawisko niekiedy i w warunkach nieprzerwanego oświetlenia.

W warunkach 9-godzinnego fotoperiodu wykształciły pączek szczytowy nie wszystkie rośliny (pięć sztuk na dziewięć pozostałych przy życiu).

Dopiero przy 11-, 13- i 15-godzinnym dniu obserwowało się stuprocentową reakcję na skrócony fotoperiod, przy czym wszystkie badane siewki zakładały pączek po jednakowo długim okresie oddziaływania fotoperiodycznego, tj. jak w poprzednich naszych doświadczeniach, wykonanych przy 10-godzinnym dniu — po upływie 3—4 tygodni.

Natomiast rośliny, które potraktowano 17-godzinnym fotoperiodem, zachowały się tak, jak w warunkach nieprzerwanego oświetlenia, tzn. rosły nieustannie, nie wykształcając pączka szczytowego.

Wniosek z opisanego wyżej doświadczenia jest następujący: Reakcja pędu wegetatywnego modrzewia na warunki skróconego fotoperiodu nie zależy od długości tego fotoperiodu w tym sensie, by krótszy dzień oddziaływał przyspieszająco, a dłuższy opóźniająco na procesy związane z kończeniem wegetacji i przejściem w stan spoczynku. Zbyt krótki fotoperiod nie powoduje normalnej reakcji fotoperiodycznej, a zbyt długi nie wywołuje jej zupełnie.

5. Czy reakcja fotoperiodyczna pędu wegetatywnego rośliny drzewiastej ma charakter indukcyjny?

O ile w pracach dotyczących reakcji fotoperiodycznej kwitnienia od dawna już stwierdzono istnienie indukcji fotoperiodycznej, o tyle w niezbyt bogatej literaturze, dotyczącej wpływu długości dnia na procesy wzrostu wegetatywnego, problem ten, jak dotąd, nie znalazł żadnego odzwierciedlenia. Nie jest więc dotychczas sprawą całkowicie wyjaśnioną, czy po ustaniu oddziaływania fotoperiodycznego procesy wstrzymania wzrostu i zakładania pączka szczytowego mogą się dokonywać w dalszym ciągu w warunkach zmienionej długości dnia, czy też przebieg ich ulega zahamowaniu. Wprawdzie M o s z k o w (1935) w badaniach związku fotoperiodyzmu z mrozoodpornością drzew uzyskał wzmoczenie wytrzymałości na mróz drogą zaindukowania roślinie 20—30 krótkich fotoperiodów w środku okresu wegetacji², jednakże stwierdził równocześnie brak bezpośredniego związku pomiędzy mrozoodpornością a zakończeniem wzrostu. Stąd wyników badań wspomnianego autora nie można uznać za potwierdzenie indukcyjnego charakteru omawianego zjawiska.

Badania interesującego nas tutaj zagadnienia przeprowadziliśmy, jak większość naszych doświadczeń, na siewkach i sadzonkach modrzewia. Roślinom 3-tygodniowym, wyhodowanym późną wiosną w warunkach terenowych i przeniesionym następnie do pracowni, zaindukowano 5-, 10-, 15-, 20- i 25-dniowy okres krótkiego, 10-godzinnego fotoperiodu, po którym umieszczono je na nieprzerwanym elektrycznym świetle. Reakcja siewek modrzewia na różnej długości okres indukcji fotoperiodycznej była następująca:

Wariant doświadczenia	Okres oddz. krótkiego dnia	Stopień wykształcenia pączka szczytowego pod koniec okresu fotoindukcji	Długość okresu spoczynkowego
I	5 dni	nie wykształcił się	rośnie bez przerwy
II	10 dni	nie wykształcił się	rośnie bez przerwy
III	15 dni	tylko na niektórych niewyraźny pączek, niezdrewniały	rusza natychmiast po wstawieniu na nieprzerwane oświetlen.
IV	20 dni	niewyraźnie wykształcony	rusza po 8 dniach
kontrolne	25 dni	pączki wyraźne, zdrewniałe	rusza po 20 dniach

Z powyższego zestawienia wynika jasno, że jeżeli okres oddziaływania fotoperiodycznego jest za krótki, rośliny umieszczone z powrotem

² Potwierdziły to także badania K r a m e r a (1937).

w warunkach ciągłego oświetlenia wprowadzie niekiedy zakładają pączki, lecz proces ten nie przebiega wówczas normalnie do końca, wykształca się pączek z niezdrewniałymi lub słabo zdrewniałymi łuskami, który w niedługim czasie (po kilku zaledwie dniach) rozwija się i kontynuuje wzrost. Innymi słowy, aby wywołać pełny efekt działania fotoperiodycznego, które, jak wykazano poprzednio, stymuluje procesy zmierzające do zakończenia wegetowania, niezbędne jest działanie krótkich dni przez okres co najmniej 3-tygodniowy, a więc do momentu pełnego przygotowania się rośliny do zimowego spoczynku.

A zatem uzyskane przez nas wyniki nie potwierdziły indukcyjnego charakteru reakcji fotoperiodycznej pędu wegetatywnego rośliny drzewiastej. Gdy okres oddziaływania krótkich dni jest zbyt krótki, wówczas po ustaniu wpływu czynnika fotoperiodycznego, tj. po umieszczeniu rośliny na powrót w sprzyjających dla wzrostu warunkach oświetlenia, nie uzyskuje się pełnego efektu, lecz obserwuje się jakby zahamowania procesów związanych z przejściem rośliny w stan spoczynku i stosunkowo szybkie wznowienie wzrostu (nawrót wegetacji).

6. *Badania reakcji fotoperiodycznej siewek modrzewia przy różnej intensywności oświetlenia*

W literaturze przedmiotu nie znaleźliśmy ani jednej pozycji poświęconej zagadnieniom wpływu intensywności światła na procesy „jesiennego dojrzewania“ pędu wegetatywnego rośliny drzewiastej. Nieco danych dotyczących interesującego nas tutaj zagadnienia dostarczają badania S z c z e p o t i e w a (1948). Na podstawie wyników jego pracy nie można jednak powiedzieć nic konkretnego na omawiany temat. Co najwyżej można wysnuć wniosek, że reakcja fotoperiodyczna pędu wegetatywnego rośliny drzewiastej może być różna przy tej samej długości fotoperiodu, zależnie od warunków oświetlenia.

Względy powyższe, a głównie usiłowanie zgłębienia istoty zjawiska fotoperiodyzmu u drzew, skłoniły nas do przeprowadzenia następujących doświadczeń:

Siewki modrzewia wyhodowane w warunkach nieprzerwanego oświetlenia elektrycznego poddano działaniu krótkiego, 10-godzinnego dnia, stosując przy tym pięć różnych wariantów intensywności światła. Różne warunki oświetlenia uzyskano przez zastosowanie przysłon, wykonanych z gazy aptecznej, rozpiętej na przygotowanych specjalnie ramkach drewnianych, o wymiarach $14 \times 85 \times 28$ cm. Przez zastosowanie różnej ilości warstw gazy osiągnięto następujące stopnie intensywności światła pełnego (która wynosiła 1 000 luksów): 70%, 45%, 35% i 15%.

Okres oddziaływania krótkiego dnia przy tym doświadczeniu wynosił 5 tygodni. W ciągu tego okresu wzrost wszystkich siewek, trzymanyh w warunkach krótkiego dnia, uległ zahamowaniu, lecz pączek szczytowy wykształcił się normalnie tylko w serii kontrolnej (przy pełnym oświetleniu) oraz w pierwszym wariancie doświadczenia (przy oświetleniu równym 70% pełnego). W pozostałych wariantach obserwowano się dużą śmiertelność siewek, przy czym w drugiej i trzeciej grupie (tj. przy 45 i 35% oświetlenia pełnego) część pozostałych przy życiu roślin założyła pączki, zresztą niedokształcone, część zaś wykazywała objawy głodu światła. W ostatnim najciemniejszym wariancie doświadczenia wszystkie rośliny wykazywały typowe objawy wypłonięcia w części wierzchołkowej, a następnie wędnięcia i usychania. Pączków nie założyły.

Nieliczne siewki, które przetrwały 5-tygodniowy okres oddziaływania fotoperiodycznego w warunkach słabego światła, wstawiono na powrót pod nieprzerwane, pełne oświetlenie lampy elektrycznej. Obserwowało się wtedy z reguły dość szybki powrót roślin do normalnego wyglądu, siewki zaczynały na nowo intensywnie rosnąć, lecz śladów zakładania pączka szczytowego nie zauważono.

Wynik opisanego wyżej doświadczenia pozwala na wyciągnięcie następujących wniosków:

1. Reakcja fotoperiodyczna pędu wegetatywnego rośliny drzewiastej zależy od intensywności światła, tzn. przy zbyt słabym oświetleniu i krótkim dniu pączek szczytowy nie powstaje.

2. Wobec typowych objawów wypłonięcia i głodu światła u siewek hodowanych w warunkach krótkiego dnia, przy zbyt słabym świetle i wobec braku reakcji także po umieszczeniu roślin z powrotem w optymalnych warunkach oświetlenia, istnieje podstawa do przypuszczenia, że reagowanie rośliny na skrócony dzień jest w jakiś sposób związane z procesem fotosyntezy.

OBSERWACJE MIKROSKOPOWE

1. *Badania przekroju poprzecznego strzałki siewek modrzewia w związku z reakcją fotoperiodyczną*

Celem uzyskania podstaw do bardziej ogólnych wniosków co do związku rocznej rytmiki wzrostu rośliny drzewiastej z warunkami fotoperiodycznymi należało zanalizować również przyrost siewek na grubość, a przede wszystkim kształtowanie się słoju rocznych w warunkach nieprzerwanego oświetlenia, w naturze oraz przy oddziaływaniu okresami krótkiego dnia na przemian z okresami nieprzerwanego światła. Materia-

ły przedstawione poniżej stanowią zatem uzupełnienie poprzednich doświadczeń.

Badania tego rodzaju — o ile nam wiadomo — nie były dotąd przeprowadzane pod kątem interesującego nas tutaj zagadnienia przez żadnego z autorów prac poświęconych zjawisku fotoperiodyzmu u drzew. W cytowanej już wielokrotnie pracy Małczewskiego (1946) zawarta jest jedynie wzmianka o tym, że grubość słoja drewna modrzewia, hodowanego przez 7½ miesiąca przy całodobowym oświetleniu przewyższała 10—12-krotnie grubość osiąganą przez rośliny kontrolne. Jednakże ani z tekstu, ani z rysunku podanego w tej pracy nie można wyciągnąć wniosków o stopniu różnicowania się komórek drewna „wczesnego“ i „późnego“ u siewek hodowanych w tych warunkach.

Wyniki naszych obserwacji ilustrują załączone mikrofotografie. Widać na nich wyraźnie, że u roślin hodowanych przy nieprzerwanym świetle (ryc. 9, a, b, c) przez 14, 16 czy nawet 18 miesięcy nie wytwarzają się normalne słoje przyrostowe, mimo że w ciągu tego okresu siewki 2—3-krotnie przrastały na wysokość. Wielkość komórek i grubość ścian komórkowych są na całym przekroju mniej lub bardziej jednolite, obserwuje się jedynie nieregularne, rzadko kiedy dające się wysledzić na całym obwodzie przekroju kilkukomórkowe warstwy, nieco ciemniejsze. Te słabo zaznaczone smugi świadczą jedynie o pewnej nieregularności pracy kambium, nie mogą być jednakże uznane za wyraz określonej rytmiki przyrostu na grubość, gdyż pod dużym powiększeniem mikroskopu stają się jeszcze mniej uchwytnie. Gdyby to były drobne warstewki drewna „późnego“, wówczas obserwowałoby się wyraźne zmniejszenie wymiarów komórek (spłaszczenie lub co najmniej zmniejszenie ich światła), a tymczasem tak nie jest. Widać to doskonale na ryc. 9 d (szczególnie gdy popatrzeć na nie najpierw z większej odległości, a potem z bliska). Komórki „warstewki ciemnej“ i komórki pozostałej, jasnej części przekroju niemal nie różnią się między sobą (ryc. 9 d).

Porównanie opisanych wyżej przekrojów siewek wyrosłych w świetle żarówki przy 24-godzinym dniu z przekrojem rośliny wziętej z natury (ryc. 10 a) utwierdza nas w przekonaniu, że w warunkach nieprzerwanego oświetlenia nie tworzy się normalny słoć drewna, bowiem miazga nie produkuje właściwych komórek drewna późnego.

Szczególnie jaskrawo ilustruje różnicę kształtowania się słoików drewna w naturze i w stałych warunkach pracowni zdjęcie przedstawiające przekrój dwuletniego pędu modrzewia, który spędził pierwszy okres wegetacyjny w terenie, w szkółce leśnej, a następnie przeniesiony został do pracowni pod nieprzerwane oświetlenie, gdzie przebywał przez dalszych 9 miesięcy (ryc. 10d).

O ile w drewnie pierwszego okresu wegetacyjnego wyraźnie wyróżniają się obie warstwy słoja (drewno wczesne i późne), o tyle drewno drugiego okresu nie wykazuje większego zróżnicowania.

Ryc. 9. Przekroje poprzeczne przez strzałki modrzewi hodowanych w okresie 14 miesięcy w warunkach laboratoryjnych przy nieprzerwanym oświetleniu; słoje roczne niewykształcone, widoczne tylko lokalne zgrubienia ścian komórkowych, przejścia stopniowe; d — To samo co na ryc. 9b pod największym powiększeniem; przy zbliżeniu i oddaleniu zdjęcia widać wyraźnie tę pozorność słoja, o której mowa w tekście

Obserwacje nasze, dokonane na dużej ilości preparatów, nasuwają przypuszczenie, że te nieregularne, często tylko 2—4-komórkowe warstewki drewna, wyróżniające się na tle dość jednolitego przekroju, stanowią po prostu rezultat „nieudanych prób” wytworzenia elementów drewna późnego. W jednostajnych warunkach pracowni próby takie powtarzają się wielokrotnie, lecz stale są udaremniane, zapewne wskutek dobrych warunków wzrostu, tak że do wytworzenia normalnej warstwy drewna późnego nie dochodzi. Zjawisko takiego wielokrotnego zapoczątkowania procesu produkcji drewna późnego, przerywanego wzmożeniem aktywności kambium, widać dokładnie na zdjęciu, gdzie powtó-

rzyło się ono trzykrotnie przed ostatecznym zahamowaniem wzrostu rośliny (ryc. 10 c). Przypomnijmy, że w jednym z poprzednich rozdziałów była już mowa o nie wytłumaczonym dotąd zjawisku zamierania siewek hodowanych przy nieprzerwanym oświetleniu. W naszych doświadcze-

Ryc. 10. a — Przekrój poprzeczny dwuletniej gałązki modrzewia rosnącego w warunkach naturalnych; widoczna ostra granica słoja rocznego i stopniowe przejście od drewna wczesnego do późnego.

b — Roślina hodowana w zmiennych warunkach fotoperiodycznych; widoczne stopniowe przejścia od drewna późnego do wczesnego i stosunkowo ostra granica pomiędzy drewnem wczesnym a późnym.

c — To samo co na ryc. 9d; widoczne trzy 2—4-komórkowe warstewki nieco bardziej grubościennie (jakby nieudane, powtarzane próby założenia pierścienia drewna późnego).

d — Przekrój poprzeczny przez strzałkę modrzewia hodowanego przez jeden okres wegetacyjny w warunkach naturalnych (w szkółce), a następnie przez około 10 miesięcy w pracowni, przy nieprzerwanym oświetleniu; widoczna wyraźna różnica w odkładaniu słoików w warunkach naturalnych i przy sztucznym nieprzerwanym oświetleniu.

niach objawy zahamowania wzrostu i usychania występowały zwykle po roku lub półtora. W świetle powyższych spostrzeżeń wydaje się rzeczą bardzo prawdopodobną, że przyczyną usychania roślin w tych warunkach jest inaktywacja komórek tkanki twórczej, której działalność wsku-

tek braku odpowiednich czynników zewnętrznych (fotoperiodów) nie może zachować naturalnej rytmiki i po wyczerpaniu możliwości twórczych — ustaje. Takie wyjaśnienie niepowodzeń długotrwałej hodowli świetlnej modrzewia wskazywałoby na konieczność okresowego przerywania działalności merystemu, co w naszych doświadczeniach pod nieprzerwanym światłem uniemożliwiane było stale przez „optymalne“ warunki wzrostu. Wyniki doświadczeń z roślinami poddawanych okresowo zmiennym warunkom długotrwałości dziennego oświetlenia przemawiają za poprawnością wyżej przytoczonego rozumowania.

W porównaniu z roślinami hodowanymi bez przerwy przy ciągłym oświetleniu, siewki traktowane na przemian okresami nieprzerwanego światła i krótkiego dnia wykazują zupełnie wyraźne różnicowanie drewna „wczesnego“ i „późnego“, przy czym ilość założonych słoików odpowiada następstwu oddziaływań fotoperiodycznych i jest zgodna z rytmiką przyrostu na wysokość. Siewka przedstawiona na ryc. 11 w ciągu 16 miesięcy hodowli w naszej pracowni 4-krotnie była poddawana oddziaływaniu krótkich fotoperiodów i 4-krotnie założyła pączek szczytowy, dając w tym czasie 4 pełne i 1 zapoczątkowany przyrost na wysokość. (U siewek traktowanych w ten sposób, jak wiadomo z poprzednich wywodów, roczny cykl wegetowania ulegał znacznemu skróceniu).

Różnica pomiędzy komórkami drewna „wczesnego“ i „późnego“ — jak to widać wyraźnie na zdjęciach (ryc. 10 b i 11) — jest znaczna, co wskazuje na bardzo silną zależność działalności merystemu wtórnego od stosunków fotoperiodycznych. Uderzające przy tym jest zjawisko, jakie można zaobserwować przy porównywaniu przekroju roślin poddawanych sztuczemu skracaniu dnia z przekrojem pędu wyrosłego w warunkach naturalnych. Podczas gdy u modrzewi rosnących w warunkach naturalnych, podobnie zresztą jak i u innych drzew, drewno wczesne stopniowo przechodzi w późne, a granica słoików rocznych jest wyraźna i ostra (ryc. 10 a), to w naszym doświadczeniu obserwowaliśmy stosunki odwrot-

Ryc. 11. Przekrój poprzeczny przez strzałkę modrzewia hodowanego przez 16 miesięcy w warunkach laboratoryjnych, lecz przy zmiennych warunkach fotoperiodycznych (okresy nieprzerwanego oświetlenia przerywane 4-krotnie okresami krótkiego dnia). Widoczne stopniowe przejście pomiędzy warstwą komórek drewna późnego poprzedniego „cyklu“ a drewnem wczesnym następnego okresu wegetowania; granica drewna wczesnego i późnego stosunkowo bardziej ostra (widać tylko 3 słoje)

ne, tzn. przejście od drewna wczesnego do późnego jest stosunkowo nagłe (komórki dość szybko zmniejszyły swoje wymiary po zmianie fotoperiodu), a natomiast granica słoja była mało wyraźna. Wynik ten wskazuje nie tylko na to, że istnieje ścisła zależność pracy kambium od czasu trwania dziennego oświetlenia, ale również, że miazga reaguje na zmianę długości fotoperiodu w sposób raptowny. To odmiennie niż w naturze kształtowanie się słoja rocznego widać najlepiej na zdjęciu (ryc. 11).

Streszczając pokrótce wyniki badań opisanych powyżej, możemy wyciągnąć następujące wnioski:

1. W stałych warunkach hodowli przy nieprzerwanym oświetleniu u siewek modrzewia obserwuje się co prawda zwiększony wzrost na grubość, lecz nie daje się prześledzić określonej rytmiki tego przyrostu wskutek niewytwarzania się normalnych komórek drewna późnego.
2. Ujawniające się na przekroju poprzecznym nieregularności pracy kambium, szczególnie w końcowym okresie wzrostu, świadczą o wyraźnej właściwości wymagania okresowych przerw w działalności komórek kambium. Jeżeli „optymalne“ dla wzrostu warunki zewnętrzne uniemożliwiają założenie normalnego pierścienia komórek drewna późnego i nie pozwalają na przerwanie działalności kambium, wówczas po kilku „nieudanych próbach“ zapoczątkowania tego procesu roślina ginie.
3. Kształtowanie się elementów drewna późnego jest niezwykle silnie związane z oddziaływaniem odpowiednich warunków długości dziennego oświetlenia.

DYSKUSJA

1. *Rytmika życia rośliny drzewiastej w warunkach naturalnych i sztucznych*

Zgodnie z poglądami współczesnymi periodyczność przejawów życiowych w roślinie nie jest ani bezpośrednim wynikiem działania czynników zewnętrznych, ani nie jest wyłącznie zjawiskiem autonomicznym, wywołanym przez czynniki wewnętrzne, lecz, jak w ogóle procesy rozwojowe, stanowi rezultat współdziałania jednych i drugich.

Również materiał przedstawiony w naszej pracy świadczy dobitnie o tym, że przebieg rocznego cyklu życiowego rośliny drzewiastej nie jest

jej cechą bezwzględnie autonomiczną, wrodzoną. Uzależniony on jest z jednej strony od właściwości odziedziczonych po pokoleniach poprzednich, w ciągu których rośliny przystosowywały się do określonej rytmiki warunków środowiska, a z drugiej strony zależy od aktualnego przebiegu i układu czynników zewnętrznych, na jakie napotyka roślina w czasie swego rozwoju osobniczego. Przebieg rocznego cyklu wegetowania rośliny wieloletniej jest niejako wypadkową współdziałania natury organizmu i czynników środowiska zewnętrznego.

A zatem na obecnym etapie rozwoju wiedzy chodzi nie tyle o rozstrzygnięcie, które czynniki — wewnętrzne czy zewnętrzne grają decydującą rolę w rytmice życia rośliny, ile o poznanie, w jakim stopniu i na jakiej drodze da się tę rytmikę podporządkować świadomym celom działalności człowieka.

W kwestii powyższej badania nasze dostarczyły następujących danych faktycznych:

W stałych (w przybliżeniu) warunkach oświetlenia, temperatury i wilgotności nie udaje się nawet rośliny o tak słabo zaznaczonej fazie spoczynku głębokiego, jaką jest modrzew, zmusić do nieprzerwanej wegetacji. Wzrost siewek na wysokość odbywa się okresowo, przy czym fazy wegetacji następują u poszczególnych roślin, a nawet u poszczególnych części jednej rośliny, w różnym czasie i trwają rozmaicie długo. Okazuje się zatem, że rytmika wzrostu na wysokość jest bardzo silnie utrwaloną dziedzicznie cechą rośliny, a okresy spoczynkowe pączka szczytowego nie są jedynie okresami przetrwania niekorzystnych warunków zimy, lecz stanowią niezbędne etapy jej ontogenezy. Wniosek powyższy jest więc potwierdzeniem poglądów, jakie obecnie zdają się zwyciężać w omawianej kwestii (por. H e n k e l i O k n i n a (1948), S i e r g i e j e w (1953), Ż e l a w s k i (1954).

Badania reakcji fotoperiodycznej pędu wegetatywnego siewek modrzewia wykazały bardzo silną zależność n o r m a l n e g o przebiegu wegetacji od warunków długotrwałości dziennego oświetlenia. Te warunki zewnętrzne nie tylko odgrywają rolę „sterującą“ — co zostało udowodnione — lecz są roślinie w jakiś sposób niezbędne, gdyż ich brak uniemożliwia po pewnym czasie dalszą jej egzystencję.

Wydaje się, że pozytywne (w początkowych fazach wzrostu) wyniki prób hodowli drzew przy nieprzerwanym oświetleniu, dadzą się wytłumaczyć w ten sposób, że obok wzmożonej fotosyntezy następuje tu przyspieszenie realizacji możliwości wzrostowych pędu, a następnie także skrócenie okresu spoczynkowego rośliny. Do powyższego stwierdzenia skłania nas fakt, że wielkość poszczególnych przyrostów siewek modrzewia w naszych doświadczeniach tylko nieznacznie przewyższała odpo-

wiednie, kolejne przyrosty osiągane w naturze, a różnica osiągniętych w czasie wymiarów polegała jedynie na ilości tych przyrostów. Innymi słowy, siewki hodowane w pracowni osiągały wzrost nieco większy od 2-letnich sadzonek wyhodowanych w szkółce — w ciągu zaledwie kilku miesięcy.

Teza o wyczerpywaniu się możliwości twórczych miazgi w warunkach utrudniających realizowanie się naturalnej rytmiki życia rośliny znajduje potwierdzenie w naszych badaniach przebiegu przyrostu siewek na grubość. Na przekrojach poprzecznych strzałek roślin wyhodowanych przy ciągłym, całodobowym oświetleniu nie obserwuje się normalnych pierścieni przyrostowych — jak tego można by się spodziewać, sądząc po przebiegu przyrostu na wysokość. Na tle niemal jednolitego obrazu komórek drewna wczesnego widoczne są jedynie drobne i fragmentaryczne wstawki komórek drobniejszych, których występowanie zinterpretowaliśmy jako rezultat „nieudanych prób“ wytworzenia elementów drewna późnego; brak odpowiednich warunków (skróconych fotoperiodów) uniemożliwia roślinie założenie pierścienia drewna późnego i wstąpienie w fazę spoczynku.

Wyniki naszych badań przyrostu grubości siewek w związku z reakcją fotoperiodyczną rośliny pozwalają na wyciągnięcie jeszcze innego wniosku; wykazaliśmy bowiem bardzo wyraźnie, że kształtowanie się elementów drewna późnego jest niezwykle silnie związane z oddziaływaniem odpowiednich warunków fotoperiodycznych. Rytmika przyrostu na grubość mogłaby być zatem jednym z przejawów reakcji fotoperiodycznej rośliny, co jednak wymaga jeszcze dalszych, dokładniejszych badań. O ile jednak w przyroście na wysokość zależność rytmiki od warunków fotoperiodycznych jest mniej wyraźna — działanie warunków zewnętrznych ma charakter raczej „sterujący“ — o tyle w przyroście na grubość związek ten jest bez porównania silniejszy. Można zatem stwierdzić, że rytmika przyrostu na grubość jest w większym stopniu podporządkowana wpływom warunków zewnętrznych i w mniejszym stopniu jest cechą utrwaloną dziedzicznie aniżeli przyrost wzwyż (pędzenie). Innymi słowy: *działalność merystemu wtórnego jest bardziej uzależniona od wpływów warunków zewnętrznych i w związku z tym łatwiej daje się pokierować aniżeli działalność merystemu pierwotnego.*

Stwierdzenie powyższego faktu na materiale roślin drzewiastych stanowi bodaj najważniejszy rezultat naszych badań; mający duże znaczenie teoretyczne i praktyczne.

Konfrontując wyniki naszej pracy dotyczącej modrzewia z rezultatami badań innych autorów, przeprowadzonych na innych gatunkach drzewiastych, dochodzimy do następujących wniosków odnośnie rytmiki

wzrostu rośliny w warunkach naturalnych i jej związku z reakcją fotoperiodyczną pędu:

Długość okresu pędzenia jest właściwością rośliny w silnym stopniu związaną z warunkami fotoperiodycznymi okresu wegetacji. Co prawda istnieje wiele roślin, u których termin kończenia wzrostu i zakładania pączka szczytowego jest prawie niezależny od długości dnia (np. jodła w doświadczeniach B a ł u t a 1954), lecz obok tych „neutralnych” gatunków istnieją inne, zachowujące się jak rośliny krótkiego dnia. Przykładem takiej rośliny, której procesy „dojrzewania pędu wegetatywnego” dokonywać się mogą normalnie tylko przy skróconym dniu, jest zbzdany przez nas szczegółowo modrzew. U modrzewia, którego wzrost wzwyż w warunkach naturalnych trwa od wiosny do jesieni (P a p r z y c k i 1952) i kształtowanie pączka szczytowego następuje zwykle dopiero na początku września, reakcja fotoperiodyczna pędu jest szczególnie wyraźna. Wywołuje ją działanie skróconych fotoperiodów w granicach od 15 do 10 godzin świetlnych w ciągu doby. Przy oświetleniu trwającym dłużej rośliny zachowują się jak w warunkach nieprzerwanego światła. Otrzymane wyniki są zgodne z przebiegiem wegetacji modrzewia w warunkach naturalnych: w naszej szerokości geograficznej w okresie letniego przesilenia długość dnia wynosi bowiem około 17 godzin i dopiero na początku sierpnia maleje do 15 godzin. A zatem w przyrodzie okres oddziaływania fotoperiodycznego i bezpośredniego wywoływania reakcji fotoperiodycznej przypada na sierpień i wrzesień, kiedy to naturalna długość dnia zmniejsza się stopniowo od 15 do 12 godzin (jesienne zrównanie dnia z nocą).

Zależność przebiegu wzrostu i kształtowania się pączka szczytowego od warunków fotoperiodycznych jest, jak wspomnieliśmy, szczególnie wyraźna u modrzewia, który posiada długi okres pędzenia. Ale i u gatunków mających krótki okres pędzenia na wiosnę, jak np. u sosny, omawiane procesy zdają się być podporządkowane wpływom fotoperiodyzmu. Obserwacje nasze, dokonane wspólnie z B a ł u t e m (1955), wskazują na to, że w warunkach nieprzerwanego oświetlenia, a więc przy braku odpowiedniego następstwa światła i ciemności, u sosny zwyczajnej nie może się wykształcić normalny pączek szczytowy — taki, jaki się tworzy w przyrodzie w ciągu maja i czerwca.

2. Oddziaływanie fotoperiodyczne jako czynnik zmiany naturalnej rytmiki życia rośliny drzewiastej

W poprzednich rozważaniach była już mowa o tym, że możliwość r o z w ł e k a n i a rocznego cyklu wegetowania rośliny drzewiastej jest bardzo ograniczona i że w warunkach doświadczenia praktycznie

niezmiennych nie udaje się zmusić rośliny do nieprzerwanej wegetacji; wrodzona roślinie rytmika ujawnia się mimo nieodpowiednich warunków, chociaż z poważnymi zakłóceniami w stosunkowo niedługim czasie. Pozostaje do omówienia zagadnienie możliwości skracania cyklu życiowego rośliny, czyli kwestia przyspieszenia naturalnej rytmiki przy pomocy odpowiedniego oddziaływania zmiennych warunków zewnętrznych.

Próby uzyskania większej ilości cyklów wegetowania w ciągu roku podejmował m. in. Małczewski (1946), który usiłował tą drogą uzyskać kwitnienie i owocowanie drzew w młodszym wieku. W doświadczeniach z amerykańskim klonem i jesionem udało mu się uzyskać w ciągu 14 miesięcy hodowli 3-krotne powtórzenie cyklu wegetowania.

Z innych prac wiążących się z zagadnieniem zmiany rytmiki wzrostu rośliny drzewiastej wymienimy tu jeszcze doświadczenia Lemańa (1948), który w warunkach nieprzerwanego elektrycznego oświetlenia osiągnął 7—9 przyrostów dębu w ciągu 10 miesięcy hodowli. (Podkreślamy przyrostów, a nie cykliów wegetowania, ponieważ — jak wiadomo — dąb w warunkach naturalnych przyrasta 2—3-krotnie w ciągu sezonu wegetacyjnego i stąd nie można utożsamiać poszczególnych przyrostów z cyklami wegetowania).

Nawiązując do naszych badań wykonanych na siewkach modrzewia przypomnimy, że przez odpowiednie oddziaływanie fotoperiodyczne osiągnęliśmy wstrzymanie wzrostu i założenie pączka szczytowego już u 6-tygodniowych siewek. Założone przy krótkim dniu pączki w warunkach nieprzerwanego światła rozwijały się już po upływie około 2 do 3 tygodni, tj. znacznie wcześniej niż przy naturalnej długości dnia (w czerwcu) oraz przy sztucznie skróconym dniu. W związku z tym przez odpowiednie oddziaływanie na przemian okresów nieprzerwanego światła i krótkiego dnia osiągnęliśmy skrócenie pełnego rocznego cyklu wegetowania siewek modrzewia do około 2 miesięcy. W dotychczasowych naszych badaniach w ciągu jedenastu miesięcy takiej hodowli uzyskaliśmy zakończenie pięciu okresów wegetowania i tyłuż okresów spoczynkowych siewek badanego gatunku. Wynik ten przewyższa znacznie dotychczasowe rezultaty badań Małczewskiego i nie jest mniej interesujący od osiągnięcia Lemańa z dębem.

Przebieg wegetowania siewek w zmiennych warunkach fotoperiodycznych przedstawia załączona tabela.

Na podstawie wyników naszej pracy dochodzimy do następującego stwierdzenia: Drogą odpowiedniej zmiany warunków zewnętrznych daje się osiągnąć skrócenie cyklu wegetowania rośliny drzewiastej. W przypadku modrzewia przez zmianę długości dziennego oświetlenia rośliny

Tabela 1

Okresy wegetowania modrzewia w warunkach doświadczenia i w naturze

Miesiąc	Luty	Marzec	Kwiecień	Maj	Czerwiec	Lipiec
Warunki fotoperiodyczne		k. d.		n. o.	k. d.	n. o. k. d.
Fazy fenologiczne w doświadczeniu		+++++ O ===== V ++ O == V ++				
Fazy fenologiczne w naturze		===== V ++++++ ++++++				

Miesiąc	Sierpień	Wrzesień	Październik	Listopad	Grudzień	Styczeń
Warunki fotoperiodyczne	k. d.	n. o.		k. d.	n. o.	k. d.
Fazy fenologiczne w doświadczeniu	++ O ===== V ++++++ O == V +++++ O =					
Fazy fenologiczne w naturze	+++++ O =====					

Objaśnienia:

k. d. = krótki dzień	O = wykształcony pęczek szczytowy
n. o. = nieprzerwane oświetlenie	++ = okres pędzenia
V = początek rozwoju liści	== = okres spoczynku.

uzyskaliśmy realną możliwość sześciokrotnego powtórzenia cyklu wegetowania w ciągu roku, tj. wytworzenia sześciu przyrostów przedzielonych 5—6 okresami spoczynkowymi — w czasie odpowiadającym jednemu cyklowi życiowemu rośliny (mowa oczywiście o warunkach laboratoryjnych). Nie trzeba dodawać, że osiągnięte w ten sposób przyrosty były odpowiednio skrócone (bardzo krótki okres wzrostu), lecz w doświadczeniach tych chodziło przecież nie o zwiększenie przyrostu roślin, ale o przyspieszenie ich rozwoju. Dalsze eksperymentowanie przy pomocy tej metody może bowiem przyczynić się do wyjaśnienia niektórych kwestii dotyczących ontogenezy roślin drzewiastych.

ZESTAWIENIE WYNIKÓW BADAŃ

1. Reakcja modrzewia europejskiego na warunki długości dnia nie różni się jakościowo od reakcji innych modrzewi, tzn. podobnie jak u innych gatunków pod wpływem skróconego fotoperiodu następuje u siewek wcześniejsze wstrzymanie wzrostu i przygotowanie się do stanu spoczynku zimowego.

2. Siewki hodowane w warunkach niemal jednostajnych, przy nieprzerwanym oświetleniu, wykazują zwiększony wzrost na wysokość i na grubość. Jednakże po przebyciu przez roślinę 3 okresów pędzenia zwykle wzrost ulega zahamowaniu, a w końcu roślina ginie. Najbardziej intensywny wzrost obserwuje się w drugim okresie wzrostowym.

3. Okresowość przejawów życiowych roślin hodowanych w jednostajnych warunkach zewnętrznych ulega poważnym zakłóceniom; długość poszczególnych cykli jest różna u różnych osobników, przy czym rozbieżność terminów następowania poszczególnych faz rozwojowych ujawnia się nawet u poszczególnych części jednej i tej samej rośliny. Zakłócenia naturalnej rytmiki życia rośliny wyrażają się zarówno w skracaaniu, jak i rozciąganiu okresu wegetowania rośliny oraz jej okresu spoczynkowego.

4. Wzrost siewek w warunkach sztucznie skróconego fotoperiodu jest znacznie mniejszy aniżeli przy całodobowym oświetleniu rośliny. W tych warunkach siewki nie osiągają nawet takich wymiarów jak w naturze. Natomiast długość okresu wegetowania ulega w tych warunkach bardzo wydatnemu skróceniu. Najlepsze rezultaty pod tym względem uzyskaliśmy przez stosowanie kombinacji następujących po sobie okresów nieprzerwanego oświetlenia i krótkiego dnia.

5. Reakcja siewek modrzewia przy zastosowaniu różnej długości fotoperiodu jest jednakowa w granicach długości dnia od 10 do 15 godzin, tzn. okres oddziaływania fotoperiodycznego, wymagany dla wstrzymania wzrostu i wykształcenia pączka szczytowego, jest taki sam przy 10-, 11-, 13- i 15-godzinny dniu.

Poniżej i powyżej tego przedziału długości dziennego oświetlenia reakcja fotoperiodyczna pędu wegetatywnego modrzewia nie występuje.

6. Badania wykazały, że siewki modrzewia zdolne są do reagowania na warunki fotoperiodyczne dopiero na pewnym etapie rozwoju wegetatywnego. Działanie krótkiego dnia w początkowym okresie wzrostu, poczynając od chwili skielkowania, nie wpływa istotnie na długość okresu wegetowania. Dwutygodniowym siewkom z hodowli świetlnej bądź 3-4-tygodniowym roślinom wyrosłym w naturze wystarcza natomiast dla wywołania reakcji około 3-tygodniowy okres oddziaływania krótkiego dnia.

7. Uzyskane wyniki wskazują na to, że zjawisko reagowania pędu wegetatywnego na długość dnia nie ma charakteru indukcji fotoperiodycznej, gdyż przebiega ono w sposób normalny tylko wtedy, jeśli oddziaływanie fotoperiodyczne trwa przez cały okres poprzedzający wystąpienie reakcji.

8. Reakcja fotoperiodyczna pędu wegetatywnego nie występuje przy zbyt niskiej intensywności światła. Rośliny hodowane przy krótkim dniu

w warunkach zbyt słabego oświetlenia nie zakładają pączka, a jeśli przetrwają ten okres „głodowania“, wówczas przy pełnym oświetleniu rozpoczynają wzrost, nie wykazując wcale objawów wstępowania w stan spoczynku, jak to się dzieje przy skróconym dniu, lecz w lepszych warunkach oświetlenia.

9. Okazuje się, że u modrzewia reakcja fotoperiodyczna wyraża się nie tylko wstrzymaniem wzrostu, lecz również wykształceniem pączka szczytowego. Jeśli brak jest odpowiednich warunków fotoperiodycznych, pączek szczytowy się nie wykształca lub pozostaje niedokształcony, albo wreszcie powstaje w sposób wyraźnie wymuszony w nienaturalnym czasie.

10. Wyniki naszej pracy uczyniły realną możliwość skrócenia naturalnego rocznego cyklu życiowego siewek modrzewia do około dwóch miesięcy, co pozwala ten cykl powtórzyć 6-krotnie w ciągu roku (w sztucznych warunkach laboratoryjnych).

11. Wyniki naszej pracy wskazują na istnienie pewnych różnic w sposobie reagowania merystemu wtórnego i pierwotnego na warunki zewnętrzne. Stwierdzono większą plastyczność kambium i silniejsze uzależnienie jego działalności od stosunków fotoperiodycznych w porównaniu z silniej utrwaloną dziedzicznie rytmiką działalności komórek tworzących stożka wzrostu.

(Wpłynęło dn. 31.V.1955 r.)

S U M M A R Y

The research was intended to obtain data on the connection between the yearly growth cycle of woody plants and the length of day. The experiments were carried out on seedlings of European larch in laboratory conditions. The photoperiods included both uninterrupted electric illumination and a short day of ten hours. The observations referred to the growth in length of plants the time of setting the apical bud, and the formation of late and early wood elements in the tissue of plants in various photoperiodical conditions. The following results were obtained:

1. The response of the European larch to conditions of the length of day does not differ in principle to the response of other species of larch i. e. similarly as in the other species a reduced photoperiod causes an earlier inhibition of growth and adjustment to the stage of winter rest.

2. Seedlings grown in almost unchanging conditions with an uninterrupted illumination with an electric lamp show increased growth in height and thickness. However, after the three periods of growth, usually the growth is inhibited and the seedlings perish. The most rapid growth takes place in the second period.

3. The periodicity of the development of plants kept in uniform environmental conditions is strongly disturbed. The length of the particular

cycles varies in various specimens and there are even differences in the time at which particular developmental phases occur in the various parts of the same plant. The disturbances in the life cycle of plants may be expressed by the shortening or the prolongation of either the vegetative or the resting periods.

4. The growth of seedlings in conditions of shortened photoperiod is greatly reduced in respect to the seedlings kept in conditions of uninterrupted illumination. In short-day conditions the seedlings do not even reach the size of seedlings growing in natural conditions. However, the length of the vegetative period is considerably reduced by shortened photoperiod. The best results in this respect are obtained by applying intermittent stimulation by uninterrupted illumination and short photoperiod.

5. The response of seedlings to photoperiods varying within the limits of between 10 and 15 hours is similar i. e. the overall time of photoperiodic stimulation necessary to inhibit growth and produce the formation of the apical bud is the same when the length of day is 15, 13, or 11 hours as when the length of day is 10 hours. Below and above these limits of length of day there is no response in the vegetative shoot.

6. The experiments indicate that the seedlings of larch are not capable of responding to photoperiodic conditions till they reach a certain stage in their development. The short day has no significant effect on the length of the vegetative period in the first stages after germination, but in fortnightly seedlings grown in constant light and in seedlings 3—4 weeks old grown in natural conditions even 3 weeks of short-day influence is sufficient to bring out the response.

7. The response in the vegetative shoot to the length of day has not the character of the photoperiodical induction as it progresses normally only when photoperiodic stimulation lasts throughout the time preceding the moment when first symptoms of the response appear.

8. The photoperiodic response in the vegetative shoots do not take place when light intensity is too low. Plants grown in short-day conditions of insufficient illumination intensity do not form the apical bud, and if they survive this period of „starvation“ they continue to grow when light intensity is normal without showing any tendency to pass into the resting stage as do the plants stimulated by a shortened photoperiod when kept in better light conditions.

9. In larch the photoperiodic response is shown not only by the interruption of growth but also by the formation of the apical bud. In inadequate photoperiodic conditions the apical bud is either not formed, is underdeveloped, or finally formed forcibly at an unnatural time.

10. The present results make it practically possible to reduce the natural yearly life cycle of larch seedlings to about 2 months and thus to repeat it, in laboratory conditions, 6 times during one year.

11. The present results indicate also that there are some differences between the responses to environmental conditions of the secondary and primary meristems. It was found that the cambium was more responsive and its activity was more influenced by photoperiodic conditions than the better hereditarily fixed cyclic activity of the embryonal cells in the apical meristems.

L I T E R A T U R A

- B a ł u t S. i G o l d m a n W., 1953, O przedsięwzięciu moczeniu nasion modrzewia, Las Polski.
- B a ł u t S., 1954, Próba zastosowania fotoperiodyzmu do badań rozwoju stadialnego drzew, Sylwan.
- B a ł u t S. i Ż e l a w s k i W., 1955, Przebieg rocznego cyklu życiowego siewek sosny i świerka przy nieprzerwanym oświetleniu, Sylwan.
- B o g d a n o w P., 1931, O fotoperiodyzmie u drzewiastych porod, Tr. i issl. polesn. promyszl. 10.
- G a r n e r W. a. A l l a r d H., 1920, Effect of the relative length of day and night and other factors of the environment on growth and reproduction in plants, Journ. Agric. Res. 18.
- G a r n e r W. a. A l l a r d H., 1923, Further studies in photoperiodism, Journ. Agric. Res. 23.
- G a r n e r W. a. A l l a r d H., 1931, Effect of abnormally long and short alternations of light and darkness on growth and development of plants, Journ. Agric. Res. 42.
- G u l i s a s z w i l i B. Z., 1954, Stadijnost w razwitiu drzewiastych porod, Uspiechy Sownemiennoj Biologii t. XXXVIII, z. 3/5.
- H e n k e l, O k n i n a, 1948, Sostojanie pokoja u rastienij kak proces obosoblenia protoplazmy kletok, Trudy Inst. Fizj. Rast. im. Timiriazewa, t. VI, wyp. 1.
- J a b ł o k o w A. S., 1952, Sielekcja drzewiastych porod s osnovami liesnego siemienowodstwa, Cz. I, Gienietika, Goslesbumizdat, Moskwa-Leningrad.
- K l e b s G., 1917, Ueber das Verhältniss von Wachstum und Ruhe bei den Pflanzen. Biol. Cbl. 32.
- K r a m e r O. J., 1936, Effect of variation in length of day on growth and dormancy of trees, Plant Physiology.
- K r a m e r P. J. 1937, Photoperiodic stimulation of growth by artificial light as a cause of winter killing. Plant Physiology.
- L e m a n W. M. 1950, O powiedieni siejancew duba pri nieprierywnym elektrieskom oswieszczeniu, Dokłady AN SSSR, t. IX, 7.
- L e m a n W. M. 1950, Ob uskorieinii razwitia siejancew niekatorych chwojnych porod pri nieprerywnom oswieszczeniu, Dokłady AN SSSR t. LXXI, 1.
- L e m a n W. M. 1950—1, Uskorieinnoje wyraszcziwanie sejancew drzewiastych pri pomoszczii elektrieskego swieta, Lesnoje Chozjastwo.
- M a l c z e w s k i W. P., 1946, Primienienie iskusstwiennego swieta dla uskorie-nia rosta i razwitia siejancew drzewiastych porod. Trudy Inst. Fizj. Rast. im. Timiriazewa AN SSSR t. III. w. 2.
- M e l c h e r s G. u. L a n g A., 1948, Physiologie der Blütenbildung (Ueber-sichtsbericht) Biol. Zentr. B. 67 H. 3/4.
- M i c z u r i n I., 1950, Dzieła Wybrane, PWRiL, Warszawa.
- M o s z k o w B. S., 1929—30, O fotoperiodyzmie u niekatorych drzewiastych porod, Trudy po prikladnej botanike, gienietike i sielekcji t. XXIII w. 2.
- M o s z k o w B. S., 1932, Fotoperiodizm drzewiastych porod i jego prakticzsko-je znaczenie. Trudy po prikl. bot. i siel. ser. Socjalisticheskoe rastieniewod-stwo nr 2.
- M o s z k o w B. S., 1936, Fotoperiodizm i morozoustojczivost mnogolietnich rastienij. Trudy po prikl. bot. gien. i siel. ser. III nr 6.

- M o s z k o w B. S., Fizjologiczna natura fotoperiodycznej reakcji liścia „Problemy rozwoju stadialnego roślin, Ser. Przedł. Post. Wiedzy Roln. z. 5.
- M o s z k o w B. S., 1953, Wyraszcziwanie rasietij na iskusstwiennom oswieszczeniu, Sielchoziz.
- P a p r z y c k i E. 1952—4, W sprawie rocznego przyrostu modrzewia, Las Polski.
- S a m y g i n G. A. 1946, Fotoperiodizm rastienij. Trudy Inst. Fizjol. Rast. im. Timiriazewa AN SSSR t. III w. 2.
- S i e r g i e j e w G. I., 1953, Wynasliwost rastienij, Gos. Izd. Sow. Nauka, Moskwa.
- S z c z e p o t i e w F. L., 1953, O fotoperiodycznym poslediejstwie u drowiesnych rastienij w swjazi z wozrastom wschodow, Dokł. AN SSSR t. LVI, 1.
- S z c z e p o t i e w F. L., 1947, Wlijanie kratkowniemennego diejstwa korotkogo dnia na rost i razwitiu obyknowiennego duba, j. w.
- S z c z e p o t i e w F. L., 1947, Nowyje dane o polożitielnom wlijanii korotkogo dnia na rost drowiesnych rastienij, Dokł. AN SSSR t. LVIII, 9.
- S z c z e p o t i e w F. L., 1948, Listopad i rest obyknowiennego duba w swjazi z kaczestwiennom rozlicznym oswieszczeni w usłowiach korotkogo dnia, Dokł. AN SSSR t. IX, 4.
- S z c z e p o t i e w F. L., 1950, Wlijanie rozlicznych uczastkow spektra sołnecznego oswieszczenia na rost i razwitiu gleditszii, Dokł. AN SSSR t. LXXIII.
- S z u l c G. B., 1949, Reakcii drowiesno-kustarnikowych porod na nieprierywnyj lietnij dien. Dokł. AN SSSR t. LXVI. 5.
- T u m a n o w I. I., 1947, Razwitiu issledowanij po fotoperiodizmu i ich sowremennoje sostojanie, Trudy Inst. Rizj. Rast. im. Timiriazewa AN SSSR t. V, w. 2.
- Ż e l a w s k i W., 1954, Wpływ fotoperiodyzmu na długość okresu wegetowania siewek modrzewia, Sylwan.
- Ż e l a w s k i W., 1954, Czynn timericzny i świetlny w okresie budzenia się pączków drzew na wiosnę, Sylwan.
- Ż e l a w s k i W., 1954, Czynn timericzny i świetlny w okresie spoczynkowym rośliny drzewiastej, Kosmos.