Wstępne badania anatomiczne procesu kształtowania się drewna późnego w „słoju rocznym” siewek modrzewia (*Larix europaea* D. C.) w związku z warunkami długości oświetlenia dziennego

*Preliminary anatomical investigations into the process of late wood
differentiation in Larch (*Larix europaea* D. C.) seedlings annual rings as
influenced by the length of day light*

B. MOLSKI i W. ŻELAWSKI

Badania reakcji fotoperiodycznej modrzewia, których wyniki opublikowano poprzednio (Żelawski 1956), wykazały istnienie dość ścisłej zależności pomiędzy długością dziennego oświetlenia a typem wytwarzających się elementów drewna w słoju przyrostowym. W pracy tej stwierdzono, że normalne komórki drewna późnego powstają tylko u roślin traktowanych krótkim dniem, natomiast pod nieprzerwanym oświetleniem, nawet po okresie kilkunastomiesięcznym nie wytwarza się wyraźny pierścień komórek drewna późnego, lecz wyłącznie niemal elementy cienkościennie, o stosunkowo dużym świetle, charakterystyczne dla drewna wczesnego.

Stwierdzenie tej zależności nie mogło oczywiście stanowić wystarczającej podstawy dla wniosków o charakterze ogólniejszym, tym bardziej że i w stosunku do innych, znanych już od dawna reakcji rośliny drzewiastej na długość dnia nie było dotąd bezpośrednich dowodów ich fotoperiodycznego charakteru. Dowodów takich mogły dostarczyć jedynie prace przeprowadzone przy zastosowaniu podobnych metod i kryteriów jak w doświadczeniach nad fotoperiodyczną reakcją roślin zielnych, np. badania efektu krótkiego dnia przedłużonego słabym światłem lub krótkotrwałym działaniem silnego światła w nocy. Jak wiadomo — u roślin reagujących fotoperiodycznie na krótki dzień działanie długotrwałego, słabego światła, albo krótkotrwałego silnego oświetlenia podczas okresu ciemności znosi efekt krótkich fotoperiodów. Zastosowanie takiego kryterium w doświadczeniu 1956 roku (Żelawski 1957) w stosunku do

reakcji merystemu wierzchołkowego i wstępowania roślin w stan spoczynku — dało wynik pozytywny, który pozwala doszukiwać się daleko idącej analogii pomiędzy fotoperiodyczną reakcją drzew i roślin zielnych.

Jeżeli chodzi jednak o wspomnianą na wstępie zależność — różnicowania drewna od długości dnia — to, wyłącznie na podstawie bezpośredniej obserwacji mikroskopowej nie można było dołączyć wniosków, czy zjawisko ma jakiś związek z fotoperiodyzmem, czy też jest procesem towarzyszącym reakcji fotoperiodycznej, ale związanym z rytmią dnia i nocy na jakiejś innej zasadzie. Aby odpowiedzieć na to pytanie, należało materiał z doświadczeń wazonowych, przeprowadzonych pod tym kątem widzenia, przebadать anatomicznie, wykonując jednocześnie pomiary grubości błon komórkowych i wielkości komórek. Stąd też praca niniejsza, bazując na materiale z 1956 roku, stanowi uzupełnienie i rozwinięcie poprzednich badań: chodziło w niej o wykazanie czy przedłużenie krótkiego dnia słabym światłem lub krótką przerwą silnego światła w nocy wywoła w działalności merystemu wtórnego taki sam efekt jak w merystemie wierzchołkowym, tzn. czy zniweluje ono wpływ krótkiego dnia. Gdyby w tych warunkach nie wytworzyło się drewno późne (podobnie jak nie ma reakcji stożka wzrostu), wówczas można by podejrzewać, że również reakcja kambium ma charakter zjawiska fotoperiodycznego lub związana jest bezpośrednio z reakcją fotoperiodyczną stożka wzrostu. Jeżeli natomiast wynik będzie przeciwny i drewno późne w tych warunkach wytworzy się mimo nieprzerwanego wzrostu pędu na wysokość, wówczas przyczyną odmiennego różnicowania się drewna przy krótkim dniu i przy nieprzerwanym oświetleniu trzeba będzie szukać w innych reakcjach towarzyszących rytmie dnia i nocy.

Ryc. 1. Siewka modrzewia (*Larix europaea* DC) — liniami zaznaczono strefę pobierania skrawków do badań anatomicznych

METODA BADAŃ

Szczegółów metodyki doświadczeń wazonowych, z których materiał posłużył do niniejszej pracy, nie będziemy podawać, ponieważ uczyniono to dokładnie w poprzedniej publikacji (Żelawski 1957). Przypomnieć

Ryc. 2a. Przekroje siewek modrzewia (*Larix europaea* D. C.) traktowanych w okresie oddziaływania foteriodycznego — dwunastogodzinnym dniem (światło naturalne uzupełnione światłem elektrycznym) i dwunastogodzinną nocą uzyskaną przez gaszenie światła

Ryc. 2b. Przekrój siewki modrzewia (*Larix europaea* D. C.) traktowanej w okresie oddziaływania foteriodycznego — dwunastogodzinnym dniem (światło naturalne uzupełnione światłem elektrycznym), noc przez zasłanianie skrzynką z czarnego papieru

jedynie należy, że nasiona modrzewia i siewki wzięte jako kontrola z natury, pochodziły z terenu lasów doświadczalnych SGGW w Rogowie. Doświadczenie przeprowadzono w wazonach glinianych na glebie leśnej, próchniczno-piaszczystej, w szklarni, ze sztucznym, żarowym oświetleniem, dającym intensywność do 1300 luksów, co razem ze światłem naturalnym stycznia, lutego i marca czyniło od 3—4 tysięcy luksów do 8—10

Ryc. 2c Przekrój siewki modrzewia (*Larix europaea* D. C.) traktowanej w okresie oddziaływania fotoperiodycznego — dwunastogodzinnym dniem (wyłącznie światło elektryczne 1200—1300 luks.) noc przez zasłanianie skrzynką z czarnego papieru.

tysięcy luksów (zależnie od pogody). Warunki krótkiego dnia uzyskiwano bądź przez gaszenie światła w nocy, bądź przez przykrywanie roślin skrzynkami obitymi czarnym papierem. Światło niskiej intensywności w nocy uzyskiwano przez przykrywanie roślin skrzynkami obitymi białym papierem, dobranym w taki sposób, aby ze świecących się bez przerwy lamp przenikało do roślin tylko 10 lub 70 luksów (zależnie od kombinacji). Temperatura w szklarni wynosiła przeciętnie 22°C; wilgotność powietrza od 70 do 80%; wilgotność gleby utrzymywano na poziomie około 50% pojemności wodnej.

W pierwszym okresie doświadczenia wszystkie rośliny rosły pod nieprzerwanym oświetleniem. Po tym czterotygodniowym okresie „pędzenia” zróżnicowano warunki oświetlenia według schematu kombinacji, zamieszczonego poniżej. Rośliny przeznaczone do badań anatomicznych, po zakończeniu oddziaływania fotoperiodycznego, tzn. po wykształceniu pączka szczytowego u roślin kontrolnych (na krótkim dniu), pozostawiono jeszcze na okres sześciu tygodni pod nieprzerwanym oświetleniem, aby spowodować zainicjowanie tworzenia się nowego słoja drewna wczesnego,

przez co wpływ warunków poprzedniego okresu powinien na przekroju poprzecznym drewna ujawnić się bardziej kontrastowo. Trzynastotygodniowe siewki modrzewia europejskiego, które były przedmiotem naszych badań, miały zatem trzy strefy drewna. Pierwsza z nich odpowiada czterotygodniowemu okresowi wzrostu pod nieprzerwanym oświetleniem, dru-

Ryc. 3. Przekrój siewki modrzewia (*Larix europaea* D. C.) traktowanej w okresie oddziaływania fotoperiodycznego — dwunastogodzinnym dniem (światło naturalne uzupełnione światłem elektrycznym) w nocy słabe światło (10 luks.) pod skrzynką z białego papieru

ga — trzytygodniowemu okresowi oddziaływania fotoperiodycznego, a trzecia odzwierciedlała późniejszy wzrost na grubość w ciągu sześciu tygodni przebywania roślin w warunkach nieprzerwanego oświetlenia.

Spśród dziewięciu opisanych w cytowanej pracy kombinacji doświadczenia w badaniach mikroskopowych uwzględniono następujące:

1. Dwunastogodzinny dzień (światło naturalne, uzupełnione światłem żarówek o mocy 300 Watt), noc przez gaszenie światła (kd).
2. Dwunastogodzinny dzień (światło naturalne + elektryczne), noc przez zasłanianie skrzynką z czarnego papieru (kd—d).
3. Dwunastogodzinny dzień (wyłącznie światło elektryczne o natężeniu 1200—1300 luksów), noc przez zasłanianie skrzynką z czarnego papieru (kd—n).
4. Dwunastogodzinny dzień (światło naturalne uzupełnione światłem żarowym), w nocy słabe światło (10 luksów) pod skrzynką z białego papieru (kd—d + 10 l).
5. Dwunastogodzinny dzień (wyłącznie światło żarowe, jak w komb. 3), w nocy słabe światło (10 luksów) pod skrzynką z białego papieru (kd—n + 10 l).
6. Nieprzerwane oświetlenie przez cały czas trwania doświadczenia

(w dzień światło naturalne uzupełnione światłem elektrycznym, w nocy samo światło sztuczne o natężeniu 1200—1300 luksów) (n. o.).

Ponadto przebadano również materiał z innych kombinacji poprzedniej pracy — krótki, dwunastogodzinny dzień na sztucznym świetle z pięciominutową przerwą okresu ciemności w piątej godzinie nocy ($kd-n + 5 \text{ min.}$) oraz dwie kombinacje, przy których światło dodatkowe miało nie 10, lecz 70 luksów ($kd-d+70 \text{ l.}$, $kd-n+70 \text{ l.}$). Oprócz tego jako dodatkową kontrolę wzięto jeszcze jednoroczne siewki z warunków naturalnych, wyhodowane na szkółce lasów doświadczalnych SGGW w Rogowie.

Ryc. 4. Przekrój siewki modrzewia (*Larix europaea* D. C.) traktowanej w okresie oddziaływania fotoperiodycznego — dwunastogodzinnym dniem (wyłącznie światło elektryczne 1200—1300 luks.) w nocy słabe światło elektryczne (10 luks.) pod skrzynką z białego papieru

W kombinacjach przy oświetleniu dodatkowym 70 luksów wynik bezpośredniej obserwacji mikroskopowej był podobny, a nawet jeszcze bardziej wyraźny jak przy 10 luksach, przeto w tych wariantach ograniczyliśmy się jedynie do wykonania mikrofotografii rezygnując ze szczegółowych pomiarów.

Badania anatomiczne przeprowadzono na przekrojach poprzecznych, gdyż jedynie te wykazały największe zróżnicowanie w budowie drewna

siewek, przejawiające się w różnych grubościach błon komórkowych cewek podłużnych. Przekroje styczne i podłużne z natury rzeczy fragmentaryczne nie mogły wykazać całościowo różnic w budowie drewna w zależności od zmiennych warunków oddziaływania fotoperiodycznego i dlatego badań na tych przekrojach nie prowadzono.

Ryc. 5. Przekrój siewki modrzewia (*Larix europaea* D. C.) traktowanej w okresie oddziaływania fotoperiodycznego — dwunastogodzinnym dniem (światło elektryczne 1200—1300 luks.), pięciominutowa przerwa okresu ciemności w piątej godzinie nocy

Skrawki pozyskiwano z siewek na wysokości strefy przejściowej pomiędzy kolankiem podłścieniowym a lodygą siewki — 0,5 cm powyżej i poniżej liścieni (ryc. 1). Miejsce to uznano za najbardziej porównywalne dla wszystkich siewek i reprezentujące wszystkie zmiany, jakie zaszły w budowie drewna wtórnego od początku wzrostu roślin. Partie wyższe lodygi mogłyby tego warunku nie spełniać. W partiach niższych natomiast, stanowiących już strefę przejściową między częścią nadziemną a korzeniem, trudno byłoby określić jakiś porównywalny dla wszystkich siewek poziom pobierania przekrojów.

Najbardziej przydatnymi barwnikami do tego typu badań okazały się floroglucyna z kwasem solnym oraz chlorek cynku z jodem.

Badania anatomiczne polegały w głównej mierze na pomiarach wielkości komórek oraz grubości błon komórkowych na nietrwałych preparatach barwionych floroglucyną z HCl. Aby uzyskać wyniki porównywalne, mierzono zawsze w komórce odległość od jednej blaszki środkowej stycznej do drugiej blaszki środkowej stycznej, posuwając się po linii ciągłej, promienistej od rdzenia ku kambium. Zwracano uwagę, by na ciągu tych komórek nie znajdował się przewód żywiczny. Pomiar ścianek stycznych (grubość błon) uzyskiwano przez zmierzenie światła komórki i odejmowanie tej liczby od całkowitej wielkości komórki. Pomiar ścianek

stycznych ma tę zaletę, że eliminuje różnice grubości błon zniekształconych jamkami, które leżą na ściankach promienistych.

Pomiary wykonywano bezpośrednio podziałką mikrometryczną mierząc preparat powiększony $1220\times$ (obiektyw PZO $100\times$ i okular PZO $15\times$). Powiększenie to daje obraz komórek i błon komórkowych na tyle duży, że można uchwycić różnice grubości rzędu około $0,5\mu$, gdyż 1 odstęp podziałki odpowiada w tych warunkach $0,8\mu$.

Materiał uzyskany z pomiarów przedstawiał się zatem w postaci szeregów ułamków, których licznik charakteryzował wielkość komórki, a mianownik grubość podwójnej błony komórkowej każdej kolejnej cewki, znajdujące się na danym promieniu, np.:

rdzeń	16/3	15/3	18/4	13/4	21/3	19/4	16/6	17/7	14/8	12/7	19/6	17/7	14/9
	strefa I drewno wczesne						strefa II drewno późne						
	21/4	19/3	20/4	17/5	17/5	18/4	14/3	miazga					
	strefa III drewno wczesne drugiego cyklu												

Z każdej kombinacji doświadczenia wzięto do szczegółowych pomiarów cztery rośliny. Na każdej siewce przebadano szereg przekrojów, a na czterech z nich pomierzono po dwa ciągi komórek od rdzenia do miazgi, wzdłuż dwóch promieni. Łącznie zatem dla każdej kombinacji dysponowaliśmy 32 szeregami cyfr i każdy z tych szeregów potraktowaliśmy jako oddzielne powtórzenie.

Ryc. 6. Przekrój siewki modrzewia (*Larix europaea* D. C.) wyrosłej w warunkach nieprzerwanego oświetlenia w ciągu całej doby przez cały okres wegetacji

Kwalifikację komórek do strefy drewna wczesnego i późnego przeprowadzaliśmy w oparciu o liczby podane w pracy Budkiewicza (1956). Z badań tego autora, przeprowadzonych na różnych gatunkach modrzewi, wynika, że grubość błon komórkowych w drewnie wczesnym waha się od 2 do 4μ , a w drewnie późnym sięga 6μ . Graniczna wartość 4μ (w naszych warunkach odpowiada temu 5 kresek okularowej podziałki mikrometrycznej) stanowiła podstawę dla wyróżnienia poszczególnych stref (por. wyżej przytoczony przykład).

Uzyskany materiał cyfrowy opracowano następnie statystycznie w celu scharakteryzowania elementów drewna w trzech wyróżniających się na przekrojach strefach. Z powodu jednak stosunkowo dużej zmienności, pod względem ilości warstw komórek w poszczególnych strefach, wyłoniły się duże trudności przy ustaleniu właściwej metody opracowania materiału. Wobec braku prób pośrednich, pobieranych w czasie trwania doświadczenia, okazało się niemożliwe prześledzenie — na podstawie stanu końcowego — dynamiki samego procesu, ponieważ na przekrojach z poszczególnych roślin bardzo różna ilość komórek kwalifikowała się do danej strefy. Wobec tych trudności podstawową analizę zmienności wykonano tylko dla dwóch sąsiadujących ze sobą komórek w każdym ciągu pomiarów i w każdej strefie. Materiał do obliczeń zestawiono więc biorąc dla charakterystyki drewna wczesnego pierwszego cyklu zawsze drugą i trzecią komórkę od rdzenia, dla charakterystyki drewna późnego dwie komórki środkowe całego szeregu, a dla charakterystyki drewna wczesnego następnego cyklu wzrostowego dwie przedostatnie komórki przed kambium (por. wyżej przytoczony przykład).

Takie ujęcie nie może oczywiście zobrazować całej strefy, ale za to pozwala z dużym prawdopodobieństwem przewidywać, że wybrane w ten

Ryc. 7. Przekrój siewki modrzewia (*Larix europaea* D. C.) wyrosłej w warunkach naturalnych w szkółce lasów doświadczalnych w Rogowie

sposób komórki rzeczywiście należą do danej strefy; wzięcie do obliczeń większych ilości komórek (na przykład czterech) w wielu szeregach nie spełniałoby tego warunku i taka charakterystyka, choć oparta na większej ilości cyfr, w rzeczywistości gorzej obrazowałaby istniejącą prawidłowość.

Dla strefy drewna późnego wykonano ponadto obliczenia dla grubości błon komórkowych czterech sąsiednich warstw środkowych ciągu, używając w ten sposób nieco pełniejszą charakterystykę tej najbardziej interesującej nas strefy komórek. W tym przypadku było to o tyle uzasadnione, że cztery środkowe komórki szeregu niemal we wszystkich przypadkach leżały w strefie drewna będącej przedmiotem dociekań.

Zdjęcia preparatów z poszczególnych kombinacji wykonano na skrawkach barwionych floroglucyną + HCl.

WYNIKI BADAŃ

Bezpośrednie obserwacje mikroskopowe potwierdziły wyniki dawniejszych badań co do zależności kształtowania się słoja przyrostowego drewna od rytmiki dnia i nocy. Wyniki badań przedstawione na zdjęciach (ryc. 2—8) i na wykresach (ryc. 9—11) oraz w tabelach (1 i 5) wskazują, że o ile we wszystkich trzech kombinacjach, w których po okresie nieprzerwanego oświetlenia następowało trzecztygodniowe oddziaływanie krótkiego dnia, wytworzył się pierścień typowego drewna późnego, o tyle u roślin hodowanych pod nieprzerwanym oświetleniem przez cały czas powstawały wyłącznie elementy drewna wczesnego — cienkościenne i nieco większe.

Wstępne obserwacje mikroskopowe, o których doniesiono w poprzedniej pracy (Żelawski 1957), nie dały jednakże wyraźnego obrazu u roślin traktowanych krótkim dniem przedłużonym słabym światłem, jakkolwiek już wtedy wydawało się, że również i w tych kombinacjach (kd-d+10 l, kd-n+10 l, kd-d+70 l i kd-n+70 l, a także kd-n+5 min.) powstaje drewno późne, podobnie jak przy krótkim dniu. Nasunęło się wobec tego wówczas przypuszczenie, że zjawisko nie jest bezpośrednio związane z reakcją fotoperiodyczną pędu wegetatywnego rośliny.

Obecnie wyniki badań pozwalają omawiane zagadnienie ująć w konkretne liczby, których analiza potwierdza dawniejsze przypuszczenia. W tabeli 1 zestawiono podstawowe wyniki obliczeń wykonanych dla wszystkich ośmiu kombinacji (łącznie z siewkami z natury)*. W tabelach

* Ponieważ w jednym z wariantów doświadczenia (kd—n+5 min.) jak również u siewek wziętych z natury nie było trzeciej strefy przyrostowej drewna (gdyż po wytworzeniu słoja nie były one traktowane nieprzerwanym oświetleniem jak rośliny pozostałych kombinacji), przeto dla całości materiału, zawierającego również i te

Tabela 1

Średnia grubość błon komórkowych, wielkość komórek, ilość warstw cewek i udział drewna późnego w poszczególnych kombinacjach

Kombinacje		kd		kdd		kdn		kdd + 10 l		kdn + 10 l		kdn + 5 min		no		z natury		tp _r
Średnie arytmetyczne																		
Średnia grubość błon komórkowych dwóch sąsiednich cewek w poszczególnych strefach (32 powtórzenia) w mikronach	I	2,3	2,4	2,7	2,8	1,9	2,2	2,7	2,8	2,7	3,0	2,6	2,8	3,0	3,0	3,3	3,4	0,3
	II	5,6	5,6	5,7	5,6	5,3	5,4	4,6	4,7	5,3	5,4	4,2	3,9	3,3	3,3	6,0	6,0	
	III	2,9	2,6	3,3	3,2	3,4	3,4	3,7	3,5	4,2	4,2	—	—	3,3	3,2	—	—	
Średnia wielkość dwóch sąsiednich komórek w poszczególnych strefach (32 powtórzenia) w mikronach	I	12,3	12,2	13,8	13,8	14,2	13,7	13,2	13,4	13,3	13,2	12,2	12,6	13,0	13,2	13,7	13,9	1,2
	II	11,0	11,5	12,1	11,8	12,2	12,4	12,9	13,0	12,6	12,9	12,6	13,1	12,7	13,2	12,7	12,6	
	III	12,2	12,3	13,7	13,8	13,9	13,6	14,2	14,1	13,7	13,8	—	—	14,5	13,9	—	—	
Średnia grubość błon komórkowych II strefy, obliczona z 4 warstw cewek (128 powtórzeń) w mikronach		5,4		5,5		5,4		4,6		5,3		4,0		3,3		6,0		0,22
Całkowita ilość warstw komórek drewna (średnia z 32 powtórzeń)		17		20		19		20		19		—		23		—		
Udział procentowy warstw komórek drewna późnego		37%		37%		40%		30%		46%		—		0%		—		

2—6 podano wyniki obliczeń wykonanych dla sześciu kompletnych kombinacji, które są zasadniczo zbieżne z pierwszymi.

Z analizy cyfr zestawionych w tabeli 1 widać, że wielkość komórek i grubość ścian komórkowych zarówno w strefie drewna wczesnego, jak i późnego jest niemal taka sama w naturze i w warunkach doświadczenia; dzięki temu wyniki doświadczeń wazonowych można uznać za miarodajne dla wyciągania wniosków.

U roślin hodowanych pod nieprzerwanym oświetleniem komórki we wszystkich trzech strefach są niemal jednakowe i mają wyraźny charakter elementów drewna wczesnego, są cienkościenne i nieco większe. U roślin, które po czterotygodniowym okresie wzrostu pod nieprzerwanym

Ryc. 8. Przekroje siewek modrzewia (*Larix europaea* D. C.) traktowanych w okresie oddziaływania fotoperiodycznego

a) dwunastogodzinnym dniem (oświetlenie naturalne uzupełnione światłem elektrycznym) w nocy słabe światło (70 luks.) pod skrzynką z białego papieru; b) dwunastogodzinnym dniem (wyłącznie światło elektryczne (1200—1300 luks.) w nocy słabe światło (70 luks.) pod skrzynką z białego papieru

oświetleniem zostały potraktowane krótkim dniem, wytworzyły się typowe elementy drewna późnego, we wszystkich trzech kombinacjach, z krótkim fotoperiodem.

W kombinacji z krótkim dniem (dziennym), przedłużonym słabym

niekompletne próby, wykonano tylko ogólną analizę zmienności (bez rozbicia obiektowej). Szczegółową analizę wykonano jedynie dla pomiarów grubości błon komórkowych z sześciu kombinacji, zawierających wszystkie trzy strefy (lub ich odpowiedniki).

światłem — 10 luksów, wytworzyły się również komórki o grubszych ściankach, przekraczających graniczną wartość 4μ , chociaż cewki nie osiągnęły tutaj wszędzie takich wymiarów jak przy krótkim dniu. Bardziej typowy obraz, całkowicie zbliżony do kombinacji z krótkim dniem, osiągnięto w następnym wariancie, przy zastosowaniu słabego światła w dzień (10 luksów) i fotoperiodzie nocnym, wyłącznie na sztucznym świetle (kd-n + 10 l). W kombinacji kd-n + 5 min. (pięciominutowa przerwa okresu ciemności w piątej godzinie nocy) obserwowano się w II strefie również pewne zgrubienie ścian komórkowych, aczkolwiek mniej wyraźne niż w poprzednich kombinacjach. Przy świetle dodatkowym 70 luksów — jak widać na mikrofotografiach — wyróżniał się również dobrze słój komórek drewna późnego.

Różnice między średnimi arytmetycznymi grubości błon komórkowych poszczególnych kombinacji i kombinacji pod nieprzerwanym oświetleniem, a także pomiędzy strefą pierwszą i drugą wszystkich kombinacji, w których rośliny były poddawane oddziaływaniu fotoperiodycznemu, należy uznać za udowodnione statystycznie.

Ryc. 9. Diagram obrazujący średnią grubość błon komórkowych (w μ) dwóch sąsiednich komórek ze strefy drewna wczesnego (I), późnego (II) i wczesnego następnego cyklu wzrostowego (III), w doświadczeniu oraz w siewkach kontrolnych pod nieprzerwanym oświetleniem i w warunkach naturalnych

Wielkość komórek w poszczególnych strefach wahała się dość znacznie i na podstawie samych obserwacji pod mikroskopem wydawało się, że pod tym względem nie widać u tak młodych roślin jakiegś wyraźniejszej prawidłowości. Średnie arytmetyczne wielkości komórek zestawione w tabeli 1 i na wykresie 10 wskazują jednak na pewną tendencję zmniejszania się wymiarów komórek w strefie drewna późnego, jakkolwiek nie

Tabela 2
Analiza zmienności grubości błon komórkowych wykonana dla sześciu kombinacji

Nazwa zmienności	Suma kwadratów odchyleń	Liczba stopni swobody	Przeciętna zmienność s	F_{emp} s/s_0	$F_{teor.}$	Różnice istotna (+) nieistotna (-)
Całkowita	2906*	1151				
Ogółem obiektowa	2340	17				
Rozbicie obiektowej Kombinacji	144	5	s_1 28,8	57,6	2,21	+
Strefy drewna	1745	2	s_2 872,0	1744,0	2,99	+
Sąsiedztwa komórek	0	1	s_3 0,0	0,0		-
Współdz. komb. $\times$ strefy	445	10	s_4 44,5	89,0	1,83	+
Współdz. komb. $\times$ sąsiedztwo	1	5	s_5 0,2			-
Współdz. strefy $\times$ sąsiedztwo	4	2	s_6 2,0	4,0	2,99	+
Współdz. strefy $\times$ komb. $\times$ sąsiedztwo	1	10	s_7 0,1			-
Błąd	566	1116	s_8 0,5			

* Obliczenia wykonano w liczbach całkowitych uzyskanych z pomiarów podziałką mikrometryczną; jedynie arytmetyczne zestawione w tabelach 1, 5 i 6 oraz przedział ufności przeliczono na mikrony (mnożnik 0,8).

jest to cecha tak wyraźna jak grubość ścian. Różnice wielkości komórek drewna późnego i wczesnego zwykle zaledwie sięgają wartości przedziału ufności i wskutek tego nie można ich uważać za całkowicie dowiedzione.

Średnia grubość ścian komórkowych drewna II strefy, obliczona z czterech środkowych warstw cewek, wykazuje prawie identyczne wielkości, jak przy obliczeniach opartych na dwóch komórkach. Średnie arytmetyczne poszczególnych kombinacji różnią się od średnich z odpowiedniej strefy roślin spod nieprzerwanego oświetlenia o wartość przekraczającą znacznie przedział ufności i w związku z tym różnice te są istotne. Ponadto wynik obliczenia opartego na czterech komórkach stanowi kon-

Ryc. 10. Diagram obrazujący średnią wielkość (wμ) dwóch sąsiednich komórek ze strefy drewna wczesnego (I), późnego (II) i wczesnego następnego cyklu wzrostowego (III), w doświadczeniu oraz u siewek kontrolnych pod nieprzerwanym oświetleniem i w warunkach naturalnych

trolę obliczeń poprzednich: uzasadnia on poprawność podstawowej metody zastosowanej z konieczności, świadcząc jednocześnie o tym, że sposób doboru elementów dla charakterystyki stref jest dostatecznie ścisły i obiektywny.

Następne dane zawarte w omawianej tabeli charakteryzują udział procentowy warstw komórek zakwalifikowanych na podstawie kryterium grubości błony do strefy drewna późnego. Udział ten we wszystkich kombinacjach (z wyjątkiem oczywiście nieprzerwanego oświetlenia) wynosi

od 30 do 46 % w stosunku do całkowitej ilości warstw drewna. Jest on najmniejszy w kombinacji kd-d + 10 l i największy w kombinacji kd-n + 10 l, świadcząc o pewnych, nie wyjaśnionych na razie nieprawidłowościach procesu grubienia błon komórkowych przy słabym świetle w porównaniu z warunkami normalnego krótkiego dnia, gdzie we wszystkich trzech wariantach procent drewna późnego był jednakowy.

Analiza zmienności, wykonana dla sześciu kombinacji doświadczenia zawierających wszystkie trzy strefy drewna wytworzone w tym samym czasie, obejmowała również rozbieżności zmienności obiektowej, według schematu uwidocznionego w tabeli 2. Przy pomocy testu Senedecora ustalono, że istotne różnice występują między kombinacjami, między strefami, we współdziałaniu kombinacji i stref oraz stref i sąsiedztwa komórek. Obliczone przedziały ufności dla poszczególnych zmienności podano w kolejnych tabelach 3, 4, 5 i 6.

Tabela 3

Porównanie różnic średnich arytmetycznych grubości błon komórkowych (6 kombinacji), różnice i przedział ufności w jednostkach podziałki mikrometrycznej

	kd	kd-d	kd-n	kd-d+10l	kd-n+10l	no
kd		- 0,36	- 0,03	- 0,13	- 0,65	+ 0,51
kd-d			+ 0,33	+ 0,23	- 0,29	+ 0,87
kd-n				- 0,10	- 0,62	+ 0,54
kd-d 10 l					- 0,52	+ 0,64
kd-n 10 l						+ 0,15
no						

$$t_{p_{r(komb.)}} = 0,14$$

Tabela 3, w której zestawiono różnice średnich arytmetycznych wszystkich komórek wziętych do obliczeń z danej kombinacji, dowodzi, że kombinacje różnią się prawie we wszystkich wypadkach istotnie, przy czym najbardziej odbiega od pozostałych kombinacja n. o.; jest to zrozumiałe, ponieważ tutaj wcale nie wytworzyło się drewno późne.

Tabela 4 zawiera różnice średnich arytmetycznych z poszczególnych stref i również wskazuje, że różnice te są wszędzie statystycznie uodwodnione; największe różnice stwierdza się tutaj pomiędzy strefą pierwszą i drugą, oraz drugą i trzecią.

Tabela 4

Porównanie różnic średnich arytmetycznych grubości błon komórkowych dla poszczególnych stref (różnice i przedziały ufności w jednostkach podziałki mikrometrycznej)

	I	II	III
I		- 2,95	- 0,94
II			+ 2,01
III	$t_{p_r}(\text{stref.}) = 0,10$		

blizu rdzenia jest największa. Ta duża stosunkowo zmienność komórek w I strefie tłumaczy również częściowo dość znaczne różnice pomiędzy średnimi grubościami ścian komórkowych w I strefie, zestawione w tabeli 5. Konieczność doboru dwóch komórek (z drugiej i trzeciej warstwy od rdzenia) spowodowała tutaj największą przypadkowość w uzyskanych wynikach.

Na podstawie przedstawionych wyżej rezultatów badań daje się wysnuć wniosek, że słabe światło w nocy (lub krótka przerwa ciemności działaniem silnego światła) nie ma istotnego znaczenia dla zmiany typu wytwarzających się komórek drewna, jaka zachodzi normalnie pod działaniem krótkiego dnia. Stwierdzono pewne różnice ilościowe w porównaniu z kontrolnymi roślinami, traktowanymi krótkim dniem, jednakże

W liczbach tabeli 5 znajduje się potwierdzenie wyników analizy wykonanej dla wszystkich ośmiu kombinacji. Widać tu, że we wszystkich kombinacjach (z wyjątkiem n.o.) wytworzyły się elementy drewna późnego, przy czym podobnie jak poprzednio odbiega nieco od charakteru ogólnego średnia arytmetyczna kombinacji kd-d + 10 l; jednak i w tej kombinacji komórki II strefy mają niewątpliwie charakter drewna późnego.

Współdziałanie stref i sąsiedztwa okazało się istotne pomiędzy warstwą wewnętrzną i sąsiadującą z nią warstwą bardziej zewnętrzną komórek I strefy drewna wczesnego. Jest to zrozumiałe, ponieważ zmienność komórek w po-

wykazano jednocześnie, że elementy drewna późnego powstają w tych warunkach, czyli że wobec tego zjawisko nie ma charakteru reakcji fotoperiodycznej. Wyjaśnienia przyczyn zależności typu różnicujących się komórek drewna od rytmiki dnia i nocy należy zatem szukać gdzie indziej, być może niekoniecznie bezpośrednio w reakcjach świetlnych rośliny.

Tabela 5

Współdziałanie kombinacji ze strefami (grubości błon komórkowych); średnie arytmetyczne i przedział ufności przeliczone na mikrony

komb. strefy	kd	kd—d	kd—n	kdd+10 l	kdn+10 l	no
I	2,4	2,7	2,1	2,7	2,8	3,0
II	5,6	5,6	5,4	4,7	5,4	3,3
III	2,7	3,2	3,4	3,6	4,2	3,3

Ryc. 11. Diagram obrazujący grubość błon komórkowych (w μ) czterech sąsiadujących ze sobą komórek z pogranicza dwóch słoju drewna (I), oraz w strefie przejściowej między drewnem wczesnym i późnym (II). Linia przerywaną zaznaczono graniczną grubość ścian komórkowych wczesnych i późnych

W zakończeniu należy wspomnieć o niektórych drobniejszych spostrzeżeniach, które się nasunęły w toku naszej pracy, a które mogą w przyszłości stanowić punkt wyjścia do dalszych badań.

Zaobserwowaliśmy interesujące zjawisko, że przewody żywiczne powstają w większej ilości u siewek traktowanych skróconym fotoperiodem, zawsze w początkach strefy drewna wczesnego następnego cyklu; u siewek hodowanych przez cały czas pod nieprzerwanym oświetleniem nie obserwuje się tak dużej ilości przewodów żywicznych. Nie można na razie wyjaśnić tego faktu.

Tabela 6

Współdziałanie stref i sąsiedztwa (grubość błon komórkowych); średnie arytmetyczne i przedział ufności przeliczone na mikrony

strefy sąsiedztwo	I	II	III
a	2,58	4,98	3,42
b	2,69	5,01	3,34

$$t_{p_r} (\text{stref.} \times \text{sąsiedz.}) = 0,11$$

Charakterystykę ilościową. Biorąc za podstawę graniczną grubość błon komórkowych drewna wczesnego i późnego — 4μ — obliczono średnie arytmetyczne czterech komórek leżących w strefie przejściowej pomiędzy drewnem „wiosennym” i „letnim” oraz na granicy dwóch słoju. Wyniki przedstawiono na wykresie 11, z którego wynika wyraźnie, że przejście to u roślin z doświadczenia jest rzeczywiście znacznie bardziej raptowne, niż w naturze. W przeciwieństwie do tego przejście pomiędzy drewnem późnym a drewnem wczesnym następnego cyklu, chociaż również dosyć nagłe, jest jednak nieco łagodniejsze niż w naturze, gdzie zarysowuje się ono bardzo ostro. Fakty te wskazują na dość nagłą reakcję i dużą stosunkowo podatność merystemu wtórnego na zmianę warunków rytmiki dnia i nocy.

Materiał przedstawiony w niniejszej pracy nie pozwalał na prześledzenie dynamiki kształtowania się słoja drewna w zależności od warunków doświadczenia. Niemniej jednak różnice średnich arytmetycznych ilości warstw komórek poszczególnych kombinacji (tabela 1) pozwalają przypuszczać, że tempo wytwarzania elementów drewna w warunkach krótkiego dnia jest mniejsze niż pod nieprzerwanym oświetleniem. Wyjaśnienie tej kwestii pozwoli wnikać głębiej w istotę przyczyn interesującej nas zależności.

Interesujące jest również, że przejście między drewnem wczesnym i późnym w doświadczeniach, gdzie po okresie wzrostu pod nieprzerwanym oświetleniem następowała nagła zmiana oddziaływania fotoperiodycznego, jest znacznie bardziej ostre niż w naturze. Spostrzeżenie to podano już w pierwszej publikacji (Żelawski 1956), ale obecne badania pozwoliły na jego dokładniejszą cha-

WNIOSKI

1. Pomiary grubości błon komórkowych i wielkości komórek na przekroju poprzecznym potwierdziły liczbowo spostrzeżenia zawarte w poprzednich publikacjach. U siewek modrzewia rosnących pod nieprzerwanym oświetleniem nie tworzą się elementy drewna późnego, lecz wyłącznie cewki typu drewna wczesnego. Natomiast u roślin poddawanych okresowo oddziaływaniu fotoperiodycznemu krótkiego dnia powstaje wyraźny słój komórek, które wymiarami kwalifikują się do strefy drewna późnego.

2. Ponieważ w kombinacjach z przedłużonym dniem ($kd-d + 10 l$, $kd-n + 10 l$, $kd-d + 70 l$, $kd-n + 70 l$), w których — jak wiadomo z poprzedniej pracy — merystem wierzchołkowy nie daje reakcji fotoperiodycznej, obserwuje się również zgrubienie ścian komórkowych drewna, przeto nie ma podstaw do uznania zjawiska kształtowania się słoja drewna późnego pod wpływem krótkich dni za następstwo fotoperiodycznej reakcji wierzchołka pędu. Skoro we wspomnianych wyżej kombinacjach reakcja miazgi na oddziaływanie fotoperiodyczne była dodatnia (podobnie jak przy krótkim dniu), zatem zmiana typu działalności kambium najprawdopodobniej towarzyszy zmianie rytmiki dnia i nocy, ale z reakcją fotoperiodyczną wierzchołka wzrostu nie jest bezpośrednio związana.

3. Reakcja kambium na zmianę stosunków fotoperiodycznych jest bardziej raptowna niż reakcja wzrostowa pędu szczytowego, co również wskazuje na odmienny charakter obu tych zjawisk.

*Zakład Botaniki i Zakład Fizjologii Roślin SGGW
w Warszawie*

(Wpłynęło dn. 14.6.1957r.)

SUMMARY

As reported in previous publications (Żelawski 1956, 1957), it has been ascertained that the differentiation of late wood elements in Larch seedlings annual rings is very much dependant upon the day light length. It is clear that short days are associated with late wood element differentiation, whereas continuous illumination can be correlated only with the development of early wood elements.

The object of this work was to determine wheather the above mentioned phenomena could be regarded as a photoperiodic reaction of the vegetative shoot or wheather the differentiation process, in spite of the apparent correlation with day length merely seems to follow day and night rythms without actually having anything to do with photoperiodism.

For the explanation of this question, green house grown plant material, from plants which had been exposed to a lengthened day-light period by the use of additional low-intensity light, was studied microscopically. Measurements of cell wall thicknesses and tracheid diameters were taken. Results, gathered in the tables, indicate that there is no direct connection, between process of late wood differentiation and the photoperiodic reaction of the growing-point meristem; plants maintained on short day periods lengthened with low-intensity light, also have typical late wood element differentiation, even though this type of treatment eliminates the influence of a short day upon the behaviour of the growing point (Żelawski 1957).

It is probably that the alternation in the type of woods elements which follows so directly upon a change in the photoperiod is not immediately connected with the reaction of the growing-point, but depends on some other factor which changes at the same time with the changing day and night rhythm.

LITERATURA

- Budkiewicz J. W., 1956, Anatomiczeskoje strojenije drowiesiny widow *Larix* w swiazi z ich sistematikoj, Bot. Żurn. 41, (1): 64—80.
- Żelawski W., 1956, Badania rocznej rytmiki rozwojowej rośliny drzewiastej ze szczególnym uwzględnieniem reakcji fotoperiodycznej siewek modrzewia (*Larix europaea* D. C.), Acta Soc. Bot. Pol. 25 (2): 245—284.
- Żelawski W., 1957, Dalsze badania reakcji fotoperiodycznej siewek modrzewia (*Larix europaea* D. C.), Acta Soc. Bot. Pol. 26 (1): 79—103.