Badania nad fotoperiodyzmem pachnotki (*Perilla ocimoides* L.)

II. Zmiany morfologiczne roślin pod wpływem przedłużania nocy

Studies on photoperiodism in Perilla ocimoides L.

Part II. Morphological response of plants to prolonged night

T. KRZYWACKA i T. RYLSKA

Warunki środowiska mają wielki wpływ na wzrost i rozwój roślin. Wiemy dobrze, że zależnie od warunków glebowych, temperatury, oświetlenia ta sama roślina będzie miała lub duża, zakwitnie skąpo albo obficie, wcześniej albo później. Wykorzystujemy to w praktyce rolniczej stwarzając sztucznie warunki dla jak najlepszego rozwoju rośliny. Cechy morfologiczne rośliny dużo trudniej ulegają modyfikacjom, co tłumaczymy tym, że zmiana kształtu ma charakter jakościowy w odróżnieniu od ilościowego charakteru zmian wzrostowych lub rozwojowych. Szaferowa (1955) słusznie podkreśla małą znajomość czynników morfogenetycznych oraz fakt, że niewiele posunęliśmy się naprzód od znamienego powiedzenia Göebela (1908), że „nie ilość, ale jakość materii wpływa na kształt”. „Morfogeny” — czynniki kształtotwórcze nie zostały dotąd wyizolowane i pozostają nadal w sferze hipotezy. Nowe światło na kwestię morfogenezy mogą rzucić badania fizjologiczne, czego dowodem są ciekawe prace Zurzyckiej (1956) nad fotomorfozą grzybów.

Z organów roślinnych największą różnorodność, jeśli chodzi o budowę zewnętrzną, wykazują liście. Kształt i budowa liści należą do cech dziedzicznych, charakterystycznych dla gatunku. Liście jednej rośliny często jednak znacznie się różnią między sobą, zależnie od jej wieku fizjologicznego i położenia liścia na pędzie (Krenke 1957). Niewiele znamy czynników zewnętrznych, które by zasadniczo zmieniały kształt liści. Jednym z nich jest środowisko: woda lub powietrze. Liście wodne i powietrzne strzałki wodnej (*Sagittaria sagittifolia*) są zupełnie różne: pierwsze — długie wstęgowe, drugie — trójkątne strzałkowate. Ashby (1946) wykazał, że światło, temperatura i zawartość CO₂ są w tym wypadku czynni-

kami decydującymi. *Sagittaria* przy silnym oświetleniu i niskiej temperaturze wykształcała w wodzie liście strzałkowate, a liście wstęgowate w powietrzu pozbawionym CO₂ i nasyconym wilgocią.

Åberg (1943) badał wpływ intensywności światła i stwierdził, że rośliny etiolowane mają słabszy układ korzeniowy (korzenie krótsze i grubsze) oraz dłuższe łodygi niż rośliny normalne. U niektórych dwuliściennych etiolacji towarzyszy częściowa zmiana układu wiązek przewodzących w blaszce liściowej z typu pierzastego na równoległy. Poza tym blaszka liściowa inaczej się wykształca: jest cieńsza i dłuższa niż normalnie. Sachs i inni (cyt. za Åbergiem 1943) zanotowali również zmiany w budowie liścia (wypukłości na górnej stronie liścia oraz wygięte brzegi blaszki) przy hodowli roślin w ciemności. Po przeniesieniu roślin na światło blaszki się wyrównują i wzrasta ich grubość.

Vöchting i Curtel (cyt. za Åbergiem 1943) stosując słabe oświetlenie zaobserwowali zmiany morfologiczne i anatomiczne w budowie kwiatu. Stolwijk (1954) przypisuje wielki wpływ na morfogenezę pędu foto-stymulatywnemu działaniu światła. Jak widzimy, intensywność światła ma niewątpliwy wpływ na kształtowanie się roślin, ale czynnikiem działającym jeszcze silniej okazała się długość dnia.

Wydaje się, że spośród wszystkich badanych czynników, wpływających na morfogenezę, na pierwszym miejscu stoi periodycznie w rytmie dobowym się powtarzająca długość okresów świetlnego i ciemnego. Już Garner i Allard (1923) — odkrywcy fotoperiodyzmu — zwrócili uwagę na zmianę pokroju roślin, które uległy indukcji fotoperiodycznej. Rośliny hodowane na krótkim dniu przybierają według nich wygląd kserofitów (skrócone pędy, grube blaszki liściowe).

Moszkow (1936) obserwował, że siewki grochodrzewu (*Robinia pseudoacacia*) nie wytwarzają na krótkim dniu kolców. Zmiany kształtu łosci sezamu (*Sesamum indicum*) pod wpływem długiego dnia opisuje Sen Gupta (1947), u konopi (*Cannabis* L.) Botwinowski (cyt. za Lejle 1950) i Matusiewicz (1951), u *Kalanchoë blossfeldiana* Witsch i Flügel (1952).

Lejlsle (1950) poświęcił więcej uwagi zmianom morfologicznym występującym u pachnotki (*Perilla ocimoides*) przy indukcji fotoperiodycznej. Stosował on młodym roślinom (3 węzły) 9-godzinny dzień w przeciągu od 3 do 36 dni (12 grup). U roślin, które miały od 5—13 przedłużonych nocy wystąpiły silne zmiany kształtu liści i pokroju całej rośliny. W grupach, w których stosowano od 15—30 krótkich dni, nie zaobserwował autor żadnych zmian morfologicznych. Natomiast u roślin, które otrzymały 30 i więcej dni krótkich, wystąpiły zmiany innego typu: zwiększenie rozmiarów kwiatów.

Na zmiany morfologiczne roślin pachnotki pod wpływem skracania dnia zwrócono uwagę w Laboratorium Fizjologii Rozwoju Roślin I.H.A.R. w roku 1952 w trakcie pierwszych doświadczeń nad fotoperiodyzmem (Rylska i Wiśłocka 1956). Wtedy to spostrzeżono, że najsilniejsze zmiany morfologiczne liści nie idą w parze z największym przyspieszeniem rozwoju rośliny i zahamowaniem jej wzrostu. W związku z tym, przy projektowaniu doświadczeń w latach następnych wprowadzono specjalne warianty, mające na celu bliższe poznanie czynników morfogenezy. Chcieliśmy zaobserwować przede wszystkim, jakie typy zmian morfologicznych występują u pachnotki oraz czy i o ile zmiany różnych typów są uzależnione od okresu stosowania bodźca fotoperiodycznego i od siły tego bodźca. Należało wyjaśnić, czy zmiany morfologiczne powstają stopniowo, czy też skokowo, oraz ustalić zależność między różnorodnością i stopniem modyfikacji kształtów a stadium rozwoju rośliny w chwili rozpoczynania indukcji.

METODYKA

Nasiona pachnotki oleistej (*Perilla ocimoides* L. fam. *Labiateae*) otrzymano z Puław w r. 1951. Doświadczenia przeprowadzano w warunkach polowych. Pole było każdorazowo wynawożone i uprawione. Poletka miały rozmiary 150 cm × 50 cm. Nasiona wysiewano w jednym rzędzie co 25 cm, po 5 w punkcie. Po wschodach rośliny przerywano, pozostawiając po jednej. Przy przerywaniu kładziono nacisk na to, żeby rośliny pozostawione do doświadczenia były jednakowo zaawansowane w rozwoju. Liczba powtórzeń (bloków) wynosiła od trzech do sześciu, zależnie od roku. Kombinacje rozmieszczano w blokach drogą losowania. Noc przedłużano roślinom (indukcja fotoperiodyczna) przykrywając całe poletko od godzin popołudniowych do rana szczelną, trójkątną budką z dykty o wymiarach: długość — 80 cm, szerokość — 40 cm, wysokość — 30 cm. Obok każdego poletka przykrywanego znajdowało się zawsze poletko kontrolne.

Przed rozpoczęciem i po zakończeniu indukcji rośliny doświadczalne przebywały na dniu naturalnym, tak samo jak rośliny kontrolne. Średnia długość dnia naturalnego (od wschodu do zachodu słońca) w poszczególnych miesiącach wynosiła: maj — 15 godz. 47 min., czerwiec — 16 godz. 43 min., lipiec — 16 godz. 14 min., sierpień — 14 godz. 37 min., wrzesień — 12 godz. 34 min. Do tych cyfr należałoby dodawać poprawkę na czas świtu i zmroku (efekt fotoperiodyczny nie wymaga silnego światła), ale ze względu na nieuniknioną w tym wypadku dowolność oceny długości dnia będziemy się opierać na dniu słonecznym.

Obserwacje morfologiczne — opisy pokroju rośliny oraz kształtu liści robiono co 2 tygodnie przez cały okres wegetacji, zaś analizę kształtu liści przeprowadzano jeden raz, gdy wszystkie liście były już wykształcone. Wtedy również fotografowano całe rośliny, wierzchołki pędów oraz zestaw charakterystycznych liści. W ostatnim roku doświadczeń (1957) robiono dodatkowo narysy (diagramy) całych roślin w chwili rozpoczynania indukcji oraz w okresie kwitnienia (zaznaczając na nich wszystkie rozgałęzienia, liście i kwiaty), specjalnie oznaczając liście częściowo i całkowicie zmienione. Do narysów brano po trzy rośliny z każdej kombinacji. Prócz tego w 1957 r., przeprowadzono specjalne badania rozwoju pędów bocznych. Obserwowano przebieg rozwoju wegetatywnego i generatywnego roślin indukowanych i kontrolnych, aby móc powiązać efekty morfogenetyczne indukcji fotoperiodycznej z jej następstwami rozwojowymi. Pomiar wysokości roślin, liczby węzłów i rozgałęzień były robione co 2 tygodnie. Oznaczano też termin kwitnienia każdej kombinacji, notując codziennie lub co drugi dzień (zależnie od roku) liczbę roślin już kwitnących.

OPIS DOŚWIADCZEN

Ponieważ tematem pracy są zmiany morfologiczne, uważamy za wskazane podanie szczegółowego opisu morfologicznego normalnej rośliny pachnotki rozwijającej się na dniu naturalnym (długim). W skrócie będziemy ją nazywali rośliną kontrolną.

Pachnotka jest rośliną zielną, jednoroczną, ma pokrój krzaka, posiada czterobocznie symetryczny pęd monopodialny o wysokości 80—100 cm, z kilkunastu dobrze rozwiniętymi pędami bocznymi — rozgałęzieniami (ryc. 1a).

Rozgałęzienia wyrastają z pachwin liścieni i kilku (do dziewięciu) pierwszych par liści. Łodyga jest czworograniasta i owłosiona. Liście naprzeciwległe, ogonkowe, owłosione. Blaszki całkowite, symetryczne, o kształcie jajowatym, nasada klinowata, szczyt zaokrąglony, unerwienie pierzaste (ryc. 1b). Długość blaszki dochodzi do 10 cm, całego liścia do 20 cm. Brzeg blaszki liściowej piłkowany. Ogonek liściowy rynienkowaty. Kwiatostany typu czterobocznego grona formują się w pachwinach górnych liści oraz na szczycie pędu głównego i pędów bocznych (ryc. 1c). Kwiaty naprzeciwległe, na krótkich szypułkach, z przysadkami lancetowatymi, mało co wystającymi spod kwiatu. Okwiat czterokrotny, płatki korony białe, średnica kwiatu około 0,5 cm, owoc rozłupka z czterema orzeszkami.

1952 rok

W pierwszym roku doświadczeń nad fotoperiodyzmem nie mieliśmy w planie obserwacji morfologii rośliny; potrzeba ich nasunęła się w trakcie wegetacji, gdy wystąpiły rzucające się w oczy różnice (w pokroju ro-

fot. B. Siemaszko

Ryc. 1. Pachnotka (*Perilla ocimoides* L.) Normalnie rozwinięta roślina „kontrolna” rosnąca przez cały okres wegetacji na dniu długim — naturalnym. a — zdjęcie w okresie kwitnienia; b — wierzchołek młodej rośliny kontrolnej, widziany z góry; c — kwiatostan rośliny kontrolnej

Perilla ocimoides L. Control plant normally developed, grown during the whole vegetation period in natural long day. a — photographed at anthesis; b — apex of the young control plant (top view); c — inflorescence of the control plant

ślin i w budowie liści) między roślinami indukowanymi i kontrolnymi. Założeniem doświadczeń tego roku było zbadanie wpływu różnej długości skróconych fotoperiodów oraz różnej ich liczby na wzrost i rozwój pachnotki.

Wysiano rośliny 12 maja, wschody nastąpiły 29 maja. W pierwszym doświadczeniu przedłużano roślinom noc do 12, 14 lub 16 godzin (skrócenie

fol. B. Siemaszko

Ryc. 2. Z lewej — roślina kontrolna, z prawej — roślina indukowana przez 20 dni od wschodów (kombinacja I — 1953 r.) Zdjęcie w okresie pierwszego kwitnienia rośliny doświadczalnej

Control plant (left); plant induced during 20 days from the germination day — combination 1, 1953 (right)

dnia do 12, 10, 8 godzin) przez 30 dni począwszy od wschodów. W drugim doświadczeniu rośliny otrzymały zaraz po wschodach noc przedłużoną do 14 godzin przez 10, 20, 30, 40 dni. W trzecim doświadczeniu przedłużano noc do 16 godzin przez 10 dni począwszy od 44 dnia po wschodach. Indukcja fotoperiodyczna okazała się mniej lub więcej skuteczna we wszystkich wymienionych wypadkach (Rylska i Wiśłocka 1956). Rośliny odpowiedziały nie tylko przyspieszeniem kwitnienia, ale także różnorodnymi modyfikacjami kształtów. Silne skrócenie okresu wegetacji wystąpiło u roślin, które otrzymały od wschodów 20 i więcej albo 44 dni po wschodach 10 przedłużonych nocy.

Zaobserwowano dwa typy zmian morfologicznych zależnie od terminu i okresu indukcji. Pierwszy typ zmian wystąpił w wypadku 10-, 20-,

30-dniowej indukcji przedłużoną do 14 godzin nocą, a także przy 30-dniowej indukcji 16- i 12-godzinną nocą. W pierwszym i w drugim przypadku rozpoczynano indukcję zaraz po wschodach. Zmieniony był tutaj pokrój całej rośliny — były one mniejsze i słabiej rozgałęzione. Ogonki liściowe były szersze, spłaszczone i skrócone; zdarzały się nawet liście siedzące, bez wyraźnego ogonka. Blaszki liściowe przybrały różne kształty. Jedne z nich miały skróconą oś podłużną, zmieniając kształt na szeroko jajowaty, a unerwienie z pierzastego na palczaste, czasem pozornie równoległe. Brzeg blaszki liściowej był słabo ząbkowany, czasem prawie gładki. Inne liście były eliptyczne, łopatkowate, lancetowate, miały oś główną wydłużoną w stosunku do liści normalnych. W unerwieniu tych liści występuje duża różnorodność, od pierzastego poprzez dłoniaste do prawie równoległego (ostatnie u najwęższych form liścia). Ząbkowanie często zupełnie zanika, tak że większość liści tego typu jest całobrzega. Liście roślin indukowanych są również mniej owłosione niż liście roślin kontrolnych. Indukcja fotoperiodyczna równoległa do zmian pokroju rośliny powoduje szereg głębokich przemian rozwojowych. Stwierdzono je przede wszystkim w budowie wewnętrznej ogonka i blaszki liściowej (liczba i kształt wiązek, rozmieszczenie tkanki wzmacniającej itd.). Nie będziemy tu bliżej o nich mówić, gdyż jest to temat oddzielnej pracy (jeszcze nie publikowanej).

Znacznie także odbiegało od normy kwitnienie roślin indukowanych (zwłaszcza 20 i 30 przedłużonymi nocami). Rośliny kwitły bardzo długo, przy tym można było wyróżnić dwa odrębne typy kwitnienia. Typ pierwszy wystąpił na kilka tygodni przed kwitnieniem roślin kontrolnych. Drugie kwitnienie było synchroniczne w czasie i podobne morfologicznie (ale nie identyczne) do kwitnienia roślin kontrolnych. Ze względu na łatwość scharakteryzowania i odróżnienia obu typów moglibyśmy je traktować jako dwa różne kwitnienia tej samej rośliny.

Pierwsze kwitnienie charakteryzuje się tym, że jedynie w kątach liści (nie na szczycie pędu) wytwarzają się po jednym, dwa, trzy pojedyncze kwiatki. Pączek główny pozostaje nadal wegetatywny. W tym samym czasie u roślin kontrolnych w kątach liści wyrastają boczne pędy. U omawianych roślin indukowanych występuje okresowe zahamowanie wzrostu. Liście wyrastające w tym okresie są zbliżone kształtem do przysadek kwiatowych. Po kilkunastu dniach wierzchołek zaczyna znowu intensywnie rosnąć, nowe liście przybierają różnorodne kształty i przewyższają rozmiarami przysadki. Blaszki tych liści są często niesymetrycznie powyginane. Kwitnąca skąpo pachnotka rośnie nadal, a w końcu równocześnie z roślinami kontrolnymi wytwarza kwiatostany na końcach pędów. Są to jednak nie zbite grona jak u roślin nie indukowanych, lecz luźne kwiatostany o wydłużonych międzywęźlach, czasem przypominające wiechę.

Przysadki kwiatowe są tu znacznie większe od normalnych, tak że robią wrażenie liści. Są one często niesymetrycznie powyginane.

U roślin, które otrzymały 40 długich nocy zaraz po wschodach lub 10 długich nocy 44 dni później wystąpiły odchylenia, które określamy jako drugi typ zmian morfologicznych. Rośliny te bardzo wcześnie zakwitają i przestają rosnąć. Dały one formy bardzo niskie, nierozkrzewione, mające na szczycie i w pachwinach liści, na miejscu pędów bocznych, normalne, gęste kwiatostany. Kształt liści był zmieniony, ale barwa ich intensywnie zielona była ciemniejsza niż u roślin nie indukowanych. Nie posiadały one normalnego owłosienia, powierzchnia blaszek była błyszcząca i sztywna jak u kserofitów. Blaszka liściowa robiła wrażenie grubszej, miała często na górnej stronie wypukłości. Nie zaobserwowano tu zmian ogonka liściowego.

Z doświadczeń 1952 r. wynika, że zmiany morfologiczne II typu idą w parze z pełną indukcją generatywną — skróceniem okresu wegetacji, natomiast zmiany I typu zachodzą wtedy, gdy przejście do stanu generatywnego jest częściowe, niepełne i gdy po czasowym zahamowaniu wzrostu oraz rozpoczęciu kwitnienia następuje przerastanie — ponowna faza rozwoju wegetatywnego.

1953 rok

Doświadczenia poprzedniego roku wykazały, że zarówno termin zakwitania roślin, jak i rodzaj i stopień zmian morfologicznych są zależne od terminu stosowania indukcji i że 20 krótkich fotoperiodów wystarcza do wywołania wyraźnych efektów. W roku 1953 postanowiono określić ściślej granice terminu skutecznej indukcji.

Założono doświadczenie z 13 kombinacjami różniącymi się między sobą tylko terminem rozpoczynania skracania dnia. Wszystkie kombinacje otrzymały po 20 fotoperiodów 8-godzinnych (noc przedłużona do 16 godzin). Rośliny pierwszej kombinacji były indukowane od dnia wschodów, a w następnych zaś kolejno 4, 8, 12, 16 48 dni później. Doświadczenie miało 3 powtórzenia. Wysiew nastąpił 9 maja, wschody 25 maja.

Niektóre wskaźniki rozwoju wegetatywnego i generatywnego roślin podajemy w tabeli 1. Tabela ta została sporządzona na podstawie tabeli 7 str. 31 z pracy Ryłskiej i Wisłockiej 1956. W ostatnich dwóch (obecnie dodanych) rubrykach tabeli 1 uwzględniamy stopień zmian morfologicznych I i II typu.

Nie będziemy się tu zatrzymywać nad zmianami w rozwoju wegetatywnym i generatywnym roślin przy różnych terminach indukcji, ponieważ omówiono je szczegółowo w wyżej wymienionej pracy.

W doświadczeniu tym, tak jak i w roku poprzednim zaobserwowano

Tabela 1

Wpływ różnych terminów przedłużania nocy na rozwój generatywny i wegetatywny pachnotki i na jej morfogenezę przy 20 fotoperiodach 8-godzinnych (1953 rok)
Influence of different terms of the prolonged nights on generative and vegetative development of *Perilla ocimoides* and on its morphogenesis at 20 photoperiods of 8 hours (1953)

Nr komb. No of comb.	Liczba dni od wscho- dów do roz- poczęcia przedłużania nocy No of days from germination to the beginning of the length- ening of nights	Liczba roślin No of plants	Liczba dni od wscho- dów do początku kwitnienia No of days from ger- mination to the beginning of first flowering (days)	Przyspiesze- nie pierw- szego kwit- nienia o dni Acceleration of the first flowering (days)	Liczba dni od wscho- dów do po- czątku dru- giego kwitnienia No of days from germination to the second flowering	Przyspiesze- nie drugiego kwitnienia o dni Acceleration of the second flowering	Średnia Average				Zmiany morfologiczne Morphological changes			
							Wysokość roślin Height of plants		Liczba węzłów No of nodes		Liczba rozgałę- zień No of branches		I typ type I	II typ type II
							ogólna absolute in cm	w sto- sunku do kont- roli w % In rela- tion to control in %	ogólna absolu- te	w str- sunku do kont- roli w % In rela- tion to control in %	ogólna absolute	In rela- tion to control in %		
Kontrola Control	—	223	—	—	84	—	76,6	100,0	13,2	100,0	20,1	100,0	—	—
1	0	17	50	34	84	0	75,1	98,0	20,3	153,8	21,5	107,0	+	—
2	4	20	50	34	84	0	79,1	103,3	20,8	157,6	19,5	97,0	+	—
3	8	17	55	29	84	0	72,2	94,3	19,8	150,0	17,7	88,0	+	—
4	12	16	55	29	84	0	67,4	88,0	19,4	147,0	13,3	66,1	+	—
5	16	18	59	25	84	0	63,9	83,4	16,8	127,3	15,5	77,1	+	+
6	20	17	64	20	84	0	57,3	74,8	12,4	93,9	14,6	72,6	+	+
7	24	18	—	—	57	27	43,8	57,2	9,0	68,2	14,1	70,1	—	+
8	28	17	—	—	58	26	39,9	52,1	8,6	64,4	12,2	60,7	—	+
9	32	13	—	—	61	23	44,5	58,1	9,3	70,5	15,5	77,1	—	+
10	36	19	—	—	63	21	43,9	57,3	10,4	78,8	17,7	88,0	—	+
11	40	19	—	—	69	15	42,5	55,5	10,4	78,8	13,6	67,6	—	+
12	44	15	—	—	71	13	42,5	55,5	11,0	83,3	18,0	89,5	—	+
13	48	17	—	—	78	6	45,8	59,8	11,2	84,8	12,8	63,6	—	—

+ słabe nasilenie zmian (slight changes)

++ średnie nasilenie zmian (medium changes)

+++ silne nasilenie zmian (strong changes)

fot. B. Siemaszko

Ryc. 3. Z lewej: roślina kontrolna, z prawej: roślina, której indukcja rozpoczęła się 12 dnia po wschodach. Kombinacja 4, 1953 r. Zdjęcie z pierwszego kwitnienia rośliny doświadczalnej

Control plant (left); plant the induction of which has begun 12 days after the germination. Combination 4, 1953 (right). Photographed at the beginning of anthesis of the induced plant

dwa typy zmian morfologicznych. W poszczególnych kombinacjach wystąpiły wyraźne różnice w nasileniu zmian danego typu oraz stopniowe przejście od jednego typu zmian do drugiego. Różnice te, jak wynika z doświadczenia, uwarunkowane są wiekiem rośliny, w którym stosowano przedłużanie nocy. Szczegółowo przedstawiało się to następująco: rośliny kombinacji pierwszej (początek indukcji od wschodów) miały wyraźne dwa kwitnienia. Rośliny te miały prawie wszystkie liście różnorodnie zmienione w typie I, przy czym przeważał kształt blaszki szeroko jajowatej. Przysadki były duże i zmienione, kwiatostany luźne. Na skutek wczesnego i silnego przerastania rośliny te przy końcu wegetacji mało się różniły wysokością i ogólnym pokrojem od roślin kontrolnych (ryc. 2).

W kombinacji drugiej (początek skracania dnia 4 dni po wschodach), trzeciej (8 dni), czwartej (12 dni) i piątej (16 dni) występują także dwa kwitnienia z tym, że termin pierwszego, w miarę przesuwania terminu indukcji, stopniowo się opóźnia. Natomiast kwitnienie drugie rozpoczyna

fot. B. Siemaszko

Ryc. 4. Z lewej — roślina kontrolna, z prawej — roślina, której indukcja rozpoczęła się 16 dni po wschodach (kombinacja 5, 1953 r.). Zdjęcie w okresie owocowania

Control plant (left); plant the induction of which has begun 16 days after germination; combination 5, 1953 (right). Photographed during fruiting period

się w kombinacjach od pierwszej do szóstej w jednym terminie, jednocześnie z kwitnieniem roślin kontrolnych. Występują tu powszechnie zmiany I typu. W miarę opóźniania terminu indukcji rośliny coraz słabiej rosną, mają coraz mniej rozgałęzień, toteż pokrój tych roślin jest coraz więcej zmieniony i już w kombinacji czwartej i piątej zupełnie nie przypomina pokroju roślin kontrolnych (ryc. 3 i 4).

Rośliny kombinacji szóstej (termin rozpoczęcia indukcji 20 dni po wschodach) znajdują się na pograniczu obu typów zmian morfologicznych. W górnych węzłach tych roślin obserwujemy zmiany liści I typu, w dolnych zaś węzłach II typu. Występują tu jeszcze dwa kwitnienia, z tym, że kwitnienie pierwsze jest o 14 dni późniejsze od tegoż kwitnienia w kombinacji pierwszej i drugiej. Rośliny są niższe i mniej mają węzłów i rozgałęzień. Pokrój ogólny rośliny nie jest już tak silnie zmieniony (pomijając mniejsze rozmiary), jak w kombinacjach pierwszych. Gdy porównamy

indeksy liści z kombinacji pierwszej i szóstej to, widzimy, że nie ma tu wyraźnych różnic jakościowych (ryc. 5 i 6).

Począwszy od kombinacji siódmej (początek indukcji 24 dni po wschodach) aż do kombinacji ostatniej (48 dnia po wschodach) rośliny kwitną już

fol. B. Siemaszko

Ryc. 5. Indeks liści. U góry liście roślin kontrolnych, u dołu liście roślin, których indukcja rozpoczynała się zaraz po wschodach (kombinacja 1 — 1953 r.)

Leaf index. Above leaves from control plants, below leaves from plants induced just after the germination (combination 1, 1953)

fol. B. Siemaszko

Ryc. 6. Indeks liści. U góry liście roślin kontrolnych, u dołu liście roślin, których indukcja rozpoczynała się 20 dni po wschodach (kombinacja 6 — 1953 r.)

Leaf index. Above leaves from control plants, below leaves from plants induced 20 days after germination (combination 6, 1953)

tylko raz i mają normalne kwiatostany. Zmiany morfologiczne I typu tu już nie występują, natomiast nasilają się zmiany II typu. Maksymalne przyspieszenie jedyne, normalnego kwitnienia — o 27 dni — w stosunku do kontroli zanotowano w kombinacji siódmej. Rośliny tych dalszych kombinacji były jeszcze niższe od poprzednich i zawiązywały mniej węzłów (ryc. 7).

U roślin kombinacji dziesiątej aż do trzynastej (początek indukcji 36, 40, 44, 48 dni po wschodach) coraz słabsza jest reakcja na przedłużanie nocy. Przyspieszenie kwitnienia jest coraz mniejsze, a pokrój roślin i kształt

liści coraz bardziej zbliża się do roślin nie indukowanych. Jeszcze w kombinacji dziesiątej występują wyraźne zmiany morfologiczne II typu, w następnych zaś liście mało albo wcale się nie różnią od liści roślin kontrolnych. W kombinacji dwunastej całe rośliny już bardzo nieznacznie różnią

fol. B. Siemaszko

Ryc. 7. Z lewej — roślina kontrolna, z prawej — roślina, której indukcja rozpoczęła się 24 dni po wschodach (kombinacja 7 — 1953 r.). Zdjęcie w okresie kwitnienia rośliny doświadczalnej

Control plant (left); plant the induction of which began 24 days after germination. Combination 7, 1953 (right). Photographed at the anthesis of induced plant

się pokrojem od roślin kontrolnych. Rośliny ostatniej kombinacji, trzynastej, zewnętrznie prawie się nie różnią od roślin kontrolnych, są tylko nieco mniejsze. Przyspieszenie kwitnienia wynosi tu tylko 6 dni.

W ten sposób stosując przedłużone noce w coraz to późniejszych terminach otrzymaliśmy zamknięty cykl zmian morfologicznych: nasilanie się zmian I typu, ich słabnięcie i przechodzenie stopniowo w zmiany II typu aż do zanikania tych ostatnich i zupełnego zbliżenia morfologicznego do roślin kontrolnych.

1954 rok

Chcąc dokładniej zanalizować i zaobserwować cykl zmian morfologicznych pachnotki postanowiono częściowo powtórzyć doświadczenie z poprzedniego roku. Najsilniejsze zmiany morfologiczne I typu zaobserwowa-

fol. B. Siemaszko

Ryc. 8. Różnorodne zmiany morfologiczne pierwszego typu u roślin poddanych identycznej indukcji (20 przedłużonych nocy, początek 10 dni po wschodach, 1954 r.). Zdjęcia w okresie pierwszego kwitnienia. Zachowano naturalne proporcje dla wszystkich pięciu roślin

Different morphological changes of the type I in plants submitted to the same prolonged night treatment (20 prolonged nights started 10 days after germination).

Photographed at the first flowering. Diminished to the same scale

no w 1953 roku u roślin w tych kombinacjach, które otrzymały indukcję krótkim dniem w terminach od 8 do 16 dnia po wschodach.

W 1954 r. założono małe doświadczenie, w którym indukcję fotoperio-

dyczną rozpoczęto 10 dni po wschodach, przedłużając noc do 16 godzin przez okres 20 dob. Wysiew nastąpił 5 maja, a wschody 23 maja. Niska temperatura i obfite opady, jakie zanotowano w maju 1954 roku, wpłynęły ujemnie na równomierność wschodów pachnotki. Wschody roślin rozciągnęły się nadmiernie i nie udało się uzyskać (mimo starannego przerywania) wyrównanego materiału do doświadczenia. W rezultacie indukcję otrzymały rośliny w nierównym wieku i to — jak sądzimy — wpłynęło na wielką różnorodność zmian morfologicznych, jakie obserwowano w tym roku. Doświadczenie miało trzy powtórzenia po 7 roślin. Wystąpił tu tylko pierwszy typ zmian, ale śmiało można powiedzieć, że w ramach tego typu każda roślina była inna. Różnorodność tę przedstawiają ryc. 8, a, b, c, d, e.

Wszystkie rośliny tego doświadczenia miały dwa kwitnienia. Dwojaki mógł być powód tak różnorodnej reakcji poszczególnych roślin. Albo na skutek nierównych wschodów rośliny były poddane indukcji w różnym wieku fizjologicznym, albo przedłużanie nocy powoduje u pachnotki zahamowanie działania czynników morfotycznych kierujących wzrostem i rozwojem rośliny. W tym ostatnim wypadku ostateczne rozmiary i kształt rośliny byłyby jakąś wypadkową działania pozostałych czynników morfotycznych i warunków zewnętrznych.

1955 rok

Powtórzono doświadczenie z poprzedniego roku, biorąc za kryterium stopnia rozwoju roślin nie liczbę dni po wschodach, lecz określone wskaźniki wzrostu i rozwoju roślin. Stopień rozwoju (wiek fizjologiczny rośliny) określano liczbą węzłów i rozmiarami liści w najmłodszym węźle.

W doświadczeniu tego roku, jak i w roku 1954, rośliny doświadczalne otrzymały 20 nocy przedłużonych do 16 godzin (fotoperiody 8-godzinne). Wysiew nastąpił 28 kwietnia, wschody 9 maja. Zaciemnianie rozpoczęło, gdy rośliny miały 2 węzły ponad liścieniami i długość liści w drugim węźle wynosiła od 0,5 do 1 cm; było to 14 dni po wschodach. Efekt indukcji był równie silny, jak w poprzednim roku. Wyniki w zasadzie powtórzyły się. Wystąpiły silne zmiany morfologiczne wyłącznie I typu, przerastanie i podwójne kwitnienie. Nie było jednak takiej różnorodności kształtów, jak w roku poprzednim. Widocznie ściśle przeprowadzona selekcja materiału (równy wiek fizjologiczny) odgrywa tu dużą rolę. Potwierdziło to przypuszczenie z roku 1954, że różnorodność była spowodowana przede wszystkim różnym wiekiem siewek w chwili rozpoczynania indukcji.

W roku 1955, oprócz opisywanego doświadczenia przeprowadzonego na

fol. B. Siemaszko

Ryc. 9. *Perilla ocimoides* L. Z lewej — roślina, która otrzymała 10 przedłużonych nocy od 24 dnia po wschodach; z prawej — roślina kontrolna (Radzików, 1955 r.). Zdjęcie w okresie owocowania

Plant treated with 10 prolonged nights 24 days after germination (left); control plant (right), Radzików 1955. Photographed during fructification

poletkach SGGW, założono w Radzikowie uzupełniające doświadczenie, w którym rośliny pierwszej kombinacji otrzymały 10, drugiej zaś 20 nocy przedłużonych do 16 godzin. Początek indukcji 24 dnia po wschodach, materiał wyrównany. Każda kombinacja miała 12 powtórzeń po 7 roślin w powtórzeniu.

Różnice między roślinami obu kombinacji były uderzające. Rośliny, które otrzymały 10 krótkich fotoperiodów, wykazały w silnym stopniu zmiany morfologiczne I typu, przerastały i miały dwa kwitnienia. Przy

fot. B. Siemaszko

Ryc. 10. *Perilla ocimoides* L. Z lewej — roślina, która otrzymała 20 przedłużonych nocy od 24 dnia po wschodach, z prawej — roślina kontrolna (Radzików, 1955 r.). Zdjęcie w okresie owocowania

Plant treated with 20 prolonged nights 24 days after germination (left); control plant, Radzików, 1955 (right). Photographed during fructification

końcu wegetacji były one równie wysokie, jak rośliny kontrolne (niektóre nawet je przerastały). Pokrój roślin, jak i kształt liści, był jednak mocno zmieniony, jak widzimy na ryc. 9.

Indukcja 20-dniowa dała krańcowo różne rezultaty. Rośliny prawie od razu przestały rosnąć i szybko zakwitły (46 dni przed kontrolnymi) wytwarzając normalne kwiatostany. Przy końcu wegetacji wyglądały przy roślinach kontrolnych wręcz jak karzelki. Wystąpił tu w całej pełni II typ zmian morfologicznych (ryc. 10).

Zaznaczamy, że do zdjęć nie były wybierane pary specjalnie kontrastowe, tylko naprawdę średnie, najbardziej charakterystyczne dla kombinacji.

Identyczne doświadczenie założone w Radzikowie w roku 1957 potwierdziło w zupełności wyniki z roku 1955. Wykazaliśmy więc, że dla zmian morfologicznych I typu wystarcza w zupełności 10 dni skróconych oraz, że przy równoczesnym rozpoczynaniu indukcji liczba fotoperiodów decyduje o rodzaju i stopniu zmian morfologicznych i rozwojowych.

1957 rok

Celem doświadczeń w roku 1957 było wyjaśnienie trzech zagadnień:

1. W jakim okresie rozwojowym rośliny (wieku fizjologicznym) należy stosować przedłużanie nocy, aby wywołać zmiany kształtu i budowy liścia.

2. Czy zmiany te zachodzą jedynie w liściach zawiązujących się i wyrastających w okresie indukcji, czy dotyczą także liści już uformowanych, albo młodszych powstałych po zakończeniu indukcji.

3. Czy bodziec fotoperiodyczny (długa noc) jest jedynie czynnikiem zakłócającym normalną morfogenezę, czy też w miarę swego nasilania się powoduje coraz głębsze jednokierunkowe zmiany kształtów rośliny.

W celu wyjaśnienia powyższych zagadnień założono dwa doświadczenia. W pierwszym zmienną był termin rozpoczynania indukcji, w drugim — liczba fotoperiodów. W obu doświadczeniach ograniczyliśmy się do takich warunków indukcji, które (jak wiedzieliśmy z wyników lat poprzednich) powinny wpływać na morfogenezę. Stosowano więc w doświadczeniu pierwszym 10 nocy, przedłużonych do 16 godzin w różnych stadiach rozwoju (poczynając od roślin z jednym węzłem ponad liścieniami i kończąc na roślinach z 7 węzłami). W doświadczeniu drugim rozpoczęto przedłużanie nocy równocześnie dla wszystkich kombinacji (rośliny miały wtedy 4 węzły ponad liścieniami) i zakończono je dla kombinacji pierwszej po 2 dniach, a dla każdej następnej o 2 dni później, tak że ostatnia kombinacja — dziesiąta — otrzymała 20 przedłużonych nocy.

Doświadczenia 1957 r. rozpoczęto siewem 25 kwietnia w sześciu powtórzeniach, wschody nastąpiły 19 maja.

Oprócz pomiarów i obserwacji, robionych jak w latach poprzednich, wykonano dwa razy pełne analizy morfologiczne i sporządzono dokładne narysy trzech roślin z każdej kombinacji: w okresie rozpoczęcia indukcji i w okresie kwitnienia. Doświadczenie II udokumentowano jeszcze analizą rozwoju pędów bocznych. Mianowicie wykonano pomiary i narysy pączków pachwinowych na początku indukcji oraz odpowiadających im bliźniaczych pędów bocznych w okresie kwitnienia.

Doświadczenie I — 1957 r.

Za miarę wieku fizjologicznego rośliny przyjmowaliśmy liczbę węzłów ponad liścieniami i długość listków wyrastających z najmłodszego węzła. W pierwszym doświadczeniu (różny termin indukcji) rozpoczynano przedłużenie nocy do 16 godzin roślinom pierwszej kombinacji w chwili, kiedy długość ich pierwszych listków wynosiła 0,5 cm, w drugiej kombinacji, gdy druga para liści osiągnęła także rozmiary i tak dalej, aż do kombinacji siódmej, która otrzymała przedłużone noce, gdy siódma para liści doszła do tejże długości. W ten sposób rośliny wszystkich kombinacji miały

Tabela 2

Wpływ dziesięciu przedłużonych nocy stosowanych w różnym wieku fizjologicznym pachnotki na jej rozwój (doświadczenie I, 1957 r.).

Średnie z 29 roślin w pierwszej kombinacji i z 42 roślin w kombinacjach pozostałych

Influence of 10 prolonged nights applied at different physiological age of *Perilla ocimoides* on its development (experiment I, 1957). Average from 29 plants of the first combination and 42 plants from other combinations

Nr. komb. No Comb.	Liczba węz- łów ponad- liścieniowych w dniu roz- poczynania indukcji; w nawiasie liczba dni od wschodów	Wysokość roślin w dniu; Height of plants at:	Liczba węzłów w okresie kwitnienia No of nodes at flowering		Przyrost węzłów podstawo- wych od początku indukcji Increase of nodes with normal branching from the beginning of induction	Początek kwitnienia Beginning of flowering				Przyspieszenie kwitnienia o dni Acceleration of the flowering in days	Zmiany morfologiczne Morphological changes		
			rozpoczy- niania indukcji w cm the beginning of induction in cm	wezwły podstawowe nodes with abnormal branching		wezwły dodatkowe nodes with normal branching	Liczba dni od wschodów No of days after germination	Liczba dni rozpoczynania indukcji No of days after beginning of induction	pierwsze first				drugie second
Kontrola Control	—	—	87,9	14,2	—	—	—	89,0	—	—	—	—	
1	1 (4)	0,3	88,8	14,5	—	—	—	88,0	—	—	—	—	
2	2 (15)	1,0	84,0	5,5	22,1	13,5	47,2	89,0	32,2	41,8	+	+	
3	3 (19)	1,6	65,5	6,1	21,6	3,5	47,0	89,0	28,0	41,0	+	+	
4	4 (25)	3,3	56,9	6,7	21,3	2,7	50,0	89,0	25,0	39,0	+	+	
5	5 (29)	5,5	60,1	7,6	22,9	2,6	53,0	89,0	24,0	36,0	+	+	
6	6 (34)	8,1	66,5	9,6	—	3,6	—	62,3	—	26,7	+	+	
7	7 (39)	12,0	62,7	11,2	—	4,2	—	67,0	—	22,0	+	+	

+ słabe nasilenie zmian + slight changes
++ średnie nasilenie zmian ++ medium changes
+++ silne nasilenie zmian +++ strong changes

indukcję jednakowym bodźcem (dziesięciu nocami przedłużonymi), ale w różnym wieku fizjologicznym.

Wyniki doświadczenia I przedstawiono w tabeli 2 i 3.

Tabela 2 obrazuje rozwój wegetatywny i generatywny roślin pierwszego doświadczenia. Już pobieżny rzut oka na wyniki mówi nam, że dziesięć przedłużonych nocy jest wystarczająco silnym bodźcem fotoperiodycznym dla wywołania zmian morfologicznych pachnotki i to przy rozpoczynaniu indukcji w dość szerokich granicach wieku (rośliny od 2 do 6 węzłów). Te same dziesięć długich nocy jest bodźcem za słabym dla całkowitego przedstawienia się rośliny na procesy generatywne. Niemniej jednak wpływ na te procesy zaznaczył się w następujący sposób. Na bardzo młode rośliny (1 węzeł) indukcja działa minimalnie, natomiast znaczne przyspieszenie pierwszego kwitnienia zanotowano, gdy rośliny w chwili rozpoczynania indukcji miały od 2 do 5 węzłów, i znowu mniejsze, gdy przykrywano rośliny jeszcze starsze (6, 7 węzłów). Przyspieszeniu kwitnienia towarzyszy zahamowanie wzrostu i znaczne zmniejszenie liczby podstawowych węzłów w stosunku do roślin kontrolnych (6,5 węzłów w kombinacji drugiej wobec 15,2 u roślin nie indukowanych). Od drugiej do piątej kombinacji wystąpiło przerastanie roślin, stąd duża ilość węzłów nazwanych „dodatkowymi”. W węzłach dodatkowych w pachwinach zmienionych liści lub rozrośniętych przysadek rozwijały się pojedyncze kwiaty lub krótkie dwu- lub trójkwiatowe kwiatostany.

W kombinacjach pierwszej i szóstej, dla których indukcja była za wczesna lub zbyt późna, nie wszystkie rośliny zareagowały jednolicie, jedne mało się różniły od roślin kontrolnych, inne były wyraźnie zmienione. W całym tym doświadczeniu wystąpiły jedynie zmiany liści pierwszego typu, jak zwykle przy niepełnej indukcji.

Dla dokładniejszego zilustrowania zmian morfologicznych sporządzono szczegółowe narysy (diagramy) pojedynczych roślin, wybierając 3 rośliny z kombinacji: najmniej, średnio i najsilniej zmienioną. Diagramy te rysowano dwukrotnie: w dniu rozpoczynania indukcji (dla każdej kombinacji innym) i w okresie kwitnienia. W sumie wykonano w ramach tego doświadczenia 66 narysów roślin doświadczalnych i kontrolnych.

Na podstawie tych narysów sporządzono tabelę 3, w której zestawiono dane cyfrowe dotyczące zmian morfologicznych dla poszczególnych roślin: a, b, c. Jak widzimy, rozrzut między rośliną najmniej i najsilniej zmienioną w kombinacji jest dość duży, ale nie taki, żeby zaciemniał wyniki. Omówimy szczegółowo zmiany morfologiczne roślin poszczególnych kombinacji tego doświadczenia. W kombinacji pierwszej (początek indukcji, gdy rośliny miały 1 węzeł) rośliny rosły prawie równie silnie, jak rośliny kontrolne. Jednak parę roślin uwzględnionych na tabeli 3 miało zmienione

Tabela 3

Wpływ dziesięciu przedłużonych nocy stosowanych w różnym wieku fizjologicznym pachnotki na jej morfogenezę (doświadczenie I, 1957 r.)

Influence of 10 prolonged nights applied at different physiological ages of *P. ocimoides* on its morphogenesis (experiment I, 1957)

Nr komb. No of comb.	Roślina Plant	Liczba węzłów w dniu rozpoczęcia indukcji No of nodes at the beginning of induction	Ogólna liczba liści Total no of leaves		Liczba liści zmienionych No of changed leaves	Procent liści zmienionych % of changed leaves	Przyrost węzłów podstawowych od dnia indukcji do okresu kwitnienia Increase of nodes with normal branching from the beginning of induction to flowering	Zmiany morfologiczne Morphological changes	
			w dniu rozpoczęcia indukcji średnia z 6 roślin at the beginning of induction (average from 6 plants)	w okresie kwitnienia at the flowering				I typ type I	II typ type II
Kontr.	a	—	—	564	—	—	—	—	—
	b	—	—	742	—	—	—	—	—
	c	—	—	908	—	—	—	—	—
1	a	1	2	540	144	26,7	10	+	—
	b	1	2	1306	922	70,6	12	++	—
	c	1	2	260	—	—	12	—	—
	d	1	2	732	—	—	13	—	—
2	a	2	6	616	560	90,9	4	+++	—
	b	2	6	236	218	92,4	4	+++	—
	c	2	6	628	554	88,2	4	+++	—
3	a	3	10,3	692	656	94,8	3	+++	—
	b	3	10,3	898	854	95,1	3	+++	—
4	a	4	16,0	386	370	95,9	1	+++	—
	b	4	16,0	642	590	91,9	2	+++	—
	c	4	16,0	1380	1254	90,9	4	+++	—
5	a	5	24,0	528	454	86,0	2	+++	—
	b	5	24,0	1010	856	84,8	3	+++	—
	c	5	24,0	1062	868	81,7	3	++	—
6	a	6	36,0	758	646	85,2	1	++	—
	b	6	36,0	256	164	64,1	1	++	—
	c	6	36,0	1896	1820	96,0	1	+++	—
7	a	7	51,4	380	239	60,5	2	+	—
	b	7	51,4	490	344	70,2	3	+	—

liście oraz kwitło dwa razy; pierwsze kwitnienie było przyspieszone o trzy tygodnie. Liście tych paru roślin były wyraźnie zmienione (skrócone, owalne), lecz do siebie podobne (ryc. 11). W tabeli 2 nie uwzględniono w pierwszej kombinacji zmienionych roślin, gdyż stanowiły one tylko nikły procent. Olbrzymia większość roślin pierwszej kombinacji pokrojem ani budową nie różniła się od roślin kontrolnych.

Najsilniejsze zmiany wystąpiły u roślin, którym zastosowano przedłużanie nocy, gdy miały 3 lub 4 węzły. Pokrój tych roślin był całkowicie zmieniony i zupełnie nie przypominał roślin kontrolnych. Wzrost ich nie-

fot. B. Siemaszko

Ryc. 11. Jedna z paru roślin lekko zmienionych (I typ zmian) na skutek indukcji 10 przedłużonymi nocami w wieku 1 węzła (kombinacja pierwsza, doświadczenie I, 1957 r.). Zdjęcie w okresie pierwszego kwitnienia

One of the slightly changed (type I of changes) plant as a result of induction with 10 prolonged nights at the stage of first internode (first combination, experiment I, 1957). Photographed at the time of the first flowering

wiele przekraczał 50% normy. Wystąpiło tu podwójne kwitnienie, przy czym kwiatostany drugiego kwitnienia były raczej zbliżone do wiechy niż do grona. W liściach obserwowano pełną różnorodność zmian I typu (ryc. 12a i b).

fot. B. Siemaszko

fot. T. Krzywacka

Ryc. 12. Roślina silnie zmieniona (I typ zmian) na skutek indukcji 10 przedłużonymi nocami w wieku 3 węzłów (kombinacja trzecia, doświadczenie I, 1957 r.). a — zdjęcie całej rośliny w okresie pierwszego kwitnienia; b — górna część pędu głównego. Pokrój pędu charakterystyczny dla rośliny przerażającej

Plant strongly changed (type I of changes) as a result of induction with 10 prolonged nights at the stage of third internode (third combination, experiment I, 1957). a — photographed at the time of the first flowering; b — upper part of the main shoot of the plant. The characteristic habitus for a proliferating plant

Począwszy od kombinacji piątej (początek zaciemniania — 5 węzłów) działanie indukcji fotoperiodycznej na morfogenezę rośliny powoli zaczyna słabnąć. Rośliny mają nadal zmieniony pokrój, niższy wzrost i podwójne kwitnienie, ale jak widać z tabeli 2 i 3 różnica między roślinami doświadczalnymi i kontrolnymi maleje. Zachowanie roślin kombinacji szóstej (początek indukcji — 6 węzłów) jest podobne do kombinacji

fot. B. Siemaszko

fot. T. Krzywacka

Ryc. 13. Roślina, która otrzymała 10 przedłużonych nocy w wieku 7 węzłów (kombinacja siódma, doświadczenie I, 1957 r.) a — zdjęcie całej rośliny na początku okresu kwitnienia; b — rozluźniony kwiatostan, okres kwitnienia
 Plant treated with 10 prolonged nights at the stage of 7 internodes (7 th combination, experiment I, 1957). a — photographed at the beginning of anthesis; b — loose inflorescence of the plant. Flowering time

pierwszej. Mamy tutaj także część roślin silnie zmienionych (procentowo więcej niż w pierwszej kombinacji), a część (mniejsza) miała niewiele liści i w słabym tylko stopniu przekształconych.

Rośliny kombinacji siódmej (początek indukcji — 7 węzłów) różnią się już od roślin kontrolnych tylko wzrostem i wcześniejszym kwitnieniem. Kwitnienie jedno. Pokrój prawie taki sam, jak u roślin kontrolnych, jedynie kwiatostany są bardziej rozluźnione. Były tu prawdopodobnie zapoczątkowane zmiany liści II typu, ale w tak słabym stopniu, że nie dało się to z całą oczywistością stwierdzić (ryc. 13a i b).

W całości tego doświadczenia widoczne było stopniowanie zmian morfologicznych zależnie od wieku rośliny w chwili rozpoczynania indukcji. Zmiany pojawiały się sporadycznie wtedy, gdy 10-dniowa indukcja działała na rośliny z jednym wykształconym węzłem nadliścieniowym i dochodziły

do maksimum przy indukcji w stadium 3 i 4 węzłów, zaś stopniowo osłabiały się u roślin starszych, aż do zanikania reakcji przy indukcji w wieku 7 węzłów. Narysy wykonane w dniu rozpoczynania indukcji pozwalają stwierdzić, że zmianom ulegają liście formujące się w okresie indukcji oraz liście wykształcające się po jej zakończeniu. Do jakiego stopnia są już w tym czasie najmłodsze liście zapoczątkowane na wierzchołku pędu, wykażą specjalne badania anatomiczne wierzchołków wzrostu prowadzone w naszej pracowni przez mgr N. Rosiekową.

Doświadczenie II – 1957 r.

Doświadczenie pierwsze dało obraz nasilania się zmian morfologicznych u pachnotki w zależności od czynnika pierwszego, tj. wieku rośliny przy liczbie fotoperiodów najodpowiedniejszej dla tego typu indukcji. Drugie zaś miało nam wykazać stopniowanie tych zmian zależnie właśnie od liczby fotoperiodów. We wszystkich kombinacjach doświadczenia II rozpoczęto indukcję (przedłużanie nocy od 2 do 20 dni), gdy rośliny miały 4 węzły ponad liścieniami, a więc w wieku, w którym pachnotka wykazywała w poprzednich latach największą czułość na bodziec morfotyczny — przedłużanie nocy.

Wyniki doświadczenia były bardzo efektowne i zostały wielostronnie opracowane. Zależnie od czasu trwania bodźca ułożyła się cała gama jakościowo i ilościowo różnych reakcji. O rozwoju wegetatywnym i generatywnym pachnotki oraz o zmianach w różnych kombinacjach tego doświadczenia mówi tabela 4 oraz ryciny 14 i 15.

Zwróćmy uwagę najpierw na rozwój wegetatywny. Uderza tutaj stopniowy spadek wzrostu roślin w miarę przedłużania indukcji. Rośliny kombinacji, które otrzymały 16, 18, 20 przedłużonych nocy, były przeszło trzy razy mniejsze, niż rośliny, które otrzymały 2 przedłużone noce, a blisko cztery razy mniejsze niż nie poddane indukcji. Inaczej było z liczbą węzłów. Musieliśmy rozróżnić węzły podstawowe (z których wyrastają normalne liście i ulistnione pędy) oraz węzły dodatkowe. Węzły dodatkowe występują jedynie u roślin przerastających. W węzłach tych wyrastają silnie zmienione przysadki, dużo większe od normalnych przysadek kwiatostanowych. W miarę przerastania rośliny przysadki te rosną osiągając rozmiary średnich liści. Z tabeli i wykresu widzimy, że liczba węzłów podstawowych zmniejsza się gwałtownie na skutek już 4-dniowej indukcji, utrzymuje się na niskim poziomie u roślin przerastających i nieco znowu wzrasta w ostatnich kombinacjach, gdzie rośliny zostały w pełni zaindukowane generatywnie.

Na wykresie (ryc. 15) przedstawiono dla czterech kombinacji (krańcowe i średnie) zależność terminu i czasu trwania kwitnienia od liczby dni induk-

Tabela 4

Wpływ indukcji różną liczbą przedłużonych nocy na wzrost, kwitnienie i morfologię pachnotki. Średnie z 42 roślin (w kombinacjach 2, 6 i 7 mniej, odrzucono nieliczne nietypowe. (Doświadczenie II, 1957 r.)

Influence of induction with different numbers of prolonged nights on growth, flowering and morphogenesis of *P. ocimoides*. Averages from 42 plants (combinations 2, 6 and 7 except some atypical plants). (Experiment II, 1957.)

Nr komb. No of comb.	Wysokość roślin w dniu Height of plants at the day of:		Liczba węzłów liściennych w dniu No of nodes above cotyledons at the day of:			Przyrost węzłów podstaw. od początku indukcji Increase of nodes with normal branching from the beginning of induction	Początek kwitnienia Beginning of flowering		Długość okresu kwitnienia (pierwszego i drugiego razem) Duration of the flowering period (first and second together)	Przyspieszenie kwitn. o dni Acceleration of flowering in days		Zmiany morfologiczne Morphological changes
	Liczba dni indukcji No of days of induction	rozpoczęcia indukcji beginning of induction	kwitnienia flowering		liczba dni od rozpoczęcia indukcji No of days from beginning of induction		liczba dni od rozpoczęcia indukcji No of days from beginning of induction	I kwitnienie I-st flowering		II kwitnienie II-nd flowering		
			podstawowe z normalnym rozgałęzieniem with normal branching	dotadowe z anormalnym rozgałęzieniem with abnormal branching								
Kontr.	—	—	87,9	—	15,2	—	89	—	20,5	—	—	—
1	2	3,3	82,8	4	13,9	—	77	52	37,3	12,0	—	—
2	4	3,3	81,8	4	9,3	14,6	65	40	45,3	24,0	—	—
3	6	3,3	81,9	4	8,6	18,8	56	31	53,7	33,0	—	—
4	8	3,3	80,8	4	8,0	19,0	52	27	57,6	37,0	—	—
5	10	3,3	65,4	4	8,0	18,8	51	26	54,9	38,0	—	—
6	12	3,3	49,0	4	8,0	21,0	51	26	43,0	38,0	—	—
7	14	3,3	41,5	4	8,0	19,2	49	24	46,6	40,0	—	—
8	16	3,3	25,5	4	8,3	—	50	25	53,2	—	39,0	+
9	18	3,3	26,7	4	9,2	—	50	25	32,4	—	39,0	+
10	20	3,3	26,0	4	8,7	—	50	25	24,8	—	39,0	+

+ słabe nasilenie zmian (slight changes)

++ średnie nasilenie zmian (medium changes)

+++ silne nasilenie zmian (strong changes)

cji na tle długości naturalnej nocy. Widzimy, że rośliny nie indukowane zakwitają, gdy noc jest jeszcze dosyć krótka (± 9 godzin) i kwitną zaledwie trzy tygodnie. Już dwie przedłużone noce znacznie przyspieszają i przedłużają okres kwitnienia, co potęguje się po 6 i 12 długich nocach. Natomiast

Ryc. 14. Wpływ indukcji różną ilością przedłużonych nocy na wysokość roślin (pole kreskowane) i liczbę węzłów podstawowych (pole zaciemnione) oraz dodatkowych (pole kropkowane). Średnie z 35 roślin. (Doświadczenie II, 1957 r.)

The influence of the induction with different numbers of lengthened nights on height of the plants (shaded areas), number of nodes with normal branching (darkened areas) and on nodes with abnormal branching (pointed areas). Average from 35 plants (experiment II, 1957)

16—20-dniowa indukcja powoduje prawie natychmiastowe (5 dni po jej zakończeniu), ale normalne krótkie kwitnienie. Długie kwitnienie, w kombinacjach od drugiej do siódmej, możemy rozbić tak, jak w doświadczeniu I na dwa: drugie nastąpiło równocześnie z kwitnieniem roślin kontrolnych.

W tych samych kombinacjach, w których wystąpiło przerastanie i podwójne kwitnienie, a także u paru roślin kombinacji pierwszej wystąpiły zmiany morfologiczne pierwszego typu. Pierwsze modyfikacje kształtów obserwowano już w końcu drugiego tygodnia po zakończeniu indukcji; oczywiście najpierw zmieniał się wierzchołek pędu z najmłodszymi liśćmi. Różnice między wierzchołkami jeszcze czysto wegetatywnymi rośliny kontrolnej i zmienionej w typie I obrazuje ryc. 16a i b.

W tabeli 5 staraliśmy się ująć stan zmian morfologicznych, opierając się na narysach, robionych z trzech roślin każdej kombinacji tak samo, jak w doświadczeniu pierwszym. Wykonano tu 90 narysów.

Widzimy, że zależnie od liczby przedłużonych nocy wystąpiły różne zmiany morfologiczne: I typu w kombinacjach od pierwszej do siódmej; II typu w kombinacjach od szóstej do dziesiątej. Kombinacja szósta i siódma — jako przejściowe — łączyły oba typy zmian. Znajdowały się tu

Ryc. 15. Wpływ indukcji różną liczbą przedłużonych nocy na termin i długość okresu kwitnienia pachnotki (doświadczenie II, 1957 r.)

Influence of induction with different numbers of lengthened nights on the beginning and duration of the flowering in *Perilla ocimoides* (experiment II, 1957)

rośliny ze zmianami I typu obok roślin ze zmianami II typu, a nawet u pojedynczych roślin obserwowano oba typy zmian. Jeżeli chodzi o nasilenie zmian, to na ogół zmiany I typu obejmowały prawie całe rośliny (około 90% wszystkich liści), a zmiany II typu występowały u 50—70% liści.

Ze względu na różnorodne zachowanie się roślin w poszczególnych kombinacjach musimy je opisać szczegółowo. Zastosowawszy w 1957 roku termin rozpoczynania indukcji w wieku 4 węzłów utrafilśmy widzieć doskonale na okres dużej wrażliwości pachnotki na czynniki morfotyczne; nawet niektóre rośliny kombinacji pierwszej, które otrzymały tylko dwie przedłużone noce, wykazały zmiany morfologiczne I typu. W pokroju ogólnym i wzroście, rośliny te mało odbiegały od roślin nie indukowanych. Zakwitły po raz pierwszy z przyspieszeniem 12 dni, ale potem przerastały

Tabela 5

Wpływ różnej liczby przedłużonych nocy zastosowanych w wieku 4 węzłów na morfogenezę pachnotki
(doświadczenie II, 1957 r.)

Influence of different numbers of prolonged nights at the stage of 4 nodes on the morphogenesis
of *P. ocimoides* (experiment II, 1957)

Nr. komb. No of comb.	Roślina Plant	Liczba dni in- dukcji No days of induction	Przyrost węzłów podstawo- wych od początku indukcji Increase of nodes with nor- mal bran- ching from the beginning of induction	Ogólna liczba liści Total no of leaves	Liczba liści zmienio- nych No of changed leaves	Procent liści zmie- nionych % of changed leaves	Zmiany morfolo- giczne Morphological chan- ges	
							I typ type I	II typ type II
Kontrola		—	—	564	—	—	—	—
1	a	2	8	660	598	90,6	+++	—
	b	2	7	820	540	65,3	++	—
	c	2	6	302	196	64,9	++	—
2	a	4	4	548	506	92,3	+++	—
	b	4	4	1194	1146	96,0	+++	—
	c	4	4	472	342	72,5	++	—
3	a	6	3	584	556	95,2	+++	—
	b	6	4	1378	1354	98,3	+++	—
	c	6	4	828	778	94,0	+++	—
4	a	8	2	1108	1106	98,0	+++	—
	b	8	3	1616	1588	98,3	+++	—
5	a	10	4	606	586	96,7	+++	—
	b	10	2	872	858	98,4	+++	—
	c	10	2	1040	1022	98,3	+++	—
6	a	12	4	224	192	85,7	++	+
	b	12	3	1328	1312	98,8	+++	—
	c	12	3	806	784	97,3	++	+
7	a	14	3	40	8	20,0	+	++
	b	14	3	488	444	91,0	+	++
	c	14	3	1008	980	97,7	+	++
8	a	16	4	238	130	54,6	—	+++
	b	16	4	32	—	—	—	+++
	c	16	4	552	438	79,3	—	+++
9	a	18	4	136	86	63,2	—	+++
	b	18	3	138	122	88,4	—	+++
	c	18	4	170	126	74,1	—	+++
10	a	20	3	34	8	23,5	—	+++
	c	20	3	110	64	58,2	—	+++

fot. T. Krzywacka

Ryc. 16. Wierzchołek młodej rośliny widziany z góry: a — roślina kontrolna; b — roślina indukowana dziesięć przedłużonymi nocami. Zdjęcie 15 dni po zakończeniu indukcji (doświadczenie II, 1957 r.)

Apex of young plant (top view). a — control plant; b — plant induced with 10 prolonged nights. Photographed 15 days after the end of induction period (experiment II, 1957)

i kwitły po raz drugi jednocześnie z roślinami kontrolnymi. Kwiatostany tego drugiego kwitnienia miały nie spotykane u roślin kontrolnych zagęszczenie kwiatów. Część roślin była zmieniona w typie I, ale — tak jak i w kombinacji pierwszej doświadczenia pierwszego — nie występowały tu liście lancetowate, tylko szerokie o dłoniastym układzie nerwów (ryc. 17a i b). W kombinacji drugiej (4 przedłużone noce) występuje już u wszystkich roślin podwójne kwitnienie oraz większy procent i większa różnorodność zmian liści niż w kombinacji pierwszej. W następnych kombinacjach widzimy, że im większą stosowano liczbę dni indukcji, tym wzrost roślin silniej był zahamowany i bardziej zmieniony ich pokrój. Kombinacja piąta, która otrzymała 10 przedłużonych nocy, jest odpowiednikiem kombinacji czwartej w doświadczeniu I i wykazuje taką samą gamę zmian. W kombinacji piątej najsilniej uwydatniły się zmiany morfologiczne ze wszystkich kombinacji doświadczenia II (ryc. 18a i b).

Rośliny kombinacji drugiej do piątej miały różnorodnie zmienione kwiatostany, co ilustrują ryc. 19a, b, c, d.

Począwszy od kombinacji szóstej (12 dni indukcji) następuje silne zahamowanie wzrostu i zmiana pokroju roślin. Jedne rośliny tej kombinacji były zbliżone morfologicznie do roślin poprzednio opisanych, a inne miały zmiany II typu i raz tylko kwitły. Kombinacja siódma ma również charakter przejściowy, zbliżając się jeszcze bardziej do II typu.

W następnych kombinacjach ósmej, dziewiątej i dziesiątej (16, 18, 20 przedłużonych nocy) rośliny miały już całkiem inny pokrój niż w pierw-

fol. T. Krzywacka

Ryc. 17. Roślina, która otrzymała 2 przedłużone noce w wieku 4 węzłów, widoczne lekkie zmiany morfologiczne I typu (kombinacja 1, doświadczenie II, 1957 r.). — a — cała roślina; b — wierzchołek rośliny

Plant treated with two prolonged nights at the stage of 4 nodes. Slight morphological changes of the type I are visible (combination 1, experiment II, 1957).
a — total plant; b — apex of the plant

szych kombinacjach; ilustruje to ryc. 20. Rośliny wymienionych kombinacji były bardzo niskie, kwitnienie ich było przyspieszone o $5\frac{1}{2}$ tygodni. Kwiatostany umieszczone były normalnie na szczytach pędów, ale różniły się od kwiatostanów roślin kontrolnych tym, że jedne były bardziej luźne, drugie bardziej zbite (ryc. 21a, b). Liście były ciemne, grube, z wypukłościami, charakterystyczne dla drugiego typu zmian.

We wczesnym stadium rozwoju pachnotki przedłużanie nocy działa nie tak silnie na przyspieszenie kwitnienia, jak na morfogenezę rośliny. W późniejszym stadium ten sam bodziec silniej przyspiesza procesy generatywne, skracając okres wegetacji. Nie możemy tych dwóch okresów ściśle rozgraniczyć w czasie, gdyż jeden na drugi zachodzi (stąd kombinacja pośrednia z roślinami o dwóch typach reakcji).

fot. B. Siemaszko

fot. T. Krzywacka

Ryc. 18. Roślina, która otrzymała 10 przedłużonych nocy w wieku 4 węzłów, widoczne silne zmiany morfologiczne I typu (kombinacja 5, doświadczenie II, 1957 r.). a — roślina w okresie pierwszego kwitnienia; b — wierzchołek rośliny w okresie drugiego kwitnienia

Plant treated with 10 prolonged nights at the stage of 4 nodes Strong morphological changes of the type I are visible (combination 5, experiment II, 1957). a — photographed at the first flowering; b — apex of the plant at the time of second flowering

Dodać należy, że dla krańcowej przemiany kształtu liścia wystarcza najzupełniej 6—10-dniowa indukcja, dla zmian rozwojowych natomiast potrzeba 16—20 przedłużonych nocy.

Poza tym przekonaliśmy się, że zmiany morfologiczne zachodzą w wierzchołku wzrostu stopniowo. Przy bardzo słabej indukcji (zbyt wczesnej albo za krótkiej) tylko część liści jest zmieniona i same zmiany są prostsze, nie tak głębokie i różnorodne, jak przy pełniejszej indukcji.

Aby rozstrzygnąć trzecie zagadnienie, do jakiego stopnia ukształtowane już liście mogą ulegać czynnikom morfotycznym, wywołującym zmiany I typu, przeprowadzono przy doświadczeniu drugim dodatkową analizę rozwoju pędów bocznych oraz zmian ich liści. Mianowicie młodym roślinom

fot. T. Krzywacka

Ryc. 19. Różne formy kwiatostanów u roślin, które otrzymały od 4 do 10 przedłużonych nocy (doświadczenie II, 1957 r.), a — 4, b — 6, c — 8, d — 10 przedłużonych nocy

Different forms of inflorescences treated with different numbers of prolonged nights, a — 4, b — 6, c — 8, d — 10 of prolonged nights

fot. B. Siemaszko

Ryc. 20. Roślina, która otrzymała 20 przedłużonych nocy (kombinacja 10). II typ zmian morfologicznych. Doświadczenie II, 1957 r.

Plant treated with 20 prolonged nights (combination 10). II type of morphological changes. Experiment II, 1957

nom wycinano pączki w pachwinach liści po jednej stronie rośliny i przeprowadzano pod lupą ich analizę morfologiczną oraz sporządzano narysy. Analizy morfologiczne bliźniaczych pędów bocznych, które się rozwinęły w tym samym węźle po przeciwnej stronie wyciętego pączka, robiono

fot. T. Krzywacka

Ryc. 21. Kwiatostany roślin zmienionych w II typie: a — luźny; b — zbity (doświadczenie II, 1957 r.)

Inflorescences from the plants with II type of morphological changes. a — loose; b — dense (experiment II, 1957)

Ryc. 22. Narysy pędów bocznych trzeciego węzła rośliny kontrolnej i roślin doświadczalnych z dziesięciu kombinacji (doświadczenie II, 1957 r.)
 Schemes of the lateral branches from third internode of control plant and of treated plants from ten combinations (experiment II, 1957)

w okresie kwitnienia, zakładając, że naprzeciwnie pędy pachnotki rozwijają się jednakowo. Operację wycinania pączków zastosowano sześciu roślinom z każdej kombinacji w dniu rozpoczynania indukcji. Poza tym w kombinacjach, w których indukcja trwała dłużej, operowano w taki sam sposób nowe rośliny (6 szt.) po 7 dniach, a następnie po 14 dniach indukcji. Pączki te poddawano analizie morfologicznej (mierzone długość największego liścia, liczbę węzłów, liczbę widocznych pod lupą liści oraz mierzone (w mikronach pod lupą) wysokość stożka wzrostu powyżej najmłodszego liścia). Rośliny po tej operacji rosły dalej, normalnie rozwijając pędy z pączków naprzeciwnie wyciętym. Pędy wyrastające z pączków śpiących po stronie operowanej były regularnie uszczykiwane. W okresie kwitnienia poddawano bliźniacze pędy pachwinowe dokładnej analizie morfologicznej, sporządzając ich narysy. W sumie wykonano 126 narysów. Wyniki podano na złożonym wykresie (ryc. 22).

Obok narysów pędów bocznych umieszczono po lewej stronie narysy ich bliźniaczych pączków w chwili rozpoczynania indukcji, a po prawej stronie u góry schemat budowy całej wyrosniętej rośliny. Dla każdego z narysów zastosowano inną skalę.

Ponieważ przedłużanie nocy rozpoczynano równocześnie we wszystkich kombinacjach, a siewki pozostawiono do doświadczenia bardzo równe, pączki analizowane w chwili rozpoczynania indukcji były, jak widzimy, prawie jednakowe. Wpływ sztucznych fotoperiodów zaznaczył się na wzroście, pokroju i morfologii liści w uderzający sposób, inny dla każdej kombinacji.

Z załączonych schematów widzimy wyraźnie, że zmiany pędu bocznego, spowodowane indukcją, są przybliżonym odbiciem zmian całej rośliny. Schematy te pozwalają również ocenić, jak silnym bodźcem jest przedłużanie nocy; już o dwa dni dłuższa lub krótsza indukcja daje w efekcie rzucające się w oczy różnice. Możemy też doskonale uzmysłowić sobie, na czym polega przerastanie roślin (kombinacje 3, 4, 5). Widzimy też, że zmianom pokroju rośliny i morfologii liści towarzyszą głębokie zaburzenia symetrii. Dotyczy to wszystkich kombinacji, ale przede wszystkim roślin zmienionych w I typie.

Uzupełnieniem dla ryciny 22 będą dane cyfrowe zestawione w tabeli 6. Obrazują one rozwój pędów bocznych wyrastających nie tylko z trzeciego (jak na narysach), ale także z pierwszego, drugiego, czwartego, piątego i szóstego węzła. Są to średnie z analizowanych 6 pączków i z 6 do 18 pędów z każdej kombinacji.

Z tabeli 6 (str. 46) widzimy, że pędy boczne, a właściwie pączki w chwili rozpoczynania indukcji były w odpowiadających sobie węzłach wszystkich kombinacji prawie jednakowe, w trzecim znacznie mniejsze.

Tabela 6

Analiza morfologiczna pązków pachwinowych i odpowiadających im pędów bocznych. Pączki wycinane w dniu rozpoczęcia indukcji oraz w 7 i 14 dni indukcji. Średnie z 6 pązków oraz z 6 i 18 pędów. Indukcję wszystkich roślin rozpoczęto 13.VI.1957 r.

Morphological analysis of lateral buds and corresponding branches. Buds excised on the day of the beginning of induction and in 7 and 14 days of induction. Averages from 6 buds and 6 and 18 branches. Induction of all plants started at 13.6.1957.

wzrost 1 — node 1

Nr komb. No comb.	Liczba dni in- dukcyj No of days of induc- tion	Pączek wycięty 13.VI Bud excised on 13.VI			Pączek wycięty 19.VI Bud excised on 19.VI			Pączek wycięty 26.VI Bud excised on 26.VI			Pęd w czasie kwitnienia Main shoot at flowering period					Liczba bocznych rozgałę- zień II rzędu No of lateral branches of II order
		Ogólna liczba węzłów (wraz z wi- docznymi pod lupą)	Wy- sokość sokoła wzro- stu w μ	Wysokość sokoła wzro- stu w μ	Ogólna liczba węzłów (wraz z wi- docznymi pod lupą)	Dłu- gość naj- większego liścia w cm	Długość naj- większego liścia w cm	Ogólna liczba węzłów (wraz z wi- docznymi pod lupą)	Wy- sokość sokoła wzro- stu w μ	Długość naj- większego liścia w cm	Ogólna liczba węzłów (wraz z wi- docznymi pod lupą)	Długość naj- większego liścia w cm	Ogólna liczba węzłów (wraz z wi- docznymi pod lupą)	Ogólna liczba węzłów (wraz z wi- docznymi pod lupą)	Ogólna liczba węzłów (wraz z wi- docznymi pod lupą)	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Kontr.	—	0,7	3,0	42,0	1,3	4,7	40,5	1,4	4,2	60,0	61,0	77,2	—	—	8,6	20,0
Contr.	—	0,7	3,3	40,5	—	—	—	—	—	—	51,3	20,6	12,6	68,3	7,1	12,3
1	2	0,6	2,9	45,0	—	—	—	—	—	—	59,7	92,0	90,0	98,0	15,0	19,3
2	4	0,7	4,2	60,0	—	—	—	—	—	—	33,5	29,4	26,6	83,3	12,0	5,0
3	6	0,8	6,1	39,0	1,1	3,5	67,7	—	—	—	49,3	32,0	32,0	100,0	15,0	12,5
4	8	0,6	3,1	42,0	1,1	3,5	60,0	—	—	—	36,4	47,2	47,2	100,0	12,7	8,1
5	10	0,6	3,5	36,0	0,8	3,2	57,0	—	—	—	24,4	47,8	47,8	100,0	11,3	5,5
6	12	0,7	3,6	48,0	1,6	4,6	60,0	1,6	7,0	64,5	18,8	32,8	32,8	100,0	8,4	6,8
7	14	0,7	3,6	48,0	1,6	4,6	60,0	1,6	7,0	64,5	18,8	32,8	32,8	100,0	8,4	6,8

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
8	16	0,7	3,0	39,0	0,8	4,0	52,5	1,2	7,2	75,0	12,3	27,2	27,2	100,0	8,7	2,8
9	18	0,5	3,2	48,0	1,9	5,2	72,0	2,2	9,0	64,5	9,3	15,2	15,2	100,0	5,5	3,7
10	20	0,7	3,5	45,0	1,1	4,0	66,0	1,8	6,7	72,0	8,6	16,2	15,6	93,8	4,6	4,8
węzeł 2 — node 2																
Kontr.	—	0,7	3,7	40,5	2,8	6,6	57,0	4,1	5,5	57,0	66,4	70,4	—	—	8,7	19,6
1	2	0,7	3,3	36,0	—	—	—	—	—	—	51,6	44,0	30,0	68,0	6,6	20,3
2	4	0,7	2,8	60,0	—	—	—	—	—	—	70,0	100,8	100,0	99,0	11,2	17,2
3	6	1,0	3,7	57,0	—	—	—	—	—	—	74,6	99,6	91,6	91,0	13,8	24,0
4	8	0,7	3,3	52,5	2,1	4,6	60,0	—	—	—	62,5	109,4	109,4	100,0	18,3	21,5
5	10	1,0	4,6	49,5	2,4	5,3	66,0	—	—	—	51,2	152,0	152,0	100,0	20,9	17,4
6	12	0,7	3,7	45,0	1,8	4,2	66,0	—	—	—	30,4	94,8	94,8	100,0	12,1	9,7
7	14	1,1	4,5	46,5	3,0	5,8	67,5	4,3	10,7	60,0	31,3	102,8	102,8	100,0	10,5	12,9
8	16	0,8	3,8	52,5	2,0	4,7	75,0	4,2	10,8	64,5	17,2	100,8	100,8	100,0	12,8	7,6
9	18	0,9	3,3	54,0	3,3	6,0	81,0	5,7	12,2	64,5	13,6	48,4	48,2	99,4	7,2	8,1
10	20	0,7	3,8	54,0	2,1	5,5	72,0	4,7	12,0	67,5	11,1	26,4	24,6	77,9	6,6	5,7

węzeł 3 — node 3

Kontr.	—	0,3	4,0	40,5	1,5	4,8	45,0	3,8	6,2	69,0	35,6	142,4	—	—	8,6	18,5
1	2	0,3	2,6	67,5	—	—	—	—	—	—	54,6	41,2	38,0	92,2	6,6	14,0
2	4	0,3	3,0	45,0	—	—	—	—	—	—	61,1	113,6	91,6	71,8	11,8	16,4
3	6	0,4	3,6	57,0	—	—	—	—	—	—	61,0	62,0	61,6	99,4	13,4	16,5
4	8	0,3	2,6	54,0	0,9	4,6	84,0	—	—	—	68,5	99,6	99,6	100,0	19,0	20,8
5	10	0,5	3,5	45,0	0,7	4,6	60,0	—	—	—	45,9	120,0	120,0	100,0	25,0	10,9
6	12	0,2	3,0	52,5	0,9	4,4	79,5	—	—	—	25,7	104,6	104,6	100,0	13,0	8,1
7	14	0,6	3,6	60,0	1,2	4,6	94,5	3,5	11,2	84,0	22,8	66,2	66,2	100,0	12,1	7,4
8	16	0,3	3,1	57,0	0,7	5,0	79,5	2,3	9,8	79,5	16,7	94,2	94,1	100,0	14,1	7,9
9	18	0,3	3,4	36,0	1,4	5,8	81,0	3,5	11,7	82,5	12,2	28,6	28,6	100,0	6,9	6,8
10	20	0,3	3,5	49,5	1,0	2,7	60,0	2,7	11,8	60,0	10,8	18,2	16,4	88,3	5,0	5,7

węzeł 4 — node 4

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Kontr.		—	—	—	—	0,7	5,3	63,0	2,1	6,0	52,5	53,3	106,6	—	—	7,3	17,0
Contr.																	
4		8	—	—	—	0,6	4,0	39,0	—	—	—	23,8	62,0	62,0	100,0	16,0	5,5
5		10	—	—	—	0,3	3,8	60,0	—	—	—	23,5	70,4	70,4	100,0	16,0	4,2
6		12	—	—	—	0,4	3,8	85,5	—	—	—	9,5	27,5	27,5	100,0	4,5	3,5
7		14	—	—	—	0,4	4,6	69,0	1,6	10,5	72,0	17,0	32,6	32,6	100,0	8,4	4,4
8		16	—	—	—	0,3	4,8	70,0	1,0	10,3	55,5	9,9	27,4	27,4	100,0	8,8	3,7
9		18	—	—	—	0,5	5,5	70,5	1,2	11,2	57,0	7,0	9,0	9,0	100,0	4,2	3,3
10		20	—	—	—	0,4	4,6	75,0	2,1	12,0	52,5	7,3	6,0	6,0	100,0	3,4	4,1

węzeł 5 — node 5

Kontr.	—	—	—	—	—	—	—	—	0,8	5,2	66,0	49,0	53,6	—	—	8,0	18,2
Contr.																	
7		14	—	—	—	—	—	—	1,0	11,0	90,0	25,0	33,6	33,6	100,0	11,6	4,0
8		16	—	—	—	—	—	—	0,8	9,5	57,0	8,8	7,6	7,6	100,0	7,2	2,6
9		18	—	—	—	—	—	—	0,6	9,8	60,0	7,8	4,6	4,6	100,0	4,0	3,3
10		20	—	—	—	—	—	—	0,7	10,5	55,5	5,7	2,0	2,0	100,0	2,3	1,8

węzeł 6 — node 6

Kontr.	—	—	—	—	—	—	—	—	0,4	4,7	45,0	—	—	—	—	—	—
Contr.																	
7		14	—	—	—	—	—	—	0,5	10,0	72,0	13,0	35,0	35,0	100,0	2,2	2,0
8		16	—	—	—	—	—	—	0,5	9,3	49,5	10,1	24,0	24,0	100,0	10,3	2,2
9		18	—	—	—	—	—	—	0,3	9,6	69,0	7,2	6,0	6,0	100,0	3,7	1,3
10		20	—	—	—	—	—	—	0,3	10,0	55,5	7,4	3,2	3,2	100,0	2,8	1,6

Kiedy w czasie indukcji ukazały się pączki w wyższych węzłach, pobierano z nich także materiał do analiz. Po 7 dniach indukcji w rozwoju pączków bocznych nie zaznaczyły się różnice w stosunku do kontrolnych, natomiast analiza po 14 przedłużonych nocach wykazała, że wszystkie pędy boczne na skutek bodźca fotoperiodycznego rozwinęły blisko dwa razy tyle liści, co odpowiadające im pędy roślin kontrolnych. Różna liczba fotoperiodów odbiła się bardzo wyraźnie na dalszym rozwoju obserwowanych pędów bocznych. W okresie kwitnienia pędy wyrastające z pierwszego węzła były we wszystkich kombinacjach mniejsze od odpowiadających im pędów u roślin kontrolnych, natomiast pędy z węzła drugiego i trzeciego zareagowały na kilkudniową indukcję nieznacznym wydłużeniem (węzeł drugi — kombinacja 2 i 3, węzeł trzeci — kombinacja 2, 3, 4). W dalszych kombinacjach (12 i więcej skróconych dni) pędy boczne we wszystkich węzłach były znacznie krótsze od odpowiadających im pędów roślin kontrolnych. Liczba węzłów podstawowych na tych pędach i liczba ich bocznych rozgałęzień (drugiego stopnia), tak samo jak w pierwszych kombinacjach, była prawie równa, a w niektórych wypadkach (gdy rośliny ulegały najsilniej zmianom I typu) wyraźnie wyższa niż na odpowiednich pędach roślin kontrolnych. Liczba liści tylko w kombinacji drugiej pędu pierwszego i w kombinacji od trzeciej do ósmej pędu drugiego przewyższała liczbę liści u odpowiadających pędów roślin kontrolnych. W wyższych węzłach skrócenie pędu związane z indukcją pociągnęło za sobą znaczne zredukowanie liczby liści. Widzimy więc, że liczba dni indukcji odbija się na rozwoju bocznych pędów podobnie jak na rozwoju całych roślin.

Gdy przyjrzymy się cyfrom ilustrującym zmiany morfologiczne na tabeli 6, to zobaczymy nieco inny obraz niż na tabeli 5 (zmiany liści na całej roślinie). Na pędzie pierwszym wszystkie liście są zmienione od piątej do dziewiątej kombinacji, zaś na pędach drugim i trzecim począwszy od czwartej kombinacji. Pędy boczne zawiązywane przez roślinę już w czasie indukcji (węzeł 4, 5, 6) miały bez wyjątku liście w 100% zmienione. Doświadczenie to wykazało niezbicie, że zmianom podlegają nie tylko liście, których zawiązki były widoczne pod lupą już po zakończeniu indukcji (kombinacja czwarta), ale wszystkie liście młodsze aż do liści ostatniego węzła. Poza tym zaobserwowano, że liście już zupełnie dobrze wykształcone ulegają zmianom morfologicznym nie tylko II, ale częściowo I typu. Takie liście oznaczono na schematach jako półzmienione (lekkie wydłużenie blaszki, rzadsze ząbkowanie, ale unerwienie normalne). Dane do powyższych tabeli brano bezpośrednio z pomiarów, albo zaczerpnięto z narysów sporządzanych przy każdej analizie. Analiza narysów pozwala prześledzić wpływ indukcji fotoperiodycznej na morfologię organów generatywnych. Gdy roślina przystępuje do kwitnienia w pachwinie liścia na

pędzie bocznym, to zależnie od stanu wyjściowego pączka w chwili indukcji albo wyrasta normalny pęd boczny drugiego stopnia, albo tworzy się krótki, normalny, lekko rozluźniony kwiatostan (3—4 węzły liczący) z normalnymi przysadkami. W jednym i w drugim wypadku pęd rośnie nadal wytwarzając w następnych węzłach liście zmienione, w pachwinach których wyrastają pojedyncze kwiatki lub skrócone kwiatostany składające się z 3 do 5 kwiatków. Zmiany powyższe ulegają pewnym odchyleniom zależnie od kombinacji.

DYSKUSJA

Jak już wspominaliśmy we wstępie, zmiany pokroju i kształtu liści pachnotki pod wpływem indukcji fotoperiodycznej były opisywane przez Lejsle (1950). W jego doświadczeniach zmiany morfologiczne wystąpiły dopiero po pięciodniowej indukcji. My obserwowaliśmy zmiany po zastosowaniu zaledwie dwóch przedłużonych nocy. Lejsle wiąże zmiany morfologiczne rośliny z indukcją w okresie stadium świetlnego. Sądzi on, że na skutek przerwania przedłużania nocy przed zakończeniem tego stadium następuje „rozchwianie” cech rozwojowych rośliny, co ma być powodem zmiany jej kształtów. Nie tłumaczyłoby to zupełnie zmian morfologicznych II typu, ale o tych autor nie wspomina. Doświadczenia tu opisywane potwierdziły raz jeszcze, że pachnotka jest rośliną krótkiego dnia i wymaga w warunkach naturalnych przynajmniej 9 godzin ciemności w ciągu doby, aby przejść do reprodukcji. Przy tym aby indukcja długą nocą była skuteczna, roślina musi być w określonym stadium dojrzałości fizjologicznej. Wykazaliśmy, że dla pachnotki ten wiek dojrzałości charakteryzuje się wykształceniem na głównym pędzie sześciu do siedmiu węzłów. W tym wieku przedłużanie nocy do 16 godzin wystarcza, żeby rośliny zahamowały rozwój wegetatywny i przeszły do reprodukcji. Temu zjawisku towarzyszą zmiany morfologiczne II typu opisane dokładnie wcześniej (str. 18 niniejszej pracy).

Jeżeli indukcję fotoperiodyczną rozpoczniemy w wieku młodzieńczym rośliny (iuvenile phase, u pachnotki wiek od 2 do 5 węzłów), to, zależnie od czasu jej trwania, otrzymamy całą gamę reakcji zarówno w morfogenezie (zmiany I typu), jak w rozwoju wegetatywnym i generatywnym rośliny. Jeszcze młodsze rośliny (stadium liścieni i pierwszego węzła) okazały się prawie obojętne na przedłużanie nocy. Możemy więc powiedzieć, że pachnotka (a prawdopodobnie tak samo każda inna roślina) ma pewien wiek, w którym odpowiada na zmianę długości nocy zakłóceniami w rozwoju, w szczególności zmianą kształtów, oraz pewien inny (późniejszy) wiek, w którym ten sam czynnik powoduje gwałtowne zahamowanie wzro-

stu, przyspieszenie rozwoju generatywnego oraz innego typu zmiany morfologiczne.

Wskazywałoby to wszystko na istnienie w organizmie roślinnym trzech różnych grup substancji czynnych współdziałających przy rozwoju: 1. wzrostowych (najlepiej znane: auksyny), 2. morfotycznych oraz 3. generatywnych.

Możemy przypuszczać, że drugie i trzecie z tych czynników mają, tak jak pierwsze, charakter hormonalny i że kiedyś, z czasem, dadzą się wyizolować. Organizm roślinny jest całością, a rozwój jego jest ciągły. Możemy powiedzieć, że uchwycony w jakiegokolwiek chwili stan rozwojowy rośliny jest wypadkową działania co najmniej trzech wyżej wymienionych grup czynników, których aktywność zależy od różnorodnych warunków zewnętrznych.

Szczególnie silnie na rozwój rośliny działa długość dobowych okresów światła i ciemności, przy tym największa wrażliwość na fotoperiody każdej z grup czynników wewnętrznych wypada na inny okres rozwoju rośliny.

Proponowane przez Lejsle tłumaczenie zmian morfologicznych bliżej nie określonym „rozchwianiem” organizmu w „stadium świetlnym” wydaje się nam zbyt dużym uproszczeniem tych wielce skomplikowanych procesów i reakcji. W dodatku oba nasze doświadczenia z 1957 r. wskazują na stopniowe narastanie zmian morfologicznych zarówno jeśli chodzi o ich ilość, jak i jakość. Należy więc przypuszczać, że nie mamy tu do czynienia tylko z „rozchwianiem”, wynikającym ze zniweczenia substancji kształtotwórczych w wierzchołku wzrostu, ale także z powstawaniem nowych czynnych morfotycznie substancji zmieniających kierunek rozwoju. Tę kwestię uważamy nadal za otwartą.

Jedna rzecz wydaje się w tym wszystkim dziwna. Pachnotka jest rośliną krótkiego dnia, pochodzi z okolic, gdzie dzień letni wynosi około 14 godzin, dlaczego więc skrócenie dnia powoduje u niej tak głębokie zaburzenia rozwojowe? Zmiany te zachodzą przecież równie dobrze przy przedłużaniu nocy już do 12 godzin (I rok doświadczeń), jak i przy nocy 16-godzinnej. Zagadnienia tego nie potrafimy rozstrzygnąć. Może chodzi tu o przedłużanie nocy przy innych warunkach środowiska (intensywność światła, wilgotność) różnych niż ma pachnotka w kraju macierzystym.

Z Lejsle m chcemy jeszcze podyskutować na inny temat. Nie możemy zgodzić się z określeniem, że za krótka indukcja przerywa zapoczątkowany proces przechodzenia rośliny do stadium generatywnego. Wszędzie w naszych doświadczeniach zmianom morfologicznym I typu towarzyszy cały czas kwitnienie (skape) w pachwinach liści i trwa ono u prze-

rastającej rośliny nieprzerwanie do końca wegetacji, przechodząc w pewnej fazie w normalne drugie kwitnienie równoległe z kwitnieniem roślin kontrolnych. W przeciwieństwie do Lejsle większość wzmianek, odnośnie do zmian morfologicznych w związku z długością dnia, dotyczy zmian określonych przez nas jako II typu (Moszkow 1939; Sen Gupta 1947, *Sesamum orientale*; Witsch i Flügel 1951; Matusiewicz 1953, *Cannabis sativa*; Njouku 1956, *Ipomea coerulea*). Dla nas te nienormalności — dotyczące już uformowanych liści — stoją na drugim planie. Na pierwszy plan wysuwają się zmiany powodowane przez czynniki, które modyfikują kształtowanie się liści w wierzchołku wzrostu. Są to właściwe czynniki morfotyczne, wzbudzające największe zainteresowanie fizjologa. Zmianami rozmiarów liści u poziomki pod wpływem fotoperiodów zajmuje się Arney (1956), zaś zmianami kształtu liści (I typu) u konopi Matusiewicz (1953) i Köhler (1958) — notują oni jedynie fakty nie szukając dla nich wytłumaczenia. My też nie kusimy się o pełne wyjaśnienie. Staramy się możliwie dokładnie poznać warunki fizjologiczne, w jakich kierunek działania czynników morfotycznych ulega zmianom, aby przybliżyć moment uchwycenia i określenia samej natury tych czynników.

Metoda analizy rozwoju pędów bocznych, zaprojektowana przez prof. Teleżyńskiego (o ile nam wiadomo, nie stosowana przed nami), wniosła dużo momentów nowych do naszej pracy. Piszemy o tym szczegółowo w opisie doświadczeń. Tu chcemy zwrócić uwagę na jedno poboczne zjawisko. Mianowicie pędy boczne, wyrastające z dwóch pierwszych węzłów i indukowane w stanie małych pączków przez kilka dni, są pobudzone w swym rozwoju wegetatywnym i dają czasowo dłuższe i bardziej ulistnione pędy niż także pędy roślin kontrolnych. Z tym samym zjawiskiem spotkaliśmy się w 1955 i 1957 r. w stosunku do całych roślin krótko (10 dni) indukowanych (doświadczenia w Radzikowie). Mamy tu widać do czynienia z ilustracją dość często spotykanego zjawiska biologicznego, że ten bodziec, który przy większym nateżeniu działa hamująco na pewne procesy, zastosowany w małej dawce procesy te stymuluje. Mechanizm tego zjawiska w odniesieniu do procesów wzrostu nie został dotąd wyjaśniony. W naszym konkretnym wypadku, prócz wydłużenia bocznych pędów, stwierdziliśmy znaczne zwiększenie liczby liści na tychże młodziutkich pędach (analiza po 14 dniach indukcji). Widocznie pierwszą reakcją na przedłużanie nocy jest stymulacja rozwoju wegetatywnego, a wtórnie dopiero, po zakończeniu indukcji, przychodzi hamowanie wzmagające się proporcjonalnie do liczby dni indukcji.

Mając dokładne dane o stanie pączków bocznych w chwili rozpoczęcia indukcji mogliśmy stwierdzić, jakim zmianom ulegają kolejne liście.

Na podstawie obserwacji z lat poprzednich sądziliśmy, że liście już zapoczątkowane mogą ulegać jedynie zmianom II typu — dotyczącym cech drugorzędnych. Okazało się to niesłuszne, gdyż liście już zapoczątkowane na wierzchołku wzrostu (widoczne pod lupą) zmieniają zasadniczo swe kształty pod wpływem bodźca fotoperiodycznego. Jest to wskazówka, że kształt liścia nie jest zdeterminowany w pierwszym okresie jego rozwoju i pod wpływem warunków zewnętrznych może ulegać jeszcze daleko idącym modyfikacjom.

STRESZCZENIE

Na podstawie pięcioletnich doświadczeń nad wpływem okresowego przedłużania nocy na pokrój roślin i kształt liści pachnotki oleistej (*Perilla ocimoides* L.) możemy wyciągnąć następujące wnioski:

1. Pokrój roślin i kształt liści jest w wysokim stopniu uzależniony od długości dziennego oświetlenia we wczesnych okresach rozwojowych rośliny.

2. Rośliny traktowane 6—10 długimi nocami (16 godzin), przy rozpoczynaniu indukcji w stadium (w wieku fizjologicznym) od dwóch do pięciu węzłów, ulegają zmianom I typu. Zmianom tym towarzyszy okresowe zahamowanie wzrostu i przejście do reprodukcji (pierwsze, skąpe kwitnienie). Po kilkunastu dniach następuje ponowna faza rozwoju wegetatywnego (tzw. przerastanie) z dalszym, nieprzerwanym kwitnieniem, które stopniowo przechodzi w tzw. drugie kwitnienie (razem z roślinami nie indukowanymi).

Liście tych roślin są inne niż roślin kontrolnych, a przy tym mają różnorodne kształty. Ogonki liściowe są skrócone i spłaszczone, blaszki niesymetryczne, szerokie lub lancetowate, brzegi blaszek słabiej ząbkowane lub gładkie, unerwienie zamiast pierzastego dłoniaste lub prawie równoległe. Pojedyncze kwiaty lub bardzo skrócone kwiatostany pierwszego kwitnienia występują w pachwinach liści. Kwiatostany drugiego kwitnienia znajdują się na szczytach pędów; są one luźniejsze od normalnych. Przysadki kwiatowe często przerastają osiągając rozmiary średnich liści.

3. W kombinacjach, które były indukowane bardzo krótko (2—4 dni), albo zbyt wcześnie (w stadium jednego węzła), większość roślin nie różni się od kontroli; u niektórych tylko wystąpiły słabe zmiany morfologiczne I typu.

4. Przy indukcji 14-dniowej lub dłuższej, rozpoczynanej w wieku czterech lub więcej węzłów, występuje II typ zmian morfologicznych. Rośliny takie przechodzą definitywnie do reprodukcji i nie rozwijają się dalej wegetatywnie. Przybierają one postać skarłowaciałą. Na szczycie ich pędu rozwijają się normalnie kwiatostany, przy rozwiniętych zaledwie 7—9 parach liści (u nie indukowanych jest ich 15—17 par). Liście tych roślin ulegają wtórnym modyfikacjom, upodabniając się do kserofitów: blaszki ich ciemnieją, grubieją, uwypuklają się ku górze.

5. Przy wzrastającej liczbie fotoperiodów, albo przy równej ich liczbie stosowanej w coraz to późniejszym wieku fizjologicznym, obserwuje się przejście ciągle od roślin normalnych do przerastających i coraz silniej zmienionych w typie I, następnie stopniowe ustępowanie tych nieprawidłowości i potęgowanie się zmian II typu.

6. Zmianom morfologicznym I typu ulegają liście, które były widoczne pod lupą w momencie rozpoczynania indukcji, oraz wszystkie młodsze liście, których primordia powstały w czasie indukcji lub po jej zakończeniu.

7. Ontogeneza (całkowity rozwój) rośliny jest wypadkową działania trzech grup czynników: wzrostowych, morfotycznych i generatywnych, których ilość i aktywność zależy od różnorodnych warunków zewnętrznych. Długość nocy jest jednym z silnie działających czynników środowiska na wszechstronne kształtowanie się rośliny. Największa wrażliwość na zmianę fotoperiodu zaznacza się dla każdego z wymienionych wewnętrznych czynników rozwoju w innym wieku fizjologicznym rośliny.

6. Przypuszcza się istnienie specjalnych substancji kształtotwórczych (morfogenów) w wierzchołku wzrostu, których ilość i jakość (zależna m. in. od długości nocy) w każdym okresie rozwoju osobnika decyduje o jego morfogenezie.

Pragniemy złożyć serdeczne podziękowanie profesorowi Henrykowi Teleżyńskiemu za cenne rady i wskazówki przy projektowaniu, wykonywaniu oraz opracowywaniu doświadczeń z 1957 r.

Dziękujemy również mgr Marii Wisłockiej oraz mgr Nelly Rosiekowej za koleżeńską pomoc w przeprowadzaniu doświadczeń, jak również ob. Alicji Oleksiej za wykonanie prac technicznych.

Laboratorium Fizjologii Rozwoju Roślin

IHAR w Warszawie

(Wpłynęło dn. 20.4.1959 r.)

SUMMARY

In experiments continued for five years the influence of periodic prolongations of nights on the growth habit and the shape of leaves in *Perilla ocimoides* L. was investigated. The conclusions reached are as follows:

1. The growth habit and the shape of leaves depend to a great extent on the length of day to which the plants are exposed in the early stages of growth.

2. Plants treated with six to ten long nights (16 hours) undergo changes of type I when the treatment starts at the stage (the physiological age) of three to five nodes. These changes are accompanied by a temporal inhibition of vegetative growth and the start of reproduction (formation of the first scarce flowers). After about two weeks vegetative growth is renewed; flowering continues all the time but gradually passes into the so-called second flowering stage which coincides with the flowering of the untreated plants.

The leaves of plants submitted to long-night treatment differ from the controls and have various shapes. Petioles are shorter and flattened; the blades are asymmetric, wide or lanceolate; leaf margins are less serrate or entire; and the venation instead of pinnate is palmate or almost parallel. Single flowers or very short inflorescences of the first flowering are formed in the leaf axil. The inflorescences of the second flowering develop at the top of shoots; they are less compact than in normal plants. Flower bracts are often overgrown and equal medium leaves in size.

3. When induction is very short (2—4 days) or begins at a very early stage of growth (at the stage of the first node) the majority of plants do not differ from the controls and only few plants manifest slight morphological changes of type I.

4. After treatment for 14 days and more, started at the age of four or more nodes, the morphological changes are of type II. The plants definitely enter the reproductive stage and vegetative growth is discontinued. Dwarf plants are formed. Normal inflorescences appear at the top of the shoots when only 7—9 pairs of leaves are developed (in untreated plants the number of leaf pairs is 15—17). The leaves undergo secondary modifications and become similar to the leaves of xerophytes; the leaf blades become darker, thicker, and bulge upwards.

5. When the number of photoperiods is increased or when their number is kept constant but induction is applied at a progressively later physiological age, a continuous series is obtained from normal plants to gradually increasing changes of type I and then to receding abnormalities of type I and increasing malformations of type II.

6. The detailed morphological analysis has shown that the development of lateral branch is a very similar replica of the development of the main shoot, which could be explored in future experiments.

7. The morphological changes of type I affect the leaves that were already visible under a magnifying glass at the moment induction started as well as all younger leaves the primordial of which have formed in the course of treatment or after it ended.

8. The ontogeny (the full growth) of plants is the resultant of three groups of factors, i.e. the growth, the morphotic, and the generative factors. The number and the activeness of these factors depend on various external conditions. The length of night influences very strongly all the aspects of plant growth. In the case of each of the above mentioned inner growth factors the greatest sensitivity to any changes of photoperiod is manifested at a different physiological age of a plant.

9. The existence of special substances controlling the shape (morphogens) is assumed in the growth apex. The amount and the nature of these substances, depending among other things on the length of night, determines at every developmental stage the morphogenesis of an individual.

LITERATURA

- Åberg B., 1943, Physiologische und ökologische Studien über die Pflanzliche Photomorphose, Symb. Bot. Upsal. 8; 1—189.
- Arney S. E., 1956, Studies of growth and development in the genus *Fragaria*. VI. The effect of photoperiod and temperature on leaf size, J. Exp. Bot. 7(19): 65—79.
- Ashby E., 1946, Leaf shape and physiological age, Endeavour 5 (17): 18—25.
- Garner W. W., and Allard H. A., 1923, Further studies in photoperiodism, the response of the plant to relative length of day and night, J. Agric. Res. 23 (11): 871—920.
- Goebel K., 1908, Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen, Leipzig und Berlin.
- Köhler D., 1958, Die Entwicklung von *Cannabis sativa* unter dem Einfluss verschiedenen Tageslängen, Physiol. Plant. 11 (2): 249—259.
- Krenke M. P., 1957, Regeneracja roślin, PWN, Warszawa.
- Lejsle F. F., 1950, Wlijanije swietowowo i tiempieraturnowo faktora na rassielenje rastienij i ich izmieničziwost w swietie stadijnowo razwitja. Soob. I. Morfolo-gičeskije izmienenija rastienij, swiazannyje s ich razwitjem w usłowjach raznoj dliny dnia, Exper. Botanika (7): 59—77.
- Matusiewicz E., 1953, Studia nad fotoperiodyzmem konopi, Pozn. Tow. Przyj. Nauk. Pr. Kom. W. R. i L. 2 (2): 1—81.
- Moszkow B., 1939, O minimalnych otrieżkach swieta i ciemnoty wyzywajusz-zich uwietienje korotkodnicznich rastienij, D.A.N. SSSR. 22 (7).
- Njouku E., 1956, Studies in the Morphogenesis of leaves, The New Phytologist. 55 (1).
- Rylska T. i Wiśłocka M., 1956, Badania nad fotoperiodyzmem pachnotki (*Perilla ocimoides* L.) I. Znaczenie i zastosowanie praktyczne, Acta Agrobotanica 4: 13—43.
- Sen Gupta J. G., 1917, Leaf heteromorphism und Photoperiods in *Sesamum orientale* L., Nature 160 (4067): 510—511.
- Stolwijk J. A. J., 1954, Wave length dependence of photomorphogenesis in plants, Meded. Landbouwhog, Wageningen, 59: 181—244.
- Schwabe W. W., 1958, Effects of photoperiod and hormone on isolated rooted leaves of *Kalanchoë blossfeldiana*, Physiol. Plant., 11 (2): 225—240.
- Szaferowa-Jentys J., 1955, Wielopostaciowość liści drzew i jej przyczyny, Acta Soc. Botan. Pol. 24 (1): 236—267.
- Witsch und Flügel A., 1951, Über photoperiodisch induzierte Endomitose bei *Kalanchoë Blossfeldiana*, Naturwiss. 38 (6): 133—140.
- Zurzycka A., 1956, Badania nad zjawiskiem fotomorfozy u *Aspergillus giganteus* Nehm I, Acta Soc. Botan. Pol. 25 (3): 435—458.