

## ROLNICTWO ZA GRANICĄ

PIERRE MADEC

*Stacja Hodowli Ziemniaków — Landerneau, Francja*

### NAJNOWSZE BADANIA Z DZIEDZINY FIZJOLOGII ZIEMNIAKA

#### WSTĘP

Pod ogólnym pojęciem „fizjologii” mieści się tyle różnorodnych tematów, poczynając od ekologii aż do biochemii i biologii komórkowej, że byłoby przesadą i daremnym wysiłkiem z mojej strony silić się na szczegółowe przedstawienie w tak krótkim referacie ostatnich osiągnięć poczynionych w każdej specjalności tej bogatej dyscypliny. Choćbym nawet tego pragnął, moje ograniczone wiadomości nie pozwoliłyby mi na to.

W swoim referacie postanowiłem więc całą uwagę skupić na zagadnieniu zasadniczym: na fizjologii wzrostu i rozwoju bulwy, kielka, a następnie rośliny.

Uważam, że jest to zagadnienie dość ogólne, przede wszystkim dlatego, że rzutuje na inne dyscypliny, w szczególności zaś na uprawę ziemniaka w normalnej praktyce — poprawa jej jest głównym celem nas wszystkich — aby większość nefizjologów mogła się nim zainteresować, a może nawet i wyciągnąć korzyści.

Problem ten jest na tyle zasadniczy, że może tworzyć wspólną platformę dla specjalistów rozmaitych dziedzin fizjologii, przed którymi tłumaczę się z góry ze wszystkich niedociągnięć mojego wykładu w przedmiotach ich ostatnich badań, których nie znałem dostatecznie i które oni wyjaśnią w trakcie zebrania sekcji, zwłaszcza w tym, co dotyczy zagadnień biochemii i jakości bulw, które są obecnie drugim zasadniczym kierunkiem badań fizjologów ziemniaka.

Z wyjątkiem wypadków bezwzględnie koniecznych dla zrozumienia przedmiotu ograniczyłem się do cytowania dostępnej mi literatury za ostatnie 3—4 lata. Jest ona przy tym bardzo niekompletna, gdyż ze względu na trudności językowe i niedostateczną dokumentację literatura niektórych krajów została prawie całkowicie pominięta.

#### FIZJOLOGIA BULWY: OKRES SPOCZYNKU I WZROSTU KIEŁKÓW

##### *Definicje*

Zanim przejdę do sedna zagadnienia, wydaje się rzeczą pożyteczną przypomnieć pewne definicje dotyczące terminologii. Jak można bowiem się zrozumieć, interpretując czy wyjaśniając jakieś zjawisko, jeśli poprzednio nie uzgodniono terminologii i tym samym terminem określa się dwa rozmaite zjawiska, albo używa się dwóch terminów dla oznaczenia tego samego zjawiska? Nie twierdzą, że terminy, których będę używał, są najlepsze, ale chodzi tylko o to, aby było wiadome, w jakim sensie je używam.

Według Emilssona (42) będę nazywał „okresem spoczynku” okres, w którym na ogół znajdują się bulwy w momencie zbioru i w czasie którego nie mogą kiełkować w sposób naturalny, nawet w wypadku umieszczenia ich w optymalnych warun-

kach temperatury i wilgotności. „Okres uśpienia” jest to okres, podczas którego bulwa może być przechowywana bez kiełkowania w temperaturze poniżej optimum. W definicji Emilssona okres uśpienia obejmuje również okres spoczynku, tak że w optymalnych warunkach dla kiełkowania okres spoczynku i okres uśpienia są sobie równe. Zastanawiam się, czy nie byłoby lepiej zachować określenia „okres uśpienia” dla oznaczenia czasu, w którym bulwy po przejściu okresu spoczynku nie kiełkują, pozostając w temperaturze suboptymalnej. Pozwoliłoby to na wyraźne rozróżnienie właściwego okresu spoczynku, w czasie którego brak wzrostu kiełków jest spowodowany przyczynami wewnętrznofizjologicznymi bulw, od okresu uśpienia, w czasie którego kiełki nie rosną z przyczyn zewnętrznych lub wzrost ich jest tak nikły, że nie może być dostrzeżony.

Fakt, że w okresie spoczynku istnieje pewien wzrost komórek pąków dostrzegalnych pod mikroskopem, nie wydaje się wystarczający, aby zaprzeczać, jak to czyni Davidson (35), istnieniu tego spoczynku. Spoczynek ten tworzy fazę wyraźnie różniącą się od następnej fazy aktywnego wzrostu kiełków.

Można by przypuszczać, że wszyscy są zgodni co do definicji kiełka. Może tak i było do momentu, gdy pewni autorzy (114) podali, że rozpylając giberelinę na roślinach wywołali ich kiełkowanie. Pomylili w tym wypadku, a za nimi i inni (30, 111, 112), kiełkowanie i odrastanie; to ostatnie daje bowiem stolon a nie kiełek. Błąd ten jest do wybaczenia, gdyż w obydwu wypadkach wyrasta pęd z pąka bulwy i początkowo obydwa organy są do siebie podobne pod względem morfologicznym, szybko jednak nabierają różnicujących je cech charakterystycznych.

O ile mi wiadomo, nie ustalono nigdy kryteriów morfologicznych i anatomicznych różnicujących te dwa organy, ale sądzę, że byłoby to wskazane. Myślę jednak, iż możemy uznać, że kiełkowanie jest wytwarzaniem pędu przez pąki bulwy, spowodowane czynnikami wewnętrznymi samej bulwy, podczas gdy w wypadku odrastania oczko wytwarza stolon pod działaniem czynników pochodzących z rośliny macierzystej, co potwierdza zatrzymanie wzrostu w wypadku oddzielenia bulwy od rośliny.

Jest prawdopodobne, że badania porównawcze obydwóch zjawisk doprowadziłyby do ciekawych wyników dotyczących okresu spoczynku i jego przyczyn.

W rzeczywistości w okresie tuberyzacji pączki na wierzchołku stolona przestają rosnać, tzn. zapadają w spoczynek, aby stać się oczkami bulwy. Przyczyną tego są procesy fizjologiczne przebiegające wewnątrz rośliny. Odrastanie odpowiada przerwie w spoczynku o mniej lub więcej ograniczonym trwaniu. Przerwę tę wywołują przyczyny istniejące poza bulwą, których należy szukać w zaburzeniach fizjologicznych rośliny macierzystej, do czego powrócimy dalej. Kiełkowanie natomiast jest definitywnym zakończeniem spoczynku wywołanym przemianami zachodzącymi wewnątrz bulwy. Daje ono kiełek, którego wzrost jest całkowicie zależny od samej bulwy.

Te rozważania potwierdziłyby, jeśli potrzeba, istnienie fazy powstrzymania wzrostu pąków podczas tuberyzacji i okresu spoczynku, które przeciwstawia się aktywnemu odrastaniu i kiełkowaniu. Według tych stwierdzeń, wydawałoby się logiczne uważać za Burtonem (24, 25), że okres spoczynku zaczyna się od momentu zawiązywania kłąbów, co niektóre fakty zdają się potwierdzać (13, 26, 42, 90, 131).

#### *Okres spoczynku i uśpienia*

Burton (25) już nam opisał znane czynniki, które wpływają na skracanie i przedłużanie okresu spoczynku, jak i teorie, którymi próbowano to wytłumaczyć.

Jeśli od tej pory niewiele nowego powiedziano o czynnikach fizycznych to wiele pisano i dyskutowano o wpływie gibereliny na przerwanie okresu spoczynku.

Wspomniałem wyżej, jak niektórzy autorzy błędnie przypisali tej substancji wpływ stymulujący na kiełkowanie przez rozpylanie na liściach, kiedy w rzeczywistości chodzi tylko o „odrosty”. Ci sami autorzy (109, 142, 174, 175) wnioskuje, że zanurzanie bulw w roztworach gibereliny pozwoliłoby na przerwanie okresu spoczynku.

Fischnich i in. (48) otrzymują wprawdzie kiełkowanie przyspieszone, ale stwierdzają słabsze działanie jej w stosunku do rindite przy traktowaniu bulw wcześniej zebranych. To potwierdza wnioski (38, 89, 122, 180), że giberelina nie wywołuje prawdziwego przerwania okresu spoczynku, a jedynie pozorne, gdyż przyspiesza wzrost kielków z chwilą, kiedy to jest tylko możliwe, tj. od momentu, gdy oczka po naturalnym zakończeniu okresu spoczynku są już pozbawione inhibicji. Nie udowodniono więc dotychczas, że giberelina może zastąpić substancje obecnie stosowane w praktyce, jak np. rindite.

Te sprzeczności, jak również brak rozróżnienia między kiełkowaniem a odrastaniem, utrudniają interpretację tych prac, w których oparto się na rzekomym przerwaniu okresu spoczynku przez giberelinę, dla znalezienia nowych wytłumaczeń mechanizmów tego spoczynku.

Stwierdzono, że traktowanie gibereliną zmniejsza zawartość inhibitora — kwasu B, czym można by wytłumaczyć według Boo (14) jej działanie na spoczynek. Niestety, z pracy tej nie wynika, czy użyte bulwy były rzeczywiście w stanie spoczynku, czy tylko uśpione (przechowane w 4°), nieznane było również działanie gibereliny na kiełkowanie. Poza tym wiadomo, jak bardzo kontrowersyjna była fizjologiczna rola tego inhibitora kwaśnego w spoczynku ziemniaków (20, 23, 25), choć według ostatnich prac można mu przypisać pewien wpływ na metabolizm (68, 127).

Substancje typu gibereliny znaleziono w bulwach (61, 62, 135, 136), ale brak opisów i dostatecznych sprecyzowań nie pozwala na wniosek, że ta obecność ma jakikolwiek związek z mechanizmem rozpoczęcia kiełkowania. Stwierdzono wprawdzie wzrost zawartości giberelin naturalnych w okresie od zbioru do kiełkowania (89, 143).

Bruinsma (18) omówił dokładnie serię prac zespołu japońskiego Tagawa, Nishiyama i Okazawa nad uśpieniem bulw, nie jest więc potrzebne szczegółowe omawianie. Wynika z nich, że przejściu ze stadium uśpienia w stadium kiełkowania towarzyszą zmiany w systemie oddechowym bulw i wydaje się, że zmiany te reguluje z jednej strony działanie antagonistyczne kwaśnego inhibitora, a z drugiej gibereliny i glutationu.

Pracując nad uśpieniem indukowanym przez NAA (alkohol nonylowy), Marinos (126) wnioskuje, że ma ono inne źródło niż naturalny okres spoczynku. Przy tym ostatnim pączki nie rosną z powodu równowagi pomiędzy substancjami stymulującymi a substancjami inhibującymi wzrost, z pewną przewagą tych ostatnich. Przy uśpieniu indukowanym pobieranie auksyny prowadzi do ponadoptymalnej zawartości auksyny, która zatrzymuje wzrost.

Chociaż hipotezy tłumaczące regulację okresu spoczynku równowagą między inhibitorami i stymulatorami są bardzo pociągające, nie można ich przyjąć, dopóki podstawy ich pozostaną tak kruche i dyskusyjne, tzn. dopóki ich stronnicy i przeciwnicy nie uzgodnią wspólnego programu badań, które pozwolą ostatecznie rozwiązać problem, wyjaśniając przede wszystkim istotność i znaczenie roli substancji najbardziej nas teraz interesujących, mianowicie inhibitora B i gibereliny. Naturalnie program ten mógłby nie tylko ograniczyć się do tych substancji, ale objąć również badania związków i czynników, których powiązanie z obecnością lub nieobecnością kiełkowania zostało już ustalone, jak np. wymieniając tylko ostatnio wzmiankowaną prolinę (17, 64, 65, 66, 67), różne inne kwasy aminowe, auksyny (169, 170, 171), kwasy

organiczne (84, 85, 86, 87, 88), witaminę C (54), związki na bazie tiolu (147), enzymy oddechowe (125, 131, 132, 133, 172), albo inne enzymy (160) itd.

Taki program, który pragnęlibyśmy widzieć i którego powstanie takie stowarzyszenie jak nasze może ułatwić, będzie już dużym krokiem naprzód. Znaczenie takiego programu byłoby szczególnie duże, gdyby prawdziwe mechanizmy okazały się zupełnie innymi, niż to się dotychczas przypuszcza.

### *Wzrost i rozwój kielków*

Po zakończeniu okresu spoczynku kielki rosną, o ile warunki środowiska na to pozwalają, tzn. jeżeli nie ma uśpienia indukowanego przez warunki środowiska, jak zbyt niskie temperatury, albo rozmaite inhibitory wzrostu.

Burton wykazał już (24, 25) esoidalny kształt krzywej wzrostu kielków i zwrócił uwagę, że na ten wzrost wpływają czynniki odmianowy i warunki środowiska, mianowicie temperatura, wilgotność i światło itd.

Kiełek nie tylko rośnie, ale również rozwija się, tzn. może jak normalna roślina przejść rozmaite etapy rozwoju — tworzenie stolonów, tuberyzację, kwitnienie i dojrzałość, zależąc w swym żywieniu jedynie od bulwy macierzystej.

Stadium tuberyzacji kielków zostało nazwane „stadium inkubacji” (28, 29, 117, 119, 151), okres inkubacji zaś jest fazą pomiędzy początkiem kielkowania a wytworzeniem kłąbów.

Choć zdolność kielków do tuberyzacji była znana dawno (cf 121), jej znaczenie zostało poznane dopiero ostatnio (28, 29, 119, 120, 121, 122, 134, 141). Wymienione prace wykazały, że szybkość tego rozwoju, który prowadzi do tuberyzacji kielków, jest związana z warunkami środowiska (temperatura, wilgotność, światło). Stadium inkubacji jest osiągnięte tym wcześniej, im wyższa była temperatura, co najmniej w badanym okresie od 2° do 20°.

W tym samym środowisku kielki bulw najstarszych pierwsze osiągnęły stadium inkubacji.

Szybkość inkubacji w danych warunkach jest cechą odmianową, która nie wydaje się być związana z wczesnością odmian.

Oberwanie kielków nie niweczy inkubacji w tym sensie, że po ich jednoczesnym oberwaniu w dwóch partiach bulw i wzroście nowych kielków w tym samym środowisku różnice istniejące pomiędzy pierwotnymi kielkami pozostają, co wydaje się wskazywać, że ewoluje nie tylko rosnący kiełek, ale całość bulwy.

Istotnie, można było wykazać (117), że mechanizmy tej ewolucji mieszczą się w samej bulwie, a nie w pąkach oczek czy samym kielku. Ten ostatni w rzeczywistości odzwierciedla jedynie ewolucję bulwy-substratu, od której zależy.

Ta ewolucja bulwy doprowadza w końcu do wytworzenia czynnika stymulującego, który można przenieść przez szczepienie i który wywołuje tuberyzację kielków. Ta ewolucja wewnętrzna, która zależy od wieku bulwy i temperatury, jest niezależna od kielkowania samego w sobie, ponieważ zachodzi równie dobrze u bulw, u których wzrost kielków był całkowicie powstrzymany przez zimno lub odpowiednie substancje.

Inne doświadczenia (141), których z braku czasu nie mogę szczegółowo omówić, wykazały, że zdolność kielkowania zależy w każdym czasie od stopnia ewolucji fizjologicznej bulwy. To zjawisko jest szczególnie ważne. Znaczy ono, że w danym momencie, np. po oberwaniu kielków, ilość kielków, które bulwa może jeszcze wyprodukować i ich szybkość wzrostu zależą od wieku fizjologicznego bulwy i są takie same, bez względu na to czy bulwa mogła przedtem swobodnie kielkować, czy nie.

Ewolucja zdolności kiełkowania nie zależy więc, jak to czasami uważano (52, 53), od ilości kiełków uprzednio wyprodukowanych.

Tym się tłumaczy, że w czasie przechowania zimnego, bez żadnego kiełkowania, zdolność kiełkowania ewoluuje jako funkcja długości przechowania, tzn. starzenia się bulwy (69, 99, 100, 141). Z początku słaba, wzrasta, a następnie maleje i dochodzi do zera w momencie, gdy bulwa osiągnie stadium inkubacji. W tym stadium bulwa nie jest jednak wyczerpana, ponieważ może produkować w obfitości nowe bulwy.

Obserwuje się równolegle ewolucję dominancji wierzchołkowej, która zanika w miarę starzenia się bulwy (90, 99, 100, 110, 111, 141, 177, 178). A więc liczba kiełków zdolnych do jednoczesnego wzrostu zależy od stanu fizjologicznego bulwy w momencie nastawiania na podkiełkowanie i od tego, czy uprzednio bulwy te przechowano bez kiełkowania (w zimnie lub pod działaniem preparatów powstrzymujących kiełkowanie), czy też wyrosłe kiełki oberwano.

Znajomość wieku fizjologicznego bulw jest bardzo ważnym elementem przy przygotowaniu sadzeniaków zgodnie z kierunkiem uprawy. Biorąc pod uwagę przypuszczalne zmiany biochemiczne bulwy związane z jej rozwojem, zjawisko to musi mieć duży wpływ na skład, a więc i na jakość bulw przeznaczonych na konsumpcję czy też na przerób przemysłowy, jak wskazuje na to kilka faktów (1, 17, 31, 32, 41, 45, 64, 65, 66, 67, 72, 73, 156, 181). Warto by również wziąć pod uwagę to zjawisko przy problemach związanych z konserwacją przez naświetlanie, które nie zapobiega przemianom biochemicznym, dokonującym się w czasie przechowania (6, 25, 33, 81, 152), jak również przy zagadnieniach bardziej odległych, jak ciemnienie po ugotowaniu (37, 57, 75, 76, 77, 130, 159) itd.

Wreszcie w zjawisku inkubacji bulw znajduje się na pewno rozwiązanie problemu tak bardzo interesującego Amerykanów, tj. „kiełkowania wewnętrznego”, któremu często towarzyszy tuberyzacja kiełków sygnalizowana w czasie długotrwałego przechowania w wysokich temperaturach, szczególnie przy bulwach traktowanych CIPC (36, 44, 74, 154).

Ponieważ od niedawna dopiero zaczęto sobie zdawać sprawę z doniosłości pojęcia ewolucji fizjologicznej i jej skutków, nic dziwnego, że prawie zupełnie nieznaną są mechanizmy, które nią kierują, czy też jej towarzyszą, choć sporadycznie i od bardzo dawna kilku autorów interesowało się tym zagadnieniem (cf. 121).

W związku z tym zasługuje na uwagę obserwowane przez Okazawę (136) zmniejszenie zawartości naturalnych giberelin następujące z wiekiem bulwy, choć nie wiadomo, jakie to ma znaczenie fizjologiczne. Należy również zasygnalizować opóźnienie tuberyzacji kiełków, powodowane przez traktowanie kłębów gibereliną (30, 122, 136).

Oryginalne obserwacje, takie jak Bodleandera i Lugta (13) bulw na odrostach, które są interesujące z różnych względów, mogą bez wątpliwości przyczynić się do skierowania badań na właściwe tory. U bulw zawiązanych pierwotnie, które są starsze od powstałych przez zawiązywanie wtórne, obserwowano raczej zanik dominancji wierzchołkowej, utratę zdolności kiełkowania i tuberyzacji kiełków; potwierdza to ustalenia osiągnięte innymi drogami, jak to przed chwilą przedstawiłem. Gdy bulwy zawiązane pierwotnie i wtórnie są połączone stolonem, bulwa *P* przesyła do bulwy *Wt* impuls fizjologiczny, pod wpływem którego ta ostatnia zaczyna kiełkować wcześniej niż by to miało miejsce przy ich rozdzieleniu. Pozwala to przypuszczać, że zniknięcie jakiegoś inhibitora nie jest prawdopodobnie wystarczającym wytłumaczeniem. Przeciwnie — kiełek, który bulwa *P* pobudziła do wzrostu na bulwie *Wt*, wywiera ze swej strony dominancję wierzchołkową dla wzrostu kiełków bulwy *P*; gdyby bulwy *P* i *Wt* były rozdzielone, nie istniałby ten wpływ na kiełki *P*. Mogłoby to otworzyć nowe możliwości badań i drogę do nowych hipo-

tez wyjaśniających mechanizmy okresu spoczynku i dominancji wierzchołkowej, w których mieściłoby się prawdopodobnie bezpośrednio pojęcie wieku fizjologicznego bulwy.

Nabieram coraz bardziej przekonania, które chciałbym wam zasugerować, że fizjologia bulwy od jej zawiązania do wytworzenia bulw pochodnych na jej kielkach tworzy nierozdzieloną całość, której sukcesywne przejawy biologiczne regulowane są przez procesy ściśle powiązane ze sobą. Byłoby prawdopodobnie błędem kontynuowanie badań nad poszczególnymi procesami oddzielnie, bez uwzględniania łańcucha powiązań, których są ogniwami, tj. ignorując cały przebieg rozwoju bulwy zarówno sadzeniaka, jak i bulwy konsumpcyjnej.

## FIZJOLOGIA TUBERYZACJI I WZROSTU ROŚLINY ZIEMNIAKA

Przyjęło się uważać, że centralnym zagadnieniem fizjologii ziemniaka jest znajomość czynników wpływających na zawiązywanie się bulw i badania sposobu ich działania, tj. właściwych mechanizmów tuberyzacji.

Krótko więc tylko wspomnę o kwitnieniu i całkowicie pominię fizjologię nasion, która była przedmiotem kilku najświeższych publikacji (161, 163, 164).

Czynniki środowiska, których decydujący wpływ na tuberyzację jest uznany od dawna, to fotoperiod i temperatura. Liczne prace odnoszące się do tego tematu doprowadziły do wielokrotnych ustaleń (21, 40, 102, 149), z których, mimo różnorodności użytych metod, a nawet rozmaitych wyników, można wyciągnąć ogólny wniosek, że dni krótkie zmniejszają wzrost roślin w czasie i objętości oraz wywołują wcześniejszą tuberyzację i dojrzewanie. Wysokie temperatury są antagonistyczne do efektu dni krótkich i działają w tym samym kierunku co dni długie na wzrost pędów i stolonów, które zwiększają, i na tuberyzację, którą opóźniają.

Prawdopodobnie nie wiedziano by o tym więcej, gdyby dwie serie wyników nie dały podstaw do nowych postępow.

Chcę mówić zarówno o pracach Gregorego (56), potwierdzonych przez badania Chapmana (27), który wykazuje, że liście syntetyzują w warunkach indukcyjnych środowiska (dni krótkie, temperatury nocy niskie) czynnik indukujący tuberyzację, prawdopodobnie natury hormonalnej, dający się przenosić przez szczepienie jak i o sprawdzeniu przez Steinecka (165) hipotezy Kopetza (97) o istnieniu krytycznej długości dnia, powyżej której zachodzi reakcja fotoperiodyczna u „roślin długiego dnia”, albo nie zachodzi u roślin krótkiego dnia. Steineck (165, 167) wykazuje, że ziemniaki mają reakcje krótkiego dnia dla tuberyzacji i reakcje długiego dnia dla kwitnienia. Wszystkie odmiany mają ten sam rodzaj reakcji i różnią się tylko długością krytycznego fotoperiodu, powyżej którego ich tuberyzacja jest wstrzymana.

Teoria ta spotkała się z ostrym sprzeciwem. Bodlaender (10) i Krug (103, 104) przyjęli ją dla wzrostu wegetatywnego, ale odrzucają ją dla tuberyzacji, dla której stwierdzili przy długim dniu, zamiast całkowitego zahamowania, jedynie stosunkowo mało znaczące opóźnienie. Determinizm fotoperiodyczny kwitnienia jest również dyskutowany. Kilka faktów może wytłumaczyć tę rozbieżność.

Przede wszystkim pojęcie krytycznej długości dnia (fotoperiodu) nie jest tak bezwzględne, jak przypuszczali jego autorzy. Wiele prac (12, 34, 56, 103, 104, 122, 183) przytacza dowody na to, że skutki fotoperiodu są bardzo silnie modyfikowane przez temperatury, zwłaszcza nocy. Zmiany te są tak silne, że przy tej samej długości oświetlenia ta sama odmiana może przejawiać czy to reakcje typowe „długiego dnia”, czy też reakcje typowe „krótkiego dnia” dla wzrostu kwitnienia i tuberyzacji, zależnie od temperatur wysokich lub niskich, które były zastosowane (12, 34). Wydaje się więc, że można określać krytyczną długość dnia w zależności od temperatury.

Następnie wywołanie efektu długiego dnia przez światło o stosunkowo słabym natężeniu rzędu 50 luxów (11, 103) utrudnia dokładne określenie krytycznego fotoperiodu, szczególnie przy świetle naturalnym, gdyż część zmierzchu jest aktywna zresztą w sposób zmienny zależnie od zachmurzenia i pory roku.

Zresztą myśl o różnej wrażliwości odmian na długość dnia brana już jest pod uwagę (103, 104, 105, 107), ale nie została jeszcze sprecyzowana.

Główną jednak przyczyną tych rozbieżności, z powodu których pisano jeszcze bardzo niedawno (107), że nie ma dostatecznego zrozumienia dla charakterystyki fotoperiodycznej ziemniaka, są, jak im się wydaje, zaburzenia wywołane u roślin samą obecnością bulwy matecznej.

Istnieją wprawdzie i to od dawna bardzo liczne dowody wpływu bulwy matecznej na życie rośliny, które odbijają się na wzroście, żywotności, tuberyzacji, plonie itd. Jedynie w ostatnich latach wiele prac poświęcono jednemu lub kilku aspektom tego zagadnienia (4, 5, 7, 8, 9, 16, 19, 22, 39, 46, 47, 59, 63, 83, 91, 92, 93, 94, 95, 96, 101, 115, 121, 122, 148, 150, 153, 155, 173, 176, 177, 178, 179, 184).

W tym tkwi podstawowy element postępu wprowadzonego przez pracę Gregorego (56) w postaci nowej metody — zakorzeniania pojedynczych pędów. Jej użytkowanie doprowadza do ustalenia (121), że indukowanie tuberyzacji rośliny może mieć dwie przyczyny w postaci czy to czynnika syntetyzowanego przez liście (27, 56), czy też syntetyzowanego przez bulwę. Ten ostatni może całkowicie zastąpić pierwszy w warunkach środowiska nie działającego induktywnie przez liście. W większości wypadków działają obydwa i wpływ ich sumuje się, a udział każdego z nich zależy od warunków środowiska oddziałującego na roślinę i od stanu inkubacji użytych bulw matecznych. Pozwala to zresztą przypuszczać, że obydwa czynniki są identyczne.

Poprawne badania termo-fotoperiodyzmu nie mogą więc być prowadzone bez uwzględnienia tej dwoistości w funkcjonowaniu rośliny.

Tak więc, eliminując przez użycie oddzielnych pędów wpływ bulwy matecznej (122), ustalono zasadniczy antagonizm wyraźnie rysujący się pomiędzy wzrostem i tuberyzacją. Wydłużanie się łodygi i stolonów u roślin pochodzących z oddzielonych pędów zatrzymuje się wkrótce po rozpoczęciu tuberyzacji. Pozwala to na wydzielenie fazy wzrostu czysto wegetatywnej i fazy tuberyzacji rozdzielonych krótką fazą pośrednią, w czasie której tworzą się zawiązki bulw, a jednocześnie szybkość wzrostu maleje, aż do całkowitego jego ustania. W czasie tej fazy roślina może powrócić do fazy wzrostu, jeżeli środowisko przestanie być induktywne, i wtedy obserwuje się już wspomniane zjawisko odrostów. Faza pośrednia tworzy progresywne przejście od stanu częściowej i odwracalnej indukcji charakteryzującej się zawiązywaniem pierwszych bulw do stanu indukcji nieodwracalnej i wtedy faza tuberyzacji jest ustalona, a wzrost zatrzymany.

Te fakty potwierdzają istnienie związku ilościowego pomiędzy indukcją i długością ekspozycji w warunkach induktywnych (27, 103, 104, 118). Poza tym różnice odmianowe, obserwowane na oddzielonych pędach (122), jak również na siewkach ziemniaka (166) albo *Solanum demissum* (2, 157), potwierdzają całkowicie słuszność hipotezy Kopetza (97) o zróżnicowanych wymaganiach odmian co do krytycznego fotoperiodu.

Na koniec trzeba zwrócić uwagę na identyczność stosunku pomiędzy wzrostem i tuberyzacją u kielka i pędu oddzielonego; w obydwu wypadkach jest tylko jeden organ indukujący — odpowiednio bulwa albo pęd nadziemny.

Funkcjonowanie całej rośliny jest wynikiem funkcjonowania jej dwóch części składowych: pędu nadziemnego i bulwy matecznej, których jednakowe działania

stymulacyjne sumują się, aby zaindukować tuberyzację, co jest najpierw zauważalnym odwracalnym, a potem nieodwracalnym.

W warunkach indukcyjnych (dni krótsze od długości krytycznej przy danej temperaturze) pęd nadziemny osiąga szybko stadium indukcji nieodwracalnej i przestaje rosnąć. Roślina zachowuje się podobnie jak oddzielony pęd.

W warunkach nie indukcyjnych pęd nadziemny nie jest zdolny do indukowania tuberyzacji, która jest wywołana wtedy przez stymulatory dostarczane przez bulwę mateczną. Indukcja nieodwracalna zwykle nie jest wówczas osiągnięta, tak że może zachodzić wzrost pędów jednocześnie z tuberyzacją, czego nie obserwuje się u pędów oddzielonych, a co przeciwnie często zachodzi u całych roślin. W niektórych wypadkach działanie bulwy matecznej może doprowadzić rośliny, które już były w fazie tuberyzacji odwracalnej, do fazy nieodwracalnej, a więc do zatrzymania ich wzrostu. Otrzymuje się wtedy takie same różnice między roślinami całymi i roślinami pozbawionymi bulwy matecznej, jak pomiędzy roślinami uprawianymi przy dniu krótkim i przy dniu długim, i to w tych samych warunkach termo- i fotoperiodycznych.

Nic więc dziwnego, że bulwa mateczna przez to działanie na indukcję tuberyzacji i w pewnych warunkach na długość wzrostu mogła spowodować tyle zamieszania w wynikach i w interpretacji badań, które przypisywały determinizm tych zjawisk jedynie długości dnia i temperaturze, a niekiedy obydwu tym czynnikom.

Co wywołuje indukcję? Na czym właściwie polega antagonizm pomiędzy wzrostem i tuberyzacją?

Zbyt wiele czasu zajęłoby omówienie tego, ale kilka faktów (118, 122, 141) wskazuje, że nieodwracalna indukcja tuberyzacji jest właściwą przyczyną, a nie skutkiem zatrzymania wzrostu. Bez wątpliwości pewne współdziałanie wzrostu z indukcją tuberyzacji (58, 122, 158) zdaje się komplikować zagadnienie. Można je wytłumaczyć, jeśli się przyjmie, że indukcja zachodziłaby od jakiegoś progu stężenia pewnych substancji i że mniej lub więcej silny wzrost roślin opóźnia chwilę osiągnięcia mniej lub więcej potrzebnego stężenia.

O substancjach tych wiadomo tylko to, że istnieją (27, 56, 118, 121, 122). Wiadomo natomiast, że giberelina zastosowana na liście roślin (15, 48, 49, 78, 79, 80, 106, 108, 114, 122, 135, 144, 182, 185) ma wpływ przeciwny, ponieważ wywołuje wydłużenie łodyg i stolonów, opóźnia albo zatrzymuje tuberyzację, o ile już się rozpoczęła. W tym ostatnim wypadku wywołuje wtórny wzrost bulw. Chociaż wydaje się, że giberelina działa w tym samym kierunku co warunki nie indukcyjne, których działanie wzmacnia. Pewne wyniki (106, 144) wskazują na to, że całkowicie zastąpić ich nie może, ponieważ nie jest w stanie przeszkodzić ostatecznemu zaistnieniu indukcji w warunkach dni krótkich.

Okazawa (136) wykrył w roślinach umieszczonych w warunkach dnia długiego albo w wysokich temperaturach wyższe zawartości giberelin naturalnych, które, jego zdaniem, wyjaśniają zaobserwowaną w tych warunkach inhibicję tuberyzacji.

Okazawa i Chapman (137) porównali swoje teorie we wspólnych doświadczeniach i wnioskuje, że tuberyzacja może być kierowana przez modyfikację równowagi pomiędzy substancją-stymulatorem indukcji i gibereliną naturalną. Byłoby ciekawe dowiedzieć się, czy substancja inhibitor naturalny gibereliny wykryta przez Okazawę (135, 136) ma jakikolwiek związek z substancją, rzeczywistym stymulatorem indukcji tuberyzacji.

Wszystko pozwala sądzić, a w szczególności antagonizm pomiędzy wzrostem a tuberyzacją obecnie całkowicie wykazany u oddzielnych pędów i u kielków, że tuberyzacja jest regulowana przez równowagę substancji indukujących tuberyzację, jeszcze nieznaną, oraz substancji stymulujących wzrost: giberelin, auksyn i innych.



Mamy tu problemy analogiczne do problemów wspomnianych przy omawianiu okresu spoczynku, podkiełkowania i inkubacji bulw. Pozwala to przypuszczać, że wybitną zgodność w sukcesywnych fazach wzrostu i zatrzymania wzrostu, które obserwuje się zarówno u bulwy, jak i u rośliny, można prawdopodobnie wytłumaczyć przez taki sam, albo przynajmniej równorzędny mechanizm. Jest rzeczą interesującą widzieć ten mechanizm w sukcesywnych zmianach równowagi, w której kolejno dominują substancje stymulujące i substancje powstrzymujące wzrost, ale pozostaje jeszcze do znalezienia klucza poprzez identyfikację właściwych substancji odpowiedzialnych za działanie tego mechanizmu.

Ta identyfikacja regulatorów i poznanie sposobu ich działania będą stanowić największy postęp, który można by sobie obecnie wyobrazić w dziedzinie fizjologii ziemniaka. Da to odpowiedź na coraz częstsze pytania, które nasuwają się, np. o przyczyny różnic odmianowych, o właściwą rolę długości dnia i temperatury, o faktyczne istnienie warunków nie induktywnych, w których substancje, stymulatory indukcji w ogóle by się nie tworzyły, o istotę i przyczynę indukcji nieodwracalnej itd.

Tymczasem wydaje się prawdopodobne, że każdy postęp, dotyczący np. jakiegoś aspektu fizjologii wzrostu i rozwoju kielków, tzn. bulwy matecznej, jest w stanie wprowadzić analogiczny postęp w wiadomościach o fizjologii rośliny i odwrotnie.

Z tego ogólnego obrazu, który starałem się przedstawić w sposób możliwie zwiezły i jasny, można uchwycić jako zasadniczy fakt ścisłą łączność pomiędzy rośliną a bulwą mateczną oraz pomiędzy bulwą nową a rośliną, tj. wzajemną zależność następujących po sobie pokoleń. Dzięki temu fizjologia ziemniaków jest bliższa fizjologii roślin trwałych niż roślin rocznych.

Można mieć wyobrażenie o różnorodności i kompleksowości wpływów, jakie sadzeniaki mogą wywierać na rośliny, jeżeli się weźmie pod uwagę, że szybkość wzrostu i liczba pędów jednej rośliny są w ścisłej korelacji z szybkością wzrostu i liczbą kielków, które z kolei zależą, jak to widzieliśmy, od wieku fizjologicznego bulwy. Poza tym ten wiek fizjologiczny determinuje znaczenie oddziaływania bulwy matecznej na tuberyzację i ewentualnie na zatrzymanie rozwoju rośliny — działanie, które ponadto samo zależy od warunków środowiska oddziałującego na roślinę, tj. od szerokości geograficznej, klimatu i czasu sadzenia. Na koniec, wszystkie te reakcje rośliny zmieniają się zależnie od odmiany, przy tym samym zespole innych czynników.

Jedynie przez analizę tych procesów ściśle powiązanych można jasno wytłumaczyć wpływy wywierane na morfologię, żywotność, wczesność i produktywność roślin przez przechowanie oraz przygotowanie i podkiełkowanie sadzeniaków (8, 9, 16, 19, 22, 39, 46, 47, 53, 59, 63, 101, 115, 120, 148, 150, 176, 177, 178, 179), przez ich wiek (4, 5, 90, 91, 92, 93, 94, 95, 96, 120, 173), pochodzenie (4, 50, 51, 83, 96, 120, 153, 155), albo przez zabiegi dokonywane na roślinach matecznych (7, 83, 184).

Biorąc pod uwagę liczbę działających czynników i względną kompleksowość ich współdziałań, jest oczywiste, że dla praktyki nie może być zalecana żadna jedyna metoda dla otrzymania we wszystkich warunkach najlepszej produktywności. W pracach badawczych natomiast można uważać plon za najgorsze kryterium, które może wybrać fizjolog, ponieważ jest on wynikiem sumowania się wszystkich wpływów kontrolowanych lub nie, działających na roślinę, na sadzeniaki, a nawet na rośliny poprzedniego pokolenia.

\*

\*

\*

Kończąc, usprawiedliwiam się ponownie przed tymi, których rozczarowałem, ujmując temat tak wąsko i niekompletnie, nie omawiając nawet z braku dostatecznej kompetencji problemów czystej biochemii. Do tych ostatnich należą m. in. najnowsze prace o oddychaniu (3, 60, 70, 71, 82, 113, 116, 125, 145), które przedstawiają duże znaczenie dla badań podstawowych, ale co do których nie można na razie przewidzieć, jakie znajdą zastosowanie w dziedzinie praktycznej produkcji, przechowania i użytkowania ziemniaków.

Uważając nawet, że zagadnienie potraktowałem bardzo wąsko, można, myślę, zgodzić się, że istnieje szeroki krąg fizjologów zainteresowanych w szybkim postępie w dziedzinie poznania praw rządzących wzrostem i rozwojem ziemniaków, których znajomość jest dotychczas nikła. Interesują się tym patologowie dla badań reakcji pomiędzy gospodarzem a pasożytem (22, 55), czy odchyień w metabolizmie, który może z nich wynikać (128, 139, 140), oraz dla badań mechanizmów odporności i możliwych wpływów fungicydów i insektycydów na fizjologię roślin. Agronomom wiadomości te potrzebne są dla problemów odżywiania i zaopatrzenia w wodę; hodowcom — dla badań odmian przystosowanych do pewnych sposobów (162) czy rejonów uprawy, jak również dla opracowania nowych metod hodowli (43, 98, 105, 123, 124, 146, 166, 167, 186, 187); interesują się tymi zagadnieniami specjaliści od zagadnień jakości i przerobu przemysłowego ziemniaka, a nawet interesują się tym zwykli producenci i konsumenci. Także prace różnych badaczy innych dyscyplin mogą wnieść poważny wkład, a czasem nawet dać prawdziwy impuls postępowi w fizjologii.

(Tłumaczyli: A. i W. Gabrielowie)

#### LITERATURA

1. Alten F., Breyhan T., Fischnich O., Heilingner F., Hofmann E., Latzko E., Pätzold C. (1960): Stoffwechselphysiologie und Vitalität von Pflanzenkartoffeln. Landw. Forsch. Sonderheft 14, 97—107.
2. Alvey N. G. (1963): The effect of daylength on two tuberous Solanum species, Europ. Potato J. 6, 106—120.
3. Ap Rees T., Beevers H. (1960): Pentose phosphate pathway as a major component of induced respiration of carrot and potato slices. Pl. Physiol. 35, 839—847.
4. Avakjan V. A. (1960): (La dégénérescence chez les pommes de terre) (w jęz. rosyjskim). Agrobiologija, 6 (126), 839—845.
5. Barbier R. (1962): La plantation estivale des pommes de terre. Bull. tech. Inf. Ing. Serv. agric. 169, 423—437.
6. Berger A. (1961): Einfluss weicher Röntgenstrahlen und mechanischer Effekte auf das Keimen von Kartoffeln. Europ. Potato J. 4, 211—223.
7. Birecki M., Kubicki K. (1960): Wpływ wieloletniego jarowizowania i dokarmiania ziemniaków na wartość produkcyjną sadzeniaków. Roczn. Nauk. rol. 81, Ser. A, 29—46.
8. Birecki M., Roztropowicz S. (1962): Der Einfluss des Vorkeimens von Kartoffelknollen auf der Entwicklung des Wurzelsystems. Ber. u. Vortr, dtsh. Akad. Landw. Wiss. Tagungsber. 48, 95—104.
9. Birecki M., Sulc J. (1960): Wpływ terminów sadzenia na plonowanie ziemniaków jarowizowanych. Roczn. Nauk. rol. 81, ser. A, 1—27.

10. Bodlaender K. B. A. (1958): (The influence of various daylengths on the development of the potato) (w jęz. flamandzkim). Jaarb. Inst. Biol. Scheik, Onderz. LandbGew. 1958, 45—57.
11. Bodlaender K. B. A. (1959): (The influence of low light intensities on the photoperiodical reaction of the potato) (w jęz. flamandzkim). Jaarb. Inst. Biol. Scheik. Onderz. LandbGew. 1959, 83—92.
12. Bodlaender K. B. A. (1960): (The influence of temperature on the development of potatoes) (w jęz. flamandzkim). Jaarb. Inst. Biol. Scheik. Onderz. LandbGew. 1960, 69—83.
13. Bodlaender K. B. A., Lugt C. (1962): Observations on sprouting of second-growth tubers. Jaarb. Inst. Biol. Scheik. Onderz. LandbGew. 1962, 59—67.
14. Boo L. (1961): The effect of gibberellic acid on the inhibitor complex in resting potato. *Physiol. Plant.* 14, 676—681.
15. Booth A. (1959): Some factors concerned in the growth of stolons in potato. *J. Linn. Soc. (Bot.)* 56, 166—169.
16. Borah M. N., Burt R. L., Headford D. W. R., Milthorpe F. L., Sadler E. M., (1960): Growth of the potato plant. *Ann. appl. Biol.* 48, 433—434.
17. Breyhan T., Heilinger F., Fischnich O. (1959): Über das Vorkommen und die Bedeutung des Prolins in der Kartoffel. *Land. Forsch.* 12, 293—295.
18. Bruinsma J. (1962): A survey of recent Japanese research on dormancy in potato tubers. *Europ. Potato J.* 5, 195—203.
19. Brun R., Pascal Y., Drouineau G. (1961): Les possibilités d'amélioration de la production de la pomme de terre d'automne dans les régions méridionales. *C. R. Acad. Agric. Fr.* 47, 277—282.
20. Buch M. L., Smith O. (1959): The acidic growth inhibitor of potato tubers in relation to their dormancy. *Physiol. Plant.* 12, 706—715.
21. Buhr H. (1961): Biologie und Ökologie mit Berücksichtigung physiologischer Fragen. In Schick R., Klinkowski M. *Die Kartoffel. Ein Handbuch.*, 47—189. VEB Deutscher Landwirtschaftsverlag, Berlin.
22. Burghausen R. (1962): Der Einfluss des Vorkeimens von Saatkartoffeln auf Keimwuchs, Entwicklungsrythmus und Krankheitsbefall. *Europ. Potato J.* 5, 50—56.
23. Burton W. G. (1956): Some observations on the growth substances in ether extracts of the potato tuber. *Physiol. Plant.* 9, 567—587.
24. Burton W. G. (1957): The dormancy and sprouting of potatoes. *Food Sci. Abstracts* 29, 1—12.
25. Burton W. G. (1961): The physiology of the potato: problems and present status. *Proc. Ist. Trienn. Conf. E. A. P. R.* 1960, 79—117.
26. Burton W. G. (1961): The dormancy and sprouting of potatoes. *Reps. Ditton and Covent Garden Labs.* 1959—60, 15—16.
27. Chapman H. W. (1958): Tuberization in the potato plant. *Physiol. Plant.* 11, 215—224.
28. Claver F. K. (1951): Influencia de luz, oscuridad y temperatura sobre la incubación de la papa. *Phyton* 1, 3—12.
29. Claver F. K. (1953): Factores que influyen en la incubación de la papa Turrialba 3, 32—34.
30. Claver F. K. (1960): Efectos del ácido giberélico y de la hidrazida maleica sobre la tuberización de la papa. *Phyton*, 15, 29—35.

31. Clegg M. D., Chapman H. W. (1962): Post harvest discoloration of chips from early summer potatoes. *Amer. Potato J.* 39, 176—184.
32. Clegg M. D., Chapman H. W. (1962): Sucrose content of tubers and discoloration of chips from early summer potatoes, *Amer. Potato J.* 39, 212—216.
33. Cotter D. J., Sawyer R. L. (1961): The effect of gamma irradiation on the incidence of black spot, and ascorbic acid, glutathione and tyrosinase content of potato tubers. *Amer. Potato J.* 38, 58—65.
34. Courdoux J. C. (1959): Température et tubérisation chez la Pomme de terre. *Butt. Soc. Bot. Fr.* 106, 322—324.
35. Davidson T. M. W. (1958): Dormancy in the potato tuber and the effects of storage conditions on initial sprouting and on subsequent sprout growth. *Amer. Potato J.* 35, 451—465.
36. Davis R. M. (1961): Ingrown sprouts in potato tubers: factors accompanying their origin in Ohio. *Amer. Potato J.* 38, 411—413.
37. Davis C. O., Smith O. (1960): Effects of carbon dioxide on cooking and processing quality of potatoes. *Amer. Potato J.* 37, 345.
38. Doorenbos J. (1958): Effect of gibberellic acid on sprouting of potatoes, *Neth. J. agric. Sci.* 6, 267—270.
39. Driver C. M. (1961): The effect of certain chemicals upon sprouting of potato tubers. II. The effect upon a crop grown from treated seed potatoes. *N. Z. J. agric. Res.* 4, 271—277.
40. Driver C. M., Hawkes J. G. (1943): Photoperiodism in the potato. *Imp. Bur. Plant Breed. Genet. Cambridge.*
41. Effmert B., Meinel G., Vogel J. (1961): Atmung, Zuckerspiegel und Ascorbinsäure — Gehalt von Kartoffelsorten bei verschiedenen Lagertemperaturen. *Züchter* 31, 23—32.
42. Emilsson B. (1949): Studies on the rest period and dormant period in the potato tuber. *Acta agric. Suec.* 3, 189—284.
43. Engel K. H., Möller K. H. (1959): Frühdiagnose auf Reifezeit an Kartoffelsämlingen. *Züchter*, 29, 218—220.
44. Ewing E. E. (1962): Effects of "pile-pressure" and rate of CIPC on incidence of internal sprouts in potatoes. *Amer. Potato J.* 39, 390.
45. Fischnich O., Heilinger F. (1959): Die Kartoffel — Bildung, Erhaltung, Verwertung ihrer Inhaltsstoffe. *Angew. Bot.* 33, 49—70.
46. Fischnich O., Heilinger F., Krug H., Pätzold C. (1962): Forschung am Pflanzgut der Kartoffel. *Europ. Potato J.* 5, 93—122.
47. Fischnich O., Krug H. (1963): Entwicklung der Kartoffelpflanze in Abhängigkeit von der Pflanzgutvorbehandlung. *Europ. Potato J.* 6, 24—34.
48. Fischnich O., Pätzold C., Krug H. (1959): Entwicklungsbeeinflussung der Kartoffelpflanze durch Gibberellin. *Landb.Forsch. Völkenrode* 9, 12—14.
49. Foti S. (1959): Su una malformazione dei tuberi in *Solanum tuberosum* L., indotta per via sistemica dalle Gibberelline. *Boll. sed. Accad. Geoenia Sci. nat. Catania. Série IV*, 5, 296—309.
50. Foti S. (1959): Processo di accrescimento dei tuberi e precocità di maturazione nella patata: Un biennio di esperienze su varietà precoci. *Agricoltura Italiana.* 14, 263—286.
51. Foti S. (1962): Ricerche sulla adattabilità di alcune varietà di patata di provenienza francese alla coltura precoce siciliana. *Sementi elette* 8, 30—40.
52. Germann O. (1957): Über den Einfluss des Abkeimens auf die Ertragsfähigkeit der Pflanzkartoffel. *LandbForsch. Völkenrode* 7, 19—21.

53. Germann O. (1960): Einfluss ein — und mehrmaligen Abkeimens auf Entwicklung und Ertragsfähigkeit der Kartoffelpflanze. Z. Acker-u. PflBau: 111, 73—91.
54. Ginterová A. (1960). Content of different forms of vitamin C in potatoes treated with ethylene chlorhydrin. Biol. Plant 2, 19—26.
55. Grainger J. (1962): Potato physiology and varietal efficiency in disease behaviour. Europ. Potato J. 5, 267—279.
56. Gregory L. E. (1956): Some factors for tuberization in the potato plant. Amer. J. Bot. 43, 281—288.
57. Greig W. S., Smith O. (1960): Factors affecting quality and storage life of prepeeled potatoes and quality of French fries. Cornell Univ. agric. exp. Sta. Memoir 370.
58. Grosch H. G. (1956): Weitere photoperiodische Versuche an Kulturkartoffeln. Z. Acker-u. PflBau, 101, 301—320.
59. Gupaló P. I. (1961): (Une base physiologique pour accélérer le développement et obtenir une récolte précoce de tubercules de pommes de terre) (w jęz. ukraińskim). Ukr. bot. Z. Kiev. 18, 13—21.
60. Hackett D. P., Haas D. W., Griffiths S. K., Niederpruem D. J. (1960): Studies on development of cyanide-resistant respiration in potato tuber slices. Pl. Physiol. 35, 8—19.
61. Hayashi F., Blumenthal-Goldschmidt S., Rappaport L. (1962): Acid and neutral gibberellin-like substances in potato tubers. Pl. Physiol. 37, 774—780.
62. Hayashi F., Rappaport L. (1962): Gibberellin-like activity of neutral and acidic substances in the potato tuber. Nature, 195, 617—618.
63. Headford D. E. R. (1962): Sprout development and subsequent plant growth Europ. Potato J. 5, 14—22.
64. Heilinger F., Breyhan T. (1959): Zur Kenntnis der Aminosäuren in Kartoffelknollen. LandbForsch. Völkenrode 9, 17—18.
65. Heilinger F., Breyhan T. (1960): Stoffliche Veränderungen der Kartoffelknollen im Zusammenhang mit der Keimung. LandbForsch. Völkenrode 10, 27—28.
66. Heilinger F., Fischnich O., Breyhan T. (1961): Stoffwechsel- und entwicklungs physiologische Untersuchungen an Kartoffelkeimen. LandbForsch. Völkenrode 11, 63—68.
67. Heilinger F., Van Vliet W. F. (1960): Stoffliche Veränderungen der Kartoffelsorte Ackersegen in Abhängigkeit von verschiedenen Lagerungstemperaturen. Europ. Potato J. 3, 182—189.
68. Hemberg T., Larsson I. (1961): The inhibitor- $\beta$  complex from resting potato tubers as an inhibitor of  $\alpha$ -amylase. Physiol. Plant 14, 861—867.
69. Hogetop K. (1930): Untersuchungen über den Einfluss der Temperatur auf Keimung und Lebensdauer der Kartoffelknolle. Bot. Archiv. 30, 350—413.
70. Honda K., Oda Y. (1960): Respiration and carbohydrate metabolism of potato tuber. Part I. Bull. Agr. Chem. Soc. Japan 24, 269—273.
71. Honda K., Oda Y. (1961): Respiration and carbohydrate metabolism of potato tuber. Part II. Agr. Biol. Chem. 25, 24—29.
72. Hoover E. F., Xander P. A. (1960): Potato composition versus chipping quality. Amer. Potato J. 37, 347.
73. Hoover E. F., Xander P. A. (1963): Influence of specific compositional factors of potatoes on chipping color. Amer. Potato J. 39, 17—24.

74. Hruschka H. W., Marth P. C., Heinze P. H. (1962): Internal sprouts in three potato varieties. *Amer. Potato J.* 39, 392.
75. Hughes J. C., Ayers J. E., Swain T. (1962): After-cooking blackening in potatoes. I. Introduction and analytical methods. *J. Sci. Fd. Agric.* 13, 224—229.
76. Hughes J. C., Swain T. (1962): After-cooking blackening in potatoes. II. Core experiments. *J. Sci. Fd. Agric.* 13, 229—236.
77. Hughes J. C., Swain T. (1962): After-cooking blackening in potatoes. III. Examination of the interaction of factors by in vitro experiments. *J. Sci. Fd. Agric.* 13, 358—363.
78. Humphries E. C. (1958): The effects of gibberellic acid and kinetin on the growth of Majestic potato. *Ann. appl. Biol.* 46, 346—351.
79. Humphries E. C., French S. A. W. (1960): The effect of gibberellic acid on leaf area and dry-matter production in Majestic potato. *Ann. appl. Biol.* 48, 177—188.
80. Humphries E. C., French S. A. W. (1961): Effect of nitrogen supply on the response of Majestic potato to gibberellic acid. *Ann. appl. Biol.* 49, 331—339.
81. Iritani W. M. (1960): Effects of irradiation on storage qualities of Russet Burbank potatoes. *Amer. Potato J.* 37, 349.
82. James W. O., Richens A. M. (1960). Carboxylase in carrots and potatoes. *New Phytol.* 59, 292—297.
83. Jarmoljev E., Prusa V. (1961): (Studium des Einflusses der ökologischen Faktoren und der Viruskrankheiten auf das Produktionsvermögen des Pflanzgutes und auf die Physiologie der Kartoffelpflanzen) (w jęz. czeskim). *Sborn. ěsl. Akad. zeměd. Věd. Rostl. VÝroba* 7, 1351—1364.
84. Jolivet E. (1959): Variation des acides organiques dans le tubercule de semente de Pomme de terre au cours de la conservation hivernale et après plantation. *C. R. Acad. Sci. Paris* 248, 3208—3210.
85. Jolivet E. (1959): Variations des acides citrique, malique, succinique et fumarique dans le tubercule de Pomme de terre sous l'influence du traitement à la "rindite". *C. R. Acad. Sci. Paris* 249, 2826—2827.
86. Jolivet E. (1962): Modification de l'évolution des acides organiques dans le tubercule de Pomme de terre sous l'effet de traitements par des substances chimiques agissant comme inhibiteurs de germination. *C. R. Acad. Sci. Paris* 255, 1988—1990.
87. Jolivet E., Nicol M. Z. (1962): Evolution des acides organiques dans le tubercule de topinambour (*Helianthus tuberosus* L.) au cours d'un cycle annuel. Comparaison avec le tubercule de pomme de terre. *C. R. Acad. Sci. Paris* 254, 721—723.
88. Jolivet E., Nicol M. Z. (1962): Les acides organiques du tubercule de Dahlia. Différences avec les tubercules de Pomme de terre et de Topinambour. *C. R. Acad. Sci. Paris* 254, 2056—2058.
89. Kato T., Ito H. (1961): Interrelations between gibberellin and dormancy of potato tuber. *Tōhoku J. agric. Res.* 12, 1—8.
90. Kawakami K. (1952): Physiological aspects of potato seed tubers. *Mem. Hyogo Univ. Agric.* 2, 1—114.
91. Kawakami K. (1962): The physiological degeneration of potato seed tubers and its control. *Europ. Potato J.* 5, 40—49.

92. Kawakami K. (1963): Age of potato seed tubers affects growth and yield. Amer. Potato J. 40, 25—29.
93. Kawakami K., Takayama A. (1959): Studies on the improvement of potato culture by planting seed tubers of suitable age, II. Relation between age and productivity of seed tubers in the fall culture. (w jęz. japońskim). Proc. Crop. Sci. Soc. Japan 28, 140—141.
94. Kawakami K., Takayama A. (1959): Studies on the improvement of potato culture by planting seed tubers of suitable age. III. Factors concerned with the suitable age of seed tubers (w jęz. japońskim). Proc. Crop. Sci. Soc. Japan 28, 233—235.
95. Kawakami K., Takayama A., Yoneda M. (1959): Studies on the improvement of potato culture by planting seed tubers of suitable age. I. Relation between age and productivity of seed tubers in the spring culture. (w jęz. japońskim). Proc. Crop. Sci. Soc. Japan 28, 138—139.
96. Kawakami K., Takayama A., Maekawa S. (1961): Studies on the improvement of potato culture by planting seed tubers of suitable age. V. Yield variability among summer-grown seed sources. Sci. Repts. Hyogo Univ. Agric. (Agric) 5, 20—24.
97. Kopetz L. M. (1937): Die Bedeutung des Tageslängenfaktors für die Beurteilung der Blühreife sommerannueller Pflanzen. Züchter 9, 181—184.
98. Kopetz L. M., Steineck O. (1954): Photoperiodische Untersuchungen an Kartoffelsämlingen. Züchter 24, 69—77.
99. Krijthe N. (1958): Changes in the germinating power of potatoes from the time of lifting onwards. Europ. Potato J. 1, 69—71.
100. Krijthe N. (1962): Observations on the sprouting of seed potatoes. Europ. Potato J. 5, 316—333.
101. Krijthe N. (1962): (L'influence de la conservation et de la prégermination sur la croissance et la précocité) (w jęz. flamandzkim). Meded ned. Keuringsd. 18, 122—125.
102. Krug H. (1957): Das photoperiodische Verhalten der Kartoffel (*Solanum tuberosum*). Eine Übersicht. Angew. Bot. 31, 29—44.
103. Krug H. (1960): Zum photoperiodische Verhalten einiger Kartoffelsorten. I. Europ. Potato J. 3, 47—79.
104. Krug H. (1960): Zum photoperiodische Verhalten einiger Kartoffelsorten. II. Europ. Potato J. 3, 107—136.
105. Krug H. (1963): Beitrag zur Frühdiagnose der Ertragsbildung von Kartoffelpflanzen unter besonderer Berücksichtigung der photoperiodischen Reaktion. Züchter 6 Sonderheft, 24—27.
106. Krug H., Fischnich O. (1959): Entwicklungsbeeinflussung der Kartoffelpflanze durch Gibberellin bei unterschiedlicher Tageslichtdauer. Angew. Bot. 33, 207—221.
107. Krug H., Fischnich O. (1962): Die photoperiodische Reaktion von Kartoffelsorten verschiedener Reifezeit. Z. Acker- u. PflBau. 116, 154—166.
108. Kushizaki M., Hoshi S. (1961): (On the effect of gibberellin treatment with potato plant) (w jęz. japońskim). Proc. Crop. Sci. Soc. Japan 30, 1—4.
109. Lagarde J. (1959): Influence comparée de l'éthylène chlorhydrine et de la gibberelline sur l'évolution des germes de pomme de terre (variété Bintje). C. R. Acad. Sci. Paris 248, 582—585.

110. Lagarde J. (1961): Etude de la dominance apicale en fonction de la grosseur du tubercule chez la Pomme de terre (variété Bintje). C. R. Acad. Sci. Paris 252, 779—781.
111. Lagarde J. (1961): Nouvelles observations sur les rapports entre taille et corrélations de bourgeons chez le tubercule de pomme de terre (variétés Bintje, Kerpondy, Sirtema). C. R. Acad. Sci. Paris 253, 310—312.
112. Lagarde J. (1961): Sur la production de pousses „tubérisées” par les tubercules de Crosne partiellement dormants. Bull. Soc. bot. Fr. 108, 272—274.
113. Laties G. G. (1962): Controlling influence of thickness on development and type of respiratory activity in potato slices. Pl. Physiol. 37, 679—690.
114. Lippert L. F., Rappaport L., Timm H. (1958): Systemic induction of sprouting in white potatoes by foliar applications of gibberellin. Pl. Physiol. 33, 132—133.
115. Longo G. (1962): La pregermogliazione dei tuberi nella coltivazione della patata precoce in Sicilia. Riv. Ortoflor. Ital. 46, 294—303.
116. Macdonald I. R., Laties G. G. (1962): Oxygen electrode measurements of potato slice respiration at 0° C. J. exp. Bot. 13, 435—442.
117. Madec P. (1958): Le rôle du tubercule-mère dans l'évolution des germes de pomme de terre. Ann. Amélior. Plantes 8, 15—26.
118. Madec P. (1961): Sur la présence et les possibilités d'extraction de substances inductrices de la tubérisation chez la pomme de terre. Ann. Physiol. Vég. 3, 209—213.
119. Madec P., Perennec P. (1955): Les possibilités d'évolution des germes de la pomme de terre et leurs conséquences. Ann. Amélior. Plantes, 5, 555—574.
120. Madec P., Perennec P. (1956): Influence de l'„origine” sur le comportement des plants de pomme de terre. Ann. Amélior. Plantes. 6, 5—26.
121. Madec P., Perennec P. (1959): Le rôle respectif du feuillage et du tubercule-mère dans la tubérisation de la pomme de terre. Europ. Potato J. 2, 22—49.
122. Madec P., Perennec P. (1962): Les relations entre l'induction de la tubérisation et la croissance chez la plante de pomme de terre (*Solanum tuberosum* L.). Ann. Physiol.vég. 4, 5—84.
123. Maierhofer E. (1958): Die „Knollenbildungsperiode” in der Beurteilung von Sämlingen und Kultursorten der Kartoffel. Z. PflZücht 40, 59—66.
124. Maierhofer E. (1963): Eine Ergänzung zur photoperiodischen Reduktionsauslese von Kartoffelsämlingen. Züchter 33, 44—49.
125. Mäpson L. W., Burton W. G. (1962): The terminal oxidases of the potato tuber. Biochem. J. 82, 19—25.
126. Marinos N. G. (1962): The nature of auxin induced dormancy in potatoes. Physiol. Plant. 15, 663—674.
127. Marinos N. G., Hemberg T. (1960): Observations on a possible mechanism of action of the inhibitor- $\beta$  complex. Physiol. Plant. 13, 571—581.
128. Martin C. (1959): Etude de quelques déviations de métabolisme chez les plantes atteintes de maladies à virus. Thèse Fac. Sci. Univ. Paris, Institut National de la Recherche Agronomique, Paris, 73 p.
129. Mokronossow A. T. (1960): (The photoperiodic reaction of the cultivated potato plant) (w jęz. rosyjskim). Bot. Z. SSSR. 45, 1645—1653.
130. Mondy N. I., Klein B. P. (1961): The interrelationships of potato discoloration, polyphenoloxidase activity, and nitrogen content of potatoes. Amer. Potato J., 38, 14—21.



131. Nishiyama Y., Tagawa T. (1959): On the changes of the terminal oxidase systems with special reference to the dormancy of potato tubers. (w jęz. japońskim). Proc. Crop. Sci. Soc. Japan, 23, 134—137.
132. Nishiyama Y., Tagawa T. (1960): On the relation between the change of respiratory system and the dormancy of potato tubers (w jęz. japońskim). Proc. Crop. Sci. Soc. Japan 29, 182—186.
133. Nishiyama Y., Tagawa T. (1962): On the relationship between the phosphate composition of potato tuber and its dormancy (w jęz. japońskim). Proc. Crop. Sci. Soc. Japan 30, 146—149.
134. Okazawa Y. (1959): Physiological studies on the mechanism of tuberization in potato plants. Part 2. On the physiological relationship between the habit of the sprout and the tuber formation of potato plant *in vitro*. J. Fac. Agric. Hokkaido 51, 180—190.
135. Okazawa Y. (1959): Studies on the occurrence of natural gibberellin and its effects on the tuber formation of potato plants. (w jęz. japońskim). Proc. Crop. Sci. Soc. Japan. 28, 129—133.
136. Okazawa Y. (1960): Studies on the relation between the tuber formation of potato and its natural gibberellin content. Proc. Crop. Sci. Soc. Japan 29, 121—124.
137. Okazawa Y., Chapman H. W. (1962): Regulation of tuber formation in the potato plant. Physiol. Plant. 15, 413—419.
138. Oshima N., Livingston C. H. (1963): In-vitro culture of potato tissues I Amer. Potato J. 40, 9—16.
139. Perdrizet E., Martin C. (1961): Etude comparée du métabolisme des sucres chez les pommes de terre saines et atteintes du virus de l'enroulement. C. R. Acad. Sci. Paris. 252, 2288—2290.
140. Perdrizet E. (1961): Etude comparée du métabolisme des acides aminés libres chez les Pommes de terre saines et atteintes du virus de l'enroulement. C. R. Acad. Sci. Paris. 252, 2756—2758.
141. Perennec P., Madec P. (1960): Influence du tubercule sur la croissance et le développement du germe de pomme de terre. Ann. Physiol. vég. 2, 29—67.
142. Rappaport L., Lippert L. F., Timm H. (1957): Sprouting, plant growth and tuber production as affected by chemical treatment of white potato seed pieces. I. Breaking the rest period with gibberellic acid. Amer. Potato J. 34, 254—260.
143. Rappaport L., Smith O. E. (1962): Gibberellins in the rest period of the potato tuber. In: *Eigenschaften und Wirkungen der Gibberelline*. Springer Verlag, Berlin Göttingen — Heidelberg. 37.
144. Razumov V. I. (1960): (The significance of gibberellin for tuber formation) (w jęz. rosyjskim). Bot. Ż. SSSR. 45, 939—950.
145. Romberger J. A., Norton G. (1961): Changing respiratory pathways in potato tuber slices. Pl. Physiol. 36, 20—29.
146. Rothacker D., Meinl G. (1962): Untersuchungen über die Atmungsintensität der Knollen verschiedener *Solanum* — Spezies und Bastarde unter Berücksichtigung unterschiedlicher Photoperioden. Z. PflZücht. 47, 120—129.
147. Rozier-Vinot C. (1960): Données morphologiques et variations des composés à fonction thiol chez la Pomme de terre au cours de cycles végétatifs différents. Thèse Fac. Sci. Univ. Toulouse.
148. Roztropowicz S. (1962): Biological and productive value of big and small potato tubers. (w jęz. polskim). Roczn. Nauk rol. 86-A-3, 463—475.

149. Rudorf W. (1958): Kartoffel. IV. Entwicklungsphysiologische Grundlagen. In Kappert H., Rudorf W., Handbuch der Pflanzenzüchtung, 3, 59—71. Paul Parey, Berlin und Hamburg.
150. Rudorf W., Rimpau R. H. (1963): Photoperiodisch-thermische Untersuchungen zur Vorkeimung von *Solanum tuberosum*. Z. PflZücht, 49, 55—80.
151. Savic V. M. (1943): The incubation of potatoes. Sovetskaya Botanika 6, 35—41.
152. Sawyer R. L., Dallyn S. L. (1961): Effect of irradiation on storage quality of potatoes. Amer. Potato J. 38, 227—235.
153. Sawyer R. I., Cetas R. C. (1962): Yield variability among Katahdin seed sources. Amer. Potato J. 39, 116—121.
154. Sawyer R. L., Thorne W. H. (1962): Effect of storage environment on internal sprouting. Amer. Potato J. 39, 395.
155. Scaramella Petri P. (1959): Morphological characters considered as an indication of physiological age of *Solanum tuberosum* plants cultivated in different ecological localities. Europ. Potato J. 2, 153—164.
156. Scheffer F., Rotzoll J. (1961): Einfluss der Lagerungsbedingungen auf die löslichen Zucker in der Kartoffelknolle. Z. PflErnähr. Düng. 94, 125—133.
157. Scheumann W., Guttenberg H. V. (1959): Studien zur Physiologie der Knollenbildung bei *Solanum demissum* Lindl. Z. PflZücht., 41, 157—166.
158. Schulze E. (1954): Mechanische Keimanregung, Schosserbildung und photoperiodisches Verhalten bei Kartoffeln. Z. Acker-u. PflBau. 98, 385—422.
159. Schwartz J. H., Greenspun R. B., Porter W. L. (1962): Identification and determination of the major acids of the white potato. J. agric. fd Chem. 10, 43—46.
160. Schwimmer S., Makower R. U., Rorem E. S. (1961): Invertase and invertase inhibitor in potato. Pl. Physiol. 36, 313—316.
161. Simmonds N. W. (1963): Experiments on the germination of potato seeds. I. Europ. Potato J. 6, 45—60.
162. Slomnicki I. (1961): Screening potato varieties for short dormancy. Europ. Potato J. 4, 201—210.
163. Spicer P. B., Dionne L. A. (1961): Use of gibberellin to hasten germination of *Solanum* seed. Nature, Lond. 189, 327—328.
164. Srinivasacher D., Dwivedi R. S. (1959): Breaking dormancy of true seeds of tuber-bearing *Solanum* species. Indian Potato J. 1, 10—13.
165. Steineck O. (1956): Tageslänge und Knollenbildung bei Kultursorten der Kartoffel. Z. PflZücht. 36, 197—213.
166. Steineck O. (1958): Die Grundlagen der photoperiodischen Reduktionsauslese bei einjährigen Kartoffelsämlingen. Z. PflZücht. 39, 403—418.
167. Steineck O. (1962): Die Kartoffel im photoperiodischen Betrachtungssystem. Ber. u. Votr. dtsh. Akad. LandwWiss., Tagungsber. 48, 47—60.
168. Struchtemeyer R. A. (1961): Efficiency in the use of water by potatoes. Amer. Potato J. 38, 22—24.
169. Szalai I. (1959): Tryptophane contents of new potato tubers forced by rindite in the different phases of germination. Physiol. Plant. 12, 155—161.
170. Szalai I. (1959): Quantitative changes of growth promoting and inhibiting substances in the potato tubers treated with rindite. Physiol. Plant 12, 237—244.
171. Szalai I. (1959): Ergebnisse der Untersuchungen über die stoffwechselphysiologischen Grundlagen des Aktivitätswechsels der Kartoffelknolle. Acta Biol. Szeged. 5, 35—47.

172. Tagawa T., Nishiyama Y. (1958): On the relativity between copper enzyme and the dormancy of potato tubers. Proc. Crop. Sci. Soc. Japan 27, 91—92.
173. Takayama A., Kawakami K. (1960): Studies on the improvement of potato culture by planting seed tubers of suitable age. V. Relation between age and productivity of seed tubers in the fall culture. (w jęz. japońskim). Sci. Repts. Hyogo Univ. Agric. (Agric.), 4, 183—188.
174. Timm H., Rappaport L., Primer P., Smith O. E. (1960): Sprouting, plant growth, and tuber production as affected by chemical treatment of white potato seed pieces. II. Effect of temperature and time of treatment with gibberellic acid. Amer. Potato J. 37, 357—365.
175. Timm H., Rappaport L., Bishop J. C., Hoyle B. J. (1962): Sprouting, plant growth, and tuber production as affected by chemical treatment of white potato seed pieces. IV. Responses of dormant and sprouted seed potatoes to gibberellic acid. Amer. Potato J. 39, 107—115.
176. Tizio R. (1962): La dégénérescence de la pomme de terre: effet de la haute température et du virus X sur la variété Bintje. Phytion 18, 137—150.
177. Toosey R. D. (1959): Control of sprout numbers in maincrop potatoes. Agriculture, Lond. 66, 346—350.
178. Toosey R. D. (1962): Influence of pre-sprouting on tuber number, size and yield of King Edward potatoes. Europ. Potato J. 5, 23—27.
179. Van Der Zaag D. E. (1962): (Le développement physiologique de la pomme de terre de semence. Influence de la conservation sur la croissance de la plante) (w jęz. flamandzkim). LandbVoorl. 19, 78—83.
180. Van Hiele F. J. H. (1961): Unsprouted potato tubers treated with gibberellic acid ( $GA_3$ ). Europ. Potato J. 4, 26—39.
181. Van Vliet W. F., Schriemer W. H. (1960): The sugar accumulation in potatoes kept at a low temperature, as studied in a small selection of samples of Dutch varieties. Europ. Potato J. 3, 263—271.
182. Weindlmayr J. (1961): Untersuchungen über den Einfluss verschiedener Wirkstoffe auf das Kraut- und Knollenwachstum der Kartoffel bei Topfkultur unter Normaltag und unter künstlichem Kurztag. Bodenkultur 12, 164—173.
183. Went F. W. (1957): The experimental control of plant growth. Chronica Botanica, Waltham, Massachusetts, U. S. A.
184. Went F. W. (1959): Effects of environment of parent and grandparent generations on tuber production by potatoes. Amer. J. Bot. 46, 277—282.
185. Wheeler A. W., Humphries E. C. (1963): Effect of gibberellic acid on growth, gibberellin content, and chlorophyll content of leaves of potato (*Solanum tuberosum*). J. exp. Bot. 14, 132—136.
186. Zubeldia A. (1960): Selección para precocidad en plántulas de patata. An. Inst. nac. Invest. agron. 9, 359—383.
187. Zubeldia A. (1961): Observations on the development rhythm of potato parents in early crop breeding. Europ. Potato J. 4, 400—411.