

STANISŁAW GRZESIUK

Katedra Fizjologii Roślin W. S. R. w Olsztynie

O PEWNYCH WŁAŚCIWOŚCIACH FIZJOLOGICZNYCH ROZWOJU EMBRIONALNEGO ROŚLIN UPRAWNYCH

Istniejące dotychczas hipotezy i teorie rozwoju osobniczego roślin znikomą uwagę poświęcają rozwojowi embrionalnemu (7, 13, 28, 40, 46). Jest to o tyle dziwne, gdyż każda z hipotez i teorii omawianych przez wspomnianych autorów przyjmuje, że cykl ontogenetycznych przemian w roślinie rozpoczyna się już od zygoty. Z reguły jednak ten pierwszy etap „stawania się” osobnika jest zbywany kilkoma zaledwie ogólnymi wiadomościami z embriologii. Wielce złożony proces kształtowania się nowego osobnika (początkowo w postaci nasienia) stał się dziedziną badań wyłącznie embriologii, która stworzyła dość dokładny obraz jego zmian morfologiczno-anatomicznych u różnych grup roślin (2, 17, 29, 33, 44). Embriologowie ograniczyli się do przedstawienia tylko pierwszych momentów kształtowania się zarodka (proembrionu), co częściowo uwarunkowane było techniką badań (39); zupełnie natomiast pomijali fizjologiczne właściwości tego procesu.

Niniejszy artykuł ma na celu zwrócenie uwagi na niektóre fizjologiczne i biochemiczne właściwości w rozwoju zarodka w pierwszych tygodniach jego kształtowania się.

* * *

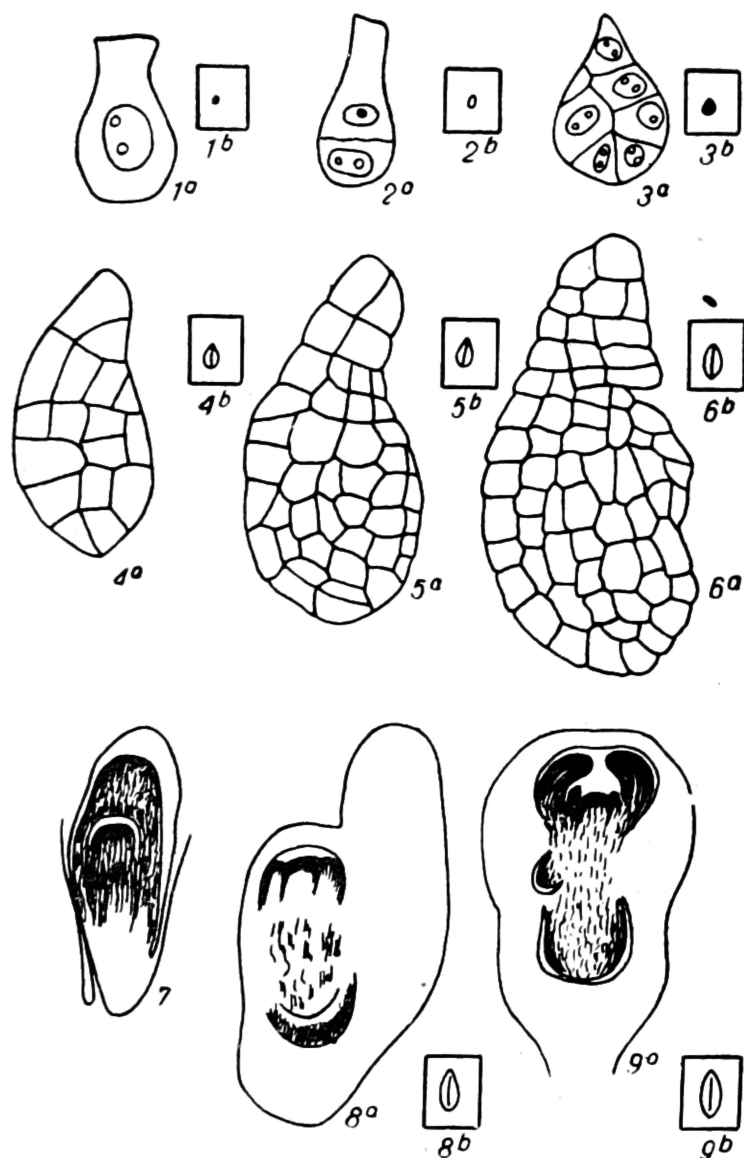
*

Fizjologia nasion jest już dzisiaj odrębną dziedziną wiedzy (9) i w jej to zakres powinny wchodzić badania nad rozwojem zarodka od momentu proembrionalnego do pełnej jego dojrzałości.

Problemem embrionalnego rozwoju roślin bliżej nie zajęli się także zwolennicy teorii stadialnego rozwoju, jakkolwiek w teorii tej zagadnienie to miało znaczenie kardynalne. Poznanie praw fizjologicznych embriogenezy pozwoliłoby wytłumaczyć odmładzanie organizmu w procesie reprodukcji.

Fizjologią rozwoju embrionalnego zainteresowano się w latach trzydziestych, kiedy to Kostiučenko i Zarubajło (22) zwrócili uwagę, iż w rejonach północnych (Chibiny) młode i niedojrzałe ziarno pszenicy przechodzi jarowizację naturalną już na roślinie macierzystej. Reakcja na niską temperaturę zaczyna się według tych badaczy w niedojrzałym

nasieniu już od chwili sformowania zarodka. Gregory i Purvis (14, 15) potwierdzili następnie te obserwacje eksperymentalnie. Na podstawie tych danych Modilewski i współpracownicy (31) postanowili wyjaśnić, czy stadium jarowizacji jest poprzedzane jakimiś wcześniejszymi embrionalnymi etapami rozwoju. Przypuszczenie takie miało pełne uzasadnienie teoretyczne. Już pierwsze prace badawcze w tej dziedzinie (31) pozwoliły stwierdzić, że rozwój embrionalny charakteryzuje się wieloma ciekawymi właściwościami.



Rys. 1. Schemat kształtowania się zarodka u pszenicy. Obok każdej figury zarodka przedstawiono w ramce wielkość ziarna z tego okresu zmniejszoną do połowy. Szczegóły w teście. Według Modilewskiego i Beilis 1939

W ciągu pierwszej doby po zapyleniu miał miejsce u pszenicy podział jąder przyszłego bielma; natomiast zygota jajowa zaczęła się dzielić dopiero po dwu dobach tworząc dwukomórkowy proembrion (rys. 1 fig. 2^a). Jest rzeczą ciekawą, iż spoczynek zygoty jest u różnych gatunków mniej lub więcej długi (do kilku miesięcy) i z reguły dłuższy u zygoty jajowej niż u zygoty bielmowej (38). Podczas tego „dojrzewania” czy

spoczynku zygoty zwiększały swoje rozmiary elementy komórki, a całość wypełniała się gęstą zawartością.

Na czwarty dzień po zapyleniu zarodek pszenicy składał się z 6—8 komórek (fig. 3^a), a po sześciu dniach był już tworem wielokomórkowym (fig. 4^a, 5^a). Po jedenastu dniach zaobserwowano tworzenie się w zarodku stożka wzrostowego oraz wałeczka koleoptilowego (fig. 6^a). Na piętnasty dzień zarodek posiadał wszystkie podstawowe organy: tarczkę, stożek wzrostu, pierwotną parę listków, koleoptile i jeden korzonek z koleorhizą (fig. 8^a). W osiemnastym dniu (fig. 9^a) w tarczce zaobserwowano powstawanie epidermalnej warstwy komórek, natomiast wokół bielma wytworzyła się warstwa aleuronowa. W parenchymie tarczki oraz w innych tkankach rozpoczęły się procesy wakuolizacji. Od tego momentu następowało intensywne gromadzenie materiałów zapasowych w wakuolach.

Opierając się na tego rodzaju badaniach własnych oraz innych autorów (por. 46), traktujących o kiełkowaniu nasion w różnych fazach dojrzałości, wysunął Modilewski (32) tezę o istnieniu trzech faz (etapów) rozwoju poprzedzającego dojrzwianie i sprzęt ziarna (i jarowizację!). W pierwszym etapie trwającym u pszenicy jarej około 9 dni (u innych zbóż 6—9) ziarno nawet w najlepszych warunkach nie kiełkuje. Uwarunkowane to jest tym, że zarodek nie jest jeszcze zróżnicowany (por. rys. 1); natomiast charakteryzuje się on wzmożonym reagowaniem na czynniki wewnętrzne i zewnętrzne. Równocześnie w pierwszym etapie ma miejsce (na 4—6 dzień) przemiana bielma jądrowego na komórkowe. Pod koniec tego etapu zaczyna się tworzyć stożek wzrostu.

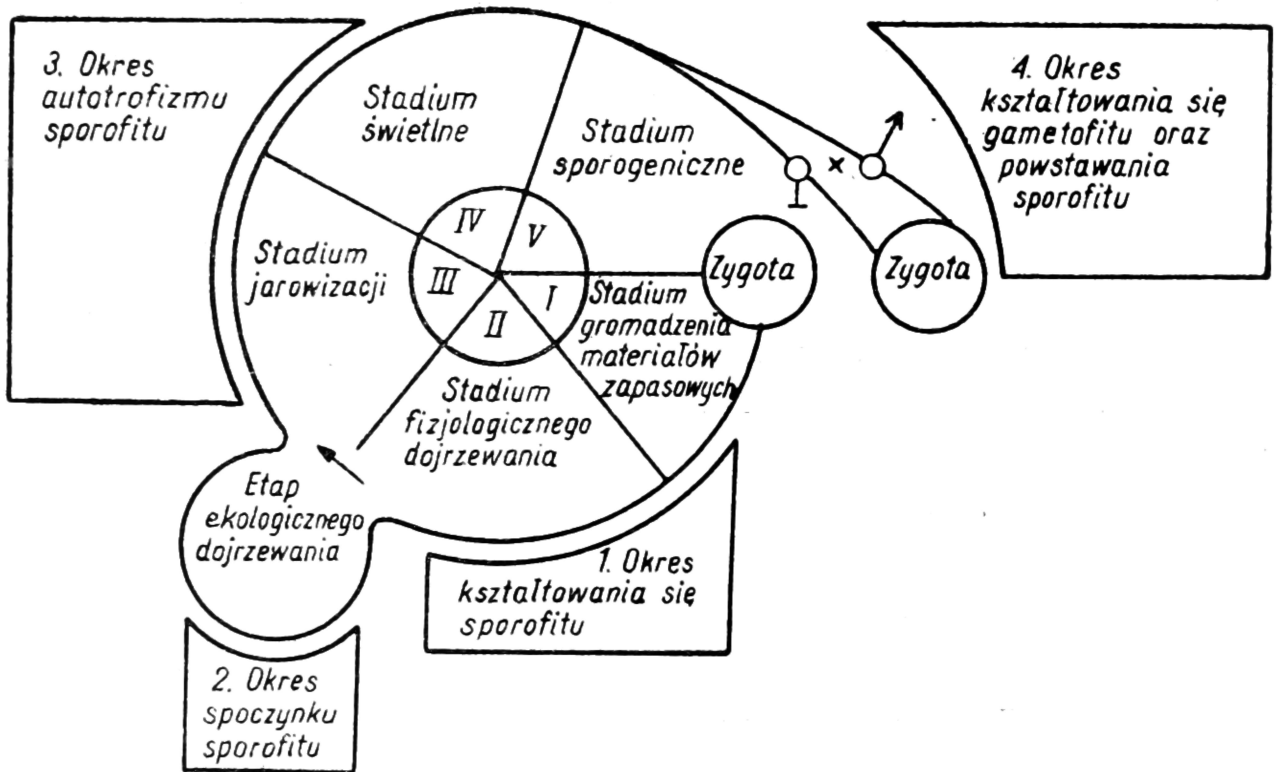
W drugim etapie (fazie) trwającym od momentu uzyskania zdolności kiełkowania do jej pewnego zahamowania ma miejsce różnicowanie zarodka oraz wzmożenie jego aktywności fizjologicznej. Prawdopodobnie związane jest to z bliżej nieznanymi przemianami biochemicznymi. W bielmie w tym czasie gromadzą się substancje zapasowe.

W trzecim etapie ziarno przechodzi powoli (w trakcie dojrzwiania) w tzw. spoczynek późniwy. Jest to okres specyficznej anabiozy zarodka (nasienia). Z tego to powodu w pracach późniejszych (33, 34, 35) Modilewski mówi o dwóch stadiach embrionalnego rozwoju, pomijając omówioną wyżej trzecią fazę. Na podstawie badań własnych oraz prac Łysenki (28) i Sapiegina (42) Modilewski doszedł do wniosku, że ontogeneza zbóż jednorocznych składa się właściwie z 5 stadiów (rys. 2). Te ciekawe koncepcje nie zyskały szerszego rozgłosu i poszły na pewien czas w zapomnienie. W ostatnich jednak latach znów doń wrócono.

Najpierw w 1950 r. Aginjan (1) oraz Koriukajew i Winogradowa (21) wychodząc z badań Kostiučzenki i Zarubajły, a także Gregorego i Purvis, stwierdzili wyraźną zależność długości jarowizacji od stopnia doj-

rzałości ziarna. Okazało się, iż formujący się zarodek z niedojrzałego ziarna znacznie szybciej jarowizował się, niż z w pełni dojrzałego.

W ciągu ostatnich lat problemem fizjologii embrionalnego rozwoju roślin zajmował się także Kalinin (18, 19). Dłuższe badania tego autora prowadzone głównie nad pszenicę ozimą i jarą oraz rzepą doprowadziły go do ciekawych wyników. Przede wszystkim na podstawie szeregu wskaźników, zarówno morfologicznych jak i fizjologicznych (rys. 3) Kalinin podobnie do Modilewskiego wyróżnił trzy różne etapy w formowaniu się zarodka i całego ziarna:

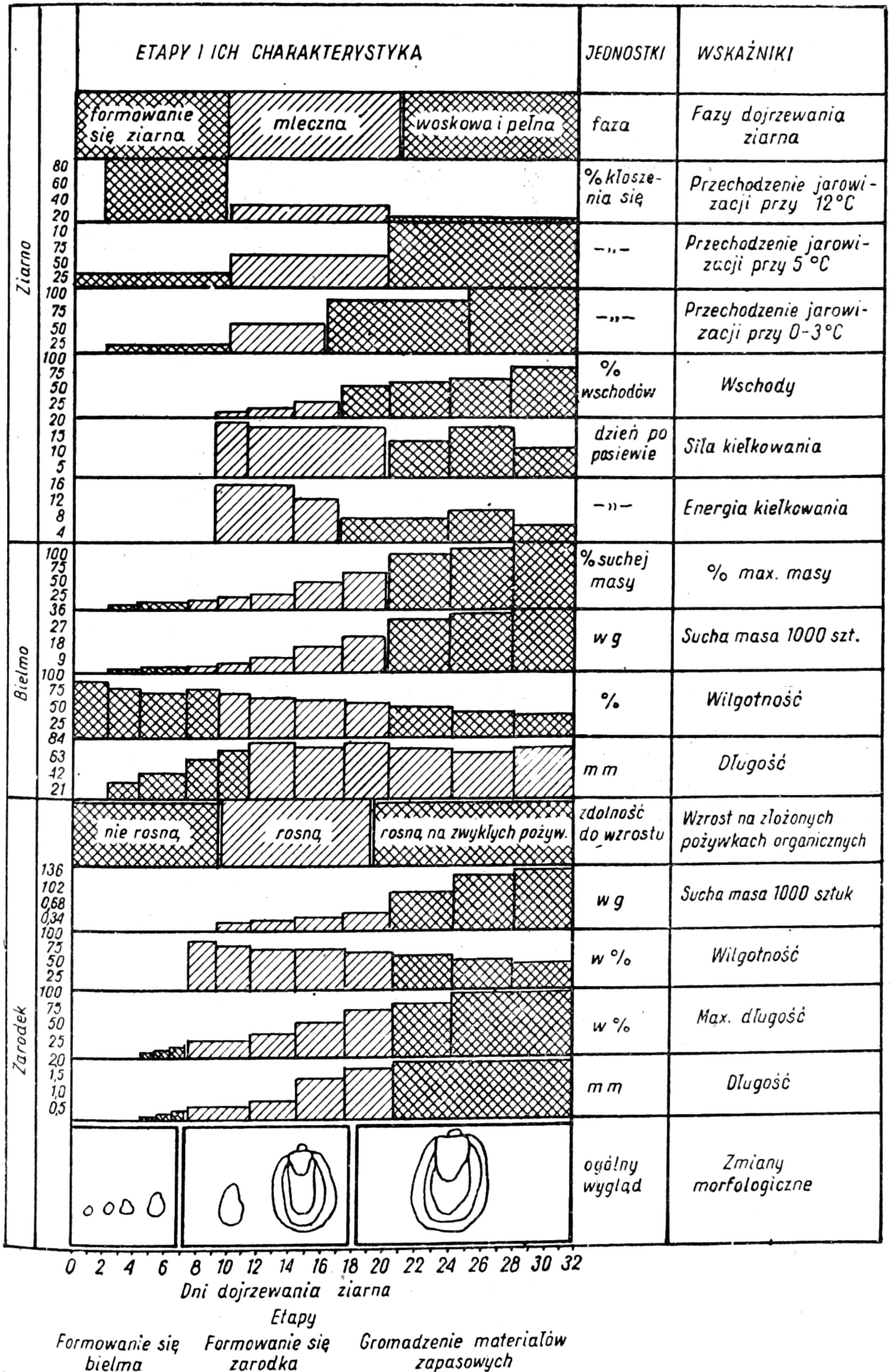


Rys. 2. Diagram przedstawiający cykl ontogenetyczny rośliny jednorocznej. Według Modilewskiego 1943

I etap, w którym przede wszystkim tworzy się bielmo (endosperm), trwa u pszenicy 7—10 dni. W okresie tym w zarodku (właściwie proembrionie) mają miejsce podziały komórkowe, które prowadzą do wytworzenia dużej ilości komórek nie zróżnicowanych anatomicznie (rys. 4 fig. do 6).

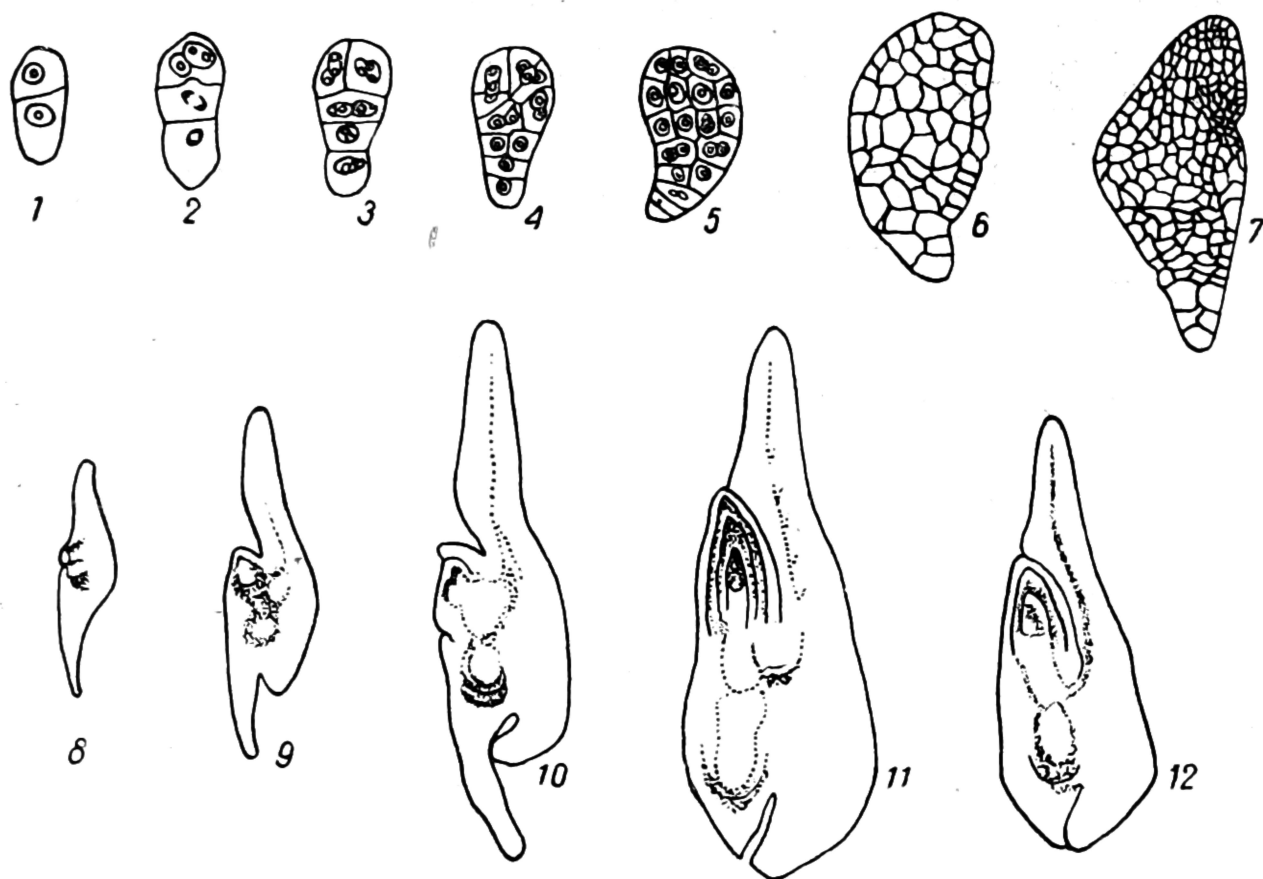
Wyizolowany w tym czasie zarodek nie rośnie nawet na złożonych pożywkach organicznych. Natomiast bielmo w tym okresie szybko zwiększa swoje rozmiary i w krótkim czasie (7—8 dzień po zapyleniu) osiąga swoją niemal zasadniczą wielkość. Pomimo to przyrost suchej masy jest nieznaczny; nasycenie tkanek wodą bardzo duże. Etap ten przypada w przybliżeniu na fazę formowania się ziarna.

Ogólnie można powiedzieć, że pierwszy okres rozwoju ziarna charakteryzuje się bardzo szybkim rozwojem bielma i bardzo wolnym rozwojem zarodka. Ten etap wpływa decydująco na fizjologiczne właści-



Rys. 3. Morfologiczno-fizjologiczne etapy rozwoju embrionalnego pszenicy ozimej *Lutescens* 17. Według Kalinina 1956

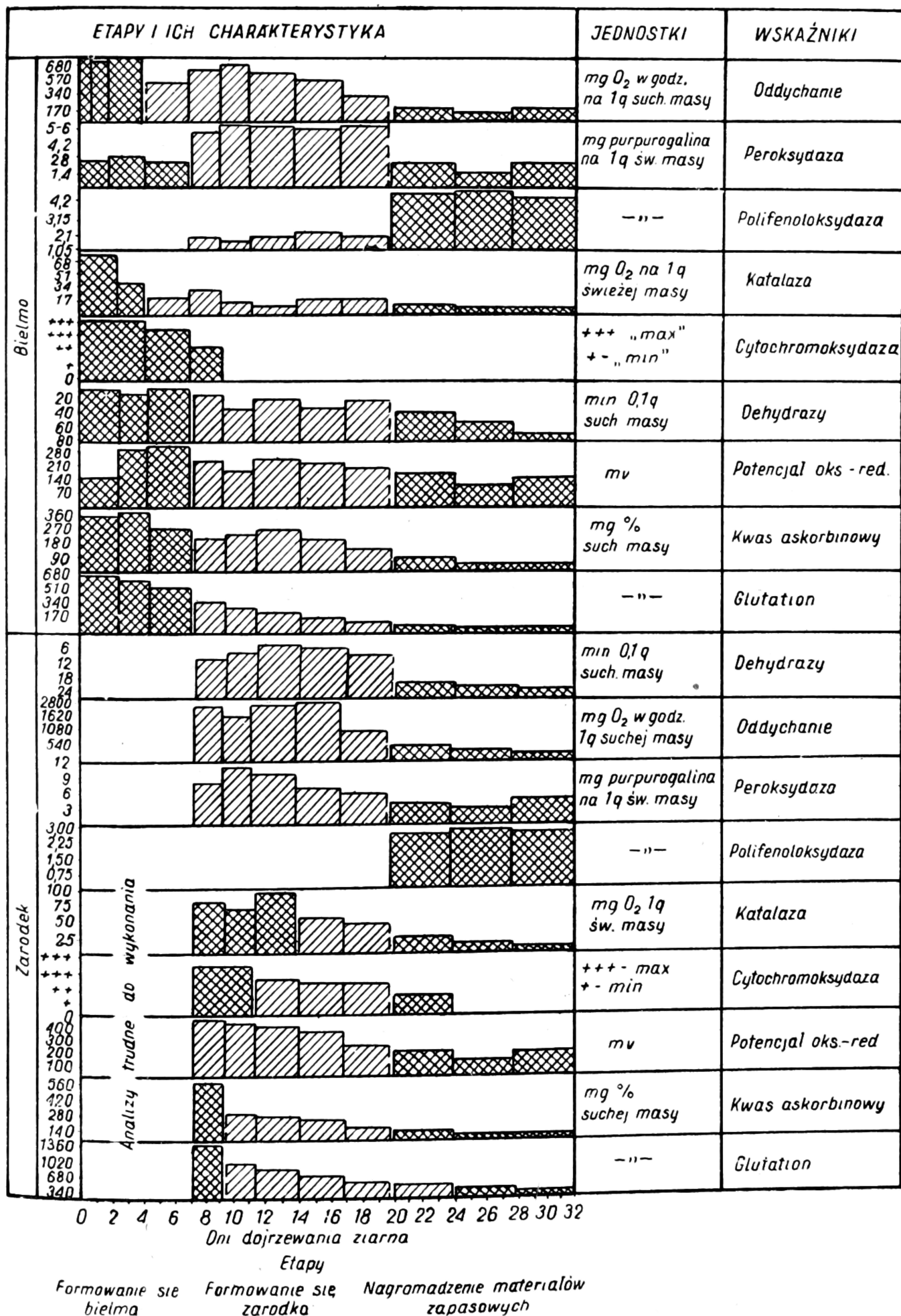
wości ziarna, np. wyjęte z kłosa w tym okresie nie kiełkuje od razu lecz dopiero po dłuższym czasie.



Rys. 4. Rozwój zarodka u traw według Poddubnej-Arnoldi 1954

II etap, w którym przede wszystkim tworzy się zarodek, trwa od 7—10 dnia po zapyleniu do 17—21 dnia. W zarodku różnicuje się stożek wzrostu, pierwsza para listków, koleoptyle, tarczka i korzonek z koleorhizą (rys. 4 fig. 8, 9, 10, 11). W początkowym okresie dyferencjacji wielkość zarodka u pszenicy wynosi 0,3—0,5 mm, w końcu około 1 mm (23). Wtedy też osiąga on swoją fizjologiczną dojrzałość. Pod koniec II etapu w parenchymie tarczki zarodkowej zachodzi już częściowa wakualizacja komórek, a wokół bielma wytwarza się warstwa aleuro-nowa. Szybkiemu wzrostowi zarodka na długość towarzyszy nieznaczny przyrost jego suchej masy. Rozmiary bielma zwiększają się mało, natomiast wyraźnie wzrasta jego masa. Już od początku tego etapu izolowany zarodek posiada zdolność do wzrostu na syntetycznych pożywkach organicznych. Ogólnie drugi etap embriogenezy pszenicy można nazwać okresem fizjologicznej aktywności zarodka. Ziarno znajduje się wówczas w zielono-mlecznej i mlecznej dojrzałości.

III etap, w którym ma miejsce zasadnicze gromadzenie związków zapasowych, trwa od 20—21 dnia (po zapyleniu) do końca dojrzewania ziarna. W zarodku kończą się procesy dyferencjacji poszczególnych organów, zarodek osiąga normalne rozmiary. Procentowa zawartość wody w ziarnie systematycznie maleje, sucha masa szybko wzrasta. W okresie



Rys. 5. Właściwości systemu oksydacyjno-redukcyjnego w tworzącym się zarodku i bielmie pszenicy ozimej *Lutescens* 17. Według Kalinina 1956

tym zarodek gromadzi 80% swojej suchej masy. Izolowany w tym czasie rośnie nawet na pożywkach mineralnych z dodatkiem sacharozy. W bielmie trwa systematyczne gromadzenie materiałów zapasowych. Ziarno dochodzi do pełnej dojrzałości.

Dla pełniejszego uzasadnienia podziału embriogenezy na trzy wyżej omówione etapy Kalinin (18) podaje charakterystykę systemu oksydacyjno-redukcyjnego w formującym się ziarnie. Przytaczam za autorem rysunek (rys. 5), który te dane ilustruje.

Na tle wyróżnionych etapów embriogenezy Kalinin prześledził także dynamikę związków azotowych (azot ogólny i białkowy), rozpuszczalnych i nierozpuszczalnych związków fosforowych, wreszcie mono- i disacharydów. Wszystkie te wskaźniki potwierdzają, zdaniem autora, istnienie trzech etapów w formowaniu się nowego organizmu — nasienia.

Analizy chemiczne dojrzewającego ziarna pszenicy (20) i kukurydzy (10) dokonane przez innych autorów nie wykazały takiej dokładnej prawidłowości. Należy zaznaczyć, że przeprowadzono je mniej precyzyjnie.

Bardzo ciekawie przedstawia się kształtowanie szeregu właściwości fizjologicznych roślin w ciągu trzech omawianych etapów. Badając wpływ temperatury (por. prace: 1, 14, 15, 21) Kalinin stwierdził, że proces jarowizacji w ziarnie pszenicy ozimej może przechodzić przy różnej temperaturze w zależności od dojrzałości ziarna (etapu embriogenezy). W I etapie jarowizacja najlepiej przebiegała przy temperaturze 12—14°C, w II — przy 5°C, w III przy 0—3°C. W wypadku jarowizacji ziarna wysoką temperaturą (12—14°C) autor obserwował, że w pierwszym etapie embriogenezy procesy jarowizacji przebiegały łatwo, w drugim słabo i powoli, w trzecim nie przebiegały wcale. W wypadku traktowania ziarna temperaturą niską (0—3°C) wyżej opisane zjawisko miało charakter odwrotny.

Kalinin (18) zaznacza, że zmiany w reakcji ziarna na jarowizujące temperatury w poszczególnych etapach mają wyraźnie skokowy charakter, podobnie zresztą jak i inne własności.

Zdaniem Razumowa (41) takie zachowanie się ziarna nie należy tłumaczyć wiekiem, lecz przede wszystkim różnicą w zapasie związków energetycznych w ziarnie różnego wieku. Myśl ta nie wydaje się w pełni uzasadniona, bowiem już dawne badania Gregorego i Purvis (15, 14) nad jarowizacją izolowanych zarodków stwierdziły zależność tego procesu od wieku.

Badania nad mrozoodpornością pozwoliły stwierdzić (18), że cecha ta zależy nie tylko od jesienno-zimowego hartowania się lecz także od warunków termicznych, w jakich przebiega dojrzewanie ziarna.

Zarejestrowano na przykład, że mrozoodporność pszenicy *Lutescens* 17 jest tym niższa, im na wcześniejszym etapie rozwoju embrionalnego ziarno było poddane działaniu temperatury 12—14°C. Natomiast w wypadku działania temperatury 5°C podczas dojrzewania mrozoodporność była tym niższa, im później w rozwoju embrionalnym działała wymieniona temperatura. Wynika z tego, że w rejonach, gdzie dojrzewanie przebiega późno i przy obniżonych temperaturach otrzymujemy ziarno z potencjalnie niższą mrozoodpornością. Tym prawdopodobnie należy objaśnić fakt, że w krajach północnych, np. Szwecji, materiał siewny do północnych okręgów dowozi się corocznie z południowej części. Spadek zimotrwałości związany jest prawdopodobnie z przechodzeniem jarowizacji na roślinie macierzystej, po której mrozoodporność szybko maleje.

W swojej ostatniej pracy (18) Kalinin nie mówi wyraźnie, czy wyróżnione trzy etapy embrionalnego rozwoju uważa za stadia (por. Modilewski) poprzedzające stadium jarowizacji, czy też za pierwsze „fazy” tego stadium. Wydaje się jednak, że, niezależnie od zdania autora, wyniki uzyskane przez niego świadczą, iż pojęcie stadium jarowizacji jest w pewnym sensie umowne.

Ciekawe wyniki z badań Kalinina (18, 13) budzą jednak pewne zastrzeżenia. Przede wszystkim przytoczone wyżej rysunki, przedstawiające wskaźniki, na podstawie których, między innymi, Kalinin wyróżnił trzy etapy embriogenezy, po dokładnej analizie mówią, że tak wyraźne i kategoryczne wydzielanie tych etapów nie zawsze jest uzasadnione. Dane te nie przeczą jednak w ogóle istnieniu etapowości w rozwoju embrionalnym.

Poza tym autor pomija milczeniem (bądź zalicza do III etapu) okres tzw. spoczynku późniwnego. Fizjologię i częściowo biochemię tego okresu omawiają Crocker i Barton (3, 8, 9), Bunning (7), Nikolajewa (36) i inni. Na podstawie tych prac należy przypuszczać, że okres spoczynku późniwnego, jak i spoczynku w ogóle, charakteryzuje się wielką złożonością przemian fizjologicznych, decydujących niekiedy o całym zachowaniu się późniejszych roślin.

Crocker (8) wyróżnia zasadniczo dwa typy spoczynku nasion: 1) spoczynek wywołany izolacją zarodka od czynników środowiska przez martwe okrywy nasienne i 2) spoczynek wywołany niedojrzałością zarodka lub (lepiej) spoczynek uzależniony stanem fizjologicznym żywych tkanek nasienia. Istnieją poza tym kombinacje obydwu typów. Pierwszy typ spoczynku może być przerwany sposobami mechanicznymi, drugi natomiast wymaga innych zabiegów. Spoczynek późniwny zbóż jest raczej spoczynkiem drugiego typu. Występuje on w ziarnie świeżym i ustępuje podczas suchego przechowywania. Długość okresu tego późniwnego

dojrzewania waha się w zależności od gatunku od kilku dni do kilku miesięcy. Przyjmuje się, że najdłużej trwa on u owsa, krócej u jęczmienia i pszenicy a najkrócej u żyta (9). U form ozimych jest on krótszy niż u jarych.

Istnieją w literaturze dane stwierdzające wpływ czynników środowiska podczas dojrzewania nasion na długość okresu spoczynku. W lata suche spoczynek jest krótszy niż w lata wilgotne (9). Wysokie temperatury i intensywne oświetlenie nie sprzyjają wytworzeniu się spoczynku (45), natomiast malejąca systematycznie długość dnia wywołuje go (7, 9). Zdaniem Bunninga (7) wpływ środowiska na kształtowanie się spoczynku uzależniony jest od tego, w jakiej mierze może ono modulować (a może w niewielkim stopniu) endogenną roczną rytmikę rozwoju rośliny macierzystej. Zmiany w stanie aktywności plazmy rośliny macierzystej wywołują przejście nasienia w spoczynek niezależnie od etapu rozwoju zarodka. Spoczynek jest więc tylko fazą wspomnianej rocznej rytmiki rozwojowej; jest przy tym cechą dziedziczną i konserwatywną (7, 6). Innego zdania są Borriss i Arndt (5), którzy uważają, że spoczynek zarodka kształtuje się tylko w określonej fazie rozwoju nasienia.

Popadanie nasion w spoczynek ma miejsce przy malejącej aktywności plazmy, inaktywacji związków czynnych, nagromadzeniu odpowiednich substancji zapasowych i maleniu zawartości wody w roślinie (7, 8). Według Nikolajewej (36) w nasieniu przechodzącym w spoczynek działalność enzymatyczna ma kierunek raczej redukcyjny. Gienkiel (12) natomiast uważa, że proces ten związany jest z przemianami kwasów nukleinowych.

Dla przejścia spoczynku nasiona licznych gatunków wymagają przechowywania w niskiej temperaturze przy znacznej wilgotności środowiska. Izolowane z nasion zarodki, które wymagają takiej stratyfikacji, lecz jej nie przechodzą, dają w efekcie rośliny-karzelki. W wypadku otrzymania normalnych roślin stwierdzono, że „ominęły” one zasadnicze etapy rozwoju embrionalnego (27, 30). Karzelkowość natomiast można usunąć przez działanie na rośliny niską temperaturą (0—5°C, (3, 7, 9). Analogiczny niemal efekt otrzymano przez działanie na liścienie kwasem gibberelinowym (4). W wielu wypadkach same rośliny po upływie dłuższego czasu przełamują tę „dolegliwość”, a czynnikiem sprzyjającym temu jest światło (26).

Podczas stratyfikacji wzrasta aktywność plazmy; ma także miejsce przejście wielkocząsteczkowych nierozpuszczalnych związków w małowcząsteczkowe i łatwo przyswajalne (11). Poza tym wzrasta ilość cukrów redukujących i kwasowość tkanek (37). Podobny efekt wywołuje również jarowizacja (16). Stwierdzenie faktu, iż obydwa procesy przebiegają w zasadzie pod wpływem tych samych czynników, wywołując zasadni-

czo analogiczny efekt, pozwala traktować jarowizację za swoistą formę stratyfikacji (7, 43). Taki pogląd jest w pełni uzasadniony, jeśli się przyjmie, że niestrzelanie w źdźbło niejarowizowanych ozimin jest formą „karzełkowości”.

Przytoczone wyżej fragmentaryczne dane o spoczynku nasion świadczą, że okres ten należy rozpatrywać jako specyficzny etap rozwoju embrionalnego.

Nie znając prac Kalinina, pracownicy Katedry Fizjologii Roślin WSR w Olsztynie rozpoczęli w 1956 r. badania nad fizjologicznymi i biochemicznymi właściwościami embriogenezy roślin uprawnych. Do badań tych wzięto: pszenicę ozimą i jara, żyto ozime i jare, jęczmień ozimy i jary, owies, kukurydzę i bobik. Na podstawie dotychczasowych (dwuletnich) wyników można stwierdzić, że w embrionalnym rozwoju roślin (szczególnie u zbóż) można wyróżnić dwa, ewentualnie trzy etapy. Zasadniczymi kryteriami do takiego podziału służą cechy morfologiczno-fizjologiczne, w mniejszej mierze biochemiczne. Granice pomiędzy poszczególnymi etapami są jednak bardzo płynne. Zależą one od gatunku, odmiany oraz warunków zewnętrznych i wewnętrznych. Zazwyczaj u form jarych pierwszy etap jest krótszy niż u ozimych (pszenica, jęczmień) lub dłuższy, jak u żyta. Stwierdzono także, że oziminy są tym mniej zimotrwałe im z młodszych wyrosły nasion. Jeśli chodzi o jarowizację pszenicy, to badania nasze tylko częściowo potwierdzają zaobserwowane przez Kalinina prawidłowości. Jarowizując pszenicę Dańkowską Graniatkę w ciągu 40 i 20 dni przy temperaturze 1—3°C, oraz 12—13°C stwierdziliśmy (praca mgr A. Rejowskiego), że efekt jarowizacji nie-dojrzałego w pełni ziarna zależy od wielu czynników i to jest przyczyną pewnej rozbieżności wyników uzyskiwanych przez różnych badaczy.

1. Z ziarna jarowizowanego przez 40 dni w temperaturze 1—3°C otrzymano rośliny, które kłosiły się tym wcześniej z im bardziej dojrzałego ziarna wyrosły. Rośliny z najmłodszego ziarna kłosiły o 50 dni później niż z ziarna w pełni dojrzałego. Taki efekt jarowizacji uzależniony był jednak od sposobu przechowywania ziarna. W omawianym doświadczeniu ziarno wyjmowane było ze środkowych części kłosów bezpośrednio na polu i następnie suszone na wolnym powietrzu w laboratorium.

2. Pod wpływem 40-dniowej jarowizacji ziarna przechowywanego w kłosach (bez słomy) otrzymano rośliny, które kłosiły prawie równocześnie (niezupełnie) we wszystkich kombinacjach niezależnie od dojrzałości. Małe różnice pomiędzy kombinacjami sprowadzały się do tego, że rośliny otrzymane z ziarna najmłodszego kłosiły się o kilka dni wcześniej niż z ziarna starszego. Na ogół można stwierdzić, że w do-

świadczeniu tym obserwowano efekt jarowizacji odwrotny (choć słabiej wyrażony) niż w doświadczeniu 1.

3. Pod wpływem 20-dniowej jarowizacji ziarna z obu serii (tj. przechowywanego w kłosach oraz luźno) otrzymano rośliny, u których obserwowano wyraźną (choć niezbyt silną) następującą prawidłowość: rośliny kłosiły tym wcześniej z im młodszego ziarna wyrosły.

4. Temperatura 12—13°C nie wywołała żadnego efektu niezależnie od dojrzałości i sposobu przechowywania ziarna.

Analizując aktywność niektórych enzymów (α i β amylazy oraz katalazy, peroksydazy i polifenoloksydazy — praca mgr Z. Sójkowskiego) w formującym się ziarnie nie stwierdziliśmy takich prawidłowości w ich aktywności, które upoważniałyby nas do wyróżnienia „jakościowo” różnych etapów. Natomiast w dynamice niektórych witaminów (praca mgr E. Sójki) stwierdzono dość istotną prawidłowość, wyrażającą się wzrostem ich zawartości (np. sumy kwasów askorbinowego i dehydroaskorbinowego, karotenu i innych) w momentach przejść z jednego etapu embriogenezy do drugiego. U form ozimych ta prawidłowość była znacznie wyraźniejsza niż u form jarych. Ślady tokoferoli znaleziono jedynie w pierwszym etapie embriogenezy.¹

Problem rozwoju embrionalnego roślin uprawnych jest bardzo szeroki i wszechstronne zbadanie jego wszystkich zagadnień wymaga wielu lat żmudnej pracy. Do ważniejszych zagadnień czekających rozwiązania należą:

1. Poznanie istoty biochemicznych i fizjologicznych przyczyn różnicowania się zarodka i bielma.

2. Zbadanie fizjologii bielma jako pośrednika pomiędzy organizmem macierzystym i zarodkiem.

3. Wpływ czynników zewnętrznych w okresie embriogenezy na późniejsze właściwości fizjologiczne roślin.

4. Wyznaczenie okresów wzmożonej wrażliwości na działalność czynników zewnętrznych.

Rozwiązania wymienionych zagadnień można dokonać poprzez:

a) hodowlę izolowanych w różnych okresach zarodków na różnorodnych pożywkach;

b) badanie sztucznej partenogenezy i partenokarpji;

c) hodowlę organów embrionalnych zarodka „*in vitro*” itp.

LITERATURA

1. Aginjan A.: 1952. Postępy Wiedzy Rolniczej. Seria przekł. z. 5, s. 232—243.
2. Baranow P. A.: 1955. Istorija embriologii rastienij. Moskwa—Leningrad.

¹ Pierwsze doniesienia z naszych prac będą wkrótce opublikowane oddzielnie.

3. Barton L. V., Crocker W.: 1948. Twenty years of seed research at Boyce Thompson Institute for Plant Research, London.
4. Barton L. V.: 1956. *Contribs. Boyce Thompson Inst.* 8, s. 311—317. *Wg Ref. Żurnal s. Biologia* 1958. Nr 2(5703).
5. Borriss H., Arndt M.: 1956. *Flora* 143, s. 492.
6. Brown E., Stanton T. R., Wiebe G. A., Martin J. H.: 1948. U. S. Department of Agriculture Techn. Bull. 953, 30 p. (cyt. za Crockerem i Barton).
7. Bünning E.: 1953. *Entwicklungs- und Bewegungsphysiologie der Pflanze*. Berlin.
8. Crocker W.: 1948. *Growth of Plants*. New York.
9. Crocker W., Barton L. V.: 1953. *Physiology of Seeds*. W tłumacz. rosyjskim. Moskwa 1955.
10. Evans J. W.: 1941. *Cereal Chem.* 18, s. 468—473. (Cyt za Crockerem i Barton).
11. Flemion F.: 1933. *Contribs. Boyce Thompson Inst.* 5, s. 143—159 (Cyt. za Crockerem i Barton).
12. Gienkiel P. A.: 1948. *Wiestnik Ak. Nauk SSSR.* 8.
13. Grebinskij S. O.: 1953. *Osnownyje zakonomiernosti individualnogo razwitiya rastienij*. Lwow.
14. Gregory F. G., Purvis O. N.: 1936. *Nature*, 138, s. 973.
15. Gregory F. G., Purvis O. N.: 1938. *Ann. Bot.* 2, s. 237—251.
16. Grzesiuk St.: 1957. *Zeszyty Naukowe WSR w Olsztynie*, 2.
17. Johansen D. A.: 1950. *Plant Embryology*. Waltham.
18. Kalinin F. L.: 1956. *Fizjologo-biochimizeskije osobiennosti embrionalnogo razwitiya rastienij*. Dissertacja na soiskaniye uczenoj stiepeni doktora biologizeskich nauk I. F. R. Moskwa.
19. Kalinin F. L.: 1956. *Fizjologo-biochimizeskije osobiennosti embrionalnogo razwitiya rastienij*. Awtoreferat dissertacji na soiskaniye uczenoj stiepeni doktora biologizeskich nauk I. F. R. Moskwa.
20. Koblet R.: 1940. *Ber. Schweiz. Bot. Gesel.* 50, s. 99—232.
21. Koriukajew S. L., Winogradowa E. I.: 1950. *Agrobiologia*. Nr 3, s. 67—69.
22. Kostiučenko I. A., Zarubajło T. J.: 1936. *Trudy po prikl. bot. i siel.* Seria A. 17, s. 17—23.
23. Kuperman F. M.: 1953. *Biologizeskije osnovy kultury pszenicy*. Cz. II. Moskwa.
24. Lang A.: 1956. *Fortschritte der Botanik*, 18. *Entwicklungsphysiologie*.
25. Lang A.: 1957. *Fortschritte der Botanik*, 19. *Entwicklungsphysiologie*.
26. Lammerts W. E.: 1943. *Amer. J. Bot.* 30, s. 707—711.
27. La Rue C. D.: 1936. *Bull. Torr. Bot. Club.* 63, s. 365—382 (Cyt. za Crockerem i Barton).
28. Łysenko T. D.: 1952. *Stadijnoje razwitiye rastienij*. Moskwa.
29. Maheshwari P.: 1950. *An Introduction to the Embryology of Angiosperms*. New York.
30. Merry J.: 1942. *Bull. Torr. Bot. Club.* 69, s. 360—372 (cyt. za Crockerem i Barton).
31. Modilewski J. S., Beilis R. A.: 1939. *Żurn. In-ta Bot. AN. USSR.* Nr 21—22, s. 32—35.
32. Modilewski J. S.: 1943. *Uspiechi Sowr. Biol.* 16, s. 335—346.
33. Modilewski J. S.: 1953. *Embriologia pokrytosiemiannych rastienij*. Kijew.
34. Modilewski J. S.: 1956. *Istorija otieczestwiennoj embriologii wysszych rastienij*. Kijew.

35. Modilewski J. S.: 1956. Ukr. Bot. Żurn. 31, nr 1.
36. Nikołajewa M. G.: 1950. Eksperyment. Bot. 7, s. 78—134.
37. Pack D. A.: 1921. Bot. Gaz. 72, s. 139—150.
38. Poddubnaja - Arnoldi W. A.: 1954. z książki: W. G. Aleksandrow — Anatomija rastienij, s. 383—419. Moskwa.
39. Poddubnaja - Arnoldi W. A.: 1956. Biull. Gław. Bot. Sada, 25.
40. Razumow W. J.: 1955. Środowisko a właściwości rozwoju roślin. Warszawa.
41. Razumow W. J.: 1957. Agrobiologia nr 5, s. 89—100.
42. Sapiegin A. O.: 1942. Dop. AN USSR nr 1—2.
43. Schander H.: 1955. 1) Z. Pflanzenzucht 34, s. 421—444, 2) Z. Pflanzenzucht 35, s. 89—97, 3) Z. Pflanzenzucht 35, s. 179—198.
44. Schnarf K.: 1931. Vergleichende Embryologie der Angiospermen. Berlin.
45. Von Abrams G. J., Hand M. E.: 1956. Amer. Journal of Botany 43, s. 7—12.
46. Whyte R. O.: 1946. Crop Production and Environment. London.

С. ГЖЕСЮК

НЕКОТОРЫЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ

Резюме

В онтогенезе культурных растений меньше всего исследовалась физиология эмбрионального развития. На основе опубликованных до настоящего времени работ можно в эмбриогенезе растений (формирование зародыша и семени) различить три качественные состояния, этапы. Формирующийся молодой организм в отдельные этапы различным образом реагирует на факторы окружающей среды и внутренние условия (прежде всего) трофические). Условия, в каких формируется семя имеют большое влияние на целую физиологию, полученного из него растения.

Покой семян следует считать специфическим этапом эмбрионального развития.

Проведенные исследования по яровизации зерна озимой и яровой пшеницы различной спелости, показали зависимость этого процесса от спелости и способа хранения зерна. Динамика некоторых витаминов в формирующемся зерне озимой и яровой ржи подтвердила некоторую разнокачественность в эмбриональном развитии. Анализ активности некоторых ферментов в зерне ячменя не показал никакой закономерности.