

WYSTĘPOWANIE I ZNACZENIE EKOLOGICZNE
MECHANIZMU FITOCHROMOWEGO W KIEŁKOWANIU NASION

Tadeusz Górski

Zakład Agrometeorologii
Instytutu Uprawy, Nawożenia i Gleboznawstwa
w Puławach

WPROWADZENIE

Badając wpływ składu spektralnego światła na kiełkowanie niełupek sałaty Flint i McAlister [8, 9] stwierdzili, że daleka czerwień /o długości fali ponad 700 nm/ wywiera wpływ hamujący, zaś bliska czerwień /600-700 nm/ - stymulujący. Pierwsze dokładne spektrum czynnościowe kiełkowania sałaty podali w 1952 r. Borthwick i in. [2]. Rychło okazało się, że również nasiona innych gatunków wykazują identyczne lub bardzo zbliżone reakcje na skład spektralny światła. Studia nad kiełkowaniem nasion przyczyniły się w znacznej mierze do powstania koncepcji specyficznego barwnika, występującego w dwóch formach [2], która później doprowadziła do wyizolowania fitochromu [4], regulującego rozliczne fotomorfozy roślin [24].

Od tego czasu reakcjami fitochromowymi zajmowało się wiele ośrodków naukowych. Przeglądy badań fitochromowej regulacji kiełkowania przedstawili m.in. Evenari [7], Grzesiuk [16], Listowski [22], Rollin [26] oraz Toole [29].

Prawie wszystkie prace wykonywano w zamkniętych pomieszczeniach, gdzie łatwo można wykorzystać sztuczne źródła światła o różnych charakterystykach spektralnych, jak również kontrolować tło klimatyczne, w tym temperaturę, która wykazuje zwykle silne działanie bezpośrednie na kiełkowanie, a często także modyfikuje reakcje świetlne [16, 29]. Wyjątkowo tylko doświadczenia przeprowadzano w warunkach naturalnych. Znaczenie ekologiczne mechanizmu fitochromowego rzadko było przedmiotem zainteresowania; próby interpretacji ekologicznej ograniczały się zwykle do ekstrapolowania wniosków z doświadczeń laboratoryjnych.

Brakowało jednak dowodów empirycznych z warunków polowych [21]. Praca Meischkego z 1936 r. [23], opisująca hamowanie kiełkowania nasion w świetle filtrowanym przez żywe liście, przepuszczające głównie daleką czerwień, pozostawała prawie niezauważona. Odkrycie to powtórzył w 1970 r. Van der Veen [30], interpretując zaobserwowaną reakcję w funkcji fitochromu. Dalsze wyniki uzyskali Stoutjesdijk [27] oraz King [20].

Niektóre z przedstawionych wyników własnych badań reakcji fitochromowych w warunkach naturalnych były już częściowo opublikowane [11-15], jednakże zawarte w opracowaniu syntetyczne ustalenia /w tym materiały tabelaryczne/ opierają się na wielu nowych wynikach.

MATERIAŁ I METODY

Nasiona pochodziły z różnych źródeł: nasiona roślin uprawnych ze sklepów Centrali Nasiennej, nasiona roślin dziko rosnących zostały zebrane przez pracowników Ogrodu Botanicznego we Wrocławiu, Zakładu Agrometeorologii IUNG i Zakładu Uprawy Roli i Roślin ART w Olsztynie. Poza tym wykorzystywano także nasiona roślin rosnących w Ogrodzie Botanicznym we Wrocławiu.

Po zbiorze nasiona przechowywano w stanie powietrznie suchym w temperaturze 4-6°C. Nasiona nie kiełkujące w następnym roku po zbiorze lub kiełkujące słabo stratyfikowano, umieszczając je na okres późnej jesieni i zimy na gruncie, ułożone w cienkich warstwach osłoniętych bibułą filtracyjną; badano je ponownie w drugim roku po zbiorze. Kiełkowanie przeprowadzano na szalkach Petriego o średnicy 9 cm /w przypadku osłaniania sztucznymi filtrami na szalkach 5 cm/. Na dno szalki kładziono kilka warstw białej flaneli, którą przykrywano sączkami bibułowymi. Wodę destylowaną uzupełniano w miarę potrzeby. Na szalkę wysiewano od 20 do 50 nasion, zależnie od ich wielkości i wielkości szalki. Wszystkie podane wyniki uzyskano jako średnią co najmniej z trzech niezależnych doświadczeń. Istotność różnic szacowano przy pomocy testu "t" dla par obserwacji na poziomie ufności 0,05. Liczenie skiełkowanych nasion przeprowadzano w stałych odstępach po ich wysiewie; do dnia 12 co cztery dni, do dnia 30 co sześć dni, później co piętnaście dni. Kiełkowanie uznawano za "końcowe", jeśli następne liczenie nie wykazywało wzrostu liczby nasion skiełkowanych w kontroli, w białym świetle rozproszonym.

We wstępnych doświadczeniach określano fotoblastyzm nasion, wyróżniając nasiona fotoblastyczne dodatnie, jeśli ciemność hamowała kiełkowanie w stosunku do światła rozproszonego, fotoblastycznie ujemne - o odwrotnej reakcji oraz neutralne.

Badając wpływ naturalnej dalekiej czerwieni, szalki z nasionami umieszczano na dnie łanów roślin o różnym zwarcie; później jako standard przyjęto stanowiska pod zwartą okrywą liści rabarbaru.

W doświadczeniach nad hamującym wpływem pełnego światła słonecznego szalki umieszczano w specjalnie skonstruowanym kiełkowniku, wystawianym w stanowisku odkrytym pod kątem 20° względem poziomu i trzy razy dziennie przestawianym w kierunku słońca, aby uniknąć zacięcia przez osłonięte brzegi szalek. Szalki były przykrywane filtrami szklanymi Schotta, o różnej przepuszczalności spektralnej. Szalki kontrolne znajdowały się w obszernej skrzyni o ażurowej konstrukcji, nie dopuszczającej do nasion promieniowania bezpośredniego.

Skład spektralny promieniowania określany był za pomocą spektrometrii o szerokości półkowej 20 nm, konstrukcji Ośrodka Badawczo-Rozwojowego Techniki Świetlnej w Warszawie. Natężenie promieniowania bezpośredniego, rozproszonego i całkowitego określano przy użyciu aktynometru Linke-Feussnera i solarymetrów typu Moll-Gorczyński.

Jako sztuczne źródła światła wykorzystywano lampy różnych typów; pożądane zakresy spektralne wydzielano przy użyciu różnych filtrów szklanych Schotta, folii barwnych "Cinemoid" lub filtrów interferencyjnych. Aby uniknąć przegrzewania, osłaniano filtry 2-centymetrową warstwą wody bieżącej. Najczęściej używaną kombinacją filtrów były w przypadku czerwieni filtry Schotta RG 2 /2 mm/ + BG 17 /12 mm/; w przypadku dalekiej czerwieni filtry RG 8 /2 mm/ + BG 17 /6 mm/. W pierwszym przypadku uzyskiwano maksimum natężenia przy ok. 655 nm, zaś w drugim przy ok. 720 nm.

OMOWIENIE WYNIKÓW

Selektywne pochłanianie promieniowania przez liście

Pomiary spektrometryczne potwierdziły wysoką selektywność pochłaniania promieniowania przez liście. Tak np. pojedynczy duży liść rabarbaru przepuszcza ok. 2,5% promieniowania w zakresie niebieskim /440-480 nm/, ok. 8% w zielonym /540-580 nm/, ok. 3% w czerwonym /640-680 nm/ i ok. 28% w dalekiej czerwieni /700-740 nm/. Stosunek tak zdefiniowanej dalekiej czerwieni /DC/ do czerwieni /C/ zależy bardzo wyraźnie od zwarcia łanu /11/. Pod cka-pem liści rabarbaru kształtuje się cn na poziomie 8-10, na dnie łanu kukurydzy w granicach 3-6. W promieniowaniu bezpośrednim stosunek ten wynosi średnio ok. 1,0, w promieniowaniu rozproszonym ok. 0,8 /wartości te zmieniają się nieco w zależności od pory dnia i zawartości ozonu oraz pary wodnej w atmosferze - 12/.

Porównanie działania sztucznych i naturalnych źródeł światła

Liczne doświadczenia wykazały, że odwracalną reakcję fitochromową można uzyskać, stosując - zamiast sztucznych źródeł światła C i DC - naturalne białe światło i żywy liść jako filtr DC. Przykład podaje tabela 1.

Tabela 1

Kiełkowanie nasion *Arabis hirsuta* Scop. po krótkim naświetlaniu czerwienią /C/ i daleką czerwienią /DC/ oraz naturalnym białym światłem /B/ i naturalnym białym światłem filtrowanym przez liście /F/. D - ciemność. Po naświetlaniu wszystkie nasiona przebywały w temperaturze $19 \pm 1^{\circ}\text{C}$. Trzy powtórzenia po 50 nasion.

Cbiewt	Kiełkowanie %
4 h D + 10 min C + 92 h D	97
4 h D + 10 min C + 10 min DC + 92 h D	4
4 h D + 10 min B + 92 h D	92
4 h D + 10 min B + 10 min F + 92 h D	6
12 h B + 12 h D x 4	98
96 h D	6

Reakcja na krótkotrwałe światło występuje jednak tylko u nasion niektórych gatunków, zdecydowanie dodatnio fotoblastycznych, jak np. *Arabis hirsuta* Scop., *Arthemisia absinthium* L., *Campanula lactiflora* Bieb., *Rumex hydrolapathum* Huds. U niektórych gatunków, jak np. *Chenopodium album* L. i *Artemisia vulgaris* L. zauważa się zróżnicowanie reakcji w poszczególnych partiach nasion, zbieranych w różnym czasie. Na ogół reakcje na krótkotrwałe światło C i DC są silniejsze w tych partiach nasion, które wykazują silniejszy fotoblastyzm.

W przypadkach nasion fotoblastycznie neutralnych /jak np. większość odmian sałaty uprawnej/ nawet kilkugodzinne światło DC /zarówno sztuczne jak i naturalne/ nie wywiera wyraźnego wpływu na kiełkowanie.

Indukowanie fotoblastyzmu u nasion obojętnych na światło

Większość badanych nasion nie wykazywała fotoblastyzmu; kiełkowały one równie dobrze na świetle jak i w ciemności. Jednakże po długotrwałym naświetlaniu DC lub kilkudniowym przebywaniu na dnie łanu nasiona wielu gatunków stawały się skrajnie fotoblastycznymi [11]. Tak np. sałata odm. Cud Vorburgu po trzech dniach pod liśćmi rabarbaru kiełkowała w ciemności tylko w nikłym procencie; wystarczył jednak półsekundowy błysk pełnego światła słonecznego, aby nasiona skiełkowały w pełni w ciemności. Na tym etapie łatwo można uzyskać pełną rewersję fitochromową po krótkim naświetleniu C i DC. W miarę wydłużania okresu przebywania w DC wrażliwość nasion zmniejsza się wyraźnie. Po 30-dniowym przebywaniu na dnie łanu nasiona wymagały ok. 10 dni światła do pełnego skiełkowania.

Wpływ dalekiej czerwieni na nasiona wymagające stratyfikacji

Nasiona wielu roślin dziko rosnących nie kiełkowały zupełnie w żadnym obiekcie doświadczalnym lub kiełkowały tylko w małym procencie w białym świetle. Poddane jednorazowej stratyfikacji kiełkowały często zarówno w białym świetle, jak i w ciemności; nie kiełkowały jednak nadal w DC. W wielu przypadkach stratyfikacja poprawiała kiełkowanie tylko w białym świetle /tab. 2/. Spośród kilkudziesięciu przebadanych gatunków nie stwierdzono żadnego przypadku, aby stratyfikacja zwiększała wyraźnie stosunek nasion skiełkowanych w DC do skiełkowanych w białym świetle.

Tabela 2

Wpływ stratyfikacji na kiełkowanie nasion. B - naturalne światło rozproszone, D - ciemność, F - światło filtrowane przez liście rabarbaru. Nasiona badano w drugim roku po zbiorze.

Cztery powtórzenia po 30 nasion

Gatunek	Procent nasion skiełkowanych po 60 dniach					
	niestratyfikowanych			stratyfikowanych		
	B	D	F	B	D	F
Melandrium rubrum Garcke	60	21	0	63	54	0
Oenothera biennis L.	28	5	0	67	57	2
Sonchus arvensis L.	34	3	0	43	42	1
Arabis allioni DC.	21	0	5	86	0	5
Campanula linifolia Scop.	51	10	9	90	10	15
Hyoscamus niger L.	0	0	0	11	0	0

Występowanie reakcji fitochromowych u nasion różnych gatunków

Przetestowano ogółem 310 gatunków roślin zielnych. Reakcje na DC wykazały duże zróżnicowanie między gatunkami. Aby ułatwić interpretację wyników, wydzielono cztery klasy reakcji w zależności od stosunku liczby nasion skiełkowanych na dzień łanu do skiełkowanych w białym świetle rozproszonym [13].

Klasa A - kiełkowanie w granicach 0-19%,

Klasa B - kiełkowanie w granicach 20-69%,

Klasa C - kiełkowanie w ponad 69%, lecz różnice w stosunku do kontroli istotne,

Klasa D - różnice w kiełkowaniu nie udowodnione.

Ogółem w klasie A znalazło się 108 gatunków, w klasie B - 79, w klasie C - 52 i w klasie D - 71 gatunków.

Stopień hamowania przez DC jest dość wyraźnie skorelowany z fotoblastyzmem [14]; wszystkie nasiona dodatnio fotoblastyczne wykazały hamowanie, przeważnie bardzo silne /tab. 3/. Wśród nasion fotoblastycznie neutralnych znajduje się dużo przypadków zupełnego braku reakcji na długotrwałą DC. Wśród 23 przebadanych gatunków negatywnie fotoblastycznych, w 5 przypadkach nie stwierdzono reakcji na DC; wnioskowanie jest jednak w tym miejscu trudne, a to ze względu na testowanie względem kontroli w białym świetle, gdzie także występuje hamowanie.

Nie stwierdzono - z małymi wyjątkami - wyraźnych związków między przynależnością systematyczną gatunków a stopniem reakcji na DC. Jak to wynika z danych zamieszczonych w tabeli 4, prawie we wszystkich rodzinach występują różne klasy reakcji na DC.

Tabela 3

Reakcja nasion na światło filtrowane przez liście w zależności od typu fotoblastyzmu
/liczba gatunków/

Typ fotoblastyzmu	Klasa reakcji				Ogółem
	A	B	C	D	
Dodatni	71	35	8	0	114
Ujemny	9	8	1	5	23
Brak	28	36	43	66	173
Ogółem	108	79	52	71	310

Wyjątek stanowi rodzina Rosaceae, gdzie 5 zbadanych gatunków wykazało bardzo silną reakcję i rodzina Convolvulaceae, gdzie wśród czterech zbadanych gatunków nie stwierdzono żadnych reakcji. W rodzinie Liliaceae siedem zbadanych gatunków rodzaju *Allium* także nie wykazało reakcji. Najczęściej jednak różnice w ramach jednego rodzaju są bardzo duże. Tak np. *Plantago major* L. i *P. media* L. wykazują bardzo silną reakcję, zaś *P. lanceolata* L. zupełny jej brak. *Salvia verticillata* L. i *S. horminum* L. są całkowicie hamowane w DC, zaś *S. sclarea* L. i *S. splendens* L. kielkują w pełni.

Porównując nasiona roślin uprawnych i dziko rosnących, zauważa się istotną różnicę w ich zachowaniu /tab. 5/. Wśród przebadanych roślin uprawnych ponad 40% nie wykazało żadnych reakcji /w tym wszystkie zboża/, bardzo zaś silną reakcję tylko ok. 10%. Natomiast u roślin dziko rosnących proporcje kształtują się odwrotnie; brak reakcji stwierdzono u 9% gatunków, bardzo silną reakcję u ok. 60%.

Tabela 4

Reakcja nasion na światło filtrowane przez liście /liczba gatunków w rodzinach/

Rodzina	Klasa reakcji				Ogółem
	A	B	C	D	
Compositae	30	20	6	11	67
Gramineae	4	9	8	12	33
Cruciferae	8	11	6	7	32
Caryophyllaceae	7	7	8	7	29
Campanulaceae	7	6	6	1	20
Scrophulariaceae	2	8	2	2	14
Labiatae	6	3	1	2	12
Polygonaceae	8	1	2	1	12
Solanaceae	4	2	2	1	9
Liliaceae	0	1	0	7	8
Papilionaceae	1	2	1	2	6
Chenopodiaceae	0	2	0	3	5
Plantaginaceae	4	0	0	1	5
Ranunculaceae	1	4	0	0	5
Rosaceae	5	0	0	0	5
Convulvulaceae	0	0	0	4	4
Papaveraceae	1	1	2	0	4
Saxifragaceae	3	1	0	0	4

Nasiona z Ogrodu Botanicznego wykazują pozycję pośrednią, co - jak się wydaje - jest spowodowane doбором gatunków, w skład którego wchodziło wiele roślin ozdobnych, również egzotycznych [14].

Stwierdzono, że hamowanie przez DC występuje częściej u tych gatunków, które w kontroli kiełkują powoli; szybkie kiełkowanie koreluje na ogół z osłabieniem reakcji na DC /tab. 5/. Tak więc wśród gatunków osiągających kiełkowanie końcowe w ciągu 8 dni jest ok. 45% zupełnie nie hamowanych w DC, zaś wśród nasion wymagających do kiełkowania końcowego co najmniej 24 dni - tylko ok. 8%. Tendencja taka zaznacza się zarówno u roślin uprawnych, jak i dziko rosnących.

Hamowanie kiełkowania w pełnym świetle słonecznym

Przeprowadzając doświadczenia w łanach o różnym zwarcu, stwierdzono, że rzadkie łany dają niekiedy większy procent nasion skiełkowanych niż stanowiska zupełnie odkryte. Stopień hamowania w tych stanowiskach był wyraźnie skorelowany z energią promieniowania bezpośredniego, zmierzoną w czasie ekspozycji nasion [11].

Tabela 5

Reakcja nasion na światło filtrowane przez liście w zależności od ich pochodzenia i czasu kiełkowania końcowego /liczba gatunków/

Rośliny	Kiełkowanie końcowe, po dniach	Klasa reakcji				Ogółem
		A	B	C	D	
Uprawne	4-8	0	1	10	20	31
	12-18	5	8	13	16	42
	24 i więcej	5	10	5	4	24
	razem	10	19	28	40	97
Z ogrodu botanicznego	4-8	3	6	7	12	28
	12-18	9	16	6	6	37
	24 i więcej	12	10	4	2	28
	razem	24	32	17	20	93
Dziko rosnące	4-8	4	6	3	1	14
	12-18	32	10	3	8	53
	24 i więcej	38	12	1	2	53
	razem	74	28	7	11	120
Wszystkie	4-8	7	13	20	33	73
	12-18	46	34	22	30	132
	24 i więcej	55	32	10	8	105
	razem	108	79	52	71	310

Późniejsze doświadczenia z sałatką odm. Vanquard, eliminujące ew. wpływ stresu termicznego i wilgotnościowego [15], z użyciem filtrów wycinających różne zakresy spektralne, wykazały, że hamowanie jest proporcjonalne do logarytmu stosunku DC/C i do logarytmu natężenia promieniowania przy stałym stosunku DC/C. Najsilniej były hamowane te nasiona fotoblastycznie neutralne, które wykazywały także silne hamowanie na dnie łanu [10], jak np. *Lactuca serriola* L. i *Arabis vochinensis* Spreng. Nasiona fotoblastycznie dodatnie wykazywały słabszą reakcję; niektóre skrajnie fotoblastyczne gatunki, jak np. *Elscholtzia patrinii* Garcke, nie wykazały żadnych różnic w kiełkowaniu między pełnym światłem a kontrolą w świetle rozproszonym. W przeciwieństwie do nasion hamowanych przez DC nasiona zahamowane przez silne białe światło kiełkowały w pełni po przeniesieniu do ciemności.

DYSKUSJA

Znaczna część opisanych reakcji fitochromowych, obserwowanych w warunkach naturalnych, była znana już wcześniej z doświadczeń laboratoryjnych ze sztucznymi źródłami światła. Tak np. działanie długostrzałej DC na nasiona uważane za niewrażliwe fotoblastycznie opisali Hendricks i in. [18], Boisard [1], i Takahashi [28]. Znoszenie hamowania przez krótkie światło białe lub czerwone także było znane [1, 19, 6], jak również stopniowe osłabianie wrażliwości na białe światło w miarę traktowania DC [32, 6].

Jak się okazuje, procedury i wyniki osiągnięte w laboratoriach są symulacją procesów rzeczywiście występujących w przyrodzie w warunkach konkurencji między roślinami. Wtórny spoczynek indukowany przez DC zapobiega kiełkowaniu nasion znajdujących się pod okapem roślinnym; jeśli nasiona te zostaną zagrzebane, nie skiełkują dopóki nie zostaną odkryte w świetle białym, tzn. po usunięciu żywych roślin. Wydaje się, że reakcje te wyjaśniają niektóre konfliktowe poglądy na temat długostrzałego przebywania w glebie żywożywych nieskiełkowanych nasion, mimo iż nasiona te badane w laboratoriach kiełkują równie dobrze na świetle, jak i w ciemności [25].

Mechanizm fitochromowy ogranicza więc kiełkowanie do takich warunków fitocenotycznych, w których rośliny będą miały zwiększoną szansę osiągnięcia pełnego rozwoju. Znaczna część gatunków wykazuje jednak reakcje pośrednie /klasy B i C/. Pewien procent nasion /nawet mimo braku różnic morfologicznych/ kiełkuje także w DC; procent ten jest wyższy przy niższym stosunku DC/C, tzn. przy mniejszym ocienieniu przez liście [11]. Jak to wykazywano wiele razy [3, 21, 25, 31], zróżnicowanie reakcji nasion jednego gatunku ma zasadnicze znaczenie dla jego przeżycia, szczególnie w środowisku silnie zmieniającym się w czasie [5]. Szczególnie ważnym wyrazem odpowiednich przystosowań jest fakt, że większość roślin dziko rosnących wykazuje kiełkowanie rozciągnięte w czasie, często na okres wielu lat. Z reguły zaś nasiona tych roślin wyposażone są w silny mechanizm fitochromowy /tab. 5/, nie zmieniający reakcji na DC po stratyfikacji /tab. 2/. Natomiast nasiona kiełkujące szybko dość często odznaczają się osłabieniem lub zupełnym brakiem reakcji fitochromowych. Ponieważ do uprawy przeszły w toku selekcji i zostały utrwalone przede wszystkim formy kiełkujące szybko i równomiernie /również w ciemności/, rośliny rolnicze wykazują w kiełkowaniu tylko słabe reakcje fitochromowe, a niektóre z nich, jak np. zboża, są ich całkowicie pozbawione. Wydaje się, że stanowi to jedną z przyczyn mniejszej konkurencyjności roślin uprawnych w warunkach naturalnych.

Hamowanie kiełkowania w pełnym świetle słonecznym jest powodowane tzw. reakcją wysokoenergetyczną [15], przenoszoną również przez fitochrom [17]. Wyniki naszych doświadczeń przemawiają za tym, że różnice między zwykłą /niskoenergetyczną/ reakcją fitochromową a reakcją wysokoenergetyczną są tylko natury ilościowej i dotyczą dwóch granicznych przypadków

działania tego samego mechanizmu [10]; w reakcjach zachodzących w warunkach naturalnych można zwykle wyróżnić zarówno aspekt niskoenergetyczny, tzn. działanie stosunku DC/C, jak i wysokoenergetyczny, tzn. działanie natężenia DC [15].

Wydaje się, że reakcja wysokoenergetyczna /z maksimum działania przy 720 nm -17/ ukształtowała się w wyniku oddziaływania pasma alfa absorpcji pary wodnej w atmosferze [12]. W atmosferze o dużej zawartości pary wodnej natężenie promieniowania w DC jest mniejsze niż w atmosferze suchej; nasiona które po zwilżeniu znajdują się w pełnym świetle słonecznym, szczególnie w suchej atmosferze, wchodzą w stan wtórnego spoczynku. Można by powiedzieć, że nasiona te "czekają" na okres pogody pochmurnej lub przynajmniej z dużą wilgotnością powietrza, kiedy ewapotranspiracja jest słabsza, a prawdopodobieństwo opadów większe [15], co oznacza zwiększenie prawdopodobieństwa przeżycia młodych siewek. Mechanizm fitochromowy umożliwia więc optymalizację reprodukcji nie tylko ze względu na konkurencję, lecz i na odpowiednią wilgotność siedliska po skiełkowaniu.

✱

Serdecznie dziękuję dyrekcji i pracownikom naukowym Ogrodu Botanicznego we Wrocławiu za dostarczenie znacznych partii nasion, zebranych w Ogrodzie i w terenie. Panu mgr Henrykowi Stasiakowi składam podziękowania za niezwykle cenne konsultacje z zakresu florystyki, a także za zebranie nasion wielu gatunków. Wiele zawdzięczam współautorom opracowań, które dały podstawę do obecnej prezentacji syntetycznych wniosków: dr Januszowi Nowickiemu z ART w Olsztynie, mgr Krystynie Górskiej i mgr Janowi Rybickiemu z IUNG w Puławach. Pragnę również podziękować paniom Henryce Buczyńskiej, Krystynie Rybickiej i Barbarze Bilińskiej za pomoc w przeprowadzeniu doświadczeń oraz panom Waldemarowi Domańskiemu i Janowi Jazurkowi za pomoc w pomiarach promieniowania.

LITERATURA

1. Boisard J.: Rôle du phytochrome dans la photosensibilité des akénés de Laitue, variété "Reine de Mai". *Physiol. Vég.* 1969, 7, 119-133.
2. Borthwick H.A., Hendricks S.B., Parker M.W., Toole E.H., Toole V.K.: A reversible photoreaction controlling seed germination. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 1952, 38, 662-666.
3. Bunting A.H.: Some reflections on the ecology of weeds. In: *The Biology of Weeds.* Oxford 1960.
4. Butler W.L., Norris K.H., Siegelman H.W., Hendricks S.B.: Detection, assay, and preliminary purification of the pigment controlling photoresponsive development of plants, *Proc. Nat. Acad. Sci.* 1959, 45, 1703-1708.

5. Cohen D.: A general model of optimal reproduction in a randomly varying environment. *J. Ecol.* 1968, 56, 219-228.
6. Eisenstadt F.A., Macinelli A.L.: Phytochrome and seed germination. VI. Phytochrome and temperature interaction in the control of cucumber seed. *Plant Physiol.* 1974, 53, 114-117.
7. Evenari M.: Light and seed dormancy. In: *Encyclopedia of Plant Physiology*, 1965, 15 /2/, 804-847.
8. Flint L.H., McAlister E.D.: Wave length of radiation in the visible spectrum inhibiting the germination of light sensitive lettuce seed. *Smithson. Misc. Coll.* 1935, 94, No 5.
9. Flint L. H., McAlister E.D.: Wave length of radiation in the visible spectrum promoting the germination of light sensitive lettuce seed. *Smithson. Misc. Coll.* 1937, 96, No 2.
10. Górski K. Inhibicyjne działanie bezpośredniego promieniowania słonecznego na kiełkowanie nasion. W: *Materiały IV Seminarium Fitoaktywności. IUNG, Puławy 1977.*
11. Górski T.: Germination of seeds in the shadow of plants. *Physiol. Plant.* 1975, 34, 342-346.
12. Górski T.: Red and far red radiation at sunset: Annual cycle and dependence on precipitable water. *Naturwissenschaften*, 1966, 63, 530.
13. Górski T., Górski K., Nowicki J.: Germination of seeds of various herbaceous species under leaf canopy. *Flora*, 1977, 166, 249-259.
14. Górski T., Górski K., Rybicki J.: Studies on the germination of seeds under leaf canopy. *Flora*, 1978, 167, 289-299.
15. Górski T., Górski K.: Inhibitory effects of full daylight on the germination of *Lactuca sativa* L. *Planta*, 1979, 144, 121-124,
16. Grzesiuk S.: *Fizjologia nasion*. Warszawa 1967.
17. Hartmann K.M.: A general hypothesis to interpret "high energy phenomena" of photomorphogenesis on the basis of phytochrome. *Photochem. Photobiol.* 1966, 5, 349-366.
18. Hendricks S.B., Toole E.H., Toole V.K., Borthwick H.A.: Photocontrol of plant development by the simultaneous excitation of two interconvertible pigments. III. Control of seed germination and axis elongation. *Bot. Gaz.* 1959, 121, 1-8.
19. Kendrick R.E., Frankland B.: Photocontrol of germination in *Amaranthus caudatus*. *Planta*, 1969, 85, 326-339.
20. King T.J.: Inhibition of seed germination under leaf canopies in *Arenaria serpyllifolia*, *Veronica arvensis* and *Cerastium holosteoides*. *New Phytol.* 1975, 75, 87-90.
21. Koller D.: The survival value of germination-regulating mechanisms in the field. *Herbage Abstr.* 1964, 34, 1-7.

22. Listowski A.: O rozwoju roślin. Warszawa 1970.
23. Meischke D.: Über den Einfluss der Strahlung auf Licht- und Dunkelkeimer. Jb. Wiss. Bot. 1936, 83, 359-405.
24. Mohr H.: Lectures on Photomorphogenesis. Berlin-Heidelberg- New York 1972.
25. Roberts E.H.: Dormancy: A factor affecting seed survival in the soil. In: Viability of Seeds. London 1972.
26. Rollin P.: Phytochrome control of seed germination. In: Phytochrome. London 1972.
27. Stoutjesdijk P.: Spectral transmission curves of some type of leaf canopies with a note on seed germination. Acta Bot. Neerl. 1972, 21, 185-191.
28. Takahashi N.: Light stimulus on germination of so-called insensitive lettuce seeds, *Lactuca sativa* L. var. wayahead. Rep. Inst. Agric. Res. Tohoku Univ. 1970, 21, 23-29.
29. Toole V.K.: Effects of light, temperature and their interactions on the germination of seeds. Seed Sci Technol. 1973, 1, 339-396.
30. Van der Veen R.: The importance of the red-far red antagonism in photoblastic seeds. Acta Bot. Neerl. 1970, 19, 809-812.
31. Vidaver W.: Light and seed germination. In: The Physiology and Biochemistry of Seed Dormancy and Germination. Amsterdam-New York-Oxford 1977.
32. Yaniv Z., Mancinelli A.L., Smith P.: Phytochrome and seed germination. III. Action of prolonged far red irradiation on the germination of tomato and cucumber seeds. Plant Physiol. 1967, 42, 1479-1482.

Т. Гурски

**НАЛИЧИЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ
ФИТОХРОМНОГО МЕХАНИЗМА В ПРОРАСТАНИИ СЕМЯН**

Р е з ю м е

На основании опытов, проведенных в естественных условиях с семенами 310 злаковых сортов, определено район наличия и экологическое значение реакции на спектральный состав и интенсивность радиации. Большинство изучаемых сортов свойственна фитохромная регуляция по прорастанию в форме известных реверсионных реакций, а также так называемых высокоэнергетических реакции. Стратификация не освобождает семян от фитохромного контроля, хотя часто исключает положительный фотобластизм. Эти механизмы предохраняют от прорастания в неблагоприятных экологических условиях и способствуют подбору соответствующей стратегии репродукции. Так как существует положительная корреляция между неравномерностью прорастания и наличием фитохромного механизма, во время селекции причислено к возделыванию и закреплению, прежде всего, формы не проявляющие никаких фитохромных реакций. Это одна из причин меньшей конкурентности растений, возделываемых в естественных условиях.

T. Górski

THE FREQUENCY AND THE ECOLOGICAL SIGNIFICANCE
OF THE PHYTOCHROME MECHANISM IN SEED GERMINATION

Summary

The experiments performed under natural conditions with seeds of 310 herbaceous species enabled us to characterize the range of appearance and the ecological significance of seed responses to the spectral composition and the intensity of light. The germination of majority of tested species is controlled by the phytochrome through the reversible mechanism, as well as through the high irradiance responses. The stratification does not cancel the phytochrome control, although the positive photoblastism is then often cancelled.

The described responses do not allow to germinate under unfavourable ecological conditions, and enable the seeds to select an adequate strategy of reproduction. Since there exists among species a positive correlation between arratic type of germination and appearance of the phytochrome control, and since the immediate germination was preferred in the course of agricultural selection, the cultivated plants show very often no phytochrome control of seed germination. This feature seems to be one of the possible causes of a lesser competitiveness of cultivated plants under natural conditions.