

MARIAN MICHNIEWICZ

KRYTYCZNA OCENA DOTYCHCZASOWEGO STANU BADAŃ NAD ROLĄ CZYNNIKA HORMONALNEGO W PROCESIE JARYZACJI

*Zagadnienie istnienia specyficznej substancji warunkującej
proces jaryzacji*

Hipotezy o hormonalnej naturze procesów prowadzących do zakwitania datują się od lat osiemdziesiątych ubiegłego stulecia. W tym bowiem okresie Sachs wystąpił z poglądem, że zakwitanie spowodowane jest działaniem specyficznej substancji kwitnienia, którą nazwał „Blühstoff”. Mimo iż wykazano błędy metodyczne doświadczeń, które doprowadziły Sachsa do tego rodzaju wniosków oraz niewłaściwą interpretację faktów, jednak sama koncepcja znalazła licznych zwolenników, a hormonalna teoria kwitnienia jest uznawana przez większość fizjologów, zwłaszcza na zachodzie (por. Michniewicz, 1957).

Procesem, który warunkuje u wielu roślin przejście z fazy wegetatywnej do generatywnej, jest jaryzacja. Faktów, pozwalających na wysnucie wniosku, że proces ten uwarunkowany jest czynnikiem natury hormonalnej, dostarczyły doświadczenia Melchersa (1939). Autor ten wykazał, że zaszczepienie ulistnionej łodygi lub nawet pojedynczego liścia z jednorocznej odmiany lulka czarnego lub ze zjaryzowanej rośliny odmiany dwuletniej na niejaryzowanej podkładce wywołuje jej zakwitanie. Czynnikiem, który decyduje o kwitnieniu, nie jest specyficzny, ponieważ ta zdolność do zakwitania może być przekazywana ze zrazu należącego do zupełnie innego gatunku. Tak więc niekwitnąca roślina dnia krótkiego — tytoń „Maryland Mammoth”, użyta jako zraz, wywołała kwitnienie dwuletniego lulka w roku pierwszym, a więc zastąpiła jaryzację. Lulek taki kwitł bez względu na to czy rósł potem na dniu długim, czy na krótkim.

Na możliwość zastąpienia jaryzacji przez przeniesienie bodźca kwitnienia drogą szczepienia z innej rośliny wskazują również inni badacze, jak Krużylin i Szwedskaja (1960) czy Wellensiek (1961) — (por. Zeevaart, 1963). W tych przypadkach donatorami były rośliny już kwitnące, a więc przenoszony był już ostateczny bodziec kwitnienia, a nie sam końcowy produkt procesu jaryzacji, nazywany za Melchersem „vernaliną”.

Hipotezy tłumaczące proces jaryzacji czynnikami natury hormonalnej znalazły wielu zwolenników. Szereg autorów podaje własne hipotetyczne

schematy obrazujące poszczególne etapy i związki pośrednie, prowadzące do wytworzenia ostatecznego produktu jaryzacji (por. Purvis, 1961).

Niewątpliwie decydującym argumentem przemawiającym za hormonalnym charakterem procesu jaryzacji byłoby wyizolowanie „vernaliny” ze zjaryzowanego materiału. Dlatego też wielkie zainteresowanie wzbudziło doniesienie Purvis i Gregorego (1953), którzy uzyskali ze zjaryzowanych zarodków żyta ozimego ekstrakty chloroformowe wywołujące przyspieszenie jaryzacji. Jednakże późniejsze doświadczenia tych autorów (por. Purvis, 1961), przeprowadzone na szerszą skalę, nie potwierdziły wniosków poprzednich; efekt, jaki uzyskali, okazał się bowiem nieistotny.

Również Highkin (1955) i Bünsow (1956) wykazali obecność aktywnych substancji z nasion grochu o zdolnościach przyspieszania kwitnienia. Produkcja tych substancji nie była jednak uwarunkowana temperaturą i dlatego należy przypuszczać, że efekty uzyskane przez tych autorów związane były raczej z hormonalną intensyfikacją wzrostu, aniżeli z jaryzacją.

Przeciwko istnieniu „vernaliny” przemawiają dane uzyskane przez licznych badaczy. Kojima i współautorzy (1953) w doświadczeniach ze szczepieniem rzodkiewki wykazali, że jeżeli użyć jako zrazów młode zjaryzowane rośliny i zaszczerpić je na młode niezjaryzowane podkładowki, to efekt jaryzacji w podkładce nie ujawni się. Efekt jaryzacji ujawni się tylko wówczas, gdy donatorami będą rośliny dojrzałe, gotowe już do kwitnienia.

Podobnie przeciwko istnieniu specyficznych hormonów wywołujących jaryzację wypowiada się Mathon (1954). Autor ten szczepił izolowane zarodki pszenicy jaryzowanej i niezjaryzowanej na endospermy ziaren jaryzowanych i nie poddanych chłodzeniu. W wyniku doświadczeń stwierdził, że substancje ze zjaryzowanych endospermów zdolne są przyspieszyć jaryzację, ale jej nie wywołują.

Także Napp-Zinn (1956) nie stwierdził żadnego oddziaływania na zakwitanie rośliny ozimej ani ekstraktów z nasion formy jarej *Arabidopsis thaliana*, ani ze zjaryzowanych nasion formy ozimej. Negatywne wyniki uzyskał także Chakravarti (1962), który próbował wywołać efekt jaryzacji u szeregu roślin niezjaryzowanych metodą szczepienia oraz działaniem wodnymi wyciągami i dyfuzatami z roślin jaryzowanych

Ostatnio jednakże pojawiły się prace japońskiego badacza Tomity, które dostarczyły nowych argumentów za istnieniem substancji vernalinopodobnej.

Autor ten, stosując metodę elektroforezy, wyodrębnił z dyfuzatów ze zjaryzowanego ziarna żyta ozimego substancję stymulującą kwitnienie o własnościach fizyko-chemicznych zbliżonych do nukleotydów (1959, 1962). W późniejszej pracy (1963a) podaje, że dyfuzaty ze zjaryzowanego ziarna żyta wprowadzone na niezjaryzowaną pszenicę ozimą wywołują

efekt jaryzujący analogiczny do tego, jaki wywiera kwas urydylowy i związki pokrewne, jak urydyna i uracyl. Na tej podstawie opiera wniosek, że substancje wyizolowane z żyta są związkami zbliżonymi do kwasu urydylowego. Podobne substancje wyodrębnił autor również z nasion i z soku zjaryzowanej rzodkiewki.

Wyniki te zreferował Tomita na sympozjum w Gif-sur-Yvette w roku 1963 (b). Uważa on, że dane, jakie uzyskał, są wystarczającym dowodem istnienia „vernaliny” oraz wskazują na możliwość wywołania zakwitania przez stosowanie związków vernalinopodobnych.

Prace Tomity, zwłaszcza zaś wykazanie roli kwasu urydylowego w procesie jaryzacji, zasługują niewątpliwie na uwagę, zwłaszcza że kwasom nukleinowym w procesach prowadzących do zakwitania przypisuje się coraz to większe znaczenie (por. Zeevaart, 1962).

Rola kwasów nukleinowych w procesie jaryzacji nie jest jednak dotąd poznana, a wyniki prac nad tym zagadnieniem nie są jednoznaczne. Szereg danych wskazuje, że związki te posiadają duże znaczenie dla przebiegu tego procesu. Tak więc według Konariewa (1954) i Secheta (1962) w miarę jaryzacji ilość kwasów nukleinowych stopniowo wzrasta, a Tashima i Imamura (1954) oraz Tashima (1956) wykazali jaryzujące działanie kwasów nukleinowych na przykładzie rzodkiewki i *Cuscuta japonica*. O dużym znaczeniu tych związków świadczą także doświadczenia Hessa (1959, 1961 — por. Zeevaart, 1963) z rośliną wymagającą jaryzacji *Streptocarpus wendlandii*. Wykazał on, że zadziałanie inhibitorem syntezy RNA hamuje zakwitanie tych roślin.

Finch i Carr (1956) nie wykazali jednak różnic w zawartości RNA u żyta ozimego jaryzowanego i niejaryzowanego. Według Sarkara (1958), działanie kwasami nukleinowymi na nasiona lulka czarnego nie zastąpiło procesu jaryzacji. Również Barbaro i Ketellaper (1962), działając inhibitorami syntezy RNA i DNA na żyto i jęczmień ozimy przed rozpoczęciem jaryzacji i po jej zakończeniu, nie uzyskali zahamowania indukcji kwitnienia.

Dane zreferowane wyżej wskazują więc, że zagadnienie istnienia specyficznej substancji natury hormonalnej, decydującej o jaryzacji, jest nadal sprawą otwartą. Wiele uwagi poświęca się zwłaszcza badaniom nad rolą hormonów roślinnych, takich jak auksyny czy gibereliny, które wywierają tak ogromny wpływ na procesy wzrostu i rozwoju.

Rola auksyn w procesie jaryzacji

Pierwszym, który zwrócił uwagę na auksyny jako na substancje natury hormonalnej mogące wywierać wpływ na przebieg procesu jaryzacji, był Chołodny. Zdaniem tego autora (1935) substancje auksynopodobne

nazwane przez niego „blasteniną” występują w znacznych ilościach w endospermach zbóż. W normalnej temperaturze przenoszone są one do embrionów i są bezpośrednio używane do procesów wzrostowych. W niskiej temperaturze, a także w procesie jaryzacji, gdy wzrost jest zahamowany, dochodzi do zwiększenia stężenia „blasteniny” w merystemach, co prowadzi do przyspieszenia procesów rozwojowych (1936, por. Purvis 1961 oraz Chołodny, 1939).

Hipoteza ta nie mogła się jednak długo utrzymać wobec danych eksperymentalnych uzyskanych przez innych badaczy. Konowałow (1937), Gregory i Purvis (1938) oraz Purvis (1944) wykazali bowiem, że zarodki wyizolowane z endospermu dają się zjaryzować na pożywkach zawierających tylko cukier i sole mineralne bez dodatku jakichkolwiek związków natury hormonalnej. Również wyniki doświadczeń Purvis (1961) wskazują, że dla zjaryzowania embrionów zbóż nie są konieczne substancje hormonalne pochodzące z endospermu. Autorka ta wyszczepiła na agar z dodatkiem cukru izolowane embriony przechowywane w stanie suchym przez okres zimowy oraz embriony świeżo wyodrębnione z normalnie dojrzałych nasion. Zarówno jedne jak i drugie wymagały takiego samego okresu jaryzacji. Przeciwno hipotezie Chołodnego przemawiają również eksperymenty Hatchera (1945), który w zjaryzowanym zarodku żyta nie znalazł wcale auksyny.

Wykonano także szereg prób zastąpienia jaryzacji przez wprowadzenie auksyny z zewnątrz. Próby te nie dały pozytywnych rezultatów (por. Lang, 1961) poza dwoma doświadczeniami z gorczycą jasną (Tang i Loo, 1940) oraz z *Arabidopsis thaliana* (Sarkar, 1958), w których stosowano kwasy indoliloctowy (IAA) bez uprzedniej termoindukcji. Jednakże dane odnośnie gorczycy są przedstawione w sposób niejasny i nieprzekonywający, a różnice w stosunku do kontroli, jakie uzyskano w doświadczeniu z *Arabidopsis*, były niewielkie.

Auksyny nie wpływają zatem na indukcję kwitnienia. Stwierdzono jednak, że substancje te wywołują duży wpływ na termin zakwitania lub na ilość kwiatów. Dane, jakie znajdujemy na ten temat w literaturze, nie są jednoznaczne. Obserwowano mianowicie efekt przyspieszający (Thimann i Lane, 1938; Sechet, 1953), jak i hamujący (Chakravarti, 1954; Kojima i inni, 1957), lub wreszcie brak jakiegokolwiek wpływu na procesy kwitnienia (Rice, 1950).

Według Chakravarti i Pillai (1955), rzepa zakwita pod wpływem auksyn wówczas, o ile zhormonizowane nasiona poddane zostały działaniu chłodu. Zadziałanie na nasiona auksyną po chłodzeniu wywoływało opóźnienie zakwitania. Oprysk siewek przyspieszał zakwitanie zarówno u roślin poddanych termoindukcji, jak i nie poddanych chłodzeniu.

Wpływ auksyn na zakwitanie nie jest jednak specyficzny. Podobne zmiany, jakie wywołuje auksyna, uzyskano bowiem działaniem na rośliny szeregiem witamin (Sechet, 1953), a także związkami o charakterze anty-auksyn (Chakravarti i Pillai 1955), przy czym reakcja na syntetyczne substancje wzrostowe była jednakowa u roślin jaryzowanych i niejaryzowanych.

Leopold i Guernsey (1953 a, b) wykazali, że dodatni wpływ na zakwitanie można uzyskać działając na roślinę jednocześnie niską temperaturą i auksynami. Zjawisko to określili terminem „chemicznej jaryzacji”. W pierwszej publikacji podają wyniki eksperymentów z grochem „Alaska”. Zarówno działanie na nasiona roztworami kwasu naftalenooctowego (NAA), jak i moczenie nasion przez cztery dni w niskiej temperaturze ($+4^{\circ}\text{C}$) wywoływało opóźnienie zakwitania. Jednoczesne działanie niską temperaturą i auksyną nie tylko nie wywoływało hamowania, lecz nawet pobudziło rośliny do wcześniejszego zakwitania. Auksyna znosiła w tych warunkach również inhibujący zakwitanie wpływ szeregu związków chemicznych, jak sacharozy czy argininy. W drugiej publikacji wykazali oni tzw. „chemiczną jaryzację” u innych roślin: kukurydzy, owsa, jęczmienia i soi.

W późniejszej pracy (1954) autorzy ci stwierdzili, że podobny efekt można uzyskać stosując inne auksyny, jak IAA i że nasiona w taki sposób „zjaryzowane” można „rozjaryzować” działając następnie wysoką temperaturą, atmosferą pozbawioną CO_2 , azotem lub światłem wysokiej intensywności. Autorzy ci sugerują, że „chemiczna jaryzacja” przebiega w dwóch etapach. Pierwszy zależy od auksyny i chłodu, drugi od obecności CO_2 .

Jednak i w przypadku „chemicznej jaryzacji” rola auksyn nie jest specyficzna, ponieważ podobny efekt może być wywołany przy pomocy innych związków chemicznych, np. tiaminy (Leopold i Guernsey, 1954).

Jak wynika z danych przedstawionych przez Zeeuwa i Leopolda (1955), auksyny mogą wywołać skrócenie fazy juwenilnej, tj. przyspieszyć zdolność reagowania rośliny na termoindukcję. Zjawisko to stwierdzili na przykładzie kapusty brukselki. Mianowicie rośliny poddane działaniu NAA reagowały na termoindukcję po 9 tygodniach, gdy tymczasem rośliny kontrolne, będące w tym wieku, na terminodukcję jeszcze nie reagowały.

Zdolność reagowania na jaryzację uwarunkowana może być jednak także innymi czynnikami, np. obecnością substancji zapasowych, zwłaszcza węglowodanów (Razumow i in. 1954; Kružilina i Szwedskaja, 1960). Również Wellensiek i Higazy (1961) stwierdzili, że u miesięcznicy rocznej można wywołać skrócenie fazy juwenilnej, stwarzając warunki prowadzące do zwiększenia ilości materiałów zapasowych. Tak więc i w tym przypadku wpływ auksyny nie można uznać za specyficzny.

Oznaczono także zmiany zawartości endogennej auksyny w trakcie jaryzacji, a także porównano ilość tej substancji wzrostowej u roślin poddanych jaryzacji z poziomem auksyn u roślin niejaryzowanych.

Pilet (1954), który badał dynamikę substancji wzrostowych w trakcie jaryzacji u soczewicy, stwierdził, że w wyniku tego procesu obniżał się poziom wolnych auksyn, a wzrastała ilość ich prekursorów. Według Sir-cara i Dasa (1954) ziarna ryżu kiełkujące w niskiej temperaturze wykazywały zawsze wysoki poziom auksyny, podczas gdy w temperaturach wyższych ilość ich wyraźnie malała. Hess (1958) w doświadczeniach ze *Streptocarpus* wykazał, że poziom IAA i nitrylu IAA w liściach malał w pierwszych tygodniach termoindukcji, a następnie znów się podnosił.

Dynamikę substancji wzrostowych w trakcie jaryzacji badała także Kentzer (1959, 1960 a). Autorka stwierdziła, że w pierwszych trzech dniach jaryzacji ziaren pszenicy ozimej, ilość substancji wzrostowej typu auksyny silnie wzrastała. W drugim okresie ilość tych związków utrzymywała się na niskim poziomie. W trakcie jaryzacji zmianom ulegał również stosunek auksyn wolnych do związanych. Duża ilość auksyn wolnych charakteryzowała pierwszy, najwcześniejszy okres jaryzacji. Później ilość auksyn wolnych malała, przy jednoczesnym zwiększeniu poziomu auksyn związanych.

Przytoczone tu dane wskazują, że w trakcie jaryzacji dochodzi do istotnych zmian w dynamice substancji auksynopodobnych. Mała liczba prac, jakie posiadamy na ten temat i niezgodność ich wyników uzyskanych na różnym materiale roślinnym, nie pozwalają jednak na wyciągnięcie bardziej ogólnych wniosków.

Również nie ma zgodności co do wpływu jaryzacji na poziom auksyn u roślin poddanych temu procesowi. Clark i Wittwer (1949) znaleźli mniej auksyny w wierzchołkach selerów jaryzowanych, aniżeli w wierzchołkach roślin niejaryzowanych. Według Fukui i współautorów (1958) działanie chłodem na nasiona sałaty odmiany reagującej na termoindukcję powodowało zmniejszenie o połowę ilości auksyny w kielkach w porównaniu do nasion nieindukowanych.

Kentzer (1959) w doświadczeniu z pszenicą ozimą stwierdziła brak różnic pomiędzy poziomem auksyn w ziarnie zjaryzowanym i niezjaryzowanym. Proces jaryzacji prowadził jednak do wzrostu tej substancji u roślin wyrosłych z nasion jaryzowanych. Różnice te w stosunku do roślin niejaryzowanych stopniowo zacierają się.

Inne wyniki podaje natomiast Stanisławski (1963), który w ziarnach pszenicy jaryzowanej stwierdził wyższą zawartość auksyny aniżeli w ziarnach niejaryzowanych. Podobnie Peterfi i współautorzy (1963) wskazują, że ilość auksyn w kielkach pszenicy ozimej jaryzowanej jest większa aniżeli u pszenicy niejaryzowanej.

Wyniki doświadczeń prowadzonych przez innych badaczy prowadzą z kolei do wniosku o braku różnic w poziomie auksyn pomiędzy roślinami jaryzowanymi i niejaryzowanymi. Wskazują na to Das (1953) na podstawie doświadczeń z żytem ozimym odmiany Petkus, Napp-Zinn (1956) na podstawie doświadczeń z żytem ozimym i z *Arabidopsis*, oraz Krekule i Telscherowa (1963), którzy badali zawartość auksyn w izolowanych embriochach dwóch odmian pszenicy, jarej i ozimej.

Podobne doświadczenia przeprowadzili Michniewicz i Kamińska (1963) z dwiema odmianami pszenicy jarej i dwiema odmianami pszenicy ozimej o długim i krótkim okresie jaryzacji. Nie stwierdzili oni też żadnych istotnych różnic w zawartości substancji auksynopodobnych w ziarnach poddanych chłodzeniu i niechłodzonych. Dotyczy to zarówno odmian jarych, jak i ozimych o długim i krótkim okresie jaryzacji.

Nie wykazano również różnic pomiędzy formą jarą i ozimą żyta (Hatcher, 1945; Napp-Zinn, 1956), a także między jarą i ozimą odmianą *Arabidopsis* (Napp-Zinn, 1956).

Podobne doświadczenia, lecz na większą skalę, wykonali także Michniewicz, Kamińska i Lamparska (1963), którzy przebadali zawartość auksyn u pięciu odmian pszenicy jarej i u pięciu odmian ozimych w okresie kiełkowania i wschodów.

W suchych ziarnach ilość substancji wzrostowych typu auksyn była bardzo mała, wzrastała jednak bardzo gwałtownie w pierwszych godzinach po namoczeniu, osiągając maksimum po około 12 godzinach pęcznienia. Do 24 godzin pęcznienia poziom auksyn był jeszcze wysoki, potem wyraźnie spadał. Zmiany te były niezależne od jarości czy ozimoci danej odmiany.

Ziarna suche zawierały głównie auksyny związane. Po 6 do 12 godzinach kiełkowania ilość auksyn wolnych zwiększała się i była większa niż ilość auksyn związanych. Następnie poziom auksyn związanych znów wzrastał. Prawidłowość tę obserwowano u wszystkich odmian bez względu na jarość czy ozimosc.

Oznaczano także zawartość auksyn w materiale ściśle wyselekcjonowanym, będącym w tej samej fazie wzrostu. Także i w tych doświadczeniach nie wykazano istotnych różnic w poziomie auksyny pomiędzy odmianami jarymi a ozimymi.

Przytoczone wyżej fakty wskazują więc, że zmiany w zawartości endogennych auksyn obserwowane w trakcie jaryzacji przez niektórych autorów nie mają bezpośredniego związku z procesem jaryzacji.

Świadczą o tym także inne, nie publikowane dotąd doświadczenia autora wykonane wspólnie z A. Kamińską. Zbadano w nich mianowicie zawartość auksyn w zależności od stopnia skielkowania ziaren pszenicy.

Wybrano dwie formy jare (Nadgoplanka i Ostka Polanowicka) oraz dwie ozime (Kujawianka Więclawicka i Komorowska) różniące się znacznie ilością skielkowanych ziaren i oznaczano w nich wolną i związaną auksynę po 18 godzinach kiełkowania. Wyniki zebrane w tabeli wskazują, że mimo zasadniczych różnic w ilości skielkowanych ziaren, istotnych różnic w zawartości auksyn nie było.

Zawartość auksyn wolnych i związanych w zależności od stopnia skielkowania ziaren pszenicy

Odmiany		% skielkowanych ziaren po 18 godz.	Auksyny (w ° wygięć)	
			wolne	związane
Jare	Nadgoplanka	3,4	15,50	23,05
	Ostka Polanowicka	33,6	15,21	23,00
Ozime	Kujawianka Więclawicka	29,6	15,26	22,98
	Komorowska	59,6	15,66	22,03
Najmniejsza różnica udowodniona przy $P = 0,05$		—	1,74	2,08

Z zagadnieniem tym wiążą się niewątpliwie wyniki doświadczeń, jakie prowadził Juel (1941). Autor ten znajdował znaczne ilości auksyny w nasionach przechowywanych przez długie lata, które całkowicie utraciły już zdolność do kiełkowania. Jak wynika z danych Skrabki (1963), również nie było istotnych różnic w zawartości auksyny w kiełkującym ziarnie pszenicy, bez względu na to czy były to ziarna normalne, czy też o osłabionej żywotności oraz bez względu na to czy kiełkowały w warunkach tlenowych, czy w anaerobowych.

Tak więc auksyny, których niemal cały zapas znajduje się w endospermie (Hatcher, 1945), występują w nadmiarze w stosunku do potrzeb zarodka, nie mogą więc być czynnikiem ograniczającym jego rozwój. Wydaje się również nieprawdopodobne, aby wahania w ilości tych związków w endospermie ziarna obserwowane w trakcie jaryzacji mogły wobec tego mieć jakiś bezpośredni związek z mechanizmem jaryzacji, procesem, który może zachodzić w embrionach zupełnie izolowanych od endospermu.

Reasumując, należy przyjąć, że wpływ auksyn na procesy związane z przejściem roślin do fazy generatywnej nie jest specyficzny, a auksyny, których niewątpliwie pewna niewielka ilość jest niezbędna do normalnego wzrostu, nie stanowią czynnika ograniczającego przebieg procesu jaryzacji.

Znaczenie giberelin

Badania nad rolą giberelin w procesie jaryzacji zapoczątkowane zostały przez Langa (1956). Autor ten, działając gibereliną na dwuletnią odmianę lulka czarnego, jako pierwszy wywołał zakwitanie rośliny dwuletniej w pierwszym roku wegetacji, zastępując proces jaryzacji gibereliną. Podobne efekty uzyskano u innych roślin dwuletnich, jak u marchwi, pietruszki, rzepy, kapusty (Lang, 1957; Wittwer i Bukowac, 1957), a także u jednorocznych roślin ozimych np. u rzepaku (Czajłachjan, 1957).

Dziś znamy już bardzo wiele gatunków, u których można zastąpić proces jaryzacji działaniem gibereliny. Nie wszystkie rośliny reagują jednak na ten związek w jednakowym stopniu. U niektórych, np. u niezapominajki (Michniewicz i Lang, 1962), bardzo trudno wywołać zakwitanie pod wpływem gibereliny bez uprzedniej termoindukcji, u innych zaś, np. u lnu czy u lnicy, nie można w ogóle zastąpić jaryzacji przy pomocy tego preparatu (Chakravarti, 1958). Niektóre rośliny reagują na giberelinę tylko wydłużeniem pędu kwiatowego, ale do wytworzenia kwiatów nie dochodzi. Przypadki takie opisują Margara (1959) u buraka, a Wellensiek (1961) u miesięcznicy.

Do roślin, u których nie da się zastąpić jaryzacji przy pomocy gibereliny, należą przede wszystkim zboża, gdzie proces ten przebiega w trakcie kielkowania ziarna. O negatywnych wynikach doświadczeń mających na celu zastąpienie jaryzacji u zbóż donoszą liczni autorzy (Lona i Bochii, 1956; Lang, 1957; Krekule i Martinowska, 1958; Paleg i Aspinall, 1958; Weibel i Futrell, 1958; Razumow, 1960; Beldenkowa, 1962).

Ostatnio wykazano jednak możliwość zastąpienia jaryzacji u ozimego żyta petkuskiego stosując giberelinę na rośliny już ulistnione (Caso i in., 1960; Purvis, 1960; Briunsmas i Patil, 1963). Wyraźny efekt uzyskano, zwłaszcza gdy liście miały już wykształcone 9—10 liści.

Pozytywne rezultaty podawane przez wyżej wspomnianych autorów nie są jednak wystarczającym argumentem przemawiającym za możliwością zastąpienia jaryzacji zbóż przy pomocy gibereliny. Żyto petkuskie użyte w tych doświadczeniach, jak podaje Razumow i współautorzy (1960), nie jest typowo ozime i przy bardzo długim okresie wegetacji może wykłócić się bez udziału gibereliny i bez jaryzacji. Autorzy ci przytaczają także wyniki doświadczeń z pszenicą ozimą, w których wykazali, że można przy pomocy gibereliny wywołać zakwitanie rośliny, o ile preparat ten stosować przy końcu jaryzacji, gdy roślina przeszła już przez pewien określony „próg jaryzacji”. Do podobnych wniosków dochodzi Razumow w innej pracy z rzepakiem ozimym (1960).

Również inni autorzy przytaczają dane świadczące, że giberelina może wywołać pozytywny efekt w przypadku stosowania jej przy niepełnej

jaryzacji — w warunkach suboptymalnych, nie może jednak całkowicie zastąpić tego procesu. Świadczą o tym wyniki eksperymentów Margary z burakiem (1959), Weibla z pszenicą (1960) i wreszcie Petersona i Bendrixena z życią (1963).

Wszystko zatem wskazuje, że giberelina nie może w pełni zastąpić procesu jaryzacji u zbóż, może jedynie dzięki stymulacji procesów wzrostowych przyspieszyć kłoszenie i kwitnienie.

Różnice w reagowaniu roślin na gibereliny są zatem zasadnicze. Napp-Zinn (1963) tłumaczy je różnicami genetycznymi poszczególnych gatunków wskazując, że np. u jednych linii *Arabidopsis* można zastąpić jaryzację działaniem gibereliny, gdy tymczasem inne linie na ten preparat nie reagują.

Nowe światło na to zagadnienie rzucają wyniki pracy Michniewicza i Langa (1962). Okazało się bowiem, że wśród nowowyizolowanych gibberelin są takie, których wpływ na zakwitanie jest znacznie silniejszy niż wpływ powszechnie dotąd używanego kwasu giberelinowego (GA_3). Tak np. w doświadczeniu z niezapominajką uzyskali oni zakwitanie bez uprzedniej termoindukcji tylko pod wpływem gibereliny A_1 i A_7 . Pozostałe z dziewięciu znanych obecnie gibberelin nie doprowadziły do zakwitania, mimo że wywoływały wydłużenie łodygi, bardzo znaczne zwłaszcza przy użyciu kwasu giberelinowego. Być więc może, wyjaśnienia przyczyny różnej reakcji roślin na giberelinę szukać należy w tym, że w dotychczasowych doświadczeniach stosowano nieodpowiednią giberelinę dla danego gatunku.

Szereg autorów (Barbat, 1962; Krekule, 1962; Pop i Barbat, 1962) wskazuje na zależność efektu, jaki wywołuje giberelina na proces jaryzacji, od długości dnia, w jakim proces ten przebiega. Dane podane przez tych autorów są jednak bardzo rozbieżne. Sprzeczności te tłumaczą Barbat i Ochsanu (1963) tym, że efekt, jaki wywiera giberelina, zależy nie tylko od długości dnia, lecz także od intensywności i jakości światła, a te w poszczególnych doświadczeniach różniły się znacznie.

Mamy szereg danych wskazujących, że w trakcie procesu jaryzacji dochodzi do zasadniczych zmian zarówno w ilości, jak i w jakości związków giberelinopodobnych. Tak więc Harada i Nitsch (1959) w doświadczeniach z chryzantemą wymagającą jaryzacji wykazali, że w miarę działania chłodem ilość gibereliny wzrastała, osiągając maksimum po trzech tygodniach jaryzacji, tj. po okresie wystarczającym do pełnego zjaryzowania rośliny. Z tak zjaryzowanej chryzantemy wyodrębnił Harada (1960) substancję, która wprowadzona na niejaryzowaną chryzantemę umożliwiała jej zakwitanie bez uprzedniego chłodzenia.

Zmiany ilościowe i jakościowe w zawartości endogennej gibereliny wywołane działaniem obniżonej temperatury stwierdzili także Reinhard

i Lang (1961) w doświadczeniu z dwuletnim lulkiem czarnym. Również Czajłachjan i Łożnikowa (1962) podają, że formy jare rzepaku, żyta i pszenicy charakteryzuje wyższy poziom gibereliny aniżeli formy ozime. Jaryzacja ozimin prowadziła do zwiększenia ilości gibereliny do poziomu, jaki charakteryzował formy jare.

Do podobnych rezultatów dochodzą Czajłachjan i współautorzy w innej pracy (1963), w której stwierdzili ponadto, że ekstrakty z liści form jarych lub ozimych jaryzowanych wywierały podobny efekt na niejaryzowane żyto ozime, jak giberelina. Pod wpływem tych ekstraktów lub gibereliny dochodziło do znacznego zwiększenia wysokości roślin. Żyto niejaryzowane jednak nie kłosiło się.

Jak wynika z nie opublikowanych dotąd wyników pracy autora, najważniejsze znaczenie w jaryzacji zbóż ozimych ma giberelina w początkowym okresie tego procesu. Autor stosował inhibitor gibereliny — chlorek 2-chloroetylotrójmetyloamoniowy (CCC), który zgodnie z danymi Kendego i współautorów (1963) hamuje syntezę endogennej gibereliny. Preparat ten wprowadzany był w różnych okresach jaryzacji pszenicy ozimej Dańkowska Selekcyjna, wymagającej 60-dniowego traktowania niską temperaturą. Wprowadzenie CCC przed jaryzacją obniżało w dużym stopniu procent kłoszących się roślin, gdy tymczasem wprowadzenie tej substancji po 20, 40 dniach, lub po zakończeniu jaryzacji, nie miało istotnego wpływu na zakwitanie.

Wpływ gibereliny na proces jaryzacji nie jest jednak specyficzny, ponieważ podobne przyspieszenie rozwoju można także uzyskać przy pomocy bardzo różnorodnych związków chemicznych.

Stymulację taką uzyskała Abolina (1951), jaryzując ziarna pszenicy w solach kwasu fosforowego. Szkolnik i Stiekłowa (1956, 1958) doprowadzili natomiast do zakwitania pszenicę ozimą, owies i jęczmień, które przeszły niepełną jaryzację, przez moczenie ziarna w roztworach KH_2PO_4 , K_3PO_4 , MgSO_4 , H_3BO_3 , CuSO_4 , ZnSO_4 , H_2O_2 , Na_2MoO_4 i w roztworze kwasu askorbinowego. Podobne wyniki doświadczeń z pszenicą ozimą, u której proces jaryzacji został już zainicjowany, otrzymał Tan-Kui (1959), wprowadzając szereg kwasów organicznych, jak akonitowy, malonowy, fumarowy, bursztynowy i nikotynowy. Kwasy te, stosowane jednak jednocześnie z pełną jaryzacją ziarna, nie wpływały na zakwitanie. Również Mechanik (1960) stwierdził, że można przyspieszyć jaryzację żyta działaniem szeregu chlorków i chinhydronu. Wzmożenie efektu niskiej temperatury osiągnięto także u rzepaku ozimego, stosując hydrazyd kwasu maleinowego (Fujii i Yukio, 1959; Razumow, 1960).

Znane są także przypadki całkowitego zastąpienia procesu jaryzacji innymi substancjami niż giberelina. Uzyskano to u selerów, działając hy-

drazydem kwasu maleinowego (Wittwer i in., 1954), oraz wprowadzając 1-tokoferol na ulistnione już żyto ozime petkuskie (Bruinsma i Patil, 1963). Witamina ta wywoływała podobny efekt, jaki uzyskiwano w doświadczeniach z żytem petkuskim działaniem gibereliny.

Podobnie jednak jak w przypadku gibereliny, można tu wysunąć ten sam argument, że żyto petkuskie może wykłócić się przy dłuższej wegetacji nawet zupełnie bez jaryzacji, a więc wyniki te nie są przekonujące. Niemniej jednak efekt, jaki wywierała witamina E i giberelina był podobny.

Wydaje się, że najbardziej przekonującym dowodem całkowitego zastąpienia procesu jaryzacji przez inną substancję niż giberelina są wyniki doświadczeń autora wykonanych wspólnie z A. Kamieńską z cykorią podróżnik (1964). Rośliny te zakwitły w pierwszym roku wegetacji, bez uprzedniej termoindukcji, nie tylko pod wpływem gibereliny, lecz również po zadziałaniu kinetyną lub 1-tokoferolem (rys.).



Wpływ 1-tokoferolu (T), kinetyny (K) i gibereliny (GA) na zakwitanie cykorii podróżnik rosnącej w warunkach nieindukowanych

Wszystko zatem wskazuje, że podobny efekt, jaki wywiera giberelina na procesy jaryzacji, uzyskać można przy pomocy innych związków chemicznych. Wpływ tych związków może być zupełnie niezależny od działania gibereliny, jednak być może rola ich polega na regulacji poziomu endogennej gibereliny w roślinie. Rozwiązanie tego zagadnienia wymaga niewątpliwie dalszych badań.

Wzajemne oddziaływanie czynników natury hormonalnej w procesie jaryzacji

Coraz więcej mamy danych, które wskazują, że w procesach wzrostu i rozwoju rośliny zasadnicze znaczenie mają zjawiska interakcji pomiędzy poszczególnymi substancjami o charakterze hormonalnym. Zjawiska te występują bardzo wyraźnie, zwłaszcza pomiędzy auksynami i giberelinami. Dane, jakie znajdujemy na ten temat, są jednak bardzo rozbieżne. Mówią zarówno o synergicznym, jak i o antagonistycznym oddziaływaniu tych związków w procesach fizjologicznych (por. Michniewicz, 1960). Istota zjawiska interakcji pomiędzy auksynami i gibereliną nie jest dotąd wyjaśniona, a dla jej wytłumaczenia wysunięto szereg sprzecznych ze sobą hipotez (por. Kefford, 1962).

Przypadki interakcji pomiędzy auksynami a giberelinami opisywane są również w procesie jaryzacji. Tak więc Barbaro (1962) stwierdziła, że przy dłuższej jaryzacji jęczmienia, giberelina hamowała rozwój generatywny i wpływała niekorzystnie na osadzenie ziarna. Jednoczesne wprowadzenie IAA obniżało niekorzystny wpływ gibereliny na rozwój kłosa.

Podobne zagadnienie badali Markowski i Jurkow-Pawłowska (1963). Autorzy ci wykazali, że działanie kwasu giberelinowego na pszenicę wywołało zwiększenie procentu roślin strzelających w źdźbło, zwłaszcza u pszenicy ozimej jaryzowanej krótko. Związek ten wpływał jednak niekorzystnie u obiektów dłużej jaryzowanych, prowadząc do usychania roślin i do gorszego wykształcenia kłosów. IAA stosowany oddzielnie nie miał wpływu na kwitnienie, jednak wprowadzany łącznie z gibereliną wzmacniał jej działanie. Wymienić wreszcie należy dane, jakie w doświadczeniu z życicą uzyskali Peterson i Bendixen (1963). IAA wprowadzany w wyższych stężeniach hamował proces jaryzacji, giberelina zaś w znacznym stopniu niwelowała ten hamujący wpływ auksyny.

Jednym z przykładów wzajemnego oddziaływania obu tych grup substancji wzrostowych jest fakt, że pod wpływem gibereliny następuje zwiększenie poziomu związków auksynopodobnych (Michniewicz, 1962).

Wzajemne oddziaływanie substancji natury hormonalnej w procesie jaryzacji nie ogranicza się zapewne tylko do zjawiska interakcji pomiędzy auksyną a gibereliną. Dużą rolę spełniają tu niewątpliwie niezidentyfikowane dotąd substancje o charakterze inhibitorów wzrostu. Świadczą o tym dane uzyskane przez Kentzer (1960 a), która stwierdziła, że ilość tych substancji w procesie jaryzacji wyraźnie maleje. Na znaczenie inhibitorów wzrostu w tym procesie wskazuje również praca Michniewicza i Kamińskiej (1963), w której autorzy wykazali mniejszą ilość inhibitorów w ziarnach pszenicy ozimej jaryzowanej, aniżeli w ziarnach niejaryzowanych.

Badania nad hormonami wzrostu roślin prowadzone są bardzo intensywnie. Obok auksyn i giberelin stwierdzono w roślinach wyższych również związki kinetynopodobne oraz cały szereg dotąd nie zidentyfikowanych substancji o charakterze hormonalnym. Wszystkie one współdziałają ze sobą w procesach wzrostu i rozwoju. Zapewne oddziałują wzajemnie także w procesie jaryzacji. Zagadnienie to nie jest jednak dotąd poznane i do jego wyjaśnienia potrzebne są dalsze badania.

Wnioski końcowe

Dużo faktów świadczy, że substancje natury hormonalnej spełniają ważną rolę w procesie jaryzacji. Mimo licznych prób nie udało się jednak wyizolować specyficznej substancji warunkującej przejście jaryzacji.

Z czynników natury hormonalnej, najwięcej danych posiadamy odnośnie auksyny i gibereliny. Auksyny nie wpływają na indukcję kwitnienia, mogą jednak przyspieszać lub opóźniać termin zakwitania oraz wpływać na ilość kwiatów. Efekt ten nie jest jednak specyficzny, ponieważ podobne zmiany można uzyskać działając na roślinę szeregiem innych związków chemicznych.

W trakcie jaryzacji dochodzi do zmian w dynamice substancji auksynopodobnych, jednak ilość danych na ten temat jest mała, a wyniki uzyskane przez różnych autorów są niezgodne. Również nie ma zgodności co do tego czy jaryzacja wywołuje zwiększenie poziomu auksyn w roślinach.

Wszystko jednak wskazuje, że przynajmniej w przypadku zbóż jaryzacja nie prowadzi do zasadniczych zmian w ilości związków auksynopodobnych. Brak także różnic w zawartości tych związków pomiędzy formami jarymi a ozimymi.

Niemal cały zapas auksyn, jaki znajduje się w ziarnie, zgromadzony jest w endospermie i jest zawsze w wystarczającej ilości dla potrzeb zarodka, nawet w ziarnach o utraconej żywotności kielkujących w najbardziej niesprzyjających warunkach. Należy wnioskować, że auksyny nie stanowią czynnika ograniczającego przebieg procesu jaryzacji.

Gibereliny są potężnym czynnikiem wpływającym na jaryzację. Mogą one wywołać zakwitanie szeregu roślin bez uprzedniej termoindukcji, zwłaszcza u gatunków o pokroju rozetki, których kwitnienie związane jest z intensywnym wydłużaniem pędu kwiatowego.

Nie wszystkie jednak rośliny reagują w ten sposób na gibereliny. Do roślin, u których nie da się zastąpić jaryzacji przy pomocy tej substancji, należą przede wszystkim zboża. Opisywane przypadki zastąpienia termoindukcji u żyta ozimego Petkus nie są wystarczającym argumentem przemawiającym przeciwko takiemu stwierdzeniu.

Giberelina może jednak przyspieszyć kłoszenie i kwitnienie zbóż ozimych, o ile stosowana jest przy niepełnej jaryzacji — w warunkach sub-

optymalnych, nie może jednak całkowicie zastąpić tego procesu. Stwierdzenie to odnosi się również do wielu innych roślin niezbożowych.

Wyjaśnienia przyczyn niejednakowej reakcji roślin na giberelinę szukać należy w różnicach genetycznych, występujących pomiędzy poszczególnymi gatunkami. Być też może, że różne gatunki wymagają odpowiedniej dla siebie gibereliny i dlatego nie wszystkie reagują na kwas giberelinowy (GA_3) stosowany w dotychczasowych doświadczeniach.

Podczas jaryzacji dochodzi do zmian zarówno w ilości, jak i w jakości związków giberelinopodobnych. Istnieje na ogół zgodność co do tego, że jaryzacja prowadzi do zwiększenia poziomu tych związków w roślinie.

Wpływ gibereliny na proces jaryzacji nie jest jednak specyficzny. Podobne przyspieszenie rozwoju, a nawet całkowite zastąpienie termoindukcji u dwuletniej rośliny rozetkowej, można bowiem wywołać przy pomocy innych związków chemicznych. Należałoby zatem stwierdzić, czy wpływ tych związków jest zupełnie niezależny od działania gibereliny, czy też rola ich polega na regulowaniu poziomu endogennej gibereliny w roślinie.

W mechanizmie procesu jaryzacji bardzo ważne znaczenie ma wzajemne oddziaływanie poszczególnych czynników natury hormonalnej. Przykłady takiej interakcji opisywane są odnośnie auksyn i giberelin. Posiadamy również dane wskazujące na udział substancji o charakterze inhibitorów wzrostu. Dużą rolę spełniają zapewne i inne substancje natury hormonalnej, jak związki kinetynopodobne czy też substancje dotąd niezidentyfikowane. Wyjaśnienie tego problemu wymaga dalszych badań.

Szereg faktów przemawia za tym, że najistotniejsze procesy warunkujące dalszy rozwój rośliny zachodzą w początkowym okresie jaryzacji. W tym to czasie dochodzi zapewne do odpowiednich zmian, od których uzależniony jest metabolizm dalszych etapów rozwoju.

Dużą rolę w tym początkowym etapie jaryzacji spełnia giberelina, która u niektórych roślin może zastąpić wymaganą w tym okresie termoindukcję. W późniejszych etapach jaryzacji czynnik termiczny może być zastąpiony przez szereg bardzo różnych związków chemicznych.

Dalsze badania nad mechanizmem jaryzacji powinny iść przede wszystkim w kierunku poznania zmian zachodzących we wczesnych etapach tego procesu. Należy również zwrócić większą uwagę na kompleksowe działanie poszczególnych związków o charakterze hormonalnym, zarówno stymulatorów, jak i inhibitorów wzrostu roślin.

LITERATURA

1. A b o l i n a G. I. 1951. Značenie powyžšennogo fosfornogo pitanija pri prochoždenii stadii jarovizacii u pšenicy. Dokł. Ak. Nauk ZSRR. 79 : 161—164.

2. Barbaro A. 1962. Wpływ IAA i GA na jaryzację jęczmienia. Informator Min. S. W. Nauki Biol. i Med.: 44.
3. Barbaro A., Ketellaper H. 1962. The effect of metabolic inhibitors on vernalization in cereals. Ann. Rep. Calif. Inst. Techn. Biology 1961/62 : 119.
4. Barbat I. 1962. Influenta lumini si gibberellinei asupra stadiului de iarovizare la griul *Triticum durum* var. *hardeiforme*. Comunic. Acad. Rep. Pop. Romaine 12 : 125—128.
5. Barbat I., Ochescu C. 1963. Effect of gibberellin on the variations of the growth-point in winter wheat. Naturwiss. 50 : 159.
6. Beldenkova A. F. 1962. Vlijanie gibberellinovoj kisloty na rost, razvitie i morfologičeskuju izmeńčivost rastenij. Trudy Bot. Inst. AN SSSR. ser. 4, 115 : 101—119.
7. Bruinsma J., Patil S. S. 1963. The effects of 3-indoleacetic acid, gibberellic acid and vitamin E on flower initiation in unvernallized Petkus winter rye plants. Naturwiss. 50 : 505.
8. Bünsow R. 1956. Blühfordernde Stoffe aus Erbsen. Naturwiss. Rundschau 9 : 156.
9. Caso O. H., Highkin H. R., Koller D. 1960. Effect of gibberellic acid on flower differentiation in Petkus winter rye. Nature 1960, 185 : 477.
10. Chakravarti S. C. 1954. Inhibition of vernalization in *Linum usitatissimum* Linn. by certain synthetic hormones. Nature. 174 : 461—462.
11. Chakravarti S. C. 1958. Gibberellic acid and vernalization. Nature 182 : 1612—1613.
12. Chakravarti S. C. 1962. On the question of transmissibility of flowering stimulus resulting from vernalization in Indian crop plants. Proc. Nat. Acad. Sci. India. B 32 : 377—378.
13. Chakravarti S. C., Pillai V. N. K. 1955. Studies in auxin-vernalization relationships I. The effects of certain synthetic auxins and their antagonists on the vernalization of *Brassica campestris* L. Phytion 5 : 1—17.
14. Cholodny N. G. 1935. Über das Keimungshormon Von Gramineen. Planta 23 : 289—312.
15. Cholodnyj N. G. 1939. Fitohormony. Wyd. Ukraińskieij A. N. S. S. R.
16. Clark B. E., Wittwer S. H. 1949. Effect of certain growth regulators on seedstalk development in lettuce and celery. Plant Physiol. 24 : 555—576.
17. Čajlachjan M. Ch. 1957. Vlijanie gibberellinov na rost i cvetenie rastenij. Dokl. Ak. Nauk. SSSR. 6 : 1077—1080.
18. Čajlachjan M. Ch., Ložnikova V. N. 1962. Gibberellinopodobnye veščestva i jarovizacija rastenij. Fizj. Rast. 9 : 21—31.
19. Čajlachjan M. Ch., Nekrasova T. V., Chlopenkova L. P., Ložnikova V. N. 1963. Rol'gibberellinov v procesach fotoperiodizma, jarovizaciji i stratyfikaciji rastenij. Fizjol. Rast. 10 : 465.
20. Das T. M. 1953. The relation of auxin to floral initiation and extension growth in winter rye. Indian Agriculturist.
21. Finch L. R., Carr D. J. 1956. Nucleic acid content of Petkus rye embryos in relation to vernalisation and devernallisation. Aust. J. Biol. Sci. 9 : 355—363.
22. Fujii S., Yukio H. 1959. Influence of the treatment with maleic hydrazide on the seed stalk development in rape. Bull. Univ. Osaka Pref. Ser. B. Agric. and Biol. 9 : 67—75. Plant Sci. 1961, 36 : 25169.
23. Fukui H. N., Weller L. E., Wittwer S. H., Sell H. M. 1958. Natural growth substances in vernalized and non-vernalized lettuce seedlings. Am. J. Bot. 45 : 73—74.

24. G r e g o r y F. G., P u r v i s D. N. 1938. Studies in vernalisation of cereals. II. The vernalisation of excised mature embryos, and of developing ears. *Ann. Bot.* 2 : 237—251.
25. H a r a d a H. 1960. Extraction de deux substances de floraison. *Ann. Inst. nat. rech. agron. A-bis* 2 : 249—254.
26. H a r a d a H., N i t s c h J. P., 1959. Changes in endogenous growth substances during flower development. *Plant Phys.* 34 : 409—415.
27. H a t c h e r E. S. J. 1945. Studies in vernalisation of cereals. IX. Auxin production during development and ripening of the anther and carpel of spring and winter rye. *Ann. Bot.* 9 : 235—266.
28. H e s s D. 1958. Die Regulatoren des Streckungswachstums bei *Streptocarpus wendlandii* Utrecht und ihre Veränderung während der Blühinduction. *Planta* 50 : 504—525.
29. H i g h k i n H. R. 1955. Flower promoting activity of pea seed diffusates. *Plant Physiol.* 30 : 390—391.
30. J u e l I. 1941. Der Auxingehalt in Samen verschiedenen Alters sowie einige Untersuchungen betreffend die Haltbarkeit der Auxine. *Planta* 32 : 227—233.
31. K e f f o r d N. P. 1962. Auxin-gibberellin interaction in rice coleoptile elongation. *Plant. Phys.* 37 : 380—386.
32. K e n d e H., N i n n e m a n n H., L a n g A. 1963. Inhibition of gibberellic acid biosynthesis in *Fusarium moniliforme* By, Amo-1618 and CCC. *Naturwiss.* 50 : 599—600.
33. K e n t z e r T. 1959. Dynamika regulatorów wzrostu w procesie jaryzacji pszenicy ozimej „Leszczyńska Wczesna”. I. Zawartość substancji wzrostowych w różnych etapach jarowizacji nasion. *Acta Agrob.* 8 : 151—168.
34. K e n t z e r T. 1960a. II. Zmiany zawartości auksyn wolnych i związanych w procesie jaryzacji. *Zesz. Nauk. UMK., Biol.* 6 : 31—46.
35. K e n t z e r T. 1960b. III. Analiza chromatograficzna regulatorów wzrostu w procesie jaryzacji nasion i początkowym okresie wzrostu pszenicy ozimej. *Zesz. Nauk. UMK., Biol.* 6 : 47—63.
36. K o j i m a H., Y a h i r o M., E t o T. 1957. On the influence of auxins and the anti-auxins upon vernalization. *J. Fac. Agric., Kynsku Univ.* 11 : 25—35.
37. K o j i m a H., I n o n e S., Y a h i r o M. 1953. On the transmission of the effect of vernalisation in *Raphanus sativus* L. var. *Raphanistroides* maleino race Minowase. *Jap. J. Genet.* 3 : 51—54.
38. K o n a r i e v V. G. 1954. Vlijanie jarovizacji na proveždenie nukleoproteidov i nukleinovych kislot v zarodyščach zlakov. *Bioch.* 19 : 131—136.
39. K o n o v a l o v I. N. 1937. Opyt jarovizacji zarodyšcej semjan pšenicy bez endosperma. *Dokl. Akad. Nauk Z. S. R. R.* 16 : 381—383.
40. K r e k u l e J. 1962. Die hemmende Wirkung der Gibberellinsäure-Behandlung bei der Jarovisation der Winterweizen im Kurstag. *Naturwiss.* 49 : 164.
41. K r e k u l e J., M a r t i n o w s k a A. 1958. Vlijanie gibberellinovej kisloty na razvitie *Triticum* i *Panicum*. *Bot. Žurn.* 43 : 953—958.
42. K r e k u l e J., T e l s c h e r o v a L. 1963. Über den Gehalt an auxin- und gibberellinähnlichen Stoffen bei jarovisierten und nicht jarovisierten Embryonen von Sommer- und Winterweizen. *Biol. Plant (Praha)* 5 : 252—257.
43. K r u ž i l i n A. S., Š v e d s k a j a Z. M. 1960. Rol'listev v jarovizacji ozimych i dvuchletnich rastenij. *Fizj. Rast.* 7 : 287—295.
44. L a n g A. 1956. Induction of flower formation in biennial *Hyoscyamus* by treatment with gibberellin. *Naturwiss.* 43 : 284—285.

45. Lang A. 1957. The effect of gibberellin upon flower formation. Proc. Nat. Acad. Sci. 43 : 709—717.
46. Lang A. 1961. Auxin in flowering. Encycl. Plant. Phys. 14 : 909—950.
47. Leopold A. C., Thimann K. V. 1949. The effect of auxin on flower initiation. Ann. J. Bot. 36 : 342—347.
48. Leopold A. C., Guernsey F. S. 1953a. Flower initiation in Alaska pea. I. Evidence to the role of auxin. Am. J. Bot. 40 : 46—50.
49. Leopold A. C., Guernsey F. S. 1953b. Modification of floral initiation with auxins and temperatures. Am. J. Bot. 40 : 603—607.
50. Leopold A. C., Guernsey F. S. 1954. Flower initiation in Alaska pea. II. Chemical vernalization. Am. J. Bot. 41 : 181—185.
51. Lona F., Bocchi A. 1956. Caratteristiche d'accrescimento e sviluppo di alcune razze invernali di cereali trattate con acido gibberellico. Rivista Internaz. Agricult. 6 : 44.
52. Margara J. 1959. Comparison de l'action de l'acide gibberellique dans le genre *Beta*. C. R. Acad. Sci. (Paris) 249 : 751—753.
53. Markowski A., Jurkow-Pawłowska M. 1963. Współdziałanie auksyny i gibereliny w rozwoju generatywnym pszenicy. Informator Min. S. W. Nauk. Biol. i Med. : 53.
54. Mathon C. Ch. 1954. La „greffe” embryonnaire des graminees Troisieme note: Un technique d'etude de la physiologie du developpement. Bull. mens. Soc. linneenne Lyon. 23 : 5—8.
55. Mechanik F. J. 1960. O vlijanii mineralnych i organiceskich veščestv na prochozdenie rasteniami stadii jarovizacii. Agrobiol. 3 : 440—442.
56. Melchers G. 1939. Die Blühormone. Ber. Deutsch. Bot. Gesel. 57 : 29—48.
57. Michniewicz M. 1957. Czy istnieją hormony kwitnienia? Wiad. Bot. 1 : 175—186.
58. Michniewicz M. 1960. Wpływ auksyny i gibereliny na zawartość kwasu askorbinowego w okresie kiełkowania i wschodów pszenicy. Zesz. Nauk. UMK., Toruń, Biol. IV : 103—112.
59. Michniewicz M. 1962. Analiza chromatograficzna endogennych regulatorów wzrostu u pszenicy ozimej poddanej działaniu gibereliny. Acta Agrobot. 11 : 187—211.
60. Michniewicz M., Lang A. 1962. Effect of gibberellins A₁ through A₉ on flower formation in *Myosotis alpestris* L. Naturwiss. 49 : 211—212.
61. Michniewicz M., Lang A. 1962. Effect of nine different gibberellins on stem elongation and flower formation in cold-requiring and photoperiodic plants grown under non-inductive conditions. Planta 58 : 549—563.
62. Michniewicz M., Kamieńska A., Lamparska K. 1963. Studies on the dynamics of growth regulators in spring and winter wheats during the period of germination. I. Auxin content. Mater. II Symp. Regul. Wzrostu. Toruń, 1963. Zesz. Nauk. UMK, w druku.
63. Michniewicz M., Kamieńska A. 1963. II. Plant growth regulators in vernalized and in non-vernalized wheats. Mater. II Symp. Regul. Wzrostu, Toruń 1963. Zesz. Nauk. UMK, w druku.
64. Michniewicz M., Kamieńska A. 1964. Flower formation induced by kinetin and vitamin E treatment in cold-requiring plant (*Cichorium intybus* L.) grown under non-inductive conditions. Naturwiss. 51 : 295.
65. Napp-Zinn K. 1956. Zur Frage der Übertragbarkeit des durch die Vernalisation bewirkten Blühimpulses. Berichte Deutsch. Bot. Gesel. 69 : 193—198.

66. Napp-Zinn K. 1963. Über den Einfluss von Genen und Gibberellinen auf die Blütenbildung. Berich. Deutsch. Bot. Gesel. 3 : 77—89.
67. Paleg L., Aspinall D. 1958. Inhibition of the development of the barley spike by gibberellic acid. Nature 181 : 1743.
68. Peterfi S., Brugovitzky E., Nagy-Tóth F. 1963. Die Wirkung der Vernalisation auf den Wuchs und Hemmstoffgehalt des Winterweizens. Naturwiss. 50 : 621—622.
69. Peterson M. L., Bendixen L. E. 1963. Relationships of gibberellin and auxin to thermal induction of flowering in *Lolium temulentum* L. Crop. Sci. 3 : 79—82.
70. Pilet P. E. 1954. Croissance et rhizogénèse des racines de plantules vernalisés et rôle du froid sur les auxines and leurs précurseurs dans les graines et les racines. Rev. Gen. Bot. 61 : 637—664.
71. Pop E., Barbat I. 1962. Vlijanie gibberellina na process razvitija ozimych psenicy i jačmenia i rol'sveta v stadii ich jarovizacii. Biul. naucz. inf. Rum-sow.naucz. inst. Ser. est-n 1 : 43—53.
72. Purvis O. N. 1944. Studies in vernalisation of cereals. VIII. The role of carbohydrate and nitrogen supply in vernalisation of excised embryos of Petkus winter rye. Ann. Bot. 8 : 285—314.
73. Purvis N. O. 1960. Effect of gibberellin on the flower initiation and stem extension in Petkus winter rye. Nature 185 : 4711.
74. Purvis O. N. 1961. The physiological analysis of vernalisation. Encycl. Plant Phys. 16 : 76—188.
75. Purvis O. N., Gregory F. G. 1953. Accelerating effect of an extract of vernalised embryos of winter rye on flower initiation of unvernalsed embryos. Nature 171 : 637—688.
76. Razumov V. I. 1960. Značenie gibberellina v razvitii rastenij. Agrobiol. 3 : 406—479.
77. Razumov V. I., Olejnikova T. V., Jordanov I. T. 1954. Značenie pita-nia i rosta dlja processa jarovizacii. Fizj. Rast. 1 : 73—80.
78. Razumov V. I., Limar R. I., Tan Kui. 1960. Vlijanie gibberellinovej kisloty na razvitie ozimych zlakov. Bot. žurn. 45 : 1732.
79. Reinhard E., Lang A. 1961. Natural gibberellins in *Hyoscyamus niger* in relation to development especially to flower formation. Plant. Physiol. (suppl.) 36 : 12.
80. Rice E. L. 1950. Effects of various plant growth regulators on flowering in several crop plants. Bot. Gaz. 112 : 207—213.
81. Sarkar S. 1958. Versuche zur Physiologie der Vernalisation. Biol. Zbl. 77 : 1—49.
82. Sechet J. 1953. Contribution à l'étude de la printanisation. Botaniste 37 : 1—289.
83. Sechet J. 1962. Les acides nucleiques an cours du traitement de vernalisation, C. r. Acad. sci. 254 : 3238—3240.
84. Sircar S. M., Das T. M. 1954. Studies on the physiology of rice. IX. Auxin content of the vernalised seeds. Proc. Nat. Inst. India ser. c 20 : 673—682.
85. Skrabka H. 1963. Współdziałanie substancji wzrostowych z kwasem askorbinowym i glutacjonem w procesie kiełkowania ziarn pszenicy. Dysertacja doktorska. W. S. R. Wrocław.
86. Stanisławski J. 1963. Wpływ „devernalizacji” wywołanej czynnikiem termicznym na niektóre procesy biochemiczne w okresie kiełkowania i wschodów pszenic. Mater. II Symp. Regul. Wzrostu, Toruń, Zesz. Nauk. UMK.,

87. Školnik M. J., Steklova M.M. 1956. Vlijanie nekotorych makro i mikroelementov na prochozdenie stadii jarovizacii u ozimych. Mikroelementy v selsk, chozj. i medic. Riga Izd. A. N. ĽSRR. : 227—245.
88. Školnik M. J., Steklova M. M. 1958. O vlijanii molibdena, medi, marganca i askorbinovoj kisloty na prochozdenie stadii jarovizacii ozimych rastenii. Tr. Bot. in-ta A. N. SSSR., ser. 4, 12: 242—256.
89. Tan K - ui 1959. Vlijanie nekotorych organiĉeskich kislot na skorost' prochozdenija stadii jarovizacii u ozimych pšenic. Bot. žurn. 44: 1437—1444.
90. Tang P. S., Loo S. W. 1940. Tests on after-effects of auxin seed treatment. Am. J. Bot. 27: 385—386.
91. Tashima Y. 1956. Flower initiation of the dodder, *Cuscuta Japonica*, in total darkness on artificial culture medium. Mem. Fac. Agric. Kagoshima Univ. 2: 1—6
92. Tashima Y., Imamura S. 1954. Substitute effect of ribonucleic acid in the vernalisation of *Raphanus sativus* in dark culture. Bot. Mag. Tokyo 67: 281—282.
93. Thimann K. V., Lane R. H. 1938. After effects of the treatment of seed with auxin. Am. J. Bot. 25: 535—543.
94. Tomita T. 1959. The fractions of diffusate obtained from vernalized winter rye and their effect on flowering of annual meadow grass. Tohoku J. Agric. Res. 10: 1—6.
95. Tomita T. 1962. Studies on vernalization and flowering substances. I. A. detection of flowering substances contained in rye diffusate. Tohoku J. Agric. Res. 13: 329—339.
96. Tomita T. 1963 a. Studies on vernalization and flowering substances. II. Vernalization-like phenomena in winter wheat and radish treated with flower-promoting substances. Tohoku J. Agric. Res. 14: 13—24.
97. Tomita T. 1963 b. Electrophoretic isolation of flowering substances obtained from vernalized plants and some vernalisation-like phenomena caused by the exogenous application of natural and synthetic chemical substances. Symp. Regul. Natur. Croiss. Veget. Gis-sur-Yvette 1963.
98. Weibel R. O. 1960. Effect of gibberelin on the vernalization period of winter wheat. Agron. J. 52: 122.
99. Weibel D. E., Futrell M. C. 1958. Effect of gibberellic acid on winter wheat. Plant Physiol. 33 (suppl.): 42.
100. Wellensiek S. J. 1961. Theoretical backgrounds of flowering. Adr. Hort. Sci. a their Applic. Pergamon Press. I: 35—41.
101. Wellensiek S. J., Higazy M. K. 1961. The juvenile phase for flowering in *Lunaria biennis*. Koninkl. Nederl. Ak. Wetenschop. Proc. C. 64: 458—463.
102. Wittwer S. H., Jackson H., Watson D. P. 1954. Control of seedstalk development in celery by maleic hydrazide. Amer. J. Bot. 41: 435—439.
103. Wittwer S. H., Bukovac M. J. 1957. Gibberellin effects on temperature and photoperiodic requirements for flowering of some plants. Science 126: 30—31.
104. Zeeuw D., Leopold A. C. 1955. Altering juvenility with auxin. Science 122: 925—926.
105. Zeevaart J. A. D. 1962. Physiology of flowering. Science (USA) 137: 723—731.
106. Zeevaart J. A. D. 1963. Climatic control of reproductive development. Environmental control of plant growth. Acad. Press. New York: 281—310.