

- ADAM DOLNICKI

Instytut Hodowli i Aklimatyzacji Roślin Oddział w Krakowie

ROLA PROCESÓW WZROSTOWYCH I DYNAMIKI ENDOGENNYCH REGULATORÓW WZROSTU W KSZTAŁTOWANIU MROZOODPORNOCI ROŚLIN ZIELNYCH

Według Tumanowa [57] u roślin zielnych istnieje stan wegetacyjny, charakteryzujący się intensywnym wzrostem oraz stan zimotrwały, w którym procesy wzrostowe zostają osłabione. Zahamowanie lub całkowite ustanie wzrostu jest jednym z podstawowych czynników umożliwiającym hartowanie się roślin na działanie niskiej temperatury, ponieważ kierunki przemiany materii towarzyszące intensywnym procesom wzrostu są na ogół niekorzystne dla hartowania. Przy tym dla mrozoodporności roślin szkodliwe są nie tyle procesy podziałów komórek, ile ich wzrost wydłużeniowy. Ponieważ u roślin intensywnie rosnących giną podczas mrozu nie tylko komórki aktualnie zwiększające swoją objętość, ale również komórki wyrosnięte, świadczy to według Tumanowa [57] o ujemnym wpływie stanu wegetacyjnego na możliwość hartowania się całej rośliny.

Rośliny zielne, w odróżnieniu od roślin drzewiastych nie mają okresu głębokiego spoczynku i w zasadzie są zdolne do wzrostu w jesieni, gdy tylko istnieją sprzyjające warunki klimatyczne. Mogą one również wznowiać procesy wzrostowe w okresie ociepleń zimowych. Według Tumanowa [57] jest to jedną z przyczyn słabszej mrozoodporności roślin zielnych w stosunku do roślin drzewiastych. Dlatego też u roślin zielnych reakcje ochronne zapobiegające intensywnemu wzrostowi przy niskich dodatnich temperaturach odgrywają większą rolę, aniżeli u roślin drzewiastych, mających okres głębokiego spoczynku. Rośliny zielne w jesieni osłabiają wzrost pod wpływem niskich temperatur, skrócenia dnia, zmiany natężenia i składu spektralnego światła itp. czynników [36, 21]. Towarzyszą temu zmiany w aktywności stymulatorów i inhibitorów wzrostu, strukturze protoplazmy [20, 29, 38], jej elastyczności [43] i przepuszczalności dla wody [2, 7, 21, 45]. Po zahamowaniu wzrostu przemiana materii nie ustaje, lecz jej kierunek jest korzystny dla hartowania się roślin. W niskich, nawet ujemnych temperaturach u roślin ozimych stwierdzono stosunkowo intensywną fotosyntezę, przy czym powstające w tych warunkach cukry prawie nie są wykorzystywane do syntezy skrobi, lecz gromadzą się w liściach i węzłach krzewienia [23, 36, 51]. W obniżonej tem-

peraturze gatunki i odmiany mrozoodporne na ogół mogą prowadzić bardziej intensywną przemianę materii niż formy słabo odporne dzięki niskim współczynnikom termicznym enzymów, tj. mniejszej zależności ich działania od temperatury.

W celu znalezienia pośredniego kryterium oceny mrozoodporności i zimotrwałości materiałów hodowlanych od wielu lat prowadzone były badania nad zależnością między intensywnością wzrostu a mrozoodpornością roślin uprawnych. W 1899 r. Toporkow (cyt. za [57]) obserwował w czasie jesiennej wegetacji mniejsze liście u form mrozoodpornych pszenicy aniżeli u form słabo odpornych, a Kołomycew w 1936 (cyt. za [57]) starał się opracować na tej podstawie metodę selekcji, jednak nie znalazł pełnej zależności między tymi cechami. Jak podaje Tumanow [57] późniejsze prace tylko częściowo wykazały słuszność tego poglądu. Również w badaniach polskich przeprowadzonych na stukilkudziesięciu odmianach i rodach pszenicy nie obserwowano związku między mrozoodpornością form a wysokością roślin przed zimą [24, 31].

W jesieni przy wyższej temperaturze nawet formy ozime i jare nie różnią się tempem wzrostu [48, 57]. Różnice w intensywności wzrostu między tymi formami występują dopiero w niskich, dodatnich temperaturach, bliskich 0°C, przy czym u form ozimych zahamowanie wzrostu następuje wcześniej i w większym stopniu niż u jarych. Zaobserwowano to u pszenicy [16, 18, 28, 30, 33, 37, 57, 63], jęczmienia [57] i innych gatunków roślin uprawnych [17]. Ponadto formy ozime wytwarzają w tym czasie komórki o mniejszych rozmiarach [57].

Również mrozoodporne odmiany pszenicy ozimej na ogół silniej hamują wzrost w niskich temperaturach aniżeli odmiany słabo odporne [1, 11, 19, 57, 62, 63]. Sławny [48] obserwował przy obniżonej temperaturze słabsze przyrosty u mrozoodpornej odmiany pszenicy Mironowska 808, aniżeli u średnio odpornej Bezostna 1, przy czym najintensywniej rosły rośliny nieodpornej odmiany Nowomiczurinka. Kimball i Salisbury [22] podają, że odporna odmiana pszenicy Brewor z początkiem zimy rosła wolniej aniżeli słaboodporna odmiana Lemi. Według Czelcowej i wsp. [14] spośród badanego zestawu odmian pszenicy późną jesienią najsilniej hamowały wzrost najbardziej mrozoodporne odmiany Ulianowka i Lutescens 329. Własiuk i wsp. [65] w doświadczeniach przeprowadzanych w klimatyzowanych komorach obserwowali, że rośliny mrozoodpornych odmian pszenicy w niskiej temperaturze szybciej kończyły wzrost i wchodziły w okres wymuszonego spoczynku aniżeli rośliny odmian słabo zimotrwałych, a po przeniesieniu do wyższej temperatury rozpoczynały wegetację o kilka dni później. Za główną przyczynę wysokiej mrozoodporności rodów pszenicy GK 446 i GK 436 Bałdaży [4] uważa ich słaby wzrost w jesieni.

Zdolność do znacznego osłabienia wzrostu w niskiej temperaturze może świadczyć o przystosowaniu danych form do warunków uprawy. Jak stwierdził w 1916 r. Strebut (cyt. za [65]) w rejonie Saratowa miejscowe odmiany pszenicy w jesieni szybciej hamowały wzrost, aniżeli odmiany równie odporne, ale pochodzące z innych rejonów.

Brak zdolności do dostatecznie silnego osłabiania procesów wzrostowych w obniżonej temperaturze uważa się za jedną z przyczyn słabej mrozoodporności odmian jęczmienia [3, 35, 64].

Miszustina i wsp. [32] na Ukrainie przeprowadzili badania mające na celu określenie czy tempo wzrostu mierzone przyrostem suchej masy części nadziemnych może być wskaźnikiem mrozoodporności odmian. Zaobserwowano, że silnie mrozoodporne odmiany pszenicy zrejonizowane na Ukrainie jak Odessa 16, Biełocerowska 198, Mironowska 264 przy końcu jesieni zwiększały masę liści wolniej, niż słabiej odporne Bezostna 1 i Wietwista, do wyjątków należała odporna odmiana Mironowska 808, u której masa części nadziemnych przyrastała w październiku silniej, niż u Bezostnej 1. Własiuk i Ostapluk [64] nie obserwowali zależności między mrozoodpornością odmian jęczmienia a szybkością ich wzrostu mierzonego stopniem zwiększania suchej masy liści.

Jak się wydaje stosowanie przy tego rodzaju badaniach jako kryterium wzrostu tempa gromadzenia suchej masy w liściach nie jest właściwe, ze względu na to, że zwiększenie suchej masy zależy również od zdolności roślin do fotosyntezy w niskiej temperaturze, oraz od szybkości odprowadzania asymilatów do węzłów krzewienia.

Według badań Szczerbaka i Pawluka [47] selekcja roślin pszenicy ozimej na typ wzrostu — zahamowany w jesieni i szybki na wiosnę — pozwala na istotne zwiększenie zimotrwałości i produktywności. Natomiast próby wnioskowania o mrozoodporności form na podstawie hamowania kiełkowania nasion i wzrostu kielków w niskiej temperaturze nie dały pozytywnych rezultatów dla pszenicy i żyta [61].

Na osłabienie intensywności wzrostu roślin ozimych oprócz obniżonej temperatury duży wpływ wywiera skrócenie długości dnia [36], przy czym mrozoodporne odmiany pszenicy na ogół silniej reagują na ten czynnik, aniżeli odmiany słabo odporne i jare [18].

Za jedną z przyczyn hamowania wzrostu roślin w warunkach jesienno-hartowania Tumanow i Trunowa [59] uważają nagromadzenie cukrów. W badaniach tych autorów zwiększenie z 4% do 12% stężenia roztworu sacharozy użytego jako podłoża przy hartowaniu skrawków koleoptyli żyta prawie trzykrotnie osłabiało wzrost.

Również inne czynniki ograniczające wzrost roślin ozimych w jesieni, jak silne nawożenie fosforem i potasem [48, 49], czy obniżona wilgotność gleby [25] mogą sprzyjać zwiększeniu stopnia mrozoodporności.

Zahamowanie procesów wzrostowych w początkach zimy powoduje przejście roślin ozimych w stan spoczynku wymuszonego. Według prac Henkla i Żiwuchiny [20] głębokość spoczynku zależy od gatunku i odmiany oraz od warunków środowiska. Mrozoodporne odmiany żyta i pszenicy na ogół mają wyraźniejszy i dłuższy okres spoczynku dzięki czemu w zimie nie wznawiają wzrostu nawet przy kilkudniowych okresach ociepleń. Cecha ta zależy m. in. od właściwości protoplazmy i aktywności endogennych regulatorów wzrostu ma duże znaczenie dla zimowania roślin w warunkach naszego klimatu odznaczającego się znacznymi wahaniami temperatury i występowaniem w zimie okresów o temperaturach dodatnich. Formy, które w temperaturach ponad 0°C szybko wznawiają wzrost ulegają rozhartowaniu i łatwo wymarzają przy ponownym nawrocie mrozów. Z tych względów głębokość i długość okresu wymuszonego spoczynku u ozimów powinna być uwzględniana w pracach hodowlanych.

Intensywność procesów wzrostowych w jesieni i na początku zimy rzutuje na szereg przemian warunkujących możliwość hartowania się roślin i jest ważnym, ale nie jedynym czynnikiem decydującym o kształtowaniu się mrozoodporności. Może świadczyć o tym fakt zależności zdolności do hartowania od wieku roślin i organów. Młode, ale w pełni uformowane liście, na ogół osiągają wyższą mrozoodporność aniżeli liście starsze, co obserwowano u pszenicy [5, 68], jęczmienia [64] i kapusty [10]. Można to tłumaczyć tym, że młode liście rozwijające się przy niższej temperaturze mają mniejsze komórki, niższą zawartość wody wolnej w wakuolach, silniejsze związanie chlorofilu z kompleksami lipido-białkowymi, wyższą zdolność do syntezy i resyntezy białka oraz nie występują w ich protoplazmie ujemne zmiany jakie zachodzą w komórkach starzejących się organów [5, 10, 57, 64].

W doświadczeniach przeprowadzonych przez Tumanowa [55] i Tiu-rinę [51] w wysokogórskich warunkach Pamiru charakteryzujących się znacznymi wahaniami temperatur dobowych i występowaniem przymrozków nawet w pełni lata, wśród 53 zbadanych gatunków roślin dziko rosnących do grupy najbardziej mrozoodpornych należały również gatunki, u których przy obniżonej temperaturze wzrost odbywał się stosunkowo intensywnie. Gatunki te wysoką mrozoodporność zawdzięczały zdolności do rozwinięcia innych cech przystosowanych jak mała wrażliwość protoplazmy na odwodnienie i mechaniczne działanie lodu pomimo stosunkowo silnego wzrostu.

Z powyższego przeglądu literatury wynika, że szybki wzrost utrudnia hartowanie, a dla zwiększenia mrozoodporności korzystne jest obniżenie jego tempa, co umożliwia gromadzenie substancji ochronnych i przebudowę struktury protoplazmy. Gatunki i odmiany o wyższej mrozoodpor-

ności, w porównaniu do formy mniej odpornych na ogół reagują na obniżenie temperatury i skrócenie dnia silniejszym osłabieniem wzrostu. Obserwowany czasami brak wyraźnego związku między intensywnością wzrostu, a mrozoodpornością roślin można tłumaczyć złożonością istoty tej odporności.

Aktywność regulatorów wzrostu a mrozoodporność

Intensywność procesów wzrostowych oraz aktywność fizjologiczna i kierunki przemiany materii w dużym stopniu zależą od zawartości w komórkach różnego rodzaju hormonów wzrostowych i ich wzajemnych stosunków. U roślin drzewiastych silne obniżenie poziomu stymulatorów i nagromadzenie inhibitorów towarzyszy przejściu tych roślin w stan głębokiego spoczynku, korzystnego dla procesu hartowania się na mróz. Nie obserwuje się jednak prostej zależności między zawartością regulatorów wzrostu a mrozoodpornością roślin drzewiastych, przy czym na ogół uważa się, że poziom aktywności tych substancji odgrywa głównie rolę przy przechodzeniu roślin drzewiastych w stan głębokiego spoczynku. Zagadnienia te zostały omówione w poprzedniej publikacji [15].

Rośliny zielne mają jedynie spoczynek wymuszony i zasadniczo są zdolne do wzrostu w ciągu całego roku, gdy tylko zaistnieją odpowiednie warunki zewnętrzne. Wznowienie procesów wzrostowych w zimie niekorzystnie wpływa na mrozoodporność roślin. Dlatego też u roślin zielnych należało się spodziewać wyraźniejszej niż u drzew zależności między mrozoodpornością a zawartością hormonów wzrostu oraz większego wpływu warunków środowiska na aktywność tych substancji.

W latach czterdziestych Tumanow [54, 56] wysunął przypuszczenie, że jednym z istotnych warunków hartowania się roślin w jesieni jest osłabienie procesów wzrostowych, co wiąże się z obniżeniem aktywności zawartych w nich stymulatorach wzrostu. Badania przeprowadzone na roślinach drzewiastych [15] i zielnych potwierdziły słuszność tego poglądu. Tarczewski [50] podczas hartowania roślin konicyzny w naturalnych warunkach polowych w jesieni obserwował obniżenie zawartości auksyn w szyjkach korzeniowych tych roślin. Tumanow i Trunowa [59] u koleoptyli żyta odmiany Wiatka w niskiej temperaturze stwierdzili obniżenie poziomu wolnych i związanych auksyn, przy czym dokarmianie cukrami (12% sacharoza) w okresie hartowania powodowało jeszcze silniejsze zmniejszenie zawartości auksyn i zwiększenie mrozoodporności. Z powyższych badań wysnuto wniosek, że obniżenie poziomu auksyn przy hartowaniu jest efektem działania nie tylko niskiej temperatury, ale również zwiększenia zawartości cukrów podczas tego procesu. Również inni autorzy obserwowali obniżenie zawartości auksyn i zwiększenie

aktywności inhibitorów wzrostu u roślin pszenicy i żyta przy hartowaniu zarówno w warunkach polowych jak i laboratoryjnych [8, 9, 13, 14, 32, 35, 39, 46, 53, 64, 66, 67 i in.]. Zmniejszenie zawartości auksyn stwierdzono też w początkowym okresie ochładzania podkiełkowanych ziarniaków pszenicy przy jaryzacji [41], co można tłumaczyć m. in. szybkim rozkładem auksyn pod wpływem oksydazy kwasu indoliloctowego, której aktywności u pszenicy wielokrotnie zwiększa się w niskich dodatnich temperaturach [6]. Według badań Nikolova i Salchevej [34] przemrażanie roślin pszenicy ozimej do temperatury -8° , -12° sprzyja gromadzeniu się inhibitorów wzrostu w węzłach krzewienia.

U roślin zielnych, podobnie jak u roślin drzewiastych [15], na zawartość auksyn i inhibitorów wzrostu wpływa długość dnia; krótki dzień sprzyja gromadzeniu się inhibitorów [12, 42], natomiast długi dzień — gromadzeniu się auksyn [12, 26].

Dla wyjaśnienia roli auksyn w procesie hartowania Tumanow [53] oraz Tumanow i Trunowa [59] przeprowadzili badania, w których skrawki koleoptyle oraz siewki żyta i pszenicy hartowano w temperaturze 2° , w ciemności na 12% roztworach sacharozy zawierających różne stężenia IAA. Niskie stężenia IAA (10, 100 ppm) przyspieszały wzrost koleoptyli i liści oraz obniżały ich mrozoodporność. Wysokie stężenia (200 ppm) pomimo osłabienia wzrostu skrawków koleoptyli zwiększały w nich zawartość auksyn i silnie zmniejszały stopień mrozoodporności. Tak więc zwiększenie stężenia egzogennie stosowanego IAA obniżało mrozoodporność bez względu na efekty wzrostowe. Z powyższych badań autorzy wysnuli wniosek, że sama obecność auksyn, nawet bez stymulacji wzrostu, może przeszkadzać w procesie hartowania się roślin. Nie brali oni jednak pod uwagę, że IAA w wysokich, hamujących wzrost stężeniach może ujemnie wpływać na żywotność komórek.

Tumanow [58] na podstawie wyników własnych badań oraz danych z literatury doszedł do wniosku, że zmniejszenie aktywności auksyn i zwiększenie aktywności inhibitorów występujące w okresie hartowania dodatnio wpływa na stan fizykochemiczny protoplazmy zwiększając m. in. jej przepuszczalność dla wody oraz odporność na odwodnienie i na deformacje jakie występują podczas mrożenia roślin.

W badaniach Winogradowej [66] IAA w stężeniach 35—100 ppm stosowany na siewki pszenicy bezpośrednio przed hartowaniem nie obniżał ich mrozoodporności. W siewkach tych początkowo następowało wielokrotne zwiększenie poziomu auksyn (w stosunku do roślin nie poddanych działaniu IAA), lecz ze względu na niską temperaturę (0°C) nie towarzyszyła temu stymulacja wzrostu siewek. Natomiast podczas hartowania na świetle zawartość auksyn malała tak, że po drugiej fazie hartowania siewki te nie zawierały auksyn jak rośliny kontrolne i nie różniły się od

nich stopniem mrozoodporności. Tak więc okresowe zwiększenie zawartości auksyn pod wpływem egzogenego stosowania IAA nie wpłynęło ujemnie na mrozoodporność w warunkach, w których nie mogła wystąpić stymulacja wzrostu. Przy hartowaniu na świetle auksyny ulegały szybkiej inaktywacji, a gromadziły się inhibitory nawet w większych ilościach niż u roślin kontrolnych. Według Winogradowej inhibitory biorą udział nie tylko w hamowaniu procesów wzrostowych, ale również mogą spełniać funkcję ochronną, neutralizując w obecności światła nadmiar auksyn w komórkach. Potwierdzają to prace Tomaszewskiego [52,] Leopolda i Plummera [27] oraz Bojarczuka (cyt. za [66]). Brak zgodności uzyskanych rezultatów z wynikami Tumanowa i Trunowej [59] Winogradowa tłumaczy tym, że autorzy ci po traktowaniu roślin IAA stosowali do hartowania temperaturę 2°C, w ciemności, czyli zaistniały warunki sprzyjające wystąpieniu stymulacji wzrostu. Istotnie również w doświadczeniu Winogradowej [66] rośliny pszenicy poddane działaniu IAA w temperaturze +5°C miały nie tylko zwiększoną zawartość auksyn, ale wystąpiła u nich stymulacja wzrostu i obniżenie mrozoodporności. Z powyższych wyników autorka wysnuwa wniosek, że podwyższona zawartość auksyn wpływa ujemnie na mrozoodporność jedynie w warunkach sprzyjających procesom wzrostu.

Przeprowadzono badania mające na celu ustalenie czy występuje zależność między mrozoodpornością odmian i gatunków roślin a dynamiką zawartości w nich stymulatorów i inhibitorów wzrostu. U roślin nie hartowanych nie stwierdzono takiego związku [32, 39], można było go zaobserwować dopiero u zahartowanych roślin. W doświadczeniach Miszusty i wsp. [32] oraz Procenki i Kołoszy [36] hartowanie siewek pszenicy w temperaturze -3°C powodowało silniejsze obniżenie poziomu auksyn u mrozoodpornej odmiany Mironowska 808, aniżeli u średnio odpornej odmiany Bezostna 1. Porównując reakcję różnych gatunków roślin stwierdzono, że podczas drugiej fazy hartowania w warunkach laboratoryjnych i polowych zawartość auksyn malała najbardziej u żyta, słabiej u pszenicy, a u jęczmienia na ogół pozostawała bez zmian [35, 36, 39, 64]. Poziom inhibitorów wykazał odwrotne zmiany. Dzięki temu gdy u zahartowanych siewek żyta przeważały inhibitory, u pszenicy była równowaga obu grup regulatorów lub lekka przewaga inhibitorów, a u jęczmienia nadal dominowały stymulatory. Również u rzepaku odporne odmiany podczas hartowania silniej obniżały zawartość auksyn niż słabo odporne [32].

Na początku lat 70-tych opublikowano wyniki wieloletnich badań dynamiki aktywności regulatorów wzrostu u roślin pszenicy ozimej hartowanych zarówno w regulowanych warunkach laboratoryjnych jak i w warunkach polowych. Winogradowa [66] stwierdziła, że nie hartowane

rośliny mrozoodpornej odmiany pszenicy Ulianowka miały wyższy poziom auksyn i wyższy ich stosunek do inhibitorów aniżeli słabo odporna odmiana Kooperatorka. Podczas hartowania aktywność auksyn malała a aktywność inhibitorów zwiększała się silniej u Ulianowki tak, że po drugiej fazie hartowania odmiana ta wykazywała niższą zawartość auksyn i niższy stosunek stymulatorów do inhibitorów. Winogradowa uważa, że o mrozoodporności odmian decyduje nie bezwzględna aktywność regulatorów wzrostu, lecz jej zmiany przy hartowaniu.

W następnej publikacji Winogradowa [67] przedstawiła wyniki trzyletnich badań dynamiki zmian aktywności regulatorów wzrostu w węzłach krzewienia podczas zimowania odmian pszenicy ozimej — mrozoodpornej odmiany Ulianowka i słabiej odpornej Bezostna 1. W pierwszym roku badań przy końcu września u obu odmian obserwowano przewagę stymulatorów wzrostu nad inhibitorami. W połowie października, w warunkach sprzyjających hartowaniu u Ulianowki dominowały inhibitory, a u Bezostnej 1 stymulatory. Przy końcu tego miesiąca u obu odmian stwierdzono tylko ślady stymulatorów. W grudniu, przy stałych ujemnych temperaturach nastąpiło obniżenie aktywności inhibitorów, a przy końcu lutego zaniknęły one w pełni i rozpoczęło się ponowne zwiększanie aktywności stymulatorów; proces ten nastąpił później u Ulianowki niż u Bezostnej 1. W drugim roku badań przy łagodnej jesieni równowaga stymulatorów i inhibitorów przed zimą została osiągnięta ze znacznym opóźnieniem zwłaszcza u Bezostnej 1. Z powyższych badań Winogradowa wysunęła wniosek, że zawartość hormonów wzrostu i ich stosunki ulegają sezonowym zmianom — w okresie hartowania się roślin następuje inaktywacja stymulatorów i zwiększenie aktywności inhibitorów, przy czym proces ten u form mrozoodpornych zachodzi szybciej i wcześniej zostaje u nich osiągnięta przewaga inhibitorów.

Chusainowa i Polimbetowa [8, 9] niską mrozoodporność pszenicy odmiany Kazańska tłumaczą brakiem zahamowania wzrostu po pierwszej fazie hartowania i stosunkowo wysoką aktywnością auksyn nawet po drugiej fazie hartowania. Natomiast u mrozoodpornych mutantów uzyskanych z tej odmiany obserwuje się w jesieni ustanie procesów wzrostowych i całkowite zanikanie auksyn w węzłach krzewienia podczas drugiej fazy hartowania, przy czym pojawia się kilka nowych inhibitorów.

Również w pracy Czelcowej i Lebiediewej [13] prowadzonej przez pięć lat na dziewięciu odmianach pszenicy stwierdzono, że zawartość auksyn w liściach siewek zależała od warunków klimatycznych, przy czym auksyny wolne ulegały większym zmianom niż auksyny związane. U odmian pszenicy nie stwierdzono jednak prostej zależności między zawartością hormonów wzrostu a mrozoodpornością, pomimo stosowania tej samej metody badawczej co w pracach Winogradowej. Odmiany jare

i ozime słabo mrozoodporne w jesieni w wielu przypadkach zawierały więcej inhibitorów i mniej stymulatorów niż bardziej odporne. Podobne wyniki uzyskali również Rumanow i wsp. [46]. Za to formy mrozoodporne miały na ogół dłuższy spoczynek i na wiosnę później osiągały równowagę między stymulatorami i inhibitorami [13]. Z powyższych badań autorzy ci wysnuwają wniosek, że brak ścisłej korelacji między tempem wzrostu, a stosunkiem stymulatorów do inhibitorów oraz między mrozoodpornością roślin a aktywnością hormonów wzrostowych wskazuje na to, że nie są to jedyne mechanizmy decydujące o wzroście roślin i ich hartowaniu. W następnej pracy Czelcowa [14] stwierdziła, że mrozoodporna odmiana Ulianowka silniej hamuje wzrost i gromadzi więcej inhibitorów wzrostu niż słabo odporne odmiany, natomiast odmiana Lutescens 329 swoją wysoką mrozoodporność zawdzięcza słabszemu rozwojowi stożków wzrostu oraz korzystniejszym właściwościom fizyko-chemicznym protoplazmy.

O wiele mniej badań zostało poświęconych roli poziomu aktywności giberelin w kształtowaniu mrozoodporności roślin zielnych. Zawartość giberelin, podobnie jak auksyn, maleje w niskich, hartujących temperaturach. Zostało to zaobserwowane przez Rejowskiego [41] w początkowym okresie jaryzacji pszenicy w temperaturze 2°, Reida i wsp. [40] u roślin pszenicy odmiany Kharkov rosnącej przy 2°C, Waldmana i wsp. [60] u zahartowanych roślin odpornego na mróz gatunku lucerny.

Reid i wsp. [40] stosując różne warianty wegetacji roślin pszenicy odmiany Kharkov przy 2° i 20° stwierdzili, że zawartość giberelin dodatnio korelowała z tempem wzrostu roślin a ujemnie z ich mrozoodpornością. Podobną zależność opisuje Romanowa [44]. Waldman i wsp. [60] przy hartowaniu roślin lucerny obserwowali obniżenie aktywności giberelin u mrozoodpornej odmiany, podczas gdy u słabo odpornej odmiany aktywność nawet zwiększała się. Ponieważ stosowanie ABA w tych doświadczeniach zwiększało mrozoodporność, autorzy wysnuli wniosek, że wysoki stosunek ABA do GA zwiększa zdolność komórek do hartowania, a niski zmniejsza. Również Kacperska-Palacz [21] u siewek rzepaku pod wpływem promieni światła czerwonego uzyskała równoległość obniżenia poziomu endogennych substancji giberelinopodobnych i zwiększenia stopnia mrozoodporności.

Omówiony w niniejszej pracy przegląd literatury wskazuje na to, że mrozoodporne gatunki i odmiany roślin uprawnych są bardziej plastyczne, to znaczy mają zdolność do szybszego przestawienia procesów życiowych przy niskiej temperaturze, przejawiające się m. in. we wcześniejszym osiaganiu przewagi inhibitorów wzrostu nad stymulatorami co powoduje hamowanie procesów wzrostowych. Jednakże nie zawsze tempo wzrostu i dynamika aktywności hormonów wzrostu jest skorelowana z mrozood-

pornością form. Wskazuje to na złożoność zjawiska mrozoodporności roślin, w kształtowaniu której odgrywają rolę również inne cechy: morfologiczne, anatomiczne i fizjologiczne, m. in. tempo rozwoju stożków wzrostu, właściwości fizyko-chemiczne protoplazmy i jej błon, hydrofilność koloidów, przemiany kwasów nukleinowych. Zagadnienie roli kwasów nukleinowych w zjawisku odporności roślin na działanie niskich temperatur zostało omówione w następnej publikacji.

Znajomość cech warunkujących wysoką mrozoodporność roślin ma znaczenie nie tylko poznawcze, ale może być również wykorzystana w pracach hodowlanych przy uzyskiwaniu form roślin łączących w sobie różne przyczyny wysokiej i stałej mrozoodporności oraz nie reagujących obniżeniem odporności na zimowe okresy ociepleń.

LITERATURA

1. Alijew D.: Fizjoł. i Biochim. Kulturalnych Rast., 2, 524—526, 1970.
2. Artamonowa G., Fizjoł. Rastienij, 14, 364—365, 1967.
3. Awiłowa L., Mironenko S., Le Tchi Zon.: Citologija, 17, 1368—1371, 1975.
4. Bałdaży J.: [w:] Zimostojkost ozimych chlebow i mnogoletnich traw, Cz. I, 138—143, Naukowa Dumka, Kijów, 1976.
5. Bigłow T.: Izwestia AN SSSR, Ser. Biol., 3, 424—432, 1964.
6. Bolduc R., Cherry J., Blair B.: Plant Physiol., 45, 461—464, 1970.
7. Chirilei H.: Bul. Stiint. Acad. RPR, 7, 845—858, 1955.
8. Chusainowa G.: [w:] Woprosy powyszenija produktiwnosti ziernowych kultur, Irkutsk, 146—149, 1974.
9. Chusainowa G., Polimbetowa F.: [W:] Fizjologija ozimoi pszenicy na jugo-wostokie Kazachstana, 78—86, Nauka, Ałma-Ata, 1974.
10. Cox W., Levitt J.: Plant Physiol., 44, 923—928, 1969.
11. Czelcowa L.: Dokłady WAsChNIL, 12—14, 1969.
12. Czelcowa L., Lebiediewa N.: Fizjoł. Rastienij, 17, 717—725, 1970.
13. Czelcowa L., Lebiediewa N.: Fizjoł. Rastienij, 19, 1266—1273, 1972.
14. Czelcowa L., Lebiediewa N., Awestisowa L.: [w:] Metody i prijemy powyszenija zimostojkosti ozimych ziernowych kultur, 350—353, Kołos, Moskwa, 1975.
15. Dolnicki A., Zalaśiński J.: Postęp Nauk Roln., 2, 19—28, 1976.
16. Fedorow A.: Osobiennosti razwitija zimujuszczich rastienij, Izd-wo AN SSSR, 1959.
17. Fedorow A.: [w:] Osobiennosti razwitija mnogoletnich traw w swjazi s ich zimostojkosti. 178—183, Izd-wo Minist. S.-Ch. SSSR, Moskwa, 1960.
18. Fedorow A.: Żurn. Obszcz. Biol., 30, 743—750, 1969.
19. Girsan N., Buican D., Piron T.: Cercetari Agron. (Cluj), 10, 49—64, 1959.
20. Henkel P., Żiwuchina G.: Dokł. AN SSSR, 127, 220—223, 1959.
21. Kacperska-Palacz A.: Final raport a modification of winter hardiness of plants with growth retardants. Inst. Botan. Univ. Warsaw 1973.
22. Kimball S., Salisbury F.: Agron. J., 63, 871—874, 1971.

23. Kołosza O.: XII International Botan. Congress Abstracts, Nauka, 482, Leningrad, 1975.
24. Kumelowska I., Dolnicki A., Mazurkiewicz B.: Biul. Inst. Hod. i Aklim. Roślin, 1—2, 83—91, 1974.
25. Konowałow I., Lerman R., Michalewa E., Smetannikowa A.: Tr. Botan. In-ta AN SSSR, 4, 15, 68—83, 1962.
26. Lebediewa N.: S.-Ch. Bioł., 10, 32—37, 1975.
27. Leopold A., Plummer T.: Plant Physiol., 36, 5, 1961.
28. Levitt J.: Temperature (heat and cold resistance, frost hardening) [w:] Handbuch der Pflanzenphysiologie, Spring-Verlag Berlin-Göttingen-Heidelberg, t. II, 632—638, 1956.
29. Luyet B., Gehenio G.: Griobiology, 3, 351—353, 1967.
30. Mac Dowall F.: Canad. J. Bot., 52, 151—157, 1974.
31. Markowski A., Dolnicki A.: Roczn. Nauk Roln., 92-A-2, 215—238, 1966.
32. Myszustina P., Ostapluk F., Procenko D.: [w:] Rost i ustojcziwost rastienij, wyp. 2, 62—67, Naukowa Dumka, Kijów, 1966.
33. Nań Żuj-czzi, Li Czun-zun: Acta Bot. Sinica, 9, 2, 1969—176, 1960 (Ref. Żurn. 6 G 452, 1961).
34. Nikolov P., Salcheva G. Dokł. Akad. S.-Ch. Nauk w Bułgarii, 2, 3, 253—257, 1969 (Ref. Żurn. 9 G 115, 1969).
35. Ostapluk J., Bielecka J.: S.-Ch. Bioł., 3, 440—442, 1970.
36. Procenko D., Kołosza O.: Fizjologija zimostojkich sortow ozimych kultur, Izd-wo Kijowskiego Uniw. 1969.
37. Procenko D., Myszustina P., Ostapluk J.: [w:] Fizjologiczeski aktywnyje wieszczestwa i ich primienienije w rastieniewodstwie, Izd-wo Mintis, Wilno, 1965.
38. Procenko D., Szapowałow A.: [w:] Fizjologija sostojanija pokoja u rastienij, 55—73, Nauka, Moskwa, 1968.
39. Procenko D., Własiuk P., Kołosza O.: Zimostojkost ziarnowych kultur, Kołos, Moskwa, 1969.
40. Reid M., Pharis R., Roberts D.: Physiol. Plantarum, 30, 53—57, 1974.
41. Rejowski A.: Bull. Acad. Polon. Sci., Ser. Sci. Biol., 18, 421—424, 1970.
42. Robinson P., Wareing P., Thomas T.: Nature, 199, 875—882, 1963.
43. Rodczenko O.: Izwestia AN SSSR, Ser. Bioł., 571—578, 1958.
44. Romanowa L.: [w:] Metody ocenki ustojcziwosti rastienij k niebłagoprijatnym usłowjam srfedy, 277—287, Kołos, 1976 (Ref. Żurn. 3 G 261, 1977).
45. Ross H.: Planta, 56, 125—149, 1961.
46. Rumanow W., Udowenko G., Bykow O.: Tr. po Prikl. Botan. Genet. i Selekcii, 41, 315—323, 1969.
47. Szczerbak S., Pawluk N.: [w:] Metody i prijemy powyszenija zimostojkosti ozimych ziarnowych kultur, 155—156, Kołos, Moskwa, 1975.
48. Sławnyj A.: Zimostojkost niekotorych sortow pszenicy w swjazi s ich fizjologiczeskimi osobiennostiami. Autoreferat pracy kandydackiej, Kijów, 1971.
49. Sławnyj P., Musinienko N.: Fizjoł. i Biochim. Kulturnych Rast., 4, 68—73, 1972.
50. Tarczewski I.: Ucz. Zap. Kazansk. Un-ta, 115, 71, 1955.
51. Tiurina M.: [w:] Zimostojkost sielskochoz. kultur, 38—49, Izd-wo Minist. S.-Ch. SSSR, Moskwa, 1960.

52. Tomaszewski M.: Bull. Acad. Polon. Sci., Ser. Sci. Biol., 7, 1959.
53. Trunowa T.: Fizjoł. Rastienij, 15, 773—777, 1968.
54. Tumanow I.: Fizjologiczeskije osnovy zimostojkosti kulturnych rastienij, Sielchozgiz, 1940.
55. Tumanow I.: Tr. Inst. Fizjoł. Rastienij im. Timiriazewa AN SSSR, 5, 2, 88—118, 1947.
56. Tumanow I.: Botan. Žurn., 2, 291—294, 1948.
57. Tumanow I.: Fizjoł. Rastienij, 2, 283—292, 1955.
58. Tumanow I.: Fizjoł. Rastienij, 14, 520—539, 1967.
59. Tumanow I., Trunowa T.: Fizjoł. Rastienij, 5, 112—122, 1958.
60. Waldman M., Rikin A., Dovrat A., Richmond A.: J. Exp. Bot., 26, 95, 853—859, 1975.
61. Wałowicz J., Grif W.: Fizjoł. Rastienij, 21, 1258—1264, 1974.
62. Wasiliew I.: Dokłady AN SSSR, 24, 2, 1939.
63. Wasiliew I.: Zimostojkost rastienij, Izd-wo AN SSSR, 1955.
64. Własiuk P., Ostapluk J.: Fizjologiczni osobni zimostojkosti jaczmienu, Naukowa Dumka, Kijów, 1973.
65. Własiuk P., Procenko D., Gurilewa M.: Zimostojkost ozimój pszenicy na Ukrainie, Izd-wo Ukr. Akad. S.-Ch. Nauk, Kijów, 1959.
66. Winogradowa W.: Tr. po Prikl. Botan, Genet. i Selekcii, 43, 1, 18—32, 1970.
67. Winogradowa W.: Bull. Wses. In-ta Rastieniewodstwa, wyp. 24, 51—57, 1972.
68. Woblikowa T.: Fizjoł. Rastienij, 12, 76—84, 1965.