

ANATOL LISTOWSKI

O FOTOPERIODYCZNEJ REAKCJI ROŚLIN  
(POGLĄDY I ICH EWOLUCJA)

1. Długość, a ściślej mówiąc, stosunek dnia do nocy w ciągu doby należy do tych czynników, które w szerokiej skali modyfikują cechy fenotypu, jak i rozwój zarówno wegetatywny, jak i generatywny.

Wegetatywne morfozy fotoperiodyczne, mimo że wyraźne, nie były — o ile wiem — przedmiotem szczegółowych analiz i obserwacji, w przeciwieństwie do wpływu wywieranego na rozwój generatywny. Wpływ ten odkryty w latach dwudziestych przez Garnera i Allarda [2] okazał się na tyle interesujący, zarówno z teoretycznego, jak i rolniczego punktu widzenia, że analiza fizjologiczna i ekologiczna tych oddziaływań była i jest nadal głównym i wciąż intensywnym kierunkiem badań nad fotoperiodyzmem.

Poniższe uwagi ograniczam do ekologicznego aspektu fotoperiodycznej reakcji lub, inaczej mówiąc, do przyczyn różnic w reagowaniu roślin na informacyjny bodziec świetlny przy inicjacji generatywnej. Reakcje te wiążą się zarówno z pochodzeniem, jak i z siedliskiem życia roślin i mają niewątpliwie często charakter przystosowawczy [2].

Garner i Allard [2] odkrycia swego dokonali na soi — było to odkrycie raczej przypadkowe, lecz właściwie zinterpretowane. Rozszerzone na inne rośliny pozwoliło obu badaczom na opisanie trzech typów reakcji uznanych za podstawowe: długo-, krótko dniowej i neutralnej. W ciągu ostatnich kilkunastu lat opisano jeszcze kilka innych typów reakcji, jak steno- i fotoperiodyczna, gdy rośliny reagują szczególnie korzystnie na dzień średniej długości. Znalezione również biotypy reagujące korzystnie na dzień krótki lub długi, na które hamująco działa dzień średniej długości (reakcja ambifotoperiodyczna). Oba te typy reakcji znajdowano jedynie

---

Artykuł ten jest treścią wykładu wygłoszonego na IV Seminarium Fitoaktynometrii zorganizowanym przez doc. dr T. Górskiego kierownika Zakładu Agrometeorologii IUNG w dniach 8—9.IX.1977 r. w Puławach. Materiały Seminarium zostały powielone w stosunkowo jednak niewielkiej ilości egzemplarzy. Spotkania puławskie w dziedzinach problematyki związanej z wpływem światła, poświęcone są omawianiu zagadnień bardzo interesujących i jednocześnie aktualnych z rolniczego punktu widzenia. Uwagi zawarte w niniejszym artykule, wydaje się iż mogą być tym ciekawsze, iż prezentują obraz znacznie bardziej złożony od tego, który utrzymuje się wciąż jeszcze w podręcznikach i wielu wypowiedziach. Mało tego, mimo wielu prac, nie wydaje się, aby zagadnienia związane z ekologią fotoperiodyzmu były już na tyle poznane, aby można było je przedstawić w postaci zamkniętej teorii.

u roślin strefy podzwrotnikowej lub równikowej: są one poza tym rzadkie i Mathon (1975) uważa je za dewiacje typu krótkodniowego. Opisano również typ zmiennodniowy, tj. gdy optymalnym dla kwitnienia jest układ dni z początku krótkich, a potem długich lub też odwrotnie. W przeciwieństwie do dwóch poprzednich — można przypuszczać — że reakcje zmiennodniowe będą znacznie częstsze niż to dzisiaj wiemy. Szczególnie częsty, choć eksperymentalnie nie zawsze łatwy do wykazania, ten typ reakcji mógłby występować w naszych szerokościach geograficznych u roślin ozimych oraz u tych, które zaczynają rozwój jesienią, a kończą go wiosną.

Niewątpliwie przeważają trzy wymienione główne typy: długo- i krótkodniowy oraz neutralny. W pierwszym okresie gromadzenia obserwacji nad reakcją fotoperiodyczną roślin, oba typy reakcji, tzn. długo- i krótkodniowy traktowane były raczej jako wyłączające się nawzajem, jeśli chodzi o zakresy długości dnia im właściwe. Typ reakcji był uważany za cechę o charakterze jakościowym, nie podlegającym w większym stopniu wahaniom w zależności od interakcji długości dnia z natężeniem światła, jego składem spektralnym oraz temperaturą. Z drugiej strony sądzono, że podstawowy typ reakcji należy do gatunkowo stabilnych i nie podlega większej zmienności w zależności od biotypu i areału gatunku.

W doświadczeniach ocenę reakcji przeprowadza się jeszcze dzisiaj najczęściej w warunkach stałego stosunku dnia do nocy, o długości dnia zwykle 16 godzin jako wskaźnika i miernika reakcji długodniowej i 10—12 godzin dla krótkodniowej. Jeśli przy tym rośliny stoją w kamerach, to równocześnie są to warunki świetlne ustabilizowane w zakresie natężenia i składu spektralnego światła. Warunki te, jako różne od naturalnych, wymagają założenia, że zaobserwowana reakcja fotoperiodyczna będzie zgodna z tą, która występuje w warunkach naturalnych u danej rośliny. W przyrodzie jedynie na równiku i na dalekiej północy (przy bardzo krótkim sezonie wegetacyjnym) długość dnia jest  $\pm$  stała. W naszych szerokościach geograficznych jest ona zmienna, rosnąca od środka zimy do lata potem malejąca.

Już Went (1956) zauważył, że słuszniejszym byłoby przyjąć, iż rośliny reagują raczej na kierunek zmiany długości dnia niż na samą długość, lub ściślej rzecz ujmując, iż rośliny reagują na kierunek zmian długości dnia w szerokim przedziale, z wykluczeniem dnia bardzo krótkiego i bardzo długiego.

W naszych szerokościach geograficznych reakcja na długość dnia wiosną może mieć miejsce dopiero jeżeli temperatura przekracza pewne minimum umożliwiające wzrost. Dzień wówczas wydłuża się, ale naprawdę długi dzień panuje dopiero w pierwszej połowie lata. Etapy wrażliwości generatywno-indukcyjnej na fotoperiod występują we wcześniej-

szych fazach rozwojowych roślin, zaraz po ukończeniu etapu młodocianego, często bardzo krótkiego. Potem roślina już nie reaguje fotoperiodycznie, a więc nie reaguje wówczas, gdy dzień u nas jest rzeczywiście długi i jeszcze się wydłuża. Indukcja fotoperiodyczna u roślin wiosennych jarych (i chyba u ozimych, względnie częściowo u ozimych, jeśli przyjąć iż są one często zmiennodniowe) zachodzi więc w warunkach dnia wydłużającego się, ale o raczej średniej jeszcze długości.

Rośliny o tzw. jakościowym typie reakcji, z krytyczną długością nocy i dużą wrażliwością na przerwanie nocy światłem przedstawiają sobą raczej krańcowe warianty szeregu zmienności reakcji fotoperiodycznej, są więc stosunkowo rzadsze, mimo że eksperymentalnie — jeśli chodzi o analizę procesów indukcyjnych — najwartościowsze.

Większość roślin to biotypy o reakcji „ilościowej”, przyspieszające lub opóźniające kwitnienie w ramach bardzo szerokiej zmienności stosunku dnia do nocy, a więc o szerokiej skali przystosowawczej. Stąd wniosek, że w naszych szerokościach geograficznych stosunkowo szeroki będzie przedział długości dnia w którym oba typy, długo- i krótkodniowe, zakwitnąć będą nawet w podobnych warunkach w zbliżonym czasie i w jednakowej obfitości. I to nawet wówczas kiedy nie zakładamy interakcji ze składem spektralnym światła, jego natężeniem, czy temperaturą, co byłoby zresztą rzeczą niesłuszną i sztuczną. Za rośliny neutralne uważamy te gatunki, które w warunkach doświadczenia zakwitają w jednakowym czasie niezależnie od długości dnia. Przypuszczam, że w tej grupie związane są rośliny dwojakiego typu:

— po pierwsze, właściwe rośliny neutralne, a więc te, u których informacja indukująca kwitnienie, zmiana kierunku różnicowania w merystemie nie zależy od bodźca świetlnego, ale jest regulowana endogennie; stąd hipoteza wysunięta przeze mnie, że rośliny neutralne są ewolucyjnie późniejsze, jako bardziej autonomiczne,

— po drugie, szereg gatunków uznawanych za neutralne, będące w rzeczywistości długo- lub krótkodniowymi o bardzo słabej reakcji i szerokiej skali adaptacyjnej. Informacją jest tu bodziec świetlny percepowany przez fitochrom, ale przekaz informacji następuje przy bardzo szerokiej zmienności układów świetlnych. Fakt, że rośliny neutralne najczęstsze są na równiku, a więc tam, gdzie długość dnia nie ulega większym zmianom w ciągu roku, a z drugiej strony na dalekiej północy (Mathon 1975), gdzie w okresie bardzo krótkiego sezonu wegetacyjnego dzień jest ciągły lub prawie ciągły, świadczy o tym, że ten typ reakcji powstaje w warunkach, w których długość dnia nie jest czynnikiem selekcji w obrębie populacji gatunkowych.

2. Ilość obserwacji, mówiących o tym, że natężenie światła, skład spektralny oraz temperatura w interakcji ze zmiennością sezonową długości

dnia wywierają wpływ na reakcje fotoperiodyczną, znacznie wzrosła. Nieco więcej o tym wspomniałem na str 127—128 mojej książki o rozwoju roślin [7]. Jest rzeczą szczególnie interesującą, że przy zmianie natężenia światła może dochodzić do czegoś w rodzaju „inwersji” reakcji fotoperiodycznej. Tak wyraźnie krótkodniowe rośliny jak soja czy *Perilla*, przynajmniej niektóre biotypy, zakwitają na dniu nawet ciągłym, jeśli natężenie światła zostało znacznie obniżone. Jest to tym ciekawsze, że o ile indukcja fotoperiodyczna może zachodzić na świetle o bardzo niskiej intensywności, to na pewno przerwanie nocy krótkim błyskiem światła o bardzo niskim natężeniu u roślin „jakościowych” jak *Xanthium*, hamuje indukcję.

Zmiany składu spektralnego światła zachodzą sezonowo i w ciągu doby. Mamy interesujące obserwacje nad wpływem światła niebieskiego. Długodniowa, o silnej reakcji roślina jak *Sinapis* albo zakwita w 92% (jeśli 16 godzinna noc zostanie przerwana światłem niebieskim na dwie godziny w środku nocy), lub w 15% (jeśli przerwę dać na koniec nocy) i tylko w kilku procentach jeśli długość dnia ograniczyć do 8 godzin (Mohr).

Rozwijane obecnie hipotezy łączą różnice typologiczne między roślinami długo- i krótkodniowymi z dynamiką zmienności populacyjnej fitochromu, kontrolowaną przez światło w zakresie czerwieni i dalekiej czerwieni. Ekologiczną interpretacją odniesioną do naszych warunków jest hipoteza Górskiego [3]. Tłumaczy ona warianty reakcji fotoperiodycznej roślin zmianami w relacjach czerwień — daleka czerwień w naturalnym promieniowaniu.

Zagadnienia interakcji z temperaturą znalazły też interesujące podbudowy doświadczalne. Przykładem obserwacje Cumminga [1] nad zakwitaniem *Chenopodium rubrum*, chwastu kosmopolitycznego, spotykającego na przestrzeni od Kalifornii do Alaski. Według Mathon [10] *Chenopodia* wykazują krótkodniowe reakcje. Ze zbadanych [8] u nas 4 gatunków z 16 występujących w naszej florze (Szafer 1924, „Rośliny Polskie”), wszystkie cztery wykazały ilościową reakcję krótkodniową.

Analizowane przez Cummingsa biotypy rosły między 34° a 62° szerokości geograficznej. Badano ich reakcje w przedziale temperatur od 15° do 35°C i długości dnia od 2 do 24 godzin. Charakter reakcji był niewątpliwie termo-fotoperiodyczny. Reakcja KD u form południowych była bardzo wyraźna, a optimum fotoperiodyczne znajdowało się na dniu 8-godzinnym w temperaturze 15° i 10-godzinnym w temperaturze 30°. Dla biotypów północnych optima leżały przy 15°C na dniu 14-godzinnym, a przy 30° inicjacja była możliwa nawet na dniu ciągłym. Są to dane dla optimum szybkości zakwitania; tolerancja rozszerzała się u form północnych w stosunku do południowych.

Mamy też w literaturze szereg obserwacji porównawczych form górskich i nizinnych (m. in. Razumow [13] podaje szereg interesujących danych). Etiopia jest ważnym ośrodkiem zmienności roślin uprawnych i jednym z ośrodków zaliczonych przez Wawiłowa do centrów pochodzeniowych. Z tego ośrodka pochodzi szereg zarówno krótko- jak i długodniowych biotypów; te drugie przeważają. Według Razumowa ekotypy górskie (o ile mają reakcje długodniowe) charakteryzują się silniejszą reakcją od równoległych form nizinnych. Natomiast reakcje krótkodniowe w górach są słabsze (dobrze zbadaną rośliną jest tu proso). Mamy tu do czynienia z typem reakcji termo-fotoperiodycznej. Dłuższe chłody (i zaleganie śniegu w wyższych partiach gór) opóźniają wiosnę, skracają okres wegetacyjny. Istotniejsze jest tu jednak nie samo skrócenie okresu wegetacyjnego, lecz przesunięcie na okres późniejszy, bardziej długodniowy. Zwiększona reakcja u długodniowych, a osłabiona u krótkodniowych wyrażałaby selekcyjne zwiększenie właściwej tym warunkom reakcji przystawawczej.

W postaci czystej hipotezy (jak sądzę o pewnym stopniu prawdopodobieństwa), aczkolwiek wymagającej naturalnie sprawdzenia wysunąłbym przypuszczenie, że u ekologicznych typów heliofilnych w naszych warunkach reakcje fotoperiodyczne będą w swym natężeniu silniejsze niż u form sciofilnych. Skala przystosowawcza heliofilnych byłaby raczej węższa, a u ceniolubnych szersza, z „shiftem” w kierunku reakcji typu zbliżonego do neutralnej.

3. Kilka uwag co do stałości reakcji podstawowej w ramach gatunku. Większość danych mówiących o reakcji danej rośliny odnoszono do gatunku. Mimo, że analizowane biotypy były nieliczne na ogół sądzi się, że istnieje duża stałość reakcji gatunkowej.

Dzisiaj zagadnienie to ujmuje się nieco inaczej, choć niezupełnie jeszcze zgodnie. Junges [4] sądzi np. że typ reakcji właściwej danej roślinie wykazuje zgodność z warunkami miejsc pochodzenia z jednej, a reakcją dzikich przodków z drugiej strony. Jest to według Jungesa tym istotniejsze, jeśli chodzi o gatunki uprawne są one polimorficzne, o dużej liczbie odmian, które były i są przedmiotem intensywnej i w dalszym ciągu zwiększającej zmienności pracy hodowlanej. Mathon [10] słusznie, moim zdaniem zajmuje stanowisko bardziej elastyczne, podkreślając że biotypy wewnątrz gatunku mogą różnić się reakcją, a przede wszystkim stopniem natężenia reakcji. Zmienności podlegałyby przede wszystkim przedziały krytyczne (tam gdzie są) a również i optima. Przytoczone wyniki obserwacji nad *Chenopodium rubrum* byłyby tego ładnym przykładem. Chodzi tu o gatunek kosmopolityczny o ogromnym zasięgu. Szeroka skala preadaptacji genetycznej byłaby warunkiem możliwości rozszerzenia zasięgu, obejmowałaby więc również i reakcje fotoperiodyczne, przede wszystkim w zakresie skali i natężenia reakcji.

Preadaptacja genetyczna umożliwiłaby poprzez prace hodowlane wytwarzanie szeregu biotypów o innej niż wyjściowe formy reakcji i stąd dopasowane do innych niż dziki przodek warunków. Razumow [13] przytacza szereg przykładów dotyczących pszenicy. Proso, stara bardzo roślina uprawna, wykazuje też szeroką rozpiętość reakcji termo-fotoperiodycznych. Wyraziłbym przypuszczenie, że sprzężenie obu tych czynników, to jest temperatury i fotoperiodycznej reakcji umożliwia znaczne rozszerzenie zasięgu (byłby to przypadek prosa). Inna droga prowadzi przez zwiększenie stopnia neutralizacji fotoperiodycznej, czego przykładem może być kukurydza, pierwotnie i w części swego zasięgu uprawowego jeszcze krótkodniowa, u nas już prawie neutralna.

Garner i Allard swoją analizę reakcji fotoperiodycznych przeprowadzali na różnych gatunkach uprawnych oraz chwastach amerykańskich, niewiele tylko roślin dzikich włączając do swych doświadczeń. Prowadzone one były w warunkach stałego dnia o różnych długościach, a wynikiem badań było nie tylko wyróżnienie trzech głównych typów reakcji fotoperiodycznej, ale równocześnie wysunięcie teorii mówiącej o ścisłym związku między reakcją fotoperiodyczną danej rośliny a szerokością geograficzną. Niewątpliwie dość dużo obserwacji potwierdza to ogólne sformułowanie, szczególnie jeśli uwzględnić stosunki świetlne zależne od szerokości geograficznej, nie tylko w odniesieniu do długości dnia, ale i do interakcji z natężeniem i składem spektralnym, wreszcie z temperaturą w okresie indukcyjnym.

4. W latach sześćdziesiątych i następnych, dzięki rozszerzeniu obserwacji na znacznie większą liczbę gatunków i biotypów w obrębie gatunku, zaczęły się gromadzić wątpliwości a hipoteza (nie teoria) Garnera i Allarda („klasyczna” — jak ją nazywa Mathon) okazała się zbyt prosta i nie tłumacząca wielu zjawisk związanych z reakcją fotoperiodyczną roślin w warunkach naturalnych.

W roku 1957 Junges wysunął inną hipotezę, ściślej mówiąc dwa wnioski przez niego zgeneralizowane. A mianowicie:

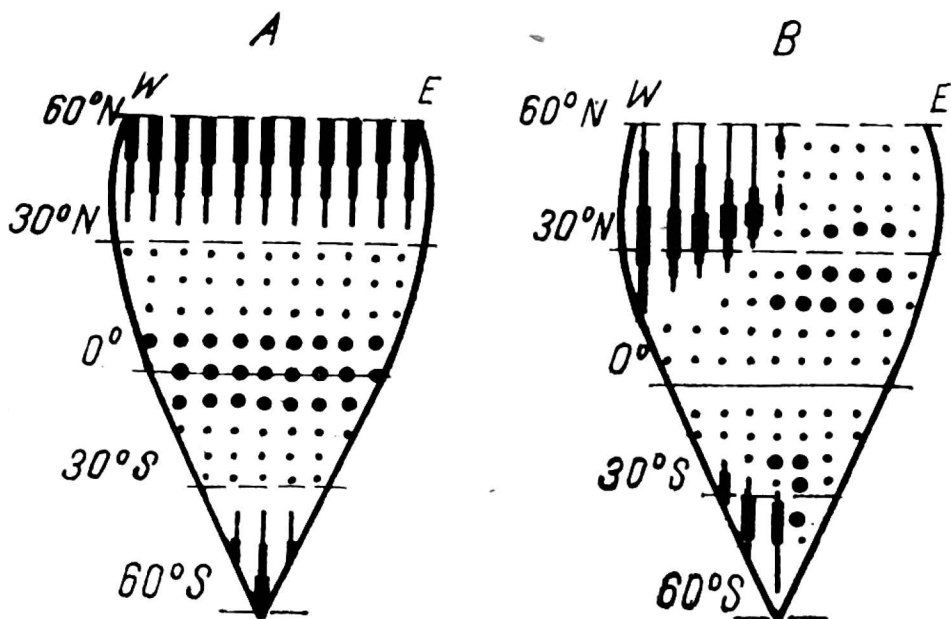
a) dla typu ekofotoperiodycznego rośliny decydujący jest ten kierunek zmienności długości dnia, który jest ekologicznie korzystny dla inicjacji generatywnej, a więc i dla kwitnienia. Tę tezę możnaby przyjąć jako rzeczywiście generalną, najbardziej ogólną. Słuszną zresztą z punktu widzenia dominujących dzisiaj poglądów na mechanizm ewolucyjnej zmienności, a więc preadaptacji genetycznej, umożliwiającej z kolei wyselekcjonowywanie się biotypów przystosowanych do różnych warunków;

b) druga teza Jungesa jest znacznie bardziej szczegółowa. Podstawowym czynnikiem selekcyjnym typ fotoperiodyczny byłaby ilość opadów i wilgotność w głównych sezonach „lata” i „zimy”. Gdy zimy są wilgotne a lato suche formują się rośliny długodniowe, zaś w klimacie mon-

sunowym — krótkodniowe. I tej tezie Junges nadaje formę zgeneralizowaną, a czynnikiem opadowym rolę wiodących.

Zarówno Mathon [10, 11], jak i Górski [3] skłonni są obie hipotezy — Garnera i Allarda oraz Jungesa — traktować w kategoriach albo — albo, a więc wzajemnie się wykluczających. Idealne „modele” prezentujące przestrzenny rozkład reakcji fotoperiodycznych według obu hipotez podają zarówno Junges, jak i Mathon (rys.).

Rys. Schematyczny rozkład typów reakcji fotoperiodycznej. A — hipoteza klasyczna (Garnera i Allarda), B — hipoteza Jungesa. Słupki pionowe — reakcje DD, punkty — reakcje KD. Grubość oznaczona proporcjonalna do stopnia przewagi określonego typu.



Przewodnim argumentem na rzecz hipotezy Jungesa było stwierdzenie, że we florze Bliskiego Wschodu występują niemal wyłącznie rośliny typu DD (współczynnik 0,9), natomiast na obszarach Dalekiego Wschodu liczne są biotypy KD mimo, że rejony te leżą na tej samej szerokości geograficznej. Różnią się one natomiast rocznym rozkładem opadów. Daleki Wschód ma klimat monsunowy, Bliski Wschód charakteryzują opady (często niewielkie) zimowe. Stąd według Jungesa formowanie się roślin o typie DD na Bliskim, KD na Dalekim Wschodzie.

Junges oparł swe wnioski głównie na danych uzyskanych dla roślin uprawnych, niemniej można uznać, iż jego wnioski dla określonych układów tłumaczą właściwie relacje typów fotoperiodycznych, przede wszystkim dla Bliskiego Wschodu. Rozszerzone ujęcie, oparte o szeroką analizę materiałów florystycznych z literatury, zawdzięczać należy Mathonowi i jego współpracownikom, przede wszystkim Germaneau i Luciani (1975, 1976). Kto chciałby zapoznać się szerzej z wynikami i dyskusją, powinien sięgać do prac oryginalnych wymienionych autorów, tutaj ograniczam się do podania najbardziej istotnych wniosków.

Jeśli wnioski odnieść do roślin o których można sądzić że są endemitami, a w każdym razie stałym składnikiem miejscowej flory, to w rejonie śródziemnomorskim udział roślin KD spada do zera, ponad 90% to

rośliny DD. Na Dalekim Wschodzie — w rejonach o tej samej szerokości geograficznej — udział roślin DD wynosi ca 50<sup>0</sup>/<sub>0</sub>, a KD ca 40<sup>0</sup>/<sub>0</sub>.

Jeżeli stosunki na Bliskim Wschodzie i w rejonie śródziemnomorskim układają się dobrze w ramach hipotezy Jungesa, to sytuacja na Dalekim Wschodzie wymaga dodatkowych ujęć. Przedwczesne uogólnienie Jungesa wynikało stąd, że brał on pod uwagę rośliny uprawne, a te miały najczęściej reakcje KD. Wytłumaczenia tej różnicy między wschodnią i zachodnią strefą można szukać w istnieniu bariery na zachodzie jaką jest Sahara, bariery będącej tamą dla migracji roślin z południa. Tej bariery na Dalekim Wschodzie nie ma.

Bariera saharyjska nie istnieje (w skali ewolucyjnej) zbyt dawno, wcześniejsi przybysze (a chyba byli), o ile nie wymarli utrzymali się przy przesunięciu reakcji na stronę DD w ramach preadaptacji genetycznej. W myśl wypowiedzianej poprzednio hipotezy dla fotoperiodycznych reakcji ilościowych, a tych jest przecież wyraźna większość, istnieje wspólna strefa długości dnia, niezależnie od typu reakcji podstawowej. Zacieranie się typu reakcji KD jest tu więc możliwe szczególnie przy istnieniu silnej presji selekcyjnej, jaką są opady. Susze są jak wiadomo szczególnie silnie działającym czynnikiem selekcyjnym reakcje przystosowawcze. Bariery tej nie było na Dalekim Wschodzie, stąd nie było tamy dla migracji i udziału roślin o typie KD i neutralnych we florze dzikiej.

Jeśli podejść statycznie, odnosząc obliczenia do szerokości geograficznej niezależnie od układów opadowych, to [10] liczba roślin o reakcji DD (przypuszczalnie niedużej, ilościowej) w strefie równika nie przekracza 0,3, a w podzwrotnikowej 0,4, zaś o reakcji naturalnej odpowiednio 0,5 i 0,3. Obecność roślin o typie DD na równiku i w strefie podzwrotnikowej może być wynikiem migracji; poza tym typ DD może przypadać na podstrefy pustynne o suszy letniej. Wysoki procent roślin KD i neutralnych w tych strefach pasuje do obu teorii.

W szeroko ujętej strefie umiarkowanej, od rejonu śródziemnomorskiego do środkowej RFSRR, w krajach bałtyckich i na Ukrainie dominują rośliny DD. Mathon na podstawie danych z literatury [10] podaje rozkład reakcji fotoperiodycznej dla Polski i krajów sąsiednich oraz Francji (tab.).

Zestawienie to może mieć wartość jedynie orientacyjną chyba z racji niejednakowej reprezentatywności i może jeszcze innych przyczyn metodycznych. Nieduże przesunięcia na rzecz zwiększenia stosunku DD do KD we Francji, przemawiałoby według Mathona za przesunięciem strefy francuskiej w kierunku rejonu śródziemnomorskiego, z jego absolutną dominacją DD (o ile nie wynika to z niereprezentatywności próbek).

Całą strefę europejską, obejmującą większość zachodniej i środkowo-



Tabela

## Rozkład reakcji fotoperiodycznej [wg. 10]

Reakcja	KD	Neutralna	DD
RFSRR (środkowa część)	15	37	74
Czechosłowacja	13	35	70
Polska	12	32	64
Francja	10	32	73

-wschodniej Europy, cechuje rozrzut reakcji fotoperiodycznej, o wyższym jednak udziale we florze typu DD niż to stwierdzono na Dalekim Wschodzie. Nie ma u nas klimatu zbliżonego do monsunowego ani do śródziemnomorskiego. Część lata miewa większe opady, wczesne lato okresy posuszne. Wiosną wilgotność jest najczęściej zbliżona do optymalnej — tj. w okresie, w którym reakcje fotoperiodyczne są najsilniejsze. Zima jest ze względu na temperatury okresem anabiozy. Zróżnicowanie fotoperiodyczne, zarówno jeśli chodzi o typ reakcji, jak i natężenie jest tu duże. Częściowo przyczyną mogą być migracje z południa. Poza tym rejon ten ma dość duże, szczególnie w części zachodniej, zróżnicowanie pionowe (góry). Niemniej obok czynnika geograficznego i wspomnianych modyfikatorów należałoby tu — wobec niemożności zastosowania hipotezy Jungesa — szukać jeszcze innych przyczyn różnicujących reakcje fotoperiodyczne, zarówno w typie jak i w natężeniu. Chciałbym zwrócić szczególną uwagę na propozycje Górskiego [3], które moim zdaniem są trzecią i interesującą hipotezą wyjaśniającą reakcje fotoperiodyczne w warunkach zbliżonych do u nas panujących. Rozważania autora można znaleźć w publikacji pt. „Fotomorfo-genetyczne przystosowanie roślin do warunków wilgotnościowych”. Tytuł jest moim zdaniem nieco mylący, gdyż głównym akcentem hipotezy jest występująca zmienność stosunku dalekiej czerwieni do czerwieni w naturalnym promieniowaniu, która to zmienność miałaby silny wpływ kształtujący reakcje fotoperiodyczne.

Długość fali o zakresie 640—680 nm obejmuje strefę absorpcji fitochromu w formie  $P_R$ , a 700—740 nm strefę absorpcji  $P_{FR}$ . W tym drugim zakresie mieści się pasmo absorpcyjne pary wodnej, powodujące cykliczną zmienność dopływu energii promienistej. Na rysunku 3 wymienionej pracy podana jest zmierzona przez autora zależność promieniowania bezpośredniego przy wysokości słońca  $10^\circ$  od prężności pary wodnej dla obu zakresów. Nie ma tej zależności w przedziale 630—700 nm, jest powyżej 700 nm. Stosunek dalekiej czerwieni (FR) do czerwieni (R) maleje wraz z zawartością pary wodnej w atmosferze; stosunek ten jest wyższy w chłodnej porze roku niezależnie od opadów. W umiarkowanych szerokościach geograficznych mniejszy jest w rejonach klimatycznych

o maksimum opadów w lecie, większy w rejonach z zimowym maksimum opadów. Wzrasta wraz z szerokością geograficzną oraz — bardzo silnie — z wysokością. Dalej autor wskazuje na rolę długich zmierzchów. Otóż zmierzch w większych szerokościach geograficznych trwa dłużej, co może oznaczać dłuższe oddziaływanie wysokiego stosunku FR do R, a więc i większy wpływ na formowanie się reakcji typu długodniowego, jako że wysoki stosunek FR do R w naturalnym środowisku koreluje się z długodniową reakcją fotoperiodyczną, niski stosunek z krótkodniową. Reakcje naturalne powstawałyby w środowisku dostatecznie wilgotnym w ciągu całego okresu wegetacyjnego, zaś reakcje zmienno-dniowe przy dużych amplitudach rocznych stosunku FR do R.

Swoją hipotezę autor rozpatruje na czterech przykładach klimatu: suchego lata, monsunowego, górskiego i umiarkowanego (Puławy). Hipoteza Górskiego jest szersza w zastosowaniu; hipoteza Jungesa mieści się w niej jako wypadek bardziej skrajny. Wydaje się, że hipoteza Górskiego szczególnie dobrze pasuje do układów naszego klimatu umiarkowanego, a więc warunków istniejących na dużych przestrzeniach Eurazji i Ameryki Północnej.

Jeśli gradient zmienności szerokości geograficznej ma wpływ (a wywiera ten wpływ) na formowanie się reakcji fotoperiodycznych, to wywiera nie per se ale poprzez sezonową zmienność układów świetlnych: natężenia, składu spektralnego i długości dnia i to w ramach ich interakcji plus zmienność sezonowa temperatur i stosunków wilgotnościowych oraz ogólne interakcje w ramach tego, co stanowi środowisko życia rośliny.

Wpływ ten jest więc wielostopniowy i złożony, a więc wieloczynnikowy; sądzę, że nie może być w sposób generalny uzależniony od zmienności jednego czynnika, z wyjątkiem może wypadków skrajnych, gdy dany czynnik wyraźnie dominuje — co jest możliwe raczej w wąskich rejonach.

Stąd — jak sądzę — żadna z trzech hipotez nie może być ujmowana w ramach poglądu alternatywnego, ale wszystkie trzy mogą być — i dobrze aby były — wpasowane w tłumaczenie zagadnienia typologii fotoperiodycznej, zagadnienia jak można sądzić, a co starałem się przedstawić, złożonego, wyjaśnianego, ale jeszcze nie wyjaśnionego.

Dodajmy jeszcze: w ujęciu historyczno-ewolucyjnym wymienione czynniki selekcionują populacje gatunkowe w ich preadaptacjach genetycznych. Wśród nich były na pewno takie, które w danych warunkach będąc neutralne, w innych zyskiwały na znaczeniu, umożliwiały migracje rozszerzając zmienność wewnątrz gatunku w zakresie reakcji fotoperiodycznej, zarówno jeśli chodziło o skalę jak i natężenie tej reakcji w tym czy innym przedziale stosunku dnia do nocy.

## LITERATURA

1. Cumming B.T.: Photoperiodic response in the genus *Chenopodium* as related to geographical distribution. *Plant Physiol.* V. 36 Suppl, 1961.
2. Garner W.W., H.A. Allard: Flowering and fruiting of plants as controlled by the length of the day. a) U.S. Yearbook of the Dep. of Agricult. b) *J. Agric. Res.*, 1920.
3. Górski T.: Fotomorfogenetyczne przystosowanie roślin do warunków wilgotnościowych. Puławy, IUNG, 1973.
4. Junges W.: Die jährliche Niederschlagsverteilung als entscheidender Faktor der photoperiodischen Anpassung der Pflanzen. *Die Gartenbauwissenschaft*, Bd. 22, 527, 1957.
5. Junges W.: Die geographische Verteilung der photoperiodischen Reaktionstypen und ihr Ursprung. *Biol. Rundschau*. Bd. 8, 231, 1970.
6. Listowski A.: Observations on the interaction between external conditions and development of some perennial plants. *Proc. Symp. Praha — Nitra*, 1964.
7. Listowski A.: O rozwoju roślin. PWRiL, 1970.
8. Listowski A., A. Jeśmianowicz, M. Iwanejko: Effects of varying photoperiodic conditions on the development of several species of *Chenopodium*. *Acta Soc. Bot. Pol.*, V. XL, No. 1, 21, 1971.
9. Luciani F., L. Germaneau, C.C. Mathon: Daylengths reactions of herbaceous and suffrutescent wild phanerogams in mediterranean latitudes. *Congres Inter. de Photobiologie*, Rome, 1976.
10. Mathon C.C.: Photoperiodisme des phanerogams en Russie moyenne. *Bull. de la Soc. Bot., de France*, V. 122, 359, 1975.
11. Mathon C.C.: Ecology and Development and Phytogeography. *Soviet Far East Problems, Day Lengths Reactions of Plants in Eurasiatic Temperate Zone*. *Proc. Intern. Botan. Congress. Leningrad 1975*) Sect. 7, 1975.
12. Mathon C.C., F. Luciani—Gresta: Contribution preliminaire a l'etude experimentale de l'ecologie du development des Phanerogames de l'Extreme-Orient tempere. *Bull. de la Soc. Bot. de France*, V. 122, 305, 1975.
13. Razumow A.: Środowisko a właściwości rozwoju roślin (tłum. polskie) Warszawa PWRiL, 1955.