

MARIA BIELIŃSKA-CZARNECKA
Instytut Ziemniaka, Oddział Naukowo-Badawczy w Jadwisinie

FIZJOLOGIA TUBERYZACJI

Szereg gatunków roślin, jak wiadomo również uprawnych, wytwarza bulwy, jako organ służący do rozmnażania i odkładania zasobów pokarmowych (głównie cukrowców). Odnośnie mechanizmu fizjologicznego tego procesu od początku XX wieku kolejno zyskiwały uznanie różne teorie.

Najstarszą z nich była postawiona przez Bernarda (1901, 1902) hipoteza tzw. symbiotyczna, wg której powstawanie bulw było wynikiem mikoryzy. Znajdowała ona zwolenników w ciągu trzydziestu kilku lat. Jakkolwiek przy obecnym stanie wiedzy trudno byłoby uznać mikoryzę za przyczynę powstawania bulw, symbioza tego rodzaju jest możliwa, a substancje wydzielane przez mikroorganizmy mogą działać stymulująco na rozwój bulw.

Następnie zwrócono uwagę na wzrost ciśnienia osmotycznego w części wierzchołkowej stolonów w wyniku zwiększonego stężenia cukrowców (Wellensiek 1929, Magrou 1938, 1939, Molliard 1939, Slater 1963, Lawrence i Barker 1963). Werner sądził, że nie tylko odgrywa rolę samo stężenie cukrów, co stosunek cukrowców do azotu. Jednocześnie pierwszy zwrócił uwagę na wpływ warunków środowiska na zmiany tego stosunku, a przez to wywoływanie tuberyzacji (1940).

Na rolę warunków klimatycznych w tym procesie uprzednio już wskazywali Garner i Allard (1923). Wyniki dalszych doświadczeń uwypukliły znaczenie warunków środowiska dla przebiegu tuberyzacji. W ich świetle ciśnienie osmotyczne czy też stosunek ilościowy pomiędzy metabolitami byłyby rezultatem a nie przyczyną indukcji tuberyzacji. Wg Kopetza (1937) w doświadczeniach z ziemniakami, Hammera i Longa (1939) w doświadczeniach z topinamburem, czynnikiem indukującym jest długa noc (krótki dzień). Esachi (1961) stwierdził również u *Begonia evansiana*, że krótki dzień stymuluje tuberyzację. Zwrócił jednocześnie uwagę na znaczenie różnego rodzaju światła i pory jego zastosowania (1963). Bliska podczerwień, zastosowana bezpośrednio przed okresem ciemności lub na jego początku, hamowała reakcję roślin na działanie krótkiego dnia. Jeszcze silniejsze działanie hamujące wywierało światło czerwone. Purohit (1970) w doświadczeniu z sadzonkami mieszańca *Solanum tuberosum* stwierdził,

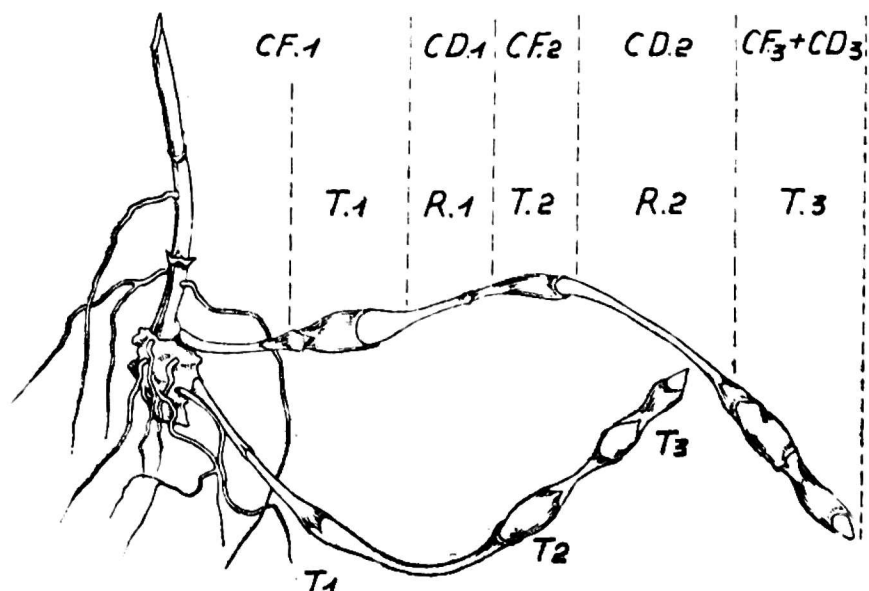
że zastosowanie krótkiego dnia indukowało tuberyzację; długość dnia w dalszym ciągu doświadczenia nie odgrywała przy tym już większej roli. Driver i Hawkes (wg Courduroux — 1967) wyróżniali u ziemniaka odmiany dnia krótkiego, długiego i obojętne. Kopetz i Steineck (1954, 1956, 1958) byli jednak zdania, że dla wszystkich odmian istnieje „krytyczna” długość dnia, powyżej której tuberyzacja nie zachodzi, jakkolwiek „długość krytyczna” może w niektórych przypadkach dochodzić do 18 godzin. Na ogół dzikie odmiany ziemniaka jak np. *Solanum demissum*, *S. andigena* wymagają do zawiązywania bulw krótkiego dnia (Scheumann i Guttenberg 1959, Alvey 1963).

Gregory (1956, 1965), Chapman (1958) zwrócili uwagę na duże znaczenie niższych temperatur nocy dla indukcji tuberyzacji. Slater (1968) uzyskał przyspieszenie tuberyzacji, stosując dla odmiany ziemniaka Arran Pilot obniżenie temperatury nocy (9-godzinnej) do 12°C. Największy efekt miało przy tym obniżenie temperatury całej rośliny; zbliżone wyniki dało także obniżenie temperatury części nadziemnej rośliny. Natomiast obniżenie temperatury części podziemnej spowodowało jedynie niewielkie przyspieszenie tuberyzacji w stosunku do roślin kontrolnych pozostających w stałej temperaturze dnia i nocy (25°C). Krug wykazał (1957, 1960), że krytyczna długość dnia w dużym stopniu zależy od temperatury nocy. Korzystny wpływ krótkich dni w wielu doświadczeniach ulegał zatarciu na skutek wysokiej temperatury nocy (Pohjakallio 1953, Wassink i Stoltwijk 1953). Esachi i współp. (1964 a i b) stwierdzili u *Begonia evansiana*, że optimum temperatury nocy (wynoszące w warunkach krótkiego dnia 23°C) ulegało znacznym zmianom w zależności od długości dnia i temperatury dziennej. Ponadto wyróżniali oni w ciągu nocy dwa okresy szczególnej wrażliwości roślin na temperaturę: jeden na początku okresu ciemności, drugi później, w czasie zależnym od długości dnia. Przy tym działanie obniżonej temperatury ujawniało się w obu okresach wrażliwości, natomiast działanie wyższej temperatury jedynie w drugim okresie. Autorzy otrzymali również tuberyzację u *Begonia evansiana* w warunkach długiego dnia stosując obniżoną okresowo temperaturę dzienną (9—13°C). Szczególnie efektywne okazało się obniżenie temperatury pod koniec dnia, przed okresem ciemności.

Bodlaender (1960, 1963) na podstawie doświadczeń z ziemniakami uważał, że fotoperiod wpływa jedynie na rozwój wegetatywny i tworzenie się stolonów (w tym przypadku korzystny długi dzień), natomiast tuberyzacja jest determinowana obniżoną temperaturą nocy. Podobnie sądzili Burt (1964, 1965) i Went (1959). Courduroux (1959) otrzymał zawiązywanie bulw u powszechnie na zachodzie uprawianej odmiany Bintje, stosując jedynie obniżoną temperaturę nocy (w warunkach francuskich 14°C), bez względu na długość dnia. Ogólnie można przyjąć, że opty-

malnymi warunkami dla tworzenia bulw są: stosunkowo niska temperatura nocy i krótki dzień. Przypuszczalnie w zależności od warunków otoczenia i rośliny jeden lub drugi czynnik odgrywa zasadniczą rolę.

W ciągu dość długiego okresu w życiu rośliny tuberyzacja jest zjawiskiem odwracalnym, zależnym od warunków środowiska. Courduroux (1967), stosował w doświadczeniu z topinamburem w ciągu sześciu i pół miesiąca na przemian warunki sprzyjające i nie sprzyjające tuberyzacji. Zaobserwował on, że w ciągu pierwszych pięciu miesięcy u roślin występowały na przemian okresy tworzenia się bulw i ponownego wzrostu stolonów (rys.). Po upływie jednak tego czasu warunki nie sprzyjające tuberyzacji nie powodowały powtórnego wzrostu stolonów, tuberyzacja stała się nieodwracalna. Przy dostatecznie długim okresie rozwoju roślin tuberyzacja występowała bez względu na warunki otoczenia. Zbiegało się to z momentem zwolnienia lub zahamowania rozwoju wegetatywnego części nadziemnej, często objawami starzenia się, jak żółknięcie i zasychanie pierwszych liści. Okres ten poprzedzał zamieranie części nadziemnej. Tuberyzacja zatem byłaby etapem ontogenezy genetycznie uwarunkowanym, który może zachodzić w bardzo szerokim przedziale warunków środowiska. W ramach tego przedziału mogą być jednak układy bardziej lub mniej sprzyjające inicjacji, czyli bardziej lub mniej induktywne. Oczywiście, możliwe jest zaistnienie takiego układu warunków środowiska, w którym proces tuberyzacji zostanie całkowicie zahamowany.



Rys. Wpływ warunków środowiska na rozwój bulw u topinamburu (wg Courduroux 1967)

CF_{1,2,3} – okresy warunków indukujących tuberyzację

CD_{1,2,3} – okresy warunków nie sprzyjających tuberyzacji

T_{1,2,3} – tuberyzacja

R_{1,2} – ponowny wzrost stolonów

Obok czynników termo- i fotoperiodycznych wyraźny wpływ na tworzenie się bulw wywiera bulwa mateczna (Claver 1951, Montaldi i Claver 1963, Madec 1958, Madec i Perennec 1959, 1962). Wpływ bulwy matecznej jest tym silniejszy, im w większym stopniu przeszła ona tzw. „inkubację”, czyli osiągnęła określoną dojrzałość w korzystnych warunkach przechowywania. Warunki sprzyjające starzeniu się bulwy, jak np. wyższa temperatura, wpływają korzystnie na jej „inkubację” *. Warunki przechowywania mogą przyspieszać lub opóźniać dojrzałość bulw matecznych do reprodukcji, która jednak zawsze następuje po dostatecznie długim okresie czasu (Madec 1958, Courdouroux 1967). Oczywiście i w tym przypadku „zawsze” dotyczy szerokiego przedziału warunków, w ramach którego dojrzałość ta zostaje osiągnięta. Rośliny wyrosłe z takich wystarczająco silnie „zainkubowanych” bulw matecznych tuberyzują w krótkim czasie, niezależnie od mniej lub bardziej sprzyjających warunków otoczenia. Dojrzałość fizjologiczna bulw matecznych zależy również od przebiegu warunków klimatycznych w okresie wegetacji (zwłaszcza od temperatur pod koniec tego okresu), a także od ewentualnego podkiełkowania bulw przed sadzeniem. Bulwy mateczne fizjologicznie starsze szybciej tuberyzują, a bulwy przez nie wytworzone wcześniej osiągają dojrzałość (Krijthe 1962, Toosey 1963, Iritani 1968).

Wszystkie powyższe doświadczenia prowadzą do wniosku, że w warunkach sprzyjających powstaje zarówno w liściach, jak i w bulwach matecznych „bodziec tuberyzujący” natury hormonalnej. Świadczą o tym wyniki Gregory (1965) i Chapmana (1958), którzy uzyskali wiązanie bulw u roślin nieindukowanych przez szczepienie na nich części roślin indukowanych. Madec spowodował przyspieszenie tuberyzacji przez szczepienie oczek z bulw nieinkubowanych na bulwach inkubowanych (1958). W późniejszych doświadczeniach Madec (1961, 1963) otrzymał tuberyzację sadzonek ziemniaka przez wstrzykiwanie im surowego wyciągu z roślin indukowanych.

Dalsze doświadczenia wykazały niespecyficzność bodźca hormonalnego powodującego tuberyzację. Nitsch (1965) spowodował wytworzenie się bulw u topinamburu (*Helianthus tuberosus*) rosnącego w warunkach nieindukowanych przez wszczepienie roślinom łądyg pokrewnego, nie tworzącego bulw gatunku *Helianthus annuus* (słonecznika) rosnącego w wa-

* W warunkach klimatycznych Polski termin wysadzania ziemniaków jest nie tyle uwarunkowany osiągnięciem w czasie przechowywania odpowiedniego stopnia dojrzałości bulw matecznych, co możliwością wczesnego wysadzania ich wiosną. Bulwy mateczne z konieczności przechowywane są u nas bardzo długo, dlatego korzystniejsze jest przechowywanie w niższych temperaturach, zwłaszcza odmian wczesnych.

runkach sprzyjających tuberyzacji u gatunków zawiązujących bulwy. Courduroux (1967) przeprowadził doświadczenia z dwoma typami roślin topinamburu: jednym, dla którego decydującym czynnikiem do wytworzenia bulw była obniżona temperatura nocy i drugim — wymagającym długiego dnia do indukowania tuberyzacji. Uzyskał tuberyzację roślin nieindukowanych przez szczepienie z roślinami indukowanymi obydwu typów, przy czym indukcja każdego z nich została przeprowadzona w sposób dla niego właściwy. O ile zatem warunki klimatyczne powodujące tuberyzację są dla różnych roślin odmienne, specyficzne dla danej grupy roślin, o tyle bodziec hormonalny, wytwarzany pod ich wpływem jest niespecyficzny.

Nie należy również spodziewać się, że bodziec bulwotwórczy stanowi jedną substancję. Obecnie przeważa pogląd, że tuberyzacja jest wynikiem antagonizmu czy raczej równowagi fizjologicznej pomiędzy działaniem różnych regulatorów wzrostu, stymulatorów i inhibitorów (Okazawa 1960, Okazawa i Chapman 1962, Madec 1962, 1963, Booth 1963, Tizio 1964 b, Courduroux 1967 i inni).

Ponieważ tworzenie się bulw (grubienie końców stolonów) związane jest z fazą, w której ma miejsce zatrzymanie wzrostu stolonów na długość a jednocześnie zwolnienie tempa rozwoju części nadziemnej, starano się uzyskać ten efekt w warunkach kontrolowanych przez wprowadzenie do roślin różnego rodzaju inhibitorów lub retardantów. Bardzo ładnym tego przykładem są doświadczenia *in vitro* przeprowadzone z nieindukowanymi pędami otrzymanymi z oczek topinamburu (Courduroux 1967). Zastosowano cztery rodzaje inhibitorów: 1) zahamowanie wzrostu poprzez wzrost ciśnienia osmotycznego za pomocą zwiększenia stężenia cukrów w pożywce (stosowano różne stężenia sacharozy, zastąpionej w niektórych kombinacjach w większej części przez nieprzyswajalny dla roślin mannitol), 2) zahamowanie wzrostu przez dodanie auksyn (kwasu naftylooctowego), 3) przez dodatek retardanta AMO 1618, jako antagonisty biosyntezy giberelin* (Geissman et al 1966, Graebe 1968), 4) dodanie naturalnego inhibitora, wyciągu ze śpiących oczek kasztana jadalnego, zawierającego inhibitor β . Przy zastosowaniu wszystkich czterech sposobów inhibicji,

* W szeregu doświadczeń zostało stwierdzone, że gibereliny skracają okres spoczynku oczek i przyspieszają kiełkowanie (Rappaport, Lippert, Timm, Smith i współp. 1957, 1960, 1962, 1968, Lagarde 1959, Madec i Perennec 1969, Bruinsma 1967, stwierdziła to również Roztropowicz w doświadczeniach prowadzonych w ciągu ostatnich pięciu lat na kilkunastu odmianach ziemniaków w Jadwisinie). Gibereliny wstrzymują natomiast tuberyzację i ewentualnie powodują wznowienie wzrostu (Humphries 1958, Lippert, Rappaport, Timm 1958, Okazawa 1959, Booth 1959, Krug i Fischnich 1959, Claver 1960, Razumov 1960, Madec i Perennec 1962, Choudhuri i Ghose 1963, Tizio 1964 a i inni).

otrzymano w optymalnym przedziale stężeń zahamowanie wzrostu eksplantatów i tuberyzację. Pozytywne wyniki uzyskano również stosując mieszaninę dwóch różnych środków inhibujących w stężeniach oddzielnie nieskutecznych: występował wówczas efekt sumowania się obu oddziaływań. Stężenia zbyt wysokie hamowały zarówno przyrosty na długość, jak i tuberyzację. Otrzymane we wszystkich tych kombinacjach bulwki pozostały jednak niewielkie i nie rozrastały się dalej. Założono następnie doświadczenie z dodawaniem do pożywek: a) zateżonego surowego ekstraktu wodnego z bulw spoczynkowych i niespoczynkowych topinamburu (autoklawowanego w temperaturze 120°C w ciągu 20 min.), b) stosunkowo niskich stężeń tego ekstraktu + niezbyt wysokie stężenia inhibitorów, c) kinetyny + niezbyt wysokie stężenia inhibitorów, d) kinetyny samej lub z dodatkiem ekstraktu z bulw topinamburu. W trzech pierwszych kombinacjach uzyskano szybki i dobry rozwój bulw, natomiast kinetyna sama nie powodowała tuberyzacji, a dodana do ekstraktu z bulw topinamburu nie zwiększała jego działania tuberyzującego (fot. 1). Jest godne uwagi, że tworzenie się bulw było stymulowane zarówno przez wyciąg z bulw spo-



Fot. 1

czynkowych jak niespoczynkowych. Wyniki tych doświadczeń wskazywałyby na obecność bodźca stymulującego rozrastanie się bulw (przypuszczalnie kinetynopodobnego) w bulwach zarówno spoczynkowych jak i niespoczynkowych. Ujawnienie się działania tego bodźca jest możliwe dopiero przy zahamowaniu wzrostu na długość, bez względu na to, czym zahamowanie



Fot. 2

to jest spowodowane. W ostatnich z omawianych doświadczeń, w przypadku zastosowania zateżonego ekstraktu z bulw niespoczynkowych w kulturach *in vitro*, obecność pewnej ilości cukrów wniesionych z ekstraktem stanowiłaby wystarczający inhibitor.

W szeregu innych doświadczeń wazonowych, polowych, laboratoryjnych uzyskiwano przyspieszenie tworzenia się bulw przez stosowanie różnego rodzaju inhibitorów i retardantów, jak kwas abscyzynowy, B-9, CCC (El-Antably et al 1967, Bodlaender 1966, Humphries i Dyson 1967, Tizio 1969, Listowski i Rykaczewska 1972). Otrzymywane wyniki zależały od wielu czynników, między innymi od odmiany (przy stosowaniu CCC lepsze wyniki uzyskiwano dla odmian wczesnych), sposobu i czasu podania

związku roślinie itd. W przeprowadzonych w roku bieżącym w Jadwisinie doświadczeniach wazonowych Listowskiego i Kaczyńskiej uzyskano przy stosowaniu CCC w niektórych kombinacjach przyspieszenie tworzenia się bulw o 11—18 dni, a okresu maksymalnej tuberyzacji o 8—9 dni. L. Engelbrecht i M. Bielińska-Czarnecka przeprowadziły jesienią 1970 roku w Instytucie Biochemii Roślin w Halle wstępne doświadczenia nad traktowa-



Fot. 3

niem roślin ziemniaka (późnej odmiany Apollo), szczepionych na *Nicotiana rustica*, różnymi regulatorami wzrostu. Obiecujące rezultaty, jeżeli chodzi o wczesność tuberyzacji (a w niektórych przypadkach także wielkość bulw) uzyskano stosując: a) kwas abscyzynowy w postaci pierścienia pasty lanolinowej, pod wierzchołkiem łodygi, b) 6-benzyloaminopurynę w postaci pasty lanolinowej u dołu łodygi, c) kwas β -indoliloctowy zastosowany w postaci roztworu na boczne stolony i listki lub pasty lanolinowej na ucięty wierzchołek pędu, d) kwas trójjodobenzenowy (w postaci pierścienia pasty lanolinowej) oraz ich kombinacje (fot. 1, 2, 3, 4 wybrane przykładowo). U wszystkich roślin, z kontrolnymi włącznie, two-

rzenie się bulw było związane z zewnętrznymi objawami starzenia się, jak żółknięcie i zasychanie liści. Natomiast traktowanie GA_3 samym jak również w kombinacji z IAA przeciwdziało tworzeniu się bulw a przy kilkakrotnym traktowaniu także i stolonów (fot. 5). Rośliny miały wygląd wyploniony, a wytworzone początkowo cienkie stolony przekształcały się w pędy lub zamierały.



Fot. 4

Nie wszystkie przeprowadzone na temat tuberyzacji doświadczenia dawały wyniki jednoznaczne. Do takich należą np. badania Palmera i Smitha (1969) przeprowadzone *in vitro* w temperaturze $25^{\circ}C$ i w ciemności na stolonach *Solanum tuberosum*, traktowanych różnymi stężeniami kwasu abscyzynowego i kinetyny. Kinetyna wywierała wpływ tuberyzujący, natomiast ABA hamował zarówno wzrost stolonów, jak i tuberyzację. W doświadczeniach tych jednak nie brano pod uwagę stopnia „inkubacji” bulwy matecznej, z której pochodziły stolony ani też wpływu warunków termofotoperiodycznych. Podobnie Simmonds (1965) wstrzykując sadzonkom ziemniaków wyciąg z roślin indukowanych nie wywołał tube-

ryzacji. Podkreślał jednak sam dużą heterogenność materiału doświadczalnego. Przykładów podobnych można zacytować więcej. Z uwagi jednak na różnorodność stosowanych metod a także dużą rozpiętość możliwych czynników interferujących, wyniki ich są dyskusyjne i jak dotąd nie podważają zasadniczo przedstawionego powyżej schematu mechanizmu tuberyzacji.



Fot. 5

Należałoby się zastanowić, co w warunkach naturalnych odgrywa w roślinie rolę bodźca inhibującego — wytworzenie inhibitora, czy zahamowanie biosyntezy giberelin? Przy zapadaniu roślin w stan spoczynku stwierdzono pojawienie się we frakcji kwaśnej ekstraktu kompleksu inhibitora (Bennet-Clark i Kefford 1953, Hemberg 1958, Wareing 1967 i szeregu innych), którego głównym składnikiem jest przypuszczalnie kwas abscyzynowy (Milborrow 1967). Z drugiej strony szereg autorów (Okazawa 1959, 1960, Okazawa i Chapman 1962) stwierdziło, że chłodne noce i krótkie dni zahamowują syntezę giberelin. Eagles i Wareing (1964) znaleźli wzrost zawartości kwasu abscyzynowego w roślinach w warunkach

krótkiego dnia przy jednoczesnym zmniejszeniu zawartości giberelin. W warunkach długiego dnia zachodziło zjawisko odwrotne. Niewykluczone zatem, że oba te procesy zachodzą jednocześnie.

Reasumując, wydaje się, że nie popełniamy błędu mówiąc:

1. Tuberyzacja jest etapem ontogenezy genetycznie uwarunkowanym. Warunki środowiska przyspieszają lub opóźniają tuberyzację (aż do ewentualnego całkowitego jej zahamowania).

2. Warunki przyspieszające tuberyzację (chłodne noce i krótkie dni) są jednocześnie znane jako sprzyjające zapadaniu w stan spoczynku.

3. Tuberyzacji towarzyszy zatrzymanie wzrostu stolonów na długość i zwolnienie, a w przypadkach skrajnych zahamowanie tempa wzrostu części nadziemnej, jakkolwiek w warunkach naturalnych wzrost części nadziemnej i tuberyzacja mogą przez dłuższy czas przebiegać równocześnie.

4. Warunki środowiska oddziałują na procesy syntezy i wzajemny stosunek do siebie zespołu regulatorów wzrostu, układu powodującego zahamowanie wzrostu na długość i grubienie wierzchołkowej części stolonów.

biosyntezy giberelin.

5. Warunki środowiska zdają się wywierać największy wpływ na proces zahamowania wzrostu na długość. Pozostaje kwestią otwartą, w jakim stopniu odgrywa tu rolę wytworzenie inhibitora, a w jakim zahamowanie

LITERATURA

1. Alvey N.G.: *Eur. Potato J.* 6: 106—120, 1963
2. Bennet-Clark T.A., Kefford N.P.: *Nature* 171: 645—648, 1953
3. Bernard N.: *C.R.Acad. Sci. Paris* 132: 355—357, 1901
4. Bernard N.: *Rev. gen. Bot.* 14: 1—25, 58—71, 101—119, 139—154, 1902
5. Bodlaender K.B.A.: *Jaarb. Inst. Biol. Scheik. Onderz. Landbegew. Wageningen*, 69—83, 1960
6. Bodlaender K.B.A.: *The growth of the potato*, Proc. 10th Easter School in Agric. Sci. Univ. of Nottingham, Butterworths, London, 199—210, 1963
7. Bodlaender K.B.A., Algra S.: *Eur. Potato J.* 9: 242—258, 1966
8. Booth A.: *J. Linn. Soc. Bot.* 56: 166—169, 1959
9. Booth A.: *The growth of the potato*, Proc. 10th Easter School in Agric. Sci., Univ. of Nottingham, Butterworths, London 99—113, 1963
10. Bruinsma J.: *Mededel. Rijksfaculteit Landbouwwetensch. Gent.* 32: 1013—1020, 1967
11. Burt R.L.: *Eur. Potato J.* 7: 197—208, 1964
12. Burt R.L.: *Eur. Potato J.* 8: 104—114, 1965
13. Claver F.K.: *Phyton, Argentine* 1: 3—12, 1951
14. Claver F.K.: *Phyton, Argentine* 15: 29—35, 1960
15. Chapman H.W.: *Physiol. Plant.* 11: 215—224, 1958
16. Choudhuri H.C., Ghose S.: *Eur. Potato J.* 6: 160—167, 1963
17. Courdroux J.C.: *Bull. Soc. Bot. Fr.* 106: 322—324, 1959

18. Courduroux J.C.: *Ann. Sci. Naturrelles Bot.* 12 s. 8: 215—356, 1967
19. Eagles C.F., Wareing P.F.: *Physiol. Plant.* 17: 697—709, 1964
20. El-Antably H.M.M., Wareing P.F., Hillman J.: *Planta (Berlin)* 73: 74—90, 1967
21. Engelbrecht L., Bielińska-Czarnecka M.: niepublikowane dane, 1970
22. Esachi Y.: *Plant and Cell Physiol.* 2: 117—127, 1961
23. Esachi Y.: *Plant and Cell Physiol.* 4: 135—143, 1963
24. Esachi Y.: *Plant and Cell Physiol.* 5: 101—117, 1964a
25. Esachi Y., Ogata K., Nagao M.: *Plant and Cell Physiol.* 5: 1—10, 1964b
26. Garner W.W., Allard H.A.: *J. Agric. Res.* 23: 871—920, 1923
27. Geissman T.A., at all: *Phytochem.* 5: 933—947, 1966
28. Graebe J.E.: *Phytochem.* 7: 2003—2022, 1968
29. Gregory L.E.: *Amer. J. Bot.* 43: 281—288, 1956
30. Gregory L.E.: *W. Ruhland, Encyklopedia of Plant Physiology, XV/I: 1328—1354, 1965*
31. Hammer K.C., Long E.M.: *Bot. Gaz.* 101: 81—89, 1939
32. Hemberg T.: *Physiol. Plant.* 11: 615—626, 1958
33. Humphries E.C.: *Ann. appl. Biol.* 46: 346—351, 1958
34. Humphries E.C., Dyson P.W.: *Eur. Potato J.* 10: 116—126, 1967
35. Iritani W.H.: *Amer. Potato J.* 45: 111—118, 1968
36. Kopetz L.M.: *Züchter* 9: 181—184, 1937
37. Kopetz L.M., Steineck O.: *Züchter* 24: 69—77, 1954
38. Krijthe N.K.: *Eur. Potato J.* 5: 316—332, 1962
39. Krug H.: *Angew. Bot.* 31: 29—44, 1957
40. Krug H.: *Eur. Potato J.* 3: 47—79, 107—136, 1960
41. Krug H., Fischnich O.: *Angew. Bot.* 33: 207—221, 1959
42. Lagarde J.: *C.R. Acad. Sci. Paris* 248: 582—585, 1959
43. Lawrence C.H., Barker W.G.: *Amer. Potato J.* 40: 349—356, 1963
44. Lippert L.F., Rappaport L., Timm H.: *Plant Physiol.* 33: 132—133, 1958
45. Listowski A., Rykaczewska K.: w druku 1972
46. Madec P.: *Ann. Amelior. Plantes* 8: 5—30, 1958
47. Madec P.: *Ann. Physiol. veg.* 3: 209—213, 1961
48. Madec P.: *The growth of the potato, Proc. 10th Easter School in Agric. Sci., Univ. of Nottingham, Butterworths, London, 121—131, 1963*
49. Madec P., Perennec P.: *Eur. Potato J.* 2: 22—49, 1959
50. Madec P., Perennec P.: *Ann. Physiol. veg.* 4: 5—84, 1962
51. Madec P., Perennec P.: *Eur. Potato J.* 12: 96—115, 1969
52. Magrou J.: *C.R. Soc. Biol.* 127: 793—796, 1938
53. Magrou J.: *C.R. Soc. Biol.* 130: 1163—1166, 1939
54. Milborrow B.V.: *Planta* 76: 93—113, 1967
55. Molliard J.: *C.R. Acad. Sci. Paris* 208: 1257—1260, 1939
56. Montaldi E.R., Claver F.K.: *Eur. Potato J.* 6: 223—226, 1963
57. Nitsch J.P.: *Bull. Soc. Bot. Fr.* 112: 333—340, 1965
58. Okazawa Y.: *Proc. Crop. Sci. Soc. Japan* 28: 129—133, 1959
59. Okazawa Y.: *Proc. Crop. Sci. Soc. Japan* 29: 121—124, 1960
60. Okazawa Y., Chapman H.W.: *Physiol. Plant.* 15: 413—419, 1962
61. Palmer C.E., Smith O.E.: *Plant and Cell Physiol.* 10: 657—664, 1969
62. Pohjakallio O.: *Physiol. Plant.* 6: 140—149, 1953
63. Purohit A.N.: *Potato Res.* 13: 139—141, 1970

64. Rappaport L., Lippert L.F., Timm H.: Amer. Potato J. 34: 254—260, 1957
65. Rappaport L., Wolf N.: Phytopath. Soc. Japan 203—211, 1968
66. Razumov V.: Both. Zh. 45: 939—950, 1960
67. Roztropowicz S.: w przygotowaniu do druku
68. Scheumann W., Guttenberg H.V.: Z. Pflzücht. 41: 157—166, 1959
69. Simmonds N.W.: Eur. Potato J. 8: 92—97, 1965
70. Slater J.W.: The growth of the potato, Proc. 10th Easter School in Agric. Sci. Univ. of Nottingham, Butterworths, London, 114—120, 1963
71. Slater J.W.: Eur. Potato J. 11: 14—22, 1968
72. Steineck O.: Z. Pflzücht. 36: 197—213, 1956
73. Steineck O.: Z. Pflzücht. 39: 403—418, 1958
74. Timm H. et al.: Amer. Potato J. 37: 357—365, 1960
75. Timm H. et al.: Amer. Potato J. 39: 107—115, 1962
76. Tizio R.: C.R. Acad. Sci. Paris 259: 1187—1190, 1964a
77. Tizio R.: C.R.: Acad. Sci. Paris 259: 2001—2004, 1964b
78. Tizio R.: Eur. Potato J. 12: 3—7, 1969
79. Toosey R.D.: The growth of the potato, Proc. 10th Easter School in Agric. Sci., Univ. of Nottingham, Butterworths, London, 79—96, 1963
80. Wareing P.F. et al.: Wiss. Z. d. Univ. Rostock, Math. — naturwiss. Reihe 16, 4/5: 667—672, 1967
81. Wassink E.C., Stolwijk A.J.: Meded, Landbouwhogeschool, Wageningen 53: 99—112, 1953
82. Wellensiek S.J.: Meded. Landbouwhogeschool, Wageningen 33: 6—42, 1929
83. Went F.W.: Amer. J. Bot. 46: 277—282, 1959
84. Werner H.O.: J. Agric. Res. 61: 761—790, 1940