

ANDRZEJ DOROSZEWSKI

Zakład Agrometeorologii i Zastosowań Informatyki
Instytut Uprawy Nawożenia i Gleboznawstwa – Państwowy Instytut Badawczy w Puławach

NAPROMIENIENIE SŁONECZNE JAKO CZYNNIK REGULUJĄCY
KIELKOWANIE NASION *OENOTHERA RUBRICAULIS* KLEBAHN

Solar radiation as a factor influencing germination of seeds of *Oenothera rubricaulis* Klebahn

ABSTRAKT: Ze względu na reakcje świetlne wyróżnia się zwykle trzy grupy nasion: fotoblastycznie dodatnie (kiełkujące na świetle, lecz nie kiełkujące w ciemności), fotoblastycznie ujemne (o odwrotnej reakcji) i indyferentne (kiełkujące na świetle i w ciemności). Podział ten powstał na podstawie badań przeprowadzonych w warunkach laboratoryjnych, gdzie operowano zwykle słabym napromienieniem.

Nasiona *Oenothera rubricaulis* Klebahn były badane w warunkach naturalnego napromienienia na otwartych przestrzeniach. Stwierdzono, że reakcje nasion uzależnione są od natężenia promieniowania słonecznego. Zależność pomiędzy kiełkowaniem a napromienieniem, fotoperiodem i temperaturą została opisana za pomocą krokowej metody regresji wielokrotnej. W warunkach wysokiego napromienienia kiełkowanie nasion fotoblastycznie dodatnich *Oenothera rubricaulis* było hamowane, nasiona te zachowywały się jak nasiona fotoblastycznie ujemne, które nie kiełkują na świetle. Przy wysokim napromienieniu nasiona *Oenothera rubricaulis* wykazywały reakcje krótkodniowe. Inhibicja kiełkowania przez promieniowanie słoneczne jest reakcją mechanizmu fitohromowego, określaną jako High Irradiance Response (HIR).

słowa kluczowe – key words:

kiełkowanie – *germination*, napromienienie słoneczne – solar irradiance, nasiona – *seeds*

WSTĘP

Rośliny wykorzystują promieniowanie naturalne lub sztuczne w procesie fotosyntezy do produkcji biomasy, a także jako nośnik informacji o zmieniającym się środowisku. Pozafotosyntetyczna regulacja rozwoju roślin przez promieniowanie określana jest mianem „fotomorfogenezy”. Do najczęściej badanych spośród wielu fotomorfoz należą indukcja kwitnienia oraz kiełkowanie nasion.

Promieniowanie może mieć zarówno promocyjny jak i inhibicyjny wpływ na kiełkowanie nasion. Klasyczny podział ze względu na fotoblastyzm powstał w warunkach laboratoryjnych, gdzie stosowano stosunkowo niskie napromienienie. Wydzielono trzy grupy nasion: fotoblastycznie dodatnie (PP – *positively photoblastic*

– dobrze kiełkujące na świetle, nie kiełkujące w ciemności), fotoblastycznie ujemne (NP – *negatively photoblastic* – dobrze kiełkujące w ciemności, nie kiełkujące nawet w warunkach słabego napromienienia), indyferentne (I – *indifferent* – dobrze kiełkujące w ciemności i w świetle); (3, 9).

Reakcje nasion na światło są w pierwszym rzędzie wynikiem działania fitochromu, reagującego na natężenie światła i na długość dnia. Mechanizm fitochromowy ukształtowany w toku ewolucji wykorzystywany jest m.in. do optymalizacji reprodukcji. Spełnia zatem rolę „obserwatora” zmieniającego się środowiska, który decyduje o rozpoczęciu lub zatrzymaniu kiełkowania nasion w zależności od warunków promieniowania. Fitochrom jest fotoodwracalnym pigmentem występującym w dwóch formach: czynnej (P_{FR}) i nieczynnej (P_R). Zmiana stanu fitochromu może być wywołana fotokonwersją po naświetleniu nasion promieniowaniem z zakresu czerwieni ($P_R \rightarrow P_{FR}$) czy dalekiej czerwieni ($P_{FR} \rightarrow P_R$). Jeśli ustali się stan, w którym fitochrom jest w formie P_{FR} , następuje promocja kiełkowania (16, 25, 28); jedyny znany wyjątek stanowią nasiona *Bromus sterilis*, w których P_{FR} powoduje inhibicję kiełkowania (14).

W zależności od ilości energii, jaka jest potrzebna do przekształcenia fitochromu, wyróżnia się zasadniczo dwa typy reakcji: niskoenergetyczną (LFR – *Low Fluence Response*) i wysokoenergetyczną (HIR – *High Irradiance Response*); (18).

W zależności od reakcji na długość dnia wyróżniono nasiona krótkodniowe jak u: *Lepidium*, *Epilobium cephalostigma* (15), *Tsuga canadensis* (21) i długodniowe np. u *Betula pubescens* (4), *Begonia evansiana* (20).

Fitochrom kodowany jest przez pięć genów (*PHYA*, *PHYB*, *PHYC*, *PHYD* i *PHYE*); (5, 6, 10).

W kiełkowaniu nasion ważną rolę odgrywa temperatura; chociaż sama bezpośrednio nie wpływa na zmianę konfiguracji fitochromu, w znacznym stopniu modyfikuje rezultaty efektów promieniowania (22-24).

Inhibicyjny efekt kiełkowania nasion eksponowanych na działanie promieniowania słonecznego zauważono u nasion fotoblastycznie indyferentnych *Lactuca sativa* (8, 13), a także fotoblastycznie dodatnich: *Elsholtzia Patrini*, *Rumex crispus* (8).

Celem pracy jest poznanie reakcji nasion *Oenothera rubricaulis* Klebahn (należących do grupy PP - fotoblastycznych dodatnich) na promieniowanie słoneczne w naturalnych warunkach, a także konstrukcja modelu opisującego w sposób ilościowy związek między napromienieniem a kiełkowaniem tych nasion.

Oenothera rubricaulis Klebahn określane będzie w tekście jako „wiesiołek”, bowiem polska nazwa gatunku nie jest dotychczas ustalona.

MATERIAŁ I METODY

Wysiewano po 30 nasion na szalki Petriego (o średnicy 9 cm), wyścielone trzema warstwami flaneli oraz dwoma warstwami bibuły filtracyjnej, które zwilżano wodą destylowaną, nie dopuszczając do przeschnięcia nasion.

Szalki z nasionami w naturalnych odkrytych stanowiskach wystawiano w trzech obiektach:

- całodzienny – szalki z nasionami przebywały w tym obiekcie przez całą dobę,
- 12-godzinny – szalki z nasionami wystawiane były na działanie promieni słonecznych od godziny siódmej i chowane do światłoszczelnych pudełek o godzinie dziewiętnastej,
- 7-godzinny – szalki z nasionami wystawiano na działanie światła od godziny siódmej do czternastej.

Szalki z nasionami wystawiane były również na działanie promieniowania rozproszonego; przetrzymywano je (całą dobę) w drewnianej skrzyni nie dopuszczającej promieniowania bezpośredniego, do której przenikało ok. 20% promieniowania całkowitego. Poza tym wysiewano nasiona, które przetrzymywano w zupełnej ciemności. Doświadczenia przeprowadzono w okresie kwiecień–wrzesień.

Wartości napromienienia całkowitego, rozproszonego, bezpośredniego uzyskano za pomocą termostosów typu Moll-Gorczyński z rejestracją ciągłą. Pomiary temperatury we wszystkich obiektach wykonywano za pomocą elektrycznych czujników oporowych umieszczanych w szalkach osłoniętych jedynie szklaną pokrywą, podobnie jak nasiona.

Kiełkowanie nasion przedstawiono w postaci probitów (11). Zaletą skali probitów jest możliwość dokładnego przedstawienia reakcji nasion w ekstremalnych warunkach, poprzez znaczne zwiększenie odległości pomiędzy kolejnymi punktami na początku i końcu skali. Skala probitów nie ma wartości 0 i 100 (które rzadko występują w warunkach naturalnych). Jeśli kiełkowanie było zerowe, zastępowano je wartością 0,1%, a jeśli było stuprocentowe, oznaczano je jako 99,9% (tab. 1). Zależność kiełkowania nasion od napromienienia, temperatury i fotoperiodu przedstawiono za pomocą krzywych wykreślonych na podstawie wzoru empirycznego uzyskanego przy zastosowaniu krokowej metody regresji wielokrotnej. Agregowanie zmiennych niezależnych przeprowadzono w obrębie takiej liczby dni po wysiewie, która dawała najwyższą wartość współczynnika determinacji szukanych związków.

Tabela 1

Wybrane wartości skali probitów i odpowiadające im wartości w procentach
Selected values of a scale of probits and their equivalents in percentage terms

Skala probitów Scale of probits	Procenty Percents
1,91	0,1
2,94	5,0
3,97	20,0
5,00	50,0
6,03	80,0
7,06	95,0
8,09	99,9

Przy obliczeniach, w których brano pod uwagę promieniowanie, stosowano logarytm napromienienia, który lepiej pozwala przedstawić kiełkowanie w zakresie bardzo niskich wartości napromienienia, gdzie zmiany w kiełkowaniu nasion są szczególnie duże. Aby można było wykorzystywać wyniki uzyskane z doświadczeń przeprowadzonych w ciemności, do wartości napromienienia w $\text{kJ}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$ dodawano przed zlogarytmowaniem stałą wartość „0,1”. Wartości napromienienia, wchodzące do interakcjibrane były do obliczeń w wersji bez logarytmu.

Zbyt niskie temperatury były przyczyną zahamowania kiełkowania nasion we wszystkich obiektach; z tego powodu w rozważaniach nad wpływem naturalnego napromienienia słonecznego na kiełkowanie nasion uwzględniono tylko te doświadczenia, które pod względem termicznym zapewniały wystarczające warunki do kiełkowania. Po analizie wszystkich doświadczeń wyznaczono próg termiczny o średniej temperaturze 7°C (w ciągu sześciu dni po wysianiu); wyników z doświadczeń o temperaturze niższej od 7°C nie brano pod uwagę przy opracowywaniu danych. Po takiej selekcji przy opracowaniu doświadczeń uwzględniono kiełkowanie nasion ze 106 szalek. Przeprowadzono obliczenia określające wpływ promieniowania bezpośredniego i całkowitego na kiełkowanie nasion. Ponieważ otrzymano wyższe współczynniki determinacji stosując wartości napromienienia całkowitego, wybrano je do zaprezentowania w pracy.

Obszary poza granicami rzeczywistych warunków w doświadczeniach, gdzie obraz zależności powstał w wyniku ekstrapolacji, zaznaczono na rysunkach linią przerywaną.

WYNIKI

Największe różnice w kiełkowaniu pomiędzy poszczególnymi obiektami wystąpiły po dwunastu dniach po wysianiu nasion. Największy efekt (największy współczynnik determinacji) wpływu warunków solarno-termicznych na kiełkowanie nasion był widoczny z opóźnieniem jednego dnia; działanie czynników z okresu jedenastodniowego uwidoczniło się najwyraźniej po dwunastu dniach od wystawienia nasion.

Wyniki wszystkich doświadczeń z kiełkowaniem nasion wiesiołka w funkcji pojedynczych zmiennych: napromienienia, długości dnia i temperatury przedstawiono na rysunkach 1, 2, 3. Kiełkowanie nasion kształtowane jest jednakże jednocześnie przez czynnik termiczny i solarny, dlatego położenie poszczególnych punktów empirycznych przedstawiające kiełkowanie w zadowalający sposób może być wyjaśnione tylko kompleksowym oddziaływaniem wszystkich najważniejszych czynników.

W wyniku zastosowania metody krokowej regresji wielokrotnej otrzymano dla nasion wiesiołka następujące zależności kiełkowania od warunków termiczno-solarnych:

$$y = 2,08 + 0,322 \cdot t - 0,00011 \cdot t^3 + 1,74 \ln(E + 0,1) - 0,699 \cdot f + 0,0217 \cdot f^2 - 0,00041 \cdot t \cdot E^2$$

$$R^2 = 0,64$$

gdzie: y – kiełkowanie (w probitach)

t – średnia temperatura jedenastodniowego okresu (w °C)

f – średni fotoperiod jedenastodniowego okresu (w godz.)

E – napromienienie (w $\text{kJ}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot 264 \text{ h}^{-1}$)

$\ln(E + 0,1)$ – logarytm naturalny napromienienia (w $\text{kJ}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot 264 \text{ h}^{-1}$)

Wykorzystując powyższy wzór sporządzono wykresy przedstawiające kiełkowanie nasion wiesiołka w zależności od napromienienia, temperatury i fotoperiodu.

Na rys. 4 przedstawiono kiełkowanie nasion wiesiołka dla dnia o długości 12 (rys. 4a) i 15 godzin (rys. 4b) w zależności od napromienienia i temperatury. Wykresy mają kształt współśrodkowych elips, których osie nachylone są względem układu współrzędnych; świadczy to o istnieniu interakcji pomiędzy obydwoma czynnikami: napromienieniem i temperaturą. Przy małych wartościach napromienienia (w warunkach naturalnych są to miejsca, do których dociera prawie wyłącznie promieniowanie rozproszone), kiełkowanie jest minimalne (do ok. 20%). Ze wzrostem napromienienia kiełkowanie wzrasta, osiągając maksimum (ponad 80%) w temperaturze rzeczywistej 23–25°C przy napromienieniu 4–13 $\text{kJ}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot 264 \text{ h}^{-1}$ w przypadku dnia 12-godzinnego oraz w temperaturze ponad 25°C i przy napromienieniu 6–11 $\text{kJ}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot 264 \text{ h}^{-1}$, gdy dzień trwa 15 godzin. Dalszy wzrost napromienienia powoduje spadek kiełkowania do 20% przy ok. 20 $\text{kJ}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot 264 \text{ h}^{-1}$.

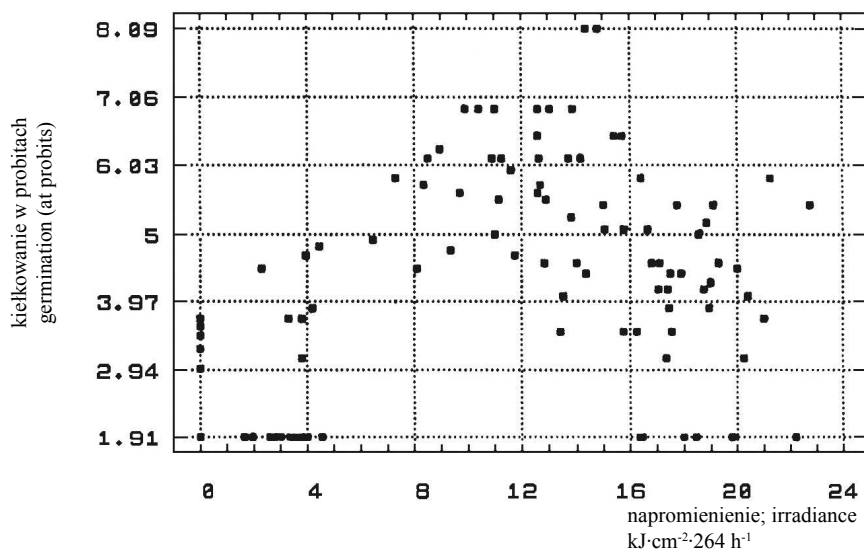
Wzrost temperatury powoduje najszybszy przyrost kiełkowania, gdy napromienienie jest stosunkowo niewielkie 4–12 $\text{kJ}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot 264 \text{ h}^{-1}$. Gdy napromienienie jest duże (ok. 18–24 $\text{kJ}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot 264 \text{ h}^{-1}$), przyrosty kiełkowania powodowane wzrostem temperatury są mniejsze, a przy wysokich temperaturach (powyżej 20°C) nawet ujemne. Przy bardzo niskich wartościach napromienienia zmiany temperatury prawie nie wpływają na kiełkowanie nasion wiesiołka.

Porównując oba wykresy można stwierdzić, że kiełkowanie nasion przy tych samych warunkach termicznych i napromienieniu w przypadku dnia dwunastogodzinnego jest o kilkanaście procent wyższe niż dnia piętnastogodzinnego.

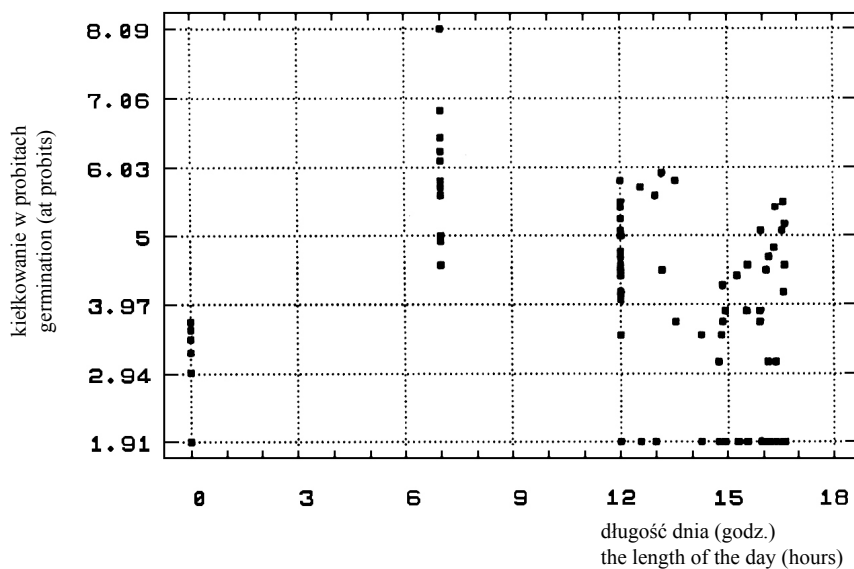
Na rysunku 5 przedstawiono kiełkowanie nasion wiesiołka w zależności od napromienienia i długości dnia, gdy temperatura wynosi 15°C (rys. 5a) i 22°C (rys. 5b). W obu przypadkach przy bardzo niskim napromienieniu do ok. 2 $\text{kJ}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot 264 \text{ h}^{-1}$ (przy temp. 22°C) i do ok. 4 $\text{kJ}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot 264 \text{ h}^{-1}$ (przy temp. 15°C) kiełkowanie w bardzo niewielkim stopniu uzależnione jest od długości dnia. Przy napromienieniu przekraczającym wartości podane powyżej, ale nie wyższym od 16 $\text{kJ}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot 264 \text{ h}^{-1}$, wydłużenie dnia powoduje znaczny spadek kiełkowania. Przy napromienieniu bardzo dużym (powyżej 16 $\text{kJ}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot 264 \text{ h}^{-1}$) kiełkowanie w stosunkowo niewielkim stopniu zależy od długości dnia.

Kiełkowanie przy jednakowej długości dnia i przy takim samym napromienieniu wyższe jest w temperaturze 22°C niż 15°C.

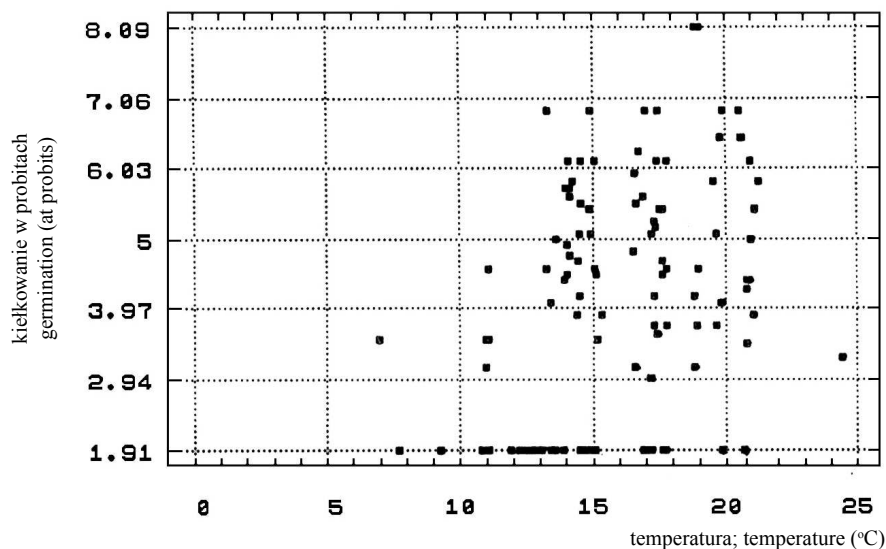
Kiełkowanie nasion w zależności od napromienienia przy temperaturze 12, 17, 22°C i dniu 12 i 15-godzinnym przedstawiono na rysunkach 6a i 6b. W tych warun-



Rys. 1. Kielkowanie nasion *Oenothera rubricaulis* w zależności od napromienienia
Dependence of germination of *Oenothera rubricaulis* seeds on irradiance



Rys. 2. Kielkowanie nasion *Oenothera rubricaulis* w zależności od długości dnia
Dependence of germination of *Oenothera rubricaulis* seeds on photoperiod

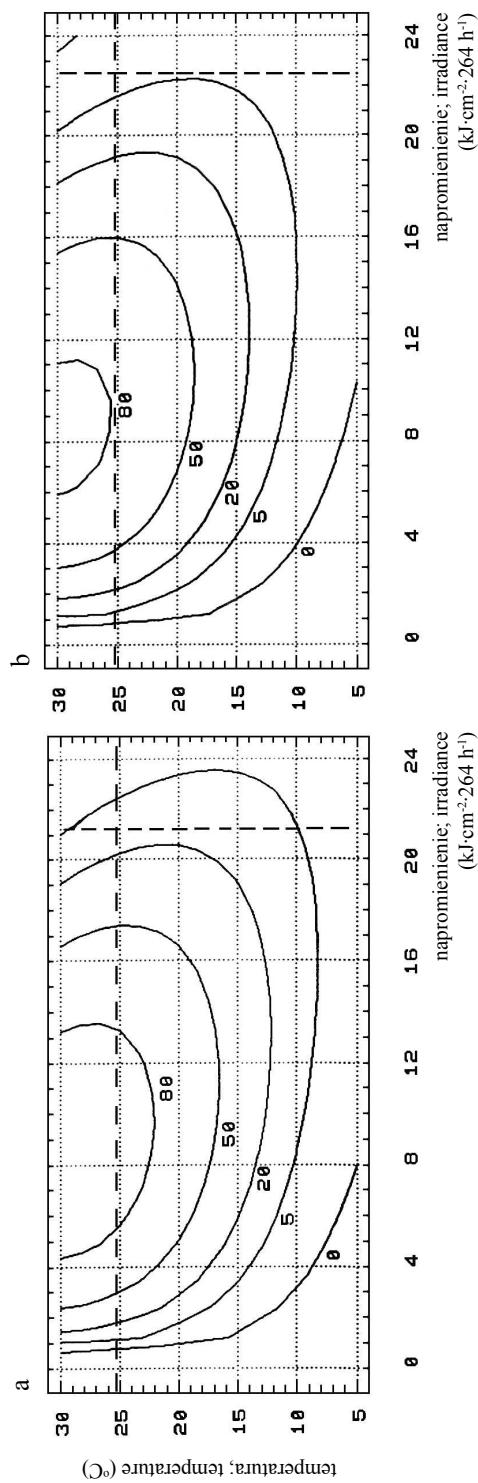


Rys. 3. Kiełkowanie nasion *Oenothera rubricaulis* w zależności od temperatury
Dependence of germination of *Oenothera rubricaulis* seeds on temperature

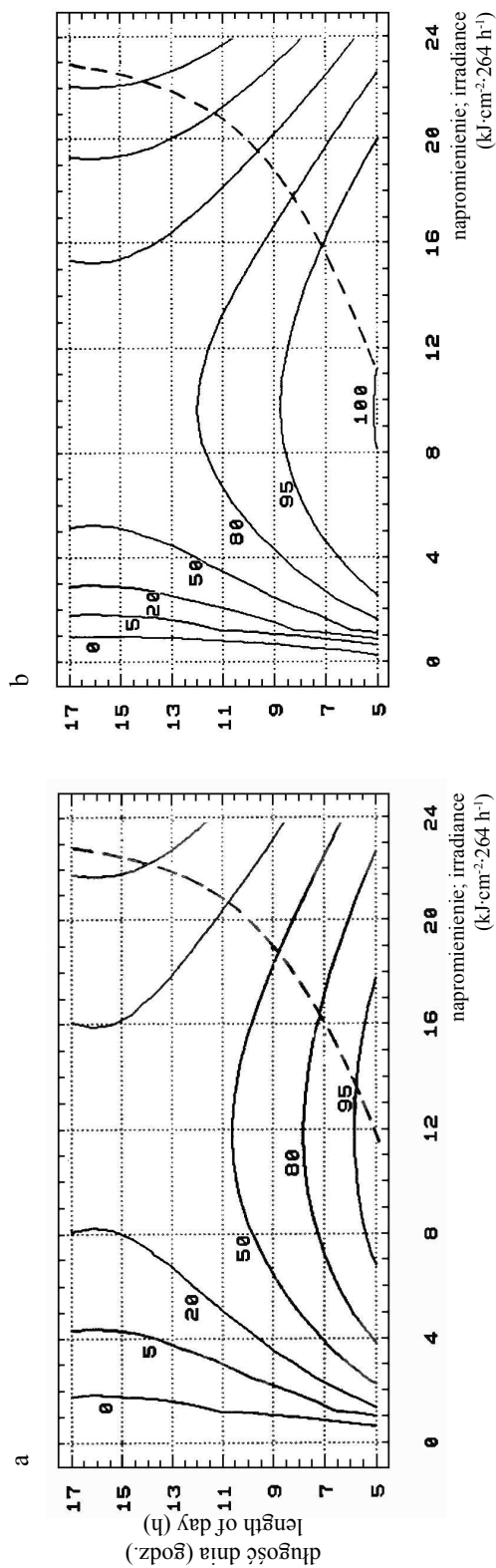
kach termicznych kiełkowanie jest najwyższe, gdy temperatura wynosi 22°C (kiełkuje ok. 85% nasion przy dniu 12-godzinnym i ok. 65% przy dniu 15-godzinnym), a najniższe, gdy temperatura jest najniższa. Analiza wykresów również dostarcza informacji o istnieniu interakcji pomiędzy napromienieniem a temperaturą, tj. czynnikami decydującymi o kiełkowaniu nasion tego gatunku. Świadczy o tym maksimum kiełkowania; występuje ono w wysokiej temperaturze przy niskim napromienieniu, a w temperaturze niższej przy wysokim napromienieniu – i tak dla 22°C maksimum występuje przy napromienieniu 10 kJ·cm⁻²·264 h⁻¹, a dla temperatury o 10°C niższej przy napromienieniu wyższym o 3–4 kJ (przy 13–14 kJ·cm⁻²·264 h⁻¹).

Kiełkowanie nasion wiesiołka w zależności od napromienienia przy dniu 7-, 12- i 15-godzinnym, gdy temperatura wynosi 15°C przedstawiono na rysunku 7a, natomiast gdy temperatura jest równa 22°C na rysunku 7b. W obu przypadkach najwyższe kiełkowanie występuje przy dniu siedmiogodzinnym, znacznie niższe przy dwunastogodzinnym, a najniższe przy dniu piętnastogodzinnym. W obu temperaturach wraz ze wzrostem napromienienia następują bardzo duże przyrosty kiełkowania, osiągając dla wszystkich długości dnia maksimum przy ok. 10 kJ·cm⁻²·264 h⁻¹, po czym notowany jest łagodniejszy spadek kiełkowania. Maksimum kiełkowania przy takim samym napromienieniu dla trzech długości dnia świadczy o braku interakcji pomiędzy długością dnia a napromienieniem.

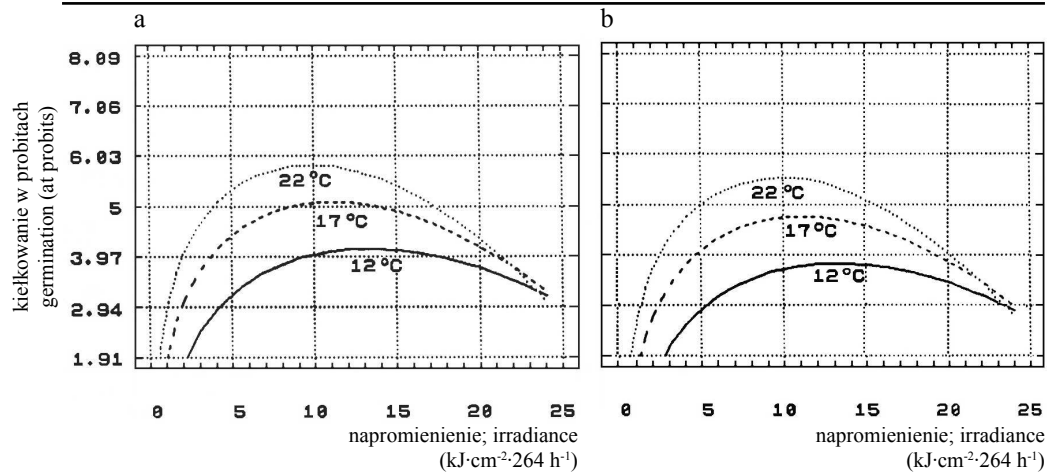
Kiełkowanie nasion wiesiołka w zależności od temperatury, gdy napromienienie jest stosunkowo niskie (2 kJ·cm⁻²·264 h⁻¹), optymalne (12 kJ·cm⁻²·264 h⁻¹) oraz wysokie (20 kJ·cm⁻²·264 h⁻¹), przedstawiono na rysunku 8a (dla f = 12 h) oraz 8b (dla



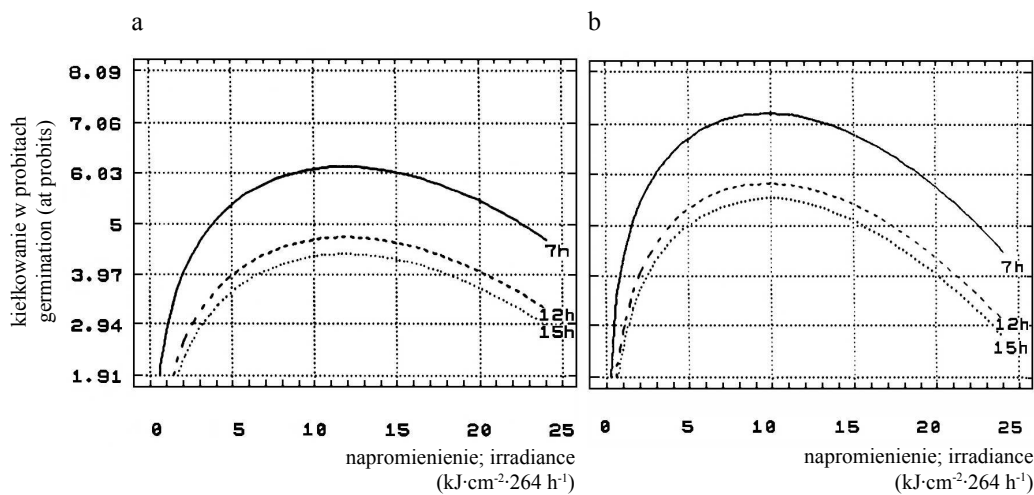
Rys. 4. Kielkowanie nasion *Oenothera rubricaulis* (w %) w zależności od napromienienia i temperatury w dniu o 12 godzinach (a) i o 15 godzinach (b)
 Dependence of germination of *Oenothera rubricaulis* seeds on irradiance and temperature (in percentage terms) in the: 12 hours day (a) and 15 hours day (b)



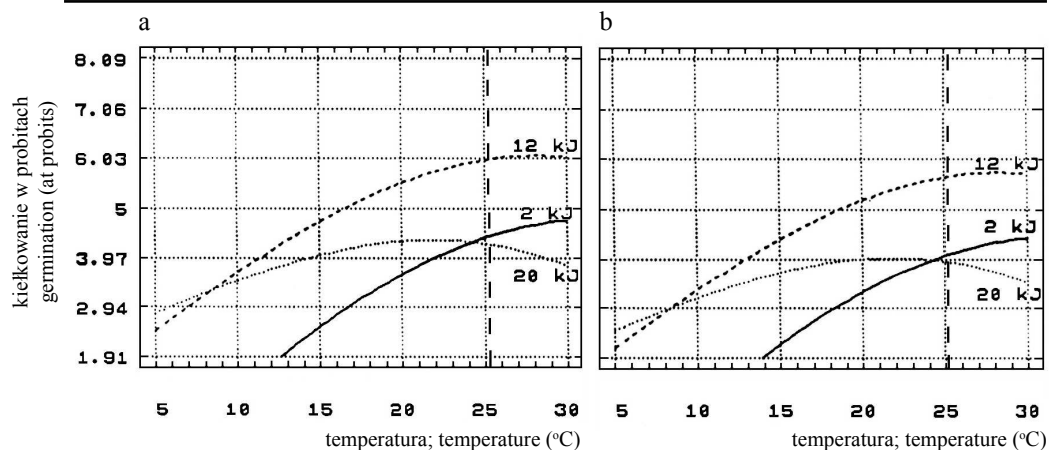
Rys. 5. Kiełkowanie nasion *Oenothera rubricaulis* (%) w zależności od napromienienia i długości dnia przy temperaturze 15°C (a) i 22°C (b)
 Dependence of germination of *Oenothera rubricaulis* seeds on irradiance and photoperiod (in percentage terms) at: 15°C (a) and 22°C (b)



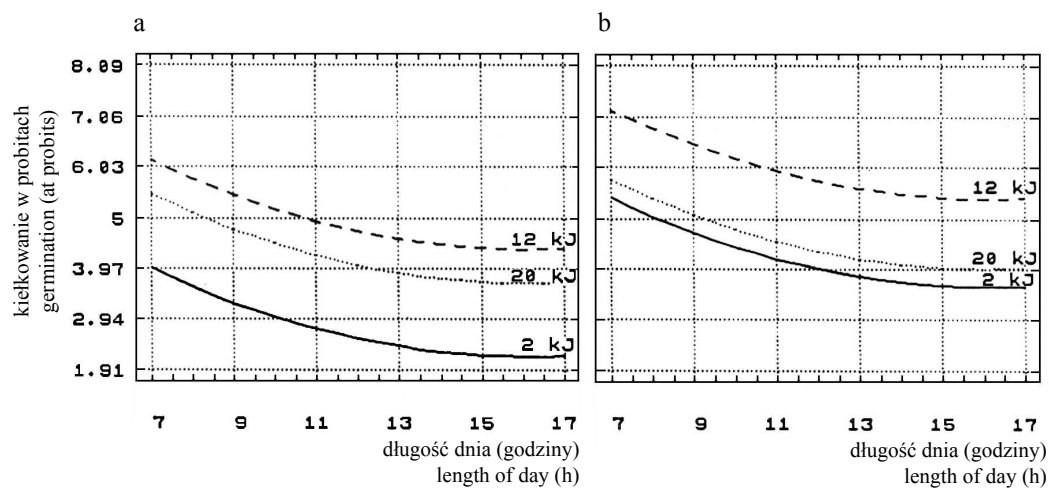
Rys. 6. Kielkowanie nasion *Oenothera rubricaulis* w zależności od napromienienia i temperatury: 12, 17 i 22°C dla dnia o długości: 12 godzin (a) i 15 godzin (b)
Dependence of germination of *Oenothera rubricaulis* seeds on irradiance and temperature (12, 17 and 22°C) at the: 12 hours day (a) and 15 hours day (b)



Rys. 7. Kielkowanie nasion *Oenothera rubricaulis* w zależności od napromienienia i długości dnia (7, 12 i 15 godzin) przy temperaturze: 15°C (a) i 22°C (b)
Dependence of germination of *Oenothera rubricaulis* seeds on irradiance, length of the day (7, 12 and 15 hours) at the: 15°C (a) and 22°C (b)



Rys. 8. Kiełkowanie nasion *Oenothera rubricaulis* w zależności od temperatury i napromienienia: 2, 12 i 20 kJ dla dnia o: 12 godzinach (a) i 15 godzinach (b)
 Dependence of germination of *Oenothera rubricaulis* seeds on temperature, irradiance (2, 12 and 20 kJ) at the: 12 hours day (a) and 15 hours (b) day



Rys. 9. Kiełkowanie nasion *Oenothera rubricaulis* w zależności od długości dnia i napromienienia w temperaturze: 15°C (a) i 22°C (b)
 Dependence of germination of *Oenothera rubricaulis* seeds on length of the day and irradiance at temperature of: 15°C (a) and 22°C (b)

$f = 15$ h). Kiełkowanie wzrasta wraz ze wzrostem temperatury oprócz przypadku, w którym napromienienie wynosi $20 \text{ kJ}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$. Dla tej wartości napromienienia optimum kiełkowania znajduje się w zakresie $20\text{--}25^\circ\text{C}$, po czym wraz ze wzrostem temperatury kiełkowanie spada.

Dla wartości napromienienia niskiego ($2 \text{ kJ}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot 264 \text{ h}^{-1}$), optymalnego ($12 \text{ kJ}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot 264 \text{ h}^{-1}$) oraz wysokiego ($20 \text{ kJ}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot 264 \text{ h}^{-1}$) wykreślono zależność kiełkowania nasion wiesiołka od długości dnia, gdy temperatura wynosi 15°C (rys. 9a) oraz 22°C (rys. 9b). We wszystkich rozpatrywanych przypadkach napromienienia kiełkowanie jest najwyższe przy najkrótszym badanym fotoperiodzie (7h); wydłużanie dnia powoduje spadek kiełkowania, większy przy krótszym fotoperiodzie, mniejszy przy najdłuższym dniu.

Wykresy kiełkowania nasion wiesiołka przedstawiono dla największych różnic między obiektami. Pod wpływem różnorodnych niesprzyjających warunków wystąpiła inhibicja kiełkowania, która w miarę upływu czasu ustępowała. Najlepiej kiełkowały nasiona w obiekcie o siedmiogodzinnej ekspozycji, gorzej w dwunastogodzinnej, a najgorzej, gdy wystawiane były na działanie promieniowania naturalnego przez cały dzień. Po 33 dniach nasiona wiesiołka w obiekcie z całodzienną ekspozycją skiełkowały w 75%, z dwunastogodzinnym dniem w 82,2%, a w obiekcie z siedmiogodzinnym dniem w 95,2%. W obiekcie, w którym nasiona były poddawane przez cały dzień napromienieniu rozproszonemu, kiełkowanie było niskie i wynosiło 11,1%.

DYSKUSJA

Niewątpliwie reakcję kiełkowania nasion na zróżnicowane napromienienie można interpretować w ramach adaptacji ekologicznych. Inhibicja kiełkowania w silnym świetle słonecznym zapobiega wyrośnięciu siewki, która byłaby od razu narażona na uschnięcie w szybko przesychnającej wierzchniej warstwie gleby. Natomiast niskie napromienienie „zezwała” na proces kiełkowania, gdyż siewki wyrosłe w takich warunkach mają duże szanse na przeżycie.

Inhibicja w pełnym świetle może być – prawdopodobnie – interpretowana jako efekt adaptacji do zmieniających się warunków wilgotnościowych (13). Może się zdarzyć, że nasiona leżące na gruncie zostaną przejściowo zmoczone (np. po przelotnym deszczu) i przy odpowiedniej temperaturze mogłyby skiełkować. Wysokie napromienienie wskazuje wówczas, że siewce grozi wyschnięcie, zanim korzonki sięgną głębszych warstw gleby. Taką interpretację potwierdza także fakt, że w reakcji wysokoenergetycznej przekształcenia fitochromu – HIR, maksimum aktywności znajduje się przy ok. 720 nm, czyli dokładnie w paśmie alfa absorpcji pary wodnej (12). Napromienienie jest więc w tym paśmie szczególnie silne w suchym powietrzu, kiedy ewapotranspiracja jest duża, a prawdopodobieństwo opadów jest małe.

Rola ekologiczna reakcji nasion na światło w warunkach naturalnych, a zwłaszcza sprawa fotoblastyczności nasion wygląda więc zgoła inaczej, niż to przedstawiano interpretując wyniki doświadczeń laboratoryjnych, przebiegających zwykle przy stosunkowo słabym napromienieniu. Nasiona wiesiołka dobrze kiełkują w takim napromienieniu (w laboratoriach), a więc były uważane za nasiona fotoblastycznie dodatnie. W silnym promieniowaniu słonecznym wykazują znaczną inhibicję kiełkowania; zachowują się więc w tych warunkach jak nasiona „negatywnie fotoblastyczne”, dla których napromienienie jest czynnikiem ograniczającym kiełkowanie.

Okazuje się, że i w przypadku kiełkowania nasion w warunkach naturalnych sprawdza się zasada niemonotoniczności funkcji ekologicznych, mówiąca o tym, że istnieje przedział optymalny działania czynnika, ograniczony z obu stron; zarówno niedobór jak i nadmiar przynosi efekty ujemne. Podobnie jak w przypadku fotosyntezy (7) i w fotomorfogenetycznej regulacji kiełkowania nasion można znaleźć przedział optymalny napromienienia, uwarunkowany również występującym tłem (fotoperiodym i temperaturą). Jak się okazuje nadmiar napromienienia jest również czynnikiem ograniczającym w istotny sposób kiełkowanie nasion wiesiołka.

Jak wykazały wyniki w stanowiskach odkrytych, hamowanie w pełnym promieniowaniu słonecznym jest zależne od natężenia i fotoperiodu, ale nie jest prostą funkcją energii; nie ma w tym przypadku zastosowania prawo iloczynu ($i \cdot t = \text{const}$, gdzie: i – natężenie napromienienia, t – czas napromienienia), jak ma to miejsce w reakcji niskoenergetycznej przekształcania fitochromu – LFR, zwane prawem Bunsen-Roscoe (19, 26).

Uzyskane wyniki doświadczeń nad kiełkowaniem nasion świadczą, że w naturalnych warunkach promieniowania zachodzą zarówno reakcje nisko-, jak i wysokoenergetyczne (LFR i HIR). Stosunki między LFR i HIR tłumaczyła koncepcja Kendricka i Spruita (17), przewidująca tworzenie w silnym świetle pośrednich form fitochromu, nieczynnych fizjologicznie. Obecnie panuje pogląd, że w reakcjach wysokoenergetycznych (HIR), również z promieniowaniem w dalekiej czerwieni, zaangażowany jest fitochrom A (phyA), natomiast za klasyczne fotoodwracalne reakcje DC/C odpowiedzialny jest fitochrom B (phyB); (27).

Osiągnięto założony cel otrzymania modelu wykorzystującego metodę regresji krokowej do opisu związków pomiędzy kiełkowaniem nasion a napromienieniem, fotoperiodym i temperaturą. Model dobrze opisuje dynamikę zmian w kiełkowaniu nasion wiesiołka w zależności od trzech podstawowych czynników je kształtujących. Najważniejszymi czynnikami w kiełkowaniu nasion wiesiołka są: napromienienie i temperatura, nieco mniejszą rolę odgrywa fotoperiod. Batlla i Benech-Arnold (1, 2) zbudowali modele opisujące kiełkowanie nasion *Polygonum aviculare* w zależności od napromienienia i temperatury. Nowe modele dotyczące kiełkowania nasion mogą być wykorzystywane m.in. do budowy programów zwalczania zachwaszczenia na podstawie wiedzy o fotoreakcjach roślin.

WNIOSKI

1. W warunkach wysokiego napromienienia kiełkowanie nasion wiesiołka jest hamowane.
2. Nasiona wiesiołka przy wysokim napromienieniu wykazują reakcje krótko-dniowe.
3. Mechanizm fitochromowy optymalizuje kiełkowanie nasion w zróżnicowanych warunkach środowiska.

LITERATURA

1. Batlla D, Benech-Arnold R.L.: A quantitative analysis of dormancy loss dynamics in *Polygonum aviculare* L. seeds. Development of a thermal time model based on changes in seed population thermal parameters. *Seed Sci. Res.*, 2003, **13**: 55-68.
2. Batlla D, Benech-Arnold R.L.: Changes in the light sensitivity of buried *Polygonum aviculare* seeds in relation to cold-induced dormancy loss: development of a predictive model. *New Phytol.*, 2005, **165**(2): 445-452.
3. Barton L.V.: Longevity in seeds and in the propagules of fungi. W: *Encyclopedia of Plant Physiology*, red.: W. Ruhland, Springer Verlag, Berlin-Heidelberg-New York, 1965, **XV**(2): 1058-1085.
4. Black M., Wareing P.F.: Photoperiodic control of germination in seed of birch (*Betula pubescens*) Ehrh. *Nature*, 1954, **74**: 705-707.
5. Briggs W.R., Olney M.: Photoreceptors in plant photomorphogenesis to date. Five phytochromes, two cryptochromes, one phototropin, and one superchrome. *Plant Physiol.*, 2001, **125**: 85-88.
6. Casal J.J.: Phytochromes, cryptochromes, phototropin: Photoreceptor interactions in plants. *Photochem. Photobiol.*, 2000, **71**(1): 1-11.
7. Czarnowski M.: Photoinhibition of photosynthesis by strong irradiation. *Zesz. Probl. Post. Nauk Rol.*, 1991, **396**: 25-30.
8. Doroszewski A.: The effect of solar radiation fluence rate on seed germination. *Zesz. Probl. Post. Nauk Rol.*, 1989, **369**: 213-221.
9. Evenari M.: Light and seed dormancy. W: *Encyclopedia of Plant Physiology*, red.: W. Ruhland, Springer Verlag, Berlin-Heidelberg-New York, 1965, **XV**(2): 804-847.
10. Fankhauser Ch.: The phytochromes, a family of red/far-red absorbing photoreceptors. *J. Biol. Chem.*, 2001, **276**: 11453-11456.
11. Finney D.J.: *Probit analysis*. 2nd ed. Cambridge University Press, 1952.
12. Górski T.: Fotomorfenetyczne przystosowania roślin do warunków wilgotnościowych. IUNG, Puławy, 1973.
13. Górski T., Górski K.: Inhibitory effects of full daylight on the germination of *Lactuca sativa* L. *Planta*, 1979, **144**: 121-124.
14. Hilton J.R.: An unusual effect of the far-red absorbing form of phytochrome: photoinhibition of seed germination in *Bromus sterilis* L. *Planta*, 1982, **155**: 524-528.
15. Isikawa S.: Light-sensitivity against germination. I. Photoperiodism of seeds. *Bot. Mag., Tokyo*, 1954, **67**: 51-56.
16. Kendrick R.E.: Photocontrol of seed germination. *Sci. Prog. Oxford*, 1976, **63**: 347-367.
17. Kendrick R.E., Spruit C.J.P.: Phototransformations of phytochrome. *Photochem. Photobiol.*, 1977, **26**: 201-214.
18. Mancinelli A.L.: The physiology of phytochrome action. W: *Photomorphogenesis in Plants*; red.: Kendrick R.E., Kronenberg G.H.M., Dordrecht, Kluwer Press, 1994, 211-269.
19. Mohr H.: *Lectures on Photomorphogenesis*. Springer Verlag, New York, 1972.

20. Nagao M., Esashi Y., Tanaka T., Kumagai T., Fukumoto S.: Effects of photoperiod and gibberellin on the germination of seeds *Begonia Evansiana* Andr. Plant and Cell. Physiol., 1959, **1**: 39-47.
21. Olson J.S., Nienstaedt H.: Photoperiod and chilling control growth of hemlock. Science, 1957, **125**: 492- 494.
22. Probert R.J.: The role of temperature in germination ecophysiology. W: Seeds. The Ecology regeneration in plant communities; red.: Fenner M., CAB International, 1992, 285-325.
23. Probert R.J. Gajjar K.H., Haslam I.K.: The interactive effects of phytochrome, nitrate and thiourea on the germination response to alternating temperatures in seeds of *Ranunculus sceleratus* L.: a quantal approach. 1987, J. Exp. Bot., **38**: 1012-1025.
24. Probert R.J. Smith R.D.: The joint action of phytochrome and alternating temperatures in the control of seed germination in *Dactylis glomerata*. Physiol. Plant., 1986, **67**: 299-304.
25. Rollin P.: Phytochrome control of seed germination. W: Phytochrome; red.: Mitrakos K., Shropshire W., Academic Press, New York, London, 1972, 229-254.
26. Smith H.: Phytochrome and Photomorphogenesis. McGraw-Hill, London-New York, 1975.
27. Smith H.: Physiological and ecological function within the Phytochrome Family. Ann. Rev. Plant Molec. Biol., 1995, **46**: 289-315.
28. Tretyn A., Wiśniewska J., Jaworski K.: Mechanizm działania fitochromu. Post. Biol. Kom., 1998, **25(2)**: 225-250.

SOLAR RADIATION AS A FACTOR INFLUENCING GERMINATION OF *OENOTHERA RUBRICAULIS* KLEBAHN SEEDS

According to its response to light, the seeds are usually divided into three groups: photoblastic positive (germinating in light, but not germinating in darkness), photoblastic negative (giving opposite response) and indifferent (germinating both in light and darkness). This division is based on studies conducted under laboratory conditions, where levels of low irradiance were used.

Oenothera rubricaulis Klebahn seeds were studied in natural irradiance conditions, in open areas. It was found that the germination response for seeds depends on the amount of solar radiation influence. Relationships between germination and irradiance, photoperiod and temperature were described using the stepwise regression method. In high radiation conditions, germination of photoblastic positive seeds of *Oenothera rubricaulis* was inhibited. *Oenothera rubricaulis* seeds behaved as photoblastic negative seeds that do not germinate in the light. In high radiation conditions, seeds of *Oenothera rubricaulis* presented short day reactions. Inhibition of germination by solar radiation is a reaction of a phytochrome mechanism, called High Irradiance Response (HIR).

Praca wpłynęła do Redakcji 23 XI 2005 r.