

MARIAN MICHNIEWICZ

REGULATORY WZROSTU ROŚLIN O WŁAŚCIWOŚCIACH ANTYGIBERELINY I PERSPEKTYWY PRAKTYCZNEGO ICH STOSOWANIA

Nauka o regulatorach wzrostu roślin rozwija się w bardzo szybkim tempie. Spośród tej grupy związków ogromne zainteresowanie budzą zwłaszcza auksyny, gibereliny i kininy. Substancje te interesują zarówno fizjologów, biochemików, jak też rolników, ponieważ stanowią potężny środek kierowania wzrostem i rozwojem rośliny.

W ostatnich latach coraz bardziej zwraca się uwagę na związki syntetyczne, wywołujące hamowanie wzrostu roślin, o działaniu antagonicznym w stosunku do gibereliny. Do tej grupy połączeń chemicznych zaliczamy przede wszystkim czwartorzędowe związki amoniowe oraz związki fosfoniowe.

Fakt, że czwartorzędowe związki amoniowe mogą wywoływać hamowanie wzrostu roślin, stwierdzili po raz pierwszy Wirville i Mitchell (1950). Badacze ci uzyskali 6 takich połączeń, z których największą aktywnością biologiczną odznaczał się 2-izopropyl-4-dwumetyloamino-5-metylofenylo-1-piperydino karboksylowy chlorek metylu, zwany w skrócie Amo-1618. W 1959 r. Krewson i współpracownicy uzyskali na drodze syntezy 20 dalszych związków tego typu, a Cathey (1959) wykazał, że pewne zmiany izomeryczne w Amo-1618 mogą potęgować działanie, zwłaszcza u poinsecji. Preparat uzyskany w ten sposób nazwany został „carvadan”.

Z tej grupy czwartorzędowych związków amoniowych Tolbert (1960a, 1961) wyodrębnił połączenia będące pochodnymi choliny, które również wywoływały hamowanie wzrostu rośliny. Autor ten zwrócił uwagę, że około 30% rozpuszczalnych związków fosforu zawartych w korzeniach, a niekiedy i w liściach, występuje w postaci fosforylocholiny $(\text{CH}_3)_3\text{N}^+\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{O}-\text{PO}_3\text{H}^-$. Aby zablokować aktywność tego związku w roślinie, zastąpił grupę alkoholową choliny —OH przez atom Cl. Uzyskał w ten sposób chlorek 2-chloroetylotrójmetyloamoniowy, znany już uprzednio jako konkurencyjny inhibitor cholinoesterazy występującej u zwierząt. Substancję tę można nazwać w sposób uproszczony chlorkiem chlorocholiny, co dało podstawę do wprowadzenia powszechnie dziś używanego skrótu CCC. Tolbert uzyskał i przebadał

około stu pochodnych tego związku, których ogólna struktura da się wyrazić wzorem $\text{CH}_2\text{X}-\text{CH}_2-\text{N}^+(\text{CH}_3)_3 \cdot \text{Cl}^-$. Okazało się, że związki te wykazują wysoką aktywność biologiczną, w przypadku gdy podstawnikiem X jest atom Cl, Br lub grupa $=\text{CH}_2$.

Do związków tego typu zaliczamy także często stosowany bromek 2-bromoetylotrójmetyloamoniowy (BCB), bromek alilotrójmetyloamoniowy (AMAB) lub chlorek 2-chloroalilotrójmetyloamoniowy (CAC) i in. (Lindstrom i Tolbert 1960).

Od roku 1955 wiadomo, że podobny efekt wzrostowy, jaki wywołuje Amo-1618, uzyskać można stosując związki fosfoniowe. Preston i Link (1958) wykazali, że szczególnie aktywnym z tej grupy związków jest chlorek 2,4-dwuchlorobenzylotrójbutylofosfoniowy, znany obecnie pod nazwą phosfon. Preparat ten hamował wzrost takich gatunków, które nie reagowały na Amo-1618.

Wszystkie wymienione wyżej związki, z których najbardziej znane są Amo-1618, CCC i phosfon, określają niekiedy wspólnym terminem antygibereliny (Lockhart, 1962). Jest to jednak sformułowanie niezupełnie ścisłe. Otóż, aby dany związek uznać za antygiberelinę, powinny być spełnione dwa zasadnicze warunki: 1) bardzo podobna struktura chemiczna, warunkująca konkurencyjne działanie w stosunku do gibbereliny i 2) antagonistyczne oddziaływanie obu związków na procesy życiowe rośliny.

W przypadku związków chemicznych, o których mowa, spełniony jest tylko ten drugi warunek. Struktura chemiczna tych związków i gibbereliny jest zupełnie inna. Dlatego też substancje te określa się w języku angielskim najczęściej terminem „retardants” lub rzadziej „suppressants”.

W literaturze polskiej brak dotąd odpowiedniego terminu dla określenia tej grupy związków. Można by więc je nazywać z angielska retardantami, lub po polsku związkami antygiberelinopodobnymi, czy wreszcie, pomijając popełnioną przy tym nieścisłość, po prostu antygiberelinami.

Mimo że substancje te nie stanowią jakiejś jednolitej pod względem chemicznym grupy związków, wpływ, jaki wywierają na procesy fizjologiczne, zwłaszcza na wzrost rośliny, jest bardzo podobny. Cechuje je przede wszystkim hamowanie wzrostu łodygi. Rośliny poddane działaniu antygiberelin charakteryzują krótkie i grube łodygi o krótkich międzywęzłach. Rośliny takie odznaczają się także intensywnie zieloną barwą liści, wywołaną zwiększoną ilością chlorofilu.

Preparaty te wywierają zatem efekt przeciwny aniżeli gibbereliny. W wielu przypadkach oddziaływanie tych związków i gibbereliny na procesy życiowe wykazuje typowe objawy antagonizmu.

Związki antygiberelinopodobne można stosować drogą oprysku, ale najlepsze rezultaty daje wprowadzanie ich do gleby, a zatem poprzez system korzeniowy. Działają one hamująco na wzrost roślin, nie wykazując przy tym wpływu toksycznego, w szerokich granicach stężeń od 10^{-7} do 10^{-2} M. Wrażliwość roślin na antygibereliny jest jednak bardzo różna, w zależności od gatunku.

Cathey i Stuart (1961) zbadali reakcję 55 gatunków roślin na działanie Amo-1618, CCC i fosfonu. Z preparatów tych najbardziej uniwersalne działanie wykazał CCC, który wpływał hamująco niemal na wszystkie badane rośliny. Na Amo-1618 reagowało tylko 6 gatunków, na fosfon zaś wszystkie te, które reagowały na Amo-1618 oraz 12 innych gatunków. Z roślin najbardziej wrażliwe na antygibereliny okazały się: fasola, szalwia i chryzantema, które reagowały na wszystkie trzy wyżej wymienione związki.

Rośliny poddane działaniu tych preparatów charakteryzowało skrócenie łodygi, tak że w niektórych przypadkach prowadziło to do zmiany pokroju na rozetkowy. Związki te wpływały także na termin zakwitania, opóźniając (np. u chryzantemy) lub przyspieszając (np. u azalii) ten proces. Jak podaje Stuart (1961), fosfon i CCC stymulowały tworzenie kwiatów u azalii bez względu na wiek roślin oraz warunki świetlne i termiczne. Przyspieszenie zakwitania pod wpływem CCC stwierdzili także Wittwer i Tolbert (1960a) u pomidorów.

Podobnie jak w przypadku gibereliny, związki te nie wywierają tak silnego wpływu na system korzeniowy, jak na części nadziemne rośliny. Wittwer i Tolbert (1960a) wskazują jednak, że wzrost suchej masy w korzeniach pomidorów poddanych działaniu CCC i związków pokrewnych o niskich stężeniach jest większy aniżeli w części nadziemnej. O stymulującym wpływie CCC na rozwój korzeni donosi także Supniewska (1963). Preparat ten, nawet w stężeniach toksycznych dla części nadziemnej, wywołał rozrost korzeni marchwi i pszenicy. Cathey i Stuart (1961) wskazują natomiast, że wprowadzenie do podłoża fosfonu wywoływało rozwój systemu korzeniowego petunii głównie w części powierzchniowej gleby, przy czym poszczególne korzenie boczne rozmieszczone były w większej odległości od siebie niż u roślin kontrolnych.

Charakterystyczny jest brak zależności między działaniem antygiberelin a fotoreakcją rośliny. Stwierdzili to Downs i Cathey (1960) na przykładzie fasoli, która tak samo reagowała na Amo-1618 zarówno na świetle czerwonym, jak i w ciemności. Również doświadczenia Wittwera i Tolberta (1960b) wykazały, że reakcja rośliny na CCC i związki pokrewne nie ma ścisłego związku z warunkami świetlnymi. Preparaty te w stężeniu 10^{-3} M wywoływały jednakowe hamowanie

wzrostu siewek pomidora uprawianych na 12-godzinnym dniu, bez względu na intensywność światła. Wywierały one silniejsze hamowanie u pszenicy, fasoli, grochu i dyni rosnących na świetle, aniżeli u roślin uprawianych w ciemności. U karłowatej odmiany groch Little Marvel silniejszą reakcję obserwowano natomiast w wariacie ciemnym.

Autorzy ci w doświadczeniach z sałatą i soją wykazali brak wpływu tych preparatów na reakcję fotoperiodyczną rośliny. Do podobnych wniosków doszli także Cathey i Piringer (1961), którzy stosowali CCC, Amo-1618 i fosfon w doświadczeniach z chryzantemą i petunią.

Związki te niwelowały natomiast dodatni wpływ światła na kiełkowanie nasion sałaty (Wittwer i Tolbert 1960b) i pieprzycy (Cathey i Stuart, 1961), odmian, u których światło sprzyja kiełkowaniu.

Nie ma ścisłej korelacji pomiędzy oddziaływaniem antygiberelin na wzrost i na świeżą oraz suchą masę rośliny. W doświadczeniach Tolberta z pszenicą (1961b) i Kruga z ziemniakami (1961) preparat CCC i związki pokrewne wywoływały hamowanie wzrostu nie wpływając ani na świeżą, ani na suchą masę. Wittwer i Tolbert (1960a) podają natomiast, że preparaty te o małym stężeniu ($10^{-7}M$) wywoływały zwiększenie suchej masy u pomidora, gdy tymczasem stosowane w stężeniach wyższych ($10^{-4}M$) obniżały zawartość suchej masy, jednak bez widocznych objawów uszkodzenia rośliny.

Bardzo istotny jest fakt, że rośliny poddane działaniu substancji antygiberelinopodobnych okazały się bardziej odporne na brak wody. Stwierdzili to Lindstrom i Tolbert (1960) u chryzantemy i poinsecji, poddanych działaniu CCC i związków pokrewnych. Rośliny te w niesprzyjających warunkach utrzymywały dłużej turgor aniżeli rośliny kontrolne. W podobny sposób wpływał fosfon w doświadczeniach z petunią (Cathey i Stuart, 1961). Jak podają Bachman i Szopa (1963), preparat CCC wzmagal pobieranie wody w kiełkujących nasionach kukurydzy, a według Michniewicza i Chromińskiego (1963) związek ten stymulował siłę ssącą ziarn pszenicy. Fakt ten stwierdzili autorzy stosując metodę określania energii kiełkowania w warunkach suszy fizjologicznej, wywołanej wprowadzaniem do wody różnych ilości KNO_3 .

Antygibereliny wzmagają także odporność roślin na zasolenie. Wykazali to Marth i Ray (1961) w doświadczeniach z fasolą, którą nawożono różną ilością nawozu mineralnego. Związki te obniżały w znacznym stopniu toksyczny wpływ nadmiaru nawozu. Z trzech użytych do doświadczeń preparatów, tj. Amo-1618, CCC i fosfonu, pierwszy z nich dawał efekty najlepsze. Należy podkreślić, że w doświadczeniach tych powierzchnia liści roślin traktowanych preparatami i roślin kontrolnych była taka sama.

Jak wykazali Marth i Mitchell (1960), Amo-1618 wprowadzony do gleby zapobiega rozwojowi bakterii i grzybów oraz uodpornia rośliny na infekcję. Nawet mała dawka tego preparatu wprowadzona do gleby, wywołująca tylko słabe zahamowanie wzrostu, zwiększała odporność na mikroorganizmy.

Związek ten charakteryzuje bardzo duża trwałość. Wyżej wymienieni autorzy wykazali, że Amo-1618 wprowadzony do gleby w roku 1950, jeszcze w roku 1959, a więc po 9 latach, wywoływał hamowanie wzrostu chryzantemy i fasoli. Według Cathey'a i Stuarta (1961) trwałość CCC jest znacznie mniejsza.

Wiadomości nasze o mechanizmie działania antyauksyn są dotychczas jeszcze skąpe. Według Sachsa i współautorów (1960), Amo-1618 hamuje podziały komórkowe. Podobne efekty uzyskali Ota i współpracownicy (1962), którzy badali wpływ BCB na szereg roślin uprawnych. Amo-1618 wzmagal aktywność peroksydazy w sadzonkach cytryny (Monselise i Halevy, 1962), pobudzał także aktywność tego enzymu i katalazy u ogórków (Halevy, 1962a).

Bachman i Szopa (1963) podają, że CCC stymulował proces pobierania tlenu u kiełkujących nasion kukurydzy i wywoływał zwiększenie ilości azotu ogólnego i aminokwasów. Według Michniewicza (1963), fosfon w znacznym stopniu zwiększał zawartość witaminu C u fasoli. Zwiększeniu ulegał zarówno kwas askorbinowy, jak i dehydroaskorbinowy.

Bardzo interesujące są dane uzyskane przez Kuraishi i Muira (1963), które wskazują, że hamowanie wzrostu grochu, wywołane przez CCC, związane było z obniżeniem poziomu auksyn w roślinach.

Opisane wyżej związki hamujące wzrost pędu wykazują nie tylko działanie przeciwne niż gibereliny, ale wprowadzone łącznie z gibereliną niwelują skutki jej działania. Tak samo skutki wywołane związkami o własnościach antygibereliny mogą być zniwelowane przez giberelinę. Takie zjawiska antagonizmu opisywano niejednokrotnie odnośnie wpływu tych preparatów na ogólny pokrój rośliny. Wykazali to Tolbert (1960) u pszenicy, Krug (1961) u ziemniaka, Lockhart (1962) u fasoli, Halevy (1962b) u ogórka, a Kawachara i współautorzy (1962) u pszenicy, ziemniaka i fasoli.

Antagonistyczne oddziaływanie obu związków obserwowano także w procesach wydłużania i podziału komórek (Sachs i in. 1960 oraz Sachs 1962), a także w doświadczeniach nad wpływem tych substancji na aktywność peroksydazy i katalazy (Monselise i Halevy, 1962 oraz Halevy, 1962a).

Według Wittwera i Tolberta (1960b), CCC i związki pokrewne niwelowały dodatni wpływ gibereliny na kiełkowanie nasion sałaty w ciem-

ności, odmiany wymagającej do skiełkowania pewnego okresu naświetlania. Antagonistyczne oddziaływanie związków antygiberelinopodobnych i gibereliny stwierdzili także Kuraishi i Muir (1963) odnośnie zmian w świeżej masie liści rzodkiewki, przy czym zjawiska te występowały również w obecności auksyny.

Ostatnio Riddell i współpracownicy (1962) z U. S. Rubber Company stwierdzili istnienie jeszcze innej grupy substancji hamujących wzrost, której przedstawicielami są kwasy: N-dwumetyloaminomaleaminowy (CO11) i N-dwumetyloaminobursztynowy (B995). Związki te wywołują także hamowanie wzrostu, nie wykazując działania toksycznego i nie wpływając na rozwój rośliny.

Także Wierzchowski i współautorzy (1963) donoszą o otrzymaniu przez nich z produktów fermentacji *Gibberella fujikuroi* alkohololaktanu o wzorze $C_{19}H_{26}O_4$, którego budowa zbliżona jest do budowy gibereliny. Otrzymana przez nich substancja wywołuje hamowanie wzrostu hypocotyli sałaty. Ten hamujący wpływ preparatu można było zniwelować działając kwasem giberelinowym.

Związki nowoopisane wpływają więc podobnie na wzrost roślin, jak substancje omówione w niniejszym artykule, takie jak Amo-1618, CCC czy fosfon. Nie są jednak dotąd na tyle poznane, aby można było przeprowadzać dalsze porównania.

Jak wynika z przeglądu literatury przedstawionej wyżej, oddziaływanie związków antygiberelinopodobnych na rośliny jest bardzo różnorodne. Wpływają one w dużym stopniu na wzrost i rozwój, oddziałują także na szereg innych procesów fizjologicznych, dlatego też rozważyć należy problem możliwości praktycznego ich stosowania.

Dotychczas preparaty te używane są głównie w hodowli roślin ozdobnych, zwłaszcza chryzantem. Uzyskuje się przy ich pomocy rośliny o specjalnym pokroju, o krótkich i grubych łodygach. W Stanach Zjednoczonych jest w handlu nawet specjalny preparat zalecany przy hodowli chryzantem, tzw. „Phosfon”, zawierający 1% czystego fosfonu.

Wydaje się jednak, że możliwości praktycznego stosowania tych preparatów są znacznie szersze. Otóż zwraca przede wszystkim uwagę fakt, że związki te oddziałują na wzrost rośliny, podobnie jak światło wysokiej intensywności i niska temperatura. Przeciwdziałają bowiem wypłanianiu, hamując wzrost łodygi i wywołując zwiększenie ilości chlorofilu. Należałoby zatem próbować stosować je w warunkach sprzyjających wypłanianiu, a więc głównie w uprawach pod szkłem. Odnosi się to zwłaszcza do pomidorów, u których preparaty te wywołują także przyspieszenie zakwitania i wpływają dodatnio na rozwój korzeni.

Wskazane byłoby również zbadanie możliwości wykorzystania tych związków dla uodporniania roślin na choroby infekcyjne, a także wy-

korzystania ich zdolności do niwelowania toksycznego wpływu na rośliny nadmiaru soli i ułatwiania pobierania wody.

Tak więc perspektywy praktycznego stosowania substancji o własnościach antygibereliny wiążą się przede wszystkim z problemem uodpornienia roślin na niesprzyjające warunki środowiska. Zagadnienia te nie powinny być pominięte w pracach związanych z chemizacją rolnictwa.

LITERATURA

1. Bachman S., Szopa J. — Wpływ IAA, CCC i kumaryny na zawartość azotu i pobieranie tlenu w kiełkującym ziarnie kukurydzy. Ref. II Symp. Regul. Wzrostu. Toruń, 1963. Zesz. Nauk. UMK, (w druku).
2. Cathey H. M. 1959 — Poinsettia study. Changing growth and flowering by use of carvacrol form of Amo-1618. Flor. Rev. 124:19.
3. Cathey H. M., Piringier A. A. 1961 — Relation of phosphon to photoperiod, kind of supplemental light, and night temperature on growth and flowering of garden annuals. Proc. Amer. Hort. Sci. 77:608.
4. Cathey H. M., Stuart N. W. 1961 — Comparative plant growth-retarding activity of Amo-1618, fosfon, and CCC. Bot. Gaz. 123:51.
5. Downs R. J., Cathey H. M. 1960 — Effects of light, gibberellin, and a quaternary ammonium compound on the growth of dark-grown red kidney beans. Bot. Gaz. 121:233.
6. Halevy A. H. 1962a — Inverse effect of gibberellin and Amo-1618 on growth, catalase and peroxidase activity in cucumber seedlings. Exper. 18:74.
7. Halevy A. H. 1962b — Interaction between gibberellin and quaternary ammonium carbamates in growth of cucumber (*Cucumis sativus* L.) seedlings. Bull. Research Coun. Israel, Sec. D 11:83.
8. Kawachara C., Ota T., Tënan H. 1962 — Wzaimodziejstwijsie miezdu bromocholinbromidom i gibberellinom. Proc. Crop. Sci. Soc. Japan, 30:257 (Ref. Żurn. 1963, 7:10).
9. Krewson C. F., Wood J. W., Wolfe W. C., Mitchell J. W., Marth P. C. 1959 — Synthesis and biological activity of some quaternary ammonium and related compounds that suppress plant growth. Agr. a. Food Chem. 7:264.
10. Krug H. 1961 — Wachstumsbeeinflussung von Kartoffel-Augenstecklingen durch quaternare Ammoniumverbindungen und Gibberellin. Landbauforsch. Volkenrode, 11:88.
11. Kuraishi S., Muir R. M. 1963 — Mode of action of growth retarding chemicals. Plant Physiol. 38:19.
12. Lindstrom R. S., Tolbert N. E. 1960 — (2-chloroethyl)-trimethylammonium chloride and related compounds as plant growth substances. IV. Effect on Chrysanthemums and Poinsettias. Quart. Bull. Michigan Agr. Exp. Station, 42:917.
13. Lockhard J. A. 1962 — Kinetic studies of certain anti-gibberellins. Plant Phys. 37:759.
14. Marth P. C., Mitchell J. W. 1960 — Plant growth suppressants with special reference to persistence of Amo-1618 in soil. Proc. Amer. Hort. Sci. 76:673.

MARIAN MICHNIEWICZ

REGULATORY WZROSTU ROŚLIN O WŁAŚCIWOŚCIACH ANTYGIBERELINY I PERSPEKTYWY PRAKTYCZNEGO ICH STOSOWANIA

Nauka o regulatorach wzrostu roślin rozwija się w bardzo szybkim tempie. Spośród tej grupy związków ogromne zainteresowanie budzą zwłaszcza auksyny, gibereliny i kininy. Substancje te interesują zarówno fizjologów, biochemików, jak też rolników, ponieważ stanowią potężny środek kierowania wzrostem i rozwojem rośliny.

W ostatnich latach coraz bardziej zwraca się uwagę na związki syntetyczne, wywołujące hamowanie wzrostu roślin, o działaniu antagonicznym w stosunku do gibereliny. Do tej grupy połączeń chemicznych zaliczamy przede wszystkim czwartorzędowe związki amoniowe oraz związki fosfoniowe.

Fakt, że czwartorzędowe związki amoniowe mogą wywoływać hamowanie wzrostu roślin, stwierdzili po raz pierwszy Wirville i Mitchell (1950). Badacze ci uzyskali 6 takich połączeń, z których największą aktywnością biologiczną odznaczał się 2-izopropyl-4-dwumetyloamino-5-metylofenyl-1-piperidyno karboksylowy chlorek metylu, zwany w skrócie Amo-1618. W 1959 r. Krewson i współpracownicy uzyskali na drodze syntezy 20 dalszych związków tego typu, a Cathey (1959) wykazał, że pewne zmiany izomeryczne w Amo-1618 mogą potęgować działanie, zwłaszcza u poinsecji. Preparat uzyskany w ten sposób nazwany został „carvadan”.

Z tej grupy czwartorzędowych związków amoniowych Tolbert (1960a, 1961) wyodrębnił połączenia będące pochodnymi choliny, które również wywoływały hamowanie wzrostu rośliny. Autor ten zwrócił uwagę, że około 30% rozpuszczalnych związków fosforu zawartych w korzeniach, a niekiedy i w liściach, występuje w postaci fosforylochliny $(\text{CH}_3)_3\text{N}^+\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{O}-\text{PO}_3\text{H}^-$. Aby zablokować aktywność tego związku w roślinie, zastąpił grupę alkoholową choliny $-\text{OH}$ przez atom Cl. Uzyskał w ten sposób chlorek 2-chloroetylotrójmetyloamoniowy, znany już uprzednio jako konkurencyjny inhibitor cholinoesterazy występującej u zwierząt. Substancję tę można nazwać w sposób uproszczony chlorkiem chlorochliny, co dało podstawę do wprowadzenia powszechnie dziś używanego skrótu CCC. Tolbert uzyskał i przebadał

około stu pochodnych tego związku, których ogólna struktura da się wyrazić wzorem $\text{CH}_2\text{X}-\text{CH}_2-\text{N}^+(\text{CH}_3)_3 \cdot \text{Cl}^-$. Okazało się, że związki te wykazują wysoką aktywność biologiczną, w przypadku gdy podstawnikiem X jest atom Cl, Br lub grupa $=\text{CH}_2$.

Do związków tego typu zaliczamy także często stosowany bromek 2-bromoetylotrójmetyloamoniowy (BCB), bromek alilotrójmetyloamoniowy (AMAB) lub chlorek 2-chloroalilotrójmetyloamoniowy (CAC) i in. (Lindstrom i Tolbert 1960).

Od roku 1955 wiadomo, że podobny efekt wzrostowy, jaki wywołuje Amo-1618, uzyskać można stosując związki fosfoniowe. Preston i Link (1958) wykazali, że szczególnie aktywnym z tej grupy związków jest chlorek 2,4-dwuchlorobenzylotrójbutylofosfoniowy, znany obecnie pod nazwą phosfon. Preparat ten hamował wzrost takich gatunków, które nie reagowały na Amo-1618.

Wszystkie wymienione wyżej związki, z których najbardziej znane są Amo-1618, CCC i phosfon, określają niekiedy wspólnym terminem antygibereliny (Lockhart, 1962). Jest to jednak sformułowanie niezupełnie ściśle. Otóż, aby dany związek uznać za antygiberelinę, powinny być spełnione dwa zasadnicze warunki: 1) bardzo podobna struktura chemiczna, warunkująca konkurencyjne działanie w stosunku do gibbereliny i 2) antagonistyczne oddziaływanie obu związków na procesy życiowe rośliny.

W przypadku związków chemicznych, o których mowa, spełniony jest tylko ten drugi warunek. Struktura chemiczna tych związków i gibbereliny jest zupełnie inna. Dlatego też substancje te określa się w języku angielskim najczęściej terminem „retardants” lub rzadziej „suppressants”.

W literaturze polskiej brak dotąd odpowiedniego terminu dla określenia tej grupy związków. Można by więc je nazywać z angielska retardantami, lub po polsku związkami antygiberelinopodobnymi, czy wreszcie, pomijając popełnioną przy tym nieścisłość, po prostu antygiberelinami.

Mimo że substancje te nie stanowią jakiejś jednolitej pod względem chemicznym grupy związków, wpływ, jaki wywierają na procesy fizjologiczne, zwłaszcza na wzrost rośliny, jest bardzo podobny. Cechuje je przede wszystkim hamowanie wzrostu łodygi. Rośliny poddane działaniu antygiberelin charakteryzują krótkie i grube łodygi o krótkich międzywęzłach. Rośliny takie odznaczają się także intensywnie zieloną barwą liści, wywołaną zwiększoną ilością chlorofilu.

Preparaty te wywierają zatem efekt przeciwny aniżeli gibbereliny. W wielu przypadkach oddziaływanie tych związków i gibbereliny na procesy życiowe wykazuje typowe objawy antagonizmu.

Związki antygiberelinopodobne można stosować drogą oprysku, ale najlepsze rezultaty daje wprowadzanie ich do gleby, a zatem poprzez system korzeniowy. Działają one hamująco na wzrost roślin, nie wykazując przy tym wpływu toksycznego, w szerokich granicach stężeń od 10^{-7} do 10^{-2} M. Wrażliwość roślin na antygibereliny jest jednak bardzo różna, w zależności od gatunku.

Cathey i Stuart (1961) zbadali reakcję 55 gatunków roślin na działanie Amo-1618, CCC i fosfonu. Z preparatów tych najbardziej uniwersalne działanie wykazał CCC, który wpływał hamująco niemal na wszystkie badane rośliny. Na Amo-1618 reagowało tylko 6 gatunków, na fosfon zaś wszystkie te, które reagowały na Amo-1618 oraz 12 innych gatunków. Z roślin najbardziej wrażliwe na antygibereliny okazały się: fasola, szalwia i chryzantema, które reagowały na wszystkie trzy wyżej wymienione związki.

Rośliny poddane działaniu tych preparatów charakteryzowało skrócenie łodygi, tak że w niektórych przypadkach prowadziło to do zmiany pokroju na rozetkowy. Związki te wpływały także na termin zakwitania, opóźniając (np. u chryzantemy) lub przyspieszając (np. u azalii) ten proces. Jak podaje Stuart (1961), fosfon i CCC stymulowały tworzenie kwiatów u azalii bez względu na wiek roślin oraz warunki świetlne i termiczne. Przyspieszenie zakwitania pod wpływem CCC stwierdzili także Wittwer i Tolbert (1960a) u pomidorów.

Podobnie jak w przypadku gibereliny, związki te nie wywierają tak silnego wpływu na system korzeniowy, jak na części nadziemne rośliny. Wittwer i Tolbert (1960a) wskazują jednak, że wzrost suchej masy w korzeniach pomidorów poddanych działaniu CCC i związków pokrewnych o niskich stężeniach jest większy aniżeli w części nadziemnej. O stymulującym wpływie CCC na rozwój korzeni donosi także Supniewska (1963). Preparat ten, nawet w stężeniach toksycznych dla części nadziemnej, wywołał rozrost korzeni marchwi i pszenicy. Cathey i Stuart (1961) wskazują natomiast, że wprowadzenie do podłoża fosfonu wywoływało rozwój systemu korzeniowego petunii głównie w części powierzchniowej gleby, przy czym poszczególne korzenie boczne rozmieszczone były w większej odległości od siebie niż u roślin kontrolnych.

Charakterystyczny jest brak zależności między działaniem antygiberelin a fotoreakcją rośliny. Stwierdzili to Downs i Cathey (1960) na przykładzie fasoli, która tak samo reagowała na Amo-1618 zarówno na świetle czerwonym, jak i w ciemności. Również doświadczenia Wittwera i Tolberta (1960b) wykazały, że reakcja rośliny na CCC i związki pokrewne nie ma ścisłego związku z warunkami świetlnymi. Preparaty te w stężeniu 10^{-3} M wywoływały jednakowe hamowanie

wzrostu siewek pomidora uprawianych na 12-godzinnym dniu, bez względu na intensywność światła. Wywierały one silniejsze hamowanie u pszenicy, fasoli, grochu i dyni rosnących na świetle, aniżeli u roślin uprawianych w ciemności. U karłowatej odmiany groch Little Marvel silniejszą reakcję obserwowano natomiast w wariacie ciemnym.

Autorzy ci w doświadczeniach z sałatą i soją wykazali brak wpływu tych preparatów na reakcję fotoperiodyczną rośliny. Do podobnych wniosków doszli także Cathey i Piringer (1961), którzy stosowali CCC, Amo-1618 i fosfon w doświadczeniach z chryzantemą i petunią.

Związki te niwelowały natomiast dodatni wpływ światła na kiełkowanie nasion sałaty (Wittwer i Tolbert 1960b) i pieprzycy (Cathey i Stuart, 1961), odmian, u których światło sprzyja kiełkowaniu.

Nie ma ścisłej korelacji pomiędzy oddziaływaniem antygiberelin na wzrost i na świeżą oraz suchą masę rośliny. W doświadczeniach Tolberta z pszenicą (1961b) i Kruga z ziemniakami (1961) preparat CCC i związki pokrewne wywoływały hamowanie wzrostu nie wpływając ani na świeżą, ani na suchą masę. Wittwer i Tolbert (1960a) podają natomiast, że preparaty te o małym stężeniu ($10^{-7}M$) wywoływały zwiększenie suchej masy u pomidora, gdy tymczasem stosowane w stężeniach wyższych ($10^{-4}M$) obniżały zawartość suchej masy, jednak bez widocznych objawów uszkodzenia rośliny.

Bardzo istotny jest fakt, że rośliny poddane działaniu substancji antygiberelinopodobnych okazały się bardziej odporne na brak wody. Stwierdzili to Lindstrom i Tolbert (1960) u chryzantemy i poinsecji, poddanych działaniu CCC i związków pokrewnych. Rośliny te w niesprzyjających warunkach utrzymywały dłużej turgor aniżeli rośliny kontrolne. W podobny sposób wpływał fosfon w doświadczeniach z petunią (Cathey i Stuart, 1961). Jak podają Bachman i Szopa (1963), preparat CCC wzmagal pobieranie wody w kiełkujących nasionach kukurydzy, a według Michniewicza i Chromińskiego (1963) związek ten stymulował siłę ssącą ziarn pszenicy. Fakt ten stwierdzili autorzy stosując metodę określania energii kiełkowania w warunkach suszy fizjologicznej, wywołanej wprowadzaniem do wody różnych ilości KNO_3 .

Antygibereliny wzmagają także odporność roślin na zasolenie. Wykazali to Marth i Ray (1961) w doświadczeniach z fasolą, którą nawożono różną ilością nawozu mineralnego. Związki te obniżały w znacznym stopniu toksyczny wpływ nadmiaru nawozu. Z trzech użytych do doświadczeń preparatów, tj. Amo-1618, CCC i fosfonu, pierwszy z nich dawał efekty najlepsze. Należy podkreślić, że w doświadczeniach tych powierzchnia liści roślin traktowanych preparatami i roślin kontrolnych była taka sama.

Jak wykazali Marth i Mitchell (1960), Amo-1618 wprowadzony do gleby zapobiega rozwojowi bakterii i grzybów oraz uodpornia rośliny na infekcję. Nawet mała dawka tego preparatu wprowadzona do gleby, wywołująca tylko słabe zahamowanie wzrostu, zwiększała odporność na mikroorganizmy.

Związek ten charakteryzuje bardzo duża trwałość. Wyżej wymienieni autorzy wykazali, że Amo-1618 wprowadzony do gleby w roku 1950, jeszcze w roku 1959, a więc po 9 latach, wywoływał hamowanie wzrostu chryzantemy i fasoli. Według Cathey'a i Stuarta (1961) trwałość CCC jest znacznie mniejsza.

Wiadomości nasze o mechanizmie działania antyauksyn są dotychczas jeszcze skąpe. Według Sachsa i współautorów (1960), Amo-1618 hamuje podziały komórkowe. Podobne efekty uzyskali Ota i współpracownicy (1962), którzy badali wpływ BCB na szereg roślin uprawnych. Amo-1618 wzmagał aktywność peroksydazy w sadzonkach cytryny (Monselise i Halevy, 1962), pobudzał także aktywność tego enzymu i katalazy u ogórków (Halevy, 1962a).

Bachman i Szopa (1963) podają, że CCC stymulował proces pobierania tlenu u kiełkujących nasion kukurydzy i wywoływał zwiększenie ilości azotu ogólnego i aminokwasów. Według Michniewicza (1963), fosfon w znacznym stopniu zwiększał zawartość witaminu C u fasoli. Zwiększeniu ulegał zarówno kwas askorbinowy, jak i dehydroaskorbinowy.

Bardzo interesujące są dane uzyskane przez Kuraishi i Muira (1963), które wskazują, że hamowanie wzrostu grochu, wywołane przez CCC, związane było z obniżeniem poziomu auksyn w roślinach.

Opisane wyżej związki hamujące wzrost pędu wykazują nie tylko działanie przeciwne niż gibereliny, ale wprowadzone łącznie z gibereliną niwelują skutki jej działania. Tak samo skutki wywołane związkami o własnościach antygibereliny mogą być zniwelowane przez giberelinę. Takie zjawiska antagonizmu opisywano niejednokrotnie odnośnie wpływu tych preparatów na ogólny pokrój rośliny. Wykazali to Tolbert (1960) u pszenicy, Krug (1961) u ziemniaka, Lockhart (1962) u fasoli, Halevy (1962b) u ogórka, a Kawachara i współautorzy (1962) u pszenicy, ziemniaka i fasoli.

Antagonistyczne oddziaływanie obu związków obserwowano także w procesach wydłużania i podziału komórek (Sachs i in. 1960 oraz Sachs 1962), a także w doświadczeniach nad wpływem tych substancji na aktywność peroksydazy i katalazy (Monselise i Halevy, 1962 oraz Halevy, 1962a).

Według Wittwera i Tolberta (1960b), CCC i związki pokrewne niwelowwały dodatni wpływ gibereliny na kiełkowanie nasion sałaty w ciem-

ności, odmiany wymagającej do skiełkowania pewnego okresu naświetlania. Antagonistyczne oddziaływanie związków antygiberelinopodobnych i gibereliny stwierdzili także Kuraishi i Muir (1963) odnośnie zmian w świeżej masie liści rzodkiewki, przy czym zjawiska te występowały również w obecności auksyny.

Ostatnio Riddell i współpracownicy (1962) z U. S. Rubber Company stwierdzili istnienie jeszcze innej grupy substancji hamujących wzrost, której przedstawicielami są kwasy: N-dwumetyloaminomaleaminowy (CO11) i N-dwumetyloaminobursztynowy (B995). Związki te wywołują także hamowanie wzrostu, nie wykazując działania toksycznego i nie wpływając na rozwój rośliny.

Także Wierzchowski i współautorzy (1963) donoszą o otrzymaniu przez nich z produktów fermentacji *Gibberella fujikuroi* alkohololaktonu o wzorze $C_{19}H_{26}O_4$, którego budowa zbliżona jest do budowy gibereliny. Otrzymana przez nich substancja wywołuje hamowanie wzrostu hypokotyla sałaty. Ten hamujący wpływ preparatu można było zniwelować działając kwasem giberelinowym.

Związki nowoopisane wpływają więc podobnie na wzrost roślin, jak substancje omówione w niniejszym artykule, takie jak Amo-1618, CCC czy phosfon. Nie są jednak dotąd na tyle poznane, aby można było przeprowadzać dalsze porównania.

Jak wynika z przeglądu literatury przedstawionej wyżej, oddziaływanie związków antygiberelinopodobnych na rośliny jest bardzo różnorodne. Wpływają one w dużym stopniu na wzrost i rozwój, oddziałują także na szereg innych procesów fizjologicznych, dlatego też rozważyć należy problem możliwości praktycznego ich stosowania.

Dotychczas preparaty te używane są głównie w hodowli roślin ozdobnych, zwłaszcza chryzantem. Uzyskuje się przy ich pomocy rośliny o specjalnym pokroju, o krótkich i grubych łodygach. W Stanach Zjednoczonych jest w handlu nawet specjalny preparat zalecany przy hodowli chryzantem, tzw. „Phosfon”, zawierający 1% czystego phosfonu.

Wydaje się jednak, że możliwości praktycznego stosowania tych preparatów są znacznie szersze. Otóż zwraca przede wszystkim uwagę fakt, że związki te oddziałują na wzrost rośliny, podobnie jak światło wysokiej intensywności i niska temperatura. Przeciwdziałają bowiem wypłanianiu, hamując wzrost łodygi i wywołując zwiększenie ilości chlorofilu. Należałoby zatem próbować stosować je w warunkach sprzyjających wypłanianiu, a więc głównie w uprawach pod szkłem. Odnosi się to zwłaszcza do pomidorów, u których preparaty te wywołują także przyspieszenie zakwitania i wpływają dodatnio na rozwój korzeni.

Wskazane byłoby również zbadanie możliwości wykorzystania tych związków dla uodporniania roślin na choroby infekcyjne, a także wy-

korzystania ich zdolności do niwelowania toksycznego wpływu na rośliny nadmiaru soli i ułatwiania pobierania wody.

Tak więc perspektywy praktycznego stosowania substancji o własnościach antygibereliny wiążą się przede wszystkim z problemem uodpornienia roślin na niesprzyjające warunki środowiska. Zagadnienia te nie powinny być pominięte w pracach związanych z chemizacją rolnictwa.

LITERATURA

1. Bachman S., Szopa J. — Wpływ IAA, CCC i kumaryny na zawartość azotu i pobieranie tlenu w kiełkującym ziarnie kukurydzy. Ref. II Symp. Regul. Wzrostu. Toruń, 1963. Zesz. Nauk. UMK, (w druku).
2. Cathey H. M. 1959 — Poinsettia study. Changing growth and flowering by use of carvacrol form of Amo-1618. Flor. Rev. 124:19.
3. Cathey H. M., Piringer A. A. 1961 — Relation of phosphon to photoperiod, kind of supplemental light, and night temperature on growth and flowering of garden annuals. Proc. Amer. Hort. Sci. 77:608.
4. Cathey H. M., Stuart N. W. 1961 — Comparative plant growth-retarding activity of Amo-1618, fosfon, and CCC. Bot. Gaz. 123:51.
5. Downs R. J., Cathey H. M. 1960 — Effects of light, gibberellin, and a quaternary ammonium compound on the growth of dark-grown red kidney beans. Bot. Gaz. 121:233.
6. Halevy A. H. 1962a — Inverse effect of gibberellin and Amo-1618 on growth, catalase and peroxidase activity in cucumber seedlings. Exper. 18:74.
7. Halevy A. H. 1962b — Interaction between gibberellin and quaternary ammonium carbamates in growth of cucumber (*Cucumis sativus* L.) seedlings. Bull. Research Coun. Israel, Sec. D 11:83.
8. Kawachara C., Ota T., Tënan H. 1962 — Wzaimodziejstwijsze między bromocholinbromidom i gibberellinom. Proc. Crop. Sci. Soc. Japan, 30:257 (Ref. Žurn. 1963, 7:10).
9. Krewson C. F., Wood J. W., Wolfe W. C., Mitchell J. W., Marth P. C. 1959 — Synthesis and biological activity of some quaternary ammonium and related compounds that suppress plant growth. Agr. a. Food Chem. 7:264.
10. Krug H. 1961 — Wachstumsbeeinflussung von Kartoffel-Augenstecklingen durch quaternare Ammoniumverbindungen und Gibberellin. Landbau-forsch. Volkenrode, 11:88.
11. Kuraiishi S., Muir R. M. 1963 — Mode of action of growth retarding chemicals. Plant Physiol. 38:19.
12. Lindstrom R. S., Tolbert N. E. 1960 — (2-chloroethyl)-trimethylammonium chloride and related compounds as plant growth substances. IV. Effect on Chrysanthemums and Poinsettias. Quart. Bull. Michigan Agr. Exp. Station, 42:917.
13. Lockhard J. A. 1962 — Kinetic studies of certain anti-gibberellins. Plant Phys. 37:759.
14. Marth P. C., Mitchell J. W. 1960 — Plant growth suppressants with special reference to persistence of Amo-1618 in soil. Proc. Amer. Hort. Sci. 76:673.

15. Marth P. C., Ray F. 1961 — Increasing tolerance of soybean plants to some soluble salts through application of plant growth-retardant chemicals. *Agr. a. Food Chem.* 9:359.
16. Michniewicz M. — Zmiany zawartości witamin C u fasoli pod wpływem fosfonu. Ref. II Symp. Regul. Wzrostu. Toruń, 1963. *Zesz. Nauk. UMK*, (w druku.)
17. Michniewicz M., Chromiński A. — Zwiększenie siły ssącej ziarn pszenicy wywołane działaniem CCC. Ref. II Symp. Regul. Wzrostu. Toruń, 1963. *Zesz. Nauk. UMK*, (w druku.)
18. Monselise S. P., Halevy A. H. 1962 — Effects of gibberellin and Amo-1618 on growth, dry matter, accumulation, chlorophyll content and peroxidase activity of citrus seedlings. *Amer. J. Bot.* 49:405.
19. Ota T., Tënan N., Kawachara C. 1962 — Wlijanije bromcholinbromida (BCB) na rost, dielienije i rastiaženije kletok u niekotorych sielskochozjaistwiennych rastienij. *Proc. Crop. Sci. Japan*, 30:206. (Ref. *Žurn.* 1963, 7:10).
20. Preston W. H., Link C. B. 1958 — Use of 2,4-dichlorobenzyltributylphosphonium chloride to dwarf plants. *Plant Phys.* (suppl.) 33:49.
21. Riddell J. A., Hageman H. A., J'Anthony C. M., Hubbard W. L. 1962 — Retardation of plant growth by a new group of chemicals. *Science*, 136:391.
22. Sachs R. M., Lang A., Bretz C. F., Roach J. 1960 — Shoot histogenesis: Subapical meristematic activity in a caulescent plant and the action of gibberellic acid and Amo-1618. *Amer. J. Bot.* 47:260.
23. Sachs R. M. 1962 — In vitro studies with growth retardants. *Amer. J. Bot.* 49:656.
24. Stuart N. W. 1961 — Initiation of flower buds in *Rhododendron* after application of growth retardants. *Science*, 134: Nr. 3471.
25. Supniewska J. H. — Obserwacje nad działaniem CCC na rośliny. Ref. II Symp. Regul. Wzrostu. Toruń, 1963.
26. Tolbert N. E. 1960a — (2-chloroethyl) trimethylammonium chloride and related compounds as plant growth substances. I. Chemical structure and bioassay. *J. Biol. Chem.* 235:475.
27. Tolbert N. E. 1960b — (2-chloroethyl) trimethylammonium chloride and related compounds as plant growth substances. II. Effect on growth of wheat. *Plant Phys.* 35:380.
28. Tolbert N. E. 1961 — Alteration of plant growth by chemicals. *Bull. Torrey Bot. Club.* 88:313.
29. Wierzchowski P., Wierzchowska Z., Paśś L. — O antygiberelinowym działaniu alkohololaktonu $C_{19}H_{26}O_4$, pokrewnego giberelinom. Ref. II Symp. Regul. Wzrostu. Toruń 1963. *Zesz. Nauk. UMK*. (w druku.)
30. Wirwille J. W., Mitchell J. W. 1950 — Six new plant-growth-inhibiting compounds. *Bot. Gaz.* 111:491.
31. Wittwer S. H., Tolbert N. E. 1960 — (2-chloroethyl) trimethylammonium chloride and related compounds as plant growth substances. III. Effect on growth and flowering of the tomato. *Amer. J. Bot.* 47:560.
32. Wittwer S. H., Tolbert N. E. 1960 — 2-chloroethyl trimethylammonium chloride and related compounds as plant growth substances. V. Growth, flowering, and fruiting responses as related to those induced by auxin. *Plant Phys.* 35:871.