

JOANNA NOWAK, RYSZARD M. RUDNICKI

Instytut Sadownictwa w Skierniewicach

HORMONALNA REGULACJA USTĘPOWANIA SPOCZYNKU I KWITNIENIA CEBULOWYCH ROŚLIN OZDOBNYCH

Regulacja procesów wzrostowych w roślinach wyższych zachodzi w wyniku oddziaływania na nie szeregu czynników środowiskowych, takich jak światło, temperatura, wilgotność, długość dnia. W roślinach następuje transformacja fizycznego bodźca środowiska na odpowiedni układ informacyjny o charakterze chemicznym. Przypuszcza się obecnie, że w roślinach nośnikami informacji o oddziaływaniu środowiska są drobnocząsteczkowe związki chemiczne zwane regulatorami wzrostu i rozwoju roślin.

Szereg danych doświadczalnych, jak i generalizujących je hipotez naukowych pozwala przypuszczać, że każdemu ze stadiów rozwojowych roślin wyższych towarzyszą zmiany w poziomie endogennych hormonów roślinnych — zmniejszanie się poziomu lub zanikanie jednych, przy równoczesnym wzroście aktywności innych. W czasie wzrostu i rozwoju roślin endogenne substancje hormonalne oddziałują na aparat przekazu informacji genetycznej i tą drogą na regulację biosyntezy lub aktywacji szeregu układów enzymatycznych zmieniających się w poszczególnych stadiach rozwojowych rośliny (41, 60). W wyniku zróżnicowanego w miejscu i czasie działania hormonów roślinnych następuje w roślinach formowanie się i wzrost różnych organów jak również przystosowywanie się roślin do okresowo zmieniających się warunków środowiska. Jest to szczególnie ważne dla roślin żyjących w środowisku o krańcowo zmieniających się w skali całego roku temperaturze, wilgotności czy intensywności oświetlenia.

Cebulowe rośliny ozdobne uprawiane obecnie wywodzą się w większości od dzikich gatunków rosnących w basenie Morza Śródziemnego; z obszarów o gorącym suchym lecie, łagodnych często bezmroźnych zimach oraz dość obfitych opadach wiosną i jesienią. Holttum (35) sugeruje, że właściwością, która pozwoliła na przystosowanie się roślin jednoliściennych wywodzących się ze strefy klimatu tropikalnego, do sezonowo zmieniających się warunków środowiska był brak kambium. Rośliny nie posiadające kambium, charakteryzujące się stałym sympodialnym wzrostem wegetatywnym, przy niesprzyjających warunkach środowiska

wytworzyły organy zapasowe w formie bulw i cebul. Rozwój mechanizmów regulujących indukcję i ustępowanie spoczynku w określonych porach roku pozwolił na rozprzestrzenienie się tych roślin w warunkach klimatu umiarkowanego. Rośliny te mają zgromadzone w cebulach i bulwach materiały zapasowe i wcześniej rozpoczynają okres wegetacji. Większość z nich kwitnie wiosną lub na początku lata. W tym okresie obserwuje się też intensywny wzrost liści. W niedługim czasie po kwitnieniu, gdy rośliny wytworzą nasiona, zarówno liście jak i pęd kwiatowy zamierają. Rośliny wchodzą w okres spoczynku letniego. W tym czasie u wielu gatunków roślin cebulowych formują się zawiązki nowych pąków kwiatowych, liści, cebul przybyszowych i korzeni. Jesienią cebule wytwarzają system korzeniowy, ale wzrost części nadziemnej jest zahamowany. Dla intensywnego wzrostu części nadziemnej i prawidłowego kwitnienia tych roślin niezbędne jest oddziaływanie niskiej temperatury w czasie spoczynku zimowego.

Wyniki wielu badań pozwalają przypuszczać, że zarówno formowanie się pąków kwiatowych jak i indukcja i ustępowanie spoczynku podlegają kontroli hormonalnej. W chwili obecnej powszechnie przyjmuje się na podstawie szeregu klasycznych doświadczeń (15, 23), że hormony roślinne biorą udział w indukcji i regulacji kwitnienia, pomimo że chemiczna natura hormonu kwitnienia nie została jeszcze wyjaśniona. Większość badań dotyczących hormonalnej regulacji kwitnienia prowadzono najczęściej na roślinach o wyraźnej reakcji fotoperiodycznej, lub też na roślinach wymagających okresu oddziaływania niskiej temperatury dla tworzenia się kwiatów (15, 44). Mechanizm oddziaływania niskiej temperatury na procesy prowadzące do zakwitania roślin jest w dalszym ciągu mało poznany, badania ostatnich lat przyniosły natomiast wyjaśnienie niektórych zjawisk związanych z regulacją reakcji fotoperiodycznych. Wiadomo obecnie, że w zjawiskach fotoperiodycznych istotną rolę odgrywa system fitochromowy. Wiele danych sugeruje, że czas potrzebny dla konwersji jednej formy fitochromu w drugą jest czynnikiem, od którego uzależniczna jest krytyczna długość nocy (34). System fitochromowy oddziałuje także na szereg innych procesów fizjologicznych jak wzrost łodyg i liści, biosynteza antocjanów, chlorofilu czy regulatorów wzrostu (20, 43). Większość powszechnie uprawianych cebulowych roślin ozdobnych, z wyjątkiem niektórych gatunków lilii, należy do roślin fotoperiodycznie obojętnych (56). Jednakże w tkankach takich roślin cebulowych jak: tulipany, narcyzy, kosańce, hiacynty, lilie stwierdzono obecność systemu fitochromowego (40). Badania spektrofotometryczne wykazały wyższy poziom fitochromu w tkankach aktywnie rosnących niż w zapasowych łuskach cebul. Przypuszcza się obecnie, że jedną z dróg oddziaływania systemu fitochromowego na metabolizm roślin może być

przekazywanie informacji o bodźcach środowiska na system hormonalny. Badania nad przekazem informacji z systemu fitochromowego na system hormonalny prowadzone są zaledwie od kilku lat i mechanizm tego zjawiska nie został jeszcze dokładnie poznany. Znacznie więcej danych uzyskano w badaniach nad poznaniem roli hormonów roślinnych w regulacji procesów wzrostu i rozwoju roślin.

Udział hormonów w formowaniu się pąków kwiatowych roślin cebulowych

U większości roślin cebulowych pąki kwiatowe tworzą się na długo przed kwitnieniem. Hartsema (31) dzieli rośliny cebulowe na 5 grup w zależności od terminu inicjacji pąków kwiatowych:

1. Pąki kwiatowe inicjują się w roku poprzedzającym kwitnienie, wiosną lub wczesnym latem, przed wykopaniem cebul z gleby. Do tej grupy należą: *Narcissus*, *Galanthus*, *Leucojum*.

2. Pąki kwiatowe inicjują się w lecie, po wykopaniu cebul z gleby w czasie spoczynku letniego, w roku poprzedzającym kwitnienie, np.: *Tulipa gesneriana*, *Hyacinthus orientalis*, *Iris reticulata*.

3. Pąki kwiatowe inicjują się zimą lub wczesną wiosną w wyniku działania niskiej temperatury na cebule po ich posadzeniu, np. *Iris sp.* z wyjątkiem *Iris reticulata*.

4. Kwiaty powstają wcześniej niż na rok przed kwitnieniem, np. *Amaryllis belladonna*, *Nerine bowdenii*.

5. Inicjacja kwiatów przebiega w czasie całego okresu wzrostu. Do tej grupy należą gatunki tropikalne, np. *Hippeastrum hybridum* i *Zephyranthes rosea*, u których inicjujące się pąki kwiatowe i rozwinięte kwiaty mogą występować równocześnie na tej samej roślinie.

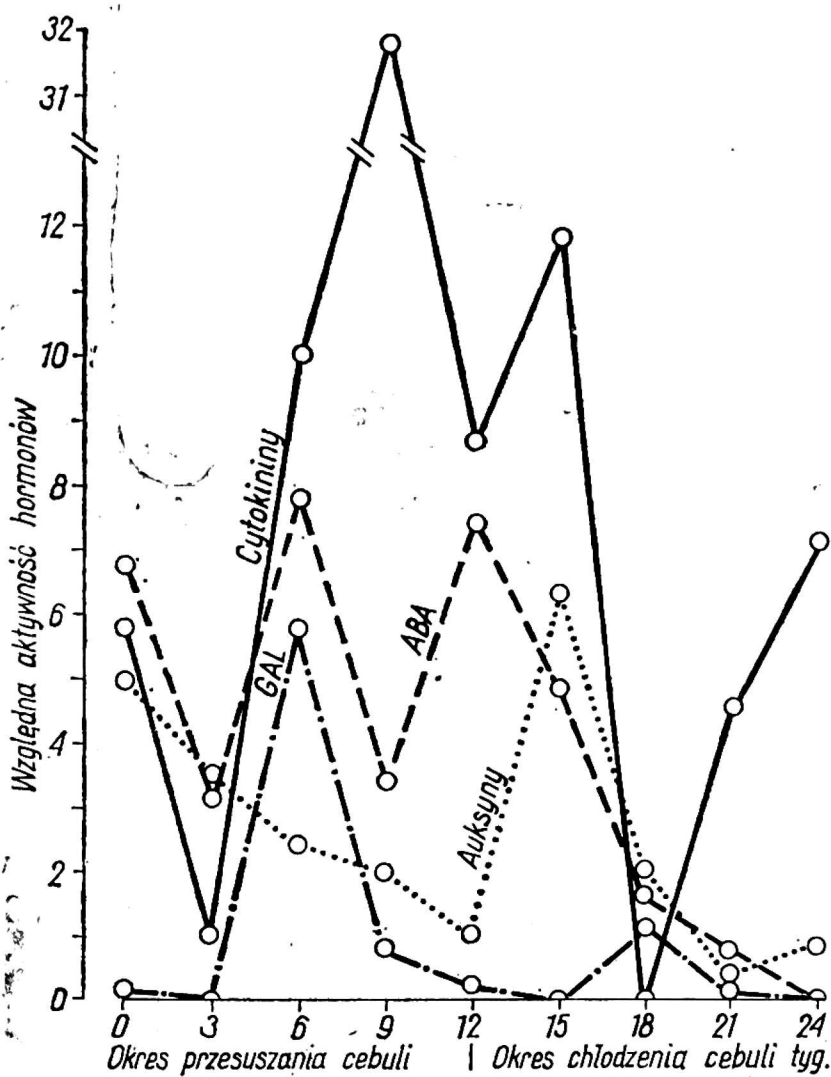
Głównym czynnikiem środowiskowym decydującym o inicjacji pąków kwiatowych roślin cebulowych jest temperatura (55). Większość powszechnie uprawianych ozdobnych roślin cebulowych takich jak: hiacyncy, narcyzy czy lilie formuje pąki kwiatowe w stosunkowo wysokiej temperaturze od 17 do 28°C, ale szybki ich wzrost i rozwój kwiatów jest możliwy tylko wówczas, jeśli uformowane pąki kwiatowe przejdą okres spoczynku, ustępującego w wyniku oddziaływania niskiej temperatury. Istnieją też gatunki, np. większość cebulowych kosaćców, u których inicjacja i dyferencjacja pąków kwiatowych przebiega w niskiej temperaturze, w czasie ustępowania spoczynku zimowego cebul.

Cebule, aby mogły wytworzyć pąki kwiatowe, muszą osiągnąć pewną wielkość. Jest ona różna dla różnych gatunków i odmian. W praktyce obserwuje się często zjawisko zakwitania małych cebul przybyszowych zrosniętych z cebulą mateczną. Istnieją sugestie, że zjawisko to jest spo-

wodowane transportem hormonów kwitnienia z cebul macierzystych do cebul przybyszowych, co powoduje ich zakwitanie wcześniej niż pozwala na to ich rozmiar. Badania przeprowadzone na cebulach kosaćców, które formują kwiaty w warunkach niskiej temperatury, wykazały, że czynnikiem indukującym przejście do fazy generatywnej tego gatunku mogą być gibereliny. Pereira (57) badając wpływ kwasu giberelinowego (GA_3) na formowanie się pąków kwiatowych z izolowanych stożków wzrostu cebul kosaćców wykazał, że kwas giberelinowy przyspiesza zarówno inicjację jak i dalszy wzrost tkanek twórczych kwiatu, natomiast kinetyna i kwas β -indoliloctowy, podane oddzielnie jak i w mieszaninie w różnych stężeniach, nie wpływały na inicjację kwiatów. Kwas β -indoliloctowy w wyższych stężeniach powodował zahamowanie formowania się pąków kwiatowych. Badając zmiany w zawartości endogennej giberelin w cebulach kosaćców Pereira (59) stwierdził, że przed rozpoczęciem inicjacji kwiatów aktywność tych związków jest niska i wzrasta w czasie przechodzenia stożków wzrostu z fazy wegetatywnej do fazy generatywnej. Doświadczenia przeprowadzone w warunkach kultur tkankowych wykazały, że wyszczepienie stożków wzrostu wraz z kawałkami mięsistych łusek przyspiesza znacznie procesy inicjacji pąków kwiatowych kosaćców (58). Podobne przyspieszenie inicjacji pąków kwiatowych uzyskał Pereira wyszczepiając stożki wzrostu na pożywkę agarową, w której uprzednio hodowane były kawałki łusek cebul. Właściwości związków dyfundujących do pożywki, tj. ich aktywności w specyficznych testach biologicznych, właściwości chromatograficzne oraz reakcje barwne pozwalały zaliczyć je do grupy giberelin. Doświadczenia te sugerują, że gibereliny wytwarzane są w łuskach kosaćców w czasie ich intensywnego wzrostu wiosennego i letniego, podczas gdy w czasie traktowania roślin niską temperaturą są transportowane do pąków, gdzie po osiągnięciu właściwego poziomu wywołują inicjację i przyspieszają formowanie się pąków kwiatowych.

Doświadczenia przeprowadzone przez Waterschoota na cebulach hiacyntów (79) wykazały, że pierwsze anatomiczne objawy inicjacji generatywnej, tj. uwypuklenie się stożków wzrostu w cebulach hiacyntów można obserwować pod mikroskopem już w 3 tygodnie po wykopaniu cebul z gleby i umieszczeniu ich w temperaturze 20—28°C. Badania nad poziomem endogennych giberelin wykazały brak aktywności tych hormonów w cebulach hiacyntów w tym okresie, podczas gdy wysoką aktywność tych związków obserwowano w cebulach dopiero po 6 tygodniach przesuszania cebul, w początkowym okresie formowania się pąków kwiatowych (64, rys. 1). Podanie cebulom hiacyntów kwasu giberelinowego przed formowaniem się pąków kwiatowych nie wpływało na szybkość ich formowania się (48). Dane te świadczą o udziale giberelin

raczej w procesach dyferencjacji i wzrostu pąków kwiatowych hiacyntów niż w inicjacji organów generatywnych. Nie można jednak wykluczyć możliwości, że kwas giberelinowy jest związkiem nie specyficznym w kontroli procesów prowadzących do formowania się pąków kwiatowych hiacyntów, a procesy te są regulowane przez inne endogenne gibereliny. Prawdopodobną jest także hipoteza, że procesy inicjacji i formowania się pąków kwiatowych w cebulach hiacyntów, podobnie jak u szeregu innych roślin, nie są kontrolowane wyłącznie poprzez endogenne gibereliny.



Rys. 1. Zmiany w poziomie hormonów roślinnych w cebulach hiacyntów w czasie formowania się pąków kwiatowych w temperaturze 25°C i w czasie ustępowania spoczynku cebul w temperaturze 3°C (wg Rudnickiego i Nowakowej)
 ABA — kwas abscyzynowy
 GAL — substancje giberelinopodobne

Pewne dane wskazują na udział cytokinin w procesach inicjacji i dyferencjacji pąków kwiatowych hiacyntów. Wykazano, że w cebulach hiacyntów występują co najmniej dwa związki z tej grupy hormonów (64). Obserwowano wysoką aktywność cytokinin w cebulach bezpośrednio po ich wykopaniu z gleby i w czasie całego okresu ich przesuszania tj. w czasie inicjacji, dyferencjacji i wzrostu pąków kwiatowych (rys. 1). Wykazano także (48), że traktowanie cebul hiacyntów benzyloadeniną przed uformowaniem się pąków kwiatowych powodowało u wielu roślin tworzenie się dwóch kwiatostanów w jednej cebuli, co zdarza się dość rzad-

ko u roślin rosnących w warunkach naturalnych. Dane te mogą świadczyć o udziale cytokinin w kontroli dyferencjacji pąków kwiatowych. Badania Beijera (cyt. wg 31) wykazały, że tworzenie się podwójnych kwiatostanów, częściowo lub całkowicie zrosniętych, jest uzależnione od temperatury, w jakiej cebule hiacyntów są przetrzymywane po wykopaniu z gleby. U około 70% cebul obserwuje się fasciacje łodyg i kwiatostanów, jeśli bezpośrednio po wykopaniu cebule zostaną umieszczone przez 10 dni w temperaturze 20°C, a następnie 25,5°C. Powyższe obserwacje sugerują możliwość, że cebule traktowane temperaturą 20 i 25,5°C charakteryzuje podwyższona synteza lub aktywacja cytokinin, brak jednak jak dotąd potwierdzających tę możliwość danych doświadczalnych.

W chwili obecnej coraz szersze poparcie zyskuje hipoteza, że nie istnieje jeden uniwersalny hormon kwitnienia, lecz w regulacji procesów prowadzących do zakwitania istotne znaczenie posiada równoczesne lub następcze oddziaływanie zarówno stymulatorów jak i inhibitorów wzrostu (23, 44). Szereg danych doświadczalnych wskazuje na możliwość współdziałania cytokinin i auksyn w kontroli procesów inicjacji i dyferencjacji pąków (68, 82). W badaniach przeprowadzonych na hiacyntach stwierdzono występowanie związków auksyno-podobnych w cebulach tego gatunku (64, rys. 1), jednakże traktowanie cebul hiacyntów syntetyczną auksyną — kwasem α -naftalenoctowym nie miało wpływu na dyferencjację i wzrost pąków kwiatowych (48), natomiast podanie jej łącznie z benzyloadeniną powodowało całkowite zahamowanie wzrostu części nadziemnej. W świetle tych danych nie wydaje się jeszcze możliwe bliższe sprecyzowanie wzajemnego oddziaływania cytokinin i auksyn w regulacji procesów formowania się pąków kwiatowych hiacyntów. Wyniki innych doświadczeń przeprowadzonych z hiacyntami wskazują na współudział auksyn i cytokinin w kontroli inicjacji cebul przybyszowych, w okresie traktowania cebul wysoką temperaturą podczas przesuszania (68).

W cebulach hiacyntów bezpośrednio po ich wykopaniu z gleby i w czasie całego okresu inicjacji, dyferencjacji i wzrostu pąków kwiatowych występuje kwas abscyzynowy (64). Poziom tego związku w cebulach nie zmieniał się znacznie w tym okresie. Badania wielu autorów wykazały, że zawartość kwasu abscyzynowego wzrasta silnie w tkankach przy ograniczonym dostępie wody i objawach wędnięcia (81), obserwowano jego nagromadzenie się w starzejących się liściach (11, 16). Istnieją także sugestie, że jedną z dróg biosyntezy kwasu abscyzynowego w roślinach może być degradacja fotochemiczna karotenoidów, zwłaszcza w starych liściach (73). Można przypuszczać, że wysoki poziom kwasu abscyzynowego w cebulach hiacyntów bezpośrednio po ich wykopaniu z gleby jest wynikiem przemieszczania się tego związku ze starzejącej się części nadziemnej do cebuli. Wysoki poziom kwasu abscyzynowego w czasie całego

okresu przesuszania cebul wskazuje na możliwość hamowania przez ten związek procesów metabolicznych prowadzących do wybijania i wzrostu w pełni uformowanych jesienią pąków kwiatowych. Wpływ czynników środowiskowych na poziom kwasu abscyzynowego w hiacyntach może być jedną z dróg kontroli wzrostu i rozwoju tych roślin.

Występowanie w roślinach cebulowych giberelin (6, 27, 42, 64), cytokinin (54, 64), auksyn (64, 72) i kwasu abscyzynowego (42, 50, 64, 77) jak również wpływ niektórych z tych związków na formowanie się pąków kwiatowych i kwitnienie (10, 14, 22, 29, 44, 53) wskazuje na możliwość kontroli procesów inicjacji i dyferencjacji generatywnej na drodze regulacji niektórych układów enzymatycznych w cebulach. Wiadomo bowiem, że gibereliny i cytokininy mają zdolność indukowania syntezy α -amylazy (17). Wielokrotnie obserwowano też wpływ regulatorów wzrostu na aktywność szeregu innych enzymów hydrolitycznych w tkankach roślin różnych gatunków (17, 36).

Pąki kwiatowe hiacyntów inicjują się w okresie, gdy cebula pozbawiona jest części nadziemnej i korzeni, powstają więc kosztem materiałów zapasowych, głównie węglowodanów, zgromadzonych w cebulach w czasie sezonu wegetacyjnego. Analiza materiałów zapasowych wykazała (48), że w cebulach hiacyntów, tuż po ich wykopaniu z gleby, występują w dużej ilości węglowodany nierozpuszczalne oraz rozpuszczalne di-, oligo-, i polisacharydy, przy czym tę frakcję cukrów charakteryzuje duża zawartość inuliny i niewielka zawartość sacharozy (1). W czasie tworzenia się pąków kwiatowych hiacyntów obserwowano w łuskach cebul spadek zawartości rozpuszczalnych di-, oligo- i polisacharydów oraz rozpuszczalnej skrobi (48). Pozwala to przypuszczać, że formujący się pąk kwiatowy czerpie materiały budulcowe z rozkładu inuliny, sacharozy i rozpuszczalnej skrobi. W tym samym okresie obserwowano w cebulach hiacyntów wzrost aktywności amylolitycznej i proteolitycznej oraz pojawianie się aktywności inwertazy (48). Inne doświadczenia wykazały, że aktywność amylazy, inwertazy i proteazy wzrasta w cebulach potraktowanych uprzednio kwasem giberelinowym (51).

Pereira (57), badając zmiany w składzie węglowodanów w cebulach kosaćców wykazał, że przejście stożków wzrostu z fazy wegetatywnej w fazę generatywną związane jest z procesami hydrolizy złożonych węglowodanów w łuskach cebul. Jednakże w badaniach nad wpływem węglowodanów na formowanie się pąków kwiatowych kosaćców Pereira stwierdził, że poziom cukrów rozpuszczalnych nie decyduje o przejściu stożków wzrostu w fazę generatywną. Wyizolowane z cebul wegetatywne stożki wzrostu nie przechodziły w fazę generatywną, pomimo że hodowane były na pożywkach zawierających rozpuszczalne węglowodany w ilościach występujących w pąkach cebul będących w trakcie przechodzenia w fa-

zę generatywną. Dane te wskazują, że hormony roślinne mogą oddziaływać na procesy inicjacji i dyferencjacji generatywnej również w inny sposób, nie tylko poprzez kontrolę układów enzymatycznych uruchamiających materiały budulcowe i energetyczne dla rozwijającego się organu generatywnego.

Rola hormonów w regulacji spoczynku roślin cebulowych

Występowanie okresu spoczynku związanego z okresowym zahamowaniem procesów wzrostowych jest wynikiem przystosowania się roślin do sezonowo zmieniających się warunków środowiska. Spoczynek większości gatunków roślin cebulowych uprawianych w strefie klimatu umiarkowanego ustępuje w wyniku oddziaływania niskiej temperatury. Długość okresu oddziaływania niskiej temperatury, niezbędna dla prawidłowego kwitnienia roślin cebulowych, jest różna dla poszczególnych rodzajów i gatunków. Kamerbeek i inni (37) wyróżniają trzy typy spoczynku cebul. Spoczynek bezwzględny jest charakterystyczny dla lilii i cebuli jadalnej. Rośliny te wymagają długiego okresu chłodu, w czasie którego dyferencjacja i wydłużanie się organów są całkowicie zahamowane. Spoczynek tych roślin ustępuje powoli, w ciągu kilku miesięcy. Krótszego okresu oddziaływania niskiej temperatury, od kilku do kilkunastu tygodni wymagają takie rośliny cebulowe jak tulipany, narcyzy czy hiacynty, ale spoczynek tych roślin ma także charakter bezwzględny. Natomiast długość okresu spoczynku większości cebulowych kosaćców jest uzależniona głównie od czynników środowiskowych takich jak temperatura czy wilgotność. Rośliny te kontynuują wzrost i rozwój, gdy tylko znajdują się w odpowiednich warunkach środowiska. Podział ten ma charakter przybliżony, gdyż nawet w obrębie jednego gatunku istnieją duże różnice odmianowe w wymaganiach co do długości okresu oddziaływania niskiej temperatury.

Wyniki wielu badań pozwalają przypuszczać, że zarówno indukcja jak i ustępowanie spoczynku podlegają kontroli hormonalnej (63). Hemberg (32) wysunął hipotezę, że wzrost w roślinach poziomu specyficznych związków o charakterze inhibitorów wzrostu indukuje stan spoczynku. Wielu autorów wykazało nagromadzenie się związków inhibitorowych w roślinach w czasie indukcji spoczynku i stopniowe zmniejszanie się ich poziomu w czasie zimy, w miarę ustępowania spoczynku (9, 78). Obecnie przyjmuje się hipotezę, że w regulacji indukcji i ustępowania spoczynku istotne znaczenie posiada określona równowaga pomiędzy zawartością inhibitorów i stymulatorów wzrostu. Hipotezę tę potwierdza wiele doświadczeń, w których wykazano, że ustępowanie spoczynku pąków wielu drzew i bulw związane jest ze wzrostem zawar-

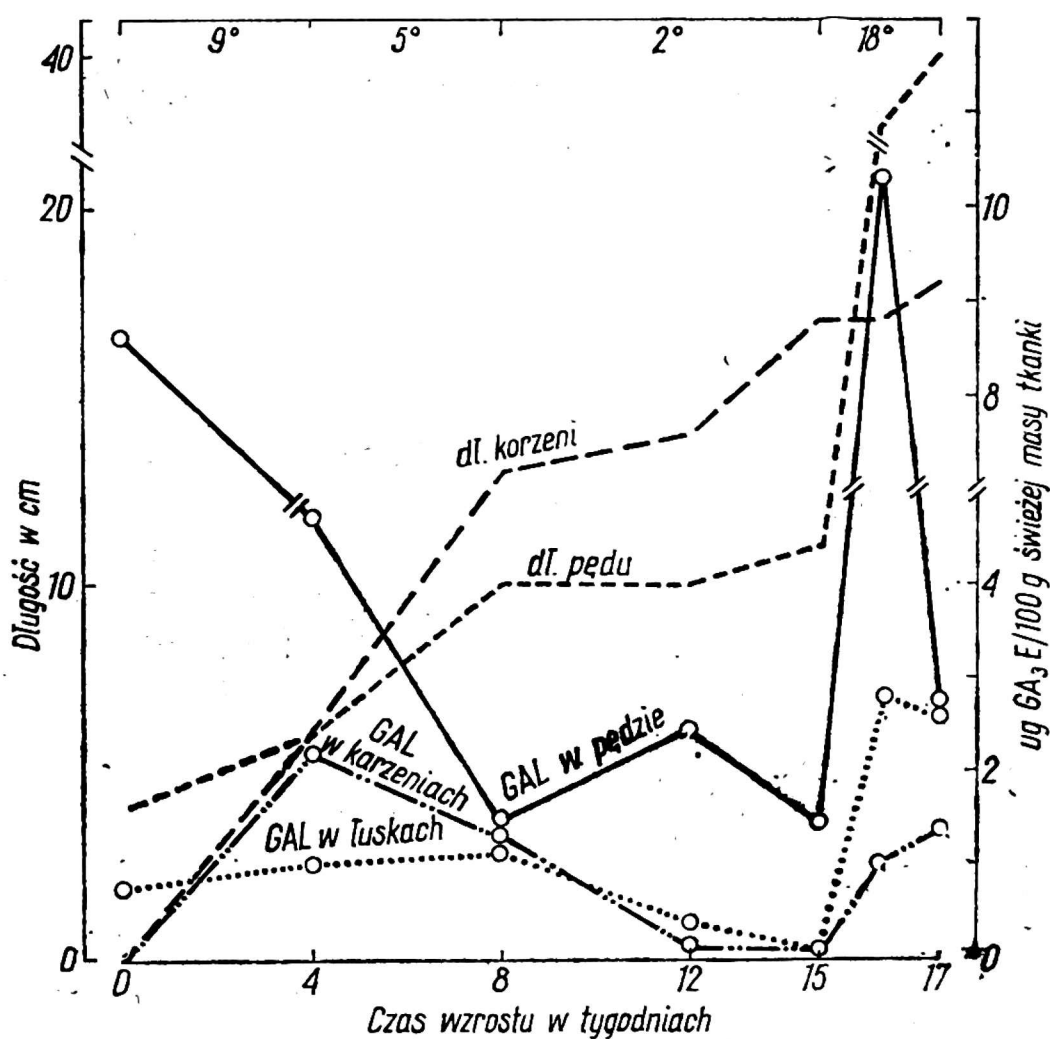
tości giberelin (78), cytokinin (19, 33), auksyn (78) oraz zanikiem związków o charakterze inhibitorów wzrostu (61, 78). Istnieje również wiele danych, że zarówno inhibitory jak i stymulatory wzrostu kontrolują spoczynek różnych organów roślinnych poprzez regulację aktywności szeregu układów enzymatycznych (66, 78).

U cebul, podobnie jak u nasion czy pąków drzew, indukcja spoczynku związana jest z zahamowaniem wzrostu roślin i zwolnieniem tempa przemian metabolicznych, podczas gdy w czasie ustępowania spoczynku obserwowano wzrost aktywności niektórych układów enzymatycznych, stopniowe uwalnianie materiałów zapasowych zgromadzonych w cebulach oraz zapoczątkowanie procesów wzrostowych. Już w 1930 r. Blaauw, Luyten i Hartsema (cyt. wg 31) sugerowali, że traktowanie roślin cebulowych niską temperaturą może przyspieszyć przemianę skrobi w cukry rozpuszczalne. Obserwowano także, że reakcja ta jest odwracalna gdyż kilkudniowa przerwa w traktowaniu roślin niską temperaturą powoduje zahamowanie wzrostu kwiatów. Pinkhoff (cyt. wg 31) wykazał, że niskie temperatury powodują wzrost stężenia cukrów w cebulach tulipanów. Algera (1) stwierdził, że zawartość cukrów redukujących w cebulach tulipanów i hiacyntów jest ściśle uzależniona od ich fazy rozwojowej i wzrasta znacznie w czasie przechładzania cebul. Moe i Wickstrom (46) obserwowali w czasie przechładzania tulipanów wzrost zawartości oligosacharydów w cebulach oraz spadek zawartości skrobi. W okresie tym obserwowano także wzrost aktywności niektórych enzymów hydrolytycznych, rozkładających materiały zapasowe zgromadzone w cebulach tulipanów. Podobne wyniki uzyskano dla cebul hiacyntów (52). W cebulach tego gatunku obserwowano w czasie przechładzania spadek zawartości węglowodanów nierozpuszczalnych w łuskach i pąkach kwiatowych oraz nagromadzenie się związków rozpuszczalnych, tj. cukrów redukujących oraz rozpuszczalnych di-, oligo- i polisacharydów. Rozkład węglowodanów nierozpuszczalnych w cebulach hiacyntów w czasie ich przechładzania był skorelowany ze wzrostem aktywności amylaz.

W badaniach nad kontrolą spoczynku cebulowych roślin ozdobnych szczególnie wiele uwagi poświęcono giberelinom oraz roli tych związków w przerywaniu spoczynku. Przy zastosowaniu kwasu giberelinowego uzyskiwano w niektórych doświadczeniach pozytywne rezultaty w przerywaniu spoczynku nasion, bulw i pąków, u których spoczynek ustępował w rezultacie traktowania niską temperaturą (71, 78). Biorąc pod uwagę fakt, że gibereliny są czynnikiem indukującym aktywność szeregu enzymów hydrolytycznych odpowiedzialnych za rozkład materiałów zapasowych (17, 36), przypuszcza się, że związki z grupy giberelin mogą być jednym z czynników kontrolujących spoczynek cebul, poprzez ich wpływ na aktywności metaboliczne w spoczynkowych organach.

Obecność zarówno wolnych jak i związanych form giberelin w cebulach hiacyntów, tulipanów, kosaćców, lili i narcyzów wykazali Aung, De Hertogh i Staby (6). Wielu autorów obserwowało także zmiany w aktywności substancji giberelinopodobnych w czasie przechładzania i w czasie pędzenia cebul niektórych gatunków roślin (3, 4, 5, 47, 64). Większość przeprowadzonych doświadczeń dotyczy tulipanów, które wśród roślin cebulowych są najpowszechniej uprawiane. Doprowadziły one do zidentyfikowania w cebulach tulipanów giberelin: A_1 , A_5 , A_8 , A_9 i A_{13} (8). Wykazano (4), że przechłodzenie cebul tulipanów przez 4 tygodnie w temperaturze 9°C powoduje wzrost zawartości endogenych giberelin zarówno w pędzie kwiatowym jak i w łuskach cebul. Obserwowano, że zawsze pęd kwiatowy charakteryzowała wyższa zawartość tych związków niż łuski, zarówno w cebulach nieprzechłodzonych jak i przechłodzonych. Cebule tulipanów nie poddane działaniu niskiej temperatury zawierają wolne i związane formy giberelin, w cebulach nieprzechłodzonych stężenie form związanych giberelin jest wyższe niż form wolnych (4). Aung, De Hertogh i Staby (5) obserwowali, że w czasie traktowania cebul tulipanów niską temperaturą stosunek zawartości giberelin wolnych do związanych był niski i znacznie wzrastał, jeżeli przechłodzone cebule przeniesiono do wyższej temperatury, umożliwiającej wzrost roślin. Zmiany te obserwowano zarówno w pędzie kwiatowym jak i w łuskach cebul (21). Wzrost zawartości wolnych giberelin był skorelowany z szybkim wzrostem pędu kwiatowego cebul (rys. 2). Obserwowane zmiany w zawartości giberelin pozwalają przypuszczać, że niska temperatura indukuje konwersję form związanych do form wolnych, co może decydować o przyspieszeniu procesów wzrostowych pędu.

W tkankach pędu kwiatowego tulipanów całkowita zawartość giberelin przed chłodzeniem cebul była wysoka i obniżała się w czasie chłodzenia (21). Obserwowano przy tym, że obniżała się głównie zawartość giberelin wolnych, podczas gdy zawartość giberelin związanych utrzymywała się na względnie stałym poziomie. U roślin przeniesionych do pędzenia w temperaturze 18°C obserwowano ponowny wzrost całkowitej zawartości giberelin, co sugeruje że biosynteza giberelin zachodzi w wysokiej temperaturze. Badania aktywności giberelin w różnych organach tulipanów wykazały, że najwyższą aktywność tych związków charakteryzują rozwijające się kwiaty (70). Niektóre części kwiatów, a zwłaszcza pręciki, charakteryzuje intensywna biosynteza terpenów, co pozwala przypuszczać, że mogą one być miejscem syntezy giberelin. W korzeniach stwierdzono stosunkowo niską zawartość giberelin oraz niską aktywność enzymów biosyntezy terpenów. Z drugiej strony badania Aunga i innych (7) wykazały, że zawartość wody w podłożu może wywierać istotny wpływ na poziom giberelin w cebulach tulipanów.



Rys. 2. Zmiany w poziomie związków giberelinopodobnych (GAL) w różnych organach cebul tulipanów w czasie chłodzenia cebul w temperaturze 9°, 5° i 2°C oraz w czasie pędzenia cebul w temperaturze 18°C. (wg Einerta, Staby'ego i De Hertogha, 1972)

Zawartość giberelin wzrastała silnie jeśli cebule chłodzono w dobrych warunkach wilgotności, tak aby mogły wytworzyć system korzeniowy. Jeśli natomiast cebule były poddane działaniu niskiej temperatury na sucho, bez uprzedniego posadzenia do podłoża, zawartość tych związków w cebulach była znacznie mniejsza. Podobne wyniki uzyskano, gdy przed posadzeniem do podłoża usunięto piętke i cebule nie wytworzyły systemu korzeniowego (tabela 1). Sugeruje to, że gibereliny lub ich prekursorzy mogą być wytwarzane w korzeniach, lub też przyczyną obniżonej aktywności giberelin w cebulach pozbawionych korzeni jest brak dopływu wody lub innych związków mineralnych czy organicznych do cebuli, co uniemożliwia produkcję giberelin w innych organach rośliny. Sugestię tę potwierdzają badania przeprowadzone na nieukorzenionych i ukorzenionych cebulach hiacyntów (52). W badaniach tych wykazano, że w czasie traktowania cebul niską temperaturą w cebulach uko-

rzenionych ulega rozłożeniu znacznie większa ilość węglowodanów nierozpuszczalnych niż w cebulach chłodzonych bez ukorzenia. Cebule ukorzenione charakteryzowała także znacznie wyższa aktywność amylaz niż cebule nieukorzenione. Zależność poziomu aktywności giberelin w cebulach od zawartości wody w podłożu i temperatury może być jedną z dróg środowiskowej kontroli wzrostu i rozwoju roślin cebulowych w warunkach naturalnych.

Tabela 1

Zawartość związków giberelinopodobnych w ukorzenionych i nieukorzenionych cebulach tulipanów (*Tulipa gesneriana* L. cv. *Ralph*) poddanych działaniu temperatury 7° lub 9°C. (wg Aunga, De Hertogha i Staby'ego, 1971)

Analizowany materiał	Zawartość związków giberelinopodobnych μg GA ₃ E/kg świeżej masy tkanki		
	bez hydrolizy	po hydrolizie	ogółem
Cebule przechowywane w 7°C:			
nieukorzenione	11,9×10 ⁻³	1,7×10 ⁻³	13,6×10 ⁻³
ukorzenione	17,9×10 ⁻²	35,1×10 ⁻²	53,0×10 ⁻²
pozbawione piętki	2,2×10 ⁻⁴	3,9×10 ⁻³	6,1×10 ⁻³
Cebule przechowywane w 9°C:			
nieukorzenione	1,7×10 ⁻⁴	4,0×10 ⁻²	40,2×10 ⁻³
ukorzenione	35,3×10 ⁻¹	2,5×10 ⁻²	35,6×10 ⁻¹
pozbawione piętki	2,2×10 ⁻²	0,5×10 ⁻²	2,7×10 ⁻²

Z badań przeprowadzonych na wielu innych roślinach wynika, że związki z grupy giberelin mogą współdziałać z innymi hormonami roślinnymi o charakterze inhibitorów wzrostu w regulacji procesów prowadzących do indukcji i ustępcwania spoczynku (36, 78). Inhibitorem powszechnie uznawanym za czynnik kontrolujący spoczynek pąków i nasion wielu gatunków roślin jest kwas abscyzynowy (62, 78). Wykazuje, że kwas abscyzynowy nagromadza się w roślinach w warunkach indukujących zapadanie w stan spoczynku i wywołuje tworzenie się typowych pąków spoczynkowych (61, 78). Wykazano występowanie kwasu abscyzynowego w spoczynkowych cebulach hiacyntów (50) i bulw mięczyków (26), obecność inhibitora wzrostu o właściwościach zbliżonych do kwasu abscyzynowego wykazano także w cebulach szeregu innych gatunków roślin ozdobnych (92, 72, 77). Obserwowano, że ustępcwanie spoczynku cebul hiacyntów związane jest ze stopniowym spadkiem poziomu kwasu abscyzynowanego (64). Obniżanie się aktywności związków

o charakterze inhibitorów wzrostu, o właściwościach zbliżonych do kwasu abscyzynowego, obserwowano także w czasie ustępowania spoczynku cebuli jadalnej (74), lilii (42) i tulipanów (72). W okresie spoczynku stwierdzono w cebulach kosaćców występowanie, obok kwasu abscyzynowego, także szeregu innych związków o charakterze inhibitorów wzrostu tj. kwasów tłuszczowych: kaprylowego, laurynowego i miristynowego, a w cebulach lilii estru metylowego kwasu ferulowego (76). Dane te świadczą, że indukcja i ustępowanie spoczynku cebul podlegają podobnemu mechanizmowi regulacji jak spoczynek innych organów roślinnych, w których ustępuje on w wyniku zaniku inhibitorów na skutek oddziaływania niskiej temperatury.

W dostępnej literaturze naukowej istnieje stosunkowo niewiele danych dotyczących udziału innych hormonów roślinnych w regulacji spoczynku roślin cebulowych i bulwiastych. Tsukamoto (75) obserwował wzrost zawartości związków o charakterze stymulatorów wzrostu, zbliżonych właściwościami do kwasu β -indoliooctowego, w czasie ustępowania spoczynku cebul lilii. Ginzburg (26) na podstawie badań przeprowadzonych przy zastosowaniu chromatografii gazowej i spektropolarymetrii postuluje, że spoczynek bulw mieczyków jest kontrolowany głównie poprzez oddziaływanie kwasu abscyzynowego i cytokinin. Wzrost aktywności związków z grupy auksyn i cytokinin w cebulach hiacyntów obserwowano w końcowym okresie ich chłodzenia, w czasie ustępowania spoczynku (64). Wzrost aktywności auksyn po ustąpieniu spoczynku stwierdzono także w cebulach tulipanów (72). Jednakże aplikacja auksyn do cebul lub pąków różnych gatunków roślin na ogół nie powodowała przerywania spoczynku (2, 48), aplikacja cytokinin była bardziej skuteczna w przyspieszaniu otwierania pąków niektórych gatunków roślin, ale tylko wówczas jeśli rośliny zostały częściowo przechłodzone (24, 80). Być może, że podwyższony poziom auksyn czy cytokinin w cebulach całkowicie przechłodzonych związany jest raczej z zapoczątkowaniem procesów wzrostowych niż z ustępowaniem spoczynku.

W ostatnich latach uzyskano szereg danych świadczących, że w procesach prowadzących do zakwitania dużą rolę spełniają hormony sterydowe. Wykazano, że aplikacja związków z tej grupy może zastąpić u niektórych gatunków roślin jaryzację (38). Występowanie hormonów estrogennych stwierdzono w spoczynkowych i przechłodzonych cebulach hiacyntów (39). W roślinach przechłodzonych poziom estrogenów w łuskach, liściach, kwiatostanach i korzeniach był znacznie wyższy niż w analogicznych organach roślin nieprzechłodzonych (tabela 2), co może świadczyć, że związki estrogenne biorą udział w kontroli procesów prowadzących do zakwitania roślin cebulowych wymagających dla prawidłowego kwitnienia oddziaływania niskiej temperatury.

Tabela 2

Występowanie i dystrybucja hormonów estrogennych w różnych organach niechłodzonych i chłodzonych cebul hiacyntów (wg Kopcewicza, Saniewskiego i Rudnickiego, 1973)

Analizowany materiał i termin analiz	Zawartość hormonów estrogennych w μg estronu/100 g świeżej masy tkanki				
	piętka	łuski	liście	pęd kwiatowy	korzenie
Cebule niechłodzone (listopad 1972)	0	0	23	9	—
Cebule niechłodzone (w okresie kwitnienia, 16 styczeń 1973)	0	0	42	21	0
Cebule chłodzone (w okresie kwitnienia, 20 styczeń 1973)	0	27	62	33	21

Mechanizm działania regulatorów wzrostu w kontroli spoczynku i kwitnienia roślin nie został jeszcze dokładnie poznany. Hormonom roślinnym przypisuje się zasadniczą rolę w regulacji aktywności niektórych układów enzymatycznych poprzez kontrolę ich biosyntezy, najprawdopodobniej na poziomie translacji lub transkrypcji (41, 60). Wykazano, że gibereliny i cytokininy kontrolują, między innymi, syntezę de novo niektórych enzymów hydrolitycznych odpowiedzialnych za rozkład materiałów zapasowych w nasionach zbóż (17, 36), regulują także aktywność szeregu enzymów oksydacyjnych (25, 45). Doświadczenia przeprowadzone na cebulach hiacyntów wykazały, że przerywanie spoczynku cebul tego gatunku poprzez traktowanie ich kwasem giberelinowym związane jest z podwyższeniem aktywności amylazy, proteazy i inwertazy (51), nie obserwowano natomiast wpływu tego związku na aktywność enzymów oksydacyjnych (49). Wzrost aktywności hydrolitycznej pod wpływem działania kwasu giberelinowego nie był związany ze wzrostem ogólnej syntezy rozpuszczalnego białka w cebulach. Pozwala to przypuszczać, że stymulatory wzrostu mogą oddziaływać na przerywanie spoczynku i kwitnienie, między innymi, poprzez wpływ na syntezę lub aktywność specyficznych układów enzymatycznych, odpowiedzialnych za rozkład materiałów zapasowych zgromadzonych w cebulach, w określonych stadiach rozwojowych rośliny.

*Możliwości zastosowania regulatorów wzrostu do regulacji kwitnienia
i wzrostu roślin cebulowych*

W praktyce kwiaciarskiej do grupy roślin ozdobnych cebulowych zaliczane bywają także rośliny wytwarzające bulwy, korzenie bulwiaste czy kłącza, ze względu na podobne wymagania agrotechniczne (30).

Tabela 3

*Rośliny wytwarzające organy zapasowe, używane do pędzenia w szklarniach
(wg De Hertogha, 1974)*

Gatunek	Zastosowanie		Okres, w którym można uzyskać kwitnące rośliny
	kwiaty cięte	rośliny doniczkowe	
<i>Alstroemeria</i> sp.	×		kwiecień-grudzień
<i>Convalaria majalis</i>	×		cały rok
<i>Crocus</i> sp.		×	grudzień-marzec
<i>Eucharis grandiflora</i>	×		październik-kwiecień
<i>Freesia</i> sp.	×		wrzesień-maj
<i>Gloriosa</i> sp.	×		maj-wrzesień
<i>Hippeastrum hybrida</i>		×	grudzień-maj
<i>Hyacinthus orientalis</i>	×	×	grudzień-kwiecień
<i>Iris hollandica</i>	×		październik-maj
<i>Iris reticulata</i>		×	grudzień-marzec
<i>Lilium</i> sp.	×	×	cały rok
<i>Muscari armeniacum</i>		×	styczeń-marzec
<i>Narcissus</i> sp.	×	×	listopad-kwiecień
<i>Nerine sarniensis</i>	×		lipiec-listopad
<i>Tulipa</i> sp.	×	×	grudzień-maj
<i>Zantedeschia</i> sp.	×		listopad-maj

Rośliny te uprawia się głównie z przeznaczeniem na kwiaty cięte lub jako rośliny doniczkowe pędzone w szklarniach w okresie zimowym i wczesnowiosennym (tabela 3). Mniejsze znaczenie posiada uprawa tych roślin z przeznaczeniem na rabaty. Dla opłacalności produkcji kwitnących roślin cebulowych istotne znaczenie posiada możliwość skrócenia okresu chłodzenia cebul i przebywania roślin w szklarni a także możliwość regulacji terminu kwitnienia. Warunki zewnętrzne a zwłaszcza temperatura wpływają w dużym stopniu na termin kwitnienia i jakość kwiatów, toteż w praktyce ogrodniczej chąc otrzymać kwitnące rośliny w ściśle określonym terminie należy uprawiać je w odpowiednich warunkach, w pomieszczeniach o ściśle kontrolowanej temperaturze, co dodatkowo zwiększa koszty produkcji. W badaniach nad skróceniem okresu

chłodzenia cebul najczęściej uwagi poświęcono możliwości zastosowania do tego celu kwasu giberelinowego. Van Bragt i Zijlstra (13) wykazali, że wydłużanie okresu traktowania cebul tulipanów temperaturą 5°C powoduje skrócenie liczby dni niezbędnych od posadzenia roślin do ich kwitnienia, a podanie cebulom kwasu giberelinowego zastępuje okres pierwszych 6 tygodni chłodzenia cebul i przyspiesza kwitnienie. Mieszanina giberelin A₄₊₇ okazała się bardziej skuteczna w przyspieszaniu kwitnienia tulipanów niż kwas giberelinowy, co świadczy o specyficznym działaniu poszczególnych giberelin na wzrost i kwitnienie roślin ozdobnych.

Tabela 4

Wpływ kwasu giberelinowego na wzrost i kwitnienie kilku odmian tulipanów (wg Rudnickiego, Nowakowej i Saniewskiego, 1975)

Odmiana i traktowania	% wybija- jących cebul		% kwi- tnących roślin		Liczba dni wzrostu w szklarni do kwi- tnienia		Długość roślin w okresie kwitnienia (w cm)	
	A	B	A	B	A	B	A	B
cv. Gudoshnik								
Kontrola	30	100	20	0	52		37	
Wstrzykiwanie przed ukorzenie- niem 10 mg GA ₃	100	100	95	100	38	21	27	37
Wstrzykiwanie po ukorzeniu 10 mg GA ₃	25	100	0	100		26		41
cv. Oxford								
Kontrola	100	100	0	0				
Wstrzykiwanie przed ukorzenie- niem 10 mg GA ₃	70	75	60	65	46	24	24	37
Wstrzykiwanie po ukorzeniu 10 mg GA ₃	60	100	30	100	52	25	34	38
cv. Red Matador								
Kontrola	0	0						
Wstrzykiwanie przed ukorzenie- niem 10 mg GA ₃	55	50	55	50	37	27	38	32
Wstrzykiwanie po ukorzeniu 10 mg GA ₃	0	90		60		26		44
cv. Spring Song								
Kontrola	60	50	5	0	52		31	
Wstrzykiwanie przed ukorzenie- niem 10 mg GA ₃	50	90	30	80	48	25	25	26
Wstrzykiwanie po ukorzeniu 10 mg GA ₃	85	90	25	40	52	27	29	31

A — cebule chłodzone 38 dni, B — cebule chłodzone 64 dni.

Badania nad możliwością zastosowania Gibreskolu, produkowanego przez Kutnowskie Zakłady Farmaceutyczne „Polfa”, do przyspieszania kwitnienia szeregu odmian tulipanów i innych roślin cebulowych są prowadzone w Instytucie Sadownictwa w Skierniewicach. Badania te wykazały (65), że lepiej reagują na kwas giberelinowy odmiany tulipanów nadające się do pędzenia, o krótszym okresie spoczynku cebul, odmiany wymagające dłuższego okresu oddziaływania niskiej temperatury reagowały na kwas giberelinowy słabiej. Podając kwas giberelinowy poprzez wstrzykiwanie do cebuli częściowo przechłodzonym cebulom tulipanów uzyskano znaczne przyspieszenie terminu kwitnienia tych roślin bez ujemnego wpływu na formowanie się prawidłowo wykształconych kwiatów (tabela 4).

Pozytywne rezultaty uzyskano także stosując kwas giberelinowy do przyspieszania kwitnienia hiacyntów (67). Związek ten, podany cebulom hiacyntów w paście lanolinowej na piętke, przed ich ukorzeniem, powodował przerywanie spoczynku, wybijanie łodyg i znaczne przyspieszenie terminu kwitnienia cebul nie poddanych działaniu niskiej temperatury (tabela 5).

Tabela 5

Wpływ kwasu giberelinowego (GA) i benzyloadeniny (BA) na wzrost i kwitnienie niechłodzących cebul hiacyntów (wg Saniewskiego, Nowakowej, Mynetta i Rudnickiego 1973)

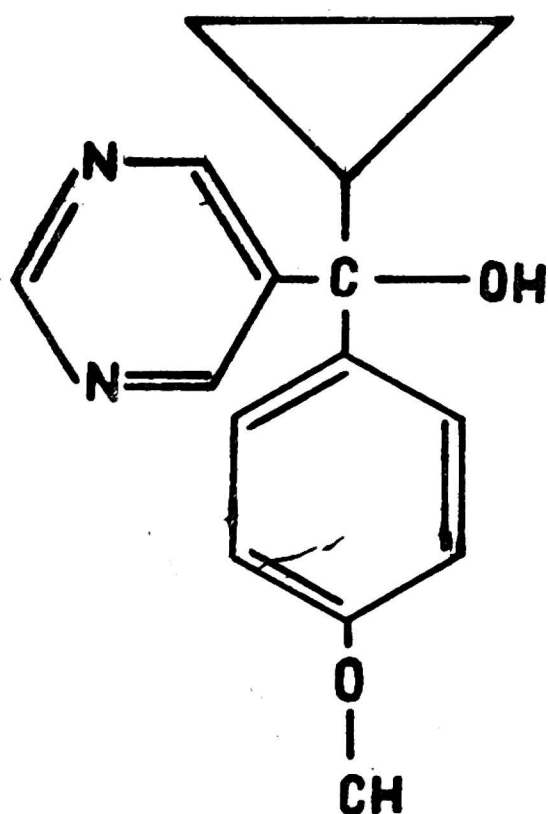
Badane regulatory wzrostu	Termin kwitnienia	Czas pędzenia *)	Długość łodygi w cm	Długość liści w cm
odm. Lady Derby				
Kontrola	15.II.72	130	15	7,3
BA 0,25%	10.II.72	125	14	5,4
GA 2,0%	27.XII.71	80	35	9,4
GA 2% i BA 0,25%	21.XII.71	74	36	10,3
odm. Delft Blue				
Kontrola	13.I.73	90	9	5,2
BA 0,25%	13.I.73	90	10	5,3
GA 2,0%	15.XII.72	61	39	15,1
GA 2% i BA 0,25%	15.XII.72	61	24	6,4

*) liczba dni od pasdzenia do zakwitnięcia.

Skuteczność przerywania spoczynku w wyniku traktowania roślin cebulowych gibereliną jest także w dużej mierze uzależniona od terminu aplikacji. Halevy i Shoub (28) wykazali, że cebule kosaćców reagowały przyspieszeniem terminu kwitnienia jeśli kwas giberelinowy został poda-

ny tuż po zainicjowaniu pąków kwiatowych, ale przed ich całkowitym uformowaniem się. Reakcja tulipanów na kwas giberelinowy była uzależniona nie tylko od ich fazy rozwojowej lecz także od odmiany użytej do doświadczeń (65). Niektóre odmiany tulipanów reagowały przyspieszeniem kwitnienia na podanie kwasu giberelinowego przed sadzeniem cebuli a dla innych korzystniejszym terminem okazał się okres po przechłodzeniu cebul. Fakty te mają istotne znaczenie przy opracowywaniu metod praktycznego stosowania giberelin dla przerywania spoczynku w warunkach produkcyjnych.

W produkcji cebulowych roślin ozdobnych uprawianych jako rośliny doniczkowe znajdują także zastosowanie związki o charakterze retardantów wzrostu. Zastosowanie tego typu związków pozwala na uzyskanie roślin o krótkich łodygach i zwartym pokroju. Badania nad możliwością zastosowania CCC (chlorek trójmetylo-2-chlorotyloamoniowy) i Phosphonu-D (chlorek 2,4-dwuchlorobenzylotrzybutylofosfoniowy) do zahamowania wzrostu łodyg lili wykazały, że rośliny traktowane zarówno CCC jak Phosphonem-D miały znacznie krótsze łodygi, ale równocześnie obserwowano brązowienie dolnych liści i osłabienie pędów (cyt. wg 56). Podobne rezultaty uzyskano w doniczkowej uprawie tulipanów podając CCC do gleby. Tulipany traktowane tym związkiem miały krótkie łodygi, efektem niekorzystnym było opóźnienie terminu kwitnienia i zmniejszenie rozmiarów płatków (12). W ostatnich latach prowadzone są badania nad możliwością zastosowania w uprawie roślin doniczkowych ancymidolu. Jest to α -cyklopropyl- α -(4-metoksyfenyl)- α -(pirymidyno-5)metanol (rys. 3), związek działający hamująco na wzrost roślin, znany w han-



rys. 3. Ancymidol — α -cyklopropyl — α -(4-metoksyfenyl) — α -(pirymidyno-5) metanol

dlu pod nazwą A-Rest, produkowany przez firmę amerykańską Elanco, działający najlepiej w przypadku podawania go do gleby. Badania przeprowadzone przez Dicksa i innych (18) wykazały, że ancymidol podany do gleby w ilości 750 μg na roślinę powodował skrócenie łodyg lilii nie wpływając na liczbę formujących się kwiatów. U roślin traktowanych tym związkiem autorzy obserwowali nieznaczne opóźnienie kwitnienia, o około 4—6 dni, oraz wcześniejsze zamieranie dolnych liści. W badaniach przeprowadzonych na tulipanach, Shoub i De Hertogh wykazali (69), że ancymidol podany do gleby w ilości 0,5 mg na doniczkę powodował skrócenie łodyg, a zwłaszcza pierwszego międzywęzła (tabela 6).

Tabela 6

Wpływ ancymidolu i GA_{4+7} podawanych do gleby, na wzrost łodyg tulipanów odm. Paul Richter. Ancymidol podano pierwszego dnia po umieszczeniu przechłodzonych cebul w szklarni, GA_{4+7} po 17 dniach. Pomiary wykonano po 35 dniach wzrostu roślin w szklarni.

(wg Shouba i De Hertogha, 1974)

Ancymidol 0,5 mg/doniczkę	GA_{4+7} w mg	Długość kolejnych międzywęzli w cm			
		1	2 i 3	4	ogółem
—	—	10,1	16,4	27,7	54,2
+	—	5,7	11,3	23,3	40,3
+	5	8,0	12,3	23,5	43,8
+	25	8,6	15,7	23,7	48,0
+	50	7,5	12,7	24,6	44,8
+	100	6,3	14,7	25,2	46,2

Równoczesne podanie mieszaniny giberelin A_{4+7} powodowało odwrócenie efektu działania ancymidolu na wzrost roślin. Badania anatomiczne wykazały, że ancymidol powoduje zahamowanie podziałów komórkowych w pierwszym międzywęzlu, a więc działa podobnie jak inne retardanty wzrostu. Podanie ancymidolu nie powodowało opóźnienia terminu kwitnienia oraz zmian w budowie morfologicznej i zabarwieniu kwiatów tulipanów. Obserwowano natomiast korzystny wpływ tego związku na przyrost świeżej masy łusek zapasowych cebul tulipanów oraz na przyrost plonu nowych cebul przybyszowych. Dane te pozwalają przypuszczać, że ancymidol znajdzie zastosowanie w produkcji cebulowych roślin ozdobnych.

Badania nad wprowadzeniem regulatorów wzrostu do szerokiej praktyki kwiaciarskiej znajdują się w stadium początkowym i ciągle jeszcze mają charakter doświadczalny, laboratoryjny. Jednakże intensyfi-

kacja tych badań w ostatnich latach i uzyskanie szeregu pozytywnych rezultatów pozwalają przypuszczać, że związki te znajdują szerokie zastosowanie w produkcji ogrodniczej.

LITERATURA

1. Al g e r a L.: Over den invloed van de temperatuur op de koolhydraat stofwisselingen ademhaling bij de tulp en de hyacinth en de beteekenis voor de ontwikkeling der plant. Meded. Landb-Hooges. Wageningen. 48, 87—183, 1947.
2. Alleweldt G.: Transport of plant hormones. ed. North-Holland, Amsterdam, 1968.
3. A u n g L. H., De Hertogh A. A.: The occurrence of gibberellin-like substances in tulip bulbs (*Tulipa* sp.). Plant and Cell Physiology. 8, 201—205, 1967.
4. A u n g L. H., De Hertogh A. A.: Gibberellin-like substances in noncold and cold treated tulip bulbs (*Tulipa* sp.). Biochemistry and Physiology of Plant Growth Substances. F. Wightman and G. Setterfield Runge Press, Ottawa, Canada 943—956, 1969.
5. A u n g L. H., De Hertogh A. A., Staby G.: Temperature regulation of endogenous gibberelin activity and development of *Tulipa gesneriana* L. Plant Physiology. 44, 403—406, 1969.
6. A u n g L. H., De Hertogh A. A., Staby G. L.: Gibberellin-like substances in bulb species. Can. J. Bot. 47, 1817—1819, 1969.
7. A u n g L. H., Hertogh A. A., Staby G. L.: The alteration of bulb hormones content by environmental stimuli. Acta Horticulturae. 23. 156—160, 1971.
8. A u n g L. H., De Hertogh A. A., Staby G. L.: Possible identification of gibberellins in *Tulipa gesneriana* by gas-liquid chromatography. Phytochemistry. 10. 215—217, 1971.
9. Bielińska-Czarnecka M., Domańska J.: The role of some inhibitors in potato dormancy and sprouting. Bull. Acad. Polon. Sci. 17 635—639, 1969.
10. Blake J.: The effect of environmental and nutritional factors on the development of flower apices cultured *in vitro*. J. Expl. Bot. 20, 113—123, 1969.
11. Bottger M.: Die hormonale regulation des blattfalls bei *Coleus rehnelianus* Berger. Planta. 93, 205—213, 1970.
12. Bragt J. van, Hoff T. van't: Effecten van CCC bij tulpen. Meded Dir. Tuinb. 32, 404—406, 1969.
13. Bragt van J., Zijlstra F. A.: Effect of gibberellins on flowering of tulip cv. Apeldoorn. Z. Pflanzenphysiologie, 64, 139—144, 1971.
14. Cathey H. M., Stuart N. W.: Growth and flowering of *Chrysanthemum morifolium* Ramat. as affected by time of application of gibberellic acid. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 71, 547—554, 1958.
15. Chailakhyan M. Kh.: Internal factors of plant flowering. Ann. Rev. Plant Physiol. 19, 1—36, 1968.
16. Chin T. Y., Breevers L.: Changes in endogenous growth regulators in *Nesturtium* leaves during senescence. Planta. 92, 178—188, 1970.
17. Chrispeels M. J., Varner J. E.: Gibberellic acid enhanced synthesis and release of α -amylase and ribonuclease in isolated barley aleurone layers. Plant Physiol. 42, 398—406, 1967.

18. Dicks J. W., Gilford J. McD., Rees A. R.: The influence of timing of application and gibberellic acid on the effects of ancymidol on growth and flowering of mid-century hybrid lily cv. Enchantment. *Scientia Horticulturae*, 2, 153—163, 1974.
19. Domański R., Kozłowski T.: Variations in kinetin-like activity in buds of *Betula* and *Populus* during release from dormancy. *Can. J. Bot.* 46, 397—403, 1967.
20. Downs R. J., Siegelman H. W.: Photocontrol of anthocyanin synthesis in milo seedlings. *Pl. Physiol.* 38, 25—30, 1963.
21. Einert A. E., Staby G. L., De Hertogh A. A.: Gibberellin-like activity from organs of *Tulipa gesneriana*. *Can. J. Bot.* 50, 909—914, 1972.
22. Evans L. T.: Abscisin II: inhibitory effect on flower induction in a long-day plant. *Science*. 151, 107—108, 1966.
23. Evans L. T.: Flower induction and the florigen concept. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 22, 365—394, 1971.
24. Fisher B. J.: Control of bud inhibition in *Cyperus*. *Planta* 97, 257—268, 1971.
25. Gaspar T., Xhaufflaire A.: Effect of kinetin on growth, auxin catabolism, peroxidase and catalase activities. *Planta*. 72, 252—257, 1967.
26. Ginzburg Ch.: Hormonal regulation of cormel dormancy in *Gladiolus grandiflorus*. *J. Expl. Bot.* 24, 558—566, 1973.
27. Halevy A. H., Mor J., Valershtein J.: Endogenous gibberellin level in *Ornithogalum arabicum* and its relationship to storage temperatures of bulbs and to flower development. *Acta Horticulturae* 23, 82—89, 1971.
28. Halevy A. H., Shoub J.: The effect of cold storage and treatment with gibberellic acid and bulb yields of Duch Iris. *J. hort. Sci.* 39, 120—129, 1964.
29. Harris G. P., Jeffcoat B., Garrod J. F.: Control of flower growth and development by gibberellic acid. *Nature*. 223, 1071, 1969.
30. Hartmann H. T., Kester D. E.: Pant propagation. 2nd edition. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N.J., 702 pp. (cyt. za De Hertogiem 1974).
31. Hartsema A. M.: Influence of temperature on flower formation and flowering of bulbous and tuberous plants. *Encyclopedia of Plant Physiology*. W. Ruhland ed. 16, 123—161, 1961.
32. Hemberg T.: The significance of the acid growth-inhibiting substances in the potato tuber. *Physiol. Plant.* 5, 115—129, 1952.
33. Hewett E. W., Wareing P. F.: Cytokinin changes during chilling and bud burst in woody plants. Mechanism of regulation of plant growth. R. L. Bielecki, A. R. Ferguson, M. M. Cresswell, ed. Bulletin 12, The Royal Society of New Zealand. Wellington, 693—701, 1974.
34. Hillman W. S.: Fizjologia kwitnienia. Przekł. A. Listowski, PWRiL, Warszawa, 1970.
35. Holtum R. E.: Growth-habits of Monocotyledons-variations on a theme. *Phytomorphology*, 5, 399—413, 1955.
36. Jones R. L.: Gibberellins: their physiological role. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 24, 571—598, 1973.
37. Kamerbeek G. A., Beijersbergen J. C. M., Schenk P. K.: Dormancy in bulbs and corms. *Proc. 18th Int. Hort. Congr.* 5, 233—239, 1972.
38. Kopcewicz J.: Influence of estrogens of flower formation in *Cichorium intybus* L. *Naturwissenschaften*. 57, 136—138, 1970.
39. Kopcewicz J., Saniewski M., Rudnicki R.: Estrogen-like substances in dormant and cold-treated hyacinth bulbs (*Hyacinthus orientalis* L.). *Experientia* 29, 1167, 1973.

40. Koukkari W. L., Hillman W. S.: Phytoschrome levels assayed by *in vivo* spectrophotometry in modified underground stems and storage roots. *Physiologia Pl.* 19, 1073—1078, 1966.
41. Leshem Y.: The molecular and hormonal basis of plant-growth regulation. Pergamon Press, Oxford, 1973.
42. Lin W. C., Wilkins H. F., Brenner M. L.: Endogenous promoter and inhibitor levels in *Lilium longiflorum* bulbs. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 100, 106—109, 1975.
43. Łoźnikowa W. N., Czajłachian M. Ch.: Wlijanije swieta i tiemnoty na sodierzhanije giberelinow w prorostkach i wzroslych rastienijach bobow. *Fizjologia Rastienij* 188, 3, 1969.
44. Michniewicz M.: Biochemiczne aspekty zakwitania. *Kosmos.* 14, 381—398, 1965.
45. Michniewicz M., Stanisławski J.J.: A comparison between the effect of gibberellin and 2-chloroethyl trimethylammoniumchloride (CCC) on some biochemical processes in bean plants. I. Effect on catalase and peroxidase activity. *Acta Soc. Bot. Polon.* 34, 215—223, 1965.
46. Moe R., Wickstrom A.: The effect of storage temperature on shoot growth flowering, and carbohydrate metabolism in tulip bulbs. *Physiol. Plant.* 28, 81—87, 1973.
47. Nowak J.: Regulatory wzrostu w rozmnażaniu i kwitnieniu cebulowych roślin ozdobnych. *Post. Nauk. Roln.* 4, 17—34, 1973.
48. Nowak J.: Studia nad rolą hormonów roślinnych w regulacji ustępowania spoczynku i kwitnieniu hiacyntów (*Hyacinthus orientalis* L.). Praca doktorska. Instytut Sadownictwa, Skierniewice, 1975.
49. Nowak J., Plich H., Rudnicki R. M.: Studies on the physiology of hyacinth bulbs (*Hyacinthus orientalis* L.). IX. The effect of plant growth regulators on catalase and peroxidase activity in hyacinth bulbs. 2nd Symposium on Plant Growth Regulators, Sofia, Bułgaria, 21—24 październik 1975.
50. Nowak J., Ross J., Rudnicki R., Saniewski M.: The presence of abscisic acid in *Hyacinthus orientalis* bulbs. *Phytochemistry.* 12, 3015—3016, 1973.
51. Nowak J., Rudnicki R. M.: Studies on the physiology of hyacinth bulbs (*Hyacinthus orientalis* L.). V. The effect of plant growth regulators on metabolic activities in non-chilled hyacinth bulbs. *Biologia Planatarum* (w druku).
52. Nowak J., Saniewski M., Rudnicki R.: Studies on the physiology of hyacinth bulbs (*Hyacinthus orientalis* L.). I. Sugar content and metabolic activities in bulbs exposed to low temperature. *J. hort. Sci.* 49, 383—390, 1974.
53. Plack A.: Effect of gibberellic acid on corolla size. *Nature.* 182, 610, 1958.
54. Rachimbajew I. R., Solomina V. F.: Prirodnyje cytokininy i pakoj łukowic tiulpana. *Fizjologija rastienij.* 22, 615—618, 1975.
55. Rees A. R.: The physiology of ornamental bulbous plants. *Bot. Rev.* 32, 1—23, 1966.
56. Rees A. R.: The growth of bulbs. Academic Press, London and New York, 1972.
57. Rodrigues Pereira A. S.: Physiological experiments in Wedgwood *Iris* (*Iris* cv. Wedgwood). *Acta bot. neerl.* 11, 97—138, 1962.
58. Rodrigues Pereira A. S.: Endogenous growth factors and flower formation in Wedgwood *Iris* bulbs. *Acta bot. neerl.* 13, 302—321, 1964.
59. Rodrigues Pereira A. S.: Physiological analysis of flower formation in Wedgwood *Iris*. *J. exp. Bot.* 16, 405—410, 1965.

60. Roychoudry R., Chen S. P.: Studies on the mechanism of auxin action, auxin regulation of nucleic acid metabolism in pea internodes and coconut milk nuclei. *Physiol. Plantarum*. 17, 352—362, 1964.
61. Rudnicki R.: Kwas abscysynowy nowy hormon roślinny. *Post. Nauk Roln.* 2 (110), 91—106, 1968.
62. Rudnicki R. M.: Biosynteza i przemiany kwasu abscysynowego w roślinach. *Post. Bioch.* 17, 43—55, 1971.
63. Rudnicki R. M.: Hormonal control of dormancy in flower buds. *Proc. XIXth Int. Hort. Cong. Warszawa 1974*, IV, 187—195, 1975.
64. Rudnicki R. M., Nowak J.: Studies on the physiology of hyacinth bulbs (*Hyacinthus orientalis* L.). VI. Hormonal activities in hyacinth bulbs during flower formation and dormancy release. *J. Exp. Bot.* (w druku).
65. Rudnicki R. M., Nowak J., Saniewski M.: The effect of gibberellic acid on sprouting and flowering of some tulip cultivars. *Scientia Hort.* (w druku).
66. Rychter A., Rudnicki R., Lewak St.: Regulation of acid phosphatase activity by abscisic acid and gibberellin in apple seeds during stratification. *Bull. Acad. Polon. Sci.* 19, 211—214, 1971.
67. Saniewski M., Nowak J., Mynett K., Rudnicki R.: Studies on the physiology of hyacinth bulbs (*Hyacinthus orientalis* L.). III. The breaking of hyacinth bulbs dormancy by gibberellic acid. *Pros. Res. Inst. Pomology, Skiernewice, Poland, ser. E.*, 3, 533—538, 1973.
68. Saniewski M., Nowak J., Rudnicki R.: Studies on the physiology of hyacinth bulbs (*Hyacinthus orientalis* L.). IV. Hormonal regulation of induction of roots and bulblets in *Hyacinthus orientalis* L. grown in culture. *Plant Sci. Lett.* 2, 1—4, 1974.
69. Shoub J., De Hertogh A. A.: Effects of ancymidol and gibberellins A₃ and A₄₊₇ on *Tulipa gesneriana* L. cv. Paul Richter during development in the greenhouse. *Scientia Horticulturae*, 2, 55—67, 1974.
70. Staby G. L., De Hertogh A. A., Alpi A.: Biosynthesis of terpenes in cell-free extracts from tulip and Wegwood iris. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 97, 189—191, 1972.
71. Stuart N. W., Cathey H. M.: Applied aspects of the gibberellins. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 12, 369—394, 1961.
72. Syrtanowa G. A., Tureckaja R. H., Rachimbajew I.: Prirodnyje auksyny i inhibitory w pokojaszczichsja i rastuszczich lukowicach tiulpana. *Fizjologija rastienij.* 20, 1133—1136, 1973.
73. Taylor H. F., Smith T. A.: Production of plant growth inhibitors from xanthophylls: a possible source of dormin. *Nature.* 215, 1513—1514, 1967.
74. Thomas T. H.: The role of growth substances in the regulation of onion bulb dormancy. *J. Expl. Bot.* 20, 124—137, 1969.
75. Tsukamoto Y.: Changes of endogenous growth substances in Easter lily as affected by cooling. *Acta Hort.* 23, 75—81, 1971.
76. Tsukamoto Y.: Changes in endogenous regulators and dormancy in bulbous plants. *Proc. XIXth Int. Hort. Cong. Warszawa 1974*, IV, 293—306, 1975.
77. Tsukamoto Y., Ando T.: The change of amount of inhibitors inducing dormancy in the Dutch Iris bulb. *Proc. Japan Acad.* 49, 627—632, 1973.
78. Wareing P. F., Saunders P. F.: Hormones and dormancy. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 22, 261—288, 1971.
79. Waterschoot H. F.: Results of the temperature during flower formation

- for early *Hyacinthus* L'Innocence and La Victorie. Proc. Set. Sci. K. ned. Acad. Wet. 31, 31—49, 1927.
80. Weaver R. J.: Use of kinin in breaking rest in buds of *Vitis vinifera*. Nature, 198, 207—208, 1963.
81. Wright S. T. C., Hiron R. W. P.: Plant growth substances. ed. D. J. Carr, Springer, Berlin, 1972.
82. Ziv M., Halevy A. H., Shilo R.: Organs and plantlets regeneration of *Gladiolus* through tissue culture. Ann. Bot. 34, 671—676, 1970.