

ANDRZEJ DMITRUK

## ZWIĄZKI TYPU CCC — NOWE CZYNNIKI WZROSTOWE ROŚLIN

W ostatnich latach odkryto szereg związków hamujących wybiórczo wzrost elongacyjny roślin. Pomimo, że działanie tych związków jest podobne, to jednak reprezentują one odrębne grupy chemiczne. Należą do nich: tiokarbaminiany (Muir i współpr. 1961), związki nikotyniowe (Mitchell i współpr. 1949), pochodne kwasu mono-amido-bursztynowego (Riddell i współpr. 1962), czwartorzędowe karbaminiany amoniowe (Halevy i Cathey 1960), związki fosfoniowe (Preston i Link 1958), oraz analogi choliny (Tolbert 1960a, 1960b).

Działanie tych związków jest inne niż działanie giberelin (Maciejewska-Potapczykowa 1958, Muromcew i Pieńkow 1962) i dlatego zaproponowano dla nich nazwę antygiberelin (Tolbert 1961, Lockhart 1962).

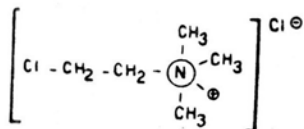
Spośród wymienionych związków szczególne zainteresowanie budzą analogi choliny, przebadane po raz pierwszy przez Tolberta (1960a). Najaktywniejszy z tej grupy związków jest chlorek 2-chloroetylotrójmetyloamoniowy lub chlorek chlorocholiny nazwany CCC.

Tolbert wykazał, że CCC dodany do gleby na której hodowano pszenicę powoduje jej karłowacenie (1960a, 1960b). W następnych latach ukazały się liczne publikacje, które nie tylko potwierdziły obserwacje odkrywcy, lecz znacznie poszerzyły wiadomości o wpływie tego nowego związku na rośliny.

### Budowa chemiczna

Szczegółowe badania przeprowadzone przez Tolberta (1960a, 1960b) wykazały, że karłowacenie roślin powodują związki o następującej budowie  $(\text{CH}_3)_3\text{N}^+\text{CH}_2\text{—CH}_2\text{X}$ . We wzorze tym X może być podstawiony przez Cl, Br lub grupę  $=\text{CH}_2$ .

Najdokładniej przebadano CCC stanowiący pod względem chemicznym chlorek 2-chloroetylotrójmetyloamoniowy o następującym wzorze ogólnym  $(\text{CH}_3)_3\text{N}^+\text{CH}_2\text{—CH}_2\text{—Cl}\cdot\text{Cl}^-$  i strukturalnym:



Związek ten jest analogiem choliny  $[\text{HO}\cdot\text{CH}_2\cdot\text{CH}_2\cdot\text{N}(\text{CH}_3)_3]^+\text{OH}^-$  i jej pochodnych jak fosforylocholiny, naturalnego składnika wszystkich organizmów żywych. Cholina jednak nie powoduje karłowacenia roślin. Własności takich nie posiadają również występujące w roślinach, czasami w dużych ilościach, betainy (Blaim 1962, Wheeler 1963).

Tolbert (1960a) stwierdził, że związki w których grupa  $-\text{CH}_2\text{X}$  była grupą alkoholową jak w cholinie, karboksylową jak w betainie lub estrem fosforowym alkoholu, jak w fosforylocholinie, nie posiadają aktywności biologicznej. Podstawową strukturą tych związków jest grupa trójmetyloamoniowa; podobnie jak rodnik  $-\text{CH}_2\text{X}$  jest ona niezbędna do wywierania odpowiedniego działania na roślinę.

Wszystkie pochodne CCC jako sole krystaliczne są silnie hygroskopijne i łatwo rozpuszczalne w wodzie (Wittwer 1960).

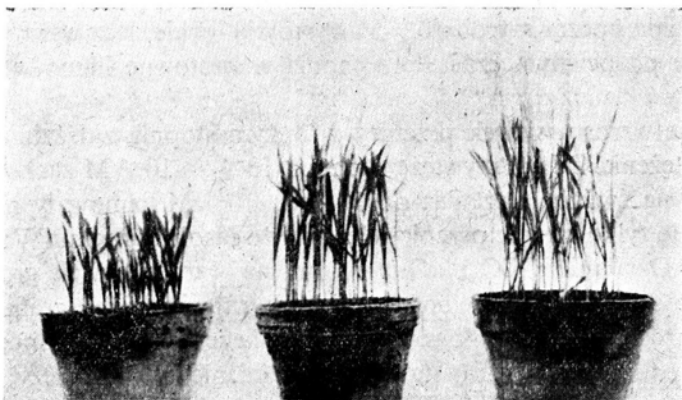
Zdolność hamowania wzrostu osiowego roślin posiadają również dwa inne związki znane pod nazwami handlowymi: Amo-1618 i Fosfon D (Cathey i Stuart 1961). Amo-1618 jest estrem chlorometylowym kwasu 2-izopropyl-4-dwumetyloamino-5-metylofenylo-1-piperidynokarboksylowego (Wirwille i Mitchell 1950, Krewson i współpr. 1959); podobnie jak CCC zawiera on grupę trójmetyloamoniową. O biologicznej aktywności fosfonu D decyduje grupa trójbutylofosfoniowa. Pod względem chemicznym jest to chlorek 2,4-dwuchlorobenzylotrójbutylofosfoniowy (Preston i Link 1958).

### Wpływ CCC na zmiany morfologiczne roślin

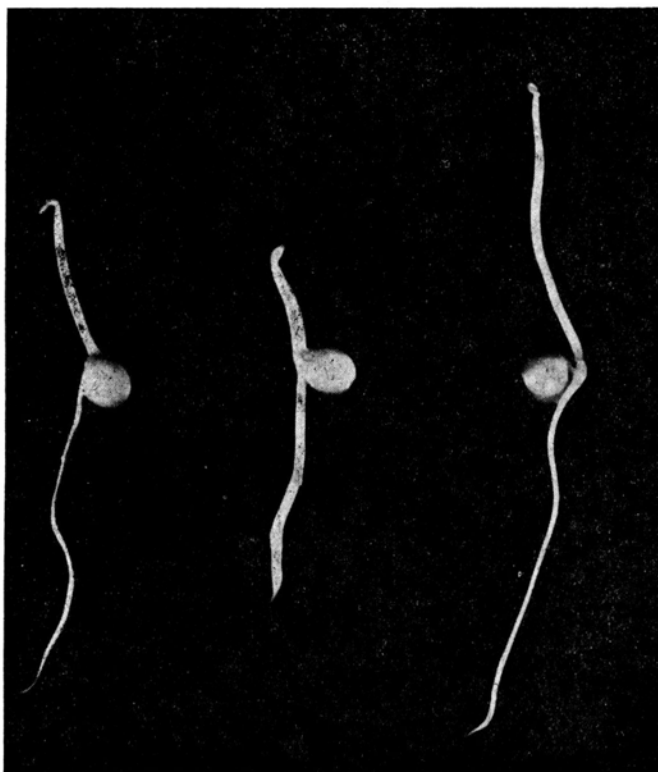
Zmiany w roślinach wywołane pod wpływem CCC zależą od stężenia tego związku, stadium rozwoju rośliny oraz warunków zewnętrznych. CCC działa na roślinę w granicach stężeń od  $10^{-2}$  M do  $10^{-7}$  M. Efekty działania są dostrzegalne po upływie od 5 do 7 dni (Tolbert 1960a, 1960b, Wittwer 1960). Młode rośliny, u których występuje aktywna strefa wzrostu są najbardziej wrażliwe na działanie CCC. Najwyraźniejsze efekty osiąga się przez wprowadzenie CCC do gleby lub kultur wodnych (Linser i Kühn 1962, Humphries 1963). Niektórzy autorzy stosowali spryskiwanie roślin (Zeevaart i Lang 1963) oraz moczenie nasion w roztworach tej substancji (Tolbert 1960b).

Najbardziej charakterystycznym symptomem działania CCC jest karłowacenie roślin, które polega na hamowaniu wzrostu elongacyjnego. Łodygi roślin potraktowanych CCC są skrócone, grubsze o znacznie zredukowanych międzywęźlach. Liście ich mają większą powierzchnię o ciemnozielonym zabarwieniu. Działanie CCC i «Gibrescolu» na wzrost pszenicy odmiany Małgorzatka ilustruje załączona fotografia (rys. 1).

Pod wpływem CCC liście pszenicy były krótsze i szersze (Tolbert 1960a), a tytoniu dłuższe i grubsze (Humphries 1963). Stwierdzono ogólny wzrost powierzchni liści oraz skrócenie głównych łodyg u gorczycy i rzodkwi (Humphries 1963), skrócenie międzywęźli u chryzantem (Lindstrom i Tolbert 1960) oraz karłowacenie pomidorów (Wittwer i Tolbert 1960a).



Rys. 1. Wpływ CCC i gibrescolu na wzrost pszenicy odmiany Małgorzatka (wg danych autora). Od lewej do prawej: CCC,  $10^{-3}$  M; kontrola; gibrescol,  $10^{-4}$  M

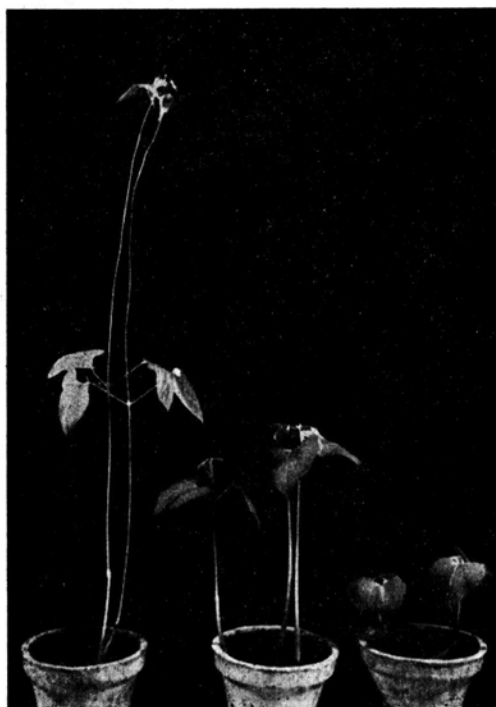


Rys. 2. Wpływ CCC i gibrescolu na wzrost siewek grochu odmiany Extra Early (wg danych autora). Od lewej do prawej: kontrola; CCC,  $10^{-2}$  M; gibrescol,  $5 \times 10^{-5}$  M

Duże dawki CCC powodują chlorozę liści, nekrozy lub martwicę brzegu blaszki liściowej. Stężenia począwszy od  $10^{-2}$  M wywołują lekkie, lecz wyraźne pobudzenie wzrostu, które po pewnym czasie przechodzi w raptowne hamowanie (Wittwer 1960).

Hamowanie wzrostu siewek pszenicy w dużym stopniu zależało od warunków oświetlenia i stężenia CCC. Przy stężeniach: od  $10^{-4}$  do  $10^{-6}$  M zachodziła redukcja wzrostu tylko na świetle, stężenia: od  $10^{-2}$  do  $10^{-3}$  M hamowały również wzrost w ciemności nie tylko siewek pszenicy, lecz także fasoli i grochu (Wittwer i Tolbert 1960b). Działanie CCC i «Gibrescolu» na wzrost siewek grochu odmiany Extra Early hodowanych w ciemności ilustruje załączona fotografia (rys. 2).

Wszystkie rośliny zielne jak również drzewiaste, dotąd badane, w większym lub mniejszym stopniu reagowały na CCC. Nadmienić jednak należy, że wrażliwość roślin na działanie tego związku zależna jest od rodzaju, a nawet gatunku (Wittwer 1960). Tak np. wysoka odmiana fasoli potraktowana CCC staje się karłowata i krzaczasta, a płożące się odmiany dyni i melonów przestają się płożyć i tworzą zwarte zgrupowania. Znacznemu skróceniu ulegają międzywęzła wysokich odmian grochu, a karłowate mutanty kukurydzy, grochu i fasoli stają się jeszcze bardziej



Rys. 3. Wpływ CCC i gibrescolu na wzrost fasoli karłowatej odmiany Pinto (według danych autora).  
Od lewej do prawej: gibrescol,  $5 \times 10^{-5}$  M; kontrola; CCC,  $10^{-2}$  M

karłowate. Działanie CCC i «Gibrescolu» na wzrost fasoli karłowatej odmiany Pinto ilustruje załączona fotografia (rys. 3). W przypadku kukurydzy karłowatej długość pochewki drugiego liścia ulega znacznej redukcji (Wittwer i Tolbert 1960b). Pszenica ozima była mniej wrażliwa na CCC niż pszenica i żyto jare, owies i jęczmień, lecz międzywęzła u tych roślin też były znacznie zredukowane (Tolbert 1960b, Linser i Kühn 1962).

### Mechanizm działania

Intensywne badania nad wpływem CCC na rośliny rozpoczęto dopiero w latach ostatnich, dlatego też wiedza nasza o jego mechanizmie działania jest fragmentaryczna. Niemniej jednak na podstawie już istniejących danych usiłowano sformułować jednolitą koncepcję wpływu CCC na rośliny.

Wiadomo, że w organizmach zwierzęcych występuje układ cholina—acetylocholina oraz enzym cholinoesteraza, odgrywający wyjątkowo ważną rolę w procesach przewodzenia bodźców nerwowych. W 1954 roku Friess i współpracownicy stwierdzili, że CCC hamuje działanie cholinoesterazy u zwierząt.

U roślin nie stwierdzono dotychczas występowania podobnego układu i dlatego przy interpretacji mechanizmu działania CCC na rośliny należy szukać innego wyjaśnienia. Cholina wchodzi w skład lipidów, będących elementami struktury błon cytoplazmatycznych. Istnieje więc możliwość, że CCC i związki pokrewne interferują z choliną w metabolizmie tłuszczów, a specyficzne grupy metylowe w kationie amoniowym odgrywają rolę w reakcjach metylacji (Tolbert 1960a).

Niezależnie od tych rozważań ogólnych zaobserwowano wiele zmian fizjologicznych pod wpływem działania CCC, które nie dają się, przynajmniej dotychczas, wytłumaczyć hamowaniem lub interferencją z jednym z ogniw przemian metabolicznych w roślinie.

a) Fizjologia rośliny potraktowanej CCC. Podobnie jak wiele innych regulatorów wzrostu, CCC wpływa w znacznym stopniu na gospodarkę wodną rośliny, chociaż kierunek zmian powodowanych przez ten związek zależy od wielu czynników, między innymi od gatunku rośliny. Według Wittwera (1960) rośliny potraktowane CCC wykazują zmniejszone zapotrzebowanie na wodę. Z drugiej jednak strony Humphries (1963) podaje, że u rzodkwi ilość wody w karłowatych hypokotylach zwiększa się pod wpływem CCC, co pozostaje w związku z ich grubieniem, chociaż sucha masa nie ulega zmianie. U pszenicy natomiast nie stwierdzono różnic w świeżej jak również suchej masie (Tolbert 1960b).

Równocześnie z obniżeniem wzrostu osiowego roślin ich sucha masa ulega pewnej redukcji. Humphries (1963) na przykładzie gorczycy wykazał, że w miarę zwiększania dawki CCC o stężeniu  $10^{-2}$  M, sucha masa głównej łodygi zmniejszała się, natomiast niewielki wpływ stwierdzono w liściach. Obniżenie masy rośliny było proporcjonalne do obniżenia masy głównej łodygi. Należy jednak dodać, że całkowita powierzchnia liści ulegała zwiększeniu, mimo że sucha masa rośliny

zmniejszała się. Podobne wyniki otrzymano również na tytoniu hodowanym w kulturach wodnych z dodatkiem CCC o stężeniu  $10^{-3}$  M. I tak, długość liści tytoniu zwiększała się, chociaż masa ich nie ulegała zmianie. CCC nie wpływał także na zmianę masy korzenia tytoniu, mimo redukcji części nadziemnych (Humphries 1963).

Interesujący jest fakt, że ogólna masa źdźbeł pszenicy jarej i żyta zmniejszała się wraz ze zwiększeniem dawki CCC i zwiększaniem nawożenia azotowego. Podobnego efektu nie zaobserwowano na jęczmieniu (Linser i Kühn 1962).

Należy jednak podkreślić, że wzrost pomidorów hodowanych w kulturach wodnych z dodatkiem CCC o stężeniu  $10^{-7}$  M nie różnił się od wzrostu kontrolnych, podczas gdy sucha masa organów szczytowych, a szczególnie korzeni była większa, dzięki czemu stosunek masy pędu do korzenia uległ obniżeniu (Wittwer i Tolbert 1960a).

Mało jest danych w literaturze odnośnie metabolizmu poszczególnych składników mineralnych w roślinie zadziałanej CCC. Pierwsze prace w tej dziedzinie wykonali Humphries (1963) i Linser z Kühnem (1962). Ci ostatni badacze stwierdzili większą zawartość białka w źdźbłach jarej pszenicy i żyta potraktowanych CCC, natomiast ilość białka w nasionach tych roślin była obniżona.

Według Humphriesa (1963) intensywność pobierania azotu przez rośliny tytoniu w kulturach wodnych zawierających CCC o stężeniu  $10^{-3}$  M nie ulega zwiększeniu, jednak zmienia się rozmieszczenie azotu w poszczególnych organach; zwiększa się w liściach, a zmniejsza się w łodydze.

Jednocześnie autor ten stwierdził wyższą zawartość chlorofilu w liściach w przeliczeniu na 1 gram świeżej masy, jak również na jednostkę powierzchni. Na ogół obserwuje się intensywniejsze zabarwienie liści u roślin zadziałanych CCC, co może być związane ze zwiększeniem się ilości chlorofilu.

Pomimo zwiększenia powierzchni liści i zawartości chlorofilu tempo fotosyntezy spada. Humphries (1963) przypuszcza, że jest to wywołane skutkiem bezpośredniego działania CCC na aparat fotosyntetyczny, chociaż nie można wykluczyć i takiego czynnika, jak wzajemne zaciemnianie się liści. Innym czynnikiem obniżającym fotosyntezę może być zmniejszony wzrost łodygi, który pociąga za sobą mniejsze zapotrzebowanie na produkty fotosyntezy. Niezależnie od tego ilość węglowodanów zwiększa się w roślinach potraktowanych CCC (Wittwer 1960).

Jeśli chodzi o wpływ CCC na zawartość innych barwników roślinnych, to Zeevaart i Lang (1963) stwierdzili, że związek ten zwiększa produkcję antocjanów u *Bryophyllum daigremontianum*.

b) CCC a gibereliny i auksyny. Wzrost roślin regulowany jest przez szereg związków natury hormonalnej (Maciejewska-Potapczykowa 1957). Do zidentyfikowanych hormonów roślinnych należą: auksyny, kininy, gibereliny i najprawdopodobniej związku typu CCC. W początkowych badaniach stwierdzono na roślinach działanie CCC jako związku chemicznego wprowadzonego z zewnątrz. W 1961 roku Mayr i Presoly wykazali na drodze chromatografii w roślinach psze-

nicy i pomidorów obecność związków, jeżeli nie identycznych, to podobnych do CCC.

Wyłania się zatem pytanie, jakie zależności istnieją między działaniem tych trzech grup substancji, występujących endogennie u roślin.

Wcześniej zauważono, że zmiany w roślinach powodowane przez CCC są kontrastowo różne od zmian wywołanych przez gibereliny (rys. 1, 2, 3).

Poniższe zestawienie przedstawia porównanie efektów działania tych trzech grup substancji na rośliny.

TABELA

Porównanie wpływu CCC, gibereliny i auksyny na wzrost roślin

| Rośliny lub ich organy                              | CCC                                | Gibereliny                                     | Auksyny   |
|---|------------------------------------|--|---|
| odmiany karłowate: groch, fasola, kukurydza         | potęguje karłowatość               | znoszą karłowatość                             | nie działają                                      |
| odmiany normalne: groch, kukurydza, tytoń, pszenica | wywołuje karłowatość               | stymulują wzrost                               | nie działają                                      |
| łodyga  | hamuje wydłużanie                  | stymulują wydłużanie                           | nie wpływają                                      |
| międzywęźla   | skraca                             | wydłużają                                      | nie wpływają                                      |
| liście  | zabarwienie ciemnozielone          | zabarwienie jasnozielone — chloroza            | nie wpływają                                      |
| ukorzenie   | stymuluje<br>(Libbert i wsp. 1964) | hamują<br>(Bojarkin i wsp. 1959, Gamburg 1962) | stymulują<br>(Bojarkin i wsp. 1959, Gamburg 1962) |

Z powyższego zestawienia wynika, że CCC i gibereliny działają na rośliny antagonistycznie i dlatego niektórzy autorzy uważają związki typu CCC za antygibereliny (Tolbert 1961, Lockhart 1961, 1962).

Pewne kombinacje traktowania roślin pszenicy CCC i giberelinami były przeprowadzane przez Tolberta (1960b). W końcowych efektach wzrost pszenicy był podobny do kontroli, z czego wynika, że zmiany wywołane przez CCC były znoszone przez gibereliny. Interesujący jest fakt, iż wzrost pszenicy traktowanej CCC odbywał się w ten sposób, że długość międzywęźli szczytowych była bliska kontroli. Autor przypuszcza, że produkcja naturalna giberelinopodobnych substancji w roślinach przeciwdziałała efektowi CCC podczas wzrostu.

Wyniki Zeevaarta i Langa (1963) przedstawiają także wyraźnie antagonistyczny wpływ CCC i gibereliny na wzrost rośliny *Bryophyllum daigremontianum*, Lockhart (1962) badając wpływ związków typu CCC na rośliny, wnioskuje, że są

one konkurencyjnymi inhibitorami giberelin w stadium ustalonego systemu wzrostu roślin, są w ten sposób antygiberelinami to znaczy konkurencyjnymi antagonistami giberelin.

Chociaż mechanizm działania związku CCC na rośliny nie jest jeszcze znany, to substancja ta oraz inne substancje opóźniające wzrost roślin powodują zmiany, kontrastowe do zmian wywołanych przez gibereliny (fot. 1, 2, 3). Dlatego grupa tych substancji chemicznych była nazwana antygiberelinami. Termin ten nie był użyty w sensie fizjologicznym czy biochemicznym, lecz jedynie w odniesieniu do ogólnego wpływu związków typu CCC na wzrost roślin (Tolbert 1961).

Według Halevy (1963) działanie hamujące wzrost roślin ogórka przez Amo-1618 i związki pokrewne może polegać na aktywacji peroksydazy i oksydazy IAA (kwas indoliloctowy), które to enzymy uczestniczą w destrukcji auksyn. Autor ten stwierdził także zwiększenie aktywności wyżej wymienionych enzymów u roślin cytrusowych i ogórków pod wpływem Amo-1618 (Halevy 1962, Monselise i Halevy 1962). Charakterystyczne jest, że gibereliny działają w tym przypadku zupełnie inaczej, a mianowicie hamują aktywność peroksydazy i oksydazy IAA.

Kuraishi i Muir (1963) wskazują na niewłaściwość terminu antygibereliny. Skutki bowiem, powodowane przez CCC w odcinkach łodyg grochu w ich doświadczeniach były niwelowane przez auksyny, lecz nie przez gibereliny. Halevy (1963) stwierdził, że w roślinach karłowatych zawartość auksyn jest obniżona, a aktywność enzymów i układów powodujących destrukcję IAA zwiększona. Znaczne obniżenie poziomu auksyn stwierdza się również, jak to dowiedli Kuraishi i Muir (1963) pod wpływem CCC. Według tych autorów zawartość auksyn w roślinach kontrolnych wynosiła  $1,7 \cdot 10^{-6}$  M, natomiast u grochu, który był traktowany CCC o stężeniu  $10^{-4}$  M zawartość ta spadła do 50%. Przy stężeniach zaś CCC  $10^{-1}$  M, gdy łodyga była skrócona o połowę, zawartość auksyn wynosiła już tylko 1/7 zawartości tych związków u roślin kontrolnych. Na podstawie tych doświadczeń autorzy wnioskują, że CCC nie współzawodniczy bezpośrednio z giberelinami w procesach wzrostu, lecz działa pośrednio przez obniżenie poziomu auksyn w roślinie. Gibereliny niwelują skutki działania CCC, ponieważ pod ich wpływem zwiększa się ilość auksyn w roślinie nienaruszonej ((Kuraishi i Muir 1963).

Pilet i Supniewska (1961) badając wpływ CCC na wydłużenie się odcinków korzeni soczewicy (*Lens culinaris*) stwierdzili, że związek ten nie posiada charakteru auksynowego, ponieważ wraz ze wzrostem stężenia CCC w ciągu 9 godzin następowало hamowanie wydłużania się tych odcinków. Dopiero po upływie od 12 do 20 godzin, wzrostowi stężenia CCC towarzyszyło wydłużanie się badanych odcinków.

Współdziałanie auksyn, giberelin i CCC obserwowali Wittwer i Tolbert (1960b) w przypadku partenokarpicznego powstawania owoców u pomidorów. Przy pewnej kombinacji stężeń tych trzech substancji:  $10^{-2}$ ,  $10^{-3}$  lub  $10^{-4}$  M CCC w połączeniu z  $10^{-3}$  M IAA i  $10^{-5}$  M gibereliny stwierdzono pobudzenie wzrostu załąźni pomidorów. Nie jest więc wykluczone, że w początkowej stymulacji wzrostu owoców poza giberelinami i auksynami, jako naturalnymi stymulatorami wzrostu w roślinach uczestniczą również związki typu CCC.



c) Udział związków typu CCC w procesach kwitnienia roślin. Zgodnie z koncepcją Czajłachiana (1936) i Melchersa (1939), cytowanych przez Maciejewską-Potapczykową (1961), rola giberelin w procesach kwitnienia sprowadzałyby się tylko do pobudzania wzrostu pędów kwiatowych. Gibereliny działają na przyspieszenie kwitnienia roślin dnia długiego, u których istnieje korelacja pomiędzy wzrostem łodygi i kwitnieniem. Jeżeli pod wpływem giberelin następuje wydłużenie się łodyg to roślina może zakwitnąć w warunkach dnia długiego jak i krótkiego. U roślin dnia krótkiego wzrost łodyg nie jest zależny od długości dnia i nie decyduje o kwitnieniu; u tych roślin nie można pobudzić kwitnienia w warunkach dnia długiego nawet za pomocą giberelin (Czajłachian 1958, Michniewicz i Lang, 1962).

Jeżeli chodzi o udział związków typu-CCC w procesach kwitnienia, to Zeevaart i Lang (1963) stwierdzili, że CCC hamuje wydłużanie się łodyg i powstawanie kwiatów u *Bryophyllum daigremontianum* — rośliny dnia długiego. Na podstawie tych danych autorzy przypuszczają, że CCC może hamować biosyntezę giberelin albo redukować ilość fizjologicznie aktywnej gibereliny, która jest normalnie potrzebna do stymulacji powstawania kwiatów i zwiększania wydłużania się łodygi związanej z ich tworzeniem. Wyniki te są dotychczas poparciem dla hipotezy Zeevaarta i Langa (1962), że zwiększenie poziomu giberelin jest niezbędne dla produkcji stymulatorów kwitnienia u *Bryophyllum*. Cathey i Stuart (1961) natomiast zaobserwowali, że Amo-1618 nie daje takich efektów u tej rośliny.

Zupełnie różny był wpływ CCC na kwitnienie roślin różnych gatunków. U zbóż jarych, jak pszenica, żyto i jęczmień traktowanych CCC stwierdzono opóźnienie w rozwoju generatywnym od 3 do 5 dni w porównaniu z kontrolą (Tolbert 1960b, Linser i Kühn 1962). Zaobserwowano nieznaczne opóźnienie kwitnienia i wyraźne hamowanie rozwoju szypułki kwiatowej w warunkach dnia długiego jak też i krótkiego u sałaty odmiany Grand Rapids, rośliny długiego dnia. Nie stwierdzono natomiast żadnego efektu na kwitnienie soi odmiany Biloxi, rośliny krótkiego dnia (Wittwer i Tolbert 1960b). Brak było dostrzegalnego efektu podczas kwitnienia roślin wrażliwych na okres naświetlenia z wyjątkiem *Chrysanthemum* i *Cleome*, których kwitnienie było opóźnione (Cathey i Stuart 1961). Stwierdzono wcześniejsze pojawianie się gron kwiatowych na niższych węzłach u pomidora, rośliny niewrażliwej na długość dnia (Wittwer i Tolbert 1960a), a także przyspieszanie powstawania pąków kwiatowych u *Rhododendrona* sp. (Stuart 1961). Gibereliny wzmagają u wielu gatunków roślin efekty długiego fotoperiodu, współdziałają z energią czerwonego światła i wyższą temperaturą, natomiast CCC i związki pokrewne potęgują skutki krótkiego fotoperiodu oraz współdziałają ze światłem niebieskim i niską temperaturą (Wittwer i Tolbert 1960b).

Reasumując powyższe rozważania powiedzieć można, że związki typu CCC stanowią odrębną grupę regulatorów wzrostu — retardantów o bardzo interesujących własnościach fizjologicznych.

Tajemnicę hodowli trzydziesto- czy pięćdziesięcioletnich dębów, sosen i cedrów

w doniczkach posiadają jak dotąd chińscy i japońscy ogrodnicy-praktycy. Związki typu CCC mogą przyczynić się do wyjaśnienia tego sekretu.

Substancje hamujące wzrost, takie jak CCC, fosfon D, Amo-1618 mogą mieć duże znaczenie praktyczne przy hodowli roślin ozdobnych jak chryzantemy, lilie czy petunie o skróconych łodygach, których uprawa byłaby możliwa w niskich szklarniach czy nawet inspektach, co obniżyłoby znacznie koszty ich produkcji oraz jako środek zapobiegawczy przeciw wyleganiu zbóż.

Pani Doc. dr W. Maciejewskiej-Potapczykowej składam serdeczne podziękowania za wiele krytycznych uwag w trakcie przygotowania niniejszego przeglądu.

*Katedra Fizjologii Roślin  
Uniwersytetu Łódzkiego, Łódź*

#### LITERATURA

- Blaim K., 1962. O występowaniu betain i choliny w nasionach. Roczn. Nauk Roln., t. 86-A-3: 527—531.
- Bojarkin A. M. i Dmitriewa M. I., 1959. Biologiczeskaja proba na gibberelliny. Fizjologia Rastienij, 6, 6: 741—747.
- Cathey H. M. and Stuart N. W., 1961. Comparative plant growth-retarding activity of Amo-1618, Phosfon and CCC. Bot. Gaz., 123: 51—57.
- Czajłachian M. Ch., 1958. Gormonalnyje faktory cwietyenija rastienij. Fizjologia Rastienij, 5, 6: 541—560.
- Friess S. L. and McCarville W. J., 1954. Nature of the acetyl cholinesterase surface. II. The ring effect in enzymatic inhibitors of the substituted ethylenediamine type. Jour. Amer. Chem. Soc., 76: 2260—2261.
- Gamburg K. Z., 1962. Wlijanie gibberellina i auksina na rost lista i kornicobrazowanie u otrezkow kukuryzy. Doklady Akad. Nauk SSSR, 145: 941—944.
- Halevy A. H. and Cathey H. M., 1960. Effect of structure and concentration of some quaternary ammonium compounds on growth of cucumber seedlings. Bot. Gaz., 112: 151—154.
- Halevy A. H., 1962. Inverse effect of gibberellin and Amo-1618 on growth, catalase, and peroxidase activity in cucumber seedlings. Experientia, 18: 74—76.
- Halevy A. H., 1963. Interaction of growth-retarding compounds and gibberellin on indoleacetic acid oxidase and peroxidase of cucumber seedlings. Plant Physiol., 38: 731—737.
- Humphries E. C., 1963. Effects of (2-chloro-ethyl)-trimethyl-ammonium chloride on plant growth, leaf area, and net assimilation rate. Annals of Botany, 27: 517—532.
- Krewson C. F., Wood J. W., Wolfe W. C., Mitchell J. W. and Martch P. C., 1959. Synthesis and biological activity of some quaternary ammonium and related compounds that suppress plant growth. Jour. Agr. Food Chem., 7: 264—268.
- Kuraishi S. and Muir R. M., 1963. Mode of action of growth retarding chemicals. Plant Physiol., 38: 19—24.
- Libbert E. und Urban I., 1964. Förderung der Stecklingsbewurzelung bei Windepflanzen durch das «Antigibberellin» 2-Chloräthyltrimethylammoniumchlorid. Naturwis., 51: 92—93.
- Lindstrom R. S. and Tolbert N. E., 1960. 2-Chloroethyl trimethylammonium chloride and related compounds as plant growth substances. IV. Effect on Chrysanthemums and poisetias. Michigan Agr. Exp. Sta. Quarterly Bull., 42: 917—928.
- Linser H. and Kühn H., 1962. Lagerungshemmende bzw. standfestigkeitsstärkende Düngemittel auf Basis von gibberellinsäureantagonistischen Stoffen der Gruppe CCC (Chlorocholinchlorid). Z. Pflanzenernähr., Düng., Bodenkunde, 96: 231—247.

- Lockhart J. A., 1961. Physiological mechanism of action of stem growth inhibitors. *Plant Physiol.*, suppl. 36: XXXVIII.
- Lockhart J. A., 1962. Kinetic studies of certain antigibberellins. *Plant Physiol.*, 37: 759—764.
- Maciejewska-Potapczykowa W., 1957. Substancje wzrostowe w rozwoju roślin. *Postępy Nauk Rolniczych* 2, 44: 45—59.
- Maciejewska-Potapczykowa W., 1958. Gibberelliny — nowe czynniki wzrostowe roślin. *Wiadom. Bot.*, 2, 1: 21—24.
- Maciejewska-Potapczykowa W., 1961. Biochemiczne aspekty morfogenezy. *Wiadom. Bot.*, 5, 1: 31—45.
- Mayr H. H. and Presoly E., 1961. The identification of CCC in plants. *Planta*, 57: 478.
- Michniewicz M. and Lang A., 1962. Effect on nine different gibberellins on stem elongation and flower formation in coldrequiring and photoperiodic plants grown under non-inductive conditions. *Planta*, 58: 549—563.
- Mitchell J. W., Wirwille J. W. and Weil L., 1949. Plant growth-regulating properties of some nicotinium compounds. *Science*, 110: 252—254.
- Monseliese S. P. and Halevy A. H., 1962. Effects of gibberellin and Amo-1618 on growth, dry matter accumulation, chlorophyll content and peroxidase activity of citrus seedlings. *Amer. Jour. Botany*, 49: 405—412.
- Muir R. M., Hansch C. and Gally J., 1962. Thiocarbamates as plant growth regulators. *Plant Physiol.*, 36: 222—225.
- Muromcew G. S. i Pieńkow Ł. A., 1962. Gibberelliny, stron 230. *Izd. Sielskochoz. Litierat.*, Moskwa.
- Pilet P. E. et Supniewska H., 1961. Un effecteur de croissance des tissus végétaux. Le chlorure de triméthyl- $\beta$ -chloro-éthylammonium. *Bull. Soc. Sc. Nat.*, 67: 493—500.
- Preston W. H. and Link C. B., 1958. Use of 2,4-dichlorobenzyl tributylphosphonium chloride to dwarf plants. *Plant Physiol.*, suppl., 33: XLIX.
- Riddel J. A., Hageman H. A., J'Anthony C. M. and Hubbard W. L., 1962. Retardation of plant growth by a new group of chemicals. *Science*, 136: 391.
- Stuart N. W., 1961. Initiation of flower buds in *Rhododendron* after application of growth retardans. *Science*, 134: 50—52.
- Tolbert N. E., 1960a. (2-Chloroethyl) trimethylammonium chloride and related compounds as plant growth substances. I. Chemicals structure and bioassay. *Jour. Biol. Chem.*, 235: 475—479.
- Tolbert N. E., 1960b. (2-Chloroethyl) trimethylammonium chloride and related compounds as plant growth substances. II. Effect on growth of wheat. *Plant Physiol.*, 35: 380—385.
- Tolbert N. E., 1961. Structural relationships among chemicals which act like antigibberellins. *Advanc. Chem. Ser.*, 28: 145—151.
- Wheeler A. W., 1963. Betaine: a plant-growth substance from sugar-beet (*Beta vulgaris*). *Jour. Exp. Bot.*, 14: 265—271.
- Wirwille J. W. and Mitchell J. W., 1950. Six new plant-growth inhibiting compounds. *Bot. Gaz.*, 111: 491—494.
- Wittwer S. H., 1960. Eine neue Gruppe von Wuchsstoffen und einige ihrer Wirkungen auf die Pflanze im Vergleich zu denen von Auxin und Gibberellin. *Gartenbauwissenschaft*, 25: 235—248.
- Wittwer S. H. and Tolbert N. E., 1960a. (2-Chloroethyl) trimethylammonium chloride and related compounds as plant growth substances. III. Effect on growth and flowering of the tomato. *Amer. Jour. Bot.*, 47: 560—565.
- Wittwer S. H. and Tolbert N. E., 1960b. (2-Chloroethyl) trimethylammonium chloride and related compounds as plant growth substances. V. Growth, flowering, and fruiting responses as related to those induced by auxin and gibberellin. *Plant Physiol.*, 35: 871—877.
- Zeevaart J. A. D. and Lang A., 1962. The relationship between gibberellin and floral stimulus in *Bryophyllum daigremontianum*. *Planta (Berl.)*, 58: 531—542.
- Zeevaart J. A. D. and Lang A., 1963. Suppression of floral induction in *Bryophyllum daigremontianum* by a growth retardant. *Planta*, 59: 509—517.

## Literatura przeglądowna

- Cathey H. M., 1964, Physiology of growth retarding chemicals, *Annual Rev. Plant Physiol.* vol 15: 271—302.
- Leh H. O., 1964, Die Wirkung einiger quaternärer Ammonium — und Phosphonium — Verbindungen auf Wachstum und Entwicklung der Pflanzen, *Angew. Bot.*, 37, 6: 312—334.
- Michniewicz M., 1963, Regulatory wzrostu roślin o właściwościach antygiberelin i perspektywy praktycznego ich zastosowania, *Postępy Nauk Roln.*, 5(83): 57—64.
- Michniewicz M., 1964, Stan badań nad chlorkiem chlorocholiny (CCC) i związków pokrewnych ze szczególnym uwzględnieniem efektów i możliwości stosowania w rolnictwie, *Postępy Nauk Roln.*, 6 (90) 25—38.
- Szopa J. S., 1964, Chlorek trójmetylochloroetyloamoniowy (CCC) i niektóre inne pochodne amoniowe jako regulatory wzrostu roślin, *Postępy Nauk Roln.*, 2(86): 83—91.