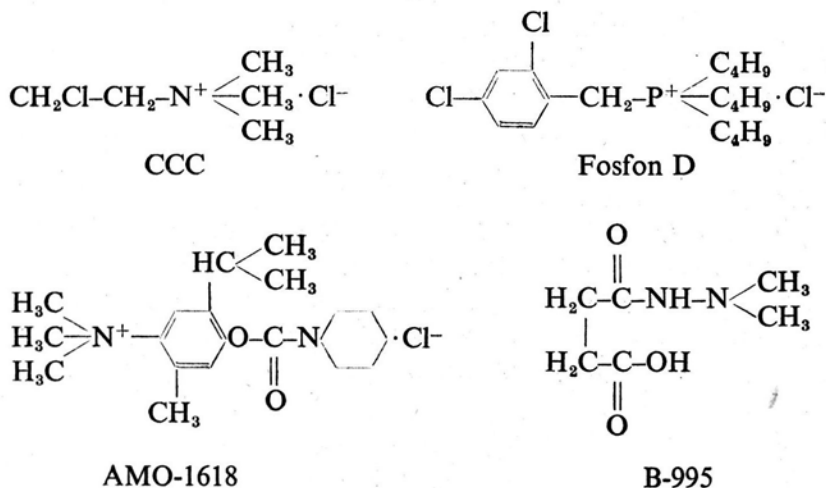


LIGIA KONOPSKA

O ANTYGIBERELINOWYM DZIAŁANIU RETARDANTÓW

Okolo 1950 roku zostały opisane związki o właściwościach redukujących wzrost roślin wyższych. Najlepiej poznanymi czynnikami opóźniającymi wydłużanie się łodyg czyli powodującymi karłowacenie są: chlorek 2-chloroetylotrójmetyloamoniowy (CCC), chlorek [2-metylo-4 (piperydylo-1'-karbamino) -5-izopropylfenylo] -trójmetyloamoniowy albo Amo-1618, chlorek trójbutylo-2,4-dwuchlorobenzylfosfoniowy albo Fosfon D i kwas N-dwumetyloaminobursztynowy (B-995 albo B-9 (Cathey 1964; Tolbert 1961). Choć te związki różnią się pod względem budowy chemicznej (wzór poniżej), ich wpływ na rośliny jest bardzo podobny.



Wspólnym efektem ich działania jest redukcja wydłużania się łodygi, która w skrajnym przypadku może przybrać wygląd przypominający rozetę i wytwarzanie ciemnozielonych i grubszych liści (Wittwer 1960; Tolbert 1960a; 1960b; Wittwer i Tolbert 1960). Substancje te nazwano dlatego czynnikami karłowacenia albo retardantami wzrostu. Efekt ich działania jest przeciwny do efektu działania giberelin. Jednoczesne zastosowanie retardantów i giberelin, przynajmniej w niektórych przypadkach, daje w wyniku normalny wzrost (Lockhart 1962; Tolbert 1961). Niektórzy autorzy nazwali retardanty wzrostu antygiberelinami, lecz wyjaśnili jednocześnie, że użyli terminu tego tylko w sensie ogólnym, a nie w od-

niesieniu do jakiegoś określonego rodzaju działania (Lockhart 1961; 1962; Tolbert 1961). Antagonistyczne działanie retardantów wzrostu i giberelin na wzrost łądzy było odkryte u fasoli (Lockhart 1961; 1962), ogórka (Halevy 1962 cyt. przez Catheya 1964), ziemniaka (Kawahara i inni 1962 cyt. przez Catheya 1964) i pszenicy (Tolbert 1960b; Tolbert 1961). Antagonistyczne działanie tych związków i giberelin stwierdzono również w przypadku podziałów komórkowych u chryzantem (Sachs i inni 1960). W kulturach tkankowych *in vitro*, Amo-1618, CCC i Fosfon D hamują podziały komórkowe, czemu nie jest w stanie zapobiec giberelina (Sachs i Wohlers 1964). Kwas giberelinowy użyty do spryskiwania roślin buraka cukrowego zmniejsza ilość wytworzonych liści, podczas gdy CCC zastosowany do gleby zwiększa ją. Te zmiany są związane ze zmianą kształtu stożka wzrostu; GA wydłuża go, a CCC spłaszcza. U tej samej rośliny CCC powoduje spadek całkowitej suchej masy i powierzchni liścia w przeciwieństwie do GA (Humphries i French 1964). W liściach fasoli CCC zwiększa zawartość suchej masy w ciągu nocy, a GA zmniejsza ją (Halevy i Monselise 1963). Przeciwnie działanie retardantów i gibereliny na wzrost występuje także u *Ulotrix*, jednokomórkowego, zielonego glonu (Conrad i Saltman 1960). Chlorofil zawarty w liściach pomidora jest redukowany przez giberelinę A_3 , a wzrasta pod wpływem CCC i pokrewnych związków (Wittwer i Tolbert 1960a). Zawartość chlorofilu zwiększa się także w liściach tytoniu hodowanego w kulturach wodnych zawierających CCC (Humphries 1963). Kielkowanie nasion sałaty *Grand rapids* jest hamowane w ciemności przez CCC (Wittwer i Tolbert 1960b), a kielkowanie nasion *Verbascum thapsus* przez Fosfon (Mc Donough 1965). Występuje tu antagonistyczne działanie w stosunku do pobudzających efektów światła czerwonego i gibereliny. W hypokotylu i liścieniach siewek ogórka GA hamuje, a Amo-1618 stymuluje aktywność peroksydazy i oksydazy IAA. W korzeniach natomiast GA nie wpływa na aktywność peroksydazy, a aktywność oksydazy IAA nieznacznie obniża. Odwrotne efekty GA i Amo-1618 na aktywność peroksydazy i oksydazy IAA są wzajemnie antygonistyczne i znoszą się, gdy zastosuje się te związki jednocześnie w odpowiednich stężeniach. Stymulacja aktywności peroksydazy i oksydazy IAA była również odkryta w przypadku CCC, Fosfonu, B-995 (Halevy 1963). Traktowanie roślin B-995, a także Amo-1618 zapobiega zastępowaniu wierzchołka dominującego przez najwyższą boczną gałąź u siewek *Arizona cypress*. Boczne pędy roślin traktowanych B-995 pochylają się ku dołowi, czego nie stwierdzono w przypadku Amo-1618. Giberelina całkowicie odwracała wpływ tych dwóch retardantów na reakcję geotropiczną (Pharis i inni 1965). Chlorek 2-chloroetylotrójmetyloamoniowy hamuje tworzenie się kwiatów u *Pharbitis nil* odmiana „Violet” hodowanej w warunkach dnia krótkiego. Należy zaznaczyć, że w tym doświadczeniu CCC wprowadzany był przez korzenie przed zadziałaniem na roślinę okresem ciemności. Zastosowanie GA_3 całkowicie przewyciężało hamowanie kwitnienia przez CCC. Działanie tego retardantu polega na hamowaniu podziałów komórkowych w pąku rośliny *Pharbitis nil* (Zeevaart 1964). U *Gossypium hirsutum*, rośliny fotoperiodycznie obojętnej, GA wpływa

na zwiększenie ilości kwiatów (Mathur i Mittal 1964). Gibereliny biorą udział w regulacji kwitnienia (Baldev i Lang 1965, Zeevaart 1964; Zeevaart i Lang 1963), formowaniu organów płciowych (Mitchell i Wittwer 1962), których wzrost i rozwój może być hamowany albo modyfikowany przez retardanty. CCC daje efekty, które można osiągnąć przy zastosowaniu warunków dnia krótkiego. Zeevaart i Lang (1963) wykazali, że chlorek 2-chloroetylotrójmetyloamoniowy hamuje powstawanie kwiatów u *Bryophyllum daigremontianum* — rośliny dnia długiego. Efekty gibereliny natomiast są zbliżone do efektów działania dnia długiego. Wymagania wzrostowe niektórych roślin w warunkach dnia długiego mogą być całkowicie lub częściowo zastąpione przez traktowanie gibereliną w warunkach dnia krótkiego (Wittwer i współpracownicy 1959). W przypadku wzrostu komórki jajowej pomidora nie wystąpiło antagonistyczne działanie GA i CCC. Zastosowanie chlorku 2-chloroetylotrójmetyloamoniowego (10^{-2} — 10^{-4} M) w połączeniu z gibereliną A_3 (10^{-5} M) i kwasem 3-indoliloctowym (10^{-3} M) daje korzystny efekt. Wzrost komórki jajowej jest wówczas większy niż wzrost wywołany przez kwas 3-indoliloctowy czy giberelinę w przypadku zastosowania tych związków razem lub oddzielnie. W omawianym doświadczeniu wystąpiło synergistyczne działanie tych związków (Wittwer i Tolbert 1960b). Podobnie w przypadku fasoli, jednoczesne zastosowanie CCC i kwasu giberelinowego wpływa na większy wzrost zawartości związków azotu frakcji kwasorozpuszczalnej i białkowej w liściach, niż w przypadku stosowania ich osobno (Dmitruk i Konopska 1965).

Z uwagi na liczne dowody antagonistycznego oddziaływania retardantów wzrostu i giberelin, Lockhart nazwał je antygiberelinami w sensie biologicznym (1961), a na podstawie badań kinetycznych w znaczeniu biochemicznym (1962). Niniejszy przegląd ma na celu przedstawienie aktualnych poglądów na to zagadnienie odnośnie do antygiberelinowego charakteru retardantów. Lockhart (1962) uważa, że retardanty wzrostu wywierają wpływ na rośliny przez redukcję aktywności gibereliny w łańcuchu procesów wzrostowych. Działanie gibereliny w pokonywaniu hamowania wzrostu stwierdzono nie tylko w odniesieniu do retardantów. Hydrazyd maleinowy (MH) również hamuje wydłużanie łodygi (Greulich i Haesloop 1954), chociaż fizjologiczne efekty działania MH są inne niż efekty działania antygiberelin. Hydrazyd maleinowy działa niezależnie od gibereliny (Haber i White 1960). Znane są również podobne doniesienia na temat kinetyny, kwasu trójjodobenzoesowego, kwasu naftalenoctowego i kumaryny (Halevy 1962 cyt. przez Catheya 1964). Jak wynika z danych, wiele związków nawet zupełnie niepodobnych pod względem budowy chemicznej, można uważać za antagonistyczne w stosunku do giberelin. Lockhart (1962) uważa, że Fosfon D i chlorek chlorocholiny opóźnia wydłużanie się łodygi przez oddziaływanie na endogenne gibereliny w roślinie. Hydrazyd maleinowy natomiast hamuje wzrost przez działanie na niektóre (inne niż gibereliny) regulatory wzrostu. Biochemicy używają terminu antygibereliny w stosunku do związków współzawodniczących z giberelinami w jednej albo kilku specyficznych reakcjach w roślinie. W ten sposób anty-

gibereliny mogłyby być chemicznymi analogami giberelin, posiadającymi zdolność do blokowania aktywności giberelin. Badania Wierzchowskiego i wsp. (1963) wykazały, że produkt fermentacji grzybka *Gibberella fujikuroi* alkohololakton ma podobną budowę do giberelin ($C_{19}H_{26}O_4$). Związek ten oraz ester octowy, który można otrzymać z alkohololaktonu przez acetylowanie, hamuje wzrost liści i hypokotyli siewek sałaty. Efekt ten może być zniesiony przez zastosowanie kwasu giberelinowego. Alkohololakton można by więc było nazwać antygibereliną. Nie stwierdzono natomiast podobnej budowy do giberelin w przypadku retardantów. Mogą jeszcze istnieć trzy możliwości (Harada i Lang 1965) oddziaływania retardantów wzrostu na gibereliny:

- a) współzawodnictwo z giberelinami
- b) hamowanie biosyntezy GA
- c) destrukcja giberelin.

Grzybek *Fusarium moniliforme* hodowany w obecności CCC nie wytwarzał giberelin (Kende Ninnemann i Lang 1963). Stwierdzono więc wpływ niektórych retardantów na blokowanie biosyntezy giberelin, a wykluczono destrukcję GA i inne możliwości (Ninnemann i inni 1964). Najbardziej interesującym zagadnieniem jest kwestia, czy te wyniki wyjaśniają przynajmniej częściowo efekty CCC i Amo-1618 na roślinach wyższych? Tu wynika pewna trudność natury technicznej. Poziom GA w wielu częściach roślin wyższych, wyłączając nasiona niektórych gatunków, jest o wiele niższy niż w kulturach *Fusarium*. Prócz tego inne są efekty retardantów na wzrost grzybków, a inne na wzrost roślin wyższych. Nawet jeżeli badania wykażą, że poziom GA w roślinie ulega redukcji pod wpływem retardantów, pozostaje jednak niewiadome czy ta redukcja jest przyczyną, czy następstwem hamowania wzrostu (Harada i Lang 1965). Możliwość destrukcji giberelin należy raczej wykluczyć, ponieważ pomimo doświadczalnego zablokowania syntezy GA, osiągnięty już wcześniej poziom giberelin nie ulegał obniżeniu (Harada i Lang 1965). Niektórzy autorzy wysuwają hipotezy, że synteza giberelin u roślin wyższych i grzybów przebiega w podobny sposób i bierze początek od terpeny (Cathey 1964). Jest bardzo prawdopodobne, że działanie CCC i Amo-1618 na wzrost łodygi i inne reakcje wzrostowe u roślin wyższych jest oparte na hamowaniu biosyntezy giberelin, które są potrzebne w procesach wzrostowych (Harada i Lang 1965). Nie jest to jednak regułą. W kulturach tkankowych roślin odkryto, że wzrost jest hamowany przez retardanty, lecz nie może być przywrócony przez gibereliny (Sachs i Wohlers 1964). Wchodzi tu jeszcze w grę rodzaj stosowanej gibereliny. Na przykład tworzenie kwiatów u pewnych roślin nie mogło być indukowane przez zastosowanie GA_3 , lecz zachodziło pod wpływem zastosowania innych giberelin (Michniewicz i Lang 1962). Kende i inni (1963) donoszą, że Fosfon D nie hamuje biosyntezy giberelin u *Fusarium moniliforme*. To samo stwierdził Ninnemann i wsp. (1964) w przypadku B-995. Być może, że przenikanie tych związków do grzybni jest utrudnione, chociaż to wyjaśnienie nie wydaje się bardzo prawdopodobne. Istnieje także przypuszczenie, że enzymy, które biorą udział w biosyntezie GA w różnych organizmach, wykazują różny stopień wrażli-

liwości na działanie B-995 (Harada i Lang 1965). Retardant ten wywiera natomiast wpływ na rośliny wyższe za pomocą mechanizmu związanego z biosyntezą GA. Efekt B-995 na wzrost może być całkowicie odwrócony przez zastosowanie GA (Bukovac 1964) tak, że pod względem efektywności B-995 nie różni się od Amo-1618, CCC i Fosfonu (Lockhart 1962). Badania wzajemnego antagonizmu są utrudnione przez występowanie endogennej gibereliny. W celu wyjaśnienia tego zagadnienia Paleg i inni (1965) użyli testu endospermu jęczmienia. Wykazali oni, że endosperm jęczmienia zawiera najwyżej śladowe ilości naturalnych giberelin i w ten sposób wykluczono z tej próby możliwość biosyntezy giberelin. Zastosowanie egzogennych giberelin powoduje aktywację wszystkich enzymów w endospermie, wyzwalając zredukowany cukier. Ciągłe stosowanie bardzo wysokich dawek retardantów wzrostu (Amo-1618, CCC, Fosfon, B-995) nie dawało dowodu wzajemnego ich antagonizmu. Paleg i inni (1965) wyciągnęli wniosek, że przynajmniej niektóre retardanty wzrostu działają przez hamowanie biosyntezy giberelin, a nie przez kolidowanie z działaniem odpowiednich metabolitów na zasadzie konkurencyjnego hamowania, czyli retardanty wzrostu nie są współzawodniczącymi inhibitorami działania GA. Köhler i Lang (1963) wykazali, że niedojrzałe nasiona fasoli zawierają substancje, które redukują reakcję na giberelinę u karłowatego grochu, nie mają zaś wpływu na wzrost późniejszy w obecności giberelin. Köhler i Lang (1963) wyciągnęli stąd wniosek, że te inhibitory uczestniczą w regulacji wzrostu roślin, zwłaszcza przez wzajemne oddziaływanie z giberelinami obecnymi w roślinie albo dostarczonymi z zewnątrz. Zawartość giberelin endogennych w nasionach zmienia się w zależności od dojrzałości nasion (Grzesiuk i Rejowski 1963).

Gibereliny same na wzrost bezpośrednio nie działają. Ich rola sprowadza się do blokowania inhibitorów auksyn lub aktywowania inhibitora oksydazy auksynowej, czy też hamowania całego systemu enzymatycznego niszczącego auksynę (Grzesiuk i Rejowski 1963). Być może, że działanie retardantów na wzrost jest także pośrednie. Retardanty wzrostu mogłyby być uważane raczej jako antymetabolity (Lockhart 1962) niż antygibereliny czy antyauksyny. Antymetabolity, użyte przez fizjologów zwierząt, umożliwiły kontrolę niektórych przemian metabolicznych w organizmach zwierzęcych, a także stały się eksperymentalną podstawą interpretacji wielu etapów procesów wzrostowych. Nie jest wykluczone, że antymetabolity mogą odgrywać podobną rolę w fizjologii roślin (Cathey 1964). Jak wynika z dotychczasowych danych, zagadnienie, czy retardanty wzrostu są antygiberelinami, pozostaje nadal otwarte.

Katedra Fizjologii Roślin Uniwersytetu Łódzkiego

LITERATURA

- Baldev B., Lang A., 1965. Control of flower formation by growth retardants and gibberellin in *Samolus parviflorus*, a long-day plant. *Am. J. Botany* 52 (4): 408—417.
- Bukovac M. J., 1964. Modification of the vegetative development of *Phaseolus vulgaris* with N,N-dimethylaminomaleamic acid. *Am. J. Botany* 51: 480—485.

- Cathey H. M., 1964. Physiology of growth retarding chemicals. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 15: 271—302.
- Conrad H. M., Saltman P., 1961. Interaction of gibberellic acid allyl trimethylammonium bromide upon growth of *Ulothrix*. *Plant Physiol.* 36: 685—687.
- Dmitruk A., Konopska L., 1965. Wpływ CCC i gibereliny na zawartość związków azotu w liściach i łodygach fasoli. *Acta Soc. Bot. Pol.* 34 (2): 243—248.
- Greulach V. A., Haesloop J. G., 1954. Some effects of maleic hydrazide on internode elongation cell enlargement, stem anatomy. *Am. J. Botany* 41: 44—50.
- Grzesiuk S., Rejowski A., 1963. Rola związków giberelinowych w nasionach. *Postępy Nauk Roln.* 6 (84), X (XV): 3—24.
- Haber A. H., White J. D., 1960. Action of maleic hydrazide on dormancy, cell division, cell expansion. *Plant Physiol.* 35: 495—499.
- Halevy A. H., 1963. Interaction of growth—retarding compounds and gibberellin on indoleacetic oxidase and peroxidase of cucumber seedlings. *Plant Physiol.* 38 (6): 731—737.
- Halevy A. H., Monselise S. P., 1963. Interaction of gibberellin and 2-chloroethyl trimethylammonium chloride on changes in dry weight in bean leaves during the night. *Phyton. Rev. Inter. Bot. Exp.* 20 (2): 79—81.
- Harada H., Lang A., 1965. Effect of some (2-chloroethyl) trimethylammonium chloride analogs and other growth retardants on gibberellin biosynthesis in *Fusarium moniliforme*. *Plant Physiol.* 40 (1): 176—183.
- Humphries E. C., 1963. Effects of (2-chloro-etyl)-trimethylammonium chloride on plant growth, leaf area and net assimilation rate. *Ann. Botany* 27, 107: 517—532.
- Humphries E. C., French S. A. W., 1965. A growth study of sugar beet treated with gibberellic acid and (2-chloroethyl)-trimethylammonium chloride (CCC). *Ann. Appl. Biol.* 55: 159—179.
- Kende H., Ninnemann H., Lang A., 1963. Inhibition of gibberellic acid biosynthesis in *Fusarium moniliforme* by Amo-1618 and CCC. *Naturwiss.* 50: 599—600.
- Köhler D., Lang A., 1963. Evidence for substances in higher plants interfering with response of dwarf peas to gibberellin. *Plant Physiol.* 38 (5): 555—560.
- 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.
- Mathur S. N., Mittal S. P., 1964. Effect of gibberellin on flowering in cotton. *Physiol. Plant.* 17 (2): 275—278.
- Mc Donough W. T., 1965. Some effects of Phosphon on germination induced by red radiation and gibberellic acid in seeds of *Verbascum thapsus*. *Plant Physiol.* 40 (3): 575—577.
- Michniewicz M., Lang A., 1962. Effect of 9 different gibberellins on stem elongation and flower formation in cold-requiring and photoperiodic plants grown under noninductive conditions. *Planta* 58: 549—563.
- Mitchell W. D., Wittwer S. H., 1962. Chemical regulation of sex expression and vegetative growth in *Cucumis sativus* L. *Science* 136: 880—881.
- Ninnemann H., Zeevaart J. A. D., Kende H., Lang A., 1964. The plant growth retardant CCC inhibitor of gibberellin biosynthesis in *Fusarium moniliforme*. *Planta* 61: 229—235.
- Paleg L. G., Kende H., Ninnemann H., Lang A., 1965. Physiological effects of gibberellic acid. VIII. Growth retardants on barley endosperm. *Plant Physiol.* 40 (1): 165—169.
- Pharis R. P., Ruddat M., Phillips C., Heftman E., 1965. Gibberellin growth retardants and apical dominance in Arizona cypress. *Naturwiss.* 52 (4): 88—89.
- 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. *Am. J. Botany* 47: 260—266.
- Sachs R. M., Wohlers M. A., 1964. Inhibition of cell proliferation *in vitro* by three stem growth retardants. *Am. J. Botany* 51: 44—48.
- Tolbert N. E., 1960a. (2-chloroethyl)-trimethylammonium chloride and related compounds as plant growth substances. I. Chemicals structure and bioassay. *J. Biol. Chem.* 235, 2: 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. *Advan. Chem.* 28: 145—151.
- Wierzchowski P., Wierzchowska Z., Paśś L. O antygiberelinowym działaniu alkohololaktonu $C_{19}H_{26}O_4$, pokrewnego giberelinom. II Sympozjum Poświęcone Regulatorom Wzrostu Roślin. Toruń 3—4 lipca 1963 r.
- Wittwer S. H., 1960. Eine neue Gruppe von Wuchsstoffen und einige ihrer Wirkungen auf die Pflanze in Vergleich zu denen von Auxin und Gibberellin. *Gartenbauwiss.* 25 (7), 3/4: 235—248.
- Wittwer S. H., Bukovac M. J., Mc Vay G. R., Ballard J. C., 1959. Gibberellin modifications of photoperiod controlled growth in herbaceous plants. *Naturwiss.* 46 (3): 117—118.
- Wittwer S. H., Tolbert N. E., 1960a. (2-chloroethyl)-trimethylammonium chloride and related as plant growth substances. III. Effect on growth and flowering of the tomato. *Am. J. Botany* 47, 7: 560—565.
- Wittwer S. H., 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 (6): 871—877.
- Zeevaart J. A. D., 1964. Effects of the growth retardant CCC on floral initiation and growth in *Pharbitis nil*. *Plant Physiol.* 39 (3): 402—408.
- Zeevaart J. A. D., Lang A., 1963. Suppression of floral induction in *Bryophyllum daigremontianum* by a growth retardant. *Planta* 59: 509—517.