

JAN KOPCEWICZ

## BIOSYNTETA I MECHANIZM DZIAŁANIA GIBERELIN

Historia badań nad giberelinami sięga lat dwudziestych, kiedy to Kurosawa (1926) opublikował wyniki doświadczeń potwierdzające wcześniejsze przypuszczenia (Stowe i Yamaki 1957), że choroba ryżu polegająca na gwałtownym wydłużaniu się roślin jest wywołana przez fizjologicznie aktywne substancje wydzielane przez grzyb *Gibberella fujikuroi*, stanowiący stadium workowe *Fusarium moniliforme* Sheld.

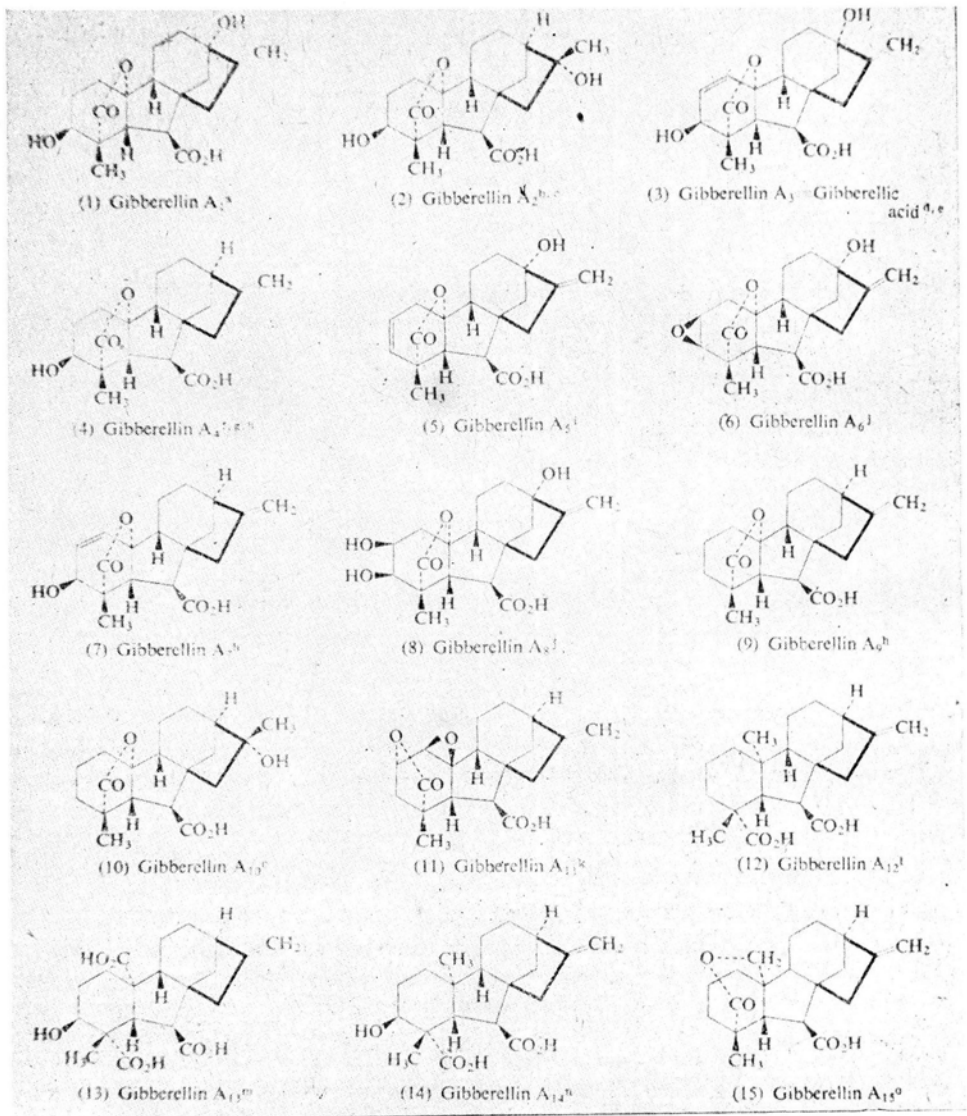
Obserwacje te zapoczątkowały badania w kierunku wyizolowania i poznania właściwości tych wysoce aktywnych biologicznie związków.

Fakt, że gibereliny izolowane ze szczepów grzyba wywierały ogromny wpływ na procesy fizjologiczne innych roślin, nasuwał przypuszczenie, że substancje o podobnym działaniu, względnie o podobnych właściwościach fizyko-chemicznych i fizjologicznych występować mogą również w tkankach roślin wyższych (Radley 1956 Brian i Grove 1957, Lona 1956). Poglądy te znalazły potwierdzenie w pracach szeregu autorów (West i Phinney 1956, Phinney i wsp. 1957, Radley 1958), którym udało się wyizolować z wyciągów roślinnych ekstrakty o wysokiej aktywności biologicznej a analiza chemiczna wykazała, że w ekstraktach tych znajdują się związki posiadające taką samą, względnie bardzo zbliżoną budowę chemiczną do giberelin wyizolowanych ze szczepów *Fusarium moniliforme* (Kawarada i Sumiki 1959, West i Phinney 1959, MacMillan i wsp. 1960, MacMillan i wsp. 1961, MacMillan i wsp. 1962, Jones i wsp. 1963, Elson i wsp. 1964).

W miarę udoskonalania metod ekstrakcji, rozdziału i oczyszczania giberelin wyizolowywano nowe gibereliny zarówno z produktów przemiany materii grzyba *Fusarium moniliforme*, jak również z ekstraktów roślin wyższych. Do chwili obecnej wyodrębniono oraz oznaczono parametry fizyko-chemiczne 27 związków o charakterze giberelin, a lista ta napewno nie jest jeszcze zamknięta.

Wszystkie gibereliny są kwasami i posiadają identyczną konfigurację opartą na czteropierścieniowym rdzeniu gibanowym. Poszczególne gibereliny różnią się między sobą ilością grup karboksylowych, ilością i położeniem grup hydroksy-

lowych, metylowych i metylenowych oraz występowaniem względnie brakiem pierścienia laktonowego i podwójnego wiązania w pierścieniu A (ryc. 1).



Ryc. 1. Wzory strukturalne giberelin

Pomimo że różnice w budowie poszczególnych giberelin są bardzo nieznaczne, to jednakże już małe zmiany w konfiguracji podstawników powodują głębokie różnice w aktywnościach fizjologicznych tych związków (Cathy i wsp. 1961, Phinney i West 1961, Sumiki i Kawarada 1961, Brian i wsp. 1962, Michniewicz

i Lang 1962a, 1962b, Brian i wsp. 1964, Brian i wsp. 1967). Fakt ten w powiązaniu z trudnościami w uzyskaniu poszczególnych giberelin w stanie czystym, stanowi istotną przeszkodę zarówno w badaniach efektów fizjologicznych wywieranych przez te związki, jak również ich biosyntezy i mechanizmu działania.

## I. Biosynteza giberelin

Birch i wsp. (1958, 1959) wykazali, że kultury *Fusarium moniliforme* rosnące w obecności  $1-^{14}\text{C}$ -octanu i  $2-^{14}\text{C}$ -mewalonianu produkują wykazujący radioaktywność kwas giberelowy ( $\text{GA}_3$ ). Następnie Cross i wsp. (1964) stwierdzili, że podając kulturom grzyba znakowany  $17-^{14}\text{C}$  kauren również zachodzi zjawisko przekazywania radioaktywności giberelinie  $\text{A}_3$ . Dane te, w połączeniu z stwierdzonymi faktami świadczącymi że droga biosyntezy (-)kaurenu, (-)kauren-19-olu i transgeranylogeraniolu prowadzi również od kwasu melanowego (Graebe i wsp. 1965) sugerują, że gibereliny wprzęgnięte są w metabolizm związków terpenoidowych.

W trakcie innych badań stwierdzono fakt istnienia konwersji transgeranylogeraniolu do kaurenu i kaurenu, kaurenolu i kaurenalu do gibereliny  $\text{A}_3$  (Dennis i wsp. 1965, Verbiscar i wsp. 1967). Również Ruddat i wsp. (1965) badając biosyntezę giberelin wykazali, że prekursorem giberelin może być inny trójcykliczny dwuterpenoid a mianowicie stewiol. Autorzy ci wykazali jednak, że stewiol nie ulega przekształceniom do kwasu giberelowego tylko do innych giberelin, najprawdopodobniej do gibereliny  $\text{A}_4$ .

Dodać należy, że zarówno kauren, jak i kaurenol, kwas kaurenowy i stewiol są naturalnymi produktami metabolizmu roślin (Cross i wsp. 1963, Mosettig i wsp. 1963, Henrick i Jefferies 1964, Lehn i Huneck 1965) i podobnie do giberelin stymulują wzrost karłowatych mutantów kukurydzy d-5 (Ruddat i wsp. 1963, Cross i wsp. 1964, Katsumi i wsp. 1964, Phinney i wsp. 1964).

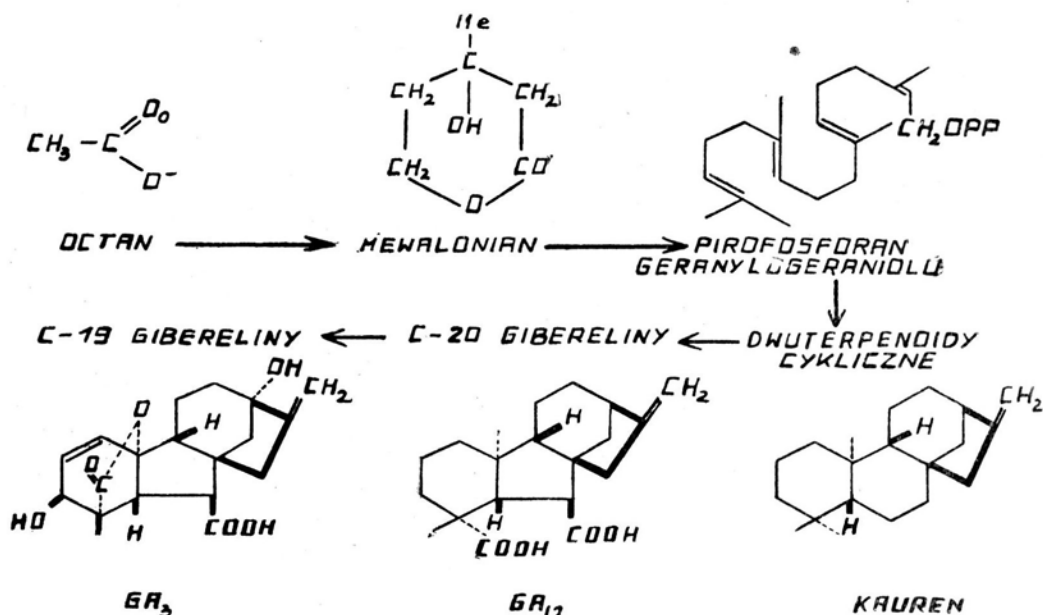
Wszystkie te dane wykazują więc, że droga biosyntezy giberelin prowadzi od prostych połączeń pięciowęglowych poprzez prawdopodobnie pirofosforany izopentenylu, geranylu i farnezylu do trans geranylogeraniolu, po czym następuje cyklizacja do trójcyklicznych dwuterpenoidów typu kaurenu czy stewiolu. Problemem niedostatecznie poznanym są jeszcze dalsze etapy biosyntezy tzn. przemiany trójcyklicznych dwuterpenoidów do giberelin zawierających 19 atomów węgla w cząsteczce.

Cross i Norton (1965) sugerują, że związkami pośrednimi są gibereliny o 20 atomach węgla, czyli związki typu gibereliny  $\text{A}_{12}$ ,  $\text{A}_{13}$  czy  $\text{A}_{14}$ . Gibereliny te byłyby więc bezpośrednimi prekursorami giberelin C-19 ( $\text{GA}_1$ — $\text{GA}_{11}$ ) (ryc. 2).

Istnieją również dane na temat możliwości przekształceń strukturalnych wśród giberelin C-19. Stwierdzono mianowicie, że giberelina  $\text{A}_9$  może przekształcać się w giberelinę  $\text{A}_{10}$  (Cross i wsp. 1964a), natomiast gibereliny  $\text{A}_4$  i  $\text{A}_7$  mogą stanowić

ogniwo przejściowe do giberelin  $A_1$  i  $A_3$  (Phinney i Spector 1967, Verbiscar i wsp. 1967).

Wszystkie posiadane w tej chwili dane odnośnie biosyntezy giberelin zarysują dopiero drogę, którą ten cykl przemian przebiega. Brak jest jednak jeszcze ścisłej konkretyzacji i dokumentacji poszczególnych etapów biosyntezy, jak również danych odnośnie systemu enzymatycznego, który te przemiany katalizuje.



Ryc. 2. Droga biosyntezy giberelin

Wylania się pytanie czy przebieg biosyntezy giberelin jest u poszczególnych gatunków roślin jednakowy. Na różnice w jakości giberelin występujące u roślin należących do odrębnych jednostek systematycznych wskazują prace Krugmana (1966) i Kopcewicz (1968).

## II. Mechanizm działania giberelin

Szeroko zakrojone badania ostatnich lat wykazały niewątpliwie, aczkolwiek bardzo różnorodny wpływ giberelin na szereg ważnych procesów fizjologicznych u roślin, a mianowicie: kiełkowanie nasion (cyt. Muromcew i Pieńkow 1964), zjawiska spoczynku (cyt. Muromcew i Pieńkow 1964), jaryzację (Kentzer 1967, Rejowski 1967), fotosyntezę (Brian 1959), oddychanie (Nikołajewa 1962), procesy syntezy szeregu ważnych związków organicznych w roślinie (Weller i wsp. 1957, Paleg i wsp. 1962a, 1962b, Michniewicz i Stanisławski 1962,

1965, cyt. Maciejewska-Potapczykowa 1967), procesy prowadzące do zakwitania (cyt. Michniewicz 1959, 1965).

Aczkolwiek więc głęboka ingerencja giberelin w przebieg procesów fizjologicznych u roślin jest w tej chwili kwestią oczywistą, to mechanizm działania tych związków nie jest jeszcze dokładnie poznany.

Samo już wyjaśnienie procesu wydłużania się łodygi pod wpływem zadziałania gibereliną napotyka na duże trudności, gdyż godząc się nawet, że giberelina powoduje zarówno zwiększenie się wydłużania komórek (Brian i wsp. 1954, Kato 1955), jak i stymulację podziałów komórek międzywęźli (Humphries i Wheeler 1960, Sachs i wsp. 1960, Maciejewska-Potapczykowa i wsp. 1961), to należy przyjąć, że procesy te będą już następstwem właściwej przyczyny, czyli określonego bodźca natury biochemicznej, którego charakter pozostaje w dalszym ciągu niewyjaśniony.

Poznanie więc mechanizmu działania giberelin wymaga znajomości ich powiązań z ogólnym metabolizmem rośliny, a zwłaszcza wyjaśnienia ewentualnej roli tych związków w przekazywaniu informacji genetycznej.

W chwili obecnej badania te stanowiące podstawę dla wyjaśnienia wpływu giberelin na fizjologię poszczególnych roślin znajdują się w centrum zainteresowania wielu pracowni. Trudności towarzyszące tego typu badaniom uniemożliwiają jednak postawienie obecnie udokumentowanej teorii naukowej na temat mechanizmu działania giberelin, tak, że zagadnienie to pozostaje nadal w sferze hipotez.

Jedną z niewątpliwie ważnych kwestii mogących rzutować na takie hipotezy i na kierunek dalszych badań jest zagadnienie interakcji giberelin z innymi grupami regulatorów wzrostu. Szczególną uwagę poświęcono współdziałaniu giberelin z auksynami, wysuwając na ten temat dwie hipotezy.

Pierwsza hipoteza zakłada, że gibereliny nie działają na wzrost bezpośrednio, lecz tylko pośrednio przez ułatwianie biosyntezy auksyn, które to właśnie gromadząc się w tkankach wpływają w sposób bezpośredni na regulację czy też inicjację określonego procesu fizjologicznego. Dowodami świadczącymi na korzyść tej hipotezy są doświadczalnie stwierdzone fakty podwyższenia aktywności auksyn (Michniewicz 1962, Kuraishi i Muir 1963) i obniżanie aktywności oksydazy kwasu 3-indoliloctowego (Pilet i Wurgler 1958, Kuraishi i Muir 1962) pod wpływem zadziałania gibereliną, jak również synergizm w działaniu auksyn i giberelin na niektóre procesy życiowe roślin (Brian i Hemming 1957, Vlitos i Meudt 1957, Brian i Hemming 1958, Galston i McCune 1961, Kefford 1962).

Druga hipoteza mówi, że współdziałanie giberelin i auksyn jest tylko częściowe. Dowodami świadczącymi na korzyść tej hipotezy mogą być teorie starające się wyjaśnić proces wydłużania komórek pod wpływem działania samej gibereliny. I tak ogólnie przyjęty jest pogląd, że wydłużanie się komórki jest procesem osmotycznym, polegającym na pobieraniu wody przez komórkę. Pobieranie to zależy od stężenia związków osmotycznie czynnych zawartych w wakuoli oraz oporu stawianego przez ściany komórkowe. Ze względu że giberelina pobudza tworzenie

szeregu enzymów cytolitycznych zwiększających plastyczność ścian komórkowych (cyt. van Overbeek 1966), powoduje tym samym wzrost siły ssącej, a zatem może rzutować na proces wydłużania się komórek.

Istnieją i inne teorie wyjaśniające proces powiększania się komórek pierwotną działalnością samych giberelin. I tak możliwe jest, że giberelina zwiększając aktywność alfa amylazy powiększa w ten sposób ilość związków osmotycznie czynnych w soku komórkowym, przyczyniając się do zwiększenia siły ssącej komórek (cyt. van Overbeek 1966).

Odminną hipotezę na temat samodzielnego wpływu giberelin na proces wzrostu komórek podają van der Kerk i wsp. (1964 cyt. Grigoriew i Kuczierow 1966). Wykazali oni, że giberelina wpływa stymulująco na proces biosyntezy polifenoli między innymi kwasu ferulowego, który z kolei jest jednym z etapów pośrednich biosyntezy ligniny. Lignina zwiększając więz poszczególnych włókien celulozy błony komórkowej przyczynia się do uplastycznienia ścian komórkowych, a tym samym zwiększenia siły ssącej komórki.

Dowodem przemawiającym na korzyść drugiej hipotezy jest również fakt, że zablokowanie działania auksyn endogennych nie wpływa ujemnie na stymulujące działanie gibereliny (cyt. Grzesiuk i Rejowski 1963).

W chwili obecnej brak jest jednoznacznej odpowiedzi, która z przedstawionych powyżej dwu hipotez jest słuszną. Wydaje się jednak, że między giberelinami a auksynami współdziałanie w kontrolowaniu przebiegu procesów fizjologicznych istnieje. Interakcja tych związków polegać może na inicjowaniu różnych pojedynczych reakcji, które dopiero w sumie dają określony efekt fizjologiczny.

Bardzo interesującymi badaniami odnoszącymi się do mechanizmu działania giberelin, są prace traktujące o włączaniu się tych związków w metabolizm kwasów nukleinowych. I tak w myśl danych Jacobsa i Monoda (1961 cyt. Bonner 1965) tempo powstawania białka jest bezpośrednio związane z szybkością tworzenia mRNA, który powstaje na niezablokowanym genie strukturalnym. Tworzenie informacyjnego RNA jest inicjowane przez gen operatorowy, który może być jednakże zablokowany przez represory produkowane przez geny regulatorowe. Represor taki może ulec inaktywacji względnie związaniu przez jakieś inne substancje nazywane induktorami, efektorami względnie derepresorami i jeśli fakt taki zaistnieje to umożliwiona zostaje synteza białka. Wydaje się, że derepresorem może być właśnie giberelina, która włączając się na tym etapie i tworząc np. kompleks z represorem, indukować może syntezę odpowiednich białek (Bonner 1965).

Hipoteza ta została już poparta szeregiem dowodów eksperymentalnych (Jacobsen i Varner 1967, Lang i Nitsan 1967, Varner 1967, Atsmon i wsp. 1968, Johri i Varner 1968, Johri i wsp. 1968, Witherell i Varner 1968).

Niewykluczone jest również, że gibereliny podwyższać mogą aktywność enzymów proteolitycznych rozluźniających wiązania między represorami a genami operatorowymi, aczkolwiek w chwili obecnej brak jest na to bezpośrednich dowodów.

Istnieje więc możliwość że efektem działania giberelin jest produkcja specy-

ficznego mRNA powodującego tworzenie specyficznych enzymów, co w konsekwencji dawać może zmianę metabolizmu, dyferencjację i początek nowego cyklu rozwojowego.

Należy uwzględnić, że jak już było powiedziane wyżej, znane jest wiele różnych giberelin różniących się bardzo nieznacznie budową chemiczną wywołujących jednakże różne efekty fizjologiczne. To nasuwa przypuszczenie, że każda giberelina może wypełniać funkcje derepresora. Istnieje jednakże również możliwość, że poszczególne gibereliny pobudzają syntezę specyficznych dla swej działalności mRNA, co z kolei rzutować może na dalszą produkcję odpowiednich enzymów, dając w rezultacie odpowiednie efekty fizjologiczne będące sumą tych wszystkich bodźców.

Z niektórych doświadczeń wynika ponadto, że określony efekt fizjologiczny uzyskuje się czasami tylko wtedy, kiedy działa się gibereliną w konkretnej fazie rozwojowej (cyt. Czajłachian 1963, cyt. Razumow 1963, Wołobarskij 1963). Tak więc przypuszczać można, że przyjęcie bodźca jakim jest giberelina może nastąpić tylko w określonym stanie fizjologicznym rośliny. Stan ten uwarunkowany mógłby być obecnością odpowiednich substratów dla działalności wytworzonych enzymów. Nieobecność substratu rzutować bowiem może na brak zajścia koniecznych dla otrzymania danego efektu fizjologicznego przemian metabolicznych. Dane zawarte w niniejszym artykule wykazują więc, że mechanizm działania giberelin nie został dotąd w pełni wyjaśniony, mimo to zarysowują się jednak pewne kierunki w których dalsze badania powinny przebiegać.

*Katedra Fizjologii Roślin Uniwersytetu Mikołaja Kopernika w Toruniu*

#### LITERATURA

- Atsmon D., Light E. N., Lang A., 1968. *Relations between cell elongation, hormone action, DNA synthesis and meristematic activity*. MSU/AEC Plant Research Laboratory; 61—65.
- Birch A. J., Richards R. W., Smith H., 1958. *The biosynthesis of gibberellic acid*. Proc. Chem. Soc.: 192—193.
- Birch A. J., Smith H., 1959. *The biosynthesis of terpenoid compounds in fungi*. In: *Biosynthesis of Terpenes and Sterols*. Little Brown Boston: 245—266.
- Bonner J., 1965. *The molecular biology of development*. Oxford.
- Brian P. W., 1959. *Effects of gibberellins on plant growth and development*. Biol. Rev., 31: 1—37.
- Brian P. W., Elson G. W., Hemming H. G., Radley M., 1954. *The plant growth promoting properties of gibberellic acid, a metabolic product of the fungus Gibberella fujikuroi*. J. Sci. Fd. Agric., 12: 602—612.
- Brian P. W., Grove J. F., 1957. *Gibberellic acid*. Endavour, 16, 63: 161—171.
- Brian P. W., Grove I. F., Mulholland T. P. C., 1967. *Relations between structure and growth-promoting activity of the gibberellins and some allied compounds, in four test systems*. Phytochem. 6, 11: 1475—1501.
- Brian P. W., Hemming H. G., 1957. *A relation between the effects of gibberellic acid and indolyacetic acid on plant cell extension*. Nature, 179: 4556: 417.

- Brian P. W., Hemming H. G., 1958. *Complementary action of gibberellic acid and auxins in pea internode extension*. Ann. Bot. 22: 1—17.
- Brian P. W., Hemming H. G., Lowe D., 1962. *Relative activity of the gibberellins*. Nature, 193: 946—948.
- Brian P. W., Hemming H. G., Lowe D., 1964. *Comparative potency of nine gibberellins*. Ann. Bot., 28, 111: 369—389.
- Cathey H. M., Stuart N. W., Toole V. K., 1961. *Enhancement of gibberellin induced phenomena*. Adv. Chem., 28: 135—141.
- Cross B. E., Galt R. H. B., Hanson J. R., 1964. *Recent work on the gibberellins. I. The biosynthesis of the gibberellins*. In: *Regulateurs naturels de la croissance végétale*. Centre. Natl. Recherche Sci. Paris: 265—272.
- Cross B. E., Galt R. H. B., Hanson J. R., 1964a. *The biosynthesis of the gibberellins. Part I. (—)kaurene as a precursor of gibberellic acid*. J. Chem. Soc.: 295—300.
- Cross B. E., Galt R. H. B., Hanson J. R., Curtis P. J., Grove J. F., Morrison A., 1963. *New metabolites of Gibberella fujikuroi. Part II. The isolation of 14 new metabolites*. J. Chem. Soc.: 2937—2943.
- Cross B. E., Norton K., 1965. *The biosynthesis of gibberellic acid*. Chem. Commun. 21: 535—536.
- Czajłachian M. Ch., 1963. *Gibberelliny ich diejstwije na rastenija i perspektivy ispolzowanija w rastieniewodstwie*. Gibberelliny i ich diejstwije na rastienija. Akademia Nauk SSSR. Moskwa 1963 Red. Czajłachian M. Ch.,: 7—28.
- Dennis D. T., Upper C. D., West C. A., 1965. *An enzymatic site of inhibition of gibberellin biosynthesis by Amo 1618 and other plant growth retardants*. Plant Physiol. 40, 5: 948—952.
- Elsom G. W., Jones D. F., MacMillan J., 1964. *Plant Hormones IV. Identification of the gibberellins of Echinocystis macrocarpa Greene by thin layer chromatography*. Phytochem. 3, 1: 93—101.
- Galston W. A., McCune D. C., 1961. *An analysis of gibberellin-auxin interaction and its possible metabolic basis*. Plant Growth Regulators. The Iowa State Univ. Press: 611—625.
- Graebe J. E., Dennis D. T., Upper C. D., West C. A., 1965. *The biosynthesis of gibberellins. The biosynthesis of (—)kaurene, (—)kauren-19-ol and trans geranylgeraniol in endosperm nucellus of Echinocystis macrocarpa Greene*. J. Biol. Chem., 240, 4: 1847—1854.
- Grigoriew N. J., Kuczierow W. F., 1966. *Gibberelliny*. Uspiechi Chimii, 35, 11: 2044—2071.
- Grzesiuk S., Rejowski A., 1963. *Rola związków giberelinowych w nasionach*. Post. Nauk Roln., 6, 84: 3—24.
- Henrick C. A., Jefferies P. R., 1964. *The chemistry of the Euphorbiaceae. VII. The diterpenes of Rinocarpus stylosus Diels*. Austr. Jour. Chem., 17: 915—933.
- Humphries E. C., Wheeler A., 1960. *The effects of kinetin, gibberellic acid and light on expansion and cell division in leaf discs of dwarf bean (Phaseolus vulgaris)*. J. Exp. Bot., 11, 31: 81—85.
- Jacobsen J. V., Varner J. E., 1967. *Gibberellic acid-induced synthesis of protease by isolated aleurone layers of barley*. Plant Physiol., 42: 1596—1600.
- Johri M. M., Varner J. E., 1968. *Enhancement of RNA synthesis in isolated pea nuclei by gibberellic acid*. Proc. Nat. Acad. Sci. 59: 269—276.
- Johri M. M., Varner J. E., Bedford K., 1968. *Timing of gibberellic acid action, and further characterization of RNA synthesized under the influence of the hormone*. MSU/AEC Plant Research Laboratory: 97—100.
- Jones D. F., MacMillan J., Radley M., 1963. *Plant Hormones III. Identification of gibberellic acid in immature barley and immature grass*. Phytochem., 2, 4: 307—314.
- Kato Y., 1955. *Responses of plant cells to gibberellin*. Bot. Gaz., 117: 16—24.
- Katsumi M., Phinney B. O., Jefferies P. R., Henrick C. A., 1964. *Growth response of the d-5 and -1 mutants of maize to some kaurene derivatives*. Science 144: 849—850.
- Kawarda A., Sumiki Y., 1959. *The occurrence of gibberellin A<sub>1</sub> in water sprouts of Citrus*. Bull. Agr. Chem. Soc. Jap., 43: 343—344.



- Kefford N. P., 1962. *Auxin-gibberellin interaction in rice coleoptile elongation*. Plant Physiol., 37, 3: 380—386.
- Kentzer T., 1967. *Badania nad rolą endogennych giberelin w procesie jaryzacji pszenicy ozimej*. Acta Soc. Bot. Pol., 36, 1: 7—22.
- Kopcewicz J., 1968. *Some physico-chemical and biological properties of the gibberelin-like substances from pine (Pinus silvestris L.)*. Bull. Acad. Pol. Sci. Ser. biol., 16, 10: 665—670.
- Krugman S. L., 1966. *Identification and quantitative changes of a gibberellin-like substance in the maturing pine seeds*. Plant Physiol. 41, supl. LIX.
- Kuraishi S., Muir R. M., 1962. *Increase in diffusible auxin after treatment with gibberellin*. Science 137: 760—761.
- Kuraishi S., Muir R. M., 1963. *Diffusible auxin increase in a rosette plant treated with gibberellins*. Naturwissenschaften 50, 8: 337—338.
- Kurosawa E., 1926. Transactions Nat. Hist. Soc. Formosa, 16: 213.
- Lang A., Nitsan J., 1967. *Relations among cell growth, DNA synthesis, and gibberellin action*. Ann. N. Y. Acad. Sci., 144: 180—190.
- Lehn J., Huneck S., 1965. *Über Flechteninhaltsstoffe. XVIII. Die erstmalige Isolierung des Diterpenes (—)-16 $\alpha$ -Hydroxy Kauran aus einer Flechte*. Z. Naturforsch. 1013.
- Lona F., 1956. *L'azione dell'acido gibberellico sulla crescita caulinare di alcune piante erbacee in condizioni esterne controllate*. Nuovo Giorn. Bot. Ital., 63: 1: 61—76.
- Maciejewska-Potapczykowa W., 1967. *Substancje wzrostowe roślin*. PWRiL — Warszawa: 213—231.
- Maciejewska-Potapczykowa W., Wilusz T., Łukasiak H., 1961. *Wpływ gibereliny na zawartość węglowodanów w epikotylach grochu*. Acta Soc. Bot. Pol., 30, 1: 43—51.
- MacMillan J., Seaton J. C., Suter P. J., 1960. *Plant hormones I. Isolation of gibberellin A<sub>1</sub> and gibberellin A<sub>5</sub> from Phaseolus multiflorus*. Tetrahedron 11: 60—66.
- MacMillan J., Seaton J. C., Suter P. J., 1962. *Isolation and structures of gibberellin A<sub>6</sub> and gibberellin A<sub>8</sub>*. Tetrahedron 18: 349—355.
- Michniewicz M., 1959. *Znaczenie badań nad giberelinami dla wyjaśnienia procesów prowadzących do zakwitania*. Wiad. Botan., 3, 4: 191—201.
- Michniewicz M., 1962. *Analiza chromatograficzna endogennych regulatorów wzrostu u pszenicy ozimej poddanej działaniu gibereliny*. Acta Agrobotanica, 11: 197—211.
- Michniewicz M., 1965. *Biochemiczne aspekty zakwitania roślin*. Kosmos, 4, 75: 381—398.
- Michniewicz M., Lang A., 1962a. *Effect of Gibberellins A<sub>1</sub> through A<sub>9</sub> on flower formation in Myosotis alpestris L.* Naturwissenschaften, 9: 211—212.
- Michniewicz M., Lang A., 1962b. *Effect of nine different gibberellins on stem elongation and flower formation in cold-requiring and photoperiodic plants grown under non-inductive conditions*. Planta 58: 549—563.
- Michniewicz M., Stanisławski J. J., 1962. *Wpływ auksyny i gibereliny na aktywność katalazy w okresie kielkowania i wschodów pszenicy*. Acta Agrobotanica 11: 167—175.
- Michniewicz M., Stanisławski J. J., 1965. *A comparison between the effect of gibberellin and 2-chloroethyl trimethylammonium chloride (CCC) on some biochemical processes in bean plants I. Effect on catalase and peroxidase activity*. Acta Soc. Bot. Pol. 34, 2: 215—223.
- Mosettig E., Beglinger U., Dolder F., Licht H., Quitt P., Waters J. A., 1963. *The absolute configuration of steviol and isosteviol*. J. AM. Chem. Soc., 85: 2305—2311.
- Muromcew G. S., Pieńkow L. A., 1964. *Gibereliny*. PWRiL. W-wa.
- Nikołajewa M. G., 1962. *Rol gibberellina w naruszeniu pokoja siemian*. Bot. Żurn., 47, 12: 1823—1835.
- van Overbeek J., 1966. *Plant hormones and regulators*. Science 152, 3723: 721—731.
- Paleg L. G., 1960. *Physiological effects of gibberellic acid. I. On carbohydrate metabolism and amylase activity of barley endosperm*. Physiol. Plantarum 11, 2: 329—331.

- Paleg L. G., Sparrow D. H. B., Jennings A., 1962a. *Physiological effects of gibberellic acid on barley grain. IV. On barley grain with normal x-irradiated and excised embryos.* Plant Physiol., 37, 5: 579—583.
- Paleg L. G., Coombe B. G., Buttrose M. S., 1962b. *Physiological effects of gibberellic acid. V. Endosperm response of barley, wheat and oats.* Plant Physiol., 37, 6: 798—803.
- Phinney B. O., Spector C., 1967. *Genetics and gibberellin production in the fungus Gibberella fujikuroi.* In: *Plant Growth Regulators.* Ann. N. York Acad. Sc., 144, 1: 204—210.
- Phinney B. O., West C. A., 1961. *Gibberellins and plant growth.* Handbuch der Pflanzenphysiol. Wyd. W. Ruhland 14: 1084—1127.
- Phinney B. O., Jefferies P. R., Katsumi M., Henrich C. A., 1964. *The biological activity of kaurenol and related compounds.* Plant Physiol. 39, suppl. XXVII.
- Phinney B. O., West C. A., Ritzel M., Neely P. M., 1957. *Evidence for gibberellin-like substances from flowering plants.* Proc. Nat. Acad. Sc., 43, 5: 398—404.
- Pilet P. E., Wurgler W., 1958. *Action des gibberellines sur la croissance et l'activite auxines-oxydasique du Trifolium ochroleucum Hudson.* Ber. Schweiz. Bot. Ges., 68: 54—63.
- Radley M., 1956. *Occurrence of substances similar to gibberellic acid in higher plants.* Nature 178: 1070.
- Radley M., 1958. *The distribution of substances similar to gibberellic acid in higher plants.* An. Bot., 22: 297—307.
- Razumow W. I., 1963. *Wlijanije gibberellina na razvitije rastienij. Gibberelliny i ich diejstwije na rastienija.* Akademija Nauk SSSR. Moskwa 1963. Red. Czajlachian M. Ch.: 87—95.
- Rejowski A., 1967. *Morfologiczne i fizjologiczne dojrzewanie ziarn pszenicy i jęczmienia.* Wyd. WSSR w. Olsztynie. Praca habilitacyjna.
- Ruddat M., Heftmann E., Lang A., 1965. *Conversion of steviol to a gibberellin-like compound by Fusarium moniliforme.* Arch. Biochem. and Biophysics 11: 187—190.
- Ruddat M., Lang A., Mosetting E., 1963. *Gibberellin activity of steviol a plant terpenoid.* Naturwissenschaften 50: 23.
- Sachs R. M., Lang A., Bretz C. F., Roach J., 1960. *Shoot histogenesis. Subapical meristematic activity in a caulescent plant and the action of gibberellic acid and Amo-1618.* Amer. J. Bot., 47: 260.
- Stowe B. B., Yamaki T., 1957. *The history and physiological action of the gibberellins.* An. Rev. Plant Physiol., 8: 181—216.
- Sumiki Y., Kawarada H., 1961. *Relation between chemical structure and physiological activity.* Plant Growth Regulation. The Iowa State University Press, Amos Iowa USA: 504.
- Varner J. E., 1967. *Hormonal control of enzyme production in barley endosperm.* An. N. Y. Acad. Sci. 144: 219—222.
- Verbiscar A. J., Cragg G., Geissman A., Phinney B. O., 1967. *Studies on the biosynthesis of gibberellins — II. The biosynthesis of gibberellins from (—)-kaurenol, and the conversion of gibberellins<sup>14</sup>C-GA-4 and <sup>14</sup>C-GA-7 into <sup>14</sup>C-GA-3 by Gibberella fujikuroi.* Phytochem., 6, 6: 807—815.
- Vlitos A. J., Meudt W., 1957. *The effect of light and of the shoot apex on the action of gibberellic acid.* Contr. Boyce Thomson Inst. 19: 55—62.
- Weller L. E., Wittwer S. H., Bucovac M. J., Sell H. M., 1957. *The effect of gibberellic acid on enzyme activity and oxygen uptake in bean plants (Phaseolus vulgaris).* Plant Physiol. 32, 41: 371—380.
- West C. A., Phinney B. O., 1956. *Biochemical mutants in maize: dwarfism and its reversal with gibberellins.* Plant Physiol., 31, suppl. XX.
- West C. A., Phinney B. O., 1959. *Gibberellins from flowering plants. I. Isolation and properties of a gibberellin from Phaseolus vulgaris L.* Amer. Chem. Soc., 81: 2424—2427.
- Witherell S. S., Varner J. E., 1968. *Standardization of gibberellic acid enhanced RNA synthesis in isolated nuclei.* MSU/AEC Plant Research Laboratory: 100—101.
- Wołobarskij N. I., 1963. *Wlijanije gibberellina na rost i razvitije worsjanki pri razlicznoj dljinje dnja. Gibberelliny i ich diejstwije na rastienija.* Akademija Nauk SSSR. Moskwa 1963. Red. Czajlachian M. Ch.,: 96—101.