

Der Einfluss von CCC auf die Entwicklung des Roggenhalmes

SVETLANA KOSHUCHOWA*, H. W. MÜLLER**, K. ADOLF**,
H. MÜNNICH* und H. GÖRING*

Humboldt-Universität zu Berlin, Sektion Biologie, Bereich Pflanzenphysiologie*, und
Institut für Pflanzenzüchtung Gülzow-Güstrow der AdL der DDR**

The Influence of CCC on the Development of the Rye Stalk

Abstract. Field trials on the effect of chlorocholinechloride (CCC) on rye plants of the cultivar *Danae* and of a selected population "WRS" proved that rye principally shows as reaction analogous to wheat. The CCC-induced decrease of stalk length is due to the reduction of elongation growth of the 4th internode. This shortening effect is mainly the result of decreased cell extension and, in the middle internode, additionally of inhibited cell division in longitudinal direction. The shape of internodes is changed under the influence of CCC. Walls of parenchyma cells of CCC-treated plants are thinner and those of sclerenchyma cells are thicker compared with cell walls of control plants.

Obwohl CCC bei verschiedenen Pflanzen eine wachstumsretardierende Wirkung hat (vgl. CATHEY 1964, JUNG 1967), bleiben die Versuche, CCC zur Stabilisierung des Roggenhalmes einzusetzen, bisher wenig erfolgreich (vgl. KÜRTEEN *et al.* 1972). Beim Weizen führte bereits TOLBERT (1960) die erhöhte Standfestigkeit CCC-behandelter Pflanzen nicht nur auf eine Verkürzung, sondern auch auf eine Verdickung des Halmes zurück. Eine Vergrößerung des Halmdurchmessers nach CCC-Behandlung wurde wiederholt festgestellt (PRIMOST *et al.* 1964, KOCH und LINSE 1969 u. a.), tritt aber offensichtlich nicht immer auf (MAYR und PRESOLY 1963, MARTIN 1968, SCHILLING *et al.* 1973 u. a.).

Im Institut für Pflanzenzüchtung Gülzow-Güstrow konnte auch beim Roggen über spezielle Selektionsverfahren einheitlich auf CCC reagierende Sippen geschaffen werden (MÜLLER und ADOLF 1974). In der vorliegenden Arbeit wird die Entwicklung des Roggenhalmes einer CCC-sensitiven Population (WRS) im Vergleich zum Ausgangscultivar *Danae* unter dem Einfluss von CCC untersucht.

Eingegangen am 9. Februar 1981; angenommen am 26. Juni 1981

Adressen: * Sektion Biologie der Humboldt-Universität zu Berlin, DDR-104 Berlin, Invalidenstrasse 42.

** Institut für Pflanzenzüchtung Gülzow-Güstrow der AdL der DDR, DDR-2601 Gülzow.

MATERIAL UND METHODEN

Material

Secale cereale cv. Danae und eine CCC-sensitive Population „WRS“ des IPZ Gülzow-Güstrow. Das Zuchtverfahren ist von MÜLLER und ADOLF (1974) erläutert.

Anbau und Behandlung

Die Prüfung erfolgte in mehrfaktoriellen Spaltanlagen im Institut für Pflanzenzüchtung Gülzow-Güstrow, die Behandlung mit dem Präparat „Bercema“ in einer Aufwandmenge von 3 kg CCC/ha im Feekes-Stadium 5–7.

Analysen

Die Erträge wurden nach Parzellenmähdusch auf einer Basis von 86 % Trockenmasse ermittelt. Die Standfestigkeit wurde nach der üblichen Boniturskala (1 = totales Lagern, 9 = standfest) bewertet. Für die Untersuchung der Halmentwicklung wurden 1974 beginnend mit dem 27. April (eine Woche vor der CCC-Applikation) wöchentlich Proben entnommen und mehr als 30 Halme pro Variante vermessen. Zur Rekonstruktion der Internodienarchitektur wurden einige repräsentative Internodien in 2 mm lange Abschnitte zerschnitten und an deren Schnittfläche mit dem Mikroskop der Halmdurchmesser und die Breite der Halmwand bestimmt. Da der Halmquerschnitt elliptisch ist, wurde der grössere und kleinere Durchmesser ermittelt. Ferner wurden an histologischen Querschnitten aus der Mittelregion ausgewählter Internodien bei je vier „durchschnittlichen“ Kontroll- und CCC-Halmen neben der Breite der Halmwand auch die der Sklerenchym- und Parenchymzellen bestimmt. Zur Analyse des Einflusses von CCC auf die Zellstreckung und die Zellvermehrung wurde bei den III., IV. und VI. Internodien an definierten Messpunkten (vgl. Abb. 6) die Länge der dem Hohlraum zugewandten Parenchymzellen gemessen (an je vier Halmen 40 Messungen), aus den erhaltenen Werten die mittlere Zellenlänge für die zwischen den Messpunkten gelegenen Internodienabschnitte errechnet und

TABELLE 1

Einfluss von CCC auf den Kornertrag und die Standfestigkeit bei der CCC-sensiblen Roggenpopulation „WRS“ und dem Cultivar Danae bei unterschiedlicher Stickstoffversorgung (Mittel aus drei Jahren)

Sippe	Kornertrag [%]				Standfestigkeit (Note 1–9)			
	90 kg N ha ⁻¹		120 kg N ha ⁻¹		90 kg N ha ⁻¹		120 kg N ha ⁻¹	
	K	CCC	K	CCC	K	CCC	K	CCC
Danae	100 ⁺	105	99	100	4,7	5,6	3,9	4,8
WRS	106*	106*	92	111**	4,3	7,0	3,5	7,0

+ 100 % = 5,22 t ha⁻¹.

* = signifikant für $P = 5\%$; ** = signifikant für $P = 1\%$.

Abkürzungen: CCC = Chlorcholinchlorid = 2-Chloroethyl-trimethyl-ammoniumchlorid.

aus diesen Werten und denen für die Länge der Internodienabschnitte auf die Zellanzahl pro Zellsäule in den Abschnitten und des gesamten Internodiums geschlossen.

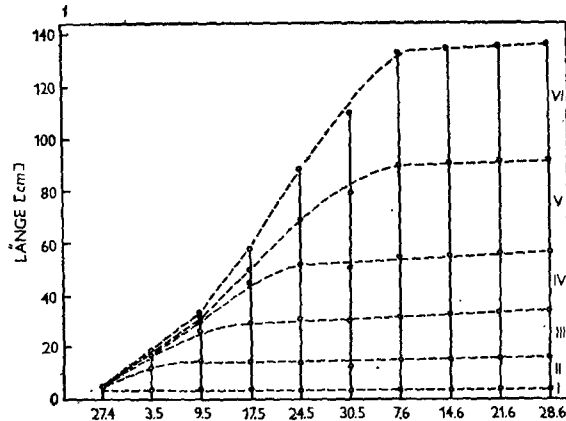


Abb. 1. Entwicklungsdynamik des Roggenhalmes und seiner Internodien (I.–VI.). Cv. *Danae*, 1974, Kontrollpflanzen.

ERGEBNISSE

Ertrag und Standfestigkeit

Während unter den gegebenen Versuchsbedingungen der Kornertrag nicht sehr stark beeinflusst war, wurde die Standfestigkeit durch CCC-Behandlung bei *Danae* geringfügig (um 0,9 Noten), bei „WRS“ jedoch beträchtlich (um 2,7 bzw. bei höher N-Dosis um 4, 5 Noten) erhöht (Tabelle 1). Damit lag für die geplante Analyse des Einflusses von CCC auf den Roggenhalm ein ausserordentlich günstiges Objekt vor.

Entwicklung des Roggenhalmes

Zur Zeit der CCC-Applikation hatte das I. Internodium vollständig, das II. fast vollständig seine Endlänge erreicht (Abb. 1). Die Dynamik des

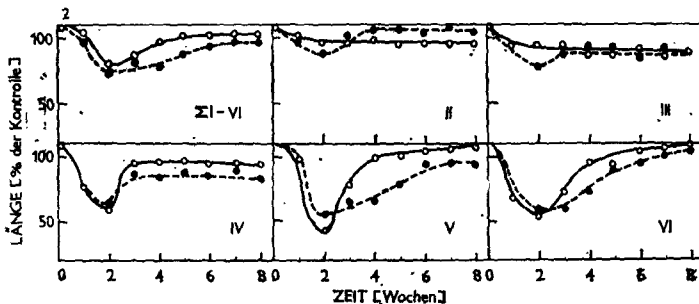


Abb. 2. Relative Länge der Halme (Σ I–VI) und der Internodien II–VI von Roggenpflanzen der CCC-sensitiven Population „WRS“ und des Cv. *Danae* nach CCC-Applikation (am 3. 5. 1974) in Abhängigkeit von der Zeit. Länge der Halme bzw. Internodien unbehandelter Kontrollpflanzen = 100 %.

TABELLE 2

Durchmesser der Internodien und Breite der Halmwand sowie des Sklerenchymringes von CCC-behandelten (CCC) und unbehandelten (K) Roggenpflanzen der Population „WRS“ ($n > 30$)

Internodium	Durchmesser des Internodiums [mm]		Breite der Halmwand [μ m]		Breite des Sklerenchymringes [μ m]	
	K	CCC	K	CCC	K	CCC
II	4,9 $\pm 0,12$	4,6 (94)+ $\pm 0,09$	563	558 (99)	135	140 (104)
III	5,2 $\pm 0,06$	5,0 (96)+ $\pm 0,08$	486	476 (98)	121	132 (109)
IV	5,1	5,1 (100)	402	396 (99)	127	128 (101)
V	4,4	4,4 (100)	—	—	—	—
VI	2,5	2,5 (100)	—	—	—	—

In Klammern: CCC im Vergleich zu K [%].

+ = signifikant für $P = 5\%$ (auf die Wiedergabe der mittleren Fehler für die nicht signifikanten Differenzen wurde verzichtet).

Halmwachstums verlief bei Danae und „WRS“ analog. Ein Retardanzeffekt nach CCC-Applikation ist bei beiden Sippen zu beobachten, allerdings ist er bei „WRS“ stärker ausgeprägt und anhaltender (Abb. 2). Die Endlänge erreichen CCC-behandelte Halme von „WRS“ erst 1–2 Wochen später als diejenigen von Danae, was während dieser Phase die Standfestigkeit erhöht.

Die Retardanzwirkung ist bei Danae in allen noch wachsenden Internodien zu beobachten, bleibt jedoch nur in den relativ kurzen unteren (II.–IV.)

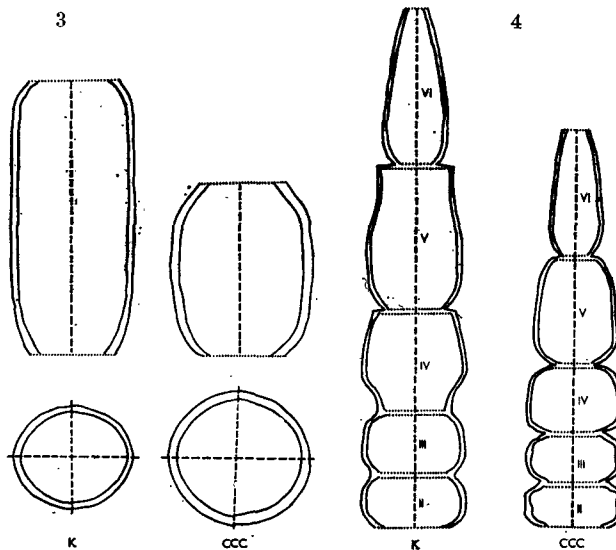


Abb. 3. Längs- und Querschnitt durch das ausgewachsene II. Internodium CCC-behandelter (CCC) und unbehandelter (K) Roggenpflanzen des Cv. Danae. Massstab: Länge 1 : 1,5, Breite 1 : 0,066.

Abb. 4. Längsschnitt durch den Halm einer CCC-behandelten (CCC) und unbehandelten (K) Roggenpflanze des Cv. Danae. Massstab: Länge 1 : 6, Breite 1 : 0,022.

TABELLE 3

Länge der Parenchymzellen sowie Anzahl der Parenchymzellen (pro Zellsäule) von CCC-behandelten (CCC) und unbehandelten (K) Roggenpflanzen der Population „WRS“

Internodium	Zelllänge [μm]		Zellanzahl ¹⁾	
	K	CCC	K	CCC
III	293 $\pm$ 4,2	285 $\pm$ 4,8 (97)	618	578 (94)
IV	249 $\pm$ 10,2	219 $\pm$ 9,4 (88)+	1047	1028 (98)
V	196 $\pm$ 5,7	181 $\pm$ 5,1 (92)+	2143	2176 (102)

In Klammern: CCC im Vergleich zu K [%].

¹⁾ errechnet; + = signifikant für $P = 5\%$.

erhalten, während die oberen (V.–VI.) den Retardanzeffekt durch längere Wachstumsperioden überwinden (Abb. 2). Demgegenüber ist die Retardanzwirkung bei „WRS“ in den oberen Internodien (IV.–VI.) anhaltender.

Internodienarchitektur und Halmdurchmesser

In Abb. 3 und 4 sind typische Beispiele für die Internodienstruktur von CCC-behandelten und Kontroll-Pflanzen dargestellt. Die in der graphischen Darstellung gewählte starke Veränderung der Relation des Längen- und Querschnittsmassstabes verdeutlicht die Unterschiede im Aufbau eines CCC-behandelten mit einem unbehandelten Roggenhalm.

Bei den durch CCC-Behandlung verkürzten Internodien ergibt sich eine geringe Verschiebung von einer „Zylinder“- zur „Tonnen“-Form, welche die relative Stabilität des Gesamtinternodiums positiv beeinflussen könnte. Es ist auffällig, dass die Differenz zwischen grösserem und kleinerem Durchmesser des Halmes bei CCC-behandelten Pflanzen geringer ist als bei Kontrollpflanzen, d. h., erstere haben einen mehr kreisförmigen und letztere einen ellipsoiden Querschnitt. Im mittleren Teil besitzen die Internodien einen relativ gleichbleibenden Durchmesser. Für die Ermittlung des Halmdurchmessers wurden deshalb die Messungen in der Mitte des jeweiligen Internodiums durchgeführt. Die CCC-Behandlung bewirkt bei den unteren Internodien (II. und III.) eine geringe, aber signifikante Verringerung des Halmdurchmessers, während derjenige der oberen Internodien (IV. bis VI.) unbeeinflusst bleibt (Tabelle 2). Die Breite der Halmwand wird durch CCC nicht beeinflusst, desgleichen ist die Breite des Sklerenchymringes nicht signifikant verändert.

TABELLE 4

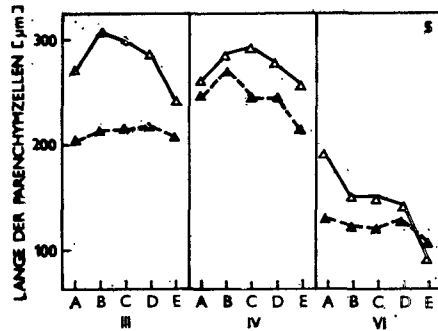
Einfluss von CCC auf die Dicke der Zellwand von Parenchym- und Sklerenchymzellen des 3. Internodiums des Roggenhalmes der Population „WRS“

Zellen	Kontrolle	CCC
Parenchym –	2,32 $\pm$ 0,036	2,44 $\pm$ 0,030 (105)++
Sklerenchym –	5,24 $\pm$ 0,084	4,94 $\pm$ 0,071 (94)++

In Klammern: CCC im Vergleich zur Kontrolle [%].

++ = signifikant für $P = 1\%$.

Abb. 5. Durchschnittliche Länge der Parenchymzellen des III., IV. und VI. Internodiums CCC-behandelter ($\blacktriangle$) und unbehandelter ($\triangle$) Roggenpflanzen der CCC-sensitiven Population „WRS“. Internodien in gleicher Länge dargestellt; Zellängen an den Punkten A—E gemessen.



Zellanzahl und Zellgrösse

Die mittlere Länge der Parenchymzellen verringert sich vom III. zum V. (Tabelle 3) bzw. zum VI. Internodium (Abb. 5). Da sich andererseits die Internodienlänge zur Halmspitze hin zunehmend vergrößert, ergibt sich ein starkes Anwachsen der Zellanzahl pro Zellsäule von den basalen zu den apikalen Internodien. Innerhalb der einzelnen Internodien zeigt die Länge der Parenchymzellen eine charakteristische Verteilung (Abb. 5). Durch die CCC-Behandlung der Roggenpflanzen wird die Länge der Parenchymzellen reduziert. Beim 3. Internodium ist auch die Zellanzahl (in der Zellsäule) signifikant verringert (Tabelle 3).

Zellwanddicke

Im 3. Internodium CCC-behandelter Pflanzen ist die Zellwanddicke bei den Parenchymzellen signifikant vergrößert, bei den Sklerenchymzellen jedoch signifikant reduziert (Tabelle 4). Histochemische Analysen zeigen, dass der Zellulosegehalt der Zellwände durch die CCC-Behandlung verringert wurde (Ergebnisse nicht dargestellt).

DISKUSSION

Vorliegende Ergebnisse gestatten die Schlussfolgerung, dass die untersuchten Roggensippen prinzipiell so reagieren, wie es von Weizensippen her bekannt ist (TOLBERT 1960, JUNG 1967, u. a.). Allerdings ist die CCC-Wirkung bei Roggen nicht so anhaltend wie bei Weizen, woraus gefolgert wurde, dass Roggen „wenig CCC-sensitiv“ sei (JUNG 1967, HUMPHRIES 1968). Lediglich bei der CCC-sensitiven Population „WRS“, einer Selektion des Instituts für Pflanzenzüchtung Gülzow-Güstrow, war der CCC-Effekt anhaltender und blieb bis zum Ende der Vegetationsperiode eindeutig erhalten, was auf eine erhöhte Reaktion der obersten (und längsten) Internodien der Pflanze zurückzuführen ist.

Durch die CCC-Behandlung wird auch die Gesamtarchitektur der Pflanze und der einzelnen Internodien beeinflusst. Die ermittelten Differenzen können als Ursache für die Erhöhung der Halmstabilität angesehen werden.

Ähnlich wie beim Weizen (vgl. KOSHUCHOWA *et al.* 1979) hemmt CCC auch beim Roggen bevorzugt die Zellstreckung. Die Zellanzahl (pro Zellsäule) war nur bei den Internodien signifikant verringert, die sich in den ersten 1–2 Wochen nach der CCC-Applikation entwickeln.

Während die Dicke der Halmwand und des Sklerenchymringes durch CCC nicht signifikant beeinflusst wird, ist die Dicke der Zellwände verändert. Die Zellwände der Parenchymzellen sind signifikant verdickt, was gut übereinstimmt mit der Feststellung, dass infolge der CCC-Behandlung mehr Zellwandpolysaccharide pro Zelloberflächeneinheit gebildet werden (BLEISS *et al.* 1973). Allerdings sind die vorwiegend aus Zellulose bestehenden Wände der Sklerenchymzellen dünner. Das stimmt mit Befunden überein, dass durch CCC der Zellulosegehalt relativ zum gesamten Polysaccharidgehalt verringert wird (BLEISS *et al.* 1973). CCC erhöht anscheinend auch die Lignifizierung der Zellwände (HEYLAND 1959, MILICA 1967). Wir konnten aus methodischen Gründen keine eindeutigen Beweise dafür am Roggen erzielen, sie aber bei Gurkenhypokotylen nachweisen (MÜNNICH und KOSHUCHOWA 1977).

Fasst man die vorliegenden Ergebnisse zusammen, so ergibt sich eine gleichartige Reaktion pflanzlicher Gewebe von Weizen und Roggen auf CCC. Unterschiede treten jedoch in der Folgezeit nach einmaliger CCC-Applikation, anscheinend in Abhängigkeit von der Reaktionsnorm der Pflanze (weitere Bestockung oder nur apikales Wachstum) und der damit bedingten CCC-Verteilung bzw. seiner allmählichen lokalen Verdünnung in einzelnen Organen auf.

Danksagung

Wir bedanken uns für die Mitwirkung an der Arbeit bei Fräulein F. Kübeck, Frau A. Marko, Frau A. Raubach, Frau B. Weiss und Fräulein E. Ziemann.

LITERATUR

- BLEISS, W., PAUL, E., GÖRING, H.: Zusammenhang zwischen Intensität der Synthese von Zellwandpolysacchariden und dem Streckungswachstum von Weizenkoleoptilen unter dem Einfluss von Wachstumsregulatoren des CCC-Typs. — *Biochem. Physiol. Pflanzen* **164** : 414–422, 1973.
- CATHEY, H. M.: Physiology of growth retarding chemicals. — *Annu. Rev. Plant Physiol.* **15** : 217–302, 1964.
- HEYLAND, K.-U.: Der Verlauf von Einlagerungen von Gerüstsubstanzen und anderen Kohlenhydraten in den Spross von Weizen und Roggen zwischen Ährenschieben und Todreife. — *Z. Acker-Pflanzenbau* **108** : 473–502, 1959.
- HUMPHRIES, E. C.: Responses of crop plants to growth regulators. — *Soc. Chem. Ind.* **31** : 251 bis 258, 1968.
- JUNG, J.: Synthetische Wachstumsregulatoren, insbesondere CCC. — *Naturwissenschaften* **54** : 356–360, 1967.
- KOCH, K., LINSE, H.: Über die Ursachen der erhöhten Standfestigkeit des Getreides nach Anwendung von Chlorcholinchlorid. — *Z. Acker-Pflanzenbau* **129** : 62–74, 1969.
- KOSHUCHOWA, S., MÜNNICH, H., GÖRING, H.: Einfluss von Chlorcholinchlorid und Ethrel auf Zellteilung und Zellstreckung bei Primärblättern von Weizenkeimpflanzen. — *Biol. Plant.* **21** : 42–50, 1977.
- KÜRTEN, P. W., SCHUSTER, V., KÜHN, H.: Feldversuche zur Anwendung von CCC bei Winterroggen. — *Z. Acker-Pflanzenbau* **135** : 29–49, 1972.
- MARTIN, K.-H.: Der Einfluss von Chlorcholinchlorid (CCC) auf Ertrag, Ertragsstruktur sowie morphologische und qualitative Eigenschaften von Getreide bei unterschiedlichen Stickstoffgaben. I. Weizen. — *Z. Acker-Pflanzenbau* **128** : 177–196, 1968.
- MAYR, H. H., PRESOLY, C.: Untersuchungen an mit Chlorcholinchlorid (CCC) behandelten Weizenpflanzen. Anatomisch-morphologische Ergebnisse. — *Z. Acker-Pflanzenbau* **118** : 109–124, 1963.
- MILICA, C. A.: [Anwendung von CCC in der Landwirtschaft.] Rumän. — *Probl. Agr.* **19** : 47–59, 1967.
- MÜLLER, H. W., ADOLF, K.: Zweistufenselektion in der Roggenzüchtung dargestellt an CCC-Reagenten mit erhöhtem Ertragspotential. — *Tagungsber. Akad. Landwirtschaftswiss. DDR (Berlin)* **127** : 169–175, 1974.

- MÜNNICH, H., KOSUCHOWA, S.: Die Lignifizierung pflanzlicher Organe unter dem Einfluss von Chlorholinchlorid (CCC). — Biol. Rundsch. 15 : 186—188, 1977.
- PRIMOST, E., RITTMAYER, G., MAYR, H. H.: Untersuchungen über die Standfestigkeit von Getreide. II. Veränderungen im Aufbau des Weizenhalmes durch CCC-Behandlung. — Bodenkultur 15 : 14—31, 1964.
- SCHILLING, G., ECKERT, H., TROBISCH, S., MERBACH, W., PADLESAK, W.: Untersuchungen über den Wirkungsmechanismus von (2-Chloräthyl)-trimethylammoniumchlorid (CCC) und N,N-Dimethyl-N-(2-bromäthyl)-hydraziniumbromid (BHM) als Halmstabilisatoren bei Weizen (*Triticum vulgare*). — Wiss. Beitr. Martin-Luther-Univ. Halle-Wittenberg Nr. 10 : 183—190, 1973.
- TOLBERT, N. E.: (2-Chlorethyl) trimethylammonium chloride and related compounds as plant growth substances. — II. Effect on growth of wheat. — Plant Physiol. 35 : 380—385, 1960.

BOOK REVIEW

REINERT, J. (ed.): CHLOROPLASTS. — Springer Verlag, Berlin—Heidelberg—New York 1980. 240 pp., 40 figs.

The 10th volume of the series "Results and Problems in Cell Differentiation. A Series of Topical Volumes in Developmental Biology", is devoted to one of the most important plant cell organelles. Under the title "Chloroplasts", the editor of the volume, J. Reinert, assembled in 8 chapters contributions of 14 authors dealing with morphological, physiological and some biochemical aspects of chloroplast development, paying attention to its complicated internal structure and factors controlling these processes.

The relationship of chloroplasts to other plastids, their classification, development and inter-conversions are dealt with by E. Schnepe in the first chapter. Th. Butterfass discusses plastid division, its coordination with cell division, and some evolutionary aspects of those problems in the second chapter. The following two chapters are devoted to genetic autonomy and synthetic capabilities of plastids. R. G. Herrmann and J. V. Possingham treat properties of plastid DNA, its structure and other, especially functional characteristics. RNA, structure and function of plastid protein synthesis machinery is treated by R. Wollgiehn and B. Parthier. Biosynthesis of particular chloroplast membranes — thylakoids, and membrane-bound enzyme systems involved in photosynthesis is discussed by F. H. Herrmann, Th. Börner and R. Hagemann from both the biochemical and physiological points of view. Special interest is paid to problems arising from the needs of cooperation of plastid and nuclear-cytoplasmic processes of genetic and biosynthetic character. Importance of an enzyme catalyzing the initial step of the Calvin cycle — ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase — is underlined by the fact that this enzyme is examined in a separate chapter under the title "Fraction I Protein". Its author, W. Bottomley, analyses chemical properties of this protein, its physiological function and biosynthesis. A chapter concerning the effect of light, growth regulators, mineral nutrients and water stress on the development of chloroplast structure was compiled by C. Sundqvist, L. O. Björn and H. I. Virgin. In the last chapter R. M. Leech deals with the possibility of using isolated plastids as an experimental approach in the investigation of division and differentiation of higher plant plastids.

Each chapter presents a very good survey of particular problems and the latest knowledge in the field in question, as the respective authors are well-known specialists. A good knowledge of problems is also shown on rich bibliographies, which supplement each chapter. A useful subject index improves the usefulness of the book. I think that for everybody who is working on any research problem connected with chloroplasts, the reviewed volume is a valid source of information enabling better understanding in the whole range of problems connected with photosynthesis.

J. ZIMA (Praha)