

ROMUALD CZERPAK

Instytut Biologii
Filii Uniwersytetu Warszawskiego
w Białymstoku

WYSTĘPOWANIE I AKTYWNOŚĆ BIOLOGICZNA HORMONÓW ZWIERZĘCYCH I ZWIĄZKÓW POKREWNYCH U ROŚLIN

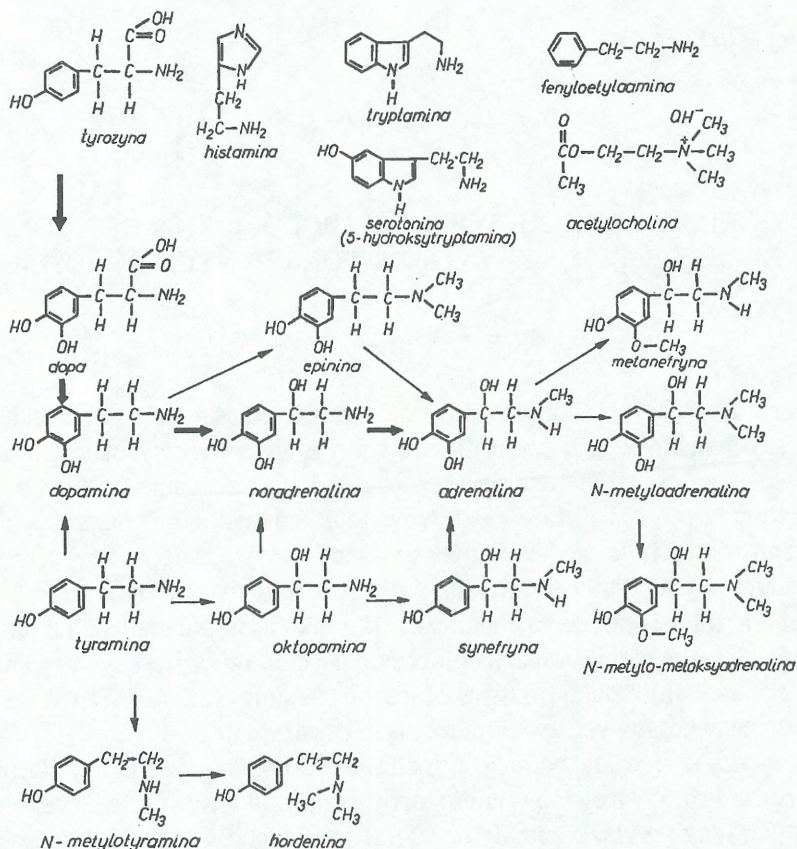
WSTĘP

Oprócz typowych fitohormonów występujących w różnych grupach taksonomicznych roślin począwszy od glonów i grzybów aż po najwyżej uorganizowane rośliny naczyniowe stwierdza się coraz częściej występowanie typowych hormonów zwierzęcych i związków pokrewnych lub ich analogów chemicznych. Niektóre spośród nich do niedawna były uważane za wyłącznie zwierzęce. U roślin przeważnie występują pochodne lub analogi hormonów zwierzęcych, które nieznacznie różnią się strukturą chemiczną. W niektórych przypadkach rośliny wytwarzają związki chemiczne analogiczne do hormonów zwierzęcych zwane antyhormonami, które działają odstraszająco lub niekorzystnie na wzrost i rozwój, zwłaszcza bezkręgowych zwierząt roślinożernych.

Dotychczas u wielu gatunków roślin wyodrębniono hormony: steroidowe, zwłaszcza z grupy estrogenów, androgenów i kortykoidów, a także katecholaminy, prostaglandyny i związki analogiczne oraz acetylocholinę. Badania empiryczne wykazały, że hormony te; typowe dla zwierząt, egzogennie wprowadzone w bardzo małych stężeniach rzędu 10^{-4} – 10^{-8} M do kultur i upraw roślinnych, wykazują aktywność biologiczną przeważnie stymulującą na cały szereg procesów fizjologiczno-metabolicznych i morfogenetycznych, a niektóre z nich zwłaszcza z grupy steroidów oddziałują na reprodukcję płciową (Geuns 1978, Kączkowski 1985, Sláma 1980, Smith 1971). Okazało się, że hormony te u roślin najczęściej ulegają najpierw niewielkiej modyfikacji chemicznej zwanej biotransformacją i w ten sposób stają się właściwymi hormonami roślinnymi z grupy fitoestrogenów, fitoandrogenów, fitokortykoidów i podobnych, które w wielu przypadkach wykazują dużą aktywność biologiczną (Geuns 1978, Grünwald 1975, Kączkowski 1993, Owczinnikow 1982, Sláma 1980, Zabza 1989).

AKTYWNOŚĆ BIOLOGICZNA AROMATYCZNYCH AMIN I ACETYLOCHOLINY U ROŚLIN

Acetylocholina (ACh) będąca pospolitym neurohormonem i jednocześnie neurotransmiterem zwieręcym (rys. 1) jest spotykana u różnych gatunków roślin,



Rys. 1. Struktura chemiczna pospolitych amin zwierzęcych występujących w roślinach oraz przemiany katecholamin.

zwłaszcza w organach intensywnie rosnących, głównie w tkance twórczej nasion, korzeni wtórnych i kalusie. Do roślin zasobnych w acetylocholinę należą przede wszystkim pokrzywy (*Urtica dioica*, *U. urens* i *U. parviflora*), tasznik (*Capsela bursa pastoris*) oraz *Gigardinia heterophylla* (Emmelin i Feldberg 1949, Saxena i współaut. 1966).

U roślin zielonych zawierających układ fotoreceptorowy fitochromowy, pod wpływem światła czerwonego (660 nm) wzrasta ilość ACh, zaś daleka czerwień zmniejsza jej ilość (Jaffe 1970, 1976). Badania empiryczne wykazały, że egzo-

genna ACh jest aktywna biologicznie w roślinach tylko w obecności światła, zwłaszcza czerwonego, zaś w ciemności a także przy dalekiej czerwieni (730 nm) ACh u roślin nie wykazuje działania biologicznego (Kopcewicz 1980, Kopcewicz i współaut. 1992, Tretyn 1987). Pod wpływem optymalnych stężeń rzędu 10^{-5} – 10^{-7} M ACh stymuluje tworzenie się i wzrost korzeni wtórnych, kwiatów, zwłaszcza obupłciowych, nasion fotoblastycznych i ich kiełkowanie oraz tkanki kalusowej powodującej zabliźnianie ranień roślinnych. Acetylocholina w tych organach, a szczególnie w ich tkance twórczej, podwyższa zawartość RNA, zwłaszcza m-RNA i t-RNA, frakcję białek rozpuszczalnych w wodzie oraz ogólną pulę węglowodanów, głównie monosacharydów i ich pochodnych fosforanowych, a jej aktywność biologiczna zależy przede wszystkim od rodzaju światła (długości jego fal) i odczynu (pH) środowiska (Hoshino 1979). Również wykazano, że ACh hamuje proces wytwarzania abscysyn i etylenu — fitohormonów przyspieszających dojrzewanie i starzenie się organów roślinnych oraz współuczestniczących w adaptacji fizjologiczno-metabolicznej do czynników stresowych środowiska (Evans 1972, Fluck i Jaffe 1974). Przypuszcza się, że ACh u wielu gatunków roślin naczyniowych i glonów może spełniać rolę lokalnego regulatora, bądź chemicznego przekaznika (pośrednika) w mechanizmie działania światła czerwonego poprzez system receptorowy fitochromowy na ich procesy wzrostu, rozwoju i metabolizmu (Kopcewicz i współaut. 1992).

Katecholaminy (fenoloaminy pochodne aminokwasu tyrozyny) jako typowe hormony i jednocześnie neurotransmitery zwierzęce są spotykane także u roślin, zwłaszcza naczyniowych należących do rodzin: amarylkowate (*Amaryllidaceae*), trzmielinowate (*Celastraceae*), krzyżowe (*Cruciferae*), cyprysowate (*Cyperaceae*), przęślowate (*Ephedraceae*), wilczomleczowate (*Euphorbiaceae*), trawy (*Gramineae*), orzechowate (*Juglandaceae*), liliowate (*Liliaceae*), gązownikowate (*Loranthaceae*), bananowate (*Musaceae*), jaskrowate (*Ranunculaceae*), różowate (*Rosaceae*), rutowate (*Rutaceae*), psiankowate (*Solanaceae*) i pokrzywowate (*Urticaceae*) (Bygdemann 1960, Faugeras i współaut. 1967, Hardwick i Axelrod 1969, Smith 1971, Waalkes i współaut. 1958). Poza roślinami naczyniowymi aminy katecholowe i związki pokrewne są spotykane przeważnie u niektórych makroalg, grzybów, należących do pleśniaków i workowców (Steiner i Hartman 1968, Stewart 1974). Dotychczas u roślin najczęściej stwierdzono występowanie następujących amin katecholowych: adrenaliny, *N*-metylo-adrenaliny, *N*-metylo-metoksyadrenaliny, nor-adrenaliny, dopaminy, epininy, metanefryny, tyraminy, oktopaminy, synefryny, *N*-metylotyraminy oraz *N*-dimetylotyraminy (hordeniny) (rys. 1) znajdujących się w sporych ilościach w siewkach i słodzie jęczmienia (*Hordeum vulgare* L.), a ich przemiany biochemiczne przedstawia rysunek 1. (Kączkowski 1993, Kohlmünzer 1980, Smith 1971, Smith i Kirshner 1960, Wheaton i Stewart 1970).

Do związków pochodnych metylowych dopaminy bądź noradrenaliny należą niektóre alkaloidy, na przykład meskalina wyizolowana z echinokaktusa (*Lopho-*

phora Williamsi), berberyna występująca w gorzkniku kanadyjskim (*Hydrastis canadensis*), ksantocyлина o właściwościach antybiotycznych wytwarzana przez niektóre szczepy pędzłaka (*Penicillium notatum*) oraz kapsaicyna charakterystyczna dla owoców papryki (*Capsicum annuum*). Z wymienionymi alkaloidami są spokrewnione także niektóre związki pochodne fenyloalaniny, na przykład efedryna występująca w przęśli (*Ephedra vulgaris*) oraz chloramfenikol — antybiotyk o właściwościach hamujących proces biosyntezy białka, wytwarzany przez promieniowca (*Streptomyces venezuelae*) (Kączkowski 1992, 1993, Smith 1971, Wheaton i Stewart 1969, 1970, Wood 1983).

Poza katecholaminami u niektórych gatunków roślin są spotykane również aminy aromatyczne i heterocykliczne, takie jak: fenyloetyloamina, tryptamina, serotonina i histamina (rys. 1) (Kączkowski 1993, Kohlmünzer 1980, Smith 1971), które u zwierząt przeważnie jako hormony spełniają bardzo ważną rolę w regulacji procesów fizjologiczno-metabolicznych, psychicznych i behawioralnych. Na przykład histamina, której obecność stwierdzono u grzybów podstawczaków i w około 30 rodzinach roślin wyższych, zwłaszcza w ich kwiatach i tkance wydzielniczej, na przykład włoskach parzących pokrzywy (Emmelin i Feldberg 1949, Fowler 1962, Lloyd i Nicholls 1965). Histamina u roślin występuje w postaci wolnej lub w formie pochodnych *N*-metylowych i *N*-acylowych, a także łatwo wchodzi w połączenie chemiczne z serotoniną (Saxena i współaut. 1966).

Tryptamina jako produkt dekarboksylacji tryptofanu jest jednym z głównych substratów w biosyntezie fitohormonów auksyn, zwłaszcza głównego ich przedstawiciela kwasu 3-indolilooctowego (IAA), powszechnie występującego w roślinach. Poza tym w siewkach jęczmienia, a także w innych roślinach z rodziny traw oraz w łubinie (*Lupinus* sp.) znaleziono pochodną tryptaminy — alkaloid o nazwie gramina (3-*N,N*-dimetylo-aminometyloindol). Do prostych pochodnych tryptaminy należy także bufotenina (*N,N*-dimetyloserotonina), która występuje w gruczołach przyusznych ropuchy (*Buffo buffo*), a także w muchomorze (*Amanita* sp.) i w niektórych roślinach wyższych. Również pochodnymi tryptaminy są *N,N*-dimetylotryptamina, psylocyna, (4-hydroksy-*N,N*-dimetylo-tryptamina) i jej pochodna fosforanowa, zwana psylocybiną o właściwościach halucynogennych występująca w niektórych grzybach meksykańskich z rodzajów: *Psilocybe* i *Stropharia*. Natomiast do najbardziej złożonych jej pochodnych zaliczamy alkaloidy zidentyfikowane w niektórych roślinach wyższych, na przykład biedrzeńcu obcym (*Pimpinella peregrina*), miesięcznicy dwuletniej (*Lunaria biennis*), krwawnicy (*Lythrum* sp.) i *Heimia salicifolia* (Kączkowski 1992, 1993, Kohlmünzer 1980, Letham i współaut. 1978, Smith 1971, West 1958, 1959).

Ponadto tryptaminę i jej liczne pochodne głównie 5-hydroksytryptaminę czyli serotoninę wyizolowano z zielonych części takich roślin, jak: akacja (*Acacia* sp.), bawełna (*Gossypium* sp.), pokrzywa (*Urtica* sp.), orzech włoski (*Juglans regia*), pomidor jadalny (*Lycopersicum esculentum*), *Grifonia simplicifolia*, *Mucuna pru-*

riens, *Gircardinia heterophylla*, a także z owoców bananów (*Musa* sp.), ananasów (*Ananas* sp.), pomidorów i niektórych grzybów z rodzajów: *Coprinus* i *Dicorynia* oraz wielu innych roślin (Collier i Chesher 1956, Nickell 1982, Regula i współaut. 1980, 1989, Saxena i współaut. 1966, Smith 1971, Waalkes i współaut. 1958, Wood 1983).

Dotychczas aminy katecholowe i pokrewne z nimi aminy aromatyczne i heterocykliczne wyizolowano z około 50 rodzin o dużym zróżnicowaniu taksonomicznym, przeważnie makroalg, grzybów i roślin naczyniowych i niewiele wiemy odnośnie ich aktywności fizjologiczno-metabolicznej i ogólnobiologicznej. Prawdopodobnie w wielu przypadkach spełniają one funkcję ochronną przed inwazją patogennych drobnoustrojów oraz obroną przed zwierzętami roślinożernymi, zwłaszcza z grupy wyżej uorganizowanych kręgowców. U roślin katecholaminy działają synergistycznie do giberelin, gdyż wzmagają ich aktywność metaboliczną (Grosse 1981, Kączkowski 1993, Letham i współaut. 1978, Smith 1971).

Z nielicznych informacji naukowych wynika, że katecholaminy, na przykład adrenalina, noradrenalina i dopamina, stosowane w zakresie stężeń 10^{-5} – 10^{-7} M działają na glon *Chlorella pyrenoidosa* z grupy zielenic (*Chlorophyta*) w niewielkim stopniu stymulując w granicach 8%–12% (w odniesieniu do kultury kontrolnej) na przyrost świeżej i suchej masy, zawartość barwników fotosyntezujących, ogólną pulę białek i monosacharydów oraz aktywność aminotransferaz: ALAT i AspAT. Natomiast większe stężenia katecholamin, przekraczające 10^{-4} M, działają początkowo hamująco, a następnie toksycznie na wzrost i metabolizm badanej zielenicy (Czerpak i współaut. 1982).

ROŚLINNE PROSTAGLANDYNY I ZWIĄZKI POKREWNE

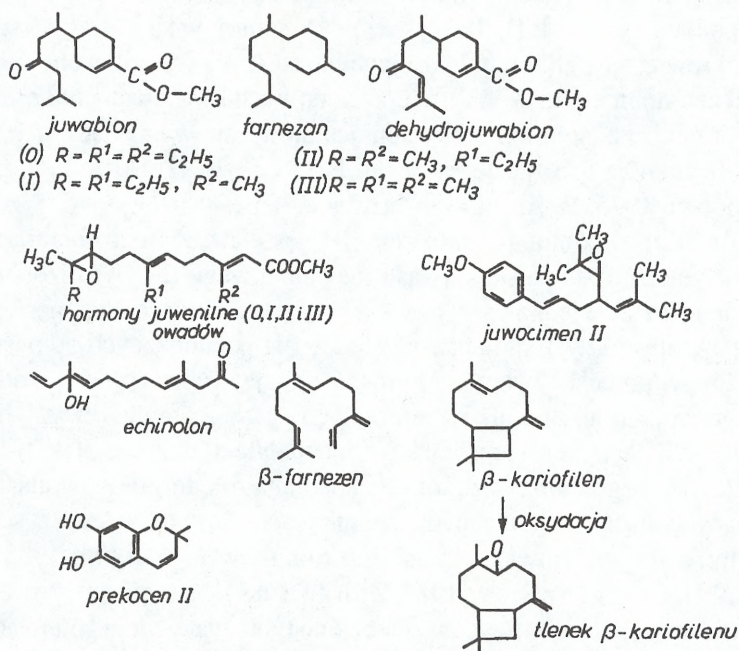
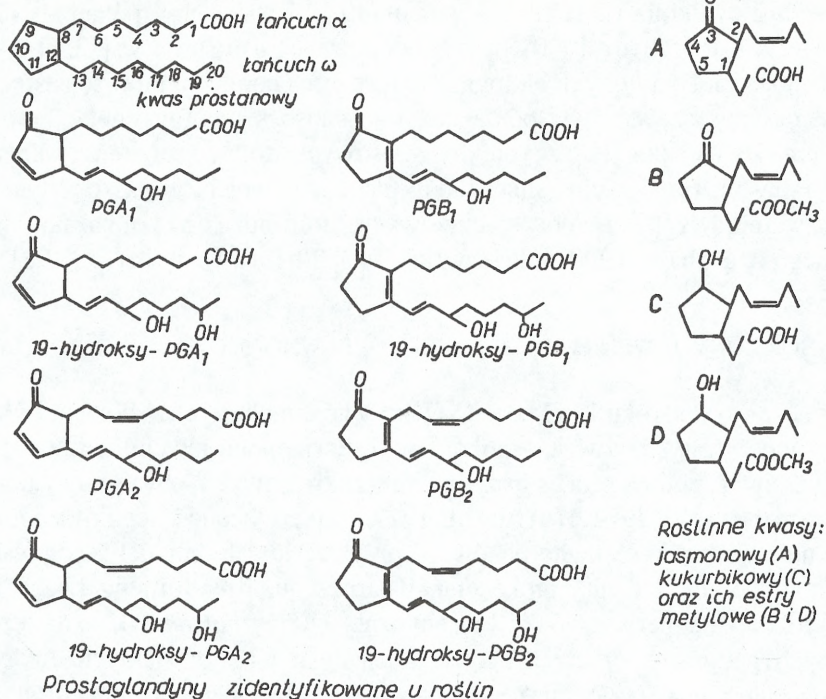
Bardzo mało wiemy o występowaniu u roślin prostaglandyn (pochodnych kwasu prostanowego), które pospolicie występują u wszystkich zwierząt i najlepiej są poznane u ssaków. U nielicznych gatunków roślin należących do glonów, na przykład krasnoroscie *Gracilaria lichenoides*, grzybów, głównie workowców z rodzajów: *Ascophyta*, *Curvularia*, *Penicillium* i *Phyllosticta*, mchów, na przykład z rodzaju *Dicranum*, i roślin naczyniowych szczególnie jednoliściennych z rodziny liliowych (*Liliaceae*) i dwuliściennych przeważnie z rodziny wargowych (*Labiatae*) oraz złożonych (*Compositae*) stwierdzono obecność prostaglandyn (PG) z grupy A, B, E i F oraz ich pochodnych hydroksylowych najczęściej przy atomie węgla C-19, a także cały szereg związków prostaglandyno-podobnych (Alnagdy i współaut. 1986, Attrep i współaut. 1973, Bennet i współaut. 1966, Gregson i współaut. 1979, Groenewald i współaut. 1978, 1983, Janistyn 1982, Letham i współaut. 1978, Saniewski 1980, 1983). Szczegółowe informacje odnośnie występowania i aktywności fizjologicznej prostaglandyn i związków

pokrewnych u roślin są zawarte w publikacjach Saniewskiego (1979, 1980, 1989).

Po raz pierwszy w 1973 roku Attrep ze współpracownikami zidentyfikował w cebuli jadalnej (*Allium cepa*) prostaglandynę PGA_1 . W niedługim czasie wyizolowano PG lub związki prostaglandynopodobne z drożdży (*Saccharum officinarum*) i innych grzybów oraz roślin naczyniowych: banana właściwego (*Musa paradisiaca*), kokosa właściwego (*Cocos nucifera*), *Kalanchoe blossfeldiana*, *Pharbitis nil*, *Chromolaena* sp. i korzeni *Pharbitis* sp. (Attrep i współaut. 1973, Bennet i współaut. 1966, Groenewald i współaut. 1983, Janistyn 1982, Saniewski 1980, 1983, 1989). Przypuszcza się, że związki prostaglandynowe dość powszechnie występują u roślin zasobnych w lipidy i odgrywają w nich dość istotną rolę w regulacji niektórych procesów metabolicznych związanych z gospodarką tłuszczową (Janistyn 1982, Lárgué-Saavedra 1979, Saniewski 1989).

W badaniach empirycznych wykonanych na niektórych gatunkach roślin uprawnych należących do zbóż, traw, i warzyw, jak: jęczmień zwyczajny (*Hordeum vulgare*), pszenica zwyczajna (*Triticum vulgare*), *T. aestivum*, *Commelina communis*, *C. stomata*, sałata siewna (*Lactuca sativa*) i pieprzycia siewna (*Lepidium sativum*) wykazano, że egzogennie wprowadzone typowe dla zwierząt prostaglandyny z grupy E i F, a także PGA w optymalnych stężeniach rzędu 10^{-5} – 10^{-6} M działają stymulująco na wzrost koleoptyli i przyrost ogólnej biomasy o 10% do 25%. Powodują one także zmniejszenie działania inhibicyjnego kwasu abscysynowego (ABA) o 50% do 70% w stosunku do upraw kontrolnych. Z doświadczeń tych wynika, że prostaglandyny wchodzą w antagonistyczne interakcje metaboliczne z abscysynami. Również stwierdzono, że prostaglandyny z grupy: A, B, E i F korzystnie oddziałują na rozwój kwiatów, zwłaszcza w warunkach krótkiego dnia, wzrost korzeni u roślin nasiennych oraz aktywują w nich enzym cyklazę adenylową, co powoduje wzrost zawartości cAMP. Ponadto wykazano, że prostaglandyny: PGE_1 i PGE_2 stymulują kiełkowanie nasion, na przykład *Amaranthus* sp. i aktywność kwaśnej fosfatazy w jęczmieniu oraz działają hamująco na tworzenie się tumorów roślinnych (Curry i Galsky 1975, Groenewald i Visser 1978, Groenewald i współaut. 1983, Gross 1975, Lárgué-Saavedra 1979, Saniewski 1979, 1980, Saniewski i współaut. 1979).

Z kolei wykryte w niektórych gatunkach roślin, na przykład kwiatach jaśminu (*Philadelphus coronarius*), owocach i nasionach: bobu (*Vicia faba*) i dyni zwyczajnej (*Cucurbita pepo*) kwasy: jasmonowy i kukurbikowy w postaci wolnej, estrowej i glikozydowej (rys. 2), które mimo struktury chemicznej bardzo zbliżonej do kwasu prostanowego (z którego wywodzą się prostaglandyny) działają inhibicyjnie na procesy fizjologiczno-metaboliczne roślin, w dużym stopniu podobnie do abscysyn. Kwasy te są inhibitorami kiełkowania nasion i zarodników, wzrostu komórek oraz ogólnych procesów wzrostu i metabolizmu roślin. Ich działanie wykazuje sporo antagonizmu w stosunku do aktywności biologicznej auksyn,



Hormony juvenilne i związki pokrewne u owadów i roślin

Rys. 2. Struktura chemiczna prostaglandyn (PG) i hormonów juvenilnych (JH) oraz związków pokrewnych spotykanych u roślin i zwierząt.

giberelin i cytokinin (Dathe i współaut. 1981, Fukui i współaut. 1977, Nickell 1982, Parthier 1990, Saniewski 1983, Yamane i współaut 1981).

Najbardziej aktywnymi biologicznie formami chemicznymi są ich estry metylowe. Przypuszcza się, że współdziałają one z abscysynami w regulacji procesów starzenia się i adaptacji do czynników stresowych środowiska, dojrzewania owoców i nasion oraz inicjowania stanów spoczynkowych, zwłaszcza tych form przetrwalnikowych i organów spichrzowych, które służą do rozmnażania wegetatywnego (Parthier 1990, Saniewski 1983, Thimann i Satler 1981).

HORMONY JUWENILNE I ZWIĄZKI POKREWNE U OWADÓW I ROŚLIN

Począwszy od roku 1965 zaczęto wykrywać w niektórych roślinach, zwłaszcza drzewach iglastych, związki pokrewne z hormonami jwenilnymi (JH), które u owadów regulują proces przeobrażeń rozwojowych, zwany metamorfozą (Cymborowski 1984, Harborne 1977, 1988). Obecność tego rodzaju związków należących do seskwiterpenów, na przykład juwabionu, dehydrojuwabionu, echinolonu, juwocimenu, prekocenu, β -farnezeny, β -kariofilenu i jego tlenku stwierdzono najpierw w jodle balsamicznej (*Abies balsamea*), a następnie w licznych gatunkach drzew iglastych, liściastych i roślin zielnych, takich jak: *Solanum berthaultii*, ziemniak (*S. tuberosum*), rotaczka (*Echinacea angustifolia*), żeniszek (*Ageratum houstonianum*), bawełna (*Gossypium* sp.). Typowe hormony jwenilne — JH: 0, I, II i III (rys. 2), występujące w larwach owadów oraz związki pokrewne (juwabion, dehydrojuwabion i inne) wyizolowane z roślin są najczęściej estrami metylowymi form epoksydowych kwasów pochodnych β -farnezeny, którego bezpośrednim substratem jest farnezan wykazujący słabą aktywność biologiczną (Cymborowski 1984, Bowers i Nishida 1980, Jacobson i współaut. 1975, Wood 1983, Zabża 1989).

U roślin bezpośrednim prekursorem JH jest farnezylopirofosforan (FPP), którego biosynteza odbywa się z kwasu mewalonowego (MVA) i izopentenylopirofosforanu (IPP). Są jednak przypuszczenia, że w niektórych roślinach pochodne hormonów jwenilnych mogą tworzyć się z JH pochodzących od pasożytujących owadów w procesie zwanym biotransformacją. Substancje te przede wszystkim odgrywają rolę czynników obronnych, gdyż hamują rozwój owadów, a zwłaszcza ich larw żerujących na roślinach. Niektóre z nich, jak: β -farnezen i β -kariofilen ze względu na dużą lotność spełniają rolę feromonów alarmowych odstrasżających mszyce żerujące na ziemniakach. Jest to jeden ze sposobów samoobrony roślin przed inwazją owadów szkodników (Harborne 1988, Kąckowski 1993, Owczinnikow 1987, Zabża 1989). Natomiast typowe hormony jwenilne występujące u owadów znaleziono tylko w niewielu gatunkach roślin i to przeważnie drzewiastych, ponieważ nie spełniają w nich żadnej istotnej funkcji biologiczno-ekologicznej.

Dotychczas wiemy niewiele o roli fizjologiczno-metabolicznej JH i związków pokrewnych u roślin. Badania nad hormonami juvenilnymi doprowadziły do syntezy wielu analogicznych związków chemicznych o bardzo efektywnych właściwościach: insektycydów, akarycydów i larwicydów stosowanych w wielu krajach jako cenne środki w ochronie roślin uprawnych, bądź dziko rosnących o znaczeniu gospodarczym dla człowieka. Mechanizmy działania tego rodzaju środków ochrony roślin funkcjonują przeważnie na zasadzie antymetabolitu, bądź antyhormonu (Harborne 1977, 1988, Nawrot 1984, Owczinnikow 1987, Zabza 1989).

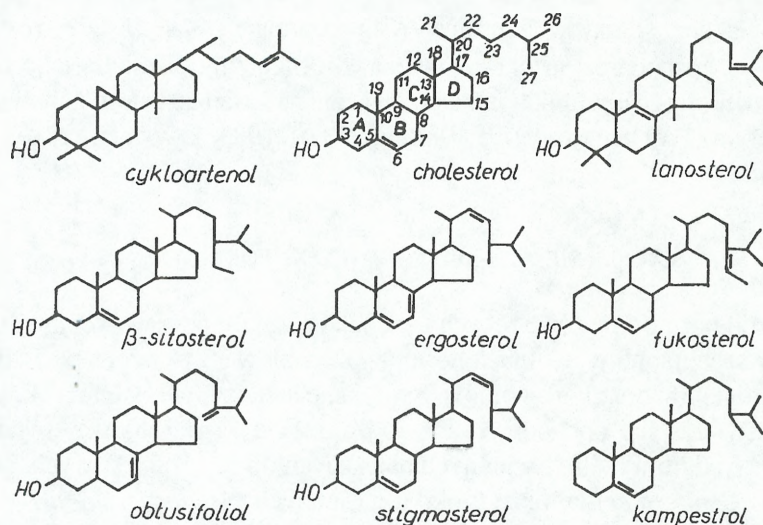
ROŚLINNE STEROIDY I ZWIĄZKI POKREWNE

Spośród hormonów zwierzęcych i związków z nimi pokrewnych, najbardziej są rozpowszechnione w roślinach hormony steroidowe, zwłaszcza pochodne andro- i estrogenów oraz kortykoidów. Spotykane są także w roślinach ekdysony i progesteron oraz ich pochodne. Tego rodzaju związki steroidowe stwierdzono przede wszystkim u roślin nasiennych należących do nagozalążkowych, głównie iglastych (*Coniferales*), a także u okrytonasiennych (*Angiospermae*), zwłaszcza rodzin: toinowate (*Apocynaceae*), kokornakowate (*Aristolochiaceae*), złożone (*Compositae*), krzyżowe, dyniowate (*Cucurbitaceae*), trawy, wargowe (*Labiatae*), palmy (*Palmae*), motylkowate (*Papilionaceae*), granatowcowate (*Punicaceae*), różowate, trędownikowate (*Scrophulariaceae*) i psiankowate (*Solanaceae*). Stwierdzono je także w paprotnikach (*Pteridophyta*), głównie w paprociach z rodzajów: *Polypodium*, *Pteridium* i skrzypach (*Equisetum* sp.), niektórych gatunkach glonów, zwłaszcza brunatnic, krasnorostów i zielenic z grupy makroalg oraz u wyżej uorganizowanych grzybów pasożytniczych lub żyjących w środowisku wodnym, na przykład z rodzajów: *Cunninghamella*, *Fusarium*, *Gibberella*, *Rhizopus* (Geuns 1977, 1978, Grünwald 1975, Heftmann 1974, Kączkowski 1993, Kohlmünzer 1980, Sláma 1980).

FITOSTEROLE

U wszystkich roślin, zwłaszcza w cytomembranach ich cytoplazmy i organelli komórkowych, występują w niewielkich ilościach fitosterole, które obok cyklitoli w połączeniu z fosfolipidami nadają odpowiednią plastyczność i stabilność błonom komórkowym oraz zmniejszają ich napięcie powierzchniowe i regulują przepuszczalność, zwłaszcza aktywny transport metabolitów. Do najbardziej pospolitych fitosteroli należą: cykloartenol, cholesterol, sitosterol, stigmasterol, lanosterol, fukosterol, ergosterol, kampesterol i obtusifoliol (rys. 3). Niektóre z nich, na przykład cholesterol jest głównym substratem sterolowym w biosyntezie steroidów u zwierząt, głównie kręgowców, zaś ergosterol jest jedną z głównych prowi-

tamin D dla ptaków i ssaków (Bennet i współaut. 1966, Grünwald 1975, Heftmann 1974, Kączkowski 1993, Sláma 1980).



Rys. 3. Częściej spotykane fitosterole.

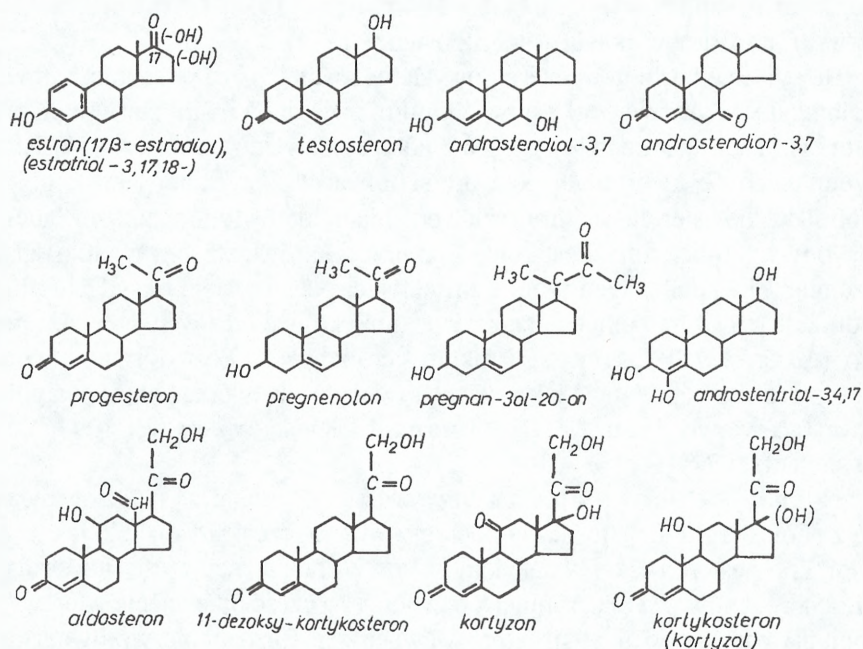
STEROIDY PŁCIOWE ROŚLIN

Od ponad sześćdziesięciu lat zaczęto izolować steroidy płciowe przeważnie z nasion i ziaren pyłków roślinnych. Skarżyński jako jeden z pierwszych w 1933 roku wyizolował estratriol z materiału roślinnego (Skarżyński 1933).

Już w końcu lat trzydziestych wykazano stymulujące działanie estronu na wzrost izolowanych wierzchołków korzeni kukurydzy (*Zea mays*) i zarodków kiełkujących nasion grochu (*Pisum sativum*). W latach następnych stwierdzono korzystny wpływ typowych estrogenów zwierzęcych na ogólny wzrost organów wegetatywnych, a także ich stymulujące działanie na kiełkowanie nasion i ziaren pyłków oraz rozwój kwiatów u licznych gatunków roślin, na przykład sosny zwyczajnej (*Pinus silvestris*), świerka pospolitego (*Picea excelsa*), cisa pospolitego (*Taxus baccata*), jodły pospolitej (*Abies alba*), kapusty (*Brassica oleracea*), rzepienia (*Xanthium* sp.), cykorii podróżnika (*Cichorium intybus*), szalwii (*Salvia splendens*), fasoli zwykłej (*Phaseolus vulgaris*), hiacyntu wschodniego (*Hyacinthus orientalis*), komosy czerwonej (*Chenopodium rubrum*), pieprzycy siewnej (*Lepidium sativum*), *Melandrium dioecum*, szczawiu zwyczajnego (*Rumex acetosa*), *R. tenuifolius*, tomki ościstej (*Anthoxanthum cristatum*), rzęsy drobnej (*Lemna minor*), *Cablistephus sinensis*, złocienia (*Chrysanthemum* sp.), szpinaku warzywnego (*Spinacia oleracea*), *Echaliu elaterium*, ogórka, skrzypu polnego, *Lygo-*

dium japonicum i *Gymnogramme sulphurea*. W doświadczeniach, między innymi ze szpinakiem, udowodniono działanie esto- i androgenów na determinację płci tworzących się kwiatów, gdyż pod wpływem estrogenów wzrasta liczba kwiatów żeńskich, zaś androgeny zwiększają liczebność kwiatów męskich (Bennet i współaut. 1966, Geuns 1978, Heftmann 1974, 1975, 1977, Letham i współaut. 1978, Ślăma 1980).

Ze steroidów płciowych żeńskich (rys. 4) u wielu roślin szczególnie w ich organach generatywnych występują głównie estron i β -estradiol, a rzadziej estratriol i ich pochodne. Przykładem roślin, u których dość dawno wyizolowano estrogeny są palmy egipskie, zwłaszcza *Phoenix dactylifera*, granat (*Punica granatum*), jabłoń (*Malus* sp.), morele i śliwy (*Prunus* sp.), dynia (*Cucurbita* sp.), lucerna (*Medicago sativa*), sosny, fasola, groch, komosa, hiacynt, rzęsa, *Perilla ocimoides*, *Clossostemum gruguieri*, *Hymena tebaica* i grzyby z rodzajów: *Achlya*, *Fusarium* i *Gibberella*, a także niektóre makroalgi z grupy brunatnic, krasnorostów i zielenic, u których w rozmnażaniu dominuje reprodukcja płciowa (Bennet i współaut. 1966, Geuns 1978, Harborne 1988, Heftmann 1977, Mirocha i współaut. 1968, Ślăma 1980, Stewart 1974).



Rys. 4. Hormony steroidowe płciowe i kortykoidowe oraz ich pochodne znalezione u roślin.

Natomiast androgeny przeważnie pochodne androsteronu (rys. 4), takie jak: androstendiol-3,7, androstendion-3,7, androstentriol-3,4,17 oraz testosteron znaleziono w znacznych ilościach przeważnie w pręcikach i ziarnach pyłków kwiatowych. Do bardziej znanych roślin, u których wyodrębniono androgeny należą:

drzewa iglaste głównie sosny, tytoń (*Nicotiana tabacum*), puszczyk (*Haplopappus heterophyllus*), nawrot (*Lithospermum ruderales*), *Butea superba*, *Dioscorea deltoidea* (Geuns 1978, Heftmann 1974, 1975, Sláma 1980).

Z licznych gatunków roślin wyizolowano progesteron, pregnenolon, pregnan-3-ol-20-on (rys. 4) i cały szereg ich pochodnych, które są bezpośrednimi prekursorami w biosyntezie, na przykład aglikonów glikozydów nasercowych: kardenolidów i bufadienolidów, alkaloidów steroidowych i niektórych triterpenów. Znaczne ilości progesteronu i pregnenolonu oraz ich pochodnych stwierdzono w roślinach takich jak: naparstnica, strofantus, begonia, jabłoń, tytoń, oleander, lak, pieprzyca, kukurydza, jęczmień, ciemnyca, granat, *Holarrhena* sp., *Xysmalobium* sp., *Trachyloma* sp., *Haplopappus* sp. (Geuns 1978, Harborne 1988, Heftmann 1974, 1977, Letham i współaut. 1978, Sláma 1980).

Z niektórych gatunków makroalg z grupy brunatnic, krasnorostów i zielenic oraz wodnych grzybów z rodzaju *Achlya* wyizolowano steroidowe hormony płciowe, takie jak: anteridiol i oogoniole: A, B, C i D (rys. 4), które u tych roślin kontrolują procesy reprodukcji płciowej. Hormony te inicjują i pobudzają rozwój organów płciowych, proces wytwarzania gamet, a także wzmagają w nich biosyntezę kwasów nukleinowych i białek (Harborne 1988, Letham i współaut. 1978, Mirocha i współaut. 1968, Stewart 1974).

Biosynteza hormonów steroidowych w roślinach ma zasadniczo przebieg analogiczny jak u zwierząt, z niewielkimi różnicami. U roślin pierwszym produktem cyklizacji skwalenu jest cykloartenol, zaś u zwierząt lanosterol. W dalszych przemianach z cykloartenolu jedna droga prowadzi poprzez nor-lanosterol i obtusifoliol do cholesterolu, zaś drugi szlak przemian z obtusifoliolu poprzez lanosterol do typowych fitosteroli: sitosterolu i stigmasterolu. Związki te w wyniku dalszych przemian biochemicznych typu: transmetylacji, demetylacji, oksydacji, głównie hydroksylacji i wielu innych przekształceń fizyko-chemicznych dają duże bogactwo różnorodnych roślinnych struktur steroidowych. Poza formami wolnymi steroidy roślinne, podobnie jak zwierzęce, z łatwością tworzą połączenia glikozydowe, acetylowe i estrowe (Heftmann 1968, Kączkowski 1993, Young i współaut. 1977).

Hormony steroidowe w roślinach, zwane fitosteroidami, są syntezowane głównie z cholesterolu lub sitosterolu poprzez związki przejściowe, takie jak: pregnenolon i progesteron. Pod względem budowy chemicznej część fitoestrogenów i fitoandrogenów jest taka sama jak u zwierząt, a część przeważnie w niewielkim stopniu różni się od nich strukturą wewnętrzną. Egzogennie wprowadzone do roślin naczyniowych estrogeny i androgeny zwierzęce działają analogicznie i przeważnie z pewnym opóźnieniem w stosunku do naturalnie występujących fitosteroidów płciowych. Prawdopodobnie u roślin estrogeny i androgeny egzogenne pochodzenia ulegają najpierw drobnej modyfikacji chemicznej, zwanej biotransformacją, i w ten sposób stają się właściwymi fitosteroidami, które oddziałują na niektóre procesy fizjologiczno-metaboliczne, a także wchodzi w odpowiednie interakcje

z fitohormonami, szczególnie auksynami i giberelinami. Analogicznie jak u zwierząt stwierdzono także w roślinach obecność enzymów powodujących przemiany biochemiczne steroidów płciowych: andro- i estrogenów oraz progesteronów (Geuns 1978, Heftmann 1975, 1977, Sláma 1980).

Najwięcej pospolitych steroidów płciowych, takich jak: estron, estradiol, estratriol, progesteron, pregnanol, pregnanon, pregnenolon, testosteron, androstendion, androstendiol i androstentriol (rys. 4) oraz cały szereg ich pochodnych stwierdzono przeważnie w generatywnych organach roślin, zwłaszcza pręcikach, słupkach i ziarnach pyłków kwiatowych, a także w nasionach i ich zarodkach oraz w niektórych owocach. W licznych gatunkach roślin należących do różnorodnych grup taksonomicznych andro- i estrogeny spełniają rolę biologicznych regulatorów o właściwościach stymulujących wzrost i rozwój zarodków roślinnych, szczególnie w ich stadium heterotroficznym, a także ich reprodukcję płciową — wspólnie z giberelinami. Najpospoliej tego rodzaju hormony występują u roślin nagozalążkowych, zwłaszcza z grupy iglastych (Bennet i współaut. 1966, Geuns 1978, Heftmann 1974, 1975, 1977, Letham i współaut. 1978, Sláma 1980).

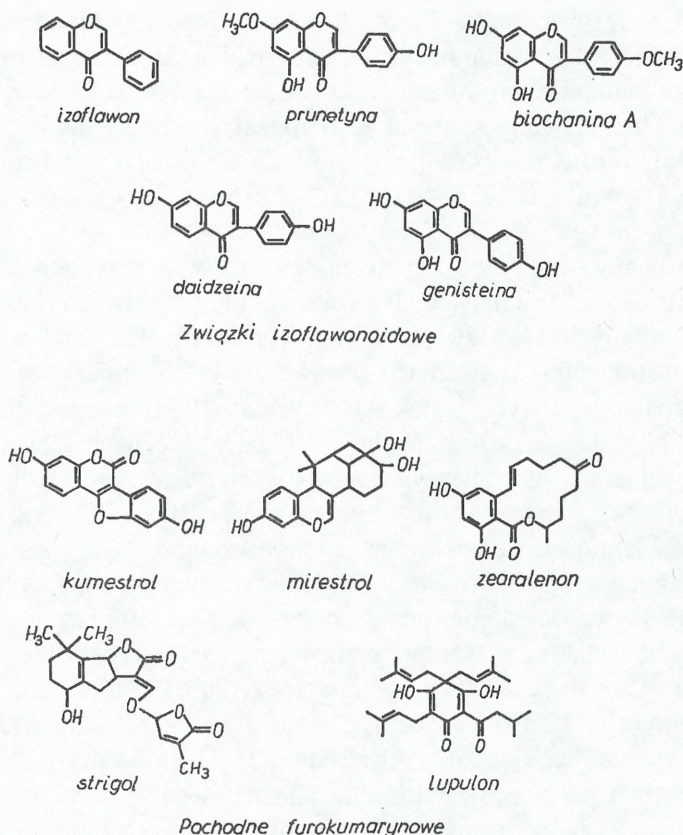
Fitoestrogeny oraz typowe estrogeny zwierzęce w optymalnych stężeniach powodują u roślin stymulację kiełkowania nasion oraz ogólny wzrost i rozwój zarodków i młodych roślin, zwłaszcza w początkowym okresie ich wegetacji. Pod wpływem estrogenów w roślinach wzrasta zawartość świeżej i suchej masy, kwasów rybonukleinowych, białek aktywnych metabolicznie, szczególnie frakcji rozpuszczalnych w wodzie oraz barwników fotosyntetycznych, głównie chlorofili. Również wzmagają one intensywność fotosyntezy, a także stymulują rozwój pąków kwiatowych, przede wszystkim organu żeńskiego, słupka, oraz proces wytwarzania komórek rozrodczych w woreczku zalążkowym. Działanie estrogenów powoduje wzrost ogólnej liczby kwiatów obupłciowych, a najbardziej żeńskich. Ich aktywność biologiczna w dużym stopniu jest zbliżona do giberelin, z którymi one wchodzi w synergistyczne interakcje (Geuns 1978, Heftmann 1974, 1977, Kączkowski 1993, Kopcewicz 1969, 1970, 1971, 1972, Kopcewicz i Paraziński 1974, Leopold i współaut. 1976, Sláma 1980).

W doświadczeniach wykonanych na odmianach karłowych grochu i fasoli oraz na kiełkujących nasionach i młodych roślinach sosny i świerka wykazano, że estrogeny pobudzają wytwarzanie fitohormonów, głównie auksyn i giberelin, co w efekcie powodowało stymulację wzrostu roślin o około 40%. Natomiast dodatek kinetyny do empirycznej uprawy powodował znaczny wzrost zawartości estrogenów, zaś wprowadzenie kwasu abscysynowego wyraźnie obniżało ich poziom w roślinach (Kopcewicz 1969, 1971, Leopold i współaut. 1976, Young i współaut. 1977).

W niektórych roślinach rolę steroidów płciowych żeńskich (fitoestrogenów) pełnią związki izoflawonowe (rys. 5), na przykład biochanina, daidzeina, genisteina, pratenseina i prunetyna oraz sam izoflawon, które wyizolowano z : jałowca

barwierskiego (*Genista tinetoria*), rdzenia śliw, pospolitych traw i zbóż, koniczyzny (*Trifolium pratense*), soi (*Soja hispida*), roślin szpilkowych oraz z niektórych gatunków drzew owocowych (Bickoff 1968, Boliński 1969, Kączkowski 1993, Letham i współaut. 1978, Słáma 1980).

Również aktywność fitoestrogenową wykazują występujące przeważnie w roślinach motylkowatych niektóre pochodne furokumaryn (rys. 5), na przykład kumestrol, trifoliol, psoralidyna i mirestrol (najaktywniejszy biologicznie), które wyizolowano z lucerny siewnej (*Medicago sativa*), kwiatów koniczyzny, lukrecji (*Glycyrrhiza glabra*) i *Pueraria mirifica*. Oprócz tego zearalenon (rys. 5) wystę-



Rys. 5. Związki furokumarynowe i izoflawonoidowe o aktywności fitoestrogenowej.

pujący w grzybach z rodzaju *Fusarium* oraz lupulon (rys. 5) znajdujący się w chmielu (*Humulus lupulus*) posiadają także znaczną aktywność estrogenową (Boliński 1969, Geuns 1978, Harborne 1988, Kączkowski 1993, Letham i współaut. 1978, Słáma 1980). Częściową aktywność giberelinową i estrogenową wykazuje także strigol (rys. 5), lakton seskwiterpenowy występujący w roślinach z rodzajów: *Striga* i *Sorghum*, który przede wszystkim promuje ogólny wzrost

roślin, ich organów generatywnych oraz kiełkowanie nasion (Bradow i współaut. 1988, Hsiao i współaut. 1981).

Z kolei naturalne fitoandrogeny (rys. 4) i typowe zwierzęce androgeny, zwłaszcza testosteron i jego pochodne, stymulują u roślin tylko proces kiełkowania nasion i rozwój zarodków w fazie heterotroficznej. Oprócz tego pobudzają proces kwitnienia, rozwój kwiatów, determinację ich płci, rozwój elementów męskich — pręcików i wytwarzanie w nich plemników. Natomiast rozwój wegetatywny roślin, począwszy od ich stadium przestawienia się na fotosyntezę pod wpływem roślinnych i zwierzęcych androgenów, jest dość intensywnie hamowany. U roślin o kwiatach dwupłciowych pod wpływem androgenów zmniejsza się liczebność kwiatów żeńskich na korzyść męskich, zaś fitoestrogeny wywołują efekt odwrotny (Geuns 1978, Heftmann 1974, 1977, Sláma 1980).

FITOKORTYKOSTEROIDY

Kortykosteroidy charakterystyczne dla zwierząt i ich pochodne oraz niektóre związki pokrewne z nimi wyizolowano z wielu gatunków traw i zbóż, a także z licznych gatunków roślin dwuliściennych zielnych należących przeważnie do rodzin: *Compositae*, *Papilionaceae*, *Cruciferae*, *Labiatae*, *Cucurbitaceae*, *Scrophulariaceae*, głównie z rodzaju naparstnic *Digitalis* sp. Do gatunków roślin naczyniowych najbardziej zasobnych w kortykosteroidy należą: fasola, pszenica, ryż, lukrecja, naparstnice, soczewica (*Ervum lens*), *Echallium elaterium* i *Mallotus paniculatus*, a także grzyby z rodzajów: *Cunninghamella* i *Rhizopus* (Geuns 1978, Letham i współaut. 1978, Sláma 1980).

Okazało się, że najbardziej aktywne biologicznie w roślinach są kortykosteroidy utlenione przy atomie węgla C-11. Spośród kortykosteroidów w roślinach najczęściej występują: kortykosteron, kortyzol, kortyzon, 11-dehydrokortyzol i aldosteron, zaś sporadycznie 11-dezoksykortykosteron (rys. 4) i cały szereg ich pochodnych zmetylowanych, utlenionych lub zredukowanych. W badaniach empirycznych wykazano, że kortyzon, hydrokortyzon, kortyzol, metylokortyzol i kortykosteron, stanowiące u zwierząt grupę glukokortykoidów, powodują stymulację wzrostu elongacyjnego roślin, a najbardziej pędów i korzeni. Pod ich wpływem wzrasta zawartość świeżej i suchej masy organicznej, a szczególnie kwasów rybonukleinowych i białek. Poza tym stosowane w optymalnych stężeniach glukokortykoidy oddziałują korzystnie na rozwój kwiatów, kiełkowanie nasion i rozwój w nich zarodka oraz wzrost młodych roślin, szczególnie w początkowej fazie ich autotroficzności (Geuns 1977, 1978, Heftmann 1977, Letham i współaut. 1978, Sláma 1980).

Natomiast typowe mineralokortykoidy zwierzęce, takie jak: aldosteron i 11-dezoksykortykosteron (rys. 4) oraz ich hydroksylowe bądź metylowe pochodne, spotykane u niektórych gatunków roślin, działają antagonistycznie do glukokortykoidów, gdyż w doświadczeniach wykonanych na grochu, soczewicy, fasoli

i pszenicy stwierdzono wpływ hamujący na kiełkowanie nasion, rozwój generatywnych organów reprodukcyjnych, rozwój wegetatywny roślin i związane z nim procesy biosyntezy kwasów nukleinowych (z wyjątkiem rRNA) i białek. Wyjątek stanowią korzenie przybyszowe, na których wzrost i tworzenie się mineralokortykoidy oddziałują stymulująco (Geuns 1977, 1978, Grünwald 1975, Heftmann 1977, Słáma 1980).

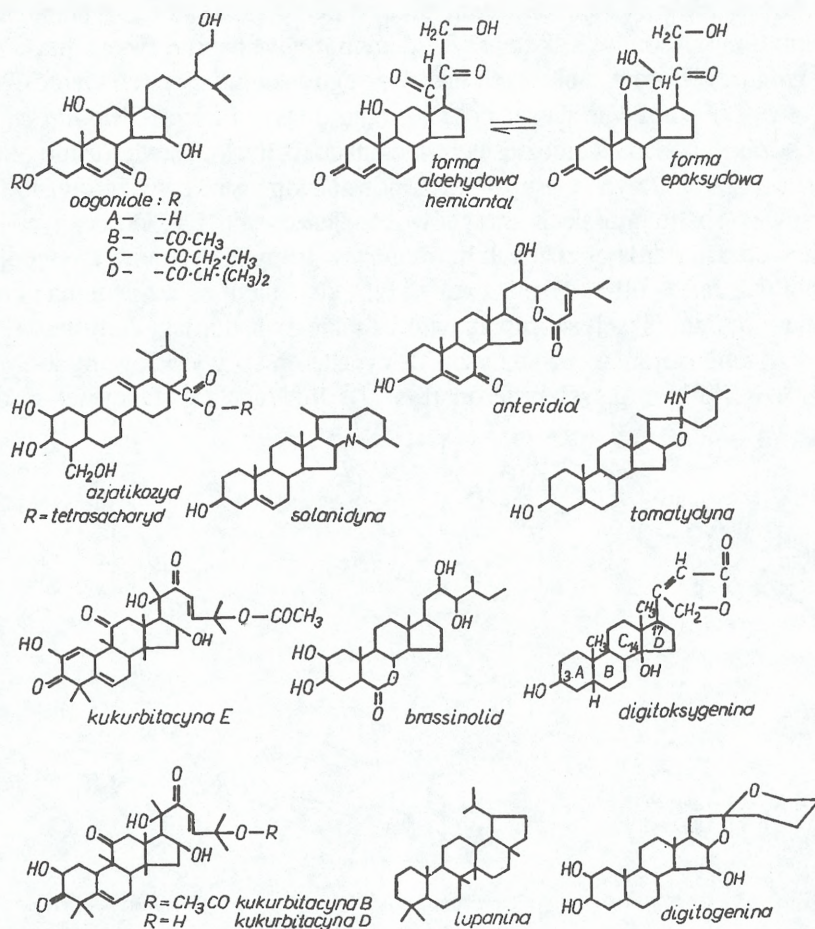
Z przeprowadzonych doświadczeń wynika, że niektóre glukokortykoidy naturalne i syntetyczne, jak kortyzol i prednizolon stosowane w większych stężeniach przekraczających 10^{-4} M, działają synergistycznie z kolchicyną w tworzeniu się roślinnych poliploidów. Ogólnie wiadomo, że największą aktywność biologiczną w stosunku do roślin wykazują te egzogenne steroidy zwierzęce, bądź endogenne fitosteroidy, które posiadają przy atomach węgla C-11 grupę hydroksylową, albo przy C-3 grupę ketonową, lub przy C-18 grupę karbonylową, jak w przypadku aldosteronu (Geuns 1977, Heftmann 1977, Słáma 1980).

ZWIĄZKI FITOSTEROIDOPODOBNE

Niektóre gatunki roślin nasiennych zawierają aktywne biologicznie związki pokrewne ze steroidami znane jako glukosteroidy i alkaloidy steroidowe, na przykład brassinolid, hemiantal, digitogenina, digitoksygenina, kukurbitacyny, lupanina, solanidyna, tomatydyna i azjatikozyd (rys. 6). Tego typu związki steroidowe wykryto przeważnie w elementach płciowych kwiatów oraz w owocach i nasionach licznych gatunków roślin, między innymi w: rzepaku (*Brassica napus*), dyni, pomidorach, chmielu, wykrocie azjatyckim (*Hydrocotyle asiatica*), oślim ogórku (*Echium elaterium*), naparstnicach (*Digitalis* sp.), skrzętnikach (*Strophanthus* sp.), kukurydzy, begoni (*Begonia* sp.), czosnku (*Allium sativum*), jęczmieniu (*Hordeum vulgare*), owsie (*Avena sativa*), pieprzycy i wielu innych, które przeważnie należą do rodzin: dyniowatych, krzyżowych, trędownikowatych, psiankowatych, liliowatych, tojeściowatych (*Asclepiadaceae*), toinowatych (*Apocynaceae*), złożonych, traw i zbóż (Geuns 1978, Heftmann 1974, Kączkowski 1993, Letham i współaut. 1978, Nickell 1982, Owczinnikow 1987, Słáma 1980).

Dotychczas niewiele wiemy o funkcji biologicznej nietypowych steroidów roślinnych zwanych związkami fitosteroidopodobnymi. Na przykład kukurbitacyny wykazują efekt hamujący na wzrost roślin w stosunku do giberelin, a także ze względu na gorzki smak spełniają rolę odstraszającą w stosunku do owadów i innych zwierząt roślinożernych. Spośród pochodnych kwasu azjatowego, na przykład azjatikozyd charakteryzuje się działaniem stymulującym na wzrost roślin, biosyntezę chlorofilu i proces fotosyntezy. Natomiast digitonina i digitoksygenina występują przeważnie w formie glikozydów i działają aktywująco na pracę serca kręgowców oraz wykazują silne właściwości obniżania napięcia powierzchniowego błon cytoplazmatycznych, co wywiera istotny wpływ na ich plastyczność

i przepuszczalność. Oprócz tego alkaloidy steroidowe w postaci wolnej lub glikozydowej, jak: tomatyna, solanidyna, solsonidyna, humulina, weratranina, które ze



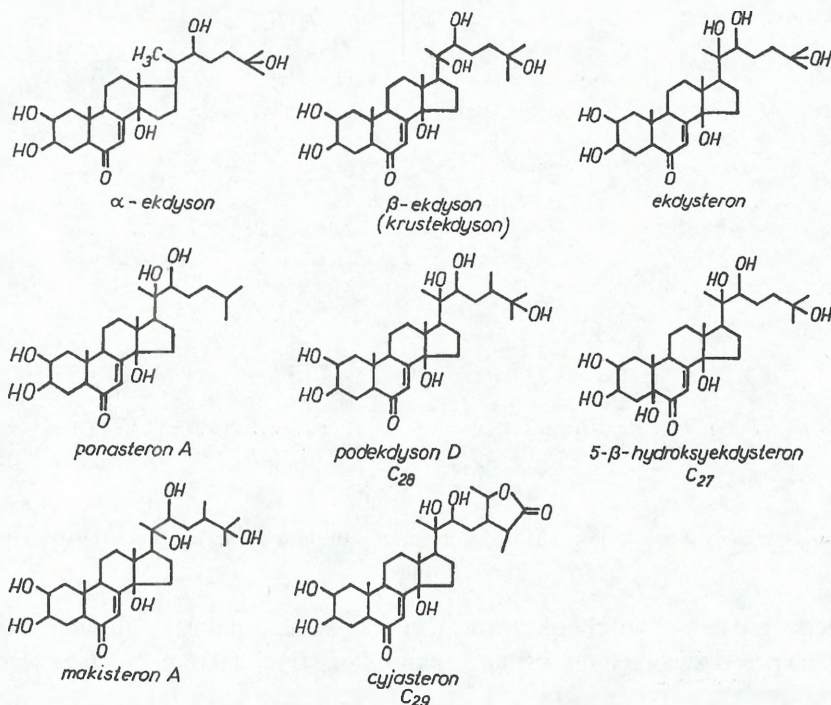
Rys. 6. Przykłady fitosteroidów (analogów chemicznych steroidów zwierzęcych) spotykanych w roślinach.

względem na właściwości toksyczne i gorzki smak, spełniają głównie funkcję obronną przed zwierzętami roślinożernymi. Poza tym niektóre z nich ze względu na właściwości antybiotyczne hamują rozwój różnego rodzaju patogenów roślinnych (Geuns 1978, Harborne 1988, Heftmann 1974, 1977, Kączkowski 1993, Owczinnikow 1987, Zabza 1989).

EKDYSONY I FITOEKDYSONY

Specyficzną grupę związków steroidowych stanowią ekdysony, które od ponad trzydziestu lat są znane jako hormony linienia u owadów (*Insecta*) i niektórych

skorupiaków (*Crustaceae*). Już od połowy lat sześćdziesiątych zaczęto wykrywać tego typu hormony u roślin, początkowo w drzewach iglastych, na przykład *Podocarpus alatus* i *Taxus baccata* oraz w paprociach, które są najbogatszym źródłem fitoekdysonów. Takim przykładem może być paproć zwyczajna (*Polypodium vulgare*), która w niektórych fazach swego rozwoju może zawierać ekdysteron i związki pokrewne nawet do 2% suchej masy, a także *Cyathula capitata*. Dotychczas w ponad osiemdziesięciu rodzinach roślinnych stwierdzono około 50 związków steroidowych z grupy ekdysonów. Natomiast nie wyizolowano fitoekdysonów z roślin morskich, grzybów kapeluszowych i jednorocznych roślin uprawnych. Do bardziej znanych hormonów z grupy ekdysonów występujących u roślin należą: α - i β -ekdyson, zwany krustekdysonem ze względu na obecność w niektórych gatunkach skorupiaków oraz takie związki, jak: ekdysteron, ponasteron A, makisteron A, podekdyson D, cyjasteron — wyizolowany z *Cyathula capitata* i 5- β -hydroksyekdysteron (rys. 7). Roślinne substancje ekdysonowe



Rys. 7. Przedstawiciele ekdysonów spotykanych u stawonogów i roślin.

zawierają tetracykliczny układ steroidowy zawierający liczne grupy hydroksylowe przeważnie przy atomach węgla w pozycjach: C-2, C-3 i C-14 oraz intensywnie zhydrolizowany łańcuch boczny. Ze względu na liczbę atomów węgla budujących cząsteczkę można je podzielić na ekdysony typu C₂₇, C₂₈ i C₂₉ (Cymborowski

1984, Harborne 1988, Kączkowski 1993, Nawrot 1984, Owczinnikow 1987, Rosenthal 1986).

Mechanizm biosyntezy ekdysonów został dość dokładnie wyjaśniony zarówno u owadów, jak i roślin. Początkowo były przypuszczenia, że rośliny mogą wytwarzać fitoekdysony z ekdysonu pochodzącego z owadów na nich żerujących. W doświadczeniach izotopowych wykonanych na paprotce zwyczajnej i siewkach cisa pospolitego udowodniono, że fitoekdysony tworzą się z kwasu mewalonowego (MVA) poprzez cały proces biosyntezy steroidów. Natomiast u różnych gatunków zatrzaliny (*Podocarpus* sp.) stwierdzono przemiany cholesterolu do różnych form chemicznych ekdysonu (Heftmann 1968, Kączkowski 1993, Rosenthal 1986, Wood 1983).

Aktywność biologiczna fitoekdysonów jest niewielka, a ich działanie stymulujące na kiełkowanie nasion i zarodników oraz wzrost elongacyjny roślin jest w granicach 10%–15% i w dużym stopniu wykazuje podobieństwo do giberelin. Natomiast działanie ekdysonów na poziomie molekularnym u roślin nie było dotychczas prawie badane. Z nielicznych doświadczeń wiadomo, że ekdysony oddziałują na ekspresję genów odpowiedzialnych za biosyntezę niektórych enzymów, na przykład dekarboksylaz współdziałających w przemianach utleniających związki fenolowe. Jak dotąd ich funkcja biologiczna u roślin nie jest bliżej poznana. Są przypuszczenia, że niektóre fitoekdysony, zwłaszcza typu C_{28} i C_{29} o intensywnie rozgałęzionym łańcuchu bocznym, jak: podekdyson, cyjasteron, u roślin mogą spełniać rolę antyhormonu hamującego wzrost i rozwój owadów żerujących na roślinach. Jednak sporo owadów pasożytujących bądź zjadających całe rośliny zasobne w fitoekdysony ewolucyjnie wykształciło system samoobrony w postaci enzymów, które je inaktywują, bądź degradują do nieczynnych biologicznie związków (Harborne 1988, Heftmann 1977, Nawrot 1984, Owczinnikow 1987, Rosenthal 1986, Wood 1983, Zabza 1989).

PODSUMOWANIE

Znaczenie biochemiczne amin aromatycznych, prostaglandyn, analogów hormonów juwenilnych, steroidów i związków pokrewnych oraz ich funkcje biologiczne, metaboliczne i ekologiczne u roślin są w niewielkim stopniu wyjaśnione, a dotychczasowa informacja naukowa pozwala potwierdzić ich czynny udział w regulacji takich procesów komórkowych, jak: wzrost, rozwój i związany z nimi metabolizm. U wielu roślin związki steroidowe, a szczególnie esto- i androgeny spełniają ważną rolę w reprodukcji płciowej. Ponadto fitoekdysony i analogi chemiczne JH odgrywają zasadniczą rolę w interakcjach między pasożytem lub szkodnikiem a ich żywicielem-rośliną. Steroidy są ważnym elementem składowym w budowie błon komórkowych roślin i zwierząt, zwłaszcza cytoplazmatycznych — oddziałujących na ich funkcjonowanie, a szczególnie na procesy przepuszczalności, adhezji i plastyczności. Jednocześnie ma to istotne znaczenie

w utrzymaniu przez nie określonej fizjologicznie i metabolicznie struktury błon komórkowych, a także współudział steroidów w regulacji transportu aktywnego metabolitów.

W ogólnym podsumowaniu trzeba stwierdzić, że u wielu gatunków roślin, głównie naczyniowych, wykazano obecność typowych hormonów zwierzęcych, a najliczniej steroidów oraz ich pochodnych i analogów chemicznych. Hormony te, zwłaszcza steroidowe, wykazują dużą aktywność biologiczną, szczególnie w reprodukcji płciowej roślin oraz w ich wzroście i procesach fizjologiczno-metabolicznych. Jednak w ostatnich latach zbyt mało prowadzi się badań dotyczących wpływu zwierzęcych hormonów i związków pokrewnych na metabolizm roślin i mechanizmów ich działania na poziomie molekularnym komórki. Poza tym spełniają one istotną rolę w kształtowaniu stosunków ekologicznych, a przede wszystkim w interakcjach między organizmami. Ponadto ich obecność w roślinach jest jednym z wielu dowodów pokrewieństwa flory z fauną oraz wspólnego pochodzenia materii żywej.

THE OCCURRENCE AND BIOLOGICAL ACTIVITY OF ANIMAL HORMONES AND RELATED COMPOUNDS IN PLANTS

Summary

Numerous plant species belonging to algae, fungi and higher plants are able to synthesize animal hormones: different groups of steroids (e.g. estro- and androgens, corticosteroids, ecdysones, phytoecdysones) as well as similar compounds showing estrogen activity. They synthesize also catecholamines, juvenile hormones, prostaglandines, acetylcholine, and their chemical analogues. Animal hormones and related compounds are biologically active in plants even at concentrations as low as 10^{-8} – 10^{-4} M. Most often they stimulate, and but rarely inhibit, growth, development and physiological and metabolic processes. Steroids affect also the morphogenetic processes, e.g. sex hormones act on generative reproduction; sterols are important constituents of cytomembrane structures, involved, among others, in active transport of metabolites, as well as in maintaining the permeability and plasticity of the membranes. Animal hormones, e.g. phytoecdysones and chemical analogues of juvenile hormones affect also the ecological interaction between the pests and parasites, on the one hand, and their plant hosts, on the other; they act then as antihormones or antimetabolites, enhancing plant defense mechanisms. The occurrence of some of the animal hormones in plants may serve as an additional important proof of the common origin of flora and fauna.

LITERATURA

- Alnagdy S.A., Rahman M.O.A., Heiba H.I., 1986. *Extraction and identification of different prostaglandins in Allium cepa*. Comp. Biochem. Physiol. 85, 163–166.
- Attrep K.A., Mariani J.M., Attrep M., 1973. *Search for prostaglandin A₁ in onion*. Lipids 8, 484–486.
- Bennet R.D., Ko S.T., Heftmann E., 1966. *Isolation of estrone and cholesterol from the date palm Phoenix dactylifera L*. Phytochemistry 5, 231–235.
- Bickoff E.M., 1968. *Flavonoid estrogens in plants*. Amer. Perfum. Cosmet. 83, 59–62.

- Boliński Z., 1969. *Current state of knowledge concerning plant estrogens (phytoestrogens)*. Post. Nauk Roln, 16, 39–62.
- Bowers W. S., Nishida R., 1980. *Juvocimenes potent juvenile hormone mimics from sweet basil*. Science 209, 1030–1031.
- Bradov J. M., Connick W. J., Pepperman A. B., 1988. *Comparison of the seed germination effects of synthetic analogues of strigol, gibberellic acid, cytokinins and other plant growth regulators*. J. Plant Growth Regul. 7, 227–239.
- Bygdeman S., 1960. *Noradrenaline, 3-hydroxytyramine and related compound in Solanum tuberosum*. Ark. Kemi 16, 247–253.
- Collier H. O. J., Chesher G. B., 1956. *Identification of 5-hydroxytyramine in the sting of the nettle (Urtica dioica)*. Br. J. Pharmac. Chemother. 2, 186–189.
- Curry S. C., Galsky A. G., 1975. *The action of prostaglandins on GA₃ controlled responses. I. Induction of barley endosperm acid phosphatase activity by prostaglandins E₁ and E₂*. Plant Cell Physiol. 16, 799–804.
- Cymborowski B., 1984. *Endokrynologia owadów*. PWN, Warszawa.
- Czerpak R., Rundt M., Mical A., 1982. *Wpływ katecholamin na wybrane parametry biochemiczne u glonu Chlorella pyrenoidosa*. Zesz. Nauk. Filii Uniw. Warszaw. w Białymstoku, Nauki Mat.-Przyr., Prace Biol. 8, 45–64.
- Dathe W., Ronsch H., Preiss A., Schade W., Sembdner G., Schreiber K., 1981. *Endogenous plant hormones of the broad bean Vicia faba L. (-) — jasmonic acid, a plant growth inhibitor in pericarp*. Planta 153, 530–535.
- Emmelin N., Feldberg W., 1949. *Distribution of acetylcholine and histamine in nettle plants*. New Phytol. 48, 143–148.
- Evans M. L., 1972. *Promotion of cell elongation in Avena coleoptiles by acetylcholine*. Plant Physiol. 50, 414–416.
- Faugeras G., Debelmas J., Paris R. R., 1967. *Sur la presence et la repartition d'aminophenols (tyramine, 3-hydroxy-tyramine ou dopamine et nor-adrenaline) chez l'Aconit Napel: Aconitum napellus L.* Comp. Rend. Hebd. Seanc. Acad. Sci. Paris 264, 1864–1867.
- Fluck R. A., Jaffe M. J., 1974. *The acetylcholine system in plants*. Curr. Adv. Plants Sci. Comment. 11, 1–22.
- Fowler H. D., 1962. *Histamine in grasses and clovers*. Nature (London) 193, 382–383.
- Fukui H., Koshimizu K., Yamazaki Y., Usuda S., 1977. *Structures of plant growth inhibitors in seeds of Cucurbita pepo L.* Agric. Biol. Chem. 41, 189–194.
- Geuns J. M. C., 1977. *Structure requirements of corticosteroids for physiological activity in etiolated mung bean seedlings*. Z. Pflanzenphysiol. 81, 1–16.
- Geuns J. M. C., 1978. *Steroid hormones and plant growth and development*. Phytochemistry 17, 1–14.
- Gregson R. P., Marwood D. F., Quinn R. J., 1979. *The occurrence of prostaglandins PGF_{2α} in a plant - the red alga Gracilaria lichenoides*. Tetrahedron Lett. 46, 4505–4506.
- Groenewald E. G., Visser J. H., 1978. *The effect of arachidonic acid prostaglandins and inhibitors of prostaglandin synthetase on the flowering of excised Pharbitis nil shoot apices under different photoperiods*. Z. Pflanzenphysiol. 88, 423–429.
- Groenewald E. G., Visser J. H., Grobbelaar N., 1983. *The occurrence of prostaglandin PGF_{2α} in Pharbitis nil seedlings grown under short days or long days*. S. Afr. J. Bot. 2, 82–89.
- Gross D., 1975. *Growth regulating substances of plant origin*. Phytochemistry 14, 2105–2112.
- Grosse W., 1981. *Function of serotonin in seeds of walnuts*. Phytochemistry 21, 819–822.
- Grünwald C., 1975. *Plant sterols*. Ann. Rev. Plant. Physiol. 26, 309–336.
- Harborne J. B., 1977. *Chemosystematic and coevolution*. Pure Appl. Chem. 49, 1403–1421.
- Harborne J. B., 1988. *Introduction to Ecological Biochemistry*. London Acad. Press.
- Hardwick B. C., Axelrod B., 1969. *Isolation of octopamine from annual rye grass*. Plant physiol. 44, 1745–1749.
- Heftmann E., 1968. *Biosynthesis of plant steroid*. Lloydia, 31, 293–317.

- Heftmann E., 1974. *Recent progress in biochemistry of plant steroids other than sterols (saponins, glycoalcaloids, pregnane derivatives, cardiac glycosides and sex hormone)*. Lipids 9, 626–639.
- Heftmann E., 1975. *Steroid hormone in plants*. Lloydia 28, 195–208.
- Heftmann E., 1977. *Function of steroids in plants*. Progr. Phytochem, 4, 891–901.
- Hoshino T., 1979. *Simulation of acetylcholine action by β -indole acetic acid in inducing diurnal change of floral response to chilling under continuous light in Lemna gibba G₃*. Plant Cell Physiol. 20, 43–50.
- Hsiao A. I., Worsham A. D., Moreland D. E., 1981. *Regulation of the withweed (Striga asiatica). Conditioning and germination by di-strigol*. Weed Sci. 29, 101–104.
- Jacobson M., Redfarn R. E., Mills G. D., 1975. *Naturally occurring insect growth regulators. II. Echinolon a highly active juvenile hormone mimic from Echinacea angustifolia roots*. Lloydia 38, 473–476.
- Jaffe M. J., 1970. *Evidence for the regulation of phytochrome — mediated processes in bean roots by the neurohumour acetylcholine*. Plant Physiol. 46, 768–777.
- Jaffe M. J., 1976. *Phytochrome — controlled acetylcholine synthesis at the endoplasmic reticulum*. [W:] *Light and Plant Development*. H. Smith (red.), s. 33–334. Butterworths, London.
- Janistyn B., 1982. *Gas chromatographic — mass spectroscopic identification of prostaglandin F₂ in flowering Kalanchoe blossfeldiana v. Poelln*. Planta 154, 485–487.
- Kączkowski J., 1992, 1993. *Biochemia roślin*, t. 1. *Przemiany typowe*; t. 2. *Metabolizm wtórny*, PWN, Warszawa.
- Kohlmünzer S., 1980. *Farmakognozja*. PZWL, Warszawa.
- Kopcewicz J., 1969. *Effect of estrone on the content of endogenous gibberellins in the Dwarf Pea*. Naturwissenschaften 56, 334–335.
- Kopcewicz J., 1970. *Influence of estrogens on the flower formation in Cichorium intybus L*. Naturwissenschaften 57, 136–137.
- Kopcewicz J., 1971. *Estrogens in developing bean (Phaseolus vulgaris) plants*. Phytochemistry 10, 1423–1427.
- Kopcewicz J., 1972. *Studia nad fizjologiczną rolą hormonów estrogennych w procesach wzrostu i rozwoju roślin*. Wyd. Uniw. M. Kopernika w Toruniu.
- Kopcewicz J., 1980. *Rola fitochromu we wzroście i rozwoju roślin*. Wiad. Bot. 24, 67–84.
- Kopcewicz J., Paraziński Z., 1974. *Effect of growth regulators, steroids and estrogen fraction from sage plants on flowering of long day plant Salvia solendens grown under noninductive light conditions*. Biol. Plant. 16, 132–135.
- Kopcewicz J., Tretyn A., Cymerski M., 1992. *Fitochrom i morfogeneza roślin*. PWN, Warszawa.
- Lárgué-Saavedra A., 1979. *Studies on the effect of prostaglandins on four plant bioassay systems*. Z. Pflanzenphysiol. 92, 263–270.
- Leopold A. S., Erwin M., Oh J., Browning B., 1976. *Phytoestrogens: adverse effects on reproduction in California quail*. Science 191, 98–100.
- Letham D. S., Goodwin P. G., Hoggins T. J. V. (red.) 1978. *Phytohormones and Related Compounds — A Comprehensive Treatise*. T. 1, 2. Elsevier North Holland Biomedical Press, Amsterdam-Oxford-New York.
- Lloyd G. R., Nicholls P. J., 1965. *Formation of histamine in the cotton plant*. Nature (London) 206, 298.
- Mirocha C. J., Christensen C. M., Nelson G. H., 1968. *Physiological activity of some fungal estrogens produced by Fusarium*. Cancer Res. 28, 2319–322.
- Nawrot J., 1984. *Produkty naturalne w ochronie roślin*. Pestycydy 1–31.
- Nickell L. G., 1982. *Plant growth regulators. Agricultural use*. Springer, Berlin.
- Owczinnikow J. A., 1987. *Bioorganiczeskaja Chimia*. Izd. Proswueszczénije, Moskwa.
- Parthier B., 1990. *Jasmonates: hormonal regulators or stress factors in leaf senescence?* J. Plant Growth Regul. 9, 57–63.

- Regula I., Devidé Z., 1980. *Presence of serotonin in some species of genus Urtica*. Acta Bot. Croat. 39, 64–68.
- Regula I., Kolewska-Pletikarp B., Krasnik-Rasol M., 1989. *Presence of serotonin in Juglans ailanthifolia Carr. and its physiological effects on plants*. Acta Bot. Croat. 48, 57–62.
- Rosenthal G. A., 1986. *The chemical defences of higher plants*. Sci. Amer. 1, 76–81.
- Saniewski M., 1979. Questions about occurrence and possible roles of prostaglandins in the plant kingdom. Acta Hort. 91, 73–81.
- Saniewski M., 1980. *Prostaglandyny — nowa grupa regulatorów wzrostu i rozwoju roślin?* Wiad. Bot. 24, 85–92.
- Saniewski M., 1983. *Kwas jasmonowy i jego estry jako regulatory wzrostu i rozwoju roślin*. Wiad. Bot. 27, 111–120.
- Saniewski M., 1989. *Występowanie i aktywność fizjologiczna prostaglandyn w roślinach*. Kosmos 38, 211–223.
- Saniewski M., Banasik L., Rudnicki R. M., 1979. A note on the activity of prostaglandins in a few plant bioassay. Bull. Pol. Ac.: Biol. 27, 775–780.
- Saxena P. R., Tangri K. K., Bhargava K. P., 1966. *Identification of acetylcholine, histamine and 5-hydroxytryptamine in Gircardinia heterophylla (Decne)*. Can. J. Physiol. Pharm. 44, 621–627.
- Skarżyński B., 1933. *An oestrogenic substance from plant material*. Nature (London) 131, 766.
- Sláma K., 1980. *Animal hormones and antihormones in plants*. Biochem. Physiol. Pflanzen. 175, 177–193.
- Smith T. A., 1971. *The occurrence, metabolism and functions of amines in plants*. Biol. Rev. 46, 210–241.
- Smith W. J., Kirshner N., 1960. *Enzymatic formation of noradrenaline by the banana plant*. J. Biol. Chem. 235, 3589–3591.
- Steiner M., Hartman T., 1968. *Über Vorkommen und Verbreitung fluchtiger Amine bei Meeresalgen*. Planta 79, 113–121.
- Stewart W. D. P. (red.) 1974. *Algal Physiology and Biochemistry*. (Bot. Monogr.) Vol. 10. Blackwell Sci Publ.
- Thimann K. V., Satler S. O., 1981. *Effects of methyl jasmonate on leaf senescence*. Plant Physiol. 47, 68–69.
- Tretyn A., 1987. *Influence of red light and acetylcholine on $^{45}\text{Ca}^{2+}$ uptake by oat coleptile cells*. Cell. Biol. Int. Rep. 11, 887–898.
- Waalkes T. P., Sjoerdsma A., Creveling C. R., Weissbach H., Udenfriend S., 1958. *Serotonin, norepinephrine and related compounds in bananas*. Science N.Y. 127, 648–650.
- West G. B., 1958. *Tryptamines in edible fruits*. J. Pharm. Pharmac. 10, 589–590.
- West G. B., 1959. *Tryptamines in tomatoes*. J. Pharm. Pharmac. 11, 319–320.
- Wheaton T. A., Stewart I., 1969. *Biosynthesis of synephrine in Citrus*. Phytochemistry 8, 85–92.
- Wheaton T. A., Stewart I., 1970. *The distribution of tyramine, N-methyltyramine, hordenine, octapamine and synephrine in higher plants*. Lloydia 33, 244–254.
- Wood W. F., 1983. *Chemical ecology: chemical communication in nature*. J. Chem. Education 60, 531–539.
- Yamane H., Takagi H., Abe H., Yokota T., Takahashi N., 1981. *Identification of jasmonic acid in tree species of higher plants and its biological activities*. Plant Cell Physiol. 22, 689–697.
- Young I. J., Knights B. A., Hillman J. R., 1977. *Oestradiol and its biosynthesis in Phaseolus vulgaris L*. Nature (London) 267, 429.
- Zabża A., 1989. *Chemiczne podstawy oddziaływania roślin — owad. Skuteczność i zawodność naturalnych systemów obronnych roślin przeciwko owadom*. Kosmos 38, 155–177.