

JAN KĘPCZYŃSKI i EWA KĘPCZYŃSKA

*Katedra Fizjologii Roślin
Uniwersytet Szczeciński
Wąska 13, 71-415 Szczecin*

ZNACZENIE ETYLENU W USTĘPOWANIU SPOCZYNKU I KIELKOWANIU NASION

WSTĘP

Etylen, nienasycony węglowodór, jest wyjątkowym hormonem roślinnym z powodu niezwykle prostej budowy oraz występowania w postaci gazu. Już na początku tego wieku zauważono, że gaz ten wpływa na wzrost i rozwój roślin, a 50 lat temu pojawiła się koncepcja uznania etylenu za hormon roślinny. Obecnie wiadomo, że związek ten jest produkowany, przynajmniej w śladowej ilości, przez prawie wszystkie rośliny wyższe i uczestniczy w regulacji wielu procesów fizjologicznych poczynając od kiełkowania, a na starzeniu kończąc (KĘPCZYŃSKI 1988, MATOO i SUTTLE 1991).

Pomimo, że pierwsze badania dotyczące wpływu etylenu na kiełkowanie nasion przeprowadzono już około 70 lat temu nadal wiele pozostało do wyjaśnienia, a ponadto w miarę dostarczania nowych faktów pojawiają się wciąż nowe pytania. Badania w okresie pierwszych kilkudziesięciu lat polegały głównie na ocenie wpływu egzogenne etylenu, a później etefonu, związku działającego za pośrednictwem etylenu uwalnianego w tkance.

Szczególnie duży postęp w badaniach nad znaczeniem etylenu był widoczny po wprowadzeniu chromatografii gazowej do oznaczania tego gazu. Odkrycie bezpośredniego prekursora biosyntezy etylenu kwasu 1-aminocyklopropa-1-karboksylowego (ACC) i opracowanie metody jego oznaczania, a także enzymów uczestniczących w szlaku biosyntezy etylenu, zapoczątkowało dalszy rozwój badań. Poznanie specyficznych inhibitorów biosyntezy i działania etylenu stworzyło możliwości manipulacji poziomem etylenu w tkance oraz dostępnością jego receptorów.

Nasiona nie kiełkują jeśli znajdują się w stanie spoczynku. Spoczynek pierwotny nasion jest indukowany podczas rozwoju i ich dojrzewania. Uniemożliwia on kiełkowanie nasion zarówno przed, jak też bezpośrednio po ich zbiorze. Brak zdolności nasion do kiełkowania, pomimo zapewnienia im korzystnych dla tego procesu warunków, może być uwarunkowany spoczynkiem embrionalnym (ang. embryo dormancy) lub obecnością okrywy nasiennej (ang. coat imposed dormancy). Spoczynek embrionalny może ustępować w konsekwencji dojrzewania posprzętnego zachodzącego podczas stratyfikacji nasion lub ich przechowywania w stanie suchym. Usunięcie okrywy nasiennej umożliwia kiełkowanie nasion charakteryzujących się spoczynkiem nieembrionalnym. Nasiona, które nie przechodzą stanu spoczynku lub po ustąpieniu tego spoczynku nie kiełkują tylko wtedy, gdy nie są zapewnione odpowiednie warunki dla ich kiełkowania, a więc znajdują się w spoczynku względnym. Po zabezpieczeniu odpowiednich warunków nasiona te kiełkują. Przetrzywanie nasion znajdujących się w spoczynku względnym w warunkach uniemożliwiających kiełkowanie na przykład w supraoptymalnej lub suboptymalnej dla kiełkowania temperaturze przy właściwej wilgotności, może indukować tak zwany wtórny spoczynek nasion. Takie nasiona nie kiełkują po zapewnieniu im optymalnych warunków, a więc znajdują się w stanie spoczynku wtórnego.

Celem artykułu jest omówienie znaczenia etylenu w ustępowaniu pierwotnego, wtórnego i względnego spoczynku nasion oraz ich kiełkowaniu. Cel ten realizowano poprzez stosowanie

egzogenne etylen lub etefonu, oznaczanie wydzielania etyleny, zawartości bezpośredniego prekursora jego biosyntezy, aktywności en-

zymu przekształcającego prekursor do etyleny i stosowanie inhibitorów biosyntezy etyleny oraz inhibitora wiązania etyleny do receptora.

WPLYW ETYLENU

Etylen lub etefon wywołuje ustępowanie spoczynku oraz stymuluje proces kiełkowania nasion wielu gatunków roślin (KETRING 1977, EGLEY 1980, KĘPCZYŃSKI 1985, KĘPCZYŃSKI 1988, ESASHI 1991). Etylen jest zwykle stosowany w stężeniach od 0,1 do 200 μ /L. Etylen lub etefon powoduje ustąpienie pierwotnego spoczynku nasion orzecha ziemnego (KETRING i MORGAN 1969), jabłoni (KĘPCZYŃSKI i RUDNICKI 1975, KĘPCZYŃSKI i współaut. 1977), szarłat szorstkiego (EGLEY 1980, KĘPCZYŃSKI i współaut. 1996c). Zauważono, że reakcja nasion na ten hormon zależy od terminu jego aplikacji. Egzogenne etylen wywołuje największy efekt, gdy zastosuje się go podczas pierwszych 20 godzin pęcznienia nasion szarłat szorstkiego. Stwierdzono, że etylen umożliwia ustąpienie spoczynku nasion słonecznika (CORBINEAU i COME 1995) oraz szarłat szorstkiego (Kępczyński i Kępczyńska, dane niepubl.), jednak w obecności kwasu abscysynowego (ABA) konieczne jest zastosowanie wyższego stężenia tego hormonu.

Zarówno etylen, jak też etefon przerywały również wtórny spoczynek nasion rzepienia (ESASHI i współaut. 1978), sałaty (ABELES 1986), słonecznika (CORBINEAU i współaut. 1988), szarłat wiechowatego i zwiśłego (KĘPCZYŃSKI i KĘPCZYŃSKA 1993, KĘPCZYŃSKI i współaut. 1996a,b). Znane są przykłady, że ustąpienie wtórnego spoczynku uzależnione jest od jednoczesnej obecności etyleny i gibereliny, na przykład w nasionach szczawiu kędzierzawego (SAMIMY i KHAN 1983) i rzepienia (ESASHI i współaut. 1975).

Kiełkowanie nasion szarłat zwiśłego (KĘPCZYŃSKI i KARSEN 1985) było przyspieszane przez etylen. Zaobserwowano, że inhibicja kiełkowania nasion szarłat zwiśłego i wiechowatego (KĘPCZYŃSKI 1986a, KĘPCZYŃSKI i KĘPCZYŃSKA 1988, KĘPCZYŃSKI i współaut. 1988) przez inhibitory biosyntezy gibereliny (tetyklacis, paklobutrazol) jest znoszona nie tylko przez giberelinę, lecz również przez etefon. Sugeruje to, że etylen może zastępować działanie gibereliny.

Potwierdzeniem udziału etyleny w kiełkowaniu nasion wymagających gibereliny były wyniki doświadczeń, w których wykorzystano nasiona mutantów rzodkiewnika pospolitego niezdolnych do syntezy gibereliny (KARSEN i współaut. 1989). Nasiona te kiełkowały tylko w obecności egzogennej gibereliny zarówno na świetle, jak też w ciemności. Etylen zastępował całkowicie giberelinę tylko na świetle.

Etylen stymuluje kiełkowanie nasion w niekorzystnych dla tego procesu warunkach, na przykład w nieodpowiedniej temperaturze, zasoleniu lub przy deficycie wody. Inhibicja kiełkowania nasion sałaty (ABELES 1986) i ciecierzycy pospolitej, wywołana supraoptymalną dla kiełkowania temperaturą, ustępuje pod wpływem etyleny. Stwierdzono, że etylen i cytokiny w sposób synergistyczny lub addytywny znoszą inhibicję kiełkowania nasion sałaty (RAO i współaut. 1975). Etylen odwraca też inhibicję kiełkowania nasion sałaty (ABELES 1986) i szarłat zwiśłego (KĘPCZYŃSKI i KARSEN 1985, KĘPCZYŃSKI 1986a) spowodowaną nieodpowiednim potencjałem osmotycznym roztworu. Etylen działa antagonistycznie w stosunku do kwasu abscysynowego, hamującego kiełkowanie nasion komosy białej i szarłat zwiśłego (KARSEN 1976, KĘPCZYŃSKI 1986b). Zaobserwowano synergizm pomiędzy etefonem i kinetyną podczas odwracania inhibicji kiełkowania nasion sałaty pod wpływem ABA (RAO i współaut. 1975). Etefon umożliwia kiełkowanie nasion szarłat zwiśłego zahamowane inhibitorem kiełkowania, estrem metylovym kwasu jasmonowego (KĘPCZYŃSKI i BIAŁECKA 1994, BIAŁECKA i KĘPCZYŃSKI 1998).

Reasumując, etylen stymuluje ustępowanie wszystkich rodzajów spoczynku nasion oraz kiełkowanie zahamowane przez inhibitory tego procesu. Egzogenne etylen jest czynnikiem warunkującym kiełkowanie wielu gatunków nasion. Reakcja na egzogenne etylen może sugerować, że nasiona nie kiełkują z powodu niewystarczającego stężenia endogenne etyleny.

WYDZIELANIE ETYLENU

Nasiona spoczynkowe i niespoczynkowe produkują etylen. Spoczynkowe nasiona koniuczyny, rzepienia (ESASHI i LEOPOLD 1969), szarłat szorstkiego (KĘPCZYŃSKI i współaut. 1996b)

i zarodki jabłoni (KĘPCZYŃSKI i współaut. 1977) wydzielają mniej etyleny niż niespoczynkowe. Czynniki przerywające spoczynek powodują jednocześnie podwyższenie wydzielania etyle-

nu. Wtórny spoczynek nasion sałaty (BURDETT 1972) i szarłatu zwiśłego (KEPCZYŃSKI i współaut. 1996b) również jest związany z zahamowaną produkcją etylenu. Zatem brak lub niska zdolność do kiełkowania nasion spoczynkowych związana jest z niewystarczającą syntezą etylenu. Niespoczynkowe nasiona rzepienia (SATO i ESASHI 1983), sałaty (FU i YANG 1983) i szarłatu zwiśłego (KEPCZYŃSKI i KARSSSEN 1985) produkowały etylen przed pojawieniem się kiełka. W niektórych doświadczeniach stwierdzono korelację pomiędzy maksymalną produkcją etylenu, a przebicciem okrywy nasiennej przez kiełek. Usuwanie etylenu opóźnia kiełkowanie nasion rzepienia (KATO i ESASHI 1975), sałaty (RUDNICKI i współaut. 1978) i zarodków jabłoni, co wskazuje, że etylen jest potrzebny dla procesu kiełkowania.

Wysoka temperatura, zasolenie i stres osmotyczny hamują wydzielanie etylenu i kiełkowanie nasion sałaty (ABELES 1986), ciecierzycy pospolitej (GALLARDO i współaut. 1991) i szarłatu zwiśłego (KEPCZYŃSKI i KARSSSEN 1985). Termoinhibicja kiełkowania nasion sałaty (SAINI i współaut. 1986) ustępowała pod wpływem gibereliny, kinetyny i dwutlenku węgla zastosowanych jednocześnie. Znoszenie inhibicji termicznej związane było ze zwiększeniem produkcji etylenu przed kiełkowaniem. Inhibicja produkcji etylenu przed pojawieniem się kiełka sugeruje, że zahamowanie produkcji etylenu jest przyczyną inhibicji kiełkowania. ABA hamował kiełkowanie i produkcję etylenu przez niespoczynkowe zarodki jabłoni (KEPCZYŃSKI i współaut. 1977) i nasiona ciecierzycy pospolitej (GALLARDO i współaut. 1992).

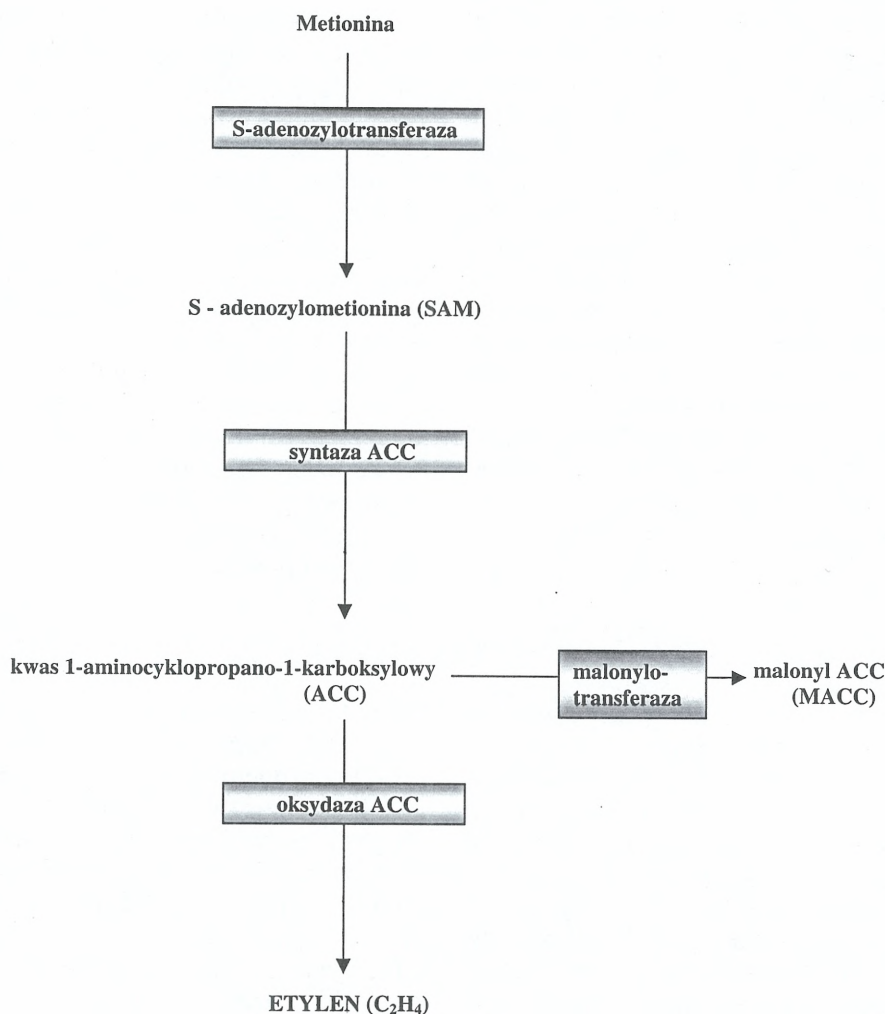
BIOSYNTETA ETYLENU

Etylen jest syntetyzowany przez nasiona, podobnie, jak w innych organach roślin wyższych z metioniny poprzez S-adenozylometioninę (SAM) i ACC. Synteza ACC, bezpośredniego prekursora etylenu, z SAM jest katalizowana przez syntazę ACC, uznawaną za enzym warunkujący intensywność produkcji etylenu. Przekształcanie ACC do etylenu jest katalizowane przez oksydazę ACC. Prekursor etylenu może też ulegać malonylacji przy udziale transferazy malonylu ACC w wyniku czego powstaje N-malonyl-ACC (MACC). Konsekwencją malonylacji jest obniżenie zawartości ACC, bezpośredniego prekursora etylenu, oraz zmniejszenie produkcji etylenu. Wykazano, że w kiełkujących nasionach orzecha ziemnego etylen jest produkowany przede wszystkim z ACC, a tylko poniżej 2% etylenu jest wytwarzane z MACC (YANG i HOFFMAN 1984).

Stwierdzono niewielką różnicę pomiędzy zawartością ACC w osiach zarodkowych spoczynkowych i niespoczynkowych nasion rzepienia (SATO i współaut. 1984). Zawartość ACC w nasionach szarłatu szorstkiego znajdujących się w stanie spoczynku pierwotnego jest niższa niż w niespoczynkowych po 20 godzinach imbibicji (KEPCZYŃSKI i współaut. 1996b). Różnice w zawartości ACC związane z ich wigorem stwierdzono w nasionach grochu i rzepienia (GÓRECKI i współaut. 1991). Termoinhibicja kiełkowania nasion ciecierzycy pospolitej (GALLARDO i współaut. 1991) jest związana z nasileniem malonylacji. Sugerowano również, że wysoka temperatura zwiększa aktywność syntazy ACC (GALLARDO i współaut. 1991). Stwierdzono, że inhibicja kiełkowania nasion szarłatu zwiśłego przez JA-

Me była skorelowana z podwyższeniem zawartości ACC (Kepczyński i współaut., dane niepubl.). Egzogenny ACC stymuluje kiełkowanie nasion słonecznika (CORBINEAU i COME 1992) i szarłatu szorstkiego (KEPCZYŃSKI i współaut. 1996b) znajdujących się w spoczynku pierwotnym. Również kiełkowanie nasion sałaty (FU i YANG 1983), szarłatu wiechowatego (KEPCZYŃSKI i KEPCZYŃSKA 1993) i zwiśłego (KEPCZYŃSKI i współaut. 1996a,b), znajdujących się w spoczynku wtórnym, jest stymulowane przez ACC. Związek ten przyspiesza kiełkowanie niespoczynkowych nasion szarłatu zwiśłego (KEPCZYŃSKI i KARSSSEN 1985) i redukuje inhibicję kiełkowania tych nasion wywołaną przez PEG 6000, ABA lub ester metylowy kwasu jasmonowego (KEPCZYŃSKI 1986b, KEPCZYŃSKI i BIAŁECKA 1994). Stymulujący wpływ egzogennej ACC może sugerować, że nasiona posiadają zbyt mało endogennej ACC. Jednocześnie fakt ten wskazuje, że aktywność endogennej oksydazy ACC jest wystarczająca dla przekształcania egzogennej ACC do etylenu. Zaobserwowano synergizm pomiędzy ACC i giberelinami w odwracaniu inhibicji kiełkowania nasion szarłatu zwiśłego spowodowanej przez JA-Me (KEPCZYŃSKI i BIAŁECKA 1994).

W doświadczeniach z wykorzystaniem nasion szarłatu szorstkiego znajdujących się w pierwotnym spoczynku stwierdzono, że egzogenny ACC stymuluje produkcję etylenu przed pojawieniem się kiełka. Osie zarodkowe nasion rzepienia znajdujących się w pierwotnym spoczynku posiadają niższą zdolność do przekształcania egzogennej ACC niż osie z nasion niespoczynkowych (SATO i współaut. 1984).



Ryc. 1. Biosynteza etylenu

Zatem sugerowano, że niska produkcja etylenu przez spoczynkowe nasiona rzepienia jest w dużym stopniu związana z niezdolnością do przekształcania ACC do etylenu. Również spoczynkowe nasiona szarłatu szorstkiego wykorzystują egzogenne ACC do produkcji etylenu z mniejszą wydajnością niż niespoczynkowe (KĘPCZYŃSKI i współaut. 1996b). Indukcja wtórnego spoczynku w nasionach słonecznika powoduje znaczne obniżenie zdolności przekształcania ACC do etylenu (CORBINEAU i współaut. 1988). Wykazano, że ACC stymuluje kiełkowanie i produkcję etylenu przez nasiona sałaty w warunkach termoinhibicji (KHAN i PRUSIŃSKI 1989). Jednoczesne zastosowanie ACC i kinetyny sy-

nergistycznie stymuluje produkcję etylenu i kiełkowanie nasion w warunkach stresu, wysokiej temperatury lub zasolenia (KHAN i HUANG 1988, KHAN i PRUSIŃSKI 1989). ACC i kinetyna synergistycznie wpływają na produkcję etylenu przed kiełkowaniem i na kiełkowanie nasion sałaty.

Dotychczas scharakteryzowano oksydazę ACC tylko z nasion ciecierzycy pospolitej (MUNOZ DE RUEDA i współaut. 1995) i melonowca właściwego (DUNKLEY i GOLDEN 1998). Aktywność oksydazy ACC *in vitro* była niższa, jeśli nasiona szarłatu zwiślego inkubowano w roztworze JA-Me zamiast w wodzie (KĘPCZYŃSKI i współaut. 1999).

INHIBITORY BIOSYNTETY ETYLENU

Biosyntezę etylenu można regulować nie tylko poprzez dostarczanie dodatkowej puli ACC, ale też w wyniku stosowania inhibitorów blokujących działanie syntazy lub oksydazy ACC. Aminoetoksywinyloglicyna (AVG) i kwas amino-

oksyoctowy (AOA) hamują aktywność syntazy ACC. Aktywność oksydazy można zablokować jonami kobaltu. AVG jest powszechnie stosowana w badaniach dotyczących roli etylenu w ustępowaniu spoczynku i kiełkowaniu nasion.

Inhibitor ten hamuje kiełkowanie częściowo spoczynkowych i niespoczynkowych zarodków jabłoni (KEPCZYŃSKI i współaut. 1977). AVG obniża znacznie produkcję etylenu stymulowaną w wyniku jednoczesnego zastosowania gibereliny, NaNO_3 i światła w spoczynkowych nasionach komosy (MACHABEE i SAINI 1991). Prawdopodobnie śladowa ilość etylenu, produkowana pomimo obecności AVG, jest wystarczająca dla ustąpienia spoczynku. AVG hamuje również w znacznym stopniu produkcję etylenu przez nasiona orzecha ziemnego i fasoli bez wpływu na ich kiełkowanie (DE GREEF i współaut. 1980, HOFFMAN i współaut. 1983). Także produkcja etylenu przez nasiona szarłatu zwisłego ulega znacznemu obniżeniu przez AVG i nie ma to wpływu na ich kiełkowanie (KEPCZYŃSKI i KARSEN 1985). Skoro AVG nie hamuje całkowicie produkcji etylenu wysunięto sugestię, że niewielka ilość etylenu jest wystarczająca do zainicjowania procesu kiełkowania. Podobne niskie zapotrzebowanie na etylen posiadają nasiona komosy białej (MACHABEE i SAINI 1991), aksamitki wzniesionej (LALONDE i SAINI 1992) i grochu (PETRUZZELLI i współaut. 1995). Chociaż AVG nie wpływa na kiełkowanie nasion szarłatu zwisłego, to jednak ogranicza przyspieszenie kiełkowania wywołane przez GA_{4+7} (KEPCZYŃSKI 1986a). AVG pogłębia inhibicję kiełkowania nasion szarłatu zwisłego wywołaną przez inhibitor biosyntezy giberelin. Stwierdzono, że inhibicja kiełkowania nasion sałaty wywołana supra optymalną temperaturą ustępuje całkowicie w wyniku jednoczesnego zastosowania GA_3 , kinetyny i dwutlenku węgla (SAINI i współaut. 1986).

Takie traktowanie nasion spowodowało podwyższenie produkcji etylenu. AVG hamuje tą produkcję oraz kiełkowanie nasion. Wpływ AVG nie ujawnia się w obecności egzogennej etylenu. Zatem biosynteza etylenu ma istotne znaczenie dla zniesienia termoinhibicji kiełkowania nasion w wyniku jednoczesnego zastosowania gibereliny, kinetyny i dwutlenku węgla. Termoinhibicja kiełkowania nasion sałaty ustępuje również po naświetleniu światłem czerwonym, które zwiększa produkcję etylenu przed pojawieniem się kiełka (SAINI i współaut. 1989). AVG częściowo hamuje produkcję etylenu i kiełkowanie tych nasion, a egzogenne etylen odwraca tą inhibicję. Dane te ponownie wskazują na zasadnicze znaczenie biosyntezy etylenu w zniesieniu termoinhibicji. Jednak egzogenne etylen nie zastępuje stymulującego wpływu światła.

Wykazano, że jony kobaltu, podobnie jak AVG, hamują produkcję etylenu nie wpływając na kiełkowanie nasion szarłatu zwisłego (KEPCZYŃSKI 1988). Wykazano, że jest to skorelowane z akumulacją endogennego ACC. Podobnie produkcja etylenu przez nasiona nagietka i barwinka jest hamowana przez jony kobaltu bez wpływu na kiełkowanie nasion (LALONDE i SAINI 1992). Co^{2+} nie wpływa na kiełkowanie nasion grochu, chociaż produkcja etylenu jest nieznacznie obniżana (PETRUZZELLI i współaut. 1995). Interpretacja wyników otrzymywanych z wykorzystaniem Co^{2+} powinna być ostrożna, ponieważ jony te działają niespecyficzenie. Na przykład Co^{2+} hamuje produkcję etylenu i kiełkowanie nasion rzodkiewki, a egzogenne etylen nie odwraca tej inhibicji (LALONDE i SAINI 1992).

INHIBITORY DZIAŁANIA ETYLENU

Znane są specyficzne inhibitory działania etylenu należące do cyklicznych olefin, współzawodniczące z etylenem o miejsce wiązania na receptorze (SISLER i YANG 1984). Najbardziej znanym i aktywnym jest 2,5-norbornadien (NBD). Związek ten jest lotny i nietoksyczny. Wpływ norbornadienu można znosić poprzez jednoczesne zastosowanie etylenu.

Spoczynkowe nasiona komosy białej kiełkują w wyniku jednoczesnego zastosowania GA_{4+7} , NaNO_3 i światła, a norbornadien hamuje kiełkowanie tych nasion (MACHABEE i SAINI 1991). Egzogenne etylen znosi inhibicję wywołaną przez NBD. Zatem indukcja ustępowania spoczynku zależy od wiązania etylenu. NBD zastosowany podczas stratyfikacji hamuje kiełkowanie zarodków jabłoni, co może sugerować udział endogennego etylenu w ustępowaniu spoczynku nasion jabłoni (SIŃSKA i GLADON

1989). Spoczynkowe nasiona szarłatu szorstkiego kiełkują pod wpływem etylenu (KEPCZYŃSKI i współaut. 1996b). Natomiast działanie tego hormonu nie ujawnia się w obecności norbornadienu. Fakt ten sugeruje, że działanie etylenu jest niezbędne dla przerwania spoczynku tych nasion. Również kiełkowanie niespoczynkowych nasion szarłatu zwisłego nie zachodzi w obecności norbornadienu (KEPCZYŃSKI i KARSEN 1985). Inhibicję spowodowaną NBD można znieść etylenem, etefonem lub ACC. Natomiast AVG, obniżająca produkcję etylenu przez te nasiona, pogłębiała inhibicję. Świadczy to, że działanie etylenu jest niezbędne dla kiełkowania niespoczynkowych nasion szarłatu zwisłego. W kolejnych doświadczeniach z wykorzystaniem niespoczynkowych nasion sałaty (ABELES 1986), grochu (PETRUZZELLI i współaut. 1995), aksamitki (LALONDE i SAINI 1992) i słone-

cznika (CORBINEAU i COME 1992) i norbornadienu otrzymano zbliżone wyniki. Dane uzyskane w wyniku zastosowania NBD w różnym czasie podczas pęcznienia nasion szarłatki wskazują, że działanie etylenu jest potrzebne od momentu rozpoczęcia pęcznienia (KĘPCZYŃSKI i KARSEN 1985).

Również nasiona grochu charakteryzują się zapotrzebowaniem na działanie etylenu we wczesnych stadiach kiełkowania (PETRUZZELLI i współaut. 1995).

Okazało się, że nasiona pewnych gatunków, na przykład komosy (MACHABEE i SAINI 1991), pomidora, cebuli i ogórka nie reagują na NBD, chociaż produkują etylen. Zatem wiązanie etylenu nie jest niezbędne dla kiełkowania tych

nasion. Wykazano, że termoinhibicja kiełkowania nasion sałaty ustępuje pod wpływem mieszaniny GA₃, kinetyny i CO₂ (SAINI i współaut. 1986) lub światła (SAINI i współaut. 1989). Natomiast stymulacja kiełkowania jest niemożliwa w obecności NBD. Stwierdzono, że kinetyna stymuluje kiełkowanie nasion sałaty zahamowane stresem solnym (KHAN i HUANG 1988). Jednak ta stymulacja jest niemożliwa w obecności norbornadienu. Zatem wiązanie etylenu jest niezbędne dla ujawnienia się wpływu kinetyny. Zarówno etefon, jak też ACC obniżają inhibicję kiełkowania wywołaną przez NBD, co potwierdza udział etylenu w znoszeniu hamowania spowodowanego stresem solnym.

PODSUMOWANIE

Prezentowane dane świadczą, że etylen uczestniczy w regulacji ustępowania pierwotnego, wtórnego i względnego spoczynku nasion wielu gatunków roślin. Hormon ten również bierze udział w kontroli kiełkowania nasion niespoczynkowych zahamowanego lub nie przez inhibitory wzrostu (ABA, JA-Me). Inhibicja kiełkowania wywołana spoczynkiem lub inhibitorem jest związana z brakiem lub niską zawartością ACC i/lub aktywnością oksydazy ACC. Inhibicja kiełkowania może być eliminowana przez egzogeny etylen. Zatem czynnikiem warunkującym kiełkowanie nasion wielu gatunków jest etylen. Egzogeny etylen może działać niezależnie lub współdziałając z innymi regulatorami wzrostu. Obserwowano zarówno działanie addytywne jak też synergistyczne. Działanie etylenu (wiązanie etylenu) może warunkować pojawienie się stymulującego wpływu innych regulatorów.

Niewiele wiadomo na temat mechanizmu działania etylenu w nasionach. Sugerowano, że w nasionach sałaty podstawowy mechanizm działania tego hormonu jest związany z inicjacją powiększania komórek w embrionalnym hypocotylu (ABELES 1986). Wykazano, że w nasionach rzepienia stymulacja kiełkowania jest związana z podwyższeniem oddychania lub akumulacją związków osmotycznie czynnych (ESASHI i współaut. 1979, 1990). Ostatnio sugerowano też, że syntaza β-cyanoalaniny, przekształcająca HCN do cyanoalaniny, bierze udział w regulacji kiełkowania nasion rzepienia przez etylen (HASEGAWA i współaut. 1995). Brakuje danych na temat ekspresji genów odpowiedzialnych za syntazę i oksydazę ACC podczas kiełkowania nasion. Wykazano, że etylen aktywuje ekspresję genu proteiny cysteinowej biorącego udział w katabolizmie białek w kiełkujących nasionach ciecierzycy pospolitej (CERVANTES i współaut. 1994).

THE ROLE OF ETHYLENE IN SEED DORMANCY RELEASE AND GERMINATION

Summary

The role of ethylene in the release of dormancy and the germination of non-dormant seeds is considered. In many species, exogenous ethylene, or ethephon — an ethylene-releasing compound — stimulates seed germination that could be inhibited because of embryo or coat dormancy, adverse environmental conditions or presence of inhibitors (e.g. abscisic acid, jasmonate). The inhibition of germination of those seeds is usually related to the lack, or low level, of ethylene production. This can be associated with the insufficient content of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic

acid (ACC) and/or the ACC oxidase activity. The inhibition of germination of such seeds can be eliminated by exogenous ethylene or ethephon. Thus, the level of ethylene seems to be a limiting factor of seed germination. It has been shown that exogenous ethylene may act separately or together with other plant growth regulators, thus an additive or synergistic relationship is possible. The requirement for ethylene may also be essential for the stimulatory action of other plant growth regulators.

LITERATURA

- ABELES F. B., 1986. Role of ethylene in *Lactuca sativa* cv. „Grand Rapids” seed germination. *Plant Physiol.* 81, 780–787.
- BIAŁECKA B., KĘPCZYŃSKI J., 1998. Rola kwasu jasmonowego i jego estru metylowego we wzroście i rozwoju roślin. *Wiad. Bot.* 42, 61–78.
- BURDETT A. N., 1972. Antagonistic effects of high and low temperature pretreatments on the germination and pregermination ethylene synthesis of lettuce seeds. *Plant Physiol.* 50, 201–204.
- CERVANTES E., RODRIGUEZ A., NICOLAS G., 1994. Ethylene regulates the expression of a cysteine proteinase gene during germination of chickpea *Cicer arietinum* L. *Plant Mol. Biol.* 25, 207–215.
- CORBINEAU F., COME D., 1992. Germination of sunflower seeds and its regulation by ethylene. [W:] *Advances in the Science and Technology of Seeds*. JIARUI F., KHAN A. A. (red.), Science Press, New York, str. 277–287.
- CORBINEAU F., COME D., 1995. Control of seed germination and dormancy by the gaseous environment. [W:] *Seed Development and Germination*. KIGEL J., GALILI G. (red.), Marcel Dekker, Inc., New York, str. 397–424.
- CORBINEAU F., RUDNICKI R. M., COME D., 1988. Induction of secondary dormancy in sunflower seeds by high temperature. Possible involvement of ethylene biosynthesis. *Physiol. Plant.* 73, 368–373.
- DE GREEF J. A., DE PROFT M., VEROUSTRATE F., FREDERIQUE H., 1980. Case studies of ethylene release in higher and lower plant systems. [W:] *JEFFECOAT B.* (red.), British Plant Growth Regulator Group, Wantage, str. 9–18.
- DUNKLEY H. M., GOLDEN K. D., 1998. ACC oxidase from *Carica papaya*: Isolation and characterization. *Plant Physiol.* 103, 225–232.
- EGLEY G. H., 1980. Stimulation of common cocklebur (*Xanthium pennsylvanicum*) and redroot pigweed (*Amaranthus retroflexus*) seed germination by injections of ethylene into soil. *Weed Science* 28, 510–514.
- ESASHI Y., 1991. Ethylene and seed germination. [W:] *The Plant Hormone Ethylene*. MATTOO A. K., SUTTLE J. C. (red.), CRC Press, Boca Raton, FL, str. 133–157.
- ESASHI Y., LEOPOLD A. C., 1969. Dormancy regulation in subterranean clover seeds by ethylene. *Plant Physiol.* 44, 1470–1472.
- ESASHI Y., HATA Y., KATOH H., 1975. Germination of cocklebur seeds: interactions between gibberellic acid, benzyladenine, thiourea, KNO₃ and gaseous factors. *Austr. J. Plant Physiol.* 2, 569–579.
- ESASHI Y., OKAZAKI N., YANAI N., HISHINUMA K., 1978. Control of the germination of secondary dormant cocklebur seeds by various germination stimulants. *Plant Cell Physiol.* 19, 1497–1506.
- ESASHI Y., WAKABAYASHI S., TSUKADA Y., SATOH S., 1979. Possible involvement of the alternative respiration system in the ethylene-stimulated germination of cocklebur seeds. *Plant Physiol.* 63, 1039–1043.
- ESASHI Y., MATSUYAMA S., HOSHINA M., ASHINO H., ISHIZAWA K., 1990. Mechanism of action of ethylene in promoting the germination of cocklebur seeds I. Osmoregulation. *Aust J. Plant Physiol.* 17, 537–550.
- FU J. R., YANG S. F. 1983. Release of heat pretreatment - induced dormancy in lettuce seeds ethylene or cytokinin in relation to the production of ethylene and the synthesis of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid during germination. *J. Plant Growth Regul.* 2, 185–192.
- GALLARDO M., DEL MAR DELGATO M., SANCHEZ-CALLE I. M., MATTILA A. J., 1991. Ethylene production and 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid conjugation in thermoinhibited *Cicer arietinum* L. seeds. *Plant Physiol.* 97, 122–127.
- GALLARDO M., MATTILA A., SANCHEZ-CALLE I. M., 1992. Effects of spermine, abscisic acid temperature upon ethylene production in *Cicer arietinum* seeds. *Plant Physiol. Biochem.* 30, 19–27.
- GÓRECKI R. J., ASHINO H., SATOH S., ESASHI Y., 1991. Ethylene production in pea and cocklebur seeds of differing vigour. *J. Exp. Bot.* 42, 407–414.
- HASEGAWA R., MARUYAMA A., NAKAYA M., TSUDA S., ESASHI Y., 1995. The presence of two types of (-)-cyanoolanine synthase in germinating seeds and their responses to ethylene. *Physiol. Plant.* 93, 713–718.
- HOFFMAN N. E., FU J. R., YANG S. F., 1983. Identification and metabolism of 1-(malonylamino)cyclopropane-1-carboxylic acid in germinating peanut seeds. *Plant Physiol.* 71, 197–199.
- KARSEN C. M., 1976. Two sites of hormonal action during germination of *Chenopodium album* seeds. *Physiol. Plant.* 36, 264–270.
- KARSEN C. M., ZAGORSKI S., KĘPCZYŃSKI J., GROOT S. P. C., 1989. Key role for endogenous gibberellins in the control of seed germination. *Ann. Bot.* 63, 71–80.
- KATOH H., ESASHI Y., 1975. Dormancy and impotency of cocklebur seeds. II. Phase sequence in germination process. *Plant Cell Physiol.* 16, 697–706.
- KETRING D. L., 1977. Ethylene and seed germination. [W:] *The Physiology and Biochemistry of Seed Dormancy and Germination*. KHAN A. A. (red.), North Holland Publishing Co., Amsterdam, str. 157–178.
- KETRING D. L., MORGAN P. W., 1969. Ethylene as a component of the emanations from germinating peanut seeds and its effect on dormant Virginia-type peanut seeds. *Plant Physiol.* 44, 326–330.
- KĘPCZYŃSKI J., 1985. The role of ethylene in seed germination. *Acta Hort.* 167, 47–55.
- KĘPCZYŃSKI J., 1986a. Ethylene — dependent action of gibberelin in seed germination of *Amaranthus caudatus*. *Physiol. Plant.* 67, 584–587.
- KĘPCZYŃSKI J., 1986b. Inhibition of *Amaranthus caudatus* seed germination by polyethylene glycol-6000 and abscisic acid and its reversal by ethephon or 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid. *Physiol. Plant.* 67, 588–591.
- KĘPCZYŃSKI J., 1988. Funkcja etylenu w kiełkowaniu nasion. *Wiad. Bot.* 32, 105–114.
- KĘPCZYŃSKI J., RUDNICKI R. M., 1975. Effect of exogenous ethylene on the after-ripening and germination of apple seeds. *Fruit Sci. Rep.* 2, 25–41.
- KĘPCZYŃSKI J., KARSEN C. M., 1985. Requirement for the action of endogenous ethylene during germination of non-dormant seeds of *Amaranthus caudatus*. *Physiol. Plant.* 63, 49–52.
- KĘPCZYŃSKI J., KĘPCZYŃSKA E., 1988. Reversing the inhibitory effect of paclobutrazol on seed germination of *Amaranthus paniculatus* by GA₃, ethephon or ACC. *Plant Growth Regul.* 7, 47–52.
- KĘPCZYŃSKI J., KĘPCZYŃSKA E., 1993. The effect of putrescine, ethephon and ACC on germination of thermodormant *Amaranthus paniculatus* L. seeds. [W:] *Proceedings of the Fourth International Workshop on Seeds*. COME D., CORBINEAU F. (red.), DE BRABANTER, France, str. 537–542.
- KĘPCZYŃSKI J., BIAŁECKA B., 1994. Stimulatory effect of ethephon, ACC, gibberellin A₃ and A₄+7 on germination of methyl jasmonate inhibited *Amaranthus caudatus* L. seeds. *Plant Growth Regul.* 14, 211–216.

- KEPCZYŃSKI J., RUDNICKI R. M., KHAN A. A., 1977. Ethylene requirement for germination of partly after — ripened apple embryo. *Physiol. Plant.* 40, 292–295.
- KEPCZYŃSKI J., KEPCZYŃSKA E., KNYPL J. S., 1988. Effects of gibberellic acid, ethephon, and 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid on germination of *Amaranthus caudatus* seeds inhibited by paclobutrazol. *J. Plant Growth Regul.* 7, 59–66.
- KEPCZYŃSKI J., BIHUN M., KEPCZYŃSKA E., 1996a. Induction and releasing of secondary dormancy in *Amaranthus* seeds. *Plant Physiol. Biochem. Spec. Issue* S03–50, 42.
- KEPCZYŃSKI J., BIHUN M., KEPCZYŃSKA E., 1996b. Ethylene involvement in the dormancy and germination of *Amaranthus* seeds. [W:] *Proceedings of the International Symposium „Biology and Biotechnology of the Plant Hormone Ethylene”*. KANELIS A., CHANG C., KENDE H., GRIERSON D. (red.), NATO ASI Series, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, str. 113–122.
- KEPCZYŃSKI J., CORBINEAU F., COME D., 1996c. Responsiveness of *Amaranthus retroflexus* seeds to ethephon, 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid and gibberellic acid in relation to temperature and dormancy. *Plant Growth Regul.* 20, 259–265.
- KEPCZYŃSKI J., BIAŁECKA B., KEPCZYŃSKA E., 1999. Ethylene biosynthesis in *Amaranthus caudatus* seeds in response to methyl jasmonate. *Plant Growth Regul.* 28, 59–65.
- KHAN A. A., HUANG X. L., 1988. Synergistic enhancement of ethylene production and germination with kinetin and 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid in lettuce seeds exposed to salinity stress. *Plant Physiol.* 87, 847–852.
- KHAN A. A., PRUSINSKI J., 1989. Kinetin enhanced 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid utilization during alleviation of high temperatures stress in lettuce seeds. *Plant Physiol.* 91, 733–737.
- LALONDE S., SAINI H. S., 1992. Comparative requirement for endogenous ethylene during seed germination. *Ann. Bot.* 69, 423–428.
- MACHABE S., SAINI H. S., 1991. Differences in the requirement for endogenous ethylene during germination of dormant and non-dormant seeds of *Chenopodium album* L. *J. Plant Physiol.* 138, 97–101.
- MATTOO A. K., SUTTLE J. C., 1991. *The plant hormone ethylene*. CRS Press, Boca Raton, FL.
- MUNOZ DE RUEDA P., GALLARDO M., MATTILA A. J., SANCHEZ-CALLE I. M., 1995. Preliminary characterization of 1-aminocyclopropane-1-carboxylate oxidase properties from embryonic axes of chick-pea (*Cicer arietinum* L.) seeds. *J. Exp. Bot.* 46, 695–700.
- PETRUZZELLI L., HARREN F., PERRONE C., REUSS J., 1995. On the role of ethylene in seed germination and early root growth of *Pisum sativum*. *J. Plant Physiol.* 145, 83–86.
- RAO V. S., SANKHLA N., KHAN A. A., 1975. Additive and synergistic effects of kinetin and ethrel on germination, thermodormancy and polyribosome formation in lettuce seeds. *Plant Physiol.* 56, 263–266.
- RUDNICKI R. M., BRAUN J. W., KHAN A. A., 1978. Low pressure and ethylene seed germination. *Physiol. Plant.* 43, 189–194.
- SAINI H. S., CONSOLACION E. D., BASSI P. K., SPENCER M. S., 1986. Requirement for ethylene synthesis and action during relief of thermoinhibition of lettuce seed germination by combinations of gibberellic acid, kinetin, and carbon dioxide. *Plant Physiol.* 81, 950–953.
- SAINI H. S., CONSOLACION E. D., BASSI P. K., SPENCER M. S., 1989. Control processes in the induction and relief of thermoinhibition of lettuce seed germination: Action of phytochrome and endogenous ethylene. *Plant Physiol.* 90, 311–315.
- SAMIMY C., KHAN A. A., 1983. Secondary dormancy, growth — regulator effects, and embryo growth potential in curly dock (*Rumex crispus*) seeds. *Weed Sci.* 31, 153–158.
- SATOH S., ESASHI Y., 1983. Ethylene production, 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid content and its conversion to ethylene in axial segments of dormant and non-dormant cocklebur seeds. *Plant Cell Physiol.* 24, 883–887.
- SATOH S., TAKEDA Y., ESASHI Y., 1984. Dormancy and impotency of cocklebur seeds. IX. Changes in ACC-ethylene conversion activity and ACC content of dormant and non-dormant seeds during soaking. *J. Exp. Bot.* 35, 1515–1524.
- SIŃSKA I., GLADON R., 1989. Effects of inhibitors of synthesis and action of ethylene on apple seed stratification and embryo germination. *Acta Physiol. Plant.* 11, 307–316.
- SISLER E. C., YANG S. F., 1984. Ethylene, the gaseous plant hormone. *Bio. Sci.* 34, 234–238.
- YANG S. F., HOFFMAN N. E., 1984. Ethylene biosynthesis and its regulation in higher plants. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 35, 155–189.