

KRYSTYNA MARIA JANAS<sup>1</sup>, MAREK DZIĘGIELEWSKI<sup>2</sup>, KATARZYNA SZAFRAŃSKA<sup>1</sup>,  
MAŁGORZATA POSMYK<sup>1</sup>

<sup>1</sup>*Katedra Ekofizjologii i Rozwoju Roślin  
Uniwersytet Łódzki*

*Banacha 12/16, 90-237 Łódź*

<sup>2</sup>*Katedra Chemii Organicznej*

*Uniwersytet Łódzki*

*Tamka 12, 91-403 Łódź*

*E-mail: kjanas@biol.uni.lodz.pl*

## KARRIKINY – NOWE REGULATORY KIEŁKOWANIA NASION I WZROSTU ROŚLIN

### WSTĘP

Już dawno zauważono, że substancje emitowane do atmosfery po pożarach lasów, wypaleniu suchego oraz zielonego materiału roślinnego pobudzają kiełkowanie nasion. Pierwsze doniesienia w literaturze dotyczące stymulującego wpływu tych związków pojawiły się w 1990 r. (BROWN i VAN STADEN 1997). Większość badań została przeprowadzona na gatunkach natywnych, rosnących na obszarze klimatu gorącego, gdzie do pożarów dochodzi najczęściej, głównie w Australii, Afryce Południowej i Kalifornii (USA).

Wielokrotnie po pożarach obserwowano pojawianie się nowych gatunków roślin, co wskazywało na aktywację banku nasion zalegających w glebie. Początkowo przypuszczano, że to ciepło powstające w czasie pożaru przyczynia się do stymulacji kiełkowania. Jednak badania ujawniły, że to nie wzrost temperatury, ale substancje chemiczne, produkty spalania materii roślinnej, podwyższyły kiełkowanie nasion; zimna woda nasycona dymem działała podobnie (ROKICH i współaut. 2002).

Do tej pory wykazano, iż nasiona ponad 1200 gatunków roślin, z 80 rodzajów rosnących w warunkach polowych, są wrażliwe na dym emitowany w następstwie pożarów. Gatunki wrażliwe znaleziono wśród roślin wyższych, nago- i okrytoza-

lązkowych, wśród form drzewiastych, krzewów, roślin zielnych, a także bylin i roślin jednorocznych. Zaliczane do nich gatunki zamieszkują różne strefy klimatyczne oraz różne ekosystemy. Należą tu zarówno rośliny użytkowe: sałata (*Lactuca sativa* L.), kukurydza (*Zea mays* L.), seler (*Apium graveolens* L.), jak i chwasty, m.in. owies głuchy (*Avena fatua* L.) (KĘPCZYŃSKI i współaut. 2010). Interesujące, że wrażliwość na substancje zawarte w dymie wykazują również nasiona charakteryzujące się różnym rodzajem stanu spoczynku (PIERCE i WSLER 1995, CHIWOCHA i współaut. 2009, KĘPCZYŃSKI i współaut. 2010).

Związki występujące w dymie przełamwały spoczynek nasion, co wielokrotnie wykazano zarówno w doświadczeniach laboratoryjnych, jak i polowych (BROWN i VAN STADEN 1997, BASKIN i BASKIN 1998, STEVENS i współaut. 2007, KĘPCZYŃSKI i współaut. 2010). Większość badań laboratoryjnych nad wpływem dymu na kiełkowanie nasion prowadzono stosując roztwór powstający po jego przepuszczeniu poprzez wodę. Jednak, taka woda nasycona dymem zawierała mieszaninę różnych substancji, które zarówno stymulowały, jak i hamowały kiełkowanie nasion. Poznanie składu chemicznego tej mieszaniny wymagało więc izolacji związków, ich oczyszczenia i identyfikacji.

## ODKRYCIE KARRIKINOLIDÓW I ICH DZIAŁANIE

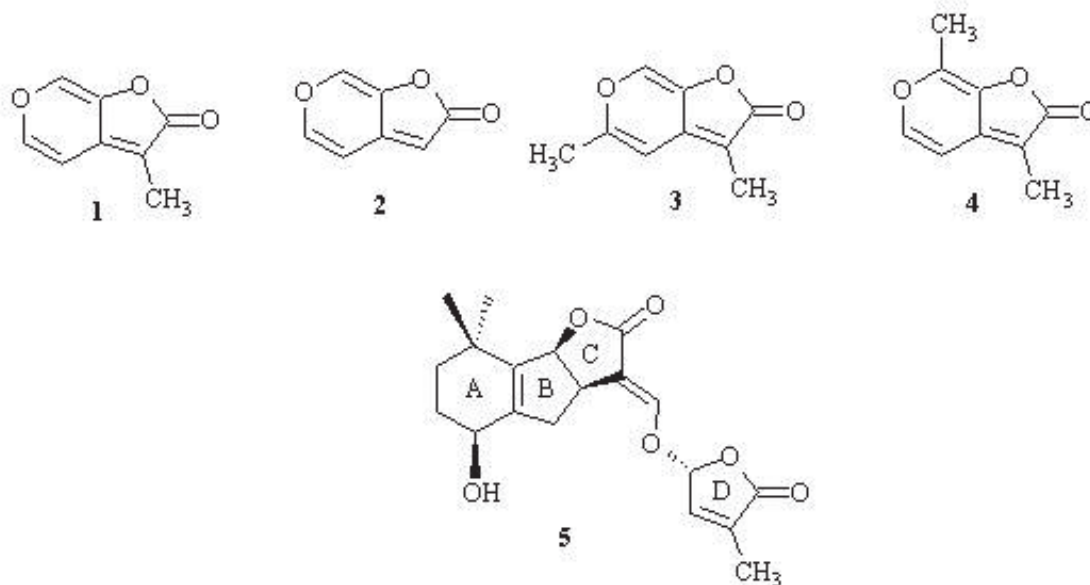
Punktem przełomowym w badaniach nad związkami powstającymi po pożarach materiału roślinnego było zidentyfikowanie substancji bioaktywnych i określenie ich struktury jako pochodnych butanolidu (3-metyl-2*H*-furo[2,3-*c*]pyran-2-one) (Ryc. 1) (CHIWOCHA i współaut. 2009). Poznano analogi tego związku, o stymulacyjnym działaniu na kiełkowanie nasion. Należy jednak zaznaczyć, że pochodne butanolidu występują też m. in. w grzybach, lecz nie stwierdzono ich wpływu ani na kiełkowanie nasion, ani na wzrost roślin.

Aby zatem związki powstające po spaleniu masy roślinnej, stymulujące kiełkowanie nasion i pobudzające wzrost roślin, odróżnić od innych (np. grzybowych) o podobnej strukturze, postanowiono te pierwsze nazywać karrikinami (KAR) i zaliczyć do grupy karrikinolidów. Nazwa ta wywodzi się od słowa karrik, którym w języku australijskich Aborygenów Nyungar określono związki powstające po pożarach w Nyungar (DIXON i współaut. 2009).

Pierwszy, zidentyfikowany związek z grupy karrikinolidów, butenolid (3-metyl-2*H*-furo[2,3-*c*]pyran-2-one), został oznaczony jako karrikina 1 (KAR<sub>1</sub>) (Rys. 1.1). Zsyntetyzowano też inne pochodne butenolidu, przy czym niektóre z nich również wykryto w dymie. Związki te oznaczono kolejnymi cy-

frami KAR<sub>2</sub>, KAR<sub>3</sub> oraz KAR<sub>4</sub> (Rys. 1. 2–4) i one, podobnie jak KAR<sub>1</sub>, stymulowały kiełkowanie nasion. Syntetyczna KAR<sub>1</sub> zastosowana w warunkach laboratoryjnych, w niskich stężeniach rzędu 10<sup>-9</sup> M, okazała się silnym stymulatorem kiełkowania, co wykazano w biotestach wykonanych na fotoblastycznych (wrażliwych na światło) nasionach sałaty (*Lactuca sativa* L.) odm. Grand Rapids oraz wielu innych gatunkach z 26 filogenetycznie rozproszonych rodzin pochodzących z obszarów Australii (*Conostylis aculeata*, *Styloidium affine*), Południowej Afryki (*Syncarpha vesita*) oraz gatunków północnoamerykańskich (*Nicotiana attenuata*, *Emmenanthe penduliflora*) (FLEMATTI i współaut. 2007, CHIWOCHA i współaut. 2009). Związek ten również wpływał na wiele gatunków roślin wrażliwych na dym, które pochodziły z klimatu śródziemnomorskiego. KAR<sub>1</sub> działała tak, jak gdyby była kluczowym związkiem sygnałnym prowokującym kiełkowanie – niestety mechanizm molekularny jej działania nie został do tej pory poznany.

Zaobserwowano, że w nasionach pomidora (*Solanum esculentum* Mill.), kiełkujących w obecności KAR<sub>1</sub>, procent jąder komórkowych o zawartości 4C DNA był wyższy niż w kontroli. Tempo kiełkowania tych nasion było szybsze, a korzenie i hipokotyle siewek uzyskanych z tych nasion były dłuższe niż



Ryc. 1. Chemiczna struktura karrikin i strigolu.

1 – KAR<sub>1</sub>, 2 – KAR<sub>2</sub>, 3 – KAR<sub>3</sub>, 4 – KAR<sub>4</sub>, 5 – strigol.

siewek kontrolnych, szczególnie, gdy rosły w warunkach stresu środowiskowego (zasolenia, nieoptymalnej temperatury). Wyniki przytoczonych badań mogą wskazywać na potencjalną możliwość zastosowania KAR<sub>1</sub> do kondycjonowania nasion roślin użytkowych (JAIN i VAN STADEN 2007).

Pierwsze doświadczenia nad wpływem KAR na kiełkowanie nasion rzodkiewnika pospolitego (*Arabidopsis thaliana* L. Heynh.), rośliny pochodzącej z klimatu umiarkowanego, wykazały, że również i ona jest wrażliwa na związki występujące w dymie. Zatem można przypuszczać, że związki te mogą mieć większe znaczenie dla roślin okrytozależkowych niż początkowo przypuszczano (CHIWOCHA i współaut. 2009).

Intensywność działania KAR na różne gatunki roślin wrażliwych na te związki nie jest jednakowa. KAR<sub>2</sub>, podobnie jak KAR<sub>3</sub> była najsilniejszym stymulatorem kiełkowania nasion *A. thaliana* (działała nawet w stężeniach rzędu 10 nM), lecz jednocześnie słabiej indukowała kiełkowanie nasion innych gatunków roślin. Dla kontrastu, KAR<sub>4</sub> nie stymulowała kiełkowania nasion rzodkiewnika, ale działała

popobudzająco na inne wrażliwe nasiona: sałaty (*Lactuca sativa* L.), dzikiego pomidora (*Solanum orbiculatum* Poir.) i *Emmenanthe penduliflora* (FLEMATTI i współaut., 2007).

Należy również odnotować, że dym i jego nasycony roztwór wodny są mieszaniną substancji o różnych właściwościach, często działających antagonistycznie. Oprócz związków pobudzających kiełkowanie oczyszczona frakcja KAR zawierała również takie substancje, które znosiły to działanie pobudzające. Ostatnio opublikowane przez LIGHTA i współaut. (2010) wyniki, otrzymane po zastosowaniu metod wysokosprawnej chromatografii cieczowej (HPLC) i chromatografii gazowej (GC), ujawniły, że w oczyszczonej frakcji, razem z KAR<sub>1</sub> znajduje się m.in. racemat 2,3,4-trimetylobut-2-enolidu, który znosi stymulacyjne działanie wymienionego wcześniej butenolidu. Autorzy przypuszczają, że 2,3,4-trimetylobut-2-enolid może konkurować z KAR<sub>1</sub> i łączyć się z jego receptorem. Zatem, wyniki badań z zastosowaniem nawet oczyszczonych roztworów nasyconych dymem są często trudne do interpretacji, a wrażliwość nasion na KAR może być mylnie odczytywana.

#### WSPÓLDZIAŁANIE Z HORMONAMI ROŚLINNYMI

Związki emitowane do atmosfery w następstwie pożarów masy roślinnej wywołują różne zmiany w nasionach, takie jak np. modyfikacje ich wrażliwości na fitohormony (NELSON i współaut. 2009, CHIWOCHA i współaut. 2009), wpływają na ich reakcje na światło (DREWES i współaut. 1995, KĘPCZYŃSKI i współaut. 2010) oraz ich morfologię i przepuszczalność okrywy nasiennej (EGERTOOWARBURTON 1998).

Z danych prezentowanych w literaturze wiadomo, że bardzo ważną rolę w indukowaniu, utrzymywaniu i ustępowaniu spoczynku nasion odgrywa odpowiednia równowaga hormonalna. W nasionach będących w stanie spoczynku obserwuje się wysokie stężenie kwasu abscysynowego (ABA), a niskie giberelin (GA). Wzrost stężenia GA przełamuje spoczynek i pobudza kiełkowanie nasion, podczas gdy ABA indukują i przedłuża stan spoczynku (KUCERA i współaut. 2005). Przy czym, według FINCHSAVAGEA i LEUBNER-METZGERA (2006) w ustępowaniu spoczynku istotniejszy jest stosunek ABA/GA, niż bezwzględna zawartość obu hormonów. Oprócz wyżej wymienio-

nych hormonów w ustępowaniu spoczynku uczestniczą też inne hormony, jak np. etylen, cytokininy.

Pod względem chemicznym KAR nie są podobne do znanych hormonów roślinnych, takich jak GA, auksyny, ABA i inne. Jednak, ponieważ już w bardzo niskich stężeniach (<1 ppb) KAR<sub>1</sub> stymulowała kiełkowanie nasion, nasunęło się przypuszczenie, że związek ten może wpływać na syntezę bądź metabolizm fitohormonów i prawdopodobnie tą drogą przerywa stan spoczynku nasion. KAR<sub>1</sub> w stężeniu 1 μM przełamwała stan spoczynku nasion *A. thaliana*, które znajdowały się w pierwotnej jego fazie (ang. primary dormancy, PD) i pobudzała ich kiełkowanie, podczas gdy zastosowane w podobnych stężeniach GA i epibrassinolid (EBR) oraz prekursor etylenu, kwas aminocyklopropano-1-karboksyowy (ACC) miały niewielki, bądź żadnego wpływu na w/w proces (NELSON i współaut. 2009). Wpływ KAR<sub>1</sub> był analogiczny do efektu wywoływanego przez 10 mM KNO<sub>3</sub>, który jak wiadomo z literatury, skutecznie znosi stan spoczynku nasion wielu gatunków roślin. Oba te związki, zastosowa-

ne razem działały synergistycznie (ALBORESI i współaut. 2005).

Badania z zastosowaniem mutantów *A. thaliana*, ze zredukowaną biosyntezą ABA, wykazały słabą reakcję nasion tych mutantów na KAR<sub>1</sub> podczas pęcznienia, a kiełkowanie nie różniło się od ich kontroli (NELSON i współaut. 2009). Związek ten w stężeniu 1 μM, dodany w czasie pęcznienia, miał również niewielki wpływ na wrażliwość nasion *A. thaliana* na GA<sub>3</sub>, a zawartość tego hormonu w nasionach nie zmieniała się. Jednak zaobserwowano, iż w czasie pierwszych 48 godzin pęcznienia nasion, KAR<sub>1</sub> indukowała ekspresję 2 kluczowych enzymów biosyntezy GA: GA3ox1 i GA3ox2 (NELSON i współaut. 2009). Natomiast w innych badaniach zaobserwowano, że dodanie KAR<sub>1</sub> w czasie pęcznienia nasion *Styloidium maritimum*, (australijski gatunek bardzo wrażliwy na dym, który był stosowany w pierwszych badaniach prowadzących do identyfikacji KAR) redukowało ich wrażliwość na GA<sub>3</sub> i GA<sub>4</sub>, które były wymagane do pobudzenia ich kiełkowania. Jednocześnie zawartość ABA, GA<sub>1</sub>, GA<sub>3</sub> i GA<sub>4</sub> w tych nasionach nie zmieniała się w okresie poprzedzającym ich wykiełkowanie (tj. przed przebicciem okrywy nasiennej przez korzeń zarodkowy) (CHIWOCHA i współaut. 2009).

W przeciwieństwie do powyżej przedstawionych badań, wzrost zawartości GA, a obniżenie ABA zaobserwowano w fotoblastycznych nasionach sałaty odm. Grand Rapids (GARDNER i współaut. 2001, VAN STADEN i współaut. 1995) i *Nicotiana attenuata*, po traktowaniu nasyconym roztworem dymu (SCHWCHTJE i BALDWIN 2004, NELSON i współaut. 2009).

Zatem nie wydaje się, aby KAR działały wyłącznie poprzez zmianę metabolizmu GA i ABA.

Ostatnio opublikowane badania wykazały, że zawartość wody oraz wcześniejszy kontakt nasion z wodą mogą modyfikować ich odpowiedź na KAR<sub>1</sub> (LONG i współaut. 2010). Nasiona *Brassica tournefortii* Gouan, wcześniej napęczniałe, i takie, które po napęcznieniu uległy wtórnej desykcji nie były już tak wrażliwe na działanie KAR<sub>1</sub>, jak nasiona, które tego kontaktu z wodą nie miały. Jednocześnie wiadomo, iż wnikiwanie wody do nasion uwrażliwia je na ABA. Tak więc, aby zoptymalizować stymulujący efekt działania KAR<sub>1</sub>, należy dodać ją do nasion, które nie były wcześniej uwodnione, gdyż u takich wrażliwość na ABA jest najmniejsza.

## STRIGOLAKTONY A KARRAKINY

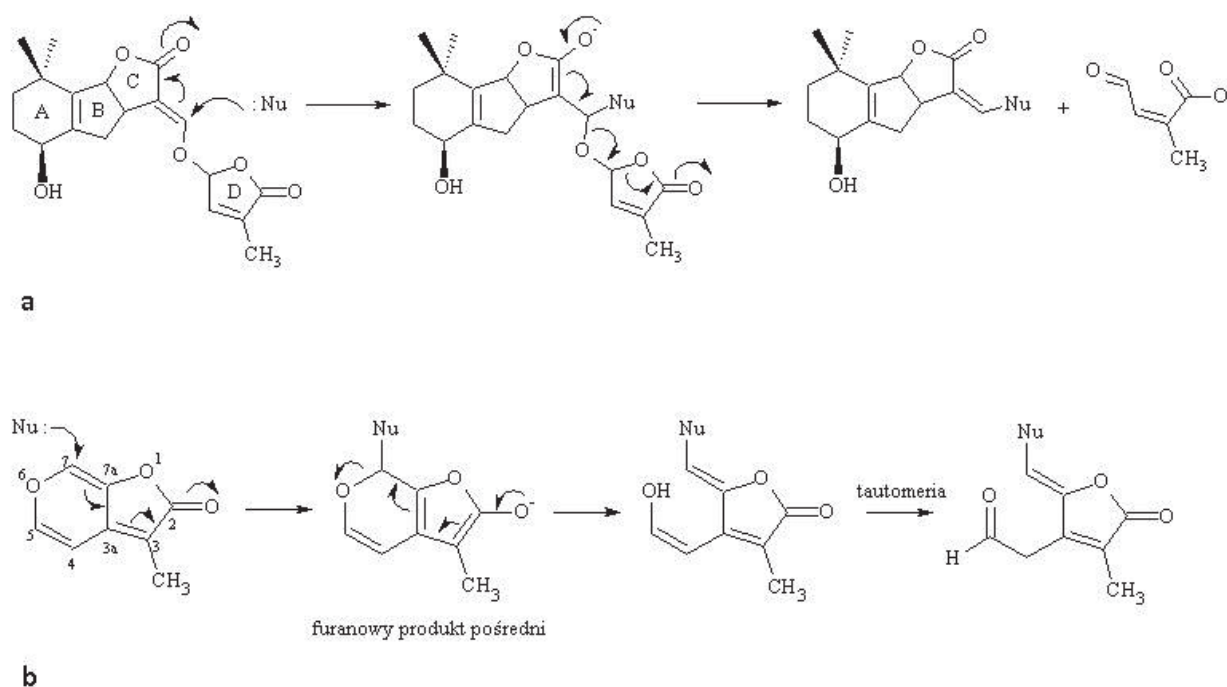
Uprawy wielu gatunków roślin użytkowych są atakowane przez rośliny-pasożyty z rodzaju *Striga* i *Orobanche* i mogą być przez nie znacznie uszkodzone jeszcze przed wschodami (MATUSOVA i współaut. 2004). Nasiona tych pasożytów kiełkują wyłącznie w obecności związków chemicznych zawartych, w bardzo małych stężeniach, w wydzielinach korzeniowych potencjalnego gospodarza/żywiciele. Te bardzo labilne, lecz silnie działające, związki określa się zbiorczą nazwą strigolaktyny. Chemicznie strigolaktyny są grupą substancji o charakterze laktonów seskwiterpenowych (YONEYAMA i współaut. 2009). Wykryto wiele związków naturalnie występujących, o budowie podobnej do strigolu, ale też wiele analogicznych związków zostało zsyntetyzowanych, m. in. GR-24, i te również pobudzały kiełkowanie nasion *Striga* i *Orobanche* (MANGNUS i współaut. 1992). Strigolaktyny nie tylko stymulują kiełkowanie nasion, również indukują rozgałęzianie się grzybni w czasie endomikoryzy oraz hamują rozgałęzianie się pędów u roślin gro-

chu, ryżu i *A. thaliana* (AKIYAMA i współaut. 2005, DUN i współaut. 2009).

Porównując strukturę chemiczną cząsteczki strigolu (Ryc. 1.5) (przedstawiciel strigolaktyn) i karrikinolidów (Ryc. 1.1-4) można dostrzec podobieństwa w ich budowie.

Kluczową właściwością cząsteczki strigolaktynu jest jej aktywność biologiczna, która zależy od obecności pierścienia butenolidu, podstawionego grupą metylową (pierścień D) oraz α,β-nienasyconego estru (pierścień C) (Rys. 2a). Zaproponowano cząsteczkowy mechanizm działania strigolaktynu w czasie kiełkowania nasion, który polega na addycji/przyłączeniu nukleofila (donora nukleofilowego) do elektrofilowego akceptora w reakcji Michaela, z następczym odczepieniem i rozerwaniem pierścienia D (eliminacja anionu kwasu 2-metylo-4-oxo-but-2-enowego). Proponuje się, że w wyniku tej reakcji, przypuszczalnie, część ABC stymulanta wiąże się kowalencyjnie z receptorem odpowiedzialnym za przyspieszenie kiełkowania (Rys. 2a).





Ryc. 2a, b. Proponowany molekularny mechanizm przemian strigolaktonu (a) oraz molekularny mechanizm nukleofilowego ataku na KAR<sub>1</sub> (b) w czasie indukcji kiełkowania nasion *Striga* (CHIWOCHA i wsp. 2009, zmieniony).

Natomiast KAR<sub>1</sub> (Ryc. 1.1) zawiera podstawiony grupą metylową pierścień butenolidu oraz  $\alpha,\beta$ -nienasycony ester, które są dodatkowo sprzężone, podobnie jak ma to miejsce w przypadku strigolaktonów. To rozległe sprzężenie posiada przewagę ze względu na większą podatność KAR<sub>1</sub> na atak nukleofila, który jest bogaty w elektrony i dlatego też ma większe powinowactwo do miejsca aktywnego receptora. Zatem KAR<sub>1</sub> posiada 2 takie punkty wrażliwe na atak nukleofila, które znajdują się przy atomach węgla C5 i C7 (Rys. 2b). Zaproponowano więc wyjaśnienie mechanizmu działania KAR<sub>1</sub>, który opiera się właśnie na addycji nukleofila, podobnie jak w przypadku strigolaktonu (CHIWOCHA i współaut. 2009).

Prowadzone wcześniej badania aktywności strukturalnej sugerują, że faworyzowany jest atak nukleofila na atom węgla C7, ponieważ podstawienie w tej pozycji, jak zaobserwowano, w znacznym stopniu redukuje kiełkowanie nasion. W wyniku tego działania powstaje stabilny produkt pośredni, zawierający w swojej budowie pierścień furanowy. Jednak mimo tego, iż zaproponowany mechanizm przemian obu związków, przedstawiony na Ryc. 2, uwzględniający atak nukleofilowy, zarówno w przypadku strigolaktonu,

jak i dla KAR<sub>1</sub> jest bardzo atrakcyjny, to niestety jeszcze do tej pory nie został potwierdzony w badaniach *in vivo*.

Wykazano, iż strigol (Ryc. 1.5) oraz niektóre jego analogi (jak np. syntetyczny jego analog, GR-24) pobudzały w ciemności kiełkowanie nasion gatunków wrażliwych na KAR<sub>1</sub>, w tym m.in. sałaty odm. Grand Rapids (BRADOW i współaut. 1988). Z drugiej strony, GR-24 stymulował kiełkowanie nasion tej odmiany sałaty tylko w wysokich stężeniach, podczas gdy nie stymulował tego procesu u innych gatunków roślin, których kiełkowanie było pobudzone przez KAR<sub>1</sub>, jak np. *Solanum orbiculatum*. Okazało się też, że KAR stymulują kiełkowanie nasion *PD A. thaliana* silniej niż GA-24 (CHIWOCHA i współaut. 2009).

Woda nasycona dymem, zawierająca KAR<sub>1</sub>, stymulowała kiełkowanie nasion *Orobranche aegyptica* (NUN i MAYER 2005) i innych gatunków wrażliwych na strigol. Podczas gdy czysta KAR<sub>1</sub> nie indukowała kiełkowania *O. aegyptica* i innych gatunków, jak np. *O. minor*, *O. crenata* oraz *Striga hermonthica*, których kiełkowanie było stymulowane przez strigol (NELSON i współaut. 2009).

W innych badaniach pokazano z kolei, że KAR<sub>1</sub> jest aktywna w stosunku do nasion

wielu roślin pasożytniczych (DAWS i współaut. 2008, KĘPCZYŃSKI i współaut. 2010). Należy jednak zaznaczyć, iż w tych badaniach nie stosowano czystej KAR<sub>1</sub>, ale odpowiednią frakcją oczyszczonego dymu, zawierającą wyżej wzmiankowany butenolid. Zatem jest prawdopodobne, że również inne składniki dymu, a nie tylko KAR, mogą być odpowiedzialne za stymulację kiełkowania nasion roślin pasożytniczych (CHIWOCHA i współaut. 2009). Pomimo kilkakrotnego oczyszczenia, związki takie jak pyron i kumaryna pozostają w tej samej frakcji co KAR<sub>1</sub>. Wykazano, że kumaryna, o podobnym wzorze do pyronu, ma stymulujący wpływ na kiełkowanie *O. aegyptiaca*. Pylon, który ma podobny wzór strukturalny (C<sub>8</sub>H<sub>6</sub>O<sub>3</sub>), wykazuje też podobną absorbancję w UV oraz spektrum masowe (MS) do KAR<sub>1</sub> (CHIWOCHA i współaut. 2009). Można zatem łatwo popełnić błąd analizując efekt działania KAR, nawet wówczas, gdy stosuje się oczyszczony preparat dymu.

Wyniki wyżej przedstawionych badań wskazują, że obie grupy związków: karriki-

ny i strigolaktony stymulują kiełkowanie nasion, uruchamiając prawdopodobnie różne mechanizmy. Budowa molekularna strigolu (Ryc. 1.5) jest bardziej złożona w porównaniu z KAR, można więc przypuszczać, że może być to przyczyną większej selektywności strigolu w stymulowaniu kiełkowania nasion, w porównaniu z KAR<sub>1</sub>. Natomiast KAR<sub>1</sub> pobudza kiełkowanie większej ilości gatunków roślin, ale niestety jak dotąd niewiele wiadomo o mechanizmie jej działania. Wydaje się, że różnice w odpowiedzi nasion na KAR mogą wynikać ze zróżnicowanej wrażliwości nasion różnych gatunków roślin oraz innej drogi przekształcania tych związków do substancji bioaktywnych. Jest też możliwe, że endogenne związki, regulujące wzrost, mogą powstawać dzięki produktom metabolizmu, zarówno strigolu, jak i KAR, a rośliny różnią się odpowiedzią, która zależy nie tylko od wrodzonej „maszynery” molekularnej, ale też od interakcji ich receptorów.

#### PODSUMOWANIE

Prezentowane dane świadczą, że KAR, występujące w dymie powstającym po wypaleniu materiału roślinnego, są nową klasą związków regulujących kiełkowanie nasion i wzrost roślin. Związki te przerywają stan spoczynku nasion wielu gatunków roślin. Działają nie tylko na rośliny wrażliwe na dym, ale mają one szersze znaczenie wśród okrytonasiennych, o czym może świadczyć przełamanie stanu spoczynku nasion *Arabidopsis thaliana*. Nie można odrzucić możliwości, że KAR nie tylko powstają w następstwie pożarów, ale też występują powszechniej w środowisku. Mogą pojawiać się na przykład wskutek chemicznej lub mikrobiologicznej degradacji w czasie wegetacji roślin, w odpowiedzi na procesy zachodzące w glebie. Inną hipotezą jest występowanie endogennych KAR, które mogą uczestniczyć

w kiełkowaniu nasion i później wpływać na wzrost roślin. Istnieje też przypuszczenie, że KAR mogą naśladować działanie niektórych endogennych hormonów o budowie terpenoidów i tą drogą kontrolować kiełkowanie nasion.

Wydaje się, że KAR są ważnymi molekułami sygnałnymi, uczestniczącymi w przerywaniu spoczynku nasion i rozpoczęciu ich kiełkowania, w następstwie pożaru, w najbardziej sprzyjających do kiełkowania warunkach środowiska. Jednak do tej pory mechanizm działania tych związków jest nieznan. Miejmy nadzieję, że znalezienie mutantów *A. thaliana*, które będą charakteryzowały się wrażliwością na KAR, przyczyni się do szybkiego poznania molekularnego mechanizmu działania tych interesujących substancji.

#### KARRIKINS – NEW REGULATORS OF SEED GERMINATION AND PLANT GROWTH

##### SUMMARY

Karrikins (KAR, 3-methyl-2H-furo[2,3-c]pyran-2-one) are a new group of plant growth regulators detected in the smoke from burning of plant materials. These compounds stimulate seed germination of many plants growing in areas where fires

occur regularly and frequently, but also break dormancy and stimulate germination and growth of plants from other ecosystems. The primary dormancy seeds of *Arabidopsis thaliana* are susceptible to KARs in smoke. This may indicate that KARs

may also occur in environments other than those that are vulnerable to fires. It seems that KARs together with other important signal molecules, ABA and GA, are involved in breaking the dormancy

and stimulating seed germination in the most favorable environmental conditions. However, until now the mechanism of action of these compounds is not clear.

## LITERATURA

- AKIYAMA K., MATSUZAKI K., HAYASHI H., 2005. *Plant sesquiterpens induce hyphal branching in arbuscular mycorrhizal fungi*. *Nature* 435, 824-827.
- ALBORESI A., GESTIN C., LEYDECKER M. T., BEDU M., MEYER C., TRUNG H. N., 2005. *Nitrate, a signal relieving seed dormancy in Arabidopsis*. *Plant Cell Environ.* 28, 500-512.
- BASKIN C. C., BASKIN J. M., 1998. *Seeds: Ecology, Biogeography and Evolution of Dormancy and germination*. Academic Press, San Diego.
- BRADOW J. M., CONNICK W. J. JR., PEPPERMAN A. B., 1988. *Comparison of the seed germination effects of synthetic analogs of strigol, gibberellic acid, cytokinins and other plant growth regulators*. *J. Plant Growth Reg.* 7, 227-239.
- BROWN N. A. C., VAN STADEN J., 1997. *Smoke as a germination cue: a review*. *Plant Growth Regul.* 22, 115-124.
- CHIWOCHA S. D. S., DIXON K. W., FLEMATTI G. R., GHISALBERTI E. L., MERRITT D. J., NELSON D. C., RISEBOROUGH J.-A. M., SMITH S. M., 2009. *Karrikins: A new family of plant growth regulators in smoke*. *Plant Sci.* 177, 252-256.
- DAWS M. I., PRITCHARD H. W., VAN STADEN J., 2008. *Butenolide from plant-derived smoke functions as a strigolactone analogue: evidence from parasitic weed seed germination*. *S. Afr. J. Bot.* 74, 116-120.
- DIXON K. W., MERRITT D. J., FLEMATTI G. R., GHISALBERTI E. L., 2009. *Karrikinolide – A phytoactive compound derived from smoke with applications in horticulture, ecological restoration and agriculture*. *Acta Hort.* 813, 155-170.
- DREWES F. E., SMITH M. T., VAN STADEN J., 1995. *The effect of a plant derived smoke extract on the germination of light-sensitive lettuce seed*. *Plant Growth Reg.* 16, 205-209.
- DUN E. A., BREWER P. B., BEVERIDGE A., 2009. *Strigolactones: discovery of the elusive shoot branching hormone*. *Trends Plant Sci.* 14, 364-372.
- EGERTO-WARBURTON L. M., 1998. *A smoke-induced alternation of the sub-testa cuticle in seeds of the post-fire recruiter, Emmenanthe penduliflora Benth. (Hydrophyllaceae)*. *J. Exp. Bot.* 49, 1317-1327.
- FINCH-SAVAGE W. E., LEUBNER-METZGER G., 2006. *Seed dormancy and the control of germination*. *New Phytol.* 171, 501-523.
- FLEMATTI G. R., GODDARD-BORGER E. D., MERRITT D. J., GHISALBERTI E. L., DIXON K. W., TRENGOVE R. D., 2007. *Preparation of 2H-furo[2,3-c]pyran-2-one derivatives and evaluation of their germination-promoting activity*. *J. Agric. Food Chem.* 55, 2189-2194.
- GARDNER M. J., DALLING K. J., LIGHT M. E., JAGER A. K., VAN STADEN J., 2001. *Does smoke substitute for red light in the germination of light-sensitive lettuce seeds by affecting gibberellin metabolism?* *S. Afr. J. Bot.* 67, 636-640.
- JAIN N., VAN STADEN J., 2007. *The potential of the smoke-derived compound 3-methyl-2H-furo[2,3-c]pyran-2-one as a priming agent for tomato seeds*. *Seed Sci. Res.* 17, 175-181.
- KĘPCZYŃSKI J., CEMBROWSKA D., VAN STADEN J., 2010. *Releasing primary dormancy in Avena fatua L. caryopses by smoke-derived butenolide*. *Plant Growth Regul.* 62, 85-91.
- KUCERA B., COHN M. A., LEUBNER-METZGER G., 2005. *Plant hormone interactions during seed dormancy release and germination*. *Seed Sci. Res.* 15, 281-307.
- LIGHT M. E., BURGER B. V., STAERK D., KOHOUT L., VAN STADEN J., 2010. *Butenolides from plant-derived smoke: Natural plant-growth regulators with antagonistic actions on seed germination*. *J. Nat. Prod.* 73, 267-269.
- LONG R. L., WILLIAMS K., GRIFFITHS E. M., FLEMATTI G. R., MERRITT D. J., STEVENS J. C., TURNER S. R., POWLES S. B., DIXON K. W., 2010. *Prior hydration of Brassica tournefortii seeds reduces the stimulatory effect of karrikinolide on germination and increases seed sensitivity to abscisic acid*. *Ann. Bot.* 105, 1063-1070.
- MANGNUS E. D., VAN VLIET L. A., VANDENPUT D. A. L., ZWANENBURG B., 1992. *Structural modifications of strigol analogues. Influence of the B and C rings on the bioactivity of the germination stimulant GR24*. *J. Agric. Food Chem.* 40, 1222-1229.
- MATUSOVA R., VAN MOURIK T., BOUWMEESTER H., 2004. *Changes in the sensitivity of parasitic weed seeds to germination stimulants*. *Seed Sci. Res.* 14, 335-344.
- NELSON D. C., RISEBOROUGH J. A., FLEMATTI G. R., STEVENS J., GHISALBERTI E. I., DIXON K. W., SMITH S. M., 2009. *Karrikins discovered in smoke trigger Arabidopsis seed germination by a mechanism requiring gibberellic acid synthesis and light*. *Plant Physiol.* 149, 863-873.
- NUN N. B., MAYER A., M. 2005. *Smoke chemicals and coumarin promote the germination of the parasitic weed Orobanche aegyptiaca*. *Isr. J. Plant Sci.* 53, 97-101.
- PIERCE S. M., WSLER R. M., 1995. *Smoke induced germination of succulents (Mesembryanthemaceae) from fire-prone and fire-free habitats in South Africa*. *Oecologia* 102, 520-522.
- ROKICH D. P., DIXON K. W., SIVASITHAMPARAM K., MENEY K. A., 2002. *Smoke, mulch, and seed broadcasting effects on woodland restoration in Western Australia*. *Restor Ecol.* 10, 185-194.
- SCHWACHTJE J., BALDWIN I. T., 2004. *Smoke exposure alters endogenous gibberellin and abscisic acid pools and gibberellin sensitivity while eliciting germination in the post-fire annual, Nicotiana attenuata*. *Seed Sci. Res.* 14, 51-60.
- STEVENS J. C., MERRITT D. J., FLEMATTI G. R., GHISALBERTI E. L., DIXON K. W., 2007. *Seed germination of agricultural weeds is promoted by the butenolide 3-methyl-2H-furo[2,3-c]pyran-2-one under laboratory and field conditions*. *Plant Soil* 298, 113-124.
- VAN STADEN J., JÄGER A. K., STRYDOM A., 1995. *Interaction between a plant-derived smoke extract, light and phytohormones on the germination of light-sensitive lettuce seeds*. *Plant Growth Regul.* 17, 213-218.
- YONEYAMA K., XIE X., YONEYAMA K., TAKEUCHI Y., 2009. *Strigolactones: structures and biological activities*. *Pest. Manag. Sci.* 65, 467-470.