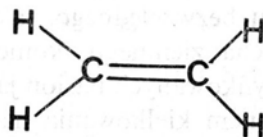


JAN KĘPCZYŃSKI

**WYKORZYSTANIE RÓŻNYCH CZYNNIKÓW I METOD W BADANIACH
NAD ROLĄ ETYLENU WE WZROŚCIE I ROZWOJU ROŚLIN****USE OF DIFFERENT FACTORS AND METHODS IN STUDYING THE ROLE OF ETHYLENE
IN THE GROWTH AND DEVELOPMENT OF PLANTS**

W roślinach oprócz substancji budulcowych, zapasowych i enzymatycznych występują również związki o bardzo dużej aktywności fizjologicznej, zwane hormonami roślinnymi lub fitohormonami. Fitohormony często określane są mianem regulatorów wzrostu lub substancji wzrostowych. Jednak terminy te mają szersze znaczenie i obejmują zarówno związki naturalne produkowane przez rośliny, czyli fitohormony oraz związki syntetyczne. Według powszechnie przyjętego poglądu hormony roślinne to związki organiczne, które w małych ilościach wykluczających działanie troficzne pobudzają, hamują lub w inny sposób wpływają na procesy wzrostu i rozwoju roślin [35].

Spośród poznanych dotychczas hormonów etylen zasługuje na szczególne wyróżnienie. Hormon ten charakteryzuje się niezwykle prostą budową chemiczną (ryc. 1). Do tej pory nie znamy innego hormonu o tak prostej budowie. Pozostałe hormony, a więc gibereliny, cytokininy, auksyny i kwas abscysynowy posiadają o wiele bardziej skomplikowaną strukturę. Niezwykłość etyleny polega również na tym, że występuje on w postaci gazu.

**ETYLEN**

Ryc. 1. Etylen

Historia badań nad etylenem zaczęła się na początku naszego stulecia, a dokładnie w 1901 roku, kiedy to Neljubow udowodnił, że znana od dawna modyfikacja wzrostu roślin pod wpływem gazu świetlnego wiąże się z zawartością w nim etyleny [30]. Kolejnym bardzo ważnym faktem była obserwacja Cousina w 1901 roku.

[40], że pomarańcze wydzielają lotne związki, które przyspieszają dojrzewanie bananów. Pierwszy dowód, że etylen jest produkowany przez tkankę roślinną zawdzięczamy Gane'owi, który w 1934 roku stwierdził produkcję etylenu przez owoce. Wsunął on sugestię, że związek ten jest hormonem roślinnym [1]. Przez długi czas pogląd ten budził wiele wątpliwości. Dyskutowano, czy rzeczywiście etylen można uznać za hormon roślinny.

Postęp w badaniach nad rolą etylenu był wolny, ponieważ brakowało prostej i czulej metody ilościowego oznaczania jego produkcji. Dopiero wykorzystanie chromatografii gazowej pozwalającej na szybkie i dokładne pomiary zapoczątkowało dynamiczny rozwój badań nad etylenem [26].

Informację o uczestnictwie etylenu w regulacji badanego procesu można uzyskać różnymi sposobami. Jedną z możliwości jest obserwacja reakcji fizjologicznej po aplikacji egzogenego etylenu. Drugi sposób to manipulacja poziomem endogenego etylenu i analiza związanej z tym zmiany intensywności przebiegu danego procesu. Ponadto atrakcyjną wydaje się możliwość blokowania receptorów etylenu w komórce, co uniemożliwia działanie endogenego etylenu.

Aplikacja etylenu

Traktowanie egzogenym etylenem stanowi stosunkowo najprostszą metodę gromadzenia danych odnośnie do jego udziału w regulacji danego procesu fizjologicznego. Etylen jest stosowany bezpośrednio poprzez wprowadzenie do gazoszczelnych pojemników zawierających materiał roślinny. Zamiast etylenu bardzo często jest też wykorzystywany kwas chloroetanofosfonowy czyli etefon, który po wnikięciu do tkanki rozkłada się uwalniając etylen. Traktowanie etylenem lub etefonem dostarcza nie tylko informacji na temat jego fizjologicznej roli, lecz również znalazło zastosowanie w praktyce do przyspieszania niektórych procesów fizjologicznych.

Etylen wpływa między innymi na następujące procesy fizjologiczne: kiełkowanie, wzrost, geotropizm, epinastię, kwitnienie, determinację płci, dojrzewanie, starzenie, opadanie i wydzielanie.

Kiełkowanie. Etylen oraz etefon stymulują kiełkowanie nasion, zarówno znajdujących się w stanie spoczynku bezwzględne, jak też względne. Etylen pobudza kiełkowanie nasion orzecha ziemnego, koniczyny, rzepienia, zarodników wyizolowanych z częściowo stratyfikowanych nasion jabłoni, nasion sałaty i szarlatu [27]. Możliwość stymulacji etylenem kiełkowania nasion chwastu *Striga asiatica*, występującego w Karolinie w USA, została wykorzystana w praktyce [15]. W warunkach naturalnych nasiona tego chwastu kiełkują jedynie w obecności strigolu, związku wydzielanego przez korzenie roślin uprawnych lub w wyniku traktowania egzogenym etylenem. Aplikacja etylenu do gleby umożliwia skiełkowanie nasion ednak siewki giną, ponieważ do ich rozwoju potrzebny jest również strigol.

Zaobserwowano, że etylen stymuluje nie tylko kiełkowanie nasion, lecz również kiełkowanie zarodników grzybów [29].

Wzrost. Pierwszą obserwację zawdzięczamy Neljubowowi [10]. Traktowanie siewek grochu etylenem powodowało zahamowanie elongacji, zwiększenie średnicy oraz horyzontalny wzrost pędów. Ta potrójna reakcja na etylen była często wykorzystywana do wykrywania obecności etylenu. Etylen może też stymulować wzrost np. Ku i wsp. [32] wykazali, że etylen stymuluje wydłużanie koleoptyli ryżu. Bardzo ciekawą informację zawdzięczamy Jacksonowi i wsp. [21], którzy stwierdzili, że etylen hamuje wzrost korzeni kukurydzy, przy czym interesujący był fakt, że inhibicja występowała już w 20 minut po zaaplikowaniu etylenu, natomiast po usunięciu etylenu znowu po 20 minutach korzenie zaczynały rosnać.

Geotropizm. Zobel [54] zaobserwował interesujące zjawisko, a mianowicie pewne mutanty pomidora charakteryzowały się horyzontalnym wzrostem. Ten anormalny wzrost mógł być zlikwidowany przez traktowanie etylenem.

Epinastie. Etylen stymuluje epinastię liści i pędów bocznych roślin pomidora [2]. Epinastia jest indukowana przez etylen u większości roślin o ozdobnych liściach [24].

Kwitnienie. Etylen stymuluje kwitnienie ananasów i innych roślin należących do *Bromeliaceae*. Dlatego etefon jest wykorzystywany w praktyce do indukcji wcześniejszego oraz bardziej równomiernego kwitnienia ananasów, a także roślin ozdobnych należących do *Bromeliaceae* [36].

Determinacja płci. Pod wpływem etylenu lub etefonu rośliny ogórka wytwarzały wcześniej kwiaty żeńskie, co powodowało wcześniejsze uzyskiwanie plonu owoców [36]. Opryskanie etefonem genetycznie męskich osobników konopi indukowało pojawienie się kwiatów żeńskich [2].

Dojrzewanie. Etylen indukuje dojrzewanie owoców wielu gatunków roślin. Fakt ten jest wykorzystywany w praktyce do przyspieszania dojrzewania owoców. Już w 1928 roku Harvey [43] opublikował pierwsze zalecenie dotyczące traktowania etylenem bananów, daktyli, ananasów, pomidorów, gruszek, jabłek i melonów. W praktyce wykorzystywany jest często etefon np. do przyspieszania dojrzewania winogron, pomidorów, jabłek, a także do zwiększania równomierności dojrzewania kawy [36].

Starzenie. Etylen indukuje procesy starzenia. Dlatego etefon jest wykorzystywany do przyspieszania zbioru liści na plantacjach tytoniu i herbaty [36].

Opadanie. Etylen stymuluje proces formowania się warstwy odcinającej wpływając na aktywność enzymów powodujących hydrolizę składników ściany komórkowej. Dlatego etefon znalazł zastosowanie jako defoliant. Usuwanie liści w uprawie ułatwia zmechanizowany zbiór. Preparat ten może być wykorzystywany w uprawie bawełny, grochu, fasoli [36, 41]. Etefon jest też wykorzystywany do defoliacji drzewek w szkółce przed ich wykopaniem. Przerzedzanie zawiązków można również przeprowadzić wykorzystując etefon [22]. Może być on też stosowany przed mechanicznym zbiorem owoców pestkowych, ponieważ zmniejsza siłę potrzebną do zrywania owoców.

Wydzielanie. Etylen stymuluje produkcję mlecza lateksowego przez drzewa kauczukowe [36]. Powoduje on powstawanie gumi na drzewach śliwy, wiśni [38] oraz cebulach tulipanów [25, 42].

Regulacja poziomu endogennego etylenu

A. Usuwanie etylenu

Etylen jest produkowany przez prawie wszystkie organy roślinne [48]. W związku z tym, że hormon ten jest gazem, umożliwiło to zastosowanie w badaniach nad jego rolą specjalnych technik umożliwiających regulację stężenia etylenu w tkance.

Umieszczenie materiału roślinnego w gazoszczelnych pojemnikach powoduje nagromadzenie się w nich etylenu produkowanego przez tkankę roślinną. Stężenie etylenu w pojemniku można obniżyć w wyniku jego przewietrzania; zwykle stosuje się jednokrotną wymianę powietrza co godzinę. Stwierdzono, że usuwanie etylenu w taki sposób z gazoszczelnych pojemników wypełnionych owocami powodowało opóźnienie ich dojrzewania [43].

Inny sposób obniżania stężenia etylenu polega na zmniejszeniu ciśnienia w pojemnikach zawierających materiał roślinny. Obniżenie ciśnienia w pojemnikach niskociśnieniowych zwiększa dyfuzję gazów, w tym również etylenu, z tkanki roślinnej do otaczającej ją atmosfery. W wielu doświadczeniach wykazano, że obniżenie ciśnienia parcjalnego etylenu wewnątrz owoców stanowiło zasadniczą przyczynę opóźnienia lub zahamowania procesu dojrzewania owoców lub starzenia kwiatów ciętych. Wyniki tych doświadczeń doprowadziły do opracowania technologii przechowywania materiału roślinnego w niskociśnieniowych pojemnikach przy obniżonym ciśnieniu i ciągłym przepływie powietrza wysyconego parą wodną [11].

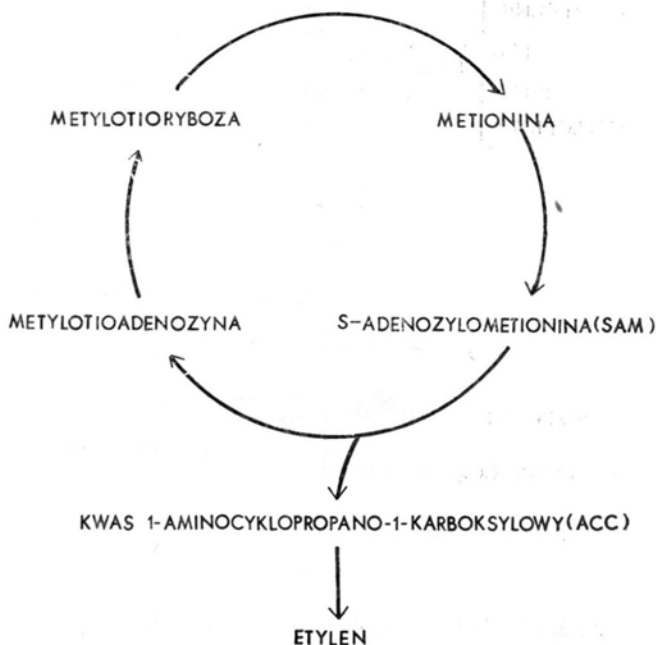
W celu obniżenia stężenia etylenu w atmosferze otaczającej materiał roślinny umieszczony w pojemniku, stosowano często roztwór nadmanganianu potasu lub nadchloranu rtęci [43]. Najtańszy sposób zmniejszania stężenia etylenu w atmosferze chłodni towarowych wiąże się z wykorzystaniem katalizatorów platynowych lub promieniowania UV [43].

Reakcja fizjologiczna na obniżenie stężenia etylenu w tkance również pozwala wnioskować o znaczeniu etylenu w badanym procesie.

B. Biosynteza etylenu

Ilość etylenu w tkance można regulować stymulując lub hamując biosyntezę etylenu. W badaniach nad drogą biosyntezy etylenu ważne było ustalenie endogenego prekursora etylenu. Obecnie uważa się, że aminokwas metionina jest głównym i prawdopodobnie jedynym naturalnym prekursorem etylenu u roślin wyższych. Biochemiczny szlak biosyntezy etylenu łącznie z cyklem metabolizmu metioniny został zaproponowany przez Adamsa i Yanga [4, 48], (ryc. 2). Pierwszą reakcją jest aktywacja metioniny przez ATP w wyniku czego powstaje S-adenozylometio-

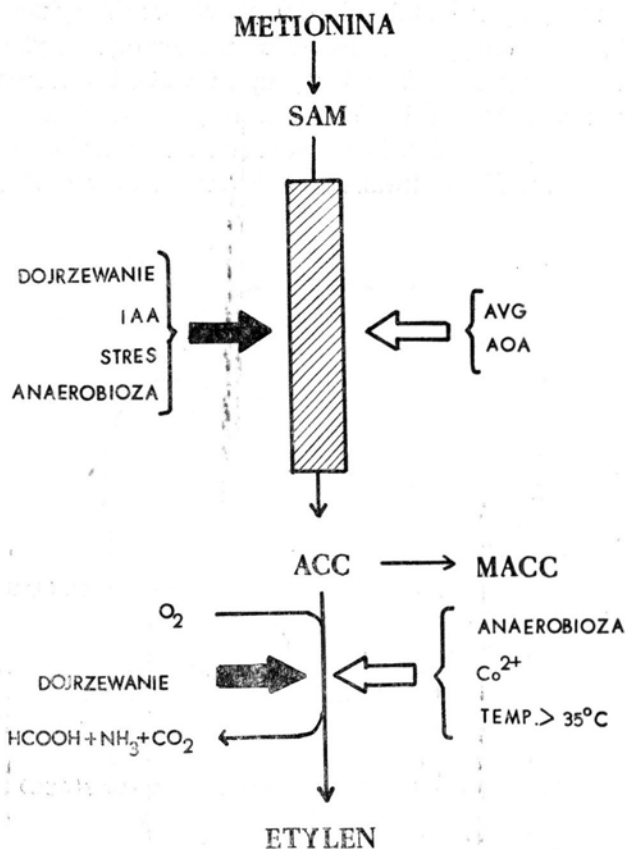
nina (SAM), która ulega przekształceniu do kwasu 1-aminocyklopropano-1-karboxylowego (ACC). Kwas ten jest bezpośrednim prekursorem etylenu. Podczas produkcji etylenu z metioniny uwalniana jest grupa $\text{CH}_3\text{S}-$, która zostaje wbudowana do metyltioadenozyny. Metyltioadenozyna ulega hydrolizie i powstaje metyltioryboza. Następnie grupa $\text{CH}_3\text{S}-$ pochodząca z metyltiorybozy zostaje wbudowana do metioniny. Obecnie uważa się, że przekształcenie SAM do ACC jest



Ryc. 2. Biosynteza etylenu (zmodyfikowane, 47)

zasadniczym etapem w szlaku biosyntezy etylenu. Przekształcenie to jest katalizowane przez syntazę ACC (ryc. 3). Przypuszcza się, że szybkość produkcji ACC z SAM jest reakcją kontrolującą biosyntezę etylenu w roślinach. Pogląd, że przekształcanie SAM do ACC jest reakcją organiczającą znalazł potwierdzenie, ponieważ egzogeny ACC powoduje znaczny wzrost produkcji etylenu w korzeniach, pędach, liściach, owocach i nasionach [14, 34, 28]. Produkcja etylenu z egzogenego ACC świadczy o obecności w tkankach roślinnych enzymu odpowiedzialnego za przekształcanie ACC do etylenu. Enzym ten nie został do tej pory wyizolowany. Wiadomo jedynie, że jest bardzo nietrwały i że jest związany z membranami [33]. Efekt fizjologiczny obserwowany po aplikacji ACC pozwala również wyciągnąć wnioski dotyczące roli etylenu.

Produkcja etylenu jest indukowana podczas pewnych stadiów rozwoju np. kiełkowania nasion, dojrzewania owoców, starzenia kwiatów i opadania organów roślinnych [2]. Produkcja może też być indukowana przez różne czynniki stresogenne



Ryc. 3. Regulacja biosyntezy etylenu (zmodyfikowane, 52)

np. uszkodzenia przez owady, choroby, zbyt niską temperaturę, suszę oraz mechaniczne uszkodzenia [53]. Ponadto produkcję etylenu często stymulują auksyny.

Korelacja w czasie pomiędzy zmianami intensywności danego procesu, a zmianami poziomu etylenu oraz ewentualnie jego prekursora może również upoważniać do wnioskowania na temat roli tego hormonu w badanym procesie.

Hoffman i Yang [14] badali produkcję etylenu i ACC podczas dojrzewania owoców awokado, bananów i pomidorów. W stadium przedklimakterycznym poziom ACC był niski, później znacznie podwyższał się i wyprzedzał produkcję etylenu. Potraktowanie przedklimakterycznych jabłek prekursorem biosyntezy etylenu, ACC, podwyższyło około pięciokrotnie produkcję etylenu, jednak jego wzrost w szczycie klimakterycznym był kilkasetkrotny, a więc tkanka owoców przedklimakterycznych charakteryzowała się brakiem ACC i jednocześnie brakiem pełnej zdolności do przekształcania egzogenego ACC. Starzenie kwiatów goździka jest skorelowane z podwyższaniem zawartości ACC i zwiększaniem produkcji etylenu; przy czym zwiększenie poziomu ACC w tkance poprzedza podwyższenie produkcji etylenu [9].

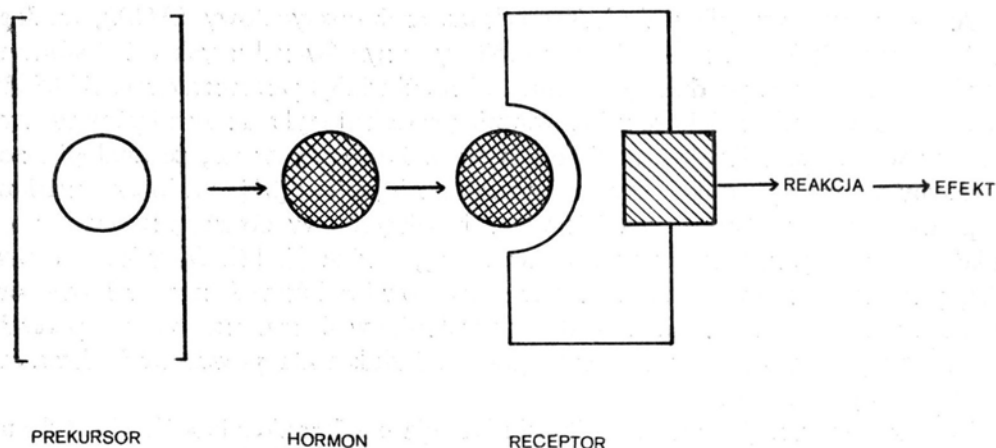
Aminoetoksywinyloglicyna (AVG) i kwas aminooksyoctowy (AOA), analogi rizo-bitoksyny, które są znane jako inhibitory enzymów zależnych od fosforanu pirydoksału, blokują produkcję etylenu uniemożliwiając przekształcanie SAM do ACC. Całkowite lub częściowe zahamowanie produkcji etylenu może być wykorzystane w wyjaśnianiu fizjologicznej roli etylenu. Zaobserwowano, że analogi rizo-bitoksyny obniżają produkcję etylenu w zarodkach jabłoni [31] i nasionach szarłat [28]. Aminoetoksywinyloglicyna i kwas aminooksyoctowy obniżają znacznie produkcję etylenu i przedłużają trwałość kwiatów goździka [5, 18]. Opryskanie drzew AVG przed zbiorem opóźniało dojrzewanie owoców i redukowało zrzuwanie owoców [52]. Za pomocą AVG można było też wyeliminować tzw. czerwcowe opadanie zawiązków jabłek. Aminoetoksywinyloglicyna indukowała powstawanie kwiatów męskich u ogórka [39].

Wykazano też, że jony kobaltu i niklu hamują przekształcanie ACC do etylenu; blokują one wydzielanie etylenu i jednocześnie hamują rozkład chlorofilu w liściach owsa [19].

Regulacja dostępności receptorów

Ostatni sposób analizy roli endogenego etylenu wiąże się z blokowaniem receptorów etylenu w komórce.

Obecnie zgodnie z najnowszą hipotezą przyjmuje się, że czynnikiem ograniczającym wzrost i rozwój roślin jest wrażliwość tkanki na regulatory, a nie jak dotychczas uważano, zmiany w ich stężeniu [50]. Zgodnie z tą koncepcją regulacja wzrostu i rozwoju zależy przede wszystkim od obecności receptorów w tkance. Hormon, aby mógł wywołać reakcję fizjologiczną musi najpierw połączyć się z receptorem (ryc. 4). Dopiero kompleks hormon - receptor jest aktywny i wywołuje określoną reakcję. Koncepcja ta dotyczy wszystkich regulatorów, jeśli chodzi o etylen, to kompleksy pomiędzy olefinami a metalami są znane już od 1827 roku [47]. Burg i Burg [13] wykazali zależność pomiędzy aktywnością biologiczną nienasyconych węglowodorów, a tworzeniem przez nie kompleksów ze srebrem. Badacze ci sugerowali, że w komórkach występuje receptor etylenu zawierający metal. Początkowo przypuszczano, że w skład receptora wchodzi cynk [13]. Beyer [6] zaproponował, że etylen wiąże się z receptorem zawierającym miedź. Aktualnie koncepcja ta jest akceptowana, chociaż brak jest bezpośrednich dowodów [49]. Evans i wsp. [17] wyizolowali i oczyścili kilkaset razy z liścieni fasoli składnik wiążący w sposób specyficzny etylen. Składnik ten był zlokalizowany w retikulum endoplazmatycznym oraz plazmalemmie. Charakteryzował się on wrażliwością na temperaturę, był rozpuszczalny w detergentach i wiązał w sposób specyficzny etylen oraz biologicznie aktywne jego analogi. Łączenie etylenu przez wyizolowany kompleks było hamowane przez typowe inhibitory enzymów zawierających metal, co również świadczy na korzyść koncepcji, że receptor etylenu zawiera metal.



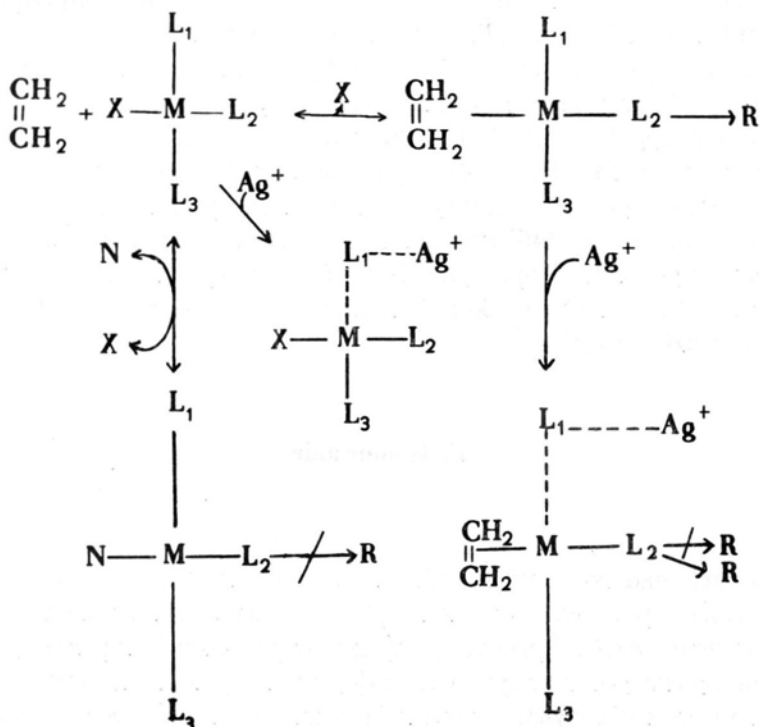
Ryc. 4. Działanie hormonu

Stosując znakowany etylen, Beyer w 1979 roku [7] wykazał, że jest on włączany do siewek grochu i metabolizowany między innymi do dwutlenku węgla. Później wykryto więcej metabolitów etylenu, a mianowicie tlenek etylenu, glikol etylenu [8, 23]. W kilku doświadczeniach wykazano korelację pomiędzy zdolnością tkanki do metabolizowania etylenu, a reakcją na etylen. W związku z tymi faktami pojawiła się koncepcja, że aktywność biologiczna etylenu wiąże się ściśle z jego metabolizmem [7]. Zgodnie z tą hipotezą brak zdolności tkanki do utleniania etylenu wiązałby się jednocześnie z brakiem wrażliwości tkanki na etylen. Jednak kolejne badania dostarczyły danych świadczących na niekorzyść tej hipotezy. Otóż okazało się, że system metabolizujący etylen nie został wysycony nawet przy bardzo wysokich stężeniach etylenu, znacznie wyższych od stężeń fizjologicznie czynnych. Ponadto etylen jest około 100 razy bardziej aktywny niż propylen, chociaż propylen jest utleniany szybciej niż etylen [48].

Dotychczas poznano trzy inhibitory działania etylenu, po zaaplikowaniu których można zahamować działanie etylenu, a mianowicie dwutlenek węgla, jony srebra i 2,5-norbornadien.

Dwutlenek węgla. Już w 1967 roku Burg i Burg [13] wykazali, że dwutlenek węgla jest konkurencyjnym inhibitorem działania etylenu. Związek ten zmniejsza lub uniemożliwia działanie etylenu. Jednak hamujący wpływ zaznacza się jedynie przy niskich stężeniach etylenu i zanika, jeśli stężenie etylenu przekracza $1 \mu\text{l/l}$. Wykazano, że dwutlenek węgla redukuje niekorzystny wpływ etylenu na starzenie się kwiatów [51]. Etylen przyspiesza, a dwutlenek węgla opóźnia opadanie organów roślinnych [3]. Podobną zależność pomiędzy etylenem i dwutlenkiem węgla obserwowano w przypadku dojrzewania owoców i wzrostu roślin (12, 13). Ze względu na antagonistyczny charakter działania w stosunku do etylenu, dwutlenek węgla jest wykorzystywany w przechowywaniu owoców. Owoce przechowywane są w kon-

trolowanych atmosferach z wysoką zawartością dwutlenku węgla, co opóźnia działanie etylenu na dojrzewanie owoców. Ostatnio Sisler [44] sugerował, że dwutlenek węgla działa nie jako konkurencyjny inhibitor etylenu, lecz w jakiś inny nieznyany sposób. Niekiedy dwutlenek węgla może działać synergistycznie w stosunku do etylenu, przykładem może być synergistyczne stymulowanie kiełkowania nasion rzepienia w temperaturze 23°C [16].



Ryc. 5. Hipotetyczny model działania etylenu i jego inhibitorów działania (zmodyfikowane, 47). L₁, L₂, L₃, X — ligandy, M — jon metalu w receptorze, N — 2,5 norbornadien, R — reakcja fizjologiczna

Jon srebra. Jony srebra hamują działanie etylenu w wielu procesach fizjologicznych, takich jak wzrost, opadanie organów i determinacja płci [6]. Związki srebra są używane powszechnie do przedłużania trwałości kwiatów ciętych [37]. Początkowo przypuszczano, że jon srebra zastępuje jon miedzi w kompleksie receptora, w ten sposób zmniejszając wrażliwość na etylen [6]. Jednak dalsze badania wykazały, że jony srebra nie blokują działania etylenu w sposób konkurencyjny [7]. Dokładny mechanizm działania jonów srebra jest nieznyany. Yang i Sisler [48] wysunęli hipotezę tłumaczącą działanie etylenu i Ag⁺ (ryc. 5). Zgodnie z tą hipotezą, jon srebra łączy się z receptorem tworząc kompleks receptor-etylen-jon, który jest nieaktywny lub mało aktywny, lub tworzy kompleks receptor-jon, wykazujący małe powinowactwo do etylenu.

Norbornadien. Już w 1973 roku Sisler i Pian [45] zauważyli, że niektóre cykliczne olefiny przeciwdziałają wpływowi etylenu na oddychanie liści tytoniu. Jednak dopiero w 1983 roku informacja ta została w pełni wykorzystana. Kiedy Sisler i Yang [47] sprawdzili aktywność olefin w tzw. teście siewek grochu. Stosując różne stężenia etylenu i olefin wykazali, że cykliczne olefiny, a szczególnie 2,5-norbornadien są konkurencyjnymi inhibitorami działania etylenu. Etylen i norbornadien współzawodniczą o miejsce wiązania w receptorze (ryc. 6). Norbornadien blokuje działanie etylenu i jednocześnie kiełkowanie nasion *Amaranthus caudatus* [28]. Inhibitor ten hamuje również kiełkowanie zarodników grzyba *Botritis cinerea* (Kępczyńska, dane niepublikowane). Sisler i Yang wykazali, że zielone pomidory po traktowaniu ich norbornadieniem dojrzały dopiero po 2 tygodniach, gdy tymczasem nie traktowane już po 5 dniach. Jeśli owoce traktowane norbornadieniem dodatkowo potraktowano etylenem, efekt norbornadienu został odwrócony, co jest zgodne z koncepcją nietrwałego, odwracalnego wiązania z receptorem i konkurencji o miejsce wiązania. Sisler i wsp. [46] stwierdzili, że norbornadien hamował też starzenie ciętych kwiatów goździka i opadanie liści. Norbornadien może być łatwo aplikowany i usuwany. Stwarza to doskonałe możliwości w badaniu roli etylenu w regulacji procesów fizjologicznych.

Podsumowanie

W badaniach nad rolą etylenu we wzroście i rozwoju roślin wykorzystywano dotychczas różne sposoby. Jedną z możliwości jest analiza poziomu prekursora biosyntezy etylenu, ACC, i produkcji etylenu w powiązaniu z przebiegiem danego procesu fizjologicznego. Manipulacja endogennym poziomem etylenu w tkance przez obniżanie stężenia etylenu w otaczającej atmosferze, a więc również i w tkance lub stosowanie specyficznych inhibitorów biosyntezy etylenu i związany z tym efekt fizjologiczny pozwala wyciągać wnioski na temat znaczenia endogennego etylenu. Ogromne możliwości pojawiły się w związku z odkryciem specyficznych inhibitorów działania etylenu. Również traktowanie egzogennym etylenem lub etefonem może być wykorzystywane w badaniach nad rolą etylenu.

Wszystkie omówione sposoby były dotychczas stosowane, jednak wartość uzyskanych informacji wydaje się być różna. Korelacja pomiędzy intensywnością procesu fizjologicznego, a ilością produkowanego etylenu w czasie jego przebiegu jest wykorzystywana jako argument świadczący o istotnej roli etylenu. Znaczenie tego dowodu może być jednak podważone. Dotychczas przyjmowano, że decydujące znaczenie w regulacji procesów wzrostu i rozwoju mają zmiany w poziomie endogennych regulatorów wzrostu. Jednak aktualnie akceptowana jest koncepcja Trewavasasa [50], zgodnie z którą zasadnicze znaczenie mają zmiany we wrażliwości tkanki, a nie zmiany w zawartości hormonów. Zatem o wystąpieniu danego zjawiska fizjologicznego decyduje nie poziom regulatorów, lecz obecność specyficznych recepto-

rów zdolnych do wiązania hormonów. Najbardziej wartościowe dowody na temat znaczenia etylenu pochodzą z doświadczeń, w których badano reakcję roślin związaną z manipulacją endogennym poziomem etylenu oraz blokowaniem receptorów etylenu.

Efekt obserwowany po aplikacji etylenu czy etefonu może świadczyć na korzyść uczestnictwa również endogennego etylenu w procesie fizjologicznym. Wartość uzyskanych w ten sposób informacji była kwestionowana, ponieważ również związki nie występujące naturalnie mogą także wpływać na wzrost i rozwój roślin. Dane otrzymane w wyniku traktowania egzogennym etylenem mają istotne znaczenie dopiero wtedy, jeśli wiadomo, że etylen jest endogennym regulatorem kiełkowania.

Reasumując, zwykle dopiero zgodność informacji uzyskanych kilkoma sposobami upoważnia do wyciągania wniosków na temat znaczenia etylenu we wzroście i 102-woju roślin. Fakty otrzymane w wyniku traktowania, usuwania czy też regulacji biosyn tezy etylenu, bądź regulacji dostępności receptorów etylenu, pozwalają uznać etylen, za hormon uczestniczący w regulacji większości procesów fizjologicznych. Zatem obecnie po przeszło 50 latach od momentu wykrycia produkcji etylenu przez rośliny nie zaprzecza się już roli etylenu, jako hormonu kontrolującego większość zjawisk fizjologicznych, poczynając od kiełkowania na starzeniu kończąc.

LITERATURA

- [1] Abeles F. B., 1972. Biosynthesis and mechanism of action of ethylene. *Ann. Rev. Plant. Physiol.* **23**, 259—292.
- [2] Abeles F. B., 1973. Ethylene in plant biology. Acad. Press., New York.
- [3] Abeles F. B., Gahagan, 1968. Abscission: The role of ethylene analogues, carbon dioxide and oxygen. *Plant Physiol.* **41**, 1337—1342.
- [4] Adams D. O., Yang S. F. 1979. Ethylene biosynthesis: Identification of 1-amino-cyclopropane-1-carboxylic acid as an intermediate in the conversion of methionine to ethylene. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **76**, 170—174.
- [5] Baker J. E., Wang X. C. Y., Lieberman M., Hardenburg R. 1977. Delay of senescence in carnation by a rhizobitoxine analog and sodium benzoate. *Hort Science* **12**, 38—39.
- [6] Beyer E. M. Jr., 1976. A potent inhibitor of ethylene action in plants. *Plant Physiol.* **58**, 268—271.
- [7] Beyer E. M., 1979. Effect of silver ion, carbon dioxide and oxygen on ethylene action and metabolism. *Plant Physiol.* **63**, 169—173.
- [8] Blomstrom, D. C., Beyer, E. M. 1980. Plants metabolise ethylene to ethylene glycol. *Nature* **283**, 66—68.
- [9] Bufler G. Y. Mor, Reid M. S., Yang S. F. 1980. Changes in 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid content of cut carnation flowers in relation to their senescence. *Planta* **150**, 439—442.
- [10] Burg S. P. 1973. Ethylene in plant growth. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* **70**, 591—597.
- [11] Burg S. P. 1973. Hypobaric storage -an overview. *Intl. Plant. Prog. Com. Pric.* **26**, 211—215.
- [12] Burg S. P., Burg E. A., 1965. Ethylene action and ripening of fruit. *Science* **148**, 1190—1196.
- [13] Burg S. P., Burg E. A., 1967. Molecular requirements for biological activity of ethylene. *Plant Physiol.* **42**, 144—145.
- [14] Cameron A. C., Fenton C. A. L., Yu Y. B., Adams D. O., Yang S. F., 1979. Increased production of ethylene by plant tissues treated with 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid. *Hort Science* **14**, 178—180.

- [15] Egley G. H., 1982. Ethylene stimulation of weed seed germination. *Agric. Forest. Bull.* **5**, 13—18.
- [16] Esashi Y., 1985. International Workshop. Control Processes in Seeds. Book of Abstracts s. 24.
- [17] Evans D. E., Bengochea T., Cairns A. J., Dodds J. H., Hall M. A., 1982. Studies of ethylene binding by cell free preparation from cotyledons of *Phaseolus vulgaris* L.: Subcellular localization. *Plant Cell Environ.* **5**, 101—107.
- [18] Fujino D. W., Reid M. S., Yang S. F., 1980. Effects of aminooxyacetic acid on postharvest characteristics of carnation. *Acta Hort.* **113**, 59—64.
- [19] Gepstein S., Thimann K. V., 1981. The role of ethylene in the senescence of oat leaves. *Plant Physiol.* **68**, 349—354.
- [20] Hoffman N. E., Yang S. F., 1980. Changes of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid content in ripening fruit in relation to their ethylene production rates. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* **105**, 492—495.
- [21] Jackson M. B., Drew M. C., Giffard S. C., 1981. Effects of applying ethylene to the root system of *Zea mays* on growth and nutrient concentration in relation to flooding tolerance. *Physiol. Plant.* **52**, 23—28.
- [22] Jankiewicz L., 1977. *Fizjologia roślin sadowniczych*, PWN, Warszawa.
- [23] Jerie P. H., Hall M. A., 1978. The identification of ethylene oxide as a major metabolite of ethylene in *Vicia faba* L. *Proc. R. Soc. London, ser. B*, **200**, 87—94.
- [24] Kader A. A., 1985. Ethylene-induced senescence and physiological disorders in harvested horticultural crops. *Hort Science* **20**, 54—57.
- [25] Kamberbeck G. A., De Munk W. J., 1976. A review of ethylene effects in bulbous plants. *Scientia Hort.* **4**, 101—115.
- [26] Kępczyński J., 1976. Zastosowanie chromatografii gazowej w analizie hormonów roślinnych. *Post. Nauk Roln.* **1**, 57—68.
- [27] Kępczyński J., 1985. The role of ethylene in seed germination. *Acta Hort.* **167**, 47—56.
- [28] Kępczyński J., Karssen C. M., 1985. Requirement for the action of endogenous ethylene during germination of non-dormant seeds *Amaranthus caudatus*. *Physiol. Plant.* **63**, 49—52.
- [29] Kępczyński J., Kępczyńska E., 1977. Effect of ethylene on germination of fungal spores causing fruit rot. *Fruit Sci. Rep.* **411**, 31—36.
- [30] Kępczyński J., Kępczyńska E., 1977. Biosynteza i mechanizm działania etylenu. *Post. Nauk. Roln.* **5**, 45—54.
- [31] Kępczyński J., Rudnicki R. M., Khan A. A., 1977. Ethylene requirement for germination of partly after-ripened apple w embryo. *Physiol. Plant.* **40**, 292—295.
- [32] Ku H. S., Suge H., Rappaport L., Pratt H. K., 1969. Stimulation of rice coleoptile growth by ethylene. *Planta* **90**, 333—339.
- [33] Lieberman M. 1979. Biosynthesis and action of ethylene. *Ann. Rev. Plant. Physiol.* **30**, 533—591.
- [34] Lürsen K., Nauman K., Schroder R., 1979. 1-Aminocyclopropane-1-carboxylic acid an intermediate of the ethylene biosynthesis in higher plants. *Z. Pflanzenphysiol.* **92**, 285—294.
- [35] Michniewicz M., 1985. *Fizjologia organizmu — wzrost i rozwój*. *Fizjologia Roślin* pod red. J. Zurzycki i M. Michniewicz. PWRiL.
- [36] Morgan P. W., 1982. Ethylene as an agricultural chemical. *Agric. Forestry Bull.* **5**, 29—37.
- [37] Nowak J., 1985. The response of cut flowers to inhibitors of ethylene action. *Acta Hort.* **167**, 125—140.
- [38] Olien W. C., Bukovac M. J., 1982. Ethephon-induced gummosis in sour cherry (*Prunus cerasus* L.) I. Effect on xylem function and short water status. *Plant. Physiol.* **70**, 547—555.
- [39] Qwens K. W., Tolla G. W., Peterson C. E., 1980. Induction of staminate flowers on gynocious cucumber by aminoethoxyvinylglycine. *Hort Science* **15**, 256—257.
- [40] Pratt H. K., Goeschl J. P., 1969. Physiological roles of ethylene in plants. *Ann. Rev. Plant. Physiol.* **20**, 541—584.
- [41] Reid M. S., 1985. Ethylene and abscission. *Hort Science* **20**, 45—60.
- [42] Saniewski M. 1980. Rola etylenu we wzroście i rozwoju tulipanów. *Post. Nauk Roln.* **1**, 37—48.
- [43] Sherman M., 1985. Control of ethylene in the postharvest environment. *Hort Science* **20**, 57—60.
- [44] Sisler E. C., 1982. Properties of a Triton X-100 extract from mung bean sprouts. *J. Plant. Growth Regul.* **1**, 211—218.

- [45] Sisler E. C., Pian A. 1973. Effect of ethylene and cyclic olefins on tobacco leaves. *Tobacco Sci.* **17**, 68—72.
- [46] Sisler E. C., Reid M. S., Fujino D. W., 1983. Investigation of the mode of action of ethylene in carnation senescence. *Acta Hort.* **141**, 229—234.
- [47] Sisler E. C., Yang S. F., 1983. Effect of butenes and cycloolefins on etiolated pea plants in relation to the ethylene response. *Plant Physiol.* **72**, s—40.
- [48] Sisler E. C., Yang S. F., 1984. Ethylene, the gaseous plant hormone *Bio Science* **34**, 234—238.
- [49] Thompson J. S., Harlow R. L., Whitney J. F., 1983. Copper (I) — Olefin complexes. Support for the proposed role of copper in ethylene effect in plants. *J. Amer. Chem. Soc.* **105**, 3522—3527.
- [50] Trewavas A. J., 1982. Growth substance sensitivity: The limiting factor in plant development. *Physiol. Plant* **55**, 60—72.
- [51] Uota M., 1969. Carbon dioxide suppression of ethylene-induced sleepiness of carnation blooms. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* **94**, 598—601.
- [52] Williams M. W., 1980. Retention of fruit firmness and increase in vegetative growth and fruit set of apples with aminoethoxyvinylglycine. *Hort Science* **15**, 76—77.
- [53] Yang S. F., 1980. Regulation of ethylene biosynthesis. *Hort Science* **15**, 238—243.
- [54] Zobel R. W., 1973. Some physiological characteristics of the ethylene requiring tomato mutant *diageotropica*. *Plant Physiol.* **52**, 385—389.

Doc. Dr hab. Jan Kępczyński

Zakład Fizjologii Roślin, Instytut Biologii, Uniwersytet Szczeciński,
Felczaka 3a, 71-412 Szczecin