

JAN KĘPCZYŃSKI

FUNKCJA ETYLENU W KIELKOWANIU NASION THE ROLE OF ETHYLENE IN GERMINATION OF SEEDS

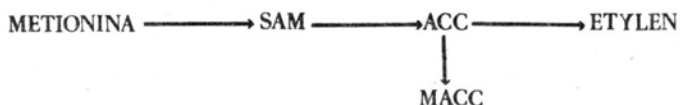
Etylen jest najprostszym dotychczas poznanym hormonem roślinnym. Występuje powszechnie w środowisku naturalnym. Jego obecność wykryto w powietrzu, wodzie i glebie. Hormon ten jest produkowany przez pędy, korzenie, kwiaty, owoce, bulwy, siewki oraz przez mikroorganizmy glebowe [1, 2].

Chociaż pierwszą sugestię, że nasiona produkują etylen wysunięto już w latach trzydziestych, nadal stosunkowo niewiele wiadomo na temat znaczenia etylenu w ustępowaniu spoczynku i kielkowaniu nasion. Celem tego artykułu jest przedstawienie danych dotyczących roli etylenu w tych procesach. Przegląd aktualnej literatury, odnoszącej się do funkcji etylenu, pozwala zauważyć, że dotychczas stosowano kilka różnych sposobów gromadzenia informacji na ten temat. Analizowano zawartość prekursora biosyntezy etylenu i produkcję etylenu, badano wpływ inhibitorów biosyntezy i działania etylenu oraz egzogenego etylenu na kielkowanie nasion.

Biosynteza etylenu

Obecnie przyjmuje się, że naturalnym prekursorem biosyntezy etylenu w roślinach wyższych jest metionina [3]. W oparciu o badania przeprowadzone z wykorzystaniem tkanki jabłek Adams i Yang [4] zaproponowali cykl biosyntezy etylenu. Zgodnie z koncepcją tych autorów z metioniny, przy udziale ATP, tworzy się S-adenozylometionina (SAM), która ulega przekształceniu do kwasu 1-aminocyklopropa-nokarboksyłowego (ACC) (rys. 1). W obecności tlenu ACC jest przekształcany do etylenu. W dalszych doświadczeniach stwierdzono obecność ACC w wielu tkankach roślinnych [6, 31]. Hoffman i wsp. [13] wykazali, że nasiona orzecha ziemnego zawierają endogenne prekursory biosyntezy etylenu. Obecność jego wykryto również w nasionach rzepienia i szarłatki [25, 34]. Satoh i Esashi [34] stwierdzili, że wycinki z nasion rzepienia przekształcają egzogenne ACC do etylenu. Wycinki z osi nasion

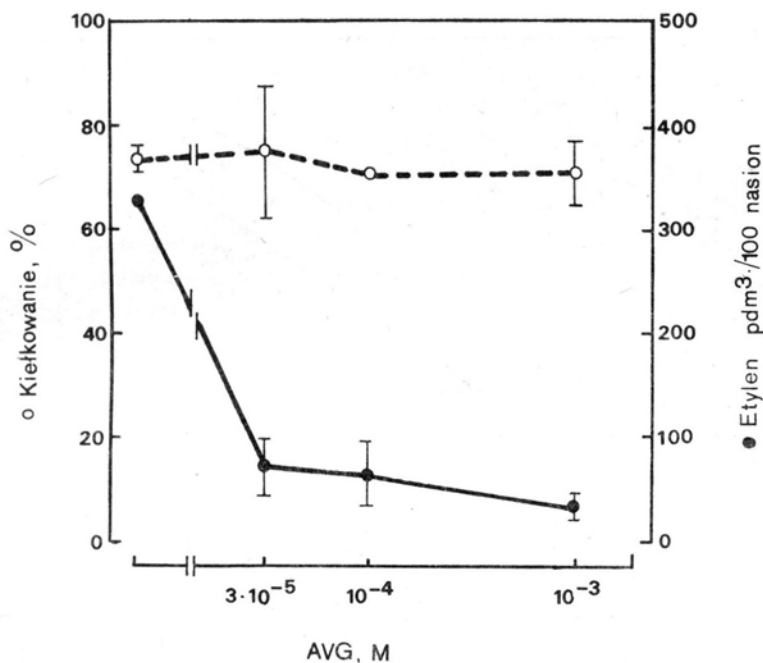
znajdujących się w stanie spoczynku charakteryzowały się niższą zdolnością do wykorzystywania egzogenego ACC niż pochodzące z nasion nie znajdujących się w spoczynku. Dane te mogą sugerować, że spoczynek nasion wiąże się z brakiem zdolności do biosyntezy endogenego ACC. Prekursor biosyntezy etylenu ACC podwyższał produkcję etylenu przez nasiona *Amaranthus caudatus* w stadium przed pojawieniem się korzenia zarodkowego [25]. Natomiast Fu i Yang [12] w doświadczeniu z nasionami sałaty wykazali, że przekształcenie egzogenego ACC do etylenu za-



Rys. 1. Biosynteza etylenu

chodzi jedynie w nasionach kiełkujących. ACC może być nie tylko przekształcany do etylenu, ale również do N-malonylo-ACC (MACC). Hoffman i wsp. [13] wykryli malonyl ACC w nasionach orzecha ziemnego. Badania z zastosowaniem znakowanych ACC i MACC wykazały, że MACC był zamieniany do etylenu podczas kiełkowania tych nasion około 70 razy mniej wydajnie niż ACC. Obecnie MACC jest traktowany jako produkt inaktywacji, a nie forma zapasowa. Tworzenie MACC być może służy jako droga regulacji poziomu ACC w tkance, decydując w ten sposób o produkcji etylenu.

Istnieje możliwość zablokowania biosyntezy etylenu za pomocą specyficznych inhibitorów. Do najczęściej stosowanych tego typu inhibitorów należą analogi rizo-bitoksyny, aminoetoksywinyloglicyna (AVG) oraz kwas aminooksyoctowy (AOA). Inhibitory te hamują przekształcanie SAM do ACC. Traktowanie zarodków jabłoni AVG hamowało ich kiełkowanie oraz produkcję etylenu [29]. Inhibicję wywołaną przez ten inhibitor można było odwrócić za pomocą egzogenego etylenu. Hoffman i wsp. [13] zauważyli, że AVG hamuje biosyntezę etylenu w nasionach *Arachis hypogea* nie wpływając na ich kiełkowanie. Podobną zależność stwierdzili Kępczyński i Karssen [25] w doświadczeniu z nasionami *Amaranthus caudatus*. Hoffman i wsp. [13] uważają, że etylen nie ma znaczenia dla kiełkowania nasion, skoro obniżenie jego produkcji nie wpływało na ich kiełkowanie. Jednakże w doświadczeniu na nasionach *Amaranthus caudatus* zauważono, że w obecności najwyższego stężenia AVG produkują one 35 pdm³/100 nasion, więc w przybliżeniu taką samą ilość jak nasiona inkubowane tylko w wodzie w stadium tuż przed pojawieniem się kielka [25]. Zatem brak wpływu AVG na kiełkowanie wynika prawdopodobnie z faktu, że nasiona w obecności inhibitora były w stanie produkować ilość etylenu wystarczającą do zapoczątkowania procesu kiełkowania (rys. 2). Dane te wskazują jednocześnie, że zapotrzebowanie nasion *Amaranthus caudatus* na etylen jest niewielkie. Inhibicję produkcji etylenu można również wywołać za pomocą jonów kobaltu (Co²⁺) [30, 39]. Jony kobaltu blokują przekształcanie ACC do etylenu, jednak podobnie jak AVG nie hamowały całkowicie produkcji etylenu oraz nie wpływały na kiełkowanie nasion (tab. 1). Wykazano, że hamujący wpływ Co²⁺ na produkcję etylenu wiązał się z jednoczesną kumulacją endogenego ACC [20].



Rys. 2. Wpływ aminoctoksywinyloglicyny (AVG) na kiełkowanie i produkcję etylenu przez nasiona *Amaranthus caudatus* L. [25]

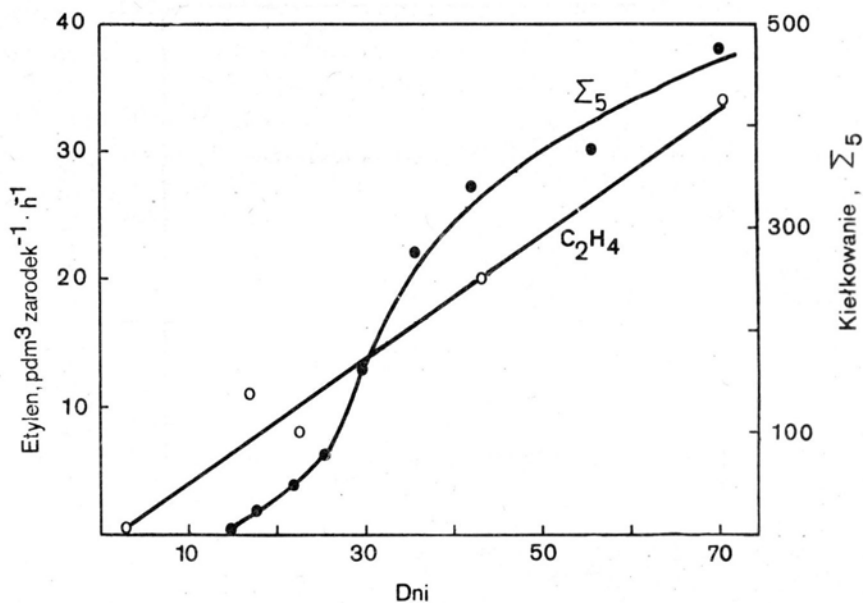
Tabela 1

Wpływ CoCl_2 na produkcję etylenu i zawartość ACC w nasionach *Amaranthus caudatus*

Traktowanie	Kiełkowanie %	Produkcja etylenu $\text{pmlg}^{-1}\text{h}^{-1}$	Zawartość ACC nmol g^{-1}
Kontrola	74	9,3	3,7
$\text{CoCl } 10^{-3}$	75	4,3	7,8

Produkcja etylenu

Przeprowadzono wiele doświadczeń, w których badano produkcję etylenu przez nasiona znajdujące się w spoczynku głębokim i względnym. Nasiona znajdujące się w stanie spoczynku bezwzględnego produkowały mniej etylenu niż nasiona w stanie spoczynku względnego. Dotyczyło to nasion *Trifolium subterraneum* [9], orzecha ziemnego [19] oraz rzepienia [15]. Doświadczenia przeprowadzone na zarodkach wyizolowanych po różnych okresach stratyfikacji nasion jabłoni wskazują, że w miarę ich dojrzewania posprzętnego zwiększa się zdolność do produkcji etylenu [29, 35] (rys. 3). Traktowanie nasion orzecha ziemnego wysoką temperaturą powodowało ustąpienie spoczynku i jednocześnie podwyższenie produkcji etylenu [17]. Również kinetyna stymulowała kiełkowanie oraz produkcję etylenu przez nasiona



Σ_5 - Suma % skielkowanych nasion w ciągu 5 dni

Rys. 3. Produkcja etylenu podczas kiełkowania zarodków wyizolowanych z nasion jabłoni stratyfikowanych przez różny okres [29]

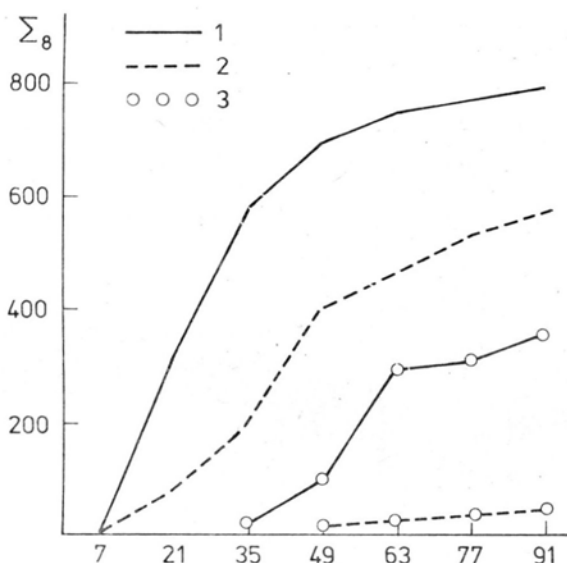
orzecha ziemnego [18]. Natomiast kwas abscysynowy hamował jednocześnie kiełkowanie i produkcję etylenu przez nasiona orzecha ziemnego i sałaty oraz zarodki jabłoni [19, 29].

Badania produkcji etylenu przez nasiona znajdujące się w stanie spoczynku względnie wskazują, że przebieg produkcji w czasie kiełkowania jest różny w zależności od gatunku rośliny. Maksimum produkcji etylenu było zwykle związane ze stadium pojawiania się kiełka. Esashi i wsp. [10] sugerowali istnienie dwóch systemów odpowiedzialnych za produkcję etylenu przez nasiona rzeżenia. Zgodnie z ich koncepcją jeden system (tlenowo-niezależny) działa w prawie beztlenowych warunkach. Jest on odpowiedzialny za produkcję etylenu we wczesnych stadiach inhibicji przez spoczynkowe i niespoczynkowe nasiona. Drugi system (tlenowo-zależny) zaczyna działać później i tylko w niespoczynkowych nasionach. Niespoczynkowe nasiona posiadają aktywne obydwa systemy. Prawdopodobnie we wczesnych stadiach kiełkowania funkcjonuje system pierwszy, a w późniejszych, gdy zaczyna się wzrost komórek dominuje system drugi.

Usuwanie etylenu

Etylen wydzielany przez nasiona można usuwać za pomocą roztworów nadchlorku rtęci, nadmanganianu potasu lub w wyniku umieszczenia nasion w warunkach podciśnienia. Usuwanie etylenu z atmosfery otaczającej wiąże się z obniżeniem jego

stężenia w tkance. Wywołanie określonej reakcji fizjologicznej w wyniku usunięcia etylenu, świadczy o zapotrzebowaniu na endogenny etylen [24]. Katoh i Esashi [15] obserwowali pogorszenie kiełkowania nasion rzepienia w wyniku usuwania etylenu za pomocą roztworu nadchloranu rtęci ($Hg/ClO_4/2$). Usunięcie, za pomocą roztworu nadchloranu rtęci etylenu wydzielanego przez zarodki spowodowało obniżenie szybkości ich kiełkowania [29]. Wrażliwość zarodków na usuwanie etylenu zmniejszała się w miarę wydłużania okresu stratyfikacji nasion czyli większego zaawansowania dojrzewania posprzętowego, wskazując tym na udział endogennego etylenu w ustępowaniu spoczynku nasion jabłoni. Stratyfikacja nasion jabłoni w wa-



Rys. 4. Wpływ stratyfikacji w warunkach podciśnienia (0,1 Atm) nasion jabłoni na kiełkowanie nasion i zarodków [28], 1 — ciśnienie normalne, 2 — podciśnienie 0,1 Atm, 3 — nasiona, Σ_8 suma % kiełkujących nasion lub zarodków w ciągu ośmiu dni

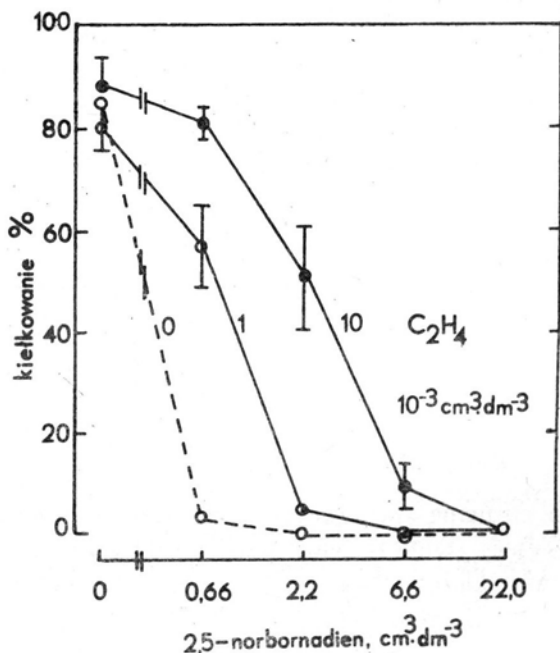
runkach obniżonego ciśnienia spowodowała wyraźne opóźnienie ich dojrzewania posprzętowego [28] (rys. 4). Umieszczenie nasion sałaty w warunkach podciśnienia wywołało pogorszenie kiełkowania przy czym egzogeny etylen odwracał niekorzystny wpływ podciśnienia [32].

Wpływ inhibitorów działania etylenu

Działanie etylenu można zablokować za pomocą specyficznych inhibitorów jego działania. W 1967 roku Burg i Burg [5] zauważyli, że dwutlenek węgla hamuje oddziaływanie etylenu na dojrzewanie owoców i wiele innych procesów. Badacze ci doszli do wniosku, że dwutlenek węgla jest konkurencyjnym inhibitorem działania etylenu. Okazało się, że wpływ CO_2 zaznacza się, jeśli stężenie etylenu nie przekracza $1 \mu l/l$. Aktualnie koncepcja, że dwutlenek węgla jest konkurencyjnym inhibitorem

działania jest poddawana w wątpliwość [37]. Wykazano, że dwutlenek węgla hamuje stymulowane etylenem kiełkowanie nasion *Striga asiatica* [8]. Jednak w doświadczeniach przeprowadzonych na nasionach orzecha ziemnego, koniczyny i rzepienia wykazano, że zarówno dwutlenek węgla jak też etylen stymuluje kiełkowanie [16]. Esashi i wsp. [10] wykazali, że dwutlenek węgla stymuluje kiełkowanie nasion rzepienia poprzez podwyższenie produkcji etylenu.

Niedawno Sisler i Yang [36] stwierdzili, że cykliczne olefiny są specyficznymi inhibitorami działania etylenu. Najbardziej aktywnym okazał się 2,5-norbornadien. Związek ten hamuje dojrzewanie owoców oraz starzenie goździków stymulowane etylenem [38]. Zgodnie z hipotezą Sislera i Yanga [36] norbornadien wiąże się z receptorem etylenu, prawdopodobnie zlokalizowanym głównie w retikulum endoplazmatycznym [11], w sposób odwracalny podobnie jak etylen. Pomiędzy etylenem, a norbornadieniem, istnieje konkurencja o miejsce wiązania. Kępczyński i Karssen [25] badali interakcje pomiędzy etylenem a norbornadieniem w doświadczeniu z nasionami *A. caudatus* (rys. 5). Norbornadien hamował kiełkowanie badanych nasion.



Rys. 5. Wpływ 2,5-norbornadienu i etylenu na kiełkowanie nasion *Amaranthus caudatus* [25].

Przeniesienie nasion inkubowanych w atmosferze wzbogaconej tym inhibitorem do atmosfery pozbawionej go, spowodowało stopniowe odzyskiwanie zdolności kiełkowania. Fakt ten wskazuje, że stosowany inhibitor nie ma właściwości toksycznych i działanie jego jest odwracalne. Inhibicję kiełkowania wywołaną norbornadieniem można było odwrócić etylenem [25]. Sugeruje to konkurencyjny charakter działania tych związków. Wyniki doświadczeń z zastosowaniem norbornadienu wskazują na niezbędność endogennego etylenu dla kiełkowania nasion *A. caudatus*. Dotych-

czas kwestia niezbędności etylenu była nierozstrzygnięta. Sugerowano nawet, że etylen jest jedynie ubocznym produktem wydzielanym podczas kiełkowania nasion [12]. Wyniki doświadczenia, w którym stosowano norbornadien w różnych stadiach inkubacji nasion, wskazują zapotrzebowanie na działanie etylenu już we wczesnych stadiach kiełkowania. Ostatnio, również dzięki zastosowaniu norbornadienu wykazano, że endogenny etylen spełnia istotną rolę w kiełkowaniu nasion *Arabidopsis thaliana* i *Lactuca sativa* [33, 40]. Odkrycie, że norbornadien jest specyficznym inhibitorem działania etylenu stworzyło nowe możliwości w badaniu znaczenia etylenu w ustępowaniu spoczynku i kiełkowaniu nasion.

Wpływ etylenu

Badania dotyczące wpływu egzogenego etylenu prowadzone były na nasionach wielu gatunków roślin. Szczegółowe dane zostały przedstawione w pracach przeglądowych na temat roli etylenu w kiełkowaniu nasion [7, 16, 21]. W wielu doświadczeniach stwierdzono, że etylen stymuluje kiełkowanie nasion orzecha ziemnego, koniczyzny i rzepienia, a więc nasion wymagających dojrzewania posprzętowego podczas suchego przechowywania [16]. Etylen przyspiesza też ustępowanie spoczynku nasion jabłoni, czyli nasion wymagających stratyfikacji [28]. Znane są również przykłady indukcji kiełkowania przez etylen nasion znajdujących się we wtórnym spoczynku np. nasion sałaty [16]. Kępczyński i Karssen [25] wykazali, że etylen przyspiesza kiełkowanie nasion *Amaranthus caudatus*. Na podstawie doświadczeń przeprowadzonych na nasionach *Chenopodium album*, z wykorzystaniem egzogenego etylenu Karssen [14] zaproponował, że etylen działa podczas dwóch stadiów; w stadium indukcji kiełkowania oraz inicjacji wzrostu korzenia zarodkowego.

Badania nad rolą etylenu z wykorzystaniem egzogenego etylenu wykazały, że hormon ten może odwracać inhibicję kiełkowania nasion. Etylen odwracał inhibicję kiełkowania nasion orzecha ziemnego wywołaną przez kwas abscysynowy [19]. Hormon ten odwracał też inhibicję kiełkowania zarodków wyizolowanych z częściowo stratyfikowanych nasion jabłoni, wywołaną obecnością ABA [29]. W badaniach nad rolą etylenu w kiełkowaniu nasion zamiast etylenu często wykorzystywany jest etefon. Stwierdzono, że etefon stymulował kiełkowanie nasion *Amaranthus caudatus* inkubowanych w roztworze ABA lub glikolu polietylenowego o masie 6000 [22]. Etefon powodował też odwracanie inhibicji kiełkowania nasion *Amaranthus caudatus* wywołanej przez inhibitory biosyntezy giberelin, sugerując że etylen i giberelina wpływają na te same lub podobne procesy prowadzące do kiełkowania [23, 26, 27].

Przyspieszanie ustępowania spoczynku lub kiełkowania nasion przez egzogeny etylen jest zwykle interpretowane jako dowód świadczący o udziale endogenego etylenu w regulacji tych procesów. Jednak należy pamiętać, że wiele związków nie syntetyzowanych w nasionach może stymulować ich kiełkowanie. Dlatego dowody pochodzące z doświadczeń z zastosowaniem egzogenego etylenu mają istotne znaczenie dopiero łącznie z danymi uzyskanymi innymi metodami. Brak reakcji nasion na

etylen nie wyklucza udziału endogennego etylenu w regulacji kiełkowania, ponieważ ilość produkowanego przez nasiona etylenu może być wystarczająca dla wysycenia receptorów etylenu.

Otrzymane dotychczas dane sugerują, że etylen uczestniczy w regulacji ustępowania spoczynku i kiełkowania nasion większości badanych gatunków roślin. O roli etylenu w tych procesach najczęściej wnioskowano na podstawie reakcji nasion na egzogeny etylen. Ponadto wnioski na temat funkcji etylenu wyciągano wykorzystując obserwacje produkcji etylenu przed pojawieniem się kiełka, korelację pomiędzy głębokością spoczynku a intensywnością produkcji etylenu oraz zależność pomiędzy ustępowaniem spoczynku lub kiełkowaniem a poziomem etylenu w tkance. Należy zaznaczyć, że zastosowanie tylko jednej metody może prowadzić do błędnej interpretacji. Na uwagę zasługuje wykorzystanie specyficznego inhibitora działania etylenu — norbornadienu. Dotychczas niezbędnosc działania etylenu endogennego wykazano w doświadczeniach z nasionami tylko trzech gatunków roślin. Dane uzyskane pozostałymi sposobami sugerują udział endogennego etylenu w regulacji kiełkowania i ustępowania spoczynku, jednak w przypadku wielu gatunków uzasadnione wydaje się przeprowadzenie dodatkowych badań z wykorzystaniem norbornadienu.

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] Adams D. O., Yang S. F., 1977. Methionine metabolism in apple tissue: Implication of S-adenosylmethionine as an intermediate in the conversion of methionine to ethylene. *Plant Physiol.* 60: 892—896.
- [4] Adams D. O., Yang S. F., 1979. Ethylene biosynthesis: identification of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid as an intermediate in conversion of methionine to ethylene. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 76: 170—174.
- [5] Burg S. P., Burg E. A., 1967. Molecular requirements for biological activity of ethylene. *Plant Physiol.* 42: 144—145.
- [6] 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.
- [7] Egley G. H., 1982. Ethylene stimulation of weed seed germination. *Agric. Forestry Bull.* 5: 13—18.
- [8] Egley G. H., Dale J. E., 1970. Ethylene, 2-chloroethylphosphonic acid and witchweed germination. *Weed Sci.* 18: 586—589.
- [9] Esashi Y., Leopold A. C., 1969. Dormancy regulation in subterranean clover seeds by ethylene. *Plant Physiol.* 44: 1470—1472.
- [10] Esashi Y., Ohhara Y., Kotaki K., Watanabe K., 1976. Two C₂H₄ — producing systems in cocklebur seeds. *Planta* 129: 23—26.
- [11] Evans D. E., Dodds J. H., Lloyd P. C., ap Gynn I., Hall M. A., 1982. A study of the subcellular localisation of an ethylene binding site in developing cotyledons of *Phaseolus vulgaris* L. by high resolution autoradiography. *Planta* 154: 48—52.
- [12] Fu J. R., Yang S. F., 1983. Release of heat pretreatment-induced dormancy in lettuce seeds by 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.
- [13] 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.

- [14] Karssen C. M., 1976. Two sites of hormonal action during germination of *Chenopodium album* seeds. *Physiol. Plant.* 36: 264—270.
- [15] Katoh H., Esashi Y., 1975. Dormancy and impotency of cocklebur seeds. I. CO₂, C₂H₄, O₂ and high temperature. *Plant Cell Physiol* 16: 687—696.
- [16] Ketring D. L., 1977. Ethylene and seed germination. In: *Physiology and Biochemistry of Seed Dormancy and Germination*. (A. Khan, ed.) North Holland Publ. Co., Amsterdam 156—178.
- [17] 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.
- [18] Ketring D. L., Morgan P. W., 1971. Physiology of oil seeds. II. Dormancy release in Virginia-type peanut seeds by plant growth regulators. *Plant Physiol.* 47: 488—492.
- [19] Ketring D. L., Morgan P. W., 1972. Physiology of oil seeds. IV. Role of endogenous ethylene and inhibitory regulators during natural and induced afterripening of dormant Virginia-type peanut seeds. *Plant Physiol.* 50: 382—387.
- [20] Kępczyński J., 1985. Wpływ deficytu wodnego na kiełkowanie nasion roślin ozdobnych. *Praca habilitacyjna*.
- [21] Kępczyński J., 1985. The role of ethylene in seed germination. *Acta Hort.* 167: 47—56.
- [22] Kępczyński J., 1986. 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.
- [23] Kępczyński J. 1986. Ethylene-dependent action of gibberellin in the seed germination of *Amaranthus caudatus*. *Physiol. Plant.* 67: 584—587.
- [24] Kępczyński J., 1988. Wykorzystanie różnych czynników i metod w badaniach nad rolą etylenu we wzroście i rozwoju roślin. *Wiad. Bot.* 32: 47—60.
- [25] 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.
- [26] 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.* (w druku).
- [27] Kępczyński J., Kępczyńska 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.* (w druku).
- [28] Kępczyński J., Rudnicki R. M. 1975. Studies on ethylene in dormancy of seeds. I. Effects of exogenous ethylene on afterripening and germination of apple seeds. *Fruit Sci. Rep.* 2: 25—41.
- [29] Kępczyński J., Rudnicki R. M., Khan A. A., 1977. Ethylene requirement for germination of partly after-ripened apple embryo. *Physiol. Plant.* 40: 292—295.
- [30] Lau O. L., Yang S. F., 1976. Inhibition of ethylene production by cobalthous ion. *Plant Physiol.* 58: 114—117.
- [31] Lürssen K., Naumann K., Schroder R., 1979. 1-Aminocyclopropane-1-carboxylic acid — an intermediate of ethylene biosynthesis in higher plants. *Z. Pflanzenphysiol.* 92: 285—294.
- [32] Rudnicki R. M., Braun J. W., Khan A. A., 1978. Low pressure and ethylene in lettuce seed germination. *Physiol Plant.* 43: 169—194.
- [33] Saini H. S., Consolacion E. D., Bassi P. K., Spencer M. S., 1986. Requirement for ethylene synthesis and action during relief of the inhibition of lettuce seed germination by combination of gibberellic acid, kinetin, and carbon dioxide. *Plant Physiol.* 81: 950—953.
- [34] Satoh S., Esashi Y., 1983. Ethylene production, 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid content and its conversion to ethylene in axial segments of dormant and nondormant cocklebur seeds. *Plant Cell Physiol.* 24: 883—887.
- [35] Sińska I., Gladon R. J. 1982. Role of ethylene in removal of embryonal apple seed dormancy. *Hort Science* 17: 473.
- [36] Sisler E. C., Yang S. F. 1983. Effect of butenes and cyclic olefines on etiolated pea plants in relation to the ethylene response. *Plant Physiol.* 72: p. 40.
- [37] Sisler E. C., Yang S. F., 1984. Ethylene the gaseous plant hormone. *Bio Science* 34: 234—238.
- [38] Yang S. F., 1985. Biosynthesis and action of ethylene. *Hort Science* 20: 41—45.

- [39] Yu Y., Yang S. F., 1979. Auxin-induced ethylene production and its inhibition by aminoetoxyvinylglycine and cobalt ion. *Plant Physiol.* 64: 1074—1077.
- [40] Zagórski S., Kępczyński J., Karssen C. M., 1985. Effects of light and ethylene on the germination of GA-deficient mutants of *Arabidopsis thaliana*. Abstracts 12th Int. Conf. on Plant Growth Substances. Heidelberg s. 108.

Doc. dr hab. Jan Kępczyński
Zakład Fizjologii Roślin
Instytut Biologii
Uniwersytet Szczeciński
Felczaka 3a
71-412 Szczecin