

ROLA KWASU JASMONOWEGO I JEGO ESTRU METYLOWEGO WE WZROŚCIE I ROZWOJU ROŚLIN

The role of jasmonic acid and its methyl ester in the growth and development of plants

Bożena BIAŁECKA, Jan KĘPCZYŃSKI

Summary. Jasmonic acid (JA) and its methyl ester (JA-Me) are endogenous plant growth regulators. JA-Me is known as major aroma component in the oil of *Jasminum grandiflorum* and *Rosmarinus officinalis*, JA was isolated for the first time from the culture filtrate of the fungus *Lasiodiplodia theobromae*. In recent years, using different methods, jasmonates are found to be widespread in the plant kingdom. These compounds exert both inhibitory and promoting effects at various morphological, physiological, cellular and molecular levels. Jasmonates inhibit germination of non-dormant seeds, elongation of stem and root, callus growth or photosynthesis. JA or JA-Me promote seed dormancy releasing, fruit ripening, senescence and abscission. In plants treated with jasmonates was observed accumulation of specific abundant proteins resembles the response of plant cells to certain external stresses such as elevated temperatures, wounding and pathogens.

Key words: jasmonic acid (JA), methyl jasmonate (JA-Me), auxins, gibberellins, cytokinins, abscisic acid (ABA), ethylene, germination, plant growth, fruit ripening, senescence, abscission.

Dr Bożena Białicka, prof. dr hab. Jan Kępczyński, Katedra Fizjologii Roślin, Uniwersytet Szczeciński, ul. Felczaka 3a, 71–412 Szczecin

WSTĘP

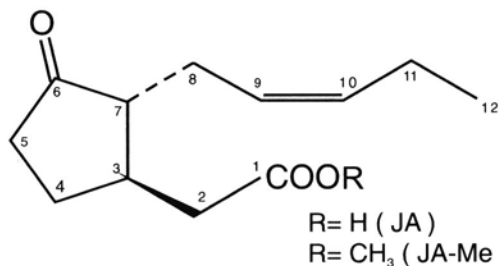
Kwas jasmonowy (JA) i jego ester metylowy (JA-Me) są obecnie zaliczane do endogennych regulatorów wzrostu i rozwoju roślin. Określa się je mianem jasmonidów lub jasmonianów. Związki te są szeroko rozpowszechnione w roślinach wyższych. Podobnie jak inne fitohormony (auksyny, gibereliny, cytokininy, kwas absycynowy, etylen) występują one w niewielkich ilościach w różnych tkankach roślinnych. Egzogenne jasmonidy regulują wiele procesów fizjologicznych. Wpływ związków jasmonowych jest często podobny do skutku wywoływanego przez inhibitor wzrostu, kwas absycynowy (ABA). Jednak obserwowano także oddziaływanie specyficzne tylko dla jasmonidów.

ODKRYCIE KWASU JASMONOWEGO I JEGO ESTRU METYLOWEGO

JA-Me wyizolowano po raz pierwszy jako lotny składnik olejków eterycznych z *Jasminum grandiflorum* [26] i *Rosmarinus officinalis* [14]. Natomiast JA wykryto w filtratach grzyba *Lasiodiplodia theobromae* (synonim *Botryodiplodia theobromae*) [2]. Dotychczas występowanie związków jasmonowych stwierdzono u przedstawicieli przeszło 160 rodzin.

Zgodnie z nomenklaturą genewską JA określa się jako kwas 3-tleno-2-(2'-cis-pentenyl)-cyklopentanoctowy (Ryc. 1).

Związki jasmonowe wykazują aktywność optyczną. Możliwe są cztery stereoisomery tych cyklopentanonowych substancji. Forma (-) jest łatwo epimeryzowana do izomeru (+), który odznacza się wyraźnie niższą aktywnością biologiczną [88].



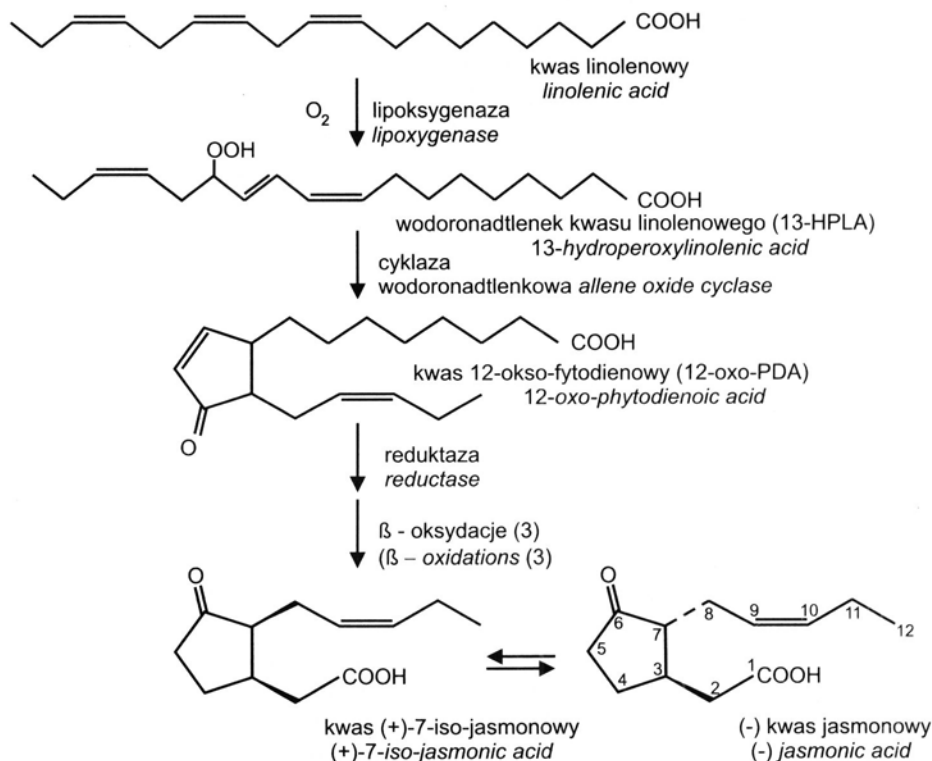
Ryc. 1. Budowa kwasu jasmonowego (JA) i jego estru metylowego (JA-Me).

Fig. 1. Structure of jasmonic acid (JA) and its methyl ester (JA-Me).

BIOSYNTeza I METABOLIZM KWASU JASMONOWEGO

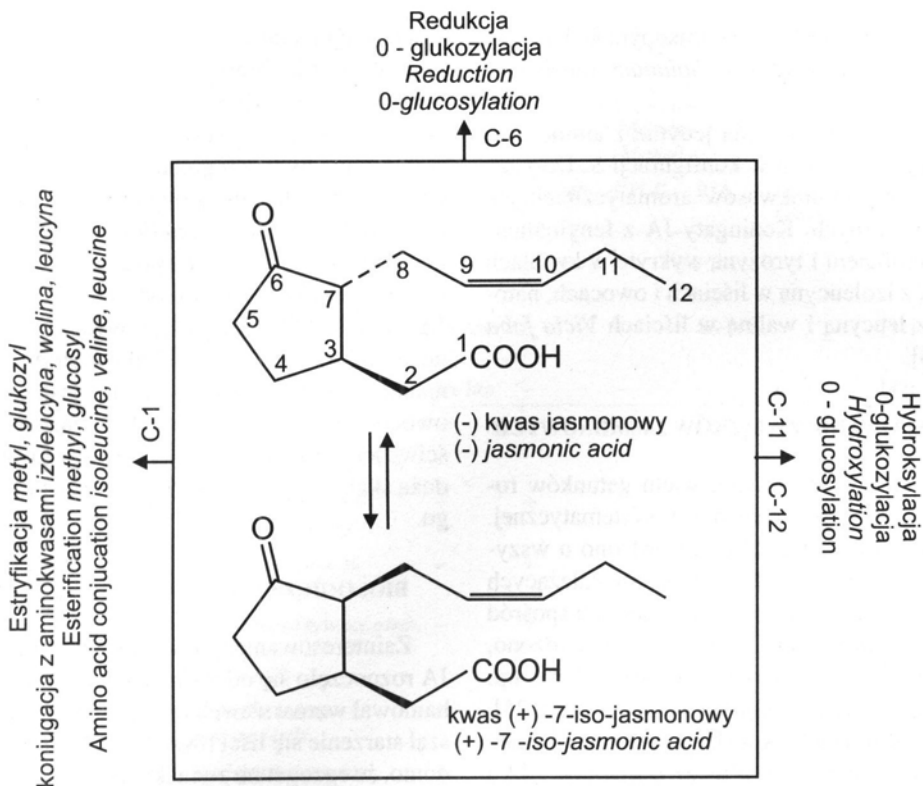
Szlak biosyntezy JA zaproponowali Vick i Zimmerman [87] (Ryc. 2). JA jest pochodną wielonienasyconych kwasów tłuszczowych. Prekursorem syntezy tego regulatora jest kwas

linolenowy (LA). Zostaje on utleniony przy udziale enzymu lipoksygenazy do wodoronadtlenku kwasu linolenowego (13-HPLA). Enzymowi temu przypisuje się kluczową rolę w regulacji syntezy związków jasmonowych. W trakcie dalszych przemian 13-HPLA ulega cyklizacji. Produktem reakcji jest kwas 12-okso-fytodienowy (12-oxo-PDA), który w swojej cząsteczce zawiera cyklopentanonowy pierścień. Ten pośredni metabolit podlega redukcji, a następnie trzem kolejno po sobie następującym β -oksydacji. W wyniku wspomnianych reakcji boczny łańcuch zostaje skrócony i przyjmuje formę pentenylu. Produktem przemian LA jest dwunastowęglowy kwas (+)-7-iso-jasmonowy (+)-7-iso-JA. Związek ten łatwo epimeryzuje do (-) JA. Naturalny (-)JA, a także syntetyczny (+)JA jest mieszaniną izomerów składającą się w 90% z JA i 10% z 7-iso-JA [32, 62]. Stwierdzono również inną proporcję, np. w owocach *Vicia fa-*



Ryc. 2. Biosynteza kwasu jasmonowego [87].

Fig. 2. Biosynthesis of jasmonic acid [87].



Ryc. 3. Zasadnicze przemiany kwasu jasmonego [57]

Fig. 3. Principle conversions of jasmonic acid [57].

ba stosunek molowy (-)JA do (+)-7-iso-JA wynosił 2:1 [47]. Produktem biosyntezy grzyba *Botryodiplodia theobromae* był przede wszystkim (+)-7-iso-JA [50].

Najbardziej znaną pochodną kwasu jasmonego jest jego ester metylowy. W roślinach i u grzybów występują także inne analogi tego regulatora wzrostu. Podstawę budowy wszystkich związków jasmonowych stanowi cyclopentanony pierścień z trzema różnymi podstawnikami w pozycji C-3, C-6 i C-7 (Ryc. 3). Pochodne JA są dwojakiego rodzaju [56, 57]. Do pierwszej grupy zaliczono związki, które podobnie jak kwas jasmonowy powstają na drodze przemian kwasu linolenowego. Zalicza się tu 9,10-dihydro-JA, 3,7-didehydro-JA i 4,5-didehydro-JA, których obecność stwierdzono w liściach *Equisetum sylvaticum* i owocach *Vicia faba* [25, 52]. Natomiast u grzyba *Botryodiplodia theobromae*

wykryto (+)-9,10-dihydro-7-iso-JA oraz (+)-4,5-didehydro-7-iso-JA [50, 51, 53].

Redukcja grupy ketonowej w pozycji C-6 JA prowadzi do jej przemiany w grupę hydroksylową. Powstaje kwas kukurbitowy. Związek ten występuje w nasionach *Cucurbita pepo* [31]. Kwas ten ulega metylacji, hydroksylacji oraz glukozyłacji. Pochodne kwasu kukurbitowego wykryto w liściach *Equisetum* sp. oraz łodygach *Hordeum vulgare* [25, 48].

Drugą grupę pochodnych JA stanowią związki powstałe w wyniku jego metabolicznych przemian. Są to tzw. metabolity wtórne (Ryc. 3). Obydwa izomery kwasu jasmonego ulegają hydroksylacji, glukozyłacji oraz łączą się z aminokwasami. Hydroksylacja w pozycji C-11 występuje częściej niż w pozycji C-12. Produktami powyższych przemian są kwas 12-hydroksy-jasmonowy (tuberynowy – TA) i

jego pochodna O(12)- β -D-glukopyranozyd. Występują one w roślinach *Solanum tuberosum* [97].

JA tworzy połączenia jedynie z aminokwasami występującymi w konfiguracji S. Dotyczy to zarówno aminokwasów aromatycznych jak też alifatycznych. Koniugaty JA z fenyloalaniną, tryptofanem i tyroziną wykryto w kwiatach [9, 10], z izoleucyną w liściach i owocach, natomiast z leucyną i waliną w liściach *Vicia faba* [74, 76].

WYSTĘPOWANIE ZWIĄZKÓW JASMONOWYCH

Jasmoniany wykryto u wielu gatunków roślin o różnej przynależności systematycznej. Obecność tych związków stwierdzono u wszystkich dotychczas badanych roślin należących do *Angiospermae* oraz jednego gatunku spośród *Gymnospermae* (Tab. 1). Ponadto stwierdzono, że jasmoniany występują u *Pteridophyta*, np. *Equisetum arvense* i *Equisetum sylvaticum* [25]. W ostatnich latach związki te wykryto również w roślinach niższych, a także u grzybów. JA i JA-Me wyizolowano z glonów *Gelidium latifolium*, *Euglena gracilis*, *Spirulina maxima* oraz *Chlorella* sp. [42, 85]. U *Chlorella pyrenoidosa* występuje pełen system enzymów niezbędnych do przeprowadzenia syntezy kwasu jasmonowego, jednak w organizmach tych nie wykryto badanego regulatora. JA i jego analogi stwierdzono u grzybów *Gibberella fujikuroi* i *Botryodiplodia theobromae* [16, 50, 51].

Okazało się, że związki jasmonowe obecne są we wszystkich prawie organach roślin wyższych (Tab. 1). Wykryto je w pyłku kwiatowym, nasionach (zarodkach), łodygach, korzeniach, bulwach, kwiatach i owocach. Dotychczas nie ustalono, w której części komórki przebiega synteza tych regulatorów. Zawartość związków jasmonowych w roślinach jest bardzo zróżnicowana i waha się od 10 ng do 3 μ g na gram świeżej masy. Zależy ona od gatunku rośliny, rodzaju oraz wieku organu [47, 75]. Części generatywne roślin: owoce, owoce i nasiona zawierają większe ilości badanych regulatorów, niż części wegetatywne, np. łodygi i liście. Najbogatszym źródłem związków jasmono-

wych są stadia młodociane wspomnianych organów. Wraz z wiekiem obniża się zawartość tych substancji [24, 47]. Stwierdzono, że JA występuje częściej niż jego ester metylowy. U niektórych roślin obydwa regulatory występują jednocześnie. Przykładem są owoce *Malus sylvestris* oraz pyłek kwiatowy *Camellia* sp. [47, 95]. Znanne są rośliny, np. *Pseudotsuga menziesii* i *Artemisia absinthium*, u których wykryto jedynie JA-Me [47, 80]. Ester metylowy kwasu jasmonowego jest składnikiem olejków eterycznych i nadaje woń wielu kwiatom, np. jaśminu oraz owocom, np. jabłoni. Ze względu na swoje właściwości zapachowe jest on syntetyzowany na dużą skalę dla potrzeb przemysłu perfumeryjnego.

BIOLOGICZNA AKTYWNOŚĆ JA I JA-ME

Zainteresowanie fizjologicznym znaczeniem JA rozpoczęło się od wykazania, że związek ten hamował wzrost siewek ryżu [93] oraz przyspieszał starzenie się liści owsa [80]. Aktualnie wiadomo, że egzogenne związki jasmonowe uczestniczą w regulacji wielu procesów fizjologicznych [56, 57]. Związki jasmonowe hamują, indukują bądź stymulują zmiany dokonujące się na morfologicznym, fizjologicznym, komórkowym i molekularnym poziomie (Tab. 2). Na podstawie badań porównawczych, w których stosowano syntetyczne i naturalne pochodne JA, Yamane i wsp. [93] ustalili, że jego fizjologiczną aktywność warunkują następujące właściwości strukturalne (Ryc. 1):

1. obecność grupy acetylowej w pozycji C-1
2. obecność grupy ketonowej lub hydroksylowej w pozycji C-6
3. boczny łańcuch pentenylowy w pozycji C-7

Przeprowadzone dotychczas badania wykazały, że egzogenne JA lub JA-Me hamował procesy związane ze wzrostem roślin, natomiast stymulował dojrzewanie owoców, starzenie i opadanie liści [56, 57]. Ponadto wykazano, że w komórkach roślin poddanych działaniu związków jasmonowych, bądź zewnętrznych czynników stresowych takich jak stres osmotyczny, wysuszenie, zranienie czy też patogeny, kumulowane są bardzo podobne białka [56, 57].

Tabela 1. Występowanie JA i JA-Me w roślinach [75], zmodyfikowane.

Table 1. Occurrence of JA and JA-Me in plants [75], modified.

| Rodzina/gatunek <i>Family/species</i> | Organ <i>Organ</i> | Metoda <i>Method</i> | | | | | Literatura <i>References</i> |
|--|---|-------------------------|-------|------|-------|-----------------------|---------------------------------|
| | | GC | GC-MS | HPLC | RIA | Inne <i>Others</i> | |
| <i>Gymnospermae:</i> | | | | | | | |
| <i>Pinaceae</i> | | | | | | | |
| <i>Pseudotsuga menziesii</i> Carr. | lodygi — <i>stems</i> | JA-Me | — | — | JA-Me | — | [47] |
| | igły — <i>needles</i> | JA-Me | — | — | — | — | [47] |
| <i>Angiospermae:</i> | | | | | | | |
| <i>Leguminosae</i> | | | | | | | |
| <i>Calliandra hemocephala</i> Hassk. | niedojrzała owocnia <i>immature pericarp</i> | + | + | — | + | — | [47] |
| <i>Dolichos lablab</i> L. | niedojrzałe nasiona <i>immature seeds</i> | — | + | — | — | — | [94] |
| | galasy wywoływane przez owady <i>insect galls</i> | — | + | — | — | — | [94] |
| | dojrzałe nasiona <i>mature seeds</i> | — | — | — | + | — | [47] |
| | niedojrzała owocnia <i>immature pericarp</i> | + | + | — | — | — | [47] |
| <i>Glycine max</i> L. | niedojrzała owocnia <i>immature pericarp</i> | + | + | — | + | — | [47] |
| | niedojrzałe nasiona <i>immature seeds</i> | + | — | — | + | — | [44] |
| | dojrzałe nasiona <i>mature seeds</i> | — | — | — | + | — | [47] |
| <i>Lupinus albus</i> L. | niedojrzała owocnia <i>immature pericarp</i> | + | + | — | — | — | [47] |
| | niedojrzałe nasiona <i>immature seeds</i> | + | — | — | — | — | [47] |
| | młode owoce <i>young fruits</i> | + | + | — | — | — | [47] |
| <i>Phaseolus vulgaris</i> L. | niedojrzałe owoce <i>immature seeds</i> | + | + | — | + | — | [47] |
| | niedojrzała owocnia <i>immature pericarp</i> | — | + | — | + | — | [47] |
| | niedojrzałe nasiona <i>immature seeds</i> | — | + | — | — | — | [94] |
| | dojrzałe nasiona <i>mature seeds</i> | + | — | — | + | — | [47] |
| <i>Phaseolus coccineus</i> L. | owoce — <i>fruits</i> | + | — | — | + | — | [47] |
| | niedojrzała owocnia <i>immature pericarp</i> | + | + | — | — | — | [47] |

Tabela 1. *c.d.*Table 1. *continued*

| Rodzina/gatunek <i>Family/species</i> | Organ <i>Organ</i> | Metoda <i>Method</i> | | | | | Literatura <i>References</i> |
|---|--|--|-------|-------|-----|-----------------------|---------------------------------|
| | | GC | GC-MS | HPLC | RIA | Inne <i>Others</i> | |
| <i>Pisum sativum</i> L. | niedojrzała owocnia <i>immature pericarp</i> | + | + | - | - | - | [47] |
| | niedojrzałe nasiona <i>immature seeds</i> | + | - | - | - | - | [47] |
| | młode owoce <i>young fruits</i> | + | + | - | + | - | [47] |
| <i>Vicia faba</i> L. | kwiaty — <i>flowers</i> | - | - | - | - | MS, NMR, ORD | [10] |
| | niedojrzała owocnia <i>immature pericarp</i> | + | + | - | + | MS, GLC, NMR | [24, 47] |
| | młode owoce <i>young fruits</i> | + | + | - | - | - | [49] |
| <i>Vicia narbonensis</i> L. | liście — <i>leaves</i> | - | + | + | + | - | [47] |
| | niedojrzała owocnia <i>immature pericarp</i> | + | + | - | - | - | [47] |
| | niedojrzałe nasiona <i>immature seeds</i> | + | - | - | - | - | [47] |
| <i>Vicia narbonensis</i> L. | młode owoce <i>young fruits</i> | + | + | - | - | - | [47] |
| | Compositae: | | | | | | |
| | <i>Artemisia absinthium</i> L. | łodygi, liście <i>stems, leaves</i> | JA-Me | JA-Me | - | - | - |
| <i>Cucurbita maxima</i> L. | młode owoce <i>young fruits</i> | + | + | - | - | - | [47] |
| <i>Helianthus annuus</i> L. | niedojrzałe nasiona <i>immature seeds</i> | + | + | + | - | - | [47] |
| <i>Taraxacum officinale</i> Web. | pąki — <i>buds</i> | + | - | - | - | - | [47] |
| | kwiaty — <i>flowers</i> | + | - | - | - | - | [47] |
| <i>Tussilago farfara</i> L. | pąki — <i>buds</i> | + | - | - | - | - | [47] |
| | kwiaty — <i>flowers</i> | + | - | - | - | - | [47] |
| Fagaceae: | | | | | | | |
| <i>Castanea crenata</i> Sieb. et Zucc. | liście — <i>leaves</i> | - | + | - | - | - | [94] |
| | galasy wywoływane przez owady — <i>insect galls</i> | - | + | - | - | - | [94] |
| <i>Fagus sylvatica</i> L. | młode liście <i>young leaves</i> | + | + | - | - | - | [47] |
| <i>Quercus robur</i> L. | młode liście <i>young leaves</i> | + | + | - | - | - | [47] |
| Cruciferae: | | | | | | | |
| <i>Brassica oleracea</i> L. | liście — <i>leaves</i> | + | - | - | + | - | [47] |

Tabela 1. c.d.

Table 1. continued

| Rodzina/gatunek <i>Family/species</i> | Organ <i>Organ</i> | Metoda <i>Method</i> | | | | | Literatura <i>References</i> |
|---|--|-------------------------|---------------|------|-----|-----------------------|---------------------------------|
| | | GC | GC-MS | HPLC | RIA | Inne <i>Others</i> | |
| <i>Sinapis alba</i> L. | młode owoce <i>young fruits</i> | + | - | - | - | - | [47] |
| Rutaceae: | | | | | | | |
| <i>Citrus aurantifolia</i> Swingle | młode owoce <i>young fruits</i> | + | + | + | - | - | [47] |
| <i>Citrus limon</i> Burm | owoce — <i>fruits</i> | + | - | - | - | - | [55] |
| <i>Citrus sinensis</i> Osbeck | owoce — <i>fruits</i> | - | + | + | + | - | [47] |
| Theaceae: | | | | | | | |
| <i>Camellia japonica</i> L. | pyłek, pylniki <i>pollen, anthers</i> | - | JA-Me | - | - | - | [95] |
| <i>Camellia sasanqua</i> Thbg. | pyłek, pylniki <i>pollen, anthers</i> | - | JA-Me | - | - | - | [95] |
| <i>Camellia sinensis</i> (L.) Ktze. | pyłek, pylniki <i>pollen, anthers</i> | - | JA-Me | - | - | - | [95] |
| Rosaceae: | | | | | | | |
| <i>Malus sylvestris</i> Mill. | młode owoce <i>young fruits</i> | + | JA+ JA-Me | + | - | - | [47] |
| <i>Malus domestica</i> Borb. | nasiona, zarodki <i>seeds, germs</i> | - | JA+ JA -Me | - | - | - | [65] |
| Aceraceae: | | | | | | | |
| <i>Acer tataricum</i> L. | nasiona — <i>seeds</i> | - | + | - | - | - | [7] |
| Gramineae: | | | | | | | |
| <i>Hordeum vulgare</i> L. | łodygi — <i>stems</i> | + | + | - | + | - | [47, 48] |
| | kłosa — <i>ears</i> | + | - | - | + | - | [47] |
| Solanaceae: | | | | | | | |
| <i>Solanum tuberosum</i> L. | zarodki — <i>germs</i> | - | + | - | - | - | [47] |
| Umbelliferae: | | | | | | | |
| <i>Foeniculum vulgare</i> Mill. | liście — <i>leaves</i> | + | - | - | - | - | [47] |
| <i>Petroselinum crispum</i> A. W. Hill | liście — <i>leaves</i> | + | - | - | - | - | [47] |
| Inne rodziny: | | | | | | | |
| <i>Cleyera ochracea</i> D. | liście — <i>leaves</i> | - | + | - | - | - | [83] |

Objaśnienia do tabeli (*Table content explanations*):

+ – zidentyfikowano (*identified*); – – nie przeprowadzono identyfikacji (*not analyzed*); GC – chromatografia gazowa (*gas chromatography*); GC-MS – chromatografia gazowa + spektrometria masowa (*combined gas chromatography + mass spectrometry*); GLC – chromatografia gazowo-cieczowa (*gas-liquid chromatography*); HPLC – wysokociśnieniowa chromatografia cieczowa (*high-performance liquid chromatography*); NMR – magnetyczny rezonans jądrowy (*nuclear magnetic resonance*); ORD – optyczna dyspersja rotacyjna (*optical rotatory dispersion*); RIA – analiza radioimmunologiczna (*radioimmunoassay*).

Tabela 2. Wpływ kwasu jasmonowego (JA) i jego estru metylowego (JA-Me) na różne procesy fizjologiczne [57], uzupełniona. JA i JA-Me zastosowano w stężeniu 10^{-6} – 2×10^{-3} M.

Table 2. Effect of jasmonic acid (JA) and its methyl ester on various physiological processes [57], supplemented. JA and JA-Me was tested at 10^{-6} – 2×10^{-3} M.

| Proces fizjologiczny <i>Physiological process</i> | Wpływ JA lub JA-Me <i>Effect of JA or JA-Me</i> | Literatura <i>References</i> |
|--|--|---------------------------------|
| Kielkowanie pyłku <i>Pollen germination</i> | – ^a | [94, 95] |
| Przerywanie spoczynku nasion <i>Breaking of seed dormancy</i> | + | [7, 23, 63] |
| Kielkowanie nasion niespoczynkowych <i>Non-dormant seed germination</i> | – ^a | [8, 12, 23, 37, 38, 73, 94] |
| Kielkowanie zarodników grzybów <i>Fungal spore germination</i> | – | [35] |
| Wzrost roślin: <i>Plant growth of:</i> | – | [24, 50] |
| korzenia (<i>root</i>) | – | [12, 23, 36, 60, 94, 96] |
| hypokotyła (<i>hypocotyl</i>) | – | |
| kalusa <i>callus growth</i> | – | [84, 96] |
| Formowanie pąków kwiatowych <i>Flower bud formation</i> | – | [6] |
| Dojrzewanie owoców <i>Fruit ripening</i> | + | [71] |
| Starzenie liści: <i>Leaf senescence:</i> | + | |
| rozpad chlorofilu <i>chlorophyll degradation</i> | + | [5, 12, 13, 49, 73, 80, 90, 96] |
| degradacja białek <i>protein degradation</i> | + | [13, 73, 90] |
| aktywność fotosyntezy <i>photosynthesis activity</i> | – | [45, 60] |
| synteza lub aktywność karboksylazy rybulozo-1,5-dwufosforanowej <i>synthesis or activity carboxylase ribuloso-1,5-bisphosphate</i> | – | [60, 90] |
| fotooddychanie <i>photorespiratory</i> | + | [60] |
| oddychanie (liści) <i>respiratory (leaves)</i> | + | [60, 73] |
| Odpadanie liści <i>Leaf abscission</i> | + | [17, 86] |
| Zamykanie aparatów szparkowych <i>Stomata closure</i> | + | [60, 73, 96] |

Tabela 2. c.d.

Table 2. *continue*

| Proces fizjologiczny <i>Physiological process</i> | Wpływ JA lub JA-Me <i>Effect of JA or JA-Me</i> | Literatura <i>References</i> |
|--|--|---------------------------------|
| Zwijanie wici <i>Tendrils coiling</i> | + | [28] |
| Synteza zapasowych białek nasion <i>Synthesis of seed storage proteins</i> | + | [92] |
| Synteza zapasowych białek liści <i>Synthesis of leaf storage proteins</i> | + | [5, 46, 78] |
| Synteza inhibitora proteinyazy <i>Synthesis of proteinase inhibitor</i> | + | [29] |
| Synteza białek o niewyjaśnionej funkcji <i>Synthesis of functionally unknown proteins</i> | + | [91] |
| Transkrypcja genów odpowiedzialnych za syntezę białek <i>Transcription of genes responsible for protein synthesis</i> | + | [54] |
| Translacja białek komórkowych <i>Translation of cell proteins</i> | + | [54] |

Objaśnienia do tabeli (*Table content explanations*):

– hamuje (*inhibit*); + stymuluje/indukuje (*stimulate/induce*); a – stymuluje w niskich stężeniach (*stimulate at low concentrations*)

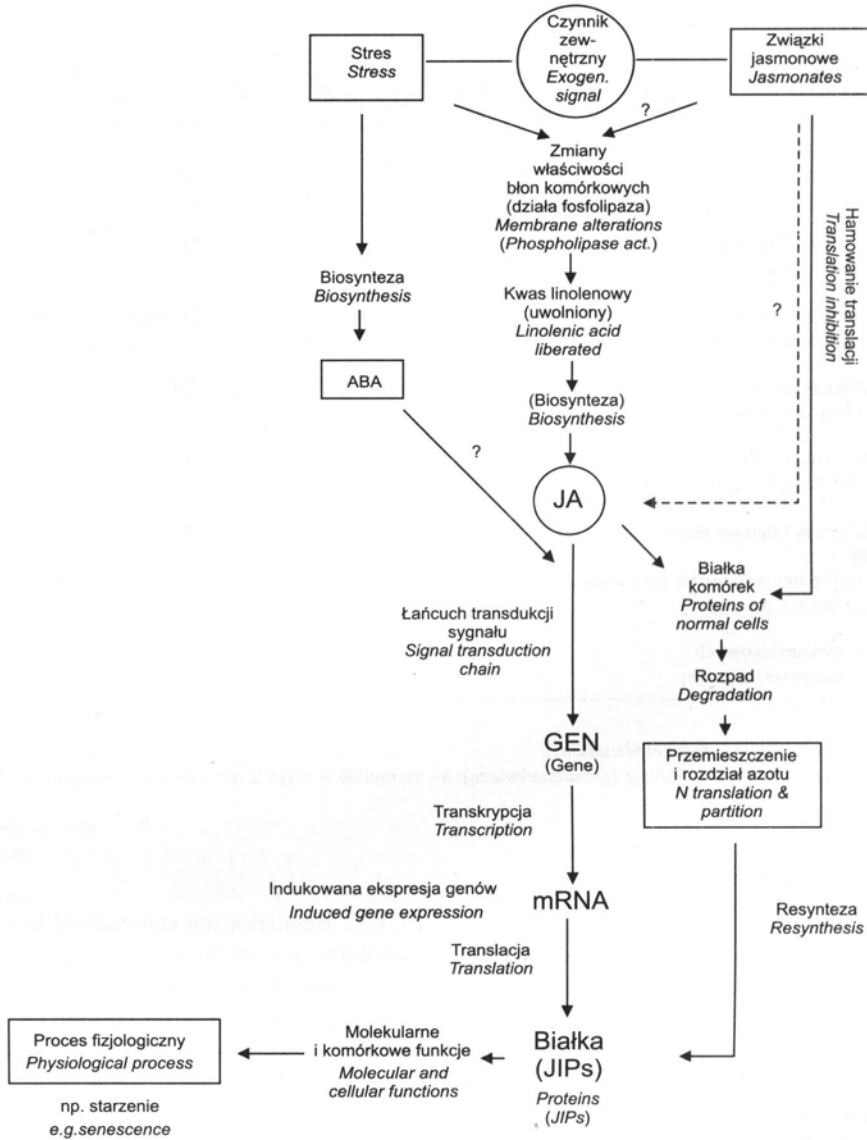
KIELKOWANIE

Niewiele wiadomo o regulacji procesu kiełkowania przez związki jasmonowe. Wykazano, że kwas jasmonowy jest inhibitorem kiełkowania pyłku *Camellia sinensis*, *Impatiens balsamina* oraz *Lilium formosanum* [94, 95]. Pyłek *Camellia sinensis* odzyskuje zdolność kiełkowania po przeniesieniu do pożywki pozbawionej tego regulatora, a stopień ustępowania inhibicji jest ściśle związany z okresem preinkubacji w obecności JA. Natomiast ester metylowy kwasu jasmonowego nie hamował kiełkowania pyłku *Camellia sinensis* [95].

Na podstawie wyników badań przeprowadzonych z nasionami znajdującymi się w głębokim spoczynku uważa się, że JA uczestniczy w jego przerywaniu. Wykazano, że egzogenny JA stymulował kiełkowanie zarodków wyizolowanych z niestratyfikowanych nasion *Acer tataricum*, *Acer platanoides* oraz *Malus domestica* [7,

23, 63]. Regulator ten stymulował kiełkowanie zarodków wyizolowanych z niestratyfikowanych nasion *Malus domestica* Borb., zarówno na świetle, jak i w ciemności. Stymulujący wpływ JA na kiełkowanie skorelowany był ściśle z podwyższeniem aktywności alkalicznej (AlkL) i kwaśnej lipazy (AcL) oraz proteazy [63, 66]. Zawartość endogennego JA w nasionach *Acer tataricum* oraz *Malus domestica* znajdujących się w spoczynku była bardzo niska i zwiększała się znacznie podczas ustępowania spoczynku w czasie stratyfikacji [7, 64]. Egzogenny JA hamował kiełkowanie zarodków wyizolowanych ze stratyfikowanych nasion *Acer tataricum* [7].

Niewiele jest także danych odnośnie udziału związków jasmonowych w kiełkowaniu nasion nie znajdujących się w spoczynku głębokim. Dotychczas ukazało się zaledwie kilka prac dotyczących tego zagadnienia. Na podstawie uzyskanych wyników badań można zauważyć za-



Ryc. 4. Model działania kwasu jasmonowego [56].

Fig. 4. Model of jasmonic acid action [56].

leżność między działaniem związków jasmonowych, a rodzajem materiału zapasowego w nasionach. W doświadczeniach przeprowadzonych z wykorzystaniem nasion *Amaranthus caudatus*, *Triticum durum*, *Avena sativa* oraz *Lactuca sativa* stwierdzono, że egzogenny JA lub JA-Me hamował kiełkowanie nasion, w których materia-

łem zapasowym jest skrobia [8, 23, 37, 38, 73, 94].

Natomiast JA nie wpływał na kiełkowanie nasion oleistych, np. *Linum usitatissimum* [23]. Jedynie zaaplikowany w najwyższym ze stosowanych stężeń (2×10^{-3} M) ograniczał w niewielkim stopniu powyższy proces. Jednak ester metylowy kwasu jasmonowego hamował kiełko-

wanie nasion *Helianthus annuus*, w których materiał zapasowy stanowią związki tłuszczowe [12].

Ostatnio wykazano, że JA-Me hamuje całkowicie lub częściowo kiełkowanie zarodników grzyba *Alternaria alternata* [35].

WZROST ROŚLIN

Rola kwasu jasmonowego oraz jego estru metylowego w kontroli wzrostu elongacyjnego zarówno u roślin jedno-, jak i dwuliściennych jest słabo poznana. Wpływ związków jasmonowych na wzrost wykazano zaledwie u kilku gatunków roślin. Egzogenny JA zahamował elongację siewek *Hordeum vulgare*, *Avena sativa*, *Oryza sativa* i *Triticum aestivum* [24, 49]. Hormon ten ograniczał wydłużanie korzeni i łodyg siewek *Hordeum vulgare* oraz *Lactuca sativa* [60, 94]. JA hamował też wzrost korzeni siewek *Linum usitatissimum* [23]. JA-Me hamował wzrost korzenia i hypokotyła u *Helianthus annuus*, *Amaranthus caudatus* oraz *Oryza sativa* [12, 36, 96]. Stwierdzono, że korzeń jest bardziej wrażliwy na działanie związków jasmonowych niż hypokotyl.

Omawiane regulatory wpływały także na wzrost innych organów. Przykładem jest inhibicja wydłużania pochwy drugiego liścia oraz koleoptyla siewek *Oryza sativa* wywołana przez JA lub JA-Me [94, cyt. za 96]. Hamujący wpływ JA na wzrost siewek *Oryza sativa* ujawniał się niezależnie od sposobu traktowania roślin; jeśli regulator obecny był w pożywce, jak również gdy zaaplikowano go dolistnie [94]. JA oraz JA-Me hamował także wzrost izolowanych liścieni *Raphanus sativus* [84].

Na podstawie doświadczeń przeprowadzonych z wykorzystaniem różnych gatunków roślin można zauważyć zróżnicowaną aktywność izomerów kwasu jasmonowego. (-)JA bardziej hamował wydłużanie pochwy drugiego liścia siewek *Oryza sativa* niż jego forma (\pm). Natomiast (\pm)JA bardziej ograniczał wzrost niż JA w forma (+) [93]. W doświadczeniach przeprowadzonych z wykorzystaniem siewek *Hordeum vulgare* i *Triticum aestivum* wykazano, że kwas (+)-7-iso-JA bardziej ograniczał elongację siewek niż (-)JA [49].

DOJRZEWANIE OWOCÓW

Egzogenny JA-Me hamował akumulację lipopenu (główny obok β -karotenu barwnik z grupy karotenoidów, występujący w owocach pomidora; synteza obydwu barwników na etapie od neurosporenu przebiega dwoma niezależnymi szlakami) i podwyższał zawartość β -karotenu podczas dojrzewania owoców pomidora [18, 70]. Zawartość β -karotenu w tkankach owoców traktowanych JA-Me trzykrotnie przewyższała jego ilość w tkankach owoców nietraktowanych. Związek ten hamował akumulację antocjanów w zielonych owocach, a także w częściowo dojrzałych [71]. Stwierdzono, że JA-Me przyspieszał rozpad chlorofilu w owocach pomidora i jabłoni [18, 70, 71].

JA-Me wpływał także na aktywność niektórych enzymów, np. hamował aktywność peroksydazy oraz poligalakturonazy (enzym degradujący wielocukry ścian komórkowych) [19, 70]. Przypuszcza się, że JA-Me powoduje hydrolityczny rozpad enzymu, co zapobiega mięknięciu owoców. W tkankach owoców pomidora oraz w jabłkach po osiągnięciu szczytu klimakterycznego, związek ten stymulował aktywność oksydazy polifenolowej (PPO), enzymu katalizującego utlenianie o-dwufenoli do o-dwuchinonów [19, 20]. Wykazano, że aktywność PPO w tkankach jabłek traktowanych JA-Me była 6–9 razy wyższa niż w tkankach owoców nietraktowanych. Dzięki analizie enzymu dokonanej za pomocą rozdziału elektroforetycznego stwierdzono, że regulator ten stymulował aktywność izoenzymów PPO, nie indukował natomiast formowania nowych. JA-Me obniżał zawartość tokoferoli oraz kwasu linolowego, natomiast podwyższał stężenie kwasu linolenowego (LA) w owocach pomidora [21, 22]. Zawartość LA w tkankach owoców traktowanych JA-Me była prawie trzykrotnie wyższa niż w tkankach owoców w kombinacji kontrolnej. Przypuszcza się, że obserwowane pod wpływem JA-Me zwiększenie zawartości LA w tkankach owoców pomidora może być związane z hamującym wpływem tego regulatora na aktywność lipoksygenazy. Niewykluczone jest także, że egzogenny JA-Me stymuluje syntezę LA z kwasu linolowego.

Stwierdzono, że zawartość kwasu linolowego w owocach traktowanych JA-Me jest niższa, niż w owocach nie poddanych działaniu tego regulatora.

STARZENIE SIĘ LIŚCI

JA lub JA-Me przyspieszały rozpad chlorofilu w izolowanych liściach *Avena sativa* [73, 80, 81, 82], *Hordeum vulgare* [90] i *Oryza sativa* [13, 96] oraz liścieniach *Cucumis sativus* i *Helianthus annuus* [1, 12]. Degradacja barwników fotosyntetycznych w izolowanych liściach *Hordeum vulgare* zachodziła szybciej na świetle niż w ciemności [90]. Wskazuje to na udział procesów fotooksydacyjnych w powyższych przemianach. Zmniejszona zawartość chlorofilu w liścieniach *Helianthus annuus* związana była z obniżeniem poziomu chlorofilów a i b [12]. Liścienie uzyskane z nasion skiełkowanych w ciemności, w obecności JA-Me, odzyskiwały zdolność do syntezy barwników po ich przeniesieniu do pożywki pozbawionej regulatora i zapewnieniu oświetlenia. JA-Me zaaplikowany podczas pęcznienia nasion bardziej obniżał zawartość barwników fotosyntetycznych, niż gdy zastosowano go w pożywce podczas inkubacji izolowanych liścieni [12].

W doświadczeniach nad rolą JA-Me w starzeniu izolowanych chloroplastów z liści *Hordeum vulgare* wykazano, że regulator ten nie wpływał na zawartość chlorofilu [90]. Należy więc przypuszczać, że miejscem działania związków jasmonowych jest cytoplazma, a starzenie chloroplastów w nienaruszonych organizmach znajduje się pod kontrolą czynników w niej uwalnianych [11].

Podjęto także badania dotyczące wpływu związków jasmonowych na starzenie liści *in vivo*. Związki jasmonowe zaaplikowane dolistnie stymulowały rozpad chlorofilu i karotenoidów w liściach *Avena sativa* i *Hordeum vulgare* [49]. (+)-7-iso-JA i jego ester metylowy bardziej obniżały zawartość barwników, niż JA i ester metylowy tego kwasu. Ponadto zaobserwowano, że kwasy jasmonowe w większym stopniu stymulowały rozpad barwników niż ich metylowe pochodne [49]. Natomiast jeśli wykorzystano izolowane organy, stwierdzono odwrotną zależność.

W badaniach przeprowadzonych z wykorzy-

staniem *Oryza sativa*, *Avena sativa* i *Hordeum vulgare* wykazano, że starzenie liści wywołane JA-Me skorelowane było z degradacją białek stymulowaną przez ten regulator [13, 73, 90]. Jonofor wapniowy A23187 przeciwdziałał procesowi starzenia liści (degradacji chlorofilu i protein) *Oryza sativa*, indukowanemu przez JA-Me. Przypuszcza się, że działanie tego regulatora związane jest z blokowaniem przepływu jonów wapnia do cytosolu [13].

Procesowi starzenia towarzyszy obniżenie intensywności fotosyntezy. JA hamował aktywność tego procesu w siewkach *Hordeum vulgare* [60]. Związek ten obniżał ilość wiązanego CO₂, podwyższał wartość punktu kompensacyjnego CO₂ i oporu szparkowego, a także hamował aktywność karboksylazy / oksygenazy rybulozo-1,5-bisfosforanu (RuBisCo). W roślinach traktowanych JA ujawniła się bardziej aktywność oksygenazowa niż karboksylująca RuBisCO. W związku z powyższym obserwowano zwiększenie intensywności fotooddychania. Uważa się, że JA prawdopodobnie hamuje syntezę chloroplastowego rRNAs, co w konsekwencji prowadzi do obniżenia zawartości białek, także enzymów w tych organellach [60]. Wykazano, że egzogenny JA-Me hamował zarówno aktywność, jak i obniżał zawartość RuBisCO w liściach *Hordeum vulgare*. Przypuszcza się, że utrata aktywności enzymu jest wynikiem jej hydrolitycznego rozpadu na nieaktywne podjednostki [90].

Niewiele jest informacji na temat wpływu związków jasmonowych na oddychanie. Dotychczas stwierdzono, że JA lub JA-Me stymulował ten proces w *Hordeum vulgare* i *Avena sativa* [60, 73]. Egzogenny JA-Me stymulował aktywność enzymu, peroksydazy, w liściach *Oryza sativa* [96]. JA i JA-Me stymulowały zamknięcie aparatów szparkowych w liściach *Hordeum vulgare*, *Avena sativa* oraz *Oryza sativa* [60, 73, 96].

ODPADANIE ORGANÓW

Wiedza dotycząca udziału związków jasmonowych w kontroli procesu odpadania jest niewielka. Do tej pory stwierdzono, że JA-Me indukował odpadanie liści u *Vigna radiata* oraz

Kalanchoë blossfeldiana [16, cyt. za 72]. Regulator ten nie wpływał natomiast na zrzućanie liści przez *Phaseolus vulgaris* [33].

Przypuszcza się, że JA może odgrywać ważną rolę w odpadaniu strąków *Glycine max* [44], natomiast JA-Me w wiosennym odpadaniu liści *Ficus superba* [86]. Najwyższą zawartość związków jasmonowych stwierdzono w badanych organach właśnie w okresie zakładania warstwy odcinającej.

KULTURY IN VITRO

JA lub JA-Me hamował wzrost kalusa *Medicago sativa*, *Glycine max* oraz *Oryza sativa* [39, 84, 96]. JA bardziej ograniczał wzrost kalusa *Glycine max* niż jego ester metylowy [84]. JA-Me hamował formowanie się kalusa *Oryza sativa* otrzymanego ze słupków, jak też jego zdolności do regeneracji. Regulator ten uniemożliwiał indukcję oraz proces różnicowania somatycznych zarodków *Medicago sativa* [39].

W doświadczeniach z *Solanum tuberosum* stwierdzono, że JA stymulował mitozy i tworzenie się mikrokalusa w kulturach izolowanych protoplastów [68]. Spowodował on wydłużanie pędów oraz rozwój systemu korzeniowego roślin otrzymanych z izolowanych merystemów *Solanum tuberosum* [67]. JA indukował powstawanie korzeni bocznych u ziemniaka; zwiększał ich liczbę, średnicę, ale hamował ich wzrost [27, 89].

Zaobserwowano, że JA indukował tworzenie bulw przez *Solanum tuberosum* w kulturach *in vitro* [58]. Wykazano, że regulator ten stymulował powyższy proces także u *Dioscorea batatas* oraz *Helianthus tuberosus* [40, 41]. Takahashi i wsp. [79] stwierdzili, że JA wywołał bardzo wyraźne zwiększenie masy eksplantatów z bulw *Solanum tuberosum*. Powyższa zmiana była wynikiem powiększania się objętości komórek pod wpływem tego regulatora, a nie zwiększania się ich liczby.

ZWIĄZKI JASMONOWE A INNE REGULATORY WZROSTU I ROZWOJU ROŚLIN

Określenie interakcji między regulatorami wzrostu i rozwoju roślin częściowo umożliwiło poznanie mechanizmu ich działania. Dotych-

czas ukazało się niewiele prac dotyczących wzajemnego oddziaływania związków jasmonowych z tzw. klasycznymi fitohormonami.

GIBERELINY

Wzajemne oddziaływanie między związkami jasmonowymi i giberelinami zbadano w doświadczeniach dotyczących roli tych regulatorów w ustępowaniu spoczynku nasion. JA i GA₃ stymulowały kiełkowanie oraz aktywność alkalicznej lipazy (AlkL) w zarodkach *Malus domestica* wyizolowanych z niestratyfikowanych nasion [63, 66]. Zarodki wykazywały różną wrażliwość na zaaplikowane związki w zależności od ich stadium fizjologicznego. Podczas pierwszej fazy inkubacji były bardziej wrażliwe na giberelinę, natomiast w końcowym okresie inkubacji na JA. Regulatory te zastosowane jednocześnie działały addytywnie zarówno na świetle jak też w ciemności [64]. Uzyskane wyniki badań sugerują, że rola JA i GA₃ w przerywaniu spoczynku nasion *Malus domestica* związana jest z indukowaniem przez te regulatory aktywności AlkL. Przypuszcza się, że wymienione regulatory kontrolują aktywność AlkL w sposób niezależny [66].

GA₃ i GA₄₊₇ odwracały inhibicję kiełkowania nasion *Amaranthus caudatus*, nie znajdujących się w spoczynku głębokim, spowodowaną przez JA-Me [8, 37]. Sugeruje to, że wymieniony inhibitor i gibereliny kontrolują te same lub pokrewne procesy prowadzące do skiełkowania nasion tego gatunku. Na korzyść tej sugestii świadczy synergistyczne oddziaływanie JA-Me i inhibitora biosyntezy giberelin, paklobutrazolu.

JA hamował indukowany przez GA₃ wzrost hypokotyli *Lactuca sativa* oraz wydłużanie pochwy drugiego liścia siewek *Oryza sativa* [49, 94].

CY TOKININY

Stwierdzono, że cytokininy i związki jasmonowe wykazują przeciwstawne działanie. JA i JA-Me hamowały, indukowany kinetyną, wzrost kalusa *Glycine max* oraz liścieni *Raphanus sativus* [84]. Przypuszcza się, że związki jasmonowe hamują podziały komórkowe.

Także w procesach starzenia wpływ obydwu

regulatorów jest antagonistyczny. Cytokininy zapobiegają procesom starzenia wywołanym przez związki jasmonowe [82]. Benzyloadenina (BA) częściowo niwelowała stymulujący wpływ JA-Me na rozpad chlorofilu oraz obniżanie aktywności karboksylazy rybulozo-1,5-dwufosforanowej w izolowanych liściach *Hordeum vulgare* [90]. Zależność taką stwierdzono jedynie podczas inkubacji na świetle. Natomiast BA nie przeciwdziałała procesom starzenia indukowanym przez JA-Me w ciemności.

KWAS ABCYSYNOWY

ABA i JA wykazują wiele podobieństw w budowie, właściwościach fizycznych i działaniu fizjologicznym [5, 88]. Obydwa regulatory hamują kiełkowanie nasion, wzrost roślin oraz stymulują procesy starzenia. Indukują one syntezę inhibitorów proteiny u *Lycopersicum esculentum* i *Solanum tuberosum* [29, 30, 59]. Związki te stymulują także syntezę białek zapasowych, napin i krucyferyn w nasionach *Brassica napus* L. [92].

Regulatory te posiadają też różne właściwości. JA, w przeciwieństwie do ABA, stymulował kiełkowanie oraz aktywność AlkL w zarodkach wyizolowanych z niestratyfikowanych nasion *Malus domestica* Borb. [64, 66]. JA odwracał częściowo inhibicję kiełkowania zarodków wywołaną przez ABA [64]. Natomiast ABA zniósł częściowo stymulujący wpływ JA na aktywność AlkL [66]. Przypuszcza się, że ABA może bezpośrednio hamować aktywność tego enzymu lub ograniczać syntezę endogennego JA. JA-Me indukował akumulację vegetatywnych białek zapasowych (ang. vegetative storage proteins (VSP)) w liściach *Glycine max* Merrill [46], natomiast ABA nie wpływał na ten proces.

ETYLEN

Związki jasmonowe wpływają na produkcję etylenu przez wiele organów różnych gatunków roślin. Dotyczy to części vegetatywnych jak też generatywnych. Przypuszcza się, że regulatory te są nowymi, dotychczas nieznanymi, endogennymi czynnikami regulującymi biosyntezę etylenu [61, 72].

Inhibicję kiełkowania zarodników *Alternaria alternata* wywołaną JA-Me niwelował cał-

kowicie etefon [35]. Również ACC zupełnie odwracał inhibicję spowodowaną przez JA-Me. Etefon, etylen oraz prekursor jego biosyntezy, ACC, odwracały także inhibicję kiełkowania nasion *Amaranthus caudatus* wywołaną przez JA-Me [8, 37, 38]. Inhibitor ten hamował produkcję etylenu, obniżał zawartość endogennego ACC, jego formy związanej malonylo-ACC (MACC) oraz aktywność oksydazy ACC *in vivo* i *in vitro* [8, 38]. Przypuszcza się, że obniżenie produkcji etylenu jest jedną z przyczyn zahamowania kiełkowania nasion *Amaranthus caudatus*, spowodowaną przez JA-Me.

MECHANIZM DZIAŁANIA ZWIĄZKÓW JASMONOWYCH

Mechanizm działania związków jasmonowych jest nieznan. Znaczny postęp w wyjaśnieniu tego zagadnienia przyniosło odkrycie, że związki jasmonowe indukują syntezę specyficznych białek (ang. jasmonate – induced proteins (JIP)) [3, 5, 29, 34, 46, 54, 57, 77, 78, 91]. Obecność wspomnianych białek wykazano między innymi w izolowanych liściach *Hordeum vulgare* traktowanych JA lub JA-Me. Nie wykryto ich natomiast w tkankach organów inkubowanych na pożywce pozbawionej tych regulatorów, liściach świeżo zerwanych czy też starzejących się na roślinie [34, 56, 90]. Białka JIP są molekułami o zróżnicowanej masie cząsteczkowej M_r 100, 68/66, 52, 37, 30, 23, 12/10 i 6 kilodaltonów (kDa). Miejscem syntezy tych protein są polirybosomy. JIP wykryto w różnych organellach komórkowych. Jądro komórkowe zawiera JIP 37 i JIP 23, w cytosolu wykryto JIP 66, w peroksisomach JIP 23, wakuole zawierają JIP 6, 23, 37 i 52, a stroma chloroplastów JIP 100. Nie wykryto żadnego rodzaju JIP w mitochondriach [cyt. za 56]. U wielu roślin pod wpływem różnych czynników stresowych, takich jak zranienie, wysuszenie, stres osmotyczny, ABA czy też porażenie przez patogeny, obserwowano akumulację protein identycznych z JIP [15, 43, 57, 91]. Białek JIP nie wykryto natomiast w tkankach roślin poddanych działaniu wysokiej temperatury lub stresu solnego (NaCl) [54]. Stwierdzono podwyższenie zawartości endogennych

związków jasmonowych w tkankach roślin poddanych działaniu różnych czynników stresowych takich jak wysuszenie czy stres osmotyczny [57], zranienie oraz patogeny grzybowe [15] czy też elicitory [66]. Przypuszcza się, że egzogenne lub endogenne związki jasmonowe uwalniane w roślinach pod wpływem różnych czynników stresowych indukują akumulację białek uczestniczących w reakcjach obronnych organizmu. Na przykład białka JIP w *Solanum tuberosum*, *Lycopersicon esculentum*, *Nicotiana tabacum* czy *Medicago sativa* są inhibitorami proteiny [29, 30, 59]. Ma to doniosłe znaczenie, ponieważ patogeny grzybowe podczas infekcji wytwarzają specyficzne proteiny degradujące białka ścian komórkowych, co w konsekwencji umożliwia im wniknięcie do organizmu zaatakowanej rośliny. Wykazano, że związki jasmonowe mogą także oddziaływać bezpośrednio na rozwój patogenów grzybowych. Kępczyńska [35] stwierdziła, że egzogenne JA-Me hamował kiełkowanie zarodników oraz wzrost strzępek i grzybni *Alternaria alternata*. Inną funkcję pełni VSP indukowane przez egzogenne związki jasmonowe w liściach i zawieszanie komórek *Glycine max*. Polipeptydy te mogą być źródłem azotu, np. w przypadku deficytu wody czy uszkodzeniach roślin [3, 4, 5, 46]. Podczas starzenia organów ulegają one degradacji, a uwolniony w ten sposób azot zostaje przemieszczony do rozwijających się organów (ang. sinks), np. do młodych owoców [77, 78]. Przypuszcza się, że związki jasmonowe indukują ekspresję genów odpowiedzialnych za syntezę VSP [46]. Za słusznością tego poglądu przemawiają wyniki badań uzyskane przez Staswicka i wsp. [78]. Wykazano, że substancje hamujące aktywność lipoksygenazy powodowały obniżenie akumulacji białek VSP indukowanych przez zranienie, natomiast nie wpływały na zawartość tych protein w tkankach roślin traktowanych JA-Me.

Egzogenne związki jasmonowe, z jednej strony indukują syntezę i akumulację białek w roślinach znajdujących się w niekorzystnych warunkach (stresowych), z drugiej zaś strony hamują syntezę białek niezbędnych do prawidłowego wzrostu i rozwoju, np. karboksylazy/oksygenazy rybulazo-1,5-bisfosforanu [54].

Wykazano, że regulatory te przerywają translację mRNA dużej i małej podjednostki tego enzymu. Stwierdzono także, że związki jasmonowe hamują syntezę protein o masie cząsteczkowej 66 i 68 kDa wchodzących w skład fotosystemu II [69]. Na podstawie dotychczas uzyskanych wyników badań Parthier [56] zaproponował hipotetyczny model działania związków jasmonowych. Według tego autora rola związków jasmonowych (egzogennych lub endogennych, np. uwolnionych w warunkach stresowych) polega na indukowaniu określonych genów, a tym samym na tworzeniu specyficznego mRNA, koniecznego do syntezy odpowiedniego białka (Ryc. 4).

LITERATURA

- [1] ABELES F. B., HERSHBERGER W. L., DUNA L. J. 1989. Hormonal regulation and intracellular localization of a 33 kD-cationic peroxidase in excised cucumber cotyledons. *Plant Physiol.* **89**: 664–668.
- [2] ALDRIDGE D. G., GALT S., GILES D., TURNER W. B. 1971. Metabolites of *Lasiodiplodia theobromae*. *J. Chem. Soc. (C)*: 1623–1627.
- [3] ANDERSON J. M. 1988. Jasmonic acid-dependent increase in the level of specific polypeptides in soybean suspension cultures and seedlings. *J. Plant Growth Regul.* **7**: 203–211.
- [4] ANDERSON J. M. 1991. Jasmonic acid-dependent increase in vegetative storage protein in soybean tissue cultures. *J. Plant Growth Regul.* **10**: 5–10.
- [5] ANDERSON J. M., SPILATRO S. R., KLAUER S. F., FRANCESCO V. R. 1989. Jasmonic acid-dependent increase in the level of vegetative storage proteins in soybean. *Plant Sci.* **62**: 45–52.
- [6] BARENDSE G. W. H., CROES A. V., VAN DEN ENDE G., BOSVELD M., CREEMES T. 1985. Role of hormones on flower bud formation in thin layer explants of tobacco. *Biol. Plant.* **27**: 408–412.
- [7] BERESTETZKY V., DATHE W., DALETSKAYA T., MUSATENKO L., SEMBDNER G. 1991. Jasmonic acid in seed dormancy of *Acer tataricum*. *Biochem. Physiol. Pflanz.* **187**: 13–19.
- [8] BIAŁECKA B. 1996. Rola estru metylowego kwasu jasmonowego w kiełkowaniu nasion *Amaranthus caudatus* L. Praca doktorska. Szczecin, ss. 103.
- [9] BRUCKNER CH., KRAMELL R., SCHNEIDER G., KNOFEL H. D., SEMBDNER G., SCHREIBER K. 1986. N-[(–)-jasmonoyl]-S-tyrosine: A conjugate of jasmonic acid from *Vicia faba*. *Phytochemistry* **25**: 2236–2237.
- [10] BRUCKNER CH., KRAMELL R., SCHNEIDER G., SCHMIDT J., PREISS A., SEMBDNER G., SCHREIBER K. 1988. N-[(–)-jasmonoyl]-S-tryptophan and a related tryptophan conjugate from *Vicia faba*. *Phytochemistry* **27**: 275–276.
- [11] CHOE H. T., THIMANN K. V. 1975. The metabolism of

- oat leaves. III. The senescence of isolated chloroplasts. *Plant Physiol.* **5**: 828–834.
- [12] CORBINEAU F., RUDNICKI R. M., COME D. 1988. The effect of methyl jasmonate on sunflower (*Helianthus annuus* L.) seed germination and seedling development. *Plant Growth Regul.* **7**: 157–169.
- [13] CHOU C. M., KAO C. H. 1992. Methyl jasmonate, calcium and leaf senescence in rice. *Plant Physiol.* **99**: 1693–1694.
- [14] CRABALONA L. 1967. Presence of levorotatory methyl jasmonate, methyl cis-2 (2-pente-1-yl)-3-oxo-cyclopentenyl acetate, in the essential oil of Tunisian rosemary. *C. R. Acad. Sci., Paris. C.* **264**: 2074–2076.
- [15] CREELMAN R. A., TIERNEY M. L., MULLEN J. E. 1992. Jasmonic acid/methyl jasmonate accumulate in wounded soybean hypocotyls and modulate wound gene expression. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **89**: 4938–4941.
- [16] CROSS B. E., WEBSTER G. R. B. 1970. New metabolites of *Gibberella fujikuroi*. Part. XV. N-jasmonoyl- and N-dihydrojasmonoyl-isoleucin. *J. Chem. Soc. C*: 1839.
- [17] CURTIS R. W. 1984. Abscission-induced properties of methyl jasmonate, ABA, and ABA-methyl ester and their interactions with ethephon, AgNO₃, and malformin. *J. Plant Growth Regul.* **3**: 157–168.
- [18] CZAPSKI J., SANIEWSKI M. 1985. Effect of methyl jasmonate on carotenoids in tomato fruits. *Gartenbauwissenschaft.* **50**: 35–37.
- [19] CZAPSKI J., SANIEWSKI M. 1988. The effect of methyl jasmonate on polyphenol oxidase and peroxidase activities in tomato fruit. *Bull. Pol. Acad. Sci., Biol. Sci.* **36**: 127–132.
- [20] CZAPSKI J., SANIEWSKI M., PUCHALSKI J., LANGE E., NOWACKI J. 1988. The effect of methyl jasmonate on activity and electrophoretic pattern of polyphenol oxidase isoenzymes in postclimacteric apples cv. Jonathan. *Fruit Sci. Rep.* **15**: 103–110.
- [21] CZAPSKI J., HORBOWICZ M., SANIEWSKI M. 1991. The effect of methyl jasmonate on tocopherols content in ripening tomato fruit. *Bull. Pol. Acad. Sci., Biol. Sci.* **39**: 41–45.
- [22] CZAPSKI J., HORBOWICZ M., SANIEWSKI M. 1992. The effect of methyl jasmonate on free fatty acids content in ripening tomato fruits. *Biol. Plant.* **34**: 71–76.
- [23] DALETSKAYA T. V., SEMBNER G. 1989. Effect of jasmonic acid on germination of non-dormant and dormant seeds. *Fiziol. Rast.* **36**: 1118–1123.
- [24] DATHE W., RONSH H., PREISS A., SCHADE W., SEMBNER G., SCHREIBER K. 1981. Endogenous plant hormones of the broad bean, *Vicia faba* L. (-)jasmonic acid, a plant growth inhibitor in pericarp. *Planta* **153**: 530–535.
- [25] DATHE W., MIERSCH O., SCHMIDT J. 1989. Occurrence of jasmonic acid, related compounds and abscisic acid in fertile and sterile fronds of three *Equisetum* species. *Biochem. Physiol. Pflanzen.* **185**: 83–92.
- [26] DEMOLE E., LEDERER E., MERCIER D. 1962. Isolement et détermination de la structure de jasmonate de méthyle, constituant odorant caractéristique de l'essence de jasmin. *Helv. Chim. Acta.* **45**: 675–685.
- [27] DERMASTIA M., RAVNIKAR M., VILHAR B., KOVAC M. 1994. Increased level of cytokinin ribosides in jasmonic acid-treated potato (*Solanum tuberosum*) stem node cultures. *Physiol. Plant.* **92**: 241–246.
- [28] FALKENSTEIN E., GROTH B., MITHOFER A., WEILER E. W. 1991. Methyl jasmonate and linolenic acid are potent inducers of tendrils coiling? *Planta* **154**: 48–52.
- [29] FARMER E. E., RYAN C. A. 1990. Interplant communication: Air-borne methyl jasmonate induces synthesis of proteinase inhibitors in plant leaves. *Proc. Acad. Sci. USA* **87**: 7713–7716.
- [30] FARMER E. E., JOHNSON R. R., RYAN C. A. 1992. Regulation of expression of proteinase inhibitor genes by methyl jasmonate and jasmonic acid. *Plant Physiol.* **98**: 995–1002.
- [31] FUKUI H., KOSHIMIZU K., YAMAZAKI Y., USUDA S. 1977. Structures of plant growth inhibitors in seeds of *Cucurbita pepo* L. *Agric. Biol. Chem.* **41**: 189–194.
- [32] GERLACH H., KUNZLER P. 1978. Michael-Addition von Thicarbonylsäureestern. Anwendung bei der Synthese von (+)-Jasmin-ketolacton. *Helv. Chim. Acta* **61**: 2503–2509.
- [33] HALL S. J., HORTON R. F. 1994. Methyl jasmonate and bean leaf abscission. *Plant Growth Regul.* **14**: 187–192.
- [34] HERRMANN G., LEHMANN J., PETERSON A., SEMBNER G., WEIDHASE R. A., PARTHIER B. 1989. Species and tissue specificity of jasmonate-induced abundant proteins. *J. Plant Physiol.* **134**: 703–709.
- [35] KĘPCZYŃSKA E. 1995. Rola etylenu w rozwoju *Botrytis* i *Alternaria* spp. *Rozprawa habilitacyjna*. Wydawnictwo Naukowe Uniwersytetu Szczecińskiego. Szczecin, ss. 66
- [36] KĘPCZYŃSKI J., BIAŁECKA B. 1993. Wpływ estru metylowego kwasu jasmonowego i etefonu na wzrost siewek *Amaranthus caudatus* L. *Acta Biol. Zeszyty Naukowe UŚ.* **4**: 35–40.
- [37] 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.
- [38] KĘPCZYŃSKI J., BIAŁECKA B. 1997. The role of methyl jasmonate in germination of *Amaranthus caudatus* L. seeds. W: R. H. ELLIS, M. BLACK, A. J. MURDOCH, T. D. HONG (red.), *Basic and Applied Aspects of Seed Biology*, Kluwer Academic Publisher, Dordrecht. s. 523–529.
- [39] KĘPCZYŃSKI J., FLOREK I. 1997. The influence of JA-Me and ABA on somatic embryogenesis in *Medicago sativa* L. W: R. H. ELLIS, M. BLACK, A. J. MURDOCH, T. D. HONG (red.), *Basic and Applied Aspects of Seed Biology*, Kluwer Academic Publisher, Dordrecht s. 137–140.
- [40] KODA Y., KIKUTA Y. 1991. Possible involvement of jasmonic acid in tuberization of yam plants. *Plant Cell Physiol.* **32**: 629–633.
- [41] KODA Y., TAKAHASHI K., KIKUTA Y. 1994. Involvement of jasmonic acid and related compounds in tuberisation of Jerusalem artichoke plants (*Helianthus tuberosus* L.). *Jpn. J. Crop. Sci.* **63**: 333–338.
- [42] KRUPINA M. V., DATHE W. 1991. Occurrence of jasmo-

- nic acid in the red alga *Gelidium latifolium* Z. *Naturforsch.* **46 C**: 1127–1129.
- [43] LEHMANN J., BRUCKNER C., REINBOE S., PARTHIER B. 1992. Accumulation of jasmonate – induced proteins occurs likewise in response to abscisic acid and in osmotically stressed barley leaf segments. *Plant Physiol.* **96**: 131–139.
- [44] LOPEZ R., DATHE W., BRUCKNER C., MIERSCH O., SEMBDNER G. 1987. Jasmonic acid in different parts of the developing soybean fruit. *Biochem. Physiol. Pflanzen.* **182**: 195–201.
- [45] MASLENKOVA L. T., ZANEV Y., POPOVA L. P. 1990. Oxygen-evolving activity of tylakoid from barley plants cultivated on different concentrations of jasmonic acid. *Plant Physiol.* **93**: 1316–1320.
- [46] MASON H. S., MULLET J. E. 1990. Expression of two soybean vegetative storage protein genes during development and in response to water deficit, wounding, and jasmonic acid. *Plant Cell.* **2**: 569–579.
- [47] MEYER A., MIERSCH O., BUTTNER C., DATHE W., SEMBDNER G. 1984. Occurrence of the plant growth regulator jasmonic acid in plants. *J. Plant Growth Regul.* **3**: 1–8.
- [48] MEYER A., GROSS D., SCHMIDT J., JENSEN E., VORKEFELD S., SEMBDNER G. 1991. Cucurbitic acid related metabolites of the plant growth regulator dihydrojasmonic acid in barley (*Hordeum vulgare*). *Biochem. Physiol. Pflanzen.* **187**: 401–408.
- [49] MIERSCH O., MEYER A., VORKEFELD S., SEMBDNER G. 1986. Occurrence of (+)-7-iso-jasmonic acid in *Vicia faba* L. and its biological activity. *J. Plant Growth Regul.* **5**: 91–100.
- [50] MIERSCH O., PREISS A., SEMBDNER G., SCHREIBER K. 1987. (+)-7-iso jasmonic acid and related compounds from *Botryodiplodia theobromae*. *Phytochem.* **26**: 1037–1039.
- [51] MIERSCH O., SCHMIDT J., SEMBDNER G., SCHREIBER K. 1989. Jasmonic acid-like substances from the culture filtrate of *Botryodiplodia theobromae*. *Phytochem.* **28**: 1303–1305.
- [52] MIERSCH O., SEMBDNER G., SCHREIBER K. 1989. Occurrence of jasmonic acid analogues in *Vicia faba*. *Phytochem.* **28**: 339–340.
- [53] MIERSCH O., SCHNEIDER G., SEMBDNER G. 1991. Hydroxylated jasmonic acid and related compounds from *Botryodiplodia theobromae*. *Phytochem.* **30**: 4049–4051.
- [54] MUELLER-URI F., PARTHIER B., NOVER L. 1988. Jasmonate-induced alteration of gene expression in barley leaf segments analyzed by *in-vivo* and *in-vitro* protein synthesis. *Planta* **176**: 241–247.
- [55] NISHIDA R., ACRÉE T. E. 1984. Isolation and characterization of methyl epijasmonate from lemon (*Citrus limon* Burm.). *J. Agric. Food Chem.* **32**: 1001–1003.
- [56] PARTHIER B. 1991. Jasmonates, new regulators of plant growth and development: many factors and few hypotheses on their actions. *Bot. Acta* **104**: 446–454.
- [57] PARTHIER B., BRUCKNER C., DATHE W., HAUSE B., HERMANN G., KNOFEL H. D., KRAMELL H. M., KRAMELL R., LEHMANN J., MIERSCH O., REINBOE S., SEMBDNER G., WASTERNAK C., NIEDEN U. 1992. Jasmonates: Metabolism, biological activities, and modes of action in senescence and stress responses. W: C. M. KARSSSEN, L. C. VREUGDENHIL D. (red.), *Progress in plant growth regulation*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, London, s. 276–285.
- [58] PELACHO A. M., MINGO-CASTEL A. M. 1991. Jasmonic acid induces tuberization of potato stolons cultured *in vitro*. *Plant Physiol.* **97**: 1253–1255.
- [59] PEÑA-CORTÉS H., SANCHEZ-SERRANO J., MERTENS R., WILLMITZER L., PRAT S. 1989. Abscisic acid is involved in the wound-induced expression of the proteinase inhibitor II gene in potato and tomato. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **86**: 9851–9855.
- [60] POPOVA L. P., TSONEV T. D., VAKLINOVA S. G. 1988. Changes in some photosynthetic and photorespiratory properties in barley leaves after treatment with jasmonic acid. *J. Plant Physiol.* **132**: 257–261.
- [61] PORAT R., BOROCHOV A., HALEVY A. H. 1993. Enhancement of petunia and dendrobium flower senescence by jasmonic acid methyl ester is via the promotion of ethylene production. *Plant Growth Regul.* **13**: 297–301.
- [62] QUINKERT G., ADAM F., DURNER G. 1982. Asymmetrische Synthese von methyl jasmonat. *Angew. Chem.* **94**: 866–867.
- [63] RANJAN R., LEWAK S. 1992. Jasmonic acid promotes germination and lipase activity in non-stratified apple embryos. *Physiol. Plant.* **86**: 335–339.
- [64] RANJAN R., LEWAK S. 1994. Interaction of jasmonic acid with some plant growth regulators in the control of apple (*Malus domestica*) embryo germination. *Plant Growth Regul.* **14**: 159–166.
- [65] RANJAN R., MIERSCH O., SEMBDNER G., LEWAK S. 1994. Presence and role of jasmonate in apple embryos. *Physiol. Plant.* **90**: 548–552.
- [66] RANJAN R., LEWAK S. 1995. Interaction of jasmonic acid and abscisic acid in the control of lipases and proteases in germinating apple embryos. *Physiol. Plant.* **93**: 421–426.
- [67] RAVNIKAR M., GOGALA N. 1990. Regulation of potato meristem development by jasmonic acid *in vitro*. *J. Plant Growth Regul.* **9**: 233–236.
- [68] RAVNIKAR M., VILHAR B., GOGALA N. 1992. Stimulatory effect of jasmonic acid on potato stem node and protoplast culture. *J. Plant Growth Regul.* **11**: 29–33.
- [69] REINBOE S., REINBOE C., PARTHIER B. 1993. Methyl jasmonate-regulated translation of nuclear-encoded chloroplast proteins in barley. *J. Biol. Chem.* **268**: 10606–10611.
- [70] SANIEWSKI M., CZAPSKI J. 1983. The effect of methyl jasmonate on lycopene and b-carotene accumulation in ripening red tomatoes. *Experientia* **39**: 1373–1374.
- [71] SANIEWSKI M., NOWACKI J., LANGE E., CZAPSKI J. 1988. The effect of methyl jasmonate on anthocyanin accumulation, ethylene production and ethylene-forming enzyme activity in apples. *Fruit Sci. Rep.* **16** (3): 97–102.
- [72] SANIEWSKI M., LANGE E., CZAPSKI J. 1995. Rola estru metylowego kwasu jasmonego – nowego hormonu roślinnego w biosyntezy etylenu. *Post. Nauk Roln.* **3**: 5–17.

- [73] SATLER S. O., THIMANN K. V. 1981. Le jasmonate de méthyle: nouveau et puissant promoteur de la senescence de feuilles. *C. R. Acad. Sci. Paris*, Ser. III. **293**: 735–740.
- [74] SCHMIDT J., KRAMELL R., BRUCKNER C., SCHNEIDER G., SEMBDNER G., SCHREIBER K., STACHL J., JENSEN E. 1990. Gas chromatographic/mass spectrometric and tandem mass spectrometric investigations of synthetic amino acid conjugates of jasmonic acid and endogenously occurring related compounds from *Vicia faba* L. *Biomed. Environment. Mass Spectrometry* **19**: 327–338.
- [75] SEMBDNER G., KLOSE CH. 1985. (-)-Jasmonsäure – ein neues phytohormon? *Biol. Rdsch.* **23**: 29–40.
- [76] SEMBDNER G., MEYER A., MIERSCH O., BRUCKNER C. 1990. Metabolism of jasmonic acid. W: R. P. Pharis, S. B. Rood (red.), *Plant Growth Substances*. s. 374–379.
- [77] STASWICK P. E. 1990. Novel regulation of vegetative storage protein genes. *The Plant Cell* **2**: 1–6.
- [78] STASWICK P. E., HUANG J., RHEE Y. 1991. Nitrogen and methyl jasmonate induction of soybean vegetative storage protein genes. *Plant Physiol.* **96**: 130–136.
- [79] TAKAHASHI K., FUJINO K., KIKUTA Y., KODA Y. 1994. Expansion of potato cells in response to jasmonic acid. *Plant Sci.* **100**: 3–8.
- [80] UEDA J., KATO J. 1980. Isolation and identification of a senescence-promoting substance from wormwood (*Artemisia absinthium* L.). *Plant Physiol.* **66**: 246–249.
- [81] UEDA J., KATO J. 1981. Promotive effect of methyl jasmonate on oat leaf senescence in the light. *Z. Pflanzenphysiol.* **103**: 357–359.
- [82] UEDA J., KATO J., YAMANE H., TAKAHASHI N. 1981. Inhibitory effect of methyl jasmonate and its related compounds on kinetin-induced retardation of oat leaf senescence. *Physiol. Plant.* **52**: 305–309.
- [83] UEDA J., KATO J. 1982. Identification of jasmonic acid and abscisic acid as senescence-promoting substances from *Cleyera ochracea* DC. *Agric. Biol. Chem.* **46** (7): 1975–1976.
- [84] UEDA J., KATO J. 1982. Inhibition of cytokinin-induced plant growth by jasmonic acid and its methyl ester. *Physiol. Plant.* **54**: 249–252.
- [85] UEDA J., MIYAMOTO K., SATO T., MOMOTANI Y. 1991. Identification of jasmonic acid from *Euglena gracilis* Z. as a plant growth regulator. *Agric. Biol. Chem.* **55**: 275–276.
- [86] UEDA J., MIZUMOTO T., KATO J. 1991. Quantitative changes of abscisic acid and methyl jasmonate correlated with vernal leaf abscission of *Ficus superba* var. *japonica*. *Biochem. Physiol. Pflanz.* **187**: 203–210.
- [87] VICK B. A., ZIMMERMANN D. C. 1984. Biosynthesis of jasmonic acid by several plant species. *Plant Physiol.* **75**: 458–461.
- [88] VICK B. A., ZIMMERMANN D. C. 1987. Oxidative systems for the modification of fatty acids. W: P. Stumpf, E. Conn (red.), *Biochemistry of Plants, Lipids*. Academic, New York, **9**: 40–53.
- [89] VILHAR B., RAVNICAR M., SCHARA M., NEMEC M., GOGALA M. 1991. The influence of jasmonic acid on biophysical properties of potato leaf protoplasts and roots. *Plant Cell Rep.* **10**: 541–544.
- [90] WEIDHASE R. A., LEHMANN J., KRAMELL H., SEMBDNER G., PARTHIER B. 1987. Degradation of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase and chlorophyll in senescing barley leaf segments triggered by jasmonic acid methyl ester, and counteraction by cytokinin. *Physiol. Plant.* **69**: 161–166.
- [91] WEIDHASE R. A., KRAMELL H. M., LEHMANN J., LIEBISCH H. W., LERBS W., PARTHIER B. 1987. Methyl jasmonate-induced changes in the polypeptide pattern of senescing barley leaf segments. *Plant Sci.* **51**: 177–186.
- [92] WILEN R. W., VAN ROOIJEN J. H., PEARCE D. W., PHARIS R. P., HOLBROOK L. A., MOLONEY M. M. 1991. Effects of jasmonic acid on embryo-specific processes in *Brassica* and *Linum* oil seeds. *Plant Physiol.* **95**: 399–405.
- [93] YAMANE H., SUGAWARA J., SUZUKI Y., SHIMAMURA E., TAKAHASHI N. 1980. Syntheses of jasmonic acid related compounds and their structure-activity relationships on the growth of rice seedlings. *Agric. Biol. Chem.* **44**: 2857–28–64.
- [94] YAMANE H., TAKAGI H., ABE T., YOKATA T., TAKAHASHI N. 1981. Identification of jasmonic acid in three species of higher plants and its biological activities. *Plant Cell Physiol.* **22**: 689–697.
- [95] YAMANE H., ABE M., TAKAHASHI N. 1982. Jasmonic acid and methyl jasmonate in pollens and anthers of three *Camellia* species. *Plant Cell Physiol.* **23**: 1125–1127.
- [96] YEH C. C., TSAY H. S., YEH J. H., TSAI F. I., SHIH C. Y., KAO C. H. 1995. A comparative study of the effects of methyl jasmonate and abscisic acid on some rice physiological processes. *J. Plant Growth Regul.* **14**: 23–28.
- [97] YOSHIHARA T., OMER E. A., KOSHINO H., SAKAMURA S., KIKUTA Y., KODA Y. 1989. Structure of a tuber-inducing stimulus from potato leaves (*Solanum tuberosum* L.). *Agric. Biol. Chem.* **53**: 2835–2837.