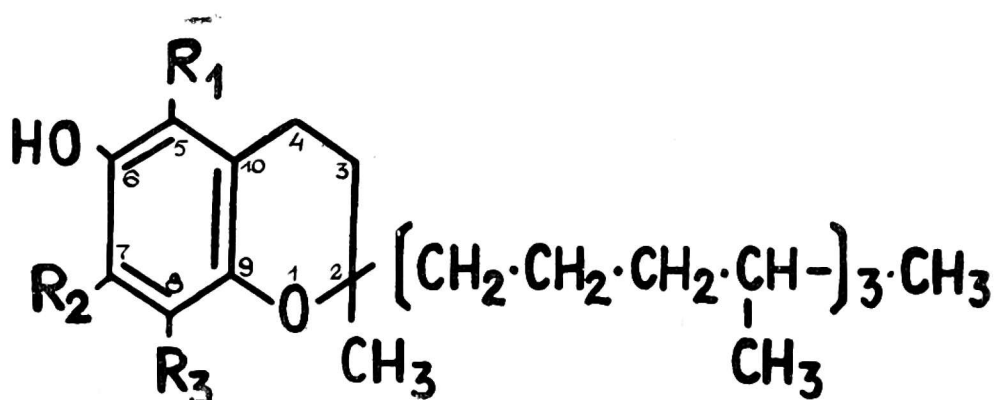


ELŻBIETA DROŹDŹEWSKA — TESKE
Zakład Metabolizmu Roślin UMCS w Lublinie

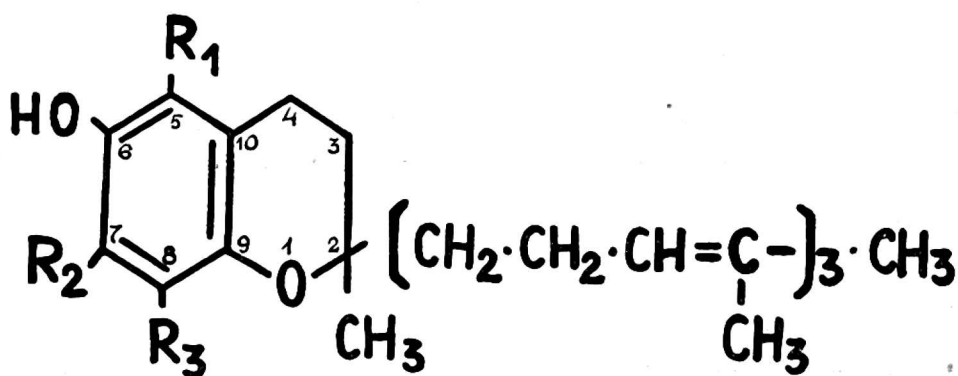
TOKOFEROLE W PROCESIE WZROSTU I ROZWOJU ROŚLIN

Tokoferole, znane głównie pod nazwą witaminy E, są pochodnymi chroman-6-olu. Obejmują one dwa szeregi związków: jeden wywodzący się z tokolu



Rys. 1

drugi z tokotrienolu, różniącego się od tokolu tym, że łańcuch boczny zawiera trzy nienasycone wiązania



Rys. 2

Poszczególne tokoferole każdego szeregu różnią się między sobą liczbą i położeniem grup metylowych przy pierścieniu chromanowym.

Klasyfikacja tokoferoli wg Pennocka i wsp. (1964)

Podstawnik	Pochodne	
	tokolu	tokotrienolu
8-metylo	δ-tokoferol	δ-tokotrienol
5,8-dwumetylo-	β-tokoferol	β-tokotrienol
7,8-dwumetylo-	γ-tokoferol	γ-tokotrienol
5,7,8-trójmetylo-	α-tokoferol	α-tokotrienol

Związki te występują powszechnie zarówno w organizmach zwierzęcych jak i roślinnych. Wśród roślin niezielonych znajdowano je dotychczas tylko w drożdżach i niektórych grzybach jadalnych (Kubin i Fink, 1961). W roślinach zielonych występują w stosunkowo dużych ilościach w liściach, gdzie towarzyszą chlorofilowi (Booth, 1963) oraz w kielkach i w nasionach (zwłaszcza w nasionach roślin oleistych).

Rola tokoferoli w metabolizmie roślin nie jest jeszcze w pełni znana. Ze względu na ich własności przeciwutleniające przypuszcza się, że odgrywają pewną rolę w metabolizmie nienasyconych kwasów tłuszczowych, chronią przed utlenianiem chlorofil i karotenoidy oraz zapasowe tłuszcze w nasionach.

Wysuwano również sugestie, że tokoferole mają związek z przemianą fosforową, oddychaniem i gospodarką ATP (cyt. Baszyński, 1959). Ze względu na ich występowanie w plastydach, wspólnie z chlorofilem i karotenoidami, istnieje możliwość udziału tokoferoli w procesie fotosyntezy.

W ostatnich latach pojawiło się kilkanaście prac wskazujących na udział tokoferoli w procesach wzrostu i rozwoju roślin. Szczególnie interesujące są prace dotyczące wpływu tokoferoli na proces zakwitania.

Mechanizm zakwitania nie jest dotychczas wyjaśniony. Do niedawna poszukiwano określonej, specyficznej substancji odpowiedzialnej za ten proces. Obecnie przypisuje się raczej tę rolę połączonemu działaniu substancji typu auksyn, antyauksyn, giberelin i witamin (cyt. Michniewicz, 1957). Wydaje się bardzo prawdopodobne, że spośród witamin właśnie tokoferole mają pewien wpływ na zakwitanie.

Możliwość taką wysunął po raz pierwszy Sironval. W 1950 r. zauważył on, że ekstrakt z liści kwitnących poziomek, podany zewnętrznie roślinom pozostającym jeszcze w stanie wegetatywnym, powodował ich zakwitanie. Kilka lat później stwierdził, że w ekstrakcie tym zawarta jest witamina E, która być może jest właśnie czynnikiem powodującym wytwarzanie kwiatów (Sironval, 1957).

Podobne badania przeprowadził w 1950 r. Schopfer, uzyskał jednak wyniki negatywne. U roślin *Melandrium album*, którym wstrzykiwał duże dawki α -tokoferolu, stwierdził zahamowanie rozwoju i wzrostu elongacyjnego. Rośliny poddane działaniu α -tokoferolu nie tworzyły kwiatów, miały silnie skrócone międzywęzła, a na młodszych liściach wystąpiły objawy nekrozy. Wydaje się, że zastosowane duże dawki α -tokoferolu (brak danych liczbowych) mogły wpływać inhibująco. Drugą wątpliwość nasuwa traktowanie roślin kontrolnych (prawdopodobnie dla zrównania warunków doświadczenia) olejem z oliwek, który, jak skądinąd wiadomo (Green, 1958), zawiera stosunkowo dużą ilość α -tokoferolu — być może właśnie dawkę optymalną — brak natomiast serii roślin kontrolnych nie

traktowanych żadną substancją. Z tych powodów wyniki Sironvala wydają się bardziej przekonujące.

Na związek tokoferoli z kwitnieniem wskazywałyby również prace Greena (1958), Akopjana (1959), Sironvala i El Tannir Lombya (1960) oraz Baszyńskiego (1964), którzy stwierdzili, że zawiązywaniu pąków kwiatowych i kwitnieniu towarzyszy zwiększenie zawartości tokoferoli w liściach, natomiast po wykształceniu nasion poziom tokoferoli spada.

Sironval i El Tannir Lomba (1960), badając zawartość tokoferoli w liściach *Fragaria vesca*, stwierdzili maksymalne nagromadzenie tych związków w czerwcu, w młodych liściach znajdujących się w pobliżu powstających kwiatów (tabela 1).

Tabela 1

Zmiany zawartości witaminy E w liściach kwitnących roślin *Fragaria vesca* L. var. *semperflorens* Duch w okresie wegetacyjnym (Sironval i El Tannir Lomba, 1960)

Miesiąc	Liście					
	młode		dojrzałe		stare	
	1957r.	1958r.	1957r.	1958r.	1957r.	1958r.
Kwiecień	39	37	—	—	—	—
Maj	28	45	21*	27	30	10
Czerwiec	100	100	25	44	10	38
Lipiec	26	73	42	53	12	32
Sierpień	18	56	16	38	21	45
Wrzesień	—	38	26	23	14	11

W 1957 r. za 100 przyjęto 62 mcg/100 mg suchej masy.

W 1958 r. za 100 przyjęto 71 mcg/100 mg suchej masy.

Z hipotezą o udziale tokoferoli w inicjowaniu kwitnienia nie zgadzają się Booth i Hobson-Frohock (1961). Autorzy ci obserwowali znaczne nagromadzenie tokoferoli długo po kwitnieniu i wydaniu nasion (tabela 2).

Tabela 2

Zawartość witaminy E w liściach *Fragaria vesca* w okresie wegetacyjnym (Booth i Hobson-Frohock, 1961).

Miesiąc	Zawartość tokoferoli w ppm suchej masy
Maj	35
Czerwiec	125
Lipiec (środek miesiąca)	250
Lipiec (koniec miesiąca)	330
Sierpień	870

Stwierdzili oni, że najwyższy poziom tokoferoli występuje w starych i zamierających liściach, podczas gdy Sironval znajdował ich najwięcej w młodych liściach, znajdujących się w pobliżu kwiatów. Rozbieżności te można częściowo tłumaczyć stosowaniem różnych metod oznaczania tokoferoli, nie wyjaśnia to jednak tak istotnych różnic.

Na uwagę zasługiwałyby w związku z tym praca Hindberga i Dama (1965), którzy określając zawartość tokoferoli, biochinonów i chlorofilu w liściach *Quercus robur* w ciągu dwu lat, w okresie wiosny i jesieni, tylko w jednym roku stwierdzili zwiększenie się ilości tokoferoli z wiekiem liści. Poziom tokoferoli skorelowany był natomiast ściśle z ilością chlorofilu w badanym materiale.

Szereg badaczy wskazuje na korelację między zawartością tokoferoli w liściach, kwitnieniem i fotoperiodem. W omawianej poprzednio pracy Sironval i El Tannir Lomba (1960) nie tylko stwierdzili zwiększenie ilości tokoferoli w okresie kwitnienia ale sugerowali również powiązanie tego zjawiska z długością dnia. Stwierdzili bowiem, że w liściach *Fragaria vesca* — rośliny dnia długiego — zawartość witaminy E jest dwukrotnie wyższa w warunkach dnia długiego niż w liściach roślin rosnących na dniu krótkim. Rośliny poddane działaniu dnia krótkiego nie przechodziły do reprodukcji (tabela 3).

Tabela 3

Wpływ długości dnia na zawartość witaminy E (w mcg na 100 ml ekstraktu) w dojrzałych liściach *Fragaria vesca* L. var. *semperflorens* Duch. (Sironval i El Tannir Lomba, 1960)

Seria	Temperatura	Dzień	
		8-godz.	16-godz.
1	stała (20°)	219	430
2	zmienna	255	490
3	„	202	480
4*	„	185	420

*) Seria rosła początkowo na długim dniu. W stadium kwitnienia przeniesiona została w warunki dnia krótkiego. Pomiary wykonano w 2 miesiące później.

Część kwitnących roślin (seria 4) została przeniesiona z warunków dnia 16-godzinnego w warunki dnia 8-godzinnego. Po upływie 2 miesięcy intensywność kwitnienia spadła a zawartość tokoferoli zmniejszyła się o połowę w porównaniu z roślinami pozostawionymi w warunkach dnia długiego.

Również z wyników zawartych w tabeli 1 wynika, że maksymalne nagromadzenie tokoferoli u roślin rosnących w warunkach polowych wystąpiło w czerwcu, czyli przy najdłuższych dniach. Na tej podstawie Siron-

val i El Tannir Lomba wyciągają wniosek, że do normalnego formowania kwiatów pożądana jest wysoka zawartość witaminy E w liściach, uzależniona z kolei od długości dnia.

Potwierdzenie i rozwinięcie wyników Sironvala znajdujemy w pracy Baszyńskiego (1964), przeprowadzonej na roślinie dnia długiego — jęczmieniu i roślinie dnia krótkiego — pachnotce. Z pracy tej wynika, że w warunkach dnia długiego rzeczywiście powstaje więcej α -tokoferolu ale tylko u roślin dnia długiego, natomiast u roślin dnia krótkiego nieco więcej α -tokoferolu powstaje przy dniu krótkim. Jęczmień (roślina dnia długiego) poddany skróconym fotoperiodom przez okres 20 dni nie przeszedł do reprodukcji, jednocześnie poziom tokoferoli był bardzo niski bez wyraźnego maksimum. Przy zmniejszonej ilości niekorzystnych fotoperiodów zawartość tokoferoli wzrosła, wystąpiło wyraźne maksimum w okresie kwitnienia. Ilość tokoferoli była jednak wyraźnie mniejsza niż u roślin rosnących w warunkach dnia długiego. Baszyński wysuwa przypuszczenie, że niezakwitanie jęczmienia poddanego zbyt dużej ilości krótkich fotoperiodów mogło być związane z niskim poziomem α -tokoferolu. U pachnotki krótki fotoperiod przyspieszał zakwitanie, przy równoczesnym zwiększeniu zawartości α -tokoferolu. Z przytoczonych danych wynika więc, że rośliny rosnące we właściwym dla danego gatunku dniu odznaczają się wyższą zawartością tokoferoli w liściach. Maksimum nagromadzenia α -tokoferolu, zarówno u jęczmienia jak i u pachnotki, występowało w okresie zakwitania, co jest zgodne ze wspomnianymi wyżej wynikami Sironvala, Greena i Akopjana i przemawia za hipotezą o powiązaniu witaminy E z tym procesem.

Osobny rozdział stanowią prace wskazujące na możliwość zastąpienia indukcji termicznej przez podanie witaminy E. Bruinsma i Patil (1963) wykazali, że witamina E może zastąpić jaryzację ozimego żyta i spowodować przejście roślin do reprodukcji. Niejaryzowane rośliny *Petcus winter* (z 6 do 10 rozwiniętymi liśćmi) traktowano IAA, kwasem giberelinowym (GA) i tokoferolem, oddzielnie i w kombinacjach. Wszystkie rośliny kontrolne i wszystkie rośliny traktowane samym IAA pozostały w stanie wegetatywnym, podczas gdy traktowane gibereliną lub tokoferolem rozwinęły zawiązki kłosa. Przy łącznym podawaniu dwu lub trzech powyższych substancji efekt był nieco silniejszy, nie można jednak mówić o działaniu synergistycznym (tabela 4).

Podobne wyniki otrzymali Michniewicz i Kamińska (1964). Stwierdzili oni, że tokoferole lub kinetyna mogą inicjować, podobnie jak giberelina, powstawanie kwiatów u *Cichorium intybus*, rosnącej w nieindukowanych warunkach termicznych. Nie zaobserwowali oni synergistycznego działania witaminy E i kinetyny, wskazali natomiast na możliwość spro-

Tabela 4

Wpływ IAA, GA i witaminy E na rozwój generatywny ozimego żyta
(Bruinsma i Patil, 1963)

	Stopień rozwoju kłosa	Długość kłosa w mm
Kontrola	tylko stożek weget.	—
IAA	„	—
GA	24,5	1,9
wit. E	23,8	1,5
IAA + GA	24,9	2,0
IAA + wit. E	23,9	1,4
GA + wit. E	25,1	2,0
IAA + GA + wit. E	25,6	2,2

Srednie wartości z 10—21 roślin.

wadzenia roli tych substancji w inicjowaniu kwitnienia do regulowania poziomu endogennych giberelin w roślinie.

Autorzy ci wysunęli również podobną sugestię w pracy nad zastąpieniem fotoindukcji przez witaminę E (1965). *Arabidopsis thaliana* — roślina dnia długiego, może przejść do reprodukcji w warunkach dnia krótkiego pod wpływem gibereliny, kinetyny lub witaminy E. Efekt działania gibereliny był silniejszy (zakwitło 100% roślin) niż witaminy E (zakwitło około 50%).

W świetle przytoczonych danych, rola witaminy E w inicjowaniu kwitnienia wydaje się niewątpliwa, jakkolwiek mechanizm jej działania jest jeszcze daleki od wyjaśnienia. Szereg badaczy sugeruje powiązanie działania witamin z giberelinami i auksynami. Wiadomo, że w okresie kwitnienia obniża się poziom auksyn. Naświetlając rośliny promieniami ultrafioletowymi można zmniejszyć ilość auksyn, przyspieszając jednocześnie zakwitanie (cyt. Michniewicz, 1957). Interesujące są w związku z tym prace Zołotnickiej i Akopjana (1960), którzy z kolei wykazali, że naświetlanie roślin promieniami ultrafioletowymi wpływa na zwiększenie ilości tokoferoli i przyspiesza zakwitanie. Za powiązaniem działalności auksyn i tokoferoli przemawiałyby również prace Baszyńskiego i Maternowskiego (1966), którzy stwierdzili, że IAA stymuluje syntezę α -tokoferolu. Michniewicz i Kamińska (1964, 1965), jak wspominałam, wysunęli sugestię, że rola witaminy E może polegać na regulowaniu poziomu endogennych giberelin w roślinie.

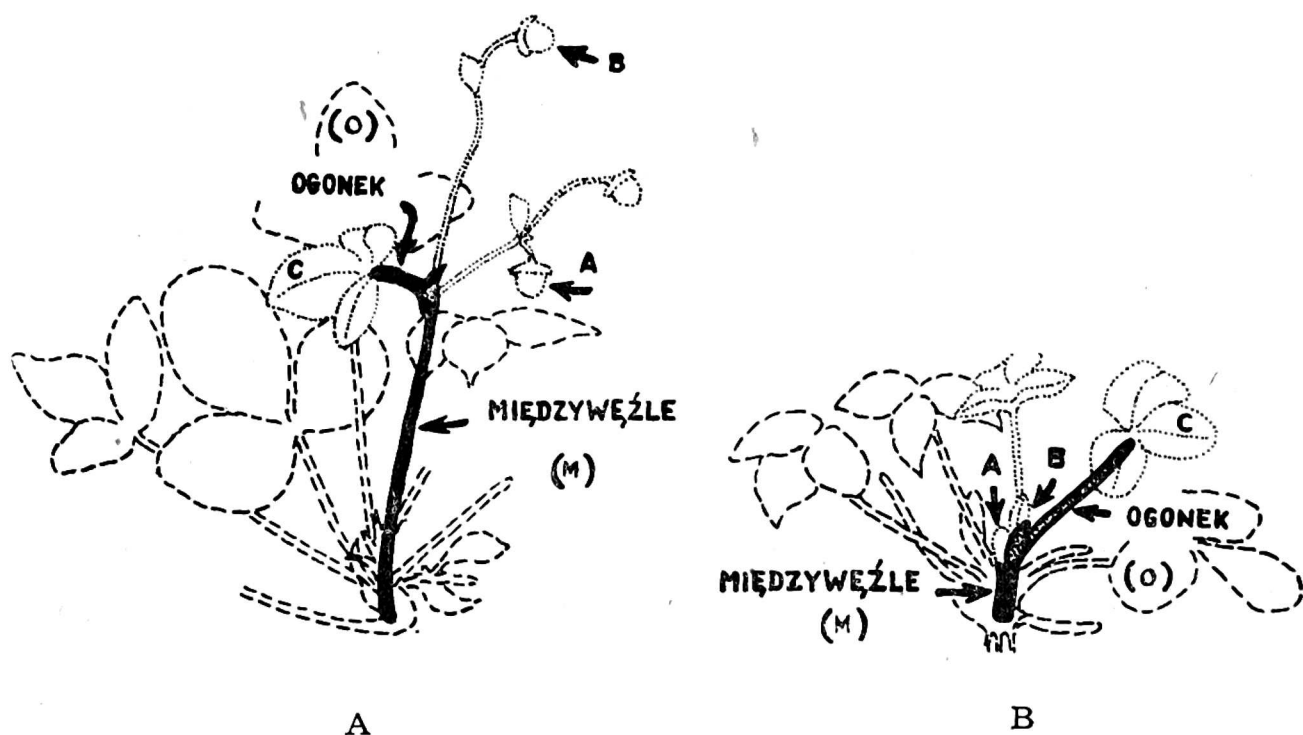
Interesujące, jakkolwiek sprawiające jeszcze więcej trudności w interpretacji są prace dotyczące udziału tokoferoli w procesie wzrostu.

Stowe i Obreiter (1962) w badaniach nad wzrostem elongacyjnym odinków grochu stwierdzili, że szereg substancji tłuszczowych, wśród nich

witamina E i K, stymulują działanie IAA i kwasu giberelinowego GA_3 , ale same są nieaktywne. Współdziałanie to, według wyżej wymienionych autorów, może być tłumaczone aktywacją przez tokoferole lipidów systemu cytochromowego, który z kolei dostarcza prawdopodobnie pewnej energii potrzebnej do działania auksyn i giberelin.

Również w badaniach Schwarzenbacha (1952) sam tokoferol nie wykazywał stymulującego działania na wzrost. Badając inhibujący wpływ karotenoidów na kiełkowanie pyłku *Cyclamen persicum*, Schwarzenbach stwierdził, że działanie to można znieść a nawet zamienić w działanie stymulujące przez dodanie IAA lub tokoferolu. Natomiast sam tokoferol wywierał działanie inhibujące.

Wyraźny stymulujący wpływ tokoferolu na wzrost wykazali Sironval, Clijsters i Marcelle (1963) w swych badaniach nad *Fragaria vesca*. W przeciwieństwie do Stowe i Obreitera, nie stwierdzili oni synergistycznego działania witaminy E z gibereliną. Odizolowanie bardzo młodych roślinek *Fragaria vesca* z rozłogów kwitnącej rośliny macierzystej wywoływało nienormalny wzrost i zakwitanie pierwszego kwiatostanu w izolowanej roślince. Kwiatostan miał nienormalnie krótkie międzywęźle (M) i nadmiernie wydłużony ogonek liściowy (O). Końcowy kwiat kwiatostanu często obumierał, pączek (B) zamiast kwiatów formował trójdzielne liście (rys. 3).



Rys. 3. A — wzrost pierwszego kwiatostanu w młodej roślince odizolowanej od rośliny macierzystej. B — roślina kontrolna — w kontakcie z rośliną macierzystą. (Sironval i wsp. 1963)

Nasuwa się więc przypuszczenie, że izolacja pozbawia odszczepioną roślinkę jakiejś substancji, dostarczanej normalnie przez roślinę macierzystą. Okazało się dalej, że podanie roślinkom witaminy E może zastąpić

wpływ rośliny macierzystej. Międzywęźle wyraźnie się wydłużało, natomiast wzrost ogonka liściowego był korelatywnie hamowany. Traktowanie roślin gibereliną nie dało podobnych wyników. Działała ona bowiem niespecyficycznie, zwiększając zarówno wzrost międzywęźla jak i ogonka liściowego, tak że stosunek tych dwu wartości pozostał taki jak w izolowanej roślinie kontrolnej (tabela 5).

Tabela 5

Wpływ witaminy E i gibereliny na średnią (z 16 powtórzeń) długość międzywęźla (M) i ogonka liściowego (O) pierwszego kwiatostanu *Fragaria vesca* L. var. *semperflorens* Duch. (Sironval i wsp., 1963)

	Długość w cm		M/O
	M	O	
Kontrolne roślinki połączone z rośliną macierzystą	5,3	0,6	10,8
Kontrolne roślinki — izolowane	3,3	1,9	2,8
Izolowane roślinki + wit. E 5 mcg/roślinę	5,7	1,2	6,4
Izolowane roślinki + GA ₃ 25 mcg/roślinę	4,8	2,6	2,9

Przy traktowaniu roślin łącznie gibereliną i tokoferolem następowało sumowanie działania, nie zaobserwowano natomiast współdziałania tych substancji. Biorąc również pod uwagę inny charakter działania gibereliny i tokoferolu podawanych oddzielnie, Sironval i wsp. występują przeciw hipotezie Stowe i Obreitera o synergistycznym działaniu tych związków. Zaznaczają jednak, że nie można mówić o współdziałaniu GA i witaminy E podawanych z zewnątrz. W roślinie zawarte są jednak endogenne gibereliny i auksyny i nie wiadomo czy przy ich całkowitym braku sam tokoferol mógłby działać.

Wpływ tokoferoli na wzrost elongacyjny i embrionalny stwierdził również Bruinsma (1963). Wykazał on, że α -tokoferol, podobnie jak giberelina, stymuluje wzrost karłowatych mutantów kukurydzy i grochu. Rośliny traktowane gibereliną osiągają rozmiary normalnych siewek, traktowane tokoferolem pozostają nieco mniejsze jednakże efekt działania jest zasadniczo taki sam: wzrasta zarówno liczba jak i wielkość komórek.

We wspomnianej już poprzednio pracy Bruinsma i Patil (1963) stwierdzili, że wzrost wierzchołkowy ozimego żyta jest także wyraźnie stymulowany przez witaminę E, natomiast zdolność krzewienia i wzrost korzenia jest hamowany podobnie jak przez giberelinę. Przy traktowaniu roślin roztworem zawierającym zarówno tokoferol jak i giberelinę następowało sumowanie wpływu tych związków w hamowaniu wzrostu korzenia.

Dotychczasowe wyniki badań nad wpływem dostarczanych z zewnątrz tokoferoli na wzrost i rozwój roślin przedstawia tabela 6.

Tabela 6

Autor	Wpływ tokoferoli na		Obiekt badań
	wzrost	rozwój	
Schopfer (1950)	—	—	<i>Melandrium album</i>
Sironval (1950, 1957)	nie bad.	+	<i>Fregaria vesca</i>
Schwarzenbach (1952)	+	nie bad.	pyłek <i>Cyclamen persicum</i>
Stowe i Obreiter (1962)	+	nie bad.	<i>Pisum sativum</i>
	(w obecności IAA lub GA)		
Bruinsma (1963)	+	nie bad.	karłowate odmiany kukurydzy i grochu
Bruinsma i Patil (1963)	+	+	<i>Petkus winter</i>
Sironval (1963)	+	nie bad.	<i>Fragaria vesca</i>
Michniewicz, Kamińska (1964)	nie bad.	+	<i>Cichorium intybus</i>
Michniewicz, Kamińska (1965)	nie bad.	+	<i>Arabidopsis thaliana</i>

Jak z tego krótkiego przeglądu wynika, rola tokoferoli w procesach wzrostowych jest jeszcze bardzo niejasna. Powodem przedstawionych rozbieżności może być m. in. duże zróżnicowanie materiału doświadczalnego oraz badanie różnych typów wzrostu.

LITERATURA

1. Akopjan G. O. 1959: Izwestia A. N. Arm. SSR XII, 8, 73—84.
2. Baszyński T. 1959: Postępy Nauk Roln. 6 (60), s. 39—54.
3. Baszyński T. 1964: Investigations on the synthesis and function of tocopherols in plants. Materiały XXXVI Zjazdu PTB.
4. Baszyński T., Maternowski T. 1966: Zeszyty Naukowe UMK w Toruniu, Nauki Mat.-Przyr., Biologia VIII, 155—161.
5. Booth V. H., Hobson-Frohock A. 1961: J. Sci. Food Agric., 3, 251—256.
6. Booth V. H. 1963: Phytochemistry, 2, 421—427.
7. Bruinsma J. 1963: Chem. Weekbl. 59, 599.
8. Bruinsma J., Patil S. S. 1963: Naturwissenschaften 50, 14, 505.
9. Green J. 1958: J. Sci. Food. Agric. 9, 12, 801—812.
10. Hindberg I., Dam H. 1965: Physiol. Plant. 18, 838—840.
11. Kubin H., Fink H. 1961: Fette: Seifen: Anstrichmittel 63, 280—286.
12. Michniewicz M. 1957: Wiad. Bot. I, 4, 175—186.
13. Michniewicz M., Kamińska A. 1963: Naturwissenschaften 51, 12, 295/96.
14. Michniewicz M., Kamińska A. 1965: Naturwissenschaften 52, 22, 623.

15. Pennock J. F., Hemming F. W., Kerr J. B. 1964: *Biochem. Biophys. Res. Comm.*, 17, 5, 542—548.
16. Schopfer W. H., 1950: *Annee biol.* 26, 10, 583—595.
17. Schwarzenbach F. H. 1952: *Experientia*, VII, 1, 28—29.
18. Sironval C. 1950: *Bull. Classe de sci. Acad. roy. Belg.* 36, 779—783.
19. Sironval C. 1957: *Comt. rend. de recherches l'Institut pour l'Encouragement de la Recherche Scientifique dans l'Industrie et l'Agriculture*, Bruxelles 1—229.
20. Sironval C., El Tannir-Lomba J. 1960: *Nature* 185, 4716, 855—856.
21. Sironval C., Clijsters H., Marcelle R. 1963: *Physiol. Plant.* 16, 843—850.
22. Stowe B. B., Obreiter J. B. 1962: *Plant. Physiol.* 37, 2, 158—164.
23. Zołotnickaja S. R., Akopjan G. O. 1960: *Dokłady A. N. Arm. SSR* XXXI, 3, 181—186.