

Marian Saniewski, Edward Lange

Instytut Sadownictwa i Kwiaciarstwa w Skierniewicach

Janusz Czapski

Instytut Warzywnictwa w Skierniewicach

Rola estru metylowego kwasu jasmonowego — nowego hormonu roślinnego w biosyntezie etylenu

1. Wstęp

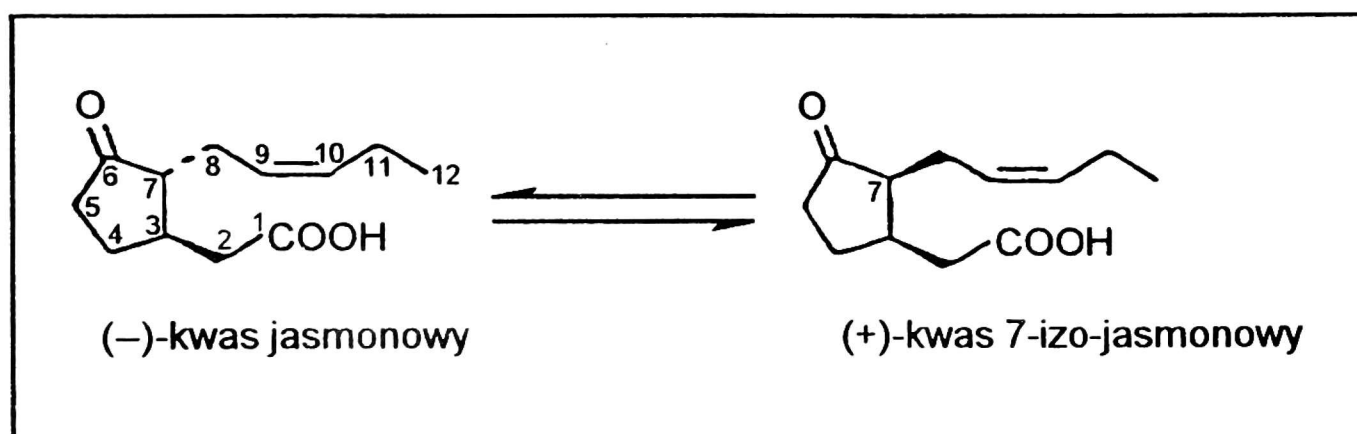
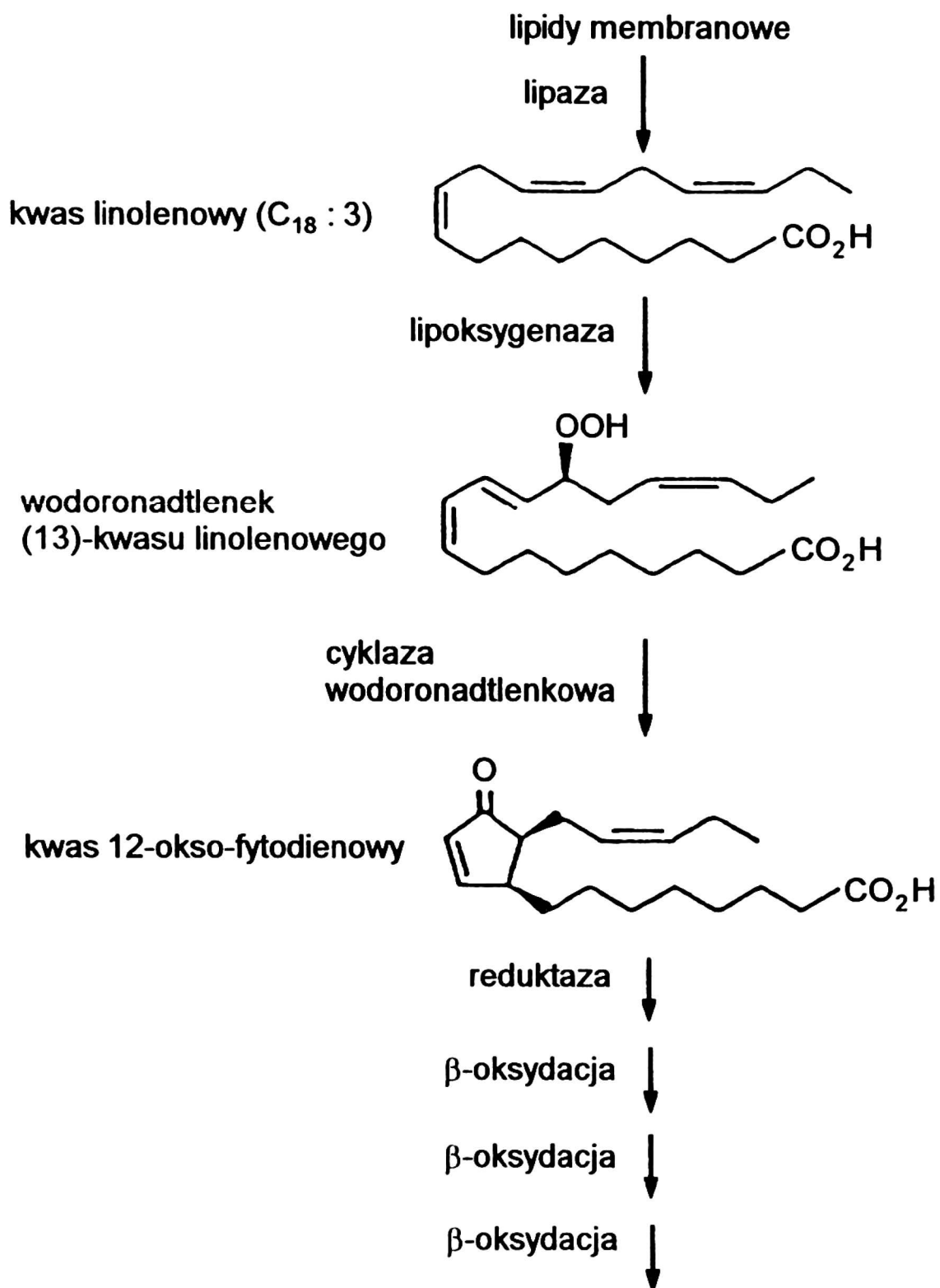
Ester metylowy kwasu jasmonowego (JA-Me) wykryty został po raz pierwszy przez Demole i in. [18] w oleju *Jasminum grandiflorum* L., a potem stwierdzono jego występowanie w oleju *Rosmarinus officinalis* L. [10]. Kwas jasmonowy (JA) wykryto w filtratach grzyba *Lasiodiplodia theobromae* Griff et Maubl. (syn. *Botryodiplodia theobromae* Pat.) i wtedy po raz pierwszy stwierdzono, że hamuje on wzrost roślin [4]. Ueda i Kato [61] wykryli, że JA-Me przyspiesza starzenie się liści owsa w ciemności (degradacja chlorofilu) i od tego czasu rozpoczęto intensywne badania nad występowaniem i rolą fizjologiczną tej grupy związków (jasmonidów) w roślinach. Opublikowano już kilka prac przeglądowych na ten temat [24, 33, 34, 41, 59].

JA w tkankach roślinnych jest syntetyzowany z kwasu linolenowego [62] (rys. 1).

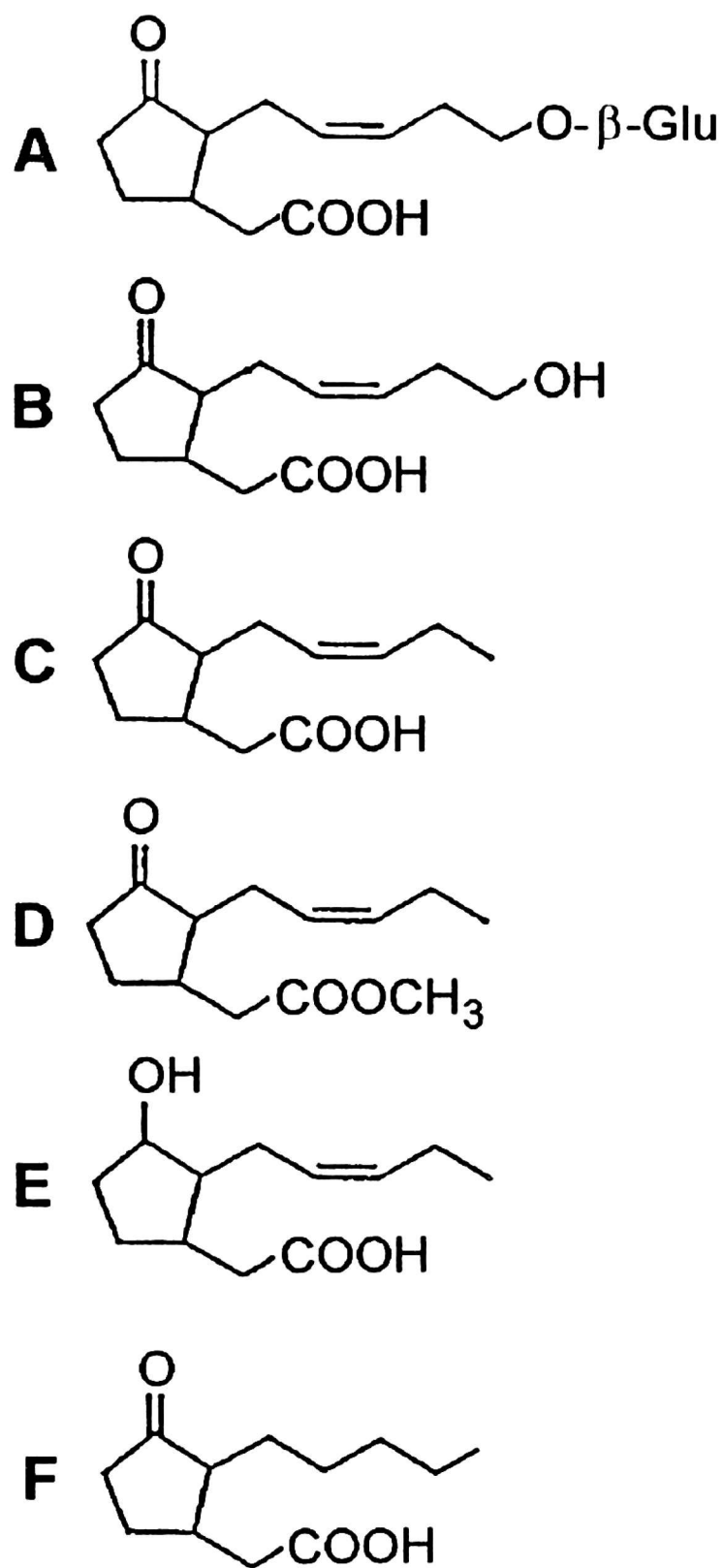
Budowa chemiczna niektórych jasmonidów występujących w roślinach jest przedstawiona na rys. 2.

Występowanie kwasu jasmonowego i jego estru metylowego wykazano w różnych grupach systematycznych roślin wyższych, paprociach, mchach, grzybach i glonach [26, 59]. Związki te występują w roślinach w bardzo małych ilościach, od 0,1 mg do 5 mg na kg świeżej masy tkanki [41]. Kwas jasmonowy i pochodne tego kwasu mogą występować w roślinach w połączeniu z różnymi aminokwasami, m. in. z izoleucyną, leucyną, waliną i tyrozyną [27, 35].

Celem tej pracy jest omówienie aktualnego stanu badań nad rolą estru metylowego kwasu jasmonowego w biosyntezie etylenu.



Rysunek 1. Biosynteza kwasu jasmonowego z kwasu linolenowego [62]



Rysunek 2. Budowa chemiczna niektórych jasmonidów [24]

A — glukozyd kwasu tuberowego,

B — kwas tuberowy,

C — kwas jasmonowy,

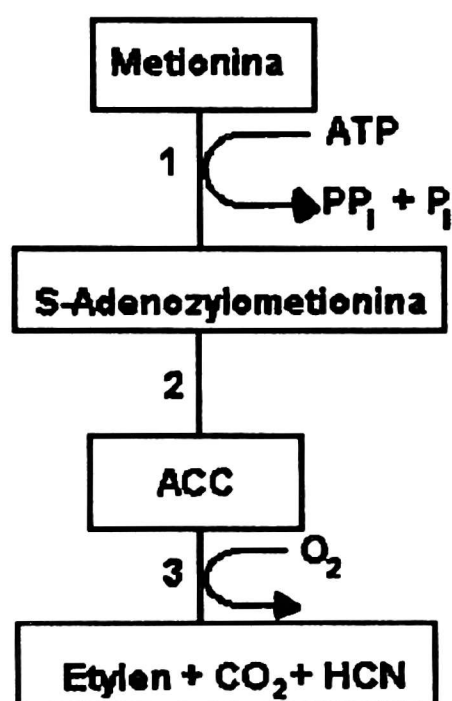
D — ester metylowy kwasu jasmonowego,

E — kwas kukurbinowy,

F — kwas dwuhydrojasmonowy

2. Biosynteza etylenu

Etylen jest najprostszym dotychczas poznany hormonem roślinnym regulującym procesy wzrostu i rozwoju. Hormon ten produkowany jest przez pędy, korzenie, kwiaty, owoce, bulwy, siewki oraz mikroorganizmy glebowe. Naturalnym prekursorem biosyntezy etylenu w roślinach jest metionina. Z metioniny przy udziale ATP powstaje S-adenozylometionina (SAM), która ulega przekształceniu do kwasu 1-aminocyklopropanokarboksyłowego (ACC). W obecności tlenu ACC jest przekształcany do etylenu [23, 65]. Mechanizm biosyntezy etylenu przedstawiono na rysunku 3. Oksydaza ACC (znana dotychczas jako enzym formujący etylen — EFE), która katalizuje bezpośrednio przemianę ACC do etylenu została stosunkowo niedawno wydzielona, oczyszczona i scharakteryzowana [65]. Tworzący się w procesie utleniania ACC do etylenu cyjanowodor (HCN) jest natychmiast przetwarzany do β -cyjanoalaniny i następnie metabolizowany do asparaginy lub γ -glutamilo- β -cyjanoalaniny. Ten sposób detoksyfikacji HCN zabezpiecza przed nagromadzeniem się toksycznego cyjanowodoru, nawet przy intensywnej biosyntezie etylenu. W wyniku przemiany S-adenozylometioniny do ACC powstaje jeszcze 5'-metylotioadenozyna, która w tzw. zmodyfikowanym cyklu metioninowym zostaje z powrotem odtworzona i włączona do puli wolnej metioniny. W ten sposób biosynteza etylenu może przebiegać z wysoką intensywnością nawet wtedy, gdy pula wolnej metioniny jest mała [23, 65].



Rysunek 3. Biosynteza etylenu w roślinach; enzymy biorące udział w poszczególnych etapach:

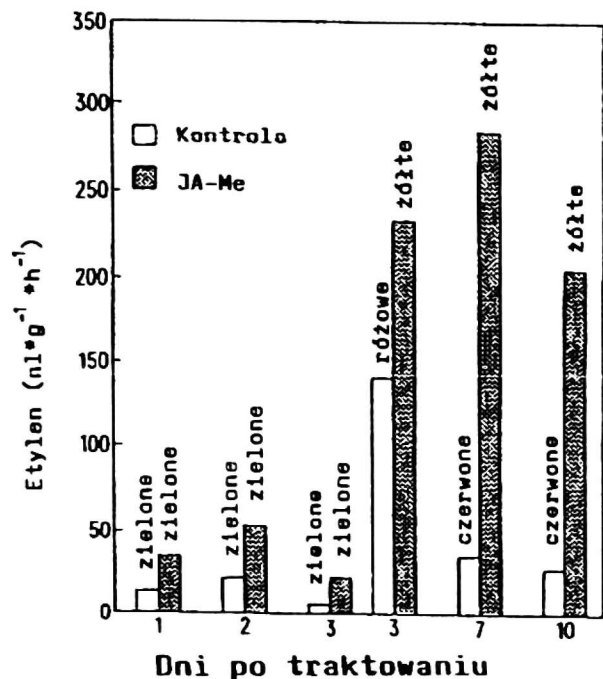
1. Adenozyłotransferaza metioninowa (EC.2.5.1.6),
 2. Syntaza ACC (hydrolaza adenozyłometioninowa) (EC.3.3.1.2.),
 3. Oksydaza ACC;
- PP_i — pirofosforan
 P_i — fosforan
 ATP — kwas adenozyłotrójfosforowy
 ACC — kwas 1-aminocyklopropanokarboksyłowy

3. Wpływ estru metylowego kwasu jasmonowego na produkcję etylenu i inne procesy fizjologiczne w czasie dojrzewania pomidorów i jablek

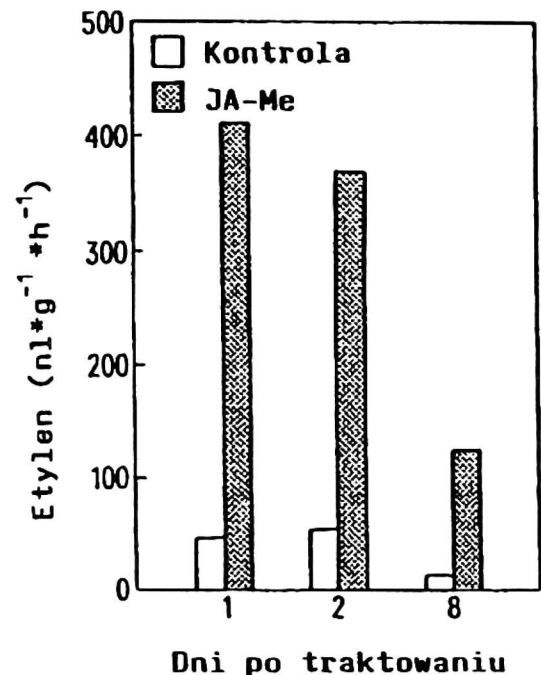
Podczas dojrzewania pomidorów zachodzą zmiany morfologiczne, takie jak zanik chlorofilu, nagromadzenie się likopenu i mięknięcie owoców. Zmiany te są związane ze zwiększonym oddychaniem, wydzielaniem etylenu i syntezą lub zwiększoną aktywnością wielu enzymów, np. poligalakturonazy [21].

Wiele procesów zachodzących w czasie dojrzewania owoców pomidora jest zakłócanych przez ester metylowy kwasu jasmonowego. Saniewski i Czapski [43] stwierdzili, że JA-Me podany w paście lanolinowej o stężeniu 0,5% na w pełni wyrośnięte, zielone pomidory odmiany Venture powodował, że epiderma i miąższ na głębokości 2–3 mm miały barwę żółtą, podczas gdy miejsca nie traktowane lub traktowane tylko pastą lanolinową wybarwiały się na czerwono wskutek akumulacji likopenu. Analiza karotenoidów wykazała, że JA-Me stymulował 2–3-krotnie akumulację β -karotenu, a likopen występował w ilościach śladowych. Również pary JA-Me stymulują produkcję β -karotenu, a obniżają akumulację likopenu w pomidorach różnych odmian [14].

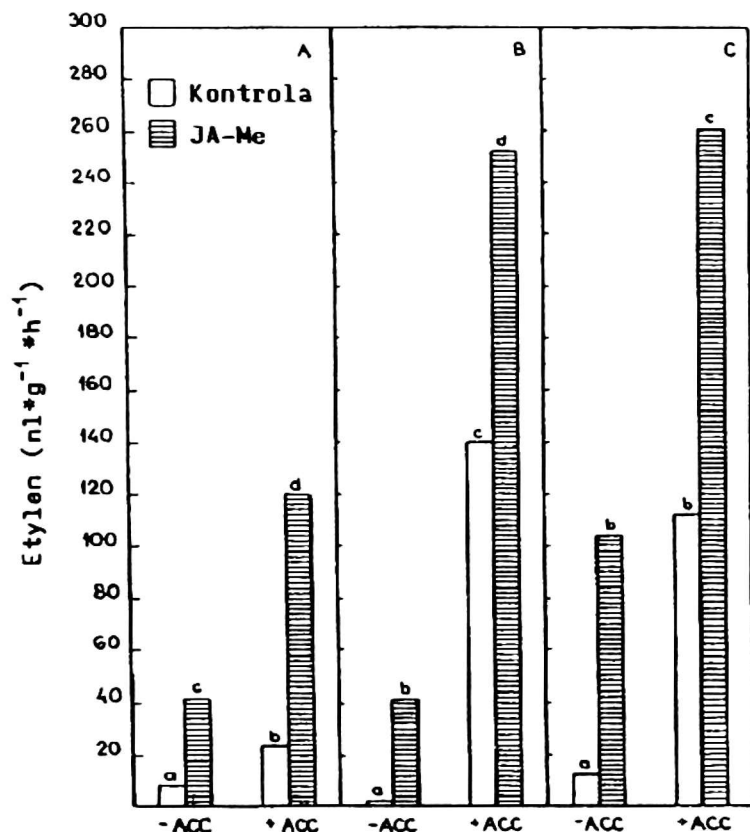
Biosynteza likopenu w pomidorach jest hormonalnie regulowana przez tworzący się etylen [21], stąd należało przypuszczać, że JA-Me hamuje również produkcję etylenu w pomidorach. Analiza zawartości etylenu w tkankach pomidora traktowanych JA-Me w stadium owoców zielonych i czerwonych wykazała, że hormon ten silnie stymulował wydzielanie etylenu, którego ilość była od 1,6 do 8,0 razy większa niż w tkankach kontrolnych [44] (rys. 4, 5). Tak więc w wyniku działania JA-Me na zielone pomidory zachodzi odwrotne zjawisko niż podczas normalnego dojrzewania, tzn. następuje wzrost produkcji etylenu, a biosynteza likopenu jest zahamowana. Dalsze szczegółowe badania nad wpływem JA-Me na biosyntezę etylenu w pomidorach wykazały, że hormon ten stymulował biosyntezę ACC [47], czego dowodem było między innymi to, że kwas aminooksyooctowy (AOA) — inhibitor syntazy ACC, hamował produkcję etylenu stymulowaną przez JA-Me [46]. Również aktywność oksydazy ACC jest silnie stymulowana przez ester metylowy kwasu jasmonowego w pomidorach [50]. JA-Me stymulował także zanik chlorofilu, hamował aktywność poligalakturonazy i hamował mięknięcie pomidorów [54]. Znane są niedojrzewające mutanty pomidorów, tzw. *nor* i *rin*, w których nie występuje klimakteryka oddychania, a produkcja etylenu jest w nich bardzo niska [60]. Ester metylowy kwasu jasmonowego stymulował również produkcję etylenu i aktywność oksydazy ACC w pomidorach mutantów *rin* i *nor* [16]. Wysoka aktywność oksydazy ACC w pomidorach *nor* sugeruje, że produkcja endogennego ACC jest ograniczającym czynnikiem w biosyntezie etylenu w tych pomidorach (rys. 6). Mała produkcja etylenu przez



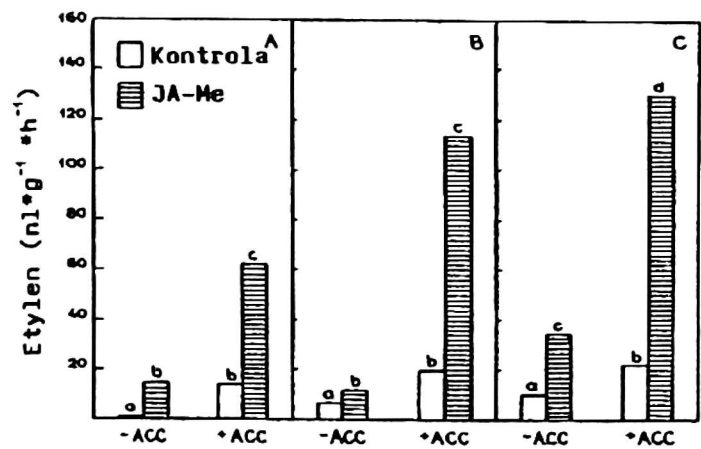
Rysunek 4. Wpływ JA-Me w paście lanolinowej o stężeniu 0,5% na produkcję etylenu; traktowano pomidory w pełni wyrosnięte, zielone, odm. Venture [44]



Rysunek 5. Wpływ JA-Me w paście lanolinowej o stężeniu 0,5% na produkcję etylenu; traktowano pomidory dojrzałe, czerwone, odm. Venture [44]



Rysunek 6. Wpływ JA-Me w paście lanolinowej o stężeniu 0,5% na produkcję etylenu i aktywność oksydazy ACC w niedojrzewających mutantach pomidorów nor; traktowano pomidory zielone (A), jasnożółte (B) i żółte (C); pomiary etylenu wykonano 2 dni po traktowaniu [16]



Rysunek 7. Wpływ JA-Me w paście lanolinowej o stężeniu 0,5% na produkcję etylenu i aktywność oksydazy ACC w niedojrzewających mutantach pomidorów rin; traktowano pomidory zielone (A), jasnożółte (B) i żółte (C); pomiary etylenu wykonano 2 dni po traktowaniu [16]

pomidory rin jest spowodowana małą zawartością endogennego ACC i niską aktywnością oksydazy ACC (rys. 6, 7).

JA-Me wpływa także na inne procesy metaboliczne zachodzące podczas dojrzewania pomidorów, tj. stymuluje aktywność oksydazy polifenolowej, a hamuje aktywność peroksydazy [15], obniża poziom tokoferoli [12] i silnie podwyższa zawartość wolnego kwasu linolenowego [13].

Ester metylowy kwasu jasmonowego i kwas jasmonowy zostały zidentyfikowane w zawiązkach jabłek [26]. Egzogennie podany JA-Me powoduje wiele zmian biochemicznych w jabłkach: stymuluje produkcję etylenu, podwyższa zawartość ACC i stymuluje aktywność oksydazy ACC w jabłkach przedklimakterycznych odmian Jonathan, McIntosh i Idared [48, 51, 52], natomiast hamuje produkcję etylenu w jabłkach klimakterycznych i postklimakterycznych [48, 51, 52]. Hormon ten hamuje aktywność oksydazy ACC w jabłkach odmiany Jonathan, a nie wpływa na aktywność tego enzymu w jabłkach odmiany McIntosh [30]. Interesujące jest, że JA-Me silnie stymuluje aktywność oksydazy ACC w jabłkach preklimakterycznych odmiany Barnack Beauty i Wagner przechowywanych zarówno w normalnej atmosferze, jak i w atmosferze o niskim stężeniu O₂ i wysokim stężeniu CO₂ [25].

Olias i in. [31] wykazali, że pary JA-Me stymulowały produkcję etylenu w jabłkach odmiany Golden Delicious w skórce i miąższu. Jednocześnie stwierdzono, że pary JA-Me (8 ppm) hamowały tworzenie się lotnych estrów u tej odmiany jabłek w ponad 50% [32]. Autorzy sugerują, że JA-Me działa hamująco na system enzymatyczny odpowiedzialny za biosyntezę estrów, ale aktywność lipoksygenazy była w niewielkim stopniu podwyższana [32]. Ester metylowy kwasu jasmonowego stymulował także zanikanie chlorofilu i hamował tworzenie się antocyjanów w skórce jabłek odmiany McIntosh. Ostatnio Perez i in. [37] wykazali, że w jabłkach odmiany Golden Delicious pary JA-Me (8 ppm) stymulowały zanik chlorofilu a i b oraz luteiny, ale silnie zwiększały zawartość β-karotenu (10-krotnie w porównaniu z jabłkami nie traktowanymi).

Czapski i in. [17] stwierdzili, że JA-Me bardzo silnie stymuluje aktywność oksydazy polifenolowej w jabłkach odmiany Jonathan.

4. Wpływ estru metylowego kwasu jasmonowego na starzenie się kwiatów i produkcję etylenu

Porat i in. [38] wykazali, że JA-Me silnie indukował starzenie się kwiatów *Dendrobium* i petunii, a szybkość starzenia była proporcjonalna do stężenia tego hormonu. JA-Me indukował biosyntezę ACC i produkcję etylenu (tab. 1). Starzenie się kwiatów *Dendrobium* i petunii indukowane przez JA-Me było całkowicie odwracane przez kwas aminooksyoctowy — inhibitor syntazy ACC i STS — inhibitor działania etylenu, co świadczy jednoznacznie, że JA-Me przyspiesza starzenie się kwiatów poprzez wzmożoną produkcję etylenu [38].

Tabela 1. Wpływy JA-Me podawanego różnymi metodami na produkcję etylenu i trwałość kwiatów ciętych *Dendrobium* [38]

Sposób traktowania	JA-Me	Produkcja etylenu (nl*kwiat ⁻¹ *h ⁻¹)	Trwałość (dni)
Podstawa łodygi	0	1,1 ± 0,4	16,0 ± 1,1
	50 μM	2,2 ± 0,4	3,2 ± 0,2
	500 μM	14,0 ± 5,0	2,4 ± 0,2
	5000 μM	27,0 ± 8,0	1,2 ± 0,1
Znamię	0	1,5 ± 0,5	19,0 ± 3,1
	25 nM	7,5 ± 2,2	2,0 ± 0,2
	50 nM	27,0 ± 4,4	1,2 ± 0,1
Pary	0	112,0 ± 3,7	19,0 ± 3,7
	8 μl	1660,0 ± 300,0	3,2 ± 0,2

5. Ester metylowy kwasu jasmonowego a produkcja etylenu w liściach, liścieniach i innych organach

Ester metylowy kwasu jasmonowego indukuje skręcanie się wąsów *Bryonia dioica* i stymuluje produkcję etylenu [63]. Zablokowanie produkcji etylenu stymulowanej przez JA-Me nie znosiło indukcji skręcania się wąsów u tej rośliny [63].

Również w krążkach wyciętych z liści oliwek (*Olea europaea*) JA-Me o stężeniu 45 μM stymulował produkcję etylenu, zawartość ACC i aktywność oksydazy ACC. Jednakże w odciętych całych liściach oliwek JA-Me stymulował produkcję ACC, ale nie podwyższał wydzielania etylenu [58].

W izolowanych całych liściach ryżu JA-Me nie wpływał na produkcję etylenu, ale po wcześniejszym traktowaniu liści ACC jego produkcja znacznie wzrastała, co świadczy o tym, że następowało zwiększenie aktywności oksydazy ACC [8]. Autorzy sądzą, że indukowane przez JA-Me starzenie się liści ryżu może być powodowane przez blokowanie przepływu jonów wapnia do cytozolu, gdyż jonofor A23187 wapnia zasadniczo hamował starzenie się liści w wyniku działania tego hormonu [9].

Abeles i in. [1] wykazali, stosując różne układy doświadczalne, że indukowane przez JA-Me starzenie się liścieni ogórka nie jest powodowane przez etylen. Wiadomo, że etylen podany egzogennie silnie przyspiesza starzenie się liścieni ogórka, a proces ten hamuje tiosiarczan srebra, natomiast STS nie odwraca starzenia się liścieni indukowanego przez JA-Me [1].

Ester metylowy kwasu jasmonowego indukuje starzenie się liści (zanik chlorofilu) w nie uszkodzonych liściach tulipana [40], ale nie wpływa na produkcję etylenu, zawartość ACC i aktywność oksydazy ACC, natomiast podwyższa aktywność dys-

mutazy ponadtlenkowej [39]. Hormon ten indukuje tworzenie się gum u podstawy liści, w łodydze i cebulach tulipanów [53]. Indukuje również produkcję etylenu i aktywność oksydazy ACC w łodydze tulipana, ale indukcja gum w łodydze nie jest związana bezpośrednio tylko ze zwiększoną produkcją etylenu [42, 55, 56]. W czasie indukcji gum w łodydze tulipana przez JA-Me wzrasta poziom wolnych i związanych kwasów — olejowego i linolowego — oraz podwyższeniu ulega zawartość stigmasterolu [49]. JA-Me wpływa stymulująco na aktywność oksydazy polifenolowej i peroksydazy oraz na degradację skrobi w cebulach tulipana [45], ale nie badano dotychczas produkcji etylenu w tym układzie doświadczalnym.

JA-Me indukuje odpadanie liści u *Kalanchoë blossfeldiana*, czemu towarzyszy wzrost produkcji etylenu, ale etylen nie jest odpowiedzialny za odpadanie liści u tego gatunku [57].

Bailly i in. [5] stwierdzili, że konwersja ACC do etylenu w segmentach hypokotyli siewek słonecznika jest hamowana przez JA-Me proporcjonalnie do stężenia tego hormonu. Trzeba tu zaznaczyć, że produkcja etylenu w badanych segmentach jest niska, a po dodaniu egzogennej ACC wzrasta maksymalnie do $25 \text{ nl} \cdot \text{h}^{-1}$ w 1,5-centymetrowej długości segmentu hypokotyli, co wskazuje na niską aktywność oksydazy ACC w tym obiekcie badań.

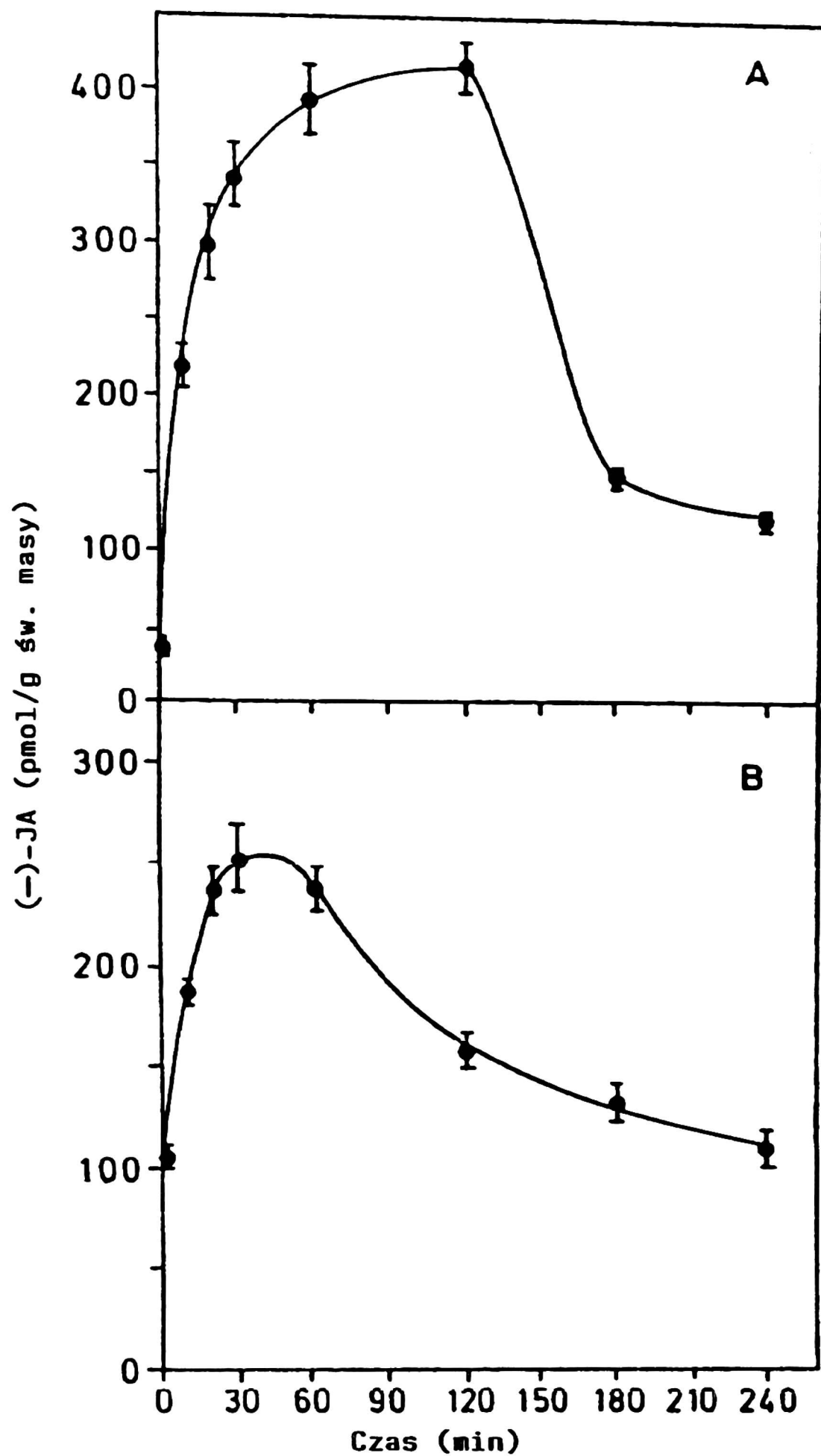
Również Albrechtova i Ullmann [3] nie wykazali stymulującego wpływu JA-Me na produkcję etylenu w 10-dniowych siewkach *Chenopodium rubrum*, rosnących przez 6 godzin w obecności tego hormonu o stężeniu $5 \times 10^{-6} \text{ M}$, ale obserwowali hamujące działanie na wzrost epikotyli.

Pary JA-Me o stężeniu $2,4 \times 10^{-7} \text{ M}$ w litrze powietrza indukowały nagromadzenie się wegetatywnych białek zapasowych i tworzenie się antocyjanów na świetle w siewkach soi, ale nie wpływały na produkcję etylenu [20].

6. Uszkodzenie mechaniczne organów roślinnych a biosynteza etylenu i kwasu jasmonowego

Już od dość dawna wiadomo, że uszkodzenie mechaniczne jest jednym z czynników stymulujących produkcję etylenu w różnych organach i tkankach roślin poprzez wzmożoną produkcję ACC [65]. Ostatnio wykazano, że uszkodzenie mechaniczne stymuluje także aktywność oksydazy ACC [19, 22, 64].

Z drugiej strony wykazano, że w uszkodzonych organach roślin, tj. w liściach *Bryonia dioica*, owsa, pomidora i ziemniaka [2, 24, 36] i hypokotyli soi [11] następuje wzmożona biosynteza kwasu jasmonowego (rys. 8). Można więc przypuszczać, że zwiększona biosynteza kwasu jasmonowego w uszkodzonych tkankach i organach roślin stymuluje biosyntezę etylenu. Hipoteza ta wymaga dopiero potwierdzenia w badaniach doświadczalnych.



Rysunek 8. Kinetyka wzrostu zawartości JA indukowanego po uszkodzeniu liści *Bryonia dioica* (A) i liści owsa (B) [2]

Również infekcja roślin przez patogeny, głównie grzyby, powoduje wzrost produkcji etylenu w tkankach [6, 7], co może być spowodowane mechanicznym uszkodzeniem tkanek przez strzępki grzybni (a w konsekwencji — zwiększoną produkcją JA) oraz dodatkowo obecnością kwasu jasmonowego lub jego estru metylowego w patogenie. Występowanie kwasu jasmonowego i różnych jego pochodnych wykazano u *Botryodiplodia theobromae* [4, 28, 29].

7. Podsumowanie

Z przedstawionych badań wynika, że ester metylowy kwasu jasmonowego indukuje lub stymuluje produkcję etylenu w wielu organach różnych roślin. Badania własne autorów oraz dane z literatury wskazują, że hormon ten wpływa na biosyntezę etylenu podczas działania syntazy ACC i oksydazy ACC. Naszym zdaniem ester metylowy kwasu jasmonowego to nowy, dotychczas nieznan, endogenny czynnik regulujący biosyntezę etylenu.

Niezależnie od wpływu JA-Me na produkcję etylenu w roślinach — hormon ten reguluje wiele innych procesów, np. biosyntezę karotenoidów. Fakt, że JA-Me stymuluje biosyntezę β -karotenu w pomidorach i jabłkach, daje możliwość wykorzystania tego hormonu w praktyce ogrodniczej.

Wielokierunkowe działanie estru metylowego kwasu jasmonowego i innych jasmonidów na wiele różnych procesów biochemicznych w roślinach, między innymi tuberyzację, będzie przedmiotem następnych rozważań na łamach Postępów Nauk Rolniczych.

Literatura

- [1] Abeles F.B., Hershberger W.L., Dunn L.J. 1989. Hormonal regulation, and intracellular localization of a 33-kD cationic peroxidase in excised cucumber cotyledons. *Plant Physiol.* 89: 664–668.
- [2] Albrecht T., Kehlen A., Stahl K., Knöfel M.D., Sembdner G., Weiler E.W. 1993. Quantification of rapid, transient increases of jasmonic acid in wounded plants using a monoclonal antibody. *Planta* 191: 86–94.
- [3] Albrechtova J.T.P., Ullmann J. 1994. Methyl jasmonate inhibits growth and flowering in *Chenopodium rubrum*. *Biologia Plant.* 36: 317–319.
- [4] Aldridge D.C., Galt S., Giles D., Turner W.W. 1971. Metabolites of *Lasiodiplodia theobromae*. *J. Chem. Soc. (C)*: 1623–1627.
- [5] Bailly C., Corbineau F., Come D. 1992. The effects of abscisic acid and methyl jasmonate on 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid conversion to ethylene in hypocotyl segments of sunflower seedlings, and their control by calcium and calmodulin. *Plant Growth Regul.* 11: 349–355.
- [6] Barkai-Golan R., Kopeliovitch E. 1983. Induced ethylene evolution and climacteric-like respiration in *Rhizopus*-infected rin and nor tomato mutants. *Physiol. Plant Pathol.* 22: 357–362.
- [7] Barkai-Golan R., Lavy-Meir G., Kopeliovitch E. 1989. Stimulation of fruit ethylene production by wounding and by *Botrytis cinerea* and *Geotrichum candidum* infection in normal and non-ripening tomatoes. *J. Phytopathol.* 125: 148–156.

- [8] Chou C.M., Kao C.H. 1992. Stimulation of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid-dependent ethylene production in detached rice leaves by methyl jasmonate. *Plant Sci.* 83: 137–141.
- [9] Chou C.M., Kao C.H. 1992. Methyl jasmonate, calcium, and leaf senescence in rice. *Plant Physiol.* 99: 1693–1694.
- [10] Crabalona L. 1967. Presence of levorotatory methyl jasmonate, methyl cis-2(2-penten-1-y)-3-oxocyclopentenyl acetate, in the essential oil Tunisian rosemary. *C.R. Acad. Sci., Paris. C* 264: 2074–2076.
- [11] Creelman R.A., Tierney A., Mullet 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.
- [12] 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.
- [13] 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.
- [14] Czapski J., Saniewski M. 1985. Effect of methyl jasmonate on carotenoids in tomato fruits. *Gartenbauwissenschaft* 50: 35–37.
- [15] 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.
- [16] Czapski J., Saniewski M. 1992. Stimulation of ethylene production and ethylene-forming enzyme activity in fruits of the non-ripening nor and rin tomato mutants by methyl jasmonate. *J. Plant Physiol.* 139: 265–268.
- [17] Czapski J., Saniewski M., Puchalski J., Lange E. and 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.
- [18] Demole E., Lederer E., Mercier D. 1962. Isolement et détermination de la structure du jasmonate de méthyle, constituant odorant caractéristique de l'essence de jasmin. *Helv. Chim. Acta* 45: 675–685.
- [19] Dunlap J.R., Robacker K.M. 1994. Wound induced ethylene production from excised muskmelon fruit tissue. *J. Hort. Sci.* 69: 189–195.
- [20] Franceschi V.R., Grimes H.D. 1991. Induction of soybean vegetative storage proteins and anthocyanins by low-level atmospheric methyl jasmonate. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 88: 6745–6749.
- [21] Goodenough P.W. 1986. A review of the role of ethylene in biochemical control of ripening in tomato fruit. *Plant Growth Regul.* 4: 125–137.
- [22] Hyodo H., Hashimoto C., Morozumi S., Hu W., Tanaka K. 1993. Characterization and induction of the activity of 1-aminocyclopropane-1-carboxylate oxidase in the wounded mesocarp tissue of *Cucurbita maxima*. *Plant Cell Physiol.* 34: 667–671.
- [23] Kende H. 1993. Ethylene biosynthesis. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 44: 283–307.
- [24] Koda Y. 1992. The role of jasmonic acid and related compounds in the regulation of plant development. *Intern. Rev. Cytol.* 135: 155–199.
- [25] Lange E., Nowacki J., Saniewski M. 1993. The effect of methyl jasmonate on the ethylene producing system in preclimacteric apples stored in low O₂ and high CO₂ atmospheres. *Plant Res.* 1: 9–14.
- [26] Meyer A., Miersch O., Bütther C., Dathe W., Sembdner G. 1984. Occurrence of the plant growth regulator jasmonic acid in plants. *J. Plant Growth Regul.* 3: 1–8.
- [27] Meyer A., Schmidt J., Gross D., Jensen E., Rudolph A., Vorkefeld S., Sembdner G. 1991. Amino acid conjugates as metabolites of the plant growth regulator dihydrojasmonic acid in barley (*Hordeum vulgare*). *J. Plant Growth Regul.* 10: 17–25.
- [28] Miersch O., Preiss A., Sembdner G., Schreiber K. 1987. (+)-Iso-jasmonic acid and related compounds from *Botryodiplodia theobromae*. *Phytochemistry* 26: 1037–1039.

- [29] Miersch O., Schneider G., Sembdner G. 1991. Hydroxylated jasmonic acid and related compounds from *Botryodiplodia theobromae*. *Phytochemistry* 30: 4049–4051.
- [30] Nowacki J., Saniewski M. and Lange E. 1990. The inhibitory effect of methyl jasmonate on ethylene-forming enzyme activity in apple cultivar Jonathan. *Fruit Science Rep.* 17: 179–186.
- [31] Olias J.M., Sanz L.C., Perez A.G. 1991. Influencia del jasmonato de metilo en la maduración post-cosecha de manzana. W: I. Recasens, J. Graell, M. Vendrell (Eds.), El etileno en la maduración y post recolección de frutos y hortalizas. Papper Kite, Lerida, Spain: 60–67.
- [32] Olias J.M., Sanz L.C., Rios J.J., Perez A.G. 1992. Inhibitory effect of methyl jasmonate on the volatile ester-forming enzyme system in Golden Delicious apples. *J. Agr. Food Chem.* 40: 266–270.
- [33] Parthier B. 1990. Jasmonates: hormonal regulators or stress factors in leaf senescence? *J. Plant Growth Regul.* 9: 57–63.
- [34] Parthier B. 1991. Jasmonates, new regulators of plant growth and development: many factors and few hypotheses on their actions. *Bot. Acta* 104: 446–454.
- [35] Parthier B., Brückner C., Dathe W., Hermann G., Knöfel H.D., Kramell H.M., Lehman J., Miersch O., Reinbothe S., Sembdner G., Wasternack C., zur Nieden U. 1992. Jasmonates: Metabolism, biological activities, and modes of action in senescence and stress responses. W: Progress in plant growth regulation, C.M. Karssen, L.C. Vreugdenhil D. (eds), Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, London, str. 276–285.
- [36] Pena-Cortes H., Albrecht T., Prat S., Weiler E.W., Willmitzer L. 1993. Aspirin prevents wound-induced gene expression in tomato leaves by blocking jasmonic acid biosynthesis. *Planta* 191: 123–128.
- [37] Perez A.G., Sanz C., Richardson D.G., Olias J.M. 1993. Methyl jasmonate vapor promotes β -carotene synthesis and, chlorophyll degradation in Golden Delicious apple peel. *J. Plant Growth Regul.* 12: 163–167.
- [38] Porat R., Borochof 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.
- [39] Puchalski J., Klim P., Saniewski M., Nowacki J. 1989. Studies of some physiological processes during tulip leaf senescence induced by methyl jasmonate. *Acta Hort.* 251: 107–114.
- [40] Puchalski J., Saniewski M., Klim P. 1985. The effect of methyl jasmonate on tulip leaf senescence and peroxidase patterns. *Acta Hort.* 167: 247–257.
- [41] Saniewski M. 1983. Kwas jasmonowy i jego ester metylowy — regulatory wzrostu i rozwoju roślin? *Wiadomości Bot.* 27: 11–120.
- [42] Saniewski M. 1989. Relationship between stimulatory effect of methyl jasmonate on gum formation and ethylene production in tulip stem. *Bull. Pol. Acad. Sci., Biol. Sci.* 37: 41–48.
- [43] Saniewski M., Czapski J. 1983. The effect of methyl jasmonate on lycopene and β -carotene accumulation in ripening red tomatoes. *Experientia* 39: 1373–1374.
- [44] Saniewski M., Czapski J. 1985. Stimulatory effect of methyl jasmonate on ethylene production in tomato fruits. *Experientia* 41: 256–257.
- [45] Saniewski M., Czapski J. 1989. Stimulatory effect of methyl jasmonate on polyphenol oxidase and peroxidase activities, and starch degradation in scales of tulip bulbs. *Bull. Pol. Acad. Sci., Biol. Sci.* 37: 49–53.
- [46] Saniewski M., Czapski J. 1990. The effect of aminooxyacetic acid on ethylene production induced by methyl jasmonate in tomatoes. *Biol. Plant.* 32: 218–222.
- [47] Saniewski M., Czapski J., Nowacki J. 1987. Relationship between stimulatory effect of methyl jasmonate on ethylene and 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid content in tomatoes. *Biol. Plant.* 29: 17–21.
- [48] Saniewski M., Czapski J., Nowacki J., Lange E. 1987. The effect of methyl jasmonate on ethylene and 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid production in apple fruits. *Biol. Plant.* 29: 199–203.
- [49] Saniewski M., Horbowicz M., Czapski J. 1992. The effect of methyl jasmonate on fatty acid and sterol content in tulip stems. *J. Plant Physiol.* 140: 399–401.

- [50] Saniewski M., Nowacki J., Czapski J. 1987. The effect of methyl jasmonate on ethylene production and ethylene-forming enzyme activity in tomatoes. *J. Plant Physiol.* 129: 175–180.
- [51] Saniewski M., Nowacki J., Lange E. and Czapski J. 1986. The effect of methyl jasmonate on ethylene and 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid production in preclimacteric and postclimacteric Jonathan apples. *Fruit Sci. Rep.* 13: 193–200.
- [52] Saniewski M., Nowacki J., Lange E., Czapski J. 1988. The effect of methyl jasmonate on anthocyanin accumulation and ethylene-forming enzyme activity in apples. *Fruit Sci. Rep.* 15: 97–102.
- [53] Saniewski M., Puchalski J. 1988. The induction of gum formation in the leaf, stem and bulb by methyl jasmonate in tulips. *Bull. Pol. Acad. Sci., Biol. Sci.* 36: 35–38.
- [54] Saniewski M., Urbanek H., Czapski J. 1987. Effects of methyl jasmonate on ethylene production, chlorophyll degradation, and polygalacturonase activity in tomatoes. *J. Plant Physiol.* 127: 177–181.
- [55] Saniewski M., Węgrzynowicz-Lesiak E. 1994. Is ethylene responsible for gum formation induced by methyl jasmonate in tulip stem? *J. Fruit Ornament. Plant Res.* w druku.
- [56] Saniewski M., Węgrzynowicz-Lesiak E. 1994. The role of ethylene in methyl jasmonate-induced gum formation in stem of tulips. *Acta Hort.* w druku.
- [57] Saniewski M., Węgrzynowicz-Lesiak E. 1994. Methyl jasmonate-induced leaf abscission in *Kalanchoe blossfeldiana*. *Acta Hort.* w druku.
- [58] Sanz L.C., Fernandez-Maculet J.C., Gomez E., Vioque B., Olias J.M. 1993. Effect of methyl jasmonate on ethylene biosynthesis and stomatal closure in olive leaves. *Phytochemistry* 33: 285–289.
- [59] Semblner G., Parthier B. 1993. The biochemistry and the physiological and molecular actions of jasmonates. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 44: 569–589.
- [60] Tigchelaar E.C., McGlasson W.B., Buescher R.W. 1978. Genetic regulation of tomato ripening. *HortScience* 13: 508–513.
- [61] Ueda J., Kato J. 1980. Isolation and identification of a senescence-promoting substances from wormwood (*Artemisia absinthium* L.). *Plant Physiol.* 66: 246–249.
- [62] Vick B.A., Zimmerman D.C. 1984. Biosynthesis of jasmonic acid by several plant species. *Plant Physiol.* 75: 458–461.
- [63] Weiler E.W., Albrecht T., Groth B., Xia Z.Q., Luxem M., Liß H., Andert L., Spengler P. 1993. Evidence for the involvement of jasmonates and their octadecanoid precursors in the tendril coiling response of *Bryonia dioica*. *Phytochemistry* 32: 591–600.
- [64] Węgrzynowicz E., Saniewski M. 1991. The effect of mechanical wounding of different organs of *Hippeastrum x hybr. hort.* on ethylene production and ethylene-forming enzyme activity. *Bull. Pol. Acad. Sci., Biol. Sci.* 39: 373–377.
- [65] Yang S.F., Hoffman N.E. 1984. Ethylene biosynthesis and its regulation in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 35: 155–189.

The role of methyl jasmonate, a new plant hormone, in biosynthesis of ethylene

Summary

Jasmonic acid (JA) and methyl jasmonate (JA-Me) are naturally occurring growth regulators widely distributed in plants, showing various biological activities in the regulation of plant growth and development. This article reviews the effect of methyl jasmonate and/or jasmonic acid on ethylene production and some other physiological processes during ripening of tomatoes and apples, flowers senescence and ethylene production in leaves and the possible role of jasmonic acid in biosynthesis of ethylene in wounded and pathogen infected tissues.

It was found that JA-Me and JA induce or stimulate ethylene production in different organs of many plants. It seems that methyl jasmonate and jasmonic acid are among the factors controlling the biosynthesis of ethylene through stimulation of ACC synthase and ACC oxidase activities.