

ANDRZEJ BAJGUZ, ROMUALD CZERPAK

*Instytut Biologii filia UW w Białymstoku
Świerkowa 20B, 15-950 Białystok*WYSTĘPOWANIE I AKTYWNOŚĆ BIOLOGICZNA
BRASSINOSTEROIDÓW — NOWYCH HORMONÓW ROŚLIN

WSTĘP

Odkrycie brassinolidu w roku 1979 dało początek nowej grupie steroidowych związków posiadających zdolność inicjowania wzrostu roślin. Dotychczas wyizolowane z roślin związki tej grupy nazwano brassinosteroidami (BR). Obecnie jest znanych ponad trzydzieści BR, które u roślin wykazują charakterystyczną aktywność metaboliczną typu hormonalnego i dlatego wielu fizjologów i biochemików uważa je za nową grupę hormonów roślinnych obok auksyn, giberelin, cytokinin, abscysyn i etylenu.

WYSTĘPOWANIE BRASSINOSTEROIDÓW

Pierwszym BR, wyizolowanym z pyłku kwiatowego rzepaku (*Brassica napus* L.) był brassinolid. Strukturę chemiczną brassinolidu stanowi steroidalny szkielet 5α -cholestanu, który charakteryzuje się występowaniem 7-oksylaktonowego pierścienia B i dwóch sąsiadujących ze sobą hydroksyli w pierścieniu A oraz w łańcuchu bocznym (C22R i C23R) (ryc. 1) (GROVE i współaut. 1979). Pozostałe związki BR zostały wyizolowane nie tylko z pyłków kwiatowych, ale również z niedojrzałych nasion, pędów i liści różnorodnych taksonomicznie gatunków roślin naczyniowych, a ostatnio nawet z glonów i grzybów. Konkretnie przykłady roślin zawierających BR przedstawia tabela 1.

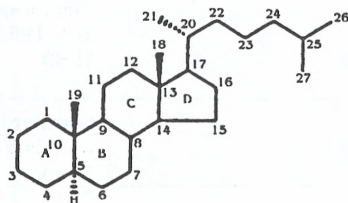
Ryc. 1. Steroidalny szkielet 5α -cholestanu

Tabela 1

Występowanie brassinosteroidów u roślin

Gatunek	Organ roślinny	Brassinosteroid	Piśmiennictwo
Zielone glony (<i>Algae</i>)			
Sieć wodna (<i>Hydrodictyon reticulatum</i>)		24-epikasteron 24-etylobrassinon	YOKOTA i współaut. 1987
Skrzypy (<i>Equisetinae</i>)			
Skrzyp polny (<i>Equisetum arvense</i>)		kasteron 28-norbrassinolid brassinon dolicasteron	TAKATSUTO i współaut. 1990a
Nagozalążkowe (<i>Gymnospermae</i>)			
Sosna zwyczajna (<i>Pinus silvestris</i>)	kambium	brassinolid kasteron tyfasterol	KIM i współ- aut. 1990, YOKOTA i współaut. 1983
Świerk sitchajski (<i>Picea sitchensis</i>)	pędy	kasteron tyfasteron	YOKOTA i współaut. 1985
Jednoliścienne (<i>Monocotyledones</i>)			
Pałka szerokolistna (<i>Typha latifolia</i>)	pyłek kwiatowy	tyfasterol teasteron	SCHNEIDER i współaut. 1983
Ryż siewny (<i>Oryza sativa</i>)	pędy	kasteron dolicasteron	ABE i współ- aut. 1984
Kukurydza zwyczajna (<i>Zea mays</i>)	pyłek kwiatowy	kasteron tyfasterol teasteron	SUZUKI i współaut. 1986
Lilia (<i>Lilium longiflorum</i>)	pyłek kwiatowy	brassinolid kasteron tyfasterol teasteron	ASAKAWA i współaut. 1994
Dwuliścienne (<i>Dicotyledones</i>)			
Rzepak (<i>Brassica napus</i>)	pyłek kwiatowy	brassinolid	GROVE i współaut. 1979
Rzepa (<i>Brassica campestris</i>)	nasiona	brassinolid kasteron 28-norbrassinolid brassinon	ABE i współ- aut. 1982, 1983
Seradela pastewna (<i>Ornithopus sativus</i>)	nasiona	kasteron 24-epikasteron	SCHMIDT i współaut. 1993

Gatunek	Organ roślinny	Brassinosteroid	Piśmiennictwo
Rzodkiew zwyczajna (<i>Raphanus sativus</i>)	nasiona	brassinolid kastasteron 28-homoteasteron	SCHMIDT i współaut. 1991
Życica trwała (<i>Lolium perenne</i>)	pyłek kwiatowy	25-metylokastasteron	TAYLOR i współaut. 1993
<i>Distylium racemosum</i>	galas liście	brassinolid kastasteron 28-norbrassinolid brassinon	ABE i współaut. 1982, IKEKAWA i współaut. 1984
Wyka bób (<i>Vicia faba</i>)	nasiona pyłek kwiatowy	brassinolid kastasteron 28-norbrassinolid brassinon	IKEKAWA i współaut. 1988
Barwinek różyczkowy (<i>Catharanthus roseus</i>)	komórka	brassinolid kastasteron	CHOI i współaut. 1993, PARK i współaut. 1989
Wspłega pospolita (<i>Dolichos lablab</i>)	nasiona	brassinolid kastasteron 6-deoksodolicholid dolichosteron 6-deoksodolichosteron homodolicholid homodolichosteron	BABA i współaut. 1983, YOKOTA i współaut. 1982, 1983, 1984
Burak zwyczajny (<i>Beta vulgaris</i>)	nasiona	kastasteron 24-epikastasteron	SCHMIDT i współaut. 1994
Słonecznik zwyczajny (<i>Helianthus annuus</i>)	pyłek kwiatowy	brassinolid kastasteron brassinon	TAKATSUTO i współaut. 1989
Kasztan japoński (<i>Castanea crenata</i>)	galas tkanka	brassinolid kastasteron 6-deoksokastasteron brassinon	ABE i współaut. 1982, ARIMA i współaut. 1984, IKEDA i współaut. 1983, YOKOTA i współaut. 1982
Olsza czarna (<i>Alnus glutinosa</i>)	pyłek kwiatowy	brassinolid kastasteron	PLATTNER i współaut. 1986
Gryka zwyczajna (<i>Fagopyrum esculentum</i>)	pyłek kwiatowy	brassinolid kastasteron	TAKATSUTO i współaut. 1990b

Gatunek	Organ roślinny	Brassinosteroid	Piśmiennictwo
Fasola zwykła (<i>Phaseolus vulgaris</i>)	nasiona	brassinolid 1- β -hydroksykastasteron 3-epi-1 α -hydroksykastasteron kastasteron 2-epikastasteron 3-epikastasteron 2,3-diepi-kastasteron tyfasterol teasteron 6-deoksokastasteron 3-epi-6-deoksokastasteron 24-epikastasteron 3,24-diepi-kastasteron dolicholid dolichosteron 6-deoksodolichosteron 6-deoksohomodolichosteron 25-metylodolichosteron 2-epi-25-metylodolichosteron 2,3-diepi-25-metylodolichosteron 2-deoksy-25-metylodolichosteron 3-epi-2-deoksy-25-metylodolichosteron 6-deokso-25-metylodolichosteron 23-O- β -D-glukopiranozylo- -25-metylodolichosteron 23-O- β -D-glukopiranozylo- -2-epi-metylodolichosteron	KIM i współaut. 1987, 1988, YOKOTA i współaut. 1983, 1987b
Herbata chińska (<i>Thea sinensis</i>)	liście	brassinolid kastasteron tyfasterol teasteron brassinon	ABE i współaut. 1982, IKEKAWA i współaut. 1984, MORISHITA i współaut. 1983, SCHNEIDER i współaut. 1983

PODZIAŁ BRASSINOSTEROIDÓW

Pod względem struktury chemicznej BR można podzielić na dwie zasadnicze grupy. Pierwszą z nich stanowią związki posiadające tlen w steroidальnym szkielecie w postaci laktonu, ketonu lub hydroksylu, na przykład 7-oksylakton; 6-keton; pentahydroksyle przy C1, C2, C3, C22 i C23; tetrahydroksyle przy C2, C3, C22 i C23 oraz trihydroksyle przy C3, C22 i C23. Natomiast do drugiej grupy należą związki zawierające boczny łańcuch alifatyczny w szkielecie w postaci rodników metylowych, metylenowych, etylowych lub etylenowych, na przykład C24S-metylo (1-11), C24R-metylo (12-14), C24-normetylo (15-16), C24-metyleno (17-19), C24S-etylo (20), C24-etylideno (21-23) oraz C24-etyleno-C25-metylo (24-29) (KIM 1991).

Wzory strukturalne zidentyfikowanych BR przedstawia rycina 2, która uwzględnia rodzaj łańcucha bocznego w szkielecie, zaś analogi chemiczne BR są zgrupowane według ich chemicznego charakteru utlenienia.

BIOSYNTeza BRASSINOSTEROIDÓW

Hipotetyczny szlak biosyntezy brassinolidu jest przedstawiony na rycinie 3. Kampesterol, bądź jakiś inny bliżej nieokreślony jego analog chemiczny, prawdopodobnie jest bezpośrednim prekursorem w biosyntezie BR, ponieważ nie wykazuje żadnej biologicznej aktywności brassinosteroidowej. Również sterole, które pospolicie występują w tkankach roślinnych mogą być stopniowo utleniane aż do wytworzenia różnorodnych związków BR (YOKOTA i współaut. 1990, 1991).

Nasiona fasoli zawierają mnóstwo różnorodnych związków BR, różniących się chemicznym charakterem bocznego łańcucha szkieletu, oraz sporo fitosteroli, z których na przykład 24-metyleno-25-metylo-cholesterol jest prekursorem 25-metylodolichosteronu — jednego z głównych przedstawicieli BR. Ten przykład wskazuje na wybiórczy charakter reakcji utleniania węgla rodnika C-24 metylowego lub metylenowego w sterolach roślinnych, który w efekcie prowadzi do biosyntezy BR. Biologiczna konwersja fitosteroli, jako hipotetycznych prekursorów BR, jest trudna do empirycznego potwierdzenia z powodu niewielkiej zawartości brassinosteroidów w komórkach roślinnych (KIM i współaut. 1988).

AKTYWNOŚĆ METABOLICZNA BRASSINOSTEROIDÓW

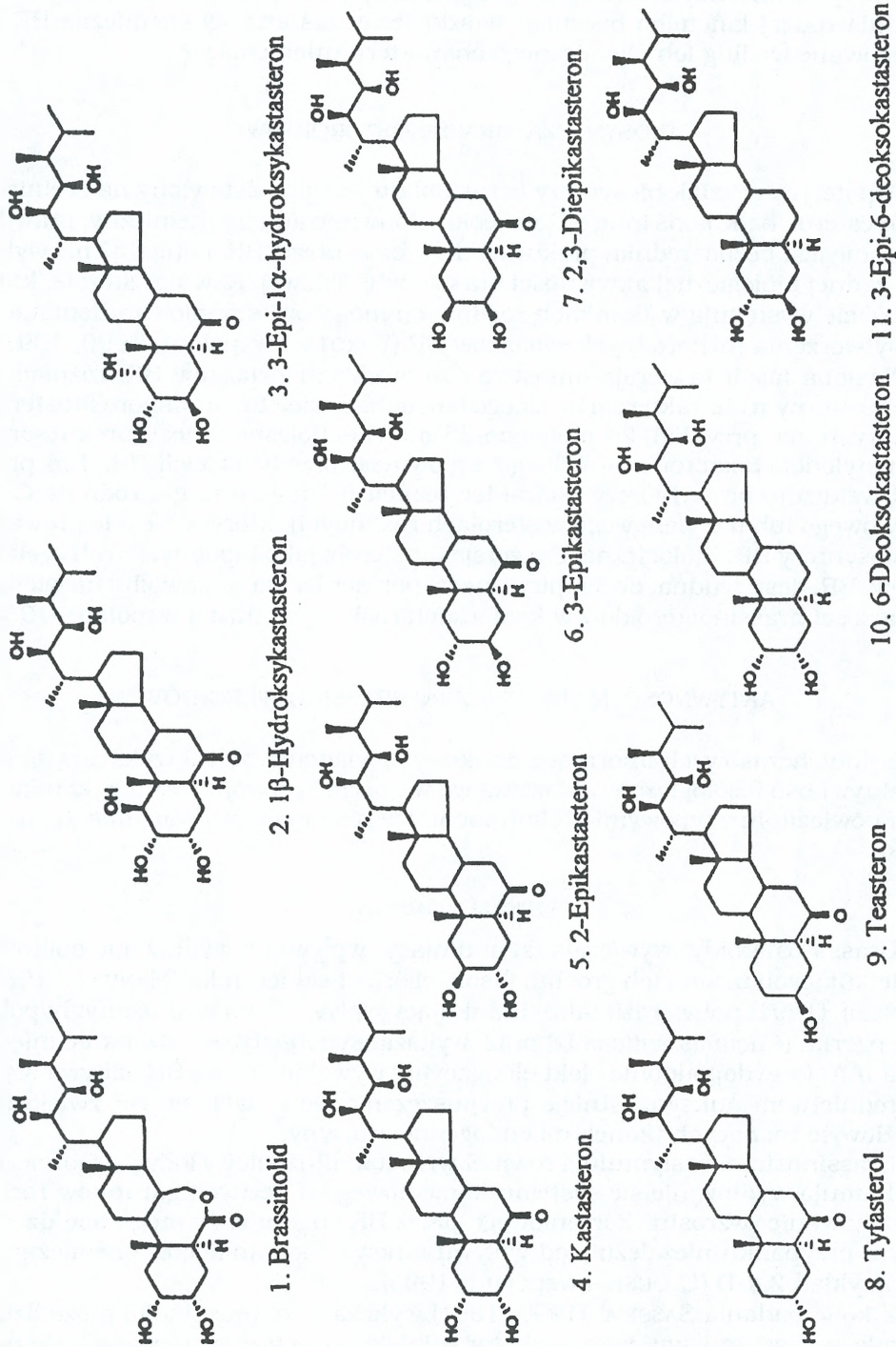
Z dotychczasowych informacji naukowych wiadomo, że BR wykazują znaczną aktywność fizjologiczną, zwłaszcza we wzroście i rozwoju roślin w korelacyjnym powiązaniu z typowymi fitohormonami w różnorodnych warunkach środowiska.

EFEKT ELONGACYJNY

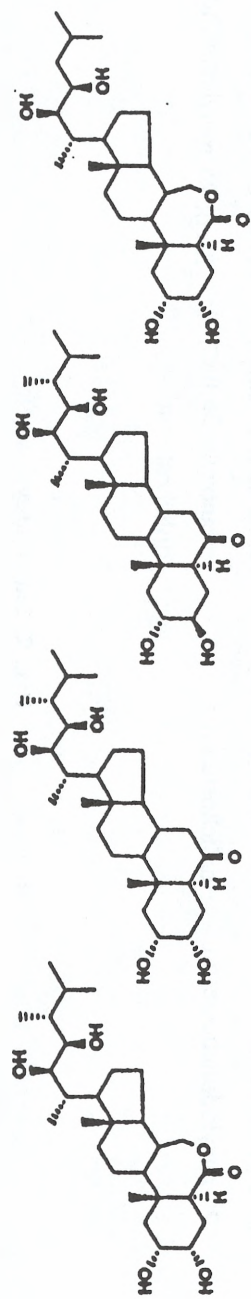
Brassinosteroidy wywierają stymulujący wpływ na wydłużanie epikotyłu w kiełkujących nasionach grochu, fasoli, ogórka i słonecznika (MANDAVA 1988). KATSUMI (1991) potwierdził także indukujący wpływ BR na wydłużanie hypokotyłu ogórka (*Cucumis sativus* L.) oraz wykazał synergistyczne działanie między BR a IAA. Prawdopodobnie efekt elongacyjny wywołany przez BR odbywa się za pośrednictwem auksyn. Istnieje przypuszczenie, że to właśnie BR zwiększają wrażliwość rosnących tkanek na endogenne auksyny.

Brassinosteroidy stymulują również wzrost wydłużeniowy łodyg, a jednocześnie hamują wydłużanie się systemu korzeniowego u licznych gatunków roślin. Zahamowanie wzrostu korzeniowego przez BR sugeruje, że mogą one działać w tym przypadku niezależnie od wpływu auksyn i ich analogów chemicznych, na przykład 2,4-D (CLOUSE i współaut. 1993).

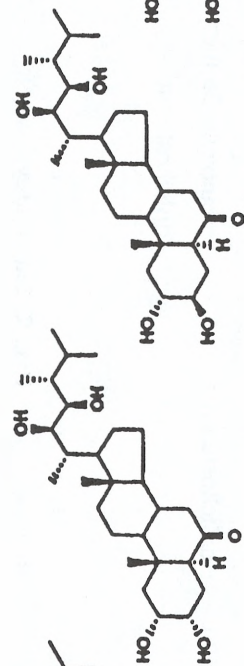
Z kolei badania SASSE'A (1990, 1991) wykazały, że brassinolid może działać niezależnie od auksyn jako mediator w inicjowaniu wzrostu młodych tkanek, a także może współdziałać w sposób kompleksowy z auksynami. W czasie



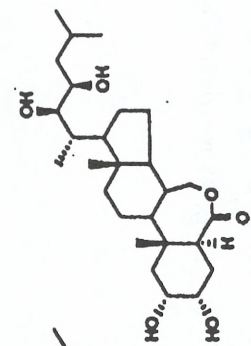
Ryc. 2. Struktura brassinosteroidów zidentyfikowanych w roślinach.



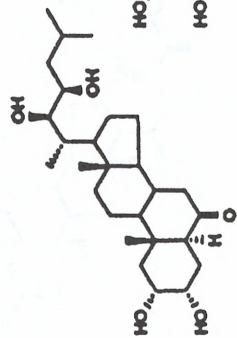
12. 24-Epibrassinin



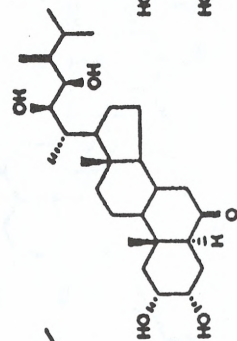
13. 24-Epikasteron



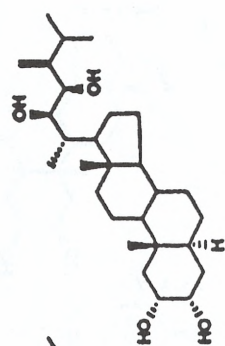
14. 3, 24-Diepkasteron



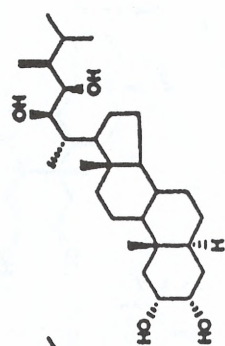
15. 28-Norbrassinolid



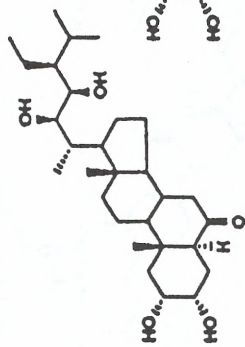
16. Brassinin



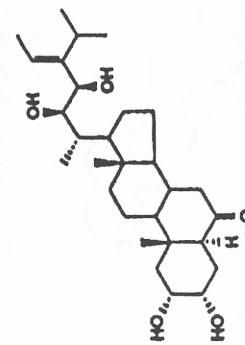
17. Dolicholid



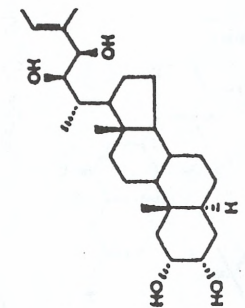
18. Dolichosteron



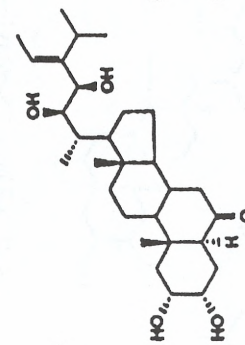
19. 6-Deoksodolicholid



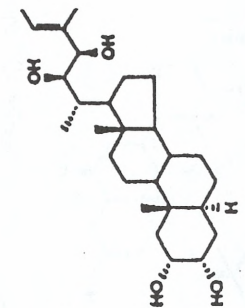
20. 24-Erylobrassinon



21. Homodolicholid

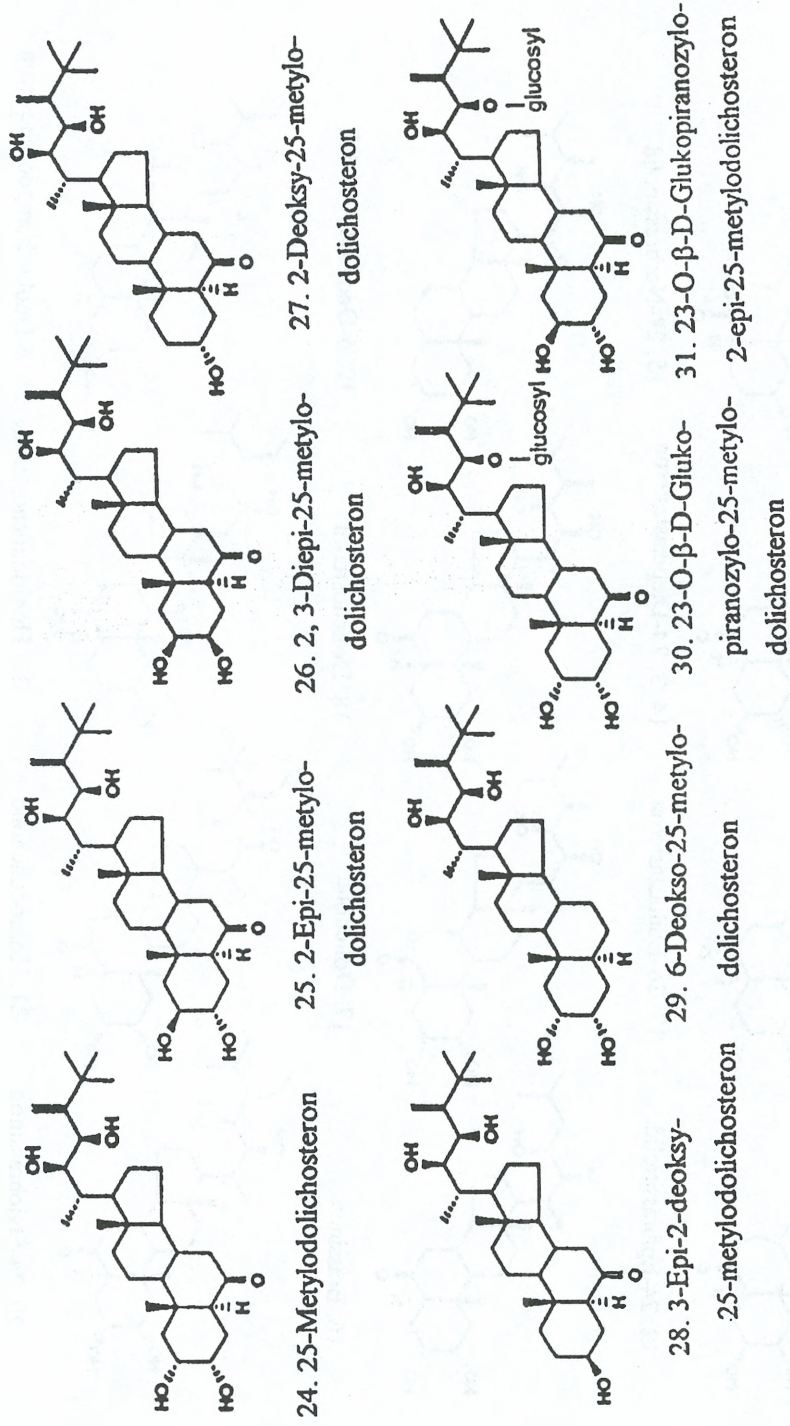


22. Homodolichosteron

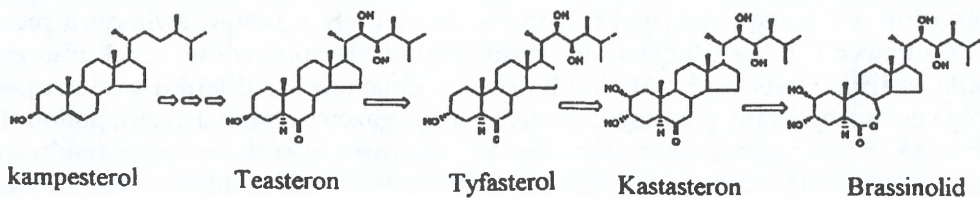


23. 6-Deoksohomodolichosteron

Ryc. 2. Ciąg dalszy.



wzrostu elongacyjnego u większości tkanek roślinnych prawdopodobnie BR przyspieszają działanie auksyn.



Ryc. 3. Hipotetyczny szlak biosyntezy brassinolidu.

Okazało się, że stymulacja wydłużania się pędów pod wpływem BR występuje tylko na świetle, zaś w ciemności brak jest tego działania (MANDAVA 1988). KAMURO i INADA (1991) badając wpływ światła na inicjowanie wzrostu epikotylu garbipłata (*Vigna radiata* — roślina z rodziny motylkowatych, podobna do fasoli, pochodząca ze środkowej Afryki) przez BR, wykazali jego wydłużanie pod wpływem monochromatycznego światła niebieskiego (452 nm) i dalekiej czerwieni (722 nm). W tych warunkach świetlnych brassinolid nie wykazywał żadnego inicjowania wzrostu epikotylu. Wzrost epikotylu był także opóźniany przez światło białe (400–700 nm) i monochromatyczne światło czerwone (660 nm). Działanie inicjujące wzrost wykazano dopiero pod wpływem brassinolidu, który niwelował hamujące działanie światła. Wiadomo, że światło o odpowiednich długościach fal jest selektywnie wchłaniane przez specyficzne receptory komórkowe i prawdopodobnie pod ich wpływem wzrasta biosynteza BR i pozostałych fitohormonów, głównie auksyn i giberelin. Świadczy to o współdziałaniu systemu fotoreceptorowego z hormonalnym w kształtowaniu procesów wzrostu, rozwoju i metabolizmu roślin (KOPCEWICZ i współaut. 1992, CZERPAK 1993a).

INTERAKCJE Z HORMONAMI ROŚLINNYMI

BR wchodzi w odpowiednie interakcje z fitohormonami powodując wzajemne ich oddziaływanie na wzrost roślin. Prawdopodobnie BR wpływają także na metabolizm auksyn i ich transport w obrębie roślin. Podczas wzrostu tkanek roślinnych BR przyspieszają działanie auksyn (COHEN i MENDT 1983, SASSE 1990, 1991).

Z kolei inne badania (ARTECA i współaut. 1988), wykonane na etiolowanych siewkach fasoli, wskazują na stymulację syntezy etylenu przez BR. Efekt ten został potwierdzony biosyntezą *de novo* syntetazy ACC, kluczowego enzymu odpowiedzialnego za tworzenie się etylenu.

Indukcja BR w syntezie etylenu jest również uzależniona od obecności światła. Między innymi promieniowanie rzędu $3,7 \mu\text{Em}^{-2}\text{s}^{-1}$ w ciągu 15 minut powoduje redukcję syntezy etylenu w fasoli pod wpływem BR. Zarówno wpływ indukcyjny IAA na biosyntezę etylenu, jak również synergistyczny wpływ BR i IAA odznaczają się niewielkim wzajemnym oddziaływaniem. Zmniejszenie wpływu indukcyjnego BR na syntezę etylenu poprzez ekspozycję roślin na światło może być tłumaczone spadkiem endogennego poziomu IAA pod wpływem światła.

ła. W ten sposób jest redukowana aktywność metaboliczna BR w stymulacji poziomu etylenu u roślin (ARTECA i BACHMAN 1987, ARTECA i współaut. 1988).

Jak wiadomo etylen współdziała z ABA głównie w procesach starzenia się roślin lub w stanach spoczynkowych niektórych ich organów, zwłaszcza przetrwalnikowych lub służących do rozmnażania. Bezpośrednim prekursorem w biosyntezie etylenu jest ACC, z którego w obecności nadtlenu wodoru pod wpływem specyficznej peroksydazy wydzielą się gazowy etylen. Etylen, podobnie jak ABA, niekorzystnie oddziałuje na strukturę chemiczną cytomembran, zwłaszcza na ich przepuszczalność oraz aktywny transport metabolitów. Z tego wynika, że biosyntezę etylenu indukują nie tylko auksyny, zwłaszcza IAA, ale również BR (COHEN i MENDT 1983).

Okazało się, że BR bardziej stymulują wydłużanie epikotylu grochu i hypokotylu fasoli aniżeli analogi chemiczne auksyn, na przykład 2,4-D, który bardziej zwiększa zawartość świeżej masy u badanych roślin w porównaniu do BR (YOPP i współaut. 1981). Ponadto elongacja hypokotylu ogórka, wywołana przez BR i GA₃, była mniej intensywna niż pod wpływem IAA. Stwierdzono także, że BR, podobnie jak GA₃, osłabiają akumulację betacyjaniny w nasionach szarłat (*Amaranthus* sp.) (MANDAVA i współaut. 1981). W przeciwieństwie do IAA, BR nie współdziałają synergistycznie z GA₃. Dotychczasowe badania wykazały, że BR są aktywniejsze w inicjacji wydłużania łodyg u roślin bardziej wrażliwych na IAA niż GA₃. Właściwości te kwalifikują BR do grupy specyficznych, o unikalnym charakterze, roślinnych substancji wzrostowych (MANDAVA i współaut. 1981, YOPP i współaut. 1981).

W etiolowanych hypokotylach dyni olbrzymiej (*Cucurbita maxima*) stwierdzono, że BR zwiększają poziom IAA, a zmniejszają ABA. Prawdopodobnie BR modulują endogenny poziom auksyn albo poprzez regulację aktywności genów szlaku biosyntezy auksyn, bądź przez interferencję w katabolizmie IAA (KULAEVA i współaut. 1991).

BR wykazują prawdopodobnie także inhibicyjne działanie na procesy opadania liści i owoców, indukcję spoczynku pąków i nasion oraz starzenie się roślin (EUN i współaut. 1989).

MOLEKULARNY ASPEKT DZIAŁANIA BRASSINOSTEROIDÓW

BR oddziałują przede wszystkim na rośliny przystosowane do życia w różnorodnych, często ekstremalnych warunkach środowiska, a ich hamujący wpływ na niektóre procesy metaboliczne nie jest podstawowym działaniem tej grupy związków (RODDICK i IKEKAWA 1992). Na przykład stwierdzono, że pod wpływem niskiej temperatury (około 4 °C), rośliny potraktowane homobrassinolidem zwiększały swą masę korzeniową oraz zawartość w niej cukrów (EUN i współaut. 1989). Natomiast u roślin w warunkach wysokiej temperatury (40 °C) powodującej szok termiczny, BR stymulowały syntezę odpowiednich polipeptydów i białek o charakterze adaptacyjnym (SCHILLING i współaut. 1991).

Ponadto wykazano, że brassinolid stymuluje tworzenie się ksylemu, na przykład w komórkach bulwy topinambura (*Helianthus tuberosus*). W warunkach normalnych ksylem różnicuje się w ciągu 3–4 dni, zaś po dodaniu brassi-

nolidu w stężeniu $6,8 \times 10^{-9}$ M następuje pojawienie się ksylemu już po 24 godzinach. Przypuszcza się, że BR wpływają indukująco poprzez aparat genetyczny na różnicowanie się komórek roślinnych podczas rozwoju ontogenetycznego (ROTH i współaut. 1989).

Badania ksylogenezy w komórkach mezofilu cynii wytwornej (*Zinnia elegans*) wykazały, że BR przyczyniają się do różnicowania poszczególnych elementów przewodzących substancje mineralne i organiczne. Stężenie BR znacznie zmniejsza się pod wpływem inhibitorów wzrostu roślin, na przykład unikonazolu — inhibitora biosyntezy giberelin (CLOUSE i ZUREK 1991).

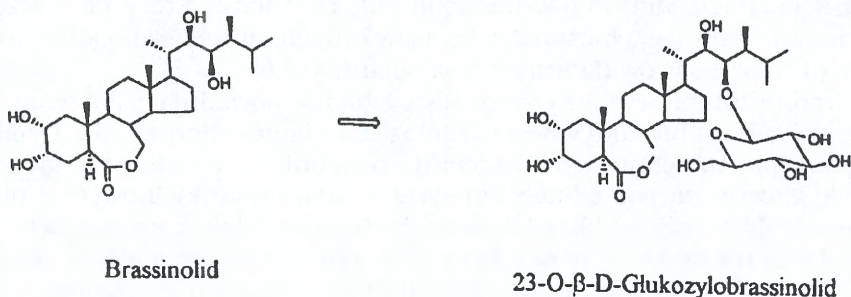
Prócz tego BR charakteryzują się antyekdysonową aktywnością u owadów, która cechuje się zahamowaniem właściwego działania steroidального hormonu linienia — ekdysonu oraz hormonu młodzieńczego — juvenilnego (JH). Jednocześnie BR osłabiają aktywność metaboliczną ekdysonu, który odznacza się między innymi stymulacją biosyntezy kwasów nukleinowych, szczególnie mRNA oraz białek i tłuszczowców (LEHMANN i współaut. 1988).

Różnorodne inhibitory biosyntezy RNA i białek powodują osłabienie bądź całkowite zahamowanie aktywności fizjologiczno-metabolicznej BR. Działanie BR na poziomie molekularnym komórki, podobnie jak auksyn i giberelin, odbywa się głównie za pośrednictwem syntezy kwasów nukleinowych i białek. BR przyspieszają proces replikacji genomu jądrowego, a także wzmagają biosyntezę wszystkich rodzajów kwasów rybonukleinowych, zwłaszcza mRNA powodując znaczny wzrost jego stabilności. Ponadto BR zwiększają aktywność niektórych enzymów, na przykład polimeraz RNA i DNA, ATPaz. Znaczny wzrost aktywności tych enzymów wskazuje na wpływ regulacyjny BR w ekspresji genów. Dotychczasowe badania w tym zakresie są skromne i wymagają w najbliższej przyszłości bardziej szczegółowych wyjaśnień (CERANA i współaut. 1983, KALINICH i współaut. 1986, IWASAKI i SCHIBAOKA 1991, CLOUSE i współaut. 1993, ZUREK i CLOUSE 1994, ZUREK i współaut. 1994).

METABOLIZM BRASSINOSTEROIDÓW

Obecnie jest poznanych u roślin ponad trzydzieści naturalnie występujących BR, włącznie z ich bezpośrednimi prekursorami bądź metabolitami. Ważną rzeczą jest ustalenie, które z nich są formami aktywnymi biologicznie, a które należą do pasywnych metabolitów. Przykładem ich przemian biochemicznych może być kastasteron (forma 6-ketonowa), który jest utleniany enzymatycznie do brassinolidu (forma 7-oksylaktonowa) (ryc. 3). Empirycznie wykazano, że brassinolid posiada wyższą aktywność metaboliczną aniżeli kastasteron (YOKOTA i współaut. 1991). Okazało się, że niektóre rośliny, na przykład ryż (*Oryza sativa*), nie potrafią przetwarzać kastasteronu w brassinolid. W przypadku ryżu brak konwersji kastasteronu w brassinolid wydaje się być wyjątkiem, gdyż oba BR są związkami endogennymi. Prawdopodobnie kastasteron ulega przemianom do nie poznanego dotąd rozpuszczalnego w wodzie metabolitu, który jest połączeniem glikozydowym. Chemiczna struktura i aktywność biologiczna metabolitów kastasteronu nie została dotychczas jednoznacznie określona. Brassinolid, w przeciwieństwie do kastasteronu, może przekształcać się w 23-O- β -D-glikozyd

(ryc. 4). Aktywność biologiczna formy glikozydowej jest podobna, lecz znacznie słabsza w stosunku do wolnego brassinolidu. Z badań nad zależnością między strukturą i aktywnością biologiczną BR wynika, że nawet niewielka modyfikacja chemiczna łańcucha bocznego powoduje drastyczny spadek ich aktywności metabolicznej. Dlatego też przypuszcza się, że 23-O- β -D-glukozylbrassinolid znacznie obniża swą aktywność biologiczną z powodu zajmującego wiele przestrzeni rodnika glukopiranozylowego w łańcuchu bocznym. Najprawdopodobniej glikozylacja 23-hydroksylu w BR jest głównym procesem biochemicznym ich dezaktywacji u roślin, co zostało wykazane na przykładzie fasoli. Potwierdzeniem tego jest występowanie form glikozydowych BR w nasionach fasoli, to jest dwóch izomerów 23-O-glikozydów (23-O- β -D-glukopiranozylo-25-metylodolichosteronu i jego epimeru) (ABE 1991).



Ryc. 4. Przemiana brassinolidu w 23-O- β -D-glukozyd.

Ogólnie wiadomo, że formy 6-ketonowe, takie jak kastasteron, brassinon czy 24-etylobassinon wykazują największą aktywność biologiczną *per se*, przy czym nie zauważono istotnych różnic czasowych w działaniu pomiędzy tą formą a 7-oksylaktonową, czyli brassinolidem (SUZUKI i współaut. 1993).

PODSUMOWANIE

Od ponad 60 lat wiadomo o istnieniu i aktywności biologicznej steroidów u roślin, zwłaszcza z grupy hormonów płciowych. W następnych latach wykryto u roślin: kortykosteroidy, fitoekdysony i związki steroidopodobne, które wywierają, wspólnie z typowymi fitohormonami, istotny wpływ na kształtowanie wzrostu, rozwoju i metabolizmu roślin (CZERPAK 1993).

Brassinosteroidy, jako nowa i odrębna grupa steroidowych hormonów roślinnych, wykazują znaczną aktywność metaboliczną oraz interakcje z auksynami i etylenem. Wskazuje to na ich powiązanie z endogennymi systemami regulującymi wzrost, rozwój i metabolizm roślin.

Odkrycie BR u roślin i stwierdzenie ich aktywności biologicznej o charakterze hormonalnym będzie wymagało dalszych badań nad ich funkcją regulacyjną. Dotyczy to głównie ekspresji specyficznych genów za pośrednictwem BR, ich receptorów komórkowych oraz dokładne poznanie ich metabolizmu w powiązaniu z pozostałymi fitohormonami.

Prawdopodobnie, w niedalekiej przyszłości, poznamy dokładnie molekularne mechanizmy działania BR, tej specyficznej grupy steroidowych związków roślinnych, które także występują u zwierząt należących do stawonogów, na przykład, u owadów wykazują aktywność antyekdysonową.

THE OCCURRENCE AND BIOLOGICAL ACTIVITY OF BRASSINOSTEROIDS — A NEW TYPE OF PLANT HORMONES

Summary

For over 60 years it has been known that steroids especially from the sex hormones group exist and are biologically active in plants. The following years brought the discovery of the presence in plants of corticosteroids, phytoecdysones and steroid-like substances, which together with typical phytohormones, have a fundamental influence on plant growth, development and metabolism.

Brassinosteroids (BR), as a new and distinct group of plant steroid hormones, show considerable physiological-metabolic activity and interactions with auxins and ethylene. This is indicative of their connection with the endogenous systems regulating plant growth, development and metabolism.

Further research is required on the regulatory function of BR's in plant, especially the expression of specific genes through the intervention of BR, and their metabolism in relation to that of others phytohormones.

Probably, in the near future, we will come to know precisely the molecular mechanisms of action of BR's, this specific group of plants steroid which can also be found in animal organisms belonging to arthropods, for example: in the case of insects BR's show antiecdysteroid activity.

LITERATURA

- ABE H., 1991. *Rice-lamina inclination, endogenous levels in plant tissues and accumulation during pollen development of brassinosteroids*. [W:] *Brassinosteroids: Chemistry, Bioactivity and Applications*. Cutler H.G., YOKOTA T., Adam G. (red). ACS Symposium Series No. 474, American Chemical Society, Washington DC, 200-207.
- ABE H., MORISHITA T., UCHIYAMA M., MARUMO S., MUNAKATA K., TAKATSUTO S., IKEKAWA N., 1982. *Identification of brassinolide-like substances in Chinese cabbage*. *Agric. Biol. Chem.* 46, 2609-2611.
- ABE H., MORISHITA T., UCHIYAMA M., TAKATSUTO S., IKEKAWA N., 1984. *A new brassinolide-related steroid in the leaves of Thea sinensis*. *Agric. Biol. Chem.* 48, 2171-2172.
- ABE H., MORISHITA T., UCHIYAMA M., TAKATSUTO S., IKEKAWA N., IKEDA M., SASSA T., KITSUWA T., MARUMO S., 1983. *Occurrence of three new brassinosteroids: brassinone, (24S)-24-ethylbrassinone and 28-norbrassinolide, in higher plants*. *Experientia*, 39, 351-353.
- ARIMA M., YOKOTA T., TAKAHASHI N., 1984. *Identification and quantification of brassinolide-related steroids in the insect gall healthy tissues of the chestnut plant*. *Phytochemistry* 23, 1587-1591.
- ARTECA R. N., BACHMAN J. M., 1987. *Light inhibition of brassinosteroid-induced ethylene production*. *J. Plant Physiol.*, 129, 13-18.
- ARTECA R. N., BACHMAN J. M., MANDAVA N. B., 1988. *Effects of indole-3-acetic acid and brassinosteroid on ethylene biosynthesis in etiolated mung bean hypocotyl segments*. *J. Plant Physiol.*, 133, 430-435.
- ASAKAWA S., ABE H., KYOKAWA Y., NAKAMURA S., 1994. *Teasterone 3-miristate: a new type of brassinosteroid derivative in Lillium longiflorum anthers*. *Biosci. Biotech. Biochem.* 58, 219-220.
- BABA J., YOKOTA T., TAKAHASHI N., 1983. *Brassinolide-related new bioactive steroids from Dolichos lablab seed*. *Agric. Biol. chem.* 47, 659-661.
- CERANA R., BONETTI A., MARRE M. T., ROMANI G., LADO P., MARRE E., 1983. *Effects of brassinosteroid on growth and electrogenic proton extrusion in Azuki bean epicotyls*. *Physiol. Plant.* 59, 23-27.
- CHOI Y. H., INOUE T., FUJIOKA S., SAIMOTO H., SAKURAI A., 1993. *Identification of brassinosteroid-like active substances in plant-cell cultures*. *Biosci. Biotech. Biochem.* 57, 860-861.
- CLOUSE S. D., HALL A. F., LANGFORD M., MCMORRIS T. C., BAKER M. E., 1993. *Physiological and molecular effects of brassinosteroids on Arabidopsis thaliana*. *Plant Growth Regul.* 12, 61-66.

- CLOUSE S. D., ZUREK D. M., 1991. *Molecular analysis of brassinolide action in plant growth and development*. [W:] *Brassinosteroids: Chemistry, Bioactivity and Applications*. CUTLER H.G., YOKOTA T., ADAM G. (red). ACS Symposium Series No. 474, American Chemical Society, Washington DC, 122-140.
- COHEN J. D., MENDT W. J., 1983. *Investigations on the mechanism of the brassinosteroid response. I. Indole-3-acetic acid — metabolism and transport*. Plant Physiol. 72, 691-694.
- CZERPAK R., 1993a. *Fotokontrola wzrostu, rozwoju i metabolizmu u glonów*. Kosmos 42, 599-612.
- CZERPAK R., 1993b. *Występowanie i aktywność biologiczna hormonów zwierzęcych i związków pokrewnych u roślin*. Kosmos 42, 613-636.
- EUN J. S., KURAISHI S., SAKURAI N., 1989. *Changes in levels of auxin and abscisic acid and the evolution of ethylene in squash hypocotyls after treatment with brassinolide*. Plant Cell Physiol. 30, 807-810.
- GROVE M. D., SPENCER G. F., ROHWEDDER W. K., MANDAVA N. B., WORLEY J. F., WARTHEN Jr J. D., STEFFENS G. L., FLIPPEN-ANDERSON J. L., COOK Jr J. C., 1979. *Brassinolide, a plant growth-promoting steroid isolated from Brassica napus pollen*. Nature 281, 216-217.
- IKEDA M., TAKATSUTO S., SASSA T., IKEKAWA N., NUKINA M., 1983. *Identification of brassinolide and its analogues in chestnut gall tissue*. Agric. Biol. Chem. 47, 655-657.
- IKEKAWA N., NISHIYAMA F., FUJIMOTO Y., 1988. *Identification of 24-epibrassinolide in bee pollen of the broad bean, Vicia faba L.* Chem. Pharm. Bull. 36, 405-407.
- IKEKAWA N., TAKATSUTO S., KITSUWA T., SAITO H., MORISHITA T., ABE H., 1984. *Analysis of natural brassinosteroids by gas chromatography and gas chromatography-mass spectrometry*. J. Chromatogr. 290, 289-302.
- IWASAKI T., SHIBAOKA H., 1991. *Brassinosteroids act as regulators of tracheary element differentiation in isolated Zinnia mesophyll cell*. Plant Cell Physiol. 32, 1007-1014.
- KALINICH J. F., MANDAVA N. B., TODHUNTER J. A., 1986. *Relationship of nucleic acid metabolism to brassinolide-induced response in beans*. J. Plant Physiol. 125, 345-353.
- KAMURO Y., INADA K., 1991. *The effect of brassinolide on the light-induced growth inhibition in mung bean epicotyl*. Plant Growth Regul. 10, 37-43.
- KATSUMI M., 1991. *Physiological modes of brassinolide action in cucumber hypocotyl growth*. [W:] *Brassinosteroids: Chemistry, Bioactivity and Applications*. CUTLER H.G., YOKOTA T., ADAM G. (red). ACS Symposium Series No. 474, American Chemical Society, Washington DC, 246-254.
- KIM S. K., 1991. *Natural occurrences of brassinosteroids*. [W:] *Brassinosteroids: Chemistry, Bioactivity and applications*. CUTLER H. G., YOKOTA T., ADAM G. (red). ACS Symposium Series No. 474, American Chemical Society, Washington DC, 26-35.
- KIM S. K., ABE H., LITTLE C. H. A., PHARIS R. P., 1990. *Identification of two brassinosteroids from the cambial region Scots pine (Pinus sylvestris) by gas chromatography-mass spectrometry, after detection using a dwarf rice lamina inclination bioassay*. Plant Physiol. 94, 1709-1713.
- KIM S. K., AKIHISA T., TAMURA T., MATSUMOTO T., YOKOTA T., TAKAHASHI N., 1988. *24-Methylene-methyl-cholesterol in Phaseolus vulgaris seed: Structural relation to brassinosteroids*. Phytochemistry 27, 629-631.
- KIM S. K., YOKOTA T., TAKAHASHI N., 1987. *25-Methyldolichosterone, a new brassinosteroid with a tertiary buthyl group from immature seed of Phaseolus vulgaris*. Agric. Biol. Chem. 51, 2303-2305.
- KOPCEWICZ J., TRETYN A., CYMERSKI M., 1992. *Fitochrom i morfogeneza roślin*. PWN, Warszawa.
- KULAEVA O. N., BURKHANOVA E. A., FEDINA A. B., KHOKHLOVA V. A., BOKOBYEVA G. A., VORBRDIT H. M., ADAM G., 1991. *Effect of brassinosteroids on protein synthesis and plant-cell ultrastructure under stress conditions*. [W:] *Brassinosteroids: Chemistry, Bioactivity and Applications*. CUTLER H.G., YOKOTA T., ADAM G. (red.). ACS Symposium Series No. 474, American Chemical Society, Washington DC, 141-155.
- LEHMAN M., VORBRDIT H. M., ADAM G., KOOLMAN J., 1988. *Antiecdysteroid activity of brassinosteroids*. Experientia 44, 355-356.
- MANDAVA N. B., 1988. *Plant growth-promoting brassinosteroids*. Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 39, 23-52.
- MANDAVA N. B., SASSE J. M., YOPP J. H., 1981. *Brassinolide, a growth-promoting steroidal lactone. II. Activity in selected gibberellin and cytokinin bioassays*. Physiol. Plant. 53, 453-461.
- MORISHITA T., ABE H., UCHIYAMA M., MARUMO S., TAKATSUTO S., IKEKAWA N., 1983. *Evidence for plant growth promoting brassinosteroids in leaves of Thea sinensis*. Phytochemistry 22, 1051-1053.

- PARK K. H., SAIMOTO H., NAKAGAWA S., SAKURAI A., YOKOTA T., TAKAHASHI N., SYONO K., 1989. Occurrence of brassinolide and castasterone in crown gall cell of *catharanthus rosues*. *Agric. Biol. Chem.* 53, 805–811.
- PLATTNER R. D., TAYLOR S. L., GROVE M. D., 1986. Detection of brassinolide and castasterone in *Alnus glutinosa* (European alder) pollen by mass spectrometry. *J. Nat. Prod.* 49, 540–545.
- RODDICK J. G., IKEKAWA N., 1992. Modification of root and shoot development in monocotyledon and dicotyledon seedlings by 24-epibrassinolide. *J. Plant Physiol.* 140, 70–74.
- ROTH P. S., BACH T. J., THOMPSON M. J., 1989. Brassinosteroids: Potent inhibitors of growth of transformed tobacco callus cultures. *Plant Science* 59, 63–70.
- SASSE J. M., 1990. Brassinolide-induced elongation and auxin. *Physiol. Plant.* 80, 401–408.
- SASSE J. M., 1991. The case for brassinosteroids as endogenous plant hormones. [W:] *Brassinosteroids: Chemistry, Bioactivity and Applications*. CUTLER H. G., YOKOTA T., ADAM G. (red). ACS Symposium Series No. 474, American Chemical Society, Washington DC, 158–166.
- SCHILLING G., SCHILLER C., OTTO S., 1991. Influence of brassinosteroids on organ relations and enzyme activities of sugar-beet plant. [W:] *Brassinosteroids: Chemistry, Bioactivity and Applications*. CUTLER H. G., YOKOTA T., ADAM G. (red). ACS Symposium Series No. 474, American Chemical Society, Washington DC, 208–219.
- SCHMIDT J., KNUDT C., ADAM G., 1994. Brassinosteroids and sterol from seeds of *Beta vulgaris*. *Phytochemistry* 36, 175–177.
- SCHMIDT J., SPENGLER B., YOKOTA T., ADAM G., 1993. The co-occurrence of 24-epi-castasterone and castasterone in seeds of *Ornithopus sativus*. *Phytochemistry* 32, 1614–1645.
- SCHMIDT J., YOKOTA T., ADAM G., TAKAHASHI N., 1991. Castasterone and brassinolide in *Raphanus sativus* seeds. *Phytochemistry* 30, 364–365.
- SCHNEIDER J. A., YOSHIIHARA K., NAKANISHI K., KATO N., 1983. Typhasterol (2-deoxycastasterone): a new plant growth regulators from cat-tail pollen. *Tetrahedron Letters* 24, 3859–3860.
- SUZUKI H., KIM S. K., TAKAHASHI N., YOKOTA T., 1993. Metabolism of castasterone and brassinolide in mung bean explant. *Phytochemistry* 33, 1361–1367.
- SUZUKI H., Yamaguchi I., YOKOTA T., TAKAHASHI N., 1986. Identification of castasterone, typhasterol and castasterone from the pollen of *Zea mays*. *Agric. Biol. Chem.* 50, 3133–3138.
- TAKATSUTO S., ABE H., GAMOH K., 1990a. Evidence for brassinosteroids in strobilus of *Equisetum arvense* L. *Agric. Biol. Chem.* 54, 1057–1059.
- TAKATSUTO S., OMOTE K., GAMOH K., ISHIBASHI M., 1990b. Identification of brassinolide and castasterone in buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench) pollen. *Agric. Biol. Chem.* 54, 757–762.
- TAKATSUTO S., YOKOTA T., OMOTE K., GAMOH K., TAKAHASHI N., 1989. Identification of brassinolide, castasterone and norcastasterone (brassinone) in sunflower (*Helianthus annuus* L.) pollen. *Agric. Biol. Chem.* 53, 2177–2180.
- TAYLOR P. E., SPUCK K., SMITH P. M., SASSE J. M., YOKOTA T., GRIFFITHS P. G., CAMERON D. W., 1993. Detection of brassinosteroids in pollen of *Lolium perenne* L. by immunocytochemistry. *Planta* 189, 91–100.
- YOKOTA T., ARIMA M., TAKAHASHI N., 1982. Castasterone, a new phytosterol with plant-hormone potency, from chestnut insect gall. *Tetrahedron Letters* 23, 1275–1278.
- YOKOTA T., ARIMA M., TAKAHASHI N., CROZIER A., 1985. Steroidal plant growth regulators, castasterone and typhasterol (2-deoxycastasterone) from the shoots of Sitka spruce (*Picea sitchensis*). *Phytochemistry* 24, 1333–1335.
- YOKOTA T., ARIMA M., TAKAHASHI N., TAKATSUTO S., IKEKAWA N., TAKEMATSU T., 1983. 2-Deoxycastasterone, a new brassinolide-related bioactive steroid from *Pinus* pollen. *Agric. Biol. Chem.* 47, 2419–2420.
- YOKOTA T., BABA J., Koba S., TAKAHASHI N., 1984. Purification and separation of eight steroidal plant-growth regulators from *Dolichos lablab* seed. *Agric. Biol. Chem.* 48, 2529–2534.
- YOKOTA T., KIM S. K., FUKUI Y., TAKAHASHI N., TAKEUCHI Y., TAKEMATSU T., 1987. Brassinosteroids and sterols from a green alga, *Hydrodictyon reticulatum*: configuration at C-24. *Phytochemistry* 26, 503–506.
- YOKOTA T., Koba S., KIM S.K., TAKATSUTO S., IKEKAWA N., SAKAKIBARA M., OKADA K., MORI K., TAKAHASHI N., 1987. Diverse structural variants of the brassinosteroids in *Phaseolus vulgaris* seed. *Agric. Biol. Chem.* 51, 1625–1631.
- YOKOTA T., OGINO Y., SUZUKI H., TAKAHASHI N., SAIMOTO H., FUJIOKA S., SAKURAI A., 1991. Metabolism and biosynthesis of brassinosteroids. [W:] *Brassinosteroids: Chemistry, Bioactivity and Applications*. CUTLER H. G., YOKOTA T., ADAM G. (red). ACS Symposium Series No. 474, American Chemical Society, Washington DC, 86–96.

- YOKOTA T., OGINO Y., TAKAHASHI N., SAIMOTO H., FUJIOKA S., SAKURAI A., 1990. *Brassinolide is biosynthesized from castasterone in Catharanthus roseus crown gall cells*. Agric. Biol. Chem. 54, 1107-1108.
- YOPP J.H., MANDAVA N. B., SASSE J. M., 1981. *Brassinolide, a growth-promoting steroidal lactone. I. Activity in selected auxin bioassays*. Physiol. Plant. 53, 445-452.
- ZUREK D. M., CLOUSE S. D., 1994. *Molecular cloning and characterization of brassinosteroid-regulated gene from elongating soybean (Glycine max L.) epicotyls*. Plant Physiol. 104, 161-170.
- ZUREK D. M., RAYLE D. L., MCMORRIS T. C., CLOUSE S. D., 1994. *Investigation of gene expression, growth kinetics, and wall extensibility during brassinosteroid-regulated stem elongation*. Plant Physiol. 104, 505-513.