

RENATA CISZEWSKA
Akademia Rolnicza w Lublinie

BETAINY I ICH ROLA W METABOLIZMIE ROŚLIN

Wśród wielu różnorodnych związków azotowych o niecałkowicie wyjaśnionej roli biologicznej, a stosunkowo szeroko rozpowszechnionych w roślinach, na uwagę zasługują N-metylowe pochodne aminokwasów zwane betainami. Dotychczasowe badania, sygnalizujące możliwość udziału tej grupy związków w procesach związanych ze wzrostem i rozwojem roślin oraz niektórymi zjawiskami odpornościowymi, skłaniają do przedstawienia charakterystyki poszczególnych betain i omówienia wyników prac dotyczących ich znaczenia w życiu roślin.

Ogólna charakterystyka betain i dróg ich powstawania w roślinach

Z punktu widzenia chemicznego betainy zaliczane są do grupy czwartorzędowych związków amonowych. Charakterystyczną cechą budowy omawianych substancji jest obecność w ich cząsteczkach, obok wiążącego grupy metylowe dodatnio naładowanego atomu azotu, ujemnie naładowanej zjonizowanej grupy karboksylowej. Z uwagi na polarną budowę betainy dobrze rozpuszczają się w wodzie, trudno zaś w rozpuszczalnikach apolarnych.

Do najczęściej spotykanych w roślinach należą betainy wymienione w tabeli, a spośród nich, jak można sądzić na podstawie dotychczasowych badań, bardziej rozpowszechnione są związki o niższych masach cząsteczkowych.

Bliższe dane, dotyczące występowania określonych betain, zamieszczone w doniesieniach i opracowaniach wielu autorów [2, 3, 4, 5, 6, 16, 25, 38, 39, 43, 46, 52, 62, 70], wskazują, że obecność większości tych związków nie jest charakterystyczna dla poszczególnych rodzin, czy też gatunków roślin. Takie betainy jak glicylobetaina, trygonelina, stachydryna, wykryto w bardzo licznych rodzinach roślin. Pozostałe są spotykane mniej powszechnie (np. hypaforyna, jak dotąd, była znaleziona jedynie w roślinach z rodziny *Fabaceae*). Wiele betain zidentyfikowano również w niższych organizmach roślinnych. Wydaje się, że najbardziej bogatymi w betainy są rośliny motylkowe, w których stwierdzono obec-

Betainy występujące w roślinach

Nazwa betainy	Wzór sumaryczny	Masa cząsteczkowa	Aminokwas, którego betaina jest N-metylową pochodną
Glicylobetaina	C ₅ H ₁₁ O ₂ N	117	glicyna
Trygonelina	C ₇ H ₇ O ₂ N	137	kwasy nikotynowy
Stachydryna	C ₇ H ₁₃ O ₂ N	143	prolina
Betonicyna	C ₇ H ₁₃ O ₃ N	159	trans-hydroksyprolina
Turycyna	C ₇ H ₁₃ O ₃ N	159	cis-hydroksyprolina
Karnityna	C ₇ H ₁₅ O ₃ N	161	kwasy β-hydroksy-γ-amino-masłowy
Hercynina	C ₉ H ₁₅ O ₂ N ₃	197	histydyna
Ergotioneina	C ₉ H ₁₅ O ₂ N ₃ S	229	tiolohistydyna
Hypaforyna	C ₁₄ H ₁₈ O ₂ N ₂	264	tryptofan

ność większości znanych betain. Lista roślin zawierających omawiane związki nie jest zamknięta; stałe doskonalenie metod wyodrębiania i identyfikacji tych składników roślin pozwala na uzupełnienie i weryfikację dotychczasowych danych wskazujących niejednokrotnie na ich nieobecność w niektórych gatunkach. Należy przy tym dodać, że betainy mogą nagromadzać się w różnych organach roślin, a ich stężenie w dużej mierze zależy od fazy wegetacji i warunków wzrostu roślin [5].

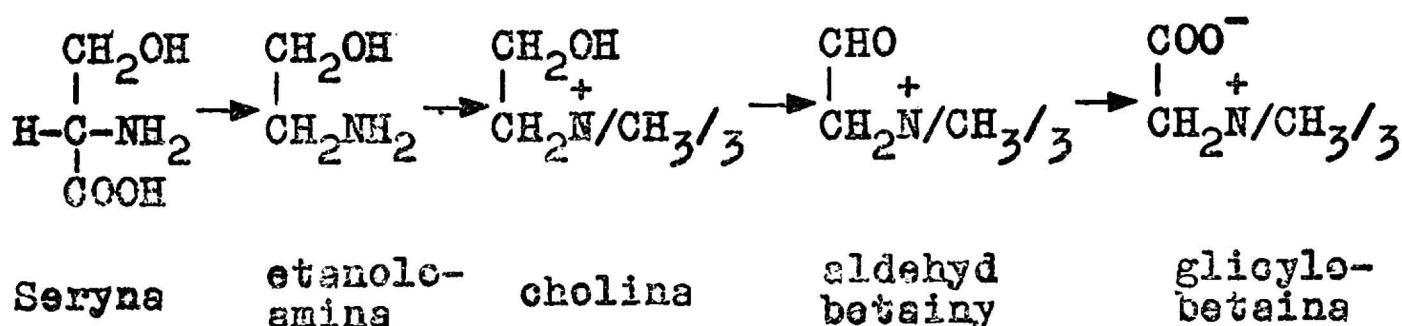
Spośród betain roślinnych do najlepiej poznanych należy glicylobetaina tj. trójmetylowa pochodna glicyny (zwana dawniej betainą) — rys. 1.



Glicylobetaina w znacznych stężeniach (do 5% w s.m.) występuje w liściach buraka cukrowego (*Beta vulgaris*) [5, 60, 70]. Korzenie prawoślazu (*Althaea officinalis* L.) należące do roślin leczniczych zawierają ok. 4% tej betainy [52].

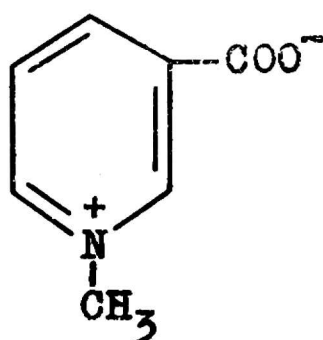
Powstawanie glicylobetainy w *Beta vulgaris* odbywa się w korzeniach skąd związek ten przemieszcza się do łodyg i liści, gdzie się gromadzi [17]. Pierwsze badania nad biosyntezą tej betainy wskazywały, że może ona powstawać w wyniku metylowania glicyny, jednakże dalsze prace nad tym zagadnieniem, jakkolwiek nie wykluczyły takiej drogi tworzenia się glicylobetainy, to jednak wykazały, że w roślinach wyższych i mi-

kroorganizmach bardziej prawdopodobna jest synteza związana z enzymatyczną reakcją utleniania choliny tj. trójmetylowej pochodnej etanolaminy — produktu dekarboksylacji seryny (rys. 2). [12, 17, 18, 19, 21, 56, 57].



W utlenianiu choliny do glicylobetainy uczestniczą enzymy współdziałające z flawoproteidami (oksydaza) i dwunukleotydem nikotynamiadadeninowym (dehydrogenaza) [6]. Należy zaznaczyć, że w niektórych specyficznych warunkach wzrostu roślin (stres wodny) proces powstawania glicylobetainy z prekursorów jedno i dwuwęglowych dominuje nad reakcjami związаныmi z utlenianiem choliny [29].

Obok glicylobetainy do betain szeroko rozpowszechnionych w roślinach należy trygonelina — N-metylowa pochodna kwasu nikotynowego t.j. kwasu pirydyno-3-karboksyłowego, również powszechnie występującego w tych organizmach (rys. 3).

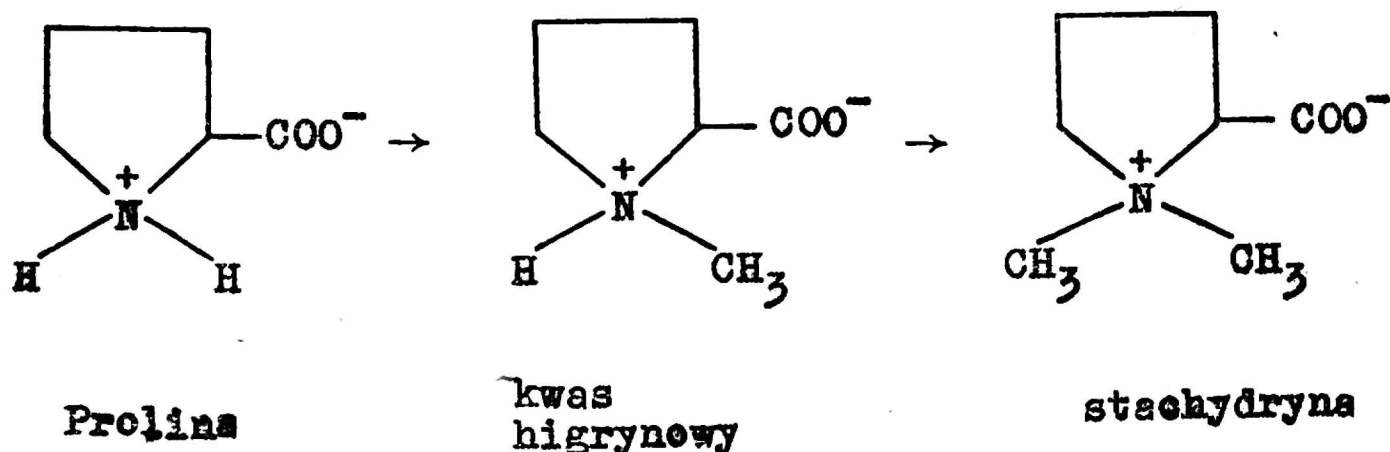


Znaczną zawartością trygoneliny charakteryzują się nasiona kawy, kozieradki, nostrzyków i innych roślin motylkowych [3, 4, 5, 70].

Trygonelina powstaje w wyniku bezpośredniego metylowania kwasu nikotynowego, dla którego prekursorami mogą być takie aminokwasy jak prolina, kwas glutaminowy i ornityna [4, 43]. Wykazano, że przemiana kwasu nikotynowego w trygonelinę zachodząca z udziałem ekstraktów *Pisum sativum* przebiega w obecności enzymu — metylotransferazy, przy optymalnym pH 6—7 [43]. Blaim [4] badając technikę izopotową powstawanie trygoneliny w roślinach kawy (*Coffea arabica*) stwierdził, że związek ten tworzy się w liściach i następnie jest transportowany w kierunku korzeni, przy czym synteza odbywa się przede wszystkim w młodych liściach, natomiast procesy transportowe przebiegają w liściach starszych.

Betainą, będącą N-metylową pochodną proliny jest stachydryna, zazwyczaj występująca w większych stężeniach w liściach, aniżeli w łodygach i nasionach roślin [16]. Rośliną zawierającą stosunkowo duże ilości tej betainy jest lucerna.

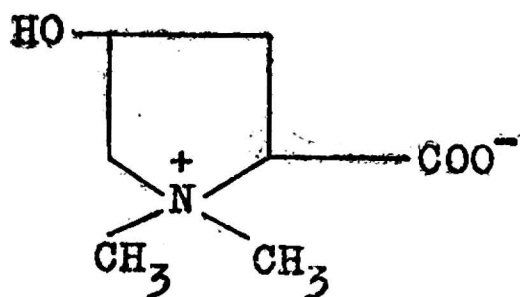
Stachydryna powstaje w wyniku dwustopniowego metylowania proliny, przy czym przejściowym produktem jest, zidentyfikowany w roślinach, kwas higrynowy, tj. N-metyloprolina — (rys. 4).



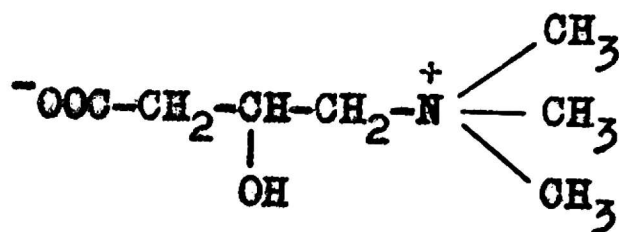
Wykazano, że do biosyntezy stachydryny może być wykorzystany kwas glutaminowy, ornityna oraz bezpośredni jej prekursor — kwas higrynowy [39].

W nasionach lucerny obok stachydryny stwierdzono również obecność jej homologu — homostachydryny, której nie znaleziono w roślinach 1—5 miesięcznych [55]. Autorzy tych badań z wysterylizowanych nasion, korzeni i części nadziemnych uzyskali kultury tkankowe. Obecność stachydryny wówczas stwierdzono tylko w kulturach tkankowych z części nadziemnych zawierających chlorofil, natomiast homostachydryny nie wykryto.

Do betain należących do pochodnych hydroksyproliny należą: betonicyna (achileina) i turycyna (rys. 5).

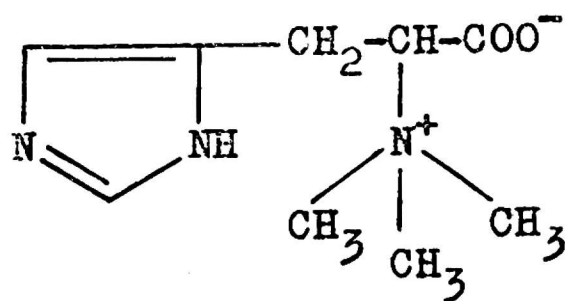
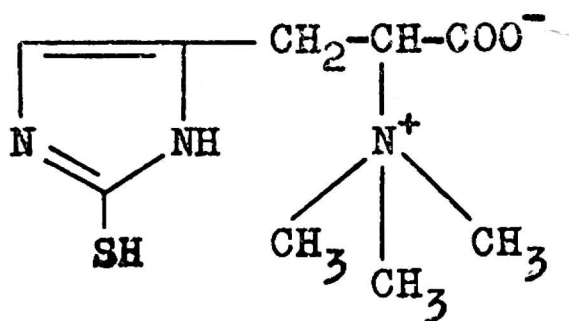


Związki te, zidentyfikowane w roślinach rodzin *Fabaceae* i *Labiatae*, są N-metylowymi pochodnymi izomerów cis i trans hydroksyproliny, których obecność również stwierdzono w niektórych roślinach [38, 39, 43]. Brak jest bliższych danych na temat powiązania biosyntezy tych betain z metabolizmem proliny i hydroksyproliny — aminokwasów posiadających duże znaczenie w procesach wzrostowych roślin [38, 39].



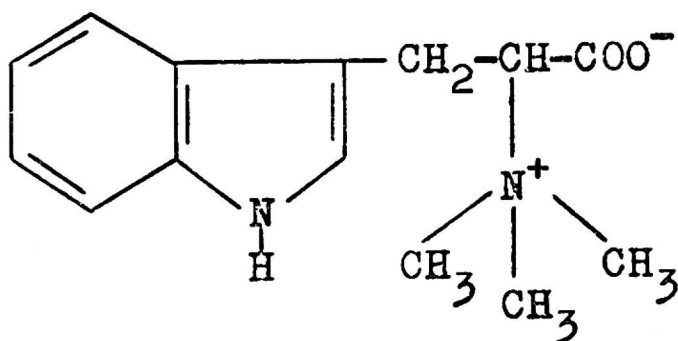
Stosunkowo niedawno wykryto w roślinach karnitynę — betainę kwasu β -hydroksy- γ -aminomasłowego [46]. Najbogatszym jej źródłem spośród badanych roślin, okazały się rośliny Avocado [46, 47]. Procesy powstawania karnityny obserwowano w początkach kiełkowania nasion [41]. Z badań przebiegu biosyntezy tej betainy w niższych organizmach (*Neurospora crassa*) wiemy, że może ona tworzyć się z zawierających grupy metylowe związków w rodzaju N-trójmetylolizyny, powstającej z lizyny i metioniny. Przekształcenia N-trójmetylolizyny w karnitynę związane są z przebiegiem szeregu reakcji, przy czym bezpośrednim prekursorem karnityny w *Neurospora crassa* jest podlegająca reakcji hydroksylacji trójmetylowa pochodna kwasu γ -aminomasłowego [37, 51]. Podobną drogę przemian N-trójmetylolizyny w karnitynę lub betainę kwasu aminomasłowego stwierdzono również w organizmach zwierzęcych, jednakże nadal dyskutowane jest powstawanie pośrednich metabolitów [11, 33, 45, 53].

Do betain powiązanych biogenetycznie z histydyną należą: ergotioneina (rys. 7) i hercynina (rys. 8).



Ergotioneina jest trójmetylową pochodną 2-tiolohistydyny — aminokwasu, który w przyrodzie nie występuje w stanie wolnym [39]. W *Neurospora crassa* i w sporyszu betaina ta była wytwarzana z histydyny, a nie bezpośrednio w wyniku metylowania tiolohistydyny. Pierwszym produktem przemiany histydyny w ergotioneinę jest prawdopodobnie jej trójmetylowa pochodna, zwana hercyniną. Dalsze reakcje, przekształcające hercyninę w ergotioneinę, wymagają udziału cysteiny, metioniny lub innych związków zawierających siarkę (siarczany, tiosiarczany) [38, 39, 43]. W stanie wolnym hercyninę wykryto w grzybach wyższych. W *Coprinus comatus* hercynina występuje w stanie związanym z ergotioneiną [39].

Do betain roślinnych należy również hypaforyna (rys. 9), która jest produktem metylowania tryptofanu i była zidentyfikowana w gatunkach roślin z rodziny *Fabaceae* [25, 32, 43, 70].



Jak wynika z przedstawionych prac dotyczących przebiegu biosyntezy betain w roślinach, omawiane związki mogą tworzyć się albo na drodze metylowania odpowiednich aminokwasów, albo też ich bezpośrednimi prekursorami są związki zawierające w swej budowie grupy metylowe. W procesach metylowania związanych z powstawaniem betain donorem grup metylowych jest adenozyłometionina — uniwersalny ale nie jedyny związek metylujący w systemach biologicznych [20, 38, 39, 43, 54]. Zaobserwowano, że synteza betain związana jest z intensywną przemianą materii, a więc zachodzi w młodych organach i merystemach pędów i korzeni, w których procesy metylowania prawdopodobnie dominują nad reakcjami demetylowania typowymi dla starzejących się tkanek [5].

Przemiany betain oraz ich powiązanie z metabolizmem innych składników roślin

Główną drogą przemian betain w roślinach są przekształcenia ściśle związane z metabolizmem jednostek jednowęglowych, a w szczególności ze sprzężonymi ze sobą reakcjami demetylowania i metylowania. W przebiegu tych procesów w organizmach żywych możemy wyróżnić dwa rodzaje mechanizmów, z których jeden związany jest z przenoszeniem grup metylowych „w całości” z donora na odpowiedni akceptor, a drugi z reakcjami redox [15]. W tym drugim przypadku demetylowanie wiąże się z utlenianiem grup metylowych, niekiedy aż do CO_2 , zaś metylowanie dotyczące powstawania grup metylowych *de novo* ma prawdopodobnie charakter redukcyjny. Biologiczna labilność grup metylowych tj. zdolność do ich odłączania i następnie przyłączania do odpowiednich akceptorów w procesach transmetylowania, jak się wydaje, pozostaje w ścisłym związku z obecnością w cząsteczkach związków dodatnio naładowanego atomu „oniowego”, do którego grupy te są przyłą-

czone. Przenoszenie grup metylowych odbywa się wówczas w wyniku reakcji nukleofilnego podstawienia. Przy tym dodatnio naładowany atom donora przyciąga parę elektronową realizującą wiązanie z grupą metylową, co w obecności enzymu — metylotransferazy może prowadzić do tego, że grupa — CH₃ ulegnie atakowi ze strony atomów akceptora posiadającego wolne pary elektronów [54]. Należy nadmienić, że badania tego typu reakcji nastroczają wiele trudności, bowiem ich przebieg możliwy jest jedynie przy udziale nietkniętych tkanek, ze względu na konieczną obecność nienaruszonego układu enzymatycznego biorącego udział w przenoszeniu grup metylowych.

Znaczenie procesów demetylowania w metabolizmie betain wiąże się zarówno z rolą powstałych produktów, którymi mogą być w końcowej fazie odpowiednie aminokwasy, jak też z zagadnieniem wykorzystania grup metylowych betain w syntezie wielu różnorodnych składników roślin. Badania omawianych reakcji dotyczyły głównie najbardziej rozpowszechnionych betain roślinnych. Jedną z ważniejszych reakcji tego typu jest przenoszenie grup metylowych z glicylobetainy na homocysteinę przy udziale niespecyficznej metylotransferazy betaina: homocysteina (E. C. 2. 1. 1. 5.) prowadzące do powstawania metioniny, która po aktywacji w reakcji z ATP może przekazywać grupy metylowe innym związkom [38, 54]. Stwierdzono, że grupy metylowe glicylobetainy mogą być wykorzystane w syntezie nikotyny w tytoniu [13]. Czy grupa metylowa tej betainy zostaje przeniesiona bezpośrednio na nornikotyne, czy poprzez przekazanie jej najpierw na homocysteinę, w zupełności nie rozstrzygnięto chociaż wyniki doświadczeń izotopowych wskazują, że jest to prawdopodobnie proces transmetylowania via adenozyłometionina. Wykazano również, że grupy metylowe glicylobetainy mogą włączać się w budowę metylotryraminy (surinaminy) i dwumetylotryraminy (hordeniny) w kiełkującym jęczmieniu [43]. Związki te są produktami metylowania tryraminy powstającej w wyniku dekarboksylacji tyrozyny [38, 39]. Dalsze metylowanie hordeniny może prowadzić do powstania trójmetylowej pochodnej, zwanej kandycyną, o podobnych do betain właściwościach z uwagi na obecność w jej cząsteczce całkowicie zmetylowanego czterowiązalnego atomu azotu.

Procesy demetylowania trygoneliny związane są z wykorzystaniem powstającego kwasu nikotynowego w syntezie różnych składników roślin. W siewkach grochu i w drożdżach stwierdzono udział kwasu nikotynowego powstałego z trygoneliny w syntezie dwunukleotydu nikotynamidoadeninowego (NAD⁺) — ważnego koenzymu oksydoreduktaz [39].

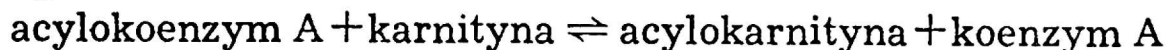
Wydaje się, że w przypadku betain zawierających kilka grup metylowych w początkowym stadium demetylowania powinny zachodzić procesy transdemetylowania, zaś po utracie centrum „oniowego” bardziej praw-

dopodobne jest utleniające demetylowanie, z uwagi na większą stabilność pozostałych grup metylowych. Utleniające demetylowanie związane jest z przemianą grup metylowych w formaldehyd, który w dalszych etapach może utleniać się poprzez kwas mrówkowy do CO₂, lub w połączeniu z kwasem tetrahydrofaliowym (CoF) uczestniczyć w metabolizmie jednostek jednowęglowych. Powstawanie formaldehydu stwierdzono *in vivo* przy udziale bezkomórkowych ekstraktów *Achromobacter chlonophagum* [56]. Jak wskazują przytoczone wyżej przykłady, procesy demetylowania są ogniwem łączącym metabolizm betain, aminokwasów oraz jednostek jednowęglowych.

Obok reakcji demetylowania drugą drogą przemian spotykaną w metabolizmie betain są procesy związane z powstawaniem amin. Jeżeli pierwszym etapem degradacji betain jest całkowite demetylowanie prowadzące do powstawania odpowiednich aminokwasów, to tworzenie się amin w takich przypadkach jest wynikiem reakcji dekarboksylacji zachodzących przy udziale roślinnych dekarboksylaz aminokwasowych. W tym miejscu należy raczej wspomnieć o przemianach betain związanych z powstaniem metyloamin, choć mechanizmy i enzymy uczestniczące w tych procesach nie są dostatecznie poznane. Tworzenie się trójmetyloaminy z glicylobetainy i choliny było sugerowane od dawna, a obecność tej aminy była stwierdzona w wielu roślinach wyższych, grzybach i mikroorganizmach [18, 19, 26, 27, 39, 43]. Cromwell i Richardson badali syntezę i przemiany trójmetyloaminy w komosie mierzliwej (*Chenopodium vulvaria* L.) — roślinie szczególnie bogatej w tę aminę. Weryfikując swoje poprzednie doświadczenia, w których uzyskano z liści tych roślin preparat enzymatyczny katalizujący przy pH 7,8 przemianę choliny do trójmetyloaminy i glikolu etylenowego, stwierdzili, że w badanych roślinach hodowanych w warunkach sterylnych cholina nie była bezpośrednio metabolizowana do trójmetyloaminy. W produktach przemian choliny w tych roślinach obok glicylobetainy stwierdzono obecność tlenu trójmetyloaminy i dwumetyloglicyny [19]. Wydaje się, że działalność mikroorganizmów w znacznym stopniu przyczynia się do powstawania metyloamin z choliny i betain. Przemiany tego typu przebiegają w gnijących produktach spożywczych oraz w ziarnie zbóż zarażonym grzybami z rodziny *Tilletiaceae*. Melasa z buraków cukrowych zawierająca znaczne ilości glicylobetainy była nawet wykorzystywana do otrzymywania trójmetyloaminy. Tworzenie się metyloamin w omawianych procesach związane jest z powstawaniem różnych produktów degradacji o budowie zależnej od struktury poszczególnych betain i warunków zachodzących reakcji. W procesach przebiegających z udziałem bakterii anaerobowych obok trójmetyloaminy stwierdzono powstawanie z glicylobetainy etanolu i kwasu octowego [19]. Bakterie *Alcaligenes faecalis* i *Escherichia coli*

przekształcały ergotioneinę w trójmetyloaminę i kwas triolourokainowy przy optymalnym pH 8,5—9 [43].

Obok przedstawionych przemian dotyczących głównie metabolizmu grup metylowych betain należy wspomnieć o reakcjach specyficznych, charakterystycznych dla niektórych tylko omawianych związków. Do bardziej interesujących z uwagi na ich znaczenie należy, stwierdzone w ostatnich latach w roślinach, powstawanie estrów karnityny w enzymatycznej reakcji tej betainy z aktywnymi formami kwasów tłuszczowych wg schematu:



Powstawanie palmitylokarnityny katalizuje transferaza E. C. 2. 3. 1. 21) zidentyfikowana w mitochondrialnych preparatach roślin *Avocado* i *Pisum sativum* [42, 47, 69]. Procesy powstawania acylowych pochodnych karnityny w roślinach, podobnie jak i w organizmach zwierzęcych, odgrywają istotną rolę w metabolizmie kwasów tłuszczowych [24]. Estry karnityny uczestniczą w transporcie tych związków do miejsc ich utleniania [42, 46, 47, 69]. Stymulacyjny wpływ na utlenianie kwasów tłuszczowych obserwowano tylko w przypadku L karnityny, natomiast jej izomer — D karnityna była inhibitorem tych procesów [47].

Wśród reakcji specyficznych betain na uwagę zasługuje również przemiana hypaforyny w kwas 3- (3-indolylo-akrylowy) wykazujący właściwości typowe dla regulatorów wzrostu roślin [30, 31, 32]. Przebieg tej reakcji udowodniono w roślinach *Lens culinaris*, w których stwierdzono obecność tych związków [32].

Podane przykłady wskazują, że betainy są związkami uczestniczącymi w różnorodnych procesach metabolicznych roślin. Intensywność przebiegu określonych reakcji biochemicznych pozostaje w ścisłym związku z reakcjami fizjologicznymi komórek roślinnych, dlatego też szereg prac w ostatnich latach poświęcono badaniom mającym na celu bliższe poznanie biochemiczno-fizjologicznej roli omawianej grupy substancji.

Rola betain w niektórych fizjologiczno-biochemicznych procesach oraz reakcjach odpornościowych roślin

Badania biologicznej aktywności betain początkowo dotyczyły określenia wpływu tych związków na kiełkowanie nasion i procesy wzrostowe niektórych roślin. Wheeler zaobserwował, że glicylobetaina hamuje wzrost młodych liści buraków i fasoli, a mechanizm jej działania nie jest związany z bezpośrednim wpływem na metabolizm substancji wzrostowych roślin [71]. Hamujący wpływ na kiełkowanie i wzrost kiełków niektórych roślin obserwowano również w przypadku trygoneliny, przy tym

wykazano, że ta betaina oddziałuje na temperaturę kiełkowania nasion machorki (*Nicotiana rustica*) [4, 7]. Karsten własności trygoneliny porównywał z aktywnością cytokinin, chociaż wywołanie analogicznych efektów wymagało znacznie wyższych stężeń trygoneliny niż kinetyny [36]. Badania biologicznej roli trygoneliny, prowadzone przez Blaima, wskazywały raczej nie na bezpośredni jej wpływ na procesy wzrostu roślin, ale obserwowane efekty wiązały się najprawdopodobniej z działaniem kwasu nikotynowego powstającego w wyniku demetylowania tej betainy [4].

W innych pracach nad rolą niektórych betain w procesach wzrostowych roślin, na podstawie szeregu biotestów wykazano, że działanie glicylobetainy zależy zarówno od jej stężenia jak i rodzaju roślin [30]. W zakresie stężeń 10^{-3} M — 5×10^{-2} M betaina ta stymulowała procesy wzrostu korzeni *Lens culinaris* L. Poniżej dolnej granicy tego stężenia nie wykazywała znacznego wpływu, zaś powyżej — była wyraźnym inhibitorem badanych procesów. Zahamowanie kiełkowania oraz wzrostu siewek *Beta vulgaris* było proporcjonalne do stężeń glicylobetainy. W tych samych warunkach hamowanie kiełkowania nasion sałaty (*Lactuca sativa*) i pieprzycy siewnej (*Lepidium sativum*) było obserwowane przy stężeniu 5×10^{-1} M (które określono jako toksyczne), zaś wzrost siewek hamowany był przez niższe stężenia glicylobetainy.

W analogicznych doświadczeniach dotyczących badania aktywności biologicznej hypaforyny wykazano, że związek ten w stężeniu 5×10^{-5} M podobnie działa na rośliny jak kwas indoliloctowy, czy też kwas indoliloakrylowy [30]. Wyniki tych doświadczeń wydają się interesujące z uwagi na możliwość przemian hypaforyny w kwas indoliloakrylowy które, jak wspomniano, były udowodnione w roślinach *Lens culinaris* [32]. Mając na celu bliższe poznanie mechanizmu działania glicylobetainy i hypaforyny na procesy wzrostowe roślin przebadano wpływ trójmetyloaminy, która może się tworzyć w wyniku przemian tych betain, jednakże w granicach stężeń 10^{-10} M — 10^{-2} M nie zaobserwowano różnic we wzroście badanych roślin [30]. Autorzy tych badań sugerują, że obserwowana aktywność biologiczna betain związana jest ze strukturą „oniową” charakterystyczną dla wielu retardantów takich jak AMO-1618, CCC i innych czwartorzędowych związków amonowych. Korelacja pomiędzy regulacją wzrostu i hamowaniem aktywności niektórych enzymów przez tego typu związki może wskazywać, że ich działanie wiąże się z odwracalnym wpływem na pewne systemy enzymatyczne uczestniczące w badanych procesach [44].

Rola biologiczna karnityny w roślinach do niedawna nie była znana. Badając powstawanie tej betainy w czasie kiełkowania nasion grochu (*Pisum sativum*) zaobserwowano, że jej stężenie rośnie z chwilą namo-

czenia nasion i po upływie 24 godzin wzrasta około 6-krotnie, a następnie już po 48 godzinach maleje. Zwiększenie intensywności syntezy karnityny tuż przed kiełkowaniem wskazywało na jej udział w inicjacji procesów wzrostowych [41]. Fakt ten wiąże się z funkcją, jaką pełni ta betaina w „uruchamianiu” zapasów kwasów tłuszczowych w nasionach. Karnityna, jak wyżej wspomniano, uczestniczy w transporcie tych związków poprzez błony mitochondrialne do struktur, gdzie następują procesy utleniania tych połączeń dostarczające energii niezbędnej we wstępnych fazach kiełkowania nasion [42, 47, 69].

Omawiając fizjologiczną rolę betain należy też wspomnieć o badaniach, w których wykazano, że glicylobetaina jest związkiem posiadającym istotne znaczenie w procesach osmotycznych komórek roślinnych, warunkujących transport elektrolitów z korzeni do części nadziemnych roślin [23, 28, 29, 62, 63, 64]. Zagadnienie to jest ściśle związane z odpornością roślin na wysokie stężenia soli oraz na niedobory wodne w środowisku wzrostu. Przeprowadzono badania zawartości betain w czternastu gatunkach roślin różniących się stopniem wrażliwości na te czynniki oraz określono wpływ różnych stężeń soli na nagromadzenie się tych substancji [64]. Nie znaleziono związku pomiędzy zawartością choliny i trygonyliny a odpornością analizowanych roślin, natomiast stwierdzono, że zawartość glicylobetainy zależała zarówno od genetycznie uwarunkowanej wrażliwości na znaczne stężenia soli, jak i od poziomu zasolenia środowiska odżywczego. W największym stężeniu glicylobetaina występowała w roślinach odpornych, w nieco mniejszym w gatunkach średnioodpornych, zaś rośliny wrażliwe na zasolenie były pozbawione tej betainy, lub zawierały jej bardzo nieznaczne ilości. Wprowadzenie soli do środowiska wzrostu roślin powodowało wyraźne zwiększenie zawartości glicylobetainy w gatunkach odpornych. Ponadto stwierdzono, że stężenie powstającej w tych warunkach betainy korelowało z wielkościami ciśnienia osmotycznego soku komórkowego badanych roślin [64]. Podobną rolę w regulacji zjawisk osmotycznych komórek roślinnych spełnia prolina [14, 23, 61], jednakże jej obecność, jak i obserwowane zwiększenie jej stężenia w warunkach stresu spowodowanego niedoborem wody, czy też silnym zasoleniem środowiska wzrostu [23, 61, 64], nie zależały tak wyraźnie jak w przypadku glicylobetainy od genetycznych uwarunkowań wrażliwości roślin na omawiane czynniki [64]. Z tych względów wydaje się, że w hodowli nowych odmian roślin odpornych na suszę i zasolenie środowiska należałoby mieć na uwadze rośliny o wyższej zawartości glicylobetainy, pełniącej rolę organicznego, cytoplazmatycznego regulatora zjawisk osmotycznych. Bardziej szczegółowe badania nad nagromadzeniem się tej betainy w warunkach stresu wodnego, prowadzone z zastosowaniem metod izotopowych, wykazały, że w tym przypadku obser-

wowane tworzenie się glicylobetainy związane jest z jej syntezą z dwu i jednowęglowych prekursorów. Przemianę choliny w betainę również rejestrowano ale nie był to proces dominujący w stresowych warunkach wzrostu roślin [29]. W przypadku stworzenia ponownie roślinom sprzyjających warunków, w okresie powrotu do zdrowia, obserwowano nieznaczne zmniejszanie się zawartości glicylobetainy nagromadzonej w czasie stresu, co wskazywało na jej małą aktywność metaboliczną. Rola glicylobetainy jako czynnika ochronnego dla roślin w czasie ich wzrostu w niesprzyjających warunkach zaopatrzenia w wodę i sole nadal jest dyskutowana. Wydaje się, że niewrażliwość wielu enzymów na znaczne stężenia glicylobetainy (do 500 mM) [50], jak i jej lokalizacja w cytoplazmie [28] oraz bliższe dane uzyskane podczas badania struktur komórkowych i enzymów w nich występujących w gatunkach odpornych na omawiane czynniki [22, 40] pozostają w zgodzie z przedstawioną wyżej funkcją tej betainy w regulacji zjawisk osmotycznych i ochronie komórek roślinnych przed wysokimi stężeniami elektrolitów. Z uwagi na zachowanie aktywności enzymów w roztworach glicylobetainy, związek ten zastosowano do izolowania i konserwacji chloroplastów, co okazało się bardziej korzystne dla utrzymania ich stabilności niż użycie do tego celu sorbitolu, czy też proliny [40].

Interesującym zagadnieniem dotyczącym biologicznego znaczenia betain jest możliwość udziału tych związków w reakcjach odpornościowych roślin na niektóre choroby. Wskazują na to prace, poświęcone badaniom wpływu glicylobetainy na rozwój fitopatogenów odpowiedzialnych za gnicie buraka cukrowego oraz wyniki oznaczeń aktywności dehydrogenazy cholinowej uczestniczącej w przemianie choliny w glicylobetainę w gatunkach o zróżnicowanej odporności na te patogeny [58, 59]. Zaobserwowano, że roztwory glicylobetainy w stężeniach bliskich zawartości tej betainy w liściach i korzeniach buraka cukrowego wykazują hamujący wpływ na wzrost patogenów powodujących gnicie tych roślin. Określono aktywność dehydrogenazy cholinowej w korzeniach buraka cukrowego i porażonego przez badane patogeny i stwierdzono dwukrotnie wyższą aktywność tego enzymu w odmianie odpornej. Na podstawie tych badań autorzy wnioskuja, że proces tworzenia się glicylobetainy z choliny przy udziale dehydrogenazy cholinowej może być jednym z czynników odgrywających istotną rolę w odporności roślin na porażenie fitopatogenami. Z kolei w innych badaniach stwierdzono, że cholina i w mniejszym stopniu glicylobetaina, występująca w wyższych stężeniach w *Triticum aestivum* są stymulatorami wzrostu dla *Fusarium graminearum*, a więc należą do związków odpowiedzialnych za wrażliwość pszenicy na te patogeny [49, 66, 67]. Szereg bardziej szczegółowych danych na temat wpływu betain na mikroorganizmy nie pozwala na jasne

sprecyzowanie roli tych związków w odporności roślin na choroby, chociaż zagadnienie to niewątpliwie zasługuje na uwagę [48, 65, 68].

Prowadzone były również prace nad rolą czwartorzędowych związków amonowych, a wśród nich i glicylobetainy, choliny oraz związków pokrewnych, w mrozoodporności niektórych roślin. Badając gatunki ziemniaka odporne (*Solanum schreiteri*) i wrażliwe (*Solanum tuberosum*) na niskie temperatury stwierdzono ilościowe różnice w zawartości choliny, jej niektórych pochodnych oraz niezidentyfikowanych substancji z grupy czwartorzędowych związków amonowych. Ponadto obserwowano odmienne reakcje tych roślin na działanie glicylobetainy, choliny i związków pokrewnych, przejawiające się w powstawaniu zmian jakościowych i ilościowych w składzie czwartorzędowych związków amonowych i innych chemicznych składników analizowanych roślin [8, 9, 10, 34, 35].

Jak wynika z wyżej przytoczonych danych sygnalizujących udział betain w procesach wzrostowych i w różnorodnych zjawiskach odpornościowych roślin, przy obecnym stanie wiedzy, nie można jeszcze jednoznacznie i w pełni określić złożonej roli omawianych substancji. Z uwagi na ważkość tego problemu z punktu widzenia biochemii roślin i znaczenia dla rolnictwa, badania w tym kierunku wymagają prowadzenia dalszych, wnikliwych doświadczeń.

LITERATURA

1. Aberg B.: Studies on plant growth regulators. XVIII. Some β -substituted acrylic acids, Kungl. Lantbrukshögskolans Annaler, 27, 99—123, 1961.
2. Ahman V. U., Basha A., Rahman A. U.: Phytochemistry, 14 (1), 292—293, 1975.
3. Blaim K.: Roczn. Nauk Roln., 86 A-3, 527—531, 1962.
4. Blaim K.: Roczn. Nauk Roln., 85 A-2, 307—341, 1962.
5. Blaim K.: Swoiste substancje roślin uprawnych, PWRiL, Warszawa, 1965.
6. Blaim K.: Postępy Nauk Roln., 2, 53—63, 1967.
7. Blaim K., Gawroński E.: Bull. Acad. Polon. Sci. (ser. sci. biol.), Cl. V 14 (1), 1—5, 1966.
8. Bokariew K. S., Iwanowa R. P.: Fizjoł. rast., 18 (2), 365—368, 1971.
9. Bokariew K. S., Iwanowa R. P.: Fizjoł. rast., 17 (5), 1070—1075, 1970.
10. Bokariew K. S., Iwanowa R. P.: Fizjoł. rast., 24 (1), 196—199, 1971.
11. Brass E. P., Hoppel C. L.: Biochem. J., 188 (2), 451—458, 1980.
12. Bregoff H. M., Delviche C. C.: J. Biol. Chem. 217, 819—828, 1955.
13. Byerrum R. U., Sato C. S., Ball C. D.: Plant Physiol., 31, 374—377, 1956.
14. Chittenden C. G., Laidman D. L., Ahmad N., Wyn Jones R. G.: Phytochemistry, 17 (8), 1209—1216, 1978.
15. Ciszewska R.: Badania nad procesami metylacji i demetylacji głównych alkaloidów roślin rodzaju *Nicotiana*, Praca doktorska, WSR, Lublin, 1971.

16. Connor M. A., Stark J. B., Fritz J. S., Kohler G. O.: *J. Agr. Food Chem.*, 21 (2), 195—198, 1973.
17. Cromwell B. T., Rennie S. D.: *Biochem. J.*, 55, 189—192, 1953.
18. Cromwell B. T., Rennie S. D.: *Biochem. J.*, 58, 318—322, 1954.
19. Cromwell B. T., Richardson M.: *Phytochemistry*, 5 (4), 735—746, 1966.
20. Davies D. D., Giovanelli J., Rees T.: *Biochemia roślin* (tłum. z ang.) PWRiL, Warszawa 1969.
21. Delwiche C. C., Bregoff H. M.: *J. Biol. Chem.*, 233 (2), 430—433, 1958.
22. Flowers T. J., Hall J. L.: *J. Exp. Bot.*, 27 (99), 673—689, 1976.
23. Flowers T. J., Troke P. F., Yeo A. R.: *Ann Rev. Plant Physiol.*, 28, 89—121, 1977.
24. Fritz I. B.: *Advanc. Lipid Res.*, 1, 285—334, 1963.
25. Ghosal S., Banerjee P. K., Banerjee S. K.: *Phytochemistry*, 9 (2), 429—433, 1970.
26. Gugenheim M.: *Die biogenen Amine*, Karger Verlag, Basel — New York 1951.
27. Gugenheim M.: w Ruhland W.: *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, Bd. 8, Springer Verlag, Berlin — Göttingen — Heidelberg, 1958.
28. Hall J. L., Harvey D. M. E., Flowers T. J.: *Planta*, 140 (3), 59—62, 1978.
29. Hanson A. D., Nelson C. E.: *Plant Physiol.*, 62 (2), 305—312, 1978.
30. Hofinger M., Coumans M., Ceulemans E., Gaspar T.: *Planta medica*, 30, 303—309, 1976.
31. Hofinger M., Gaspar T., Darimont E.: *Phytochemistry*, 9 (8), 1757—1761, 1970.
32. Hofinger M., Monseur X., Pais M., Jarreau F. X.: *Phytochemistry*, 14 (2), 475—477, 1975.
33. Hoppel C. L., Cox R. A., Novak R. F.: *Biochem. J.*, 188 (2), 509—519, 1980.
34. Iwanowa R. P., Bokariew K. S.: *Fizjoł. rast.*, 17 (1), 58—62, 1970.
35. Iwanowa R. P., Bokariew K. S.: *Fizjoł. rast.*, 18 (1), 121—124, 1971.
36. Karsten U.: *Naturwiss.*, 53 (9), 232—233, 1966.
37. Kaufman R. A., Broquist H. P.: *J. Biol. Chem.*, 252 (21), 7437—7439, 1977.
38. Kączkowski J.: *Biochemia roślin*, tom I, PWN, Warszawa, 1980.
39. Kretowicz W.: *Przemiany azotu w roślinach* (tłum. z j. ros.), PWRiL, Warszawa, 1977.
40. Larkum A. W. D., Wyn Jones R. G.: *Planta*, 145 (4), 393—394, 1979.
41. McNeil P. H., Thomas D. R.: *Phytochemistry*, 14, 2335—2336, 1975.
42. McNeil P. H., Thomas D. R.: *J. Exp. Bot.* 27 (101), 1163—1180, 1976.
43. Mothes K., Schütte H. R.: *Biosynthese der Alkaloide*, VEB, Deutsch. Verlag der Wissenschaften, Berlin, 1969.
44. Newhal W. F., i in.: *J. Agr. Food Chem.*, 23 (5), 838—840, 1975.
45. Novak R. F., Swift T. J., Hoppel C. L.: *Biochem J.*, 188 (2), 521—527, 1969.
46. Panter R. A., Mudd J. B.: *Fed. Eur. Biochem. Soc. Lett.*, 5, 169—170, 1969.

47. Panter R. A., Mudd J. B.: *Biochem. J.*, 134, 655—658, 1973.
48. Pearce R. B., Strange R. N.: *Physiol. Plant. Pathol.*, 11 (2), 143—148, 1977.
49. Pearce R. B., Strange R. N., Smith H.: *Phytochemistry*, 15 (6), 953—954, 1976.
50. Pollard A., Wyn Jones R. G.: *Planta*, 144 (3), 291—298, 1979.
51. Rebouche C. J., Broquist H. P.: *J. Bacteriol.*, 126 (3), 1207—1214, 1976.
52. Rumińska A.: *Rośliny lecznicze*, PWN, Warszawa, 1973.
53. Sachan D. S., Hoppel C. L.: *Biochem. J.*, 183 (2), 529—534, 1980.
54. Sawickij J. W., Zieliński W. G.: *Usp. sowr. biol.*, 67 (3), 365—382, 1969.
55. Sethi J. K., Carew D. P.: *Phytochemistry*, 13 (2), 321—324, 1974.
56. Shieh H. S.: *Canad. J. Microbiol.*, 12 (2), 299—302, 1966.
57. Shieh H. S., Spears D.: *Canad. J. Bot.*, 45 (8), 1255—1261, 1967.
58. Sokołowa W. E., Zwiagnicewa J. W.: *Prikl. bioch. i mikrobiol.*, 4, 45—50, 1968.
59. Sokołowa W. E., Zwiagnicewa J. W., Pelc M. Ł.: *Dokl. Akad. Nauk ZSRR*, 173 (6), 1455—1458, 1967.
60. Steinmetzer W.: *Zucker*, 25 (2), 48—57, 1972.
61. Stewart G. R., Lee J. A.: *Planta*, 120, 279—289, 1974.
62. Storey R., Ahmad N., Wyn Jones R. G.: *Oecologia*, 27, 319—332, 1977.
63. Storey R., Wyn Jones R. G.: *Plant Sci. Lett.*, 4, 161—168, 1975.
64. Storey R., Wyn Jones R. G.: *Phytochemistry*, 16 (4), 447—453, 1977.
65. Strange R. N., Deramo A., Smith H.: *Trans. Brit. Mycol. Soc.*, 70, (2), 201—207, 1978.
66. Strange R. N., Smith H.: *Trans. Brit. Mycol. Soc.*, 70 (2), 193—199, 1978.
67. Strange R. N., Smith H.: *Trans. Brit. Mycol. Soc.*, 70 (2), 187—192, 1978.
68. Strange R. N., Smith H., Majer R. J.: *Nature*, 238, 103—104, 1972.
69. Thomas D. R., McNeil P. H.: *Planta*, 132, (1), 61—63, 1976.
70. Werle E.: (red. Peach K., Tracey M. V.), vol. IV, Springer — Verlag, Berlin — Göttingen — Heidelberg, 1955.
71. Wheeler A. W.: *Ann. appl. Biol.*, 63 (1), 127—133, 1969.

PAŃSTWOWE WYDAWNICTWO ROLNICZE I LEŚNE
POLECA KSIĄŻKĘ

DR WIKTOR ŚWIĘCICKI, DR WOJCIECH K. ŚWIĘCICKI

ROŚLINY STRĄCZKOWE ŹRÓDŁEM BIAŁKA
PASZOWEGO

WARSZAWA 1981, S. 141, NAKŁ. 10 000 EGZ., ZŁ 28,—

Sprawa wyżywienia ludności nabiera coraz większego znaczenia i staje się ważnym problemem. Produkcja żywności szczególnie mięsa związana jest ściśle z posiadaną ilością pasz treściwych, zwłaszcza białkowych.

Autorzy niniejszego opracowania przedstawili technologię uprawy roślin motylkowych gruboziarnistych, wartość ich nasion jako komponentów pasz treściwych oraz uproszczone sposoby sporządzania pasz treściwych w gospodarstwie.

Na wstępie Autorzy charakteryzują rośliny stanowiące główne źródło białka oraz omawiają wartość pokarmową białka roślinnego. W dalszej części podano uprawę roślin strączkowych na nasiona z przeznaczeniem na paszę. Omówiono takie rośliny jak: bobik, groch siewny, groch polny, pastewny, łubin żółty, biały, wąskolistny, wykę siewną oraz uprawę roślin strączkowych na nasiona w siewach mieszanych. W tej części książki podano znaczenie gospodarcze poszczególnych roślin strączkowych, charakterystykę odmian, wymagania środowiskowe, uprawę roli i nawożenie, siew i zabiegi pielęgnacyjne oraz zbiór i przechowywanie nasion, jak również choroby i szkodniki roślin. Na zakończenie podano przykłady sporządzania mieszanek pasz treściwych z krajowych surowców roślinnych.

Jest to książka przeznaczona dla producentów i służby rolnej. Książkę tę można nabyć w wojewódzkich księgarniach rolniczych „Domu Książki” oraz w Centralnej Księgarni Rolniczej w Warszawie, Pl. Dąbrowskiego 8.