

FIZJOLOGICZNE I BIOCHEMICZNE PRZEMIANY W DOJRZEWAJĄCYCH NASIONACH

Stanisław Grzesiuk

Katedra Fizjologii Roślin WSR, Olsztyn

1. PRZEKSZTAŁCANIE ZALĄŻKA W NASIENIE

Rozwój nasion rozpoczyna się już od chwili zapylenia. Zarówno pyłek, jak i jego łagiewka wydzielają do słupka kwiatowego substancje o dużej aktywności fizjologicznej (enzymy, stymulatory wzrostu, witaminy itp.), które jako aktywatory wywołują polaryzację organów generatywnych, a niekiedy i przyspieszenie rozwoju woreczka zalążkowego [14]. Fizjologiczna polaryzacja organów generatywnych jest przyczyną wzmożonego dopływu do tych organów substancji odżywczych z korzeni, łodyg, liści i okwiatu.

Zasadniczym jednak bodźcem do przekształcenia zalążka w nasienie jest proces zapłodnienia. Zespolenie gamet umożliwia bowiem normalne wykształcenie zarodka i bielma. Powstanie zygoty i jądra bielmowego oraz ich podziały wzmagają przemianę materii w woreczku zalążkowym i zalążku oraz w zalążni i dnie kwiatowym, przyczyniając się do ich przekształcenia w owoc składający się z nasienia i owocni.

Sam woreczek zalążkowy stanowi złożony układ biofizyczny i biochemiczny. Pomędzy biegunami tego woreczka istnieje różnica potencjałów bioelektrycznych i osmotycznych oraz różnice w aktywności fizjologicznej i biochemicznej. Niektórzy embriolodzy [12, 89], przypuszczają nawet, że polaryzacja fizjologiczna woreczka z gradientową osią główną, przebiegającą od osadki (chalazy) do okienka (mikropyle), jest przyczyną osiowego rozwoju zarodka i nasienia. Biegunowość ta zwiększa się później w miarę rozwoju prazarodka, stając się jednym z pierwszych czynników różnicowania się ontogenetycznego.

W spolaryzowanej zygocie różnicujący się biegun wierzchołkowy staje się głównym miejscem syntezy białek i miejscem procesów wzrostowych oraz różnicowania się. Biegun przeciwny natomiast cechuje gromadzenie substancji osmotycznie czynnych i wakuolizacja komórek [43].

Rozwój zarodka poprzedzany jest zazwyczaj wcześniejszym i szybszym rozwojem bielma [19]. W okresie pierwszych podziałów jądra bielmowego lub nawet jeszcze przed podwójnym (u okrytozalążkowych) zapłodnieniem powstaje w woreczku zalążkowym centralna wakuola, wypełniająca się substancjami odżywczymi, które napływają z rośliny macierzystej [79]. Wakuola ta spełnia rolę okresowego magazynu związków pokarmowych, stężenie których w początkowym okresie formowania (formowanie bielma i prazarodka) zwiększa się, po czym, w późniejszym okresie podczas wykształcania prazarodka obniża. W tym drugim okresie centralna wakuola zanika, a funkcje troficzne w stosunku do zarodka przejmuje osadka, ośrodek i nowo sformowane bielmo [79].

Zaopatrzenie woreczka zalążkowego w dopływające z rośliny macierzystej związki organiczne i mineralne odbywa się poprzez dno kwiatowe, sznureczek i osadkę (chalazę) zalążkową. W tkankach tych kończą też bieg wiązki przewodzące [19]. Doświadczenia z kulturą izolowanych zalążków różnego wieku wykazują, że w dniu kwiatowym (osadce) zachodzą specyficzne przekształcenia substancji dopływających z rośliny na związki szczególnie niezbędne dla różnicowania się prazarodka i bielma [71, 72]. Wyizolowane z placenty zapłodnione zalążki i hodowane na sztucznych pożywkach nie tworzą normalnych nasion. Nasiona takie są pozbawione bielma, a zarodki ich zdolne są jedynie do merystematycznego wzrostu bez możliwości różnicowania się. Wprowadzenie do pożywek sztucznych stymulatorów wzrostu (auksyn, kinin, kwasu giberelinowego i adeniny) nie usuwa zahamowania rozwoju nasion. Sterylna jednak kultura izolowanych (i zapłodnionych) młodych zalążków np. maku łącznie z fragmentem placenty umożliwia już pełny rozwój nasion [69]. Dotychczas nie wiadomo jednak na czym polegają przemiany zachodzące w dniu kwiatowym i osadce oraz w czym przejawia się wpływ tych przemian na formowanie nasion.

Komórka jajowa bezpośrednio po zapłodnieniu (zygota) przechodzi okres spoczynkowo-przygotowawczy, który trwa u różnych gatunków od kilku godzin do kilku miesięcy. W okresie tym odbywają się w niej złożone przemiany biochemiczno-genetyczne, które kształtują zarys przyszłego programu ontogenezy nasienia i rośliny. Pod względem morfologicznym zygota w tym czasie nieznacznie zmienia swój kształt, zwiększa rozmiary, a jej treść komórkowa ulega równomiernemu rozmieszczeniu [19]. Następnie przechodzi ona szereg podziałów, w wyniku których wykształca się prazarodek (proembrio), a później zarodek o wyraźnym zorientowaniu osiowym. Pączek pędowy (plumula) kieruje się w stronę osadki (chalazy), a zawiązek korzenia (radicula) do okienka (micropyle). Podziały komórkowe, wzrost komórek oraz formowanie się ich organelli podlegają genetycznej i fizjologicznej regulacji, której zarys przedstawiony został w następnym rozdziale.

Bielmo (endosperma) powstaje u okrytozalążkowych z połączenia

wtórnego jądra bielmowego (diploidalnego) z drugim plemnikiem. Jest ono zazwyczaj tworem triploidalnym lub nawet poliploidalnym. Może ono należeć do typu jądrowego, komórkowego lub pośredniego, czyli bazalnego [3]. Prawdopodobnie lepsze zaopatrzenie „komórki” bielmowej w dopływające z rośliny związku odżywcze oraz jej poliploidalność nadają w pierwszym okresie formowania się nasion przewagę fizjologiczną (metaboliczną) bielmu nad prazarodkiem [14, 19]. Przewaga ta przejawia się przede wszystkim w szybszym na ogół początkowo rozwoju bielma niż prazarodka, co prowadzi do wcześniejszego sformowania tkanki bielmowej niż zarodka. W okresie, gdy bielmo jest już w zarysach wykształcone, zarodek znajduje się (najczęściej) dopiero w stanie proembrionalnym. Taka kolejność rozwoju elementów składowych nasienia umożliwia zarodkowi korzystanie z materiałów zapasowych bielma [19].

Bielmo spełnia w nasionach rolę pomocniczą i drugorzędną, ponieważ materiały zapasowe mogą być zdeponowane również w organach samego zarodka (np. liścieniach, hypokotylu). Około 15% gatunków roślin okrytozalążkowych zupełnie nie tworzy bielma.

Gromadzenie materiałów zapasowych w bielmie rozpoczyna się dość wcześnie, bo już po kilku dniach od momentu zapłodnienia. Substancje te powstają z tych samych związków wyjściowych co i ciała konstytucjonalne, a więc dopływają z rośliny bądź też pochodzą z rozkładanej tkanki ośrodka. Największe natężenie gromadzenia zapasów odbywa się po sformowaniu struktury bielma (i liścieni). W całym cyklu rozwojowym bielma w nasieniu można wyróżnić trzy fazy: 1) okres szybkiego wzrostu i tworzenia się elementów strukturalnych, 2) gromadzenia materiałów zapasowych, 3) likwidacji bielma przez rosnący zarodek lub kiełek [19].

Stosunki rozwojowe pomiędzy bielmem i zarodkiem są różnorodne i złożone. W ich wyniku zarodek i bielmo pozostają w nasionach w odpowiednich, lecz różnych proporcjach właściwych dla poszczególnych gatunków.

Ośrodek zalążkowy jest utworem łożyska, miejscem zlokalizowania woreczka zalążkowego. Spełnia on w stosunku do zarodka okresowe lub trwałe (po przekształceniu w obielmo czyli perispermę) funkcje odżywcze. Obielmo zaś wykształca się zwykle u tych gatunków roślin, których nasiona gromadzą dużo związków azotowych. W zasadzie zastępuje ono bielmo.

Łupina nasion powstaje z osłonek zalążka. Podczas rozwoju nasion osłonki (integumenta) ulegają daleko idącym przekształceniom na skutek nacisków i trawienia przez bielmo oraz ich impregnacji różnorodnymi związkami (kutyną, suberyną, ligniną, barwnikami, solami mineralnymi itp.). W rezultacie w ich skład wchodzi przeważnie martwe, porozrywane i zniekształcone komórki i tkanki, które w życiu nasion spełniają określoną rolę. Często łupiny nasion wzbogacone są przez do-

datkowe utwory pochodzące z resztek bielma, owocni itp., i wówczas lepiej nazywać je okrywami nasiennymi.

Rozwój poszczególnych elementów składowych nasion nie przebiega równomiernie, toteż całą ontogenezę nasion można podzielić na trzy etapy [19, 33]:

1) etap zasadniczego, dominującego rozwoju bielma (zarodek w stanie proembrionalnym; początek gromadzenia materiałów zapasowych w bielmie);

2) etap zasadniczego i dominującego rozwoju zarodka (wykształcenie zasadniczych praorganów i pierwsze różnicowanie się tkanek zarodka; intensywne gromadzenie materiałów zapasowych w bielmie, obielmie lub liścieniach);

3) etap największego gromadzenia materiałów zapasowych i dojrzewania nasion (odwodnienie tkanek, popadanie nasion w spoczynek, wstępne przerywanie kontaktu z rośliną macierzystą).

Bardzo złożony rozwój ontogenetyczny nasion, w którym zharmonizowane zostały różne procesy metaboliczne z określoną dyferencjacją tkanek i organów nasienia podlega precyzyjnej regulacji i kontroli. Mechanizm tej regulacji realizowany jest na poziomie molekularnym, wewnątrzkomórkowym oraz międzykomórkowym [25].

2. REGULACJA ROZWOJU NASION I PRZEMIAN BIOCHEMICZNYCH W NICH ZACHODZĄCYCH

Proces rozwoju i różnicowania wielokomórkowego organizmu roślinnego odbywa się poprzez czasową i przestrzenną realizację (odczytywanie) informacji genetycznej zawartej w DNA jądra komórkowego i struktury: protoplazmatycznych [13]. Różnicowany stan genomu jest zwykle przekazywany przy podziale komórek, które następnie ulegają kontrolowanej oraz skoordynowanej dyferencjacji prowadzącej do powstawania tkanek i organów — organogenezy. Molekularny więc model rozwoju nasienia, od zygoty do jego dojrzałości, sprowadza się do sukcesywnie modyfikowanych programów i kierunków (podprogramów) syntezy białek enzymatycznych, konstytucjonalnych i regulatorowych. Podstawą bowiem rozwoju i różnicowania organizmów wyższych są zmiany ich biochemicznej aktywności, prowadzące do powstawania nowych makromolekuł, z których tworzą się wyspecjalizowane struktury (organelle) o określonych funkcjach [13].

Różnorodność regulacji przemiany materii i kontrolowania rozwoju roślin przedstawia się wg Hessa [25] następująco:

1. Regulacja wewnątrzkomórkowa
 - a. Regulacja aktywności genów i związanej z nimi syntezy enzymów
 - a.1. Regulacja transkrypcji (indukcja i represja)
 - a.2. Regulacja translacji

b. Regulacja aktywności enzymów

b.1. Regulacja aktywności białka enzymów

b.1.1. Allosteryczne działanie: hamowanie i aktywacja za pomocą produktów końcowych

b.1.2. Izoteryczne działanie: hamowanie kompetycyjne

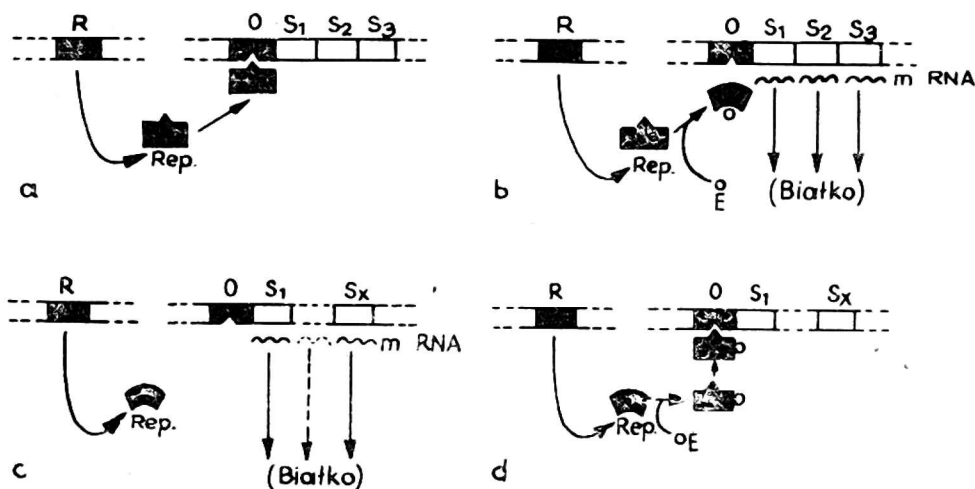
b.2. Regulacja aktywności enzymów — oprócz aktywności białek enzymów — czyli „regulacja enzymatyczna”

2. Regulacja międzykomórkowa

Biochemiczna aktywność komórki (zygoty) podlega również pozakomórkowej (tzw. hormonalnej) regulacji. Również i w tym wypadku regulacja jest realizowana przede wszystkim poprzez wpływ na syntezę odpowiednich białek.

A. REGULACJA AKTYWNOŚCI GENÓW

Odczytywanie informacji genetycznej zawartej w DNA odbywa się poprzez syntezę specyficznych białek. Proces ten przebiega dwuetapowo. Najpierw w procesie transkrypcji informacja genetyczna (zakodowana w postaci kolejności zasad w odcinku DNA) zostaje odtworzona w komplementarnej molekułce m RNA. Następnie w procesie translacji informacja niesiona przez m RNA przetwarzana jest w polisomach na określoną sekwencję aminokwasów w polipeptydowym łańcuchu syntezowanych białek. Kontrolowaną indukcję i represję syntezy białek na etapie transkrypcji dobrze ilustruje model aktywności genetycznej przedstawiony przez Jacoba i Monoda [29, 30]. Według tego schematu (rys. 1) jeden lub kilka genów strukturalnych, obejmujących pewien odcinek DNA, łączy się z genem operatorowym, tworząc tzw. operon. Główną



Rys. 1. Schemat indukcji i represji genowej wg Jacoba i Monoda; a b — schemat indukcji; c d — schemat represji; S_1, S_2, S_3 — geny strukturalne; O — gen operatorowy, R — gen regulatorowy; Rep. — represor, E — efektor (z Hessa)

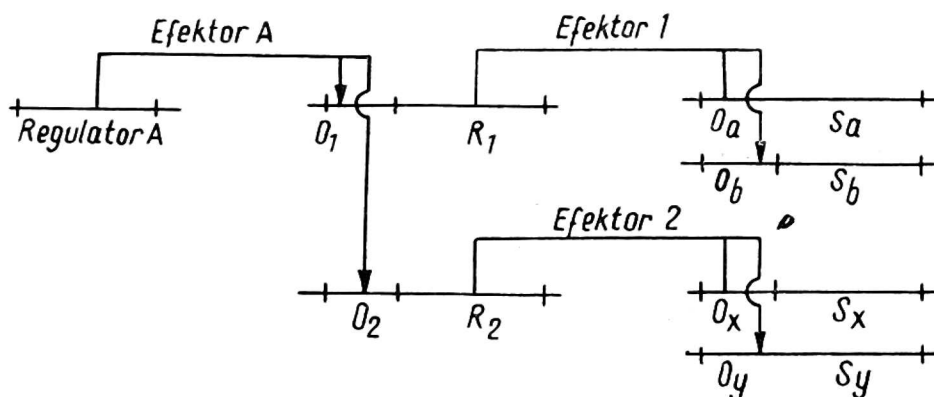
Fig. 1. A schematic representation of gene induction and repression after Jacob and Monod; a b — scheme of induction; c d — scheme of repression; S_1, S_2, S_3 — structure genes; O — gene operator, R — gene regulator; Rep. — repressor, E — effector (after Hess)

funkcją operonu jest synteza m RNA (informacyjnego RNA) i dalej białka o określonej strukturze. W chromosomach występują także geny regulatorowe, służące do regulacji aktywności genów strukturalnych. Działanie ich polega na produkowaniu substancji zwanych represorami, które łączą się z genami operatorowymi i tym kształtują ich aktywność. Represorami są najprawdopodobniej polipeptydy (histony).

Jeżeli operator jest otwarty, wówczas sąsiednie geny strukturalne produkują m RNA, który wędruje do polisomów i tam determinuje strukturę syntezowanych białek. Proces ten ustaje z chwilą zamknięcia (zablokowania) operatora. Ma to miejsce wówczas, gdy gen operatorowy połączy się z aktywnym represorem, produkowanym przez gen regulatorowy. Aktywność represora z kolei uwarunkowana może być jakimś specyficznym metabolitem cytoplazmatycznym, nazywanym efektor. Efektorami u roślin wyższych mogą być m. in. endogenne regulatory wzrostu, tj. stymulatory i inhibitory [10].

Działanie represora może przebiegać dwojako. Po pierwsze, sam wolny represor może być aktywną formą hamującą, która pod wpływem efektora ulega inaktywacji i zubożeniu. Po drugie, sam represor może być początkowo nieczynny (jako aporepresor) i dopiero przez połączenie z efektorom uzyskuje aktywność represyjną. Ponieważ powstawanie specyficznych metabolitów efektorowych zależy w dużej mierze od wpływu siedliska, to przypuszczać należy, że tą drogą realizowany jest wpływ różnych czynników zewnętrznych i wewnętrznych na regulację rozwoju ontogenetycznego roślin i ich nasion.

W przedstawionym modelu operonu Jacoba i Monoda najmniej jasny jest mechanizm sukcesywnego i uporządkowanego w czasie oraz w różnych komórkach włączania i wyłączania działalności określonych genów. Zwracając jednak uwagę na występowanie w jądrach komórek organizmów wyższych tzw. nadmiernego DNA, przypuszcza się [10, 13], że włączanie lub wyłączanie genów do procesu dyferencjacji, regulowane jest



Rys. 2. Schemat hierarchicznego systemu regulacji genowej. Represyjne działanie genów regulatorowych R_1, R_2, R_3 itd. znajduje się pod kontrolą superregulatora A (wg Bonnera)

Fig. 2. A diagram of the hierarchic gene regulation system. Repressive action of the regulatory genes R_1, R_2, R_3 etc. is under the control of the superregulator A (after Bonner)

genami superregulatorowymi (rys. 2). Dopuszcza się także istnienie całego systemu „makrooperonów”, w którym na jeden gen strukturalny przypada do dziesięciu genów regulatorowych [10, 13, 24]. W takich systemach genetycznych wielokrotnie zwiększa się różnorodność oraz znaczenie efektorów, których powstawanie i działanie zależy m. in. od różnorodnych wpływów siedliskowych, jak np. termicznych, świetlnych itp.

Klasyczny model operonu dobrze objaśnia regulację syntezy białek na poziomie transkrypcji, lecz nie tłumaczy jej w procesie translacji. Publikacje z ostatnich lat starają się wypełnić tę lukę [por. 13] i podają hipotezy uzupełniające dotychczasowe poglądy. Jeden z modeli wiążących transkrypcję z translacją wprowadza zależność (połączenie zwrotne) pierwszego procesu od szybkości drugiego. Według tej hipotezy tworzący się m RNA jest odbierany z DNA matrycy za pomocą rybosomów, uczestniczących w translacji (rys. 3). Taki model tłumaczy m. in. różnice w tempie gromadzenia białek syntetyzowanych na polisomach.

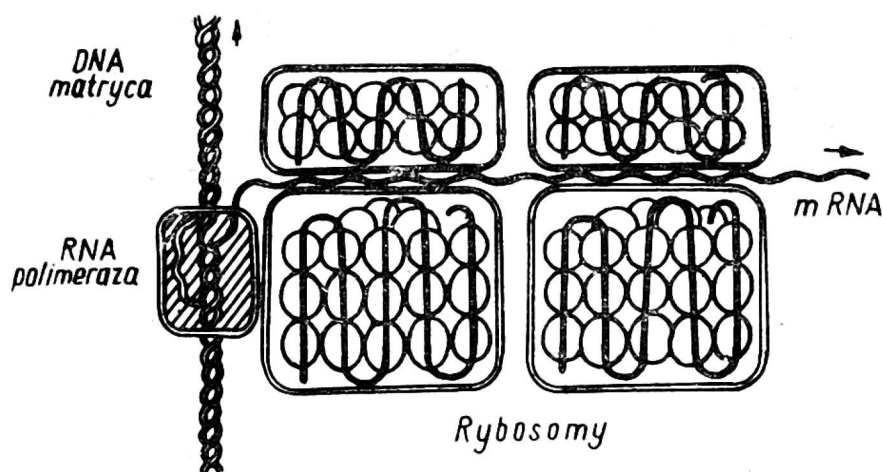
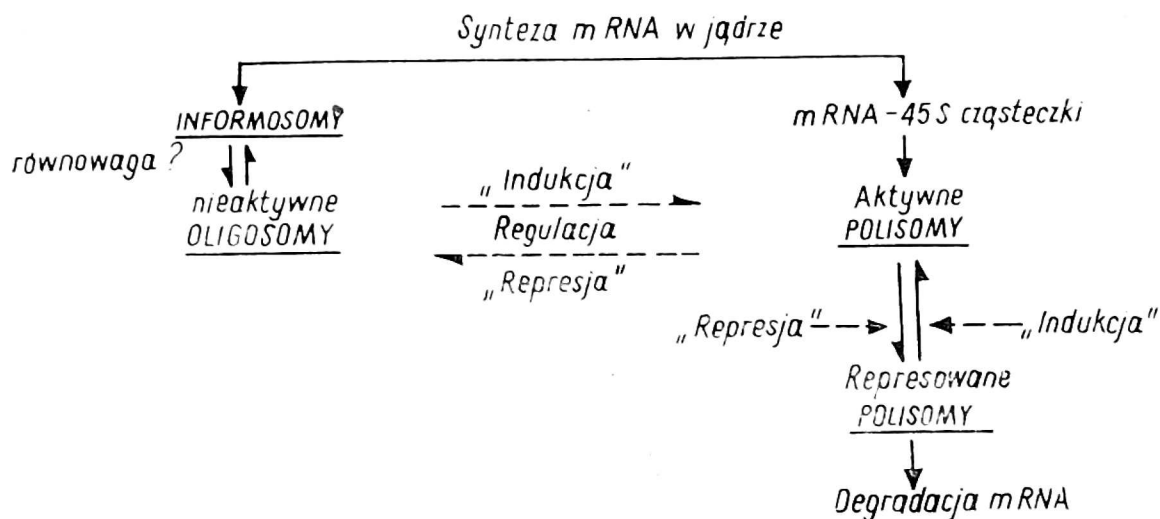


Fig. 3. Schematic outline of the transcription with simultaneous translation (after Chawkin)

Fig. 3. Schematic outline of the transcription with simultaneous translation

W komórkach, obok polisomów 300S, dokonywających aktywnej syntezy białek, tworzy także kilka form nieaktywnych kompleksów rybosomów z m RNA [82, 83]; są one powiązane wzajemnymi przekształceniami (por. rys. 4). Na przykład jednym ze sposobów uwolnienia maskowanego m RNA jest rozpad wiążącego białka na skutek aktywacji enzymów proteolitycznych. Przedstawiony przez Spirina model cytoplazmatycznej regulacji syntezy białek na etapie translacji dobrze tłumaczy przerwę w czasie pomiędzy transkrypcją genów i pojawieniem się specyficznych białek w procesie embriogenezy, dyferencjacji i rozwoju [13].

Przytoczone wyżej materiały wskazują, że schemat regulacji aktywności genowej przedstawiony przez Jacoba Monoda stanowi jedynie punkt wyjściowy dla bardziej złożonych modeli biochemicznej dyferencjacji. Modele te muszą uwzględniać różnorodność powiązań systemu DNA — RNA — białka ze środowiskiem (głównie wewnątrzkomórkowym) oraz zmiany w czasie i przestrzeni samego systemu i środowiska [13].



Rys. 4. Schemat przekształceń m RNA (wg Spirina)
 Fig. 4. Outline of the transformations of m RNA (after Spirin)

Biochemiczna dyferencjacja przejawia się przede wszystkim w ilościowych zmianach szybkości syntezy białek już wytwarzanych (starych), wznowieniu okresowo przerwanych syntez, pojawieniu się jakościowo nowych białek, poprzednio w komórce nie istniejących i wreszcie w zmianie właściwości białek bez tworzenia nowych łańcuchów polipeptydowych. Wymienione ilościowe i jakościowe zmiany w syntezie białek prowadzą do powstawania nowych i wyspecjalizowanych enzymów i ich układów, które dokonują zmiany w metabolizmie komórek i całych roślin [13]. Enzymy te różnią się właściwościami katalitycznymi, lokalizacją wewnątrzkomórkową i zakresem regulacji. Dzięki temu powstaje najbardziej czuły i specyficzny aparat kontroli przemiany materii.

B. REGULACJA AKTYWNOŚCI ENZYMÓW

Kierunki oraz natężenia przemiany materii w komórkach regulowane są nie tylko syntezą enzymów *de novo*, lecz także poprzez zmianę enzymów już istniejących. Regulacja ta (patrz str. 32 i 33), może zachodzić poprzez zmianę aktywności samego białka enzymatycznego (efekt allosteryczny lub izosteryczny) lub też poprzez zmianę aktywności enzymatycznej na zasadzie sprzężenia zwrotnego. W tym ostatnim wypadku aktywność enzymatyczna zależy od poziomu i koncentracji produktów reakcji [9].

Regulacja allosteryczna odbywa się zarówno poprzez hamowanie, jak i aktywowanie działalności enzymów. Model tej regulacji przyjmuje, że drobina enzymu składa się z kilku podjednostek (struktura czwartorzędowa), z których jedne zawierają centra aktywności enzymatycznej, inne zaś centra regulacji allosterycznej (hamowania i aktywowania). Pod wpływem silnego związania enzymu z substratem jego monomery ulegają asocjacji i enzym staje się aktywny. Związany substrat ma więc cechy aktywatora. Jeśli substrat wywołuje dysocjację enzymu na monomery, to ma on cechy inhibitora, ponieważ jest przyczyną zaniku aktywności katalitycznej [9].

Przypuszcza się, że do białek allosterycznych należą głównie enzymy o charakterze kluczowym, rozpoczynające metaboliczne łańcuchy przemian [9].

Regulacja izosteryczna dotyczy hamowania aktywności enzymów i polega na konkurencyjnym działaniu antymetabolitów (inhibitorów) i substratu o aktywnie centrum enzymu. Konkurencyjność działania inhibitora i substratu oparta jest na ich strukturalnym podobieństwie.

Charakterystyczną cechą enzymów jest ich duża specjalizacja katalizowania przemian tylko określonej grupy połączeń lub nawet związku, czyli metabolitu (specyficznego) dla organizmu. Normalne działanie enzymu odbywa się poprzez powstawanie przejściowo jego kompleksu z substratem. Z enzymem mogą się jednak łączyć związki strukturalnie podobne, które blokując go, hamują przebieg reakcji. Są to antymetabolity.

U roślin wyższych istnieje jeszcze jeden, tzw. hormonalny system regulacji syntezy białek i aktywności enzymów. Ma on cechy systemu międzykomórkowego, międzytkankowego i międzyorganowego. Na nim opiera się też większość zjawisk korelacyjnych. W formowaniu nasion spełnia on szczególnie doniosłą rolę, ponieważ w pierwszym okresie wpływa regulująco na rozwój owocni (auksyny) i nasion (kininy gibereliny) oraz spoczynek nasion (inhibitory). Prawdopodobnie regulacja hormonalna związana jest z niezależną częściowo od jądra komórkowego syntezą kwasów nukleinowych, białek i enzymów w plastydach i mitochondriach [22]. Regulatory wzrostu działają w takich wypadkach jako induktory i efektory.

Na zakończenie tego krótkiego przeglądu należy zaznaczyć, że regulacja aktywności enzymów znacznie przewyższa pod względem szybkości regulację ich syntezy *de novo* [25].

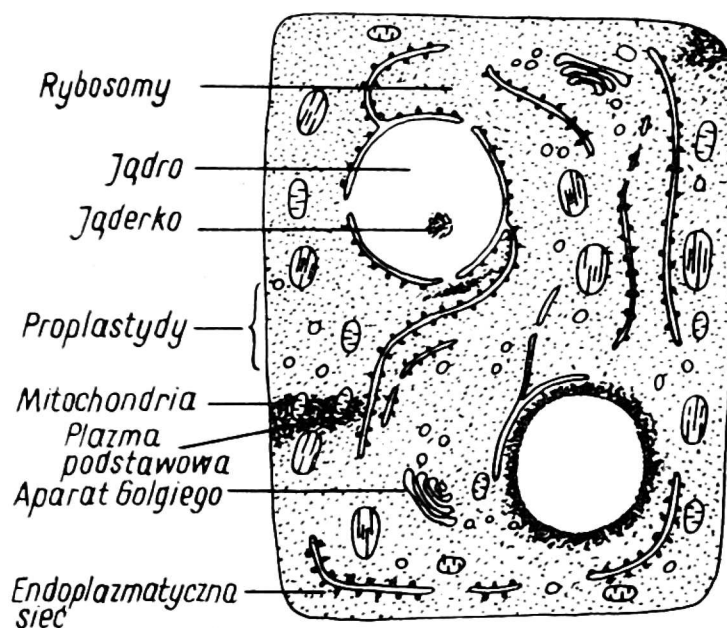
Regulacja metabolizmu w tkankach roślin wyższych zależy także w pewnej mierze od przestrzennego rozgraniczenia lokalizacji enzymów oraz niskomolekularnych substratów. W obrębie komórek przestrzenne rozgraniczenie enzymów i ich układów zależy od wykształcenia organelli komórkowych.

3. PRZEMIANY W KOMÓRKACH FORMUJĄCYCH SIĘ NASION

W pierwszym okresie rozwoju nasion formujące się tkanki bielma i prazarodka mają cechy merystematyczne. Merystemy te od początku wykazują pewne różnicowanie pomiędzy komórkami, co jest wynikiem ich wcześniejszej dyferencjacji biochemicznej. Różnicowanie się komórek, którego wyrazem są zmiany w strukturze i składzie chemicznym poszczególnych organelli odbywa się podczas całego wzrostu komórek, a także po jego zakończeniu [28].

A. ORGANELLE KOMÓRKOWE I ICH FUNKCJE W NASIONACH

Roślinna komórka merystematyczna (rys. 5) zbudowana jest z plazmy podstawowej (cytoplazmy), jądra, plastydów, mitochondriów, endoplazmatycznej sieci (reticulum), struktur (aparatu) Golgi'ego, sferosomów (lizosomów), rybosomów, wodniczek, tonoplastu, plazmolemy i ściany komórkowej. W toku ontogenezy komórek wymienione struktury ulegają dużym zmianom morfologicznym i funkcjonalnym, jednocześnie zmieniają się fizjologiczne właściwości tkanek, organów i organizmu. Celowe więc jest krótkie zapoznanie się z wymienionymi organelami komórki



Rys. 5. Merystematyczna komórka roślinna (wg Frey-Wysslinga i Mühlethaler)
Fig. 5. A meristematic plant cell (after Frey-Wyssling and Mühlethaler)

dla pełniejszego zrozumienia przemian biochemicznych zachodzących w formujących się nasionach.

Plazma podstawowa (bez organelli) stanowi homogeniczną masę białkowo-lipidową z domieszkami innych związków. Ma ona właściwości odwracalnego przechodzenia ze stanu zolu w gel, galaretowacenia i koacercowania. Procesy takie zachodzą m. in. podczas dojrzewania nasion. Funkcje plazmy podstawowej są bardzo różnorodne. Wiadomo bowiem, że cechuje ją duża aktywność enzymatyczna — w niej też odbywają się (kontrolowane przez geny) procesy nakierowujące morfogenezę roślin [15].

Na zewnątrz plazma podstawowa otoczona jest lipidowo-białkową membraną komórkową zwaną także plazmolemą o specyficznej strukturze. W komórce spełnia ona różnorodne funkcje: kontroluje przepuszczalność plazmy oraz związane z nią procesy pobierania, ekskrecji i sekrecji, prowadzące do powstawania śluzów i wielu innych substancji, z których następnie tworzy się ściana komórki. Oprócz tego plazmolemma posiada zdolność enzymatycznego rozkładu licznych substratów. Wymienione funkcje wiążące się z nakładem energii świadczą, że budowa

plazmolemmy musi mieć charakter dynamiczny. Przypuszcza się [15], że membrana ta stanowi autonomiczną organelę, która jakkolwiek nie łączy się bezpośrednio z endoplazmatyczną siecią, to jednak jest z nią powiązana funkcjonalnie.

Podobną organelą do plazmolemmy jest tonoplast: Jest to półprzepuszczalna membrana lipidowo-białkowa otaczająca wodniczkę (wakuole). Od plazmolemmy różni się on większą zawartością lipidów, dzięki czemu ma bardziej trwałą budowę i jest mniej przepuszczalna. Bardzo młode komórki merystematyczne nie mają wodniczek i nie mają tonoplastu. Organelle te powstają nieco później i szczególnie podczas elongacji i różnicowania się komórek. Powstawanie tonoplastu nie zostało w pełni wyjaśnione; przypuszcza się, że może on powstawać z wypukleń plazmolemmy (pinocytoza), z rozszerzenia fragmentu sieci endoplazmatycznej, z membrany aparatu Golgi'ego [por. 15]. Jako jedną z przyczyn powstawania wakuoli i tonoplastu uważa się nienadążanie syntezy białek za elongacją komórek.

Wakuola z tonoplastem działa jako osmometr i nadaje komórce turgorescencję. W wodniczce występują dwojakiego rodzaju substancje, a mianowicie sole mineralne i wtórne produkty przemiany materii (fenole, flawonoidy, antocyjany, alkaloidy itp.), będące ekskrecjami. W wakuoli gromadzą się też substancje zapasowe, jak cukry i białka. Ta ostatnia grupa związków łatwo włącza się ponownie do metabolizmu komórki. W wakuoli cukry gromadzą się zwykle w formie roztworów, natomiast białka mogą być odkładane w stanie stałym, jak np. ziarna aleuronowe w komórkach bielma i liścieni nasion.

Powszechność ziarn aleuronowych w nasionach nakazuje ich bliższe omówienie. Początkowo przyszłe ziarna aleuronowe są wakuolami, które dzieląc się na mniejsze stopniowo wydalają wodę. Dzieleniu wakuoli towarzyszy synteza cytoplazmy i rozwój endoplazmatycznej sieci [64, 65]. Zwiększenie stężenia roztworów doprowadza do ich wytrącania i krystalizacji. Szybkość wytrącania się związków zależy od ich rozpuszczalności. Często pierwsza wytrąca się fityna (wapniowo-magnezowa sól kwasu inozytofosforowego), tworząc tzw. globoid. Następnie wykrystalizowuje globulina i na końcu albumina. Ta ostatnia homogoniczną masą otacza globoid i krystaloid. Całość z kolei otoczona jest elementarną membraną tonoplastu [61]. Przy mobilizacji nagromadzone substancje rozpuszczają się w odwrotnej kolejności [15]. Synteza i gromadzenie się fityny w ziarnach aleuronowych odbywa się w obecności ATP, co wiąże się wyłączeniem części makroergicznymi wiązań ze sfery aktywnego metabolizmu i jest jednym z mechanizmów prowadzących do wygasania syntetycznych procesów podczas dojrzwania nasion [80].

W ostatnich latach w ziarnach aleuronowych stwierdzono pewną ilość lipidów, fosfolipidów, kwasu nikotynowego oraz RNA [50]. Ponadto zaobserwowano, że na pewnych etapach formowania ziarna aleuronowe

mają lameralną strukturę. Na podstawie powyższych stwierdzeń Prokofiew [72] przypuszcza, że ziarna aleuronowe mają budowę i organizację podobną do plastydów i w związku z tym należy je określać jako aktywne biosyntetyzujące struktury.

Endoplazmatyczna sieć (reticulum, rys. 5) stanowi system kanalików, pęcherzyków zbudowanych z podwójnych błon (membran) lipidowo-białkowych przenikających całość komórki. System ten łączy się z membraną jądra komórkowego, tworząc jednolitą organelę, na powierzchni której skupione są rybosomy zdolne do syntezy białek. Wewnątrz tej swoistej organelli znajduje się rozrzedzona cytoplazma, mająca cechy soku plazmatycznego. W bardzo młodych komórkach merystematycznych retikulum jest ledwie zaznaczone i dopiero podczas podziału i elongacji komórek szybko się rozwija. Liczne dane [por. 15] wskazują, że tworzy się ono z membrany jądrowej. W komórkach dojrziałych, o obniżonym napięciu przemiany materii retikulum staje się ponownie mało widoczne, co sugeruje myśl o jego częściowym zanikaniu. Jeśli jednak w komórce o znacznie intensywnej przemianie materii pogarszają się warunki aereacji, wówczas sieć kanałów ponownie się zwiększa. Można to obserwować w owocach i nasionach.

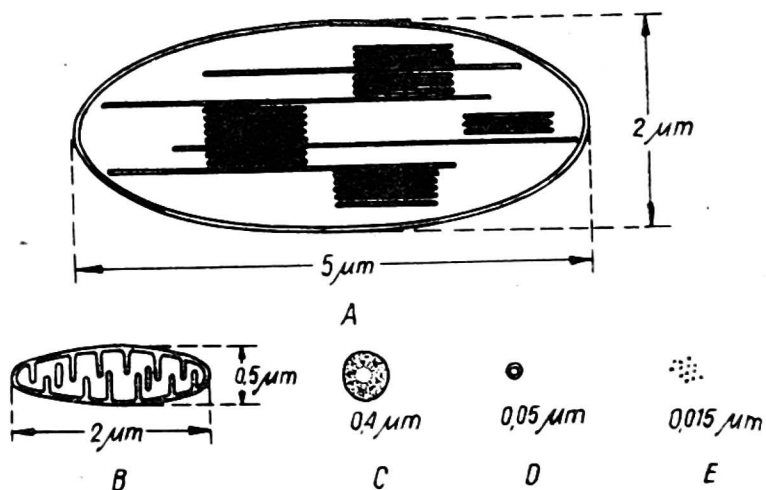
Endoplazmatyczna sieć spełnia prawdopodobnie bardzo różne funkcje. Przede wszystkim służy ona do przemieszczania i dystrybucji różnych produktów wewnątrz komórki, jak i pomiędzy różnymi komórkami. Jednocześnie dzieli ona komórkę na pewne strefy metaboliczne i umożliwia w niej przebieg przeciwstawnych nawet procesów. Przypuszcza się także, że retikulum, na którym skupia się część rybosomów bierze udział w syntezie białek [51]. Payne i Boulter [67] sugerują jednak, że dotyczy to głównie białek zapasowych, a nie białek konstytucjonalnych. Te ostatnie powstają w polisomach (agregatach rybosomów) nie związanych z retikulum endoplazmatycznym. Obserwowano także, że we wczesnych stadiach rozwoju bielma nasion *Iris pseudoacorus* w cysternach retikulum gromadzą się lipidy [51], co potwierdza wcześniejsze dane [15] informujące, że w nasionach roślin oleistych miejscem syntezy tłuszczowców może być sieć endoplazmatyczna.

Struktury Golgi'ego nazywane także aparatem Golgi'ego przedstawiają jakby skupisko, czy stos spłaszczonych i równolegle ułożonych pęcherzyków (por. rys. 5) zbudowanych z elementarnych membran lipidowo-białkowych. Od brzegów tych stosów oddzielają się liczne drobne pęcherzyki, z których powstają wodniczki otoczone tonoplastami. Istniejące dotychczas dane wskazują na prawdopodobieństwo powstawania aparatu Golgi'ego z błony (membrany) jądrowej [15, 56]. W młodych komórkach merystematycznych liczba ciałek Golgi'ego jest duża, później zaś, podczas dyferencjacji wyraźnie się zmniejsza i w tkankach wyrosniętych pozostaje niewielka. Główna funkcja struktur Golgi'ego sprowadza się do polimeryzacji cukrów do policukrów uczestniczących w bu-

dowie ścian komórkowych. Dotyczy to przede wszystkim hemiceluloz, śluzów, lecz nie dotyczy celulozy tworzącej się *in situ* na powierzchni ściany komórkowej. Sama zaś matriksowa blaszka ściany komórkowej powstająca podczas podziału komórkowego zbudowana jest z hemiceluloz.

Sferosomy są stałymi składnikami komórek roślinnych. Występują zwykle jako utwory kuliste o średnicy od 0,5 do 1,5 μm , od mitochondrów różnią się szybszymi ruchami i blaskiem. Powstają one drogą odrywania się od kanałów sieci endoplazmatycznej drobnych pęcherzyków, które później nieco się powiększają. Pojedyncza błona sferosomu jest błoną retikulum i ma budowę oraz właściwości, jak wszystkie układy membranowe komórki [59]. Głównymi składnikami sferosomów są białka i tłuszcze. Wśród białek występują liczne enzymy hydrolityczne, charakterystyczne do lizosomów zwierzęcych. Podobnie do lizosomów sferosomy biorą udział w trawieniu wewnątrzkomórkowym. Licznie i aktywnie występują one w tkankach przejściowych [88], jak np. w bielmie, obielmie, liścieniach itp. W tkankach gromadzących tłuszczowce, jak na przykład w nasionach oleistych, sferosomy przekształcają się w krople tłuszczu otoczone pojedynczą błoną [51]. W całości organelle te są dość zróżnicowane, co przejawia się w różnym wyglądzie (w mikroskopie elektronowym), w różnym wyposażeniu enzymatycznym poszczególnych sferosomów tej samej komórki, w różnej wreszcie zawartości tłuszczu itp. [88]. Pewne dane wskazują, że sferosomy są głównymi i pierwotnymi zbiornikami enzymów hydrolitycznych uruchamianych w miarę potrzeby komórki i organizmu [59]. Gromadzenie jednak tłuszczu oraz występowanie fosfataz wskazuje nie tylko na katabolityczne, lecz również na anabolityczne funkcje sferosomów. Pod tym względem różnią się one od lizosomów. Można przypuszczać, że jedne i drugie są organelami tego samego typu i o bardzo zbliżonych funkcjach [15, 16].

Rybosomy są drobnymi (ok. 0,015 μm , por. rys. 6) ziarnistościami plazmy podstawowej, składającymi się w połowie z białka i w połowie z RNA. Część tych ziarnistości tworzy większe agregaty zwane poli-rybosomami lub polisomami złożonymi z kilku, kilkunastu lub kilkadziesiątu rybosomów. W młodych merystematycznych komórkach roślin rybosomy czy polisomy są przeważnie rozproszone w plazmie, natomiast w okresie wzrostu i różnicowania się komórek większość ich skupia się na powierzchni sieci endoplazmatycznej. W formujących się nasionach przypada to zwykle na drugi etap ich ontogenezy, kiedy to intensywnie rozwija się zarodek i gromadzą się materiały zapasowe [67]. Podczas wysychania nasion oraz w komórkach starszych rybo- i polisomy ponownie się rozpraszają [64, 65]. Rybosomy występują także w plastydach i mitochondriach. Zasadniczą funkcją polisomów jest synteza białek. Proces przebiega w ten sposób, że m RNA, przenikając z jądra do plazmy łączy się z rybosomami i na ich powierzchni odbywa się



Rys. 6. Względne rozmiary organelli komórkowych; A — chloroplast, B — mitochondrium, C — sferosom, D — cząstka inicjalna proplastydu, E — rybosomy (wg Frey-Wysslinga i Mühlethaler)

Fig. 6. Relative sizes of plant cell organelles; A — chloroplast, B — mitochondrion, C — spherosome, D — initial particle of the proplastid, E — ribosomes (after Frey-Wyssling and Mühlethaler)

(za pomocą t RNA) polimeryzacja aminokwasów do polipetydów. W polisomach więc realizowana jest translacja informacji genetycznej niesionej przez m RNA.

Jądro jest główną organellą komórkową zarówno pod względem wielkości jak i znaczenia. Składa się ono z błony jądrowej, nukleoplazmy, jąderka, chromosomów i rybosomów. U różnych roślin ma ono odmienny skład chemiczny: 50-90% białek; 5-25% DNA; 3-20% RNA; 8-12 lipidów [44]. Na zewnątrz jądro otoczone jest podwójną błoną lipoproteinową, która z retikulum endoplazmatycznym tworzy jeden ciąg kanałików. W podwójnej błonie jądrowej znajdują się labilne pory, przez które plazma podstawowa kontaktuje się z podobną nukleoplazmą. W tej ostatniej znajduje się jąderko powstające z chromosomów. W jąderku tworzy się część nukleotydów m RNA oraz białko [15]. W jądrze komórkowym występuje też nić chromatynowa będąca formą chromosomów, które zbudowane są z DNA i białek. Chromosomy widoczne podczas podziału jądra komórkowego zawierają geny będące zaszyfrowanym programem działania żywej komórki. Realizacja tego programu odbywa się przez transkrypcję i translację, o czym mowa była poprzednio. Jądro komórkowe cechuje wysoka aktywność metaboliczna, o czym świadczą wykryte w nim liczne enzymy. Ich układy umożliwiają wyzwolenie znacznej ilości energii chemicznej (drogą glikolityczną), jej transformację i realizację różnorodnych syntez (jak DNA, RNA, białek, koenzymów itd.). Szersze i dokładniejsze informacje o funkcji jądra komórkowego w metabolizmie komórki roślinnej podaje m.in. Frey-Wyssling, Mühlethaler [15], Pctapow Dubrew [70], Lyndon [44].

Plastydy są wyłącznie organellami komórek roślinnych, występują jako soczewkowate utwory wielkości 5-20 μm otoczone podwójną błoną lipidowo-proteinową. W zależności od zabarwienia dzielą się na leukoplasty, chloroplasty i chromoplasty. Plastydy rozwijają się z tzw. cząstek

inicjalnych, te zaś powstają z wyrostów podwójnej błony jądrowej i zawierają nukleoplazmę. W podobny sposób powstają *de novo* mitochondria. Z cząstek inicjalnych wykształcają się następnie proplastydy, a później leukoplasty, chloroplasty i chromoplasty. Rozwój ontogenetyczny plastydów ma cechy monotropowe, a najbardziej fizjologicznie aktywne są plastydy w fazie leukoplastydów i chloroplastów. W okresie różnicowania się plastydy zdolne są do rozmnażania się drogą dzielenia i pączkowania [15]. Wewnątrz organelle te mają budowę lamelarną i zawierają rybosomy, krople tłuszczu i ziarna skrobi.

Plastydy składają się z białek, lipidów, kwasów nukleinowych (DNA, RNA), cukrowców, barwników i innych związków. Skład ich jest zmienny i zależy od etapu rozwoju, wpływu siedliska oraz spełnionej funkcji. Plastydy są częściowo autonomicznymi organellami komórek, mogą więc niezależnie od jądra komórkowego dokonywać syntezy kwasów nukleinowych i białek [41]. W nich też skupione są różne układy enzymów syntetyzujących. Aktywność plastydów podlega prawdopodobnie regulacji hormonalnej [22]. Najbardziej znaną funkcją plastydów jest synteza skrobi przez leukoplasty i chloroplasty oraz fotosynteza cukrów i tłuszczowców złożonych w chloroplastach [54].

W rozwoju nasion szczególnie wyraźnie zaznacza się funkcja leukoplastów. Występują one już w komórce jajowej i wtórnej komórce bielkowej [15]. Gromadzenie skrobi zapasowej w nasionach skrobiowych rozpoczynają leukoplasty już po kilku dniach od momentu zapłodnienia. Dokonują tego wyspecjalizowane tzw. amyloplasty. W stromie tych ciałek powstaje początkowo jedno ziarno, którego objętość szybko rośnie i wypełnia cały plastyd. Po kilku dniach od sformowania struktury bielma pojawiają się w stromie peryferycznych części amyloplastów małe ziarenka skrobi. Mogą one pozostawać w plastydach lub w postaci drobnych pęcherzyków odrywać się od amyloplasty, bądź też przez skurcz membrany mogą być wydalone do plazmy. Drobnych ziarenek skrobi jest zazwyczaj w nasionach dziesięciokrotnie więcej niż dużych i one to głównie wypełniają po pewnym czasie komórki endospermalne i przyspieszają ich zamieranie [21].

Wiązanie dwutlenku węgla i wytwarzanie cukrów przez chloroplasty nasion ma miejsce w pierwszym okresie formowania się nasion. Proces ten ma jednak z powodu utrudnionej wymiany gazowej małe natężenie i w formowaniu nasion nie odgrywa większego znaczenia [19]. Można przypuszczać, że obecność chloroplastów w rozwijających się nasionach umożliwia syntezę złożonych lipidów, niezbędnych zarówno do budowy błon lipidowo-proteinowych, jak i do metabolizmu tłuszczowców i niektórych cukrowców [54].

Białka zapasowe, których synteza rozpoczyna się na początku etapu zasadniczego formowania się zarodka, występują w zewnętrznych warstwach nasienia pod postacią ziarn aleuronowych oraz jako tzw. ciała

białkowe zlokalizowane w wewnętrznych komórkach bielma. Pierwsze są pochodzenia wakuolarnego, drugie zaś plastydowego.

Morton i współpracownicy (52, 53), Jennings i in. [31, 32] uważają, że w nasionach tworzących dużą endospermę istnieją specjalnie przystosowane do syntezy i gromadzenia białek zapasowych plastydy zwane proteoplastami. Ciałka te zawierają drobne rybosomy odmienne od rybosomów endoplazmatycznej sieci, enzymy aktywujące aminokwasy, s RNA, dość stabilny m RNA oraz układ syntezy i regeneracji ATP. Na podstawie przytoczonych spostrzeżeń przyjmuje się [17, 18, 53], że synteza białek zapasowych odbywa się niezależnie od syntezy białek konstytucjonalnych i funkcjonalnych. Pierwsza zachodzi w rybosomach proteoplastów, druga zaś w rybosomach endoplazmatycznego retikulum.

Wnioski Mortona i współpracowników są ostatnio kwestionowane [por. 13]. Liczne bowiem badania przeprowadzone za pomocą mikroskopu elektronowego, a także analizy ziarn aleuronowych i zapasowych ciał białkowych z nasion różnych gatunków jedno- i dwuliściennych roślin wskazują na jednakowe i wspólne pochodzenie wakuolarne obydwu utworów [13].

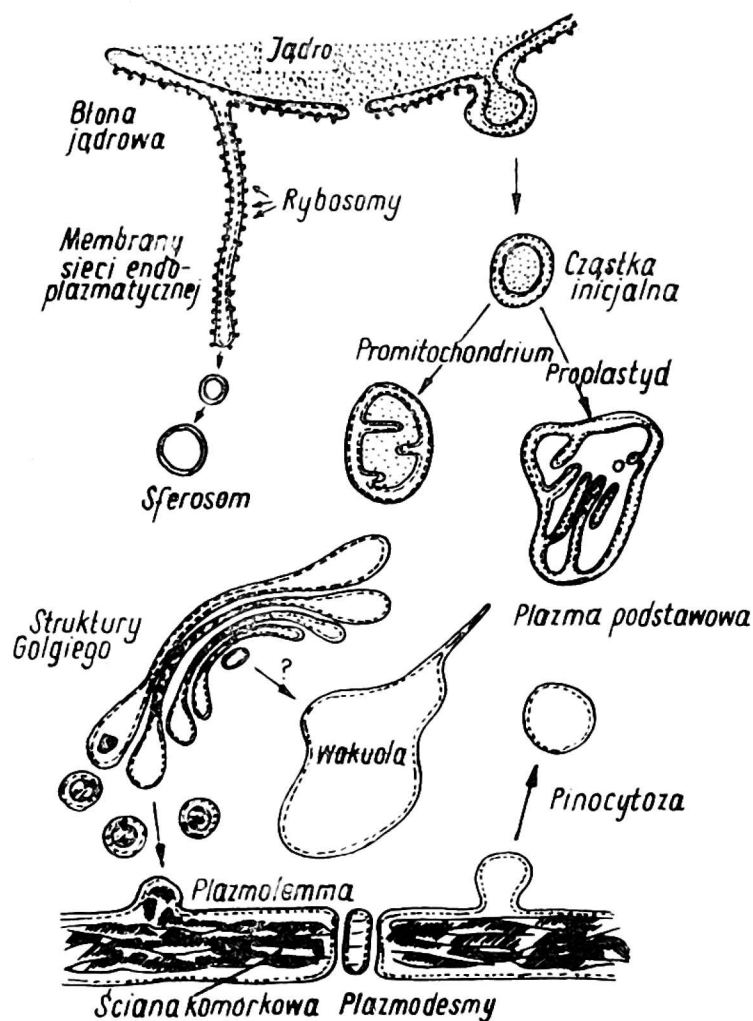
Mitochondria są drobnymi ($0,5-2\ \mu\text{m}$) organellami komórkowymi o wydłużonym kształcie, otoczone podwójną membraną lipoproteinową. Wewnątrz wypełnione są plazmą (matrix) przedzieloną fałdami będącymi wypukleniami błony wewnętrznej. Mitochondria powstają z cząstek inicjalnych, lecz rozmnażają się drogą podziałów. Zbudowane są z DNA, RNA, białek oraz lipidów prostych i złożonych. Podobnie do plastydów zachowują one w komórce częściową niezależność i samodzielność. Ich DNA jest inny od jądrowego i zdolny do autonomicznej replikacji [77]. Nie zawiera on jednak całej informacji o metabolizmie, o czym świadczy fakt, że niektóre białka (np. cytochrom C), mimo istnienia w mitochondriach różnych RNA, tworzą się w cytoplazmie i następnie przechodzą do mitochondriów. DNA mitochondrialny jest źródłem informacji dla syntezy białek strukturalnych [77], których powstawanie związane jest z fosforylacją oksydacyjną.

Podczas rozwoju nasion mitochondria zmieniają swoją strukturę i funkcję. W zygocie i podczas pierwszych jej podziałów są one owalne, skupione wokół jąder komórkowych. Podziałom komórkowym towarzyszy intensywne pobieranie O_2 i fosforylacja [91]. Po kilku dniach mitochondria się wydłużają, a aktywność ich maleje. Ten kierunek zmian utrzymuje się aż do zasadniczego sformowania zarodka, przy czym liczba mitochondriów w komórce zmniejsza się kilkakrotnie, a skojarzenie oksydacji z fosforylacją ponownie się zwiększa.

Mitochondria spełniają w komórkach roślinnych bardzo ważne i różnorodne funkcje. W nich są rozmieszczone liczne enzymy i układy dokonujące przemian kwasów trójkarboksyłowych, czyli przemian cyklu Krebsa, będących głównym członem oddychania tlenowego. Z wymienioną

oksydacją związana jest fosforylacja i magazynowanie energii chemicznej. W mitochondriach zachodzi prawdopodobnie także β -oksydacja tłuszczów i inne przemiany, o czym świadczą występujące w nich enzymy [64].

Z przytoczonych danych wynika, że ośrodkami najbardziej aktywnych przemian w komórkach są poszczególne organelle. W nich skupione są najważniejsze układy enzymatyczne rozlokowane zwykle na membranach lipidowo-białkowych [27]. Ontogeneza tych organeli jest często wzajemnie powiązana (rys. 7).



Rys. 7. Membrany komórkowe i ich wzajemne ontogenetyczne powiązania (wg Frey-Wysslinga i Mühlethaler)

Fig. 7. Cell membranes and their mutual ontogenetic associations (after Frey-Wyssling and Mühlethaler)

Od omówionych organeli różni się ściana komórkowa zbudowana z wielocukrów i nie mająca właściwości półprzepuszczalnych. Ściana komórkowa tworzy się z tak zwanego fragmoplastu (przegrody pierwotnej), która pojawia się w anafazie w równikowej części komórki po rozjeściu się chromosomów. Najpierw przy udziale struktur Golgi'ego tworzy się w środku komórki półpłynna płytko komórkowa składająca się głównie z substancji pektynowych, a następnie po obu jej stronach apocycznie powstają ścianki pierwotne, zbudowane głównie z hemicelulozy

następnie z celulozy oraz w niewielkich ilościach z białek i lipidów. Ciekawe jest to, że błony pęcherzyków Golgi'ego, tworzące płytkę ściany komórkowej, włączają się do odtworzenia w tym miejscu plazmolemy i nowych protoplastów. Tworzące się później przy różnicowaniu się komórek ściany wtórne są już zbudowane w $\frac{2}{3}$ z celulozy, a w $\frac{1}{3}$ z hemiceluloz. Substancje pektynowe i hemicelulozy stanowią tzw. substancję podstawową (matrix) ścian komórkowych, natomiast celuloza występuje w postaci włókien [15].

B. REGULACJA METABOLIZMU NASION NA POZIOMIE SUBKOMÓRKOWYM

Współczesny stan wiedzy nie pozwala jeszcze na pełne przedstawienie funkcjonalnej roli wszystkich organelli komórek roślinnych, ich wzajemnych zależności i udziału w metabolizmie nasion. Niektóre jednak organelle (jądro, mitochondria, plastydy) są na tyle poznane, że można określić ich udział w najważniejszych procesach, tj. w transformacji energii i biosyntezie białek.

Pierwszy proces, tj. wyzwolenie energii i gromadzenie jej w postaci fosforanowych wiązań makroergicznych (ATP) odbywa się w jądrach na skutek glikozy, a w mitochondriach drogą przemian kwasów trójkarboksylowych. Jądra komórkowe są więc energetycznie niezależne od pozostałych organelli; nie wiadomo jednak czy produkowany przez nie ATP zużywany jest tylko do własnych procesów, czy też jest wydzielany częściowo do cytoplazmy. Funkcje mitochondriów są pod tym względem bardziej uniwersalne. Energia chemiczna może też być gromadzona w procesie fosforylacji fotosyntetycznej, w nasionach jednak proces ten zachodzi na niewielką skalę.

Drugim podstawowym zagadnieniem w rozwoju nasion i różnicowaniu się roślin w ogóle jest organizacja syntezy białek. Procesy te, jak wiadomo, zlokalizowane są w polisomach występujących w jądrze, plastydach, mitochondriach, na sieci endoplazmatycznej oraz w stanie rozproszonym w cytoplazmie. Niektóre białka zapasowe (aleuryny) mogą poza tym tworzyć się w wakuolach. Główną syntezę białek w polisomach reguluje i kontroluje jądro. Działanie to opiera się przede wszystkim na omówionej wcześniej regulacji aktywności genowej. W plastydach, mitochondriach i wakuolach proces syntezy białek jest w dużej mierze niezależny od jądra komórkowego.

Podczas rozwoju nasion największa liczba polisomów związanych z retikulum występuje w okresie zasadniczego formowania się zarodka. Przypuszcza się, że w takich polisomach odbywa się synteza białek głównie zapasowych, natomiast w polisomach rozproszonych w cytoplazmie tworzą się białka konstytucjonalne i enzymatyczne. To ostatnie zjawisko dotyczy prawdopodobnie również plastydów i mitochondriów, a może nawet i sferosomów. Wszystkie organelle komórkowe są wzajemnie struk-

turalnie i funkcjonalnie uzależnione, o czym świadczy szybkie ich zamieranie po izolacji. Dlatego też należy sądzić, że wzajemne powiązania są znacznie większe, niż wskazuje na to aktualna wiedza [70].

Początkowo w zawiązujących się nasionach większość komórek ma cechy merystematyczne, którym właściwa jest pewna cykliczność i periodyczność procesów morfologicznych oraz biochemicznych. Podziałom mitotycznym komórek towarzyszą odpowiednie zmiany metaboliczne. Jakkolwiek podczas samych podziałów komórek natężenie wielu procesów metabolicznych obniża się to jednak zawsze zachodzi wówczas synteza enzymów katalizujących powstawanie nukleozydofosforanów, RNA i DNA — polimeraz, białek chromatyny, białek biorących udział w rozpadzie błony jądrowej i budowie aparatu mitotycznego [19]. Istniejące dane wskazują, że zasadnicze procesy syntetyczne zabezpieczające mitozę oraz podwojenie cytoplazmy zachodzą w interfazie [28]. W okresie tym w komórkach zahamowany jest rozpad białek. Późniejszemu obniżeniu aktywności mitotycznej komórek towarzyszy często gromadzenie białek aleuronowych i skrobi. Najwcześniej zaznacza się to w komórkach bielma, które najwcześniej też powiększają swoje rozmiary i różnicują się. Czynnikiem indukującym syntezę enzymów biorących udział w podziałach komórkowych są to cytokininy. Przejściu komórek do rozrostu i powiększeniu rozmiarów towarzyszy duża przebudowa strukturalna i znaczne zmiany metaboliczne. Cytoplazma staje się wówczas bardziej wodnista, a w komórce zwiększa się liczba mitochondriów, szczególnie o strukturze bardziej dojrzałej. Jednocześnie rozwijają się i różnicują plastydy i w cytoplazmie wykształca się bogata sieć retikulum. Powstaje dużo nowych sferosomów. Stopniowo wzmaga się odkładanie substancji w ścianie komórkowej. W tej właśnie fazie wzrostu rozpoczyna się zróżnicowanie komórek i gromadzenie głównych materiałów zapasowych nasienia, tj. cukrowców, białek i tłuszczowców. Związane to jest przede wszystkim z syntezą nowych białek enzymatycznych i ukształtowaniem się całych ich układów.

Najwcześniej stwierdzono [por. 19], że elongacji komórek towarzyszy zwiększenie enzymów hydrolitycznych (inwertazy, fosfatazy, dipeptydazy, proteazy, RNA, DNA i in.). Wymienione enzymy skupiają się przede wszystkim w formujących się sferosomach i dokonują „wewnętrznego trawienia”, tj. rozpadu części białek, cukrowców, tłuszczowców i kwasów nukleinowych. Równoległe do tych procesów przebiegają w rozrastającej się komórce procesy resyntezy wymienionych związków i syntezy *de novo*. Formowanie sferosomów odbywa się równocześnie z wykształceniem dużych wodniczek oraz z zapoczątkowaniem dyferencjacji elementów proksylemu w osi zarodka.

W okresie zwiększania rozmiarów komórek wykształca się bogata sieć endoplazmatyczna, z którą związana jest synteza enzymów glikolizy, enzymów drogi GMP, aminoacylo-t RNA- syntetazy, rozpuszczalnej in-

wertazy i in. Synteza niektórych z tych enzymów (np. inwertaza) indukowana jest przez gibereliny [19]. Rozwój i zwiększenie liczby mitochondriów wiąże się ze wzmożoną aktywnością enzymów cyklu Kreba i łańcucha oddechowego.

Rozrost i różnicowanie się komórek związane jest z plastyczną deformacją i reorganizacją celulozowo-hemicelulozowo-pektynowej ściany komórkowej. Dokonują tego przede wszystkim celuloza oraz β -1,3-glukonaza, pektynazy, pektynometyloesterazy i in. enzymy, których syntezę poprzez transkrypcję genomu i wytwarzanie specyficznego m RNA i r RNA indukują auksyny.

C. ZMIENNOŚĆ METABOLIZMU FORMUJĄCYCH SIĘ NASION

Rozwijające się nasiona wykazują bardzo silną reakcję zarówno na bodźce zewnętrzne, jak i oddziaływania wewnętrzne. Wpływy te są tak duże, że nawet nasiona najbardziej wyrównanych odmian różnią się budową składem chemicznym i żywotnością. Modyfikacje te są zwykle przenoszone z nasienia na roślinę [43].

U podstaw wymienionych modyfikacji leży metabolizm nasion, którego zmienność kształtują trzy grupy czynników: genetyczne, ekologiczne i maternalne. Pod tym ostatnim terminem należy rozumieć oddziaływanie na nasiona rośliny macierzystej, co z kolei uzależnione jest głównie od położenia nasion na roślinach [20].

Wpływ czynników genetycznych związany jest przede wszystkim z jakością łączących się gamet rodzicielskich o różnych genomach i różnym potencjale żywotności. Genom zygoty oraz wtórnej komórki bielmowej determinują (w sposób przytoczony w I rozdziale) zasadniczy kierunek metabolizmu prazarodka, bielma i łupin nasiennych, kierunek właściwy danemu gatunkowi [25]. W obrębie gatunku i odmiany każde nasienie jest inne. Fizjologiczna różnorodność ziarn pyłku, trafiającego na znamiona słupków, różna ich zdolność kiełkowania oraz stopień przenikania łagiewek pyłkowych do zalążków, wywierają duży wpływ na szybkość przemiany materii i jakość formujących się nasion. Na ogół, im większa istnieje wybiórczość gamet męskich, tym bardziej żywotne formują się nasiona.

Różnorodność metaboliczna w poszczególnych częściach nasienia wywołana jest także niejednakową kariologią ich tkanek [20]. Zarodek cechuje liczba $2n$ chromosomów pochodzących zarówno z gamety żeńskiej jak i męskiej; bielmo ma $3n$ ($2n$ żeńskie i $1n$ męskie), łupina nasienia zawiera $2n$ (żeńskie). Różne proporcje poszczególnych części w nasieniu oraz ich niejednakowa aktywność metaboliczna kształtuje różną jakość nasion. Z powyższego wynika, że prądródłem tej zmienności są dezoksyrybonukleoproteidy chromosomów.

Odrębny wpływ na metabolizm rozwijających się nasion wywierają czynniki ekologiczne. Szczególnie wyraźne jest to przy porównaniu wpły-

wu różnego klimatu na nagromadzenie w nasionach substancji zapasowych. Głównym i bezpośrednim czynnikiem ekologicznym kształującym skład chemiczny nasion jest woda. Przy dostatecznym zaopatrzeniu roślin w wodę tworzą się w nasionach przede wszystkim zapasowe formy cukrowców i tłuszczowców. Jej niedobór podczas wegetacji wpływa ograniczająco na gromadzenie wymienionych związków i pobudzająco na względne zwiększenie białek i związanych z nimi substancji [19]. Temperatura i światło wywierają na ogół wpływ pośredni poprzez kształtowanie stosunków wodnych. Klimat więc upalny z małymi opadami sprzyja gromadzeniu białek i substancji mineralnych, a utrudnia gromadzenie skrobi i tłuszczu szczególnie o dużej zawartości kwasów tłuszczowych nienasyconych [8]. Klimat wpływa także na skład i zawartość substancji aktywnych w metabolizmie. Na przykład zawartość kwasów nukleinowych oraz innych związków P zmienia się w zależności od siedliskowych warunków uprawy roślin [35].

Kontrolowane doświadczenia wykazują, że zwiększenie natężenia światła i przedłużenie fotoperiodu wzmacnia intensywność fotosyntezy i powiększa w konsekwencji masę nasienia o ok. 50%. Obniżenie natomiast stałej temperatury do 10-15°C powoduje zahamowanie w nasieniach syntezy białek enzymatycznych, co może doprowadzić do zwolnienia tempa gromadzenia skrobi. Ogólnie jednak temperatura taka wpływa na wydłużenie ontogenezy nasion i na zwiększenie ich masy.

Na skład chemiczny nasion wydatny wpływ wywierają także długotrwałe opady deszczu, wymywające różnorodne substancje. Wymywaniu ulegają przede wszystkim cukrowce (skrobia) i związki azotowe w tym nawet enzymy (i witaminy). Nasiona w kłosach, baldachach, koszyckach itp. ponoszą większe straty niż mieszczące się w strąkach, łuszczynach i owocach mięsistych.

Duży wpływ na metabolizm dojrzewających nasion i ich skład chemiczny ma zasobność gleby w składniki pokarmowe. Na ogół duża zawartość w glebie potasu i fosforu sprzyja gromadzeniu cukrowców i tłuszczowców, zaś zasobność w azot umożliwia wytworzenie większej ilości białek [19, 38].

Trzecią grupę czynników wpływających na metabolizm i skład chemiczny nasion stanowią czynniki maternalne, tj. położenie na roślinie i zaopatrzenie przez nią formującego się nasienia w różnorodne związki chemiczne. Wpływ tych czynników jest ściśle powiązany z działaniem środowiska i właściwościami genetycznymi. Pomijając bardziej szczegółowe omówienie tej zależności, należy przytoczyć ogólną prawidłowość: nasiona rozwijające się na pędzie głównym są zazwyczaj lepiej i pełniej zaopatrywane w związki odżywcze niż nasiona z pędu drugiego i dalszego rzędu. Pełniejsze zaopatrzenie i lepszy rozwój, a tym samym wyższą wartość mają także nasiona powstające z centralnego kwiatu, czy kwiatostanu niż z bocznych, górnych, czy dolnych [20].

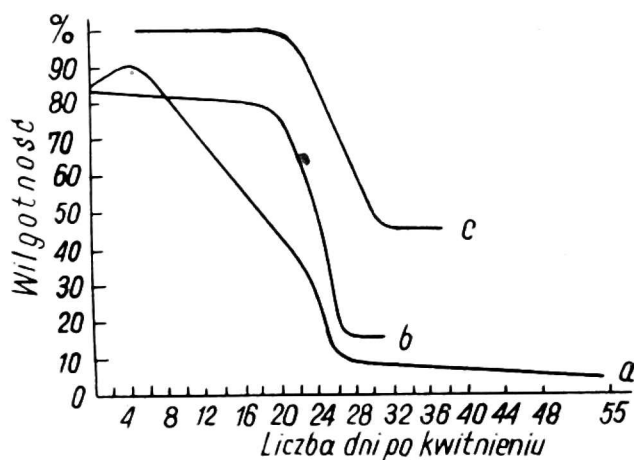
4. PRZEMIANY FIZJOLOGICZNO-BIOCHEMICZNE W GŁÓWNYCH CZĘŚCIACH FORMUJĄCYCH SIĘ NASION

Okres życia nasion od zygoty do ich pełnego sformowania cechują najpierw bardzo burzliwe przemiany, a później powolne ich wygasanie. Wiąże się to ściśle z uwodnieniem ich tkanek.

A. WODA I SUCHA MASA

Woda jest głównym czynnikiem warunkującym odpowiednie natężenie metabolizmu nasion. W zalążku jest jej 80-90% świeżej masy. W pierwszych dniach po zapłodnieniu jej zawartość w formujących się nasionach nieznacznie się zwiększa, po czym aż do pełnej dojrzałości mniej lub bardziej systematycznie maleje. Zmniejszanie się uwodnienia zachodzi głównie kosztem ubywania wody wolnej z bielma i liścieni [6].

Zmiany zawartości wody w dojrzewających nasionach wykazują niezależnie od typu owocu bardzo podobną prawidłowość i wyrażają się w tym, że początkowe ubytki wody mają charakter metaboliczny, i zachodzą we wszystkich typach nasion, później zaś zmniejszanie się uwodnienia związane jest z wysychaniem owoców suchych, [73]. Przejście od jednego okresu do drugiego odbywa się przy średniej wilgotności nasion 40-50% ich masy (rys. 8).



Rys. 8. Wilgotność dojrzewających nasion maku w owocni; a — wilgotność nasion, b — wilgotność tkanek torebki, c — wilgotność powietrza w torebce (wg Prokofiewa i Chołodowej)

Fig. 8. Moisture content of the ripening poppy seeds in the pericarp; a — moisture of seed, b — moisture of capsule tissues, c — air moisture in the capsule (after Prokofiew and Chołodowa)

Zmniejszaniu wilgotności nasion towarzyszy prawie stale powiększanie ich suchej masy. Często jednak w początkowym okresie rozwoju masa nasion wzrasta powoli i wówczas, jak u motylkowatych, krzywa tego wzrostu ma wyraźnie dwuetapowy przebieg [19]. Suchą masę nasion kształtują rytmiczne dobowe jej przyrosty [72].

B. ODDYCHANIE

Jest ono miarą natężenia przemiany materii i w nasionach jego intensywność maleje w miarę ich dojrzewania. Spadek ten jest niekiedy przerywany (dwukrotnie) krótkotrwałymi wzrostami oddychania. Ma to miejsce podczas wzmożonego formowania organów zarodka i warstwy aleuronowej oraz podczas maksymalnego gromadzenia materiałów zapasowych [19]. Przy rzadszym badaniu oddychania nasion natężenie tego procesu przybiera formę krzywej systematycznie się obniżającej.

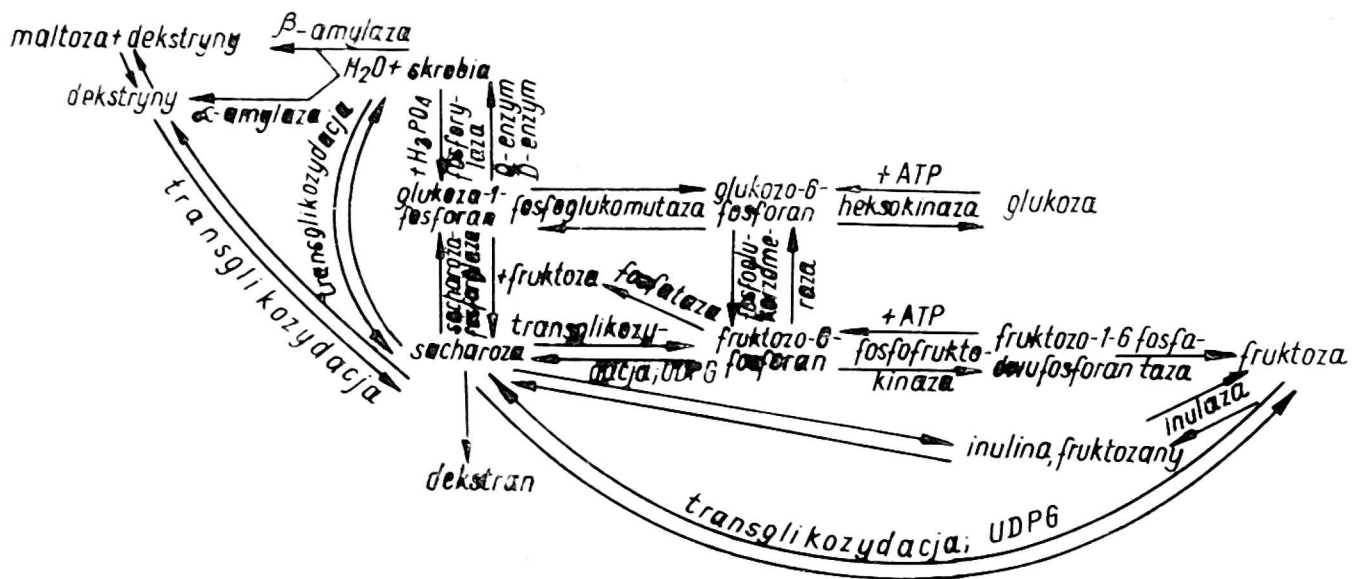
Oddychanie nasion może mieć cechy oddychania tlenowego i beztlenowego, co zależy od budowy nasion, owocni i tkanki oraz od etapu rozwoju nasion. W rozwijających się nasionach zachodzą najczęściej obydwa rodzaje oddychania. Glikoliza występuje zwykle w osi zarodka położonego centralnie oraz w dużych nasionach roślin dwuliściennych. Wewnątrz komórek jest ona właściwa jądro, natomiast pełne oddychanie tlenowe z przemianami kwasów trójkarboksylowych i łańcuchem oddechowym właściwe jest mitochondriom. Organelle te zmieniają się w miarę rozwoju nasion. W tkankach zapasowych w drugiej połowie rozwoju ulegają one zestarzeniu [71], natomiast w zarodkach pozostają „młode” do końca rozwoju, lecz zmniejsza się ich liczba i aktywność [64, 72].

Oddychaniu towarzyszy fosforylacja oksydacyjna, w wyniku której następuje wiązanie wyzwolonej energii. W zarodkach nasion jedno- i w dwuliściennych początkowe skojarzenie oksydacji z fosforylacją jest dość duże, następnie w okresie formowania organów zarodka maleje, po czym ponownie podczas gromadzenia związków zapasowych zwiększa się wydatnie [72, 91].

C. CUKROWCE

Podczas dojrzewania nasion głównym kierunkiem ich metabolizmu cukrowcowego jest stopniowe zwiększanie ilości złożonych cukrowców takich jak: fruktany, glukofruktany, gluko-frukto-galaktany (rząd rafinozy), hemicelulozy, skrobia oraz inne pochodne [19]. Punktem wyjścia większości przemian cukrowcowych jest sacharoza (por. rys. 9), będąca podstawowym cukrowcem transportowym, dopływającym do załączka [58]. Do rozwijających się nasion w niewielkich ilościach dopływają także cukrowce proste, a wśród nich przede wszystkim glukoza i fruktoza. U roślin z rodziny traw cukrowcami transportowymi mogą być także niskomolekularne glukofruktany, a w rodzinie złożonych rafinoza i jej pochodne [19]. Tworzą się one również z sacharozy [7].

Przemiany cukrów przebiegają w nasionach łatwo i sprawnie. Z sacharozy oraz jednocukrowców, a także z glukofruktanów i rafinozy powstają w nasionach wszystkie inne cukrowce oraz ich pochodne. Dokonują tego enzymy rozmieszczone w mitochondriach, plastydach, sferosomach, jądrze, aparacie Golgi'ego, cytoplazmie i innych organelach. Wstępnym



Rys. 9. Schemat głównych kierunków przemian cukrowców w roślinach (wg Kretowicza, nieco zmieniony)

Fig. 9. Outline of the principal pathways of saccharide transformations in plants (after Kretowicz, somewhat changed)

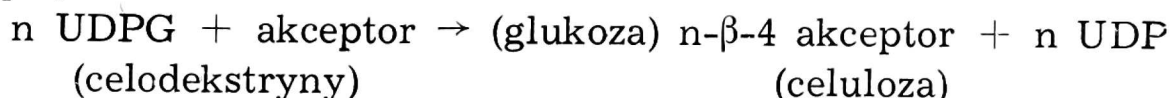
etapem tych przemian jest zaktywowanie cukrowców przez związki fosforowe.

W początkowym okresie rozwoju nasion gromadzą się w nich przeważnie cukrowce, które łatwo ulegają różnorodnym przekształceniom. U traw i liliowatych są to jedno- i kilkucukrowce (glukofruktany, sacharoza, glukoza, fruktoza) oraz hemicelulozy (ksylany, arabany, galaktany, mannany i galaktomannany). Zboża pochodzenia południowego (ryż, kukurydza) gromadzą głównie sacharozę, glukozę, fruktozę, zboża zaś pochodzenia północnego (żyto, pszenica, jęczmień, owies) — glukofruktany, sacharozę oraz pentozany [19]. U motylkowatych, śladowatych i in. gromadzą się w nasionach sacharoza, glukoza, fruktoza oraz w mniejszej ilości cukrowce rzędu rafinozy; w nasionach oleistych występują przede wszystkim sacharoza, glukoza i fruktoza. Z powyższego wynika, że punktem wyjściowym dla metabolizmu cukrowcowego w nasionach mogą być różne zaktywowane cukrowce, najczęściej jest nim sacharoza [19].

Przemiany cukrowców w pierwszym okresie rozwoju nasion są bardzo różne. Główna ich masa jest przekształcana w procesach oddechowych, dostarczając metabolitów do syntezy tłuszczowców, aminokwasów, białek, kwasów nukleinowych, kwasów organicznych, witamin, regulatorów wzrostu itp. Początkowo wymienione substancje służą do budowy szybko rosnących tkanek. W miarę jednak postępującego formowania się struktury nasion rozpoczyna się też magazynowanie substancji zapasowych, tj. wielocukrowców, białek i tłuszczowców.

Najczęściej gromadzą się w nasionach hemicelulozy będące heteropolisacharydami, wśród których dominują pentozany. Hemicelulozy, jak już wspomniano w rozdziale 2, tworzą się za pomocą struktur Golgi'ego prawdopodobnie z UDP glukozy i UDP kwasów uronowych. Substancje

te odkładane są w ścianach komórkowych. W podobny sposób, lecz za pomocą już plazmolemy, odbywa się synteza celulozy. W procesie tym główną rolę spełnia urydynodwufosforan glukozy (UDPG) jako donator reszt glukozy i celodekstryny jako ich akceptor (starter), wg schematu [58]:



Hemicelulozy i celuloza tworzą się od pierwszych dni rozwoju nasion ponieważ z substancji tych budowane są ściany komórkowe [2].

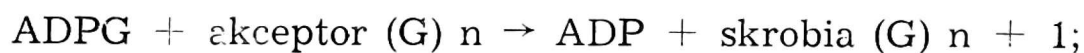
Kilka dni po zapłodnieniu rozpoczyna się w nasionach synteza skrobi, która jest dla nasion węglowodanowym podstawowym cukrowcem zapasowym. Synteza skrobi odbywa się w plastydach, a w nasionach dokonuje się ona w wyspecjalizowanych leukoplastach. Dotychczas przyjmowano [68], że synteza skrobi, głównie amylozy odbywa się na drodze transglukozydacji fosforolitycznej przy udziale fosforylasy. Według tego poglądu część amylozy pod wpływem Q-enzymu przekształca się następnie w amylopektynę, o charakterystycznych rozgałęzieniach łańcuchowych, dając łącznie skrobię typową dla danego gatunku. W syntezie skrobi brał ponadto udział enzym D (glukozydotransferaza), który przenosząc reszty glukozy tworzy wiązania 1,4, co umożliwia powstawanie starteru, niezbędnego do późniejszego działania fosforylasy i Q-enzymu.

Badania z ostatnich lat wskazują jednak, że:

1) fosforylaza bierze udział raczej w rozkładzie skrobi niż jej syntezie [1], natomiast w samym mechanizmie syntezy uczestniczy UDPG (urydynodwufosfoglucoza) lub ADPG (adenozynodwufosfoglucoza) wg wzoru:

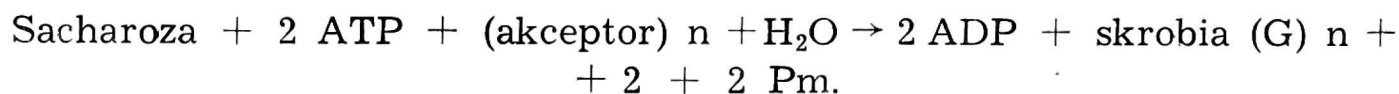


lub



2) przenoszenie glukozy na skrobię za pomocą syntetazy skrobi odbywa się znacznie łatwiej z ADPG niż UDPG i jest drogą dominującą;

3) powstawanie skrobi w nasionach odbywa się bezpośrednio z dopływającej sacharozy. W związku z powyższymi stwierdzeniami Akazawa [1] sugeruje następujący schemat przemiany sacharozy w skrobię w nasionach:



Rola fosforylaz w syntezie skrobi może się tylko sprowadzać do wytworzenia „startu”, którym może niekiedy być nawet maltoza.

Największe nasilenie syntezy skrobi przypada na drugi i częściowo na trzeci etap formowania nasion, tj. na okres, gdy bielmo lub liścienie zostały już wykształcone.

U zbóż w stromie amyloplastów powstaje początkowo jedno o charakterystycznej budowie ziarno skrobi, którego objętość szybko rośnie i wypełnia cały plastyd. Na przełomie I i II etapu formowania ziarnia-

ków u zbóż w stromie peryferycznych części amyloplastów pojawiają się nowe, małe ziarenka skrobi, które w wyniku skurczu membrany zostają wydalone do cytoplazmy. Powiększanie się dużych ziarn skrobi w amyloplastach oraz powstawanie małych ziarenek prowadzi do zupełnego wypełnienia nimi komórek endospermalnych i ich zamierania [11, 15].

Nasileniu syntezy skrobi w nasionach towarzyszy zwykle zmniejszenie się ilości sacharozy, glukofruktanów, cukrowców rzędu rafinozy i niekiedy pentozanów [19].

D. TŁUSZCZOWCE (LIPIDY)

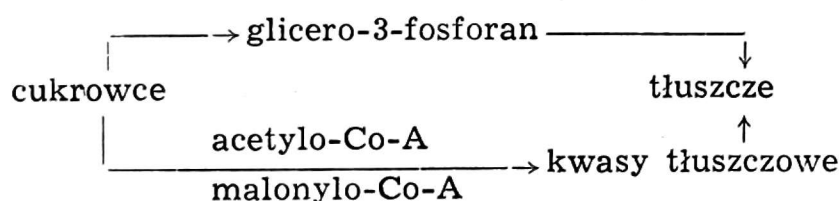
Stanowią one grupę związków chemicznych, których głównym składnikiem są wyższe kwasy tłuszczowe. Odróżniamy tłuszczowce proste, złożone i ich pochodne [86]. Nie są one materiałem transportowym, toteż w nasionach powstają z cukrowców, a właściwie z ich dysymilacyjnych produktów.

Najważniejszymi składnikami tłuszczowców warunkującymi ich właściwości są kwasy tłuszczowe. Tłuszczowce naturalne są zasadniczo mieszaninami różnych trójglicerydów czyli estrów kwasów tłuszczowych i glicerolu. Kwasy te stanowią ilościowo ok. 90% całości drobiny trójglicerydów i w syntezie tłuszczowców są najważniejszym etapem.

W nasionach głównym miejscem syntezy kwasów tłuszczowych są mitochondria oraz częściowo także jądro, plastydy i sferosomy. Związkiem wyjściowym tej syntezy są cząsteczki acetylokoenzymu A powstające jako produkt beztlenowego rozpadu cukrowców. Utworzenie „aktywnego octanu” odbywa się za pomocą acetylo-Co-A-syntetazy i ATP. Następnie zachodzi kondensacja 2 cząsteczek acetylo-Co-A, ich redukcja oraz odcięcie wody i ponowna redukcja, w rezultacie czego powstaje butyrylo-Co-A. Związek ten może reagować z nowymi cząsteczkami acetylo-Co-A, wydłużając łańcuch kwasu tłuszczowego o dalsze dwa atomy węgla. Po oderwaniu Co-A powstają wolne kwasy tłuszczowe o parzystej zwykle liczbie atomów węgla [68].

Badania Stumpha [84] wykazały jednak, że w licznych gatunkach roślin bardziej efektywnym niż acetylo-Co-A substratem dla syntezy lipidów jest malonylo-Co-A. Ten ostatni powstaje wskutek karboksylacji (przyłączenia CO₂) acetylo-Co-A. Udział malonylo-Co-A w syntezie wielocząsteczkowych kwasów tłuszczowych można obserwować w zarodkach niektórych nasion [84]. Z reguły najpierw powstają nasycone kwasy tłuszczowe, a później niezależnie od nich kwasy nienasycone.

Zasadniczy schemat tworzenia tłuszczowców można przedstawić następująco:



Wśród złożonych tłuszczowców nasion wyróżniają się fosfatydy, które stanowią integralną część membran cytoplazmatycznych i organelli komórkowych. W największej ilości występują one w zarodkach nasion dojrzałych, a w ich skład wchodzi często fosfoinozytydy. Biosynteza fosfatydów początkowo przebiega analogicznie do biosyntezy glicerydów, w dalszym jednak przebiegu następuje rozdzielenie ich dróg. W biosyntezie glicerydów do α, β -dwuglicerydów przyłącza się trzecia cząsteczka kwasu tłuszczowego, natomiast w biosyntezie fosfatydów czynny udział biorą cytydynofosforanowe pochodne zasad (choliny, kolaminy, seryny i in.) [86].

Całość procesów syntezy tłuszczowców w nasionach przebiega stopniowo, etapami, dlatego też ilość i jakość tych związków zmienia się w miarę dojrzewania nasion.

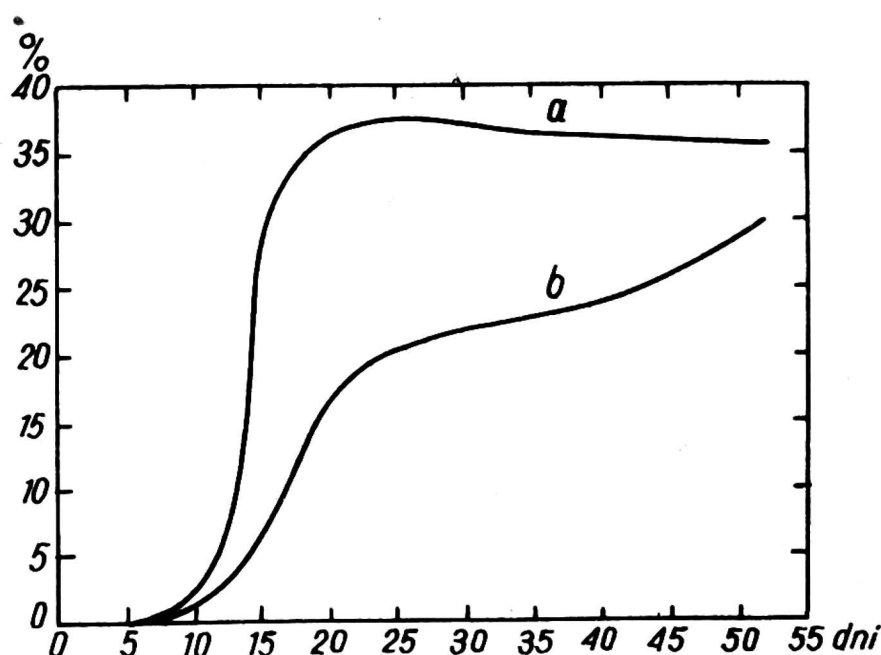
Powstawanie tłuszczowców budulcowych (głównie fosfatydów) rozpoczyna się od początku formowania się nasion. Natomiast zasadnicze gromadzenie tłuszczów zapasowych rozpoczyna się dopiero po 10-15 dniach od zawiązania nasion i trwa mniej więcej do pełnej dojrzałości. W procesie tym można wyróżnić 4 fazy [por. 86]:

1) fazę wzrostu, w której owoce i nasiona bez magazynowania tłuszczu osiągną prawie swoją naturalną wielkość;

2) fazę bardzo intensywnego magazynowania tłuszczu, w czasie której nasiona uzyskują prawie ostateczną zawartość tłuszczu;

3) fazę niezmienną zawartości tłuszczu przed dojrzewaniem;

4) fazę częściowego rozkładu tłuszczu bezpośrednio przed pełną dojrzałością.



Rys. 10. Gromadzenie się tłuszczu w nasionach lnu podczas dojrzewania; a — zawartość tłuszczu w nasionach suchych, b — w nasionach świeżo zebranych (wg Eyre'go)

Fig. 10. Changes in flax seed fat during ripening; a — fat content of dry seeds, b — fat content of the freshly harvested seeds (after Eyre)

Ta ostatnia faza wyraźnie zaznacza się w owocach, natomiast w nasionach występuje znacznie rzadziej (rys. 10). W miarę dojrzewania nasion zwiększa się ilość nienasyconych kwasów tłuszczowych.

Nierównomierny przebieg syntezy tłuszczowców w ontogenezie nasion zależy od:

- a) stanu anatomiczno-fizjologicznego nasion (wytworzenie organów zapasowych, przygotowanie odpowiednich układów enzymatycznych itp.),
- b) odpowiedniego dopływu cukrowców,
- c) dużej intensywności oddychania (dostarcza energii i metabolitów pośrednich do syntezy tłuszczowców),
- d) odpowiedniego uwodnienia tkanek [19].

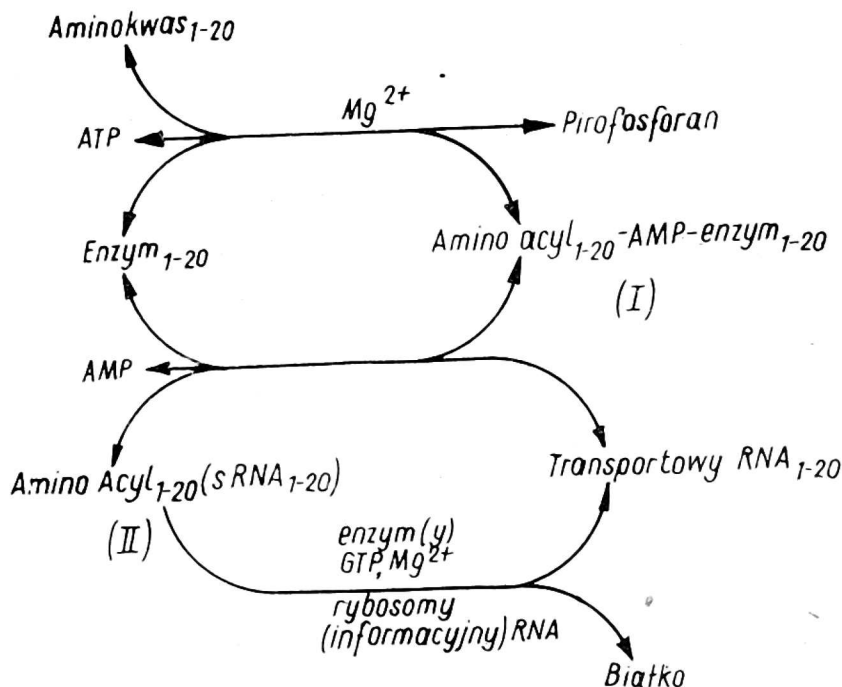
E. BIAŁKA

Do rozwijających się owoców i nasion dopływają z rośliny macierzystej różnorodne związki azotowe niebiałkowe. Należą do nich glutamina i asparagina, stanowiące główne formy transportowe związków azotowych oraz cytrulina, arginina i pewne ilości innych aminokwasów. Różne grupy systematyczne roślin (rodziny, rodzaje, gatunki) tworzą im właściwe, charakterystyczne formy transportowe związków azotowych [19]. Oprócz organicznych związków azotowych do nasion dopływają także mineralne związki azotowe, takie jak azotany, azotyny i sole amonowe. Z substancji tych oraz kwasów organicznych powstają odpowiednie aminokwasy, niezbędne do syntezy białek [39]. Tworzą się one drogą transaminacji, aminacji i enzymatycznych przekształceń jednych aminokwasów w inne. Aminokwasy stanowią centralną pozycję w metabolizmie azotowym nasion.

W pierwszym okresie rozwoju powstają w nasionach duże ilości wolnych aminokwasów. W miarę dojrzewania zmniejsza się ich zawartość, natomiast wzrasta ilość białek. Tworzą się przy tym białka strukturalne, enzymatyczne i zapasowe. Obok intensywnych procesów syntezy białek zachodzą także procesy ich hydrolizy i przebudowy.

Zasadniczym miejscem syntezy białek są rybosomy, które występują w stanie rozproszonym w cytoplazmie, a także skupione są na sieci endoplazmatycznej, w jądrze, w plastydach i mitochondriach. Poza tym w rozwiniętych nasionach tworzy się białko zapasowe w postaci tzw. ciałek białkowych lub ziarn aleuronowych. Dotychczas nie rozstrzygnięto jednak, czy tzw. aleuryny tworzą się w amyloplastach, czy też w wakuolach, nie wyjaśnione są też ich drogi syntezy [87, 72, 13].

Ogólny schemat syntezy białek można przedstawić jak na rys. 11. Najpierw aminokwasy ulegają przy udziale enzymów i ATP aktywacji (I), po czym reagują z transportowymi RNA (s RNA), tworząc kompleks aminoacylo-s-RNA (II). Transportowe RNA przenoszą aminokwasy do rybosomów (polisomów). Tam łączą się (transportowe RNA) z odpowiednimi informacyjnymi RNA (m RNA) i dzięki temu zostaje zdetermi-



Rys. 11. Ogólny schemat syntezy białka (wg Holley'a)
 Fig. 11. General outline of protein synthesis (after Holley)

nowana specyficzna sekwencja aminokwasów w przyszłej molekuła białka [26].

Oprócz przedstawionej głównej drogi syntezy białek z aminokwasów i amidów istnieje prawdopodobnie możliwość powstawania ich także z peptydów przy udziale transpeptydaz i proteaz. Takie reakcje [68] wymagają zmniejszonego nakładu energii.

W rozwijających się nasionach synteza białek przebiega początkowo z niewielkim natężeniem, następnie, w okresie formowania zarodka szybko się zwiększa i pod koniec dojrzewania prawie ustaje [37, 65, 67, 72]. W poszczególnych okresach rozwoju nasion zmienia się nie tylko absolutna zawartość białek, lecz także ich skład jakościowy. Na przykład u pszenicy w miarę dojrzewania ziarniaka wzrasta w bielmie zawartość gliadyn i glutein, a zmniejsza się udział albumin i globulin. W zarodku ta prawidłowość jest odwrotna. Nierównomierny przebieg syntezy białek stwierdzono także w innych nasionach [13, 19, 36, 46, 72, 87]

F. KWASY NUKLEINOWE (NA)

Związki te zbudowane są z nukleotydów, w skład których wchodzi ryboza lub dezoksyryboza, zasada azotowa oraz kwas fosforowy. Synteza NA w roślinach jest zwykle poprzedzana powstaniem odpowiednich nukleotydów. Następnie w drugim etapie zachodzi fosforylacja nukleotydów i powstawanie odpowiednich dwu- i trójfosforanów z makroergicznymi wiązaniami. W trzecim etapie odpowiednie trójfosforany, polimeryzując tworzą drobiny RNA i DNA.

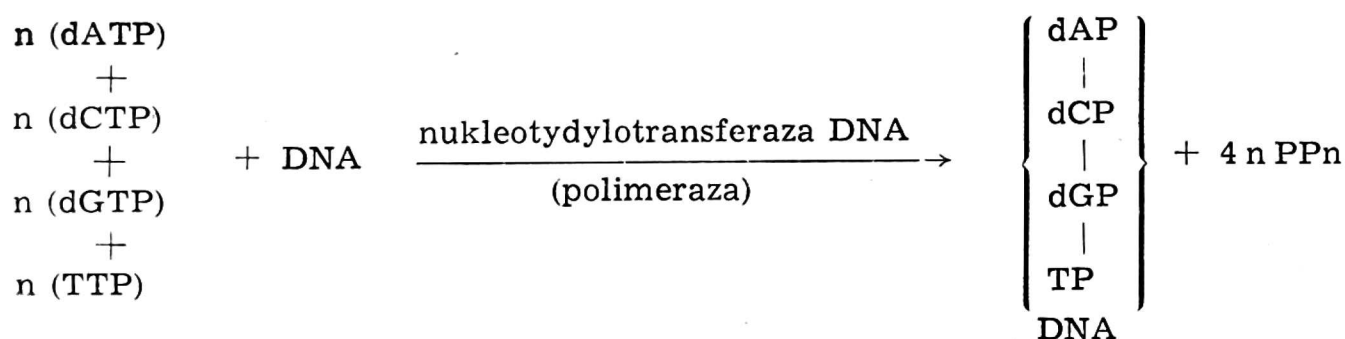
W biosyntezie nukleotydów purynowych substancją wyjściową jest rybozo-5-fosforan. W następstwie szeregu złożonych reakcji powstaje z niego produkt przejściowy — kwas inozynowy, który składa się z hi-

pokszantyny, rybozy i kwasu fosforowego. Powstawanie kwasu inozynowego odbywa się kosztem dużego nakładu energii, bowiem na każdą molekułę tego związku potrzeba 9 molekuł ATP [68]. Z kwasu inozynowego już stosunkowo łatwo powstają rybonukleotydy purynowe, tj. kwas adeninowy i guanilowy. Analogicznie tworzą się purynowe dezoksyrybonukleotydy. Produktem wyjściowym dla nich jest również ryboza, a nie dezoksyryboza. Przekształcenie jej w dezoksyrybozę odbywa się poprzez redukcję na poziomie nukleotydów z zachowaniem wiązania glikozydowego pomiędzy pentozą i zasadą.

Nukleotydy pirymidynowe powstają w sposób odmienny od nukleotydów purynowych. Produktami wyjściowymi do ich syntezy są amoniak i dwutlenek węgla, a rybofosforan przyłącza się dopiero w końcowym etapie syntezy. Produktem pośrednim w omawianych przemianach jest kwas orotowy, który przekształca się następnie w urydyno-5-fosforan (kwas urydylowy). Kwas urydylowy poprzez aminację daje kwas cytydylowy, a poprzez metylację — tymidylowy.

Ogólna zawartość DNA w jednej komórce jest praktycznie stała i tylko podczas jej podziału dwukrotnie się zwiększa, aby po podziale znów pozostać na stałym poziomie. Biosynteza DNA dokonuje się głównie w jądrze i przypada na część interkinezy. Równocześnie z DNA syntetyzuje się tam drugi podstawowy składnik chromosomów — białko histonowe. Poza jądrem komórkowym DNA w małych ilościach tworzy się prawdopodobnie także w plastydach i mitochondriach. Drogi tej syntezy nie są w pełni wyjaśnione.

Dla przebiegu normalnej biosyntezy DNA konieczna jest w komórce obecność jonów magnezu i pewnej ilości DNA jako startera, którego rola polega najprawdopodobniej na funkcji matrycy służącej do syntezy nowych cząsteczek DNA. Właściwości nowo powstałego DNA są w zasadzie takie same, jak właściwości DNA startera. Schematycznie więc syntezę DNA można przedstawić następująco:

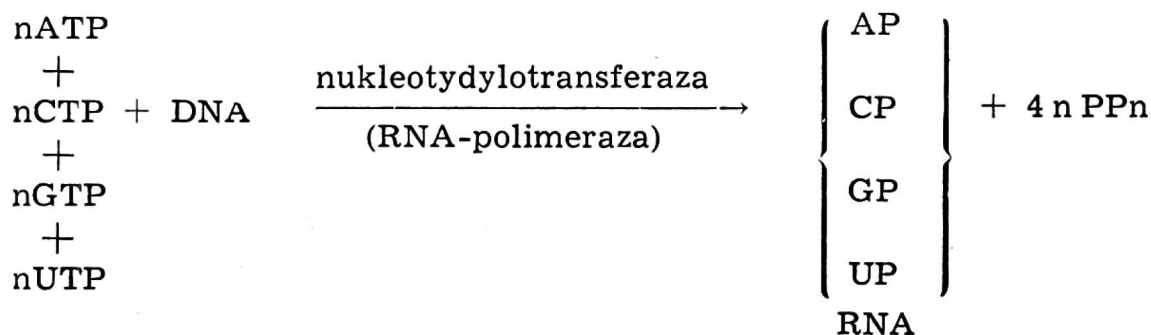


dATP — odpowiednie nukleozydy (np. dezoksyadenozynotrójfosforan)

PPn — pirofosforan

DNA u roślin jest na ogół metabolicznie trwałe, tj. nie podlega w większej mierze rozpadowi i odtwarzaniu. Niemniej w niektórych organach, jak np. nasionach część jego może ulegać pod wpływem dezoksyrybonukleaz rozpadowi [87].

Biosynteza różnych frakcji RNA, a więc m RNA (informacyjnego), r RNA (rybosomowego), s RNA (rozpuszczalnego, transportowego) przebiega różnie. RNA informacyjny powstaje w jądrze komórkowym na matrycy DNA przy udziale nukleotydylotransferazy RNA (zwanej polimerazą) wg schematu:



ATP — odpowiednie rybonukleozydotrójfosforany

PPn — pirofosforan

Wytwarzany w jądrze m RNA przenika do rybo(poli)somów, niosąc w swojej budowie informację o przyszłej budowie białek. Mechanizm biosyntezy rybosomowego RNA (stanowiącego 80% ogólnego RNA komórki) oraz rozpuszczalnego RNA jest dotychczas mniej poznany. Przypuszcza się jednak, że powstawanie tych kwasów nukleinowych (RA) nie jest bezpośrednio kontrolowane przez DNA jądra komórkowego, jakkolwiek większość z nich tworzy się w jądrze. Prawdopodobnie pewna część RNA może powstawać w plastydach i mitochondriach. RNA w roślinach jest metabolicznie mniej trwały niż DNA i pod wpływem rybonukleaz lub nukleotydylotransferaz ulega degradacji do cyklicznych nukleozydo-2,3-fosforanów i dalej nukleozydo-3-fosforanów.

W formujących się nasionach łączna zawartość NA zwiększa się systematycznie i osiąga maksimum w dojrzałości woskowej, po czym obniża się lub pozostaje na tym poziomie do końca dojrzewania morfologicznego [19]. W zarodku synteza RA trwa do końca formowania się nasion, natomiast w bielmie lub liścieniach może następować w drugiej połowie dojrzewania ich częściowa degradacja. Stwierdzenia takie nasuwać wniosek, że w bielmie po jego sformowaniu zachodzi częściowy rozkład RA i przemieszczenie się nukleotydów do zarodka, gdzie tworzą się z nich nowe RA [19].

G. WITAMINY

Biosynteza witamin w nasionach (roślinach) jest już dość dobrze poznana [90, 69]. Jej drogi są jednak dość złożone, toteż omówienie ich przekracza ramy niniejszego opracowania. Witaminy występujące w nasionach są częściowo syntetyzowane podczas rozwoju nasion, częściowo zaś dopływają z roślin macierzystych [19]. Zdolności syntetyczne nasion uwarunkowane są właściwościami gatunkowymi (genetycznymi) i siedliśkowymi. Poza tym synteza witamin w roślinach zależy od stosowanych pestycydów. Niektóre preparaty chemiczne (np. sulfamidy) są zde-

cydowanymi substancjami antywitaminowymi, tzn. utrudniają lub uniemożliwiają syntezę określonych witamin w roślinach i nasionach [62].

Produktami wyjściowymi dla syntezy witamin są bardzo różnorodne związki. Większość witamin spełnia rolę koenzymów. Gromadzenie poszczególnych witamin w rozwijających się nasionach przebiega dość różnie.

Zawartość witaminy C (kwasu askorbinowego) zwiększa się mniej więcej do okresu dojrzałości woskowej, po czym szybko maleje. Spadek zawartości tego związku związany jest z malejącym dopływem witaminy z liści oraz przechodzeniem witaminy w formy rezerwowe, z których wyzwala się ponownie podczas pęcznienia i kiełkowania.

Witamina B₁ (tiamina) gromadzi się w nasionach przez cały okres ich formowania się i w okresie dojrzałości pełnej jest jej najwięcej. Młode nasiona zdolne są do samodzielnej syntezy tego związku, do starszych natomiast dopływa on z rośliny macierzystej.

Zawartość witaminy PP (kwasu nikotynowego), kwasu pantotenowego oraz biotyny i witaminy B₂ (ryboflawiny) zmniejsza się w miarę dojrzewania nasion. Szczególnie szybko proces ten zachodzi w pierwszym i częściowo w drugim etapie rozwoju nasion (do dojrzałości mlecznej). Ilość kwasu foliowego najszybciej się zmniejsza podczas dojrzałości woskowej [19].

Gromadzenie karotenoidów w nasionach przebiega u licznych gatunków równoległe do syntezy skrobi, a więc trwa niemal do końca dojrzałości woskowej. U pewnych jednak gatunków (np. żyta) spadek zawartości karotenoidów zaczyna się już od dojrzałości mlecznej.

Tokoferole (kompleks witamin E) w największych ilościach występują w nasionach oleistych. Ilość tych związków obniża się podczas dojrzewania nasion, a biologiczna aktywność poszczególnych form — α , β , γ , δ — kształtuje się jak 100 : 30 : 20 : 1. W tłuszczach nasion w największych ilościach występują tokoferole α , γ .

Omawiane witaminy gromadzą się przede wszystkim w tych organach i tkankach nasion, które wykazują największą fizjologiczną aktywność, a więc w osi zarodka, w tarczce, w warstwie aleuronowej itp.

Naturalne regulatory wzrostu, stanowią dość dużą grupę substancji różnych pod względem chemicznym, których wspólną właściwością jest regulacja procesów wzrostowo-rozwojowych, i które wytwarzane są przez samą roślinę [45]. Należą do nich stymulatory wzrostu takie jak: auksyny, cytokininy i gibereliny oraz inhibitory. W nasionach licznych gatunków roślin substancje te tworzą specyficzne układy typu promotor — inhibitor, regulujące zasadnicze ogniwa metabolizmu [22].

Spośród stymulatorów nasion najwcześniej zostały wykryte auksyny: a z nich kwas β -indoliloctowy (IAA). Produkowane i gromadzone w rozwijających się nasionach auksyny warunkują prawidłowy rozwój owoców [42], jak i właściwie ukierunkowany metabolizm NA i białek [92].

Produktem wyjściowym dla syntezy auksyn jest tryptofan. Auksyny tworzą się w nasionach oraz dopływają do nasion z rośliny macierzystej. Na ogół najwięcej jest ich w pierwszym okresie rozwoju nasion. W miarę dojrzewania aktywność i ilość tych substancji zmniejsza się i w dojrzałych nasionach jest już znikoma. Zazwyczaj związki te przechodzą w formę nieaktywną i lokalizowane są w warstwie aleuronowej, sąsiadującej z osią zarodka [19, 55].

U pewnej grupy roślin (drzewiastych) nasiona zawierają największe ilości auksyn w pełnej dojrzałości morfologicznej i wówczas związki te są przyczyną głębokiego spoczynku nasion [55].

Cytokininy stanowią drugą grupę naturalnych stymulatorów wzrostu i rozwoju. Są one pochodnymi zasad purynowych. Poza cytokinezą wpływają na tempo i kierunek przemian metabolicznych szczególnie zaś na syntezę określonych NA i białek. Działanie cytokinin wiąże się z utrzymaniem struktur błon cytoplazmatycznych i polisomów oraz z indukcją syntezy NA [76, 85].

W zalążkach i formujących się nasionach cytokininy tworzą się głównie w osłonkach, skąd mogą przechodzić do osi zarodka [4]. Mogą jednak powstawać też w korzonku zarodkowym. W większych ilościach gromadzą się w liścieniach, rzadziej w bielmie.

Przypuszcza się, że biosynteza tych związków jest do pewnego stopnia analogiczna do syntezy steroli i innych związków terpenoidowych. Związkiem kluczowym w tej syntezie jest kwas mewalonowy, który jest również prekursorem giberelin i kwasu abscysynowego, będącego najpowszechniejszym inhibitorem [76]. Najwięcej cytokinin występuje w nasionach młodych, podczas intensywnych procesów metabolicznych [63, 81].

Gibereliny należą do bardzo aktywnych stymulatorów wzrostu i rozwoju, a ich rola w nasionach jest szczególna [4, 13, 23]. Przede wszystkim biorą one udział w samym formowaniu nasion i ich działanie w tym okresie jest związane z fizjologiczną aktywnością całego nasienia. Największą ilość i aktywność giberelin mają nasiona w połowie dojrzałości mlecznej i powtórnie w połowie dojrzałości woskowej [34, 47, 74]. W dojrzałych i spoczynkowych nasionach gibereliny przechodzą w formy nieczynne lub też mają niewielką aktywność ograniczoną wpływem antygiberelin, którymi są różne inhibitory [22].

Miejscem syntezy giberelin w nasionach jest zarodek, a w nim specjalnie korzonek zarodkowy. U różnych gatunków mogą powstawać różne zestawy giberelin, które mogą też zmieniać się podczas ontogenezy nasion. Mechanizm działania giberelin, jak innych stymulatorów wzrostu polega prawdopodobnie [22, 92] na:

- 1) derepresji pewnych operatorów genetycznych;
- 2) indukowaniu specyficznych m RNA;
- 3) indukowaniu syntezy pewnych enzymów;
- 4) obniżeniu aktywności niektórych inhibitorów.

Odmienną rolę niż stymulatory spełniają w nasionach naturalne inhibitory wzrostu. Są to różne pod względem chemicznym związki, spośród których najczęściej spotyka się związki fenolowe, kwas abscysynowy (AbA), glikozydy i in. Inhibitory gromadzą się w nasionach dopiero pod koniec dojrzewania, lokalizując się głównie w okrywach nasiennych i w bielmie.

Inhibitory hamują syntezę stymulatorów, zatrzymują syntezę enzymów *de novo* oraz inaktywują enzymy już istniejące. Pod wpływem tych związków (i wysychania) dojrzewające nasiona wstrzymują metabolizm i popadają w spoczynek posprzętny.

Różnorodne procesy przemiany materii cukrowców, tłuszczowców, białek, kwasów nukleinowych, witamin, regulatorów wzrostu itd. są w formujących się i dojrzewających nasionach wzajemnie powiązane. Powiązanie to jest regulowane na poziomie molekularnym (genetycznym), subkomórkowym, tkankowym oraz na poziomie całego nasienia. Na początku ontogenezy nasion funkcję regulacyjną spełnia głównie organizm macierzysty, później w miarę rozwoju jego wpływ maleje, a nasienie staje się samodzielnym organizmem.

STRESZCZENIE

Rozwój nasion, tj. przekształcanie zalążka w nasienie rozpoczyna się już od momentu zapylenia i przebiega w trzech etapach, podczas których dominują odmienne procesy metaboliczne i morfogenetyczne. Procesy te są kontrolowane poprzez: 1) regulację aktywności genowej, 2) regulację aktywności enzymów i 3) regulację „hormonalną”. Mechanizmy regulacji metabolizmu nasion zlokalizowane są w różnych organelach komórkowych, których struktura i funkcje zmieniają się podczas ontogenezy komórek. Metabolizm formujących się nasion podlega także różnym zmianom modyfikacyjnym pod wpływem czynników ekologicznych, genetycznych i maternalnych. Modyfikacyjne zmiany są przyczyną niejednorodności nasion.

Następnie artykuł przedstawia kształtowanie się w dojrzewających nasionach: suchej masy, uwodnienia, oddychania, metabolizmu cukrowców, tłuszczowców, białek, kwasów nukleinowych, witamin i regulatorów wzrostu. Wymienione procesy metaboliczne są wzajemnie powiązane i regulowane na poziomie molekularnym, subkomórkowym, tkankowym i na poziomie całego nasienia. Na początku ontogenezy nasion główną funkcję regulacyjną spełnia organizm macierzysty; w miarę rozwoju nasion jego wpływ maleje, a nasienie staje się organizmem samodzielnym.

LITERATURA

1. Akazawa T., 1965. Starch, inulin, and other reserve polysaccharides In: *Plant Biochemistry*. Acad. Press, New York—London
2. Albersheim P., 1965. Biogenesis of the cell wall. In: *Plant Biochemistry*. Acad. Press, New York—London
3. Aleksandrow W. G., 1966. Anatomija rastienij. Izdat. Wysszaja Szkoła, Moskwa
4. Amen R. D., 1968. A model of seed dormancy. *Bot. Rev.*, 34(1), 1-31
5. Arnold W. N., 1968. The selection of sucrose as the translocate of higher plants. *J. Theoret. Biol.* 21, s. 13-20
6. Askoczenskaja N. A., Aksienow S. I., Petinow N. S., 1970. O sostojanii wody w siemienach bobowych. *DAN SSSR*, 192(4), 927-929
7. Axelrod B., 1965. Mono- and oligosaccharides. In: *Plant Biochemistry*. Acad. Press. New York—London
8. Beringer H., Saxena N. P., 1968. Einfluss der Temperatur auf den Tocopherolgehalt von Samen. *Z Pflanzenernähr. und Bodenkunde*, 120(2), 71-78
9. Blaim K., 1968. Systemy regulujące procesy biochemiczne. *Post. Nauk Roln.* 4(112), 61-70
10. Bonner J., 1965. *The Molecular Biology of Development*. Clarendon Press, Oxford
11. Buttrose M. S., 1963. Ultrastructure of the developing wheat endosperm. *Austr. J. Biol. Sci.*, t. 16(2), 305-317
12. Buvat R., 1965. Les bases cytologiques de la différenciation et de la dedifférenciation chez les plantes. In: *Enc. of Plant Physiol.* 15/1, 100-142
13. Chawkin E. J., 1969. Inducirowanyj sintez fermentow w processach rosta i morfogeneza rastienij. Izd. Nauka, Moskwa
14. Cinger N. W., 1958. Siemja, jego rozwitije i fizjologiczeskije swojstwa. Izd. Akad. Nauk SSSR, Moskwa
15. Frey-Wyssling A., Mühlethaler K., 1965. *Ultrastructural Plant Cytology*. Elsevier Publ. Company, Amsterdam—London—New York
16. Gahan P. B., 1968. Lysosomes. In: *Plant Cell Organelles*. Acad Press London—New York
17. Graham J. S. D., Morton R. K., 1963. Studies of proteins of developing wheat endosperm: separation by starch — gel electrophoresis and incorporation of (S 35) sulphate. *Austr. J. Biol. Sci.*, t. 16(2), 357-373
18. Graham J. S. D., Morton R. K., Raison J. K., 1963. Isolation and characterization of protein bodies from developing wheat endosperm. *Austr. J. Biol. Sci.*, t. 16(2), 375-383
19. Grzesiuk S., 1967. *Fizjologia nasion*. PWRiL, Warszawa
20. — 1967. Fizjologiczne właściwości dojrzewających nasion, ich wartość siewna, przechowywanie oraz wpływ na rozwój roślin w polu. *Biul. IHAR* (1-2), 7-14
21. — 1971. Aktualne zagadnienia dojrzewania i spoczynku późniejszego ziarna zbóż. *Biul. IHAR* (w druku)
22. Grzesiuk S., Łuczyńska J., 1971. Przemiany fizjologiczno-biochemiczne w nasionach podczas spoczynku i przechowywania. *Zesz. Probl. Post. Nauk roln.*, 113,
23. Grzesiuk S., Rejowski A., 1963. Rola związków giberelinowych w nasionach. *Post. Nauk. Roln.*, 6(84), 3-24
24. Grobstein C., 1963. In: *Cytodifferentiation and Macromolecular synthesis*. Acad. Press. New York—London (w/g Chawkina)
25. Hess D., 1968. *Biochemische Genetik*. Springer-Verlag, Berlin—Heidelberg—New York

26. Holley R. W., 1965. Protein metabolism. In: Plant Biochemistry Acad. Press. New York—London
27. Halloway M., 1968. The Enzymology of Cell Organelles. In: Plant Cell Organelles. Acad. Press. New York—London
28. Iwanow W. B., 1967. Dielenie i rost kletki. In. Fizjologia sielskochozjajstwien-nych rastienij. t. 1. Izd. Mosk. Un-ta, Moskwa
29. Jacob F., Monod J., 1961. Genetic regulatory mechanisms in the synthesis of proteins. J. Molec. Biol. t. 3, 318-356
30. — 1963. Genetic repression, allosteric inhibition and cellular differentiation. In: Cytodifferentiation and macromolecular synthesis. Acad. Press. New York—London
31. Jennings A. C., Morton R. K., 1963. Amino acids and protein synthesis in developing wheat endosperm. Austral J. Biol. Sci. 16(2), 384-394
32. Jennings A. C., Morton R. K., Palk B. A., 1963. Cytological studies of protein bodies of developing wheat endosperm. Austral J. Biol. Sci. 16(2), 366-374
33. Kalinin F. L., 1959. Embrionalnoje razwitije rastienij. Izd. UASN. Kijew
34. Kentzer T., 1966. The dynamics of gibberellin-like and growth — inhibiting substances during seed development of *Fraxinus excelsior* L. Acta Soc. Bot. Polon., t. 35(3), 477-484
35. Kokszarowa T. A., Nikitina E. J., Agamałowa S. P., Budnickaja E. W., Stole-
tow W. N., 1969. Zawisimost' sodierzaniya nukleinowych kisłoł w zarodyszach
siemian jarowych sortow pszenicy ot miesta wyraszcziwaniya. Biochim. 34(5),
915-920
36. Konariew G. W., Czokmin I. F., Jumaguzina Ch. A., Gawriluk I. P., 1966. Im-
munochemiczne issledowanija globulinow razlicznych po spielosti siem-
jan gorocho i konopli. Fizjoł. rast. 13(3), 453-457
37. Konopska L., 1970. Niektóre zagadnienia biochemii rozwoju nasion. Wiad. Bot.
14(4), 281-289
38. Kordunianu P. W., Bielkin N. J., 1970. Wlijanije mineralnych udobrenij na na-
kopenije žira i frakcji azota w jadrach siemian podsołniecznika. Agrochim.
(6), 77-83
39. Kretowicz W. L., Kagan Z. S., 1967. Uswojenije i pierewraszczenije azota
u rastienij. In: Fizjologija siel.-choz. rastienij, t. 2, Izd. Moskow. Un-ta,
Moskwa
40. Kulka K., 1966. Kwasy nukleinowe w rozwijającym się ziarnie żyta. Cz. I.
Ogólna zawartość kwasów nukleinowych w formującym się ziarniaku. Acta
Soc. Bot. Polon., 35(1), 17-24
41. Leech R. M., 1968. The Chloroplast Inside and Outside the Cell. In: Plant Cell
Organelles. Acad. Press, New York—London
42. Leopold A. C., 1964. Plant Growth and Development. Mc Graw-Hill Book Comp
43. Listowski A., 1970. O rozwoju roślin. PWRiL, Warszawa
44. Lyndon R. F., 1968. The Structure, Function and Development of the Nucleus.
In: Plant Cell Organelles. Acad. Press. London—New York
45. Maciejewska-Potapczykowa W., 1967. Substancje wzrostowe roślin. PWRiL,
Warszawa
46. Mc Kee H. S., 1962. Nitrogen Metabolism in Plant. Clarendon Press. Oxford
47. Michniewicz M., 1967. The dynamics of gibberellin-like substances and growth
inhibitors in ontogeny of conifers. Naturwiss., 4/5, 577-583
48. — 1970. Plant growth regulators in the seeds of pine. In: Proceedings of the
International Symposium on Seed Physiology of Woody Plants. PWN. Warsza-
wa—Poznań.
49. Michalski L., 1970. Plant growth regulators in oak (*Quercus rubrum* L.). Seeds

- during their development. In: Proceedings of The International Symposium on Seed Physiology of Woody Plants. PWN, Warszawa-Poznań
50. Mitsuda H., Murakami K., Kusaro T., 1969. Fine structure of protein bodies isolated from rice endosperm. *Acta Biochem. et Biophys.* 130, 678-680
 51. Mikulska E., Gabara B., Olszewska M. J., 1967. Ultrastruktura bielma jądrowego i komórkowego u *Iris pseudoacorus* we wczesnych okresach rozwoju. *Acta Soc. Bot. Polon.*, 36, 699-711
 52. Morton R. K., Raison J. K., 1963. A complete intracellular unit for incorporation of amino acid into storage protein utilizing adenosine triphosphate generated from phytate. *Nature* 200, 429-433
 53. — 1964. Separate incorporation of amino acid into storage and soluble proteins catalysed by two independent systems isolated from developing wheat endosperm. *Biochem. J.*, 91(3), 528
 54. Nichols W. B., James A. T., 1968. The function and metabolism of fatty acids and lipids in chloroplasts. In: *Plant Cell Organelles*. Acad. Press. New York—London
 55. Nikołajewa M. G., 1967. *Fizjologija głubokogo pokoja siemjan*. Izd. Nauka, Leningrad
 56. Northcote D. H., 1968. The organization of the endoplasmic reticulum, the Golgi bodies and microtubules during cell division and subsequent growth. In: *Plant Cell Organelles*. Acad. Press. New York—London
 57. Nowotny F., 1968. *Biochemia węglowodanów*. PWRiL, Warszawa
 58. Nowotny F., Samotus B., 1965. *Biochemia ogólna*. PWRiL, Warszawa
 59. Olszewska M. J., 1967. Sferosomy w świetle nowych badań. *Wiad. Bot.* 11(1), 9-31
 60. — 1968. Budowa i funkcja struktur Goldiego w komórce roślinnej. *Wiad. Bot.* 12(1), 25-49
 61. — 1971. *Cytologia roślin*. PWN, Warszawa
 62. Owczarow K. E., 1969. *Fizjologiczeskije osnovy wschożesti siemjan* Izd. Nauka, Moskwa
 63. Osborne D., 1965. *J. Sci. Food Agric.* 16(1), 1-13, wg *Siel. choz. za rubieżom, rast.* (1, 1966)
 64. Öpik H., 1968. Development of cotyledon cell structure in ripening *Phaseolus vulgaris* seeds. *J. Exp. Bot.* 19(58), 64-76
 65. — 1968. Structure, function and development changes in mitochondria of higher plant cells. In: *Plant Cell Organelles* Acad. Press. New York—London
 66. Pawłow A. N., 1967. *Nakoplenie bielka w ziernie pszenicy i kukuruzy*. Izd. Nauka, Moskwa.
 67. Payne P. I., Boulter D., 1969. Free and membrane bound ribosomes of the cotyledons of *Vicia faba* (L). I Seed development. *Planta*, 84(3), 263-271
 68. Pleszkow B. P., 1969. *Biochimija sielskochozjajstwiennych rastienij* Izd. Kolos, Moskwa
 69. Pontowicz W. E., Swieszniakowa I. N., 1966. Formiowanie zarodyszej *Papaver somniferum* L. pri kultiwirowanii siemjapoczek in vitro *Fizjoł. rast.* 13(1), 105-113
 70. Potapow N. G., Dubrow A. P., 1967. Strukturalnaja organizacija rastitelnoj kletki. In: *Fizjologia siel. choz. rastienij. t. 1*. Izd. Moskowskogo Uniwersiteta. Moskwa
 71. Prokofiew A. A., 1967. Niekotoryje aspekty problemy otłożenija zapasnych wieszczestw w organach rastienij. *Izw. AN SSSR* (2), 210-215
 72. — 1968. *Formirowanije siemjan kak organow zapasa*. Timirjazewskie cztienija. 17 Izd. Nauka, Moskwa

73. Prokofiew A. A., Cholodowa W. P., 1968. Zakonomiernosti izmienenija sodierżanija wody w sozrewajuszczich siemienach. Fizjoł. rast. 15(6), 1022-1031
74. Rejowski A., 1964. Gibberellins in maturing wheat seeds. Bull. Acad. Polon. Sci. ser. sci. biol. 12(5), 233-236
75. — 1969. Gibberellins and inhibitors in ripening barley seeds. Bull. Acad. Polon. Sci. ser. Sci. biol. 27(10), 641-644
76. Rogozińska J. A., 1969. Cytokininy i ich znaczenie w procesach fizjologicznych roślin. Wiad. Bot. 13(4), 259-273
77. Roodyn D. B., Wilkie D., 1968. The Biogenesis of Mitochondria. Methuen. London
78. Rudnicki R., 1968. Kwas abscysynowy — nowy hormon roślinny. Post. Nauk Roln. (2), 91-106
79. Ryczkowski M., 1966. Niektóre fizyko-chemiczne i fizjologiczne problemy rozwoju załążka i zarodka. Kraków
80. Sobolew A. M., Rodionowa M. A., 1966. Biosintez fitina alejronowymi ziarnami sozrewajuszczich siemjan podsołnecznika. Fizjoł. rast. 13(6), 1090-1093
81. Stoddart J., 1968. Biochimizeskije processy pri sozrewanii siemian złakowych traw. J. Nation. Inst. Agric. Bot. 11: 370-377 (wg. Siel. choz. za rub., rast., 1969(11))
82. Spirin A. S., 1966. In: Current Topics in Development Biology t. 1. Acad. Press. New York—London (wg Chawkina)
83. — 1966. Żurn. ewoluc. bioch. i fizjoł. 2.285 (wg Chawkina)
84. Stumph P. K., 1965. Lipid metabolism. In: Plant Biochemistry. Acad. Press. New York—London
85. Szweykowska A., 1968. Postępy badań nad cytokininami. Post. Bioch. 14, 193-200
86. Trzebny W., 1969. Biochemia tłuszczów roślinnych. PWRiL. Warszawa.
87. Varner J. E., 1965. Development and germination of seeds. In: Plant Biochemistry. Acad. Press
88. Wałek-Czarnecka A., 1965. Histochemical demonstration of some hydrolitic enzymes in spherosomes of plant cells. Acta Soc. Bot. Polon. 34, 573-588
89. Wardlaw C. W., 1965. Physiology of embryonic development in cormophytes. In: Enc. of Plant Physiol. 15/1
90. Winestock C. H., Plant G. W. E., 1965. The biosynthesis of coenzymes In: Plant Biochemistry. Acad. Press. New York—London
91. Wiszniakowa I. A., Krasnook N. D., 1970. Ontogeneticzeskije izmienenija dychatielnoj aktiwnosti mitochondrij w zarodyszach ziarnowok risa. Fizjoł. rast., 1970, 17(1), 23-27
92. Wodzicki T. J., 1969. Mechanizm działania regulatorów wzrostu roślin w świetle badań ostatnich lat. Wiad. Bot., 13, 173-186

С. Гжесюк

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ И БИОХИМИЧЕСКИЕ ПРЕВРАЩЕНИЯ В СОЗРЕВАЮЩИХ СЕМЕНАХ

Краткое содержание

Развитие семян, т.е. превращение семяночки в семя начинается уже с момента опыления и протекает в трех этапах, во время которых доминируют различные метаболические и морфогенетические процессы. Процессы эти контролируются путём: 1) регуляции активности генов, 2) регуляции активности энзимов, 3) „гормональной” регуляции. Механизмы регуляции метаболизма семян локализованы в различных клеточных органеллах, структура и функции

которых изменяются в течение онтогенеза клеток. Метаболизм формирующихся семян подвергается также различным модификационным изменениям под влиянием экологических, генетических и матернальных факторов. Модификационные изменения являются причиной неоднородности семян.

Далее в работе представлено формирование в созревающих семенах: сухого вещества, влажности, дыхания, метаболизма углеводов, липидов, белков, нуклеиновых кислот, витаминов и регуляторов роста. Перечисленные метаболические процессы взаимно связаны между собою и регулируются на уровне молекул, клеток, тканей и целого семени. В начале онтогенеза семян главную регулирующую функцию исполняет материнский организм; по мере развития семян его влияние уменьшается а семя становится самостоятельным организмом.

S. Grzesiuk

PHYSIOLOGICAL AND BIOCHEMICAL CHANGES IN RIPENING SEEDS

Summary

Seed development, i.e. transformation of embryo into the seed, begins just from the very moment of pollination and goes on in three stages that are characterized by different metabolic and morphogenetic process. These processes are controlled by: 1) regulation of gene activity, 2) regulation of enzyme activity, and 3) „hormonal” regulation. Mechanisms of seed metabolism regulation are localized in different cell organelles, the structure and functions of which change during the cell ontogenesis. The metabolism of the developing seeds also undergoes modifications under the influence of ecological, genetic and parent factors. The modifications result in seed heterogeneity.

Next the paper describes changes in dry matter, water content, respiration and in the metabolism of saccharides, lipides, proteins, nucleic acids, vitamins, and growth regulators. The mentioned above metabolic processes are interrelated and they are regulated at the molecular, sub-cellular, and tissue levels and also at the level of the whole seed.

At the beginning of seeds ontogenesis the main regulatory function is fulfilled by the parent organism; as the development goes on its influence recedes and the seed becomes a self-contained organism.