

KRZYSZTOF KULKAAkademia Rolniczo-Techniczna — Olsztyn
Instytut Biologii Roślin

Przemiany i gromadzenie głównych składników w dojrzewających ziarniakach zbóż

Обмен и накопление основных компонентов в созревающем зерне

Accumulation of basic constituents in ripening cereal kernels

Rozwój ziarniaków zależy od stałego dopływu związków organicznych (cukrów prostych i sacharozy, aminokwasów, amidów, witamin itd.), soli mineralnych (azotanów, fosforanów, siarczanów i innych makro- i mikroelementów) oraz wody. Ze związków tych powstają w ziarniakach substancje strukturalne i zapasowe. W formujących się ziarniakach przeważają wyraźnie procesy anaboliczne nad katabolicznymi. Niemniej jednak reakcje rozpadu związków organicznych są powiązane z procesami syntetycznymi. W wyniku bowiem degradacji węglowodanów tworzą się różnorodne metabolity oraz wyzwala się energia chemiczna (głównie w postaci ATP). Pośrednie produkty przemiany węglowodanów (glikolizy i cyklu pentozowego) i cyklu Krebsa są stale wykorzystywane w formujących się ziarniakach do biosyntezy różnych makrocząsteczek oraz wielu związków fizjologicznie czynnych (m. in. regulatorów wzrostu). Energia chemiczna wytworzona w toku oddychania nasion służy do biosyntezy wiązań peptydowych — w białkach, fosfodwuestrowych — w kwasach nukleinowych, glikozydowych — w cukrach złożonych i estrowych — w lipidach.

Całością metabolizmu rozwijających się nasion kierują bezpośrednio enzymy, wytwarzane według programu przekazywanego przez aparat genetyczny komórek. Proces rozwoju i różnicowania się ziarniaka jest zatem determinowany przez informacje zawarte w DNA jądra komórkowego.

SYNTEZA KWASÓW NUKLEINOWYCH

Powstawanie i funkcjonowanie komórki, organu, czy całego organizmu jest możliwe dzięki syntezie określonych białek, zwłaszcza strukturalnych i enzymatycznych. Informacja genetyczna zakodowana sekwencją nukleotydów w DNA, dotyczy głównie programu biosyntezy białek komórkowych. Proces formowania się ziarniaków, któremu towarzyszy specjalizacja i różnicowanie się komórek wynika z realizacji określonych tylko informacji genetycznych zawartych w DNA. Sterowanie zatem procesem rozwoju nasion sprowadza się w znacznej mierze do regulacji mechanizmu biosyntezy białka. Aby jednak mogło dojść do przekazania informacji z DNA jądrowego do miejsc syntezy białka — polirybosomów w cy-

toplazmie, muszą uprzednio powstać na wzorcu DNA odpowiednie cząsteczki RNA (w tym mRNA).

Za pomocą metod chemicznych wykazano, że w miarę dojrzewania ziarniaków żyta, pszenicy, owsa, kukurydzy i sorga wzrasta w nich zawartość RNA i DNA (w przeliczeniu na ziarniak), osiągając maksimum w fazie dojrzałości woskowej (Jennigs, Morton 1963; Johari i in. 1977; Jones i in. 1977).

Badając jednak oddzielnie bielma i zarodki stwierdza się, że synteza RNA i DNA w zarodkach trwa prawie do końca dojrzewania ziarniaka (Duffus, Rosie 1975; Dure 1975; Górecki 1976; Kulka 1966). W bielmie natomiast proces ten przebiega równolegle do natężenia podziałów komórkowych kończąc się po ok. 20 dniach od chwili zapyleńia (Abdul-Baki, Baker 1973; Dure 1975). W okresie dojrzałości woskowej i pełnej obserwuje się w bielmie wyraźne obniżenie zawartości RNA (w przeliczeniu na ziarniak). Z przedstawionych danych wynika, że postępującemu starzeniu się bielma w końcowej fazie formowania się ziarna towarzyszy degradacja rybosomów. Istotnie, w skrobiowej części bielma ziarna dojrzałego nie udało się wykryć cząstek rybonukleoproteidowych przypominających rybosomy (Abdul-Baki, Baker 1973). W tym czasie komórki zarodka zachowują rybosomy w pełni aktywne i o niezmienionej strukturze.

Stwierdzono również, że stosunek ilo-

ści rRNA do tRNA w rozwijającym się ziarnie sorga nie ulega większym zmianom (Johari i in. 1977). Zmienia się natomiast wówczas znacznie skład nukleotydowy rRNA (tab. 1).

Źródłem nukleotydów do syntezy RNA w dojrzewających ziarniakach są zapewne liście, w których nukleotydy powstają ze związków prostszych. Nie wykluczona jest jednak możliwość powstawania nukleotydów w samych ziarniakach zwłaszcza we wczesnym okresie ich formowania się.

W dojrzewającym ziarnie wykryto następujące nukleotydy: mono-, dwu- i trójfosforany adenozyne, guanozyne, cytydyny i urydyny oraz niektóre ich pochodne (np. ADP-glukozę, UDP-glukozę, NAD i NADP (Dure 1975; Jenner 1968; Tsai i in. 1970; Turner, Turner 1975). Zmiany zawartości poszczególnych wolnych nukleotydów wykrytych w dojrzewającym ziarnie pszenicy przedstawia tabela 2. Zawartość nukleotydów (w $\mu\text{g}/\text{kg}$ świeżej masy) w ziarnie ryżu w fazie dojrzałości mlecznej przedstawia się według Ovčarova (1976) następująco: ATP-30, NADP-18, GMP-31, UMP-67, ADP-72, UDPG-56, GDP-7, UDP-67, ATP-87, GTP-8 i UTP-50.

SYNTEZA BIAŁEK

Do rozwijających się ziarniaków dopływają z innych części rośliny związki azotowe niebiałkowe, głównie aminokwasy, wśród których dominują pod względem ilościowym amidy aminokwasów dwukarboksylowych (Grzesiuk 1961, 1971; Kozmina 1976; Pavlov 1967; Pavlov i in. 1975, 1975a).

Podstawowym źródłem amidów i aminokwasów dopływających do formujących się ziarniaków są liście i korzenie oraz w mniejszej mierze źdźbło (Kolesnik, Pavlov 1977; Ovčarov 1976; Pavlov i in. 1973, 1975, 1975a). Przyjmuje się, że około 65% białka powstaje w ziarnie (np. pszenicy) kosztem substancji azotowych zgromadzonych w częściach wegetatywnych roślin w okresie poprzedzającym ich kwitnienie (Pavlov

Tabela 1

Skład nukleotydowy rRNA (procenty molowe) w różnych fazach rozwoju ziarna sorga (Johari i in. 1977)

Nukleotyd	Dni po wykłoszeniu			
	10	17	24	31
AMP	28,60	24,50	24,28	17,00
GMP	28,89	28,51	27,46	32,08
CMP	21,60	22,29	23,50	27,00
UMP	19,41	23,81	23,50	23,12
Fosforan pseudourydyny	1,00	0,88	1,18	0,80

Skład wolnych nukleotydów w dojrzewających ziarnach pszenicy
(Jenner, 1968)

Nazwa nukleotydu	12 dni po kwitnieniu		32 dni po kwitnieniu	
	nmole/g świeżej masy	nmole/ziarniak	nmole/g świeżej masy	nmole/ziarniak
NAD	99	4,5	40	3,1
AMP	72	0,7	32	2,5
ADP	15	3,3	62	4,8
ATP	304	13,9	122	9,5
ADP-glukoza	106	4,8	101	7,8
UMP	25	1,2	8	0,6
UDP	204	9,3	57	4,4
UTP	254	11,6	18	1,4
UDP-glukoza	350	16,0	204	15,8

1967; Pavlov i in. 1973, 1975, 1975a). Pozostała część białka (ok. 35%) nagromadza się w ziarnie w rezultacie pobrania azotu z gleby w okresie dojrzewania ziarna. Jednak stosunek między tymi wielkościami może ulec zmianie w zależności od zaopatrzenia w azot roślin po kwitnieniu.

Oprócz organicznych związków azotowych do dojrzewających ziarniaków mogą wnikać drobne ilości jonów amonowych, na co wskazują doświadczenia z $^{15}\text{NH}_4^+$ (Pavlov i in. 1973). Pobrany za pomocą korzeni jęczmienia (w fazie dojrzałości młecznej) znakowany jon amonowy już po 30 min. przekształca się w samych korzeniach w amidy (głównie glutaminę), a następnie w aminokwasy. Niewielka ilość $^{15}\text{NH}_4^+$ dostaje się z prądem transpiracyjnym do nadziemnych organów rośliny w tym również do rozwijających się ziarniaków. Przemieszczające się do ziarniaków jony amonowe są najpierw zużywane do biosyntezy glutaminianu i glutaminy oraz w mniejszej mierze do syntezy asparaginianu i asparaginy (MacConnel 1969).

Dominującą ilościowo substancją azotową, która dopływa do ziarniaków z liści (we floemie) oraz z korzeni (z prądem transpiracyjnym) jest glutamina. Amid ten jest, jak się wydaje, kluczową substancją, z której powstaje

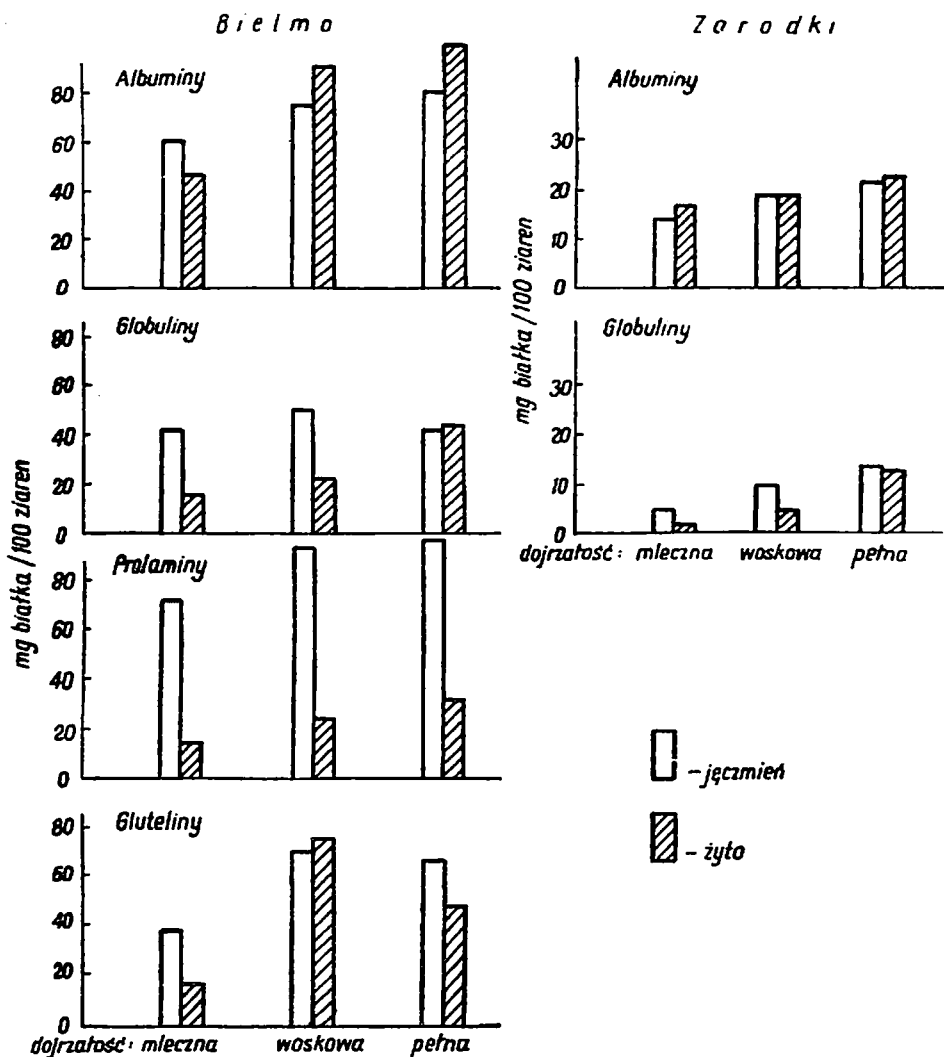
wiele różnych aminokwasów ziarna. Z glutaminy tworzy się m. in. glutaminian przy udziale enzymu syntazy glutaminianowej (niedawno odkryty enzym). Reakcja ta przebiega następująco:

glutamina + ketoglutaran + $\text{NADPH}_2 \rightarrow 2$ glutaminian + NADP . Aktywność wspomnianej syntazy szybko rośnie w bielmie w miarę dojrzewania ziarna, osiągając maksimum podczas intensywnego gromadzenia białek zapasowych (Sodek, Sliva 1977).

Wytworzony w ziarnie w opisany powyżej lub inny sposób kwas glutaminowy jest zapewne źródłem azotu aminowego wykorzystywanego następnie do wtórnej syntezy wielu innych aminokwasów. Wprowadzając np. do rośliny pszenicy znakowany (^{14}C) glutaminian stwierdzono, że znaczna jego część przekształca się w ziarnie m. in. w prolinę (Kozmina 1976; MacConnel 1969).

Dopływ substancji azotowych do rozwijającego się ziarna ustaje w fazie dojrzałości woskowej, lecz ich przekształcanie się w białko trwa prawie do pełnej dojrzałości ziarna (Kozmina, 1976).

W początkowym okresie formowania się ziarna zbóż wśród związków azotowych dominuje azot niebiałkowy (aminokwasy i amidy) oraz białkowy: albuminy i globuliny (Dexter, Dronzek



Rys. 1. Zmiany ilościowe frakcji białkowych w bielmie i zarodkach dojrzewających ziarniaków zbóż (Górecki, Kulka 1979)

1975; Górecki, Kulka 1979). W miarę dojrzewania ziarna maleje wyraźnie procentowy udział azotu niebiałkowego i szybko wzrasta poziom prolamin i glutelin (Górecki, Kulka 1979; Plěškov 1975).

W zarodkach zbóż absolutna ilość (na zarodek) albumin i globulin wzrasta do końca dojrzałości woskowej ziarna (rys. 1). W bielmie natomiast całkowita zawartość (na ziarniak) albumin i globulin początkowo wyraźnie zwiększa się, później zaś utrzymuje się na stałym poziomie lub nieznacznie wzrasta (Brandt 1976; Pavlov 1975). W bielmie ziarnia-

ków żyta ilość albumin i globulin wyraźnie jednak rośnie do końcowej fazy dojrzewania (rys. 1).

Intensywna synteza prolamin i glutelin, białek tworzących gluten, zachodzi w okresie dojrzałości mlecznej i trwa prawie do końca dojrzewania. W niektórych przypadkach gromadzenie glutelin w ziarnie rozpoczyna się wcześniej niż prolamin. Natężenie syntezy prolamin jest jednak zwykle większe niż glutelin, dlatego też prolaminy są dominującą grupą białek ziarna. Nagromadzenie się prolamin w ziarnie żyta podczas dojrzewania przebiega z małą

intensywnością, dlatego też dojrzałe ziarno zawiera stosunkowo małe ilości prolamin (rys. 1).

Głównymi białkami zapasowymi ziarna owsa są globuliny. Białka te zbudowane są z dwóch typów podjednostek o masach cząsteczkowych: 21000 i 31000 daltonów. Ilość globulin ziarna owsa rośnie systematycznie od 4 do 16 dnia po zapyleniu (Luthe, Peterson, 1977).

Zmieniający się podczas dojrzewania ziarna skład frakcyjny białek ma wpływ na ich skład aminokwasowy. Na przykład w białkach dojrzewających ziarniaków jęczmienia, a także pszenicy, wzrasta zawartość kwasu glutaminowego i proliny, zmniejsza się zaś ilość lizyny, histydy, kwasu asparaginowego, alaniny i waliny. Spowodowane to jest głównie zwiększeniem się ilości prolamin w ziarnie (Brandt 1976; Dexter, Dronzek 1975; Plěskov 1975). Zmienia się również w pewnej mierze skład aminokwasowy poszczególnych frakcji białkowych, co najwyraźniej zaznacza się u prolamin i glutelin (Brandt 1976; Dexter, Dronzek 1975). Istota tych zmian polega na zmniejszeniu się w poszczególnych frakcjach białkowych ilości lizyny i kwasu asparaginowego oraz wzroście ilości proliny i kwasu glutaminowego. Prawdopodobnie tę można wytłumaczyć pojawieniem się w toku rozwoju ziarniaka nowych komponentów białkowych w obrębie danej frakcji (Brandt 1976; Konariev i in. 1974).

Przytoczone dane świadczą ponadto o tym, że w miarę rozwoju ziarna wartość odżywcza białek stopniowo się pogarsza. Natomiast korzystnym następstwem znacznego gromadzenia się w ziarnie podczas dojrzewania kwasu glutaminowego, glutaminy oraz proliny (stanowią one około 40% składu białek) jest dodatni wpływ tych aminokwasów na kształtowanie się wigoru (siły wzrostowej) siewek (Flint i in. 1975).

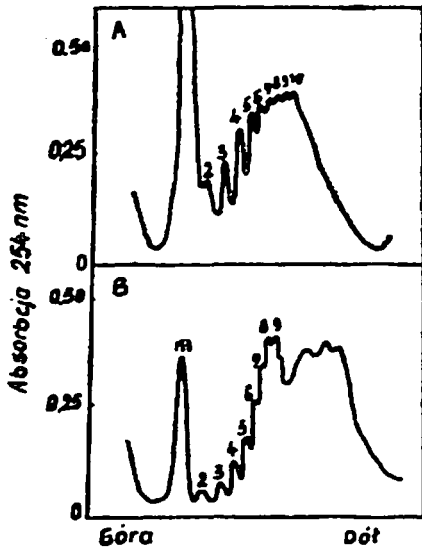
Mechanizm biosyntezy białek zapasowych był dotychczas badany najszerzej na ziarniakach pszenicy, kukurydzy i owsa (Johari i in. 1977; Jones i in. 1977; Luthe, Peterson 1977; Pavlov 1967).

Polisomy wydzielone z rozwijających się ziarniaków owsa mogą przeprowadzić biosyntezę globulin w układzie bezkomórkowym w obecności supernatantu z zarodków pszenicy (Luthe, Peterson 1977). W biosyntezie globulin owsa uczestniczą zarówno polisomy wolne, jak i związane z retikulum endoplazmatycznym. Aktywność polisomów związanych w syntezie globulin jest jednak dwukrotnie wyższa niż polisomów wolnych (Luthe, Peterson 1977). Wśród polisomów związanych dominują polisomy o dużej masie, składające się nawet z dziewięciu i większej liczby rybosomów. Frakcja rybosomalna nie związana z błonami retikulum reprezentowana jest natomiast głównie przez monosomy oraz w mniejszej mierze przez ich di-, tri- i tetramery. Wyliczono np., że polisomy składające się z dziewięciu rybosomów mogą brać udział w syntezie podjednostki globuliny ziarna owsa o masie 21000 daltonów (Luthe, Peterson 1977).

Ostatnio obiektem intensywnych badań nad mechanizmem biosyntezy białek zapasowych są dojrzewające ziarniaki kukurydzy. Białka zapasowe białka kukurydzy reprezentowane są głównie przez zeiny. Gromadzenie zein rozpoczyna się w ziarnie w 16 dniu i trwa do 40 dnia po zapyleniu (Jones i in. 1977). Małe ilości zein gromadzą się w ziarnie mutanta kukurydzy (opaque-2); synteza tego białka rozpoczyna się w 20 dniu i trwa do 28 dnia po zapyleniu (Jones i in. 1977).

Frakcja rybosomalna nie związana z błonami retikulum wydzielona (w 22 dniu po kwitnieniu) z ziarna obu wymienionych form kukurydzy zawiera oprócz polisomów dużą ilość monosomów. Wśród wolnych polisomów dominują polisomy składające się 8, 9 i 10 rybosomów (rys. 2).

W dojrzewającym ziarnie kukurydzy wśród polisomów związanych niewielką ilość stanowią monosomy. W ziarnie normalnej formy kukurydzy (w przeciwieństwie do mutana (opaque-2) oprócz polisomów zbudowanych z 2—9 rybosomów, wyróżnia się ponadto trzy



Rys. 2. Wolne (A) i związane (B) polirybosomy wypreparowane z rozwijających się ziarniaków kukurydzy (Jones i in. 1977): m- monosomy; liczby 1—10 oznaczają komponenty frakcji polisomalnej

grupy polisomów o dużych masach, składające się z 10—22 rybosomów (Jones i in. 1977).

Wśród związanych polisomów mutanta przeważają polisomy złożone z 8 do 9 rybosomów. Należy podkreślić, że polisomy związane o dużych masach charakteryzują się znacznie większą aktywnością w syntezie zein niż polisomy mniejsze. Podczas rozwoju ziarna kukurydzy zeiny syntetyzowane są głównie przez polisomy związane.

W miarę dojrzewania ziarna tj. podczas jego dehydratacji obserwuje się wyraźną degradację polisomów w bielmie, czemu towarzyszy wzrost ilości frakcji monosomalnej.

Miejsce gromadzenia białek zapasowych. Większość białek zapasowych oraz niewielkie ilości białek enzymatycznych gromadzą się podczas dojrzewania ziarna w specyficznych tworach komórkowych zwanych ciałami białkowymi (występują w skrobiowej części bielma i zarodka) i ziarnami aleuronowymi (w komórkach aleuronowych). Ciała białkowe pojawiają się w skrobiowej części bielma oraz zarodkach po zakoń-

czeniu podziałów komórkowych. Pojawienie się ciał białkowych w ziarnie zbiega się zwykle z początkiem intensywnej biosyntezy białek zapasowych, czemu towarzyszy znaczne natężenie proliferacji szorstkiego retikulum endoplazmatycznego (Dure 1975).

Nie udało się dotychczas wyjaśnić biogenezy ciał białkowych i ziaren aleuronowych pomimo licznych badań przeprowadzonych na ten temat (Harris, Juliano 1977; Morrison i in. 1975; Pavlov 1972). Przypuszcza się jednak, że białka zapasowe odkładane są w drobnych wakuolach sformowanych uprzednio z retikulum endoplazmatycznego.

Podczas dojrzewania ziarna zwiększa się liczba ciał białkowych, a w mniejszej mierze ich rozmiary (Harris, Juliano 1977; Pavlov 1967, 1972). Proces ten trwa zwykle do końca dojrzewania ziarna. Jedynie w części skrobiowej dojrzałego bielma pszenicy nie wykryto ciał białkowych, które to twory zostały prawdopodobnie zdegradowane przez szybko rosnące ziarna skrobiowe (Adams i in. 1976; Simonds 1972). Również skrobiowa część bielma wysokolizynowych mutantów kukurydzy zawiera nieliczne ciała białkowe o zredukowanych rozmiarach.

SYNTEZA WĘGLOWODANÓW

Podstawowym cukrem transportowym i dopływającym do rozwijających się ziarniaków jest sacharoza (Sakri, Shannon 1975; Shannon 1974). W niewielkich ilościach dopływają do ziarna także cukry proste, a wśród nich przede wszystkim glukoza i fruktoza. U zbóż cukrami transportowymi są oprócz sacharozy także prawdopodobnie niskocząsteczkowe glukofruktany (Kretović 1971). Z sacharozy oraz glukofruktanów i cukrów prostych powstają w ziarniakach wszystkie węglowodany oraz różne związki pochodne. Przemiany węglowodanów w trakcie dojrzewania ziarna zostały opisane w licznych publikacjach (Abu-Guendia, Appolonia 1972; MacGregor i in. 1972; Perez i in. 1975).

W dojrzewającym ziarnie głównym kierunkiem metabolizmu węglowodanowego jest stopniowe zwiększanie się zawartości złożonych wielocukrów, takich jak hemicelulozy i skrobia (tab. 3).

W początkowym okresie rozwoju ziarniaków dominują w nich cukry proste (glukoza i fruktoza), sacharoza i oligosacharydy składające się zwykle z reszt fruktozy. Podczas intensywnego gromadzenia w bielmie substancji zapasowych absolutna (w przeliczeniu na bielmo jednego ziarniaka) oraz względna ilość wymienionych cukrów w ziarnie wyraźnie maleje (MacGregor i in. 1972; Perez i in. 1975; Tsai i in. 1970; Turner, Turner 1975). Natomiast w formujących się zarodkach (np. jęczmienia) absolutna ilość monosacharydów i sacharozy powoli rośnie (Duffus, Rosie 1975).

W ziarnie zbóż pierwszą, lecz przejściową formę akumulacyjną stanowią niskocząsteczkowe polimery fruktozy-fruktany ściślejsz glukofruktany. Częściej powstają one z sacharozy, większość jednak prawdopodobnie dopływa do ziarna z innych organów rośliny (Kretovič 1971). Przyjmuje się, że substancjami wyjściowymi w syntezie fruktanów jest sacharoza oraz aktywna fruktoza (UDP-fruktoza). W procesie tym do fruktozy zawartej w sacharozie przyłączają się kolejno jednostki fruktozylowe pochodzące z UDP-fruktozy.

Związki te stanowią rezerwę pierwszej potrzeby i zanikają w miarę rozwoju ziarna. Zdaniem Kretoviča (1971) w dalszych fazach rozwoju ziarna nadmiar glukofruktanów zostaje przekształcony w skrobię.

Drugą formą akumulacyjną są pentozy należące do tzw. hemiceluloz. We wczesnej fazie rozwoju ziarna zbóż (3—9 dni po zapyleniu) przeważają one zdecydowanie nad skrobią i ich udział w suchej masie dochodzi do 25%, skrobi zaś osiąga tylko 1—8%. W późniejszym okresie natężenie syntezy skrobi wzrasta się bardziej niż pentozanów i w rezultacie w końcowej fazie dojrzewania ilość skrobi w ziarnie jest wielokrotnie wyższa od ilości pentozanów (Boyer i in. 1976; Kozmina 1976). Zwiększanie absolutnej ilości pentozanów w rozwijającym się ziarnie jest związane z syntezą składników ścian komórkowych podczas wzrostu objętości komórek bielma.

Podstawowym węglowodanem zapasowym ziarna jest skrobia. Polisacharyd ten tworzy się w ziarnie z sacharozy. Obecność skrobi w ziarniakach (np. pszenicy i ryżu) stwierdzono już w pierwszych dniach ich rozwoju. Gromadzi się ona wówczas w owocni oraz w ośrodku załączka i jego zewnętrznej osłonce. W młodym ziarnie, komórki owocni zawierają dużą liczbę małych amyloplastów, a w każdym z nich występuje

Tabela 3

Zmiany zawartości węglowodanów w dojrzewającym ziarnie żyta (Kretovič, 1971)

Cukrowce	Zawartość cukrów w % suchej masy w poszczególnych dniach			
	25.VI	5.VII	15.VII	28.VII
Jednocukry	6,1	2,1	0,4	2,1
Sacharoza	6,0	4,4	3,1	2,8
Lewulozany (glukofruktozany)	31,8	12,2	3,0	0,4
Maltoza	0,0	0,0	0,0	0,0
Skrobia	9,0	25,9	37,5	41,2
Hemicelulozy	5,7	12,8	16,2	17,5
Celuloza	2,0	2,0	2,0	2,4

wiele małych granulek skrobi (Jankins i in. 1974). W końcowej fazie dojrzewania nasion następuje rozkład skrobi owocni przez amylazy. W kilka dni po zapłodnieniu rozpoczyna się też synteza skrobi w bielmie ziarniaków. Proces biosyntezy skrobi zachodzi początkowo najszybciej w centralnej strefie bielma, po czym rozprzestrzenia się peryferyjnie. (Petibskaja, Krasnook 1973). W tym okresie rozwoju ziarna w cytoplazmie komórek bielma występuje duża liczba amyloplastów zawierających jedno lub kilka drobnych ziarn skrobiowych. W miarę rozwoju ziarna w komórkach bielma, a zwłaszcza w jego centralnej strefie wzrasta liczba ziaren skrobiowych, jak też zwiększają się ich rozmiary.

Największe nasilenie syntezy skrobi przypada na środkową i częściowo na końcową fazę formowania ziarniaków, tj. okres, gdy bielmo jest już wykształcone. Tworząca się w ziarniakach skrobia reprezentowana jest przez wiele frakcji ziaren skrobiowych różniących się rozmiarami. W środkowej części bielma ziarna skrobiowe osiągają wówczas duże rozmiary, wynoszące około 25 μm . W komórkach części peryferyjnej bielma przylegającej bezpośrednio do warstwy aleuronowej ziarna skrobiowe mają małe rozmiary (2—3 μm). W okresie intensywnego gromadzenia skrobi, na przykład w ziarniakach jęczmienia, średnie rozmiary ziaren skrobiowych zmniejszają się z 10 μm do 3,5 μm (MacGregor i in. 1971), nie ulegając już większym zmianom do pełnej dojrzałości. Zjawisko to można wyjaśnić szybkim nagromadzeniem się w wewnętrznej strefie bielma dużej liczby najmniejszych ziaren skrobiowych (3 μm). W dojrzałym ziarnie jęczmienia i pszenicy drobne ziarna skrobiowe poniżej 7 μm stanowią ponad 80% ogólnej liczby ziaren skrobiowych, duże zaś (powyżej 15 μm) tylko 12%. Natomiast odmiennie kształtują się masy obydwu grup ziaren stanowiące odpowiednio 4 i 93%.

Największe nasilenie syntezy skrobi w ziarnie przypada na drugą część doj-

rzałości mleczej i na początek dojrzałości woskowej. W tym okresie rozwoju ziarniaków trwającym zwykle kilkanaście dni (niekiedy ponad 20 dni) w tkankach bielma gromadzi się ponad 90% całej skrobi (MacGregor i in. 1971; Tsai i in. 1970). W miarę rozwoju ziarna zmienia się także natężenie syntezy obu komponentów ziaren skrobiowych. W pierwszym okresie formowania ziarna ich ziarna skrobiowe składają się zwykle w 80—90% z amylopektyny. Podczas dalszego rozwoju ziarniaków wyraźnie wzrasta procentowy udział amylozy (np. w ziarnie jęczmienia z 10 do 25%) w syntetyzującej się skrobi (Boyer i in. 1976; MacGregor i in. 1971). Przytoczone dane świadczą, że początkowo względna szybkość syntezy amylopektyny jest większa niż amylozy. W dojrzewających ziarniakach mutanta kukurydzy woskowej formujące się ziarna skrobiowe zbudowane są prawie w całości z amylopektyny. Natomiast w ziarnie innych mutantów kukurydzy amyloza syntetyzuje się znacznie szybciej niż amylopektyna (Boyer i in. 1976).

SYNTEZA LIPIDÓW

W formujących się nasionach i ziarniakach szybko wzrasta ilość trójglicerydów oraz znacznie wolniej fosfolipidów (Nečajev, Sandler, 1975; Skarsaune i in. 1970). W miarę rozwoju ziarna zmienia się także natężenie biosyntezy poszczególnych komponentów lipidów prostych i złożonych. Dzięki temu zmienia się wówczas skład ilościowy poszczególnych klas lipidów (Nečajev, Sandler, 1975; Nečajev i in. 1977; Novikowa i in. 1973).

W ziarnie młodym przeważają tłuszcze strukturalne: należą do nich głównie fosfolipidy oraz niewielkie ilości galaktolipidów. Pozostała część lipidów ziarna reprezentowana jest przez tłuszcze niepolarne.

W początkowym okresie rozwoju ziarniaków zbóż lipidy niepolarne występują w postaci wolnych kwasów tłuszczowych, którym towarzyszy niewiel-

Zmiany zawartości (w mg/g lipidów) wolnych kwasów tłuszczowych i glicerydów (stanowiących tzw. wolną frakcję lipidów) w dojrzewającym ziarnie pszenicy (Skarsaune i in., 1970)

Zawartość wody w ziarnie w %	Wolne kwasy tłuszczowe	Trójglicerydy	Monoglicerydy	1,2-dwuglicerydy	1,3-dwuglicerydy
69,0	462	96	28	47	68
66,3	415	201	31	115	116
52,7	380	405	18	112	109
52,3	194	558	14	109	105
46,5	137	554	13	95	103
41,1	78	585	13	89	96
27,3	84	786	7	67	60
25,3	99	719	4	64	42
11,8	10	725	0	56	36

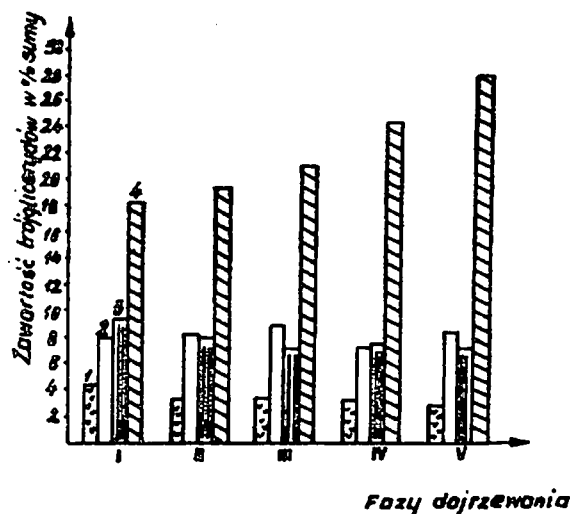
ka ilość trójglicerydów oraz mono- i dwuglicerydów (Skarsaune i in. 1970).

W wielu doświadczeniach wykazano, że poziom trójglicerydów w formujących się ziarniakach szybko wzrasta do ich pełnej dojrzałości, ilość zaś pozostałych komponentów lipidów niepolarnych maleje (tab. 4). W rezultacie tych zmian lipidy dojrzałego ziarna składają się w 93—95% z trójglicerydów.

Podczas formowania ziarniaków zmienia się także skład kwasów tłuszczowych w lipidach. W ziarnie większości badanych gatunków roślin (np. pszenicy, żyta, owsa) w miarę dojrzewania spada w lipidach procentowa zawartość kwasu linolenowego (18:3), palmitynowego (16:0) i stearynowego (18:0), wzrasta zaś poziom kwasu linolowego (18:2). Należy jednak nadmienić, że absolutna ilość większości kwasów tłuszczowych w lipidach (mg/ziarniak) wzrasta podczas dojrzewania ziarna. Największe jednak zmiany w składzie kwasów tłuszczowych (lipidów) obserwuje się w okresie dojrzałości mleczonej i na początku woskowej. W wyniku tych zmian w tłuszczach dojrzewającego ziarna zwiększa się procentowy udział sumy nienasyconych kwasów tłuszczowych.

Przytoczone zmiany w składzie kwasów tłuszczowych w lipidach formujących się ziarniaków są spowodowane zmieniającym się tempem biosyntezy

poszczególnych form stereoizomerów trójglicerydów. Do oznaczenia pozycji reszty kwasu tłuszczowego w trójglicerydzie stosuje się system numeracji specyficznej, umieszczając przedrostek Sn (stereospecific numbering) przed nazwą związku. Zgodnie z systemem Sn atomy węgla w glicerolu numeruje się tak, jak



Rys. 3. Zmiany zawartości dominujących trójglicerydów w lipidach dojrzewających ziarniaków pszenicy (Nečajev i in., 1977): I — koniec formowania ziarna, II — dojrzałość mleczonej, III — początek dojrzałości woskowej, IV — koniec dojrzałości woskowej, V — dojrzałość pełna; 1 — PLO, 2 — OLL, 3 — PLL, 4 — LLL

atomy węgla w aldehydzie L-glicerynowym oznaczając je symbolami: Sn-1, Sn-2, Sn-3.

Frakcja lipidowa w końcowej fazie dojrzwania ziarna pszenicy składa się z 88 różnych trójglicerydów, których zawartość waha się od 0,01 do 18,37% (Nečajev i in. 1977). Dynamikę zmian ilości dominujących glicerydów podczas formowania się ziarna pszenicy przedstawia rysunek (3). Z danych tego rysunku wynika, że ilość glicerydu: Sn-1, 2,3-trójlinolowego (Sn-LLL) wyraźnie wzrasta w miarę rozwoju ziarna; zawartość glicerydu Sn-1-oleino-2, 3-dwulinolowego (Sn-OLL) osiąga maksimum na początku dojrzałości woskowej, natomiast zmniejsza się poziom glicerydów: Sn-1-palmityno-2,3-dwulinolowego (Sn-PLL) i Sn-1-palmityno-2-linolo-3-oleinowego (Sn-PLO).

REGULATORY WZROSTU (FITOHORMONY)

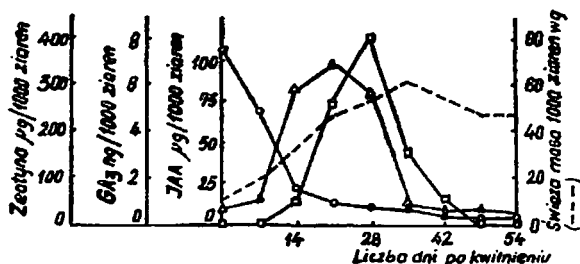
Ważne funkcje w regulacji procesu rozwoju ziarniaków pełnią fitohormony. Należą do nich auksyny, cytokiny, gibereliny oraz inhibitory wzrostu.

Auksyny tworzą się w nasionach oraz dopływają do nich z rośliny macierzystej. Związkiem wyjściowym do syntezy auksyn jest tryptofan. Na ogół ziarniaki w początkowym okresie swego rozwoju zawierają niewielkie ilości wolnych auksyn reprezentowanych przez

IAA (Wheeler 1972). W miarę dalszego formowania się ziarna ilość wolnych auksyn szybko zwiększa się (głównie w zarodkach) osiągając maksimum np. w ziarniakach pszenicy w środkowej fazie ich rozwoju (rys. 4). Po sformowaniu się zarodka auksyny zaczynają gromadzić się w zapasowych częściach ziarna tj. w bielmie.

W końcowej fazie dojrzwania ziarna ilość wolnych auksyn zmniejsza się i w dojrzałym ziarnie jest już znikoma (rys. 4). Przechodzą one wówczas w formę nieaktywną, tworząc połączenia kompleksowe z różnymi składnikami komórki. Na przykład w dojrzałym ziarnie kukurydzy 95% auksyn występuje w formie związanej. W ziarnie tym wykryto dwie grupy kompleksów różniących się masami cząsteczkowymi. 50% związanej auksyny stanowią niskocząsteczkowe estry IAA i mioinozytolu (Piskornik, Bandurski 1972; Ueda i in. 1970). Pozostała część (50%) związków indolowych dojrzałego ziarna kukurydzy reprezentowana jest przez wysokocząsteczkowy kompleks zbudowany z IAA i polisachararydu typu glukanu. Kompleks ten powstaje w ziarnie w 30—50 dniu jego dojrzwania, czemu towarzyszy jednoczesne obniżenie poziomu estrów IAA — inozytolu oraz wolnych auksyn.

Cytokiny stanowią drugą grupę naturalnych stymulatorów wzrostu. Największą aktywność biologiczną przejawiają cytokiny w początkowym okresie rozwoju ziarniaków (rys. 4). W miarę dojrzwania zawartość w ziarniakach raptownie się obniża (rys. 4). Michael, Seiler-Kelbitsch 1972; Wheeler 1972). Jedyne w zarodkach znaczna aktywność związków cytokininowych utrzymuje się przez cały okres dojrzwania ziarna. Główną cytokiną dojrzewających ziarniaków jest zeatyna (Wheeler 1972). Występuje ona w formujących się ziarniakach jako wolna zasada oraz w połączeniu z rybozą (rybozyd zeatyny) i niekiedy dodatkowo z fosforanem (rybotyd zeatyny) (Letham i in. 1977). Największą aktywność fizjologiczną przejawia wolna zasada.



Rys. 4. Zmiany ilościowe stymulatorów wzrostu w dojrzewającym ziarnie pszenicy (Wheeler 1972). Ilość cytokinin (o-o) przedstawiono jako ekwiwalent zeatyny, auksyny (□-□) jako ekwiwalent IAA i giberelin (Δ-Δ) jako ekwiwalent GA₃.

Zawartość ABA w dojrzewającym ziarnie jęczmienia (Goldbach, Michael, 1976)

Dni po zapyle- niu	Ng ABA/1000 ziaren		Ng ABA/100 g suchej masy	
	bielmo	zarodek	bielmo	zarodek
25	1000	100	4000	17000
33	2000	1300	5000	80000
40	300	900	1000	66000

W formujących się ziarniakach kukurydzy, obok wcześniej wykrytej zeatyny występuje wiele związków pochodnych adeniny, które wykazują aktywność cytokininową. Przypuszcza się, że niektóre z tych związków powstają w ziarniakach w wyniku enzymatycznych przekształceń zeatyny (Letham i in. 1977).

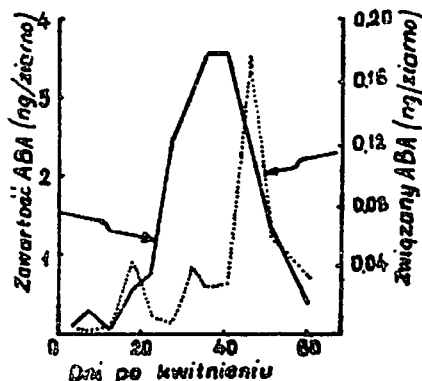
Gibereliny stanowią trzecią grupę bardzo aktywnych stymulatorów wzrostu i rozwoju, a ich rola w nasionach jest szczególnie. Regulują one procesy związane z formowaniem się ziarniaków i nasion. W czasie rozwoju ziarna aktywność wolnych giberelin wykazuje dużą zmienność. W dojrzewającym ziarnie pszenicy i jęczmienia wyróżniono dwa okresy wzmożonej aktywności wolnych giberelin (Mounla, Michael 1973; Rejowski 1964, 1969). Zwiększona aktywność omawianych substancji w początkowym okresie rozwoju ziarniaka (od 6 do 18 dnia po zapyleniu) wiąże się z formowaniem zasadniczych organów zarodka. Drugi szczyt aktywności giberelin przypada na okres maksymalnego gromadzenia w ziarnie materiałów zapasowych. W końcowej fazie dojrzewania ziarna poziom giberelin gwałtownie spada (rys. 4).

Zanikanie aktywności giberelin w ziarnie osiagającym dojrzałość fizjologiczną jest spowodowane przekształceniem się giberelin wolnych w formy związane. W ostatnich latach wyodrębniono z dojrzałych nasion wielu gatunków roślin różne gibereliny związane. Są to zwykle glikozydy lub estry giberelin z cukrami prostymi.

Przypuszcza się, że endogenne inhibitory wzrostu współuczestniczą wraz z cytokininami, giberelinami i auksynami w regulacji podstawowych procesów biochemicznych i fizjologicznych przebiegających w dojrzewających ziarniakach. Wśród inhibitorów występujących w ziarnie przeważają na ogół związki fenolowe oraz połączenia należące do terpenoidów. Związki terpenoidowe reprezentowane są głównie przez kwas abscysynowy (ABA).

W ziarniakach zbóż, np. pszenicy, jęcz-

mienia akumulacja ABA rozpoczyna się w początkowej fazie ich rozwoju, osiagając maksimum w chwili, kiedy ziarniaki uzyskują największą objętość (świeżą masę) (Goldbach, Michael 1976; King 1976; McWha 1975; Słomiński i in. 1979). Gromadzenie ABA w formujących się ziarniakach przebiega jednocześnie z intensywnymi procesami wzrostowymi. W miarę dalszego dojrzewania ziarniaki tracą wodę, czemu towarzyszy raptowne obniżenie się zawartości ABA w ich tkankach. Jedynie w zarodkach jęczmienia wysoki poziom ABA utrzymuje się do końcowej fazy dojrzewania ziarna (tab. 5). Sztuczna dehydratacja niedojrzałych ziarniaków również znacznie obniża ilość ABA oraz zwiększa ich zdolność kiełkowania (King, 1976). Przypuszcza się więc, że omawiany inhibitor zapobiega przedwczesnemu



Rys. 5. Zmiany ilości wolnego (—) i związanego (.....) ABA w ziarnie pszenicy podczas dojrzewania (King, 1976)

Zmiany zawartości wolnych kwasów fenolowych w dojrzewającym ziarnie jęczmienia (Słomiński, 1977)

Kwasy	Liczba dni po kwitnieniu					
	19		31		42	
	ng/ziarno	mg/g suchej masy	ng/ziarno	mg/g suchej masy	ng/ziarno	mg/g suchej masy
salicylowy	14,2	0,85	9,7	0,28	2,3	0,06
p-hydroksybenzoesowy	94,2	5,65	95,3	2,76	67,3	1,82
wanilinowy	35,2	2,11	19,3	0,56	4,1	0,11
o-kumarowy	5,2	0,31	4,0	0,12	4,0	0,11
protokatechowy	10,4	0,62	9,7	0,23	11,3	0,30
m-kumarowy	12,6	0,76	7,3	0,21	4,5	0,12
syryngowy	15,3	0,92	58,9	0,23	13,4	0,36
p-kumarowy	31,0	1,86	29,0	0,84	8,7	0,23
ferulowy	246,6	14,80	438,6	12,72	95,7	2,58
sinapowy	4,7	0,28	4,4	0,13	1,9	0,05
Suma kwasów w mg/g s.m.		28,16		18,03		5,80

kiełkowaniu niedojrzałych nasion na roślinie macierzystej oraz pełni bliżej nieokreślone funkcje regulacyjne związane z formowaniem się nasion.

Szybkie zmniejszenie się ilości ABA w ziarniakach w trzeciej fazie ich dojrzewania można objaśnić przemianą kwasu abscysynowego w inne związki chemiczne. Prawdopodobnie ABA ulega wówczas metabolizmowi do kwasu fazeinowego, dwuhydrofazeinowego itp. W dojrzewających ziarniakach pszenicy niewielka ilość ABA przekształca się ponadto w formę związaną, tworząc praw-

dopodobnie abscysylo-glukopiranozyd (rys. 5).

Dynamikę ilości kwasów fenolowych w dojrzewającym ziarnie jęczmienia przedstawia tabela 6. Największą sumaryczną zawartością tych związków charakteryzuje się ziarno w fazie dojrzalności młeczej (19 dni po kwitnieniu) i woskowej (31 dni po kwitnieniu). W końcowej fazie dojrzewania, tzn. w okresie dehydratacji ziarna wyraźnie zmniejsza się zawartość kwasów fenolowych (tab. 6).

LITERATURA

- Abdul-Baki A. S., Baker J. E. 1973. Seed Sci. Technol., 1: 88—126.
- Abu-Guendia M., D'Appolonia B. L. 1972. Cereal Chem. 49: 664—676.
- Adams C. A., Novellie L., Liebenberg N. W. 1976. Cereal Chem. 53: 1—12.
- Boyer C. D., Shannon J. C., Garwood D. L., Creech R. G. 1976. Cereal Chem., 53: 327—337.
- Brandt A., 1976. Cereal Chem. 53: 890—901.
- Dexter J. E., Dronzek B. L. 1975. Cereal Chem., 52: 577—596.
- Duffus C. M., Rosie R. 1975. Phytochemistry, 14: 319—323.
- Dure L. S. 1975. Ann. Rev. Plant Physiol., 26: 259—278.
- Flint D., Ayers G. S., Ries S. K. 1975. Plant Physiol., 56: 381—384.
- Goldbach H., Michael G., 1976. Crop Sci., 16: 797—799.
- Górecki R. 1976. Bull. Acad. Polon. Sci., Ser. Sci. Biol., 24: 403—407.
- Górecki R., Kulka K. 1979. Zeszyty Nauk. AR-T w Olsztynie.
- Grzebiuk St. 1961. Zeszyty Nauk. WSR w Olsztynie, 11: 3—18.
- Grzebiuk St. 1971. Zeszyty Probl. Post. Nauk Roln., 113: 29—67.

- Harris N., Juliano B. O. 1977. *Ann. Bot.*, 41: 1—5.
- Jankins L. D., Loney D. P., Meredith P. 1974. *Cereal Chem.*, 51: 718—733.
- Jenner C. F. 1968. *Plant Physiol.*, 43: 41—49.
- Jennings A. C., Morton R. K. 1963. *Austral. J. Biol. Sci.*, 16: 332—341.
- Johari R. P., Mehta S. L., Naik M. S. 1977. *Phytochemistry*, 16: 19—24.
- Jones R. A., Larkins B. A., Tsai C. Y. 1977. *Plant Physiol.*, 59: 525—529 i 733—739.
- King R. W. 1976. *Planta*, 132: 43—52.
- Kolesnik T. J., Pavlov A. N., 1977. *Fizjol. i Biochim. Kult. Rast.* 9: 244—248.
- Konariev W. G., Pavlov A. N., Šajachmetov J. F., Kolesnik T. J. 1974. *Fizjol. Rast.*, 21: 931—938.
- Kozmina N. P. 1970. *Biochimija ziarna i produktov jeho pererabotki*, Izd. Kolos, Moskva.
- Kretovič W. L. 1971. *Osnovy biochimii rastienij*, Izd. Wysšaja Škola Moskva.
- Kulka K. 1966. *Acta Soc. Bot. Polon.*, 35: 17—24.
- Letham D. S., Parker C. W., Duke C. C. i in. 1977. *Ann. Bot.* 40: 261—263.
- Luthe D. S., Peterson D. M. 1977. *Plant Physiol.*, 59: 836—841.
- MacConnel W. 1969. *Can. J. Biochem.*, 1: 19—23.
- MacGregor A. W., La Berge D. E., Meredith W. O. S. 1971. *Cereal Chem.*, 48: 225—269.
- McWha J. A. 1975. *J. Exp. Bot.*, 26: 823—827.
- Michael G., Seiler-Kelbitsch H. 1972. *Crop Sci.*, 12: 162—165.
- Morrison J. N., Kuo J., O'Brien T. P. 1975. 123: 105—116.
- Mounla M. A. K. H., Michael G. 1973. *Physiol. Plant.*, 29: 273—276.
- Nečajev A. P., Sandler Ž. Ja. 1975. *Lipidy ziarna*, Izd. Kolos, Moskva
- Nečajev A. P., Doronina O. D., Gejko N. S., Stojanova W. G. 1977. *Fizjol. i Biochim. Kult. Rast.*, 9: 346—351.
- Novikova N. G., Nečajev A. P., Eremenko T. W., Bajkov W. G. 1972. *Fizjol. Rast.*, 20: 896—899.
- Ovčarov K. E. 1976. *Fizjologia formirovanija i prorastanija semjan*, Izd. Kolos, Moskva.
- Pavlov A. N. 1967. *Nakoplenije bielka w zerne pšenicy i kukuruzy*, Izd. Nauka, Moskva.
- Pavlov A. N. 1972. *Fizjol. i Bioch. Kult. Rast.* 464—471.
- Pavlov A. N., Lobanova N. W., Kolesnik T. J. 1973. *Fizjol. Rast.*, 20: 790—797.
- Pavlov A. N., Burakajeva B. Ch., Kolesnik T. J. 1975. *DAN SSR*, 221: 993—995.
- Pavlov A. N., Konariev W. G., Kolesnik T. J. 1975. *Fizjol. Rast.* 22: 80—83.
- Perez C. M., Perdon A. A., Resurrection A. P. i in. 1975. *Plant Physiol.* 56: 579—583.
- Petipskaja W. S., Krasnook P. N. 1973. *Fizjol. Rast.*, 20: 510—515.
- Piskornik Z., Bandurski R. 1972. *Plant Physiol.*, 50: 172—176.
- Pleškov B. P. 1975. *Biochimija sielskochozajstvennych rastenij*, Izd. Kolos, Moskva.
- Rejowski A. 1964. *Bull. Acad. Polon. Sci., Ser. Sci. Biol.*, 12: 223—236.
- Rejowski A. 1969. *Bull. Acad. Polon. Sci., Ser. Sci. Biol.*, 27: 641—644.
- Sakri T. A. K., Shannon J. C. 1975. *Plant Physiol.*, 55: 881—889.
- Shannon J. C. 1974. *Cereal Chem.* 51: 798—809.
- Simonds D. H. 1972. *Cereal Chem.* 49: 212—222.
- Skarsaune S. K., Youngs V. L., Gilles K. A., 1970. *Cereal Chem.* 47: 533—542.
- Ślomiński B. 1977. *Dynamika endogennych hormonów roślinnych w dojrzewającym ziarnie jęczmienia jarego*. Olsztyn, AR-T (praca doktorska).
- Ślomiński B., Rejowski A., Nowak J. 1979. *Physiol. Plant.*, 38.
- Sodek L., Sliva W. J., 1977. *Plant Physiol.*, 60: 602—609.
- Tsai C. Y., Salamini F., Nelson D. E. 1970. *Plant Physiol.*, 46: 229—306.
- Turner J. F., Turner D. H. 1975. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 26: 159—186.
- Ueda M., Ehmann A., Bandurski R. S., 1970. *Plant Physiol.*, 46: 715—719.
- Wheeler A. W. 1972. *Ann. App. Biol.*, 72: 327—334.

Резюме

В обзоре рассмотрены способ и очередность накопления основных компонентов в развивающемся и созревающем зерне. В общих чертах представлены синтез и накопление следующих соединений: белков,

нуклеиновых кислот, углеводов, липидов и регуляторов роста. Процесс биосинтеза запасных белков в эндосперме представлен в связи с участием в этом процессе свободных и связанных полисомов.

Summary

The author discusses in the review the way and sequence along which the fundamental constituents are stored up in the developing and ripening cereal kernels. He presents the general plan of the synthesis and accumulation in the kernels of nucleic acids, proteins,

carbohydrates, lipids and growth regulators. He exposes the course of the biosynthesis of reserve proteins going on in the endosperm with emphasis being laid on the role of free and bound polysomes which take part in this process.