

Kasprzyk, Zofia

Sprawozdanie z działalności TNW : Sprawozdania z działalności Wydziałów TNW : Wydział IV nauk biologicznych : Streszczenia : Metabolizm wtórny i jego regulacja

Rocznik Towarzystwa Naukowego Warszawskiego 48, 105-109

1985

Artykuł został zdigitalizowany i opracowany do udostępnienia w internecie przez Muzeum Historii Polski w ramach prac podejmowanych na rzecz zapewnienia otwartego, powszechnego i trwałego dostępu do polskiego dorobku naukowego i kulturalnego. Artykuł jest umieszczony w kolekcji cyfrowej bazhum.muzhp.pl, gromadzącej zawartość polskich czasopism humanistycznych i społecznych oraz w kolekcji mazowieckich czasopism regionalnych mazowsze.hist.pl.

Tekst jest udostępniony do wykorzystania w ramach dozwolonego użytku.

osmotyczne soku komórkowego u pospolitych roślin wynosi co najmniej kilka, często kilkanaście, a nawet ponad 30 atm. Tak duża siła ssąca soku komórkowego powodowałaby odwodnienie protoplastu, gdyby nie oddziaływanie turgoru.

Dawniej sądzono, że turgor jest potrzebny do wzrostu elongacyjnego komórki. Również od dawna wiemy, że utrata turgoru powoduje zamykanie się aparatów szparkowych i hamowanie fotosyntezy. W świetle przedstawionych wyników badań należy sądzić, że znaczenie turgoru jest znacznie większe i bardziej uniwersalne. Turgor wzmacnia pęcznienie, a więc utrzymuje protoplast w stanie nasycenia wodą mimo wysokiego nieraz ciśnienia osmotycznego wakuoli. Spadek turgoru musi powodować odwodnienie protoplastu i wynikające z tego zaburzenia metabolizmu. Nawet wysokie ciśnienie osmotyczne soku komórkowego nie ogranicza pęcznienia protoplastu, jeżeli komórka znajduje się w odpowiednim turgorze.

Zofia Kasprzyk

METABOLIZM WTÓRNY I JEGO REGULACJA

Pojęcie metabolizmu wtórnego od chwili pojawienia się w naukach przyrodniczych ulegało wielokrotnie znacznej ewolucji i do dziś nie jest dokładnie zdefiniowane. Po okresie wstępnym w XIX wieku, w którym to botanicy i fizjologowie (Sachs, w 1882 r., Pfeffer, 1891) zwrócili uwagę na fakt, że w roślinach występują poza związkami niezbędnymi do życia, takimi jak cukry, skrobia, białka, również produkty, które nazwali odpadowymi (żywice, kauczuk, alkaloidy, kutyna, lignina), które jako produkty wydalnicze lokują się albo w przewodach mlecznych, komórkach epidermy lub gruczołach olejodajnych, czyli w organach do tego celu wykształconych, bowiem rośliny nie mają układu wydalniczego. Pfeffer zwrócił uwagę na wewnątrzkomórkową przedziałowość w odniesieniu do metabolitów wtórnych zwracając uwagę na lokowanie się pewnych z nich w wakuoli lub sprzęganiu z różnymi związkami, np. polifenoli z cukrami w celu ich „unieszkodliwienia” w odniesieniu do białek cytoplazmy. Sachs uważał, że pewne związki wtórne mogą mieć pewne znaczenie ekologiczne w rozprzestrzenianiu się gatunków. Natomiast Pfeffer uważał je za substancje zupełnie nieistotne w utrzymaniu życia komórek opierając się na fakcie np., że występując w pewnych roślinach, jak np. glikozydy cyjanogenne, alkaloidy, olejki esteryczne i pewne barwniki (poza barwnikami chloroplastowymi), nie są im niezbędnie potrzebne do życia, gdyż inne komórki nie posiadające tych związków rozwijają się równie dobrze.

Kessel w 1891 r. podał pierwszy termin — związki pierwotne i wtór-

ne. Jako pierwsze określił takie, które występują bez wyjątku w każdej protoplazmie zdolnej do życia, a jako drugie takie, które występują w komórce przypadkowo i nie są do życia konieczne. Natomiast Czapek w 1921 r. zajmując się produktami wtórnymi napisał w swojej fizjologii roślin: „Prawdopodobnie sporadyczne rozmieszczenie tych związków (np. alkaloidów), niestałość ich występowania w blisko z sobą spokrewnionych roślinach jest oznaką tego, że w wytwarzaniu tych związków biorą udział procesy, które nie są właściwe dla każdej plazmy komórkowej, a mają raczej charakter wtórny”. Zwrócił również uwagę na fakt, że chociaż przypisuje się pewnym związkom, np. alkaloidom, znaczenie w ochronie roślin przed drapieżcami, to nic nie tłumaczy ich roli fizjologicznej w roślinach.

Niezwykłe żywiołowy rozwój metod wydzielenia, rozdzielania związków naturalnych, jak również ustalania ich struktury w powiązaniu z badaniami histologicznymi, cytologicznymi oraz metabolicznymi pozwoliły na poznanie wielu związków wtórnych, zbadania ich lokalizacji na terenie komórki i powiązanie szlaków ich biosyntezy i degradacji ze szlakami metabolicznymi innych związków, również pierwotnych. Fakty te coraz bardziej utrudniały oddzielenie związków wtórnych, zwłaszcza hormonów i substancji zapasowych, od pierwotnych, wobec czego Bonner w 1950 r. zaproponował, aby mówić raczej o szlakach pierwotnych i wtórnych unikając określenia ich produktów jako końcowych czy ubocznych.

Zainteresowanie przemysłu farmaceutycznego związkami wtórnymi doprowadziło do poznania tysięcy z nich, np. antybiotyków czy związków przeciwnowotworowych. Jednak poszukiwanie dla nich roli fizjologicznej doprowadziło jedynie do stwierdzenia, że ilość związków syntetyzowanych przez mikroorganizmy uległa ograniczeniu w ciągu ewolucji. Dalsze badania doprowadziły do wykrycia pewnych związków w różnych organizmach, np. hormon owadzi ekdyson lub hormony płciowe zwierzęce występują również w różnych roślinach w dużych ilościach, gdzie są raczej związkami wtórnymi. Podobnie ma się rzecz z kwasem giberelinowym, który u roślin spełnia funkcję hormonu, a u grzyba *Giberella fuicorbi* wydziela się do podłoża jako typowy metabolit wtórny. Takich przykładów jest bardzo wiele. Z powyższych danych wynika, że związki występujące tylko w pewnych gatunkach czy odmianach nie mogą odgrywać istotnej roli w metabolizmie. Grossman w 1969 r. podał, że kwas szikimowy uważany jedynie za związek nagromadzający się w egzotycznej roślinie *Illicium religiosum* okazał się kluczowym metabolitem w biosyntezie związków aromatycznych, to samo dotyczy skwalenu, podstawowego prekursora trójterpenów i steroli. Być może pewne związki uważane obecnie za metabolity wtórne okażą się w przyszłości związkami kluczowymi w biosyntezie.

Związki wtórne, jak celuloza i lignina, nie mają funkcji metabolicz-

nej, lecz strukturalną. Materiały zapasowe, np. białka, mogą mieć bardzo różną nietypową strukturę, mogą być np. enzymami, jak ureaza, ale ich rola fizjologiczna jest związana z ich degradacją, są one bowiem tylko zapasem aminokwasów dla nasion. Materiał zapasowy, np. tłuszcze w rzepaku, mogą ulegać pewnym modyfikacjom bez utraty swej funkcji, mogą np. stracić kwas erukowy, ale nie mogą utracić kwasu linolenowego.

Badania późniejsze wykazały, że u zwierząt wyższych również występują związki o charakterze metabolitów wtórnych, chociaż w znacznie mniejszej ilości.

Te rozważania doprowadziły do stwierdzenia, że pewne związki powstawały w czasie procesu ewolucji w różnych organizmach, w których nie spełniają żadnej funkcji metabolicznej, a w innych nagle ją uzyskują, np. hormony roślinne i zwierzęce.

Okazało się również, że związki uważane za produkty wtórne nie zawsze pochodzą z produktów pierwotnych, dla wielu z nich wykryto odrębne szlaki metaboliczne.

W ostatnich latach coraz częściej przyjmuje się pogląd, że produkcja metabolitów wtórnych jest ściśle uzależniona od stadium rozwojowego organizmu, który je wytwarza. W jednokomórkowych organizmach ich wytwarzanie, poprzedzane pojawianiem się odpowiednich układów enzymatycznych, jest związane ze stadium specjalizacji komórki, natomiast w organizmach wielokomórkowych specjalizacji odpowiedniej tkanki lub organu. Czyli różnicowanie komórek jest odpowiedzialne za regulację metabolizmu wtórnego w większym stopniu niż w przypadku metabolizmu pierwotnego.

Dla wielu metabolitów obserwuje się syntezę *de novo* odpowiednich enzymów poprzez syntezę odpowiedniego mRNA lub też obróbkę posttranskrypcyjną inicjowaną różnymi sygnałami zewnętrznymi, np. światłem. Dalsza regulacja ilości i aktywności enzymów metabolizmu wtórnego jest taka sama, jak metabolizmu pierwotnego, a więc hamowanie substratem, dostępność prekursorów, nagromadzenie się produktów itp. Drugą podstawową zasadą regulacji metabolizmu wtórnego jest przedziałowość na terenie komórki, pewne metabolity wtórne, jak np. karotenoidy i chlorofil u roślin, nagromadzają się tylko w chloroplastach, a np. terpenoidy nagromadzają się w specyficznych tkankach: w komórkach lateksowych, kanałach żywicznych lub gruczołach olejkodajnych. W komórce podstawowymi przedziałami nagromadzającymi metabolity wtórne, które mogą być szkodliwe dla białek protoplazmy są wakuola (polifenole) i ściany komórkowe. Szczególnym przykładem przedziałowości jest związanie metabolitów wtórnych w specjalnych kompleksach multienzymatycznych na terenie cytoplazmy lub też związanie ich w błonach biologicznych wzorem np. enzymów łańcucha oddechowego. Znanych jest wiele takich przykładów.

Lokalizacja szlaków biosyntezy w organellach i przestrzeni pozaplastycznej czy błonach biologicznych oraz kompleksach wieloenzymatycznych wymaga transportu zazwyczaj aktywnego, umożliwiającego przenoszenie określonych związków z jednego przedziału do drugiego. Również pomiędzy organami odbywa się przenoszenie związków, np. alkaloidy syntetyzowane w korzeniu roślin psiankowatych są przenoszone do ich pędów.

W rozwoju ewolucyjnym powstała ogromna liczba związków, z których do dziś zachowała się niewielka ilość. Co było przyczyną takiej selekcji, trudno dociec; czy korzyści, jakie dany organizm z nich odnosił, czy brak szkodliwości, czy też sprzężenie genów kodujących odpowiednie enzymy szlaku wtórnego z genami szlaku pierwotnego. Wiadomo, że ilość materiału ulegającemu ekspresji jest znikoma w porównaniu z ilością informacji w genomie komórki. Zjawisko nieoczekiwanej ekspresji pewnych genów, prowadzące w konsekwencji do wytwarzania w roślinie związków nigdy przez nią nie produkowanych, obserwuje się na przykład w hodowlach komórkowych. Na zakończenie chciałam podać kilka przykładów z badań nad rośliną leczniczą *Calendula officinalis* — nagietek lekarski, która jest przedmiotem badań moich, a następnie również i moich współpracowników od 1946 r. W tym roku ukazał się bowiem komunikat w „Roczniku Towarzystwa Naukowego Warszawskiego” donoszący o wyizolowaniu z kwiatów tej rośliny alkoholi trójterpenowych. Przedtem znany był w niej tylko kwas oleanolowy wykryty przez Tscheschego. Dalsza identyfikacja alkoholi, wykonana częściowo przez Zimmermanna oraz w naszym ośrodku, wykazała, że w kwiatach nagietka występuje 5 pięciocyklicznych alkoholi trójterpenowych o różnych szkieletach, jak również i dwuwodorotlenowe alkohole ich pochodne z grupą OH w pozycji 16. Związki te występują zarówno w postaci wolnej, jak i związanej estrowo, przy czym diole trójterpenowe w przewodzie 3-monoestry, jakkolwiek w drobnych ilościach, wykryto również 16-monoestry, 3, 16-diestry oraz diole wolne. Związki te poza kwiatami występują jedynie w nasieniu w jego części bielkowej rozwijającej się w liścieniu. Z chwilą odpadnięcia liścienia nie ma już alkoholi trójterpenowych w pędach (z wyjątkiem 3-amyriny i erytrodiolu prekursora kwasu oleanolowego), a pojawiają się one powtórnie w kwiatach. Nietypowa jest również lokalizacja tych związków na terenie kwiatów. Wolne alkohole występują głównie we frakcji mikrosomalnej, jak również częściowo jako estry, natomiast ogromna większość form zestryfikowanych zwłaszcza dioli, a wśród nich faradiolu stanowiących około 2% suchej masy kwiatów i występującego w postaci 3-monoestru nagromadza się w chromoplastach.

Kwas oleanolowy, jak wykazaliśmy, tworzy w pędach i kwiatach oraz bardzo młodych korzeniach dwie serie glikozydów pochodzącą od

3-glukozydu jedną i pochodzącą od 3-glukuronozydu drugą. Ustaliliśmy strukturę i schematy biosyntezy tych związków oraz ich lokalizację wewnątrzkomórkową. Okazało się, że glukuronozydy występują w pędach i kwiatach, natomiast w starzejącej się roślinie zanikają z korzeni. Glukozydy występują natomiast w całej roślinie w czasie całej wegetacji, przy czym w pędach i kwiatach obserwuje się 5 przedstawicieli tej grupy, w starzejącej się roślinie nagromadzają się bardzo duże ilości glukozydów i jest ich więcej niż w pędach, z których — jak wykazały nasze badania — są transportowane do korzeni w postaci dwóch pentaglikozydów podlegających następnie modyfikacjom prowadzącym do wytworzenia 8 pochodnych 3-glukozydu kwasu oleanolowego.

Badanie nad biosyntezą kwasu oleanolowego wykazało, że powstaje on w reakcji non-stop we frakcji mikrosomalnej z B-amyriny poprzez erytrodiol, występujące jako jedynie alkohole trójterpenowe w częściach zielonych nagietka, w tej samej frakcji powstają również pierwsze glikozydy, tj. glukozyd i glukuronozyd. Dalsze przekształcenia polegające na glikozylacji tych związków mają miejsce w aparacie Golgiego. Końcowe produkty glikozylacji nagromadzają się dla glikozydów w cytoplazmie, skąd prawdopodobnie mogą być transportowane do innych organów, przede wszystkim do korzeni, natomiast glukuronozydy znajdowano rozproszone we wszystkich subfrakcjach, ale — jak wykazały ostatnie nasze badania nad izolowaniem wakuoli — jest ona głównym magazynem tych związków. Badania te są pewną ilustracją do stwierdzenia, że wytwarzanie metabolitów wtórnych z grupy trójterpenów w nagietku jest ściśle związane z programem rozwoju i różnicowaniu rośliny oraz komórek, bowiem pojawiają się one tylko w pewnych stadiach rozwoju. Obserwuje się ich transport w obrębie całej rośliny, jak również specyficzne ich lokowanie się w pewnych przedziałach na terenie komórek.

Bohdan Pisarski

FAUNA WARSZAWY

Pojęcia fauna miasta dla przeciętnego jego mieszkańca kojarzy się ze zwierzętami hodowanymi w domach: psami, kotami, kanarkami, z ptakami na skwerach — gołębiami, wróblami, ewentualnie może on przypomnieć sobie o myszach, szczurach, muchach, prusakach, pluskwach, mrówkach faraona. Zresztą do niedawna podobne poglądy mieli także zoolodzy, którzy dopiero od kilkunastu lat zaczęli naprawdę badać faunę miasta. Jednym z ośrodków, który podjął te badania, był Instytut Zoologii PAN. Badaniami objęto zarówno faunę synantropijną, czyli związaną z człowiekiem i zamieszkującą w budynkach lub korzystającą z pokarmu dostarczanego przez niego, jak i „dzikie” zwierzęta żyjące w par-