

<https://doi.org/10.3176/biol.1970.2.06>

ЛЕМБЕ ХАЛЛОП, У. МАРГНА

ВЛИЯНИЕ СВЕТА НА ОБРАЗОВАНИЕ ГЛИКОФЛАВОНОВ В ПРОРОСТКАХ ГРЕЧИХИ

В своих предыдущих работах (Hallop, Margna, 1968, 1969; Халлоп, Маргна, 1969, 1970) мы рассмотрели кинетику накопления антоцианов и рутина в проростках гречихи в разных условиях освещения и установили, что по светозависимости принципиальных различий между образованием этих флавоноидов нет — свет оказывал значительное стимулирующее влияние на накопление обоих веществ как в гипокотилях, так и в семядольных листочках. При этом выяснилось, что действие света не связано с фотосинтезом и не локализовано в специфических реакциях биогенеза флавоноидов, а реализуется через какую-нибудь иную контролируемую светом реакцию. Последняя, по-видимому, входит в так наз. высокоэнергетическую систему растений и является поставщиком субстрата для процессов биосинтеза флавоноидов (Халлоп, Маргна, 1970). В связи с этим представлялось интересным изучить влияние света также на образование других полифенолов проростков гречихи, в частности на формирование гликофлавонов (флавои-С-гликозидов), которые встречаются только в семядольных листочках и представлены там четырьмя производными — витексином, сапонаретинном, ориентином и гомоориентином (Margna и др., 1967; Тохвер и др., 1967).

Группа своеобразных по строению гликофлавонов привлекла внимание исследователей сравнительно недавно (Haunpes, 1963) и поэтому с физиологической точки зрения практически еще не изучена. Из исследований по изучению влияния света известна до сих пор только одна работа (McCluge, 1968), в которой установлено, что в растениях *Spirodela intermedia* свет значительно стимулирует накопление витексина и ориентина. Однако в этой работе растения подвергались весьма продолжительному действию света (до 28 суток постоянного освещения), что в результате интенсивного фотосинтеза, несомненно, приводило к коренным изменениям во всем метаболизме. На этом общем фоне трудно различить конкретное влияние света на отдельные синтетические процессы.

Настоящие исследования проведены с использованием в основном кратковременных (1—6 ч) световых экспозиций. В этих условиях фотосинтетический аппарат проростков вряд ли успеет развиться в функционирующую систему, вследствие чего и участие фотосинтеза исключено. Некоторое влияние фотосинтетической деятельности проростков могло проявляться только в отдельных экспериментальных сериях, где проростки экспонировались на свету в течение 12 и 24 ч.

Материал и методика

Эксперименты проводились с проростками гречихи (*Fagopyrum esculentum* Moench) сорта 'Йыгеваская отборная'. Условия выращивания и световой обработки проростков, а также схема взятия проб те же, которые применялись в нашей предыдущей работе (Халлоп, Маргна, 1970).

Содержание гликофлавонов определялось по разработанному в нашей лаборатории хроматографическо-спектрофотометрическому методу (Margna, Margna, 1969). Результаты выражены в микрограммах на один проросток, в случае апигениновых производных витексина и сапонаретина — в эквивалентах изосапонарина (сапонаретин-4'-глюкозида), в случае ориентина и гомоориентина (лютеолиновые производные) — в эквивалентах ориентина.

Все эксперименты проводились в 6—10 повторностях. Результаты подвергались вариационно-статистической обработке с использованием *t*-критерия и дисперсионного анализа.

Результаты исследований

Результаты проведенных исследований представлены на рис. 1 и 2. Как видно, все четыре гликофлавона значительно отличаются от остальных флавоноидов проростков гречихи — они накапливаются в заметных

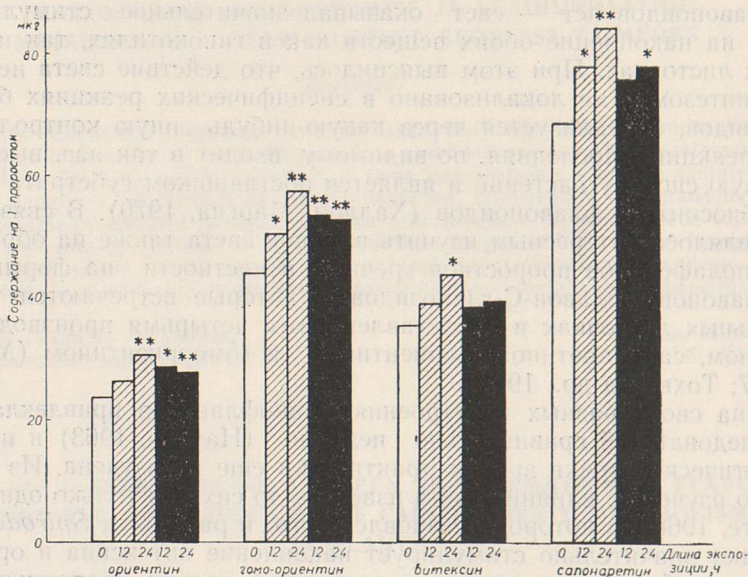


Рис. 1. Количество гликофлавонов, образовавшихся к концу 48-часового периода при 12- и 24-часовых экспозициях интенсивностью 27 200 (заштрихованные столбики) и 56 800 (черные столбики) $\text{эрг}\cdot\text{см}^{-2}\cdot\text{сек}^{-1}$. Белые столбики — темновой контроль. Значимые различия по сравнению с контролем обозначены * ($P \leq 0,05$) и ** ($P \leq 0,01$). Различия между вариантами с разной интенсивностью света статистически незначимы.

количествах уже в семядольных листочках этиолированных проростков и свет не оказывает почти никакого действия на их образование. По крайней мере, при 1—6-часовых экспозициях существенных различий между содержанием флавонов в семядолях освещенных и неосвещенных про-

ростков не было обнаружено, так же как и не было различий между отдельными вариантами в пределах освещенных проростков. Некоторая стимуляция накопления гликофлавонов наблюдалась лишь при длительном, 12- и 24-часовом освещении (рис. 1), но это, как уже отмечалось, могло быть обусловлено вторичными причинами и, по-видимому, не связано с непосредственным действием света на процессы биосинтеза указанных флавоноидов. В пользу этого говорит также тот факт, что к интенсификации образования гликофлавонов не приводило также повышение интенсивности света — уровень их содержания остался, аналогично рутину (Халлоп, Маргна, 1970), практически одинаковым при обеих использованных интенсивностях (рис. 1).

Своеобразие гликофлавонов проявлялось и в характере их накопления в течение развития проростков. На рис. 2 хорошо видно, что соответствующие отдельным гликофлавонам кинетические кривые не имеют типичной для антоцианов и рутина двухфазной формы с заметным переходом линейной части кривой на платоподобную часть или же такая двухфазность выражена очень слабо. Более или менее интенсивное образование гликофлавонов продолжалось в семядолях в течение всего экспериментального периода, хотя со временем скорость их накопления проявляла некоторую тенденцию к уменьшению.

Судя по данным рисунков, интенсивнее всех синтезируется в семядолях сапонаретин, в наименьших количествах — ориентин. Остальные два гликофлавоны — витексин и гомоориентин — занимают промежуточное положение.

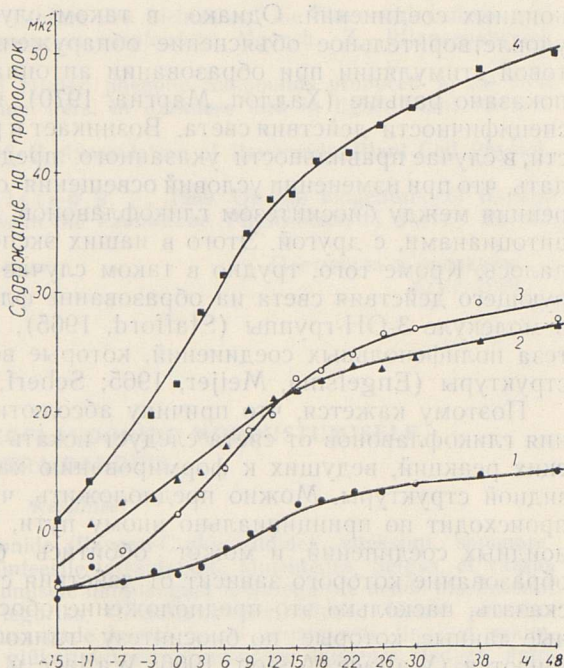


Рис. 2. Кинетика накопления гликофлавонов. Ввиду отсутствия статистически значимых различий между темновыми и освещенными вариантами кривые характеризуют ход накопления гликофлавонов как в темноте, так и при освещении. 1 — ориентин, 2 — витексин, 3 — гомоориентин, 4 — сапонаретин. 0 на оси абсцисс обозначает начало освещения и соответствует 68-часовому возрасту проростков. Интенсивность света — $27\ 200\ \text{эрг}\cdot\text{см}^{-2}\cdot\text{сек}^{-1}$.

Обсуждение результатов

Полученные результаты ясно показывают, что в проростках гречихи свет не оказывает влияния на образование гликофлавоновых производных и не является в отношении этих процессов ни лимитирующим, ни стимулирующим фактором. Нет сомнения, что это своеобразие, резко отличающее гликофлавоны от антоцианов и рутина, как-то связано с особенностями строения их молекулы.

Одним из возможных объяснений может быть то, что действие света локализовано на реакцию, отвечающую за включение гидроксильной

группы в положение 3 гетероциклического ядра флавоноидной молекулы, которое у флавоновых производных остается несубституированным. По имеющимся в настоящее время данным известно, что подведение гидроксильной группы к 3-С-атому среднего пиранового кольца представляет собой отдельную ступень в пути биосинтеза флавоноидов, которая имеет место уже перед замыканием кольца. В связи с этим для биосинтеза флавонов требуется по крайней мере на одну ступень меньше, чем для образования флавонолов и антоцианидинов, причем установлено, что включение 3-ОН-группы контролируется отдельным геном (Harborne, 1962). Исходя из этого, теоретически вполне можно допустить, что действие света локализовано именно на этой точке цепи биогенеза флавоноидных соединений. Однако в таком случае было бы трудно найти удовлетворительное объяснение обнаруженным нами особенностям световой стимуляции при образовании антоцианов и рутина, что, как было показано раньше (Халлоп, Маргна, 1970), явно не совместимо с идеей о специфичности действия света. Возникает и ряд других вопросов. В частности, в случае правильности указанного предположения следовало бы ожидать, что при изменении условий освещения обнаружится некоторая конкуренция между биосинтезом гликофлавонов, с одной стороны, и рутином и антоцианами, с другой. Этого в наших экспериментах, однако, не наблюдалось. Кроме того, трудно в таком случае объяснить и факты стимулирующего действия света на образование флавоноидов, которые не имеют в молекуле 3-ОН-группы (Stafford, 1965), и стимуляции светом биосинтеза полифенольных соединений, которые вообще лишены флавоноидной структуры (Engelsma, Meijer, 1965; Scherf, Zenk, 1967).

Поэтому кажется, что причину абсолютной независимости образования гликофлавонов от света следует искать в своеобразии биосинтетических реакций, ведущих к формированию характерной для них С-гликозидной структуры. Можно предположить, что биосинтез гликофлавонов происходит по принципиально иному пути, чем синтез остальных флавоноидных соединений, и может обойтись без использования продукта, образование которого зависит от действия света. Сейчас, конечно, трудно сказать, насколько это предположение обосновано, однако те единственные данные, которые по биосинтезу гликофлавонов в настоящее время имеются (Wallace, Alston, 1966; Wallace и др., 1969), также указывают на такую возможность. Проблема, несомненно, требует дальнейшей разработки.

ЛИТЕРАТУРА

- Тохвер М., Халлоп Л., Маргна Э., Маргна У., 1967. Хроматографическая и спектрофотометрическая характеристика флавоноидов проростков гречихи. Изв. АН ЭССР. Биол. **16** (2) : 136—148.
- Халлоп Л., Маргна У., 1969. О характере накопления антоцианов в гипокотылях гречихи при продолжительных световых экспозициях. Изв. АН ЭССР. Биол. **18** (2) : 231—233.
- Халлоп Л., Маргна У., 1970. О светозависимости образования антоцианов и рутина в семядольных листочках проростков гречихи. Изв. АН ЭССР. Биол. **19** (1) : 17—24.
- Engelsma G., Meijer G., 1965. The influence of light of different spectral regions on the synthesis of phenolic compounds in gherkin seedlings in relation to photomorphogenesis. I. Biosynthesis of phenolic compounds. Acta Bot. Neerl. **14** : 53—72.
- Hallop L., Margna U., 1968. Antotsüaani moodustumise kineetika tatraidandite hüpokotüülides, olenevalt indutseeriva valgusperioodi kestusest ja valguse intensiivsusest. ENSV TA Toimet., Biol. **17** (2) : 154—163.
- Hallop L., Margna U., 1969. Rutiini moodustumise kineetika tatraidandite hüpokotüülides olenevalt valgustusest. ENSV TA Toimet., Biol. **18** (2) : 184—195.

- Harborne J. B., 1962. Chemicogenetical studies of flavonoid pigments. In: The Chemistry of Flavonoid Compounds. Oxford—London—New York—Paris, Pergamon Press, : 593—617.
- Haynes L. J., 1963. Naturally occurring C-glycosyl compounds. In: Advances in Carbohydrate Chemistry. New York—London, Academic Press : 227—258.
- Margna U., Margna E., 1969. A suitable chromatographic method for quantitative assay of rutin and flavone C-glycosides in buckwheat seedlings. ENSV TA Toimet., Biol. 18 (1) : 40—50.
- Margna U., Hallop L., Margna E., Tohver M., 1967. Chromatographic and spectrophotometric evidence for the occurrence of luteolin and apigenin C-glycosides in the cotyledons of buckwheat seedlings. Biochim. Biophys. Acta 136 (2) : 396—399.
- McClure J. W., 1968. Photocontrol of *Spirodela intermedia* flavonoids. Plant Physiol. 43 (2) : 193—200.
- Scherf H., Zenk M. H., 1967. Der Einfluß des Lichtes auf die Flavonoidsynthese und die Enzyminduktion bei *Fagopyrum esculentum* Moench. Z. Pflanzenphysiol. 57 (5) : 401—418.
- Stafford H., 1965. Flavonoids and related phenolic compounds produced in the first internodes of *Sorghum vulgare* Pers. in darkness and in light. Plant Physiol. 40 (1) : 130—138.
- Wallace J. W., Alston R. E., 1966. C-glycosylation of flavonoids. Plant Cell Physiol. 7 : 699—700.
- Wallace J. W., Mabry T. J., Alston R. E., 1969. On the biogenesis of flavone O-glycosides and C-glycosides in the *Lemnaceae*. Phytochemistry 8 (1) : 93—99.

Институт экспериментальной биологии
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию
6/VI 1969

LEMBE HALLOP, U. MARGNA

VALGUSE MÕJU GLÜKOFLAVOONIDE MOODUSTUMISELE TATRAIDANDEIS

Resümee

Uuriti valguse toimet glükoflavoonide (flavoon-C-glükosiidide) viteksiini, saponaretiini, orientiini ja homoorientiini biosünteesile tatraidandite idulentedes. Selgus, et valgus ei avalda nende flavonoidide moodustumisele mingisugust mõju ega ole nende biosünteesil ei limiteerivaks ega stimuleerivaks teguriks. Glükoflavoonidesisalduse teatud suuremine ilmnes üksnes pikkade valgustusaegade korral ja oli arvatavasti tingitud sekundärsetest teguritest. Oletatakse, et glükoflavoonide biosüntees taimedes kulgeb antotsüaanide, rutiini ja teiste tavalise ehitusega flavonoidide omast printsiipsaalselt erinevalt.

Eesti NSV Teaduste Akadeemia
Ekspérimentaalbioloogia Instituut

Saabus toimetuses
6. VI 1969

LEMBE HALLOP, U. MARGNA

ON THE EFFECT OF LIGHT ON THE FORMATION OF GLYCOFLAVONES IN BUCKWHEAT SEEDLINGS

Summary

The influence of light on the biosynthesis of glycoflavones (flavone-C-glycosides) vitexin, saponaretin, orientin, and homo-orientin in buckwheat seedling cotyledons was studied. It was found that light has no effect on the formation of these flavonoids and is neither a limiting nor stimulating factor for their biosynthesis. Certain increase in the accumulation of glycoflavones was revealed only when prolonged light exposures were used, but this was presumably a secondary result of the influence of light. A suggestion was made that the biosynthetic pathways leading to glycoflavone formation in plants are principally different from those occurring in the formation of anthocyanins, rutin, and other ordinary flavonoids.

Academy of Sciences of the Estonian SSR,
Institute of Experimental Biology

Received
June 6, 1969