

M. OTTER

EKSOGEENSE LÄMMASTIKU MÖJU ANTOTSÜAANIDE
BIOSÜNTESILE JA LÄMMASTIKUÜHENDITE SISALDUSELE
TATRAIDANDEIS

Flavonoidide, sealhulgas antotsüaanide biosünteesiga seotud küsimused on eriti viimasel aastakünnel paljude bioloogiliste probleemide lahendamisel äratanud uurijate tähelepanu. Jälgides erinevate faktorite möju taimorganismi füsioloogilistele protsessidele, on sageli tähdeldatud ka mitmesuguseid muutusi flavonoidsete ühendite ainevahetuses ja biosünteesi intensiivsuses. Kõige rohkem tähelepanekuid on kogunenud juba taimede välisel vaatlusel silmatorkavate muutuste kohta, mis tulenevad kas antotsüaanipigmentide sisalduse suurenemisest või vähenedmisest kudeades või koguni mõne faktori poolt esilekutsutud uudiktekkes. Üldiselt on teada, et valgusel on suur osatähtsus antotsüaanide biosüntesis: enamikul taimedest avaldab valgus märgatavat stimuleerivat möju antotsüaanide produktsoonile, kusjuures paljud taimed ei ole pimeduses üldse võimelised antotsüaanide sünteesima. Kirjanduses on mitmesuguste valgustustingimustes möju antotsüaanipigmentide sünteesile taimedes leidnud ulatuslikku käsitlust (Mohr, 1957, 1959; Mohr, van Nes, 1963; Siegelman, Hendricks, 1957; Kandeler, 1960; Downs, 1964; Downs, Siegelman, 1963). Peale valguskiirguse on antotsüaanide biosünteesi intensiivistumist taimedes märgatud ka ioniseeriva kiirgusega möjustumise puhul (Васильев, 1962; Klozova, 1963). Analoogilist pilti on tähdeldatud madalates temperatuurides kasvanud taimedel, mutageensete faktorite ja kasvuregulaatorite hulka kuuluvate ainete toimel (Paech, Eberhardt, 1952; Stove, Yamaki, 1957), antibiootikumidega möjustatud seemnetest kasvatatud taimedel (Brian, 1957) ja ka pookimise tagajärvel muutunud taimevormides (Issako, 1960; Margna, 1965). Võimalus üht ja sama efekti — antotsüaanipigmentide biosünteesi intensiivistumist — esile kutsuda eri faktorite abil lubab oletada, et kogu nähtuse liikumapanevaiks joududeks on mingit üldist laadi mehanismid, mis töenäoliselt on seotud põhiainevahetuses toimuvate või kunstlikult tekitatud nihetega. Sellega seoses pakub antotsüaanide biosünteesiprotsessi ja põhiainevahetuse vahekorra uurimine häid võimalusi mitmesuguste toimefaktorite bioloogilise efekti olemuse väljaselgitamiseks, võimaldades samal ajal lahendada ka mõningaid eriküsitusi.

Võib arvata, et antotsüaanide biosünteesil etendab tähtsat osa valkude ja teiste lämmastikainete vahekord kudedes ja rakkudes. Valgulise ainevahetuse tähtsust taimorganismi elutegevuse kõigis vormides ja nähtustes, kaasa arvatud antotsüaanipigmentide süntees, on rõhutatud mitmes töös (Paech, Eberhardt, 1952; Eberhardt, Haupt, 1959). Selle hüpoteesi kaudseks tõestuseks võiks lugeda ka protsesse, mis sügisel toimuvad

puude lehtedes ja millega kaasneb viimaste intensiivne pigmenteerumine, sealhulgas ka antotsüaanide biosünteesi elavnemise tulemusel. H. Reznik selgitab seda küsmust järgmiselt: ainevahetusprotsessid lehtedes on veel intensiivsed; toimub valkude hüdrolüüs aminohapeteks, et nende kujul liikuda tüvesse. Sellest tulenev plastiliste ainete üliküllus suhteliselt nõrga valkude sünteesi puhul loob aga soodsad eeldused antotsüaanpigmentide biosünteesiprotsesside elavnemiseks (tsit. Kandeler, 1960). Sügisese lehtede värvumisega analoogilist mehhanismi võiks oletada ka antibiootikumide mõjul, mis pärsvad valkude sünteesi (Brian, 1957; Wright, 1951; Kandeler, 1959; Eberhardt, Haupt, 1959). Sel puhul vabanenud metaboliidid kasutatakse konkurentsi printsibil sekundaarsete produktide, sealhulgas flavonoidse iseloomuga produktide sünteesiks.

Veel pole kogutud küllaldaselt andmeid lämmastikuühendite ja antotsüaanide biosünteesi seose kohta. Sellest lähtudes seatigi käesoleva töö eesmärgiks lähemalt urida antotsüaanpigmentide ja lämmastiku eri vormide vahekorda taimes. Katseobjektiks valiti tatar kui klassikaline flavonoidtaim, et saadud tulemused oleksid võrreldavad kirjanduses esitatud andmetega. Uuriti erinevaid kontsentratsioonides lämmastikku sisaldaava toitekeskkonna mõju lämmastiku eri vormide ainevahetusele ühelt poolt ja antotsüaanide ainevahetusele teiselt poolt.

Materjal ja metoodika

Analüüsideks kasutati viie päeva vanuseid tatraidandeid (*Fagopyrum esculentum* Moench.), mis olid kasvatatud Jõgeva sordiaretsjaamast saadud sordi 'Valik' 1964. aasta lõikuse seemnematerjalist.

Elkatsetel selgus, et enam-vähem optimaalsed idanemistingimused tagati alljärgnevalt kirjeldataval viisil.

30 või 35 tatraseemet külvati steriilsesse Kochi tassi kahekihilisele filterpaberile. Enne kasutamist keedeti filterpaberi kettaid 12–15 tundi perioodiliselt vahetatavas destilleeritud vees ja kuivatatil termostaadis. Kontrollkatsetes kasutati toitekeskkonnana 10 ml destilleeritud vett, teisel puhkudel sama kogust erinevates kontsentratsioonides ammoniumnitraadi- ja karbamiidilahuseid. Viimased valiti kaalutlusel, et NH_4NO_3 on kõrge lämmastikusaldusega anorgaaniline, $(\text{NH}_2)_2\text{CO}$ aga orgaaniline ühend, mis katsematerjalile avaldavad töenäoliselt erinevat mõju. Lahuste kontsentratsioonid määratati kindlaks celkatsetes, lähtudes põhimõttest, et nad idandite keemilises koostises kutsuksid esile maksimaalseid muutusi, kuid ei mõjuks neile toksiliselt, pidurdades arenemist. Kasutati 0,02, 0,1 ja 0,2%-lisõ ammoniumnitraadi ning 0,0075, 0,05 ja 0,075%-lisõ karbamiidilahuseid. Ümpes sama kontsentratsiooniga lahuste kasutamisest leidub andmeid ka kirjanduses (Rönnike, 1958). Et juba madala kontsentratsiooniga karbamiidilahused mõjudid idanditele toksiliselt, tuli nad lämmastikusalduse poolest valmistada nõrgemad kui ammoniumnitraadilahused.

Tatraseemned idandati spetsiaalse regülsiooniga kapsi, kus esimese 48 tunni vältel säilitati täielik pimedus, millele järgnevalt 16-tunniline valgustusperiood vaheldus 8-tunnilise pimedusega. Valgusalikana kasutati seemnetest 25 cm kaugusel asetsevaid päevaluguslampe valgustugevusega umbes 31 500 erg/(cm² · s). Kapsi oli temperatuur 21–26°C piires reguleeritav. Kõik katsevariandid külvati 15 korduses. Pärast viie ööpäeva möödumist määratati pigmenteerunud hüpopotüülides antotsüaanide sisaldus ja hüpopotüülides ning idulehtedes lämmastiku eri vormide sisaldus iga korduse (*resp.* tassi) kohta eraldi.

Antotsüaanpigmentide sisalduse määramiseks peenestati hüpopotüülid uhmris, lisati 10 ml 1%-list soolappelahuust 20%-lises metanolis ja lasti hermeetiliselt suletuna seista üks tund pimeduses, pärast seda tsentrifuugiti. Selge matseraadi optilist tihedust mõõdeti kolorimeetriga ΦΩK-56, kasutades sinist valgusfiltrit ($\lambda_{max} = 434 \text{ m}\mu$). Pigmendisisaldus

avaldati kongo punase mikrogrammides ühe idandi kohta ja kongo punase milligrammprotsentides hüpokotülide toorkaalust, kusjuures ümberarvutused tehti vastava kalibreeritud graafiku alusel (Sondheimer, Kertesz, 1948).

Üldlämmastikusaldus idandis määratigi modifitseeritud Kjeldahl poolmikromeetodil. Erinevalt meetodi klassikalisest kujust toimus ammoniaagi üledestilleerimine vastuvölgas olevasse 2%-lisse boorhappelahusesse veeauruga (Едрева, 1961). Ammoniaagisisaldus tekkinud boraatkopleksis määratigi tiitrimise teel metülpunase ja metüleensinise etanoolsetest lahustest valmistatud seguindikaatori (pördeala pH 5,2–4,9) juuresolekul (Sher, 1955). Tiitrimistulemuste alusel arvutati üldlämmastikusaldus mikrogrammides ühe idandi kohta ja milligrammprotsentides toorkaalust.

Mittevalgulise lämmastiku (jääklämmastik) määramiseks ekstraheeriti peenestatud materjalid destilleeritud veega pidealt loksutades kolm korda ($40 + 40 + 20 \text{ ml} \times 15 \text{ min}$). Vesiekstraktid koguti 100-ml möötekolbi. Teatavast kindlast saadud ekstrakti kogusest sadestati valgud triklooräädikhappe lisandamisega, kuni happe kontsentratsioon tõusis 5%-ni (Strydom, Hartmann, 1960). Sadestunud valgud eraldati tsentrifuugimisega. Lahjendamata tsentrifugaadis määratigi mittevalgulise lämmastiku sisaldus eespool kirjeldatud meetodil.

Üldlämmastiku ja mittevalgulise lämmastiku sisalduse aritmeetiliste keskmiste vahest arvutati valgulise lämmastiku sisaldus mikrogrammides ühes idandis ja milligrammprotsentides toorkaalust.

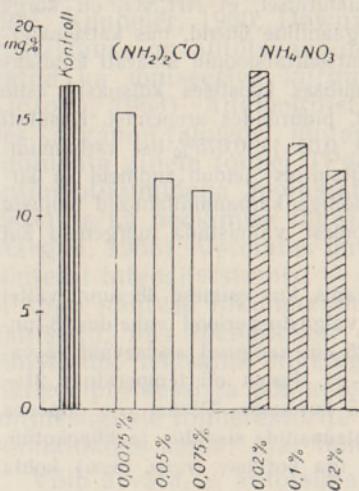
Kõik katsetulemused analüüsiti variatsioonstatistikiliselt, kasutades põhiliselt dispercionanalüüs (Weber, 1961).

KATSETE TULEMUSED

Ammooniumnitraadi ja karbamiidi mõju antotsüaanide sisaldusele tatraidandite hüpokotüülites

Erinev lämmastiktoitumise tase kutsus hüpokotüülites esile juba silmaga selgesti nähtavaid antotsüaanide sisalduse muutusi. Kui kontrollkatsetes olid tatraidandite hüpokotüülid ainult destilleeritud vee peal kasvades tugevasti pigmenteerunud, siis lämmastikku sisaldavatel toitelahustel

kasvades olid nad märksa nõrgemini värvunud ja sisaldasid tunduvalt vähem antotsüaane (joon. 1). Järelikult nõrgendas lämmastiktoitumine antotsüaanide biosünteesi ja seda enam, mida tugevam oli lämmastiku kontsentratsioon toitelahuses. Kui 0,02%-lisel NH_4NO_3 - ja 0,0075%-lisel $(\text{NH}_2)_2\text{CO}$ -lahusel kasvanud tatraidandite hüpokotüülides lugeda antotsüaanide sisaldus hüpokotüülide toorkaalu kohta 100%-ks, siis 10-kordse



Joon. 1. Antotsüaanide sisaldus karbamiidi- ja ammoniumnitraadilahustega mõjustatud viiepäevaste tatraidandite hüpokotüülites (kongo punase milligrammprotsentides hüpokotüülide toorkaalust).

kontsentratsiooniga lahuste puhul oli see vastavalt 76 ja 71%. Veelgi suurem kontrast ilmnes kontrollkatsega võrreldes: 0,075%-lisel karbamiidi- ja 0,2%-lisel ammoniumnitraadilahusel kasvanud tatraidandite

hüpokotüülides sisaldus antotsüaane vastavalt 68 ja 65%. Ühtlasi selgus, et orgaanilises ühendis manustatud lämmastiku toime antotsüaanide biosünteesile on tugevam kui anorgaanilise toitelahuse lämmastikul.

Tabel 1

Tatraidandite hüpopotüülide antotsüaanide sisalduse dispersioonanalüüs

Varieeruvuse allikas	Vabadus-astmete arv	Ühe idandi kohta		mg% -des toorkaalust	
		Hälvette ruutude summa	Keskmine ruut	Hälvette ruutude summa	Keskmine ruut
Totaalne	17	117 189		10 024	
Lämmastiku erivormid	1	61 952	61 952**	1 476	1 476**
Lämmastiku kontsentraatsioon toitelahuses	2	21 435	10 718*	6 961	3 481**
Jääk	14	33 802	2 414	1 587	113

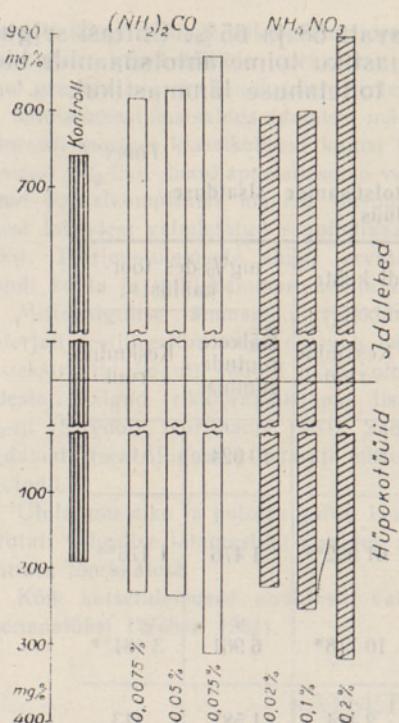
* $0,05 > P > 0,01$

** $P \leq 0,01$

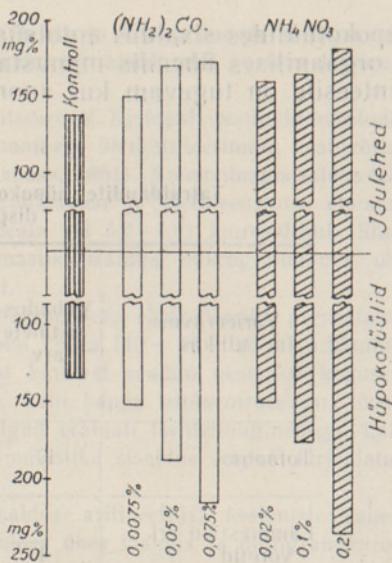
Saadud andmete statistiline analüüs kinnitas, et toitelahuse kontsentraatsioonist ja erinevast lämmastiku allikast tingitud diferentsid antotsüaanide sisalduses on olulised (vt. tabel 1).

Lämmastiktoitumise mõju üldlämmastikusaldusele tatraidandite idulehtedes ja hüpopotüülides

Toitekeskkonnast juurte kaudu omastatav eksogeenne lämmastik kutsus esile märgatavaid nihkeid ka idandite üldlämmastikusalduses. Võrreldes kontrollkatsetega, kus idandid arenesid ainult seemneis talletatud varuainete arvel, oli lämmastikku sisaldaavil toitelahustel kasvanud tatraidandite hüpopotüülides ja idulehtedes üldlämmastikusaldus seda suurem (nii mikrogrammides ühe idandi kohta kui ka milligrammprotsentides toorkaalust), mida kõrgem oli toitelahuse kontsentraatsioon (vt. joon. 2). Nii mõjutus lämmastiktoitumise paranemine analoogiliselt antotsüaanide biosünteesiga ka lämmastikainete sünteesi, seega primaarset ainevahetust, ainult vastupidises suunas. Ilmekalt tööndab seda 0,2%-lise ammoniumnitraadilahuse kasutamine idandite toitekeskkonnana: kui antotsüaanide sisaldus hüpopotüülides langes sel puhul 65%-le, võrreldes kontrollkatsega (vt. eespool), siis üldlämmastikusaldus tõusis kontrollkatse näitajast 65% vörra kõrgemale. Lämmastikusalduse suurenemist täheldati ka idulehtedes, kuigi viimaste üldiselt kõrgema lämmastikusalduse tõttu oli protsentuaalne tõus siin väiksem: 119% hüpopotüülile 165% vastu, võrreldes kontrolliga. Erinevalt mõjust hüpopotüülide antotsüaanidesaldusele olid mõlemad lämmastiktoitumise allikad praktiliselt sarnase efektiiga. Karbamiidilahus näis küll mõnevõrra suuremat mõju avaldatavat, kuid eri-



Joon. 2. Üldlämmastikusisaldus karbamidi- ja ammoniumnitraadi-lahustega mõjustatud viiepäevaste tatraidandite hüpopotüülides ja idulehtedes (milligrammprosentides toorkaalust).



Joon. 3. Mittevalgulise lämmastiku sisaldus karbamidi- ja ammoniumnitraadilahustega mõjustatud viiepäevaste tatraidandite hüpopotüülides ja idulehtedes (milligrammprosentides toorkaalust).

nevused ammoniumnitraadi-lahuste toimest olid siiski liiga väiksed ning statistiliselt eba-olulised (vt. tab. 2).

Tabel 2

Tatraidandite üldlämmastikusisalduse dispersioonanalüüs

Varieeruvuse allikas	Vabadus-astmete arv	Keskmine ruut			
		Idulehtedes		Hüpopotüülides	
		Ühe idandi kohta	mg% des toorkaalust	Ühe idandi kohta	mg% des toorkaalust
Totaalne	17				
Lämmastiku erivormid	1	4386**	313	93	14
Lämmastiku kontsentraatsioon toitelahuses	2	4347**	11 860**	2408**	11 362**
Jääk	14	57	1 261	36	3 840

** P < 0,01

Lämmastiktoitumise mõju mittevalgulise ja valgulise lämmastiku sisaldusele tatraidandite idulehtedes ja hüpopotüülides

Lämmastiktoitumise mõju tatraidandite mittevalgulise lämmastiku sisaldusele oli analoogiline tema toimega üldlämmastikusisaldusse. Mida kõrgem oli toitelahuse lämmastikusisaldus, seda paremini taimed lämmastikku omastasid ja talletasid mittevalgulise lämmastiku vormis. Seejuures selgus, et lämmastiktoitumise paranemisel tõusis mittevalgulise lämmastiku sisaldus hüpopotüülides tugevamini kui idulehtedes (vt. tabel 3 ja

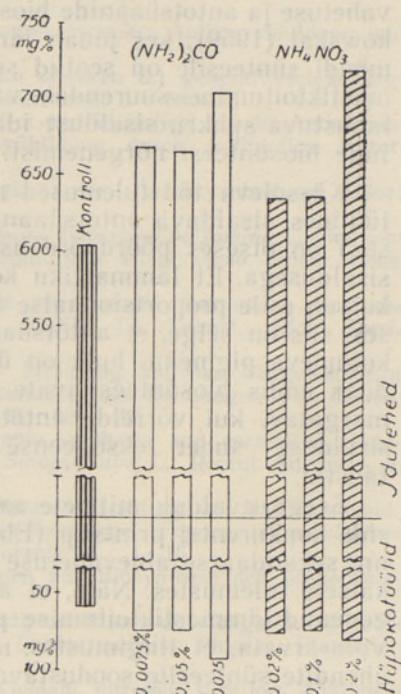
Valgulise ja mittevalgulise lämmastiku sisaldus tatraidandites (mikrogrammides ühe idandi kohta)

Tabel 3

Toitelahus	Toitelahuse kontsentratsioon %	Idulehtedes		Hüpopotüülides		Kokku	
		Valguline	Mittevalguline	Valguline	Mittevalguline	Valguline	Mittevalguline
Karbamiidi-lahus	0,0075	160	36	19	46	179	83
	0,05	184	45	24	61	208	106
	0,075	194	48	29	75	223	123
Ammooniumnitraadilahus	0,02	178	46	22	46	199	92
	0,1	203	54	27	64	230	118
	0,2	224	60	35	74	259	134

joon. 3). Idulehtedes oli mittevalgulise lämmastiku sisalduse suurenemine üsnagi mõõdukas ja erinevused üksikute katsevariantide vahel, vaatamata toitekeskkonna lämmastiku kontsentratsiooni suurtele muutustele, ei olnud kuigi märgatavad. Meie katsetes oli mittevalgulise lämmastiku sisaldus idulehtedes (mg %-des) kõrgeima kontsentraatsiooniga NH_4NO_3 -lahuse puhul vaid 27% võrra suurem, kui kontrollkatses. Toitekeskkonna lämmastiku kontsentraatsiooni suurendamine põhjustas küllalt järsu tõusu hüpopotüülide mittevalgulise lämmastiku sisalduses ja 0,2%-lise ammooniumnitraadilahuse kasutamisel oli see tatraidandite hüpopotüülide juba 76% kõrgem kui kontrollkatses. Tugevaima kontsentraatsiooniga karbamiidlalahuse korral oli mittevalgulise lämmastiku sisaldus idulehtedes 31% ja hüpopotüülide 69% kõrgem kontrollkatsete vastavatest näitajatest. Seega olid mittevalgulise lämmastiku sisalduse muutused hüpopotüülideks kaks korda suurema amplituudiga kui idulehtedes.

Valgulise lämmastiku osas oli pilt mõnevõrra teistsugune, kuigi ka selle



Joon. 4. Valgulise lämmastiku sisaldus karbamiidi- ja ammooniumnitraadilahustega mõjustatud viipäevaste tatraidandite hüpopotüülide ja idulehtedes (milligrammprotsentides toorakaalust).

fraktsiooni sisaldus idandeis suurenes niihästi $(\text{NH}_2)_2\text{CO}$ kui ka NH_4NO_3 lisamisel toitekeskkonnale. Erinevalt mittevalgulisest lämmastikust ilmnes eksogeense lämmastikuga toitmise mõju antud juhul eriti selgelt just idulehtedes, kuna hüpopotüülides, kus valgulise lämmastiku sisaldus oli suhteliselt madal, olid erinevused vähem märgatavad (vt. joon. 4).

Täheldatud erinevused tatraidandite hüpopotüülide ja idulehtede vahel võivad suurel määral olla tingitud lämmastikufraktsioonide erinevast vahekorras nendes organites. Suurem osa idandite valgulisest lämmastikust sisaldub idulehtedes. Hüpopotüülide ja idulehtede valgulise lämmastiku suhe oli 1:10. Mittevalgulise lämmastiku sisaldus seevastu oli mõlemas idandi osas enam-vähem ühesugusel tasemel või hüpopotüülides isegi mõnevõrra kõrgem kui idulehtedes. See näitab, et idulehed etendavad hüpopotüülidega võrreldes juhtivat osa valgulise lämmastiku biosünteesil.

Viiepäevaste tatraidandite valgulise lämmastiku suhtelisele sisalduse üldises lämmastikubilansis ei avaldanud toitelahuse eksogeense lämmastiku kontsentratsiooni muutumine märgatavat toimet. Hüpopotüülides moodustas valguline lämmastik (milligrammprotsentides toorkaalust) kõigi toitelahuse kontsentratsioonide puhul umbes 30% üldlämmastikusisaldusest, idulehtedes 80%.

Arutelu

A. Frey-Wyssling ja F. Blank (tsit. Szwejkowska, 1959), uurides antotsüaanipigmendi füsioloogiat punase kapsa idandeis, on põhusalt käsitlenud ka lämmastiku osafähtsust antotsüaanide biosünteesil. Paralleelselt antotsüaanidega määrasid nad valgulise, lahustuva ja üldlämmastiku sisalduse, kuid ei leidnud mingit konstantset suhet antotsüaanide ja ühegi lämmastikufraktsiooni vahel. Teatavat seost lämmastikuühendite ainevahetuse ja antotsüaanide biosünteesi vahel õnnestus tähdada A. Szwejkowskal (1959), kes jõub järeldusele, et lämmastikuühendite mõju pigmendi sünteesile on seotud suhkrute olemasoluga toitekeskkonnas. Lämmastiktoitumine suurendab valgulise lämmastiku sünteesi ja vähendab lahustuva suhkru sisaldust idandeis, mis omakorda põhjustab antotsüaanide biosünteesi nõrgenemist.

Käesoleva töö tulemused näitavad selgesti, et tatraidandite hüpopotüülides sisalduva antotsüaanipigmendi hulk (*resp.* biosünteesi intensiivsus) on otsees pöördvõrdelises korrelatsioonis toitelahuste lämmastiku sisaldusega. Et lämmastiku kontsentratsiooni suurendamine toitelahuses kutsub esile proportsionaalse tõusu idandite lämmastikuühendite sisalduses, siis on selge, et antotsüaanide biosünteesi intensiivsus ja kudedesse koguneva pigmendi hulk on ühtlasi pöördvõrdelises korrelatsioonis idandites endis biosünteesitavate lämmastikuühendite hulgaga. See on hästi märgatav, kui võrrelda antotsüaanide ja lämmastiku eri fraktsioonide sisalduse suhet eksogeense lämmastiku kontsentratsiooni muutuste taustal.

Seega avaldub mitmete samadest lähteproduktidest väljuvate sünteeside konkurentsi printsipi (Eberhardt, Haupt, 1959), mis tuleneb põhi- ja nn. sekundaarse ainevahetuse üldisest konkureerivast iseloomust, ka meie katsete tulemustes. Näib, et antotsüaanide biosünteesi nõrgenemine kõrgenend lämmastiktoitumise puhul kujutab endast sekundaarsel nähtust. Võib arvata, et tingimustes, mis mõjuvad valkude ja teiste lämmastikuühendite sünteesile soodustaval, suunatakse suhteliselt suurem osa endo-geenseid metaboliite just nendesse reaktsioonidesse, mistõttu võimalused

Tabel 4

Tatraidandite hüpopotülide antotsüaanide sisalduse suhe lämmastiku eri fraktsioonide sisaldusse (mikrogrammides ühe idandi kohta)

Toitelahus	Toite-lahuse kontsentraatsioon %	Antotsüaanide suhe lämmastiku eri fraktsioonidesse		
		Valgu-line N	Mitteval-guline N	Üld-N
Ammonium-nitraadi-lahus	0,02	0,0245	0,1189	0,0801
	0,1	0,0184	0,0786	0,0550
	0,2	0,0129	0,0604	0,0412
Karbamiidi-lahus	0,075	0,0225	0,0936	0,0661
	0,05	0,0164	0,0638	0,0460
	0,0075	0,0128	0,0484	0,0351

näoline, et seda konkurents'i limiteerib lihtsat süsinikuskeletti omavate ühendite kui universaalsete metaboliitide ja biosünteesi eellaste hulk kudedes.

KIRJANDUS

- Brian P. W., 1957. Effects of antibiotics on plants. Annual Rev. Plant Physiol. 8 : 413—426.
- Downs R. J., 1964. Photocontrol of anthocyanin synthesis. J. Wash. Acad. Sci. 54 : 112—120.
- Downs R. J., Siegelman H. W., 1963. Photocontrol of anthocyanin synthesis in Milo seedlings. Plant Physiol. 38 : 25—30.
- Eberhardt F., Haupt W., 1959. Über Beziehungen zwischen Anthocyanbildung und Stickstoffumsatz. Planta 53 : 334—338.
- Issako L., 1960. Pookealuste mõju kapsa (*Brassica oleracea* L.) generatiivsetele järglastele. Eksperimentaalbioloogia Instituudi uurimused 1 : 69—90.
- Kandeler R., 1959. Über die Wirkung von Dunkelrot und Weisslicht auf die Anthocyanbildung nach Ausschaltung der Chlorophyllbildung durch Antibiotica. Naturwissenschaft 46 : 452—453.
- Kandeler R., 1960. Über die Lichtabhängigkeit der Anthocyanbildung. Flora 149 : 487—519.
- Klozova E., 1963. The production of anthocyanins in *Impatiens balsamina* L. blossoms after acute irradiation of the uncoloured petals. Biol. Plant. Acad. Scient. Bohemosl. 5 : 121—123.
- Margna U., 1965. Antotsüaanpigmentatsiooni kui uue tunnuse iseloomust pookimise teel saadud muutunud rooskapsavormil. ENSV TA Toimet., Biol. Seeria 14 (4) : 451—461.
- Mohr H., 1957. Der Einfluss monochromatischer Strahlung auf das Längewachstum des Hypocotyles und auf die Anthocyanbildung bei Keimlingen von *Sinapis alba* L. (= *Brassica alba* Boiss.). Planta 49 : 389—405.
- Mohr H., 1959. Photochemical control of anthocyanin synthesis and correlated photomorphogenesis in darkgrown seedlings of *Sinapis alba* L. Recent Advances in Botany 2: 1025—1028.
- Mohr H., van Nes E., 1963. Der Einfluss sichtbarer Strahlung auf die Flavonoid-Synthese und Morphogenese der Buchweizen-Keimlinge (*Fagopyrum esculentum* Moench.). I. Synthese von Anthocyan. Z. Botanik 51 : 1—16.
- Paeck K., Eberhardt F., 1952. Untersuchungen zur Biosynthese der Anthocyane. Z. Naturforsch. 7b: 664—670.
- Rönnike F., 1958. Influence of preliminary growth conditions on elongation of roots in nutrient solutions. Experiments with *Lupinus albus*. Physiol. Plantarum 11 : 421—440.
- Sher I. H., 1955. Two-step mixed indicator for Kjeldahl nitrogen titration. Analytical Chemistry 27 : 831—832.

sekundaarseks sünteesiks, sealhulgas antotsüaanide produtseerimiseks, jäävad väiksemaks. Seejuures tundub, et vähemalt käesoleva töö jaoks valitud tingimuste korral ei avaldu primaarse ja sekundaarse ainevahetuse konkurents üksnes valkude ja antotsüaanide biosünteesi konkurentsina, vaid ka valkudega seotud lämmastikuühendite (aminohapped, amiigidid) biosünteesi ja antotsüaanide konkurentsina ühiste lähtematerjalide pärast. On väga töenäoline, et seda konkurents'i limiteerib lihtsat süsinikuskeletti omavate ühendite kui universaalsete metaboliitide ja biosünteesi eellaste hulk kudedes.

- Siegelman H., Hendricks S., 1957. Photocontrol of anthocyanin formation in turnip and red cabbage seedlings. *Plant Physiol.* **32** : 393—398.
- Siegelman H., Hendricks S., 1958. Photocontrol of anthocyanin synthesis in apple skin. *Plant Physiol.* **33** : 185—190.
- Sondheimer E., Kertesz Z. I., 1948. Anthocyanin pigments. Colorimetric determination in strawberries and strawberry products. *Anal. Chem.* **20** : 245—248.
- Stove B., Yamaki T., 1957. The history and physiological action of the gibberellins. *Annual Rev. Plant Physiol.* **8** : 181—216.
- Strydom D., Hartmann H., 1960. Effect of indolebutyric acid on respiration and nitrogen metabolism in 'Marianna 2624' plum softwood stem cuttings. *Proc. Amer. Soc. Hortic. Sci.* **76** : 124—133.
- Szweykowska A., 1959. The effect of nitrogen feeding on anthocyanin synthesis in isolated red cabbage embryos. *Acta Soc. Bot. Polon.* **28** : 539—549.
- Weber E., 1961. *Grundriss der biologischen Statistik*. Jena, VEB Gustav Fischer Verlag.
- Wright Y., 1951. Phytotoxic effects of some antibiotics. *Ann. Botany N. S.*, **15** : 494—499.
- Едрева А., 1961. Микро- и полумикрометоды за определения на белтъчини в растения. Изв. Българска АН Отд. Сел. Стоп. Науки Центр. Науч. Исслед. Институт по Растениеводство **2** : 125—130.
- Васильев И. М., 1962. Действие ионизирующих излучений на растения : 73. М., Изд. АН ССР.

Eesti NSV Teaduste Akadeemia
Eksperimentaalbioloogia Instituut

Saabus toimetusse
8. II 1966

M. OTTER

ВЛИЯНИЕ ЭКЗОГЕННОГО АЗОТА НА БИОСИНТЕЗ АНТОЦИАНОВ И СОДЕРЖАНИЕ АЗОТСОДЕРЖАЩИХ ВЕЩЕСТВ В ПРОРОСТКАХ ГРЕЧИХИ

Резюме

Применяя в качестве питательных сред для выращивания проростков растворы азотнокислого аммония и карбамида разной концентрации, изучали влияние экзогенного азота на продукцию антоцианов в гипоготилях и на содержание общего, белкового и небелкового азота в семядолях и гипоготилях 5-дневных проростков гречихи. Установили, что улучшение азотного питания приводит к значительному уменьшению биосинтеза антоциановых пигментов в гипоготилях, в то время количественное содержание как общего азота, так и обеих изученных фракций азотсодержащих веществ в проростках повышается. Обнаруженная обратная корреляция между количеством всех форм изученных азотистых веществ в тканях, с одной стороны, и продукцией антоциановых пигментов, с другой, показывает, что ослабление биосинтеза антоцианов в гипоготилях гречихи в условиях повышенного азотного питания, по-видимому, — вторичное явление, вытекающее из общего конкурентного характера взаимосвязей между основным и так наз. вторичным обменами. Можно предположить, что в условиях, способствующих биосинтезу белков и близких к ним азотсодержащих веществ, относительно большая часть эндогенных метаболитов направляется именно в циклы этих процессов и возможности для протекания вторичных биосинтезов, в том числе для продукции антоцианов, получивших начало из тех же общих предшественников, уменьшаются. При этом весьма вероятно, что лимитирующим фактором, вокруг которого развертывается указанная конкуренция между азотистым и антоциановым обменами, является количество соединений с простой углеродной цепью, имеющих значение универсальных метаболитов и общих предшественников при разных растительных биосинтезах в тканях.

Таким образом, данные работы еще раз подтверждают представление о существовании в растительном организме общераспространенной конкуренции между различными биосинтетическими процессами, в частности между реакциями первичного и вторичного обменов.

Институт экспериментальной биологии
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию
8/II 1966

M. OTTER

**THE EFFECT OF EXOGENOUS NITROGEN ON THE BIOSYNTHESIS
OF ANTHOCYANINS AND ON THE CONTENT OF NITROGEN COMPOUNDS
IN BUCKWHEAT SEEDLINGS**

Summary

The influence of nitrogen feeding on the production of anthocyanins in hypocotyls as well as on the content of total protein and non-protein nitrogen in both hypocotyls and cotyledons of 5-day-old buckwheat seedlings has been studied, the solutions of ammonium nitrate and carbamide being used as the nutritional media for seedlings. It was shown that in the presence of nitrogen feeding there is a considerable decrease in the biosynthesis of anthocyanin pigment of hypocotyls, whereas in respect to the quantitative content of total protein and non-protein fractions of nitrogen in the seedlings, the opposite case can be observed. The obvious reverse correlation revealed between the contents of all fractions of nitrogen in seedling tissues on the one hand and the production of anthocyanin pigments in hypocotyls on the other, shows that the negative effect of nitrogen feeding on anthocyanin formation in buckwheat seedlings, apparently, is a secondary phenomenon, arising from the competitive character of interrelations between the primary and the so-called secondary metabolism. It is supposed that in conditions favourable for the synthesis of protein and related nitrogen compounds, a relatively greater part of endogenous metabolites pass into the channels of these primary processes, and the possibilities of a secondary synthesis, including the production of anthocyanin pigments, decrease. It is very likely that the observed competition is due to the limited amounts of some metabolic units with simple carbon skeletons which, as it is known, play an important role in plants as universal metabolites and general precursors in different biosynthesis.

Thus the data received once again confirm the idea of a widespread competition between several biosynthetical processes, mostly between the reactions of primary and secondary metabolism.

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

Received
Feb. 8, 1966