EESTI NSV TEADUSTE AKADEEMIA TOIMETISED. XV KÖIDE
BIOLOOGILINE SEERIA. 1966, Nr. 4

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК ЭСТОНСКОЙ ССР. ТОМ XV
СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ. 1966, № 4

https://doi.org/10.3176/biol.1966.4.06

M. OTTER

EKSOGEENSE LÄMMASTIKU MÕJU ANTOTSÜAANIDE BIOSÜNTEESILE JA LÄMMASTIKUÜHENDITE SISALDUSELE TATRAIDANDEIS

Flavonoidide, sealhulgas antotsüaanide biosünteesiga seotud küsimused on eriti viimasel aastakümnel paljude bioloogiliste probleemide lahendamisel äratanud uurijate tähelepanu. Jälgides erinevate faktorite mõju taimorganismi füsioloogilistele protsessidele, on sageli täheldatud ka mitmesuguseid muutusi flavonoidsete ühendite ainevahetuses ja biosünteesi intensiivsuses. Kõige rohkem tähelepanekuid on kogunenud juba taimede välisel vaatlusel silmatorkavate muutuste kohta, mis tulenevad kas antotsüaanpigmentide sisalduse suurenemisest või vähenemisest kudedes või koguni mõne faktori poolt esilekutsutud uudiktekkes. Üldiselt on teada, et valgusel on suur osatähtsus antotsüaanide biosünteesis: enamikul taimedest avaldab valgus märgatavat stimuleerivat mõju antotsüaanide produktsioonile, kusjuures paljud taimed ei ole pimeduses üldse võimelised antotsüaane sünteesima. Kirjanduses on mitmesuguste valgustustingimuste mõju antotsüaanpigmentide 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 mõjustamise puhul (Васильев, 1962; Klczova, 1963). Analoogilist pilti on täheldatud madalates temperatuurides kasvanud taimedel, mutageensete faktorite ja kasvuregulaatorite hulka kuuluvate ainete toimel (Paech, Eberhardt, 1952; Stove, Yamaki, 1957), antibiootikumidega mõjustatud seemnetest kasvatatud taimedel (Brian, 1957) ja ka pookimise tagajärjel muutunud taimevormides (Issako, 1960: Margna, 1965). Võimalus üht ja sama efekti — antotsüaanpigmentide biosünteesi intensiivistumist — esile kutsuda eri faktorite abil lubab oletada, et kogu nähtuse liikumapanevaiks jõududeks on mingit üldist laadi mehhanismid, mis tõenäoliselt 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 eriküsimusi.

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 antotsüaanpigmentide 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 küsimust 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 pärsivad valkude sünteesi (Brian, 1957; Wright, 1951; Kandeler, 1959; Eberhardt, Haupt, 1959). Sel puhul vabanenud metaboliidid kasutatakse konkurentsi printsiibil 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 uurida antotsüaanpigmentide ja lämmastiku eri vormide vahekorda taimes. Katseobjektiks valiti tatar kui klassikaline flavonoidtaim, et saadud tulemused oleksid võrreldavad kirjanduses esitatud andmetega. Uuriti erinevais kontsentratsioonides lämmastikku sisaldava 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 sordiaretusjaamast saadud sordi 'Valik' 1964. aasta lõikuse seemnematerjalist.

Eelkatsetel 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 kuivatati termostaadis. Kontrollkatsetes kasutati toitekeskkonnana 10 ml destilleeritud vett, teistel puhkudel sama kogust erinevates kontsentratsioonides ammooniumnitraadi- ja karbamiidilahuseid. Viimased valiti kaalutlusel, et NH_4NO_3 on kõrge lämmastikusisaldusega anorgaaniline, $(NH_2)_2CO$ aga orgaaniline ühend, mis katsematerjalile avaldavad tõenäoliselt erinevat mõju. Lahuste kontsentratsioonid määrati kindlaks eelkatsetes, 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%-lisi ammooniumnitraadi- ning 0,0075, 0,05 ja 0,075%-lisi karbamiidilahuseid. Umbes sama kontsentratsiooniga lahuste kasutamisest leidub andmeid ka kirjanduses (Rönnike, 1958). Et juba madala kontsentratsiooniga karbamiidilahused mõjusid idanditele toksiliselt, tuli nad lämmastikusisalduse poolest valmistada nõrgemad kui ammooniumnitraadilahused.

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

Antotsüaanpigmentide sisalduse määramiseks peenestati hüpokotüülid uhmris, lisati 10 ml 1%-list soolhappelahust 20%-lises metanoolis ja lasti hermeetiliselt suletuna seista üks tund pimeduses, pärast seda tsentrifuugiti. Selge matseraadi optilist tihedust mõõdeti kolorimeetriga ФЭК-56, kasutades sinist valgusfiltrit (λ_{max} = 434 mμ). Pigmendisisaldus

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

Üldlämmastikusisaldus idandeis määrati modifitseeritud Kjeldahli poolmikromeetodil. Erinevalt meetodi klassikalisest kujust toimus ammoniaagi üledestilleerimine vastuvõtjas olevasse 2%-lisse boorhappelahusesse veeauruga (Едрева, 1961). Ammoniaagisisaldus tekkinud boraatkompleksis määrati tiitrimise teel metüülpunase ja metüleensinise etanoolsetest lahustest valmistatud seguindikaatori (pöördeala pH 5,2—4,9) juuresolekul (Sher, 1955). Tiitrimistulemuste alusel arvutati üldlämmastikusisaldus mikrogrammides ühe idandi kohta ja milligrammprotsentides toorkaalust.

Mittevalgulise lämmastiku (jääklämmastik) määramiseks ekstraheeriti peenestatud materjali destilleeritud veega pidevalt loksutades kolm korda (40 + 40 + 20 ml à 15 min). Vesiekstraktid koguti 100-ml mõõtekolbi. Teatavast kindlast saadud ekstrakti kogusest sadestati valgud trikrooräädikhappe lisandamisega, kuni happe kontsentratsioon tõusis 5%-ni (Strydom, Hartmann, 1960). Sadestunud valgud eraldati tsentrifuugimisega. Lahjendamata tsentrifugaadis määrati mittevalgulise lämmastiku sisaldus eespool kirjeldatud meetodil.

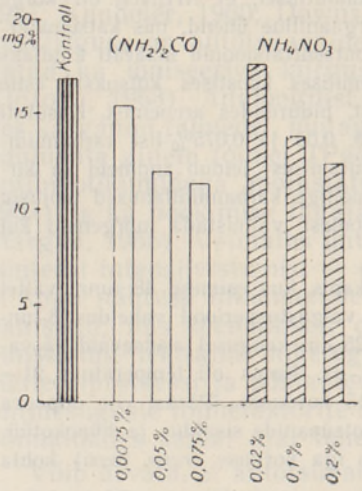
Üldlämmastiku ja mittevalgulise lämmastiku sisalduse aritmeetiliste keskmiste vahest arvutati valgulise lämmastiku sisaldus mikrogrammides ühes idandis ja milligrammprotsentides toorkaalust.

Kõik katsetulemused analüüsiti variatsioonstatistiliselt, kasutades põhiliselt dispersiononanalüüsi (Weber, 1961).

KATSETE TULEMUSED

Ammooniumnitraadi ja karbamiidi mõju antotsüaanide sisaldusele tatraidandite hüpokotüülides

Erinev lämmastiktoitumise tase kutsus hüpokotüülides esile juba silmaga selgesti nähtavaid antotsüaanide sisalduse muutusi. Kui kontrollkatses 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 $(NH_2)_2CO$-lahusel kasvanud tatraidandite hüpokotüülides lugeda antotsüaanide sisaldus hüpokotüülide toorkaalu kohta 100%-ks, siis 10-kordse



Joon. 1. Antotsüaanide sisaldus karbamiidi- ja ammooniumnitraadilahustega mõjustatud viiepäevaste tatraidandite hüpokotüülides (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 ammooniumnitraadilahusel 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 hüpokotüülide antotsüaanide sisalduse dispersioonanalüüs

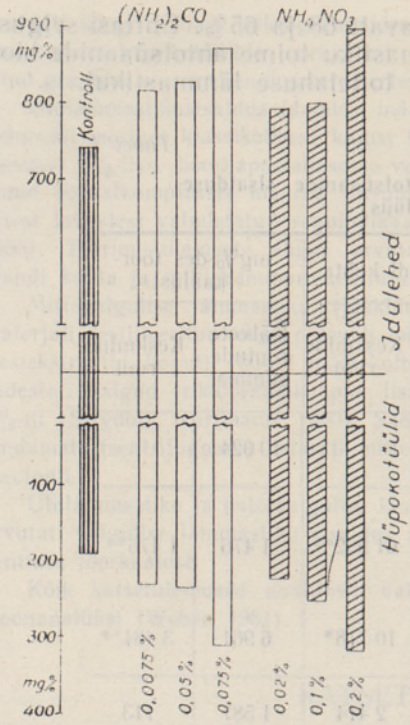
Varieeruvuse allikas	Vabadusastmete arv	Ühe idandi kohta		mg%-des toorkaalust	
		Hälvete ruutude summa	Keskmine ruut	Hälvete ruutude summa	Keskmine ruut
Totaalne	17	117 189		10 024	
Lämmastiku eri vormid	1	61 952	61 952**	1 476	1 476**
Lämmastiku kontsentratsioon toitelahuses	2	21 435	10 718*	6 961	3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

* $0{,}05 > P > 0{,}01$
** $P \leqslant 0{,}01$

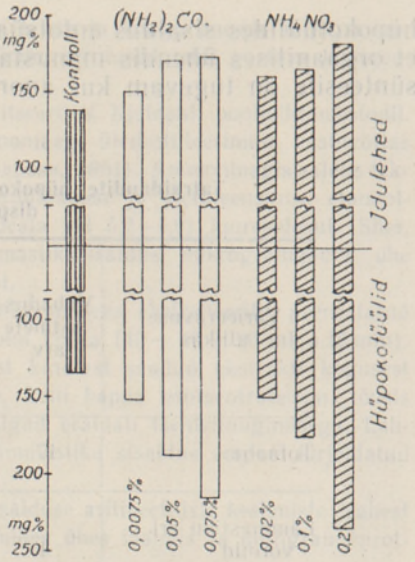
Saadud andmete statistiline analüüs kinnitas, et toitelahuse kontsentratsioonist ja erinevast lämmastiku allikast tingitud diferentsid antotsüaanide sisalduses on olulised (vt. tabel 1).

Lämmastiktoitumise mõju üldlämmastikusisaldusele tatraidandite idulehtedes ja hüpokotüülides

Toitekeskkonnast juurte kaudu omastatav eksogeenne lämmastik kutsus esile märgatavaid nihkeid ka idandite üldlämmastikusisalduses. Võrreldes kontrollkatsetega, kus idandid arenesid ainult seemneis talletatud varuainete arvel, oli lämmastikku sisaldavail toitelahustel kasvanud tatraidandite hüpokotüülides ja idulehtedes üldlämmastikusisaldus seda suurem (nii mikrogrammides ühe idandi kohta kui ka milligrammprotsentides toorkaalust), mida kõrgem oli toitelahuse kontsentratsioon (vt. joon. 2). Nii mõjutas lämmastiktoitumise paranemine analoogiliselt antotsüaanide biosünteesiga ka lämmastikainete sünteesi, seega primaarset ainevahetust, ainult vastupidises suunas. Ilmekalt tõendab seda 0,2%-lise ammooniumnitraadilahuse kasutamine idandite toitekeskkonnana: kui antotsüaanide sisaldus hüpokotüülides langes sel puhul 65%-le, võrreldes kontrollkatsega (vt. eespool), siis üldlämmastikusisaldus tõusis kontrollkatse näitajast 65% võrra kõrgemale. Lämmastikusisalduse suurenemist täheldati ka idulehtedes, kuigi viimaste üldiselt kõrgema lämmastikusisalduse tõttu oli protsentuaalne tõus siin väiksem: 119% hüpokotüülide 165% vastu, võrreldes kontrolliga. Erinevalt mõjust hüpokotüülide antotsüaanidesisaldusele olid mõlemad lämmastiktoitumise allikad praktiliselt sarnase efektiga. Karbamiidilahus näis küll mõnevõrra suuremat mõju avaldavat, kuid eri-



Joon. 2. Üldlämmastikusisaldus karbamiidi- ja ammooniumnitraadilahustega mõjustatud viiepäevaste tatraidandite hüpokotüülides ja idulehtedes (milligrammprotsentides toorkaalust).



Joon. 3. Mittevalgulise lämmastiku sisaldus karbamiidi- ja ammooniumnitraadilahustega mõjustatud viiepäevaste tatraidandite hüpokotüülides ja idulehtedes (milligrammprotsentides toorkaalust).

nevused ammooniumnitraadilahuste toimest olid siiski liiga väiksed ning statistiliselt ebaolulised (vt. tab. 2).

Tabel 2

Tatraidandite üldlämmastikusisalduse dispersioonanalüüs

Varieeruvuse allikas	Vabadusastmete arv	Keskmine ruut			
		Idulehtedes		Hüpokotüülides	
		Ühe idandi kohta	mg%-des toorkaalust	Ühe idandi kohta	mg%-des toorkaalust
Totaalne	17				
Lämmastiku eri vormid	1	4386**	313	93	14
Lämmastiku kontsentratsioon toitelahuses	2	4347**	11 860**	2408**	11 362**
Jääk	14	57	1 261	36	3 840

** $P \leqslant 0{,}01$

Lämmastiktoitumise mõju mittevalgulise ja valgulise lämmastiku sisaldusele tatraidandite idulehtedes ja hüpokotüülides

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 hüpokotüülides tugevamini kui idulehtedes (vt. tabel 3 ja

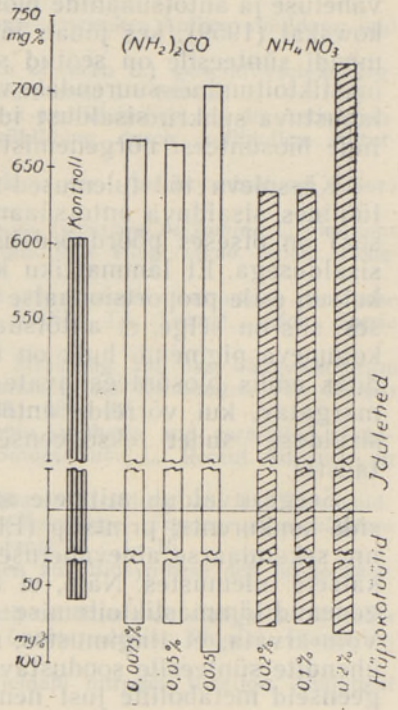
Tabel 3

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

Toitelahus	Toitelahuse kontsentratsioon %	Idulehtedes		Hüpokotüülides		Kokku	
		Valguline	Mittevalguline	Valguline	Mittevalguline	Valguline	Mittevalguline
Karbamiidilahus	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 kontsentratsiooniga NH_4NO_3-lahuse puhul vaid 27% võrra suurem kui kontrollkatses. Toitekeskkonna lämmastiku kontsentratsiooni suurendamine põhjustas küllalt järsu tõusu hüpokotüülide mittevalgulise lämmastiku sisalduses ja 0,2%-lise ammooniumnitraadilahuse kasutamisel oli see tatraidandite hüpokotüülides juba 76% kõrgem kui kontrollkatses. Tugevaima kontsentratsiooniga karbamiidilahuse korral oli mittevalgulise lämmastiku sisaldus idulehtedes 31% ja hüpokotüülides 69% kõrgem kontrollkatsete vastavatest näitajatest. Seega olid mittevalgulise lämmastiku sisalduse muutused hüpokotüülides 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 viiepäevaste tatraidandite hüpokotüülides ja idulehtedes (milligrammprotsentides toorkaalust).

fraktsiooni sisaldus idandeis suurenes niihästi $(NH_2)_2CO$ kui ka NH_4NO_3 lisamisel toitekeskkonnale. Erinevalt mittevalgulisest lämmastikust ilmnes eksogeense lämmastikuga toitmise mõju antud juhul eriti selgelt just idulehtedes, kuna hüpokotüülides, kus valgulise lämmastiku sisaldus oli suhteliselt madal, olid erinevused vähem märgatavad (vt. joon. 4).

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

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

Arutelu

A. Frey-Wyssling ja F. Blank (tsit. Szweykowska, 1959), uurides antotsüaanpigmendi füsioloogiat punase kapsa idandeis, on põgusalt käsitlenud ka lämmastiku osatähtsust 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 täheldada A. Szweykowskal (1959), kes jõuab 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 hüpokotüülides sisalduva antotsüaanpigmendi hulk (*resp.* biosünteesi intensiivsus) on otseses pöördvõrdelises korrelatsioonis toitelahuste lämmastikusisaldusega. 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 printsiip (Eberhardt, Haupt, 1959), mis tuleneb põhi- ja nn. sekundaarse ainevahetuse üldisest konkureerivast iseloomust, ka meie katsete tulemustes. Näib, et antotsüaanide biosünteesi nõrgenemine kõrgenenud lämmastiktoitumise puhul kujutab endast sekundaarset nähtust. Võib arvata, et tingimustes, mis mõjuvad valkude ja teiste lämmastikuühendite sünteesile soodustavalt, suunatakse suhteliselt suurem osa endogeenseid metaboliite just nendesse reaktsioonidesse, mistõttu võimalused

Tabel 4

Tatraidandite hüpokotüülide antotsüaanide sisalduse suhe lämmastiku eri fraktsioonide sisaldussé (mikrogrammides ühe idandi kohta)

Toitelahus	Toitelahuse kontsentratsioon %	Antotsüaanide suhe lämmastiku eri fraktsioonidesse		
		Valguline N	Mittevalguline N	Üld-N
Ammoonium-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

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, amiidid) biosünteesi ja antotsüaanide konkurentsina ühiste lähtematerjalide pärast. On väga tõenäoline, et seda konkurentsi 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 Anthocyaninbildung 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.

Paech K., Eberhardt F., 1952. Untersuchungen zur Biosynthese der Anthocyane. Z. Naturforsch. **7b**: 664—670.

Könnike 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.

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 полумикрометоди за определения на белтъчини в растения. Изв. Българска АН Отд. Сел. Стоп. Науки Център. Науч. Изслед. Инст. по Растениеводство **2** : 125—130.
Васильев И. М., 1962. Действие ионизирующих излучений на растения : 73. М., Изд. АН СССР.

Eesti NSV Teaduste Akadeemia
Eksperimentaalbioloogia Instituut

Saabus toimetusse
8. II 1966

M. OTTEP

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 разными 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 competitional 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