

М. ОТТЕР, У. МАРГНА

## ВЗАИМОСВЯЗЬ МЕЖДУ БИОСИНТЕЗОМ АНТОЦИАНОВ И АЗОТНЫМ ОБМЕНОМ В ПРОРОСТКАХ ГРЕЧИХИ

### 1. Влияние комбинированного воздействия условий экзогенного питания на азотный баланс в гипокотильях и семядольных листочках

Усиление накопления антоциановых пигментов в растительных тканях весьма часто встречается в биологических экспериментах с воздействием на растения различных физико-химических факторов или разных условий внешней среды. Оно наблюдается при выращивании растений в пониженных температурах, при воздействии на них ионизирующими излучениями, мутагенными и другими сильнодействующими веществами, соединениями типа гербицидов и ростовых веществ, в результате обработки антибиотиками, а также при других сочетаниях внешних воздействий. Это показывает, что движущие силы всего явления должны иметь общий характер и, по всей вероятности, заключаются в особенностях изменения основного обмена обработанных растений.

Важнейшую роль при этом могут играть изменения в направленности обмена азотсодержащих веществ, в частности в процессах биосинтеза белков. Так, ряд экспериментальных данных показывает, что улучшение азотного питания растений и наблюдаемое в результате этого усиленное образование белков приводят к снижению интенсивности биосинтеза антоцианов (Самвелян, 1962; Slabecka-Szweykowska, 1952; Eberhardt, Haupt, 1959; Szweykowska, 1959; Szweykowska и др., 1959; Faust, 1965). Отрицательная корреляция между интенсивностью формирования белков и накоплением антоциановых пигментов на примере проростков гречихи установлена и в работах нашей лаборатории (Otter, 1966, 1967).

С другой стороны, известно множество фактов стимулирующего влияния сахаров на биосинтез антоцианов в разных тканевых культурах (Slabecka-Szweykowska, 1952; Capite, 1955; Chrastil, Petru, 1957; Straus, 1959; Szweykowska и др., 1959; Szweykowska, 1959), в проростках различных видов растений при проращивании семян на среде с сахарами (Blank, 1951; Eddy, Mapson 1951; Arnold, Alston, 1961; Troyer, 1964), в листовых отрезках при их обработке растворами сахаров (Paech, Eberhardt, 1952; Eberhardt, 1954; Eberhardt, Haupt, 1959; Creasy и др., 1965), а также в некоторых видах растений из семейства рясковых (*Lemnaceae*) при их культивировании в среде с добавлением сахаров (Thimann, Edmondson, 1949; Thimann и др., 1951).

В связи с этим заслуживает внимания предположение, согласно которому подавление биосинтеза антоцианов в условиях повышенной интенсивности формирования белков обусловлено конкуренцией между этими

процессами за продукты углеводного обмена, являющиеся исходным материалом для построения как белков, так и антоцианов, а также источником энергии для обоих биосинтезов (Eberhardt, Haupt, 1959; Szweykowska, 1959). И в наших экспериментах (Otter, 1966) выдвинуто положение о наличии и количестве в тканях доступных для разных растительных биосинтезов соединений с простой углеродной цепью как возможного лимитирующего фактора в проявлении конкуренции между образованием белков и накоплением антоцианов.

В настоящей работе сделана попытка проверить эту гипотезу на опытах с изучением комбинированного действия сахарного и азотного питания одновременно на белковый обмен и на биосинтез антоцианов в проростках гречихи.

Ниже изложены результаты опытов по азотному обмену.

### Материал и методика

В экспериментах использовали 5-дневные проростки гречихи (*Fagopyrum esculentum* Moench) местного эстонского сорта 'Йыгеваская отборочная', выращенные из семян урожая 1964 года репродукции Йыгеваской селекционной станции Эстонского н.-и. института земледелия и мелиорации. Проростки выращивались в условиях искусственного освещения по методике и режиму, описанным нами ранее (Otter, 1966; Маргна, Оттер, 1967).

Экзогенное азотное питание проростков обеспечивали применением 0,01%-ного, 0,05%-ного и 0,1%-ного водных растворов азотнокислого аммония, экзогенное сахарное питание — использованием 0,2%-ного, 1%-ного и 2%-ного растворов сахарозы.

Весь опыт был построен по принципу факториальных экспериментов, согласно которому одновременному изучению подвергалось действие всех концентраций азота (первый фактор) и сахарозы (второй фактор), а также всех возможных комбинаций разных уровней обоих факторов. Таким образом, одна повторность отдельного эксперимента, включая и контроль с выращиванием проростков на дистиллированной воде (нулевая концентрация как по азоту, так и по сахарозе), состояла из 16 разных вариантов. Ниже представлена принципиальная схема одной повторности опыта, причем буквой А обозначен первый фактор среды (азот), буквой С — второй фактор среды (сахар), а цифрами — соответствующие уровни обоих факторов:

| 0  | A1   | A2   | A3   |
|----|------|------|------|
| C1 | C1A1 | C1A2 | C1A3 |
| C2 | C2A1 | C2A2 | C2A3 |
| C3 | C3A1 | C3A2 | C3A3 |

Каждый эксперимент был проведен в 5—7 таких повторностях. Для предотвращения возможных систематических ошибок отдельные чашки с проростками в пределах одной повторности были поставлены в световую камеру в случайном порядке.

Количественное содержание общего, небелкового и белкового азота в проростках определяли по модифицированному полумикрометоду Кьельдаля, подробно описанному одним из нас ранее (Otter, 1966).

Вариационно-статистическая обработка данных проводилась по технике дисперсионного анализа, приспособленной к экспериментам с факторальным расположением вариантов (Снедекор, 1961).

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

## Влияние комбинированного действия азотнокислого аммония и сахарозы на азотный обмен в гипокотилых

Сводные данные о среднем содержании отдельных фракций азотсодержащих веществ в гипокотилых по разным вариантам опыта приведены в табл. 1.

Как видно из таблицы, наличие в питательной среде одного лишь азотнокислого аммония связано с увеличением в гипокотилых содержания как общего азота, так и отдельных его фракций. При этом в более хороших условиях экзогенного азотного питания наблюдается и более значительное накопление азотсодержащих веществ в гипокотилых, что полностью согласуется с результатами нашей предыдущей работы (Оттер, 1966). В итоге в варианте с наивысшей из примененных концентраций азотнокислого аммония количество общего, белкового и небелкового азота в одном гипокотиле в среднем на 50—60% выше, чем в гипокотилых контрольных проростков. При выражении результатов в единицах сырого веса соответствующий прирост меньше и колеблется в пределах только 15—25% от уровня контроля. Это обусловлено заметным стимулирующим влиянием азотного питания на рост гипокотилей (табл. 2), чем частично маскируется его положительный эффект на азотный обмен.

Таблица 1

Влияние комбинированного действия сахарозы и азотнокислого аммония на содержание азотсодержащих веществ в гипокотилых 5-дневных проростков гречихи

| Концентрация сахарозы в среде, ‰ | Фракция азота | В одном проростке, мкг                                  |      |      |     | В мкг на 100 мг сырого веса |      |      |     |
|----------------------------------|---------------|---------------------------------------------------------|------|------|-----|-----------------------------|------|------|-----|
|                                  |               | Концентрация NH <sub>4</sub> NO <sub>3</sub> в среде, ‰ |      |      |     |                             |      |      |     |
|                                  |               | 0                                                       | 0,01 | 0,05 | 0,1 | 0                           | 0,01 | 0,05 | 0,1 |
| 0                                | ОА            | 68                                                      | 72   | 78   | 104 | 210                         | 219  | 216  | 250 |
|                                  | БА            | 20                                                      | 21   | 22   | 33  | 71                          | 79   | 85   | 90  |
|                                  | НБА           | 48                                                      | 51   | 56   | 71  | 139                         | 140  | 131  | 160 |
| 0,2                              | ОА            | 66                                                      | 67   | 75   | 91  | 225                         | 237  | 235  | 288 |
|                                  | БА            | 20                                                      | 20   | 19   | 23  | 81                          | 92   | 76   | 102 |
|                                  | НБА           | 46                                                      | 47   | 56   | 68  | 144                         | 145  | 159  | 186 |
| 1                                | ОА            | 68                                                      | 71   | 75   | 85  | 317                         | 315  | 316  | 344 |
|                                  | БА            | 23                                                      | 26   | 24   | 29  | 131                         | 132  | 134  | 151 |
|                                  | НБА           | 45                                                      | 45   | 51   | 56  | 186                         | 183  | 182  | 193 |
| 2                                | ОА            | 72                                                      | 71   | 78   | 80  | 395                         | 405  | 401  | 407 |
|                                  | БА            | 23                                                      | 26   | 27   | 28  | 183                         | 183  | 181  | 169 |
|                                  | НБА           | 49                                                      | 45   | 51   | 52  | 212                         | 222  | 220  | 238 |

Примечание. ОА — общий азот; БА — белковый азот; НБА — небелковый азот.

В вариантах с наличием в питательной среде только сахарозы гипокотили характеризуются несколько другими особенностями азотного обмена. Так, абсолютное количество азотсодержащих веществ в одном гипокотиле под влиянием сахарного питания сравнительно мало изменяется,

обнаруживая лишь некоторую тенденцию к увеличению при повышении концентрации сахарозы в среде. Имея в виду, что в указанных вариантах проростки представляют собой закрытую систему в отношении азота, такое увеличение может быть обусловлено только изменением распреде-

Таблица 2

Влияние комбинированного действия сахарозы и азотнокислого аммония на рост 5-дневных проростков гречихи

| Концентрация сахарозы в среде, % | Гипокотили                                       |      |      |     |               |      |      |     | Семядольные листочки |      |      |     |
|----------------------------------|--------------------------------------------------|------|------|-----|---------------|------|------|-----|----------------------|------|------|-----|
|                                  | Длина, мм                                        |      |      |     | Сырой вес, мг |      |      |     | Сырой вес, мг        |      |      |     |
|                                  | Концентрация $\text{NH}_4\text{NO}_3$ в среде, % |      |      |     |               |      |      |     |                      |      |      |     |
|                                  | 0                                                | 0,01 | 0,05 | 0,1 | 0             | 0,01 | 0,05 | 0,1 | 0                    | 0,01 | 0,05 | 0,1 |
| 0                                | 30                                               | 32   | 37   | 39  | 32            | 33   | 35   | 42  | 23                   | 25   | 25   | 29  |
| 0,2                              | 30                                               | 29   | 31   | 31  | 30            | 29   | 32   | 32  | 23                   | 23   | 25   | 25  |
| 1                                | 20                                               | 20   | 22   | 23  | 22            | 22   | 24   | 25  | 20                   | 21   | 22   | 23  |
| 2                                | 16                                               | 15   | 18   | 18  | 19            | 17   | 20   | 20  | 20                   | 19   | 21   | 21  |

ления азотсодержащих веществ между отдельными их частями. Наряду с этим обнаруживается и некоторое изменение качественного характера — улучшением сахарного питания увеличивается относительная доля белковой фракции в общей сумме азотсодержащих веществ гипокотилей. Более ясно это видно, если выразить данные в единицах сырого веса, где влияние сахарозы, большей частью как вторичное следствие задержки роста в сахарных средах (табл. 2), проявляется в весьма значительном увеличении относительного содержания всех форм азота. В частности, в варианте с 2%-ным раствором сахарозы количество общего азота в гипокотилеях по сырому весу почти в два раза больше, чем у проростков, выращенных на дистиллированной воде. Большая часть этого прироста приходится на долю белкового азота: содержание этой фракции более чем в 2,5 раза выше контроля, в то время как количество небелковой части азота составляет лишь около 150% по сравнению с контролем. Постепенное увеличение доли белкового азота убедительно иллюстрируют данные об изменении коэффициента БА : НБА в гипокотилеях при повышении концентрации сахарозы в среде (табл. 3).

Таблица 3

Изменение коэффициента БА : НБА в проростках гречихи при сахарном питании (по данным, вычисленным в единицах сырого веса)

| Концентрация сахарозы в среде, % | БА : НБА   |                      |
|----------------------------------|------------|----------------------|
|                                  | гипокотили | семядольные листочки |
| 0                                | 0,51       | 3,55                 |
| 0,2                              | 0,56       | 3,54                 |
| 1                                | 0,70       | 3,26                 |
| 2                                | 0,86       | 3,05                 |

При комбинированном применении азотнокислый аммоний и сахароза действуют в том же направлении, как и при применении их в отдельности. При этом, как показывают результаты суммарной математической обработки, эффект обоих на изученные показатели азотного обмена весьма сильно выражен и в большинстве случаев статистически высоко достоверен (табл. 4). Так, питание азотнокислым аммонием по-прежнему ведет к увеличению количества всех форм азота в гипокотилеях, сравнительно мало и неопределенно изменяя при этом существовавшую пропорциональность между отдельными фракциями. Питание же сахарозой, наоборот, мало изменяет абсолютное количество общего азота в гипокоти-

тиях, но приводит к заметным внутренним сдвигам: повышение ее дозы в среде, как правило, вызывает некоторое увеличение доли белковой фракции, чему в то же время соответствует уменьшение доли небелкового азота в общей сумме азотсодержащих веществ гипокотилей.

Таблица 4

Дисперсионный анализ данных по содержанию разных фракций азотсодержащих веществ в гипокотилеях

| Источник варьирования                                   | Число степеней свободы | Средний квадрат |     |       |          |                       |        |       |          |
|---------------------------------------------------------|------------------------|-----------------|-----|-------|----------|-----------------------|--------|-------|----------|
|                                                         |                        | на 1 проросток  |     |       |          | на 100 мг сырого веса |        |       |          |
|                                                         |                        | ОА              | БА  | НБА   | БА : НБА | ОА                    | БА     | НБА   | БА : НБА |
| Питание $\text{NH}_4\text{NO}_3$                        | 3                      | 2676**          | 35* | 963** | 292      | 70**                  | 98     | 24**  | 98       |
| Питание сахарозой                                       | 3                      | 204             | 25* | 279** | 2046**   | 1853**                | 8407** | 245** | 6052**   |
| Взаимодействие $\text{NH}_4\text{NO}_3 \times$ сахароза | 9                      | 223*            | —   | 92    | —        | 8                     | —      | 2     | —        |
| Остаток                                                 | 96                     | 90              | —   | —     | —        | 7                     | —      | —     | —        |
|                                                         | 64                     | —               | —   | 50    | —        | —                     | —      | 4,5   | —        |
|                                                         | 9                      | —               | 5,6 | —     | 161      | —                     | 79     | —     | 384      |

Примечание. Существенные различия обозначены:

\* уровень значимости  $0,05 \geq P \geq 0,01$ ;

\*\* уровень значимости  $P \leq 0,01$ .

В связи с этим представляет интерес изменение отношения БА : НБА в гипокотилеях по вариантам. При сопоставлении данных табл. 1 и 4 легко заметить, что азотный компонент комбинированных питательных сред оказывает лишь слабое действие на указанный коэффициент, в то время как действие сахарного компонента выделяется весьма отчетливо. А именно — по мере повышения концентрации сахарозы в среде коэффициент значительно увеличивается, как это было отмечено и в вариантах с сахарозой без азотнокислого аммония.

Особого рассмотрения заслуживает вопрос о взаимодействии обоих питательных факторов. Детальный вариационно-статистический анализ данных показывает, что по крайней мере в пределах примененных в этой работе концентраций сахарозы и азотнокислого аммония взаимодействия между ними практически нет (табл. 4). Оба фактора действуют независимо друг от друга. Некоторое взаимодействие обнаруживается лишь в изменениях абсолютного количества общего азота в одном гипокотиле, где это главным образом обусловлено некоторыми особенностями влияния сахарозы в вариантах с наивысшей концентрацией азотнокислого аммония. Этот случай, однако, выделяется на общем фоне остальных данных как исключение.

Отсутствие статистически достоверного взаимодействия позволяет поднять вопрос о средних чистых эффектах сахарного и азотного питания на отдельные изученные показатели азотного обмена гипокотилей. Соответствующие данные, за исключением случаев со статистически доказанным взаимодействием, графически изображены на рис. 1, хотя эти данные подвержены некоторому варьированию, они хорошо иллюстрируют общую направленность действия как азотнокислого аммония, так и сахарозы.

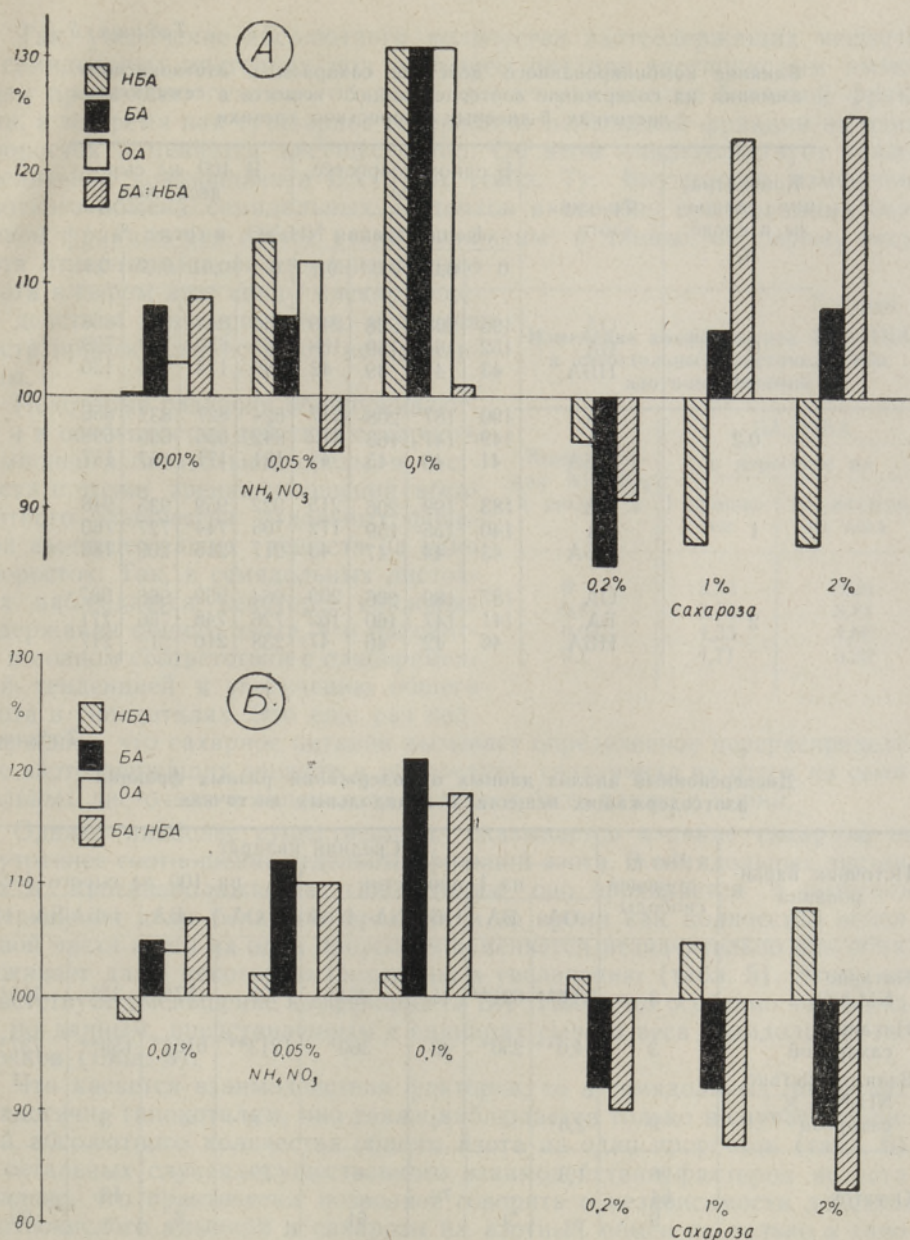


Рис. 1. Средние чистые эффекты (СЧЭ) питания азотнокислым аммонием и сахарозой на азотный обмен гипокотилей (А) и семядольных листочков (Б) 5-дневных проростков гречихи (в %-ах от среднего уровня отдельных показателей азотного обмена при выращивании проростков на среде без добавления соответствующего питательного компонента; вычислены по абсолютным данным на 1 проросток).

Примечание. За СЧЭ принято среднее арифметическое из четырех различий между данными по отдельным экспериментальным вариантам:  $(C_{1-3} - 0)$ ,  $(C_{1-3} A_1 - A_1)$ ,  $(C_{1-3} A_2 - A_2)$  и  $(C_{1-3} A_3 - A_3)$  в случае СЧЭ сахарозы,  $(A_{1-3} - 0)$ ,  $(A_{1-3} C_1 - C_1)$ ,  $(A_{1-3} C_2 - C_2)$  и  $(A_{1-3} C_3 - C_3)$  в случае СЧЭ азотнокислого аммония (обозначение вариантов см. в методической части работы).

Таблица 5

Влияние комбинированного действия сахарозы и азотнокислого аммония на содержание азотсодержащих веществ в семядольных листочках 5-дневных проростков гречихи

| Концентрация сахарозы в среде, % | Фракция азота | В одном проростке, мкг                                  |      |      |     | В 100 мг сырого веса, мкг |      |      |     |
|----------------------------------|---------------|---------------------------------------------------------|------|------|-----|---------------------------|------|------|-----|
|                                  |               | Концентрация NH <sub>4</sub> NO <sub>3</sub> в среде, % |      |      |     |                           |      |      |     |
|                                  |               | 0                                                       | 0,01 | 0,05 | 0,1 | 0                         | 0,01 | 0,05 | 0,1 |
| 0                                | ОА            | 195                                                     | 208  | 208  | 240 | 855                       | 844  | 844  | 856 |
|                                  | БА            | 152                                                     | 164  | 169  | 198 | 667                       | 670  | 700  | 720 |
|                                  | НБА           | 43                                                      | 44   | 39   | 42  | 188                       | 174  | 144  | 136 |
| 0,2                              | ОА            | 190                                                     | 187  | 208  | 217 | 824                       | 827  | 832  | 856 |
|                                  | БА            | 149                                                     | 147  | 163  | 172 | 642                       | 656  | 665  | 699 |
|                                  | НБА           | 41                                                      | 40   | 45   | 45  | 181                       | 171  | 167  | 157 |
| 1                                | ОА            | 183                                                     | 199  | 206  | 215 | 922                       | 959  | 935  | 948 |
|                                  | БА            | 140                                                     | 155  | 159  | 172 | 706                       | 744  | 727  | 760 |
|                                  | НБА           | 43                                                      | 44   | 47   | 43  | 217                       | 215  | 209  | 188 |
| 2                                | ОА            | 187                                                     | 189  | 206  | 209 | 964                       | 959  | 968  | 987 |
|                                  | БА            | 141                                                     | 147  | 160  | 162 | 726                       | 748  | 756  | 771 |
|                                  | НБА           | 46                                                      | 42   | 46   | 47  | 238                       | 210  | 212  | 217 |

Таблица 6

Дисперсионный анализ данных о содержании разных фракций азотсодержащих веществ в семядольных листочках

| Источник варьирования                                   | Число степеней свободы | Средний квадрат |       |     |          |                       |       |       |          |
|---------------------------------------------------------|------------------------|-----------------|-------|-----|----------|-----------------------|-------|-------|----------|
|                                                         |                        | на 1 проросток  |       |     |          | на 100 мг сырого веса |       |       |          |
|                                                         |                        | ОА              | БА    | НБА | БА : НБА | ОА                    | БА    | НБА   | БА : НБА |
| Питание $\text{NH}_4\text{NO}_3$                        | 3                      | 53,3**          | 691** | 15  | 264*     | 22                    | 187** | 35*   | 705**    |
| Питание сахарозой                                       | 3                      | 14,0**          | 250*  | 43  | 360*     | 1213**                | 616** | 159** | 737**    |
| Взаимодействие $\text{NH}_4\text{NO}_3 \times$ сахароза | 9                      | 2,8*            | —     | 24  | —        | 8                     | —     | 5     | —        |
| Остаток                                                 | 96                     | 1,3             | —     | —   | —        | 29                    | —     | —     | —        |
|                                                         | 64                     | —               | —     | 78  | —        | —                     | —     | 13    | —        |
|                                                         | 9                      | —               | 36    | —   | 61       | —                     | 8     | —     | 99       |

Примечание. См. табл. 4.

Влияние комбинированного действия азотнокислого аммония и сахарозы на азотный обмен в семядольных листочках

Действие азотного и сахарного питания на интересующие нас аспекты азотного обмена и рост семядольных листочков имеет в принципе такой же характер, как и в случае гипокотилей (табл. 5 и 6). Однако при сравнении соответствующих данных бросаются в глаза и некоторые специфические для семядольных листочков отличительные черты.

Так, увеличение абсолютного количества азотсодержащих веществ в семядольных листочках под влиянием питания азотнокислым аммонием происходит главным образом за счет увеличения белковой фракции, в то время как суммарное содержание небелковой фракции на один проросток изменяется незначительно. Об этом свидетельствует также увеличение коэффициента БА : НБА (табл. 7). Внутренние изменения азотного обмена семядольных листочков в сторону преобладания белковой фракции еще более резко выражены в данных по сырому весу, хотя относительное содержание общего азота в сыром весе ввиду маскирующего действия одновременного усиления роста практически остается неизменным.

Некоторые различия обнаруживаются и в особенностях действия сахарного компонента питательной среды, в частности с точки зрения изменений абсолютного количества отдельных фракций азотсодержащих веществ на один проросток. Так, в семядольных листочках наблюдается некоторое снижение содержания общего азота, что находится в полном соответствии с одновременной тенденцией к увеличению общего азота в гипокотилиях. Это еще раз подтверждает, что сахарное питание вызывает определенное перераспределение азотсодержащих веществ в проростках, увеличивая их отток из семядольных листочков в гипокотили, а может быть также в корни.

Однако наиболее существенным оказывается влияние сахарозы на внутреннее соотношение отдельных фракций азота. В семядольных листочках в противоположность гипокотилиям оно проявляется в заметном уменьшении доли белковой фракции, в то время как количество небелковой части азота на один проросток изменяется незначительно или обнаруживает даже некоторую тенденцию к увеличению (табл. 5). Этому соответствует уменьшение коэффициента БА : НБА, что особенно четко видно по данным, представленным в единицах сырого веса семядольных листочков (табл. 3).

Что касается взаимодействия факторов, то в семядольных листочках, аналогично гипокотилиям, оно также наблюдается только в случае изменений абсолютного количества общего азота на один проросток (табл. 6). В остальных случаях существенного взаимодействия факторов не установлено, что практически позволяет говорить о независимости действия азотнокислого аммония и сахарозы на азотный обмен не только в гипокотилиях, но также и в семядольных листочках проростков гречихи.

Наилучшей иллюстрацией общей направленности и диапазона действия обоих факторов в семядольных листочках являются средние данные об их чистых эффектах (рис. 1, Б).

Таблица 7

Изменение коэффициента БА : НБА  
в семядольных листочках при  
азотном питании

| Концентрация<br>$\text{NH}_4\text{NO}_3$<br>в среде, % | БА : НБА       |                    |
|--------------------------------------------------------|----------------|--------------------|
|                                                        | в пересчете на |                    |
|                                                        | 1 проросток    | 100 мг сырого веса |
| 0                                                      | 3,54           | 3,55               |
| 0,01                                                   | 3,73           | 3,84               |
| 0,05                                                   | 4,33           | 4,86               |
| 0,1                                                    | 4,71           | 5,29               |

### Обсуждение и выводы

Из полученных данных вытекают следующие наиболее существенные моменты, которые могут иметь принципиальное значение при решении проблемы о взаимосвязях между биосинтезом антоцианов и азотным обменом в гипокотилиях гречихи.

Во-первых, преимущественно количественный характер действия азотного компонента питательной среды — азотнокислого аммония — на азотный обмен проростков. Это выражается в увеличении количества всех фракций азотсодержащих веществ в гипокотилиях и семядольных листочках при введении экзогенного азота. Качественный эффект азотнокислого аммония менее выражен и практически проявляется лишь в семядольных листочках, где по мере повышения его концентрации в среде наблюдается некоторое смещение равновесия между белковой и небелковой фракциями в сторону увеличения доли белкового азота.

Во-вторых, определенная специфичность действия сахарозы, выражающаяся в основном качественными сдвигами в азотном обмене. Последние приводят к характерным внутренним изменениям во взаимоотношениях между отдельными азотными фракциями: увеличению доли белковой фракции в гипокотилиях и уменьшению ее доли в семядольных листочках при повышении доз сахарозы в питательной среде. Сюда относится и некоторое усиливающее действие сахарозы на отток азотсодержащих веществ из семядольных листочков в другие части проростков.

В-третьих, отсутствие взаимодействия факторов при совместном действии сахарозы и азотнокислого аммония на азотный обмен проростков. Фактически это значит, что характер действия любого из них не зависит, по крайней мере в пределах использованных в работе концентраций, от одновременного действия другого. Совместное действие сахарного и азотного питания ограничивается лишь количественными эффектами обоих факторов в отношении друг друга, т. е. один фактор в зависимости от своей концентрации определяет лишь уровень действия другого, не изменяя при этом качественную сторону его влияния.

Можно предполагать, что установленные особенности действия азотного и сахарного питания на азотный обмен проростков гречихи связаны главным образом с энергетической обеспеченностью изученных обменных процессов.

Отличительными чертами азотного обмена прорастающих семян и молодых проростков на первых этапах их развития, как известно, являются расщепление запасных белков семядолей, транслокация освободившихся аминокислот и других небелковых азотсодержащих компонентов по развивающимся органам и ресинтез конституционных и функциональных белков в клетках образующихся тканей. В условиях, где доступ дополнительной энергии извне исключается, протекание этих, а также всех других жизненных процессов молодых проростков с еще недостаточно развитым фотосинтетическим аппаратом обеспечивается главным образом за счет семядольных резервов, за счет тех энергетических возможностей, которыми они располагают благодаря наличию в семядолях определенного количества запасных углеводов. При таких обстоятельствах интенсивность расщепления запасных белков, транспорта полученных продуктов и вторичного образования новых белков, по всей вероятности, непосредственно зависит от того количества постепенно освободившейся энергии, которое падает на долю этих реакций в результате распределения всей суммарной энергии развивающихся проростков между разными энергозатрачивающими процессами. Определяющими в этом распределении, по-видимому, являются внутренние, генетически установленные особенности гречихи как вида. В итоге у 5-дневных проростков в гипокотилиях и семядольных листочках складывается тот уровень содержания общего, белкового и небелкового азота, который нами установлен в вариантах с выращиванием проростков на дистиллированной воде без добавления питательных веществ.

Введение в проростки сахарозы должно приводить к значительному

повышению их энергетического потенциала, а тем самым и к интенсификации процессов, лимитированных недостаточным количеством доступной энергии. Результатом этого должно быть заметное оживление в процессах азотного обмена, что в вышеизложенных экспериментах в виде уменьшения коэффициента БА : НБА в семядольных листочках, ускорения оттока азотсодержащих веществ из семядолей в другие части проростков и увеличения коэффициента БА : НБА в гипокотильях фактически и наблюдалось.

Экзогенное питание азотом не связано с повышением общего энергетического баланса проростков, но тем не менее должно приносить с собой значительные внутренние изменения в обмене энергии. Во-первых, поступлением дополнительных количеств азота извне часть углеводов из общего резерва семядолей фиксируется в аминокислотах и практически лишается своего энергетического значения. Во-вторых, включение новообразованных аминокислот в общее русло азотного обмена непременно требует дополнительных затрат энергии на обеспечение усиленного биосинтеза белков. Все это может происходить только за счет других процессов и неизбежно приводит к изменению прежних коэффициентов распределения энергии между отдельными процессами в проростках.

Таким образом, действие сахарозы и азотнокислого аммония на азотный обмен проростков гречихи не может ограничиваться только обуславливанием определенных количественных и качественных изменений в пределах этой группы веществ. Оно, по-видимому, теснейшим образом связано с энергетическим обменом, что не может не влиять на ход других обменных реакций, в первую очередь процессов вторичного обмена. В особенности это касается биосинтеза антоцианов, вопросы о котором будут рассматриваться подробнее во второй, заключительной части этой работы.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Маргна У. В., Оттер М. Я., 1967. О корреляции между ростом и биосинтезом антоцианов в гипокотильях гречихи. Физиол. растений. (В печати).
- Самвелян А. М., 1962. Антоцианы листьев винограда. Изв. М-ва произ-ва и заготовок с.-х. продуктов АрмССР (9/10) : 81—84.
- Снедекор Д. У., 1961. Статистические методы в применении к исследованиям в сельском хозяйстве и биологии. Изд. с.-х. лит., журналов и плакатов. М.
- Arnold A., Alston R. E., 1961. Certain properties of hypocotyl of *Impatiens balsamina* reflecting physiological complexity. *Plant Physiol.* **36** : 650—656.
- Blank F., 1951. Über den Einfluß von Zuckerlösungen auf die Anthocyanbildung in Rotkohlkeimlingen. *Ber. Schweiz. bot. Ges.* **61** : 49—51.
- Capite L., 1955. Azione degli zuccheri e delle basse temperature sulla formazione degli antociani in radici di *Daucus carota* L. coltivate *in vitro*. *Ricerca scient.* **25** : 2091—2097.
- Chrastil J., Petru E., 1957. The physiology of the formation of anthocyanin in carrot root cultures (*Daucus carota* L.). *Folia biol. Ceskosl.* **3** : 190—192.
- Creasy L. L., Maxie E. C., Chichester C. O., 1965. Anthocyanin production in strawberry leaf disks. *Phytochemistry* **4** : 517—521.
- Eberhardt F., 1954. Über die Beziehung zwischen Atmung und Anthocyan-synthese. *Planta* **43** : 253—287.
- Eberhardt F., Haupt W., 1959. Über Beziehung zwischen Anthocyanbildung und Stickstoffumsatz. *Planta* **53** : 334—338.
- Eddy B. P., Mapson L. W., 1951. Some factors affecting anthocyanin synthesis in cress seedlings. *Biochem. J.* **49** : 694—699.
- Faust M., 1965. Physiology of anthocyanin development in McIntosh apple. II. Relationship between protein synthesis and anthocyanin development. *Proc. Amer. Soc. Hortic. Sci.* **87** : 10—20.
- Otter M., 1966. Eksogeense lämmastiku mõju antotsüaanide biosünteesile ja lämmastikuühendite sisaldusele tatraidandeis. ENSV TA Toimet., Biol. Seeria **15** : 508—517.

- Otter M., 1967. 2,4-D ja streptomüsiini toime lämmastikuühendite ainevahetusse tatraidandis ja selle seos antotsüaanide biosünteesiga. ENSV TA Toimet., Bioloogia 16 : 128—135.
- Paech K., Eberhardt F., 1952. Untersuchungen zur Biosynthese der Anthocyane. Z. Naturforsch. 7b : 664—670.
- Slabecka-Szweykowska A., 1952. On the conditions of anthocyanin formation in the *Vitis vinifera* tissue cultivated *in vitro*. Acta Soc. Bot. Polon. 21 : 537—576.
- Straus J., 1959. Anthocyanin synthesis in corn endosperm tissue cultures. I. Identity of the pigments and general factors. Plant Physiol. 34 : 536—541.
- Szweykowska A., 1959. The effect of nitrogen feeding on anthocyanin synthesis in isolated red cabbage embryos. Acta Soc. Bot. Polon. 28 : 539—549.
- Szweykowska A., Gierczak M., Luszczak R., 1959. Anthocyanin synthesis in isolated embryos of red cabbage and radish. Acta Soc. Bot. Polon. 28 : 531—537.
- Thimann K. V., Edmondson Y. H., 1949. The biogenesis of the anthocyanins. I. General nutritional conditions leading to anthocyanin formation. Arch. Biochem. 22 : 33—53.
- Thimann K. V., Edmondson Y. H., Radner B. S., 1951. The biogenesis of the anthocyanins. III. The role of sugars in anthocyanin formation. Arch. Biochem. Biophys. 34 : 305—323.
- Troyer J. R., 1964. Anthocyanin formation in excised segments of buckwheat-seedling hypocotyls. Plant Physiol. 39 : 907—912.

Институт экспериментальной биологии  
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию  
11/II 1967

M. OTTER, U. MARGNA

## ANTOTSÜAANIDE BIOSÜNTEESI JA LÄMMASTIKUÜHENDITE AINEVAHETUSE VASTASTIKUNE SEOS TATRAIDANDEIS

### I. Kombineeritud eksogeense toitumise mõju lämmastiku balansile hüpokotüülides ja idulehtedes

#### Resümee

Artiklis käsitletakse sahharoosist ja ammooniumnitraadist valmistatud toitelahuste mõju lämmastikuühendite ainevahetusse tatraidandis, et välja selgitada selle võimalikku osatähtsust antotsüaanide biosünteesil hüpokotüülides. Katsed korraldati faktoriaaleksperimentide põhimõttel, mis võimaldas üheaegselt kindlaks teha mõlema toitefaktori mõju nihästi eraldi kui ka kõigis võimalikes kombinatsioonides.

Saadud tulemustest selgus, et toitekeskkonna lämmastikkomponendi mõju tatraidandite lämmastikuühendite ainevahetusse on põhiliselt kvantitatiivse iseloomuga, põhjustades nii üldlämmastiku kui ka üksikute lämmastikufraktsioonide sisalduse tõusu hüpokotüülides ja idulehtedes. Lämmastiktoitumise kvalitatiivne mõju oli vähem märgatav ja tuli ilmsiks ainult idulehtedes. Ammooniumnitraadi kontsentratsiooni suurenemine toitekeskkonnas kutsus esile valgufraktsiooni suhtelise osatähtsuse tõusu lämmastikuühendite üldsummas, mida hüpokotüülides ei täheldatud.

Sahharoosi toime idandite lämmastikuühendite ainevahetusse avaldus seevastu peaaegu kvalitatiivsete nihetena: keskkonna suhkrukontsentratsiooni tõustes vähenes valgufraktsiooni suhteline sisaldus idulehtedes, suurenes aga hüpokotüülides. Samal ajal täheldati lämmastikuühendite äravoolu intensiivistumist idulehtedest idandi teistesse osadesse.

Ammooniumnitraadi ja sahharoosi üheaegse esinemise korral kasvukeskkonnas ei ilmnenud nende toimes olulist koosmõju. Kummagi faktori mõju iseloom idandite lämmastikuühendite ainevahetusele ei muutunud teise juuresoleku tõttu ning avaldus kvalitatiivses mõttes analoogiliselt samade faktorite mõjuga nende toimides eraldi.

Oletatakse, et leitud iseärasused sahharoosi ja ammooniumnitraadi toimes tatraidandite lämmastikumetabolismisse tulenevad eeskätt muutustest, mida mõlemad tegurid kutsuvad esile idandite energiavahetuses. Peamist osa seejuures etendavad nähtavasti valkude ainevahetuse muutusega seotud nihked idandite üldises energiabilansis. Viimased kujunevad tõenäoliselt määravaks ka teiste energiat tarbivate protsesside, sealhulgas antotsüaanide biosünteesi intensiivsuse reguleerimisel eksogeense lämmastik- või suhkrutoitumise tingimustes.

M. OTTER, U. MARGNA

## ON THE RELATIONSHIP BETWEEN ANTHOCYANIN BIOSYNTHESIS AND NITROGEN METABOLISM IN BUCKWHEAT SEEDLINGS

### I. The influence of combined exogenous nutrition on the nitrogen balance in hypocotyls and cotyledons

#### *Summary*

In the paper the influence of sucrose and ammonium nitrate nutrition on the nitrogen metabolism of 5-day-old buckwheat seedlings was studied. A factorial design of experiments was employed which allowed to clear up simultaneously the effect of the separate nutritional factors as well as of their different combinations involving four concentration levels of both of them.

It was found that the effect of the nitrogen component of the combined nutritional media is predominantly quantitative in its nature, giving rise to a considerable increase in the content of total, protein and nonprotein nitrogen fractions in hypocotyls and cotyledons. The qualitative effect of nitrogen nutrition was less distinct and, in fact, became apparent in cotyledons only, where the relative portion of protein fraction exhibited a tendency to increase when the concentration of ammonium nitrate in the medium was higher. In the hypocotyls this tendency was not noticed.

The effect of sucrose proved to be mainly of qualitative nature. The increase in the sucrose concentration of nutritional media resulted in a decrease of the relative protein content in cotyledons, whereas in hypocotyls an opposite phenomenon was observed. Simultaneously with that an intensification of the flow of nitrogen compounds from cotyledons to other parts of the seedlings was revealed.

In the experiments with combined nutritional media the effect of sucrose as well as of ammonium nitrate remained practically unchanged and was revealed virtually in the same way as it was when each of the factors was taken separately. Thus, the influence of either factor showed no dependence upon the presence of the other nutritional component in the medium.

It is suggested that the peculiarities established in the action of sucrose and ammonium nitrate on the nitrogen metabolism of buckwheat seedlings are presumably related to the changes taking place in the energy distribution of seedlings under these experimental conditions. The alterations in the total energy balance, arising from the state and rate of protein metabolism seem to be of prime importance here. It is very likely that these changes are also of decisive importance in the other energy-consuming processes of the seedlings, including the biosynthesis of anthocyanins in hypocotyls.

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

Received  
Feb. 11, 1967