

Л. А. АРАРАТЯН

ПОЛУЧЕНИЕ АСЦИДИЙ ПОД ВОЗДЕЙСТВИЕМ ИНДОЛИЛУКСУСНОЙ КИСЛОТЫ

Воздействие физиологически активных веществ на вегетативно размножающиеся растения изучено довольно обстоятельно. Особенно многочисленны работы по исследованию ростовых веществ—ауксинов, определенные концентрации которых могут не только активировать рост и развитие растений, но и действовать на формообразовательные процессы, вызывая отклонения в морфогенезе (Синнот, 1963; Zimmermann, 1951). Реакцией растения на воздействие этих веществ являются изменения различных органов. У побегов, например, высокие концентрации ростовых веществ вызывают фасциацию (Синнот, 1963) и другие аномальные образования.

Такие образования часто встречаются в природе. Их изучению и классификации большое внимание уделил Н. П. Кренке. Он наиболее обстоятельно изучил типы асцидий—особых видоизменений листьев и стеблей, являющихся постоянным признаком для некоторых видов (Кренке, 1928). Асцидии в природе часто встречаются у *Ulmus*, *Morus*, *Rosa*, *Helianthus*, *Ginkgo biloba* и др.

Появление асцидий может быть вызвано разными причинами. Например, у табака асцидии образуются при поражении *Bacterium tumefaciens*. У декапитированных растений томата асцидии появляются из каллюса, образовавшегося на месте среза. Н. П. Кренке приводит опыт Фигдора с *Bryophyllum calycinum*, у которого образование асцидий было вызвано удалением верхушки листа, но, как отмечает автор, повторение этого эксперимента сходных результатов не дало.

Кренке отмечает, что часто появлению аномальных образований способствуют механические повреждения растений, но что их возникновение может быть вызвано также и различными внешними и внутренними причинами. Особенно часто такого типа образования появляются из каллюса.

В аспекте вышеизложенного нас заинтересовала способность к морфологической изменчивости листовых деток вегетативно размножающегося растения *Bryophyllum daigremontianum* Bgr. Последний среди других видов того же рода является наиболее удобным тест-объектом благодаря своей устойчивости к неблагоприятным условиям, что обеспечивало нам длительность опыта и возможность применения сильных реагентов.

В качестве действующего вещества была взята калиевая соль индолилуксусной кислоты.

Листья были взяты на разных фазах развития очагов образования деток в их выемках. Для эксперимента были отобраны листья с чуть наметившимся конусом роста детки в выемке, затем с ранними стадиями образования первых листочков, а также с оформленными, но еще различными детками; наконец, листья с взрослыми детками на стадии двух листочков. Отделенные от материнского растения, листья, по возможности одинаковые по возрасту и величине пластинки, сразу же помещались в эмалированные чашки, в которых находилась вата, прикрытая фильтровальной бумагой, пропитанная одинаковым количеством соответствующего раствора ИУК. Листья укладывались так, чтобы влажная бумага непосредственно соприкасалась с выемками по краю листа. В качестве контроля вместо раствора бралась вода. Опыт был повторен в четырех сериях осенью 1963 и весной 1964 гг.

Гетероауксин применялся в виде водного раствора в концентрациях 0,01; 0,02; 0,03, 0,04; 0,05; 0,1; 0,2 %. В одной серии опытов был применен также раствор 0,5%. Концентрации 0,01; 0,02; 0,03% находятся в пределах, рекомендуемых для обработки черенков, а последующие являются уже значительно повышенными дозами, 0,5-процентный раствор же можно назвать сублетальной дозой.

Наш опытный материал еще раз подтверждает тот факт, что ростовые вещества (в данном случае ИУК) стимулируют рост новообразований при вегетативном размножении. В нашем случае опытные листья во всех вариантах в массе образовали детки на 16—17 дней раньше, чем контрольные. В первой серии опытов, продолжавшейся с 4 октября по 3 ноября 1963 г., уже на седьмой день отмечалось появление листочков деток, а на 15-й день — их корешков. В контроле же детки появились лишь на 24-й день.

Во второй серии опытов (с 21 октября по 15 декабря 1963 г.) на седьмой день появились детки в вариантах с 0,1 и 0,05%-ными растворами ИУК, массовое же образование деток отмечалось на девятый день; появление корешков у этих деток — на пятнадцатый день. Третья и четвертая серии опытов показали те же сроки: первые листочки появились на девятый день, корешки — на тринадцатый день, а в контроле первые листочки деток — на двадцать первый день.

Интересно формообразовательное воздействие гетероауксина. Во всех опытных вариантах это воздействие вызывало образование асцидий вместо первых, иногда вторых и даже третьих пар листочков, образующихся при воздействии у деток.

Вариаций в изменчивости листьев очень много. Нормальное состояние детки представлено на рис. 1 — первая детка справа по верхнему краю листа. Незначительные изменения замечаются уже в отклонении в расположении супротивной пары листьев. Иногда точки прикрепления черешков к стеблю несколько сближены друг к другу. Неглубокие изменения отмечаются при действии низкими концентрациями

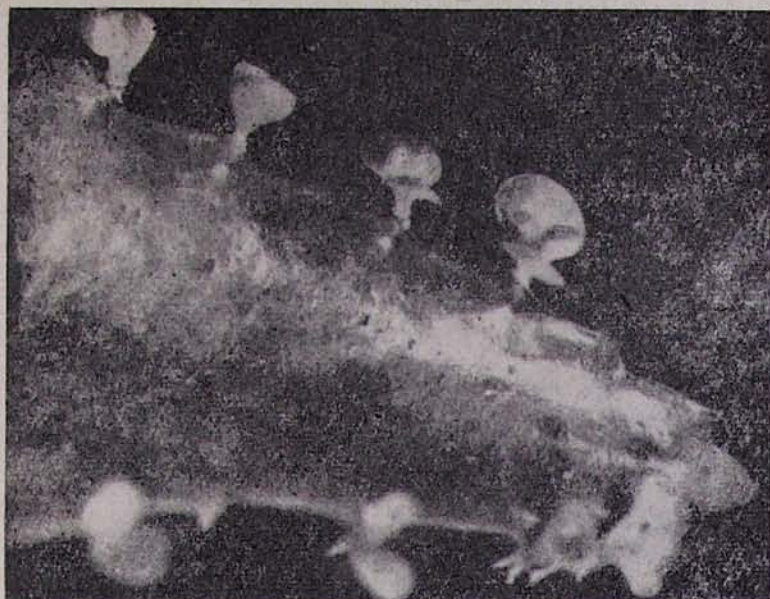


Рис. 1. Разная степень срастания листьев у деток на материнском листе *Bryophyllum daigremontianum* Bgr., обработанном 0,3%-ным раствором ИУК.

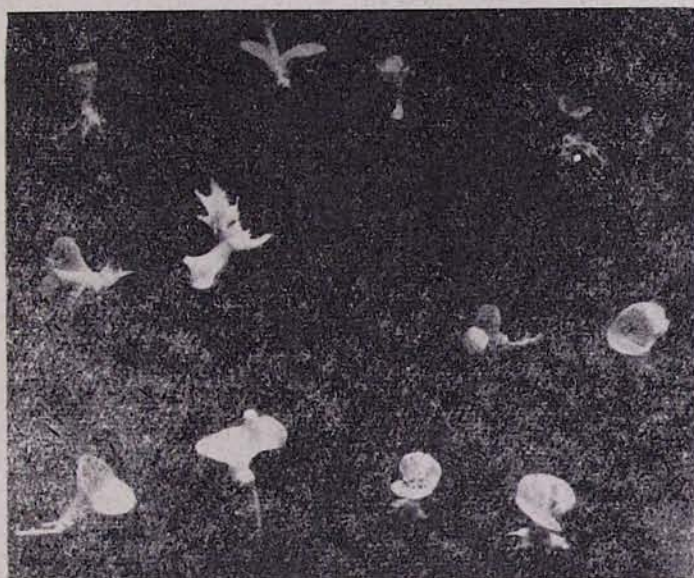


Рис. 2. Разная степень изменения деток при воздействии ИУК на материнские листья *B. daigremontianum* Bgr.

гетероауксина—0,01, 0,02 и 0,03%. Вместе с меньшим количеством асцидий здесь они редко появляются в виде бокальчиков, чаще это просто разной степени срастания листьев, как они представлены на рис. 2, в нижнем ряду.

При более высоких концентрациях ИУК изменения бывают более глубокими. Здесь реже встречаются частичные срастания или отклонения от супротивного состояния, но почти во всех случаях—глубокие бокалы, а также вытянутые очень узкие трубочки, что хорошо видно на рис. 3, где представлен лист, обработанный 0,05%-ным раствором ИУК: опыт заложен 6 мая 1964г. , фото от 25 мая того же года. По левому краю листа в 6-й, 7-й и 8-й выемках от верхушки ясно видны вытянутые трубочки с незначительным раструбом. На том же рисунке слева и справа заметны бокаловидные асцидии. На приведенном листе отклонения составляют 92%. Это один из крайних случаев, наблюдаемых нами.

Особо нужно остановиться на действии 0,5% раствора ИУК. При обработке этим раствором материнские листья давали единичные детки—2—5 и скоро начинали гнить с основания листа и разлагаться, почему и мы эту дозу называли сублетальной. Тут настолько сильно было воздействие, что на одном из листьев в выемке появились только корешки, без образования листьев, что совершенно не свойственно данному виду (Араратян, 1963).

Здесь можно было бы сослаться на мнение А. А. Прокофьева (1944) о том, что индолилуксусная кислота подавляет образование листьев, но этого на нашем объекте не замечено, кроме одного описанного выше случая. Следует отметить, что вещество действует активно при непосредственном соприкосновении с тканями растения, а автор цитируемой работы имел дело с черенками, значит побеговые почки не соприкасались с раствором. Тот же факт, что листья в некоторых случаях появлялись с опозданием, нужно отнести просто к коррелированию с образованием корней.

В случае помещения отрезанной верхушки растения *Bryophyllum daigremontianum* с шестью листьями, четыре из которых были готовы к „размножению“, в растворы разной концентрации индолилуксусной кислоты, она никакого стимулирующего действия на деткообразование по сравнению с контролем не оказала. Лишь на стебле шло бурное образование корешков. И только непосредственное соприкосновение с раствором вызывает описанную в данной статье формообразовательную изменчивость. Причем каждый зачаток детки на воздействие реагирует по-своему, как вполне самостоятельный организм.

В количественном отношении также наблюдается та закономерность, что низкие концентрации действующего вещества дают относительно малый процент измененных деток. Проценты отклонений выведены из отношения их количества к общему количеству всех деток на данном листе—нормальных и асцидиальных.

Ниже приводится таблица по трем сериям опытов. Данные четвертой серии были неполными, т. к. материал по мере развития деток фиксировался по срокам для гистологических и цитологических исследований.

Влияние разных концентраций ИУК на образование асцидий у деток *Bryophyllum dalgremonianum* Bgr.

Серия опытов	Концентрация ИУК в ‰							
	Контроль	0,01	0,02	0,03	0,04	0,05	0,1	0,2
1	—	36,6	20,6	19,3	45,4	55,1	57,0	62,0
2	—	21,8	28,0	40,9	47,2	54,2	62,5	69,8
3	—	24,7	51,6	52,0	66,6	92,0	84,1	70,9
Среднее	—	27,7	33,4	39,4	53,0	67,1	74,2	67,8

Как видно из таблицы, отклонения в третьей серии составляют сравнительно большой процент, вероятно потому, что опыт был поставлен в наиболее благоприятных температурных условиях 22—25° С, в период бурного появления деток в мае-июне. Две другие серии опытов проводились осенью, когда температура в помещении была ниже оптимума и процессы развития растений замедлились.

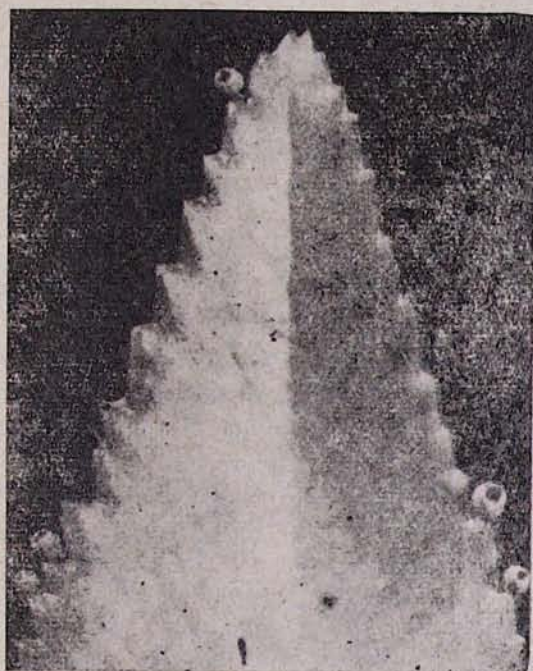


Рис. 3. Трубовидные и бокаловидные асцидии на листе *B. dalgremonianum* Bgr., обработанном 0,05‰-ным раствором ИУК.

При подсчете учитывались малейшие отклонения от нормального состояния деток.

Следует особо отметить, что по сравнению с контролем, где детки появились во всех выемках и росли дружно, в опытных вариантах они появляются далеко не во всех выемках. При высоких концентрациях ИУК края некоторых зубцов, на которых обычно сидят детки, чернеют и засыхают. Другие остаются в неизменном виде, но деток не дают. У подопытного вида бриофиллума лист в среднем имеет 30—40 выемок, в опыте же действующими оказывались 12—18 выемок. Крайний случай—31 детка, из коих нормальными были девять, асцидиальными—двадцать две (при 0,05% растворе ИУК). Но в этом отношении никакой зависимости от концентрации раствора не обнаружено.

Как и следовало ожидать, в большей степени от воздействия изменялись самые ранние состояния развития деток, когда простым глазом никаких изменений еще не видно. В таких случаях массовое появление деток несколько задерживается, но изменения бывают более глубокими, чем когда имеется заметный конус роста или примордии листочков. В последнем случае появляются не бокаловидные, а лишь уплощенные или веерообразные асцидии. На взрослые, уже оформившиеся детки низкие концентрации вещества не действуют никак, а высокие—0,2% и 0,5%—вызывают обесцвечивание листочков, и материнские подопытные листья вскоре погибают.

Такое положение отмечает Циммерман (Zimmerman, 1951). Он пишет, что формативные изменения не проявляются на частях растений, оформившихся еще до воздействия ростовыми веществами. Как было сказано выше, в нашем опыте воздействие идет на уровне недифференцированной меристематической ткани.

Изложенный выше материал для нашего объекта подчеркивает особое место первой пары листочков детки по сравнению с остальными.

В опытах во многих случаях наблюдалось появление второй пары листочков у измененных (асцидиальных) деток. В большинстве случаев вторая пара листочков нормальная. Есть, правда, единичные отклонения—потеря симметричности в расположении супротивной пары листьев, образование одного трехлопастного листа вместо двух нормальных, но они составляют очень небольшой процент, и этот факт не может помешать утверждать то, что первые листья по своей изменчивости сходны с описанными Н. П. Кренке семядолями подсолнечника (1951) и полученные результаты у нас в эксперименте сходны с тем, что наблюдал Кренке в природе.

Случаи появления из асцидий аномальных вторых листьев Кренке приписывает механическому воздействию разросшейся кольцевой меристемы и подчеркивает, что они в большинстве случаев имеют механические повреждения—разрывы и пр. Но при продолжении

воздействия растворами индолилуксусной кислоты на детки у *B. daigremontianum* Bgr. продолжается и процесс изменчивости.

Кренке, детально разбирая случаи появления асцидиальных форм среди семядолей подсолнечника, подчеркивает, что эта тенденция образования одной асцидии вместо двух семядольных листьев — выражение стремления к однодольности. Но тут же можно привести мнение Синнота (1963) о том, что в экспериментах, подобных описанному нами, когда действие ауксина вызывает у молодых листьев различные изменения, имеет место повреждение, а не формативный процесс.

На наш взгляд действие индолилуксусной кислоты более глубокое, нежели только нанесение повреждения.

Получение формативных изменений в эксперименте, описанное некоторыми авторами при воздействии ростовыми веществами, проливает свет на причину появления таких явлений в природе. Химические воздействия, наряду с другими типами воздействий, часто являются скрыто действующими факторами. Эксперимент позволяет выявить внутреннюю сущность этих явлений.

Лаборатория индуцированного
мутагенеза растений Института
экспериментальной биологии
АН Арм.ССР

Լ. Ա. ԱՐԱՐԱՏՅԱՆ

ԱՍՑԻԴԻԱՆԵՐԻ ՍՏԱՅՈՒՄԸ ԻՆԴՈՒԼԻ-ՔԱՅԱԽԱԹՔՎԻ ՆԵՐԳՈՐԾՄԱՆ ՏԱԿ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Ուսումնասիրված է ինդուլիլ-քացախաթթվի կալիումական աղի (հետերոտաքսինի) ազդեցությունը *Bryophyllum daigremontianum* Bgr. տեսակի տերևային ձագերի առաջանալու վրա: Օգտագործված են հետևյալ խտություն լուծույթներ՝ 0,01; 0,02; 0,03; 0,04; 0,05; 0,1 և 0,20%:

Պարզվել է, որ հետերոտաքսինի բոլոր կոնցենտրացիաները՝ ստուգիչի համեմատությամբ, 16—17 օրով արագացնում են տերևային ձագերի առաջացումը:

Հատուկ հետաքրքրություն է ներկայացնում հետերոտաքսինի ձևաառաջման էֆֆեկտը: Բոլոր փորձնական վարիանտներում տերևային ձագերի առաջին զույգ (երբեմն նաև երկրորդ և երրորդ զույգ) տերևների փոխարեն առաջանում են ասցիդիաներ: Ցածր կոնցենտրացիաների դեպքում (0,01—0,030%), նկատվում է տերևների՝ զանազան չափի միաձուլումը: Ավելի բարձր կոնցենտրացիաների դեպքում փոփոխություններն անհամեմատ ավելի խորն են՝ զույգ տերևներից առաջանում են շեփորաձև գավաթներ կամ նեղ խողովակներ: Նկատվում է նաև, որ որքան լուծույթի կոնցենտրացիան բարձր է, այնքան ավելի մեծ թվով ձագեր են փոփոխված և հակառակը:

ЛИТЕРАТУРА

- Араратян Л. А. 1963. Цитологические процессы при образовании деток у *Bryophyllum*. „Известия АН Арм. ССР“, 16, 11.
- Кренке Н. П. 1928. Закономерность в асцидиях и их значение. Дневник Всесоюз. съезда ботаников в Ленинграде.
- Кренке Н. П. 1951. Регенерация растений.
- Прокофьев А. А. 1944. О механизме действия гетероауксина. ДАН СССР, 42, 5.
- Синнот Э. 1963. Морфогенез растений.
- Zimmerman P. W. 1951. Formative effects of hormon-like growth regulators. In F. Skoog (ed.), Plant growth substances, pp. 175—183.