

А. Г. АБРАМЯН

К ВОПРОСУ О МЕХАНИЗМЕ ДЕЙСТВИЯ ГИДРАЗИДА
МАЛЕИНОВОЙ КИСЛОТЫ НА РОСТ РАСТЕНИЙ

После обнаружения в 1949 г. Шоеном и Гоффманом [1] физиологической активности гидразида малеиновой кислоты (ГМК) были начаты исследования его действия на жизнедеятельность растений в различных аспектах. Установлено, что ГМК ингибирует рост растений, а в больших дозах оказывает гербицидное действие [2, 3, 4, 5]. Он подавляет поглощение кислорода растениями; повышает активность некоторых ферментов окислительной системы, нарушает обмен сахаров, белков, фосфора [6, 7, 8, 9, 10, 11, 12]. Одновременно ГМК испытывался в растениеводстве в практических целях, что дало положительные результаты [4, 5, 13, 14].

Наряду с этим многие стороны действия ГМК на растения остаются невыясненными. В частности, пока остается дискуссионным механизм действия этого вещества на растения.

Леопольд и Клей [15] еще в 1951 г. выдвинули гипотезу, что ГМК является антиауксином. Затем, исходя из близкого строения ГМК и урацила, было сделано предположение, что ГМК при синтезе нуклеиновых кислот замещает урацил и тем самым блокирует действие РНК [16]. Однако эти предположения дальнейшими исследованиями не подтвердились [17, 18, 19].

Нуден [19] полагал, что ГМК подавляет клеточное деление точек роста через метаболизм нуклеиновых кислот и белков хромосом.

Таким образом, механизм действия ГМК на рост растений в настоящее время остается невыясненным. Между тем этот вопрос важен не только для понимания действия данного препарата на рост растений, но и для понимания и изучения роста растений вообще.

Растения представляют из себя целостные саморегулирующиеся упорядоченные системы клеток, в которых регуляция процессов роста осуществляется ростовыми веществами или фитогормонами. О роли ростовых веществ в регуляции процессов жизнедеятельности накопилось много фактов, основные из которых приведены в работе Боннера [20]. В последней излагаются современные представления роли фитогормонов в регуляции процессов развития растений.

Исходя из этого, надо полагать, что нарушение равновесия ростовых веществ в организме различными агентами должно привести к нарушению—ингибции или стимуляции роста. С этой точки зрения торможение роста растений под воздействием ГМК можно объяснить нарушением последним метаболизма ростовых веществ.

Для проверки этого предположения нами начаты исследования, предварительные результаты которых излагаются в настоящей работе.

Мы предполагали, что если ГМК затрагивает равновесие ростовых веществ растений, то это должно произойти за счет уменьшения количества или активности стимуляторов роста в общем их балансе. Следо-

вательно, внесение в растения стимуляторов роста должно в какой-то степени снять торможение, индуцированное ГМК. Для выяснения этого вопроса был поставлен следующий опыт.

Растения периллы масличной, выращенные в сосудах Кирсанова, в фазе 8—10 листьев (12/VI) опрыскивались 0,3%-ным раствором триэтаноламиновой соли гидразида малеиновой кислоты (МГ-Т), затем через 3 дня (15/VI) часть этих растений обрабатывалась 0,001%-ным раствором гибберелиновой кислоты (ГК) и 0,005%-ным раствором гетероауксина (ИУК). Другая часть растений опрыскивалась этими растворами через 20 дней.

Наблюдение за ростом растений показало (рис. 1, 2), что растения, обработанные МГ-Т, с самого начала отставали от контрольных при-

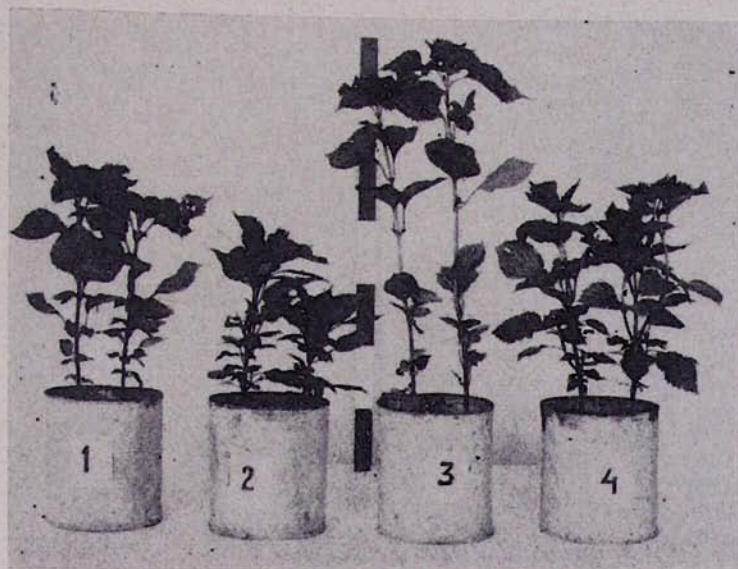


Рис. 1. Влияние ГМК, ГК и ИУК на рост растений периллы.

1. Контроль. 2. ГМК. 3. ГМК+ГК. 4. ГМК+ИУК.

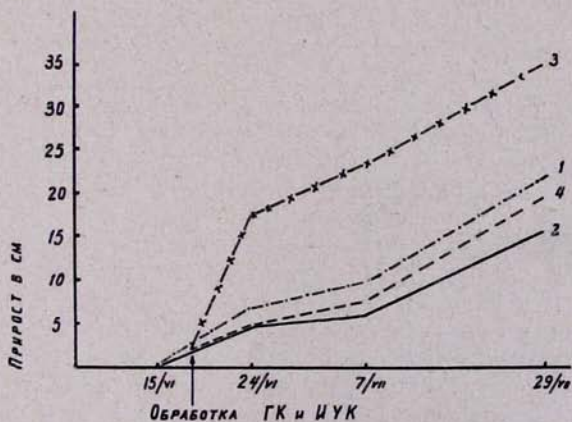


Рис. 2. Динамика роста растений периллы, обработанных ГМК, ГК и ИУК.

1. Контроль. 2. ГМК. 3. ГМК+ГК. 4. ГМК+ИУК.

мерно на 20%, хотя динамика приростов у них однотипна. Рост растений, обработанных ГК через 3 дня после обработки МГ-Т, имеет иной характер. Сразу же после обработки наблюдается резкое усиление роста, намного превосходящее контроль. Действие ИУК на рост в течение первых 20 дней не проявляется, затем наблюдается некоторое усиление прироста, который, однако, отстает от контроля.

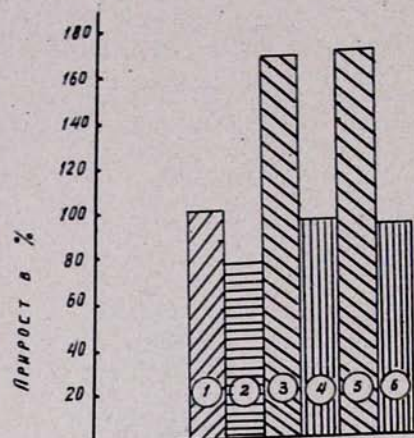


Рис. 3. Приросты растений периллы обработанные ГМК, ГК и ИУК.
1. Контроль. 2. ГМК. 3. ГМК+ГМК через 3 дня. 4. ГМК+ИУК через 3 дня. 5. ГМК+ГМК через 20 дней. 6. ГМК+ИУК через 20 дней.

Аналогичная картина наблюдалась и при обработке ГК и ИУК через 20 дней после обработки МГ-Т. В диаграмме (рис. 3) приведены приросты растений по вариантам к концу опыта (29/VII), показывающие, что ГК не только полностью снимает торможение, но и стимулирует рост, в то время как ИУК только частично снимает торможение.

Как известно, ГМК в первую очередь подавляет деление клеток в апикальных точках роста, чем в основном обусловлено торможение роста. Наблюдаемая в наших опытах стимуляция роста под воздействием ГК может происходить только вследствие усиленного растяжения клеток, что дает основание предполагать, что ГК снимает ингибирующее действие ГМК на растяжение клеток.

Некоторое положительное действие на рост обработанных ИУК

растений вероятнее всего связано со стимуляцией деления и растяжения клеток. Известно, что ИУК в малых концентрациях стимулирует растяжение и деление растущих клеток [21].

Наблюдения над образованием и отмиранием стеблевых листьев (табл. 1) показывают, что МГ-Т подавляет образование новых листьев и отмирание старых, в результате чего к концу опыта на обработанных растениях остаются на 80% больше старых листьев, чем у контрольных. Иначе говоря, под влиянием ГМК индивидуальная жизнь отдельных листьев продлевается. Такие же данные нами получены и в опытах с сахарной свеклой.

ГК и ИУК частично снимают этот эффект ГМК. Под их воздействием образование новых листьев почти достигает уровня контроля, а отмирание заметно повышается. В итоге старых листьев на растениях бывает всего на 30% больше, чем у контрольных, а общее количество листьев достигает уровня контроля.

Надо было полагать, что взаимодействие ГК и ИУК с ГМК должно было проявляться также в изменениях физиологических процессов в растениях. Определение содержания хлорофилла и активности фотосинтеза в листьях периллы и подсолнечника, обработанных МГ-Т, а затем через 3 дня—ГК и ИУК подтвердило это предположение.

Из приведенных в табл. 2 данных видно, что общее содержание хлорофилла в листьях растений, обработанных МГ-Т, заметно повышается, повышается также содержание лабильного хлорофилла. Одновременно повышается и активность фотосинтеза, особенно у периллы.

Такое повышение содержания хлорофилла, по-видимому, связано

Таблица 1

Образование и отмирание осевых листьев у периллы под воздействием ГМК, ГК и ИУК

Варианты	Сроки обра- ботки	Число лис- тьев		Увеличение числа листьев от перво- начального			Образование новых листьев			Отмирание старых листьев		
		на 13/VI	на 29/VII	в штуках	в %	в % от кон- троля	в штуках	в %	% от кон- троля	в штуках	в %	% от кон- троля
Контроль	13/VI	9,5	13,0	3,5	36,9	100,0	8,3	87,5	100,0	4,8	50,5	100,0
ГМК	13/VI	8,7	10,3	1,6	18,4	50,0	3,8	43,6	50,1	2,2	25,1	49,7
ГМК + ГК	16/VI	9,4	13,1	3,7	39,4	106,8	6,7	71,5	81,7	3,0	31,9	63,3
ГМК + ИУК	16/VI	8,3	11,7	3,4	41,0	111,1	7,0	84,3	96,2	3,6	43,4	86,0
ГМК + ГК	2/VII	8,6	13,7	5,1	59,2	160,0	8,5	98,7	112,5	3,4	39,6	78,5
ГМК + ИУК	2/VII	8,9	11,3	2,4	27,0	73,2	7,0	78,6	89,9	3,6	40,5	80,2

с ускоренным морфо-физиологическим созреванием листьев и хлоропластов в них [12].

ГК и ИУК, как видно из данных табл. 1, частично или полностью снимают действие ГМК. Примерно такая же закономерность отмечена и в отношении роста корней (табл. 3). В этом случае антагонистическое действие ИУК по отношению к ГМК выражено сильнее, чем к ГК. Если ГК только частично снимает ингибирующее действие ГМК на рост и накопление сухих веществ в корнях, то ИУК почти полностью снимает торможение роста и частично—накопление сухих веществ.

Таблица 2

Содержание хлорофилла, его связь с белком и активность фотосинтеза листьев периллы и подсолнечника, обработанных МГ-Т 0,3% в сочетании с ГК и ИУК (определение для периллы 8/VIII, подсолнечника—3/VII)

Объекты	Варианты	Хлорофилл в мг на 1 г сухого вещества				Свободный в % от общего	Активность фотосинтеза	
		а	б	а+б	%		мгСО ₂ дм ² /час	%
Перилла	Контроль	4,18	1,62	5,80	100,0	6,6	3,20	100,0
	МГ-Т 0,3%	4,79	2,39	7,18	124,0	11,4	7,05	220,0
	МГ-Т 0,3%+ГК	4,42	1,72	6,14	105,8	7,16	5,17	163,0
	МГ-Т 0,3%+ИУК	4,61	1,88	6,49	112,0	7,10	6,52	204,0
Подсолнечник	контроль	4,76	1,45	6,21	100,0	40,3	18,95	100,0
	МГ-Т 0,3%	5,60	1,53	7,13	114,0	49,5	22,15	116,0
	МГ-Т 0,3%+ГК	3,55	1,28	4,83	78,0	32,8	16,8	88,3
	МГ-Т 0,3%+ИУК	5,10	1,90	7,00	112,0	37,3	16,0	84,6

Были отмечены также изменения морфогенетического характера. Растения, обработанные МГ-Т, образовывали многочисленные боковые ответвления II и III порядка из пазушных почек, кроме того на них после отцветания сохранялись осевые листья. Контрольные растения боковых ответвлений не образовывали, а после отцветания все листья опали. ГК полностью снимал морфо-генетическую реакцию ГМК настолько, что растения, обработанные ГК, не отличались от контрольных. В этом отношении ИУК оказался нейтральным.

Для выяснения действия этих веществ на генеративное развитие подопытные растения были перенесены в условия короткого дня. Через 7 дней у растений, обработанных ГМК и ГМК+ГА, появились генера-

Таблица 3

Изменение в корневой системе периллы под воздействием МГ-Т в сочетании с ГК и ИУК (средние данные на одно растение)

Варианты	Длина		Сырой вес		Сухой вес	
	в см	в %	в г	в %	в г	в %
Контроль	42,7	100,0	84,4	100,0	11,3	100,0
МГ-Т 0,3%	29,8	70,0	49,9	59,4	5,3	46,8
МГ-Т+ГК	32,1	75,0	71,8	85,5	7,4	65,5
МГ-Т+ИУК	38,6	90,5	79,3	94,2	8,9	73,0

тивные почки, а еще через 10 дней они массово зацвели. У контрольных и у растений, обработанных ГМК+ГК, закладка генеративных почек началась на 4—5 дней позже, а массовое цветение—на 3—4 дня позже.

В литературе имеются данные о действии ГМК на фотопериодическую реакцию растений, в частности отмечено стимулирование развития генеративных органов короткодневного растения периллы в условиях длинного дня. Это явление объясняется преждевременным созревaniem листьев [22]. Ю. Г. Бутенко [23] считает, что оно связано с изменением баланса нуклеиновых кислот и ауксиновых веществ в верхушках растений.

В наших опытах ГМК несколько ускорял генеративное развитие растений даже при индукции коротким днем, тогда как обработка ГК сняла полностью эту реакцию, а ИУК не оказывал влияния на генеративное развитие. По-видимому, генеративное развитие периллы при длинном дне под воздействием ГМК в какой-то степени связано с нарушением баланса гибберелинов, а не ауксинов.

Результаты наших опытов показывают, что действие ГМК на рост и физиологию растений в определенной степени задевает метаболизм эндогенных ростовых веществ, в частности гибберелина и гетероауксина. В этом вопросе очень многое остается не выясненным. Возможны несколько путей действия ГМК на метаболизм ростовых веществ, но наиболее вероятным нам кажется нарушение нуклеинового обмена, приводящее затем к расстройству ферментной системы, ответственной за синтез ростовых веществ. По данным Л. Д. Кулакли с сотрудниками [24], под воздействием ГМК в тканях растений заметно снижается поглощение кислорода при дыхании. Одновременно повышается активность ферментов дыхательной системы. Повышение активности ферментов отмечено также нами. Повышение активности ферментов авторы объясняют как реакцию для вовлечения молекулярного кислорода из других органических соединений путем их окисления в дыхательную систему.

Вероятно, окислению подвергаются и эндогенные ростовые вещества, вследствие чего нарушается их баланс в тканях растений. Если действительно ГМК нарушает баланс эндогенных ростовых веществ, то, очевидно, у обработанных растений содержание последних должно отличаться от контрольных.

Для проверки этого предположения мы определяли содержание эндогенных ауксинов в растениях кукурузы. Семена растений кукурузы замачивались 0,1%-ным раствором МГ-Т в течение 2 часов и высевались на участке 23/V. На 28/VIII опытные и контрольные растения характеризовывались следующими показателями (табл. 4).

Таблица 4
Биометрические данные кукурузы сорта «Днепропетровская», семена которой были обработаны МГ-Т (посев 23/V, измерения 28/VIII 1968 г.)

Варианты	Высота		Диаметр корневой шейки		Количество листьев		Макс. дли- на листьев		Макс. ши- рина ли- стьев		Количество отмерших листьев		Сухой вес 1 дм ² по- верхности	
	см	%	см	%	шт	%	см	%	см	%	шт	%	мг	%
К	233	100	2,20	100	10,5	100	83	100	9,4	100	3,5	100	0,519	100
МГ-Т 0,1 %	168	72,2	1,35	61,4	11,0	104,6	55	66,3	6,3	67,1	0,5	14,3	0,409	79,0

Как показывают данные табл. 4, растения, выращенные из обработанных семян, по всем показателям роста, кроме количества листьев, отставали от контрольных. Увеличение листьев происходило за счет продлевания жизни отдельных листьев, вследствие чего уменьшалось количество отмерших.

Внешне опытные растения не имели формативных изменений и выглядели как карликовые формы кукурузы (рис. 4). Образцы листьев контрольных и опытных растений фиксировались и лиофильно высушивались для анализов, в том числе и ростовых веществ.



Рис. 4. Растения кукурузы. Слева—контроль, справа—из семян, обработанных 0,1%-ным ГМК.

Определение ауксинов и ингибиторов производилось по Кефели и Гурецкой [25]. Хроматографическим разделением на бумаге ростовых веществ было обнаружено по 10 пятен при ультрафиолетовом освещении как у контрольных, так и обработанных растений. Одинаковое значение R_f и окраска (свечение) обнаруженных пятен показывают, что состав этих веществ не изменился под воздействием ГМК. Последующее определение активности обнаруженных веществ произведенной по биопробе на растяжении колеоптиля пшеницы приведено в гистограмме (рис. 5).

Как видно из диаграммы, вещества 1, 2 и 4, обработанных ГМК растений по активности значительно превосходят таковые у контрольных

растений. В то же время вещества 8, 9, 10 оказались активнее у контрольных растений. Концентрация веществ, использованных для биопробы в нашем опыте, была в 5 раз меньше концентрации в исследуемом объекте. Надо полагать, что при увеличении концентрации до уровня содержания их в живых растениях активность веществ изменится в ту или иную сторону. В частности, мы полагали, что вещества 1, 2, которые в малых дозах оказались на 70—80% активнее контрольных, при повышении их концентрации в 5 раз, возможно, оказали бы ингибирующее действие.

Действительно, когда мы испытали экстрагированные ростовые вещества в сумме, при концентрации, равной естественной, то вещества, содержащиеся в листьях обработанных ГМК растений, оказывали значительно более сильное ингибирующее действие, чем контрольные (рис. 6).

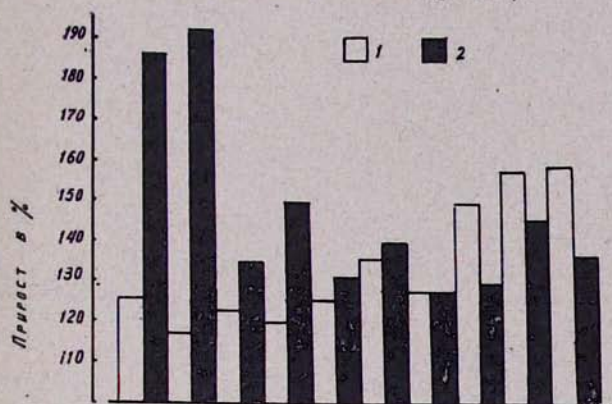


Рис. 5. Гистограмма ростовых веществ, выделенных из листьев кукурузы.

1. Необработанные растения. 2. Растения из обработанных ГМК семян.

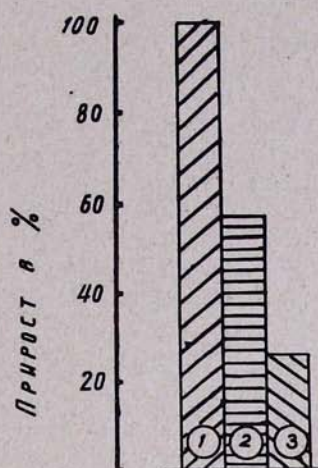


Рис. 6. Рост coleoptiles пшеницы под воздействием суммы ростовых веществ, экстрагированных из обработанных ГМК (3) и не обработанных (2) растений кукурузы. Контроль (1).

Эти предварительные данные об изменении содержания эндогенных ростовых веществ показывают, что, действительно, механизм действия ГМК в определенной степени сопряжен с метаболизмом ростовых веществ растений.

На основании наших предварительных исследований о механизме действия ГМК на рост растений можно сделать следующее заключение.

Ингибирующее действие ГМК на рост растений выражается в подавлении митотического деления клеток меристемы апикальных частей и роста клеток в зоне растяжения. Воздействие ГМК нарушает, помимо других звеньев обмена веществ, также обмен эндогенных ростовых веществ, в частности ауксинов, гибберелинов и ингибиторов. Гетероауксин и гибберелин полностью или частично снимают торможение роста и изменение некоторых физиологических процессов растений, индуцированных ГМК.

Нарушение баланса эндогенных ростовых веществ приводит к изменению нормального хода ростовых и ряда физиологических процессов.

Дальнейшие исследования в этом направлении помогут правильно понимать ростовые процессы и возможности их регуляции.

ЛИТЕРАТУРА

1. Schoene D. L. and Hoffman O. L. Science, 109, 1949.
2. Lang A. Proc. IV internat. congr. biochem. Pergamon Press., 6, 1959.
3. Haber A. H., White I. D. Plant physiol. 35, № 4, 1960.
4. Мельников Н. Н. и Баскаков Ю. А. Химия гербицидов и регул. роста раст., 1962.
5. Ракитин Ю. В., Поволоцкая К. Л., Гейден Т. М. и Чернева К. Г. Физиол. раст., том 5, вып. 3, 1958.
6. Goris A., Bouriquat R. Bull. Soc. chim. biol., 35, № 11—12, 1953.
7. Callagn I. I. and Uan-Norman R. W. Science, 123, 1956.
8. Arnaud I., Barge P., Rienez M. and Gautchieret R. I. Compt Rend Acad Agric France 42, 3, 1956.
9. Esau E. Hilgardia, 27, 1, 1957.
10. Ernest M., Gifford I. R. Amer Journ. Bot., 43, 1, 1956.
11. Ракитин Ю. В. и Сваринская Р. А. Физиол. раст., 4, 2, 1967.
12. Ермолаева Е. А., Козлова Н. А., Бацка П., Шилова М. А. и Васильева М. Е. Тр. БИН им. Комарова АН СССР, сер. IV, 15, 1962.
13. Поволоцкая К. П. «Итоги науки», 2, хим. средств. стимул. и торм. физиол. проц. раст., 1958.
14. Овчаров К. Е. «Итоги науки», 2, хим. средств. стимул. и торм. физ. проц. раст., 1958.
15. Leopold A. C., and Klein W. H. Science, 114, 1951.
16. Баскаков Ю. А. «Итоги науки», биол. науки, 2, 1958.
17. Бутенко Р. Г., Баскакова Ю. А. Физиол. раст., 4, № 7, 1960.
18. Поволоцкая К. П., Баскакова И. В., Хованская И. В. Физиол. раст., 7, № 1, 1960.
19. Nooden D. Phys. plantarum, vol 22, 2, 1969.
20. Боннер Дж. Молекулярная биол. развития, 1967.
21. Зёдинг Г. Ростовые вещества раст., 1955.
22. Козлова Н. А., Ермолаева Е. А. и Бацка П. ДАН СССР, 130, 1, 1960.
23. Бутенко Р. Г. Культ. изолиров. тканей и физиол. морфогенеза раст., 1964.
24. Кулакки Л. Д., Калинин Ф. Л., Троян В. М., Болгова Н. С. Рост и устойчивость раст., 1965.
25. Кефели В. И. и Турецкая Р. Х. Методы определения регул. роста и гербицидов, 1966.

Ա. Հ. ԱՅՐԱՀԱՄՅԱՆ

ԲՈՒՅՍԵՐԻ ԱՀՄԱՆ ՎՐԱ ՄԱԼԵՆԱՅԻՆ ԹԹՎԻ ՀԻԳՐԱԶԻԴԻ
ԱԶԴՄԱՆ ՄԵԽԱՆԻԶՄԻ ՀԱՐՑԻ ՇՈՒՐՋԸ

Ա մ փ ո փ ու մ

Ըստ գրականության տվյալների՝ մալեինային թթվի հիդրազիդը (ՄԹՀ) բույսերի վրա ազդում է որպես աճման արգելակիչ, միաժամանակ խախտելով նրանց նյութափոխանակության ընթացքը: ՄԹՀ-ի այդ հատկությունը օգտագործվում է բուսաբուծության մեջ պրակտիկ նպատակներով:

Զնայած եղած բազմաթիվ հետազոտությունների, ՄԹՀ-ի ազդեցության շատ կողմեր մնում են չպարզված: Մասնավորապես ռսումնասիրված չէ այդ

նյութի ազդեցությունը էնդոգեն ածման նյութերի վրա, որը հավանաբար հանդիսանում է ՄԹՀ-ի ազդման մեխանիզմի օղակներից մեկը:

Հոդվածում շարադրվում են այդ ուղղությամբ կատարված որոշ փորձերի արդյունքները: Պերիլայի և մասամբ արևածաղկի բույսերի վրա կատարված փորձերով ցույց է տրված, որ ՄԹՀ մշակված բույսերի մոտ արգելակվում է աճը, նոր տերևների առաջացումը և հենքի մահացումը: Բացի այդ, այդպիսի բույսերի մոտ ավելանում է ընդհանուր քլորոֆիլի քանակը, ուժեղանում է ֆոտոսինթեզի ակտիվությունը և թուլանում է քլորոֆիլի կապը սպիտակուցի հետ:

Գիրեբերլինային թթվի (ԳԹ) և հետերոաուկսինի (ՀԱ) ազդեցության տակ ՄԹՀ-ով մշակված բույսերի մոտ վերը նշված փոփոխությունները լիովին կամ մասնակիորեն վերանում են:

Այս փորձերի արդյունքները հիմք են տալիս ենթադրելու, որ ՄԹՀ ազդեցության տակ խախտվում է բույսերի ներքին ածման նյութերի նյութափոխանակությունը, որի հետևանքով փոփոխվում է այդ նյութերի քանակը կամ ակտիվությունը:

Այս դրույթը պարզելու համար կատարվել է եզրակացությունների ՄԹՀ մշակված և ստուգիչ բույսերի ներքին ածման նյութերի որոշում խրոմատոգրաֆիկ եղանակով: Որակական տարբերություն փորձարկվող և ստուգիչ բույսերի մոտ չի հայտնաբերվել: Անջատված նյութերի ակտիվության որոշումը կոլե-ոպտիլների տեստի միջոցով ցույց է տրվել, որ որոշ նյութերի ակտիվությունը ստուգիչ բույսերի մոտ զգալիորեն ավելի բարձր է:

Արվում է եզրակացություն, որ ՄԹՀ խախտում է բույսերի ածման նյութերի հավասարակշռությունը, որը և բերում է ածման և ֆիզիոլոգիական պրոցեսների խախտմանը: Գիրեբերլինային թթուն և հետերոաուկսինը լրիվ կամ մասնակի վերացնում են ՄԹՀ-ի կողմից առաջացրած ածման արգելակումը և որոշ ֆիզիոլոգիական պրոցեսների խանգարումը: