

О ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТИ КОРНЕЙ КУКУРУЗЫ К АУКСИНУ

В. О. КАЗАРЯН, Г. Г. ГАБРИЕЛЯН, Н. В. БАЛАГЕЗЯН

В опытах на изолированных и интактных корнях кукурузы (ВИР-42) с применением индолилуксусной кислоты различной дозы выявлены стимулирующие, ингибирующие и токсические концентрации ауксина. Положительная или отрицательная реакция корней к той или иной концентрации ауксина определяется возрастом и размерами корней, а также надземных органов. Делается вывод о том, что реакция корней на воздействие ауксина носит системный характер и в этой системе важнейшим фактором является корне-лиственное взаимоотношение.

Ключевые слова: ауксин, кукуруза.

В настоящее время накоплен огромный фактический материал, свидетельствующий о широком спектре физиологического действия ауксина [2, 3, 29, 33]. Физиологический эффект ауксина определяется многими факторами, среди которых кардинальное значение имеют как структурно-функциональные особенности тканей (как гистологической мишеней действия ауксина), так и место их расположения в системе целого организма [8, 14, 22, 28, 31, 32, 34].

Ауксины принимают участие не только в морфогенезе растений, но и во многих звеньях метаболической деятельности—в азотном и углеводном обмене [19], процессах поглощения ионов кальция, калия и др. [9], нуклеиновом обмене [11], в передвижении веществ [10], влияют на активность окислительных ферментов [4] и т. д.

Приведенный далеко не полный перечень примеров, безусловно, свидетельствует об определенном положении ауксинов в системе эндогенной регуляции жизненных процессов растений. Однако современные представления о роли ауксинов в морфотрофической функции растений остаются пока не ясными. Видимо, сведения о природе гормональной регуляции растений можно получить в ходе исследований явлений второго порядка. Так, если о структурной локализации синтеза ауксинов или особенностях его перемещения и т. д. имеются вполне убедительные данные [7, 12, 13, 16, 17, 23, 30], то о структурной дифференциации их регуляторной функции в пределах полярных органов растений у нас пока неполные представления. Неизвестно, в частности, регулируют ли ауксины апикальный рост корней или мишенью их действия в основном служат надземные органы растений. Литературные данные о влиянии ауксинов на корневую систему неоднозначны, хотя в большинстве экспериментов получен ингибирующий эффект [18, 21]. При этом показа-

телем чувствительности корней одни исследователи считают его ингибирующий эффект, а другие—стимулирующий. В то же время при моделировании регуляторной функции ауксинов его ингибирующий эффект не всегда может служить показателем чувствительности.

Общеизвестно, что внутреннее состояние растительного организма в течение онтогенеза не остается постоянным, в связи с чем как интенсивность синтеза ауксинов, так и их влияние на отдельные процессы и органы в онтогенезе растений весьма различны. В этом плане наши представления об изменениях процессов жизнедеятельности, в том числе и энергии роста корней при различном уровне поступления ауксинов из надземных органов, сравнительно скудны. Затруднения при исследовании данного аспекта зачастую связаны с тем обстоятельством, что мы не располагаем данными о количестве ауксинов, поступающих из надземных органов в корневую систему на различных этапах онтогенеза. В связи с этим для выявления реакции корней на ауксины приходится прибегать к применению экзогенных ауксинов. При этом не исключается, что реакция интактных корней на ауксины носит системный характер, почему и при подобных исследованиях необходимо учитывать также наличие других органов растений [6, 20]. Исходя из этого, в настоящей работе сделана попытка исследовать чувствительность корней к индолилуксусной кислоте (ИУК) с точки зрения целостности организма, с учетом возрастного фактора.

Материал и методика. Объектом исследований явились этнолированные проростки гибридной формы кукурузы ВИР-42, которые выращивались в стеклянных кюветах, в условиях влажной терморегулируемой камеры. Действию ИУК подвергались в одном случае 20-миллиметровые отрезки терминальных зон корней, во втором—изолированные, но целые корни, а в третьем—интактные корни кукурузы, причем в первых двух вариантах опыты проводились на среде с 1%-ной глюкозой. О чувствительности корней к ИУК судили по результатам измерений их суточного прироста после 8-часового воздействия. При этом учитывался как его стимулирующий, так и ингибирующий эффект. Наблюдения велись также за ходом восстановления нормального роста корней после его ингибирования высокими, но не летальными дозами ИУК.

При учете чувствительности корней к ауксину возникла необходимость эмпирически выяснить пороговую границу летальной дозы ИУК для каждого возрастного состояния корней (рис. 1), что безусловно интересно и в теоретическом аспекте. Индикатором

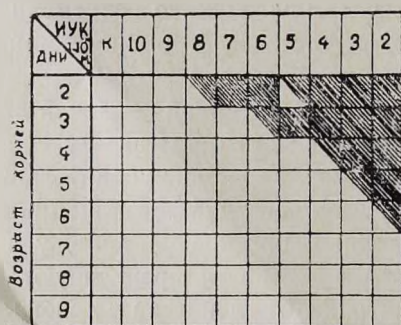


Рис. 1. Токсическое действие ауксина в зависимости от его концентрации и возраста корней. Полностью заштрихованные квадраты—летальный эффект проявляется в растущих и дифференцированных зонах корней, частично заштрихованные квадраты—летальный эффект проявляется только в растущей зоне корней, незаштрихованные квадраты—токсическое действие ауксина отсутствует.

омертвления клеток служил 0,025%-ный водный раствор метиленовой сини. Отрезки корней после воздействия ауксином высокой концентрации погружались на 5 ч в раст-

вор метиленовой сини (при температуре 20°). Затем они тщательно промывались водой и в течение 18 ч при той же температуре инкубировались в чашках Петри на влажной фильтровальной бумаге (рис. 2). После инкубации неживые участки корней оставались сильноокрашенными (темно-синими), а метиленовая синь живых клеток под воздействием ферментов дыхательной цепи обесцвечивалась, приобретая бледно-зеленую окраску (причем живые и мертвые участки корней визуально легко идентифицировались).

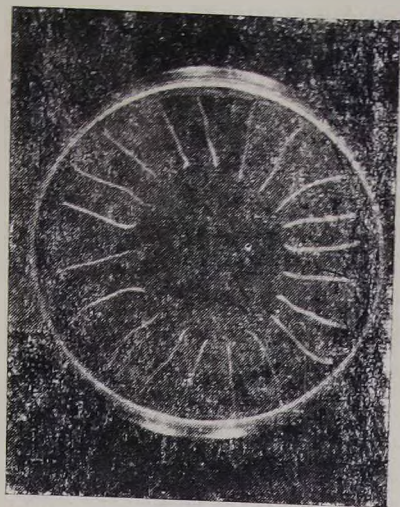


Рис. 2. Инкубирование отрезков корней в чашках Петри.

Результаты и обсуждение. Приведенные кривые (рис. 3) показывают, что все примененные концентрации ИУК оказывают ингибирующий эффект на суточный прирост отрезков зародышевых корней. Интересно, что ингибирование роста отрезков зародышевых корней в большом диапазоне концентраций ИУК (от 10^{-10} до 10^{-6} М) проявляется почти на одном и том же уровне. Более значительное ингибирование суточного прироста отрезков зародышевых корней наблюдается при применении концентрации ИУК выше 10^{-5} М, а при концентрации 10^{-2} М рост их прекращается. Причем степень ингибирования в определенной степени коррелирует с потенциальной способностью к росту, которая с возрастом растений изменяется. Так, суточный прирост отрезков зародышевых корней 3—4-дневных растений ингибируется в гораздо большей степени, чем 6—7-дневных. Таким образом, с возрастом растений потенциальная способность их зародышевых корней к росту понижается, в связи с чем и ингибирующий эффект ИУК становится менее выраженным.

Аналогичное ослабление потенциальной способности к росту с возрастом наблюдается и у отрезков придаточных корней (рис. 4). Ингибирующее влияние ИУК на их рост обнаруживается при воздействии более высокими концентрациями (более 10^{-7} М). При этом, если у отрезков зародышевых корней степень ингибирования ростовых процессов определяется их потенциальной способностью к росту, то здесь такая корреляция наблюдается не всегда. Интересно отметить, что наиболее высокую чувствительность к ауксину проявляют отрезки придаточных корней среднего возраста. Так, у 5-дневных растений чувствительность отрезков придаточных корней к ИУК слабее, чем у 7—9-дневных растений. Видимо, в результате сравнительно слабой чувствительности терминальных сегментов придаточных корней в начальный период ингибирование их роста обнаруживается при воздействии сравнительно более высокими концентрациями ИУК (более 10^{-5} М). На основании полученных данных можно констатировать, что отрезки зародышевых и

придаточных корней проявляют различную чувствительность к ИУК, уровень которой с возрастом изменяется. Интересно также, что аналогичная корреляция между чувствительностью корней к ауксину и возрастными изменениями органов (через которые вводится ауксин) выявлена у осины [5].

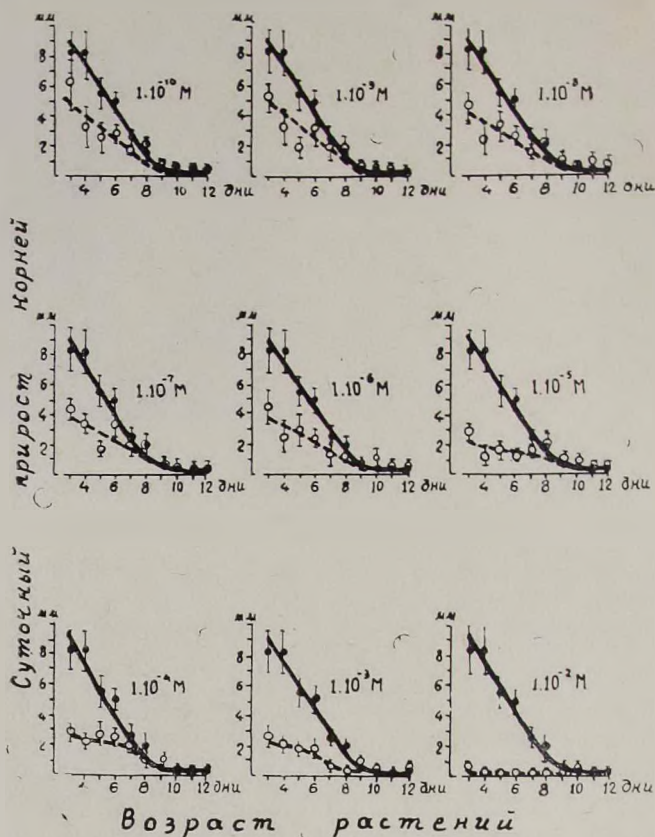


Рис. 3. Суточный прирост отрезков зародышевых корней в зависимости от концентрации ауксина и возраста растений.

Сплошные линии—контрольный, пунктирные—опытный варианты.

Физиологическая сущность возрастных изменений чувствительности отрезков корней к ИУК достаточно сложна и, видимо, определяется не одним, а многими морфофизиологическими параметрами. Так, исследование интактных корней репчатого лука показало, что возрастные изменения их чувствительности к ауксину в определенной степени коррелируют с изменением величины эпидермальных клеток ростовой зоны корней [25]. Следовательно, чувствительность этих клеток к ауксину, по-видимому, также изменяется в процессе увеличения общих размеров и возраста корней.

Опыты, проведенные с кукурузой, показали, что наличие вышеприведенной системы корреляций можно выявить не только у целых корней, но и у их терминальных сегментов, при условии учета их первоначаль-

ной величины (рис. 5). С этой целью использовались три различных раствора ИУК (0,1; 1,0; 10,0 мг/л), под воздействием которых ингибирующий эффект проявляется достаточно наглядно. В начальный период формирования корней, когда их величина не превышает 35 ± 5 мм, их

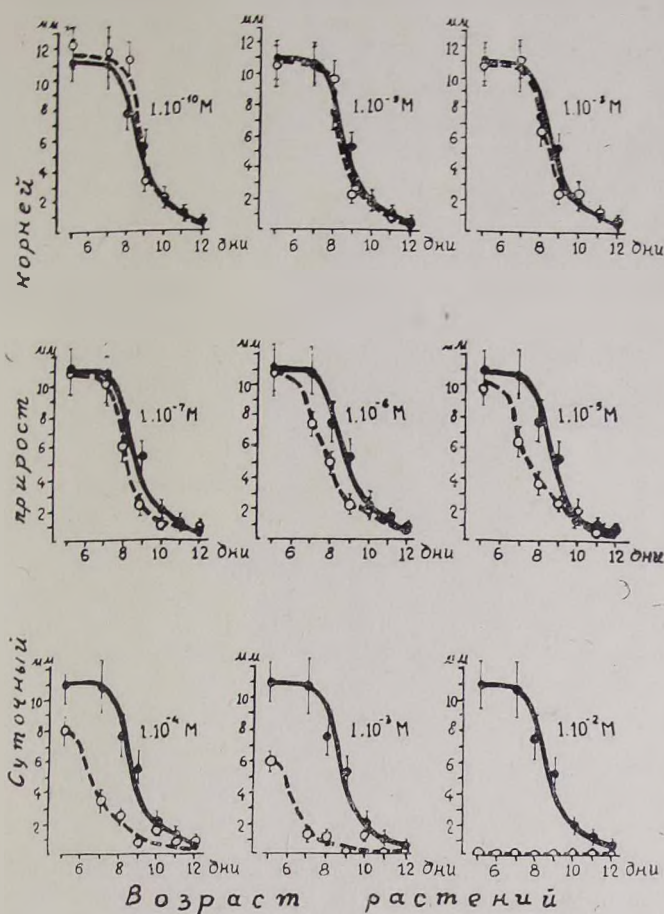


Рис. 4. Суточный прирост отрезков придаточных корней в зависимости от концентрации ауксина и возраста растений. Сплошные линии—контрольный, пунктирные—опытный варианты.

терминальные отрезки почти не проявляют чувствительности к ауксину (рис. 5А). В дальнейшем, по мере увеличения размеров корней (в определенных пределах), чувствительность их терминальных отрезков к ауксину постепенно повышается, достигая максимума при величине корней 60—65 мм. При этом чем выше концентрация ИУК, тем в большей степени проявляется чувствительность отрезков корней к ней. Так, например, если концентрация ИУК равна 0,1 мг/л, то максимальное ингибирование роста не превышает 40%, а при концентрации 10 мг/л доходит до 80%. В дальнейшем, когда величина корней составляет 80—95 мм, чувствительность их терминальных сегментов к ауксину по-

нижается, а при еще большем увеличении корней (95 мм и более) она вновь повышается.

Таким образом, изменение чувствительности терминальных сегментов корней к ауксину с возрастом проявляется более наглядно, если учитывается первоначальная величина корней.

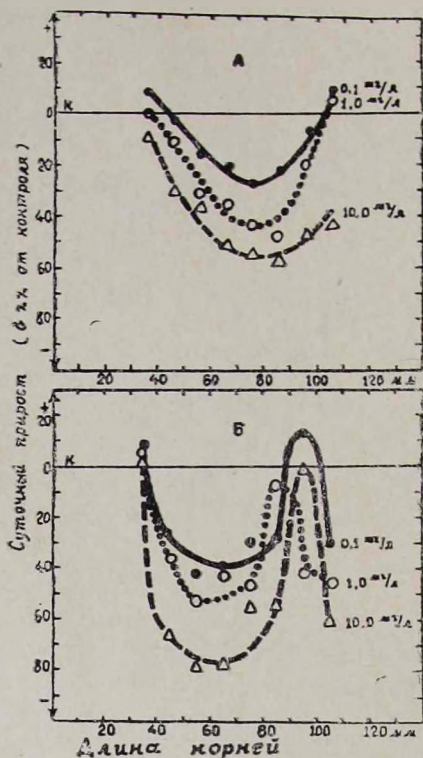


Рис. 5.

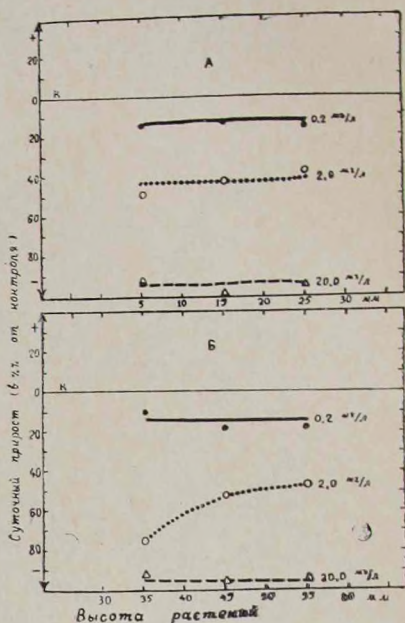


Рис. 6.

Рис. 5. Суточный прирост отрезков (рис. А) и целых (рис. Б) корней в зависимости от их первоначальной величины и концентрации ауксина.

Рис. 6. Суточный прирост интактных корней различных размеров (А—35+5 мм, Б—85+5 мм) в зависимости от величины их надземных частей и концентрации ауксина.

Аналогичная картина изменения суточного прироста наблюдается и у целых корней в зависимости от их линейных размеров и концентрации ИУК (рис. 5Б), с той лишь разницей, что амплитуда изменения их чувствительности в этом случае несколько больше.

Современные представления о целостности живых организмов [15, 24] дают основание полагать, что целостный растительный организм оказывает определенное влияние на общую жизнедеятельность корней. При этом в данном взаимоотношении существенной является корне-листовая корреляция, степень проявления которой, видимо, должна быть более выраженной у возрастно молодых растений, отличающихся интенсивным обменом веществ между корнями и листьями, расположенными

близко друг от друга. Учитывая это обстоятельство, в следующих опытах чувствительность корней к ауксину исследовалась при наличии энергично растущих листьев различных размеров (рис. 6).

Исходя из результатов предыдущих опытов, для исследований были взяты корни двух размеров: 35 ± 5 мм, когда чувствительность корней к ИУК минимальная (рис. 6А), и 85 ± 5 мм, когда корни проявляют максимальную чувствительность к ИУК. В каждом отдельном случае чувствительность корней к ИУК исследовалась соответственно в следующих интервалах размеров надземных частей растений: $-5, 15, 25 \pm 5$ мм, $-35, 45, 55 \pm 5$ мм. Концентрации ИУК были достаточно высокими—0,2; 2,0; 20,0 мг/л.

Полученные данные (рис. 6А) показывают, что если длина корней не более 35 мм, то чувствительность их к ауксину в зависимости от величины интенсивно растущих молодых листьев не изменяется, хотя и замечается определенное ингибирование суточного прироста по мере повышения концентрации ИУК. Когда же величина интактных корней кукурузы составляет 85 ± 5 мм (рис. 6Б), при воздействии ИУК средней концентрации (2 мг/л) замечается определенное изменение в их суточном приросте в зависимости от величины растущих листьев. Причем наибольшее угнетение суточного прироста корней наблюдается при минимальной величине формирующихся листьев (35 ± 5 мм). Когда же размеры листьев увеличиваются ($45, 55 \pm 5$ мм), то угнетение суточного прироста под воздействием ИУК заметно ослабевает (приблизительно на 28%). Через некоторое время после прекращения воздействия на корни нетоксичными дозами ауксина его ингибирующий эффект на рост корней исчезает и восстанавливается нормальный суточный прирост. При этом чем выше концентрация ауксина и продолжительнее его воздействие, тем больше затягивается время восстановления нормального роста корней [1, 26, 27].

В исследованиях, проведенных нами в данном аспекте, применяемая для ингибирования роста корней концентрация ИУК составляла 20 мг/л (в результате воздействия которой в предыдущих опытах наблюдалось глубокое подавление ростовых процессов). Исследовались интактные корни двух размеров—35 и 85 ± 5 мм, а каждый из них в трех различных интервалах величины надземных частей (интенсивно растущих листьев) растений. Так, когда брались интактные корни длиной 35 ± 5 мм, величина надземных частей равнялась $4 \pm 3, 13 \pm 5$ и 24 ± 5 мм, если же брались корни 85 ± 5 мм, то величина надземных частей соответствовала $32 \pm 5, 42 \pm 5$ и 52 ± 5 мм. После 6-часового воздействия ИУК на корни растения переносились в стерильные условия с 1%-ной глюкозой, и в дальнейшем проводились наблюдения за суточным ходом прироста корней в течение 4 дней.

Полученные результаты наглядно показывают (рис. 7), что темп восстановления прироста корней у растений с 35-миллиметровыми корнями (рис. 7А) не зависит от величины надземных частей растений. Когда же длина интактных корней увеличивается (85 мм), то темп вос-

становления их суточного прироста определяется величиной надземных частей растений и приобретает иной характер (рис. 7Б). При этом если величина надземных частей растений невелика (32 ± 5 мм), то суточный прирост корней восстанавливается с большой задержкой и даже на четвертый день опыта не достигает уровня контроля. При величине надземных частей до 42 мм суточный прирост корней восстанавливается за три

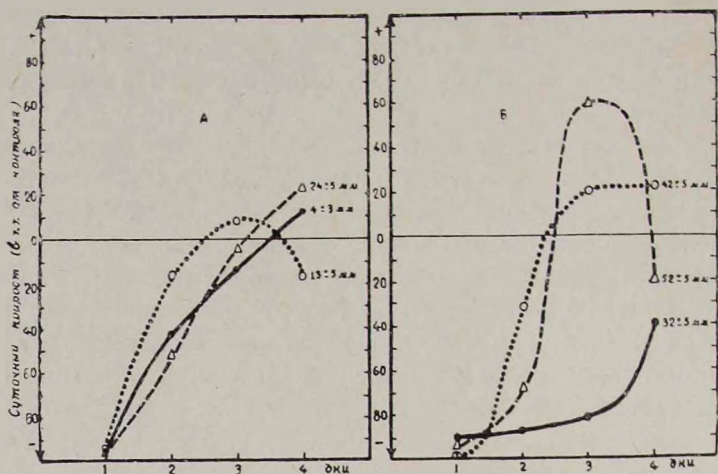


Рис. 7. Ход восстановления суточного прироста интактных корней разной величины (А— 35 ± 5 мм, Б— 85 ± 5 мм) в зависимости от размеров формирующихся листьев.

дня, превышая контроль на 20 %, и, наконец, при величине листьев 52 мм суточный прирост корней преобладает над контрольным на 60 %.

Исследования, проведенные данным методом, еще раз подтверждают, что реакция корней на воздействие ауксином является результатом координированного действия корней и надземных частей растений.

Таким образом, результаты опытов свидетельствуют о том, что реакция корней на воздействие ауксином носит системный характер, и в этой системе важнейшим фактором является корне-лиственное отношение. При этом степень влияния надземных частей растений на чувствительность корней к ауксину определяется их автономными свойствами (которые в процессе жизни корней не остаются постоянными).

Институт ботаники АН АрмССР

Поступило 14.V 1980 г.

ԱՌՌՔՄԻՆԻ ՆԿԱՏՄԱՄԲ ԵԳԻՊՏԱՅՈՐԵՆԻ ԱՐՄԱՏՆԵՐԻ ԶԳԱՅՆՈՒԹՅԱՆ ՀԱՐՅԻ ՎԵՐԱԲԵՐՅԱԼ

Վ. Հ. ՂԱԶԱՐՅԱՆ, Գ. Դ. ԳԱԲՐԵԼՅԱՆ, Ն. Վ. ԲԱԼԱԳՅՈՋՅԱՆ

Հետազոտվել է ինդուկցացիայի ազդեցությունը եգիպտացորենի (Վիր-42) չհեռացված և մեկուսացված արմատների վրա, բացահայտվել են դրան խթանող, արգելակող և թունավոր խտուրթյունները:

Արմատների դրական կամ բացասական ռեակցիան աուքսինի որևէ խտություն նկատմամբ պայմանավորված է արմատների երկարությամբ, հասակով և տերևների մեծությամբ:

Եզրակացվում է, որ արմատների ռեակցիան աուքսինի ազդեցության նկատմամբ կրում է սիստեմային բնույթ և այդ սիստեմում կարևոր գործոն է արմատ-տերևային փոխհարաբերությունը:

ON SENSITIVITY OF CORN ROOTS TO AUXINE

V. O. KAZARIAN, G. G. GABRIELIAN, N. V. BALAGIOZIAN

Stimulating, inhibitory and toxic concentrations of auxine with the use of isolated and intact corn roots with application of indolylacetic acid of various concentrations have been revealed. Positive and negative reaction of roots to auxine concentrations is defined by the age and size of roots as well as by size of overground organs. A conclusion has been made that reaction of roots to auxine effect has a system characteristics and the most important factor is the root and leaf relationship.

ЛИТЕРАТУРА

1. Абрамова Н. Г. В сб. Синтез современ. научн. знаний. М., 1973.
2. Гимбург К. З., Ошарова Л. М., Кендрашева Н. А. В сб. Рост и нормальная регуляция жизнедеятельности растений. М., 1974.
3. Гуськов А. В. Успехи совр. биологии. 80, 1, 1975.
4. Землянухин А. А., Звягинцев В. И. Физиол. раст., 14, 2, 1967.
5. Кулакова И. А., Фирсова Г. И. Сб. трудов Моск. обл. пед. ин-та им. Н. К. Крупской. М., 1976.
6. Леопольд А. Рост и развитие растений. VI. Ауксины. М., 1968.
7. Лихолай Т. В., Груздева Л. П., Морозова Е. В., Левина Л. А., Бизенкова Л. С. ДАН СССР, 199, 1, 1977.
8. Лихолай Т. В., Морозова Е. В., Левина Л. А. Уч. зап. Моск. обл. пед. ин-та им. Н. К. Крупской, 1970.
9. Медведев С. С., Максимов Г. Б., Вестн. Ленинград. ун-та, 9, 1975.
10. Поволоцкая К. Л., Ракитин Д. В., Хованская И. В. Физиол. раст., 9, 3, 1962.
11. Полевой В. В., Леонова Л. А. Регуляторы роста и рост растений. М., 1964.
12. Турецкая Р. Х., Кефели В. И. Успехи совр. биол., 66, 1, 1968.
13. Турецкая Р. Х., Кефели В. И., Чумаковский Н. Н., Тихонова Б. Б., Селикин В. И. Физиол. раст., 19, 6, 1972.
14. Чайлахян М. Х. Факторы генеративного развития. Тимирязевские чтения, 25, М., 1964.
15. Югай Г. А. Вопросы философии. 12, 1960.
16. Яворская В. К. Рост и устойчивость. Респ. межвид. сб., 4, 1968.
17. Andreae W. A., Robenson J. R., Van Isselstein M. W. H. Plant Physiol., 36, 6, 1961.
18. Andreae W., A., Venis M. A., Jursic F., Dumas T. Plant Physiol., 43, 9, 1968.
19. Austin A. Current Sci., 30, 1, 1961.
20. Chadwick A. V., Burg S. P. Plant Physiol., 42, 3, 1967.
21. Chadwick A. V., Burg S. P. Plant Physiol., 45, 2, 1970.
22. Clark H. E., Kerns K. R. Science, 95, 1942.
23. Davies P. J., Doro J. A., Tarbox A. W. Physiol. Plant., 36, 4, 1976.

24. *Dier S. L., Torre G de-la, Lopez-Saez S. F.* Planta, 97, 4, 1971.
25. *Eliasson L.* Physiol. plantarum, 16, 1, 1963.
26. *Hejnowicz Z., Erickson R. O.* Wiss. Z. Univ. Rostock, Math. naturwiss. Reihe., 16, 4—5, 1967.
27. *Hejnowicz Z.* Acta Soc. bot. Polon., 37, 3, 1968.
28. *Sacobs W. P.* Am. Naturalist., 88, 1954.
29. *Kögl F., Haagen-Smit A. S., Erxleben H. Z.* Physiol. Chem., 11, 228, 1934.
30. *Leopold A. C., Fuente R. K. dela.* Ann. N. Y. Acad. Sci., 144, 1, 1967.
31. *Leopold A. C., Lam S. L.* Physiol. Plantarum, 15, 1962.
32. *Thimann K. V.* J. Biol. Chem., 109, 1935.
33. *Thimann K. V.* Am. J. Botany, 24, 1937.
34. *Wetmore R. H.* Science, 121, 1955.