

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

С. Я. Золотницкая

О влиянии алкалоидов атропина и хинина на некоторые процессы роста и развития у растений

(Представлено М. Г. Туманяном 7 IV 1947)

О роли алкалоидов в жизни растений в настоящее время нет определенного представления (¹). Наибольшим распространением пользуется взгляд на алкалоиды, как на инертные соединения или продукты распада, удаляемые из круговорота веществ в растении (^{2,3}).

Однако, в литературе встречаются указания на факты, противоречащие общепринятому мнению. Так, (по Madaus) Dragone-Testi удалось ускорить цветение *Iris germanica* и *Scilla pernoia* внесением алкалоидов. В других работах *Chininum sulfuricum* в разведении 1:100.000 и *Coffeinum* 1:10.000, растворенные в обычной воде, способствовали развитию плесени и рассматривались авторами как гормоны (⁴). Ряд указаний о влиянии алкалоидов на прорастание семян, наряду с обширным числом других „раздражителей“ и „бионтизаторов“, как химического, так и физического происхождения содержится в работах проф. Попова и его школы (⁵). Н. Traub (по Whiting и Muggay), отмечавший усиление корнеобразования при воздействии на черенки никотина, считал, что последний в концентрации 0.01% по активности соответствует 0.02% раствору индолмасляной кислоты. Clementine Sonnenschein недавно (1943) сообщила о стимулирующем влиянии атропина на рост и ускорение цветения у сои (⁶).

Наши предыдущие наблюдения над ходом накопления алкалоидов у *Datura metel* привели нас к убеждению о существовании каких то связей между динамикой накопления атропина и гормональной системой растения. Казалась очевидной нецелесообразность выведения за общую скобку обширного комплекса столь сложных и разнообразных по строению веществ, как алкалоиды, отдельные группы которых могут обладать различным биологическим потенциалом.

С целью проверки способности атропина играть активную физиологическую роль, нами был проведен ряд опытов по выяснению его влияния (в виде *Atropinum sulfuricum*) на процессы развития и рост у растений. Одновременно испытывалось действие хинина (*Chininum*

muriaticum), как алкалоида также содержащего в молекуле пиридиновые кольца. Полученные данные по обработке семян конопли, кукурузы, клещевины и дурмана растворами различной концентрации, по укоренению черенков и некоторые другие сопутствующие наблюдения и опыты позволяют установить не отмечавшиеся ранее особенности влияния алкалоидов на процессы развития растений.

Семена кукурузы и конопли с высокой всхожестью (98—99%) обрабатывались растворами в течение 18 и 24 часов. Проращивание велось на фильтровальной бумаге по первому варианту (с выдержкой 18 час.) при переменной температуре с максимумом 30°, а по второму—при температуре 20° соответственно. Семена дурмана и клещевины оставались в растворе в течение 20 часов и затем проращивались—дурман на фильтровальной бумаге, а клещевина в песке, при температуре 20—25° С. Как фон для сравнения использованы α -нафтилуксусная кислота и тиомочевина в различной концентрации. Контролем служила кипяченая вода, на которой готовились реактивы. Время подсчета указано в таблицах.

В первом варианте α -нафтилуксусная кислота и тиомочевина вызывали торможение в начале прорастания и только к концу, когда концентрация ростовых веществ в окружающей среде понижалась вследствие диффузии с водой, потребления зародышем и, возможно, частичного разложения, дали положительный эффект.

Таблица 1

Влияние алкалоидов на прорастание семян конопли и кукурузы

№	п. п.	Реактивы	Концент- рация в ‰‰	Число проросших семян в ‰‰											
				Конопля—I вариант					Конопля—II вариант					Кукуруза— I вариант	
				Часы наблюдений											
				17.	22	41	48	65	17	22	41	65	82	17	22
1	Атропин	0,001	5	37	66	68	77	1	5	37	50	64	0	27	51
2	"	0,0005	7	39	73	81	83	3	7	39	50	76	3	51	75
3	"	0,0001	4	46	71	73	91	2	2	46	70	96	3	63	87
4	"	0,00001	11	29	85	88	99	4	5	29	37	64	9	81	84
5	Хинин	0,001	8	45	68	64	78	4	10	45	74	77	9	66	81
6	"	0,0001	5	24	71	79	85	2	22	24	36	73	9	33	49
7	"	0,00001	2	46	75	78	91	3	9	46	65	99	9	66	72
8	α -Нафтилук- сусная кисл.	0,005	8	10	56	70	97	2	2	6	12	36	6	36	48
9	Тиомочевина	0,2	6	20	81	83	87	—	4	20	47	71	9	54	63
10	Контроль	—	12	36	76	77	80	2	8	36	45	75	3	66	78

Слабо задерживающее влияние в начале прорастания обнаружили также варианты с алкалоидами. Раствор высокой концентрации—атропин 0.001‰ и хинин 0.001‰ замедляли до конца прорастание семян по сравнению с контролем. Растворы алкалоидов слабой концентрации 0.0001‰—0.00001‰ оказались стимулирующими прорастание. Отмечается коррелирование между концентрацией растворов и скоростью

прорастания семян. Наиболее отчетливо влияние алкалоидов проявилось во втором варианте, спустя 65 час. от начала опыта, когда число всходов на фоне хинина 0.001% составило 74%, а с атропином 0.0001%—70% при 45% у контроля. Обработка α -нафтилуксусной кислотой дала снижение до 30%. Пониженная температура и длительность экспозиции привели к изменению абсолютной и относительной активности алкалоидов как реагентов. В данном случае корреляции между концентрацией раствора и вызываемым эффектом не наблюдалось. Можно предположить, что концентрация растворов, взятых для обработки, могла измениться до поступления в семена, а также внутри них, под влиянием длительного воздействия и снижения интенсивности жизнедеятельности зародыша при более низкой температуре. В пользу этого говорит усиление тормозящего действия α -нафтилуксусной кислоты.

Резкое усиление ответной реакции дурмана и клещевины, содержащих гиосциамин и рицинин, свидетельствуют о биологическом значении алкалоидов для прорастания семян. Как пример приводятся данные по дурману.

Проростки клещевины на фоне атропина 0.0005% на 10-й день, (когда 70% контрольных семян наклюнулись и развивали корешок, а только 30% вынесли семедоли на поверхность почвы) достигали высоты 10—12 см, отличаясь быстрым развитием, размером и ярко-зеленой окраской семедолей, а также числом, длиной и ветвистостью образовавшихся корней. Семена индийского

дурмана с пониженной всхожестью, обработанные перечисленными реактивами, всходили в следующей последовательности: 1. на фоне тиомочевины и атропина—0.005%; 2. на фоне атропина—0.0001% и 0.0005%, хинина—0.005% и α -нафтилуксусной кислоты—0.005%. Контроль дал всходы спустя 5 дней от начала прорастания.

Влияние алкалоидов, проявлявшееся и на последующих фазах развития проростков, неодинаково для различных культур. Степень реагирования кукурузы ниже, чем у масличных (конопля) и алкалоидных (клещевина, дурман). Неодинаково также отношение культур к растворам одной и той же концентрации. Так, корни кукурузы достигают наилучшего развития на фоне хинина 0.001%, у конопли же при этой

Таблица 2
Влияние алкалоидов на прорастание семян дурмана (Полсчет на 8-ой день от начала опыта, температура проращивания 24° С)

№ п.п.	Р е а к т и в ы	Концен-трация в %	% про-росших семян
1	А т р о п и н	0,005	19
2	„	0,0005	44
3	„	0,00005	57
4	Х и н и н	0,005	47
5	„	0,0005	36
6	„	0,00005	35
7	Тиомочевина	0,2	22
8	„	0,02	41
9	α -Нафтилуксусная кислота	0,005	18
10	Контроль	—	21

концентрации хинин тормозит развитие корней. В ряде случаев концентрации, оптимальные для прорастания, не совпадают с таковыми для роста корней. Для дурмана, например, первой является атропин в концентрации 0.0001%, а мощное развитие корней отмечалось на атропине 0.00001%.

Проращивание на растворах слабой концентрации также оказывает существенное влияние на развитие растений. В таблице 3 даны результаты одного из наших опытов. Семена конопли, увлажненные в течение суток между листами фильтровальной бумаги при температуре 19°, проращивались в условиях переменной температуры с максимумом 30°.

Таблица 3

Влияние алкалоидов на размер проростков (размер проростков по группам указан в мм)

№ № п. п.	Реактивы	Концентрация в ‰	Ч а с ы н а б л ю д е н и й										
			17	24	41				79				
			Ч и с л о с е м я н п о г р у п п а м										
			1—3	3—5	5—10	10—15	15—20	20—30	30—40	40—50	50—60	60—70	
1	Атропин	0,000005	32	53	4	33	26	31	7	24	4	2	1
2	Хинин	0,000005	30	49	6	39	15	33	5	15	8	5	1
3	„	0,00005	25	46	7	32	23	29	2	5	8	4	1
4	α-Нафтил-уксусная кислота	0,0005	31	62	—	95	2	—	—	—	—	—	—
5	Контроль	—	20	45	—	38	19	25	—	6	4	—	—

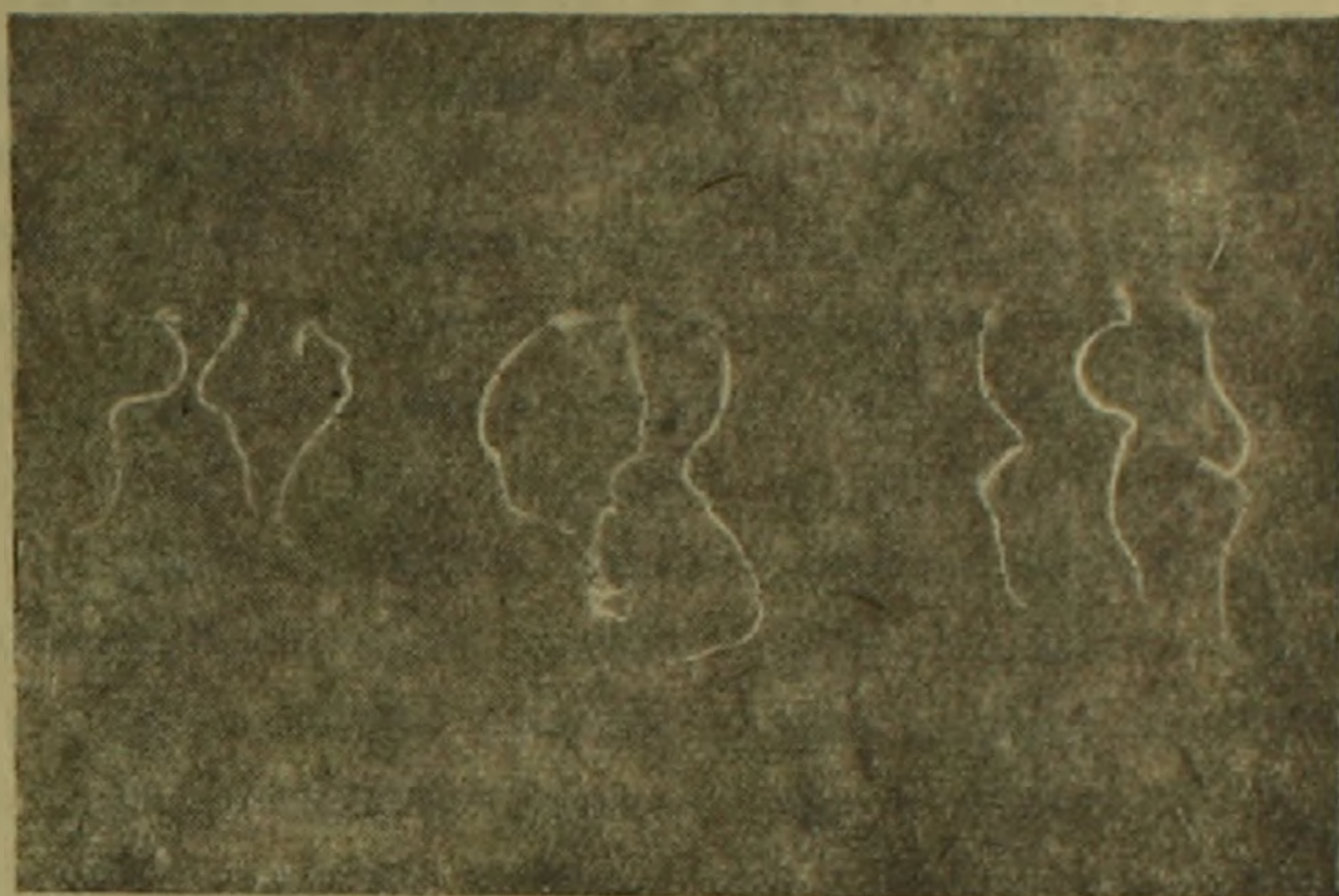
Замечательно, что ускорение роста сопровождалось более мощным развитием и усиленным образованием корневых волосков и вторичных корней. По истечении 48 час. от начала опыта семедоли проростков позеленели и сбросили семенную кожуру, что наблюдалось у контроля для 60% семян лишь спустя 72 часа. (См. рис. на стр. 29)

Полученные данные приводят к выводу об активном действии солей алкалоидов, имеющих в молекуле пиридиновое кольцо, на прорастание семян, рост корней и развитие листа и проростков.

Стимулирующее влияние это сходно с воздействием ряда пиридинсодержащих соединений из группы биоса, являющихся компонентами системы пиридиновых энзимов, на рост корней и развитие листа, выявленным в опытах многих исследователей (7,8,9,10).

Опыты с укоренением черенков показали, что алкалоиды и здесь выступают в роли фактора, увеличивающего число образующихся корней и приводящего к усиленному их росту и ветвлению, превышающему в несколько раз прирост корней у контроля. Черенки *Saropatia officinalis* при 4-х часовой экспозиции, через 15 дней образуют корни у 100% экземпляров на фоне атропина 0.0001% и 0.00001%; хи-

нина—0.0001‰ и 0.00001‰, тиомочевины 0.2‰ и 90‰ на фоне хинина 0.001‰ при 50 ‰ у контроля. В других наших опытах мы наблюдали стимулирующее влияние алкалоидов на образование калюса и корней у *Salix aurea*, причем оптимальная концентрация при выдержке в течение 44 час. оказалась расположенной для хинина между 0.0001‰ и 0.00001‰, а для атропина—0.00001‰. У обработанных алкалоидами черенков наблюдается также ускорение развития почек и бутонов. Так, например, черенки лоха *Elaeagnus angustifolia*, высаженные в песок после 28 час. экспозиции в растворах, зацвели в вариантах с атропином 0.001‰, хинином 0.0001‰ и тиомочевинной 0.2‰ на 38-й день, значительно опередив контрольные растения, хотя число соцветий по вариантам почти не отличалось.



Проростки конопли. Слева на право: 1—контроль, 2—на фоне атропина 0,000005‰ и 3—на фоне хинина 0,000005‰.

Насколько позволяют судить предварительные данные, действие алкалоидов на корневую систему проявляется в основном в виде фактора удлинения корней, подобного предсказанному Вентом и Ван Овербеком и идентифицированному Кёглем в 1936 г. с биотином (¹¹). Использование этого фактора, ускоряющего укоренение и развитие черенков и опыты по совместному влиянию алкалоидов и ауксинов, как представляется, заслуживают большого внимания.

Во всех отмеченных выше случаях мы имели дело с процессами, протекавшими в присутствии ауксинов, причем некоторые из наблюдавшихся явлений, например, эпинастия могли быть приписаны стабилизирующему влиянию алкалоидов или способности растения синтезировать из осколков молекулы алкалоидов необходимые гормональные вещества, как это имеет место у низших растений в отношении веществ из группы биоса.

Ответ на вопрос, обладают ли данные алкалоиды у высших растений самостоятельной регулятивной деятельностью или осуществляют ее лишь в присутствии ростовых гормонов, как было указано в опытах Мартина для колхицина (¹²), и Кёгля для биотина, может дать лишь дальнейшее изучение механизма воздействия алкалоидов на клетку и ферменты. Вследствие небольшого масштаба работы, вопрос о воздействии атропина и хинина на первые фазы развития корней, пока остается открытым. Следует отметить, однако, что нанесением алкалоидов (0.02‰—0.3‰ в ланолине) на декапигированные стебли *Tephrosia tinctoria*

loria нам, при наличии формативных изменений в нижерасположенных побегах и листьях, не удавалось получить тех каллюсообразных разражений, которые легко образуются этим растением под влиянием α -нафтилуксусной кислоты в 0.005% растворе. Для черенков, не укореняющихся или почти не укореняющихся без ауксина, как напр., *Asar palmatum* (¹³), влияние алкалоидов (атропин в концентрации 0.001% при экспозиции в течение 44 час.) сказалось лишь на ускорении развития почек. С этой точки зрения и следует расценивать наблюдения Н. Трауб и противоречащие его выводам данные Whiting и Murrey (¹⁴) о влиянии никотина на укоренение и развитие камбия.

Так как характер воздействия ряда производных соединений одной группы на растения определяется известной „автономностью“ общего им кольца, алкалоиды пиридиновой группы следует признать особой, возникшей на определенном этапе эволюции формой существования, столь необходимых для жизни растения, пиридиновых оснований. Хотя раскрытие специфики действия алкалоидов из группы пиридина является в большой мере задачей биохимии, уже сейчас можно высказать предположение, что активность их проявляется (может быть отчасти) путем усиления концентрации энзим дегидразной группы, с которой они, повидимому, генетически связаны. Влияние алкалоидов на дыхание растений установлено в ряде прямых опытов (^{15, 16}) и косвенно подтверждается накоплением антоциана при воздействии растворов, неодинаковой чувствительностью семян с различным составом запасных веществ к обработке, увеличением темпа накопления атропина, отмеченным нами при культуре *Datura metel* в горных условиях и т. п. Знаменательно, что подобно дыхательному ферменту ведут себя и близкие к атропину по химическому составу гемопиридин и гемоникотин (¹⁷).

Что касается алкалоидов других групп, то вполне вероятна способность их оказывать специфическое, присущее данному ряду, воздействие на растения. Большой интерес, в частности, представляет группа индола (стрихнин, бруцин и др.).

В этой связи очевидно, что термин „стимулирование“ не отвечает сути дела. У растений, продуцирующих алкалоиды, имеет место не кратковременное раздражение, а длительный контроль, вследствие чего здесь может быть уместно говорить о гормональном воздействии.

Подчеркивая общие моменты в действии атропина и хинина, мы не могли здесь остановиться на наблюдавшихся различиях, зависящих от неодинакового строения этих алкалоидов и на влиянии других составных частей молекулы, поскольку рассмотрению этого вопроса должна быть отведена специальная работа.

Подводя итог сказанному, можно сделать следующие выводы:

1. Алкалоиды, содержащие в молекуле пиридиновые (пиперидиновые) кольца, играют активную физиологическую роль в процессах роста и развития растений.

2. Действие это близко к природе действия веществ из группы

биоса и, повидимому, находит свое выражение (может быть частично) при посредстве ферментативного аппарата дыхательной системы.

3. Чувствительность реакции при обработке растворами зависит от культуры, особенно сильно проявляясь у растений, репродуцирующих данный или близкий по составу алкалоид. от материала, используемого для дыхания и содержания ауксинов.

4. Интенсивность и характер воздействия зависят от рода алкалоида и его концентрации, причем оптимальные концентрации для различных процессов не совпадают.

5. Эффект воздействия изменяется в связи с изменением температурного фактора.

Ботанический Сад
Академии Наук Армянской ССР
Ереван, 1947, март.

Ս. ՅԱ. ԶՈՒՆՏՆԻԳԱՅԱ

Ալկալոիդների ազդեցությունը բույսերի աճման եւ զարգացման մի բանի պրոցեսների վրա

Կատարել է գիտաօգործներ և հնդկական արջընկույզի սերմերը տարբեր ժամանակամիջոցներում մշակվել են խինինի, աորոպինի, α-նաֆտիլքացախաթթվի և թիոմիզայնի լուծույթներով հետևյալ կոնցենտրացիաներով.

1. 0,001⁰/₀, 0,0005⁰/₀, 0,0001⁰/₀, 0,00001⁰/₀, 0,00003⁰/₀ և 0,000005⁰/₀:

2. 0,001⁰/₀, 0,0001⁰/₀, 0,00001⁰/₀, 0,00005⁰/₀ և 0,000005⁰/₀:

3. 0,005⁰/₀ և 0,0005⁰/₀:

4. 0,2⁰/₀:

Ի հայտ է բերված պիրիդինային օղակներ պարունակող ալկալոիդների թույլ լուծույթների խթանիչ ազդեցությունը, որոնք ազդում են սերմերի ծլման արագության և ծիլերի հետագա զարգացման վրա. այդ խթանումը, կոտրույի համեմատությամբ, հասնում է մինչև 105⁰/₀-ի: Աճման նյութերի ազդեցության նման խթանիչ ազդեցություն նկատված է *Salix aurea* և *Saponaria officinalis* կալյուսի և արմատների կազմակերպման վրա աորոպինի ու խինինի տարբեր կոնցենտրացիաների ներգործման դեպքում: Լուծույթների ազդեցությունը կախված է ալկալոիդի տեսակից, լուծույթի մեջ նրա կոնցենտրացիայից, օրեկատի բնույթից, էքսպոզիցիայի ժամանակից և ծլեցման պայմաններից:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. А. Н. Голдовский. Журн. общ. биол., 7, № 6, 1946.
2. А. В. Благовещенский. Биохимия растений, 1934.
3. William Seifriz. The physiology of plants. New York, 1938.
4. Gerhard Madaus. Lehrbuch der biologischen Heilmittel. Abt. I. Heilpflanzen. Leipzig.
5. Т. И. Шпильман. Теория и практика бионтизации и мутации, 1935.
6. Clementine Sonnenschein. Berichte 2, Н. 3, 1943.
7. Н. Г. Холодный. Фитогормоны, 1939.
8. Kenneth V. Thimann. Amer. Nat. 75 (757), 1941.
9. Walter Rytz. Ber. Schweiz. bot. ges. 49, 339—399.
10. Bonner, James a. Jesse Greene. Bot. Gaz. 101 (2), 1939.
11. F. W. Went a. Kenneth V. Thimann. Phythormones, 1937.
12. G. Martin. Comp. Read. Acad. Sci 219, 1944.
13. A. E. Hitchcock a. P. W. Zimmerman. Contrib. Boyce Thompson Inst. 863—79, 1936.
14. A. Geraldine Whiting a. Mary Aileen Murrey. The. Bot. Gaz. 108, № 2, 1946.
15. Е. Леман и Ф. Айхеле. Физиология прорастания семян злаков, 1916.
16. С. П. Костычев. Физиология растений, 1937.
17. Ферменты, под ред. А. Н. Баха и В. А. Энгельгарда, 1940.