

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Г. И. ЛАШУК

**К ВОПРОСУ О ВЛИЯНИИ ПРОЦЕССА КОРНЕОБРАЗОВАНИЯ
НА СИНТЕЗ АЛКАЛОИДОВ У ВИДОВ NICOTIANA**

(Представлено академиком Н. А. Максимовым 5 XI 1948)

Мы высказали предположение, что зависимость синтеза алкалоидов от корневой системы (²⁻⁵) определяется не всей корневой системой, а только ее активной частью, первичными корешками, и заключается в корнеобразовательном процессе, в котором принимает участие весь растительный организм как целое (⁶). В описанных ниже экспериментах приводятся примеры связи процесса образования алкалоидов с деятельностью всего растительного организма.

Мы обратились к приему вершкования (декапитации) табака, который, как известно, в сильной мере способствует повышению содержания алкалоидов. Четыре пары однородных по своему развитию табачных растений (сорт «Американ 572») пересаживались в сосуды, где были созданы идентичные для всех растений условия песчаной культуры. Четыре растения в момент образования 6 пар листьев подверглись декапитации; остальные растения были оставлены как контрольные. Образование побегов в пазухах листьев декапитированных растений также было исключено путем удаления почек. Следует отметить, что декапитированные растения табака в условиях достаточного увлажнения и питания давали побеги и из корневой шейки и из корней; эти побеги также удалялись. Опыт длился 1 мес. 25 дней, после чего подопытные растения осторожно извлекались из вегетационных сосудов и их корневые системы тщательно отмывались от песка. В анализ поступали активная масса первичных корней, стебли и листья. Перед высушиванием сырая масса этих частей взвешивалась. Результаты анализов сведены в табл. 1.

Таблица 1*

Повторность	Декапитированные растения						Контрольные растения					
	Корни		Стебли		Листья		Корни		Стебли		Листья	
	вес в г	% ал- кало- идов	вес в г	% ал- кало- идов	вес в г	% ал- кало- идов	вес в г	% ал- кало- идов	вес в г	% ал- кало- идов	вес в г	% ал- кало- идов
№1	93	0,752	42	0,345	69	4,376	42	0,123	64	0,110	67	1,041
№2	106	0,672	51	0,452	57	6,710	47	0,181	63	0,192	60	0,950
№3	80	0,410	45	0,211	36	3,900	30	0,110	55	0,650	38	1,720
№4	110	1,200	46	1,010	65	7,205	83	0,650	82	0,751	59	3,500

* Анализ производился пикратным методом Пфуля по средней пробе образца (?). Содержание алкалоидов выражено в процентах к сухой массе.

Просматривая данные табл. 1, мы замечаем повышение содержания алкалоидов в связи с декапитацией; одновременно же идет и повышение относительного веса сырой массы корней. Хотя полной пропорци-

ональности этой зависимости не наблюдается, но несомненно, что декапитация повышает энергию корнеобразовательного процесса. Чтобы наглядно убедиться в этом, мы в узких стеклянных рамках наблюдали за быстротой роста корешков и убедились, что у декапитированного табака эта энергия роста корней значительно выше.

Таким образом, декапитация табака в значительной мере изменяет соотношения в развитии надземной и подземной частей растения. Декапитация омолаживает листья табака. Они становятся более массивными, переполненными продуктами ассимиляции в силу того, что отток ассимилятов к вновь возникающим листьям и генеративным органам, как это имеет место у недекапитированного табака, устранен. Этот излишек ассимилятов, очевидно, устремляется вниз, в корни, обеспечивая рост побегов от корней, но вместе с тем он не может не влиять как на энергию корнеобразовательного процесса, так и на внутренние условия его осуществления. В результате мы имеем повышение содержания алкалоидов (на связь между процессом корнеобразования и синтезом алкалоидов нами было указано ранее (6)).

Экспериментальную проверку того положения, что приток пластических веществ в корни действительно влияет на содержание алкалоидов, мы находим в наших опытах с трехъярусными прививками между табаком и картофелем. В молодом возрасте картофель (сорт «Ранняя роза») прививался на табак (сорт «Американ 572»). Затем, после достаточно хорошего срастания, верхушка побега картофеля срезалась и в нее вновь прививался табак. В результате мы имели облиственный стебель картофеля, заключенный между корнями и надземной частью табака. Часть стебля картофеля затемнялась и тогда стимулировалось обильное клубнеобразование, интенсивность которого возможно было регулировать по желанию. В одном варианте клубнеобразование исключалось, в другом — ограничивалось 3 клубнями, в третьем — выражалось 7 клубнями, в четвертом — 12 клубнями. Величина клубней в различных вариантах имела незначительные колебания. И хотя клубни 1-го и 2-го вариантов были крупнее, все же их величина далеко не компенсировала количество, что мы проверяли по весу. В анализ поступали: корни табака, клубни картофеля, листья картофеля, листья табака. Данные анализов представлены в табл. 2.

Таблица 2*

Варианты	Корни табака	Клубни картофеля		Листья картофеля	Листья табака
		оболочки	запасная ткань		
Клубней нет . . .	0,98	0,01	0,00	2,12	1,25
3 клубня	0,75	0,01	0,00	1,78	1,67
7 клубней	0,48	—	0,00	0,82	1,44
12 клубней	0,39	—	—	0,36	1,19

* Анализ производился пикратным методом Пфуля по средней пробе каждого образца (?). Содержание алкалоидов выражено в процентах к весу сухой массы.

Из данных табл. 2 видно, что с уменьшением клубнеобразования содержание алкалоидов возрастает именно в листьях картофеля, чего нельзя сказать про листья табака. Есть основания предположить, что тот избыток пластических веществ, который поступает из листьев на построение клубней, в случае отсутствия последних направляется в корни, а в листьях в виде «компенсации» появляются алкалоиды. Но возможно, что переполненные ассимилятами листья сами по себе активизируют определенные этапы процесса образования алкалоидов. Во всяком случае синтез алкалоидов представляется нам как результат сложных взаимных отношений надземной и подземной частей растения. Алкалоиды самостоятельно не синтезируются корнями и пассивно не передвигаются в листья, а являются следствием внутреннего обмена веществ, охватывающего весь организм как целое.

К этому выводу приводит следующий опыт. Листья с привитого на томат табака (сорт «Американ 572») срезались и окоренялись в ящиках с песком и затем пересаживались в парник. В опыт были включены листья с большой симметричной пластинкой. Предыдущие, не описанные здесь опыты показали, что такие окорененные листья претерпевают сильное омоложение. Энергия их роста повышается и они достигают больших размеров, накапливая значительное количество алкалоидов, несмотря на то, что до окоренения они были безалкалоидными. В этих же опытах было отмечено стремление окорененных листьев давать побеги от корня через 50—70 дней после их окоренения. Исходя из этих данных, мы ставили опыт следующим образом: у окорененных листьев, к моменту, когда можно было ожидать появления побегов, одна половинка листа отрезалась вдоль центральной жилки, высушивалась и после взвешивания поступала в анализ; другая половинка листа с центральной жилкой оставалась нетронутой. В наш опыт были включены 6 таких листьев, у которых моменты взятия половинки совпадали с появлением побегов. Через 1 мес. 10 дней, когда побег достигал высоты 70—80 см, опыт прекращался. В анализ поступали: общие для побега и листа корни, побег и оставшаяся часть листа без центральной жилки. Результаты анализов сведены в табл. 3.

Таблица 3*

№№ окорененных листьев	% алкалоидов в корнях	Половина листа до появления побега		Половина листа спустя 40 дн и после появления побега		% алкалоидов в побеге
		вес листа в г	% алкалоидов	вес листа в г	% алкалоидов	
1	0,95	2,1	3,07	2,6	2,30	1,53
2	0,76	2,8	3,11	3,2	2,21	1,67
3	0,88	3,1	4,25	3,9	3,73	2,18
4	0,37	1,9	3,57	2,4	2,91	0,97
5	0,21	3,8	6,33	4,2	5,10	3,74
6	0,34	2,3	3,17	2,9	2,41	1,16

* Анализ производился методом Келлера (?). Содержание алкалоидов выражено в процентах к сухой массе. Вес—в граммах сухой массы.

Данные табл. 3 позволяют заключить, что с момента появления побега накопление алкалоидов в листе почти прекратилось, так как падение процентного содержания алкалоидов примерно пропорционально приросту массы листьев. Несмотря на то, что лист все время получал от корней воду и минеральное питание и даже давал прирост, с появлением побега соотношения в развитии между надземной и подземной частями резко нарушились, в результате накопление алкалоидов в листе прекратилось. Ясно, что здесь дело не в пассивном передвижении алкалоидов из корней, а в сложных взаимных отношениях между корнями и надземной частью.

Все вышеописанные опыты свидетельствуют о том, что зависимость синтеза алкалоидов у табака от корнеобразовательного процесса осложняется теми соотношениями в развитии между надземной и подземной частями, которые определяют как энергию, так и внутренние условия осуществления корнеобразовательного процесса. Внешне это регистрируется нами как количественные изменения в накоплении и распределении алкалоидов в растительном организме.

В следующих опытах мы имели дело с безалкалоидными черенками стеблей, которые были взяты с растений табака (сорт «Американ 572»), привитых на томат. Как известно, такие растения безалкалоидны (6). Эти черенки были помещены во влажную темную камеру с целью вызвать процесс регенерации. Представлялось важным про-

следить, как будет протекать процесс накопления алкалоидов у этих предварительно лишенных почек безалкалоидных черенков по мере регенерации стеблей и корней из возникающих каллюсных наплывов. Обращаем внимание на то, что образующиеся листья, находясь в темноте, не могли усваивать углекислоту, а возникающие корешки не имели минерального питания и воды (кроме парообразной). Такая постановка опыта ставила процесс образования алкалоидов в зависимость только от превращения уже имеющихся в черенках органических веществ. Мы имели 3 типа регенерации: 1) из каллюса развивались только корни; 2) из каллюса развивались как корни, так и стебли с листьями; 3) из каллюса развивались только стебли с листьями. Во всех 3 случаях присутствие алкалоидов было качественно установлено вначале в регенерирующих органах, а затем и в черенках (реакция с бромродановым реактивом). Появление алкалоидов в первых 2 типах вполне объяснимо, так как мы здесь имели налицо корнеобразовательный процесс. Третий тип при поверхностном наблюдении непонятен: как могли появиться алкалоиды, когда корнеобразовательного процесса не было? Однако при анатомическом анализе участка регенерации микроскопическая картина мест среза показала наряду с побегом наличие корешков в их эмбриональном развитии. Таким образом, даже эмбриональная стадия корнеобразовательного процесса обуславливает синтез алкалоидов.

В дальнейшем мы задались целью выяснить, где начинается и как распространяется синтез алкалоидов. Не только в безалкалоидных черенках и безалкалоидных окореняемых листьях, но и в стеблях табака, привитого на томат, алкалоид можно было обнаружить только в местах эмбрионального корнеобразования (в каллюсах, в камбиальной зоне под корой).

В более поздних стадиях корнеобразовательного процесса в привитом на томат табачном растении картина была яснее. Следы алкалоидов были обнаружены во всех частях растения, в том числе и в корнях подвойного томата, однако основная масса алкалоидов оказалась сосредоточенной лишь в определенных листьях различных ярусов. Мы нашли, что моменты интенсивного роста корешков и листьев, содержащих большое количество алкалоидов, совпадали. В моменты «затишья» развития придатчных корней образовавшиеся в этот же период листья почти не содержали алкалоидов. Иногда интенсивность корнеобразования совпадала с появлением пазушных побегов — тогда основная масса алкалоидов оказывалась сосредоточенной в этих побегах.

Описанные выше опыты позволяют думать, что вся синтетическая деятельность всего растительного организма, направленная на процесс корнеобразования, разрешается в точках роста первичных корешков. Активное деление клеток меристемы этих точек роста, огромное их количество, если учесть всю многочисленную разветвленную сеть корневой системы, потребляет, очевидно, значительную часть энергетического материала, вырабатываемого надземной частью. Спецификой этого потребления энергетического материала точками роста корней алкалоидного растения в процессе корнеобразования, очевидно, и являются алкалоиды как продукты побочного обмена веществ.

Государственный Никитский ботанический сад
им. В. М. Молотова

Поступило
29 IX 1948

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ А. Шмук, Д. Костов и А. Бороздина, ДАН, 25, № 6 (1939).
² А. А. Шмук, А. И. Смирнов и Г. С. Ильин. Докл. ВАСХНИЛ, 1—2 (1942). ³ А. А. Шмук, Усп. совр. биол., 21, в. 109 (1946). ⁴ М. М. Тушнякова, Рефераты АН СССР, отд. биолог. наук, 85—87, 1944. ⁵ Г. И. Лашук ДАН, 66, № 8 (1948). ⁶ Г. И. Лашук, ДАН, 64, № 1 (1949). ⁷ А. А. Шмук, Химия табака и махорки, 1938, стр. 146—148 и др.