

А. И. МЕРКИС, Р. С. МАУРИНАВИЧЮС, А. В. ЯРОШЮС
**ЗАВИСИМОСТЬ ОСЦИЛЛЯЦИИ БИОЭЛЕКТРИЧЕСКИХ
ПОТЕНЦИАЛОВ ОТ РОСТОВЫХ ОСОБЕННОСТЕЙ В ПРОЦЕССЕ
ГЕО- И ФОТОТРОПИЧЕСКОЙ РЕАКЦИИ**

(Представлено академиком М. Х. Чайлаханом 22 V 1973)

Впервые установленная биоэлектрическая поляризация тканей осевых растений при геотропическом раздражении (^{1, 2}) легла в основу теории Холодного — Вента, как возможная причина перераспределения ауксина в латеральном направлении побега или корня. Экспериментальный материал многих последующих опытов как будто подтверждал этот тезис, так как разность электрических потенциалов (р.э.п.) в виде геоэлектрического эффекта обнаруживается сразу, начиная с тропического раздражения (³⁻⁵). Полагалось, что он носит физическую, но не физиологическую природу.

Анализ данного явления привел нас, как и Долка (⁶), к такому мнению, что путем электроосмоса нельзя объяснить перераспределение ауксина в латеральном направлении побега (⁷⁻⁸). Непосредственными измерениями р.э.п. с применением новой техники (^{9, 10}), а также нашими опытами (^{11, 12}) было установлено, что генерирование р.э.п. происходит после латентного периода, продолжительность которого больше чем время презентации, т. е. р.э.п. не может принять участия в гео- или фототропической индукции, а также в перераспределении ауксина в латеральном направлении побега. В последующем это было подтверждено работами (¹³⁻¹⁶).

Имея в виду, что проявление р.э.п. происходит на ответной фазе гео- или фототропической реакции, мы в своих опытах выявляли сопряженность этого явления с меняющимися ростовыми особенностями колеоптиля, поляризованного в латеральном направлении.

Подопытными растениями были этилированные колеоптили пшеницы сорта «Гарсас» 72–75-часового возраста. Проростки по одному выращивали в специальных пробирках с песком в термостате при 24°. Фототропическую индукцию колеоптиля вызывали монохроматическим светом λ (468 мμ интенсивностью 5 эрг/(см²·сек) в течение 10 мин., а геотропическую — центрифугой при 6 g в течение 2 мин. После завершения индукции проростки с пробирками в вертикальном положении укрепляли в камере из оргстекла. Электроды подводили при помощи микроманипулятора и микроскопа МБС-2, на 2 мм ниже верхушки. Вся операция занимала около 2 мин. Биопотенциал отводили по ранее описанной методике (¹²). По обеим сторонам контакта, ширина которого составляла 0,4–0,6 мм, тушью наносили метки, расстояние между которыми в конце опыта достигает 1 мм в длину. Непосредственная регистрация роста этих зон производилась фотографированием через микроскоп с 5 мин. интервалами времени. Общее увеличение, при котором велись расчеты, составляло 500 раз. Освещение во время фотографирования производилось монохроматическим фототропически неактивным светом при длине волны 555 мμ. В этих условиях образование р.э.п. не вызывалось. Скорость и ускорение роста рассчитано по формулам:

$$V = (S_2 - S_1) / (t_2 - t_1) = \Delta S / \Delta t, \quad (1)$$

$$a = (V_2 - V_1) / (t_2 - t_1) = \Delta V / \Delta t, \quad (2)$$

где S — линейный прирост в μ, V — скорость роста в μ/мин, t — время в мин., a — ускорение в μ/мин².

Так как генерирование биоэлектрических потенциалов во время гео- и фототропической реакции происходит только в присутствии ИУК^(9, 12, 13), мы предположили, что осцилляция р.э.п. отражает ростовые процессы, происходящие с обязательным участием ИУК.

Экспериментальная проверка такой возможности у гео- и фототропически индуцированных колеоптилей привела к следующему результату. Во время тропического изгиба прирост выпуклой стороны превышает прирост вогнутой в случае геотропической реакции в течение 60 мин., а в

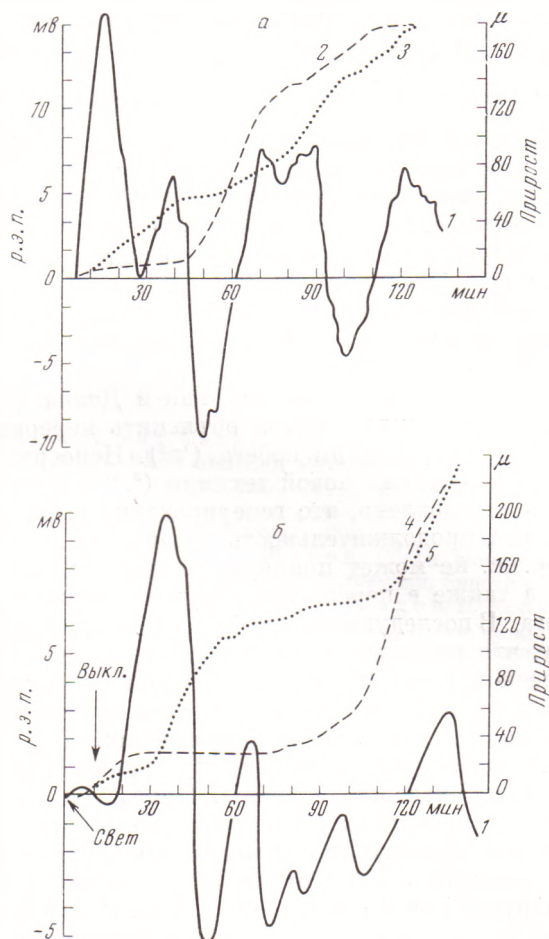


Рис. 1. Осцилляция р.э.п. (1) и линейный прирост клеток верхней (2) и нижней (3), освещенной (4) и затененной (5) зон колеоптиля в случае геотропической (а) и фототропической (б) реакции

случае фототропической в течение 120 мин. (рис. 1). Гео- и фототропические изгибы происходят из-за градиента концентрации ИУК в изгибающихся сторонах колеоптиля^(17, 18). Однако р.э.п. за это же время, достигнув определенного максимального значения, снижается и даже приобретает отрицательный знак. Это указывает на то, что градиент концентрации ИУК, как и скорость гео- или фототропического изгиба непосредственно не коррелирует с динамикой осцилляции р.э.п. Данные противоречивы: начало активирования роста во время тропических изгибов по времени совпадает, или р.э.п. несколько опережает его, а в дальнейшем эта взаимосвязь теряется. В чем причина этого? Может быть в недостаточно четкой оценке процесса роста во время тропических изгибов. Иной результат был получен тогда, когда из данных непосредственного измерения линейного прироста были рассчитаны скорость и ускорение роста

(рис. 2). Кривая скорости роста, показывающая интенсивность процесса, хотя и носит волнообразный характер, однако с динамикой р.э.п. не коррелирует.

Ускорение роста характеризует степень увеличения или уменьшения скорости роста к промежутку времени, иначе говоря, показывает, как меняется (регулируется) интенсивность ростового процесса вследствие гео- или фототропического раздражения. Ускорение роста, это иной показатель, чем скорость роста: высокая равномерная скорость роста обладает

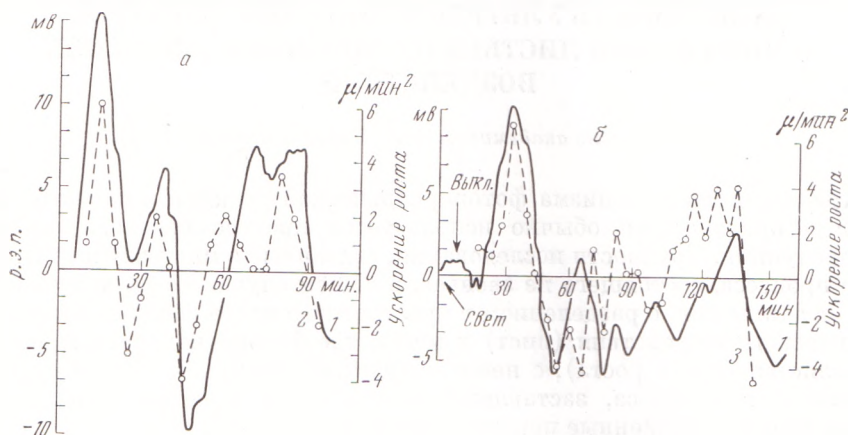


Рис. 2. Осцилляция р.э.п. (1) и динамика ускорения роста нижней (2) и затененной (3) зон coleoptilia в случае геотропической (а) и фототропической (б) реакции

абсолютным значением ускорения, равным нулю. Подобное состояние роста обнаружено во время тропических изгибов. Кривые ускорения роста нижней и затененной сторон, а также динамика р.э.п. показывают, во-первых, что ростовой процесс тропического изгиба состоит из последовательно меняющихся фаз ускорения и торможения, и во-вторых — наблюдается полная корреляция по времени и по направленности между динамикой осцилляции р.э.п. и ускорением роста нижней или затененной половины coleoptilia.

Так как под действием ИУК в изотонических растворах генерирование р.э.п. не подавляется^(15, 19), а сила осмоса осуществляет только последний этап растяжения клетки⁽²⁰⁾ и в нормальных условиях она не лимитирует скорость роста, то сопряженность между р.э.п. и волнообразной кривой ускорения роста может быть объяснена следующим образом: кривая р.э.п. отражает ростовые процессы протопласта и не связана с усилением растяжения стенок клетки.

Институт ботаники
Академии наук ЛитССР
Вильнюс

Поступило
18 V 1973

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ J. C. Bose, Comparative Electrophysiology, London, 1907. ² L. Brauner, Jahrb. wiss. Bot., 60, 381 (1927). ³ A. R. Schrank, Plant Physiol., 21, 362 (1946). ⁴ W. G. Clark, Proc. Nat. Acad. Sci. Wash., 21, 681 (1935). ⁵ L. Brauner, Planta, 53, 449 (1959). ⁶ H. E. Dolk, Res. trav. Bot. Neerl., 33, 509 (1936). ⁷ A. Merkus, Fiziologijos ir biochemijos klausimai, Vilnius, 1962. ⁸ A. Меркис, Общие закономерности роста и развития растений, Вильнюс, 1965. ⁹ L. Graham, C. R. Hertz, Physiol. Plantarum, 15, 95 (1962). ¹⁰ L. Graham, Physiol. Plantarum, 17, 231 (1964). ¹¹ A. Меркис, Р. Лауринавичюс, А. Ярошюс, Стимуляторы роста организмов, Вильнюс, 1969. ¹² А. Меркис, Р. Лауринавичюс, Физиол. раст., 15, 852 (1968). ¹³ A. Johnson, Physiol. Plantarum, 17, 183 (1964). ¹⁴ M. Wilkins, A. Woodcock, Nature, 208, 990 (1965). ¹⁵ A. Woodcock, M. Wilkins, J. Exp. Bot., 22, 512 (1971). ¹⁶ R. Dedolph, J. Breen, S. Gordon, Science, 148, 1100 (1965). ¹⁷ B. Gillespie, K. V. Thimann, Plant Physiol., 38, 214 (1963). ¹⁸ B. Gillespie, K. V. Thimann, Plant Physiol., 41, 341 (1964). ¹⁹ В. В. Полевой и др., Физиол. раст., 16, № 5, 854 (1969). ²⁰ R. Cleland, J. Bonner, Plant Physiol., 31, 350 (1956).