

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

К. Т. СУХОРУКОВ и К. Е. ОВЧАРОВ

О ПРИРОДЕ ИММУНИТЕТА К РЖАВЧИНЕ

(Представлено академиком А. А. Рихтером 31 XII 1936)

В случае гармоничного развития сожительство ржавчины с высшим растением возможно лишь при включении в обмен растения продуктов жизнедеятельности паразита. Этим физиологическим свойством ржавчинные грибы резко отличаются от других паразитирующих грибов, способных развиваться и в сапрофитных условиях, изменяющихся в своих физико-химических свойствах и при этом часто глубоко под влиянием жизнедеятельности организма.

Ассимилирующие ткани зеленого растения обеспечивают паразиту постоянство условий питания, реакции среды и удаление продуктов его жизнедеятельности. Последнее для ржавчины имеет особенное значение, и безуспешность попыток культивирования ржавчины в большей мере должна быть отнесена к трудностям удаления из среды конечных веществ обмена.

Гречушников⁽⁶⁾ установил наличие аммиака в повышенной концентрации и мочевины в растениях, пораженных ржавчиной (*Helianthus*, *Avena*, *Triticum* и *Cirsium*), относя эти вещества к продуктам отброса азотистого обмена ржавчины—ее токсинам.

Сухоруков⁽¹⁰⁾ отмечает, что период повышенной восприимчивости растения к инфекции ржавчиной характеризуется высокой энергией накопления сухого вещества, т. е. высокая восприимчивость растения совпадает с высокой ассимиляционной способностью растения.

Шарвель⁽¹³⁾ в своей работе по отысканию причин устойчивости льна к ржавчине *Melampsora lini* сообщает, что устойчивость к ржавчине обусловлена комплексом причин, из которого им выяснено значение механической прочности эпидермиса и субэпидермальных тканей, числа устьиц и их движения и химизма тканевого сока (по прорастанию в нем уредоспор). Шарвель кроме того указывает на факторы, повышающие устойчивость растения к поражению—затенение в инкубационный период и увядание от *Fusarium lini*; автор здесь придает большое значение состоянию устьичного аппарата.

Конечные вещества азотистого обмена ржавчины—аммиак и мочевина в живой клетке зеленого растения вступают в общий обмен, ускоряя цикл превращения азотистых веществ. Образование мочевины в высшем растении, можно предполагать, идет более широко, чем принято считать до сих пор. Открытие Вада⁽³⁾ уроаминокислот в белке и обнаружение им же⁽⁴⁾

фермента «редуктазы», отщепляющего мочевины от уреимидных соединений, изменяют представление о путях образования мочевины в организме и ее превращении. Вхождение урорадикалов в белок животных, грибов и высших растений количественно различно, и перестройка белков, особенно при паразитном и сапрофитном питании, сопровождается неизбежными отщеплениями мочевины* и ее распадом до аммиака.

Образованный аммиак потребляется в процессе синтеза, и содержание его в клетке может повышаться лишь при уменьшении ассимиляционной способности, например: при увядании, действии супрамаксимальных температур⁽¹⁾ и этиолировании. Внешние факторы, повышающие содержание аммиака в растении, повышают также и устойчивость к ржавчинным грибам; по метеорологическим факторам и состоянию аммиачности растения можно предвидеть развитие ржавчины в полевых условиях.

Свет—важный фактор для аммиачного баланса зеленого растения, поставленного в нормальные условия действия других факторов. Роль света в устойчивости растений к ржавчине, отмеченная еще Уордом⁽¹²⁾, была позднее ярко подтверждена Гаснером и Аппелем⁽⁵⁾; теперь уже не остается сомнений у исследователей, что усиленное световое довольствие растения повышает его восприимчивость к ржавчине, затененность удлиняет инкубационный период, полная этиоляция делает растение иммунным^(2,11).

Кроме внешних воздействий на содержание аммиака в клетке влияют и наследственные факторы; Руланд и Ветцель⁽⁹⁾ показали, что у ряда видов растений наблюдается постоянство повышенного содержания аммиачных солей органических кислот или амидов: растения по своему химизму относятся или к аммиачному типу, или к амидному.

Рассматривая клетку живого растения с точки зрения среды для развития ржавчины, мы провели исследование над подвижностью в зеленом растении тех веществ, которые по нашему предположению ограничивают или исключают развитие паразита,—аммиака и мочевины.

Для исследования были взяты пшеницы** различной устойчивости к ржавчине. Растения выращены в тепличных условиях во второй половине зимы 1936 г. В наблюдение и анализ растения были взяты разных возрастов; анализировались только надземные части. Описания методик мы не приводим, так как они общепризнаны и подробно описаны в руководствах Абдерхальдена.

Приведем анализы по содержанию аммиака в листьях различных пшениц. Растения в возрасте 12, 20 и 30 дней из тепличных условий, на нормальном дне (февраль).

Содержание аммиака, выраженное в мг на 100 г сырого веса

| Растения | 12 дней | 20 дней | 30 дней | Примечание |
|--|---------|---------|---------|--|
| <i>Tr. Timopheevi</i> | 28.0 | 35.5 | 28.3 | <i>Tr. Timopheevi</i> , по Н. И. Вавилову, обладает не только высокой устойчивостью к ржавчине, но и к другим заболеваниям |
| <i>Tr. monococcum</i> | 21.0 | 32.0 | — | |
| <i>Tr. durum</i> v. <i>hordeiforme</i> | — | 28.0 | — | |
| <i>Tr. vulgare</i> v. <i>lutescens</i> № 062 | 21.0 | 24.5 | 21.9 | |

* Об урорадикалах в белке исследование проведено Овчаровым, данные еще не опубликованы.

** Семена получены от д-ра Д. Костова, которому выражаем свою глубокую благодарность.

Tr. monococtum, как и все однозернянки, высоко устойчива ко всем видам ржавчины, *Tr. durum* более устойчива к ржавчине, чем *Tr. vulgare*. Мы видим, что устойчивые пшеницы имеют более высокое содержание аммиака в своих листьях, они более аммиачны.

Сдвиг аммиачности мы наблюдали у *Tr. durum* и *Tr. vulgare*, поставленных на 5 и 10 дней в полную темноту; растения взяты в возрасте 35 дней.

Содержание аммиака, выраженное в мг на 100 г сырого веса

| Растение | Свет | Темнота 5 дней | Темнота 10 дней |
|--|------|-------------------|--------------------|
| <i>Tr. durum</i> v. <i>hordeiforme</i> | 14.0 | 20.0 | 25.9 |
| <i>Tr. vulgare</i> v. <i>lutescens</i> № 062 | 6.0 | 22.0 | 54.9 |

Исключение света резко повышает аммиачность пшениц и, как мы говорили ранее, этиоляция и прекращение фотосинтеза понижают восприимчивость к ржавчине.

В следующем опыте мы испытали быстроту восстановления аммиачного баланса при искусственном его нарушении. Листья 40-дневной пшеницы срезаны и инфильтрованы под вакуумом: 0.1% сернокислого аммония, 0.1% сернокислого аммония + 3% глюкозы (в общем растворе) и контроль в дистиллированной воде. С поверхности растений растворы удалены быстрым промыванием. Анализы проведены после инфильтрации и после суток стояния на нормальном свете в воде. Результаты следующие:

| Растения | В воде через сутки | Инфильтрация 0.1% сернокис- лым аммонием | | Инфильтрация 0.1% сернокислым аммонием + 3% глюкозы | |
|------------------------------|--------------------------|--|----------------|--|----------------|
| | | В начале | Через сутки | В начале | Через сутки |
| <i>Tr. vulgare</i> | 13.0 | 70 | 46 | 65 | 14 |
| <i>Tr. durum</i> | 10.0 | 69 | 61 | 68 | 22 |

При условиях, оптимальных для усвоения аммиака (свет и добавление углеводов), более восприимчивая мягкая пшеница быстрее ассимилирует аммиак, сохраняя концентрацию его более низкой.

Кроме аммиака в листьях пшениц нами обнаружена мочевины. Содержание ее невелико, но вполне поддается количественным определениям. Мочевина, как показал Ямагуши (14), легко усваивается из среды злаками без расщепления; Ямагуши показал также наличие уреазы в зародышах кукурузы, что указывает на свойство злаковых усваивать мочевины азот.

Наши определения мочевины в листьях 30-дневной пшеницы (из тепличных условий) дали для *Tr. Timopheevi* 15.2 мг и *Tr. vulgare* 21.0 мг на 100 г сырого веса.

Мочевина—лабильная форма связанного азота, легко переходящая при участии уреазы в аммиак. Обнаружение мочевины и различной степени аммиачности у сортов послужили основанием провести исследование по уреазе.

Приведем наши данные по учету активности фермента в листьях:

| Растение | 12-дневные | 20-дневные | Примечание |
|--|------------|------------|---|
| <i>Tr. Timopheevi</i> | 7.0 | 14.0 | Активность выражена в миллиграммах аммиака, образовавшегося при разложении мочевины 100 г сырой массы листьев |
| <i>Tr. monococcum</i> | 28.0 | 49.0 | |
| <i>Tr. durum</i> v. <i>hordeiforme</i> | — | 28.0 | |
| <i>Tr. vulgare</i> v. <i>lutescens</i> | 21.0 | 21.0 | |

Как видно из приведенных цифр, степень аммиачности сорта не стоит в связи с активностью уреазы.

Посмотрим на активность уреазы при затенении растений. *Tr. durum* и *Tr. vulgare* поставлены на 5 и 10 суток в полную темноту, контроль—на дневном свете. Активность оказалась следующей:

| Растение | Контроль | Затенение 5 суток | Затенение 10 суток |
|------------------------------|----------|-------------------|--------------------|
| <i>Tr. durum</i> | 8.0 | 8.0 | 18.1 |
| <i>Tr. vulgare</i> | 14.0 | 16.0 | 21.0 |

Затенение, увеличивая содержание аммиака, также активизирует и уреазу. При процессах распада белка и сложных азотистых соединений уреазы несомненно имеет большое значение, ускоряя распад отщепленной мочевины; процессы деурирования в клетке протекают при участии ферментов аргиназы^(8,7) и редуктазы Вада⁽⁴⁾.

Изучение ферментов, отщепляющих мочевину, и уреазы дадут возможность судить о направлении и величине сдвигов состояния иммунитета к ржавчине в зависимости от факторов внешней среды.

На основании изложенного мы приходим к выводу, что иммунитет к ржавчине вызывается повышенным содержанием в растении аммиака. «Аммиачность» есть наследственный признак, но изменяющийся от ряда воздействий внешней среды. Восприимчивость растения к ржавчине меняется, и в качестве косвенного метода установления степени восприимчивости можно предложить определение аммиачности растения. В листьях пшеницы обнаружена мочевина и уреазы. Активность уреазы указывает на сдвиги в аммиачности растения.

Институт физиологии растений
Академии Наук СССР. Москва.

Поступило
31 XII 1936

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ В. Ф. Альтерголт, ИМЕН, серия биол. № 1 (1936). ² Н. И. Вавилов, Учение об иммун. растений к инфекц. заболев. (1935). ³ Wada a. Hayma, Proc. of Imp. Acad. Tokyo, IX (1933). ⁴ Wada, Ibid., X (1934). ⁵ Gassner u. Appel, Arb. Biol. Reichsanst., 15 (1927). ⁶ А. И. Гречушников, ДАН, II, № 8 (94) (1936). ⁷ А. Р. Кизель, Аргинин и его ферментативное превращение в растении (1916). ⁸ Kossel u. Dakin, ZS. f. physiol. Ch., 41 (1904). ⁹ Ruhland u. Wetzell, Planta, 1 (1926). ¹⁰ К. Т. Сухорук, Сессия Академии Наук, Проблема имм. культурн. раст. (1935). ¹¹ Fischer u. Gumann, Biologie d. pflanzenbewohnenden parasitischen Pilze (1929). ¹² Ward, Ann. of Bot., 19 (1905). ¹³ Scharvella, Journ. of Agr. Res., № 2 (1936). ¹⁴ Jamagushi, Journ. of Fac. Sc. Hokkaido Imp. Univ., № 1 (1930).