

МИКРОБИОЛОГИЯ

К. С. СУХОВ и А. М. ВОВК

**ЗАВИСИМОСТЬ РЕПРОДУКЦИИ ВИРУСА ТАБАЧНОЙ МОЗАИКИ
ОТ СИНТЕТИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ ПРОТЕАЗ РАСТЕНИЯ-ХОЗЯИНА**

(Представлено академиком А. А. Рихтером 24 II 1947)

Из литературы известно, что синтетическая активность протеаз в листьях табака подвержена существенным изменениям, зависящим от стадии онтогенеза растения, от положения листа на стебле, от возраста листа, от топографии листа и, наконец, от многочисленных факторов внешней среды, таких, как температура, плодородие почвы и т. п.

В своих экспериментах мы испытали скорость репродукции вируса табачной мозаики в листьях гибридного табака *Nicotiana glutinosa* × *N. tabacum*, используя стадии и условия их развития, уже апробированные биохимиками на растениях табака, в направлении изучения азотного и белкового баланса и синтетической активности протеаз.

Оказалось, что скорость репродукции вируса стоит в полной зависимости от активности протеаз хозяина. Если взять молодое растение гибрида и равномерно инокулировать все его листья вирусным экстрактом, то количество некрозов и их величина на различных ярусах будут неодинаковы, причем максимальное развитие некрозов произойдет на некоторых средних ярусах, в то время как самые верхушечные листья и самые нижние листья дадут меньшее число некрозов.

На рис. 1 графически показано процентное соотношение числа некрозов по ярусам растений, находящихся на различных стадиях развития, причем число некрозов на верхнем II ярусе в каждом случае принято за 100%.

Для молодой рассады характерна крутая одновершинная кривая, высшая точка которой соответствует одному из средних ярусов листьев. На более зрелых стадиях развития гибридного табака кривая неизменно имеет много вершин, характеризующих периодичность реакции. Ярусы листьев, реагирующих на инокуляцию, повышенным числом некрозов, чередуются с ярусами, листья которых образуют сравнительно небольшое число некрозов. Эта периодичность в способности листьев различных ярусов обеспечивать меняющуюся степень репродукции вируса отражает свойственную растениям периодичность в направленности ферментативных процессов, отмеченную Ниловым и Павленко (2).

Указанные отношения в числе некрозов на листьях разных ярусов подвержены изменениям в процессе онтогенеза растения.

На сравнительно молодых стадиях онтогенеза самые нижние листья обеспечивают относительно большое число некрозов, однако к периоду бутонизации и цветения число некрозов на них резко падает, причем это касается и ряда последовательно более высоко располо-

женных ярусов. Этот результат стоит в полном согласии с литературными данными о падении синтетической активности протеаз в:

Таблица 1

Изменения в количестве и величине некрозов в зависимости от ярусности листьев гибрида (в числителе — число некрозов, в знаменателе — средний их диаметр в мм)

| Ярусы листьев (сверху) | | | | | | | | | | |
|------------------------|--------|---------|---------|---------|---------|--------|--------|--------|--------|-----|
| II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X | XI | XII |
| 8/1,0 | 37/1,8 | 151/2,1 | 275/2,1 | 171/2,5 | 99/2,8 | 50/2,0 | 1/1,8 | — | — | — |
| 1/1,6 | 24/1,5 | 70/1,8 | 186/2,0 | 132/2,7 | 157/2,4 | 90/1,6 | 6/1,4 | — | — | — |
| — | 22/0,6 | 87/0,8 | 94/0,7 | 56/0,8 | 51/1,2 | 26/0,8 | 48/1,2 | 67/1,0 | 63/0,5 | — |
| — | — | 122/0,7 | 80/1,2 | 25/0,6 | 84/1,2 | 73/1,2 | 47/0,7 | 10/0,6 | — | — |
| 32/1,0 | 49/2,0 | 95/2,3 | 27/1,3 | 31/1,3 | — | — | — | — | — | — |
| 11/1,0 | 68/1,8 | 22/1,3 | 14/1,0 | — | — | — | — | — | — | — |

зрелых листьях табака к моменту цветения. Преобладание процессов гидролитического распада белков в зрелых листьях над синтезом в этот период достигает наибольшего значения. К концу цветения и в период созревания семян листья с максимальным числом некрозов сгруппированы на верхушке стебля. Большая часть ярусов к этому

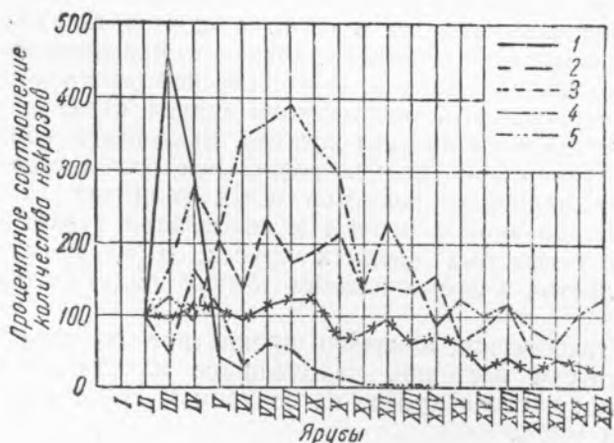


Рис. 1. Кривые процентных соотношений количества некрозов на листьях последовательных ярусов растений гибрида, находящихся на различных стадиях онтогенеза. 1 — рассада в стадии 5 листьев, 2 — стадия бутонизации, 3 — стадия цветения, 4 — конец цветения, 5 — стадия созревания коробочек

времени ослабленно реагирует некрозами на введение вируса. Иначе ведут себя листья пазушных побегов. В соответствии с высокой синтетической активностью протеаз, свойственной им, они энергично реагируют на инокуляцию образованием большого числа некрозов.

Способность листьев того или иного яруса реагировать на введение вируса некрозами может быть изменена экспериментально. Нами был поставлен следующий опыт. 23 августа было отобрано 40 растений гибрида, приблизительно одинакового роста, находящихся в стадии, предшествующей бутонизации, когда они имели 14—16 ярусов листьев. 20 растений были оставлены в качестве контроля и на каж-

дом из них был маркирован лист III яруса, а у 20 других растений были удалены все листья и пазушные почки, кроме одного листа III яруса (при подсчете сверху).

Конус нарастания и несколько зачаточных верхушечных листочков также были оставлены. По мере отрастания зачаточных листьев они удалялись. Оставленные одиночные листья вскоре обогнали по величине соответственные листья контроля. Их пластинка стала толще и более темно окрашенной. 9 сентября была произведена инокуляция одним и тем же вирусным экстрактом 20 опытных и 20 контрольных листьев. Маркированный лист в контроле в это время соответствовал XIV—XV ярусу. Учет некрозов, произведенный 13 сентября,

Таблица 2

Изменение числа некрозов при оставлении на кусте одного листа верхнего яруса (в каждой графе средняя из 20 случаев)

| Дата удаления листьев, кроме одного | Дата инокуляции | Дата учета | Среднее число некрозов на половинку листа | | Средний диаметр некроза в мм | | Средняя длина/ширина листа в мм | | Средняя высота растения в см | |
|-------------------------------------|-----------------|------------|---|----------|------------------------------|----------|---------------------------------|-----------|------------------------------|----------|
| | | | опыт | контроль | опыт | контроль | опыт | контроль | опыт | контроль |
| 23 VIII | 9 IX | 13 IX | 296,4 | 56,3 | 3,7 | 2,4 | 40,8/27,1 | 32,7/20,9 | 67,9 | 105,3 |

показал, что на значительной части опытных листьев развилось гораздо больше некрозов и более крупных размеров, чем на контрольных листьях (табл. 2).

Однако, когда в другом опыте были взяты одиночные листья более низкого яруса, соответственного сдвига в сторону повышения числа некрозов почти не произошло.

При рассмотрении результатов инокуляции листьев различных ярусов поражают случаи полного или почти полного отсутствия некрозов. Это наблюдается только на некоторых зрелых нижних листьях. Очевидно, они почти не содержат клеток, обладающих условиями, благоприятными для репродукции вируса. Как известно, в этих листьях синтетическая активность протеаз сведена к минимуму и резко выражена гидролитическая их активность. Отсюда легко понять, насколько трудна была бы задача создания условий для синтеза вируса *in vitro*, когда таких условий часто не дает даже живая протоплазма чувствительного хозяина.

Как выше указывалось, самые верхние мелкие листья гибрида дают меньше некрозов, чем ниже расположенные листья, в корреляции с синтетической активностью протеаз. Между тем, по литературным данным, накопление вируса у мозаичного табака наиболее интенсивно протекает именно в этих верхушечных листьях. Опыты показали, что это противоречие — кажущееся.

Мы испытали скорость накопления вируса в самых верхних листьях средних ярусов обыкновенного табака, титруя вирус на четвертый день после инокуляции, т. е. задолго до появления симптомов общего заболевания.

Оказалось, что в таком случае накопление вируса в листьях обыкновенного табака идет с той же закономерностью, что и в листьях гибрида, т. е. в листьях средних ярусов вирус накапливается быстрее, чем в верхушечных. При титровании на листьях гибрида экстракт из инокулированных верхушечных листьев табака на 10 проб дал в среднем 26,4 некроза, а экстракт из листьев среднего яруса дал в

среднем 104,7 некроза, т. е. в 4 раза больше. Сходный результат был получен в 1940 г. Sadasivan⁽³⁾. Этот же автор показал, что позже, после проявления симптомов мозаики, отношения становятся обратными и концентрация вируса в верхушечных листьях становится более высокой, чем в средних и нижних листьях.

Кудрявцева и Прозоровская⁽¹⁾ определяли активность протеаз в листьях табака спустя 15—20 дней после появления мозаики. Используя метод Курсанова и Брюшковой, они установили, что верхушечные листья здорового табака не обнаруживают в уловимых размерах синтетической активности протеаз, хорошо заметной у листьев средних ярусов. Наоборот, у мозаичных растений самая высокая активность протеаз наблюдалась именно в этих верхушечных листьях.

Сопоставление наших данных с результатами Кудрявцевой и Прозоровской и Sadasivan позволяет заключить, что при далеко зашедшем мозаичном заболевании табака возникает аномальное патологическое смещение синтетической активности протеаз в органы, где эта активность у здоровых растений не наблюдается и, что особенно замечательно, одновременно происходит смещение в эти же органы усиленной репродукции вируса, которая до аномального смещения была связана с средними ярусами.

В этом случае связь между синтетической активностью протеаз хозяина и скоростью синтеза вируса оказывается резко подчеркнутой патологической физиологией мозаичного растения.

Институт генетики
Академии Наук СССР

Поступило
24 II 1947

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ М. А. Кудрявцева и Л. О. Прозоровская, Биохимия, **6**, 401 (1941).
² В. И. Нилов и О. Н. Павленко, Биохимия, **5**, 41 (1940). ³ T. S. Sadasivan, Ann. Appl. Biol., 27, 359 (1940).