

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

В. П. НОГТЕВ

**ЗАЩИТНЫЙ ГЛЮКОЗНЫЙ БУФЕР В БАКТЕРИАЛЬНЫХ КОРНЕВЫХ  
КЛУБЕНЬКАХ ЛИСОХВОСТА И БОБОВЫХ РАСТЕНИЙ И ЕГО  
ПРЕВРАЩЕНИЕ В ЗАПАСНЫЙ КРАХМАЛ КОРНЕЙ**

*(Представлено академиком Н. А. Максимовым 29 III 1947)*

В своих ранее опубликованных работах (1,2) я дал описание открытого мной явления симбиоза корней лугового лисохвоста с особыми клубеньковыми бактериями. Внешняя морфологическая картина этого симбиоза у лисохвоста примерно та же, что и у бобовых растений. Так же, как и у бобовых, на корнях лисохвоста в большом количестве образуются клубеньки или желвачки описанных мной размеров и формы (1,2) и так же в паренхимных клетках клубеньков лисохвоста содержатся многочисленные бактерии и зерна запасного крахмала. Процесс отложения запасного крахмала из корневых бактериальных клубеньков как бы распространяется и в самые корни и, может быть, даже в короткое корневище лисохвоста. То же самое мы видим и у бобовых растений: зерна запасного крахмала образуются и в бактериальных корневых клубеньках и в самих корнях бобовых растений.

Обильное образование запасного крахмала в бактериальных корневых клубеньках и в самих корнях лисохвоста как многолетнего злака может показаться на первый взгляд обычным явлением, наблюдающимся в подземных органах у очень многих зимующих травянистых растений. Но именно для семейства злаков это явление совершенно необычно. Дело в том, что во всем семействе злаков крахмал как запасный углевод откладывается лишь в эндосперме зерновок, в подземных же зимующих органах (в корневищах, в корнях, в зимующих утолщенных стеблевых основаниях) всегда откладываются в качестве запасных углеводов лишь полисахариды инулиновой группы (инулиды однодольных растений), т. е. фруктозные полисахариды (3). Однако в отклонение от этой общей биохимической „нормы“, свойственной семейству злаков, у лугового лисохвоста мы видим, что крахмал, т. е. глюкозный полисахарид, откладывается не только в эндосперме его зерновок, но и в его бактериальных корневых клубеньках и в корнях, и то же самое отложение крахмала мы констатируем в бактериальных клубеньках и в корнях многолетних бобовых растений. Перед нами, таким образом, выявилась определенная физиологическая корреляция между заражением корней клубеньковыми бактериями и образованием крахмала в корневых клубеньках, представляющих собой „опухоль“ или своего рода галлы, образующиеся в корнях.

Будучи локальными патологическими разрастаниями паренхимной ткани, обусловленными бактериальной инфекцией, корневые клубеньки лисохвоста или бобовых растений представляют собой как бы ответ-

ные на инфекцию морфологические реакции со стороны высшего растения. Тогда накопление крахмала в этих клубеньках нужно рассматривать как своеобразную биохимическую реакцию со стороны растения в ответ на заражение его корней клубеньковыми бактериями. Необходимо было вскрыть существо и значение этой реакции.

Очевидно, что образованию крахмала в бактериальных клубеньках лисохвоста и бобовых растений предшествует усиленный приток глюкозы в те участки корня, которые непосредственно подвергаются заражению клубеньковыми бактериями. Это было проверено и подтверждено нами экспериментально путем микрохимической реакции ткани клубеньков с феллинговой жидкостью в разные моменты вегетационного периода. Таким образом, бактериальная инфекция создает физиологический стимул к усиленному притоку глюкозы из листьев к месту заражения корня клубеньковыми бактериями, т. е. в каждый вновь образующийся корневой желвачек или клубенек.

Механизм этого стимула сводится, во-первых, к усиленному потреблению глюкозы как пластического и энергетического материала при ненормальном гипертрофическом разрастании зараженных паренхимных клеток корня, в результате чего и образуются самые желвачки-клубеньки; во-вторых, к потреблению глюкозы корневыми клетками самими клубеньковыми бактериями. Следовательно, в клубеньке, с самого начала его образования, создается очаг усиленного потребления глюкозы или — что одно и то же — очаг резкого снижения ее концентрации по сравнению с другими незараженными клетками корня. Тогда и устанавливается усиленный приток глюкозы из листьев к этим очагам — зараженным участкам корня.

Усиленный приток глюкозы к корневым участкам, подвергающимся бактериальной инфекции и разрастающимся в клубеньки, представляет, несомненно, весьма эффективную защитную реакцию со стороны высшего растения в ответ на инфекцию клубеньковыми бактериями. Защитное значение этой физиологической реакции заключается в том, что притекающая глюкоза используется клубеньковыми бактериями не только как необходимый энергетический материал, но и как источник углерода, необходимого бактериям для построения углеродных скелетов аминокислотных молекул. Если бы не было этого усиленного притока глюкозы, то клубеньковые бактерии обратились бы к потреблению того основного количества глюкозы, которое в качестве обязательного энергетического и пластического материала присутствует в протоплазме жизнедеятельной клетки корня и при уничтожении которого плазма корневых клеток подверглась бы неизбежному отмиранию и разрушению. В этом последнем случае клубеньковые бактерии превратились бы из симбионтов в типичных паразитов. Симбиотический характер „взаимоприживания“ высших растений и клубеньковых бактерий устанавливается, с нашей точки зрения, именно благодаря этому защитному глюкозному фонду — своего рода глюкозному „буферу“, которым плазма зараженных корневых клеток „ограждает“ себя от возможной разрушительной работы клубеньковых бактерий. При помощи этого глюкозного „буфера“ лисохвост и бобовые растения вскоре справляются с инфекцией их клубеньковыми бактериями и физиологически как бы осваивают эти бактерии, превращая их в подчиненное составное звено своего метаболизма.

Но вскоре, вслед за образованием в молодых бактериальных клубеньках этого защитного глюкозного фонда или „буфера“, проявляется действие повышенной олиственности бобовых трав и лисохвоста, т. е. действие их большой зеленой ассимиляционной поверхности. У бобовых трав олиственность выше, чем у злаков, что стоит, очевидно, в связи с более высоким азотным балансом у бобовых по сравнению со злаками. Но лисохвост луговой и в этом отношении выходит из

рамок своего семейства и становится в один ряд с бобовыми травами. Благодаря почти столь же высокому синтезу белков, как и у бобовых трав, лисохвост тоже развивает весьма высокую олиственность по сравнению с другими злаками. По нашим данным, олиственность лугового лисохвоста на 10—24% выше, чем олиственность прочих обычных кормовых злаков.

Благодаря быстрому и сильному развитию листовой ассимиляционной поверхности у бобовых трав и лисохвоста, количество глюкозы, притекающей в зараженные бактериями корни этих растений, очень скоро перекрывает то количество глюкозы, которое необходимо в качестве „буферного“ глюкозного фонда, ограждающего плазму корневых клеток от разрушения ее клубеньковыми бактериями, и избыток притекающей глюкозы полимеризуется в крахмал, появляющийся в виде зерен в паренхимных клетках бактериального клубенька. Крахмальные зерна появляются сначала в виде единичных или малочисленных включений, затем число их увеличивается все больше и больше, и в клубеньках, закончивших свое физиологическое развитие и подготовившихся к зимовке, крахмальные зерна уже заполняют клетки паренхимы клубеньков в плотной „упаковке“. Все эти явления были микроскопически и микрохимически прослежены нами в бактериальных корневых клубеньках лугового лисохвоста и гибридной люцерны.

С гистогенетической точки зрения бактериальные корневые клубеньки лисохвоста и бобовых растений мы рассматриваем как частные формы растительных галлов. Под „галлами“ Кюстер (4) понимает ненормальные морфологические образования (*Bildungsabweichungen*), которые представляют „ростовую реакцию“ (*Wachstumsreaktion*) со стороны растения на раздражение, исходящее со стороны „чуждого“ (инфицирующего) организма. На образование галлов растение расходует известное количество пластических веществ; поэтому организм „галловозбудитель“ причиняет известный ущерб растению-галлообразователю и может стать его паразитом. Но в других случаях растение-„галлообразователь“ может физиологически преодолеть своего „контрагента“ — „галловозбудителя“. Тогда и сам „галловозбудитель“ и „галлы“, образуемые растением под его влиянием, оказываются полезными физиологическими звеньями в теле растения-галлообразователя. Именно такой полезный приспособительный характер получила эволюция галлообразования у бобовых растений и у злака лисохвоста: здесь галлообразование пошло не по пути развития одностороннего паразитизма, а по пути преодоления этого паразитизма, по пути превращения его в тесный физиологический симбиоз, понимаемый как установление известной биохимической взаимозависимости или взаимобусловленности между двумя прежними конкурентами — высшим растением и бактерией.

Так, анализ этой, казалось бы, частной проблемы корневых клубеньков у бобовых и лисохвоста приводит нас к более общей эволюционной проблеме о роли патологических моментов в морфо-физиологической эволюции высших растений.

В согласии с Кюстером мы должны различать двоякого рода гипертрофию тканей: регрессивную (или „катапластическую“) и прогрессивную (или „прозопластическую“). Регрессивная гипертрофия заканчивается разрушением протопластов гипертрофирующих клеток, дегенерацией их внутренних составных частей. Напротив, прогрессивная гипертрофия придает клетке новые анатомические особенности и новые функции. В качестве примеров таких прогрессивных изменений при гипертрофии Кюстер приводит утолщение клеточных оболочек и накопление в клетках белка и крахмала. Таким образом, мы должны отнести бактериальные корневые клубеньки бобовых растений и злака лисохвоста к типу прогрессивных гипертрофических образований,

клетки которых получили в результате инфекции новые функции. К числу этих новых функций принадлежит и крахмалозапасная функция.

Интересно, что в числе особенностей химического состава растительных галлов еще Кюстер отмечал особое богатство галлов растворимыми азотистыми соединениями (по сравнению с „нормальными“ частями тела растения), а также богатство многих галлов крахмалом. Даже для галлов на дубе Кюстер приводит 8,92% крахмала.

Большое мобилизационное значение крахмальных запасов, образующихся из глюкозных защитных буферов в бактериальных клубеньках и в корнях, особенно ярко проявляется у лугового лисохвоста и гибридной люцерны. Эти крахмальные запасы являются одним из главнейших факторов, обуславливающих поразительную быстроту роста и рекордную физиологическую скороспелость названных кормовых трав, а также способность их давать не меньше двух укосов в один вегетационный сезон. Действительно, в первой декаде июня лисохвост уже заканчивает свой рост, обильно цветет и плодоносит и если его не скосить в это время, он начинает переставать, желтеть и осыпать свои зерновки. Почти так же быстро развивается и переходит к цветению и гибридная люцерна. Благодаря исключительной скорости роста, обусловленной зимними крахмальными запасами корней, и столь же исключительной физиологической скороспелости, луговой лисохвост и люцерна, как никакие другие многолетние кормовые травы, немедленно и полноценно используют снеговые талые воды, а потому первый укос их совершенно не зависит от атмосферных осадков.

Поступило  
29 III 1947

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

<sup>1</sup> В. П. Ногтев, Ботан. журн. СССР, 23, в. 2 (1938). <sup>2</sup> В. П. Ногтев, ДАН, 25, № 2 (1939). <sup>3</sup> Fr. Czapek, Biochemie der Pflanzen, Jena, 1922. <sup>4</sup> E. Küster, Gallen, Handwörterbuch der Naturwissenschaften, Jena, 1913.