

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Е. А. МАКАРЕВСКАЯ, Л. М. ВАСИЛЕВСКАЯ и М. Н. ЧРЕЛАШВИЛИ  
**ЛОКАЛИЗАЦИЯ ИЗМЕНЕНИЙ, ПРОИСХОДЯЩИХ В РАСТЕНИИ  
ПРИ ХЛОРОЗЕ**

(Представлено академиком Н. А. Максимовым 20 IV 1949)

В процессе работы с хлорозными растениями возник вопрос о том, что является в хлорозном растении центром происходящих изменений: листья или корни и где наблюдаются более ранние и более наглядные изменения в связи с заболеванием.

Объектом нашего исследования был сорт кукурузы Кругкорн. Семена кукурузы разделялись на две партии, одна партия замачивалась в дистиллированной воде, другая — в водопроводной. Как только появлялись корешки, одна партия проростков переносилась на раствор Прянишникова (с изменением для кукурузы) с железом, другая партия — на тот же раствор без железа.

Анализы проводились в фазе еще не развернутых листьев, в фазе развернувшегося листа, в фазе 2, 4—5 и 8—9 листьев. Определялись: из группы окислительных ферментов количество пероксидазы, из группы ростовых веществ — содержание биоса и ауксина, затем исследовались показатели общего обмена — содержание воды, кислотность титруемая и активная.

В ранее проведенной работе было показано, что в течение вегетации надземная часть хлорозных растений по сравнению со здоровыми растениями отличается высоким показателем пероксидазы, большим содержанием биоса и воды; кислотность, наоборот, ниже у хлорозных растений (4, 6).

Определение пероксидазы велось по методу Вильштеттера с видоизменениями, внесенными К. Сухоруковым (5). Биос определялся дрожжевым методом. Навеска (для корней 2 г, для листьев 1 г в 50 мл воды) растиралась, кипятилась с обратным холодильником 3 мин. Часть взвеси шла на 2-суточный автолиз при 25—27°, под толуолом, для определения общего количества биоса (связанная и свободная формы), часть взвеси тотчас же центрифугировалась для определения свободной формы. Фугаты стерилизовались 20 мин. при 110°. Засевы и среда указаны в работе (3). Ауксин определялся по А. Н. Бояркину (1, 2). Навеска 2 г в 20 мл воды кипятилась 3 мин. Из 7—10 мл вытяжки ауксин извлекался (при естественном рН) эфиром, очищенным от перекисей. После отгона эфира остаток промывался 10 мл горячей дистиллированной воды, в этом последнем растворе помещались колеоптили овса «Победа». Активная и титруемая кислотность измерялись потенциометрически и электрометрически.

Результаты исследования

У проростков с неразвернувшимися листьями, воспитанных в отсутствие железа, «хлорозных», наблюдается характерное понижение титруе-

мой кислотности и в корнях и в листьях (табл. 1), а также большее количество биоса. Содержание воды и в корнях и в листьях отлично от обычно присущего хлорозному растению. Именно, содержание воды у хлорозных проростков меньше, чем у нормальных (табл. 1).

Таблица 1

Изменения титруемой кислотности, содержания воды и количества пероксидазы

Фаза развития растений	Материал	Состояние растения	Количество мл 0,01 N NaOH на 1 г сух. вещ.	Отношение кислотности листа к кислотности корня	Содержание воды в г на 100 г сух. вещ.	Количество пурпуровалана в мг на 1 г сух. вещ. за 5 мин.
Листья не развернуты	Листья	{ Здоровое	134	1,1	1198	2633
		{ Хлорозное	115	1,1	1045	2693
С 1 листом	Корни	{ Здоровое	123	—	1352	5491
		{ Хлорозное	106	—	1292	12500
С 1 листом	Листья	{ Здоровое	178	3,7	1043	3746
		{ Хлорозное	147	5,1	1027	2959
С 2 листьями	Корни	{ Здоровое	48	—	1577	5147
		{ Хлорозное	29	—	1362	5431
С 2 листьями	Листья	{ Здоровое	94	1,1	1189	3076
		{ Хлорозное	43	1,6	1103	2347
С 4—5 листьями	Корни	{ Здоровое	87	—	1500	8928
		{ Хлорозное	26	—	1422	10930
С 4—5 листьями	Листья	{ Здоровое	168	—	1144	2572
		{ Хлорозное	134	—	1167	3880
С 8—9 листьями	Корни	{ Здоровое	188	—	1431	4587
		{ Хлорозное	138	—	1093	9618
С 8—9 листьями	Листья	{ Здоровое	—	—	497	515
		{ Хлорозное	—	—	613	2600
С 8—9 листьями	Корни	{ Здоровое	—	—	1180	477
		{ Хлорозное	—	—	1524	7410

Показатели пероксидазы и свободной формы биоса отличны для корней и листьев хлорозных растений. У хлорозных корней наблюдается значительно больший показатель пероксидазы, чем у нормальных. Для листьев же у обоих вариантов он почти одинаков (табл. 1). Выше мы уже указывали, что хлорозность листьев различных видов характеризуется увеличением у них показателя пероксидазы. Если исходить из этого, то приведенные показатели пероксидазы характеризуют у варианта без железа явно хлорозное состояние корней и мало измененное состояние листьев.

У нормальных растений процент свободной формы биоса больше в листьях, чем в корнях; у хлорозных растений, наоборот, процент свободной формы больше в корнях как по отношению к показателю собственных листьев, так и по отношению к показателю у нормальных корней. Процент свободной формы биоса у хлорозных листьев меньше, чем у здоровых (табл. 2).

В следующие сроки у растений варианта без железа наблюдается более бледная окраска листьев. Физиологические отклонения в основном остаются теми же. Показатель кислотности особенно идет на снижение в хлорозных корнях. Активная кислотность также меньше у хлорозных

## Изменения содержания биоса

Фаза развития растений	Состояние растения	Число дрожжевых клеток в 100 клетках камеры Тома, в контроле	Содержание биоса в листьях (число дрожжевых клеток в 100 клетках камеры Тома)					Содержание биоса в хлоропластах в % от количества в здоровом	% свободной формы биоса в корнях
			на среде с прибавкой антибиоза (общее количество биоса)	на среде с прибавкой неаэтизированной вытяжки (свободная форма)	% свободной формы от общего количества	На 0,01 г сухого вещества			
						общее количество биоса	свободная форма		
Листья не развернулись	Здоровое	6	77	75	97	2852	2778	115	69
	Хлорозное		92	69	75	3284	2464		83
С 1** листом	Здоровое	3	334	315	94	—	—	—	42
	Хлорозное		359	298	83	—	—		80
с 4—5 листьями	Здоровое	4	69	67	97	2379	2310	134	57
	Хлорозное		89	89	100	3180	3180		88
С 8—9 листьями	Здоровое	2	65	65	100	1067	1067	156	59
	Хлорозное		86	35	41	1667	686		85

\* Процентное содержание приводится для чисел, полученных на сухое вещество. Вычисление на сухое вещество представляет число дрожжевых клеток в 100 клетках камеры Тома, отнесенное к числу Грамм сухой навески в 1 мл анализируемой взвеси.

\*\* Подсчет велся на неразбавленной взвеси. В остальные сроки взвеси разбавлены в 10 раз.

растений. Общее количество биоса у здоровых растений становится больше в корнях, чем в листьях, у больных же, наоборот, больше в листьях, чем в корнях (рис. 1). Показатель пероксидазы хлорозных корней все время остается больше, в то время как у хлорозных листьев показатель пероксидазы оказывается даже меньше, чем у здоровых листьев.

Водоудерживающая способность у хлорозных растений уменьшена, что хорошо видно при проведении опытов с отрезанными листьями и корнями. Все ткани хлорозных растений содержат меньше воды, чем нормальные. Растение находится как бы в состоянии физиологической засухи. В следующий срок развившиеся 3-й, 4-й и 5-й листья обладают уже другими качествами, чем 1-й и 2-й. Показатель пероксидазы, по сравнению с показателем у здоровых листьев, впервые резко увеличивается у хлорозных листьев; у хлорозных корней он меняется мало, зато у здоровых уменьшается на 50%; таким образом, хлорозное растение теперь уже целиком охвачено более сильным окислительным процессом, чем здоровое. Количество биоса в хлорозных листьях, по сравнению с количеством его в начальный срок, почти не меняется, а в здоровых явно уменьшается, поэтому содержание биоса в хлорозных листьях заметно начинает превышать содержание его в здоровых (табл. 2, на сухое вещество).

Процент свободной формы биоса у хлорозных листьев становится заметно больше, чем в корнях. Увеличивается также, по сравнению со здоровыми листьями, и абсолютное количество свободного биоса. Наравне с этим хлорозные листья становятся несколько богаче водой, чем здоровые.

В стадии 8—9 листьев еще больше увеличивается разница в содержании общего количества биоса у хлорозных и здоровых листьев.

Большая часть биоса в хлорозных листьях опять находится в связанном состоянии. При общем уменьшении показателей пероксидазы меньше всего изменяется показатель хлорозных корней. Хлорозные листья становятся заметно богаче водой, чем здоровые. Вместе с листьями становятся богаче водой и хлорозные корни\*. У хлорозных листьев

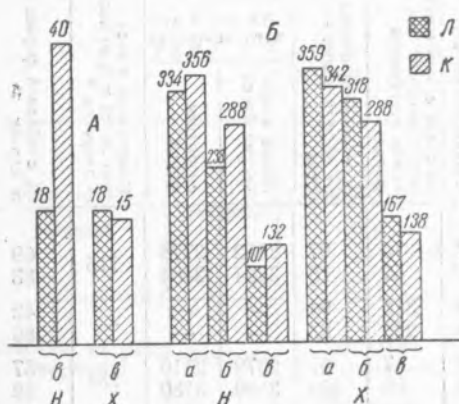


Рис. 1. А — ауксин, прирост coleoptилей в процентах; Б — общее количество биоса, по числу дрожжевых клеток в 100 клетках камеры Тома на среде с прибавкой автолизата (отнесено к 0,001 г сухого вещества). а — стадия 1 листа, б — стадия 4—5 листьев, в — стадия 8—9 листьев. Н — нормальные растения, Х — хлорозные растения, Л — листья, К — корни

увеличивается и способность к насыщению водой, способность же к отдаче воды остается у них по-прежнему больше, чем у нормальных растений. Можно предположить, что способность к насыщению водой связана в хлорозных листьях с изменением содержания ауксина и биоса.

В хлорозных корнях мы наблюдаем недостаток ауксина (рис. 1). Следовательно, в хлорозном растении нарушено нормальное распределение ауксина и биоса между корнями и листьями в пользу последних. Возможно, что совместно с этим и в том же направлении нарушается нормальное соотношение содержания воды в листьях и корнях, что особенно четко мы различаем, например, на фазе развития 1 листа, 5 листьев.

Уменьшение ауксина и биоса в корнях хлорозных растений, по сравнению с их листьями, связывается с особенно ярко проявленным в корнях снижением кислотности и с самого начала интенсивно развивающимся в них, а не в листьях, окислительным процессом.

Таким образом, отсутствие железа, как и отсутствие, например, цинка (в работе Скуга<sup>(8)</sup>), в первую очередь сказывается на усилении окислительного процесса, что ведет к разрушению ауксина. Этот пример показывает то сходство в действии на плазму отдельных микроэлементов, которое подчеркивает М. Я. Школьник<sup>(7)</sup>.

Таким образом, в развитии растений, воспитанных в отсутствие железа, можно отличить две фазы. Первая — когда наиболее измененными являются корни и когда реакция листьев и корней до некоторой степени противоположна. Во второй фазе изменения, наблюдаемые в корнях, захватывают и вновь образующиеся листья. Начавшееся впервые в листьях увеличение содержания воды в дальнейшем распространяется и на корни.

Институт ботаники  
Академии наук Груз.ССР

Поступило  
5 III 1949

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> А. Н. Бояркин, ДАН, 57, № 2 (1947). <sup>2</sup> А. Н. Бояркин, ДАН, 59, № 9 (1948). <sup>3</sup> Е. А. Макаревская, ДАН, 61, № 3 (1948). <sup>4</sup> Е. А. Макаревская и Т. С. Сулакадзе, ДАН, 60, № 4 (1948). <sup>5</sup> К. Сухоруков, Журн. опытно-агрон. Юго-Востока, 8, 2 (1930). <sup>6</sup> М. Н. Чрелашвили и Т. А. Кезели, Сообщ. АН Груз.ССР, 9, № 3 (1948). <sup>7</sup> М. Я. Школьник, Бот. журн., 32, 6 (1947). <sup>8</sup> Fr. Skoog, Am. J. Bot., 27, 10 (1940).

\* Исследовались верхние корни более позднего, молодого отрастания.