

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Е. А. МАКАРЕВСКАЯ

**ДВУХФАЗНОСТЬ НАБЛЮДАЕМЫХ В РАСТЕНИЯХ ИЗМЕНЕНИЙ  
ПРИ ХЛОРОЗНЫХ ЗАБОЛЕВАНИЯХ**

(Представлено академиком Н. А. Максимовым 6 IV 1951)

Изменения, которые предшествуют видимому проявлению хлороза и сопровождают его, принадлежат к денатурационным. На это указывает также двухфазность изменений.

Начав работать с хлорозными листьями, мы установили в них увеличение содержания воды и биоса, увеличение способности как к поглощению, так и к отдаче воды (<sup>3</sup>, <sup>4</sup>). Однако при систематическом анализе в течение двух лет обнаружилось, что точки роста и молодые листья \* хлорозных лоз в период более слабого проявления хлороза (первая половина вегетации) были, наоборот, не влажнее, а суше здоровых. Показатели биоса, поглощения и отдачи воды у хлорозных листьев также были сдвинуты по сравнению с таковыми у здоровых в сторону, противоположную от ранее установленной (см. табл. 1 и 2). То же было нами установлено на листьях кукурузы, воспитанной с железом и без него. Здесь удалось установить и двухфазное изменение показателя пероксидазы (<sup>3</sup>). Подобное же явление обнаружилось и на листьях табака (см. табл. 3).

В опыте 1-го года, после того как растения табака были выращены в песчаной культуре, часть их была перенесена на раствор Кнопа с железом, другая часть — на раствор без железа. Через 3 недели растения на растворе без железа отстали в росте примерно в 2 раза от растений, росших на растворе с железом, но хлороз у них не проявлялся; видимый хлороз проявился позже — всего до анализа прошло около 1,5 мес. (опыт Л. М. Василевской). К этому сроку хлорозные растения оказались (как листья, так и корни и стебли) с меньшим содержанием воды и биоса.

На следующий год растения табака были высажены в возрасте около 2 мес. на раствор Кнопа с железом и без него. Через 10 дней после этого анализ на содержание воды показал, что листья табака на растворе без железа суше, чем листья табака из раствора с железом. Спустя 7 дней после этого, наоборот, листья первых растений оказались чуть влажнее вторых (данные Л. М. Василевской). Через 3,5 мес. от начала опыта (6 X) растения на растворе без железа были сильно хлорозные, отставали от здоровых в росте в 5 раз, листья их были влажнее и с большим количеством биоса, чем у здоровых. Таким образом, при кратковременном и длительном воздействиях у растений с недостатком железа по отношению к контролю с очевидностью выступает двухфазное изменение содержания воды.

Двухфазность изменений — явление, характерное при денатурацион-

\* В нашем случае приблизительно от 10-го до 15-го яруса, а вообще — в зависимости от условий роста и воздействия.

## Изменение содержания воды и биоса у лозы Алиготе

Год наблюдений	Дата	Материал	Состояние	Содержание воды в г на 100 г сух. вещ.	Содержание биоса * по числу дрожжевых клеток в 100 клетках камеры Тома, на 0,001 г сух. вещ.		% свобод- ной формы от общего колич. биоса
					общее колич.	свободная форма	
1	11 V	Листья	Здоровые . . . . .	383	1892	1600	84
			Средне хлорозные . . . . .	391	1731	1487	86
			Сильно хлорозные . . . . .	387	1838	1460	79
	11 VI	Листья	Здоровые . . . . .	356	1188	700	61
			Средне хлорозные . . . . .	380	1600	1227	77
			Сильно хлорозные . . . . .	439	2515	1909	76
		Точки роста	Здоровые . . . . .	408	3079	3000	97
			Средне хлорозные . . . . .	400	3583	2700	77
			Сильно хлорозные . . . . .	445	4109	4135	>100
	26 VII	Листья	Здоровые . . . . .	243	800	762	95
			Средне хлорозные . . . . .	339	1317	1146	87
			Сильно хлорозные . . . . .	359	1830	1610	88
	Точки роста **	Здоровые . . . . .	—	118	108	92	
		Хлорозные . . . . .	—	147	133	88	
4 X	Листья	Здоровые . . . . .	209	138	70	51	
		Хлорозные . . . . .	277	332	134	40	
2	7 VI	Точки роста	Здоровые . . . . .	420	1128	1103	98
			Хлорозные . . . . .	375	995	877	88
	Листья верх- ние, 2, 3, 4	Здоровые . . . . .	414	846	849	>100	
		Хлорозные . . . . .	374	758	687	91	
	Листья ниж- ние, 2, 3	Здоровые . . . . .	280	166	155	90	
		Хлорозные . . . . .	364	332	335	>100	
14 VII	Листья верх- ние, 1, 2, 3, 4	Здоровые . . . . .	393	221	222	100	
		Хлорозные . . . . .	418	332	306	92	
	Листья ниж- ние, 2, 3	Здоровые . . . . .	255	44	35	80	
		Хлорозные . . . . .	280	77	75	97	

\* Методика определения см. (2, 3).

\*\* Влажность точек роста не определялась. Содержание биоса приведено на сырое вещество.

ных процессах (5). Эту двухфазность связывают со структурным превращением белковой молекулы. В малых дозах, при слабом воздействии наблюдается так называемая стадия возбуждения, связанная с уплотнением протоплазменных структур и нарастанием их адсорбционной способности. Напротив, то же самое воздействие, но более сильное, вызывает обратное явление: развертывание, вытягивание белковой молекулы, делающее доступной ее протеолизу (6). Этой развернутой белковой молекулы во второй фазе повреждения хорошо объясняется одинаковая направленность азотного обмена у растений при самых разнообразных повреждающих агентах.

Известно, что белок растительной ткани обладает способностью адсорбировать биос и освобождать его на первых фазах автолиза (6, 9). Двухфазное изменение биоса в хлорозных листьях можно представить себе как адсорбцию биоса белком у листьев, находящихся в первой фазе повреждения, и более легкое, чем у контроля, освобождение его на второй фазе повреждения при начинающемся распаде.

Таблица 2

Двухфазное изменение способности отрезанных хлорозных листьев насыщаться водой и отдавать ее (лбза Алиготе)

Дата	Материал	Состояние	Кол-ч. воды в г на 100 г сух. веш.		% насыщения от исходного кол-ч.	Кол-ч. воды после подсушки в комнате 3 часа	% потери от предельной влажности	Кол-ч. воды после добавочной подсушки 3 часа	% потери от предельной влажности
			начало	после нахождения в воде 3 часа					
17 VI	Листья сверху, 5	Здоровые . . . . .	312	360	15	281	22	166	41
		Хлорозные . . . . .	326	377	13	295	20	191	35
	Листья снизу, 3, 4	Здоровые . . . . .	203	234	15	169	28	89	47
		Хлорозные . . . . .	227	267	18	196	27	89	55
10 VII	Листья сверху, 3, 4	Здоровые . . . . .	268	321	19	—	—	163	49
		Хлорозные . . . . .	314	392	25	—	—	181	59
		Листья снизу, 5, 6	Здоровые . . . . .	186	196	5	—	—	55
		Хлорозные . . . . .	201	214	7	—	—	38	82
26 VII	Листья	Здоровые . . . . .	204	294	44	203	31	—	—
		Средне хлорозные	234	343	47	170	50	—	—
		Сильно хлорозные	234	387	65	179	54	—	—
4 X	Листья	Здоровые . . . . .	209	218	4	180	17	—	—
		Хлорозные . . . . .	277	318	15	243	24	—	—

Таблица 3

Изменение содержания воды и биоса в листьях табака Трапезунд

№№ опытов	Начало и конец воздействия	Возраст растения при начале воздействия в мес.	№№ вариантов	Воздействие. Состояние растения	Содержание воды в г на 100 г сух. веш.	Содержание свободного биоса по числу дрожжевых клеток в 100 клетках камеры Тома, на 0,01 г сух. веш.
1	Июнь—октябрь	2,5	1	Раствор с железом	1235	500
				Здоровые . . . . .		
2	Июнь—август Август—середина октября	2,5	2	Раствор с железом	1088	222
				Перенесены в раствор без железа		
				Хлорозные . . . . .		
2	25 VII—6 VII	2	3	Раствор с железом	1313	—
				Здоровые . . . . .		
	25 VI—13 VII	2	4	Раствор без железа	1122	—
				Хлороз не проявлен		
		2	3	Раствор с железом	1133	—
				Здоровые . . . . .		
2	4	Раствор без железа	1147	—		
		Хлороз не проявлен				
VI—6 X	2	3	Раствор с железом	886	122	
			Здоровые . . . . .			
2	4	4	Раствор без железа	1160	194	
			Сильный хлороз . .			
25 VI—4 X 4 X—18 X	Около 4	5	Раствор с железом	951	156	
			Перенесены в раствор без железа			
			Хлороз не проявлен			

И. Дагис установил увеличение концентрации свободного биоса в листьях с галлами. Он пишет, что происхождение этих веществ не ясно (1). С нашей точки зрения, в этом случае наблюдалась вторая фаза денатурационного повреждения, что и вызвало увеличение содержания биоса.

Состояние, характерное для первой фазы повреждения, может быть весьма различной продолжительности в зависимости от условий роста органа, от его ярусности, стадийности, в сочетании с одновременно влияющим воздействием. Отдельные листья могут оставаться неопределенно долгое время в состоянии, характерном для первой фазы повреждения, другие уже в начале развития могут испытывать более сильное воздействие, и вторая фаза изменений будет как бы накладываться на первую так, что при относительно редких анализах последняя не будет улавливаться.

Многие исследователи обстоятельно изучали действие на растение различных элементов минерального питания. Однако нам неизвестно что-либо в отношении двухфазности изменений при этих воздействиях. Д. А. Сабинин подчеркивает необходимость отделять первичные и вторичные изменения в обмене веществ, возникающие при действии изучаемого элемента минерального питания (7). С этой точки зрения интересны данные работ А. П. Щербакова. Автор показывает, что в начале опыта недостаток калия снижает в надземных органах деятельность пероксидазы, к концу же опыта, наоборот, увеличивает по сравнению с контролем (10). Автор, однако, не оттеняет соответствующим образом этого явления. Двухфазность же изменения показателя пероксидазы, полученная А. П. Щербаковым на проростках гороха при недостатке калия, подобна полученной нами на кукурузе при недостатке железа (3), она обрисовывает общий денатурационный характер повреждений плазмы.

Итак, действуя на растение, например, недостатком железа, можно выявить сдвиги, «направление которых меняет свой знак, несмотря на однозначно идущее нарастание воздействия» (5).

При исследовании специфических черт изучаемого повреждающего агента необходимо всегда иметь в виду двухфазность изменений, возникающих в растении под действием одного и того же фактора.

Такие показатели, как содержание воды, биоса, окислительных ферментов, способность к поглощению и отдаче воды изменяются при повреждающих воздействиях (например, при недостатке железа) двухфазно. При слабом воздействии они по отношению к контролю уменьшаются, при более сильном возрастают.

Внешнее проявление хлороза часто не связано со сдвигами внутренних изменений. По некоторым показателям растение может находиться уже во второй фазе повреждения, а листья его не теряют окраски. Случается, наоборот, что растение по внутренним сдвигам находится в первой фазе повреждения, а листья его уже хлорозные.

Институт ботаники  
Академии наук Груз.ССР

Поступило  
6 IV 1951

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- 1 И. Дагис, Уч. тр. Вильнюсск. гос. ун-та, 1 (1947). 2 Е. А. Макаревская, ДАН, 61, № 3 (1948). 3 Е. А. Макаревская, Л. М. Василевская и М. Н. Чрелашвили, Тр. Тбилисск. бот. ин-та, 13 (1949). 4 Е. А. Макаревская и Т. С. Сулакадзе, ДАН, 60, № 4 (1948). 5 Д. Н. Насонов и В. Я. Александров, Реакция живого вещества на внешние воздействия, М., 1940. 6 Ю. В. Ракитин, Бот. журн., 31, 2 (1946). 7 Д. А. Сабинин, Минеральное питание растений, М., 1940. 8 Совещание по белку, М., 1948. 9 К. Сухо-руков, Е. Клинг и Д. Клячко, ДАН, 1, № 7—8 (1935). 10 А. П. Щербаков, Тр. Ин-та физиолог. растений АН СССР, 3, 2 (1946); 6, 1 (1948).