

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Е. А. МАКАРЕВСКАЯ

**ОБЩИЕ РЕАКЦИИ В РАСТЕНИЯХ ПРИ РАЗЛИЧНЫХ  
ПОВРЕЖДАЮЩИХ ВОЗДЕЙСТВИЯХ**

(Представлено академиком Н. А. Максимовым 7 IV 1951)

Изучая проблему хлороза, мы наблюдали некоторые общие реакции растений при различных повреждающих воздействиях. М. Я. Школьник неоднократно указывает на сходство действия на плазму различных микроэлементов (17). Но таково же действие и макроэлементов. Так, увеличение небелкового азота вызывается, например, недостатком меди (18) или бора (11). Но и калийное и фосфатное голодание и недостаток серы вызывают накопление амидов и аминокислот (10). Подобное же явление обнаруживается при кальциевом хлорозе лозы (20).

Одинаковая направленность при различных воздействиях наблюдается и в отношении изменения ферментов. Отсутствие различных элементов минерального питания, например железа, калия, цинка, меди, приводит сходно к повышению окислительно-восстановительных процессов, к увеличению показателя пероксидазы (2, 5, 15, 19, 21). Ту же реакцию вызывает засоление (1). То же наблюдается при вирусных заболеваниях (3, 9). Дюфренуа и Рид установили, что при нарушении окислительно-восстановительного равновесия в тканях листа происходит коацервация полифенолов. Это явление сопровождается и процесс старения, и недостаток цинка, и вирусное и паразитарное заболевание (18). От самых различных неблагоприятных причин в растениях возникают сходные изменения и других веществ и свойств, помимо указанных.

Установлено, что ткани многих хлорозных растений показывают повышение проницаемости, увеличение способности к поглощению и отдаче воды, увеличение содержания воды, биоса и окислительных ферментов, падение деятельности редуктазы, уменьшение кислотности, общей окисляемости. Все эти изменения в хлорозных растениях сопровождаются отставанием в росте, характерным уменьшением прироста листьев в отношении к приросту побегов и корней. В числе исследованных растений находятся: виноградная лоза (хлороз от точно неустановленной причины — предполагается недостаток железа), курага (весенний, проходящий хлороз), кукуруза, воспитанная в отсутствие железа (5, 6, 12, 15, 16). Те же самые отклонения от здорового состояния обнаруживаются в растениях табака, выращенных на растворе с железом, но потом показавших верхушечный хлороз; то же дают и растения табака, находившиеся 3,5 мес. на растворе с железом, а затем за 1,5 мес. до анализа перенесенные на раствор без железа (см. табл. 1).

Растения табака, перенесенные в раствор без железа, не показывали видимого хлороза, листья их были чуть бледнее, чем у здоровых растений. Однако эти растения по сравнению с контролем сильно сократили прирост и по изменению изученных показателей должны быть отнесены к «хлорозным» растениям. Подобное явление уже отмечалось М. Н. Чрелашвили и Т. А. Кезели при исследовании растений, выросших из черенков хлорозных лоз, внешне не проявивших хлороза, но по внутренним показателям оставшихся хлорозными (16). То же отмечено ими и для проходящего хлороза кураги (15).

## Изменение некоторых показателей в растениях табака, здорового и хлорозного

Показатели	3,5 мес. на растворе с железом				Около 2 мес. на растворе с железом, перенесены на раствор без железа. Здоровые	
	здоровые		хлорозные		листья	корни
	листья	корни	листья	корни		
Содержание воды в г на 100 г сух. в-ва . . .	886	722	1027	850	951	839
Содержание свободного биоса по числу дрожжевых клеток в 100 клетках камеры Тома на 0,001 г сух. в-ва . . . . .	412	132	164	121	156	115
Количество окислительных ферментов в мл 0,01 N иода на 1 г сух. в-ва						
Полифенолоксидаза . . . . .	622,9	68,4	848,1	115,9	717,8	126,5
Пероксидаза . . . . .	409,4	223,6	540,4	384,2	1151,9	548,2
Общее количество . . . . .	1102,3	292,0	1388,5	501,1	1869,7	674,7
% пероксидазы от общего количества . . .	37	76	39	77	62	81
Титруемая кислотность в мл 0,01 N NaOH на 1 г сух. в-ва . . . . .	67	—	59	—	54	—
Общая окисляемость в мл 0,1 N перманганата на 1 г сух. в-ва . . . . .	88	—	79	—	—	—
Быстрота отдачи воды за 5 час. в % от начального количества . . . . .	21	—	36	—	—	—

Примечание. Определение окислительных ферментов по методу Д. М. Михлина и З. С. Бронвицкой (?). Методика определения биоса по (4,5).

Из данных об окислительных ферментах табака можно заключить, что, помимо увеличения показателя общей деятельности ферментов (полифенолоксидазы, пероксидазы), у растений в отсутствие железа возрастает в общей сумме процент пероксидазы. Показатели привеса растений за последний месяц в % от начального веса следующие: 1-й вариант (здоровые) — 20; 2-й вариант (хлорозные) — 7; 3-й вариант — 2.

В этом отношении интересны данные, полученные нашей сотрудницей Э. Г. Микеладзе в опыте с воздействием гетероауксина на черенки лозы. Целью воздействия было получение разно растущих растений (лучших с воздействием гетероауксина и худших без воздействия), изучение некоторых физиологических показателей которых приблизило бы нас к пониманию общих и специфических изменений в обмене веществ, связанных с отставанием в росте, с некоторым угнетением. Ставился вопрос, отличается ли определенный комплекс этих изменений от изменений, вносимых нарушением минерального питания.

Черенки лозы Алиготе были взяты с хлорозного виноградника Мухранского совхоза. Лозы по предыдущей вегетации были по внешнему виду здоровые. Применялась испытанная концентрация гетероауксина (15 мг на 100 мл). Двухузловые черенки погружались на 24 часа базальным ослепленным узлом на 1—1,5 см: одна часть в водопроводную воду, другая — в раствор гетероауксина. Перед воздействием черенки вымачивались в воде 1 час. Температура в период воздействия 24°. Однако испытанная концентрация гетероауксина оказала в данном опыте угнетающее действие на черенки. Предыдущими работами (14) было установлено, что проявление действия гетероауксина тесно связано с внутренним состоянием черенков. То же отмечено и А. Н. Сулуловым при работе с картофельными клубнями (13).

В нашем случае материалом служили черенки от лоз здоровых, но с хлорозного виноградника, выдержавших суровую зиму. После срезки на винограднике черенки лежали неделю не укрытые в песке. Для таких

черенков предшествующего воздействию вымачивания в течение 1 часа было, повидимому, недостаточно, и гетероауксин подействовал отрицательно как на приживаемость черенков, так и на их развитие. Из посаженных 35 контрольных черенков прижилось 25 (71%), из 43 опытных черенков с гетероауксином прижилось 9 (21%). Таким образом, хотя результат получился обратный ожидаемому, в конечном итоге мы получили различно растущие черенки. Одни растения, проросшие из черенков, находившихся во время опыта в воде, были более рослые, другие — с воздействием гетероауксина — отстающие в росте. Внешне и те и другие были с зеленой окраской листьев — только к концу вегетации в варианте с воздействием гетероауксина начали попадаться листья с хлоротичными пятнами (в анализ они не входили).

При анализе оказалось, что соотношение в развитии вегетативных органов у растений с воздействием гетероауксина подобно тому, которое наблюдается при хлорозе, т. е. сокращается прирост листовой по отношению к приросту корней и побегов (см. табл. 2). Изменение других показателей в варианте с гетероауксином также обнаруживает «хлорозное» состояние (см. табл. 3).

Таблица 2

Соотношение в развитии отдельных частей растений

Растение и вариант	Состояние и воздействие	Вес листьев, приходящийся на 100 г сух. в-ва	
		корней	побегов
Лоза Саперави в горшечной культуре	Здоровая . . . . .	35	247
Лоза Алиготе в водной культуре	Хлорозная . . . . .	28	122
	Здоровая с железом . . . . .	258	89
Алиготе из виноградника Вазияни	Средне хлорозная без железа	245	77
	Сильно хлорозная без железа	53	—
	Здоровая . . . . .	—	90
Алиготе в сосудах	Хлорозная . . . . .	—	75
	Здоровая, более рослая . . .	154	159
Алиготе в горшечной культуре	Здоровая, менее рослая . . .	93	144
	Хлорозная . . . . .	54	111
	Вода . . . . .	46	137
	Гетероауксин . . . . .	40	104

Сравнивая показатели здоровых и хлорозных растений, отмеченные в предыдущих работах (5, 6, 12, 15), и показатели, приведенные в табл. 1 и 3 настоящей работы, мы видим, что черенки, испытывавшие неблагоприятное воздействие гетероауксина, за исключением показателя окислительных ферментов в корнях, обнаруживают ту же направленность изменений, которая возникает, например, в результате недостатка железа. Эта одинаковая направленность изменений приводит нас к заключению, что в наших случаях изменения, связанные с угнетением растения, будь то угнетение от гетероауксина или недостатка железа, принадлежат к денатурационным. Денатурационная теория повреждения Д. Н. Насонова и В. Я. Александрова как раз и говорит о том, что все агенты, способные денатурировать белок, вызывают в протоплазме неспецифический комплекс признаков повреждения (8). Однако авторы денатурационной теории говорят, что есть и специфические черты, присущие данному денатуратору.

В своей работе мы натолкнулись пока на комплекс неспецифических сдвигов, которые вполне разъясняет денатурационная теория и которые необходимо иметь в виду при отыскании специфического действия.

Изменение некоторых показателей в растениях лозы Алиготе при отрицательном действии гетероауксина

Показатели	Воздействие			
	Вода		Гетероауксин	
	листья	корни	листья	корни
Содержание воды в г на 100 г сух. в-ва . . .	228	248	261	354
Содержание свободного биоса по числу дрожжевых клеток в 100 клетках камеры Тома	136	261	157	216
Количество окислительных ферментов в мл 0,01 N иода на 1 г сух. в-ва:				
Полифенолоксидаза . . . . .	7,5	5,9	7,3	1,7
Пероксидаза . . . . .	19,0	24,0	30,0	17,3
Общее количество . . . . .	26,5	29,9	37,3	19,0
% пероксидазы от общего количества . . . .	69	80	80	91
Показатель проницаемости* в мл 0,01 N перманганата на 1 г сух. в-ва . . . . .	1,43	—	2,71	—
Титруемая кислотность в мл 0,01 N NaOH на 1 г сух. в-ва . . . . .	90,9	13,6	83,3	8,7
Общая окисляемость в мл 0,1 N перманганата на 1 г сух. в-ва . . . . .	98	—	81	—
Быстрота отдачи воды за 24 часа в % от начального количества . . . . .	34	—	63	—

\* Листья брались с черешком; тщательно вымытые они опускались пластинками в воду, через 2 часа 10 мл воды из-под листьев титровалось перманганатом при нагревании в присутствии  $H_2SO_4$ .

Таким образом, изменение показателей (увеличение содержания воды, биоса, окислительных ферментов, увеличение проницаемости, способности отдачи воды, уменьшение кислотности, восстанавливающей способности, уменьшение прироста листьев в отношении прироста корней и побегов), которые сопровождают хлороз от недостатка железа, могут существовать в растениях, которое внешне не хлорозно, и от воздействия, не только связанного с недостатком железа. Одинаковая направленность изменений, возникающих при угнетении растения от различных воздействий, позволяет определить их как денатурационные.

Институт ботаники  
Академии наук Груз.ССР

Поступило  
6 IV 1951

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- 1 Е. В. Богословская, Тр. Ин-та физиол. раст. АН СССР, 7, 1 (1950).
- 2 И. Г. Баженин, Рефераты докл. на конфер. по микроэлементам, М., 1950.
- 3 А. Я. Кокин, Физиологические и анатомические исследования большого растения, Петрозаводск, 1948.
- 4 Е. А. Макаревская, ДАН, 61, № 3 (1948).
- 5 Е. А. Макаревская, Л. М. Василевская и М. Н. Чрелашвили, ДАН, 66, № 5 (1949).
- 6 Е. А. Макаревская и Т. С. Сулакадзе, ДАН, 60, № 4 (1948).
- 7 Д. М. Михлин и З. С. Броновицкая, Биохимия, 14, 4 (1949).
- 8 Д. Н. Насонов и В. Я. Александров, Реакция живого вещества на внешние воздействия, М., 1940.
- 9 В. Л. Рыжков, Фитопатогенные вирусы, М., 1946.
- 10 Д. А. Сабинин, Минеральное питание растений, М., 1940.
- 11 В. Стайлс, Микроэлементы в жизни растений и животных, М., 1949.
- 12 Т. С. Сулакадзе, Тез. докл. на 12-й науч. сессии Отдел сел.-хоз. наук АН Груз.ССР, 1949 (на груз. яз.).
- 13 А. Н. Сутулов, Тр. Ин-та физиол. раст. АН СССР, 7, 1 (1950).
- 14 М. Н. Чрелашвили, Сообщ. АН Груз.ССР, 4, 1 (1943).
- 15 М. Н. Чрелашвили и Т. А. Кезели, Сообщ. АН Груз.ССР, 9, 3 (1948).
- 16 М. Н. Чрелашвили и Т. А. Кезели, Тез. докл. 12-й науч. сессии Отдел. сел.-хоз. наук АН Груз.ССР, 1949 (на груз. яз.).
- 17 М. Я. Школьник, Бот. журн., 32, 6 (1947).
- 18 М. Я. Школьник, Значение микроэлементов в жизни растений и земледелии Л., 1950.
- 19 А. П. Шербаков, Тр. Ин-та физиол. раст. АН СССР, 6, 1 (1948).
- 20 W. S. Iljin, Planta, 35, 5/6 (1948).
- 21 Fr. Skoog, Am. Journ. Bot., 27, 10 (1940).