

Б. А. РУБИН и Л. М. ПЕРЕВЯЗКИНА

**РОЛЬ ДУБИЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ В ЯВЛЕНИЯХ
УСТОЙЧИВОСТИ ХЛОПЧАТНИКА К ВИЛТУ**

(Представлено академиком А. И. Опариным 7 V 1951)

Выведение вилтоустойчивых форм хлопчатника — одна из наиболее эффективных мер борьбы с поражением этого растения так называемой болезнью увядания. В этой области советскими селекционерами достигнуты весьма существенные успехи. Однако детальное изучение природы устойчивости хлопчатника к возбудителю вилта продолжает оставаться задачей крайне актуальной. Выяснение относящихся сюда вопросов позволило бы значительно повысить эффективность селекционных работ.

Существующие взгляды на природу вилтоустойчивости хлопчатника не отличаются единодушием и нередко противоречивы. Это относится, в частности, и к вопросу о роли содержащихся в тканях хлопчатника веществ фенольной группы. Так, в ряде работ проводится мысль, что таниды тканей хлопчатника не оказывают сколько-нибудь существенного влияния на уровень устойчивости организма к грибку *Verticillium* (1-3). Противоположную точку зрения развивает в недавно опубликованной работе Г. Я. Губанов (4). Изучив содержание дубильных веществ в древесине стебля у большого числа сортов хлопчатника различной вилтоустойчивости, Губанов приходит к выводу, что эти вещества оказывают отрицательное влияние на уровень сопротивляемости растения. Согласно данным этого автора, легко поражаемые вилтом формы хлопчатника характеризуются высоким содержанием дубильных веществ. В этом отношении ткани неустойчивых форм как бы сближаются с тканями растений пораженных вилтом, поскольку непосредственным результатом болезни является увеличение содержания в тканях растения дубильных веществ. Отправляясь от этих наблюдений, Губанов считает, что физиологически влияние, оказываемое на растение паразитом, аналогично влиянию, возникающему в результате обогащения тканей хлопчатника танидами.

Результаты многолетних исследований Института Биохимии АН СССР указывают на важную роль, которую в ряде случаев инфекции выполняет окислительная система растения-хозяина (5). Согласно этим данным, уровень устойчивости высшего растения определяется характером ответной реакции, которая возникает в его тканях в результате взаимодействия с микроорганизмами. Показано, что в ряде случаев конечный результат этого взаимодействия определяется способностью растения сохранить нормальный ход дыхательного газообмена, несмотря на затруднения, возникающие в результате инфекции. Эти данные, так же как и результаты проведенного (6) изучения роли полифенолов в реакциях устойчивости картофеля к грибку *Phytophthora infestans*, не согласуются с приведенными выше взглядами Губанова. Для дальнейшего изуче-

ния этого вопроса нами были проведены некоторые исследования, результаты которых освещаются в предлагаемой работе.

Для каждой из групп (устойчивой и неустойчивой к вилту) мы имели в своем распоряжении по два сорта хлопчатника *. В связи с близостью результатов приводимые ниже цифры являются средними для каждой пары сортов. Хлопчатник выращивался в вегетационных сосудах в Ботаническом саду МГУ. Заражение растений осуществлялось путем внесения в сосуды зерен ячменя, зараженных *Verticillium albo-atrum*. На протяжении роста хлопчатника были отобраны три пробы растений, исследовавшиеся на содержание дубильных веществ по отдельным фракциям методом Курсанова (?).

В результате проведенных нами определений общего количества танинов едва намечилась тенденция к несколько повышенному содержанию танинов у неустойчивых сортов, что как будто подтверждает взгляды Губанова. Нам не удалось также обнаружить определенных различий между сортами по распределению танинов хлопчатника на отдельные фракции. Однако к совершенно иным выводам мы приходим при анализе изменений в содержании танинов, которые возникают у устойчивых форм хлопчатника в качестве реакции на заражение *Verticillium* (см. табл. 1).

Таблица 1

Изменение содержания дубильных веществ в хлопчатнике под влиянием заражения *Verticillium albo-atrum* (содержание дубильных веществ в тканях зараженных растений в % от контроля)

	Неустойчивые сорта					Устойчивые сорта				
	Общ. колич. танинов			Растворим. полифенолы		Общ. колич. танинов			Растворим. полифенолы	
	I проба	II проба	III проба	I проба	II проба	I проба	II проба	III проба	I проба	II проба
Листья	93,2	112,9	119,5	92,8	134,4	95,8	95,2	87,0	63,2	100,2
Стебли	117,3	122,8	111,3	144,5	86,1	132,9	159,0	106,7	265,8	250,0
Корни	114,8	116,7	88,0	140,9	110,8	155,0	156,4	129,0	280,0	238,7

Данные табл. 1 показывают, что под влиянием заражения общее содержание танинов и растворимых фракций полифенолов в хлопчатнике повышается. В то же время, при общем для обеих групп хлопчатника направлении изменений содержания дубильных веществ, четко проявляются специфические особенности, связанные с уровнем устойчивости растений. Это касается, в первую очередь, степени увеличения содержания танинов, а также активности этой реакции в отдельных органах растений хлопчатника.

Согласно данным табл. 1, общий уровень увеличения содержания танинов значительно выше у сортов устойчивых, причем в особенности резкими оказываются различия по изменению содержания растворимых полифенолов — наиболее активной, легко вовлекаемой в окислительный обмен фракции дубильных веществ. Под влиянием инфекции содержание веществ этой группы возрастает у устойчивых сортов примерно вдвое интенсивнее, чем у неустойчивых.

Весьма характерно, что эта закономерность охватывает данные по корням и стеблям хлопчатника и ей совершенно не подчинены данные по

* Семена селекционных сортов хлопчатника были нам любезно предоставлены Всесоюзным научно-исследовательским хлопковым институтом.

листьям. Под влиянием инфекции содержание дубильных веществ (обеих групп) в листьях устойчивых форм хлопчатника, как правило, сильно снижалось, тогда как у неустойчивых оно либо не изменялось, либо не- сколько увеличивалось.

Эти факты невозможно примирить с представлениями об отрицательной роли танидов в иммунитете хлопчатника к вилту.

Не менее противоречат этой точке зрения материалы, относящиеся к характеру реакции, присущей отдельным органам хлопчатника. Мы видим, что наиболее сильной оказывается реакция в корнях — том органе, который у хлопчатника принимает на себя первые удары инфекции, органе, характер реагирования которого в значительной степени определяет судьбу взаимодействия хозяина и паразита.

Данные, полученные нами для листьев, создают впечатление, что в качестве одной из реакций защиты у устойчивых сортов хлопчатника осуществляется мобилизация части запасов содержащихся в них дубильных веществ, которые направляются в корни, где, как уже указывалось, и сосредоточены основные реакции защиты.

У неустойчивого хлопчатника отмечается равномерное распределение реакции по отдельным органам растения. Не исключено, что эта равномерность и, вероятно, связанная с нею неспособность растения мобилизовать защитные средства лежит в основе неспособности растения сопротивляться инфекции. В противовес этому, сосредоточение в корнях устойчивых сортов значительных запасов дубильных веществ может рассматриваться как своеобразная форма реакции «сверхчувствительности», составляющей в ряде случаев основу непоражаемости высших растений (5).

Вполне очевидно, что и эту группу фактов невозможно согласовать с представлениями об якобы отрицательной роли дубильных веществ в явлениях сопротивляемости хлопчатника. Об этом же, наконец, свидетельствуют и данные, характеризующие изменения доли, занимаемой полифенолами в общей сумме дубильных веществ хлопчатника (см. табл. 2). В соответствии с тем, что уже отмечалось для общего содержания танидов, мы и в этом случае видим, что по процентному участию полифенолов в общем комплексе танидов у здоровых растений, определенной закономерности, связанной с устойчивостью, не обнаружено.

Таблица 2

Содержание растворимых полифенолов
в хлопчатнике в % от общей суммы танидов

	Неустойчивые сорта		Устойчивые сорта	
	I проба	II проба	I проба	II проба
Контрольные растения				
Листья	9,35	10,52	15,71	4,19
Стебли	4,91	11,99	4,79	5,22
Корни	6,21	8,99	8,15	4,34
Зараженные растения				
Листья	9,32	12,53	10,34	4,40
Стебли	6,04	8,41	9,58	8,21
Корни	7,68	8,53	14,59	6,62

Очень четкими оказываются, однако, отличия по этому признаку у зараженных растений. У устойчивых форм хлопчатника доля раствори-

мых полифенолов в общей сумме таннидов под влиянием инфекции возросла в корнях почти в 2 раза уже при исследовании первой пробы и на 50% во второй пробе. Точно такие же изменения имели место в тканях стеблей. В отличие от этого, доля полифенолов в листьях зараженных растений (1 проба) снизилась в $1\frac{1}{2}$ раза.

Иная картина наблюдается у неустойчивых сортов хлопчатника. Данные табл. 2 показывают, что незначительное возрастание доли активных компонентов дубильного комплекса отмечается в корнях и стеблях лишь в первый срок анализа. Во второй срок такого рода возрастание обнаружено в листьях. Во всех остальных случаях доля растворимых полифенолов сохраняется неизменной либо даже понижается.

Свойственным устойчивым сортам хлопчатника столь резкое возрастание доли растворимых полифенолов, являющихся активными участниками процессов дыхательного газообмена, может быть связано лишь с важной ролью, которая принадлежит этим соединениям в защитных функциях живой ткани, в реакциях сопротивления последней инфекции.

Таким образом, и для сочетания хлопчатника — *Verticillium* можно прийти к выводу, что устойчивость этого растения представляет собой активный физиологический процесс, в основе которого лежит усиление дыхательной активности хозяина. В данном случае это достигается путем повышения содержания дубильных веществ, главным образом, за счет увеличения удельного значения полифенолов, являющихся у хлопчатника основными переносчиками водорода от субстрата дыхания.

Противоположные высказывания, встречающиеся в литературе, должны быть объяснены, повидимому, тем, что определения дубильных веществ осуществлялись в этих работах суммарно, без разделения на активные и менее активные фракции. Столь же существенно и то, что внимание авторов этих исследований было сосредоточено только на сравнительной оценке содержания дубильных веществ в устойчивых и неустойчивых растениях. Между тем (5), решающими для иммунитета должны быть признаны ответные реакции, которые возникают в тканях хозяина при его встрече с инфекцией.

Увеличение содержания дубильных веществ и, в первую очередь, полифенолов, которое у устойчивых сортов значительно превышает сдвиги, отмечаемые у неустойчивых, заставляет нас рассматривать эту реакцию у хлопчатника как имеющую, бесспорно, важное защитное значение. Природа этой реакции и ее значение для иммунитета хлопчатника требуют дальнейшего изучения.

В заключение считаем своим приятным долгом выразить глубокую благодарность действительному члену Академии сельскохозяйственных наук им. В. И. Ленина С. С. Канашу за предоставление нам семян хлопчатника, а также за ценные советы и указания.

Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова

Поступило
23 IV 1951

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Е. З. Окнина, Тр. Ин-та физиол. раст. им. Тимирязева, 2, в. 1 (1937); 3, в. 3 (1940). ² К. Т. Сухоруков, там же, 2, в. 1 (1937); 3, в. 1 (1940). ³ Б. П. Строганов, ДАН, 29, № 8–9 (1940); Изв. АН СССР, сер. биол., № 6 (1947). ⁴ Г. Я. Губанов, там же, № 4 (1949). ⁵ Б. А. Рубин и Е. В. Арциховская, Биохимическая характеристика устойчивости растений к микроорганизмам, изд. АН СССР, 1948. ⁶ Б. А. Рубин, Е. В. Арциховская и Т. А. Проскурникова, Биохимия, 12, № 2 (1947). ⁷ А. Л. Курсанов, Биохимия, 6, в. 3 (1941).