

ГИСТОГЕННЫЕ ЗАЩИТНЫЕ РЕАКЦИИ РАСТЕНИЙ И ГУМИНОВЫЕ ВЕЩЕСТВА

А. М. ГРОДЗИНСКИЙ, Г. П. БОГДАН

При отравлении растений различными веществами, которые поступают с восходящим током в ксилему через корни или прямо в срезанные стебли с водой, наблюдается характерная гистогенная защитная реакция, заключающаяся в побурении стенок и образовании бурой массы, закупоривающей проводящую систему, и в прекращении поглощения вредного фактора [1, 4]. Так, при выдерживании различных растений корнями в воде или питательном растворе, содержащем аллелопатически активные вещества, высокие концентрации солей или иные токсические факторы, уже на 2—3 день в ксилеме проводящей зоны корней, а чаще — в выше расположенных частях проводящей системы стебля, особенно в узлах, происходит побурение стенок ксилемы и образуются закупорки, состоящие из аморфного бурого вещества. Подобные закупорки в ксилеме наблюдались раньше и другими исследователями, однако они давали им иное толкование. Так, например, З. Лаштутка [11] описал локализацию бурых отложений в ксилеме пшеницы, выросшей совместно с пыреем, однако он считал, что эта масса — агропирен, физиологически активный тритерпен, выделяемый корневищами пырея.

Часто закупорки возникают при поражении растений бактериями и грибами, вызывающими болезни завядания; вилт у томатов и хлопчатника, голландская болезнь вязов и др. [6, 7, 8, 9, 10]. Причем закупорку сосудов объясняют развитием в них патогенной микрофлоры. Полагают также, что причиной закупорки может быть не только развивающийся мицелий, но и специфические вещества завядания — маразмины [12, 5, 13, 3, 2]. Некоторые маразмины идентифицированы и получены в виде чистых препаратов, например, пиколиновая кислота, ликомаразмин, фитонивеин, фузариновая кислота и др., однако механизм их воздействия на растения еще полностью не раскрыт. Вероятно, так же, как и под влиянием аллелопатического фактора, в этом случае происходит закупорка ксилемы, сопровождающаяся завяданием и отмиранием надземной части.

Таким образом, закупорки в ксилеме возникают при аллелопатическом, фитопатогенном, чисто химическом и ином отравлении растений.

Мы предположили, что возникновение закупорок является универсальной защитной реакцией растения на проникновение вредных веществ [4]. Такое закупоривание позволяет растению хотя бы временно прекратить поступление токсина и избежать немедленной гибели. Со временем растение развивает боковые корни и дополнительную ксилему, приобретает суккулентную структуру, чтобы меньше испарять воды и тем самым сократить поступление токсина в надземную часть. Описано, например, повышение суккулентности листьев под влиянием аллелопатии [5]. Закупоривание полостей ксилемы позволяет растению отсрочить немедленную гибель от отравления и, если токсический фактор действовал временно, пережить неблагоприятный период.

Механизм образования закупорок в сосудах ксилемы мы представляем следующим образом. Вредно действующий фактор, поступивший в мертвые сосуды ксилемы, проникает по клеткам во все ткани стеблей и листьев и, по-видимому, наиболее сильно поражает расположенные рядом с ксилемой живые клетки паренхимы. При этом защитные гистогенные реакции можно разделить на два типа. Прежде всего к месту наиболее сильного раздражения живой ткани, прилегающей к ксилеме, из всего растения и особенно из листьев притекают различные защитные вещества, за счет которых повышается интенсивность дыхания пораженных тканей и, вероятно, осуществляется обезвреживание токсических веществ путем их метаболизации и окисления. Если же поступление яда продолжается, то растению не удается таким путем полностью инактивировать токсины и защитные вещества выходят в полость сосудов ксилемы, где начинается второй этап защитных реакций.

Вследствие резкого изменения условий среды, нарушения пространственного разделения веществ в ксилемном соке происходит автолиз, который ведет к денатурации и разложению белков и других компонентов растительных клеток и к образованию полимерных, частично окисленных соединений. Они выпадают в осадок, который наслаивается в определенных частях сосудов и закупоривает их.

Закупоривание полостей сосудов в дальнейшем может явиться причиной угнетения или гибели растений, если оно не успеет регенерировать сосудисто-проводящую систему.

Таким образом, механизм защитных реакций двойственный: вначале растение пытается инактивировать токсины биохимическим путем, усиливая дыхание и биологическое окисление в зоне проникновения токсинов. В дальнейшем развиваются закупорки, препятствующие поступлению ядов, с которыми растение биохимическим путем справиться уже не в состоянии. Разумеется, такое деление условно, ибо закупоривающая масса является не только барьером на пути восходящего тока, но и средством инактивации токсических веществ путем адсорбции и осаждения.

Как показали наши гистохимические исследования, бурая масса состоит из труднорастворимых или нерастворимых соединений. Состав ее в процессе становления меняется: сначала обнаруживается глюкоза, пектиновые вещества, фенольные соединения, лигнин, и на последних стадиях в составе бурого вещества обнаруживаются меланины. Полностью состав бурой массы не изучен, но, вероятно, он очень сложен.

Поскольку закупоривание сосудов обнаруживается при самых разнообразных вредных воздействиях, а, как известно, гуминовые соединения очень часто смягчают вредное влияние различных факторов, нас заинтересовал вопрос о возможном влиянии гуминовых веществ на образование закупорок и через них на усиление или ослабление защитных реакций растения. Проверка этого предположения явилась целью настоящей работы.

МЕТОДИКА И МАТЕРИАЛЫ

Гуминовые вещества получали следующим образом. 50 г торфа или перегноя заливали 150 мл 0,1-н NaOH и после 16-часового настаивания фильтровали. К 50 мл полученного фильтрата добавляли 8 мл 1-н H₂SO₄, подогревали на водяной бане для осаждения органических коллоидов и фильтровали. Гуминовые кислоты оставались на фильтре [14].

Остаток на фильтре в наших исследованиях принимали за полную дозу гуминовых кислот или же разделяли на две, четыре и восемь частей и вносили в воду, где находились опытные растения. Таким

образом, концентрация гумусовых веществ соответствовала раствору из 50 г торфа (перегноя) в 200, 400 или 800 мл воды, т. е. была довольно высокой. Мы не добивались точной дозировки, так как нас интересовал только качественный результат. В опытах исследовались также водные вытяжки из перегноя и торфа; 80 г воздушно-сухого перегноя или торфа заливали водой и объем доводили до 500 мл. После суточного настаивания вытяжки использовали для эксперимента.

С целью изучения влияния гуминовых веществ на защитные реакции растительного организма, пребывающего под влиянием аллелопатически активных веществ, мы готовили водные экстракты из сухих корневищ пырея ползучего *Agropyron repens* L. и сухой надземной массы красного клевера в соотношении 1 : 10. В 200 мл экстракта из пырея и клевера вносили гуминовые вещества и помещали в них растения, выкопанные с корнями в поле. Для изучения брали растения озимого рапса *Brassica napus* var. *oleifera* D. С. сорта Мытицкий № 1, овса *Avena sativa* L. сорта Львовский 1023 и земляники *Fragaria ananassa* Duch. сорта Киевская ранняя. Контрольные растения ставились в водопроводную воду, а опытные — в экстракты по схеме, представленной в табл. 1.

Растения выдерживали в экстрактах в лабораторных условиях и изучали на 5-й и 7-й день после начала постановки опыта.

Микроскопические срезы делались вручную в местах возникновения бурого вещества, закупоривающего сосуды, у озимого рапса — в корнях, стеблях, черешках листьев, у овса — в узлах кущения и узлах стебля; у земляники — в стеблях и черешках листьев. Наличие патологических изменений в сосудах изучали на микроскопических срезах. Для исследования брали по 5 растений, под микроскопом просматривали по 30—50 срезов.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты экспериментов приводятся в таблице 1.

У контрольных растений рапса на пятый день после начала опыта обнаруживается закупоривающее сосуды вещество. Объяснить это явление, очевидно, можно тем, что рапс аллелопатически очень активное растение и под ним в воде накапливаются вредные вещества, которые вызывали самоотравление. Следует однако отметить, что количество закупоривающих сосудов веществ и протяженность закупорок у контрольных растений рапса несравненно меньше, чем у тех, которые выдерживались в опытных экстрактах.

Внесение в воду гуминовых веществ, полученных из перегноя и торфа, не оказывало какого-либо влияния на образование закупорок у рапса. У земляники на 5—8 день в этих условиях происходило побурение сосудов ксилемы в черешках и стеблях, однако полная доза гуминовых кислот из перегноя несколько смягчала этот процесс и в черешках побурения не обнаруживалось. В стеблях побурение стенок ксилемы и закупорки возникали лишь к исходу эксперимента. У овса, наоборот, полная доза гуминовых кислот перегноя усиливала образование закупорок в полостях ксилемы. Таким образом, гуминовые кислоты, разбавленные в воде, усиливали образование закупорок к концу эксперимента.

Гуминовые кислоты, полученные из перегноя и вносимые в экстракты из пырея, особого влияния на растения не оказывали и закупоривающее сосуды вещество возникало примерно в таком же количестве, как и в чистом экстракте из пырея без гуминовых веществ. В то же время гуминовые кислоты, полученные из торфа, значительно смягчали аллелопатическое влияние экстракта из пырея на растения овса и земляники, в результате чего на седьмой день эксперимента отмеча-

Таблица 1. Влияние гуминовых веществ (ГВ) на поражение, ксилемы, вызванное аллелопатическим фактором

Схема опыта	Рапс						Овес				Земляника			
	поражение ксилемы						поражение ксилемы				поражение ксилемы			
	корня		стебля		черешка		узла кущения		узла стебля		стебля		черешка	
	5 дн.	7 дн.	5 дн.	7 дн.	5 дн.	7 дн.	5 дн.	7 дн.	5 дн.	7 дн.	5 дн.	7 дн.	5 дн.	7 дн.
Контроль (вода)	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0,25 ГВ перегноя	—	—	+	+	×	—	0	0	0	0	0	+	×	×
0,50 ГВ перегноя	—	—	+	+	—	—	—	+	—	+	0	+	×	×
1,0 ГВ перегноя	—	—	+++)	+++)	—	—	—	+	—	+	0	+	×	×
Экстракт из пырея (ЭП)	—	—	+	+	+	+	—	—	×	×	0	+	×	×
ЭП+0,25 ГВ перегноя	—	—	+	+	+	+	×	+	—	+	0	+	×	×
ЭП+0,5 ГВ перегноя	—	—	×	×	×	0	—	+	—	—	0	+	×	×
ЭП+1,0 ГВ перегноя	—	—	+	+	×	—	—	×	×	×	0	×	×	×
ЭП+0,25 ГВ торфа	0	0	0	0	0	0	—	—	×	×	0	×	×	×
ЭП+0,5 ГВ торфа	0	0	0	0	0	0	—	—	—	—	0	×	×	×
ЭП+1,0 ГВ торфа	0	0	0	0	0	0	—	—	—	×	0	×	×	×
0,5 ЭП+0,5 ГВ перегноя	—	—	×	×	0	0	—	—	—	+	0	+	+	+
0,5 ЭП+1,0 ГВ торфа	—	—	+	+	0	0	—	—	—	×	0	×	×	+
0,5 ЭП+0,5 водной вытяжки из перегноя	—	—	+	+	—	+	—	—	×	×	0	+	—	×
0,5 ЭП+0,5 водной вытяжки из торфа	+	+	+	+	0	0	—	—	×	×	0	×	×	×
Экстракт из клевера (ЭК)	—	—	—	+	+	+	×	×	++	++	0	++	+	+
ЭК+0,25 ГВ перегноя	—	—	+++)	+++)	0	0	+	+	++	++	0	++	++	++
ЭК+0,5 ГВ перегноя	—	—	+	++	0	0	+	+	++	+++)	0	++	++	++
ЭК+1,0 ГВ перегноя	—	—	+	++	+	+	—	+	++	++	0	++	++	++
✓ ЭК+0,25 ГВ торфа	—	—	+++)	+++)	+	+	—	+	++	++	0	++	++	++
✓ ЭК+0,5 ГВ торфа	—	—	+++)	+++)	+	+	—	—	+	++	0	++	++	++
✓ ЭК+1,0 ГВ торфа	—	—	+	++	×	—	—	—	+	++	0	++	+	++
0,5 ЭК	—	—	—	+	+	+	—	—	—	++	0	++	+	++
0,5 ЭК+1,0 ГВ торфа	—	—	+	+	0	0	—	—	—	—	0	×	×	×
Водная вытяжка из перегноя	—	—	×	×	—	—	—	+	++	++	0	+	+	+
Водная вытяжка из торфа	—	—	×	×	—	—	—	—	—	+	0	+	0	0

Примечание: — поражение отсутствует; + сосуды поражены; ++ сосуды поражены сильно; +++ сосуды поражены в очень большом количестве; × поражение сосудов слабое; 0 исследование не проводилось.

данные таблицы: ГВ и ЭК указывают на поражение

лись лишь следы желтоватой массы, закупоривающей сосуда. У рапса в экстракте пырея, даже разведенного водой (1:1), гуминовые кислоты, полученные из торфа, положительного влияния не оказывали. В изучаемых нами концентрациях они значительно смягчали аллелопатическое влияние экстрактов из пырея на исследуемые растения.

Экстракты из клевера для растений более токсичны, чем экстракты из пырея. Гуминовые кислоты из перегноя и торфа усиливают аллелопатический эффект клевера. В этих вариантах у всех изучаемых нами растений вещество, закупоривающее сосуда или вызывающее побурение их стенок, обнаруживается в больших количествах, чем в чистом экстракте из клевера. Очень чувствительным растением является земляника. На 4—5-й день опыта листья земляники частично буреют и засыхают зелеными, а у овса и рапса листья постепенно желтеют и обесцвечиваются: в них полностью разрушаются хлоропласты. Это явление, очевидно, связано с тем, что у рапса и овса вредные вещества, проникнув в растение, действуют более мягко и отравляют его постепенно. Запасные вещества листьев расходуются на повышение интенсивности дыхания и немаловажную роль играют в образовании защитных реакций. Аллелопатически активные вещества, содержащиеся в экстракте из клевера, проникнув в листья земляники, оказывают резкое токсическое действие на хлоропласты, в результате чего листья буреют и засыхают. Вероятно, гуминовые кислоты в экстракте клевера усиливают патологический процесс. Разбавление экстракта водой для земляники значения не имело.

Водные вытяжки из перегноя и торфа оказывали на растения такой же эффект, как и чистые гуминовые кислоты.

Таким образом, гуминовые кислоты, полученные из перегноя и особенно из торфа, в определенной мере снижают аллелопатическое влияние пырея на растения (число закупорок уменьшается) и усиливают его в экстрактах из красного клевера (закупоривание усиливается).

Эти исследования подтверждают наше предположение, что бурое вещество, возникающее в сосудах ксилемы, является защитной реакцией растительного организма на проникшее в него вредное начало. Причем, гуминовые кислоты проявляют свой эффект двояко: в одном случае количество закупорок уменьшается и, следовательно, усиливается биохимическая интоксикация выделений пырея, в другом — закупоривание увеличивается, что, по-видимому, связано с усилением защитной функции под влиянием гуминовых кислот.

Полученные нами данные позволяют сделать заключение о том, что гуминовые вещества способны повышать стойкость растений к воздействию аллелопатических факторов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Г. П. Богдан. Анатомічне вивчення пошкодження провідної системи рослин аллелопатично активними речовинами. Український ботанічний журнал, том 28, № 6, Вид. «Наукова думка», Київ, 1971.
2. Э. Ч. Браун, Р. Б. Прингл. Патогенные факторы, играющие роль в физиологии заболевания — токсины и другие метаболиты. Проблемы и достижения фитопатологии. М., 1962.
3. Д. У. Вулли. Использование биохимических принципов при рациональном подходе к изучению паразитизма. Проблемы и достижения фитопатологии. М., 1962.
4. А. М. Гродзінський, Г. П. Богдан. Гістохімічне вивчення пектинових речовин, лігніну, суберіну та меланінів у рослинах, що перебували під впливом аллелопатично активних речовин. Український ботанічний журнал, том 29, № 2. Вид. «Наукова думка», Київ, 1972.
5. Г. Грюммер. Взаимное влияние высших растений — аллелопатия. Изд. «Иностранная литература». М., 1957.
6. И. П. Жаворонкова. Бактериальная болезнь корней клевера и чечевицы, вызванная *Bacterium radiciperda* Sp. Труды по защите растений, т. V, вып. 1, 1932.

7. *Л. П. Мусатова*. Бактериальная гниль корней красного клевера *Trifolium pratense* L. и значение питания в повышении устойчивости к болезни. Канд. диссертация, Киев, 1963.
8. *В. Ф. Пересыпкин*. Анатомо-структурные изменения в корнях озимого рапса при поражении бактериозом. «Научные труды УАСХН», том X, Госсельхозиздат УССР, Киев, 1960.
9. *О. Радкевич*. Материалы по патологической анатомии хлопчатника. Краткое содержание и направление исследовательских работ ЦСС СОЮЗ НИИХИ, Ташкент, 1936.
10. *В. А. Стеценко*. Характеристика устойчивости льна к фузариозу. Канд. диссертация, Киев, 1964.
11. *Z. Lastúvka*. Influence of effecting substances of queckgrass on the anatomy of seedlings of wheat, Publ. Fac. Sci. Univ. I. E. Purkine; Brno, Czechoslovakia, N (426, 373—392, 1961).
12. *E. Gäumann, O. Jaag*. Über das Problem der Welkekrankheiten bei Pflanzen. *Experienta*, 2, 215—220, 1946.
13. *A. Husain, A. Kelman*. The role of pectic and cellulolytic enzymes in pathogenesis by *Pseudomonas solanacearum*, *Phytopathology*, 48, № 7, p. 377—386, 1958.
14. *Н. А. Панкова*. Определение гуминовых кислот, массы корней и растительных остатков почве. Кн. «Агрохимические методы исследования почв», Изд. АН СССР, М., 1960.

*Центральный республиканский ботанический сад
АН УССР, Киев.*