

Б. РУБИН, Н. СИСАБЯН¹

**НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ФЕРМЕНТНОЙ СИСТЕМЫ ЛИСТЬЕВ
ЯБЛОНИ И ИХ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ**

(Представлено академиком А. Н. Бахом 31 VIII 1939)

Уже первые ориентировочные исследования, проведенные нами над листьями яблони, показали (1), что для этого объекта остаются справедливыми закономерности, установленные ранее для ряда однолетних и двухлетних культур (2, 3, 4, 5). В частности оказалось, что активность пероксидазы у поздних сортов (зимних) является гораздо более высокой, чем у ранних (летних). При изучении действия инвертазы в живой ткани этих же групп сортов (методом Курсанова) (6) было установлено, что поздним сортам свойственно значительно более широкое отношение $\frac{\text{синтез}}{\text{гидролиз}}$, чем ранним сортам.

Настоящая работа посвящена описанию результатов опытов, проведенных нами в целях проверки и дальнейшего развития ранее сделанных наблюдений.

1. Активность пероксидазы и раннеспелость сорта. Многократно проведенное нами в 1939 г. на большом сортовом материале изучение пероксидазы позволило полностью подтвердить выводы опытов 1938 г. Если для группы поздних сортов активность этого фермента колебалась в пределах 8—25 единиц, то для ранних (летних) она составляла 1—5 единиц.

Еще более резкими оказались различия между названными группами сортов по активности пероксидазы в центральном нерве листа, черешке и ростовых побегах.

При этом мы в текущем году встретились с несколькими (весьма немногочисленными) исключениями из данного правила, которые опять-таки не носили случайного характера и повторяли ранее сделанные наблюдения.

К такого рода исключениям следует отнести, например, «Папировку» (один из наиболее ранних сортов), которая в течение двух лет во многих десятках случаев неизменно обнаруживала активность пероксидазы, свойственную поздним сортам. По группе сортов зимнего созревания наиболее постоянным исключением оказался «Кальвиль анисовый», листья которого имели активность пероксидазы, резко пониженную, свойственную летним сортам.

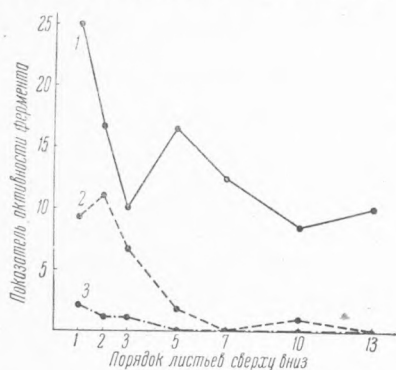
¹ При участии Т. Иваловой.

В связи с описанными выше закономерностями возникает вопрос, в какой мере связаны раннеспелость сорта и активность пероксидазы его тканей, имеем ли мы дело с действительной физиологической обусловленностью названных признаков, или же мы встречаемся здесь с известным параллелизмом, корреляцией внутренне не связанных свойств.

Полученные нами данные по пероксидазе в сортовом разрезе заставили нас предположить, что активность этого фермента связана с процессами старения листа, причем характер этого процесса, его интенсивность у ранних сортов должна быть отличной от таковой в поздних сортах.

Желая сделать попытку подойти к экспериментальному решению данного вопроса, мы провели изучение пероксидазы у листьев различного возраста и изменений активности этого фермента в связи с так называемой ярусностью листа.

Приводим в табл. 1 и на фиг. 1 некоторые из полученных нами в этом направлении результатов (пробы листьев отбирались с не закончивших рост побегов, либо с ветвей первого яруса двухлетних саженцев).



Фиг. 1.
 — «Славянка» (поздний сорт);
 - - - «Папировка» (ранний сорт);
 — · — «Китайка золотая» (ранний сорт).

Таблица 1
 Активность пероксидазы в листьях различных сортов яблони в связи с расположением их на ветвях

№ листа	Славянка (поздний сорт)	Папировка (ранний сорт)	Китайка золотая (ранний сорт)
1	25.0	9.3	2.1
2	16.7	11.0	1.1
3	10.1	6.7	1.1
5	16.5	1.8	0.0
7	12.4	0.0	0.0
10	8.5	1.0	0.0
13	10.0	0.0	0.0

Как цифры табл. 1, так и кривые фиг. 1 убедительно показывают, что увеличение длительности жизни листа, его старение сопровождаются у яблони падением активности пероксидазы и являются общими для всех сортов, как ранних, так и поздних. Однако скорость этого процесса у ранних сортов значительно опережает таковую у поздних сортов. В результате, уже примерно пятый лист на ветви саженца раннего сорта практически лишен сколько-нибудь активной пероксидазы. Из данных табл. 1 видна также двойственная природа сорта «Папировка», первые три листа у которого имеют характерную для этого сорта высокую активность пероксидазы, резко отличающую его от группы ранних сортов, к которым он принадлежит. Последнее свойство однако проявляется у «Папировки» в характере падения активности пероксидазы при старении листьев. Мы видим, что ход кривой у «Папировки» полностью отвечает таковому у «Китайки золотой», (типичного раннего сорта), вследствие чего уже с пятого листа мы и здесь имеем активность фермента, близкую к нулю.

Все указанное позволяет нам считать, что различия в активности пероксидазы у листьев ранних и поздних сортов обусловлены различными темпами, с которыми у тех и других протекают процессы физиологического старения листьев. Молодой в смысле возрастном лист у раннего сорта является с точки зрения физиологической значительно более старым,

чем точно отвечающий ему по возрасту лист, взятый у позднего сорта. Лист раннего сорта уже в момент своего становления носит на себе черты организма старого (или во всяком случае стареющего) по сравнению с таким же листом позднего сорта. Остаются совершенно не изученными причины подобного инактивирования пероксидазы по мере старения листа. В предположении, что мы имеем здесь дело с накоплением в тканях листа специфических ингибиторов этого фермента (типа танина), нами у этих же объектов в настоящее время проводится изучение активности полифенолоксидазы, результаты которого будут сообщены дополнительно.

Неслучайный характер связи между степенью раннеспелости сорта яблони и активностью пероксидазы его листьев подчеркивается результатами, полученными нами в целой серии опытов по изучению влияния «ментора».

Придавая огромное значение факторам внешней среды в смысле их влияния на ход развития и конечное качество гибридного сеянца, И. В. Мичурин, как известно, в качестве одного из важнейших путей воздействия на стадийномолодые организмы в целях направленного их воспитания, применял (?) особый прием, названный им методом «ментора». Этот прием основан на взаимодействии привоя и подвоя и состоит в прививке к ветвям стадийностарого организма (определенный сорт) черенков или глазков организма, находящегося в процессе формирования (стадийномолодого по Мичурину).

Нам представлялось интересным выяснить, отражается ли на активности пероксидазы гибридного сеянца помещение его в крону стадийностарого дерева и связаны ли наблюдающиеся при этом смещения с природой последнего.

Благодаря любезному разрешению заведующего отделом селекции Центрального научно-исследовательского института им. Мичурина С. И. Исаева, мы имели возможность использовать для изучения данного вопроса материалы проводимых отделом в этом направлении опытов. Приводим в табл. 2 небольшую часть полученных нами данных.

Таблица 2

Изменения активности пероксидазы листьев гибридного сеянца под воздействием ментора

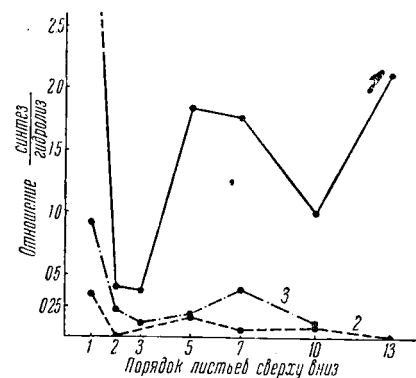
Гибридная комбинация и активность пероксидазы листьев материнского сеянца	На каком менторе (его характеристика)	Пероксидаза листьев сеянца, привитого в крону ментора
Славянка × Пепин шафранный	на Ренете бергамотном (зимний сорт)	3.8
То же	» Бельфер китайке (осенний сорт)	2.3
Анис серый × Пепин шафранный	на Ренете бергамотном (зимн. сорт)	2.0
То же	» Бельфлер китайке (осенний сорт)	1.2
Коричневый полосатый × Уэльси	на Славянке (зимний сорт)	2.8
То же	» Китайке золотой (летний сорт) .	0.9
Коричневый × славянка (№ 50) 2,1	на Славянке (зимний сорт)	3.4
То же	на Бельфлер китайке (осенний сорт)	1.7
Та же комбинация № 80 1,5	на Славянке (зимний сорт)	2.9
То же	на Бельфлер китайке (осенний сорт)	1.5
Коричневый × Папировка 1,5	на Антоновке (поздний сорт) . . .	8.5
Грушовка × Бельфлер китайка 0,0	на Антоновке (» ») . . .	5.3

В подавляющем большинстве изучавшихся нами случаев мы наблюдали резкие сдвиги в активности пероксидазы, возникавшие в листьях семянца под влиянием ментора, в крону которого он был привит, причем изменения эти шли в направлении, характерном для природы самого ментора. Поздние сорта яблонь, взятые в качестве ментора, вызывали повышение активности пероксидазы семянца, тогда как прививка на раннем сорте приводила к снижению последней.

Не останавливаясь сейчас на общетеоретическом значении этих данных, проливая некоторый свет на характер взаимоотношений между привоем и подвоем и полностью подтверждающих высказывания И. В. Мичурина по данному вопросу, мы считаем необходимым отметить лишь, что

приведенные в табл. 2 материалы с еще большей убедительностью свидетельствуют о существовании действительно тесной связи между показателями пероксидазы и степенью раннеспелости сорта у яблони.

Цифры показывают, что, воздействуя на природу семянца в смысле усиления его позднеспелости (прививка в крону позднего сорта), мы одновременно вызываем повышение активности пероксидазы привоя, и наоборот. Подобное соотношение между признаками может иметь место лишь при условии их внутренней физиологической взаимной обусловленности.



Фиг. 2.

— «Славянка» (поздний сорт);
 - - - «Папировка» (ранний сорт);
 - · - «Китайка золотая» (ранний сорт).

2. Направленность действия инвертазы у сортов яблони. По данному вопросу мы приведем (табл. 3) несколько цифр, характеризующих изменения в соотношении между синтезирующим и гидролизующим действием инвертазы у листьев различного возраста.

Таблица 3

Характеристика действия инвертазы в живой ткани листьев различных сортов яблони в связи с расположением их на ветвях (мг сахара на 10 г листьев в 1 час)

№ листа	Славянка (зимний сорт)			Китайка золотая (летний сорт)			Папировка (летний сорт)		
	синтез I	гидролиз II	$\frac{I}{II}$	синтез I	гидролиз II	$\frac{I}{II}$	синтез I	гидролиз II	$\frac{I}{II}$
1	5.3	0.0	~	9.2	10.0	0.92	3.1	9.1	0.34
2	6.7	16.0	0.40	4.4	20.4	0.22	0.0	31.5	0.0
3	3.7	10.0	0.37	3.4	25.6	0.13	—	—	—
5	19.6	10.7	1.83	6.0	32.0	0.19	3.1	20.5	0.15
7	13.8	7.9	1.75	13.3	34.7	0.38	2.4	40.1	0.06
10	8.7	8.7	1.00	4.4	36.7	0.12	2.0	26.2	0.08
13	13.3	6.0	2.21	—	—	—	0.0	31.6	0.0

На фиг. 2 представлены кривые отношения $\frac{\text{синтез}}{\text{гидролиз}}$ у тех же сортов в связи с расположением листьев.

Помимо уже известного нам общего порядка расположения раннего и позднего сортов по направленности действия инвертазы, данные эти

показывают, что различия между сортами по величине отношения $\frac{\text{синтез}}{\text{гидролиз}}$ обусловлены в первую очередь различиями в гидролитической активности фермента, которая у ранних сортов резко превалирует над таковой у позднего, тогда как различия по величине синтезирующего действия гораздо менее значительны. Как общую тенденцию для ранних сортов следует отметить резкое возрастание гидролитической активности фермента по мере старения листьев. Гораздо более стабильной является данная величина у позднего сорта. Обращает на себя внимание также и значительно более высокая общая активность инвертазы (сумма гидролиза и синтеза) у ранних сортов, по сравнению с сортом поздним.

Таким образом, мы в этом случае получаем указания на различный характер физиологических изменений, сопровождающих процесс старения тканей у раннего и позднего сортов, выражающийся главным образом в скорости процессов, которая резко замедлена у листьев позднего сорта.

Инвертаза последних рисуется здесь как система, значительно более консервативная, менее гибкая и изменчивая и в целом менее активная, по сравнению с инвертазой у листьев ранних сортов.

Действительное значение этих особенностей инвертазы с точки зрения их связи со степенью раннеспелости сорта является предметом нашего дальнейшего изучения.

Поступило
2 IX 1939

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Б. Рубин и Н. Сисакян, Биохимия, 4, 210 (1939). ² Б. Рубин и Л. Наумова, ДАН, VIII, 325 (1934). ³ Б. Рубин, Биохимия, 2, 263 (1937). ⁴ Б. Рубин и О. Лутикова, Биохимия, 2, 423 (1937). ⁵ Б. Рубин Изв. Акад. Наук СССР, серия геол., 6, 1756 (1937). ⁶ А. Курсанов, Биохимия, 1, 263 (1936). ⁷ И. Мичурин, Итоги 60-летних работ, Сельхозгиз.