

Б. А. РУБИН и О. Т. ЛУТИКОВА

**ФЕРМЕНТЫ ГОРОХА В СВЯЗИ С ХОДОМ РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ
И ИХ ПРОДУКТИВНОСТЬЮ**

(Представлено академиком А. Н. Бахом 10 II 1940)

Изучение связи между особенностями ферментативной системы клетки и физиологическими свойствами растения приняло за последние годы широкие размеры и заняло в настоящее время прочное положение в исследованиях по растительной биохимии и физиологии. Установленные факты в ряде случаев довольно убедительно свидетельствуют о существовании причинной зависимости между особенностями действия ферментов в живой клетке и тем или иным свойством растения.

Данная работа стремится расшифровать с точки зрения внутренней обусловленности продуктивность растения в смысле накопления им запасных веществ. Исследования, проводившиеся в нашей лаборатории с растениями, накапливающими в своих запасных вегетативных органах (корнеплоды, луковицы, кочны) растворимые сахара, показали, что сахаронакопительная способность хорошо увязывается с направлением действия инвертазы, причем найденные зависимости вполне объяснимы и со стороны физиологической (1, 2, 3).

Следующим этапом работы в данном направлении явилось исследование растений, откладывающих в запас помимо углеводов также и азотистые вещества. Проведенное с этой целью в нашей лаборатории предварительное изучение гороха показало, что и в этом случае в значительной степени сохраняются закономерности, установленные для растений-сахаронакопителей (4), что позволило предпринять уже планомерную работу с этим растением.

Объектами изучения служили две группы сортов (сахарная и зерновая), в каждой из которых имелся сорт ранний и поздний.

	Сахарные горохи	Зерновые горохи
Ранний сорт . .	Томас-Лакстон	Ранний зеленый
Поздний сорт . .	Ростовский высокий	№ 1632

Действие ферментов в живой клетке изучалось методами Курсанова (5, 6). Исследование листьев проводилось в следующие фазы роста: до цветения, цветение, созревание зерна. Кроме того исследовались зерно и лопатки в момент, отвечающий восковой спелости зерна.

Описание полученных результатов мы начнем с динамики ферментов в онтогенезе растений. Следует отметить, что у всех без исключения сортов вступление их в фазу цветения сопровождалось снижением отно-

шения $\frac{\text{синтез}}{\text{гидролиз}}$ у сахаразы в листьях, в особенности резким в группе зерновых, откладывающих в зерне значительные количества белка (табл. 1).

Таблица 1
Инвертаза листьев гороха
(в мг сахара на 10 г листьев в 1 час)

Время отбора пробы	Сахарный						Зерновой					
	Ранний			Поздний			Ранний			Поздний		
	Синтез	Гидролиз	$\frac{\text{Синтез}}{\text{Гидролиз}}$	Синтез	Гидролиз	$\frac{\text{Синтез}}{\text{Гидролиз}}$	Синтез	Гидролиз	$\frac{\text{Синтез}}{\text{Гидролиз}}$	Синтез	Гидролиз	$\frac{\text{Синтез}}{\text{Гидролиз}}$
До цветения . . .	29,8	11,9	2,5	46,4	12,7	3,66	53,0	3,3	16,02	63,6	3,5	18,17
Цветение	63,1	28,5	2,21	19,1	6,2	3,08	84,1	11,9	7,07	58,8	15,2	3,88
Созревание зерна	67,3	7,2	9,39	110,0	2,2	50,0	42,9	4,4	9,76	61,4	4,0	15,35

В период созревания зерна мы наблюдали энергичное возрастание этого отношения, величина которого у большинства сортов именно в этот период достигает максимума.

Весьма интересно отметить, что при общем характере смещений в величине отношения $\frac{\text{синтез}}{\text{гидролиз}}$ самые изменения последнего обусловлены у различных групп гороха различными сдвигами как в синтезирующей, так и в гидролизующей способности фермента. В частности, у поздних сортов падение величины отношения в фазе цветения достигается главным образом за счет снижения активности синтеза (в среднем для этой группы с 55,0 до 39,0), тогда как в группе ранних сортов оно проходит на фоне чрезвычайно высокого подъема синтеза (с 41,4 до 73,6) и обусловлено, таким образом, лишь происходящим одновременно еще более энергичным повышением активности гидролиза.

Гораздо более однородными являются источники возрастания отношения $\frac{\text{синтез}}{\text{гидролиз}}$ в листьях в период созревания зерна. Независимо от свойств сорта и принадлежности его к той или иной группе этот момент в развитии растений гороха совпадает с резким падением гидролитической активности инвертазы листьев.

За недостатком места мы лишены возможности подвергнуть материалы табл. 1 более детальному рассмотрению. Отметим лишь, что цифры эти проливают некоторый свет на причины существующих в литературе разногласий по поводу того, связан ли период цветения с повышением или понижением синтезирующего действия ферментов (7, 8, 9). Согласно нашим данным характерным для фазы цветения следует считать понижение относительных размеров синтеза (относительно гидролиза), но у разных форм растений это снижение может идти либо за счет действительного падения синтеза либо за счет более энергичного возрастания гидролиза.

Данные по активности протеиназ в связи с ходом развития гороха приводятся в табл. 2.

Отсутствие цифр по гидролитическому действию протеиназ, нами не определявшихся, не позволяет получить в данном случае достаточно ясной картины. Все же и здесь видно, что в период от цветения до созревания синтезирующая способность протеиназ весьма сильно возрастает (3 сорта из 4).

Таблица 2
Синтезирующее действие протеиназ
листьев гороха

Время отбора пробы	Сахарные		Зерновые	
	Ранний	Поздний	Ранний	Поздний
До цветения . . .	5,46	5,66	0,0	0,0
Цветение	1,2	1,3	4,46	5,6
Созревание зерна	3,6	17,3	2,6	8,4

Таким образом период цветения растений гороха, связанный с энергичным расходом пластических веществ как на образование новых тканей и органов, так и на осуществление резко усиливающихся в этот момент окислительных

процессов (в частности, дыхание), вызывает сдвиг в работе гидролитических ферментов в сторону гидролиза. В противоположность этому период налива и созревания зерна сопровождается резким усилением синтезирующего действия гидролаз, причем последнее отнюдь не локализовано в листьях, а является, по видимому, характерным для растений в целом. К подобному заключению приводят, в частности, результаты проведенного нами изучения действия ферментов в отдельных частях стручка (лопатка, зерно)*.

В табл. 3 представлены некоторые из полученных нами при этом данных.

Таблица 3
Инвертаза и протеиназа плодов гороха
(фаза молочной спелости зерна)

Показатели	Лопатка				Зерно			
	Сахарный		Зерновой		Сахарный		Зерновой	
	Ран- ний	Позд- ний	Ран- ний	Позд- ний	Ран- ний	Позд- ний	Ран- ний	Позд- ний
Инвертаза								
Синтез	20,7	11,6	0,0	0,0	59,0	78,4	42,6	61,0
Гидролиз	23,3	7,2	10,9	3,3	0,0	0,0	0,0	0,0
Синтез	0,89	1,61	0,0	0,0	—	—	—	—
Гидролиз								
Протеиназа								
Синтез	0,0	4,1	0,0	15,6	2,3	5,2	17,5	19,3

Обращает на себя внимание отсутствие гидролиза у инвертазы зерна. Многократно повторявшиеся нами попытки обнаружить гидролитическое действие инвертазы в этом объекте неизменно давали отрицательные результаты. Таким образом работа инвертазы зерна, находящегося в состоянии восковой спелости, целиком направлена в сторону синтеза. Данный факт отнюдь не может рассматриваться как неожиданный, поскольку предположения о такого рода сдвигах в работе гидролаз, основанные как на изучении изменений химического состава зерна при созревании, так и на исследованиях ферментов *in vitro*, уже ранее высказывались рядом авторов, экспериментальное же доказательство справедливости этого предположения получено нами впервые.

Таким образом характер действия гидролаз в созревающем зерне представляет собой полную противоположность таковому в прорастающем

* Лопатки инфильтрировались обычным путем, зерна же перед инфильтрацией освобождались от внешней—пергаментной—оболочки и накальвались в нескольких местах булавкой, с целью облегчить проникновение инфильтрируемой жидкости через трудно проницаемую оболочку.

зерне, для которого важнейшей особенностью является все более решительное по мере удаления от начала прорастания развитие гидролитических процессов (10, 11, 12). Последнее многократно устанавливалось в опытах *in vitro*, а совсем недавно подтверждено наблюдениями над ферментами *in vivo* (13).

Несколько иным является характер действия инвертазы в лопатках, физиологическая роль которых состоит главным образом в передаче пластических веществ от материнского растения созревающим зернам. Сообразно этому здесь представлены обе стороны действия инвертазы, причем в некоторых случаях наблюдается отсутствие синтеза.

Результатами анализов зерна резко подчеркивается антагонизм между синтетической активностью инвертазы и протеиназ, который независимо друг от друга наблюдали Арциховская и Спиридонова (4), а также Pearsall и Billimoria (14).

Арциховская и Спиридонова впервые обратили внимание на этот факт, рассматривая его как вероятную причину, определяющую собой форму, в которой происходит преимущественно отложение веществ в запас у различных сортов гороха. Полученные нами данные полностью подтверждают это предположение. В самом деле, зерна гороха сахарной группы обладают резко пониженной синтетической активностью протеиназ по сравнению с зерновым горохом, тогда как активность синтеза у инвертазы здесь повышена.

Таким образом в зерне гороха сахарной группы происходит гораздо более энергичное превращение простых сахаров в форму, использование которой для построения скелета аминокислот затруднительно. Иная картина имеет место у гороха, в зерне которого синтетическая активность у инвертазы ослаблена. Задержка значительных количеств сахара в форме моноз обеспечивает здесь, при наличии в 5—6 раз более мощной системы протеиназ, успешное отложение запасных веществ в виде белков.

Результатом этой своеобразной борьбы за углеводы между протеиназами и карбогидразами и являются известные особенности химического состава гороха различных хозяйственных групп. Замечательно, что указанный антагонизм проявляется только в запасных органах растения, в листьях же кривые для того и другого фермента большей частью идут параллельно.

Отметим, наконец, что, несмотря на одностороннее синтезирующее действие у ферментов зерна, сортовые различия, связанные со скороспелостью, выявлены здесь все же вполне определенно. В частности, активность синтеза у поздних сортов как у инвертазы, так и у протеиназ значительно выше, чем у ранних.

В листьях и в лопатках подобное превалирование во всех случаях обнаружено для величины отношения $\frac{\text{синтез}}{\text{гидролиз}}$.

Институт биохимии
Академия Наук СССР

Поступило
10 II 1940

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Б. А. Рубин, Биохимия, I, 4 (1936). ² Б. А. Рубин и О. Т. Лутикова, Биохимия, II, 2 (1937). ³ Б. А. Рубин и В. Е. Трупп, ДАН, III, № 5 (1935). ⁴ Е. В. Арциховская и Н. С. Спиридонова, ДАН, XXIII, № 2 (1939). ⁵ А. Л. Курсанов, Биохимия, I, 3 (1936). ⁶ А. Л. Курсанов и К. А. Брюшкова, Биохимия, III, 5 (1938). ⁷ T. Schulze, Planta, 16, 1 (1932). ⁸ K. Silberschmidt, Planta, 28, 3 (1934). ⁹ А. И. Смирнов, Физиолого-биохимические основы обработки табачного сырья, Краснодар (1933). ¹⁰ A. N. Vach u. A. Y. Orarin, B. ZS., 131, 183 (1922). ¹¹ A. Y. Orarin u. N. N. Djatschkoff, B. ZS., 196, 289 (1928). ¹² T. Chrzaszek a. J. Janicki, B. ZS., 185, 47 (1936); B. J., 30, 343 (1936). ¹³ А. Л. Курсанов, Биохимия, IV, 5 (1939). ¹⁴ W. Pearsall a. M. Billimoria, Annals of Botany, II, 6 (1938).