

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

В. Ф. КУПРЕВИЧ

**ВНЕКЛЕТОЧНЫЕ ФЕРМЕНТЫ КОРНЕЙ ВЫСШИХ  
АВТОТРОФНЫХ РАСТЕНИЙ**

(Представлено академиком В. Н. Сукачевым 5 VIII 1949)

Принимается, что корневые системы автотрофов, в отличие от сапрофитных бактерий или грибов, не имеют внеклеточных (или экстрацеллюлярных, т. е. выделяемых живой клеткой наружу) ферментов, предназначенных для активного воздействия на определенные соединения, преимущественно органические. Способность активно, с помощью ферментов, воздействовать на внешнюю среду доказана только для низших сапрофитных и паразитных растений и представляет специфическую особенность поведения последних.

Наблюдение над ростом высших растений в естественных условиях и особенно в культуре указывает на возможность воздействия на некоторые органические соединения с помощью ферментов, выделяемых корнями наружу. На подобную возможность указывает исключительно широкое распространение эктотрофной микоризы, поведение которой, естественно, должно характеризоваться всеми особенностями гриба-сапрофита; можно сослаться также на способность высших растений длительно жить и расти на определенных органических средах. Общеизвестно, далее, исключительно благоприятное действие органических удобрений на рост культурных и диких растений, что может быть связано с использованием определенных веществ в качестве источника питания (1).

Активное действие корневых систем на субстрат может быть осуществлено с помощью ферментного аппарата, подобного таковому у грибов, многих бактерий и других низших растений гетеротрофов\*.

Исследования велись над корнями 23 видов растений, принадлежащих к 16 семействам. Для сравнения были взяты 3 вида сапрофитных и паразитных грибов. Большинство опытных растений — сеянцы текущего года или, как некоторые древесные, сеянцы 2—5 лет. Корни *Salix carnea* получены на черенках, опущенных в водопроводную воду с добавлением питательного раствора Прянишникова. Сеянцы хвойных, а также растения *Rumex acetosella*, *Calluna vulgaris* и *Pteridium aquilinum* собраны в лесу в окрестностях г. Луги, Ленинградской обл.; молодые растения льна и хлебных злаков выращены в лаборатории; сеянцы чая любезно предоставлены В. А. Бегичевой. Остальные растения собраны на территории парка Ботанического института.

Активность ферментов определялась, в основном, методами, описанными мною ранее (2). Действие целлюлазы определялось путем учета

\* Исследования внеклеточных ферментов корней высших растений начаты нами в 1939 г. в Отделе споровых растений Ботанического института АН СССР и, после длительного перерыва, продолжены в 1949 г. в Лаборатории физиологии низших растений того же института.

сахаров после экспозиции; в качестве субстрата использовалась фильтровальная бумага, не обработанная или обработанная растворами  $\text{CuSO}_4$ ,  $\text{NaOH}$ ,  $\text{NH}_3$  и промытая слабым раствором  $\text{HCl}$ , и в некоторых опытах — вискозная пряжа. Действие липазы определялось реакцией на глицерин ( $\text{CuSO}_4 + \text{NaOH}$ ) или наблюдением за изменением окраски субстрата, в который вносилось 3—4 капли 1% раствора бромтимола синего; субстрат — сливки. Во всех опытах субстрат вносился (1,5—2 см<sup>3</sup>) в короткие, 6 см длиной, достаточно широкие пробирки, в которые затем помещались живые, по возможности неповрежденные тонкие окончания корней или целые корни исследуемых растений. Вес свежих корней в пробе 80—250 мг.

Индикатором на аминокислоты в опытах 1949 г. служил 1% водный раствор нингидрина. Стерилизация корней производилась путем тщательного промывания водопроводной водой, мыльной пеной, дистиллированной водой и последующим погружением в 1% раствор  $\text{H}_2\text{O}_2$  на несколько секунд. Экспозиция в опытах с целлюлазой 96—160 час., с другими ферментами 24—60 час. в термостате при постоянной температуре 28, 29 или 30°.

Большое значение имеет постановка контрольных проб. В частности, помимо обычного контроля (субстрат + толуол), необходима постановка следующих проб: опытные корни + буферная смесь, то же + дистиллированная вода, субстрат + вода, в которой хранились перед опытом корни, и т. д.

В табл. 1 и 2 дается качественная оценка действия ферментов с указанием, где это возможно, на степень активности.

В дополнение к материалу, помещенному в таблицах, укажу на следующие, как мне кажется, существенные наблюдения.

1) Активность внеклеточных ферментов наблюдается при наличии в субстрате живых корней; всевозможные «настойки» на корнях обычно неактивны. Это может быть объяснено неспособностью ряда ферментов переходить в водный раствор.

2) Внутриклеточные ферменты, находимые в растертых тканях корней, по своему составу и активности могут не совпадать с внеклеточными.

3) Листья, молодые и старые, а также другие надземные органы, соприкасающиеся с внешней средой, поверхностно неактивны, т. е. они не производят заметного ферментативного действия на субстрат.

#### Выводы

1. Поверхность тонких окончаний корней ряда высших растений способна активно, с помощью ферментов, воздействовать на определенные субстраты. Обнаружены следующие внеклеточные ферменты корней: каталаза, тирозиназа, аспарагиназа, уреазы, амилаза, инвертаза, целлюлаза (слабая активность), протеаза, липаза (слабая активность).

2. Корни растений, снабженные микоризой, обычно характеризуются, в сравнении с не имеющими микоризы, более высокой активностью внеклеточных ферментов.

3. Набор внеклеточных ферментов тонких окончаний корней ряда высших растений по своему составу и активности принципиально не отличается от набора ферментов сапрофитных грибов (табл. 2).

4. Некоторые органические вещества почвы, например содержащиеся в зеленом удобрении, могут быть использованы в качестве источника питания высшими растениями путем активного воздействия на них ферментами, продуцируемыми микоризой или поверхностным слоем живых клеток корней.

5. Действие экстрацеллюлярных ферментов осуществляется с поверхности живых тканей корня при условии непосредственного контакта последнего с субстратом.

Таблица 1

Активность внеклеточных ферментов корней высших растений (опыты производились с корнями овса в июне 1939 г., с остальными растениями в мае — июле 1949 г.)

Название растений	Наличие микоризы**	Ферменты*									
		каталаза	тирозилаза	фенолаза	аспарагиназа	уреаза	инвертаза	амилаза***	целлюлаза	протеаза	липаза
<i>Pteridium aquilinum</i> (L.) Kuhn.	+	0	1	2	—	2	3	2 β	0	—	0
<i>Pinus silvestris</i> L.	+	4	3	2	—	4	3	4 β	0	2	+
<i>Picea excelsa</i> Link.	+	4	2	3	0	4	2	4 α	1	1	0
Овес «Золотой дождь»	—	4	1	—	2	4	4	4 α	1	3	0
Пшеница яровая	—	4	+	0	—	3	3	3 β	0	1	0
Ячмень яровой	—	4	+	—	—	4	4	4 α	1	1	0
<i>Salix caprea</i> L.	—	4	2	2	—	—	4	1 β	—	—	0
<i>Populus tremula</i> L.	+	4	+	2	4	3	0	4 β	0	2	0
<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	+	4	2	1	3	3	4	3 β	0	3	0
<i>Quercus pedunculata</i> Ehrh.	+	4	+	3	4	1	4	4 β	?	2	0
<i>Urtica urens</i> L.	—	4	+	—	2	2	3	2 β	0	—	+
<i>Rumex acetosella</i> L.	?	4	1	1	—	+	0	4 α	0	0	0
<i>Polygonum sachalinense</i> F. Schm.	+	0	+	+	3	4	0	2 β	0	4	0
<i>Trifolium pratense</i> L.	—	4	2	4	—	—	4	4 α	0	—	0
<i>Vicia faba</i> L.	—	4	1	2	—	—	0	4 α	0	2	0
<i>Linum usitatissimum</i> L.	—	4	?	1	—	2	0	2 β	0	1	0
<i>Acer platanoides</i> L.	+	4	+	1	3	4	4	2 β	0	1	0
<i>Impatiens parviflora</i> DC.	—	4	+	1	—	4	2	3 β	1	1	—
<i>Epilobium angustifolium</i> L.	—	4	1	1	4	3	3	4 β	0	2	+
<i>Calluna vulgaris</i> Salisb.	+	4	+	2	—	4	4	4 α	1	1	0
<i>Matricaria chamomilla</i> L.	—	4	—	2	—	—	4	1 β	—	+	0
<i>Taraxacum officinale</i> L.	+	4	4	4	—	4	4	2 β	+	+	0
Чай, молодые семена	—	4	2	3	—	4	+	3 β	?	+	?

\* — отсутствие действия фермента на субстрат; + следы действия фермента; 1 — явное действие фермента; 2 — переработано около 1/3 субстрата; 3 — переработано около 3/4 субстрата; 4 — высокая активность фермента (или переработан весь субстрат).

\*\* + присутствие микоризы, — отсутствие.

\*\*\* α и β обозначают, соответственно, α- и β-амилазу.

Таблица 2

Активность внеклеточных ферментов грибов (июнь — июль 1949 г.)\*

Название гриба	Ферменты									
	каталаза	тирозилаза	аспарагиназа	уреаза	инвертаза	амилаза	целлюлаза	протеаза	липаза	фенолаза
<i>Aspergillus clavatus</i> Desm., сапрофит; мицелий	4	2	0	4	4	4 α	0	2	4	1
<i>Rhizoglyphus</i> <i>Schweinitzii</i> (Fr.) Pat., факультативный паразит, ткань из плодового тела	4	4	3	4	2	4 α	+	4	0	4
<i>Lecanora albidus</i> (Schoff.) Bourd. et Galz., сапрофит, ткань из плодового тела	4	2	—	4	3	4 α	?	3	?	2

\* Обозначения см. табл. 1.

6. Типичный «гетеротрофный» набор внеклеточных ферментов, характеризующий первичный способ питания <sup>(3)</sup>, повидимому, имеет всеобщее распространение в мире растений.

Изложенные в настоящем сообщении экспериментальные данные проверялись многократно, в многочисленных повторностях. Было бы, однако, весьма желательно изучение новых объектов и общее дальнейшее развитие исследований в этом направлении.

Ботанический институт  
им. В. Л. Комарова  
Академии наук СССР

Поступило  
2 VIII 1949

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

<sup>1</sup> Ф. Каменский, Материалы для морфологии и биологии *Monotropa hypopitys* L. и некоторых других сапрофитов, Одесса, 1883. <sup>2</sup> В. Ф. Купревич, Физиология больного растения, М. — Л., 1947. <sup>3</sup> А. И. Опарин, Возникновение жизни на земле, 2-е изд., 1941.