

Н. М. СИСАКЯН и И. И. ФИЛИППОВИЧ

**О ХАРАКТЕРЕ ИЗМЕНЕНИЙ АКТИВНОСТИ  
ФЕРМЕНТОВ ДЫХАНИЯ В ПРОЦЕССЕ СТАДИЙНОГО  
РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ**

*(Представлено академиком А. И. Опариным 16 XI 1950)*

Индивидуальное развитие растений представляет собой ряд закономерно сменяющихся качественно различных стадий (<sup>1</sup>). Каждая стадия характеризуется определенными требованиями растительного организма к условиям внешней среды. Появление у растений новых требований к условиям внешней среды, несомненно, является следствием определенных сдвигов в обмене веществ, выработавшихся у растений в процессе эволюции в результате взаимодействия организма со средой. Характер и тип обмена веществ связаны с определенной последовательностью химических реакций, которые зависят, в свою очередь, от направленности и интенсивности совершающихся в организме ферментативных процессов. Поэтому изучение активности ферментов на различных стадиях развития растений представляет несомненный интерес.

Изучение изменений ферментативной активности в связи с яровизацией производилось рядом исследователей. Наиболее полно к настоящему времени изучены ферментативные системы, при помощи которых осуществляется образование и распад сахарозы (<sup>2, 3</sup>). Что касается исследований ферментов, участвующих в процессе дыхания, то, за исключением единичных работ об изменении активности каталазы в ходе яровизации (<sup>4, 5</sup>), данных в литературе нет.

В настоящем сообщении излагаются материалы, характеризующие особенности изменения ферментов дыхания в процессе яровизации и световой стадии развития пшеницы и ячменя. Опытным материалом для этих исследований служили озимая пшеница Новоукраинка 83 и озимый ячмень Краснодарский 2929 урожая 1949 г. Семена пшеницы подвергались яровизационному воздействию в течение 50 дней, семена ячменя — в течение 40 дней. На протяжении всей яровизации производилось измерение активности полифенолоксидазы, пероксидазы, аскорбинооксидазы, цитохромоксидазы, дегидраз, а также интенсивности дыхания в целом зерне пшеницы и в отдельно взятых зародышах и эндоспермах ячменя. После завершения стадии яровизации, конец которой устанавливался по методу А. А. Рихтера (<sup>6</sup>), яровизированные семена высевались на увлажненной фильтровальной бумаге в чашках Петри и только с этого времени подвергались освещению. Одновременно высевались семена неяровизированных пшеницы и ячменя. Измерение активности вышеуказанных ферментов и интенсивности дыхания производилось в отдельности в ростках, корнях и эндоспермах яровизированных и неяровизированных пшеницы и ячменя.

Интенсивность дыхания и активность аскорбинооксидазы, полифенолоксидазы и цитохромоксидазы определялись в аппарате Варбурга. Активность пероксидазы измерялась иодометрически по методу Д. М. Михлина и З. С. Брновицкой (<sup>7</sup>). Действие дегидраз определялось методом Тунберга.

Характер изменения интенсивности дыхания и активности ферментов в процессе яровизации и световой стадии развития пшеницы и ячменя представлен на рис. 1 и 2.

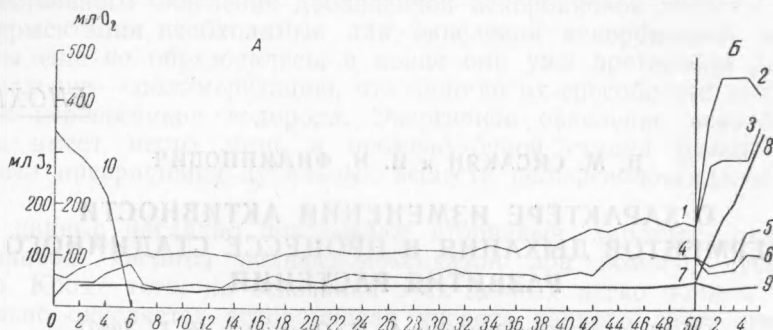


Рис. 1. Характер изменения интенсивности дыхания и активности дыхательных ферментов в ходе яровизации и световой стадии развития пшеницы. А — стадия яровизации, Б — световая стадия. Интенсивность дыхания (в  $\mu\text{л O}_2$  на 100 мг сухого веса): 1 — зерна, 2 — ростков, 3 — корней и эндоспермов. Активность полифенолоксидазы (в  $\mu\text{л O}_2$  на 100 мг сухого веса): 4 — зерна, 5 — ростков, 6 — корней и эндоспермов. Активность пероксидазы (в мл J<sub>2</sub> на 1 г сухого веса): 7 — зерна, 8 — ростков, 9 — корней и эндоспермов. Активность цитохромоксидазы (в  $\mu\text{л O}_2$  на 100 мг сухого веса): 10 — зерна

Как видно из приведенных графиков, в течение яровизации происходит заметное увеличение интенсивности дыхания, максимальное значение которого приходится на 46-й день яровизации пшеницы и 33-й день

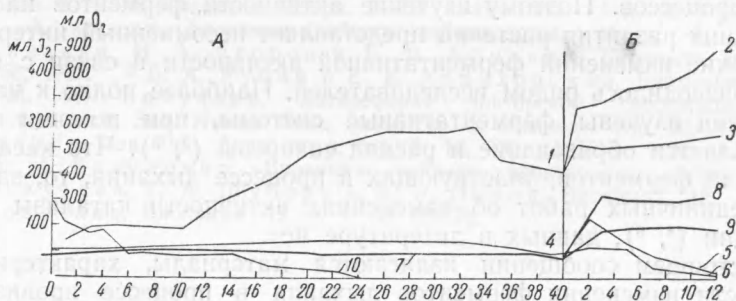


Рис. 2. Характер изменения интенсивности дыхания и активности дыхательных ферментов в ходе яровизации и световой стадии развития ячменя. А — стадия яровизации, Б — световая стадия. Интенсивность дыхания (в  $\mu\text{л O}_2$  на 100 мг сухого веса): 1 — зародышей, 2 — корней, 3 — ростков. Активность аскорбиноксидазы (в  $\mu\text{л O}_2$  на 10 мг сухого веса): 4 — зародышей, 5 — корней, 6 — ростков. Активность пероксидазы (в мл J<sub>2</sub> на 1 г сухого веса): 7 — зародышей, 8 — ростков, 9 — корней. Активность цитохромоксидазы (в  $\mu\text{л O}_2$  на 10 мг сухого веса): 10 — зародышей

яровизации ячменя, т. е. совпадает с окончанием данной стадии развития. На протяжении всей стадии яровизации пшеницы обнаруживается действие пероксидазы, полифенолоксидазы и не обнаруживается действия аскорбиноксидазы, определяемой в водной вытяжке из пшеничного зерна. Однако мы не считаем возможным на основании одних только этих данных делать вывод о полном отсутствии аскорбиноксидазы на данном этапе развития пшеницы, тем более, что, в противовес существующему в литературе мнению о том, что аскорбиноксидаза в большинстве случаев присутствует в водных вытяжках<sup>(8)</sup>, нами была обнаружена существенная активность аскорбиноксидазы в суспензии из зародышей ячменя при абсолютном ее отсутствии в водной вытяжке из тех же зародышей, что, повидимому, определяется степенью прочности адсорбционных связей фермента со структурами клетки.

Как показывает рис. 1, активность полифенолоксидазы в ходе яровизации пшеницы несколько увеличивается. Возможно, что увеличение энергии дыхания, наблюдаемое к концу стадии яровизации, связано с усилением действия именно этой ферментативной системы.

Картина действия окислительных ферментов в процессе яровизации ячменя не лишена некоторого своеобразия. Прежде всего необходимо указать на полное отсутствие полифенолоксидазы, что вполне согласуется с уже имеющимися литературными данными (<sup>8</sup>, <sup>9</sup>). Ведущую роль в процессе активирования кислорода на стадии яровизации ячменя играют, повидимому, аскорбиноксидаза и пероксидаза. Активность аскорбиноксидазы, как видно из рис. 2, несколько возрастает, достигая на 19—20-й день яровизации своего максимального значения, тогда как активность пероксидазы в ходе яровизации существенным изменениям не подвергается.

Обращает на себя внимание ход изменения активности цитохром-оксидазы. В начале стадии яровизации активность цитохромоксидазы находится на значительном уровне, причем в ходе развития эта активность равномерно снижается, а на 6-й день яровизации пшеницы и 24-й день яровизации ячменя исчезает полностью. О наличии цитохромной системы в зародышах ячменя в течение первых 24 дней яровизации говорят также результаты наших опытов по определению действия дегидраз.

Таблица 1

Изменение активности дегидраз в процессе яровизации ячменя (активность выражена в мин. на 50 мг сырого веса)

Донаторы	Дни яровизации									
	3	6	11	18	20	25	31	35	37	40
Без донаторов . . . . .	50	50	50	65	65	65	45	50	50	35
Янтарная к-та . . . . .	30	30	40	45	50	65	65	60	60	50
Яблочная к-та . . . . .	50	50	70	70	57	60	30	27	35	20
Фумаровая к-та . . . . .	55	50	65	75	80	80	45	50	—	30
Глюкоза . . . . .	—	—	70	80	75	80	45	65	—	30
Гликоколл . . . . .	55	—	75	—	—	80	45	65	—	30
Глутаминовая к-та . . . .	55	—	70	70	80	—	65	65	—	35

Из приведенных в табл. 1 данных видно, что как раз в период функционирования цитохромоксидазы, т. е. до 20-го дня яровизации, вытяжка из зародышей ячменя в присутствии янтарной кислоты обладает в 1,5—2 раза большей дегидразной активностью, чем в присутствии других донаторов и без прибавления донаторов. Все это свидетельствует о наличии именно в этот период активной сукциндегидразы. Заслуживает особого внимания то обстоятельство, что после 20—25 дней яровизации начинает активно функционировать дегидраза яблочной кислоты.

Таким образом, цитохромоксидазной системе включая сукцин-дегидразу принадлежит решающая роль в процессе дыхания зародышей ячменя, но лишь на определенном этапе стадии яровизации, после чего она полностью исчезает, уступая место какой-то иной ферментативной системе, одним из возможных звеньев которой является дегидраза яблочной кислоты.

Как видно из рис. 1 и 2, переход пшеницы и ячменя от стадии яровизации к стадии световой сопровождается резким усилением интенсивности дыхания, которое может быть вызвано повышением активности пероксидазы и полифенолоксидазы в пшенице и аскорбиноксидазы и пероксидазы в ячмене. Однако указанные количественные изменения, повидимому, не связаны со вступлением ячменя и пшеницы в световую

стадию развития, так как наши опыты показали, что существенных различий в активности вышеупомянутых ферментов и интенсивности дыхания в яровизированных и неяровизированных пшенице и ячмене не наблюдается.

На основании полученных нами данных можно предположить, что количественные изменения, наблюдаемые в период вступления ячменя и пшеницы в световую стадию развития, не являются характерными для световой стадии, а скорее всего свойственны периоду прорастания зерна. Интересно, что в ростках, корнях и эндоспермах неяровизированного ячменя присутствует активная цитохромоксидаза, а именно (в  $\mu\text{л O}_2$  на 10 мг сух. в.):

	1-й день	4-й день	7-й день	10-й день	11-й день
В эндосперме . . . . .	31,8	21,3	23,5	15,5	0,0
В корнях . . . . .	378,1	252,0	245,2	220,0	200,1
В ростках . . . . .	380,3	153,0	155,0	118,6	100,1

тогда как в тех же органах яровизированного ячменя цитохромоксидазное действие не проявляется. Таким образом, исчезнув на 24-й день яровизации ячменя, цитохромоксидаза не появилась ни в течение дальнейшего периода яровизации, ни при переходе ячменя к световой стадии.

На преходящий характер цитохромоксидазы в злаковых растениях в литературе уже указывалось<sup>(10, 11)</sup>. Однако на основании того, что цитохромоксидазная активность чаще всего обнаруживалась в зародышах, создалось мнение, что цитохромоксидаза свойственна эмбриональным тканям растений<sup>(11)</sup>. Д. М. Михлин и П. А. Колесников впервые стали рассматривать временное функционирование цитохромоксидазной системы как одно из необходимых звеньев в окислительной системе растительного организма в процессе его развития. Наши опыты показали, что цитохромная система может быть обнаружена как в зародышах, так и в корнях, ростка и эндоспермах ячменя, но только на определенном этапе его стадийного развития — в начале стадии яровизации.

Таким образом, при прохождении растением стадии яровизации и световой стадии в характере обмена веществ совершаются коренные сдвиги, в частности, происходит смена отдельных ферментных систем, принимающих участие в процессе дыхания. Эти данные хорошо подтверждают основной принцип разработанной Т. Д. Лысенко теории стадийного развития растений, именно, принцип необратимости развития, т. е. существования, наряду с обратимыми процессами в любом отдельно взятом цикле превращений веществ, протекающих в живой клетке, каких-то необратимых превращений, в результате которых общий ход обмена веществ получает определенное направление и становится необратимым.

Повидимому, глубокий сдвиг в окислительной системе злаковых растений на том или ином этапе развития, связанный с полным исчезновением цитохромоксидазной системы, и является одним из таких необратимых звеньев в общем цикле обмена веществ.

Поступило  
11 XI 1950

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> Т. Д. Лысенко, *Агроботаника*, 1949. <sup>2</sup> Н. М. Сисакян, *Биохимия*, 2, 272 (1937). <sup>3</sup> А. И. Опарин и Н. В. Зенченко, *Сборн. Проблемы биохимии в мичуринской биологии*, 1949, стр. 81. <sup>4</sup> П. И. Демковский, *Бюлл. яровизации*, № 1 (1932). <sup>5</sup> П. И. Демковский, там же, № 2—3 (1932). <sup>6</sup> А. А. Рихтер, *Природа*, № 2 (1934). <sup>7</sup> Д. М. Михлин и З. С. Броновицкая, *Биохимия*, 14, 379 (1949). <sup>8</sup> W. O. James and L. M. Gragg, *New Phytologist*, 42, 28 (1943). <sup>9</sup> П. А. Колесников, *ДАН*, 71, № 6 (1950). <sup>10</sup> Д. М. Михлин и П. А. Колесников, *Биохимия*, 12, 452 (1947). <sup>11</sup> E. R. Waygood, *Canad. Journ. of Research*, 28, 7 (1950).