

О. А. ПАВЛИНОВА

## ОБ УЧАСТИИ ФОСФОРИЛИРОВАННЫХ САХАРОВ В ДЫХАНИИ СВЕКЛОВОЧНОГО РАСТЕНИЯ

(Представлено академиком А. И. Опариным 2 VI 1952)

В ряде работ, появившихся за последнее время (1, 2), высказывается предположение, что начальный этап расщепления углеводов в процессе дыхания у растений имеет в своей основе те реакции гликолиза — брожения, в результате которых осуществляется распад гексоз в животных организмах и у дрожжей. Этот взгляд является по существу развитием идеи о генетической связи дыхания и брожения, которая в свое время была выдвинута С. П. Костычевым. Тем не менее, экспериментальные данные, подтверждающие существование гликолитического пути распада сахаров в растениях, пока еще немногочисленны. В частности, оставалось невыясненным, используются ли в растениях различные фосфорные эфиры для дыхания. Этот вопрос и является предметом настоящего исследования\*.

Опыты проводились с листьями и корнями сахарной свеклы Верхнячка. Дыхание тканей определялось по поглощению  $O_2$  в аппарате Варбурга при  $30^\circ$ . Навески листьев (0,5 г) и корней (3 г) перед помещением их в респирометры инфильтрировались водой, чтобы облегчить проникновение растворенных веществ в ткани. Для опытов были взяты: калиевая соль глюкозо-1-фосфата и натриевые соли фруктозо-1-фосфата и фруктозо-1,6-дифосфата. Натриевая соль фруктозо-1,6-дифосфата получалась нами по Б. Н. Степаненко (3). Все растворы солей фосфорных эфиров перед добавлением их в боковые отростки сосудиков нейтрализовались уксусной кислотой. Отсчеты дыхания производились с интервалами в 30 мин., причем первые два отсчета делались до прибавления фосфорных эфиров, что позволяло установить

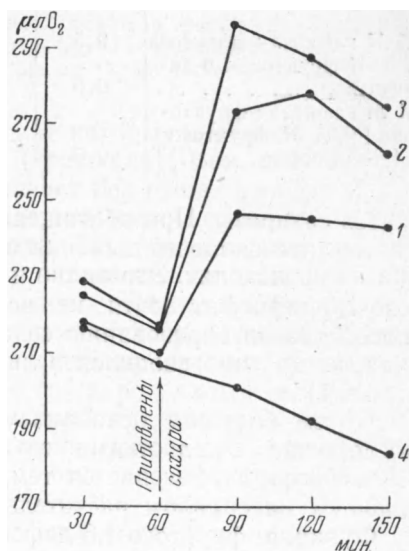


Рис. 1. Подъем дыхания у листьев сахарной свеклы (в мл  $O_2$  на 1 г сырого веса). 1 — в 0,1 M растворе глюкозы и фруктозы; 2 — в 0,05 M растворе фруктозо-1,6-дифосфата; 3 — в смеси 0,1 M глюкозы и фруктозы и 0,05 M фруктозо-1,6-дифосфата; 4 — контроль (вода)

\* В экспериментальной части работы принимала участие М. Ф. Лаврова.

начальный уровень дыхания ткани. Параллельно с дыханием в ряде опытов проводилось определение скорости синтеза сахарозы из указанных выше фосфорных эфиров.

На рис. 1 изображено дыхание листьев сахарной свеклы, обогащенных фруктозо-1,6-дифосфатом. Опыт был поставлен таким образом, что параллельно с измерением дыхания листьев, погруженных в раствор фруктозо-1,6-дифосфата, в аналогичных образцах определялось дыхание в присутствии глюкозы и фруктозы и в смеси глюкозы, фруктозы и фруктозо-1,6-дифосфата. Это позволяло сравнивать интенсивность дыхания тканей, обогащенных фосфорилированными и нефосфорилированными сахарами. Из рис. 1 видно, что фруктозо-1,6-дифосфат значи-

Таблица 1

Синтез сахарозы в листьях сахарной свеклы из фруктозо-1,6-дифосфата и простых сахаров (в мг на 10 г сыр. веса за 1 час)

Введенные вещества	Синтезировано сахарозы в мг	
	1-й опыт	2-й опыт
0,1 М глюкоза+фруктоза	9,5	13,0
0,05 М фруктозо-1,6-дифосфат . . . . .	0,0	2,0
0,1 М глюкоза+фруктоза+0,05 М фруктозо-1,6-дифосфат . . . . .	9,0	9,5

тельно активирует дыхание листьев, причем подъем дыхания в этом случае много выше, чем у тканей, погруженных в раствор глюкозы и фруктозы. Наиболее интенсивное поглощение O<sub>2</sub> наблюдается при погружении листьев в смесь фруктозо-1,6-дифосфата и инвертного сахара. Это показывает, что фруктозо-1,6-дифосфат возбуждает усиленное дыхание тканей независимо от того, обогащены они простыми сахарами или нет.

Как было показано ранее (4), дополнительное поглощение O<sub>2</sub> листьями, инфильтрированными глюкозой и фруктозой, связано с использованием этих сахаров на

синтез сахарозы. При обогащении же листовой ткани фруктозо-1,6-дифосфатом интенсивность дыхания повышается, а синтеза сахарозы практически не происходит. Это видно из данных табл. 1, согласно которым фруктозо-1,6-дифосфат почти не использовался для синтеза сахарозы. Не способствовал образованию сахарозы фруктозо-1,6-дифосфат и в тех случаях, когда он вводился в листья совместно с простыми сахарами (табл. 1).

С тем большим основанием мы можем считать, что повышенное поглощение O<sub>2</sub> листьями сахарной свеклы в присутствии фруктозо-1,6-дифосфата объясняется тем, что этот эфир является типичным дыхательным материалом растительных клеток.

Функция фруктозо-1,6-дифосфата как дыхательного субстрата подтверждается также опытами, в которых исследовалось влияние различных концентраций этого вещества на дыхание листьев сахарной свеклы (см. рис. 2). Как видно из рис. 2, интенсивность дыхания листовой ткани находится в прямой зависимости от концентрации фруктозо-1,6-дифосфата.

Испытание другого фруктозофосфорного эфира — фруктозо-6-фосфата — показало что и он значительно повышает энергию дыхания листьев (см. табл. 2).

Из табл. 2 видно, что подъем дыхания у листьев, погруженных в раствор фруктозо-6-фосфата, выше, чем в контрольном опыте (смесь глюкозы и фруктозы). Однако образование сахарозы идет с большей скоростью в том случае, когда в листья вводятся нефосфорилированные сахара. Таким образом, фруктозо-6-фосфат, как и другие фосфорные эфиры (5), не повышает скорости синтеза сахарозы в листьях. Эти данные говорят об использовании и фруктозо-6-фосфата растительными тканями в дыхательном процессе.

Среднее повышение интенсивности дыхания листьев на фруктозо-монофосфате составляет, по нашим данным, около 48  $\mu\text{л O}_2$  за 30 мин. на 1 г, в то время как на фруктозо-1,6-дифосфате подъем дыхания при равных условиях равен 60  $\mu\text{л O}_2$ . Повидимому, фруктозо-6-фосфат сначала превращается в листьях во фруктозо-1,6-дифосфат и уже затем используется для дыхания.

Наряду с фруктозофосфатными эфирами, в настоящей работе было испытано также действие глюкозо-1-фосфата. Опыты проводились с различными концентрациями фосфорного эфира. В табл. 3 приведены некоторые из полученных результатов, характеризующих подъем дыхания у листьев, погруженных в 0,01 и 0,1 М растворы глюкозо-1-фосфата. Для сравнения приведены данные по дыханию на фруктозо-1,6-дифосфате. Из табл. 3 видно, что глюкозо-1-фосфат активирует дыхание листьев в меньшей степени, чем фруктозо-1,6-дифосфат, и даже меньше, чем простые сахара. Такое воздействие глюкозо-1-фосфата на дыхание можно объяснить некоторыми особенностями его превращений, основное направление которых в клетках заключается в образовании сложных углеводов (крахмала). Как известно, реакция (глюкозо-1-фосфат  $\rightleftharpoons$  крахмал) протекает без существенного изменения свободной энергии в системе и вследствие этого не должна вызывать дополнительного поглощения кислорода. То небольшое повышение

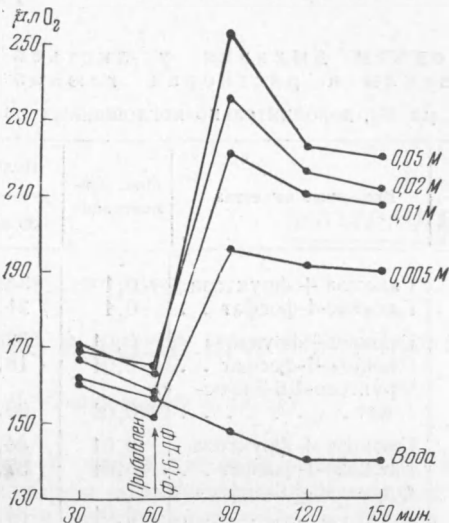


Рис. 2. Подъем дыхания у листьев сахарной свеклы в растворах фруктозо-1,6-дифосфата различной млярности (в  $\mu\text{л O}_2$  на 1 г сырого веса)

Таблица 2

Подъем дыхания и синтез сахарозы у листьев сахарной свеклы в присутствии фруктозо-6-фосфата

Подъем дыхания в $\mu\text{л O}_2$ , дополнит. поглощенных на 1 г сыр. веса за 30 мин. в 0,15 М растворах			Синтез сахарозы в мг на 10 г сыр. веса за 1 час из 0,15 М растворов	
глюкоза + фруктоза	фруктозо-6-фосфат	глюкоза + фруктозо-6-фосфат	глюкоза + фруктоза	глюкоза + фруктозо-6-фосфат
31,6	47,2	72,8	17,5	11,5

интенсивности дыхания, которое все же наблюдается в присутствии глюкозо-1-фосфата, происходит, повидимому в результате его частичного превращения во фруктозо-фосфорные эфиры, что легко осуществляется в клетках под влиянием соответствующих ферментов.

Еще ранее обнаруживается различное влияние фосфорилированных сахаров на дыхание на примере корней сахарной свеклы, которые совсем не усиливают поглощения  $\text{O}_2$  в присутствии глюкозы и фруктозы и глюкозо-1-фосфата, но отзываются резким подъемом дыхания на введение фруктозо-1,6-дифосфата (см. табл. 4).

Так как глюкозо-1-фосфат не оказывает никакого влияния на интенсивность дыхания корней, приходится допустить, что корни, в противоположность листьям, не содержат ферментной системы, способной превращать глюкозо-1-фосфат во фруктозофосфаты.

Полученные результаты показали, что фруктозофосфорные эфиры тесно связаны в растении с процессом дыхания, начальная стадия кото-

рого проходит по обычному типу гликолитического распада. Глюкозо-1-фосфат влияет на дыхание листьев сахарной свеклы значительно слабее,

Таблица 3

Подъем дыхания у листьев сахарной свеклы в растворах глюкозо-1-фосфата (в  $\mu\text{л O}_2$ , дополнительно поглощенных на 1 г сыр. веса)

№№ опы- тов	Введенные вещества	Мол. кон- центрация	Подъем дыхания за	
			30 мин.	60 мин.
1	Глюкоза + фруктоза	0,1	34,0	65,0
	Глюкозо-1-фосфат . .	0,1	21,2	28,8
2	Глюкоза + фруктоза	0,01	52,0	98,0
	Глюкозо-1-фосфат . .	0,01	18,0	49,8
	Фруктозо-1,6-дифос- фат . . . . .	0,01	60,6	124,8
3	Глюкоза + фруктоза	0,01	44,6	111,8
	Глюкозо-1-фосфат . .	0,01	37,2	69,2
	Фруктозо-1,6-дифос- фат . . . . .	0,01	84,8	163,0

причем весьма вероятно, что подъем дыха- ния осуществляется и в данном случае в ре- зультате частичного превращения глюкозо-1-фосфата во фрукто-зофосфорные эфиры. Корни сахарной свек- лы, видимо, лишены этих ферментных си- стем, так как они со- всем не усиливают ды- хания под влиянием глюкозо-1-фосфата.

Путь прямого окис- лительного распада са- харов, описанный не- давно Вейцером (6) для крови, в котором уча- ствуют глюкозофосфор-

ные эфиры, повидимому, не имеет для сахарной свеклы существен- ного значения. Это следует из то- го, что глюкозо-1-фосфат, который легко может превращаться в тка- нях в глюкозо-6-фосфат (7) (ис- ходный материал для аэробного расщепления), не вызывает суще- ственного подъема дыхания (по- глощения  $\text{O}_2$ ) в листьях и корнях сахарной свеклы.

Полученные данные подтверж- дают также ранее сделанное за- ключение (5) о том, что известные в настоящее время фосфорные эфиры сахаров не используются растением непосредственно для образования сахарозы.

Приношу глубокую благодар- ность проф. А. Л. Курсанову за руководство работой.

Институт биохимии им. А. Н. Баха  
Академии наук СССР

Таблица 4

Подъем дыхания у корней са- харной свеклы, обогащенных фруктозо-1,6-дифосфатом и глю- козо-1-фосфатом (в  $\mu\text{л O}_2$ , дополни- тельно поглощенных на 1 г сыр. веса)

№№ опы- тов	Введенные вещества	Мол. кон- центрация	Подъем дыха- ния за	
			30 мин.	60 мин.
1	Глюкоза + фрук- тоза . . . . .	0,15	0,0	0,0
	Фруктозо-1,6-ди- фосфат . . . . .	0,15	15,9	21,1
2	Глюкоза + фрук- тоза . . . . .	0,15	0,0	0,0
	Глюкозо-1-фосфат	0,15	0,0	0,0

Поступило  
24 III 1952

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

<sup>1</sup> E. Barron, G. Link, R. Klein and B. Michel, Arch. Biochem., 28, 377 (1950). <sup>2</sup> S. Tewfik and P. K. Stumpf, J. Biol. Chem., 192, 519, 527 (1951). <sup>3</sup> Б. Н. Степаненко и Е. А. Силаева, Биохимия, 14, 546 (1949). <sup>4</sup> А. Л. Кур- санов и О. А. Павлинова, Биохимия, 15, 178 (1950). <sup>5</sup> А. Л. Курсанов и О. А. Павлинова, Биохимия, 15, 52 (1950). <sup>6</sup> J. Wajzer, Bull. Soc. Chim. Biol., 33, 1353 (1951). <sup>7</sup> Н. М. Сисакян и А. М. Кобякова, ДАН, 67, 703 (1949).