

УДК 634.0.161.4

Н. И. ФЕДОРОВ, Е. С. РАПУНОВИЧ

ИНТЕНСИВНОСТЬ ДЫХАНИЯ И АКТИВНОСТЬ ОКИСЛИТЕЛЬНЫХ ФЕРМЕНТОВ У ОСИНЫ МУЖСКОГО И ЖЕНСКОГО ПОЛОВ

Исследована интенсивность дыхания и активность окислительных ферментов в листьях и других частях стволов мужских и женских особей осины. Установлено, что мужские особи осины имеют более высокую энергию дыхания листьев по сравнению с женскими. Последние характеризуются повышенным уровнем окислительных процессов в заболонной древесине нижней и средней частей ствола. Это, по мнению авторов, является одной из причин более высокой стойкости стволов осины женского пола к сердцевинной гнили.

В настоящее время установлены различия в анатомическом строении и биохимических процессах у мужских и женских особей некоторых двудомных растений. Е. О. Манойлов в 1924 г. одним из первых показал, что женские особи заметно отличаются от мужских повышенной окислительной способностью своих тканей. В дальнейшем неодинаковая активность окислительных процессов у особей разного пола подтверждалась рядом других исследований (А. Ф. Миненков, 1924; О. Н. Грюнберг, 1924; Ph. Jouet-Lavergne, 1931; О. Вальтер и М. Ф. Лилиенштерн, 1934; Л. И. Джапаридзе, Т. А. Кезели, 1934; Т. А. Кезели, 1944; В. В. Некрасов, Б. И. Остапенко, 1953; Б. И. Остапенко, 1958, 1960; Е. Maugini, 1965, и др.).

О. Вальтер и М. Ф. Лилиенштерн указывали, что по этому признаку можно распознать пол у растений, не имеющих морфологических признаков половой дифференциации. В. И. Остапенко (1960), изучая биологические особенности косточковых культур, пришел к выводу, что от соотношения активности окислительных процессов у мужских и женских особей зависит плодовитость гибридного потомства. Чем больше активность окислительных ферментов у отцовских форм по сравнению с женскими, тем выше плодовитость гибридного потомства. Е. Maugini (1965) при исследовании годичного развития колец древесины у мужских и женских особей *Ginkgo biloba* L. обнаружила различия в образовании годичных колец. У женских экземпляров было отмечено больше неполных и ложных годичных колец. Мужские особи имели наибольшую активность камбия в июне—июле, женские — в июле—августе.

Несмотря на большой интерес, вопросы половых различий и характера физиологических и биохимических процессов у мужских и женских особей растений изучены пока слабо. Исследования проводились преимущественно с сельскохозяйственными растениями, но не носили систематического характера. В работе Л. И. Джапаридзе и Т. А. Кезели приводятся данные активности пероксидозы на протяжении годичного цикла жизнедеятельности у 15 видов древесных диойкистов. Соотношение активности пероксидозы женских и мужских особей меняется в зависимости от сезона. Оценивая имеющиеся в литературе данные, авторы подчеркивают необходимость индивидуального подхода при изучении мужских и женских представителей двудомных растений.

Осина, являющаяся раздельнополой древесной породой, значительно распространена в наших лесах. Обладая сравнительно быстрым ростом, эта порода часто поражается сердцевинной гнилью, снижающей выход древесины и обесценивающей ее. Исследования В. Б. Волковича (1966), В. Е. Вихрова, Н. И. Федорова и С. Б. Кочановского (1966) показали, что степень устойчивости мужских и женских особей осины к поражению гнилью неодинакова, в связи с чем возникает необходимость глубокого изучения биологических особенностей осины разного пола.

В настоящей работе обсуждаются данные по интенсивности окислительных процессов в листьях, побегах, лубе и заболони мужских и женских особей осины.

Исследования проводились в осиновом насаждении 35-летнего возраста в Заславльском лесничестве Минского лесхоза БССР. На пробной площади было отобрано во время цветения по 5 здоровых деревьев осины мужского и женского полов.

Определения дыхания и активности окислительных ферментов проводились 2 раза в месяц на протяжении вегетационного периода 1966 г. В конце вегетации опытные деревья срубались и подвергались детальному анализу.

Интенсивность дыхания, дыхательный коэффициент, активность полифенолоксидазы, цитохромоксидазы и аскорбинооксидазы определялись манометрически в приборе Варбурга при температуре 25°. При изучении полифенолоксидазной активности в качестве субстрата был использован пирокатехин с гидрохиноном. Определение активности каталазы производилось газометрическим способом, активность пероксидазы — колориметрическим способом по Бояркину. Определение интенсивности дыхания и активности окислительных ферментов проводилось с 3—4-кратной повторностью. Результаты рассчитывали на сырую навеску.

Данные табл. 1 показывают, что окислительные процессы в листьях осины мужского и женского полов протекают с неодинаковой интенсивностью. В большинстве случаев более высокая интенсивность дыхания отмечается у мужских особей. Наиболее заметно эта разница проявляется в августе, когда интенсивность дыхания у мужских экземпляров примерно в 1,5—2 раза выше, чем у женских. В этот период активность женских экземпляров вообще снижается до минимума. Учитывая то, что различия наиболее резко выражены в августе, когда дефицит влажности воздуха и температура достигают максимальных значений, можно, видимо, говорить о различной чувствительности ферментативного аппарата мужских и женских особей осины к условиям внешней среды. Ферментативный аппарат осины женского пола, вероятно, обладает большей чувствительностью и способностью к инактивации окислительных процессов под влиянием повышенных температур.

В осенний период, перед опадением листьев, наблюдается подъем интенсивности дыхания, особенно сильный у женских экземпляров, что связывается некоторыми исследователями (Eberhardt, 1955) с образованием антоциана в стареющих листьях.

В дыхательных процессах важная роль, как показали исследования Б. А. Рубина, М. Е. Ладыгиной (1956), Б. А. Рубина (1960) и др., принадлежит полифенолоксидазе, пероксидазе, цитохромоксидазе, аскорбиноксидазе и каталазе. Характер и степень их участия в дыхании у различных видов растений изменяются в процессе развития организма. Ведущую роль имеет тот компонент окислительной системы, для действия которого на данном этапе развития создаются наиболее благоприятные условия. Обычно в качестве преобладающей конечной оксидазы в высших растениях рассматривают полифенолоксидазу и пероксидазу, катализирующих окисление фенолов и дубильных веществ в тканях растений. В наших исследованиях активность полифенолоксидазы, цитохромоксидазы и аскорбинооксидазы выражается в одних единицах изме-

рения, что облегчает сопоставление их между собой.

Результаты наших исследований указывают на более высокую активность полифенолоксидазы по сравнению с цитохромоксидазой и аскорбиноксидазой и, следовательно, ее преобладающую роль в дыхании листьев осины. При этом на протяжении почти всего вегетационного периода более высокая активность полифенолоксидазы в листьях, так же как и дыхания, отмечается у мужских экземпляров. И только в начале и конце вегетации и дыхание, и активность полифенолоксидазы несколько выше у женских экземпляров. Это говорит о наличии тесной связи между интенсивностью дыхания и активностью полифенолоксидазы в листьях осины.

Активность цитохромоксидазы, аскорбиноксидазы и каталазы у мужских и женских особей подвержена значительным колебаниям в течение вегетационного сезона. В одни сроки активность выше у женских экземпляров, в другие — у мужских. Однако какую-либо закономерность в изменении активности этих ферментов установить трудно. На деятельность окислительных ферментов, вероятно, оказывают влияние многие, до сих пор не достаточно изученные факторы.

Между активностью отдельных окислительных ферментов в процессе развития растения наблюдается определенная зависимость. Так, Н. М. Сисакян и Б. А. Рубин (1944) установили наличие тесной связи между активностью полифенолоксидазы и пероксидазы. Они показали, что по мере старения в листьях яблони падает активность пероксидазы при

Таблица 1
Интенсивность дыхания и активность окислительных ферментов в листьях, побегах, лубе и заболони осины мужского и женского полов (1966 г.)

Дыхание, фермент	Пол	Листья						Побеги, 12/IX		Луб, 12/IX		Заболоть, 12/IX			
		7. VI	24.VI	8. VII	22. VII	8. VIII	22. VIII	12. IX	однелетние	двухлетние	на 1,3 м	под кроной	в кронон	под кроной	
		г/час	г/час	г/час	г/час	г/час	г/час	г/час	г/час	г/час	г/час	г/час	г/час	г/час	
Дыхание (мл O ₂ г/час)	Мужской	1019,9	909,9	706,9	777,7	1103,6	896,5	1061,3	521,8	380,2	192,2	262,1	287,3	42,7	148,0
	Женский	820,3	925,7	643,1	687,8	585,8	593,9	1109,6	457,8	432,2	159,0	201,1	332,8	41,2	231,2
Полифенолоксидаза (в мл O ₂ г/час), субстратипрокатехин+гидрохинон	Мужской	5880,6	4547,0	3841,5	6257,8	6176,0	5830,8	3465,0	2569,5	2970,7	1764,5	489,7	446,2	129,6	129,7
	Женский	4960,6	5763,6	6304,1	5488,0	74888,7	4040,7	4773,5	1870,5	1932,7	488,0	402,9	254,2	220,0	188,3
Пероксидаза (усл. ед. по Бояркину)	Мужской	97,6	88,0	103,4	119,3	130,1	90,3	106,2	132,4	86,3	54,2	26,3	18,7	6,3	7,8
	Женский	119,3	159,0	128,0	139,4	137,0	166,2	84,0	174,4	135,8	65,0	52,4	53,7	6,4	8,0
Цитохромоксидаза (мл O ₂ г/час)	Мужской	1712,7	2362,9	1192,0	2334,7	2640,0	3364,5	3152,5	651,8	1262,5	670,7	404,5	359,2	90,6	101,9
	Женский	1188,0	2438,8	1512,5	2091,5	1746,8	2570,0	4919,0	1863,5	3722,0	281,6	461,8	483,8	115,1	102,2
Аскорбиноксидаза (мл O ₂ г/час)	Мужской	3159,9	1733,8	1415,8	1988,7	3430,3	3017,2	3267,0	1010,0	1733,0	482,7	433,5	543,5	196,3	320,2
	Женский	2827,1	12289,7	1629,5	1954,8	2730,8	2985,2	4071,0	956,0	2071,0	301,5	333,2	580,2	331,0	444,0
Каталаза (мл O ₂ г/мин)	Мужской	67,5	59,7	62,0	63,2	49,8	24,4	12,3	3,9	3,9	1,6	3,0	3,3	1,2	1,6
	Женский	52,7	67,1	65,0	59,3	97,3	22,3	17,9	3,7	3,9	2,5	3,9	2,8	2,1	2,0

одновременном возрастании активности полифенолоксидазы. По их мнению, с повышением полифенолоксидазной активности в тканях растений накапливаются полифенолы, являющиеся ингибиторами пероксидазы.

Наши данные подтверждают наличие обратной зависимости между активностью пероксидазы и полифенолоксидазы. Если мужские особи характеризуются для большинства сроков более высокой полифенолоксидазной активностью, то у женских экземпляров, наоборот, наиболее активна обычно пероксидаза. Данные интенсивности дыхания и активности окислительных ферментов в побегах, лубе и заболони у мужских и женских экземпляров осины показывают, что окислительные процессы протекают более интенсивно в листьях, побегах и лубяной части коры, состоящих в основном из живых элементов и характеризующихся высокой физиологической активностью (табл. 1). В стволах у мужских и женских особей осины интенсивность дыхания в лубяной части коры возрастает от комля к кроне, а в заболони — снижается. Мужские экземпляры характеризуются повышенной активностью полифенолоксидазы и аскорбиноксидазы в листьях, побегах и лубяной части коры.

В противоположность мужским женские экземпляры характеризуются более сильным активированием и пероксидазы, и цитохромоксидазы в этих частях дерева. Существенных различий в активности каталазы у женских и мужских особей осины не обнаружено. В заболонной древесине нижней и средней частей ствола женские экземпляры имеют более высокую активность окислительных ферментов. Это прежде всего относится к полифенолоксидазе. В стволовой части дерева под кроной, где развивается гниль, активность полифенолоксидазы у женских экземпляров превосходит активность полифенолоксидазы у мужских экземпляров примерно в 1,4—1,7 раза.

Полифенолоксидазе принадлежит важная роль в окислении фенолов и дубильных веществ в тканях растений, с ней некоторые исследователи связывают устойчивость растений к заболеваниям. G. Koell и R. Wahl (1962), обнаружили положительную корреляцию между активностью полифенолоксидазы и устойчивостью табака к *u*-вирусу. По данным Н. В. Слепченко (1959), существует связь между активностью полифенолоксидазы и процессом одревеснения М. Tomaszewski (1957) наблюдал связь между активностью полифенолоксидазы в листьях плодовых деревьев и степенью морозостойкости породы и сорта. Чем выше активность полифенолоксидазы, тем выше и морозостойкость растений. Исключительно важную роль окислительных ферментов, в том числе полифенолоксидазы, в иммунитете растений подчеркивали Б. А. Рубин (1960), К. Tomiyama и др. (1958), E. Christiansen-Weniger (1955) и др.

Изучая энзиматическую природу сверхчувствительности картофеля, пораженного фитофторой, Б. А. Рубин установил, что при заражении тканей устойчивого сорта наблюдается резкое возрастание активности полифенолоксидазы и значительное падение дегидраз. Повышенная активность полифенолоксидазы рассматривается как ответная реакция растительного организма на внедрение фитофторы. E. Christiansen-Weniger показал, что благодаря действию полифенолоксидазы образуются токсические для гриба хиноны.

Таким образом, приведенные данные дают возможность говорить, что повышенная активность полифенолоксидазы в заболонной древесине ствола осины женского пола может быть одной из причин ее большей устойчивости к сердцевинной гнили. Следует, однако, отметить, что вопрос о роли полифенолоксидазы в устойчивости осины к гнили требует специальных исследований.

Проведенные нами исследования фауности осины показали, что мужские экземпляры осины отличаются от женских значительно большей протяженностью сердцевинной гнили, что особенно резко проявляется в конечной стадии ее развития (табл. 2). Таким образом, процес-

Развитие гнили в стволах осины мужского и женского полов

Пол	Начальные стадии гнили			Конечные стадии гнили		
	число деревьев, %	протяженность гнили по высоте, м	в % от высоты деревьев	число деревьев, %	протяженность гнили по высоте, м	в % от высоты дерева
Мужской	50,7	4,3	20,1	19,4	5,4	25,2
Женской	28,5	2,7	16,2	3,2	2,5	11,4

сы гниения и скорость развития гнили в стволах осины разного пола протекают с неодинаковой интенсивностью.

Выводы. 1. Мужские и женские экземпляры осины характеризуются неодинаковой активностью окислительных процессов.

2. Интенсивность дыхания и активность окислительных ферментов подвержены значительным изменениям в течение вегетационного периода, сглаживающим половые различия у осины.

3. Более высокая активность окислительных ферментов, прежде всего полифенолоксидазы, в заболонной древесине женских особей осины, возможно, является одной из причин их повышенной стойкости к сердцевинной гнили.

ЛИТЕРАТУРА

- Вальтер О., Лилиенштерн М. Ф. К диагностике пола у конопля. Тр. лабор. физиолог. и биохим. расг., т. 1, 1934.
- Вихров В. Е., Федоров Н. И., Качановский С. Б. Об устойчивости осины к сердцевинной гнили. В сб. «Пути повышения продуктивности лесов», Изд-во «Высшая школа», Минск, 1966 г.
- Волкович В. Б. Соотношение мужских и женских клонов деревьев осины и их некоторые биологические особенности в лесах Ленинградской области. Авторефер. канд. дис., 1966.
- Грюнберг О. Н. Определение пола двудомных растений реакцией доктора Манойлова. Врачебная газета, 1924, 5.
- Джаларидзе Л. И., Кезели Т. Д. К вопросу о различиях в окислительных свойствах тканей двудомных растений. Ботан. ж., т. 19, № 6, 1934.
- Кезели Т. Д. Изменение активности пероксидазы у некоторых растений. Сообщ. АН ГрузССР, т. V, вып. 3, 1944.
- Манойлов Е. О. Определение пола у двудомных растений при помощи химических реакций. Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции, т. XIII, вып. 2, Л., 1924.
- Миненков А. Ф. Попытка к определению пола. Научно-агрономич. ж., № 1, 1924.
- Некрасов В. В., Остапенко Б. И. Окислительная активность тканей некоторых культурных растений. Агробиология, № 5, 1953.
- Остапенко Б. И. Окислительные свойства пыльцы и тканей лепестка некоторых поликарпических растений. Бюл. центр. генет. лаборат. им. И. В. Мичурина, вып. 4, 1958.
- Остапенко Б. И. Активность окислительных ферментов у некоторых двудомных растений. Ботан. ж., т. XIV, № 1, 1960.
- Рубин Б. А., Ладыгина М. Е. Материалы по характеристике цитохромоксидазы растений. Биохимия, т. 21, вып. 3, 1956.
- Рубин Б. А. Дыхание и его роль в иммунитете растений. Изд-во АН СССР, М., 1960
- Сисамян Н. М. и Рубин Б. А. О причинах возрастной инактивности пероксидазы в листьях яблони. Биохимия, т. 9, вып. 6, 1944.
- Слепченко Н. В. Содержание и распределение ферментов в стеблях высушенных растений в связи с формированием механических тканей и сосудов. Уч. зап. Оренбургск. пед. ин-та, вып. 14, Оренбург, 1959.
- Christiansen-Weniger E. Versuche zur stoffwechselphysiologischen Beeinflussung der Reaction der Kartoffelknolle auf Ph. infestans de By. Phytopathol. Z., Bd 25, H. 1—4, 1955.
- Eberhardt F. Der Atmungsverlauf alternder Blätter und reifender Früchte, Planta, N. 45, 1955.
- Joyet-Lavergne Ph. La phisico-chimic de la sexualité Protoplasma, 1931.
- Koell G. und Wahl R. Die aktivität der Polyphenoloxydase bei einer γ -virus anfälligen Tabaksorte und ihrer resistenten Mutante. Zuchter, Bd 32, H. 7, 1962.

- Maugini E. Evoluzione annuale delle cerchia lignosa in individui maschili e femminili di *Ginkgo biloba* L. *Giornibot. ital.*, v. 72, n. 2—3, 1965.
- Tomaszewski M. Das Phenol Phenoloxydase-System der Blätter einiger Obstgehölze und seine Beziehung zur Winterruhebereitschaft. *Flora*, Bd 143, 1957.
- Tomiyama K., Takakawa M., Takase N. The metabolic activity in healthy tissue neighboring the infected cells in relation to resistance to *Ph. infestans* (Mont. de By in Potatoes). *Phytopathology*, v. 31, 1958.

Белорусский технологический
институт им. С. М. Кирова

Поступила
5 X 1967

N. I. FEDOROV, E. S. RAPTUNOVICH

**INTENSITY OF BREATHING
AND ACTIVITY OF OXYDATION FERMENTS BY MASCULINE
AND FEMININE ASPEN TREES**

On the base of experimental researches it is proved that feminine and masculine exemplars of aspen trees have different intensity of oxydation processes — the first ones have a higher intensity, being probably the cause of greater resistance of feminine trees to core rot. In the same time it is shown that the intensity of breathing, as well as the activity of oxydation ferments, vary strongly during the vegetation period.
