

科學譯叢

論酶在植物與外界環境
相互關係中的作用

魯賓著

科學出版社

科學叢書

植物在植物與外界環境
相互關係中的作用

李 德 著

科學出版社

科學叢書

論酶在植物與外界環境
相互關係中的作用

B. A. 魯賓著

張殿京 黃偉成譯



學 出 版 社

1955年5月

內 容 提 要

本書從米丘林生物科學的觀點出發，在生物化學上研究植物體與外界環境的相互關係。植物有機體與外界的一定的生活條件應保持其統一性。就是植物的發育必須具有一定的生活條件，這種特定的外界條件，必定會影響到植物有機體本身的生物化學過程尤其是新陳代謝過程的變化。

在這裏我們知道酶(酵素)在生物化學中是佔着重要的地位，本書以很多的篇幅來敘述植物有機體的酶之作用在新陳代謝過程中的重要性以及與外界環境條件的相互關係。同時以正確的米丘林生物科學的觀點，在生物化學和植物生理學的研究工作中，來幫助解決農作物栽培和選種上的許多問題。

本書可作農學工作者、醫學工作者和生物學工作者的參考資料。

論酶在植物與外界環境 相互關係中的作用

О РОЛИ ФЕРМЕНТАТИВНЫХ ПРОЦЕССОВ
ВО ВЗАИМООТНОШЕНИЯХ РАСТЕНИЯ
С ВНЕШНЕЙ СРЕДОЙ

原 著 者 魯 賓 (Б. А. Рубин)

翻 譯 者 張 殿 京、張 偉 成

校 訂 者 韓 碧 文

出 版 者 科 學 出 版 社

北京東四區帽兒胡同2號

(原文出版者：聯蘇科學院出版社)

印 刷 者 北 京 新 華 印 刷 廠

總 經 售 新 華 書 店

書號：0196

1955年5月第一版

(譯) 120

1955年5月第一次印刷

(京) 0001—2,760

開本：7.37×10.92 1/32

字數：27,000

印張：1 5/16

定價：(8) 二角三分

論酶在植物與外界環境 相互關係中的作用

Б. А. 魯賓

(蘇聯科學院巴赫生物化學研究所)

引 言

研究植物有機體的特性可以在各個不同的方向進行。對於研究工作者來說，無論植物解剖學和形態學上的構造，或者建立在有機體生長、發育、營養、繁殖及所有其它生命活動基礎上的物理化學過程都是同等重要的。然而對於有機體最重要的特性，包括其遺傳性在內來說，最重大之意義在於對有機體固有的新陳代謝類型的研究。

從有機體與其生活條件統一的觀念出發，唯物生物學者認為，植物性狀和特性（包括其遺傳性在內）的定向改變可以藉有效地干涉在植物體中進行的代謝過程的方法，可以利用定向改變及有意識地控制這些過程的方法來實現。因此以外界環境因素影響植物生物化學過程之進行和新陳代謝過程之進行的方法問題，具有首要的意義。最重要的是在於揭露生存條件在植物各個器官機能的配合中所起的作用，這種配合表現在該有機體特有的代謝特點上。這一點也就是瞭解以下問題的關鍵，就是有機體如何實現其對外界影響產生適當的反應，以及如何實現保證植物正常發

育和在其組織中合成一定化合物的反應。

研究這一問題的生物化學家們的注意力，直到現在為止，主要是集中在所謂植物化學組成的地理變異性或氣候變異性上，這種變異性是個體發育中不穩定適應性的例證。主要的由俄羅斯和蘇維埃學者們的勞動，在這方面確定了一系列在理論上和實踐上有價值的原則。特別是揭露了非常重要的、關於在地理分佈及農業耕種技術條件總體的影響下，農作物質上特徵變異的規律。

但同時，在這些研究工作中幾乎仍未觸及關於外界環境對代謝過程進行的影響的本質問題。同樣地也未曾觸及關於以下情況的原因問題，就是什麼原因決定着不同植物類羣對外界影響所發生的反應之特徵。幾乎完全沒有涉及研究複雜的、植物對外界環境產生適應作用的機構問題。

在巴赫 (А. Н. Бах) 和奧巴林 (А. И. Опарин) 的工作中經常強調：在化學方面生物界的特點，主要是在於有機體特有的生物化學過程的速度和方向性。因此，當研究植物適應反應的內在特性時，必須要把基本的注意力不僅集中在植物組織中所特有的化合物上；而且主要的是集中在導向合成和產生這些物質的過程的研究上。

植物發育所處的環境其最明顯的特點之一，即其條件的不斷變化。植物並不是只有在把它們從一個地理區域遷移到另一個區域的情況下，才遇到外界條件的變化。植物在其個體發育的整個時期中，不論在其整個生活週期或整個個別晝夜內，均遇到外界環境因素的不斷變動。這些改變的特點在於它們是以有規律的順序性實現的，在於它們均具有一定的節奏性。

我們想到，例如，整個生長期內白晝長度變化的進行是

很準確的。總的方向也充分地被確定了，大氣溫度、大氣相對濕度及其他因素就在這個方向中發生着改變。因此，植物發育的各個階段是在完全不同的條件下通過的。顯然，有機體的正常生存，植物的完成生活週期，只有在那種一定的條件下才有可能；他的整個代謝過程、所有生物學過程均相應地適應於外界條件的經常更換。所有這些，使以下假定成為充分合理的，即假定植物的發育、其質上不同階段的進行，應該與酶作用過程隨着外界環境因素而改變的特徵，其重大的改變有關。

只有在這種情況下才能保持內部和外部的統一，有機體和其生活條件的統一。這種統一，按照李森科正確的斷言，是整個生物界不可缺少的特性。

李森科對這個原則作如下之敘述：“有機體只有在與其生活條件統一下才是一個有系統的整體。由卵開始的有機體從生活條件中建立自己的身體和其基本的特性——遺傳性。”^[1]

現在確定了，大多數建立在有機體新陳代謝作用基礎上的生物化學過程具有酶作用的特性。由此，很自然的可作出以下的假定，即假定在植物有機體適應外界環境因素的現象中，以及適應於這些因素有規律地改變的現象中，植物的酶作用系統應當有着重大的作用。

根據巴赫的觀點，酶所代表的意義，首先它是認識建立在有機體生命活動基礎上的化學過程規律性的關鍵。巴赫斷定，有機體酶系統作用的一定的改變，應該引起或帶來有機體狀況的各種改變；他在作這樣的斷言之同時，第一個假定了，有機體的狀況和其酶的生命活動之間存在着緊密的聯繫。

同時展開了完全新的、更進一步方面的研究——研究有機體生理學狀況與其酶作用器官特性之間的關係。

在多年的過程中，被巴赫、奧巴林及其學派所進行着的這個問題的試驗研究，揭露了酶作用過程在植物有價值（在生物及經濟方面）性狀的形成中所佔有的重要地位。在這些工作中揭發了酶的高度變動性，植物酶器官特性的多變性，酶作用對有機體生長和發育條件的依賴性。他們對酶在有機體生命活動中，以及在有機體與外界環境相互關係中的作用，得到了許多新的瞭解。對於酵素研究的這一方向，巴赫始終給予非常重要的意義。

還在 1912 年，巴赫在研究他的卓越的過氧化物理論時寫道：“我們關於呼吸過程本質的概念是與對普通的緩慢燃燒過程本質之認識有着緊密的和不可分割的關係。

到現在為止，目前幾種對緩慢燃燒過程化學作用的一些見解完全不符合現實；呼吸作用的較複雜的過程對我們不免是完全無法解釋的，而且其很大部分是出於我們已知的化學和物理規律範圍。由此產生了一系列呼吸過程的活力解釋。但僅僅是緩慢燃燒的化學本質被闡明以後，生物學的緩慢燃燒方面，呼吸作用方面，立刻就真相大白了。巴赫所研究出來的、以及在其生理學結果中從此為巴赫發展了的緩慢燃燒理論，不僅對呼吸作用方面是適用的，而且也對一系列生理學上的觀察給予了解釋，這些觀察除了這一理論以外是難以說明的。”^{【2】}

巴赫對他所確定的化學規律性堅持着辯證唯物的觀點，同時他聲明要反對對於解釋生命現象的機械和單純的看法。例如，他在獲得了氧化還原酶參與呼吸作用的、詳盡無遺的證明以後，他那時寫道：“但問題遠遠地不限於此，因

爲在我們已知道的氧化酶作用的總量，與在有機體中完成的氧化過程的總量之間，絕對不能標上相等的記號”。

巴赫尖銳地反擊了對試驗資料和事實作不够公正的和任意的解釋。在完成於 1942 年的“呼吸過程的化學作用”^[5] 的報告中，巴赫談到：“如果瓦布爾格（Варбург, Warburg）關於呼吸酶的觀念，也就是關於完成於細胞中的酶作用氧化過程總量的觀念，是包括了完成於細胞中的氧化酶作用的總量，而不包括酶和任意的起接觸反應的重金屬混合物的話（這些重金屬是細胞不能防範的），那末這一觀念是恰當的。瓦布爾格在把這些偶然進入細胞的重金屬列入“呼吸酶”系統的同時，沒有注意到，不是所有起接觸作用的物質都是酶。生物學上的推論，呼吸酶不應是混合物，而是細胞中各種氧化酶的綜合體，這些氧化酶是在進化過程中彼此適應和配合的。

巴赫認爲，只有他的具有唯物辯證立場的試驗研究方法，才顯露出了瓦布爾格的觀念中所包含着的合理的內容。“只有在那時，巴赫說，闡明了被加入的總量超過了自然合成的部分，闡明了量向質的具體的轉變。”

巴赫和奧巴林所建立的、關於植物中酶的生物學作用的學說，其基本的觀念在於，承認生物催化劑在生活有機體進化的變化過程中以及在這些有機體適應於外界環境的反應中的重要作用。關於“基因酵素”或“基因酶”的形而上學的觀念與這個學說是完全背道而馳的，這個形而上學的觀念是爲形式遺傳學家以及與他們觀點相近似的畢德爾（Бидл, Beadle）、史彼傑曼（Шпигельман, Spiegelman）之流的反動生物化學家所發展的。巴赫學派的觀點也與勃拉高凡遜斯基（А. В. Благовещенский）對酶作用的見解，有着不

可調和的矛盾。

勃拉高凡遜斯基在自己的試驗中發展了這樣的觀點，根據這個觀點，在外界條件影響下植物代謝過程的變化，不是在適應於此條件的方向中，而是在對這些條件的反作用方向中發生的。“反作用”（противодействие）的理論使其作者斷定，植物在進化過程中形成了使有機體能不依賴於其生存條件的性狀和特性。根據勃拉高凡遜斯基的意見，植物酶系統在“獨立性”特性的產生上起着主要的作用。

在“植物的生物化學進化與酶質變的關係”^[4]一文中，勃拉高凡遜斯基寫道，在溫度方面“這樣的反作用可能就在於，酶的活動性藉降低溫度反應係數的方法，也就是提高有機體總動力水平的方法，可能將或多或少不依靠周圍環境的溫度。”（332 頁）

勃拉高凡遜斯基確定，降低酶反應的活化作用能力的大小就意味着酶的“改善”，其質量的提高；因為它好像始終保證着有機體在不良的生存條件下能最順利地存活，而不管這些條件的具體特徵。

這裏我們有着對解釋酶所完成的複雜和各種各樣作用的機械看法的例子。這些機械看法忽略了生物體的特性，忽略了有機體代謝作用，包括酶系統在內，對外界環境因素一定配合的適應性。

在“植物生物化學特性上的量變”著作中，勃拉高凡遜斯基寫到：“可見，達爾文把變異性原因問題的本質歸之於有機體本身的自然性；有機體的本身不是容易發生改變的，而且，很少能以外界影響來予以解釋。”

為勃拉高凡遜斯基所發展了的觀念主要在於斷定了，植物有機體的特性最完整地表現在酶反應的溫度係數上。

就是這個因素，按照勃拉高凡遜斯基的說法，決定了酶的“質”；而同時決定了生活有機體——這個酶系統的帶有着，最重要的特性。

活化作用的低度能力證明了酶的優良的“質”，酶具有活化作用的低度能力保證植物在與寒冷和高溫，與不充分的濕度，同樣地在與病原微生物的鬥爭中，能夠順利地獲得生存。

在其所有的著作中，勃拉高凡遜斯基認為，活化作用能力的大小或反應溫度係數的大小，似乎是一定有機體酶系統經常不變的最特殊的性狀。

我們所得到的試驗資料是與類似的觀點相矛盾的。這些研究指出，完全與李森科的理論相符合，酶反應對溫度的依賴性不是固定不變的，而是在有機體發育進程中發生極重大的變化的。這些改變的特性不是偶然的，它反映着有機體和他在其中進行發育的條件之特點。

我們列出索科洛瓦姬（Соколова）的試驗中之一個的資料作為例子。在這些試驗中，研究不同年齡冬小麥和春小麥植株的葉子其呼吸作用溫度係數的大小（根據氧的吸收）。

溫度在 0—40°C 之間 Q_{10} 為：

表 1

小麥品種	植株的年齡（天數）			
	15	30	41	55
冬小麥.....	1.5	1.7	2.1	1.7
春小麥.....	1.5	1.9	3.5	2.3

溫度為 0—20°C 之間時，在雲杉針葉內呼吸作用和去

氫酶活動性的 Q_{10} 爲：

表 2

觀 察 日 期	氧的吸收	去氫酶的活動性
3 月 1 日·····	1.9	1.8
4 月 6 日·····	2.3	6.2
5 月 8 日·····	2.7	7.6
7 月 23 日·····	3.2	10.6

在兩種所列出的情況中可以看到，溫度係數的大小是變化無常的，關於某種植物特有的不變係數之觀念是完全沒有試驗根據的。

研究並指出，不同溫度範圍內的溫度係數，其大小是有顯著的區別。例如，在前面所列出的關於雲杉針葉其去氫酶以及呼吸作用活動性方面的資料中， Q_{10} 在不同溫度下爲：

表 3

溫度範圍 °C	溫 度 係 數 大 小	
	呼 吸 作 用	去 氫 酶
0—10	2.5	6.7
5—15	2.5	8.4
10—20	2.4	7.8
15—25	2.1	3.6
20—30	2.0	3.2
30—40	1.2	1.6

在其它對象方面也得到類似的資料。

在我們試驗室中所得到的材料也指出，酶反應的溫度係數不僅在同一植物的不同器官中是有差別的，而且在這些器官的不同部分也是有差別的。

關於在糖用甜菜葉中酶作用轉變蔗糖的資料，在這一方面是十分令人信服的（И. В. Гулидовая 的試驗）。例如，當溫度由 10°C 變到 25°C 時，在第 8 葉片組織中合成蔗糖的活動性增加了 44%，而在第 16 葉片（同一年齡）的組織中增加了 635%。 40°C 時合成蔗糖的活動性與在 10°C 時的合成作用相比較，則在第 8 葉中為 695%，而在第 16 葉片中為 1,200%。

所引用的上述材料僅僅是我們所有材料中的一小部分，但它們已可使之相信，作用過程的溫度係數是一個變動的數目。這個數目的改變，是與種的進化過程以及其個體發育的條件有關。這個改變的方向及特性反映着有機體對一定生存條件的適應性。由此，根據它們酶的動力指標來評定不同植物類型的生物學特性是完全不可靠的。因為任何植物不能以任何的一個 Q_{10} 來表明的。在自然界中固定不變的 Q_{10} 是不存在的，是不可能存在的。因為任何具有在所有其發育時期均固定不變 Q_{10} 的植物，其一般的生存和正常的發育是完全不可能的。

就是這樣，告訴了我們勃拉高凡遜斯基所發展的觀念其錯誤性和不正確性的根源。

就是由於這些原因，勃拉高凡遜斯基的觀點與在蘇聯科學院巴赫生物化學研究所所得的豐富的試驗資料有所分歧，這些資料強調酶在植物類型適應於外界環境過程中的重要作用。

這些材料的簡要敘述即為本文之內容。

試 驗 部 分

在酶活動中所觀察到的酶作用活動性有規律、有節奏

的變動，是有機體酶系統的特性與其發育條件之間存在着密切關係的最明顯的證明之一。

早在 25 年以前，巴赫首先對試驗工作提出了研究酶作用指標一晝夜節奏性的問題。

巴赫^[5]斷定了，在整晝夜時間內生活有機體中酶作用活動性的有規律的變化，並非是偶然的。這一點可用有機體中酶濃度的變動，或用在某些條件影響下它們活動性的改變來說明。

1936 年西薩江 (Н. М. Сисакян) 首先確定了，在調節糖用甜菜葉子內碳水化合物交換的酶反應中，存在着季節的變化^[6]。

葉子是積累同化物質以及同時以醣分供給植物中心和貯藏器官底器官，它所實現的機能之對抗性(指積累及輸出同化物質——譯者註)使之首先推測到，在葉子中存在着靈敏的催化劑調節系統。後者在碳水化合物的聚合作用方向中，同樣的也在碳水化合物分解作用的方向中，應具有充分高的活動性，而在一定條件下後者應能容易地轉移單醣和多醣之間的關係。同樣毫無疑義地推想到，此系統應當在進化上適應於葉子的光合作用活動，以及適應於為其所進行的流出機能 (функция оттока)。

我們和西薩江及其他工作者在各種不同植物上進行的試驗指出，葉子中碳水化合物酶的作用，完全是受着一定晝夜節奏節制的；這個節奏在機能上聯結着這些催化劑的活動性和葉片光合作用的活動性，而同樣也聯結着這些催化劑的活動性和同化物質的流出。葉內氧化酶活動性的晝夜變化表現出了同樣是有規律的。

於是發生了這樣的問題，葉內酶作用一晝夜節奏性是

否即為外界環境條件的真實的反映；尤其是葉內酶轉變蔗糖的作用的一晝夜變動，是否可能以光照和黑暗時期的直接更替來調節之。以下諸試驗之一，對這一問題成功地給予了若干說明。

將生長 55 晝夜的糖用甜菜植株分為兩組，同時使其處於人工光照條件下；兩組植株一晝夜中均得到 12 小時的光照。並且，其中之一組，以在自然條件下相同的程序進行光照與黑暗的互換；而第二組，則在夜間施以光照而在白晝保持黑暗。

在植物經過 5 天的處理以後，對酶合成和分解蔗糖的一晝夜變動進行研究。這一研究指出，兩組植株的曲線特徵仍保持相似之點。

當比較圖 1 的曲線時，這一事實表現得尤為明顯。當時可以看到，在白晝遮光的植株中，蔗糖合成/分解比例的最大值是在白晝的時間中來臨的，雖則事實上在這一時間內該組植株是無光照的。相應地通常於晚間來臨的合成/分解曲線的降低，在這些植株中則發生於一晝夜光照時期的中期。由此可見，曲線的特點絕對不能使人認為，葉內酶作用一晝夜變動就是在這個時刻所存在着的外界環境條件的直接反映。在不正常的光照條件下，植物在相當程度上，繼續保持它在進化上和系統發育上，適應於光照與黑暗條件一定互換的過程中所得到的動力。然而用不正常的光照條件影響它們的方法，來對植物作較長時期的預先處理，也就可引起酶作用節奏的極重大的破壞。

因此，在這些試驗中，衆所周知的達爾文的原則找到了充分的證明；達爾文的原則認為，植物中有節奏的變化是遺傳性上的特徵，同時並強調應用一定影響的方法來破壞這

個週期性的可能性。

以上所列出的事實指出，酶作用過程的一晝夜節奏性是有機體的適應機能，是在進化過程中發生和鞏固了的特性。

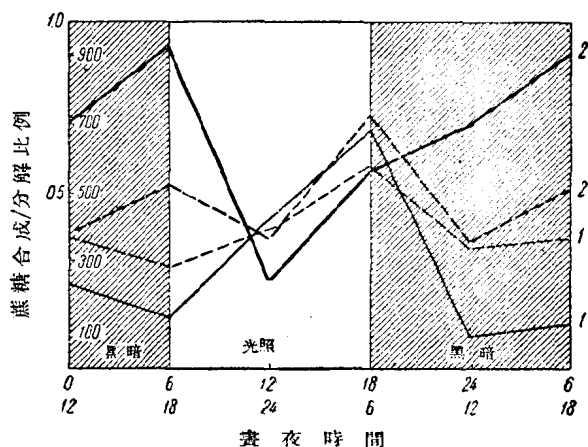


圖 1 在白晝及黑夜光照條件下，糖用甜菜中蔗糖合成/分解比例及呼吸強度（每小時 1,000 克濕重中 CO_2 的毫克數）的一晝夜變化

虛線—呼吸強度； 實線—合成/分解比例；

1. 白晝光照； 2. 黑夜光照。

因此，最重要的是開始對植物適應反應的內在機構作系統的研究；以及系統地研究植物酶系統在代謝作用按照外界環境條件而改建的過程中所起的作用。

在 1945 年和索科洛瓦婭共同開始研究這個問題時；我們考慮到，植物有機體中的代謝過程是由多數同時發生的反應所組成的，這些反應的各個階段是由特殊的酶系統起着接觸作用的和調節的。

包括各種各樣因素綜合的“外界環境”底概念也是極為複雜的。研究這樣複雜的有機體和環境相互作用過程的總和，而不選擇任何個別的、該植物最特殊的化學機能，那是不可能成功的。因此，選擇了馬鈴薯為研究的主要對象以後，我們着手研究澱粉形成的過程，這一過程能最充分地表徵出該植物代謝過程特有的方向性。

至於談到外界環境的因素，那末試驗的第一階段決定把注意力集中在溫度上；無疑的，在這一方面溫度是起着主導作用的。

研究溫度對馬鈴薯澱粉形成過程的影響是極有根據的；李森科的著作指出，該植物的發育過程是特別顯著地依賴於溫度因素。此外，與其它條件相比，在生長時期內溫度的變化的特點是其最大的順序性。可以預料到，在系統發育過程中為了應付這些變化，植物體中應當產生出適當的適應反應。

1945 和 1946 年用真空滲入法在馬鈴薯（品種為Лопх）上進行研究。在進行馬鈴薯不同發育階段的塊莖和葉子組織內合成與分解澱粉過程的研究中，它們是處於不同溫度條件下的。

由於在兩年研究中所獲得資料的近似性，因此我們於圖 2 中列出其平均數。

所得結果指出，馬鈴薯中碳水化合物的轉變與溫度之間存在着複雜的相互關係的連鎖。闡明了，澱粉形成和分解過程並不具有固定不變的溫度最適值。這些過程的溫度最適值是隨着植物的發育而有變化的；並且這些變化絕對不是偶然的，而是以完全被確定了的有規律的順序性而進行的。