

A növényélettani kutatások legújabb eredményei a Szovjetunióban

A fotoszintézis és légzés vizsgálata

Előadás a Magyar Biológiai Egyesület Botanikai Szakosztályán 1953. március 24-én.

Timirjazev szerint »a növényélet-nak az észszerű földművelés alapjává kell válnia... E megállapítás valóban indokolt, ha figyelembe vesszük, hogy a növény minden gyakorlati szempontból lényeges sajátága élettani folyamatok szabályszerű láncolata, az anyagcsere során jön létre. Mind a természetes környezet, mind a mesterséges emberi beavatkozás ilymódon közvetve, az anyagcsere útján fejti ki hatását a szervezetre (53).

Az anyagcsere kutatása egyre inkább központi kérdéssé válik.

Timirjazev, Bach, Palladin, Koszticsev és mások úttörő munkáira támaszkodva igen intenzíven folyik a növényi szervezet legalapvetőbb folyamatainak, a légzésnek és az asszimilációnak a vizsgálata. A két tárgykör a növényfiziológia fejlettségének mai fokán már szorosan kapcsolódik a nitrogénanyagcsere, elsősorban a fehérjeszintézis és a szerves savak anyagcseréjének kérdéseihez is. Ezzel együtt pedig közvetve szükségszerűen érinti a növények fejlődés-élettanának problematikáját és a gyakorlati kérdések megoldásához egyre több úton járul hozzá.

A láncszemek módjára egymásba kapcsolt életfolyamatok között nehéz és helytelen is lenne fontosság szempontjából szigorú rangsort felállítani. Kiindulópontot e tekintetben legfeljebb a fejlődéstörténeti szemlélet adhat. A szervezetek külső alakjának és belső szerveződésének fejlődéstörténetével szükségszerűen együtt járt az anyagcsere fejlődéstörténete, sőt bizonyos értelemben meg is előzte azt. Oparin elmélete szerint az anyagcsere oxigénmentes térben kezdődött a Földön és anaerob oxidációs-redukációs folyamatok segítségével ment végbe. A fotoszintetikus rendszer kialakulása tehát másodlagos, vagyis az anaerob anyagcsere terméke kell, hogy legyen. Ebből az is következik, hogy a fotoszintézis és a közvetlenebbül energiaszolgáltató folyamatok — legalább is részben — közös mechanizmusokba kell, hogy torkolljanak. E közös mechanizmusok kérdése az anyagcserekutatás egyik legközpontibb problémája napjainkban.

A fotoszintézis fő kérdései valóban hasonló gondolatokat vetnek fel:

1. Mi a szerepe a víznek a fotoszintézis folyamatában.

2. A klorofill milyen szerepet visz a széndioxid redukciójának létrejöttében a foto-kémiai szenzibilizáláson kívül, illetőleg mi a szenzibilizálás pontosabb mechanizmusa.

3. A széndioxidasszimiláció első kémiai úton könnyen jellemezhető termékeihez (nádcukor, keményítő, monoszaharidák) milyen út vezet a széndioxid redukciója során, illetőleg mi a fotoszintézis első terméke.

E három egymással szorosan összefüggő, de ma még technikai okokból meglehetősen külön kezelt kérdés mind az intermedier anyagcserevel való szoros kapcsolatra utal.

Az említett problematika első 2 pontja az újabb kutatások eredménye szerint olyan szorosan összefügg egymással, hogy ma már el sem választható. Az első utalásokat a kérdésekkel kapcsolatban azonban már Bach és Timirjazev munkáiban megtalálhatjuk.

A múlt század végén Bach vetette fel elsőnek azt a gondolatot, hogy a fotoszintézis energetikai lényege oxidációs-redukációs folyamat, a mechanizmus részleteire azonban csak az utolsó évtized kutatásai nyújtottak felvilágosításokat.

A részletfolyamatok kutatását rendkívül megnehezítette, hogy nem sikerült a fotoszintézis enzimeit kémiai úton olyan módon izolálni, mint az aerob és anaerob légzés vizsgálata esetében. Döntő volt, hogy a foto-kémiai reakció lefolyását leegyszerűsített, de még élő rendszeren, izolált kloroplasztumokon kezdték vizsgálni. Bojcsenko 1943 óta foglalkozik ezzel a kérdéssel és újabb munkáinak eredményeként sikerült kimutatnia az első fermentumot, amely a növényektől elkülönítve széndioxid redukciójára képes (15). Ez az enzim — egy hidrogenáz — molekuláris hidrogén segítségével redukálja a széndioxidot komplex vegyületté, amely sok tekintetben emlékeztet a C¹⁴ izotopokkal végzett kísérletek amany nagy molekulásúlyu vegyületére, amely Domán vizsgálatai szerint is a CO₂ megkötésének első terméke (8, 9).

Adva van tehát a CO_2 enzimatis úton való redukciójának a lehetősége, mégpedig olyan inert anyag segítségével is, mint aminő a molekuláris hidrogén.

A zöld növény azonban általában nem a szabad hidrogént használja fel az asszimiláció során a redukcióra, hanem valamely vegyület hidrogénjét. Egyes speciális esetekben a kénhidrogénét (zöld kén-baktériumok), leggyakrabban pedig a vizét (21).

A fotoszintézisnek a kezdeti lépése, a víz hidrogénre és oxigénre bontása (a víz fotolízise) jól észlelhető, ha CO_2 -mentes környezetben zajlik le a reakció s a széndioxid helyett valamely más oxidáló szer van jelen. Számos anyagot lehet ilyen módon redukáltatni a víz fotolízise során keletkező hidrogénnel ($\text{Fe}^{++} + \text{chinon}$, o-dinitrobenzol stb.), miközben O_2 szabadul fel (3).

Kérdés, hogy rendes körülmények között, ha nem közvetlenül egyesül a hidrogén a széndioxiddal, van-e vajon valamely átvívó rendszer, amely a hidrogént közvetíti a rendszer szükség szerűen a széndioxid felé közvetíté-e a hidrogént, vagy lehetséges olyan elágazás, amely más irányba viszi. Az a körülmény ugyanis, hogy a fotokémiai rendszer nem specifikus, (többféle vegyületet képes redukálni), szükség szerűen azt a gondolatot veti fel, hogy a keletkező aktív hidrogénpár esetleg másirányú reakcióban is hasznosítható.

E kérdések szempontjából döntő jelentőségű volt annak a tisztázása, hogy a klorofill, a reakció úgynevezett »szenzibilizátora«, az é ő sejtben milyen állapotban van jelen. Noha olyan pontosan meghatározott kémiai összetételű fehérje-klorofill komplexet nem is sikerült eddig a növényekből előállítani, mint az analóg szerkezetű hemoglobint vagy citokromok. *Lubimenco* a újabban *Kosobuckaja* és *Krasznovszkij* (18) vizsgálatai alapján mégis állítható, hogy a klorofill fehérje proszretikus csoportja módjára viselkedik s mintegy »fotokofermentumnak« fogható fel (14).

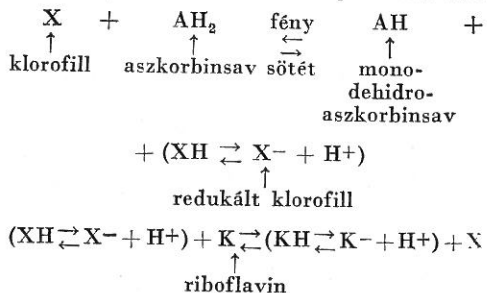
Timirjazev tétélezte fel, hogy a klorofill a fotoszintézis során megfordítható kémiai változásokon esik át, azaz maga is részt vesz kémiai úton a reakcióban. Azóta a kérdés megnyugtatóan nem oldódott meg. Általában feltételezték, hogy a klorofill a fotoszintézisben csak mint a fényenergia közvetítője szerepel. *Krasznovszkij* vizsgálatai azonban, a *Lubimenco*-féle megállapításokkal összhangban más irányt jeleznek (18, 19, 29, 55). Sikerült kimutatnia, hogy a klorofill megfordíthatóan oxidálható, redukálható rendszer. A sejtekből kivont klorofill oxidált alakban van jelen, amely azonban fény segítségével megfelelő redukáló anyagok jelenlétében fotokémiai úton redukálható. Anaerob körülmények között, orga-

nikus bázisok (piridin) jelenlétében, megvilágítás esetén számos redukáló anyag (aszkorbinsav, dioximaleinsav, cisztein, kénhidrogén, fenilhidrazin, a klorofillt vöröses színű festékké redukálja. Sötétben a reakció megfordul. Ez utóbbi folyamatot az oxigén, vagy egyéb oxidálószerrek serkentik (Klorofill b-vel nem megfordítható a reakció, mert az aldehidcsoport valószínűleg alkohollá redukálódik).

A folyamat lezajlásához az organikus bázisok jelenléte döntő fontosságú. A fehérjék természetes állapotban aktiváló hatást fejtenek ki a klorofill fotokémiai sajátosságaira. Ez minden jel szerint analog módon a fehérjék bázisos csoportjaival (hisztidin) való kapcsolódás eredménye (23).

E reakciónál még nagyobb jelentőségű, hogy a klorofill megfordítható redukciója segítségével sikerült egyes biológiai szempontból is fontos anyagok (aszkorbinsav, piroszólósav) hidrogénjét más biokémiai rendszerekre (pl. riboflavinra!) átvinni.

A folyamat a következőképpen történik:



A reakció lényege tehát az, hogy az aszkorbinsav hidrogénje át megy a riboflavinra, amely természetes körülmények között a flavoprotein légzésfermentumok proszretikus csoportjának kémiailag aktív komponense. A reakció minden jel szerint *in vivo* is végbe mehet. A legújabb vizsgálatok szoros kapcsolatot fedeznek fel az aszkorbinsav oxidáltságának mértéke és az anyagcsere folyamatok intenzitása között (26).

Igy tehát a korábbiakban feltett kérdéseinkre oly módon válaszolhatunk, hogy a klorofill segítségével H-donátorok (aminő az asszimiláció esetében általában a víz hidrogénje) a légzésben résztvevő H-átvivő (carrier) rendszereknek adható át, azaz olyan tipikusan »sötét reakciók«-nak, amelyeket közvetlenül a fényenergia sem érint. Nagyon valószínű, hogy e »sötét reakciók« által átvett hidrogén különböző módon hasznosulhat. A redukált sárgaenzim közvetlenül a levegő molekuláris oxigénjével reagálhat peroxid képződése mellett, de feltételezhető, hogy az ilyen módon aktivált hidrogén más úton a CO_2 -ot redukálja.

Krasznovszkij n a k klorofillról, mint foto-redox rendszerrel szóló megállapí-

tásaival sok tekintetben kapcsolatosak lehetnek Szapozsnikovnak és munkatársainak eredményei (46). E szerzők szerint a karotin: xantofill arány nagymértékben függ attól, hogy külső hatásokkal a fotoszintézis sötét vagy fényszakaszát serkentjük ill. gátoljuk. A sötét szakasz gátlásakor pl. a karotin: xantofill arány csökken. — E vizsgálatok még jobban kezdeti stádiumban vannak, mint Krassnovszkij kísérletei, de igen nagy várakozással tekintünk eléjük a sárga pigmentek szerepének régi kérdésével kapcsolatban.

Mindebből úgy látszik, hogy a fotokémiai reakciók rendkívül szorosan kapcsolatosak enzimikus folyamatokkal. Ennek kísérleti bizonyítékát KCN, mint inhibitor vizsgálata révén a legutóbbi időkben Brilliant és Krupnikova adták (6, 7). Tudva, hogy 25 °C esetén a fotokémiai fázis beteljesedéséhez 0,0001 sec. a sötét fázisához 0,04 sec szükséges, szagatott megvilágítást alkalmaztak kísérleteikben. Egyik kísérletben a megvilágítás választott időtartama elég volt a reakció lezajlásához, a sötétség viszont rövid volt ehhez, a másodikban a sötét periódusok időtartama is elegendő hosszúságú volt. 5.10⁻⁵ mol. KCN-oldat az első kísérletekben 30—70 %-ig gátolta a fotoszintézist (O₂-fejlődés), a másodikban viszont inkább serkentette.

Kísérleteikből a szerzők azt a következtetést vonják le, hogy a cianid elsősorban a fényben lezajló folyamatokat gátolja, mint-hogy az oxigénfejlődés cianid jelenlétében éppen akkor a leggyengébb, amikor a sötét fázis nem is tud teljesen végbemenni. Feltételezhető, hogy rendes körülmények között, a megfelelő hosszúságú sötét intervallum közben a sötét reakciónak azok a termékei, amelyek a következő megvilágított szakasz számára szükségesek, elbomlanak, átalakulnak. Amennyiben mérgekkel a sötét szakasz lezajlását gátoljuk, akkor ezek az átalakulások nem, vagy lassabban folynak le. Így erősebb lehet a fotoszintézis cianid-gátlás esetében.

Mindezek alapján bebizonyítotttnak látszik, hogy a CO₂ asszimilációjának fotokémiai reakciója, a hidrogén átvitelének részben fotokémiai, részben enzimikus folyamatai, hosszabb elágazó láncreakciót alkotnak. A láncreakcióban résztvevő egyes tagok bioszintézise nyilván különböző utakon történik s szükségszerűen eltérő külső és belső körülményektől függ. A növény környezeti tényezői tehát, amikor az asszimilációra mint egészre hatnak, nem egyformán érintik a láncreakció tagjait. Igen érdekesek ezzel kapcsolatban Andrejeva és Zubkovic vizsgálatai (3). Ezek szerint az asszimilációs rendszer fotokémiai része (izolált kloroplasztumok fotokémiai aktivitása; Hill-reakció) a növény ontogenezise során igen nagy fejlődésen megy keresztül. Idősebb leve-

lekből különválasztott plasztumok fotokémiai aktivitása 2—300 %-al nagyobb mint a fiatal leveleké. Ehhez képest az asszimiláció egészének (CO₂-felvétel) intenzitás-változása az ontogenezis során relative csekély. Minthogy öregedés közben éppen a fotoszintézis intenzitásának csökkenése észlelhető, azt következtethetjük, hogy természetes körülmények között a fotoszintézis intenzitását a sötét reakció szabja meg.

A külső káros körülmények hatása is elsősorban a sötét reakció vonalán jelentkezik. Ugyancsak Andrejeva és Zubkovic vizsgálatai szerint a fagy hatására igen erős mértékben csökkenő asszimiláció-intenzitás nem jelenti az izolált granulumok fotokémiai aktivitásának a csökkenését. A fotokémiai aktivitás fagy hatására még inkább emelkedik.

A fényvel szemben érthető módon más a fotokémiai reakció viselkedése. Néhány borús, esős nap az aktivitást jelentős mértékben csökkentheti. Jellemző azonban a fotokémiai rendszer igen nagy regenerálódó képességére, hogy néhány órás megvilágítás (1000 W) az aktivitást újból helyreállíthatja.

A reakciólánc egyik oldala, a hidrogén aktiválása tehát több lépésből álló bonyolult folyamat. A széndioxid megkötődése és az első redukciós termékek létrejötte is hasonlóképpen kell hogy legyen.

A fotoszintézis első termékeinek a kérdése még korántsem eldöntött annak ellenére, hogy az utóbbi időben számos munka jelent meg ebben a vonatkozásban. A rádióaktív izotópok (C¹⁴) alkalmazása s az asszimilációs termékek papirkromatografálása (5 sec-től 5 min-ig tartó rövid expozíció után) arra utal, hogy a glikolízis folyamatából ismeretes termékek keletkeznek az asszimiláció során (43). Más kutatók szerint viszont éppen magas molekulásúlyú vegyület az első termék. Ezek közé tartoznak a legutóbbi időkben Doman magasabbrendű növényeken végzett vizsgálatai (8, 9). Előzetes közönséges CO₂-ben való asszimiláltatás után egy másodperces expozíciót alkalmazott C¹⁴O₂-ben majd újból C¹²O₂-t tartalmazó sötét térbe került a növény különböző ideig, hogy az első termék átalakulása követhető legyen. Doman rendkívül rövid expozíciónál is azt tapasztalta, hogy a rádióaktivitás 90 %-a vízben oldható anyagokban jelentkezik s ezek az anyagok 80 %-os alkohollal kicsaphatók. E körülmény ellentmond az első termékek alacsony molekulásúlyú természetének. Lényegében hasonló jellegű megállapításra jut Kuzin és Skolnyik is (31). Kérdés, hogy e látszólagos ellentmondást nem oldja-e meg az a körülmény, amelyre Nezgovorova (37) munkájában utal, hogy a fehérjék szénhidrátokkal komplex vegyületeket alkothatnak. E jelenséget növényeknél még nagyon kevesen vizsgálták. Minden esetre ismeretes, hogy a

szénhidrátokat elválasztani a növényi fehérjéltől meglehetősen nehéz.

Hosszabb expozíciós időt alkalmazva kétségkívül megjelenik a rádióaktív szén a fehérjékben is (N e z g o v o r o v a (36) O s z i p o v a (41). Kérdés hogy e fehérjeszintézis mennyiben fotoszintetikus folyamat.

Erre vonatkozóan A n d r e j e v a és P l ü s e v s z k a j a kutatásai figyelemreméltóak, amelyek során nitrogén-izotóp fehérjékbe való beépülését vizsgálták (2). Nitrogénben szegény kultúrában nitrogénhiányt idéztek elő, majd jelzett NH_4NO_3 -at adtak táplálékkul. Kísérlet végén a kloroplasztumokat és a citoplazmát egymástól elkülönítve vetették kémiai vizsgálat alá. A kloroplasztumokban, fényben több fehérje szintetizálódott mint sötétben. Magas széndioxid tartalom növelte a fehérje szintézisét. A citoplazmában sötétben is teljes mértékben végbe megy a fehérjeszintézis. Ezeknek alapján a kloroplasztumokat a fénytől függő fehérjeszintézis szerveinek kell tartanunk.

A kloroplasztumokkal, mint a fehérjeszintézis organellumaival foglalkozik O s z i p o v a és T i m o f e e v a is kimutatván a kloroplasztumok fehérjetartalmának a nitrogénellátás fokától való függőséget (41). Nem kielégítő nitrogénellátás esetén az anyagcsere más irányba tolódik, mert nem csupán a fehérjeszintézis gyengül, hanem egyben megfelelő mértékben keményítő és lipoidok halmozódnak fel a kloroplasztumokban. E körülmény a szénhidrát- és a nitrogénanyagcsere egymástól függő kiegyensúlyozottságára utal és szépen megvilágítja, hogy a két anyagcsere-rent szernek egymással szorosan kapcsolódó pontjai vannak. Az anyagcsere iránya pedig külső körülményektől (nitrogénellátás) igen nagymértékben függ és ezek szabályozásával az említett módon irányítható.

Minthogy a növény természetes nitrogénforrása leggyakrabban nitrát, érdekes kérdés a nitrát-redukciónak az asszimilációtól való függősége is. Ezzel kapcsolatban K r a s z n o v s z k i j feltételezte, hogy a víz fotolízise során keletkező aktív hidrogén redukálja a nitrátot (22). A n d r e j e v a újabb vizsgálatai szerint e kétségtelenül igen szellemes gondolat aligha állja meg a helyét, minthogy izolált kloroplasztrumok fotokémiai aktivitása (Hill-reakció) bár igen erős volt, a nitrát redukció mégis gyenge (1). A nitrátok redukálása azonban fényben kétségkívül jobban megy, mint sötétben s a CO_2 koncentrációjával is pozitív korrelációban van. Feltételezhető tehát, hogy a fotoszintézis során létrejövő egyéb természetű redukáló anyagok végzik a nitrát redukcióját.

A széndioxid asszimiláció tehát minden esetre kémiai mechanizmusát illetően is közvetlenül kapcsolódik a fehérjeszintézishez, K r a s z n o v s z k i j vizsgálatai szerint

pedig az energiaszolgáltató légzési folyamatokhoz is, ami kísérleti úton adja indirekt bizonyítékát a kiinduló gondolatok között szerepelt Oparon-féle anyagcseretörzsfejlődésbeli fejtegetéseknek. Igen lényeges ezzel kapcsolatban, hogy a ma kialakult és látszólag rögzítődött anyagcseretípusok is sokkal többet rejtnek magukban, mint azt első pillanatra gondolhatnánk. Már K o s z t i c s e v kimutatta, hogy ha penészgombákat hosszabb ideig peptonon tartunk mint C-forráson, légzésük fehérjetípusra állítódik át, elvesztik eredeti szénhidrátfelhasználó képességüket s egyben alkoholt sem tudnak termelni anaerob körülmények között. E kísérlet az anyagcsere irányított megváltoztatásának igen szép példája (32).

Az energiagazdálkodás területén az anyagcseretípus ilyen alapvető megváltoztatásának lehetőségét többek között a légzés és az erjedés kémiai folyamatai között lévő rokonság adja.

Az alapvető energiatermelő folyamatoknak, a légzésnek és az erjedésnek közös vonásaira. K o s z t i c s e v hívta fel a figyelmet (32). Élesztővel bizonyos ideig erjesztett cukoroldat, kísérletei szerint (az élesztő elköltése után) 4—600 %-al tudta a búza csírá-növények légzését gyorsítani.

Mai elképzelésünk szerint valóban a szőlőcukor bontódásának folyamatai egészen a piroszőlősav keletkezéséig azonosak aerob és anaerob körülmények között. Közvetlen bizonyítékunk mégis kevéssé volt arra nézve, hogy az alkoholos erjedés folyamatából jól ismert cukorfoszfatok a magasabbrendű növények szöveteiben bekapcsolódnak-e az aerob légzés folyamatába.

P a v l i n o v a különböző cukorfoszfatokat infiltrált répalévelbe és vizsgálta a légzés viselkedését (42). Tapasztalatai szerint legjobban a fruktóze-1-6-difoszfat emelte a légzést, kisebb mértékben a fruktóze-6-foszfat és egészen csekély mértékben a glukóze-1-foszfat. Ezek az eredmények azt bizonyítják, hogy a magasabbrendű növények aerob légzésében a cukrok foszforilálódása ugyancsak fontos szerepet játszik, igazolván a Koszticev féle alapgondolatot. (A glukóze-1-foszfat gyenge légzésserkentő hatása azzal magyarázható, hogy a növény keményítőszintézisre használja fel).

Elég jól ismeretes az az út, amelyen a cukrok előbb említett foszforilálódása és a keletkezett termékek egymáshoz való átalakulása során a szervezet számára közvetlenül felhasználható energiaforrás keletkezik a nagy energiatartalmú foszfátkötések, első sorban ATP szintézise révén.

Általában a légzés, mint energiaforrás nélkül nem lehetséges az intermedier anyagcsere, amely a bonyolultabb organikus anyagok szintéziséhez vezet. Az a mód, ahogy a

légzés energiája felhasználódik a szintézisekhez, nagyon kevésbé ismert. A bonyolult kérdést a szacharózsintézis jól vizsgálható példáján keresztül közelítették meg K u r s z a n o v és munkatársai (28).

R u b i n és A r c h i o v s z k a j a régebbi katatásaiból ismeretes volt, hogy a nádcukor szintézise csak rendes légzés esetén megy végbe. A légzésmérgek (NaF és monojódcecsav) K r j u k o v a szerint ugyan csak gátolják a szintézist. O p a r i n és G e l j m a n ujabban a 2,4-dinitrofenol hatását vizsgálta a nádcukor szintézisére, mint olyan vegyületét, amely a légzés egyéb folyamatait érintetlenül hagyva megszünteti a respiráció és az energiaátalakulás közötti kapcsolatot, a magas energiátartalmu foszfátok képződésének gátlása révén (39). A 2,4-DNP a légzés intenzitásának 10—15 %-os emelése ellenére csökkentette a nádcukor szintézisét.

Már ezekből a kísérletekből is kitűnik a légzés energiájának fontossága a nádcukor szintézisében. K u r s z a n o v és P a v l i n o v a ezenkívül megfigyelték, hogy a cukrok oldatába merülő búzahajtások légzése erősen emelkedik (28). A légzés emelkedése elsősorban nem azért történik, mert a cukrokat a növény elhasználja. Szőlőcukor-gyümölcs-cukor elegy használata esetében ugyanis amikor a növény nádcukrot szintetizál, nagyobb mértékű az oxigénfelvétel, mint nádcukor hidrolízise közben. — A növény maltoze-fruktoze elegyből is ugyanolyan gyorsan tud nádcukrot szintetizálni, mint egyszerű cukrokból. Ez esetben azonban a légzés emelkedése kb. 53%-al kisebb. Az ilyen szintézishez tehát, amelyben a szőlőcukor (1,4- β) glükozidikus kötésből megy át a nádcukorba, kevesebb légzési energia szükséges. Ezt a körülményt magyarázza, hogy a malátacukor ilyen jellegű kötésében már tulajdonképpen a légzés energiája van felhalmozva, a keményítőhöz és a dextrinhez hasonlóan. A keményítő szintetizálásához glükóz-1-foszfát kell, a foszfátkötés energiája pedig a glükozidikus kötésben van raktározva.

Ilyen értelemben a légzés energiája a cukorfoszfátokon keresztül hasznosul a szintézishez, de nem közvetlenül (cukorfoszfátokból is nehezebben megy a nádcukor szintézise mint megfelelő glükozidákból), hanem di-, illetőleg poliszacharid szintézis és bontódás közbeiktatásával.

K u r s z a n o v kísérletei alapján teljesen érthető, hogy miért gyengül a szintézis 2,4-DNP hatására a foszforilálódások gátlásakor.

A légzés energiatermelő folyamatának és a bioszintéziseknek a kapcsolata ebben a formában megnyugtatónak látszik. A biológiai oxidáció bonyolult mechanizmusából azonban az is következik, hogy a légzés folyamatának nem minden része vehet részt szük-

ségszerűen a szintézisek számára hasznosítható energiatermelésben. Éppen O p a r i n mutatott rá a legutóbbi időkben arra, hogy míg a légzés gyengülése mindig a szintézisek gyengülésével jár együtt, a légzés erősödése nem okvetlenül erősíti a szintézist (40). 10^{-4} mol. metilénkék, mint a dehidrogenáz-rendszerek felerősítője valóban mintegy 70 %-al emeli E l o d e a hajtások légzésintenzitását, anélkül azonban, hogy a szintézisek mértékében bármi lényeges változás is történék.

Ez a kérdés valószínűleg kapcsolatban áll azzal, hogy a növényi szervezet biológiai oxidációinak rendszere lényegesen bonyolultabb, mint az állati szervezeté (11, 12, 17, 31, 34, 35). Míg az anaerob oxidációnak megfelelő kezdeti lépések (piroszólósav képződése) és a piroszólósavat oxidáló Krebs-féle ciklus során az állati és növényi szervezetben lényegében analóg módon jönnek létre a légzés szubsztrátumai, maga a biológiai oxidáció folyamata, vagyis a légzési szubsztrátum hidrogénjének és a levegő molekuláris oxigénjének vízzé való egyesülése a növényi szervezetben lényegesen többféle úton történhet.

G e l j m a n áttekintése a magasabbrendű növények biológiai oxidációjának lehetséges útjairól azt bizonyítja, hogy az aktivált hidrogén és oxigén találkozása igen változatos módon történhet. Míg az állatvilágban az oxigén aktiválását gyakran a citokrom-oxidáz egyedül végzi, növények esetében az oxigén a polifenoloxidázok, peroxidázok és aszcorbinsavoxidáz közreműködésével egyaránt az anyagcserébe juthat. E három lehetséges oxigénaktiválási módot tovább bonyolítja az a körülmény, hogy míg a citokromoxidáz kizárólag a citokrom-diaforaz rendszer segítségével oxidálja a hidrogént, a többi — éppen a növényvilágra jellemző — végoxidációs rendszernek specifikitása kisebb. A polifenoloxidáz rendszer pl. fenol-diaforaz, fenol-aszcorbinsav s közvetlenül fenol-kodehidraz kapcsolódások révén is kifejtetheti működését.

Jellemző ugyanakkor, hogy az oxigén-aktiváló enzimekkel szemben a hidrogén-aktiváló enzimek bizonyos értelemben sokkal specifikusabbak. A szubsztrátumról a hidrogén kizárólag a kodehidrázokon, mint szűk csatornákon keresztül jut a légzési láncba. A dehidrogenázok működése éppen ezért egészen döntő jelentőségű lehet a légzés folyamatára, minthogy a dehidrogenázok működésének intenzitása szabhatja meg az egész légzés intenzitását. G e l j m a n amikor vizsgálta a légzés erősség és a dehidrogenázok aktivitása közötti összefüggést a búzaszemek érése során, szoros parallelitást észlelt a két folyamat között (13). Ezek szerint az össz-légzés intenzitását a dehidrogenázok aktivitása szabhatja meg.

Egyes esetekben mégis meglepő módon azt találták, hogy a dehidrogenázok aktivitása rendkívül csekély. Nyugvó magvak gyenge légzése esetében ez a jelenség még érthető, de semmiképpen sem volt magyarázható, hogy néha igen aktív módon légző szövetekben is gyenge az aktivitás. Geljman mutatta ki, hogy az aerob viszonyok között szétdőrsült szövetben olyan (kromogén típusú) oxidációs termékek keletkeznek, amelyek dehidrogenázokat károsítják (12). Egyes csíranövények hajtásai pl. sokkal intenzívebben lélekeznek, mint az endospermium, dehidrogenáz aktivitásuk viszont (a szervkivonatban mérve) kisebb. Vákuuminfiltráció segítségével élő szövetben ezzel szemben a hajtásban kapunk nagyobb dehidrogenáz aktivitást. A csíranövény fejlődése során ugyanis sokkal gyorsabban képződnek az oxidáció esetén gátló csereanyagtermészetű chinonosodó vegyületek, mint az endospermiumban.

A növényi légzési rendszereinek bonyolult volta nem jelenti azt, hogy egyidőben egy növényben az összes légzési rendszerek szükségzerűen mindig jelen vannak és működnek is. Sokkal inkább az a helyzet, hogy a különféle légzési rendszerek a biológiai oxidáció potenciális lehetőségei a növény számára (24).

Ha csak az előbb említett dehidrogenáz enzimeket nézzük, kitűnik, hogy ezek aktivitása is erős változásokon esik át az ontogenezis folyamán. Nyugvó magvak dehidrogenázai általában igen kevésbé aktívak. Ennek valószínű oka az, hogy az enzim aktív csoportja nem szintetizálódott még eléggé. Amennyiben ugyanis felfőzött élesztőkivonatot juttatunk az ilyen magvakhoz, az aktivitás emelkedik. Az enzim fehérjetermészetű apofementum része tehát működésre képes állapotban már jelen van. A kodehidráz szintézise azonban, úgy látszik, későbbi időpontra esik s ez akadályozza a dehidrogenáz megindulását.

A több komponensből álló biológiai rendszerek működésének szabályozásában tehát, mint a dehidrogenáz példája is mutatja, döntő szerepe lehet az egyes alkotók szintetizálása ritmusának.

Egyes enzimek szintetizálásának képessége, illetőleg azok működésének ideje valóban jellemző a növény fejlődési szakaszaira. A fiziológiai alkalmazkodás sajátosan szép példájának kell tekintenünk, hogy az egyes enzimrendszerek e tekintetben milyen szépen összehangoltak. Sziszakjan és Filippovic vizsgálta, hogy a jarovizáció alatt miként változik az egyes légzésfermentumok aktivitása (50).

A citromoxidáz aktivitása igen erős a jarovizáció kezdetén, azonban csakhamar nullára csökken. Érdekes ezzel kapcsolatban a dehidrogenáz rendszerek viselkedése. Amíg a citokromoxidáz aktivitása tart, addig 1,5–2-szer erősebb a borostyánkősavdehidrogenáz aktivitása, mint a többi dehidrázoké. Ettől kezdve

viszont (20–25 nap) az almasavdehidrogenaze veszi át az vezető szerepet. A jarovizáció közepén tehát változás történik a dehidrogenációs és általában az oxidációs rendszerekben. Úgy tűnik, hogy a citokromoxidáz működése meghatározott dehidrogenázt tételez fel, amely valóban csak együttes működésükig létezik igen erősen aktív formában.

Az oxidációs rendszerek kialakulása tehát a jarovizációs kísérletek szerint külső körülményektől nagymértékben függ. A citokromoxidáz rendszer működése ugyan jarovizáció hiányában tovább észlelhető.

Oparin és Geljman vizsgálatai szerint a rizsnek a gabonafélékkel szemben erős a citokromoxidáz aktivitása (38). A szerzők szerint ez összefügghet a rizs életkörülményeivel, amennyiben oxigénben szegény körülmények között az erősen működő végoxidációs rendszer alkalmazkodási jelenségnek tekinthető.

A fermentum-rendszerek nagyfokú alkalmazkodottsága a külső körülményekkel szemben, igen elterjedt jelenség s természetben. A Bach Intézet munkatársai számos olyan jelenséget fedeztek fel, ami bizonyítja ezt. A sok közül csak néhány példát említünk.

Rubin és Szokolova pl. kimutatták, hogy a keményítő szintézisének hőmérsékleti optimuma a burgonya levelében nem állandó hanem változik az év folyamán (44). Legmagasabb értéke a külső hőmérséklet szokásos értékeinek megfelelően augusztusra esik.

Az alkalmazkodottság másik igen szemléletes példája lehet az invertáz aktivitásának változása a tenyészidő alatt a répában (48, 49, 51). Izolált kloro- és leukoplasztumok invertáze aktivitása a répa leveleiben a tenyészidő vége felé fokozatosan csökken. Szinte tükörképszerűen megfordítottja ennek — ugyanezen idő alatt — az invertáz aktivitásának növekedése a répa testében. Az érdekes jelenség egyben joggal ébreszti fel újra az enzimvándorlás gondolatát (52). Az enzimek, vagy esetleg alkotórészeik vándorlásának lehetősége sok, ma még megmagyarázhatatlan kérdésre nyújthatna felvilágosítást. Többek között jelenthethetné az oltások hatására létrejövő megváltozások biokémiai értelmezését is.

Az alkalmazkodási jelenségek néha egészen meglepő új sajátosságok létrejöttével is járhatnak, amelyekkel a szervezet azelőtt nem rendelkezett. Kitavin pl. nemrégiben mutatta ki, hogy az *Aspergillus niger* az élő szervezet számára káros H₂O₂ hatására katalázt hoz létre, amely a peroxidot bontani képes (16).

Az ilyen jellegű alkalmazkodottság az enzimrendszerek s általában a biokémiai reakciók nagymértékű változékonyságára és befolyásolhatóságára utal. E kérdés nagy gyakorlati fontossága következtében is egyre inkább a kutatás középpontjába került (10, 47). Kérdés, hogy milyen tényezők szabják meg az enzimek aktivitásának változását.

Már a fentebbiek során említettük, hogy az enzimek vagy alkotórészeik szintézisének időpontja lényeges tényező lehet az anyagcsere koordinálásában. Ezenkívül azonban O p a r i n és iskolája szerint döntő szerepe van a fermentumok adszorbeálódásának (27). Adszorbeált állapotban az enzimek szintetikus, oldott állapotban hidrolitikus működését fejtenek ki. Ezért óriási jelentőségűek az életfolyamatok enzimikus koordinálása szempontjából a protoplazmatikus szerkezetek, amelyekben az adszorbeáció történik. Ezek közül a növényben elsősorban a plasztidákat kell megemlíteni.

S z i s z a k j a n vizsgálatai szerint a növényben a plasztidák az enzimeknek mintegy felhalmozóhelyei (49). O p a r i n és J u r k e v i c s egyébként újabb vizsgálataikkal bebizonyították, hogy maga az enzimadszorbeáció sem teljesen fizikai jellegű folyamat, hanem anyagcsere energiájának befektetésével történik (40). Élesztősejtek pl. invertázt adszorbeálhatnak a környező oldatból. Az adszorbeációt erősen meggyorsítja, ha elerjeszthető cukor is van a közegben. Az ilyen módon adszorbeáció útján történő enzimkötés rendkívül erős lehet.

Mindezek alapján nem meglepő, hogy a fermentumok aktivitása milyen érzékeny külső hatásokkal szemben. Kedvezőtlen körülmények igen erős enzimaktivitás változásokkal járhatnak, amelyek közül nem egy védekező reakciónak fogható fel. Különösen gyakoriak a jelenségek paraziták által okozott megbetegedések esetében, amelyekkel K u p r e v i c s foglalkozik részletesen összefoglaló munkájában (25). Újabb vizsgálatok szerint a gyapot *Verticillium* fertőzése esetén a polifenoloxidázok aktivitása emelkedik, különösen a rezisztensebb fajtákban (45). B e r e z n e g o v s z k a j a kísérletei arra utalnak, hogy a virágos parazitákkal megtámadott növény légzése (O_2 -felvétel) kevésbé csökken cián hatására, mint az ellenőrző növényeké (4). A fertőzött növények általában erősebb légzése és a rezisztens fajták esetleg már eleve meglévő, vagy fertőzés hatására létrejövő erősebb oxidációs enzimaktivitása arra utal, hogy a légzés ezekben az esetekben valóban védekezési reakció lehet.

Igen érdekes ezzel kapcsolatban S z u h o r u k o v megállapítása, mely szerint egyes esetekben a paraziták által termelt toxinok eloxidálása is az ellenállóképeség forrása (54).

A fentebbiek során tárgyaltuk a légzés energiaszolgáltató része és a szintetikus folyamatok közötti kapcsolatot. A légzés energiája esetleg oly módon is jelentkezhet védekező reakciók formájában, hogy erősebb szintetikus képességet biztosít.

S z i s z a k j a n tapasztalta, hogy a szárazságtűrő fajták enzimirrendszere erősebben szintetikus képességű. A kevésbé szárazságtűrő növényeknél a hidrolízis folyamata dominál (32).

A szintézis és hidrolízis egymáshoz való aránya azonban nemcsak a rezisztencia, hanem számos más fontos gazdasági jelleg szempontjából döntő lehet. A növények koraisága R u b i n szerint szoros korrelációban van a szintézis: hidrolízis aránnyal. Az erősebben hidrolizáló fajták a koraiak.

Nagyon valószínű, hogy azokban az esetekben is, amikor egyes szervetlen sók segítségével (KCl, Na_2HPO_4) sikerült a magvak előzetes áztatása révén a fagyállóságot növelni (15), közvetve szintén enzimikus reakciók játszanak közre. Éppen a K i c s i g i n által előbbi vonatkozásban használt KCl-ről és Na_2HPO_4 -ról ismeretes, hogy levélbe infiltrálva a szintetikus folyamatok erősödését idézik elő (27).

Az elmondottakból kitűnik, hogy az anyagcsere e gerince is mennyire labilis, szerteágazó rendszer, amely azonban éppen ez utóbbi sajátossága következtében a növény minden lényeges tulajdonságával kapcsolatos. Az asszimiláció és disszimiláció aránya durva vonásokban megadja a mennyiségi jellegek létrejöttének anyagcsereéletteni hátterét. A minőségi tulajdonságok létrejötte azonban nemkevésbé függ az anyagcsere alapvető folyamataitól. Egy-egy bioszintetikus útnak a feltárása általában rendkívül hosszú feladat. K u r s z a n o v pl. 17 éve foglalkozik a csereanyagok képződésének problematikájával. 1952-ben megjelent összefoglaló tanulmányának (30) eredménye, hogy a tea csak polifenoloxidázból és peroxidázból álló végoxidációs rendszere által az anyagcserebe vitt oxigén útja kétfelé ágazik. Az asszimiláták mintegy 40%-a e speciális oxidatív mechanizmusok révén olyan termékek alakul, amelyek a tea specifikusan jellemző, gazdaságilag is igen fontos anyagai. A csereanyagok keletkezésének bioszintetikus útját megismerve K u r s z a n o v a teaipar számára is hasznos útmutatásokat tudott adni (29).

Ismertetett munkák szép példát nyújthatnak arra, hogy az elmélyült, legapróbb részletekre is kiterjedő, belső mechanizmusok lehető legpontosabb ismeretét célzó kutatások milyen széles alapokon állanak a Szovjetunióban. Csak akkor remélhetjük hazai viszonylatban is munkánk kiinduló gondolatának, Timirjajev szavainak a valóráváltását, ha itt is hasonló erővel indul meg a szervezet anyagcserejének, a növény alapvető életfolyamatainak mélyreható tanulmányozása.

Farkas Gábor

Irodalom

1. *Andrejeva, T. F.* : Dokl. Akad. Nauk. **78**, 1033. 1951.
2. *Andrejeva, T. F. & Plüševszkaja, E. G.* : Dokl. Akad. Nauk. **87**, 301. 1952.
3. *Andrejeva, T. F. & Zubkovic, L. E.* : Dokl. Akad. Nauk. **60**, 681. 1948.
4. *Bereznegovszkaja, L. N.* : Dokl. Akad. Nauk. **79**, 483. 1951.
5. *Bojcsenko, E. A.* : Dokl. Akad. Nauk. **64**, 545. 1949.
6. *Brilliant, V. A. & Krupnikova, T. A.* : Dokl. Akad. Nauk. **85**, 1383. 1952.
7. *Brilliant, V. A. & Krupnikova, T. A.* : Trudü Bot. Inst. Akad. Nauk. **9**, 77. 1953.
8. *Doman, N. G.* : Dokl. Akad. Nauk. **84**, 1017—, 1952.
9. *Doman, N. G.* : Dokl. Akad. Nauk. **85**, 607. 1952.
10. *Doroganevszkaja, E. A.* : O szvjazi geograficeszkogo raszposztrannije rasztenij sz ih obmenom vcseszstv. Moszkva. 1951.
11. *Geljman, N. C.* : Biohimija **14**, 79. 1949.
12. *Geljman, N. C.* : Uszpehi szovr. biol. **29**, 412. 1950.
13. *Geljman, N. C.* : Biohimija zerna. Sz. **1**, 18. Moszkva. 1951i
14. *Gjubbenet, E. R.* : Rasztenije i klorofill. Moszkva. 1951.
15. *Kicsigin, A. A.* : Dokl. Akad. Nauk. **88**, 153—156. 1953.
16. *Kitavin, G. Sz.* : Biohimija. **17**, 336. 1952.
17. *Kolesznyikov, P. A.* : Dokl. Akad. Nauk. **64**, 99. 1949.
18. *Koszobuckaja, D. M. & Krasznovszkij, A. A.* : Biohimija. **18**, 340. 1953.
19. *Krasznovszkij, A. A.* : Dokl. Akad. Nauk. **60**, 421. 1948.
20. *Krasznovszkij, A. A.* : Dokl. Akad. Nauk. **61**, 91. 1948.
21. *Krasznovszkij, A. A.* : Uszpehi biol. himii. **1**, 473. 1950.
22. *Krasznovszkij, A. A. & Brin, G. P.* : Dokl. Akad. Nauk. **73**, 1239. 1950.
23. *Krasznovszkij, A. A. & Brin, G. P.* : Dokl. Akad. Nauk. **89**, 527. 1953.
24. *Kretovics, V. L.* : Osznovü biohimii rasztenij. Moszkva. 1952.
25. *Kuprevics, V. F.* : Fiziologija boljnogo rasztenija. Moszkva. 1947.
26. *Kurc, F. A.* : Biohimija. **18**, 284. 1953.
27. *Kurszanov, A. L.* : Obratimoe dejsztvie fermentov v zsvioj rasztitelnoj kletke. Moszkva, 1940. Adv. in Enzymol. **1**, 329. 1941.)
28. *Kurszanov, A. L. & Pavlinova, O. A.* : Biohimija. **15**, 178. 1950.
29. *Kurszanov, A. L.* : Izv. Akad. Nauk. SSSR. Ser. Biol. **2**, 1951.
30. *Kurszanov, A. L.* : Szintéz i prevrascsenija dubiljnih vcseszstv v csajnom rasztenii. Moszkva. 1952.
31. *Kuzin, A. M. & Skolnik, R. J.* : Dokl. Akad. Nauk. **73**, 355. 1950.
32. *Ljvov, C. D.* : Osznovnüge napravlenija v isztoriceszkom razvitii ucseija o dühanii rasztenij. Moszkva, 1950.
33. *Makszimov, N. A.* : Izbrannüe rabotü po zasztuhousztvoicsivosztii i zimosztvoicsosztii rasztenij. I. Moszkva, 1952.
34. *Mihlin, D. M.* : Perokszidüi perokszidazü. Moszkva-Leningrad. 1948.
35. *Mihlin, D. M.* : Uszpehi Fiol. him. **1**, 356. 1950.
36. *Nezgovorova, L. A.* : Dokl. Akad. Nauk. **79**, 537. 1951.
37. *Nezgovorova, L. A.* : Dokl. Akad. Nauk. **85**, 1387. 1952.
38. *Oparin, A. I. & Geljman, N. C.* : Biohimij zerna. Sz. **1**, Moszkva, 1951.
39. *Oparin, A. I. & Geljman, H. C.* : Dokl. Akad. Nauk. **85**, 1357. 1952.
40. *Oparin, A. I. & Jurkevics, V. V.* : Dokl. Akad. Nauk. **66**, 247. 1949.
41. *Oszipova, O. P. & Timofeeva, T. V.* : Dokl. Akad. Nauk. **80**, 449—451. 1951.
42. *Pavlinova, O. A.* : Dokl. Akad. Nauk. **85**, 851. 1952.
43. *Racsinszkij, V. V.* : Uszpehi szovr. biol. **31**, 376. 1951.
44. *Rubin, B. A. & Szokolova, V. E.* : Dokl. Akad. Nauk. **64**, 377. 1949.
45. *Rubin, B. A. & Volobujeva, N. P.* : Dokl. Akad. Nauk. **79**, 637. 1951.
46. *Szapozsnyikov, D. I., Lopatkin, J. B. & Csehonina, N. C.* : Trudy Bot. Inst. Akad. Nauk. **9**, 118. 1953.
47. *Szemihatova, O. A.* : Trudy Bot. Inst. Akad. Nauk. **9**, 132. 1953.
48. *Sziszakjan, N. M.* : Izvesztija Akad. Nauk. SSSR. Ser. Biol. 1951. 2.
49. *Sziszakjan, N. M.* : Fermentativnaja aktivnosztj protoplazmennüh struktur. Moszkva. 1951.
50. *Sziszakjan, N. M. & Filippovics, I. I.* : Dokl. Akad. Nauk. **76**, 443. 1951.
51. *Sziszakjan, N. M. & Kobjakova, A. M.* : Biohimija. **16**, 292. 1951.
52. *Sziszakjan, N. M. & Kobjakova, A. M.* : Biohimija. **17**, 368. 1952.
53. *Sziszakjan, N. M.* : Problema edinsztva vnesnego i vnutrennego v biologiceszkom obmen vcseszstv. Izd. Nauka. Moszkva, 1952.
54. *Szuhorukov, K. T.* : Fiziologija immuniteta rasztenij. Moszkva. 1952.
55. *Terenin, A. N.* : Fotohimija klorofilla i fotoszintez. Moszkva. 1951.

Készült az MNOSZ 3405 és 5601 szerint

Akadémiai nyomda. Gerlóczy-utca 2. — 26937/1953 — Felelős vezető: ifj. Puskás Ferenc

Készült_850 példányban