

Cukrok mérgező hatása a növények gyökereire. Cukorantagonizmusok

FARKAS GÁBOR

Növénytermelési Kutatóintézet, Martonvásár

Bevezetés

Különösen a szerv- és szövettényésztés fejlődése révén egyre több adat áll rendelkezésünkre, amelyek az egyes cukrok anyagcsereélettani szerepét ill. jelentőségét tisztázzák [White (21), Burström (4)]. Kétségtelen, hogy a különféle cukrok táplálkozásélettani értéke eltérő. A részben egymásnak ellentmondó irodalmi adatok ellenére is bizonyos, hogy számos cukor egyes növényfajok izolált gyökereinek növekedését egyáltalán nem segíti elő.

E jelenséget több körülmény is magyarázhatja. A cukrok felvételénél különösen jelentős szerepet játszhatnak olyan energiaszolgáltató folyamatok, amelyeket közvetlenül a külső határhártyában lokalizált enzimek katalizálnak. Ez magyarázhatja meg pl., hogy a nádcukor — amely már a felvétel során foszforolízist szenvedhet — miért kedvezőbb táplálóanyag-forrás kétszikűek gyökerei számára, mint a többi cukor, vagy akár az ekvimolekuláris szőlőcukor + gyümölcscukor oldat [Street és Lowe (19), Naylor és Rappaport (17)]. Ezenkívül döntő különbségeket okozhatnak azok az eltérések is, amelyek a már esetleg felvett specifikus cukrokat transzformáló sejtek enzimrendszereiben észlelhetők.

Ezek, az egyes cukrok felvételére és enzimes átalakítására vonatkozó többekévesbbé részletesen analizált adatok is érthetővé teszik a különböző cukrok eltérő tápláló értékét, szélső esetben talán azt az említett jelenséget is, hogy néhány cukor adott esetben egyáltalán nem segíti elő a növekedést.

E jelenségekkel szorosan kapcsolatosak, de bizonyos tekintetben sokkal váratlanabbak az utolsó évek egyre sűrűsödő megfigyelései, amelyek szerint több cukor kifejezetten mérgező hatást fejthet ki a növények gyökereire. Az első megfigyeléseket White említi a galaktózzal, maltózzal és fruktózzal kapcsolatban (20), majd Burström a galaktóz (3), a Budapesti Tud. Egyetem Növényélettani Intézetének munkatársai (Gimesi — Farkas — Pózsár — Garay) pedig a galaktóz és arabinóz mérgező hatásáról adnak hírt (8).

Az utóbbi két közlemény egybehangzóan írja le a galaktóz mérgező hatását, amely a gyökér főleg merisztematikus részeinek barnulásában és elhalásában jelentkezik. A hatás határkoncentrációja $3-5 \cdot 10^{-3}$ mol.

Igen érdekesek Street és Lowe megfigyelései is, amelyek szerint izolált paradicsomgyökerek esetében a nádcukor növekedéstserkentő hatását az egyidejűleg adagolt fruktóz, galaktóz, xilóz, valamint maltóz teljesen kikapcsolja (19). Ugyancsak ezek a szerzők számolnak be arról, hogy 0,5, 1,0 és 2%-os nádcukor kedvező hatása nagymértékben csökken 1%-os szőlőcukor oldatának együttes adagolása esetén. Az 1%-os szőlőcukor növekedést gátló hatása csekélyebb 2%-os nádcukor oldat mellett, ami a szerzők szerint arra utal, hogy a szőlőcukor kompetitív inhibitor a nádcukor felhasználásának folyamatában (19).

Bár Street és Lowe a levulóz, galaktóz, xilóz és maltóz hatását inkább mérgezőként fogják fel, s nem a nádcukorhasznosító mechanizmus gátlásaként, nincs kizárva, hogy ez esetben is antagonisztikus hatásokkal állunk szemben, annál is inkább, hogy a szerzők a galaktóz esetében leírt toxikus tünetekről nem számolnak be.

Mindezek az eredmények azt a gondolatot kelthetik, hogy esetleg hasonló szerkezetű cukrok egymást helyettesíthetik az enzim-szubsztrátum kapcsolódás alkalmával, kompetitív gátlást hozva létre a növekedést elősegítő, jól felhasználható cukorral szemben. Ez az elgondolás, ha további támogatásra talál, kellőképpen megmagyarázhatja Street és Lowe említett eredményeit is és útmutatást nyújthat a kifejezetten mérgezőes jelenségek kutatását illetően.

Egyes cukroknak (különösen a galaktóznak) kifejezetten erős, igen jelentékeny hígításban is jelentkező toxikus hatása a cukrok eddig ismert fiziológiai és biokémiai sajátosságait tekintve, eleinte rendkívül valószínűtlennek látszott. Burström dolgozatában felveti a cukorpreparátumok esetleges szennyezett-ségének kérdését és megállapítja, hogy nem lehetünk biztosak abban, hogy ténylegesen a galaktóz specifikus hatását észleljük-e (3). A budapesti kutatók eredményeivel kapcsolatban is — főleg szerves kémikusok részéről — felmerült az az aggály, hogy gyártási szennyezés okozza a mérgezőes tüneteket. Meggyőzően mutatott rá Wilson is arra, hogy egyes cukorpreparátumok szennyezései következtében milyen téves eredmények szülehetnek. Vizsgálatai alapján kiderült, hogy a *Diplodia macrospora*, amelyet obligat módon di- ill. poliszacharidokon élő szervezetnek ismertek [Kinsel (9)], monoszacharidokon csak azért nem fejlődik, mert a monoszacharidok előállításánál elmaradnak olyan vitamin jellegű »szennyezések«, amelyekre a gombának feltétlenül szüksége van (22). A diszacharidok e szennyezéseket még tartalmazzák.

E kérdés tüzetesebb vizsgálata tehát indokoltnak látszott, annál is inkább, minthogy a galaktóz-preparátumok előállításánál során tényleg van lehetőség mérgező szennyeződésekre.

Annak behozhatósága után, hogy a galaktóz-hatás valóban specifikus, meg kellett vizsgálnunk a jelenség elterjedési körét. Burström ugyanis eredményei alapján a galaktóz mérgező hatását speciális esetnek tekinti a *Triticum vulgare*-ra. Úgy véli, hogy nem általános jelenséggel állunk szemben (3). Gimesi, Farkas, Pozsár és Garay (8) öt növény esetében ismerteti a toxikus tüneteket (*Nicotiana tabacum* L., *Brassica oleracea* L., *Zea mays* L., *Sinapis alba* L., *Oryza sativa* L.). Ehhez járulnak még Street és Lowe bizonyos tekintetben hasonló jellegű megfigyelései paradicsomgyökér-tenyészeteken (19). Kérdés tehát, hogy valóban milyen széleskörűen elterjedt jelenség a galaktóz-hatás.

Meg kellett vizsgálnunk azt is, hogy a galaktóz tényleg csak meghatározott fejlődés- és differenciálódásfokot elért sejtekre ill. szövetekre fejti ki a hatását, mint azt kezdetben feltételeztük. E célból vizsgáltuk, hogy mérgező módon hat-e a galaktóz a növény más szerveire, pl. zöld leveleire is.

Végezetül felmerül az a kérdés, hogy mennyiben függ a mérgező hatás a kérdéses cukor szerkezetétől? Már az 1950-ben megjelent közleményben utaltunk arra, hogy a mérgező hatás valószínűleg szigorúan meghatározott szerkezetű cukortól függ. E véleményünket különösen alátámasztották azok a tájékozódó megfigyelések, amelyeket az arabinóz hatásában kapcsolatban észlelhattunk. Míg a glukózzal analog térbeli szerkezetű d-xilóz dohány csíranövényeken mérgező hatást nem fejtett ki, a d-galaktóznak megfelelő szerkezetű 5 atomos cukor, az l-arabinóz jelenlétében a gyökércsúcsok károsodnak.

Módszerek

A vizsgálatokban, amennyiben más jelzést nem adunk meg, 10^{-2} molos galaktóz oldatot használtunk. Szűrőpapíron, Petri-csészében csíráztattuk a növényeket. A kísérletek legnagyobb részében len és dohány csíranövényeket alkalmaztunk.

A galaktóz zöld levelekre kifejtett hatásának vizsgálatokor a következő módon jártunk el: levágott levelek intercelluláris járataiba 10^{-2} molos galaktóz oldatot juttatunk a vakuuminfiltrálás szokásos eljárásai szerint (2). Ellenőrző kísérletként csapvíz ill. megfelelő koncentrációjú nádcukor oldatát infiltráltuk. A felesleges víz elpárologtatása után a leveleket vágásfelületükkel vízbe állítottuk, s a meghatározásokat 24—48 óra múlva végeztük.

Az asszimiláció és légzés intenzitását pH-indikátoros módszerrel mértük (18). Az amidáz aktivitását kolorimetriásan, a dehidrogenáz a Thunberg módszerrel, a peroxidáz a purpurogallin módszerrel, a kataláz aktivitását oxidimetriásan határoztuk meg [Bjelozerskij és Proszkurjakov (2)].

Kísérleti eredmények

A cukorpreparátumok szennyezettségének kérdése

A galaktóz-preparátumokat általában tejcukorból állítják elő kénsvavas hidrolízissel, amely után a kénsvavat BaCO_3 -al közömbösítik. Bizonyos mértékű Ba szennyeződés lehetősége tehát nincs kizárva. A bárium toxikus hatása viszont régóta ismeretes és a legújabb irodalom is újból foglalkozik a kérdéssel [Libbert (16)]. BaCl_2 oldat hatására valóban a cukormérgezésekhez bizonyos mértékig hasonló tüneteket (a gyökércsúcs pusztulását) észlelhetünk.

A galaktóz-hatás azonban mégsem lehet Ba-szennyezés, mert ismételtlen meggyőződöttünk arról, hogy a BaSO_4 oldódása olyan csekély, hogy BaSO_4 -al telített oldat szűrlete egyáltalán nem mérgezi a növényeket. Tekintve azonban, hogy nem lehet eleve kizárni valamely egyéb ismeretlen szennyezés hatását, a következő bizonyító kísérletsorozatot hajtottuk végre, amelyre vonatkozóan az első tájékoztató vizsgálatok eredményeit már 1950-ben is közöltük (8).

$5 \cdot 10^{-2}$ molos tejcukor oldatát — amely semmiféle mérgezőes tünetet nem okozott, tehát nem tartalmazhatta a vélt szennyezést — kénsvával hidrolizáltuk. Az említett oldat 100 ml-ét 2%-os kénsvával forró vízfürdőn egy óra hosszat melegítettük, majd 6 g CaCO_3 -al a kénsvav feleslegét közömbösítettük, a csapadékot leszűrtük, átmostuk s a szűrletet 200 ml-re feltöltöttük. Az így nyert kb. $5 \cdot 10^{-2}$ molos ekvimolekuláris galaktóz + glukóz oldat teljes galaktóz-mérgezői tüneteket adott. Ellenőrzésként ugyanilyen módon hidrolizáltunk malátacukrot (az 1949—1950 évi kísérletekben nádcukrot). Ezek a hidrolizátumok semmiféle mérgezőt nem idéztek elő. A toxikus hatást tehát nem szennyező anyag, hanem specifikusan a galaktóz idézi elő.

A mérgező hatás elterjedtségéről

A fentebb ismertetett módon Petri-csészében a magvakat csíráztattuk és a csírázás megindulása után általában a második, harmadik napon jellegzetes galaktóz-mérgezőt észlelhetünk az alább felsorolt növényfajokon:

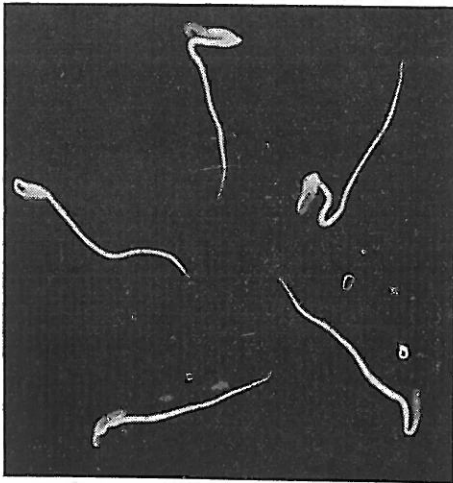
Avena sativa L., *Triticum vulgare* L., *Hordeum vulgare* L., *Zea mays* L.,
Oryza sativa L., *Sinapis alba* L., *Brassica oleracea* L., *Nicotiana tabacum* L.,

Papaver Rhoeas L., *Papaver somniferum* L., *Linum usitatissimum* L., *Euphorbia myrsinites* L., *Taraxacum kok-saghyz* Rodin., *Foeniculum vulgare* Mill., *Amaranthus caudatus* L., *Hieracium pilosella* L., *Helianthus annuus* L.

Mindezek alapján joggal állítható, hogy a galaktóz igen általánosan toxikus a legkülönbözőbb növényfajok gyökereit illetően. E körülmény különösen indokolja a jelenség pontosabb analizisét.

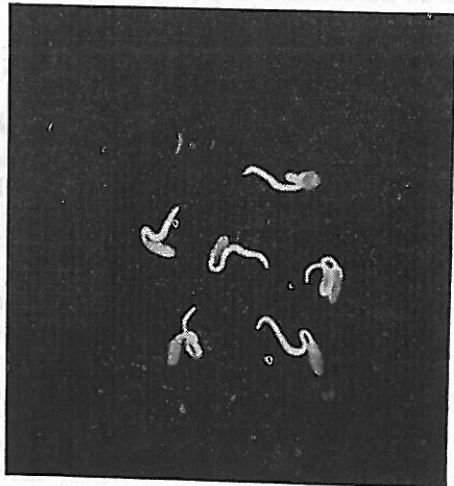
A galaktóz-hatás leírása

A galaktóz hatására a gyökércsúcsok jellegzetesen megbarnulnak, a növekedés megáll, a legtöbb növény gyökere a csúcs mögötti részeken (nyúlási zóna) jelentős mértékben megkeményedik és meg is vastagszik. Ez megvastagodás akkor jellegzetes, ha a növények galaktóz oldaton csíráznak ki. A gyökérvég barnulása és pusztulása azonban akkor is bekövetkezik, ha vizes szűrőpapíron növekedő csíranövényeket később helyezük át galaktóz oldatra. A jelenséget csírázástól



1. ábra

Len csíranövények a csírázás negyedik napján



2. ábra

10⁻² mol galaktóz oldaton csírázó len növények a csírázás negyedik napján

kezdve vizsgáltuk. A vizes szűrőpapíron kicsírázott növénykéek közül egy sorozatot naponta áttettünk galaktóz oldatra. A gyökérvég barnulása és a növekedés megszűnése 24 óra alatt bekövetkezett a növénykéek korától függetlenül. A kísérlet a galaktóz-mérgezés kifejlődésének rendkívül gyors voltát jelzi. A mérgezés létrejöttének sebessége függ a sziklevelek jelenlététől is. Levágott gyökereken 6—8 órával hamarabb jelentkezik a barnulás. A sziklevelek nyilván antagonizáló cukrok forrásai (1. később).

A fentebb említett vizsgálatok fordítottját is elvégeztük oly módon, hogy galaktózon csírázó magvakat, illetőleg a már kicsírázott növénykéeket naponta vizes szűrőpapírra helyeztük át. A csírázás megindításától számított második napon, amikor a csírázás még nem indult meg, csak a duzzadás zajlott le, a vízre áttett növények egészségesen fejlődtek tovább. A harmadik-negyedik napon (kezdődő csírázás) áthelyezett növények közül mintegy 60%-on jelentkeztek mérgezéses tünetek. Kb. 40% teljesen zavartalanul fejlődött tovább. Rendkívül sajátos

e kísérletekben az volt, hogy közepes erősségű galaktóz-mérgezést nem észlelhetünk, ha a növényeket néhány nap múlva megvizsgáltuk. Háromnapos galaktóz-kezelés után vízre áttéve a növényeket vagy jelentkezett a toxikus hatás teljes mértékben és maradandóan, vagy egyáltalán nem fejlődött ki. A jelenség igen hasonlít a »minden vagy semmik törvényhez. A gyökéresúcs elpusztulása után mintegy 6—8 nap múlva megindul a járulékos gyökerek képződése. Az újonnan létrejött gyökerek csúcsai azonban csakhamar (2—3 nap) elpusztulnak, ha a galaktóz oldattal érintkezésbe jutnak.

Az a körülmény, hogy a galaktózzal mérgezett gyökérből megindul az ilyen értelemben vett regeneráció, de a differenciálódás bizonyos fokának elérése után ismét érvényesül a differenciálódott sejtek egy csoportján a galaktóz-mérgezés, igen érdekes általános fejlődésélettani kérdéseket vet fel.

A járulékos gyökerek regenerálása és az újonnan képződött gyökerek csúcsainak későbbi pusztulása is arra utal, hogy a galaktóz speciálisan meghatározott fejlődés- és differenciálódásfokot elért sejtekre, illetőleg szövetekre fejt ki hatását.

A galaktóz hatása a búzalevél néhány életfolyamatára

Mint hogy gyökereken a galaktóz mérgező hatása 24 óra alatt szemmel láthatóan is kifejlődik, 24—48 óra múlva vizsgáltuk 10^{-2} molos galaktóz oldat hatását búzalevelek különböző életfolyamataira.

A külső hatások iránt közismerten igen érzékeny asszimiláció az 1. táblázat adatai szerint nem károsodik különösképen a galaktóz hatására. Cukrok infiltrálása némileg csökkenti az asszimiláció intenzitását, azonban e tekintetben a galaktóz és a szacharóz teljesen egyformán viselkedik. Az egyforma viselkedést azok a vizsgálatok magyarázzák, amelyek szerint árpa hajtásába vákuuminfiltráció révén bejuttatott mannoz, galaktóz, laktóz, maltóz és glicerin aldehid szacharózzá alakul át [Kretovics (10)].

1. táblázat
A galaktóz hatása az asszimilációra

| (1) A számítás adatai, amelyekre a mérési eredmények vonatkoznak | (2) Az infiltrált oldat | | |
|---|----------------------------|-------------------------------|--------------------------------|
| | H ₂ O | 10 ⁻² mol galaktóz | 10 ⁻² mol szacharóz |
| 1 óra alatt elnyelt CO ₂ mg/lg friss súly (apparens asszimiláció) (3)..... | 1,40 | 1,07 | 1,07 |

Az asszimiláció intenzitásának csökkenése nyilvánvalóan azzal magyarázható, hogy az infiltrált cukrok »felhalmozódott asszimilatumok«-ként hatnak, amelyeknek gátló tulajdonságára különösen K u r s z a n o v hívta fel a figyelmet (12, 13).

A légzés erőssége nem változott egyik cukor infiltrálása esetében sem.

2. táblázat
A galaktóz hatása a légzésre

| (1) A számítás adatai, amelyekre a mérési eredmények vonatkoznak | (2) Az infiltrált oldat | | |
|---|----------------------------|-------------------------------|--------------------------------|
| | H ₂ O | 10 ⁻² mol galaktóz | 10 ⁻² mol szacharóz |
| 1 óra alatt kibocsátott CO ₂ mg/l g friss súly (3)..... | 0,40 | 0,40 | 0,40 |

Az irodalmi adatok szerint a légzés jelentősen erősödhet cukorinfiltrálás hatására. E kísérletekben azonban általában lényegesen töményebb oldatokat (10^{-1} mol) használtak (11).

Az amiláz aktivitása ugyancsak némileg csökkent a cukoroldatok hatására, a szacharóz és galaktóz között azonban különbséget nem észlelhettünk.

A dehidrogenáz (borostyánkősav és alanin szubsztrátummal), valamint a kataláz és peroxidáz aktivitásában semmi változás nem jelentkezett.

Antagonisztikus hatások. Kompetitív gátlás

Mint hogy elképzelésünk szerint a cukrok között szerkezetben alapuló antagonizmusra lehetett gondolni, kezdetben az elsősorban feltételezhető szőlőcukor-galaktóz antagonizmust vizsgáltuk dohány csíranövénykéken.

3. táblázat

Oxidáló enzimek aktivitása galaktózzal infiltrált búzalevelek kivonataiban

| (1) A vizsgált enzim | (2) Az infiltrált oldat | | |
|---|----------------------------|----------------------------|-----------------|
| | 10^{-2} mol galaktóz | 10^{-2} mol szacharóz | csapvíz |
| A kataláz relatív aktivitása egyenlő körülmények között a fogyasztott permanganát ml-eivel kifejezve (3) | $4,00 \pm 0,20$ | $3,70 \pm 0,20$ | $3,90 \pm 0,20$ |
| A peroxidáz relatív aktivitása a keletkezett purpurogallin mennyiségének meghatározása alapján extinkciókban kifejezve (4) .. | $0,60 \pm 0,12$ | $0,55 \pm 0,12$ | $0,56 \pm 0,10$ |
| A borostyánkősavdehidrogénáz relatív aktivitása a metilénkék elszíntelenedésének idejével kifejezve percekben (5)..... | 180 | 180 | 180 |

Mint hogy az 1—1 arányban adagolt szőlőcukor a galaktóz hatását nem befolyásolta, igyekeztünk a galaktóz koncentrációját a lehető legalacsonyabban, az antagonizáló cukorét pedig a lehető legmagasabban megválasztani. Alapoldatként $7 \cdot 10^{-3}$ mol galaktóz oldatot vettünk, amely önmagában még 100%-os mérgezést okoz, s ehhez annyi antagonizáló hatásra vizsgált cukrot adtunk, hogy az összkoncentráció 10^{-1} mol legyen.

4. táblázat

Cukorantagonizmusok vizsgálata

| (1) A galaktóz | (2) Az antagonizáló vegyület | (3) Mérgezett növények %-a |
|-----------------------|---------------------------------|----------------------------------|
| koncentrációja | | |
| $7 \cdot 10^{-3}$ mol | — | 100 |
| $7 \cdot 10^{-3}$ mol | glukóz ad 10^{-1} mol | 0 |
| $7 \cdot 10^{-3}$ mol | fruktóz ad 10^{-1} mol | 15 |
| $7 \cdot 10^{-3}$ mol | mannit ad 10^{-1} mol | 85 |
| $7 \cdot 10^{-3}$ mol | ribóz ad 10^{-1} mol | 96 |
| $7 \cdot 10^{-3}$ mol | arabinóz ad 10^{-1} mol | 100 |
| $7 \cdot 10^{-3}$ mol | xilóz ad 10^{-1} mol | 87 |
| $7 \cdot 10^{-3}$ mol | szacharóz ad 10^{-1} mol | 0 |
| $7 \cdot 10^{-3}$ mol | maltóz ad 10^{-1} mol | 0 |
| $7 \cdot 10^{-3}$ mol | laktóz ad 10^{-1} mol | 92 |
| $7 \cdot 10^{-3}$ mol | cellobióz ad 10^{-1} mol | 8 |

E vizsgálatokból kitűnt, hogy megfelelően nagy koncentrációban a glukóz teljes mértékben antagonizálni képes a galaktóz mérgező hatását. Több más cukrot is megvizsgáltunk antagonizáló képességére. A 4. táblázat összefoglalóan tünteti fel az eredményeket. Látható, hogy antagonizál a fruktóz, valamint azok a diszacharidák is, amelyek hidrolízis során glukózt szabadítanak fel (maltóz, szacharóz, cellobióz). Nem antagonizál természetesen a laktóz, minthogy bontódásakor a szőlőcukor mellett galaktóz is keletkezik. A monoszacharidák közül nem antagonizál a ribóz, xilóz, arabinóz, de nem antagonizál a mannit sem. Mindebből igen valószínűnek látszik, hogy antagonizálásra elsősorban a szőlőcukor képes. A többi antagonizáló cukor feltételezhetően glukózzá való átalakuláson keresztül válik antagonizálhatóvá.

A továbbiakban vizsgáltuk, hogy az antagonizmus létrejötte mennyiben függ a cukrok koncentrációjától.

5. táblázat
A maltóz antagonizáló hatása

| A galaktóz | A maltóz | A mérgezett növények %-a |
|-----------------------|---------------|-----------------------------|
| koncentrációja | | |
| $5 \cdot 10^{-3}$ mol | 10^{-1} mol | 0 |
| $7 \cdot 10^{-3}$ mol | 10^{-1} mol | 4 |
| $1 \cdot 10^{-2}$ mol | 10^{-1} mol | 56 |
| $2 \cdot 10^{-2}$ mol | 10^{-1} mol | 87 |

A 5. táblázat jelzi az antagonizmus fokozatos elmaradását, amint a galaktóz koncentrációja nő a maltozéhoz viszonyítva.

Mindezek alapján úgy tűnik, hogy a galaktóz-mérgezés jelenségét valóban kompetitív inhibíciónak foghatjuk fel.

A mérgező hatás, mint a cukor szterikus szerkezetének függvénye. Arabinóz-hatás

Vizsgáltuk azt is, hogy a d-galaktóznak megfelelő szerkezetű 5 atomos cukor, az l-arabinóz milyen koncentrációban mérgezi a dohány csíranövények gyökércsúcsait. Az arabinóz lényegesen gyengébb hatásúnak bizonyult, mint a korábban már részletesebben vizsgált galaktóz. $5 \cdot 10^{-2}$ molos hígításnál a gyökérvégek barnulása még igen jól észlelhető, 10^{-2} mol esetében azonban a hatás már elmosódik.

Az eredmények megbeszélése

Mint az elmondottakból kitűnik, cukormérgezésekről több oldalról is hírt ad az irodalom. Igen meglepő, hogy némely esetben kifejezetten testsaját anyagok (fruktóz, maltóz) mérgező hatásáról is írnak. A galaktóz esetében is bizonyos mértékig ez a helyzet, bár a galaktóz a növényekben sokkal ritkábban, s főleg kötött alakban (poliszacharidák, glikozidák) fordul elő. Természetesen azokban a növényekben, amelyekben kötött galaktóz található, legalább is csekély mértékben szabad állapotú cukorral is számolhatunk.

Általában a cukrok, különösen pedig a növényi szervezetben igen elterjedt testsaját cukrok mérgező hatása rendkívül meglepő. A már korábban említett mikrobiológiai tapasztalatok azonban arra utalnak, hogy még pro anal. cukorpreparátumaink sem olyan tiszták, hogy körültekintőbb vizsgálat nélkül dönthetnénk egyes cukrok »specifikus«-nak vélt, illetőleg a cukornak tulajdonított hatását

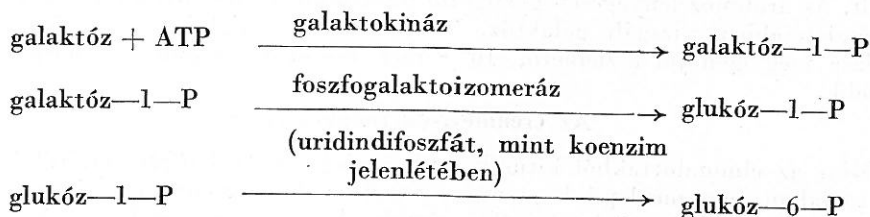
illetően. Különösen pedig az in vitro gyökérszövetek vitaminigénye (sőt talán általánosabban hatóanyag-igénye) oly kevésé tisztázott, az erre vonatkozó adatok oly szórványosak, sőt sokszor ellentmondóak (4), hogy e körülmény esetleg igen zavaró lehet a kísérletek értékelésében. Kérdés, hogy módszertanilag nem helyesebb-e az ilyen jellegű probléma vizsgálatánál a teljes növényre gyakorolt hatásból kiindulni, mert ez esetben a hatóanyag (esetleg anti-hatóanyag) jellegű szennyezések hatása kevésbé jelentkezhet.

Mindenestre mindaddig, míg a galaktózhoz hasonlóan a többi »mérgező hatású« cukorra nézve a kérdés ilyen szempontból nem tisztázódik, ezeket az adatokat bizonyos fenntartással kell fogadnunk.

Hangsúlyozzuk, hogy egyes irodalmi adatokkal ellentétben (6, 19, 20) sem a xilóz, sem a maltóz, sem a fruktóz mérgező hatását nem észleltük, sőt a maltóz az egyik legkitünőbb antagonizálónak bizonyult a galaktózzal szemben. Meg kell említenünk, hogy a külföldi szerzők izolált gyökerekkel dolgoztak, míg mi a kísérletek egy részétől eltekintve teljes csíranövényeket használtunk. Noha ismeretes olyan eset, hogy intakt növény cukorhasznosítása különbözik az izolált gyökéretől (14, 15), kérdéses, hogy lehet-e ez esetben is hasonló okban keresnünk az eltérések forrását. Lehetséges, sőt valószínű, hogy egészen eltérő alapokon nyugvó jelenségeket írtak le »mérgezések«-ként, amelyeknek igen kevés közös vonásuk van a szó általános jelentésétől eltekintve. Végső döntést e kérdésben majd a cukormérgezéssel szemben megindult részletes sejttani és biokémiai elemzése adhat.

Ami a galaktóz-hatás belső mechanizmusát illeti, egyelőre csak annyit tudunk, hogy a galaktóz a szőlőcukorral kompetitív viszonyban áll. Úgy tűnik, hogy e reakció szerkezetes szerkezethez kötött. Bizonyos értelemben analog jelenség, hogy antigen sajátosságaira nézve vizsgált galaktóz (diazotált p-aminofenolgalaktozid alakjában) specifikus antitestet hoz létre, amely eltér a hasonló szerkezetű glukozid által indukált antitestektől (5). A galaktóz specifikus hatásának tehát ilyen alapon is megvan a lehetősége.

Az minden esetre feltűnő, hogy a gyökérrel szemben a levél be tudja vonni a galaktózt az intermedier anyagcserébe. Ennek a folyamatnak a lépéseit is sejthetjük, amennyiben feltételezzük, hogy analog módon megy végbe, mint a galaktózhoz adaptált *Saccharomyces fragilis*-ben (7).



A gyökér nyilván nem rendelkezik ezekhez az átalakulásokhoz szükséges enzimrendszerekkel. Lehetséges, hogy ezeknek az enzimrendszereknek a fejlődés során meghatározott időben és meghatározott szövetekben való kialakulása idézi elő a mérgező hatás lokalizáltságát, valamint azt a körülményt, hogy a galaktózzal mérgezett gyökérből ki tudnak törni járulékos gyökerek, de később a galaktóz hatására maguk is elpusztulnak. Mindez azonban még nem magyarázza meg teljesen mértékig a kifejezetten mérgezéssel szembeni jelenségeket, amelyeknek kutatása továbbra is érdekes feladat marad.

Összefoglalás

1. A galaktóz által okozott mérgezést nem a cukorpreparatum valamely feltételezett szennyezése okozza.

2. A galaktóz gyökércsúcsokat mérgező specifikus hatása egészen általánosan elterjedt jelenség, s nem korlátozódik néhány növényfajra.

3. A mérgezés jellegzetes tünetei: a gyökércsúcs barnulása, az elpusztult gyökércsúcs mögötti részek megkeményedése és megvastagodása, később járulékos gyökerek fejlődése (amelyek csúcsai azonban újból elpusztulnak).

4. A mérgezéses jelenség kifejlődésének sebessége igen jelentős.

5. A mérgezés kompetitív inhibíciónak fogható fel, minthogy megfelelő nagy koncentrációjú szőlőcukor, vagy hidrolízis során szőlőcukorra bomló diszaharidok oldata a galaktóz hatását antagonizálja.

6. A sziklevelek jelenlétében lassabban fejlődik ki a mérgezés (len csíranövények), mint levágott gyökereken (a sziklevelek, mint antagonizáló cukrok forrásai).

7. A mérgező hatás a cukrok szerkezetéhez kötött. Ezt igazolják az antagonizálási kísérletek, valamint az a körülmény, hogy kis mértékben a galaktózzal analog szerkezetű l-arabinoz mérgező hatása is megfigyelhető.

8. A levelekre (az asszimiláció és légzés intenzitása, amiláz, dehidrogenázok, peroxidáz, kataláz aktivitása) nem hat jelentős mértékben a galaktóz.

9. Az irodalomban »cukormérgezések«-ként leírt jelenségek valószínűleg egészen eltérő alapokon nyugszanak.

Érkezett: 1953. november 2.

Irodalom

1. *Almestrand, A.*: *Physiol. Plantarum*, **4**. 224. 1951.
2. *Bjelozerskij, A. N. & Proszkurjakov, N. I.*: *Prakticeszkoje rukovodsztvo po biohimii rasztenij*. Moszkva, 1951.
3. *Burström, H.*: *Physiol. Plantarum*, **1**. 209. 1948.
4. *Burström, H.*: *Ann. Rev. Plant Physiol.*, **4**. 237. 1953.
5. *Doerr, R.*: *Antikörper (Die Immunitätsforschung Bd. 1.)* 1947.
6. *Dormer, K. J. & Street, H. E.*: *Ann. Bot.* **13**. 199. 1949.
7. *Garner, R. L. & Grannis, G. F.*: *Science*, **114**. 501. 1951.
8. *Gimesi, N., Farkas G., Pozsár, B., & Garay, A.*: *Budapesti Tud. Egy. Biol. Int. Évk.* **1**. 81. 1950.
9. *Kinsel, K.*: *Phytopath.* **27**. 1119. 1937.
10. *Kretovics, V. A.*: *Osznovi biohimii rasztenij*. Moszkva, 1952.
11. *Krotkov, G. & Bennett, C. G.*: *Canad. Journ. Bot.*, **30**. 28. 1952.
12. *Kurszanov, A. L.*: *Planta*, **20**. 535. 1933.
13. *Kurszanov, A. L.*: *Planta*, **22**. 240. 1934.
14. *Lee, A. E.*: *Am. J. Botany*, **37**. 312. 1950.
15. *Lee, A. E.*: *Am. J. Botany*, **37**. 528. 1950.
16. *Libbert, E.*: *Planta*, **41**. 396. 1953.
17. *Naylor, A. W. & Rappaport, B. N.*: *Physiol. Plantarum*, **3**. 315. 1950.
18. *Paech, K. & Simonis, W.*: *Übungen zur Stoffwechselfysiologie der Pflanzen*. Berlin-Göttingen, 1952.
19. *Street, H. E. & Lowe, J. S.*: *Ann. Bot.* **14**. 307. 1950.
20. *White, P. R.*: *Plant Physiol.* **15**. 349. 1940.
21. *White, P. R.*: *Ann. Rev. Plant Physiol.* **2**. 231. 1951.
22. *Wilson, W. E.*: *Phytopath.* **32**. 130. 1942.

ЯДОВИТОЕ ДЕЙСТВИЕ САХАРОВ НА КОРЕНЬ РАСТЕНИЙ САХАРНЫЕ АНТАГОНИЗМЫ

Г. Л. Фаркаш

Научно-Исследовательский Институт Растениеводства, Мартонвашар

Б ы в о д ы

Обнаружено, что различные сахара не способствуют в одинаковой степени развитию изолированных корней. Наблюдения показывают и на то, что некоторые из этих сахаров обладают определенным ядовитым действием. Кроме изучения ядовитого действия галактозы наблюдалось, что по всей вероятности мальтоза, ксилоза и леулоза тоже вызывают аналогичное влияние (19, 20).

Сильное токсическое действие этих сахаров очень поразительно и на основе наблюдений возникает вопрос: эти симптомы вызываются действием самых сахаров или же других токсических веществ, которые присутствуют в малых количествах в сахарных препаратах.

«Чистота» препаратов сахара без сомнения очень существенный фактор, но которым часто пренебрегают при оценивании «специфических действий» сахаров. (22) Может думать и на то, что проблема сахарных отравлений в действительности не существует. Однако наши исследования показывают, что это положение неправильно и речь идет действительно о ядовитом действии. Лактозный препарат, безвредный для корней растений мы гидролизировали серной кислотой. Нейтрализованный (Ca CO_3) и фильтрованный гидролизат обладал известными специфическими ядовитыми свойствами. Таким же способом гидролизировались и препараты сахарозы и мальтозы. Ни одно из этих не является ядовитым, наблюдаемое отравляющее действие нужно придавать галактозе освобождающейся из безвредного препарата лактозы.

Распространено мнение, что специфическое действие галактозы лимитируется на пшеницу, или на нескольких растительных видов. (Burström, 2), на основе своих исследований перечисление чувствительных на галактозу видов мы приводим в тексте. Но это перечисление никаким образом неполное.

Мы обследовали еще, влияет ли галактоза непосредственным образом на обмен веществ зеленых листьев. Каждый, в этом направлении проведенный опыт (интенсивность фотосинтеза, дыхание, активность амилазы, дегидрогеназы, каталазы, пероксидазы) закончился с отрицательным результатом. Опыты проводились с вакууминfiltrацией растворов сахаров.

Уже раньше показывали на структурную специфичность типичного галактозного отравления (8). В действительности мы не могли наблюдать подобное токсическое действие фруктозы, мальтозы и ксилозы, о чем Уайт пишет (20), однако структурно близкий C_5 — сахар (арабиноза) отравляет корни табака, хотя в меньшей степени. Из вышеупомянутых результатов как бы видно, что до сих пор сообщенные случаи «сахарных отравлений» очень мало подобны друг другу по их физиологической основе. Так, как галактозное отравление процесс связанный с структурой, можно предполагать, что родственные соединения способны устранить ядовитое действие Таблица 4. подытоживает наши исследования проведенные в этой области. Согласно наблюдениям глюкоза и те сахара, которые могут легко превращаться в глюкозу, имеют сильно антагонистические свойства (фруктоза, сахароза, мальтоза, целлобиоза).

Мы исследовали тоже и природу антагонизирующего механизма. Данные таблицы 5. показывают антагонизирующее действие мальтозы. Влияние антагонизирующих сахаров зависит от их относительной концентрации, потому что антагонизм обладает конкурентивным характером. Другой случай сахарных антагонизмов обнаруживали Стрит и Лаув (19.) Напротив того, что таким образом доказан конкурентивный характер галактозного отравления, в области этого необычайного явления еще много неизвестно. Согласно общей концепции превращение галактозы в глюкозу в дрожжах (и правдоподобно в зеленых листьях) происходит при участии АТФ-а, галактокиназы и фосфолакто-изомеразы. Дальнейший распад образовавшегося глюкоз — 1 — фосфата идет по известным путям гликолиза. Следовательно кажется, это специальное поведение корней (и особенно кончика корней) в связи с галактозой основывается может быть на различиях ферментных систем хлорофилло-содержащих и подземных частей.

Т а б л. 1. Влияние галактозы на фотосинтез листьев кукурузы. (2) Инфильтрированный раствор. (3) Поглощение CO_2 (мг) на час на 1 г сырого веса.

Т а б л. 2. Влияние галактозы на дыхание листьев кукурузы. (2) Инфильтрированный раствор. (3) Количество освобождающейся CO_2 (мг) на час на 1 г сырого веса.

Т а б л. 3. Активность окислительных ферментов в экстрактах листьев пшенице после инфильтрирования галактозой. (2) Инфильтрированный раствор, галактоза, сахароза

водопроводная вода. (3) Относительная активность катализы при равных условиях, выраженная в мл расходуемого перманганата. (4) Относительная активность пероксидазы выраженная в экстинкции на основе определения количества образовавшегося пурпурогаллина. (5) Относительная активность сукцинодегидразы выраженная в минутах обесцвечивания метиленовой синьки.

Табл. 4. Антагонизм галактозного влияния на корнях табака. Концентрация галактозы и антагонизирующего сахара. Процент отравленных растений.

Табл. 5. Антагонизирующее действие мальтозы, как функция относительной концентрации мальтозы и галактозы, процент отравленных растений.

Рис. 1. Проростки льна на 4. день проращивания.

Рис. 2. 4-дневные проростки льна после проращивания на 10^{-2} М раствора галактозы.

The Toxicity of Various Sugars to the Plant Roots. Antagonism of Sugars

G. L. FARKAS

Research Institute for Crop Production, Martonvásár

Summary

As stated by earlier investigators, the different sugars are not of equal value in supporting the development of excised roots. It has been also observed that some of the sugars have a markedly toxic action. In addition to studies on the toxicity of galactose, certain observations suggest a similar action of maltose, xylose and levulose (19, 20).

The strong toxicity of these sugars is very striking. On the basis of these observations the question arises whether these symptoms are really caused by the sugars themselves, or by some other unknown toxic agent, present in minute quantities in sugar preparations?

The »purity« of sugar preparations is beyond doubt an essential factor, very often neglected in evaluating the »specific effects« of sugars. One would suggest that the problem of »sugar-toxicity« does not exist at all [See also B u r s t r ö m (2)]. Our detailed studies on the »galactose-effect« showed, however, that this view is not justified and a toxic action actually exists. A lactose preparation, which was found to be harmless to plant roots, was hydrolysed by sulphuric acid. The neutralised (CaCO_3) and filtered hydrolysate showed the well known specific toxic property. Hydrolysed sucrose and maltose have also been tested by the same method. None of them showed, however, any toxic action, consequently the effect must be attributed to galactose, liberated in our case from the harmless lactose preparation.

The view has been generally accepted that the specific galactose action is restricted to wheat or to some plant species [B u r s t r ö m (3)]. The list of plant species which proved in our tests sensitive to galactose — although incomplete — is given (see text).

We also investigated whether galactose has any direct effect on the metabolism of green leaves. — All experiments which so far have been carried out in this direction (including determination of its effect on the intensity of photosynthesis, respiration, amylase-, dehydrogenase-, catalase-, peroxydase-activity) ended with negative results (the experiments were made by vacuum infiltration of sugar solutions).

The author earlier indicated the structure specificity of the typical galactose-poisoning (8). Really he was unable to find any similar toxic effect of fructose, maltose and xylose as described by W h i t e (20), the structurally related C_5 sugar (arabinose), however, poisoned tobacco roots although to a smaller extent. It is obvious from the above results that the reported cases of »sugar poisoning« are by far not similar in relation to their physiological causes. Since galactose-poisoning is a structure-bound process, it can be supposed that related compounds are able to overcome the toxic effect. Table 4 gives a summary of the investigations of the author in this field, indicating that glucose and sugars which may readily be converted to glucose (fructose, sucrose, maltose, cellobiose), show a very strong antagonistic action.

The nature of this antagonising mechanism has been the object of further investigations of the author. The data given in table 5 show the antagonistic effect of maltose. The inhibition being a competitive one, the effect of the antagonistic sugar depends on the relative concentrations. Another case of sugar antagonism was discovered by S t r e e t and L o w e (19).

Despite the fact that thus the competitive nature of galactose-poisoning is discovered, much remains to be learned about this unusual and fascinating process. — It is generally accepted that the conversion of galactose to glucose in yeast (and perhaps in green leaves too) involves the inter-

vention of ATP and the enzymes galactokinase and phosphogalactoisomerase. The further degradation of the formed glucose-1-phosphate proceeds on the usual way of glycolysis. It would appear that the special behaviour of the root (especially that of the root tip) against galactose is based perhaps on the different enzyme systems of green and underground plant organs.

Table 1. The effect of galactose on the photosynthesis of corn leaves. (1) Data of calculation. (2) The infiltrated solution. (3) CO_2 mg uptake /1h/1 g fresh weight.

Table 2. The effect of galactose on the respiration of corn leaves. (1) Data of calculation. (2) The infiltrated solution. (3) CO_2 mg output /1h/1 g fresh weight.

Table 3. The activity of oxidizing enzymes in the extracts of wheat leaves infiltrated with galactose. (1) The investigated enzyme. (2) The infiltrated substance (galactose, saccharose, water) (3) The relative activity of catalase expressed as ml of the consumed permanganate. (4) The relative activity of peroxydase expressed as extinctions by photometric measurements of the purpurogallin. (5) The relative activity of succinic acid dehydrogenase expressed by the time of discoloring of methylene blue in minutes.

Table 4. Antagonism of galactose effect on roots of tobacco. (1) Concentration of galactose. (2) Concentration of antagonizing sugar. (3) Percentage of poisoned plants.

Table 5. The antagonizing effect of maltose as a function of relative concentrations. (1) Concentration of galactose. (2) Concentration of maltose. (3) Percentage of poisoned plants.

Fig. 1. Flax seedlings on the fourth day of germination. *Fig. 2.* Flax seedlings germinating in a 10^{-2} M galactose solution. Fourth day of germination.

Die toxische Wirkung einiger Zucker auf die Wurzeln der Pflanzen Zuckerantagonismen

G. L. FARKAS

Forschungsinstitut für Pflanzenbau, Martonvásár

Zusammenfassung

Die einzelnen Zuckerarten sind für die Entwicklung isolierter Wurzelsysteme nicht gleichwertig. Es wurde auch eine ausgesprochene toxische Wirkung einiger Zucker festgestellt. Ausser der Giftigkeit der Galaktose wird auch über die schädigende Wirkung der Maltose, Laevulose und Xylose berichtet (20,19). — Die starke Toxizität dieser Zucker ist überraschend und deshalb muss die Frage gestellt werden ob und inwieweit die beobachtete »spezifische« Schädigung tatsächlich den Zuckern und nicht irgendeinen unbekanntem Verunreinigungen der Präparate zuzuschreiben ist (Siehe auch *Burstörm* [3]). Zur Entscheidung dieser Frage wurden Milchzuckerpräparate, die keine schädigende Wirkung aufwiesen, mit Schwefelsäure hydrolysiert. Das neutralisierte (CaCO_3) und filltrierte Hydrolysat wurde auf seine Toxizität geprüft und in der Tat als schwer schädigend gefunden. Als Kontrolle wurde die Hydrolyse der Maltose und der Saccharose mit denselben Methoden ausgeführt. Da diese Lösungen keine giftige Wirkungen ausübten, wurde der Beweis dafür erbracht, dass die toxische Eigenschaft tatsächlich der Galaktose zuzuschreiben ist.

Die Giftigkeit der Galaktose wird von *Burstörm* als ein Spezialfall betrachtet der höchstens jedoch für eine vielmehr allgemeinere Verbreitung dieser Erscheinung. Die Aufzählung der sensiblen Arten, die im Text zu finden ist, natürlich nicht als vollständig betrachtet werden.

Dieses Ergebnis diente als Ausgangspunkt für Versuche über die Wirkung der Galaktose auf den Stoffwechsel des grünen Blattes. Alle Untersuchungen (mit vacuumfiltrierten Zuckerlösungen) die bisher in dieser Richtung ausgeführt wurden (die Wirkung auf die Assimilations- und Atmungsintensität, Amylase-, Dehydrogenase-, Katalase-, Peroxydase-aktivität) brachten aber ein negatives Ergebnis.

Der Verfasser wies schon früher darauf hin, dass die Galaktosevergiftung ein strukturabhängiger Prozess sei (4). In der Tat konnte er nicht die ähnliche toxische Wirkung der Fruktose, Maltose und Xylose beobachten, die von *White* beschrieben wurden (20). Der der Galaktose strukturell verwandte C_5 -Zucker der Arabinose aber giftete die Tabakwurzel, wenn auch in geringerem Masse. Es ist aus diesen Tatsachen anzunehmen, dass die beschriebenen Fälle der »Zuckervergiftungen« sehr wenig Gemeinsames in ihren physiologischen Grundlagen aufweisen.

Wenn die Galaktosevergiftung ein strukturabhängiger Prozess ist, können wir vermuten, dass der toxische Effekt durch strukturell verwandte Verbindungen aufgehoben werden kann. Wie aus den Angaben (Tafel 3) zu entnehmen ist, weisen die Glukose und diejenigen Zucker, die sich leicht in Glukose umwandeln können (Fruktose, Saccharose, Maltose, Zellobiose) eine sehr starke antagonisierende Wirkung auf. — Was die Natur dieses antagonisierenden Mechanismus betrifft, könnten weitere Versuche Aufklärung geben. Die Angaben über die antagonisierende Fähigkeit der Maltose sind auf der Tafel 5 aufgetragen. Da die Giftigkeitvernichtende Wirkung der Maltose von der relativen Zuckerkonzentrationen abhängig ist, können wir von einer kompetitiven Inhibition sprechen.