

(A Magyar Biológiai Kutatóintézet közleménye).

## GÉNEK ÉS ENZYMEK.

(The interrelation of enzymes and genes. A review.)

Irta: GYÖRFFY BARNA (Tihany)

...the new branch of biochemistry which will, I believe, arise from genetics, will be concerned largely with the stages of synthesis of such molecules as chlorophyll and cyanin. And its final goal will be the explanation and control of the synthesis of genes."

J. B. S. HALDANE 1937.

Nem is olyan régen a géneket még pusztán csak az „átöröklődés tényezőinek“, az „öröklődés egységeinek“ tekintették és a génekkel kapcsolatos kutatás csakis az öröklődéstanba tartozhatott. Ma azonban a genetika a gének fogalmát már nemcsak az egymásután következő egyes nemzedékek közötti azonosságok és különbözőségek anyagi alapelemeként alkalmazza, hanem ezen messze túlmenően a gének egy egyed életén belül is a megvalósulásnak, kialakulásnak és életműködésnek a feltételezeten végső, önálló egységei. A „régiből“ genetika az egymásutáni nemzedékek sorozatában az egyes egyedek közötti különbségeket elemzi, a „mai“, korszerű genetika azt vizsgálja, hogy a gének egyetlen egyedben belül is miként valósítják meg a tőlük függő tulajdonságokat és folyamatokat.

Az öröklődéstan a maga klasszikus módszereivel a génviszonyokat és génhatásokat számos élőlényben tisztázta. Ezen adatok alapján aztán bizonyos fajoknál és fajtáknál ma már világosan látjuk, hogy az illető egyed egyes tulajdonságai és sajátosságai hány géntől és miképp függenek. Az egyes szervek kialakulása és fejlődése, úgyszintén az életműködések, életfolyamatok megindulása, akár közvetlenül, akár közvetve, de végeredményben mind génektől meghatározott. Világos tehát, hogy a gének hatásának a kérdése a fejlődésélettan vizsgálati körébe is beletartozik.

Az élőlények megvalósulásához, fejlődéséhez, növekedéséhez az anyagot és energiát az anyagcsereforgalom szolgáltatja, amiről ugyancsak eleve

fel kell tételeznünk, hogy az is génektől meghatározott. Mivel pedig az anyagcsere-folyamatokról tudjuk, hogy azok csaknem kizárólagosan enzimesek, szükségszerűen következik, hogy a génektől a génmeghatározta jelleghez vagy folyamathoz elvezető reakcióláncba szintén ilyen enzimes tagok kapcsolódnak bele. Így nyilvánvaló, hogy a gének és azok hatása, valamint az enzimek között bizonyos összefüggések lesznek megállapíthatók. Épp ezért alapvető fontosságúak azok a vizsgálatok, amelyek a gének és enzimhatások között keresnek összefüggéseket.

A klasszikus öröklődéstani vizsgálatok mindenekelőtt a bélyegeknél és tulajdonságoknál az utódokban meghatározott szabályok szerint történő fellépést tisztázták. Majd egyes anyagoknál az öröklődését is tekintetbe véve kiderült, hogy bizonyos anyagok töménysége, mint például a festékek, a hybrid utódjainak egyes szerveiben (pl. állatok szőre) ugyancsak a Mendel-törvényeknek megfelelő hasadást mutatják. Ha tehát ezek szerint a festékek is mendeleznek, bámulatos lenne, ha a festékképződését megindító és megvalósító enzimekre nézve nem lehetne az ugyanezen öröklődési törvények értelmében való megoszlást kimutatni. Mert ha az enzimes folyamatok láncolatával megvalósuló sajátosságokat a génekkel közvetlen okozati kapcsolatba lehet hozni, mennyivel inkább kell, hogy ugyanez álljon magukra az enzimekre is, amik tulajdonképpen a géneket az általuk kialakított jelleggel összekötik.

A rokon fajták génösszetételében bizonyos mértékű eltérések vannak. Az előbbi megfontolások alapján valószínű az a feltevés, hogy bizonyos génektől meghatározott enzimek is, megfelelően az eltérő genotípusoknak az egyes fajtákban különbözők lesznek. Enzimhatásoknak ilyen értelemben génektől való függésére lehet közvetve következtetni azokból a vizsgálatokból, amelyek az egymástól genotípusosan különböző fajták között enzimaktivitásbeli eltéréseket állapítanak meg. Ha két növényfajta egyrészt génösszetételében, másrészt pedig egyes génekkel arányosan az enzimhatékonyságában is különbözik egymástól indokolt a következtetés, hogy e két tény: a génösszetétel és az enzimaktivitás között valami — közvetlen, vagy közvetett — összefüggés van.

A különböző *szójafajtákban* a meglehetősen azonos katalase-tartalom mellett az urease aktivitása fajtánként különböző és így alkalmas fajtajelleg, viszont a peroxidase már csak bizonyos esetekben (95,103). DODONOVA a *borsófajták* osztályozásánál a dehydrase tartalmukat veszi figyelembe (31, 32). A *gabonák* csiraképességére azok phenolaseaktivitásából lehet következtetni (28) és ezenfelül a *rozsfajtákat* osztályozni (89). A tyrosinase, phenolase, peroxidase és dehydrase tartalom alapján az egyes *búzafajták* tökéletesen elkülöníthetők egymástól (105). RUBIN tíz *hagymafajtánál* fajtakülönbözőségeket a saccharase aktivitásban állapít meg (81).

A különféle kultúrnövényeknek egymástól genotípusosan eltérő korai és kései fajtái között legtöbbször igen feltűnő az enzimaktivitásbeli különbség, ami elsősorban a saccharasenak hydrolysis/synthesis arányában (H/S) mutatkozik meg. BJÖRKSTÉN módszerének alkalmazásával az élő levélsejtek

ben a saccharase synthetikus és hydrolytikus aktivitása egymás mellett meghatározható (54, 64). OPARIN szerint (74) a hydrolyasék általában a plazmaszerkezetéhez való kapcsolódásuk mértéke szerint ellentétes irányba terelhetik a biochemiai folyamatokat: szabad állapotban a hydrolysis, kötött állapotban (plazmához rögzítetten) a synthesis irányában hatnak. Ezt a H/S arányt a különféle külső tényezők természetesen erősen befolyásolják, de azonos külső és belső feltételek mellett minden növényfajtát és fajt egy állandó H/S arány jellemez (64, 71, 81, 84). Kései fajtákban magas a saccharasenak synthetikus tevékenysége, a korai fajtákban viszont a hydrolytikus aktivitása (82). Ilyen alapon megkülönböztethetők egymástól a korai és kései *alma*- (86), *borsó*- (85), *szója*- (103), *dinnye*- (5), *torma*- és *reték*fajták (85). Az S/H arány egyben a mikroorganizmusokkal szemben tanúsított ellenállási, valamint a tárolási képességre nézve is felvilágosítást ad, mivel a saccharase, illetve protease magas S/H viszonya mellett egyben a fajta is ellenállóbb (82, 99, 100, 114). A fagyállóság és a katalase tartalom között ugyancsak közvetlen az összefüggés (10, 72). A korai fajtákban — ellentétben a késeikkel — magas a  $\beta$ -amylase-nak az aktivitása (*árpa* 71, *búza* 36) és a katalasenak a tevékenysége (*torma*, *reték* 84, *árpa* 35), viszont alacsony a peroxidasenak (*alma* 86) és a proteina-senak az aktivitás (85). A peroxidase aktivitása a saccharase synthetikus tevékenységével együtt változik (86). Megjegyzendő azonban, hogy egyes esetekben a korai-kései fajtákat ilyen módon nem lehet egymástól megkülönböztetni, mint például az *árpákat* a katalase (5) és a *rozso*kat az amylase aktivitásuk alapján (36).

Kétségtelen, hogy a korai és kései fajtáknak ezen enzymhatékonyságbeli különbözősége genotypusos eredetű, világos azonban az is, hogy itten nem lehet szó közvetlen génhatásról, hanem nyilván csak az általános génösszetételtől való függésről.

Közvetlenebb a gén-enzym közötti összefüggés ottan, ahol genotypusukban eltérő fajtákban az enzymaktivitásnak öröklődésmenete is szabályszerűen különböző. Így a *borsó* síma és ráncos maghéja, ez a klasszikus mendelező tulajdonság a keményítőképzésben mendelezően fellépő eltérésnek a következménye. A keményítőképzésbeli eltérés pedig a diastase synthetizáló hatásának a különbözőségén alapszik. (96). A ráncoshéjú *borsó*fajtában egyben a dehydrase aktivitás is erősebb, mint a simahéjában; keresztezéskor a hybrid enzymaktivitása a két szülő közötti középértéket mutatja (32). A *sellyemhernyó* rasszok is amylase és katalase aktivitásuk alapján egymástól szétválaszthatók: egy bizonyos keresztezésben a hybrid a két szülő közötti középértékét mutatja (114.) A *szarvasmarha* és *juh* esetében a glutathionban gazdag vérű és egyben élénkebb vérmérsékletű fajtáknál a katalase tartalom is magasabb, mint a glutathionban szegényebb s egyben flegmatikusabbakban. Keresztezési kísérlet igazolja, hogy az alacsonyabb katalase aktivitás a domináns (77). Hasonlóképpen az *árpafajtáknál* is a katalase index genotypusos sajátosság és itten is az alacsonyabb katalase aktivitás a domináns (35 v. ö. 20). Ezzel

szemben OKANENKO (72a) *répahybridben* a szülőknél jóval magasabb katalase tevékenységet állapít meg.

A legutóbb felsorolt adatokból már valóban indokoltan lehet a gének és az enzymaktivitás közötti szorosabb összefüggésekre következtetnünk. Ilyen lehetőségekre egyébként már régóta gondolnak a genetikusok és a mai génszerkezetre vonatkozó ismereteink alapján valóban nagyon is tényleges ennek a feltevése.

A kísérleti biológia ma a gént az élőlények végső önálló alapegységének anyagi alapjául tekinti. A gén anyagi szerkezetét tekintve, vagy egyetlen nagy molekula (21, 30, 46, 102), illetve molekulacsoport (2, 33, 44, 94), esetleg csak egy molekulának a része (56, 113), vagy pedig jól meghatározott atomcsoportosulatok kristályszerű elrendeződésben (29). A kísérleti úton létrehozott génmutációk ugyanis azt a törvényszerűséget követik, ami az ilyen atomcsoportosulatokban fellépő szerkezeti megváltozásokra érvényes (53, 79, 101). A chromosomák finom szerkezetének vizsgálati eredményei alapján az a feltevés alakult ki, hogy a géneknek a nukleoproteidekkel szoros kapcsolatban kell lenniök, sőt talán maga a gén is fehérjemolekula, vagy legalább is annak egy hatékony csoportja (17, 18, 19, 113). A géneket kétségtelenül sajátosságosan jellemzi, hogy képesek sajátmagukhoz biológiailag teljesen hasonló tevékenységű anyagokat autokatalytikusan létrehozni, tehát önállóan szaporodni (27, 43, 47, 51, 68). A géneknek autonom sokszorozódása és a nukleoproteidekkel való kapcsolata a figyelmet már régen a gének és a virusmolekulák közötti hasonlatosságra irányította (4, 51). Különösen jelentőségteljes e tekintetben az a tény, hogy kísérleti úton: röntgen- és ultrabolya-sugárzással — akár csak a gének esetében — a vírusoknál is sikerült mutációkat létrehozni (54, 98). Kétségtelen, hogy a gének anyagi természetének a tisztázása elsősorban ilyenirányú vizsgálatoktól remélhető (14, 15).

Az egyes tulajdonságoknak génektől való meghatározottságára és ezzel kapcsolatosan egyes vegyi anyagoknak a génekkel való összefüggésére az angol genetikusok és biochemikusok a virágfestékek biochemiai génanalízisében kiváló példát nyújtottak. OXFORD—CAMBRIDGE—MERTON közös munkájának eredményeképp ma egyes növényekben a virágszínét okozó festékek molekulaszervezetének egyes megváltozásait mind külön-külön génekkel tudjuk összefüggésbe hozni (92). Mivel pedig az anthocyánmolekula képződése mindig enzymhatáson alapszik (6, 54a), igen valószínű, hogy az angol bűvároktól meghatározott gének — legalább is azoknak egy része — ezekkel az enzymfolyamatokkal van kapcsolatban. Azt azonban, hogy a gén maga-e az enzym, avagy csak az enzymeknek a gerjesztője és hogy egyáltalában a gén tulajdonképpen hatását miként fejti ki, az eddigi ismereteink alapján ma még nem tudjuk (51). Az azonban már mindenesetre kísérleti tény, hogy a mesterségesen előidézett génmutálódással alacsonyabb oxidációs fokozatú festék keletkezik, vagyis ezek szerint az ilyen génmegváltozás a festék oxidálódását gátolja.

A tökéletlen levélzöldfesték-képzés következtében kialakuló chlorophylldefekt, ú. n. „albino” árpamutánsok mendelező csiranövényeiben a ka-

talase aktivitása is elüt a normális levélzöldtartalmú formákétól (58, 59). Ugyanilyen viszonyokat találunk más növényfajok *albino*iban is (40). EULER feltételezi, hogy a különböző *albino*-sorozatokban minden egyes génnel egy-egy katalase egység van összefüggésben. Mivel azonban a chlorophylldefekt *albinok*ban már a porphyrinmag synthésisében lép fel zavar (51), valószínű, hogy az albinók csökkentett katalase aktivitása ennek pusztán már csak a következménye. Az viszont nagyon valószínű, hogy ily módon a porphyrin-synthesisben résztvevő enzimek vannak ezekkel a génekkel közvetlen kapcsolatban. A chlorophyll mutánsokban a dehydrase aktivitása, ellentétben a katalase csökkentődésével, fokozódik (41).

A *kukorica* recesszív „*waxy*” mutánsaiban a keményítőképződés tökéletlen: a „*waxy*” keményítője jóddal csak pirosra színeződik szemben a rendes szemek kékszíneződésével. Mivel a „*waxy*” mendelezését jódreakcióval már a pollenben ki lehet mutatni nyilvánvaló, hogy a gén ezen esetben igen rövid úton hat: a redukciós sejtosztódástól a pollenképződéséig. Valóban be is igazolódott, hogy a „*waxy*” pollenekben a diastase erősebb aktivitású, mint a rendes pollenekben, tehát a génmutálódása közvetlenül az enzym aktivitását folyásolta be (12).

A *kukoricának* törpe termetű mutánsaiban (*nana*, *dwarf*, *pigmy*) a rendes növekedésű alakokhoz viszonyítva jóval kevesebb auxint lehet kimutatni. Eleinte ugyan mind a rendes, mind a törpe mutánsban azonos mennyiségű növekedési hormon képződik, azonban a mutánsoknál már a csiranövény-állapotban igen erős auxin szétbomlás lép fel és ennek következtében ezek az egyedek növekedésükben is visszamaradnak (75, 76). Mivel ezen mutánsokban magasabb a katalase (és talán a peroxidase) tartalom is, fel lehet tételeznünk, hogy a génmegváltozás az enzymhatékonyságot itten is közvetlenül befolyásolta, akárcsak az előbbi „*waxy*” esetben.

Egyes *Epilobium*-hybridek gátolt növekedési alakjainál ugyancsak hasonló összefüggést lehet megállapítani az alacsony auxin tartalom és a fokozott katalase és peroxidase aktivitás között (80).

A fentebb felsorolt esetekben az enzymaktivitás csaknem bizonyosan genotipusos meghatározottságú. Sőt az is megállapítható, hogy egyes enzimek — akárcsak a külső tulajdonságok — mendeleznek (96). Mindezekből azonban még nem dönthető el, hogy az enzimek a génekkel valóban közvetlen, vagy csak közvetett kapcsolatban vannak-e.

Amíg a virágfestékek génanalíziséből e festékeknek a génmeghatározta enzimektől irányított képződésére vonatkozólag — bár erre M. WHELDALÉ már 1909-ben utal (107) — voltaképen ma még semmi bizonyosat nem tudunk, addig az állatoknak genotipusosan különböző színkialakulásánál már számos enzymes génhatás is ismeretes. A genetikai *albino*-irodalomban az első enzymes utalást CUÉNOT-nál (22) találjuk. M. WHELDALÉ (M. W. ONSLOW 73) 1915-ben megállapítja, hogy a recesszíven fehér *nyúl*-mutánsokban a festék-képződés azért marad el, mert, bár a chromogén megvan, a génmutáció következtében az oxidálást elvégző enzym hiányzik. A dominansan fehér színű

*nyulakban* viszont egy „antityrosinase“ akadályozza meg a festékképződést megvalósító enzim működését (26). WRIGHT (110) a génhatások magyarázásánál felveszi, hogy a *tengeri malacnak albino* allélsorozatában az egyik gén-tag azzal az enzimmal van szoros kapcsolatban, amelyik az alapszint adó festékképződést hozza létre, míg ezen allélsorozat másik tagja egy másik oxidáló enzimet termel s ez az előbbivel együtt az alapszinnél sötétebb fokig oxidálja a festéket. SCHULTZ (91) *albino nyulakban* a tyrosinase-nak a génektől való függését állapítja meg. KRÖNING (57) vizsgálatai szerint a *nyúl P*-génjétől függ a tyrosinase tartalom, a *tengeri malacokban* pedig az *E* és *e'* génektől a chromogén. RUSSEL (87) a *tengeri malacnak* két génjét (*C*, *R*) tudja az enzimaktivitással összefüggésbe hozni. A *nyulak albino*-sorozatainak biochemiai vizsgálatai szerint is az *A*, *a<sub>chi</sub>*, *a<sub>m</sub>*, *a<sub>n</sub>* alléltagok mindegyike külön-külön más és más enzimmennyiség képzésével kapcsolatos (26). Így az *a<sub>n</sub>* génről kimutatható, hogy ez a dopaoxidase enzim aktivitásával kapcsolatos, ugyanis a *2a<sub>n</sub>* génösszetételű állatokban több az oxidase, mint az *a<sub>n</sub>a* genotípusúakban és ezért ezekben a szőrme színe is sötétebb (25).

A genetikai kutatások klasszikus kísérleti állatánál, a *Drosophilánál* GOLDSCHMIDT azon feltevéséből kiindulva, hogy a mennyiségileg kifejezhető variációk végeredményben az enzimek mennyiségbeli különbségeinek eredményei, 1933-ban GRAUBARD (45) meghatározta a különféle színmutánsokban (*black*, *ebony*, *yellow*) a tyrosinase aktivitását. Mivel a *yellow* mutánsban mennyiségileg több a tyrosinase, mint a sötétebb *vad*, *black* és *ebony*-ban, kétségtelen, hogy itten a színekialakításakor bizonyos inhibitoroknak kell közreműködniük. Az *ebony*-ban legújabbban erősebb dehydrase aktivitást lehetett kimutatni, mint a *vad* típusban (108). GRAUBARD szerint a gén és enzimhatás között a reakciólánc nem olyan egyszerű, miként azt GOLDSCHMIDT elképzelte, mivel a gén talán nem is annyira az enzim jelenlétét vagy hiányát, hanem inkább a környezetet (inhibitor) határozza meg. DODONOWA (32) is a genotípusosan különböző *borsófajtákban* a dehydrasenak nem mennyiségi, hanem csak aktivitásbeli különbségét találja. Ezzel szemben DANNEEL (23) kiemeli, hogy gátló hatású anyagokat csakis a kivonatban találni, de nem az élő sejtekben.

A *Drosophila* szemfesték-színmutánsainál a különbözőségeket J. SCHULTZ ugyancsak bizonyos redox-rendszerbeli különbözőségekkel magyarázza (90).

A *lisztmoly (Ephestia)* egyik mutánsának a szeme azért piros, mivel a *vad* alak fekete szemfestékének a kialakításához szükséges ú. n. *a<sup>+</sup>*-anyag ebből a mutánsból hiányzik (63). A *Drosophila* pirosszemű *vermilion* és *cinnabar* (*v* és *cn*) mutánsainál a genetikai vizsgálatok hasonlóképpen igazolják, hogy ezekben is ilyen génmeghatározta anyagok („génhatóanyagok“) és pedig az ú. n. *v<sup>+</sup>*- és *cn<sup>+</sup>*-anyagok hiányzanak és emiatt a szem nem is barnulhat el (8, 37). A további vizsgálatok először azt derítették ki, hogy az *Ephestia a<sup>+</sup>*- és a *Drosophila v<sup>+</sup>*-anyaga egymással homológ. Mivel egyrészt az *a*, *v*, illetve *cn* mutánsokban a természetes festékképződését — ami egyébként fehérjéhez kötött — kísérleti úton mind *a<sup>+</sup>* és *v<sup>+</sup>* illetve *cn<sup>+</sup>* anyagok (kivonatok), mind

kynurenin hozzáadásával elő lehet idézni és mivel másrészt az így képződött festék mennyisége a hozzáadott „génanyagokkal” ill. a kynureninnel arányos, azzal azonos nagyságrendű, az  $a^+$  és  $v^+$  anyagokat és a kynurenint egymással azonosíthatjuk (16, 24, 62). Ezek szerint tehát az  $a^+$  és  $v^+$  gének olyan oxidációs enzimrendszert valósítanak meg, ami egy chromogént: a tryptophánt  $\alpha$ -oxytryptophánná, majd pedig ezt tovább kynureninné építik le (16). A  $cn^+$  gén ismét egy másik oxidasét készít, illetve gerjeszt, ami aztán a kynurenint egy eddig még ismeretlen további átalakulási termékbe (ú. n. „ $cn^+$ ”-anyagba) vezeti át (24). Ebben az esetben tehát igen szépen sikerült a gén és a génmeghatározta anyag (a régiék „génanyaga”) közötti kapcsolatot oly módon tovább részletezni, hogy a gén tulajdonképpen elsődlegesen enzimmal vagy enzimrendszerrel van kapcsolatban és csak ezeknek közvetítésével az ú. n. „génanyaggal”: a géntől közvetlenül irányított enzimektől oxidálódott festékanyaggal.

Világosan felderített enzim és gén közötti összefüggést találunk a *Chlamydomonas eugametos*-nál. Ennek az egysejtű algának ivarmeghatározó génviszonyait elemezve (69) az  $M_D$ , *gathe* és *mot* géneket az ivarmeghatározásban főszerepet játszó polyen festék lebontásának egy-egy részletfolyamatát megvalósító enzimekkel lehetett szoros kapcsolatba hozni (59, 69). A protocrocinnak crocinra és pikrococinra való széthasadása (*mot* génhatás), úgyszintén a picrocrocinnak safranallá ( $M_D$  génhatás) és a crocinnak crocetindimethylesterre való felhasadása (*gathe* génhatás) enzimés úton megy végbe. Ezekben az egyes génektől meghatározott részletfolyamatokban tehát az egyes génhatásokkal enzimhatásokat lehet azonosítani, vagyis a gének ez esetben ugyancsak elsődlegesen enzimekkel vannak kapcsolatban. Mivel az  $M_D$  géntől függő enzim, amely csakis a hím sejtekben van meg, meglehetősen gyenge, rendkívül kis koncentrációban lép fel (másodpercenként csak egyetlen egy picrococin molekulát hasít fel), sejtenként nem is lehet több belőle, mint egy-két enzimmolekula. KUHN (58) feltételezi, hogy ez az enzim a chromosomához van kapcsolódva, vagyis ez az enzim azonos lenne magával a génnel, vagy legalább is a gén és a géntől meghatározott folyamathoz (picrococinmolekula felhasítása) elvezető reakcióláncnak egyik lényeges tagjával.

A legutóbbi éveknek az előzőkben felsorolt biochemiai-genetikai kutatásai újból időszerűvé tették azt az elméleti megfontolások alapján egyes genetikusoktól már régebben felvetett kérdést, hogy a gének azonosak az enzimekkel (49, 109) vagy legalább is azokkal vannak közvetlen összefüggésben. LOEB (1906) és OSTERHOUT (1918) is indikátorok alkalmazásával a sejtben már az oxidáló enzimek jelenlétét kimutatják, habár az újabb vizsgálati eredmények után ezt bizonyos fenntartással kell vennünk. (34).

A géneknek enzimhez hasonló biokatalizátor természetére vonatkozó elgondolásokat és feltevéseket részben elméleti megfontolásból, részben kísérleti adatokból kiindulva, már a legrégebbi genetikai irodalomban is találunk (42, 49, 104, 109, l. 44, 78, 97). BATESON (1909) a gént nem azonosítja az enzimekkel, de azért a géneknek enzimhez hasonló természetű hatást tulaj-

donít. ONSLOW (73) és WRIGHT (110) albino megfigyelései azt a feltevést valóban igazolni is látszanak. Számos bűvár a génektől posztulált jellegekhez vezető reakcióláncból visszakövetkeztetve a gének enzimtermészetére és különösképen azok autokatalizátor mivoltára utal (43, 46, 48, 49, 50, 51, 56, 68, 106). Mivel a gének anyagi alapjukat tekintve, igen valószínűleg fehérjék (17—19, 113) valóban kézenfekvő a gondolat, hogy a gének igen szoros kapcsolatban kell hogy legyenek az enzimekkel. Ámde a gén, bár specifikus enzymbiotikus folyamatokat indít meg, ezt mégis anélkül teszi, hogy abban elhasználódna és mivel továbbá a gén — szemben az enzimekkel — önmaga megsokszorozására képes autokatalizátor (1, 11, 49, 50, 68, 70, 111) mai ismereteink szerint valószínűbb az a feltevés, hogy a gén biokatalizátor szerepet tölt be, aminek hatására megindulnak az egyes génreakciók kezdőfolyamatai, melyek aztán akár enzimes (66, 68, 93, 106, 111) akár hormonális (62, 63, 88) úton valósítják meg a génmeghatározta jelleget vagy folyamatot. Világos, hogy e kérdés tisztázásához a gén és enzimek közötti összefüggésnek további kutatása fog elvezetni és pedig elsősorban itten is inkább az — igaz nehezebben megközelíthető, de az élők szempontjából kétségtelenül lényegesebb — anyagfelépítő biochemiai folyamatoknak és nem annyira az energiátfelszabadító, lebontó folyamatoknak biochemiai—genetikai analízise.

#### IRODALOM.

1. ALEXANDER, J. & C. B. BRIDGES, 1928. Some physico-chemical aspects of life, mutation and evolution. — Colloid Chem. Theoret. and Appl. 2. New-York.
2. ANDERSON, E. G. & W. H. EYSTER, 1928. Pericarp studies in *maize*. III. — Genetics 15: 111—120.
3. ARASSIMOVICH, V. V., 1957. Laws governing the inheritance of chemical character in *Cucurbitaceae*, with respect to selection aiming at improved chemical composition. — Bull. Acad. Sci. URSS Cl. math. nat. Sér. biol. 1957:1855—1851.
4. ASTBURY, W. T., 1959. Protein and virus studies in relation to the problem of the gene. — Proc. 7th Int. Genet. Congr. 45—51.
5. AUFHAMMER, G. & H. WEINMANN, 1952. Untersuchungen über den Katalasegehalt von verschiedenen *Gerstensorten*. — Wschr. Brauerei 49:57—59, 68—70.
6. BANCROFT, W. D. & J. E. RUTZLER, 1958. The colloid chemistry of leaf and flower pigments. I. The precursors of the anthocyanins. — J. amer. chem. Soc. 60:2738—2745.
7. BATESON, W., 1915. MENDEL'S principles of heredity — Cambridge.
8. BEADLE, G. W. & B. EPHRUSSI, 1957. Development of eye colors in *Drosophila*. Diffusible substances and their interrelations. — Genetics 22:76—86.
9. BERSIN, Th., 1959. Kurzes Lehrbuch der Enzymologie. — Leipzig.
10. BLAGOVESSENSZKI, A. V., 1958. A növények hidegállása és az enzimek tulajdonságai (orosz). — Pflanzl. 27:40—45.
11. BRIDGES, C. B., 1925. Aberrations in chromosomal materials. — Eugenics, Genet. and the Family 1:76—81.
12. BRINK, R. A., 1929. Studies on the physiology of a gene. — Quart. Rev. Biol. 4:521—545.
13. BRINKMAN, R., M. J. SIRKS & Th. J. STOMPS, 1942. Symposium over genetiea en biochemie (holland). — Chem. Weekbl. 59:482—492.
14. BUTENANDT, A., 1942. a. Über die physikalisch-chemische Struktur der Erbfaktoren. — Wiener pharmaz. Wschr. 75:154—

15. BUTENANDT, A., 1942b. Probleme der Biologie im Lichte chemischer Forschung. — Ber. dtsh. Chem. Ges. 75A:185—200.
16. BUTENANDT, A., W. WEIDEL & E. BECKER, 1940. Kynurenin als Augenpigmentbildung auslösendes Agens bei Insekten. — Naturwiss. 28:63—64.
17. CASPERSSON, T., 1937. Über den chemischen Aufbau der Strukturen des Zellkernes. — Protoplasma 27:465—467.
18. CASPERSSON, T., 1940. Nukleinsäuerketten und Genvermehrung. — Chromosoma 1:605—619.
19. CASPERSSON, T., 1941. Studien über dem Eiweissumsatz der Zelle. — Naturwiss. 29:53—45.
20. CHANCE, H. L., 1931. The relation between catalase activity and vigor in inbred strains and crosses of *corn* seedlings. — Amer. J. Bot. 18:696—705.
21. CORRENS, C., 1919. Vererbungsversuche mit buntblättrigen Sippen. — Sitzb. Preuss. Akad. Wiss. 54:585—610.
22. CUÉNOT, L., 1905. L'hérédité de la pigmentation chez les *souris*. — Arch. Zool. Exp. et Gén. 4/1:35—
23. DANNEEL, R., 1938. Die Wirkungsweise der Grundfaktoren für Haarbildung beim *Kaninchen*. — Naturwiss. 26:505—509.
24. DANNEEL, R., 1941. Die Ausfärbung überlebende *v*-und *cn*-*Drosophila* — Augen mit Produkten des Tryptophanstoffwechsels. — Biol. Zbl. 61:388—399.
25. DANNEEL, R. & H. PAUL, 1940. Zur Physiologie der Kälteschwärzung beim *Russenkaninchen* IV. Nachweis der genenabhängigen Fermentbildung an Gefrierschnitten. — Biol. Zbl. 60:79—85.
26. DANNEEL, R. & K. SCHAUMANN, 1938. Zur Physiologie der Kälteschwärzung beim *Russenkaninchen*, III. Die von dem Erbfaktor  $a_n$  gesteuerte Fermentbildung in der Unterkühlungsphase. — Biol. Zbl. 58:242—260.
27. DARLINGTON, C. D., 1942. Chemistry of chromosomes and action of the genes. — Nature 149:66—69.
28. DAVIS, W. C., 1931. Die Phenolaseaktivität bei Saatgut verschiedener Qualität (refer.) — Plant Physiol. 6:127—138.
29. DEHLINGER, U. & E. WERTZ, 1942. Biologische Grundfragen in physikalischer Betrachtung. — Naturwiss. 30:250—253.
30. DEMEREC, M., 1935. What is a gene? — J. Hered. 24:369—378.
31. DODONOWA, E. W., 1939. Über die Verschiedenheit des Dehydrasegehaltes in *Erbsensamen*. — Biochimija 4:342—351.
32. DODONOWA, E. W., 1941. Über den Unterschied der *Erbsensamen* nach dem Gehalt an Dehydrasen. — Enzymologia 9:373—379.
33. DUBININ, N. P., 1935. Continuity and discontinuity in the structure of the hereditary substance. — Trudy Dinam. Razv. Moskva 10:345—360.
34. DUSPIVA, F., 1940. Die cytologischen Grundlagen der protoplasmatischen Verankerung der Enzyme. — in NORD-WEIDENHAGEN: Hdb. d. Enzymologie 11—64.
35. ELIZAROVA, S. S., 1937. Inheritance of enzymic characters. Catalase of barley. — Bull. Acad. Sci. URSS Cl. math. nat. Sér. biol. 1781—1787.
36. ELIZAROVA, S. S., 1940. The  $\beta$ -Amylase of *wheat* and *barley*. — C. R. Acad. Sci. URSS 26: 698—701.
37. EPHRUSSI, B. & G. W. BEADLE, 1937. Development of eye colors in *Drosophila*. Transplantation experiments on the interation of *vermilion* with other eye colors. — Genetics 22:65—75.
38. EULER, H. & H. NILSSON, 1929. Enzymchemische Vererbungsstudien. I. — Ark. Kemi, Miner. Geol. B. 10:1—6.
39. EULER, H. & D. RUNEHJELM, 1929. Experimentelle chemische Beiträge zur Erbliehkeitsforschung III. — Z. physiol. Chem. 185:74—80.

40. EULER, H. & D. RUNEHJELM, 1950. Chemische Beiträge zur Kenntnis der Chlorophylldefekte. — Ark. Kemi, Miner. Geol. A 10:1—8.
41. EULER, H. & R. WEICHERT, 1954. Zur Biochemie chlorophylldefekter *Gerstenmutanten*. Svensk Kem. Tidsk. 46:501—506.
42. GOLDSCHMIDT, R., 1916. Genetic factors and enzyme reactions. — Science 45.
43. GOLDSCHMIDT, R., 1927. Physiologische Theorie der Vererbung. — Berlin.
44. GOLDSCHMIDT, R., 1938. Physiological Genetics. — New-York.
45. GRAUBARD, M. A., 1955. Tyrosinase in mutants of *Drosophila melanogaster*. — J. Genet. 27:199—218.
46. GULICK, A., 1938. What are the genes? — Quart. Rev. Biol. 15:140—168.
47. GULICK, A., 1941. The chemistry of the chromosomes. — Bot. Rev. 7:435—457.
48. HAASE-BESSEL, G., 1956. Chromatin, Chromosomen, Gene. — Planta 25:240—259.
49. HAGEDORN, A., 1911. Autocatalytic substances, the determinants for the inheritable characters. — Roux's Vortr. Leipzig.
50. HAGEDORN, A., 1937. The nature of recessive genes and the biomechanic theory of inheritance. — Genetica 19:434—
51. HALDANE, J. B. S., 1937. The Biochemistry of the Individual. — Perspectives in Biochem. London, 1—10.
52. HEILBRONN, A., 1955. Über die genetische Lokalisation Stoffwechsel und Generationsfolge regulierender Anlagen. — Biol. Zbl. 55:431—441.
53. KARCZAG, L., 1928. Die Stereogene als Erbeinheiten. — Z. Vererbgs. 48:86—144.
54. KAUSCHE, G. A. & H. STUBBE, 1938. Über Aktivierungseffekte mit Röntgenstrahlen am
- 54a. KEEBLE, F. & E. F. ARMSTRONG, 1912. The distribution of oxydases in plants. — Proc. Roy. Soc. London B 85:214—  
Tabakmosaikvirus. — Naturwiss. 26:740—741.
55. KOLLER, P., 1950. On the pigment formation in the *D-black rabbit*. — J. Genet. 22:
56. KOLZTOFF, N. K., 1928. Physikalisch-chemische Grundlage der Morphologie. — Biol. Zbl. 48:545—574.
57. KRÖNING, F., 1950. Die Dopareaktion bei verschiedenen Farbenrassen des *Meerschweinchens* und des *Kaninchens*. — Arch. Entwmech. 121:470—484.
58. KUHN, R., 1940. Über die Befruchtungstoffe und geschlechtbestimmende Stoffe bei Pflanzen und Tieren. — Angew. Chem. 55:1—6.
59. KUHN, R. & F. MOEWUS, 1940a. Über die chemische Wirkungsweise der Gene *Mot. M<sub>D</sub>* und *Gathe* bei *Chlamydomonas*. Ber. dtsh. chem. Ges. 75:547—559.
60. KUHN, R. & F. MOEWUS, 1940b. Wie kommen die Verhältniszahlen cis-trans-Croceindimethylester bei den getrennt-geschlechtlichen Rassen von *Chlamydomonas* zustande? — ibid. 75:559—562.
61. KÜHN, A., 1938. Grenzprobleme zwischen Vererbungswissenschaft und Chemie. — Ber. d. Chem. Ges. A:71:107—114.
62. KÜHN, A., 1941. Über eine Genwirkkette der Pigmentbildung bei *Insekten*. — Nachr. Akad. Wiss. Göttingen math. phys. Kl. 251—261.
63. KÜHN, A., E. CASPARI & E. PLAGGE, 1955. Über hormonale Genwirkungen bei *Ephestia kühniella* Z. — ibid. 2:1—50.
64. KURSSANOW, A. L. 1956. Anwendung der Vakuum-Infiltrationsmethode für die qualitative Bestimmung synthetisierender und hydrolysierender Wirkung von Invertase in lebenden Pflanzgeweben. — Biochimija 1:269—292.
65. LOEB, J. 1909. Die chemische Entwicklungserregung des tierischen Eies. — Berlin.
66. LOEB, J. & M. M. CHAMBARLAIN, 1915. An attempt at a physico-chemical explanation of certain groups of fluctuating variation. J. exper. Zool. 19:559—568.
67. MICHAELIS, P., 1938. Die Vererbung. Hdb. d. Pflzchtg. 1:99—149.
68. MORGAN, T. H., 1926. Genetics and the physiology of development. — Amer. Nat. 60: 489—515.

69. MOEWUS, F., 1940. Über die Mutationen der Sexual-Gene bei *Chlamydomonas*. — Biol. Zbl. 60:597—626.
70. MULLER, H. J., 1922. Variation due to change in the individual gene. — Amer. Nat. 56: 52—50.
71. MYRBÄCK, K., 1956. Über den Amylasegehalt von *Gerste* reiner Linien. — Enzymologia 1:280—287.
72. NEWTON, R. & W. R. BROWN, 1951. Die Katalaseaktivität des Pressaftes von *Weizen*-pflänzchen in ihrer Beziehung zu Kälteresistenz (refer.). — Canad. J. Res. 5:353—356.
- 72a OKANENKO, A. S., 1957. On the biochemical characteristics of some sorts of beetroot. — Bull. Acad. Sci. URSS Cl. math. nat. Sér. biol. 1957:1871—1901.
73. ONSLOW, M. W., 1915. A contribution to our knowledge of the chemistry of coat-colour in animals. — Proc. Roy. Soc. London B 89:56—58.
74. OPARIN, A. J., 1957. Enzyme systems as the basis of physiological characters in plants. Bull. Acad. Sci. URSS Cl. math. nat. Sér. biol. 1752—1754.
75. OVERBEEK, J. v., 1955. The growth hormone and the dwarf type of growth in *corn*. — Proc. Nat. Acad. Sci. USA 21:292—299.
76. OVERBEEK, J. v., 1958. Auxin production in seedlings of dwarf *maize*. — Plant Physiol. 15:587—597.
77. PATRUSEV, V. J., 1957. On the inheritance of biochemical characters by animals and its relation to their growth. II. The catalase content in the blood of *horned cattle* and the *sheep*. — C. R. Acad. Sci. URSS 15:579—584.
78. PLATE, L., 1955. Vererbungslehre II:955—996.
79. RIEHL, N., W. TIMOFÉEFF-RESSOVSKY & K. G. ZIMMER, 1941. Mechanismus der Wirkung ionisierender Strahlen auf biologische Elementareinheiten. — Naturwiss. 29:625—639.
80. ROSS, H., 1941. Über die Verschiedenheiten des dissimilatorischen Stoffwechsels in reziproken *Epilobien*-Bastarden und die physiologisch-genetische Ursachen der reziproken Unterschieden I. — Z. Vererbgs. 79:505—529.
81. RUBIN, B. A., 1956. Das Verhältnis der synthetischen und hydrolytischen Aktivität der Saccharase als Sortenmerkmal bei *Zwiebeln*. — Biochimija 1:467—478.
82. RUBIN, B. A., 1957. The direction of enzymatic activity as a basis of sort differences in cultivated plants — Bull. Acad. Sci. URSS Cl. math. nat. Sér. biol. 1755—1770.
83. RUBIN, B. A. & O. J. LUTIKOVA, 1940. Enzymatische Wirkung in *Erbsen* in Beziehung auf Entwicklung und Produktivität. — C. R. Acad. Sci. URSS 27:55—56.
84. RUBIN, B. A. & L. J. NAUMOVA, 1954. Enzymaktivitás mint fajtajelleg (orosz). — C. R. Acad. Sci. URSS 1954:486—492.
85. RUBIN, B. A. & L. J. NAUMOVA, 1955. The problem of biochemical characteristic of variety in vegetables. — ibid. 1955:341—344.
86. RUBIN, B. A. & SZISZAKJAN, 1959. A levelek enzymes tevékenységének jellegzetessége a különféle *almafajták* termésének érésével kapcsolatban. (orosz). — Biochimija 4:210—219.
87. RUSSEL, W. L. 1959. Investigation on the physiological genetics of hair and skin color. — Genetics 24:645—667.
88. SCHMALFUSS, H. & H. WERNER. 1926. Chemismus der Entstehung von Eigenschaften. — Z. Vererbgs. 41:285—358.
89. SCHRÖDER, H., 1952. Die Phenolfärbung des *Roggenkorns* als Sortenmerkmal. — Forsch. Landw. 7:339—340.
90. SCHULTZ, J., 1952. The developmental system affected by the genes for eye color in *Drosophila*. — Z. Vererbgs. Supplem. 2:178—179.
91. SCHULTZ, W., 1925. Verhalten der einzelnen Färbungsgene zur Dopareaktion bei *Kaninchen*rassen. — Arch. Entwmech. 105:677—710.
92. SCOTT—MONCRIEFF, R., 1957. The biochemistry of flower colour variation. — Persp. of Biochem. London. 230—243.
93. SEIFRIZ, W., 1956. Protoplasm—Newyork.

94. SEREBROVSKY, A. S., 1929. A general scheme of origin of mutations — Amer. Nat. 65:
95. SMIRNOVA, M. J. & M. N. LAVROVA, 1955. A különböző szójabab-fajták vegyi összetételének változékonysága. (orosz). — Trudi po prikl. Bot. Genet. i Selekt. 5:73—105.
96. SOSA-BOURDOUIL, C., 1954. Recherches génétiques sur quelque caractère biochimique du genre *Pisum*. — Bull. biol. France Belgique 5:249—355.
97. STUBBE, H., 1958. Genmutation. I. — Hb. d. Vererbgswiss. 25. Berlin.
98. STUBBE, H., 1940. Neue Forschungen zur experimentellen Erzeugung von Mutationen. — Biol. Zbl. 60:115—129.
99. SYSAKYAN, N. M., 1957. The direction of invertase action as an index of draught resistance and forwardness in cultivated plants. — Bull. Acad. Sci. URSS Sér. biol. 1771—1780.
100. SZISZAKJAN, N. M. & A. KOBJAKOVA, 1958. Az enzimhatás iránya, mint a kultúrnövények szárazságtűrésének jegye (orosz). — Biochimija 2:687—699.
101. TIMOFÉEFF-RESSOVSKY, N. W., 1940. Eine biophysikalische Analyse des Mutationsvorganges. — Nova Acta Leop. 9:209—240.
102. TIMOFÉEFF-RESSOVSKY, N. W., K. G. ZIMMER & M. DELBRÜCK, 1955. Über die Natur der Genmutation und der Genstruktur. — Nachr. Ges. Wiss. Göttingen 1:189—245.
103. TOVARNITSKY, V. J., 1957. Studies on the biochemical characterization of sorts in the soy-bean. — Bull. Acad. Sci. URSS, Cl. math. nat. Sér. biol. 1905—1912.
104. TROLAND, L. T., 1917. Biological enigmas and the theory of enzyme action. — Amer. Nat. 51:521—550.
105. VOSS, J., 1958. Über sorteneigene Oxydations- und Reduktionsfermente bei *Triticum sativum*, ihre Verwendbarkeit zur Sortenunterscheidung. Angew. Bot. 20:265—295.
106. WADDINGTON, C. H., 1959. The physicochemical nature of the chromosome and the gene. Amer. Nat. 73:500—514.
107. WHELDALE, M., 1909. Note on the physiological interpretation of the mendelian factors for colors in plants. — 5th Report to the Evol. Comm. Roy. Soc.
108. WOLSKY, S. & CSIK L., 1942. Mennyiségi különbségek a *Drosophila melanogaster* vad-típusának és „ebony“ mutációjának dehidrogenáze enzimrendszerében. — Magyar Biol. Munk. 14:465—469.
109. WOLTERECK, 1911. Beitrag zur Analyse der „Vererbung erworbener Eigenschaften“: Transmutation und Präinduktion bei *Daphnia*. — Verh. dtsh. Zool. Ges. 1942:
110. WRIGHT, S., 1916. Color inheritance in mammals. — J. Hered. 8:575—
111. WRIGHT, S., 1954. Physiological and evolutionary theories of dominance. Amer. Nat. 68: 24—55.
112. WRIGHT, S., 1942. Physiology of the genes. — Physiol. Rev. 21:487—527.
113. WRIGHT, D. M., 1956. On the molecular structure of chromosome. — Protoplasma 25: 550—569.
114. YAMAFUJI, K., J. HIRAIWA & S. GOTO, 1956. Die Amylaseaktivität als Rassenmerkmal bei den Seidenraupen. — Biochem. Z. 286:229—251.