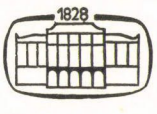
# A MAGYAR TUDOMÁNYOS AKADÉMIA

## BIOLÓGIAI TUDOMÁNYOK OSZTÁLYÁNAK

# KÖZLEMÉNYEI

SZERKESZTI
SZENTÁGOTHAI JÁNOS

XV. KÖTET 1—2. SZÁM




AKADÉMIAI KIADÓ, BUDAPEST
1972

# A MAGYAR TUDOMÁNYOS AKADÉMIA
## BIOLÓGIAI TUDOMÁNYOK OSZTÁLYÁNAK
# KÖZLEMÉNYEI

A SZERKESZTŐ BIZOTTSÁG TAGJAI
BALOGH JÁNOS, STRAUB F. BRUNÓ, SZABOLCSI LÁSZLÓNÉ, TIGYI JÓZSEF,
TÖRŐ IMRE, ZÓLYOMI BÁLINT, SALÁNKI JÁNOS

SZERKESZTI
SZENTÁGOTHAI JÁNOS

TECHNIKAI SZERKESZTŐ
DÉZSI LÁSZLÓ

SZERKESZTŐSÉG: MTA BIOLÓGIAI OSZTÁLYA BUDAPEST V., MÜNNICH FERENC U. 7

KIADÓHIVATAL: BUDAPEST V. ALKOTMÁNY U. 21.


A Magyar Tudományos Akadémia Biológiai Osztályának Közleményei változó terjedelmű füzetekben jelennek meg. Négy füzet alkot egy kötetet. Évenként egy kötet jelenik meg.

Az MTA Biológiai Osztályának Közleményei részére kéziratok a következő címre küldendők:

Budapest V., Münnich Ferenc u. 7., Dézsi László technikai szerkesztő.

Közlésre el nem fogadott kéziratokat a szerkesztőség lehetőleg visszajuttat a szerzőhöz, de felelősséget a beküldött kéziratok megőrzéséért vagy továbbításáért nem vállal.


A Közlemények előfizetési ára kötetenként 60 forint. Megrendelhető belföldre az Akadémiai Kiadónál (Budapest V., Alkotmány u. 21. Pénzforgalmi jelzőszám 215-11488) külföldre a „KULTÚRA" Könyv- és Hírlap-Külkereskedelmi Vállalatnál (Budapest I., Fő utca 32. Pénzforgalmi jelzőszám: 218—10909) vagy annak külföldi képviseleteinél és bizományosainál.


A Magyar Tudományos Akadémia Biológiai Tudományok Osztálya és Orvosi Tudományok Osztálya a következő idegen nyelvű folyóiratokat adja ki:

*Acta Biochimica et Biophysica*
*Acta Biologica*
*Acta Botanica*
*Acta Chirurgica*
*Acta Medica*
*Acta Microbiologica*
*Acta Morphologica*
*Acta Paediatrica*
*Acta Physiologica*
*Acta Zoologica*

E lapok hivatottak a magyar biológiai és orvosi tudományok eredményeinek legjavával a külföldet megismertetni.

A cikkek angol, német, francia vagy orosz nyelven jelennek meg, a szerző kívánsága szerint, összefoglaló pedig további egy, ill. két nyelven. A dolgozatot magyar vagy a megfelelő idegen nyelven az alábbi címekre kell beküldeni:

Acta Biochimica et Biophysica szerkesztősége, Budapest XI., Karolina út 29. (Dr. Boross László).

Acta Biologica szerkesztősége, Budapest IX., Tűzoltó u. 58. Szövet- és Fejlődéstani Intézet (Dr. Bernád Irén).

Acta Botanica szerkesztősége, Budapest XIV., Vajdahunyadvár, Növénytár (Dr. Allodiatoris Irma).

Acta Chirurgica szerkesztősége, Budapest VIII., Üllői út 78/b. Urológiai Klinika (Dr. Rényi-Vámos Ferenc).

Acta Medica szerkesztősége, Budapest VIII., Szigony u. 43. KOKI (Dr. Stark Ervin).

Acta Microbiologica szerkesztősége, Budapest IX., Gyáli út 4. OKI (Dr. Dömök István).

Acta Morphologica szerkesztősége, Budapest IX., Tűzoltó u. 58. Szövet- és Fejlődéstani Intézet (Dr. Bernád Irén).

Acta Paediatrica szerkesztősége, Budapest VIII., Bókay János u. 53. I. sz. Gyermekklinika (Dr. Véghelyi Péter).

Acta Physiologica szerkesztősége, Pécs, Rákóczi út 80. (Dr. Korányi Lajos).

Acta Zoologica szerkesztősége, Budapest VIII., Baross u. 13. Természettudományi Múzeum (Dr. Soós Árpád).

# A MAGYAR TUDOMÁNYOS AKADÉMIA BIOLÓGIAI TUDOMÁNYOK OSZTÁLYA 1972. ÉVI KÖZGYŰLÉSI BESZÁMOLÓJA

BALOGH JÁNOS

Osztályunk legutóbbi beszámolóját az 1970. évi közgyűlésen tartotta. Ez a közgyűlés két szempontból is rendhagyó volt: egyrészt a felszabadulás óta eltelt negyedszázadra pillantott vissza, másrészt ekkor kezdődött Akadémiánk életében az az új szakasz, amely — ha elveiben nem is — de gyakorlatában, célkitűzéseiben reformnak számított. Közgyűlésünk egybe esett az MSZMP Központi Bizottsága tudománypolitikai irányelveinek meghirdetésével, jobban mondva az ebből fakadó feladatok megvalósításának kezdetével is.

A közgyűlés Akadémiánk életében számvetés, és egyúttal program is. Ezt tesszük most is két év távlatában, és kérjük, hogy a biológus közvélemény értékelje tevékenységünket; mondjon véleményt javaslatainkról, hogy ezzel a kritikai állásfoglalással segítse munkánk eredményes folytatását.

Működésünk formáját, feladatainkat az alapszabály így fogalmazza meg:

„Az Akadémia részt vesz a tudományos kutatások országos irányításában. Feladata, hogy a tudományos kutatás fejlesztésének és eredményei gyakorlati hasznosításának előmozdításával, a kutatási munkának a társadalmi célokkal való összehangolásával, a társadalomtudományok marxista—leninista alapon művelésével, az ezekkel kapcsolatban felmerülő elvi és módszertani kérdésekben irányt mutató állásfoglalásával hozzájáruljon hazánkban a szocializmus anyagi és kulturális feltételeinek erősítéséhez, a tudományos munka és a gyakorlati élet alkotó együttműködésének előmozdításához, a tudományoknak az emberiség általános javát szolgáló előrehaladásához."

## Feladatok

Feladataink megvalósításához a Biológiai Osztály első ülésén kezdtünk hozzá. Ezen az ülésen laza formában áttekintettük a feladatokat, és egyeztettük a legfontosabbnak tartott elveket.

Ezek: A legszorosabb kapcsolat fenntartása és továbbépítése a társosztályokkal: az Agrártudományi és Orvosi Osztállyal; valamint az Akadémia Természettudományi II. (biológiai) Főosztályával; megkeresni azt a

néhány legfontosabb problémát, amelyen keresztül feladatunknak: a tudomány és a tudománypolitika országos szinten való befolyásolásának a legjobban megfelelhetünk.

A kiemelt problémák a következők voltak:

1. a biológia oktatása és a biológiai műveltség kérdése;
2. a bioszféra és ehhez kapcsolódva a természetvédelem kérdése;
3. a távlati tudományos kutatási terv: a kutatási főirányok meghatározása és kidolgozása.

### Tanácskozó tagok

Munkánk hatékonysága érdekében az akadémikusokból és levelező tagokból álló, szorosabb értelemben vett testületi osztályt tanácskozó tagokkal bővítettük. Elvünk az volt, hogy a Bizottságok szorosabb kapcsolatba kerüljenek az osztállyal: ezért a nem akadémikus bizottsági elnökök tanácskozó tagok lettek. A szorosabb kapcsolat érdekében az agrár- és ipari kutatást is képviseletre kértük Osztályunkban.

### Bizottságok átszervezése

Szakbizottságainkat a működésképes „kritikus tömeg" szem előtt tartásával átszerveztük úgy, hogy a biológia lehető legszélesebb képviselete kapjon szerepet. Az Antropológiai és Hidrobiológiai témabizottságot e két tudományterület megnövekedett fontosságának megfelelően fontos szakterületi feladatok elvégzésére kértük fel; így mintegy „egyenrangúvá" emeltük többi bizottságainkkal. Ezzel hosszú idők vélt vagy valódi sérelmét orvosoltuk, és formálisan is felhívtuk a figyelmet az ezen a két területen jelentkező tudományos szükséglet elismerésére.

### Bioszféra ülésszak

Az újjászervezett Osztály első nyilvános szereplése az 1970. novemberi akadémiai tudományos ülésszakon volt. Az ülésszak egyik központi témája a „bioszféra", a maga széles interdiszciplináris spektrumával jó vizsgatétele volt a tudományos osztályok együttműködési készségének. Az előkészítésben és az ülésen az Akadémia minden érintett osztálya lelkesen közreműködött, s ezzel együtt a mi szervezési munkánk sem volt csekély. Önelégültség nélkül megállapíthatjuk, hogy ez a tudományos ülésszak Osztályunk számára sikeres próba volt.

### Rovarbiológia

Az előbbi, szélesebb körű tevékenységünk mellett néhány fontos speciális kérdéssel is foglalkoztunk. Felhívtuk a figyelmet a rovarbiológiai kutatások

jelentőségére, problémáira. Ennek hatását a tihanyi Biológiai Kutatóintézet rovarfiziológiai kutatásainak kiszélesítésében, valamint a SzBK Genetikai Intézetében kezdeményezett rovargenetikai kutatásokban mérhetjük le. Ugyanakkor tisztában vagyunk azzal, hogy ez a két kezdeményezés a ránk váró feladatok megoldásához még nem elegendő.

## Vízkötés biológiája

Ernst Jenő tagtársunk kezdeményezésére munkacsoport alakult „A vízkötés biológiája és fizikája" c. téma interdiszciplináris kérdéseinek megbeszélésére és a konkrét kutatási feladatok együttes művelésére. Már az első megbeszélésen alapvető kérdések tisztázódtak és körvonalazódtak az együttműködés konkrét formái. A közös munka elvi kérdéseiről a III. és VIII. Osztály elnökei, valamint az érdekelt főtitkárhelyettesek az Akadémia elnökének részvételével előzetes tárgyalást folytattak.

## Kongresszusi irányelvek

Az Akadémia testületének a Párt részéről történő megbecsülését jelentette, hogy a Párt az MSZMP X. kongresszusának irányelveit hozzászólásra megküldte. Ajánlásaink, észrevételeink között szerepelt, hogy az oktatási módszerek minden szinten, elvi és módszertani szempontból gyökeres változtatásokra szorulnak. Ezeket a reformokat a nemzeti jövedelemből történő súlyos ráfordítással kell keresztülvinni. Felhívtuk rá a figyelmet, hogy alap- és középfokú oktatási szinten nincs meg a kiváló szellemi képességek ápolásának feltétele. Felsőoktatásunkban az ösztöndíj-rendszer az átlagos képességűeket támogatja, de az igazán kiválóakat sokszor valósággal sújtja. Tudományos fejlődésünkre hátrányosan hat, hogy a kutatógárda egészét érintő anyagi elismerés más értelmiségi csoportokkal összehasonlítva kedvezőtlen.

## Az ifjúság problémái

Ide kívánkozik ifjúsági problémáink egyike: a hátrányos helyzetben levő, nagy többségükben munkás-paraszt fiataloknak tanulási, továbbtanulási kérdése. Ez a kérdés világszerte jelentkezik, és nálunk is más vonatkozásban bukkan fel, mint a felszabadulás előtt, vagy az azt követő években. A tudományos és technikai forradalom óriási szellemi koncentrációt kíván, és egyetlen nép számára sem engedi meg, hogy az elkallódó igazi tehetségek helyét társadalmi kontraszelekció útján középszerűek foglalják el. Ezért nálunk is ismét szükségessé vált, hogy a tehetséges fiatalok felszínre kerülését legszélesebb társadalmi rétegekből biztosítsuk. Többek között ezért jött létre az Ifjúságpolitikai Tanács. A Tanács munkáját a magunk részéről is szeretnénk

elősegíteni, ezért ajánlást tettünk, hogy kutatóhelyeink, kutatóink segítik a hátrányos helyzetű fiatalok továbbtanulását. Segítségünket ajánlások, tanácsok formájában, és az oktatásban való közvetlen részvétellel kívánjuk megvalósítani. Erről a helyről felhívással fordulunk a kutatók legszélesebb táborához: ki-ki a maga munkahelyén és lehetősége szerint vegye ki a részét ebből a munkából.

## Távlati tervek

Ezeket követően munkánk javarészét a távlati kutatási tervek előkészítése és kormányunk elé terjesztése tette ki. Előljáróban le kell szögeznünk, hogy bár ezzel kapcsolatos testületi feladatunk a bírálat volt, testületeink minden tagja minden szinten kivette a részét a tervkoncepció kidolgozásából is. Megállapítható, hogy testületeink állásfoglalásai mély tudományos lelkiismeretességet és felelősséget tükröztek. Ilyen egységes alapállás mellett nehéz a kiemelés. Ha mégis ezt tesszük, elsősorban a Biofizikai Bizottság aktivitását kell kiemelnünk, amellett a harcos kiállásuk mellett, hogy a „Bioreguláció" főirányban a hármas kritérium egységén belül a mechanizmus kutatása legyen az a vörös vonal, amelyet követni kell.

A „Bioszféra" főirány kidolgozásában testületeink egységesen azt az elvi álláspontot fogadták el, hogy a bioszféra leromlását a természeti törvények nem-ismerése és sorozatos durva megsértése okozta. A bioszféra védelme tehát csak ezeknek az objektív törvényeknek ismeretében lehet eredményes. Ezért az ilyen irányú alapkutatások fokozása, az eredmények, ajánlások figyelembevétele minden bioszférával kapcsolatos gyakorlati intézkedésben elengedhetetlen.

## Együttműködés az ÉVM-mel

Rendkívül örvendetes, és a tudománypolitikában szinte egyedülálló, hogy ennek az elvi álláspontnak elfogadásáért nem kellett harcot folytatni, mert a kor szavát megértő hatóságok szinte kivétel nélkül magukévá tették. Így különféle építési, területfejlesztési hatóságok véleményünket kérték arról a várható hatásról, amelyet az építési terveik a környezetre gyakorolnak. Ilyen szempontok szerint véleményeztük a velencei-tavi üdülőterület építését, valamint a Mátra—Bükk fejlesztési tervét is. Az ÉVM egyéb konkrét javaslataink mellett elfogadta azt az ajánlásunkat, hogy a nagyobb szabású építkezések tervezését bioszféra-védelmi előterv alapján kezdjék meg. Amikor megelégedéssel nyugtázzuk, hogy a tudományos szerepkörünk ilyen új feladatokkal bővült, fel kell hívni a magyar biológusok figyelmét, ezzel nagyon komolyan elköteleztük magunkat.

## Természetvédelem

Ugyanakkor, amikor a környezetvédelem építési-ipari hatásáért felelős minisztérium részéről ilyen szoros együttműködés van kialakulóban, nem mehetünk el szó nélkül a mellett a probléma mellett, hogy az Országos Természetvédelmi Hivatalnak a tudományos kutatással kapcsolatos igénye, együttműködési szándéka minimálisnak is alig mondható. Legyünk önkritikusak, és tételezzük fel, hogy az együttműködés, egymás kölcsönös segítésének súlyos hiányai, személyi konfliktusokká éleződött problémákból adódnak. De ha ez csakugyan így lenne, még ez sem lehet gátja a kutatómunka feltételei biztosításának és nem láthatja kárát a közügy, a közös cél. Mennyivel hatékonyabbak lennének a környezetvédelemmel kapcsolatos intézkedéseink, ha az Akadémia, mint országos szintű tudományos testület és az OTVH mint országos hatáskörű hatóság, közösen érvényesítené ajánlásait. Az Akadémia nincs bekerítve, és a közös munkához nem követelmény a legfelsőbb szintű belépési engedély. E kérdés záróakkordjaként, a múlt évben az Akadémia érdekelt tudományos osztályai felkérést kaptak, hogy jelöljenek tagokat az új Természetvédelmi Tanácsba. Mi is tettünk javaslatot. A tanácstagokat felkérték, de érdemi munkára a mai napig nem került sor. Az előző Tanácsot egy formális, alakuló üléstől eltekintve 10 évig egyetlen alkalommal sem hívták össze. Összehasonlításképpen megemlítem, hogy egyik önmagában is legkitűnőbben működő intézetünk: a tihanyi Biológiai Kutatóintézet szükségesnek tartja, hogy termelését, problémáit, terveit évenként legalább egyszer tudományos tanácsa elé terjessze, holott ezt nem írja elő törvényes rendelkezés számára.

## Biológiai Központ

1971. április 2. jelentős dátuma a magyar biológiának. Hosszú évek harca, fáradsága, gondja gyümölcseként birtokba vettük a Szegedi Biológiai Központot. Az ország, valamint Akadémiánk vezetőinek bizalmát megnyerve megvalósult az az igényünk, hogy egyik legnagyobb anyagi igényű és legmodernebb alapkutatásunk szilárd alapokra helyeződjék. Jogosan várhatjuk és reméljük, hogy az itt felnövő ifjú gárda — és ez a jelző nem irodalmi, mert a kutatóknak több mint a fele 30 év alatti! — tapasztalt vezetőik irányítása mellett aktív központja lesz a biológia interdiszciplináris művelésének. Erre a reményre feljogosítanak bennünket a Központ kutatási tervei, amelyeket Osztályunk gondos, lelkiismeretes ajánlásokkal ellátva nemrég hagyott jóvá. Kötelességünknek tartjuk, hogy a Központ munkáját, fejlődését minden tőlünk elvárható módon segítsük, és ugyanerre kérjük az egész magyar biológus társadalmat is.

Észre kell vennünk, hogy a nagy tudományos beruházások közül talán hosszú időkre az utolsók közt megvalósult alkotásunk figyelő és kritikus sze-

mek kereszttüzében áll. Talán vannak olyanok is, akik a Központtal szemben gyors eredményeket, és megalapozatlan igényeket támasztanak. A Központ munkájával szemben mi is a legmagasabb igényeket támasztjuk, de hangsúlyoznunk kell, hogy létesítését az alapkutatások megerősítésére hagyták jóvá, és elsőrendű feladata, hogy ennek a követelménynek tegyen eleget. Ami pedig a gyors és látványos eredményeket illeti: éppen a munkájukkal szemben támasztott legmagasabb igények eleve kizárják a gyors, kirakatba-való látszateredményeket.

## Tanszéki kutatások

A Szegedi Biológiai Központ megvalósulása fölött érzett örömünkben sem feledkezhetünk meg másik kötelességünkről, a legnépesebb kutatótábor: a tanszéki kutatók problémáinak figyelemmel kíséréséről. Elmúlt évi közgyűlésünkön a IV—V. osztályokkal és Főosztályunkkal közösen ennek jegyében tartottuk meg „A tanszéki kutatások jelentősége és problémái" című vitaülésünket. Mint tanszéki kutató és az Osztály vezető testületének tagja elmondhatom, hogy a testület és a szakigazgatás az ott felmerült kérdésekkel nem csak ilyen ünnepélyes és nyilvános alkalommal foglalkozik. A tudománypolitikai alapelveknek megfelelően napi tevékenységünk jelentős részét az ezzel kapcsolatos munka tölti ki. A tanszéki munka és támogatás egyedi problémáinak megsegítése mellett törekednünk kell arra, hogy a rokonterületek munkásságát jobban összefogjuk és koordináljuk. Ezen a téren a kutatóhelyektől több kezdeményezést várunk. Általában arra kérjük tanszéki kutatóinkat, hogy mind a kezdeményezésekben, mind a dolgok megvalósításában az eddiginél nagyobb mértékben vegyenek részt. A tudománypolitikai életben való nagyobb aktivitás sokban előmozdítaná a tanszéki kutatások és tanszéki kutatók gondjainak megoldását.

## Adminisztráció

Az Osztály különösen az elmúlt évben rendkívüli mértékben megsokasodott feladatok között dolgozott. Voltak, akik úgy fogalmaztak, hogy az Akadémián a bürokrácia általában megnövekedett, de mi ezzel a véleménnyel nem tudunk egyetérteni. Korunkra a tudomány és a technika rendkívül bonyolult fejlődése jellemző, és ez a bonyolultság elkerülhetetlenül bonyolítja a tudomány adminisztrálását is. Osztályunk munkája a legegyszerűbb módon adminisztrálva is nagy terheket jelentett, mert az elmúlt időszakba estek a beszámolók és tervkészítés: két háromévenként megismétlődő munka. Az Osztály egész adminisztratív munkáját két akadémikus (az elnök és helyettese), egy tudományos titkár és egy adminisztrátor látja el. Ebben a helyzetben döntő fontosságú, hogy akadémikusaink, bizottsági tagjaink és minden, munkánkba

bevont kutatónk, munkája megvalósulását kísérje figyelemmel és ha szükségesnek látja, közvetlenül segítse elő.

## Beszámolók és tervek

A közelmúlt egyik legnagyobb és a biológia jelentős területére kiterjedő munkánk a hároméves kutatási beszámolók és a középtávú tervek véleményezése volt. Jelentős területet kell mondanom, bár feladatunk az egészre kiterjedő lett volna. A hiányosságok elemzése önálló és nagy téma. Most nem volna helyénvaló elmerülni benne, de nem szabad elfelejtenünk. Hosszú évek tapasztalatain okulva végre meg kell találnunk az ésszerű és hatékony lebonyolítási módot. Kísérletképpen megpróbáltuk a beszámolók küllemi, műfaji és tartalmi káoszát némileg rendbetenni. Egységes elvű bírálati formulát dolgoztunk ki. Ennek visszhangja általában pozitív, de szeretnénk további véleményeket kapni. Felhívjuk a figyelmet arra, hogy a tervekkel kapcsolatos munkát nem fejeztük be. Bizottságaink bíráltak, elismertek, de ajánlásokat is tettek. Ezek megvalósítása, a még szükséges szakmai támogatás, koordináció, kooperáció létrehozása jövőbeni munkánk egyik fontos feladata lesz.

## A főirány nem klub

A tervek alapján nem lehet mindig egyértelműen eldönteni: mi tartozik a „Bioreguláció", illetve a „Bioszféra" főirányba és mi a biológia egyéb területeire eső kutatás. Ez sok esetben csak akkor tisztázódik, ha a ténylegesen elvégzett munkát megfelelő szakmai fórumon bemutatják és megvitatják. Talán még nem sikerült eloszlatni egy kezdeti tévhitet, ezért ismételten ki kell jelentenünk, hogy a főirány nem a javak különleges elosztásában részesülő klub, hanem olyan tudományos cél, amelyet csak nagyfokú integrációval, az anyagi és szellemi eszközök koncentrációjával érhetünk el. Természetes, hogy ebbe a csoportosulásba nem mindenki tartozhat bele, de aki nem ebbe az irányba halad, nincs kirekesztve sem a tudományból, sem a támogatásból, sem az elismerésből, ha eredményei arra érdemessé teszik.

## A Bizottságok értékelése

Ilyen összefoglaló beszámoló alkalmával szokás a tudományterületeket, Bizottságokat egyenként is értékelni. Ezt most nem tesszük meg azért, mert az elmondott és fel nem sorolt munkák mögött minden Bizottságunkat ott tudjuk. A jövőben viszont megtesszük: javaslom, — talán úgy, — hogy mindenre kiterjedő számadás helyett vegyük egyetlen tudományterület és bizottsága, vagy bizottságai munkáját vizsgálat alá. Ezt már 1970-ben is megtettük, amikor az ökológiát és állatetológiát célozta meg a beszámoló; ma megállapít-

hatóan kevés sikerrel. A sikertelenség mögött többféle ok húzódott meg: részben a hazai helyzetelemzés hiánya, részben az, hogy munkánknak abban a szakaszában minden figyelmünket a Szegedi Biológiai Központ megteremtésére kellett koncentrálnunk. A megoldatlanul maradt kérdéseket azonban — többek között — a környezetvédelem oldaláról felmerülő parancsoló kényszer is napirenden tartja, úgyhogy nem tudunk, de nem is akarunk a nyitott kérdések elől kitérni.

## Könyvkiadásunk

Könyvkiadásunk az utóbbi években hanyatló tendenciájú, de ez szerencsére csak az ún. önálló művekre vonatkozik. Sorozataink: az Állatvilág, Studia, Symposia élőek, korszerűek. A könyvkiadásban különösen a szintetizáló munkákat hiányoljuk. Igaz, hogy az információ-csere gyors, az ismeret-özön pedig rövid közleményeket követel; de ugyanez az ismeret-özön megteremtette a modern szintézisek, — úgy mondhatnánk: kis kézikönyvek — igényét is. Nagyobb figyelmet kellene szentelni a számtalan részeredmény elméleti kérdéseinek és hiányát érezzük egy korszerű elméleti biológiának is. Bár kézirat-szegények vagyunk, mégsem változtatunk azon az alapelvünkön, hogy csakis kész kézirattal foglalkozunk. Szép tematikák, tervek mellett nem kötjük le magunkat, de kiadunk minden olyan könyvet, amelyet szakfórumok arra méltónak tartanak.

## Kézikönyvek

Itt kell megemlítenünk két elismerésre méltó kezdeményezést: két Bizottságunk, felismerve az igényt és a hiányt, elhatározta, hogy kollektív munkával készít el egy-egy kézikönyvet, illetve tankönyvet. A két Bizottság a Hidrobiológiai és a Biofizikai Bizottság. Mindkét mű elkészítésén aktívan dolgoznak, bár megjegyzendő, hogy a hidrobiológiai kézikönyv már megjelenhetett volna, ha előbb oldják meg a személyi nehézségeket.

## Acták és szerkesztésük

Actáinkkal a körülményekhez mérten meg lehetünk elégedve, de nem így a magyar-nyelvű folyóiratainkkal. Ezekbe leginkább olyan közlemények kerülnek, amelyek idegen nyelvű lapjainkban nem kaptak helyet. Addig nincs baj, amig ez csupán azért történik, mert a közlemény tárgya nem tart igényt nemzetközi érdeklődésre. Aggodalomra csak az ad okot, ha ez a szelekció a közlemény minősége alapján megy végbe.

A tudományos kölemények használhatósága, informatív jellege iránti nemzetközi követelmény egyre inkább nő. Az információ-csődből való kike-

rülésben csak a gépek segíthetnek, azok viszont csak rendszerezett ismereteket fogadnak be, dolgoznak fel és adnak vissza. Ezért az Osztály egységes szerzői-szerkesztői utasítást dolgoztatott ki és kíván kötelezően bevezetni. Be kell mindenkinek látni, hogy ez nemcsak a közösség, hanem az egyén érdekét is szolgálja, és hogy ez a pusztán technikai jellegű előírás a legkisebb mértékben sem uniformizálja a közlemény lényegét jelentő gondolatokat.

## Nemzetközi rendezvények

Nemzetközi kapcsolataink legszélesebb fórumai nemzetközi rendezvényeink voltak. Két év alatt 12 ilyen rendezvényünk volt és ezek során az ilyen összejövetelek minden típusát kipróbáltuk. Erről a helyről is köszönetet mondok mindenkinek, aki szervező munkával, részvétellel segített ebben a nehéz munkában. Azt a széles körű elismerést, amelyet rendezvényeinken elértünk, tekintsék saját sikerüknek, és a jövőben is legyenek segítségünkre ebben a munkában. Tapasztalatként megállapíthattuk, hogy a legtöbb konkrét hasznot a szűk körű, legfeljebb 50—60 fős tanácskozásoktól várhatjuk. Nagyobb létszámú és heterogén tematikájú rendezvényt csak nemzetközi kötelezettség esetén szabad elvállalnunk.

A végzett munka legfontosabb részéről ennyit kívántunk elmondani. Beszámolónk szándékosan nem teljes és szívesen vesszük az elmondottak kiegészítését, bírálatát. A számvetés után következzék további terveink, feladataink megbeszélése. Az Osztály soron következő munkájában alapelvként tűztük magunk elé, hogy elsősorban a megkezdett feladatokat fejezzük be; újat csak akkor vállalunk, ha az a biológia szempontjából nagy fontosságú és ha elegendő erőnk, kapacitásunk van elvégzésére.

## Postgraduális képzés

A biológiai oktatással kapcsolatban több megoldott feladat mellett még előttünk áll a postgraduális képzés problémája. Középiskoláinkban sok olyan idősebb tanár működik, aki az egyetemen sem molekuláris biológiát, sem ökológiát nem tanult, ezért a legkorszerűbb biológiai ismereteket nem megfelelően oktatja. A biológiai oktatás circulus vitiosus-ának jelenleg ez a leggyengébb pontja, ezért a TTK-kal és az Országos Pedagógiai Intézettel együttműködve sürgősen meg kell tenni a megfelelő lépéseket.

## Együttműködés

Bizottságaink a beszámolók és tervek alapján áttekintést kaptak az országban folyó kutatásokról. Ezekben szinte valamennyi tudományterületre vonatkozóan megtalálható az együttműködés, vagy legalább a kölcsönös

tájékoztatás igénye. Elsősorban a bizottságok feladata, hogy felszínen tartsák ezt a kérdést, és ajánlják, ha kell, segítsék a rokonterületen működő kutatók együttműködését.

## Vitaülések

Szó volt róla, hogy sokak számára problémát jelent a különböző főirányokhoz való tartozás kérdése. Ezeket a problémákat valószínűleg tisztázni lehetne olyan vitaüléseken, amelyeket a folyó és tervezett kutatások ismertetése céljából rendeznénk. Az ilyen eszmecserében konkretizálódik, hogy mi van a tömören megfogalmazott és gyakran általánosságban mozgó elgondolások mögött és remélhető, hogy kölcsönös megegyezés, meggyőzés útján a kérdéses témák megfelelő helyre kerülnének.

## Bizottságok

Bizottságaink 1950. óta — kisebb formális módosításoktól eltekintve — változatlan formában, klasszikus tudományterületi megoszlásban működnek. Ezzel nem akarjuk azt mondani, hogy konzervatívokká váltak, hiszen a kor követelményeinek mindig igyekeztünk eleget tenni és újat hoztunk létre, ha az szükségesnek látszott. A bizottságok összetételében tekintettel voltunk az interdiszciplinaritásra: komplex bizottságokat szerveztünk. Az akadémiai reform után most talán a fejlődés újabb szakaszához érkeztünk. Bizottságaink sok adminisztratív kötelezettségtől szabadultak meg: több idő van magával a tudománnyal törődni.

Ha a problémák differenciálódását klasszikus tudományterületi bizottságainkkal próbáljuk követni, növelni kell tömegüket és ez tapasztalat szerint a hatékonyság csökkenésével jár. Ezért probléma-centrikusan kellene gondolkozni, és kísérletképpen néhány olyan új szervezeti formájú bizottságot létrehozni, melynek feladata egyes diszciplínák konkrét művelése lenne. Anélkül, hogy példát kívánnék mondani, inkább általánosságban mutatok rá: a neurobiológia, az izomkutatás, a membránkutatás, vagy a bioszféra-kutatás területén bizonyára hasznos lenne ilyen probléma-bizottságokkal kísérletezni.

## Tudományos társaságok

Tudományos társaságaink az új elnökségi döntés folytán a testületeink hatáskörébe kerültek. Bár nagy önállóságot élveznek, a velük való törődés munkánkat, gondjainkat sokszorozza; anyagi nehézségeik pedig köztudottak. Ezen felül van egy komoly elvi kérdés is: legtöbb tudományos egyesület különböző szövetségbe tömörül. Hazánkban két nagy természettudományi szövetség létezik: a METESZ és a MOTESZ. Ezekben vagy a mi testületeinkkel,

bizottságainkkal azonos, vagy rokon-profilú egyesületek, szakosztályok működnek. Az Akadémia új feladatának megfelelően az ország egész tudományos vérkeringését igyekszik figyelemmel kísérni, és ebben a széles horizontban gondolkodni. Társaságainknak is követni kellene ezt az utat, és fel kellene ismerni, hogy létérdekük megtalálni az utat a legszélesebb társadalmi bázison álló szövetségek valamelyikébe. Szeretnénk, ha mindenki világosan látná: nem megszabadulni akarunk társaságainktól, hanem az említett szövetségeken keresztül közelebb kerülni a legszélesebb, és a gyakorlathoz közel álló kutatórétegekhez. Az elmondattakkal kapcsolatban arra is fel kell hívni a figyelmet, hogy a párhuzamos tudományos társaságok, egyesületek világszerte megszűnnek, fuzionálnak. Ez a fejlődés iránya, és nekünk is erre az útra kell lépnünk; kellő tapintattal megoldva az ezzel kapcsolatos személyi kérdéseket. Kérjük az ülés résztvevőit, foglaljanak állást ebben a kérdésben is.

## A biológia fejlődése

Tisztelt Osztályülés! A biológia az elmúlt negyedszázadban rendkívül egyenlőtlenül fejlődött. Szemtanúi voltunk a molekuláris biológia robbanásszerű fejlődésének; olyan forradalmi felfedezéseknek, amelyek az élő anyagról, és az életjelenségek egész soráról alkotott korábbi elképzeléseinket alapvetően átformálták. Ez az egyenlőtlen fejlődés a felszabadulás utáni magyar biológiát példátlanul nehéz helyetben találta: hiszen éppen azon a területen — a molekuláris biológiában — voltunk súlyosan visszamaradva, ahol ez a robbanásszerű fejlődés megindult. Szívós tudománypolitikai harccal, koncentrációval, az egész biológus társadalom elismerésre méltó belső fegyelmével szinte a tizenkettedik órában sikerült elérni, hogy a Szegedi Biológiai Központ felépüljön, ezzel a magyar biológiának világviszonylatban is nagyszerű otthont teremtettünk. De a Központ még meg sem kezdte a munkát, amikor a világ biológiájában váratlanul ugyanolyan robbanásszerűen, mint a molekuláris biológia: új súlypont: a környezetbiológia jelentkezett.

## Kettős súlypont

A biológia jelenleg világszerte azon fáradozik, hogy a kutatást ehhez a kettős súlyponthoz adaptálja. Ezt a világtendenciát tükrözi a magyar biológia tervezése is, melynek során, mint ismeretes, a „Bioreguláció", vagyis az életfolyamatok szabályozása főirány mellett a „Bioszférát" a környezetbiológiai jellegű főirányt emeltük ki. Mindez azonban csak a cél kijelölését jelenti; az oda vezető út kimunkálása lényegében még előttünk áll. Nem általjuk magunkat: ez az út nem lesz könnyű. A bioregulációs súlypont fő erőssége: a Szegedi Biológiai Központ éppen csak megnyílt, és évek telhetnek bele, amíg zökkenésmentesen, folyamatosan termelő tudományos nagyüzemként fog működni.

Addig is minden egészségtelen korlátozás nélkül biztosítani kell számára az életlehetőségeket. Ezen a területen a legnagyobb ígéretet az jelenti, hogy a Központ munkatársai többségükben nagyon fiatal, 30 év alatti kutatókból állanak.

## A környezetbiológia problémái

Sokkal nyugtalanítóbb a helyzet a másik súlypont: a környezetbiológia jövőjét illetően. Nem az tűnik aggasztónak, hogy ez a terület nem rendelkezik intézetekkel, és hogy anyagi ellátottsága általában nagyon szerény. Ezek a hiányosságok az erők átcsoportosításával, megfelelően keresztülvitt koncentrációval, az arányok bizonyos módosításával fokozatosan kiküszöbölhetők. A legnagyobb gondot az jelenti, hogy ezek a területek éveken át csak szinten tartottak voltak, tehát elöregedtek. A molekuláris biológia 30 év körüli korátlagával szemben a környezetbiológiához számítható kutatók korátlaga jócskán negyven felett van, és ez az, amit nagyon aggasztónak tartunk. Minden tisztelet az idősebbeknek — sajnos, a tudományban a negyveneseket ilyennek tekintjük — de a lendület, rugalmasság, ötletgazdagság általában a fiatalok sajátja. Ebből következően talán nagyobb figyelmet kellene szentelni kutatógárdánk egésze korfájának alakulására, és többet törődni vele, hogy azok az ágak is egészségesen fejlődjenek, amelyek éppen kevesebb napot élveznek. Ez hasznos lenne az egész fa fejlődése, egészséges asszimilációja szempontjából is. Hogy mindezt miképpen oldjuk meg: annak kimunkálásában segítsen ez a tudományos grémium is.

# HOZZÁSZÓLÁSOK

*Szentágothai János elnök:* Megköszönöm Balogh János osztályelnök-helyettes beszámolóját. Megnyitom a vitát. Szokásainknak megfelelően természetesen a vita sem időben, sem tematikában nem korlátozott, mégis szeretném a figyelmet felhívni arra, hogy a beszámoló második harmadának a végén vagy a negyedik negyed elején a bizottságokkal kapcsolatban látszólag szervezeti, de a valóságban elvi szintig menő kérdések merültek fel. Az ittlevők közül bizonyára nagyon sokan hallották az Akadémia elnökének tegnapi expozéját, amely szerint ez a kérdés a Közgyűlés zárt részében is mint részletesen megvitatandó probléma szóba fog kerülni. Nem árulok el titkot, ha azt mondom, hogy a Balogh János elnökhelyettes által előterjesztett és a szűkebb vezető grémium által kidolgozott anyag az én véleményemet is tükrözi és az Elnökség e kérdésekkel foglalkozó ülésein ilyen értelemben óhajtanék majd felszólalni. De természetesen nagyon érdekelne bennünket, ha az Osztály tagjai, valamint elsősorban vendégeink, tehát a biológusok szélesebb közösségének tagjai hozzászólnának, mert „több szem többet lát". Fontos volna, hogy ez a kérdés is szóba kerüljön, de ismétlem, tematikusan egyáltalában nem akarjuk korlátozni a vitát.

Kérem szíveskedjenek akár az elmondottakhoz, akár egyé b témát érintő kérdésekhez hozzászólni.

*Tétényi Péter:* Tisztelt Osztályülés! A tegnapi elnöki referátumban és a mostani vita folyamán is felmerült bizottsági problémához kívánok hozzászólni.

Tizenöt éve, amióta a Gyógynövény Kutató Intézetet, mint multidiszciplináris intézményt vezetem, számos bizottság tagja vagyok, mert minden érintkező tudományterületen úgy érezték, hogy intézetünk bekapcsolódására szükség van. Épp ma is érkezett egy ilyen megtisztelő felkérés a mezőgazdasági miniszter részéről, az egyik újonnan alakított műszaki fejlesztési bizottságba. A felkérés — és a harmadik év végi köszönet — megtisztelő, de amikor vége szakad egy ilyen szakasznak, és mérlegelünk, akkor kiderül, hogy nem tettük meg mindazt, amit lehetett, vagy kellett volna, mert nem volt eléggé

operatív a bizottság. A TMB-bizottságok ebből a szempontból kivételek, mert azokban döntést kell hozni.

Mai bizottsági rendszerünket jobb és korszerűbb, átgondolt eljárással feltétlenül úgy kell fejleszteni, hogy a programhoz, a feladathoz szervezzük a végrehajtást, de nem bizottsági formában! Már csak az is, hogy a mai bizottságoknak titkárai vannak — mintha valami titok volna a munkában — múlt századbeli. Jobb, ha a feladatot egy szervezőre bízzuk, aki felelős a végrehajtásért, míg a feladatterületet managing director fogja össze.

Jó példát mondhatok a gyógyszeripar (Chinoin) egyik kutatási témájáról, az elmúlt évből, amelynél az Orvosi Osztálytól a Kémiai Osztályig, de még a Gyógynövény Kutató Intézet is érdekelt. Itt a prosztaglandin-témát úgy szervezték, hogy egy kandidátust állítottak a feladatra, aki összekapcsolta az együttműködőket s ezenkívül még propagandát fejtett ki a téma előrehaladása érdekében, — s természetesen az anyagi feltételek biztosításával is kellett törődnie. Amikor egy-egy kutatási szakasz lezárult, mintegy félévenként, sor került az egyenrangú, kollektív vitaülésre. Ez nem csupán beszámoló volt, de a további kutatási irány meghatározója is. Az előrehaladás feltétele, hogy az elnöklő managing director biztosítsa: a sokféle kutatási ág egyforma súllyal szerepelhessen. Tapasztalati tény ugyanis, hogy a gyógyszeriparban 30 kísérleti irány közül csak egyetlen futhat be, a többi 29 nem ér célt — még ha ismereteinket bővíti is s ezért a tudomány szempontjából nem hiábavaló. A kutatás kezdetén, előre nem lehet kitalálni, s nem is szabad korlátozni, hogy a 30 közül melyik vezessen célhoz. Mindegyiket vinni kell — s ez a managing director felelőssége — amíg a téma el nem jut a gyakorlati eredményig. Említésre méltó, hogy a vitaülések között kiadványt bocsájtanak közre a téma előrehaladásáról, az érdekelt kutatási területek dokumentációjával.

Ez a kutatás szervezési eljárás olyan járható út, amelyet a régi tudományterületi bizottságok mellett egy-két tématerületen ki lehet próbálni.

Másik észrevételem a szegedi Biológiai Központon kívüli kutatók korátlagára vonatkozik.

Bizonyos, hogy az egyetemek, minisztériumok személyzeti és munkahelyi politikájával segíteni lehet a tudományos intézetek fiatalodását. Erre különleges lehetőséget nyújt a most elfogadott távlati tudományos kutatási rendelet, mely a fő irányokat meghatározza, s amelynek az utánpótlás biztosítása éppen olyan lényeges eleme, mint bármelyik más rész. A szétszórt, nem differenciált kutatóhelyek szervezhetők és megfelelő tudományos utánpótlásuk biztosítható, ha ehhez a kellő jóakarat az érdekelt szervek részéről megvan.

Harmadik megjegyzésem: sajnálom, hogy nem volt szó a bevezetőben a biológiailag aktív vegyületek hatásáról. A Gyógynövény Kutató Intézet érdekelt a témában, mely, mint fő feladat a Nehézipari Minisztériumhoz tartozik, bár az MTA-n belül egy másik főosztályhoz. Hadd reméljem, hogy erre

is vonatkozik az, amit a bevezető a külső kapcsolatokban közölt: itt nincsenek elválasztó kerítések.

*Láng István:* Tisztelt Biológiai Tudományok Osztálya! Tisztelt Elvtársak! Az Osztály tartalmas beszámolója részletes tájékoztatást adott arról a tényleg sokoldalú és változatos tevékenységről, amelyet az osztálybizottságok, az egyes szakemberek végeztek az elmúlt esztendő folyamán. Másrészt a beszámoló irányt szabott ahhoz, hogy felkészülhessünk a tudományos élet és ezen belül a biológiai kutatás olyan aktuális feladatára, mint az új távlati kutatási tervek és az ezekből származó feladataink. Ezzel kapcsolatban szeretnék — szíves engedelmükkel — olyan témát érinteni, amely tudományos közéletünknek megítélésem szerint valóban fontos kérdése, amelyre olyan sokan hivatkoznak különböző fórumokon és amelyet nagyon eltérően értelmeznek szakembereink. Ez a téma a mobilitás. Gyakran halljuk és olvassuk ezt a kifejezést, amikor tudományos közéletünk különböző kérdéseit boncolgatják. Általában azt értik alatta, hogy a kutató munkahelyet változtat, illetve immobilitás esetén erre gondolnak, hogy nincs mozgás olyan értelemben, hogy egyik helyről a másikra megy a kutató. A mobilitásnak ilyen értelmezése rendkívül leszűkített, egyoldalú és talán nem is a lényegre tapintó felfogás. A mobilitásnak különböző megnyilvánulási formái vannak. Személy szerint ezek közül viszonylag legkevésbé fontosnak a munkahely változtatását értem.

A mobilitás leginkább észrevehető fajtája a térbeli mobilitás, amely nagyjából két csoportra osztható: országon belüli és országon kívüli mobilitásra.

Az országon belüli mozgás a legnehezebb a kutatási szférában, amelybe beleértem a kutatóintézeteket és az egyetemi tanszékeket is. A másik formája a termelési szféra és a kutatás közötti mozgás, illetve az államigazgatási és egyéb adminisztrációs területek és a kutatási szféra közötti mobilitás.

Jogosnak tekintek minden kritikát, amely túlságosan megmerevedettnek, stabilnak tartja a jelenlegi helyzetet, amikor alig van mozgás az országon belül.

Őszintén szólva, kicsit pesszimista vagyok, amikor arról van szó, hogy a következő 10—15 évben várható-e nagyobb kutatói mozgás az országon belül. A lakásviszonyok és az egyéb szociális körülmények nem adnak lehetőséget a nagyobb mozgásra és egészen mások az objektív feltételek Budapesten, mint a vidéki városokban. De az igazsághoz ugyanakkor hozzátartozik az is, hogy jelenleg azokat a lehetőségeket sem használjuk ki ezen a téren, amelyek valóban megvannak, mert a közfelfogás olyan, hogy az intézetváltoztatás nehezen lemosható foltnak számit.

Egyetértek azokkal a nézetekkel, hogy a kutatóintézeteinkben való alkalmazás nem jelenthet eleve kritika nélküli garanciát az alkalmazás időtartamára. Adottságaink sokáig olyanok lesznek, hogy optimális anyagi-dologi ellátást nem fogunk tudni biztosítani a kutatás valamennyi területén. Értem ez alatt a műszert, vegyszert, a felszerelési tárgyakat, az utazási lehetőségeket,

ezért a kutatói kvalitás igen fontos termelési, produktivitási tényező, amely nálunk lényegesebb, mint olyan országokban, ahol nagyobb az egy főre eső nemzeti jövedelem. Adottságainkon belül nem szabad lemondanunk az országon belüli kutatói mobilitás további szorgalmazásáról, de tudatában kell lennünk annak, hogy ennek objektív korlátai is vannak. Az országon kívüli mobilitást nem akarom hosszasan érinteni. Utazási statisztikánkat igen sok ország megirigyelhetné. Örvendetes módon növekszik a nagyon hosszú (értem alatta a hat hónapnál hosszabb), és a nagyon rövid (néhány napos) kiküldetések száma. Ez a két forma a leghatékonyabb és a közöttük levő egy-két hetes utak számát erősen csökkenteni kell az előbbiek javára.

A mobilitás másik nagy csoportja, amelyről kevesebbet beszélünk, de amelyet személy szerint elsőrendű fontosságúnak tartok: a tematikai mobilitás. Ez sem öncél, ez is csak eszköz a valódi cél: az újabb, korszerűbb tudományos ismeret megszerzéséhez és valódi kutatási eredmények eléréséhez.

Az, hogy egy kutató vagy kutatócsoport vagy akár egész kutatóhely ma milyen tudományos eredmény produkálására képes, tulajdonképpen eldőlt néhány évvel ezelőtt. Eldőlt akkor, amikor az adott kutatóhely műszereit megrendelték vagy amikor nem tudták azokat megrendelni, amikor a kutatók módszertani felkészülését megszervezték vagy amikor nem szerveztek meg semmit. Ezért a tematikai mobilitás sem lehet túlságosan gyors vagy gyakori, mert akkor csak mobilitás lesz és nem produktum.

Nemcsak a tematikai immobilitást helytelenítem, hanem a tematikai kapkodást is. Az esetek többségében a viszonylag lassú tematikai mobilitás jellemző kutatásainkra, mintsem az ellenkező tendencia. Az új távlati kutatási terveink főbb vonalaikban jók és a korszerű keretek konkrét tartalommal való megtöltése olyan feladat, amely előttünk áll. Nagyon lényeges, hogy a bioregulációs és a bioszféra kutatási fő irányon belül a konkrét kutatási tervek valóban dinamikusan és mozgékonyan igazodjanak a fontos kutatási tervekhez. Azt hiszem, hogy a tematikai mobilitásnak más formában kell megvalósulnia a kutatóintézetben és másként az egyetemi tanszéken. Valószínű, hogy a tanszéki kutatásoknál még inkább szükséges nagyfokú mobilitás, hiszen az új kutatási és technikai eredmények első számú adaptációs felvevő területe a tanszéki kutatás, vagy legalábbis annak kellene lennie.

Van szervezeti mobilitás is, ami alatt a kutatási feladat megoldására alakult különböző összetételű munkacsoportok mennyiségi és minőségi összetételének változását értem. Sajnos, ezen a téren is mozdulatlanság jellemzi kutatásainkat. Igaz, hogy kinevezési és besorolási rendszerünk és az ezzel járó anyagi juttatás inkább statikus szemléletre és taktikázásra ösztönöz, mintsem dinamizmusra.

Tisztelt Biológiai Osztály! A mozdulatlanság és a mozgékonyság között sok átmeneti forma van. A túlzott mobilitás nem nagyon növeli a kutatás hatékonyságát, de a túlságos stabilizálódás személyi, tárgyi, szervezeti és

tematikai feltételekben sem alkalmas a fejlődés nyomon követésére olyan rohamosan kibontakozó tudományágban, mint a biológia. Nagyon gondosan kell mérlegelni az optimális mobilitás feltételeit, mindenképpen differenciáltan szükséges a mobilitás iránti igényt kielégíteni. Véleményem szerint jelenlegi adottságaink között elsősorban a tematikai és a szervezeti mobilitást lenne célszerű fokozni.

Tisztelettel kérem a Biológiai Tudományok Osztályát és a bizottságokat, hogy szakmai véleményüknek időben történő kifejezésével adják meg a tudományos alapot és a kellő segítséget a szakigazgatási vezetők részére, hogy a kutatásaink koncentrálásához, korszerűsítéséhez és hatékonyságuk növeléséhez az optimális mobilitást ne csak megálmodjuk, hanem meg is valósíthassuk.

Köszönöm szíves figyelmüket.

*Elődi Pál:* Igen tisztelt Tudományos Osztály! A beszámoló megtisztelő mértékben foglalkozott a bizottságok munkájával, én is ehhez szeretnék néhány szót fűzni. Elsősorban nem a formai problémákat kívánom taglalni, ezt előttem Tétényi Péter megtette. Nem is azon akarok vitatkozni, hogy a bizottsági vagy más forma a helyesebb-e, a manager vagy a titkár a megfelelő irányítója-e a bizottságnak. Ha az a lényeges, hogy a managernek van pénze, a titkárnak nincs pénze, nagyon valószínű, hogy nálunk a formát tekintve, a második megoldást választják.

Arra szeretnék rámutatni, hogy a bizottságok szervezetében a fennálló követelményeket illetően ma már bizonyos fokú ellentmondás van. Igen pozitív az, hogy — tapasztalatom szerint — a Biológiai Osztály a bizottságok szakmai állásfoglalását komolyan veszi, többé-kevésbé elfogadja, támaszkodik ezekre a véleményekre. Minthogy ezeknek a bizottságoknak a működése semmiféle kódexbe nincs lefektetve, lehetőségük van arra, hogy a szakma adott igényeinek megfelelő állásfoglalást alakítsanak ki, kérdéseket, problémákat és javaslatokat vessenek fel. Úgy érzem, hogy a bizottságok a szakmai lelkiismeret szabad fórumai. Ilyen tekintetben a bizottságokkal nincs különösebb probléma. A probléma vagy az ellentmondás a bizottsági szervezet és a feladatokat illetően abból adódik, mint ahogyan a beszámolóban is elhangzott, hogy a bizottságokat olyan diszciplínák szerint szervezték meg annak idején, amelyek ma már egyetemi előadások vagy tankönyvek címeiként szerepelnek. A helyzet pedig az, hogy ilyen formában a valóságban semmiféle probléma nem jelentkezik, hanem sokkal komplexebben, összetettebben, sokkal változatosabban. Példa erről a bioreguláció, de talán még sokkal inkább a bioszféra-problematika, amely a természettudományok szinte összes ágainak modern ismereteit felhasználja az egyes kérdések megoldásában. Ilyen komplex probléma megválaszolására az adott szervezet, egyik bizottság sem tarthatja magát kompetensnek, hiszen nem rendelkezik azokkal a szakemberekkel és szakismeretekkel, amelyek a hozzáintézett kérdések megválaszolásához szükségesek.

Az igények változásának megfelelően célszerű lenne a szervezeti formákat olyan tartalommal megtölteni vagy átalakítani, hogy a korszerű igényeknek valóban megfeleljenek. Ennek sok lehetősége van: régi bizottságok meghagyása megfelelő kibővítéssel átszervezés, ad hoc bizottságok létrehozása, különféle munkabizottságok létrehozása, olyanoké, amelyek az adott komplex területen még inkább alkalmasak interdiszciplináris témák átfogására, amelyek mélységben és szélességben sokkal inkább tudnak az adott problémáról korszerű analízist adni, mint a jelenlegi bizottságok. Ilyen szervezet lértehozása nemcsak a Biológiai Osztály vezetőségének a munkáját, hanem az adott területen tevékenykedők kutatását is nagymértékben elősegítené.

Hogy ennek mi a legalkalmasabb formája, ennek megvitatása nem ilyen széles plénumra tartozik, ez hosszas gondolkodást érdemlő probléma. A tudományos közvélemény érvényesülése, a tudományos irányítás demokratikus továbbfejlődése nemcsak a tudományos kutatást irányító testület számára adna igen jelentős segítséget munkájához, hanem a kutatók számára is, azok számára, akik a megvalósítás mindennapi problémáival küszködnek.

*Ponyi Jenő:* Tisztelt Elnök Úr! Tisztelt Tudományos Ülés! Felszólalásom a bioszféra-program egy kis részletkérdését érinti: a Balaton vízének tisztaságát, általában a Balaton környezetének védelmével kapcsolatos kérdést.

Önök előtt ismeretes, hogy a Balaton jelene és jövője biológiai vonatkozásai jelenleg is az ország közvéleménye érdeklődésének középpontjában áll. Elégséges itt csak az utóbbi hónapok sajtócikkeire, rádió és TV adásaira gondolni. Ezek a megnyilvánulások azzal hozhatók összefüggésbe, hogy az ország népe szívügyének tekinti az egyik legfontosabb természeti kincsének védelmét.

Ezekből a megnyilvánulásokból azonban az is kicseng, hogy a Balatonnal kapcsolatos érdekek — a különböző „kihasználási" érdekekről van szó — nincsenek összhangban, ami azzal magyarázható, hogy a tó alapkérdései nem állnak mindenki előtt világosan. A Balaton hidrobiológiai kutatása fontos részét képezi az Akadémia bioszféra-programjának. Az elnöki beszámoló is nyomatékosan felhívta a figyelmet arra, hogy a bioszféra további elszennyeződését meg kell akadályozni és a kutatóknak mindent meg kell tenniök, hogy a meglevő károk ne nőjenek. Ugyanez vonatkozik természetesen a Balatonra is.

1965-ben, az emlékezetes balatoni halpusztulás évében újjászervezett tihanyi Hidrobiológiai Osztály kutatásai, a korábbi eredményekre építve, rámutatnak arra, hogy a Balaton tápanyag-készlete szegény, természetes haltáplálékbázisa az ötvenes évektől kezdődően rohamosan csökkent, ma pedig egzakt vizsgálatok bizonyítják, hogy a süllő továbbra is éhezik. Ennek a helyzetnek az előállásához hozzájárultak a vízbefolyások által hozott legkülönbözőbb szennyezőanyagok, mérgek. Ma már a Keszthelyi-öböl vizének biológiai állapota jelentősen eltér a tó többi területétől, a víz minősége kedvezőtlen

irányban változott meg. Az is beigazolódott, hogy itt a tó iszapjának szervesanyag-tartalma jelentős, amely bizonyos vonatkozásokban a rohamos feltöltődést is elősegítette. A Balaton-kutatás kapcsán az is kiderült, hogy a problémák sokkal összetettebbek, mint azt korábban és ma is gondolják, és világossá vált, hogy a bajokat csak akkor lehet megszüntetni, ha a vizsgálatokat mélységben és szélességben is kiterjesztjük.

Felvetődhet a kérdés, mit jelent a Balaton-kutatás összetettsége. Azt jelenti, hogy sok, egymáshoz szorosan kapcsolódó témával kell foglalkozni, amely a problémákat tényelegesen szélesíti. Intézetünktől, a közvélemény mellett, a legkülönbözőbb egyéb szervek is azt várják, hogy választ tudjunk adni a felvetett problémákra.

Melyek is ezek a problémák? Felsorolásszerűen:

1. A tóban lejátszódó jelenségek vizsgálata (plankton, víz- és iszapkémia, táplálékláncc, energetikai kérdések stb.).
2. Befolyó vizek szennyező hatásai (a szennyezés eredhet: mezőgazdaságtól, ipartól és településtől).
3. Halbiológiai, halászati kérdések.
4. Közegészségügyi, vízhigiéniai problémák.

Az előbbi felsorolás nem fontossági sorrendben történt. Tihanyi tapasztalat alapján kiderült, hogy a Balaton kérdései sokrétűen kapcsolódnak össze. A tihanyi Biológiai Intézet Hidrobiológiai Osztálya ezeket a feladatokat jelenlegi személyi adottságai mellett nem tudja ellátni, akkor sem, ha kutatásunkat ideálisan koordinált rendszerben tudnánk megoldani, azon egyszerű oknál fogva, hogy Balaton-kutatást komolyan csak azok végezhetnek, akik a Balaton partján élnek. 1965-ben mi is próbáltunk koordinált munkát végezni, akkor több, mint 15 különböző szerv és intézmény vett részt ebben a munkában. Kiderült, hogy a következő évben a 15 intézmény közül már csak 3—4-re lehetett számítani hathatósan a problémák megoldásában. Az volt a feladatunk, hogy választ adjunk erre a kérdésre; mik voltak a halpusztulásnak konkrét okai? Visszatérve a személyi feltételekre: ha összeállítjuk a Balaton-kutatással foglalkozó Tihanyi Intézet kutatóinak számát 1956-tól napjainkig, kiderül, hogy 1956-ban heten foglalkoztak Balaton-kutatással, jelenleg ugyancsak heten foglalkoznak ezzel, az osztályvezetőt is beleértve, ugyanekkor a feladatok megháromszorozódtak, — legalább. Akárhogyan nézzük ezt a kérdést, nyilvánvaló, hogy a személyi feltételek biztosítása összegében nem elég, ha nem párosul a tárgyi feltételek biztosításával. Itt óhatatlanul felmerül a Balaton-parti biológiai intézet fejlesztése. Ezen a helyen ezt szeretném kérni az Akadémia felelős személyeitől, szíveskedjenek ezt a kérdést megvizsgálni, mert úgy érezzük, hogy az elkövetkező időkben a problémák még nagyobb mértékű fokozódásával kell számolni, legalábbis a Balaton-kutatást tekintve, minden bizonnyal. A másik probléma a Balaton biológiai kutatásának koordinálása. Az elnöki és a főtitkári beszámolóban a koordinálás súlypontosan sze-

repelt. Néhány konkrét példát szeretnék erről mondani Intézetünk vonatkozásában, mert úgy gondolom, hogy a bioszféra program a Balaton kutatása szempontjából igen nagy jelentőséggel bír. A Balaton biológiai kutatásának koordinálásával a Magyar Tudományos Akadémia Hidrobiológiai Bizottságának javaslatára Szentágothai akadémikus, osztályelnök a tihanyi Hidrobiológiai Osztályt bízta meg. Ez a feladat számunkra nagyon megtisztelő, de kötelességünk is, azonban ennek a feladatnak csak akkor tudunk eleget tenni majd, ha az Akadémia megfelelő szervei hathatós támogatást nyújtanak.

Mire gondolok? Ismeretes, hogy a Balaton tágabb értelemben vett kutatásával igen sok intézmény foglalkozik, amelyek a legkülönbözőbb tárcákhoz tartoznak. Mi a közvetlen koordinációt érdemben akkor tudnók felvenni, ha már korábban tárcaszinten a kapcsolatok megvolnának, bizonyos kérdések eleve rendezve volnának. Megfelelő megértő segítséggel olyan információs és koordinációs központot lehetne a Balaton-kutatás vonatkozásában létrehozni, amely megvalósíthatná azt a nem is vágyálmot, hogy a Balaton jövőjét „biológiai-centrikusan" lehetne irányítani. Nem akarom a mérnököket bántani, de legalább a biológusoknak is azonos beleszólásuk lehetne a kérdések irányításába. Tapasztalatom szerint nem egészen így van. Ha így lenne, akkor a Magyar Tengert még sokáig olyan állapotban tudnánk megőrizni, mint amilyenben most van — sok ember örömére.

*Simon Tibor:* Tisztelt Elnök Úr! Tisztelt Biológiai Osztály! Én is régen foglalkozom szervezeti kérdésekkel és ez ad bátorságot ahhoz, hogy véleményt nyílvánítsak ebben a kérdésben. Azt gondolom, — természetesen elsősorban a saját, a Botanikai Bizottságban végzett több évtizedes munkámon lemérve — hogy bizottságaink jól látják el az egyes szakterületek ügyviteli munkáját. A hibát abban látom, hogy a bizottságok munkája meglehetősen egyhangú, ugyanazok az emberek mindig ugyanazokkal a kérdésekkel foglalkoznak. Itt tartok szükségesnek változtatást. A bizottságok munkáját a feladatokhoz kellene szabni. Ezt úgy értem, hogy bizonyos konkrét feladatok érdemi megoldására a bizottságon belül megfelelő tagot és külső szakembereket kellene felkérni és megbízni őket, hogy rendszeresen foglalkozzanak az ügyekkel. Lehetne ezeket témabizottságoknak, munkabizottságoknak nevezni.

Nálunk nagyon jól bevált ilyen, a botanikuskerti ügyekkel foglalkozó munkaközösség, de el tudok képzelni más jellegű munkaközösséget is. Ugyanakkor szükségesnek tartom azt is, hogy az egyes témák a többi kapcsolódó bizottságokkal közösen kerüljenek megvitatásra, ha a feladat a szakbizottság hatáskörét túlhaladja.

Nem helyes, pl. ha a komplex jellegű bioszféra-kutatás jelenlegi állását az egyes bizottságok külön-külön vitatják meg, hanem tárgyalják közösen és akkor eredményesebb lesz a munka.

Összefoglalva: úgy érzem, hogy a jelenlegi bizottsági rendszer munkáját

egyrészt szűkíteni kellene kis bizottságokra, másrészt bővíteni kellene interdiszciplináris bizottságok közötti munkára.

Még egy kérdéshez szeretnék hozzászólni. Az osztályelnöki beszámolóban szóba kerültek a könyvkiadás kérdései. Ha jól értettem, úgy exponálta az elnökhelyettes úr, hogy könyvtervezetekkel felkérésekkel nem foglalkozik az Osztály. Ezzel a magam részéről nem tudok egyetérteni, mert nem lehet várni minden szerzőtől, hogy maguk jelentkezzenek kész írásaikkal. Nagyon sok kiváló szakembert ismerek, akiket biztatni kell, a kiadás lehetőségét meg kell említeni, biztosítani kell számukra. Nem várható el, hogy a munkát készen letegyék az asztalra. Ezt nem szabad a spontaneitásra bízni, hanem az Osztálynak, a szakbizottságoknak komoly munkát kell kifejteniök ennek érdekében, hogy szülessenek művek. Az Osztálynak kell látnia, hol vannak hiányok és kifejezetten fel kellene szólítani egyes szakembereket, hogy írják meg ezt vagy azt az összefoglaló munkát. Elsősorban tudományterületet összefoglaló munkákra gondolok.

*Guba Ferenc:* Tisztelt Osztályülés! Láng főtitkárhelyettes elvtárs hozzászólásához szeretnék tenni néhány gondolatot. Nagyon lényeges kérdést érintett. Egyetértek azzal, hogy a mobilitás nemcsak elhatározás kérdése, hanem annak objektív feltételeit is meg kell teremteni. Ez nemcsak a lakáshelyzetre vonatkozik, hanem sok minden egyébre is. Többek között arra is, hogyha egy kutató valamilyen témára felkészül, akkor annak munkafeltételeit is meg kell teremtenie és ez általában költséges. Amíg egy adott témára felkészíti az ember saját laboratóriumi lehetőségeit, addig elég speciális felszerelésekre van szükség, ezek megszerzése pedig nagyon hosszú ideig tart. Amikor azután egy-egy munkacsoport bedolgozza magát valamilyen témába, nagyon nehéz az eszközöket átváltani más témára. Nagyon lényeges gondolatot vetett fel Láng elvtárs, amikor azt mondta, hogy az egyetemek inkább mobilisak, az egyes tanszékek kutatási témáit könnyebben lehet változtatni. Egy esetben van ez így amennyiben az egyetemet mint egyetlen kutatóhelyet tekintjük és nem tanszékekben gondolkodunk. Fel lehet szerelni az egyetemeket oly módon, hoyg igen különböző témákat az egyes tanszékek és az ott dolgozók érdeklődése szerint témacsoportba foglalnak, majd kis ráfordítással új kutatások megindítói lehetnek. Az erre való törekvés az egyetemeken megvan. A szegedi Orvostudományi Egyetem ilyen centralizált felszerelést vett tervbe és ennek érdekében komoly lépéseket tett. Az Akadémia ebben sokat segíthetne. pl. Kutatási megbízások adásával,

A bizottságokkal kapcsolatban az előttem szólóval nagyon egyetértek. Az lenne a fontos, hogy ezek munkája a jelenlegihez képest megváltozzék. Erre vannak próbálkozások. Amikor például a Biofizikai Bizottság felmérte a három év eredményeit, témabizottságokat hozott létre saját kebelén belül, de nemcsak saját tagjaiból. Meghívta az egyes témákban otthonosan mozgó

szakembereket, akik képesek voltak arra, hogy nemcsak az Akadémia által támogatott munkahelyek munkáit gyűjtsék össze, hanem az országosan fontosakat mind. Az Akadémiának ez mindenképpen feladata, teljes áttekintő képet kell tudni adnia a tudomány hazai állásáról. Ez nyilván csak egyik formája a bizottságok szervezésének, hiszen az egyes területek összehasonlítására lehetőséget kell biztosítani, ezért interdiszciplináris bizottságok létrehozása elengedhetetlen.

A harmadik kérdés az Akadémiához tartozó tudományos egyesületek problémája. Konkrétan a Biokémiai Társaságban szemben találtuk magunkat azzal a helyzettel, hogy nemcsak mi vagyunk azok, akik a hazai biokémikusokat összefogják, hanem a MTESZ-en belül is van a biokémiával foglalkozó szakembereket is összefogó Csoport. Valóban ezen a téren komoly lépéseket kellene tenni nemcsak a Biokémiai Társasággal, hanem más biologiai egyesületekkel kapcsolatban is, hogy olyan közösségbe kerüljenek ezek az egyesületek, amely az adott hazai szakterületek minden képviselőjét össze tudja fogni. Esetleg a MTESZ-en keresztül volna erre mód, hiszen a MTESZ-ben működő Egyesületekkel meg lehet olyan egységet valósítani, — anélkül, hogy feladnánk azokat az előnyöket, amelyeket már megszerzett egy-egy ilyen társaság, mert ésszerűtlen volna ezeket feladni — hogy egységesebb tudományos képviseletek alakuljanak ki. Hogy biológiai színezetű egyesületek a MTESZ-en belül működhetnek, arra van példa, a MTESZ-en belül vannak összefogva pl. az agrártudományi egyesületek, amelyen belül jó néhány Társaság is működik.

*Farkas Gábor:* Tisztelt Osztályülés. Nem akartam hozzászólni, de a bizottságokkal kapcsolatos problémák miatt pár szót szólnék. Többen rámutattak ennek a problematikának különböző vonásaira, részben a terminológiára, részben arra, hogy a határterületek el vannak hanyagolva. Attól tartok, hogy nem ez a probléma lényege. A kérdés lényege az, hogy nincs a bizottságoknak jogkörük, ezért nem életképesek. Ezen nem lehet egyszerűen segíteni. A tudományos munka „szentháromsága": káderpolitika, pénz és nemzetközi kapcsolatok. Amíg a bizottságoknak e három vonatkozásban nem lesz valami jogkörük, addig a bizottságok tehetetlenek lesznek, a kutatóknak nem lesz kedvük bizottságokban dolgozni és ezen nem segít sem a terminológia, sem a határterületek összevonása, sem a komplex bizottságok. Ha a Főosztály (amely az Akadémiának operatív része) által feltett kérdésekre a bizottságok nem adhatnak olyan válaszokat, amelyeknek operatív jelentőségük van, akkor nem hiszem, hogy a bizottságok jelenlegi helyzetükből ki tudnak lábolni. Adhatnak távlati prognózisokat stb. de ezeknek a jelentősége messze alatta van a mindennapi élet fontos kérdéseinek. Ha valaki ez utóbbiakba nem tud beleszólni, annak nem sok kedve van bizonytalan (távlati) kérdésekkel foglalkozni. Ha valamit megkérdeznek az embertől és arra mond valamit, el kell várni,

hogy legalább 80%-os valószínűséggel a válasznak valami kézzelfogható következménye legyen. 60%-os valószínűséggel a meteorológusok dolgoznak.

*Balogh János:* Tisztelt Vitaülés! Engedjék meg, hogy válaszomban a hozzászólások sorrendjét kövessem. Egyedül a bizottságok kérdését szeretném külön kiemelni. mert ezt a kérdést több felszólaló is érintette. Farkas Gábor tagtársunk szerint a bizottságok hatásfoka százalékosan kifejezve nagyon alacsony, így meglehetősen pesszimista jövőbeli funkciójukkal szemben is. Úgy gondolom, hogy a bizottságok ökológiai modellű képződmények és az ökológiában pl. a fotoszintézis 1,5—2%-os hatásfoka már elfogadhatónak mondható. Ezért azt javaslom, hogy legyünk türelemmel ebben a kérdésben még akkor is, ha úgy látjuk, hogy jelenleg még nem értük el a szükséges hatásfokot. Több felszólaló a témabizottságok irányában látja a kivezető utat — így Tétényi Péter is —, de én is azt hiszem: ebben az irányban kell haladnunk.

Tétényi Péter elvtárs joggal hiányolja, hogy csak a bioregulációról és a bioszféráról beszéltünk és a harmadik nagy kutatási témát: a bioaktív kutatásokat nem érintettük. Mentségünkre szolgáljon, hogy elsősorban a Biológiai Osztályon lehorgonyzott témákból indultunk ki, de természetesen egyetértünk azzal, hogy az úgynevezett bioaktív kutatások fontosak és szükségesek.

Láng István főtitkárhelyettes elvtárstól nagyon elgondolkoztató megállapításokat hallottunk a tudományos mobilitással kapcsolatban. Egyetértek azzal, hogy amikor mobilitásról beszélünk, leginkább csak a földrajzi mobilitásra gondolunk, pedig nem ez a legnehezebben megoldható kérdése a tudományos mobilitásnak. A tematikai mobilitás hiánya minden terület lassú halálát jelentheti és ez ellen kell elsősorban védekeznünk. Van itt egy sereg felderítetlen kérdés, amelynek megoldásához talán szükség lenne a tudományos kutatás szociográfiai felmérésére is. Tisztázni kellene olyan kérdéseket, hogy pl. mi tart vissza kiváló fiatalabb kutatókat attól, hogy vidéki egyetemek tanszékeire elmenjenek, pedig ezeknél sokkal jelentéktelenebb, kisebb tudományos perspektívát nyújtó munkahelyeken dolgoznak. A mobilitást olyan őszintén és olyan kíméletlenséggel kell megnézni, ahogyan erre csakugyan szükség van. Nagyon örülnék, ha Láng elvtárs itt elmondott gondolatait bővebben kifejtve és írásban is viszontlátnánk, mert erről a kérdésről széles körök előtt gyűrűző vitát kellene kezdeni.

Nagyon elgondolkoztató megállapítás volt, amelyben Elődi Pál elvtárs a bizottságokat a szakmai lelkiismeret szabad fórumának nevezte. Fontosnak tartom, hogy ezen a helyen ilyen nyomatékkal esett szó bizottságaink etikai szerepéről, súlyáról is. Az egész Biológiai Osztály egyetért ezzel a megállapítással.

Nem lehet ma olyan biológus összejövetelt tartani, amelyen a Balatonról szó ne esne. Ez jelzi azt az aggodalmat, amelyet az ország minden lakosa világ-

hírű tavunk jövőjéért érez, de egyúttal jelzi azt is, hogy a környezetbiológiai gondolkozás egyre jobban átjárja az ország közvéleményét. Ponyi Jenő elvtárs aggodalomtól fűtött szavait teljes megértéssel hallgattuk. Válaszképpen megemlítem, hogy az osztálybeszámoló vezérgondolata az volt, hogy a bioszféra védelmét a biológiai egyensúly oldaláról kell megközelíteni. Meg vagyok róla győződve, hogy esetleges múltbeli hibák ellenére még nem késtünk el a jóvátehetetlen bajok megelőzésével a Balaton viszonylatában. Itt szeretnék azonban utalni arra, hogy hatáskörünk csak a problémák megfogalmazására terjed ki. Ezen túlmenően az állami szervek és az illetékes hatóságok intézkedései következnek, amelyet mi — amint hallottuk — jól vagy rosszul, vagy sehogy sem tudjuk befolyásolni, de befolyásolására törekednünk kell.

Simon Tibor a bizottsági kérdéssel kapcsolatban lényegileg ugyanazt a problémát ragadta meg mint mások más szervezési formában. A könyvtervezettel kapcsolatban valószínűleg félreérthetően fogalmaztam. Az Osztálynak nem az az álláspontja, hogy a könyvtervezettel ne foglalkozzunk, hanem az, hogy nem szerződhetünk könyvtervezetre. Ez nem jelenti azt, hogy nem inspirálunk hiányzó könyvek írására, mint ahogy a modern magyar elméleti biológia megírását attól a perctől támogatja az Osztály, amelyben erre alkalmas szerző jelentkezik. Mindenütt az a gyakorlat a tudományos könyvkiadásban.

Guba Ferenc elvtárs gondolata helyes, műszerek tekintetében valóban az egyetemek a legmobilisabbak. Bizonyos műszerezettségre és tematikai súlypontváltoztatásra célzott. Nem akarok gunyoros lenni, de ez az egyetemeken bizonyos fokig a szegénység mobilitása. Olyan kérdés ez, mint a bioszféra védelme Magyarországon: miután iparunk nem olyan fejlett, könnyebb bizonyos kérdéseket megoldani. Miután nincs tanszékenként paralel műszerparkunk, lehet központi műszerparkot úgy megteremteni, hogy ez valóban alkalmat adjon bármikori átcsoportosításra, ha pénz van hozzá.

Azt hiszem, feleltem minden kérdésre. Megköszönöm a hozzászólásokat. Kissé sajnálom, hogy a felszólalók korátlaga a kritikus 40 évet ismét nagyon túllépte.

*Elnök:* Tisztelt Biológiai Osztály! Kedves vendégeink! Azt hiszem valamennyiünk nevében megköszönhetem a nagyon tartalmas hozzászólásokat és a viszontválaszt, amelyet Balogh János elnökhelyettes rendkívül találóan és a lényegre tapintóan fogalmazott meg. Egy dologra szeretnék a bizottságokkal kapcsolatban utalni. Teljesen átérzem, amit Farkas Gábor mondott. Az ezzel kapcsolatban kirobbant taps persze nagyrészt hozzászólása szellemességének szólt, mégis sok mindent, amit mondott jogosnak érezzük valamennyien. De van ennek a dolognak egy másik oldala is: Elegen vannak itt olyanok, akik évek óta működnek bizottságokban. Álljon fel az aki emlékszik olyan esetre, amikor a Bizottság félreérthetetlenül leszögezte egy eredményre vagy kutatási

irányra, hogy az rossz, és az Osztály tovább támogatta volna azt a kutatást; vagy fordítva. Külföldön e tekintetben a bizottságok határozottabbak. Az Amerikai Egyesült Államokban korántsem minden jó és utánzásra méltó, de a tudományos bírálat tekintetében magasan felettünk vannak. Bizottsági rendszerünkön túlmenően saját magunkat is meg kell reformálnunk az irányban, hogy kimondjuk véleményünket. A hírközlésben és az automatikában is úgy van, hogy a jel csak akkor használható, ha a zajszintből kitűnik. A legtöbb bizottsági jelentés és vélemény információelméleti nyelven főleg „zaj" és nagyon kevés benne a hasznos „jel". Azt hiszem nyugodtan beszélhetek a Főosztály nevében is: ha világos és félreérthetetlen szakmai információt kapnak, döntésük és intézkedésük is világos és szabályozó jellegű lesz.

Megköszönöm megjelenésüket, aktivitásukat és ezennel az osztályülést bezárom.

A Magyar Tudományos Akadémia Biológiai Tudományok Osztálya tudományos ülése

A NEMZETKÖZI BIOLÓGIAI PROGRAM KERETÉBEN VÉGZETT HAZAI KUTATÁSOK EREDMÉNYEI

# A NEMZETKÖZI BIOLÓGIAI PROGRAM (IBP) ÉS HAZAI KUTATÁSOK ÁTTEKINTÉSE

BALOGH JÁNOS

ELTE Állatrendszertani Tanszéke, Budapest

Az elmúlt években egyre világosabbá vált, hogy a huszadik század tudományos és technikai forradalma több olyan problémát felvet, amellyel az emberiség fennállása óta még nem került szembe. A demográfiai robbanás, a városba özönlés és az energia-fogyasztás szinte elképzelhetetlen megnövekedése együttesen elérte azt a határszintet, amelyen túl a változások már az egész bioszféra egyensúlyát is fenyegethetik. Ezekkel a változásokkal kapcsolatban sürgős lépésekre: elsősorban a helyzetkép tudományos felvételére volt szükség, és ezt a helyzetképet a világ biológusainak kellett megrajzolnia.

A Tudományos Szövetségek Nemzetközi Tanácsa 1962-ben tulajdonképpen a tudományos világközvélemény kívánságának tett eleget, amikor Montalenti professzor elnökletével előkészítő bizottságot küldött ki az emberiségre nehezedő legnagyobb biológiai természetű problémák megvizsgálására. Az Előkészítő Bizottság a Tudományos Szövetségek Nemzetközi Tanácsának 10. közgyűlésén, 1963. novemberében, Bécsben terjesztette elő jelentését. A jelentés azt javasolta, hogy Nemzetközi Biológiai Program néven kutatások induljanak meg „a produktivitás és az emberiség jóléte biológiai alapjainak felmérésére". A kutatások mérjék fel világméretben a szárazföldek, az édesvízek és a tengerek szervesanyag-produkcióját úgy, hogy annak alapján megfelelő becsléseket végezhessünk a használatba vett és feltáratlan természeti erőforrások várható hozamára vonatkozóan; s ezzel együtt mérjük fel az emberi alkalmazkodóképességet a megváltozó környezeti feltételek között.

A javaslat kiemelte, hogy a program csak a produktivitással és az emberiség jólétével kapcsolatos olyan alapkutatásokra korlátozódjék, amelyeket a rendkívül gyors környezeti változások valóban sürgőssé tesznek és amelyek nemzetközi együttműködésre alkalmasak.

A Nemzetközi Biológiai Program I. közgyűlése Párizsban, 1964. júliusában ezeket az alapelveket 35 ország képviselője előtt elfogadta, s ezzel a Program tulajdonképpen életbe is lépett.

A magyar környezetbiológusok kezdettől fogva nagy érdeklődéssel kísérték a Programot. Akadémiánk mind az Előkészítő Bizottságban, mind a párizsi közgyűlésen képviseltette magát, és csak technikai nehézségeken

múlott, hogy a magyar nemzeti programot némi késéssel indítottuk be. A Nemzetközi Biológiai Program alapelvei nem voltak ismeretlenek a magyar biológusok előtt. Ma már tudománytörténeti tény, hogy az európai édesvízi produkcióbiológia egyik úttörője és elméleti megalapozója Maucha Rezső néhai tagtársunk volt. Az ő hatására, a helsinkii és az oxfordi szárazföldi produkcióbiológiai kutatások megindulásával egyidőben ez az irány hazánkban is fellendült. A botanikai alapokat a Soó Rezső, Máthé Imre, Zólyomi Bálint, a zoológiai alapokat a néhai Dudich Endre körül kialakult munkaközösségek rakták le, s ezeknek a kiváló személyiségeknek érdeme, hogy hazánk a kis kutató-létszám, az anyagi nehézségek ellenére is megfelelő nemzetközi szinten tudott a Programba bekapcsolódni.

A központi kezdeményezéshez alkalmazkodva nálunk is Nemzeti Bizottság alakult, de a tulajdonképpeni munka világszerte albizottságokban folyt. A kiemelt témáknak megfelelően általában a következő 7 albizottság működött:

1. Szárazföldi ökoszisztémák produktivitása PT
2. Produkciós folyamatok PP, két szekcióban:
   PP—P: fotoszintézis és a szoláris energiakötés,
   PP—N: nitrogénkötés
3. Szárazföldi ökoszisztémák védelme CT
4. Édesvízi ökoszisztémák produktivitása PF
5. Tengeri ökoszisztémák produktivitása PM
6. Emberi alkalmazkodóképesség vizsgálata HA
7. Biológiai források felhasználása UM

Hazánkban a fenti 7 albizottságból kettő: a tengeri ökoszisztémák és a biológiai készletek felhasználása, nem alakult meg.

A tulajdonképpeni munka tehát öt albizottságban folyt, és a többi, hozzánk hasonló fejlettségi szinten álló ország mintájára a szárazföldi és édesvízi produkció, a fotoszintézis és nitrogénkötés, valamint az emberi alkalmazkodóképességgel kapcsolatos élő-antropológiai vizsgálatok töltötték ki.

A Nemzetközi Biológiai Programban három fázist különböztetnek meg. Az első, preparatív fázis a Program megindulásától 1966-ig tartott; a második, operatív fázis az 1967—1971-es éveket foglalta magába; míg a befejező, vagy szintézis-fázis 1972-től 1974-it tart. Ez a fázis a most meginduló bioszféra-programmal esik egybe, és a résztvevők hallgatólagosan úgy értelmezik, hogy ebben a fázisban a Nemzetközi Biológiai Program fokozatosan átnő a Bioszféra-Programba. Más szóval, a világszerte meginduló Bioszféra-Program a Nemzetközi Biológiai Program folytatása és továbbfejlesztése lesz. A magyarországi kutatások főbb eredményeiről a most sorra kerülő előadások számolnak be. A beszámolók lényegében a második, operatív fázis munkáját ismertetik.

A tudományos kutatás történetében szinte teljesen egyedülálló az az óriási érdeklődés, amely a bioszféra-kutatásokat világszerte kíséri: az űrkutatás az egyetlen, amely ebben a tekintetben felveszi a versenyt vele. Pedig a kör-

nyezetbiológiai kutatások nem produkálnak olyan meglepően új eredményeket, mint az űrkutatás, az atomfizika, vagy a molekuláris biológia. Sőt, éppen ellenkezőleg: olyan kutatásokról van szó, amelyek nélkülöznek minden látványosságot; hiszen amint a sorra kerülő beszámolókból is látni fogják, a körülöttünk folyó anyag- és energiaáramlás egyes fázisainak feltárásáról, az ökoszisztémában forgalmazott élőanyag útjának, mozgási törvényszerűségeinek megállapításáról van szó

Hogy az emberek milliói rövid idő alatt mégis ennyire ezek felé a kutatások felé fordultak, annak egyszerű oka van. Mindenki világosan megértette, hogy ezek a kutatások egyértelműen és maradéktalanul ember-központúak; mert mindaz, amit a bioszféráról megállapítunk, pillanatnyi környezetünk jobb kihasználását és jövendő környezetünk célszerű kialakítását segíti elő. A környezetbiológiában nincs elefántcsonttorony, ahová öncélú kutatások visszahúzódhatnak; a biológiának ez az ága a mindennapi élet, a ma és a holnap biológiája.

Ebben a rövid bevezetésben, amely a Nemzetközi Biológiai Program és az abban folyó magyarországi kutatások exponálását célozza, nem hagyhatom szó nélkül azt a helyzetet, amelyben nálunk a környezetbiológia oktatása van. Az emberiség most döbbent rá, hogy környezete nemcsak az élet forrása, hanem veszélyekkel is fenyeget. Az eddigi, felszínes, szinte gyermekesen naív környezetszemlélet helyett felnőtt szemmel is körül kell néznünk a világban; meg kell végre tanulnunk, hogyan éljünk ebben a környezetben. Nagyon örvendetes, hogy a környezetismeret — mint tantárgy — alapfokú oktatásunkban — ha más koncepcióban is — már régebben helyet kapott. A tartalmat könnyű korszerűsíteni, és ez tulajdonképpen már folyik is. De a középfokú és felsőoktatásban a különféle reformok során minden jószándék mellett elsikkadt a környezetbiológia. Különösen áll ez a felsőoktatásra, ahol még a biológus szakokon is nagyon szerény, egy féléves, kétszer két órás ökológiát oktatnak. A jövő mérnökei, a műszaki és mezőgazdasági szakemberek, akik a következő évtizedekben bioszféránk átformálói lesznek, nem részesülnek környezetbiológiai oktatásban. Hogy itt valóságos szükségletről van szó, abból is kiderül: a napisajtóból értesültünk róla, hogy két agráregyetemen — élve az autonómia-adta lehetőséggel — megkezdték a bioszféra-biológia oktatását. Reméljük, hogy követni fogják őket többi egyetemeink is.

Tisztelt Tudományos Ülés! Miközben ez az ülésünk folyik, Akadémiánk Műszaki, valamint Föld- és Bányászati Osztályának ülésén sorozatos előadások hangzanak el a környezet szennyeződéséről és a bioszféra-védelem ezzel kapcsolatos kérdéseiről. Akadémiánk nyilvános közgyűlésén osztályelnökünk, Szentágothai János, „Az ember és környezete"-ről tartott előadást. Mindaz, amit ebben a rövid bevezetőben a bioszféra-kutatás jelentőségéről elmondottam, eltörpül ezek mellett a tények mellett. A magyar biológusok nagy örömmel és megelégedéssel látják, hogy eszmei harcuk meghozta az eredményeket.

# A VEGETÁCIÓ PRODUKTIVITÁSÁNAK VIZSGÁLATA AZ ÚJSZENTMARGITAI IBP MINTATERÜLETEN

ZÓLYOMI BÁLINT—MÁTHÉ IMRE—PRÉCSÉNYI ISTVÁN—SZŐCS ZOLTÁN

MTA Botanikai Kutatóintézet, Vácrátót

A Hortobágy ÉNy-i szélén Újszentmargitán a „Tilos erdő"-ben és környékén az IBP keretében 1966 tavaszán indultak meg a vizsgálatok az Akadémia Botanikai Kutatóintézetének kollektívája részéről. A mintaterület kiválasztását döntően befolyásolták a következők:

1. A Közép-Tiszavidék nagy tájának egy jellegzetes foltja. Az itt kapott eredmények nagy területre általánosíthatók.

2. A mintaterület jelentős része (kereken 60 hektár) 1948 óta természetvédelmi rezerváció. A tiszántúli szikesedő erdős-sztyeperdőtől a szikes pusztáig és a származékokon át a mezőgazdasági szántóföldi kultúráig minden jellegzetes vegetáció típus megtalálható. A védettség biztosítja a zavartalan mintavételt és a kísérletes vizsgálatok lefolytatását.

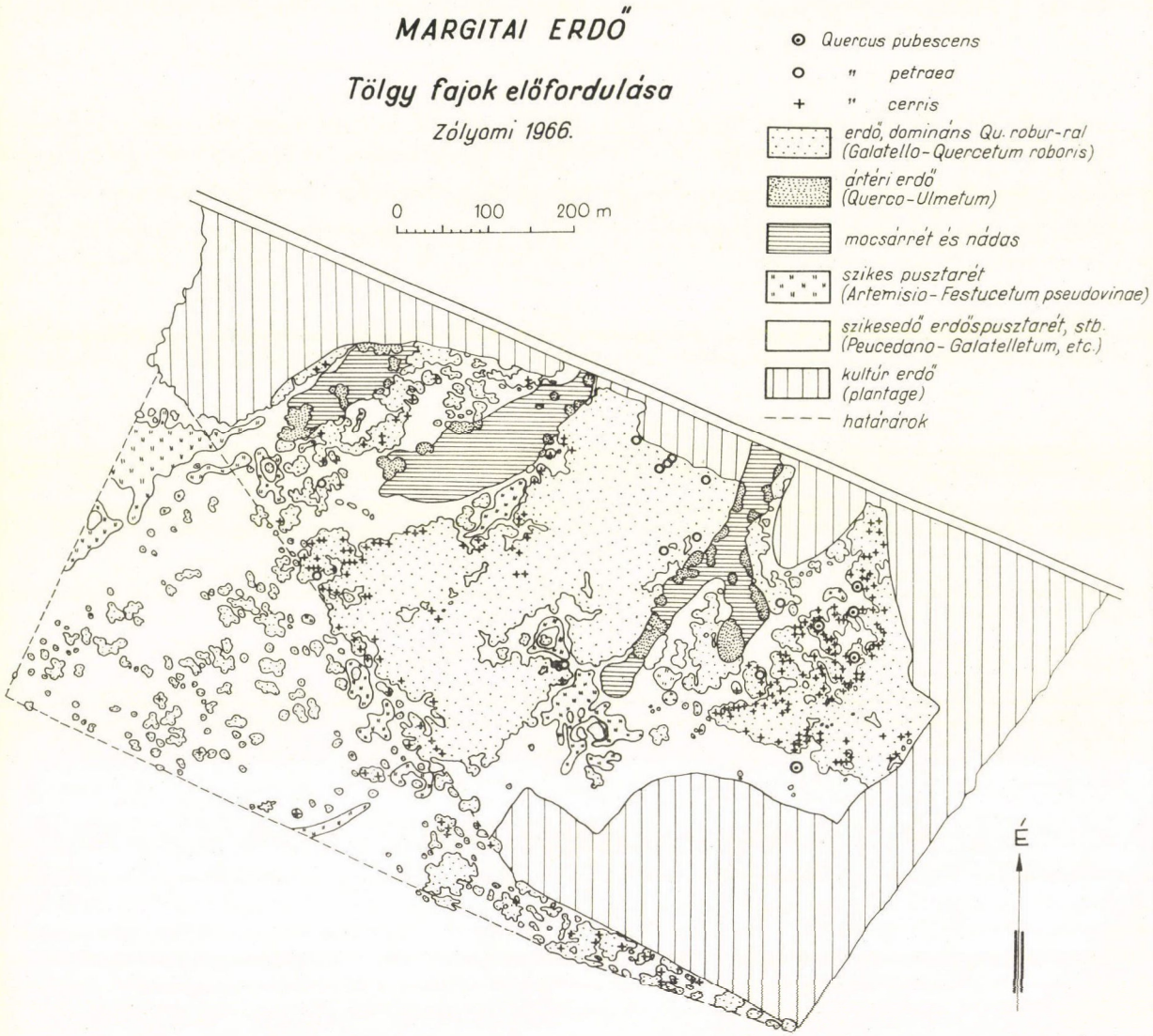
3. A megelőző geobotanikai kutatásokkal feltártuk e vegetáció mozaik összetételének törvényszerűségeit. Levéltári kutatásokkal sikerült az erdő történetét a középkor végétől nyomon követni.

4. A természetvédelmi területnek az Erdészeti Tudományos Intézet kutatóitól megelőzően készített részletes — kataszteri méretarányú — növénytakaró térképét légifelvételek alapján pontosítottuk (reambuláltuk; 1. ábra).

5. A „Hortobágy puszta" Nemzeti Park kialakításához alapkutatási eredményekkel szolgálhatunk.

Az intézeti kollektívának a feladata a terresztris primer produkció törvényszerűségeinek tisztázása, a zárt erdős-sztyeperdőtől (Galatello-Quercetum roboris) kezdve az erdős pusztaréten (Peucedano-Galatelletum punctati, röviden Peucedanetum) és a szikes pusztaréten (Artemisio-Festucetum pseudovinae, röviden Artemisietum) át, a származék juhlegelőig (Achilleo-Festucetum pseudovinae) és a szántóföldi kultúrákig.

Interdiszciplináris együttműködés van a Debreceni Tudományegyetem Meteorológiai Tanszékével (bioklimatológiai vizsgálatok) és a Budapesti Tudományegyetem Állatrendszertani Tanszékével, illetve Talajzoológiai Csoportjával (szekunder-produkció). A talajökológiai vizsgálatokat transzekt módszerrel egyelőre magunk végeztük, de 1971 végétől kezdve az MTA Talajtani és Agrokémiai Kutató Intézete részletes talajdinamikai vizsgálatokat




*1. ábra.* Az újszentmargitai Tilos erdő vegetációtérképe

kezdett meg. Konzultáció folyt az ELTE Növényrendszertani Tanszékével, valamint a Szegedi Tudományegyetem Növénytani Tanszékével, akik szintén foglalkoznak a szikes gyepek produkciójával is. Az interdiszciplináris együttműködést biztosítják az azonos területen, azonos időperiódusban és az azonos ökoszisztémákból vett minták.

Az első évben, azaz 1966-ban az ökológiai paraméterek változásait havonkénti mintavétellel vizsgáltuk márciustól novemberig. A következő években a folyamatos fenológiai megfigyelések mellett csupán évi háromszori mintavételre — április, június, szeptember — kellett korlátozódni kapacitás hiánya miatt. A talajszint feletti élőrészek produktivitását kaszálási próbákkal, a talajszint alattiakat monolit módszerrel becsültük. Avarprodukció vizsgálata lombgyűjtők segítségével történt. Szétválogatás és kalória-értékek megállapítása rendszeresen folyt.

Az IBP nemzetközi programjának megfelelően és a nemzetközileg kialakított módszerekkel összehangoltan jelenleg is még az analitikai fázisnál tartunk. A később következő szintézis előkészítéseként most kiragadunk néhány jellemzőbb részletet (számos más részleteredményt mellőzünk).

A geobotanikai feltárást szolgáló 9, és az erdészeti termőhelyi feltárást célzó 3 irodalmi közlést nem tekintve, az IBP keretébe tartozó megjelent közlemények száma már eddig is meghaladja a 20-at.

## Az erdő

Az erdőben a lombkorona- és a cserjeszintnek, valamint az aljnövényzetnek a produktivitását vizsgáltuk. Az 1 m-es szint feletti részek lombjának produktivitását csak 1970 óta mérjük. A fatömeg-produkció megállapítását, ami az erdő produkciójának jelentős részét adja, az ERTI Püspökladányi Szikfásítási Kísérleti Telepének erdőmérnök vezetője 1963-ban végezte. E vizsgálatokra, amelyek előreláthatóan tovább fognak folyni az egyeztetés érdekében, — most csak utalunk.

Kétéves adataink alapján az erdő lomb-produktivitása áprilistól szeptemberig átlagosan 4,57 g/m²/nap értékre becsülhető. Ennek mintegy 72%-a lomblevél (a többi 28%-a megoszlik az 1 cm-nél kisebb átmérőjű gallyak, virágzat, termés, kéreg stb. között).

Az ősszel hullott száraz levelek kalória-tartalma átlagosan 4,6 Kcal/g (hamu nélkül 4,9).

1970-ben a tölgyek nagy része jelentős mértékben lisztharmattal fertőződött. Emiatt a zölden lehullott levelek súlya két és félszerese (60 g/m²/év), a teljes évi produkcióhoz viszonylott aránya (7,5%) majdnem kétszerese volt az 1971-ben mért megfelelő értékeknek (24 g/m²/év, ill. 3,9%). A zöld és száraz levelek szárazsúlyának aránya 1970-ben 1 : 8,4; 1971-ben 1 : 17,0 volt. A lisztharmattal való fertőződés, bár a zöld levelek hullását jelentősen fokozta,

végeredményben — a lehullott asszimiláló-felület pótlására serkentve a fákat — mégis fokozta az erdő lomb-produkcióját. Figyelemre méltó, hogy ugyanakkor a vizsgált teljes produkció előbb említett megoszlása (72% levél + 28% egyéb) a lisztharmat hatására sem változott. Feltehető, hogy a fatömegnövekmény ugyanakkor csökkent.

Az aljnövényzet produktivitásának vizsgálata részünkről 1967-től történik a Polygonatum-szubasszociáció két fáciesében.

A Polygonatum-facies talajszint feletti részeinek produktivitása április—június között változóan pozitív és negatív értékeket mutatott, hasonlóan június—szeptember között is. A vizsgálati periódus egészét tekintve azonban mindegyik évben negatív produktivitást állapíthattunk meg (—0,14 g/m²/nap).* A talajszint alatti részek produktivitása is változóan pozitív és negatív értékeket mutatott. Az évek átlagában +0,02 g/4 dm³/nap a vizsgálati periódusra számítva.

A talajszint feletti részek kicserélődési ideje rövid, 1,4 év, ennél csak a Peucedanetum-ban rövidebb a kicserélődési idő. A talajszint alatti részek kicserélődési ideje viszont a leghosszabb a vizsgált társulások közül (4—5 év között mozog). Ez a számítás jól összhangba hozható a Polygonatum rhizomájának élettartamával.

A talajszint feletti részek ebben az állományban termelődnek a leggyorsabban, áprilisban már 25—65%-át, júniusban 65—90%-át mérhetjük az évi összes produkciónak. A talajszint alatti részeknél ez nem állapítható meg, itt hasonló a helyzet mind a Poa-fáciesnél, mind a sztyepréteknél (áprilisban 25—36%, júniusban 55—72%).

A Poa fácies talajszint feletti részeinek produktivitása április—június és június—szeptember között állandóan váltakozik abban az értelemben, hogy pozitív és negatív értékek vegyesen fordulnak elő. A vizsgálati periódusra számítva csak 1968-ban és 1971-ben volt negatív, a többi évben pozitív volt produktivitása. A pozitív értékek meghaladják a negatív értékeket. A talajszint alatti részeknél is pozitív és negatív értékek vegyesen fordultak elő.

A talajszint feletti részek kicserélődési ideje 1,3—2,4 év között van, azaz lassú a kicserélődés. A talajszint alatti részek kicserélődési ideje 3—4 év között van.

A talajszint feletti részeknek termelési üteme bár közel áll a Polygonatum facieshez — attól lassúbb. Áprilisban 15—40%-a, júniusban 45—75%-a található meg az évi összes produkciónak. A talajszint alatti részekre az előbbi megjegyzés itt is vonatkozik.

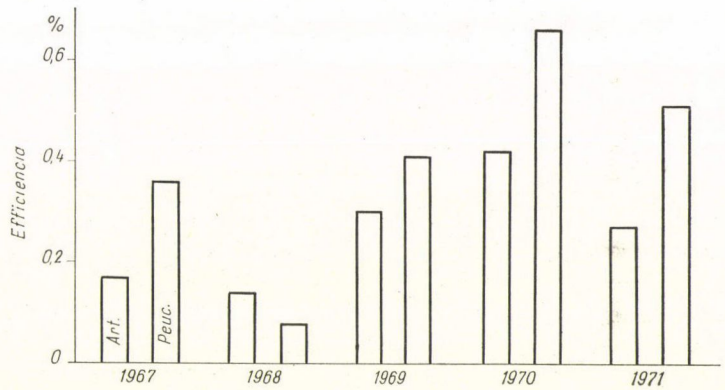
* Célszerűnek látszik külön megjegyezni, hogy a negatív produktivitás csupán a nemzetközileg használt számításmódból adódik, valójában a két mintavétel között eltelt időben (153 nap) gyarapodás is van.

## Sztyepréti társulások

A két sztyepréti társulás: a Peucedanetum és az Artemisietum közül az utóbbit tanulmányoztuk részletesen (1967—69). Ez a társulás általánosan elterjedt a III. osztályú szikeseken. Mivel a természetvédelmi területen nem hasznosítják, nem legeltetik, alapként illetve kontrollként szolgálhat a legeltetett állományokkal való összehasonlításra.

### *Produktivitás*

Az Artemisietum talajszint feletti részeinek produktivitása április—június között 1,0—4,0 g/m²/nap között változott. Ugyanebben az időszakban a Peucedanetum produktivitása 2,0—7,0 g/m²/nap között mozgott. Június—szeptember közötti időszakban az Artemisietum produktivitása csak 1967—68-ban volt negatív (0,6—0,8 g/m²/nap), 1969-től pozitív volt (0,6—1,8 g/m²/nap),




*2. ábra.* Az Artemisietum (Art.) és a Peucedanetum (Peuc.) efficienciája (1967—1971)

a Peucedanetum produktivitása június—szeptember között 1967—69-ben negatív volt (0,5—0,9 g/m²/nap), majd 1970—71-ben ebben a társulásban is pozitívra fordult a produktivitás (átlagban 2,0 g/m²/nap). Általában a Peucedanetum produktivitása meghaladja az Artemisietum produktivitását, kivétel 1968. Átlagban (1969—71) az Artemisietum 70%-át éri el a Peucedanetum produktivitásának.

A talajszint alatti részek produktivitásának becslésénél fenntartással kell élnünk, mert nem lehetett különválasztani az élő és nem élő részeket. Egyes kutatók szerint nem a produktivitásra, hanem a gyarapodás/veszteség arányára kapunk becslést a mérésekből. Ezeknek figyelembevételével az eredmények: az Artemisietumban a talajszint alatti részek súlyvesztesége 0,01—0,05 g/4 dm³/nap között változott (1967—69), a Peucedanetum-ban viszont 0,04—0,17 g/4 dm³/nap gyarapodást állapíthattunk meg.

Az Artemisietum-ban a *Festuca pseudovina* produktivitása április—június között pozitív (2,5—2,8 g/m²/nap), hasonlóan az *Artemisia maritima* produktivitása is (0,3—1,0 g/m²/nap). Június—szeptember között a Festuca produktivitása negatív (0,6—1,4 g/m²/nap), az Artemisia produktivitása viszont csak 1967-ben volt negatív ebben az időszakban, míg 1968—69-ben pozitív volt.

### *Efficiencia*

Az efficiencia értékeket a PAR (fotoszintetikusan aktív radiáció) alapján számítottuk a talajszint feletti részek net produktivitásának figyelembevételével (a légzési veszteséget nem számítottuk be).

Az Artemisietum efficienciája 0,14—0,42% között, a Peucedanetum efficienciája 0,08—0,66% között változott. Úgy látszik, hogy a Peucedanetum efficienciája általában 0,1—0,2%-kal magasabb, mint az Artemisietum efficienciája (2. ábra).

### *Anyagkicserélődési arány*

Az Artemisietum talajszint feletti élő részeinek kicserélődési aránya alacsonyabb, mint a Peucedanetum élő részeinek (52—73%, illetve 56—92%). Ez azt jelenti, hogy a Peucedanetum-ban gyorsabban cserélődik ki az élő talajszint feletti anyag, mint az Artemisietumban (1,0—1,2 év, ill. 1,3—1,7 év). A talajszint alatti fitomassza is a Peucedanetum-ban cserélődik ki gyorsabban, mint az Artemisietumban (4,3 év ill. 5,2 év).

Az Artemisietum domináns fajai közül a Festuca kicserélődési aránya 65—70% között, az Artemisia kicserélődési aránya 40—60% között változik.

### *Termelési ütem*

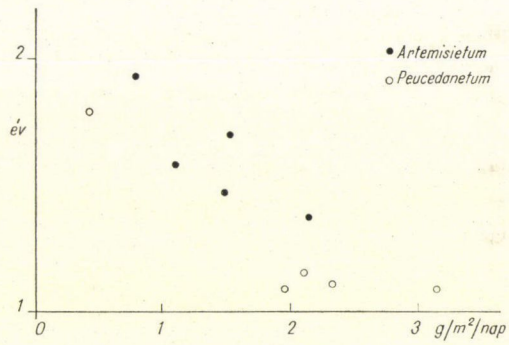
A tavaszi (április) mintavételkor az Artemisietum-ban az évi összes produkciónak (talajszint feletti élő részek) már 15—20%-a mérhető, míg a Peucedanetum-ban mindössze 4—7 (—20)%-a. Ez a jellegzetesség az anyagkicserélődéssel áll kapcsolatban. A Peucedanetumban az alkotó fajok nagy része minden évben újra fejleszti talajszint feletti részeit, nagyon kevés a föld felett áttelelő faj. Az Artemisietum-ban viszont a domináns fajok, ha nem is teljes egészükben, de egy részük fent is áttelel. Április—június között a Peucedanetum termelése fokozottabb, mint az Artemisietum termelése. Júniusra mindkét társulás évi produkciójának 40—65%-át éri el.

A talajszint alatti fitomassza évi összegének 25—35%-át mindkét társulásban áprilisban éri el. Április—június között az Artemisietum fokozottabb termelést mutat, mint a Peucedanetum (68—72%, ill. 59—64%), június—szeptember között viszont a Peucedanetum.

Az Artemisietum két domináns fajának eltérő életritmusát jól mutatja az, hogy bár áprilisban mindkettő évi összes produkciójának kb. azonos százalékát (16—25%) érte el, azonban júniusra a Festuca már 65—73%-ot termelt meg, az Artemisia csak 55—60%-ot. Vagyis a Festuca április és június között termel fokozottan, az Artemisia június és szeptember között.

A két társulás talajszint feletti részeinek produktivitása és az efficiencia között pozitív korreláció mutatható ki. A produktivitás (talajszint feletti részek) és az anyagkicserélődési idő között negatív korrelációt állapítottunk meg, vagyis a produktivitás, ill. efficiencia fokozódásával gyorsul az anyagkicserélődés (3. ábra).

Amennyiben elfogadjuk azt a megállapítást, hogy a produktivitás fokozódásával csökken a társulás stabilitása, stabilitás alatt a környezeti tényezők fluktuációjával szembeni ellenállóképességet értve, akkor a Peucedanetum kevésbé stabil, mint az Artemisietum. Ez egyébként jól kitűnik abból is, hogy 1968-ban a tavaszi nagy szárazság a Peucedanetum produktivitását nagyobb mértékben csökkentette, mint az Artemisietum produktivitását.



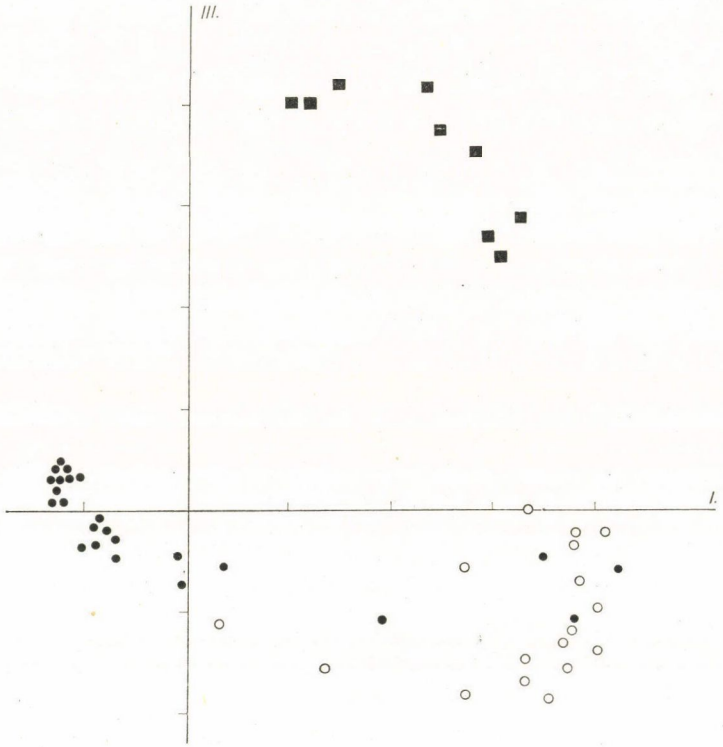

*3. ábra.* A produktivitás és az anyagkicserélődési idő közötti összefüggés az Artemisietum-ban és a Peucedanetum-ban

Az Artemisietum-ban végzett tanulmányok alapján a diverzitás és a produktivitás, ill. efficiencia között pozitív korreláció mutatható ki. Az ilyen összefüggés az irodalomban vitatott.

Az Artemisietum produktivitásának variabilitását elsősorban a globális sugárzás havi összegének változása befolyásolja, a többi vizsgált tényező (havi középhőmérséklet, havi csapadékösszeg, relatív nedvesség) befolyása elhanyagolható.

## Transzekt

Korább (1957, 1967) klasszikus és extenzív geobotanikai módszerekkel nyert adatok alapján feltételeztük, hogy a tiszántúli, nevezetesen a margitai szikesedő erdős-sztyeperdő mozaikjában az erdőhatárok természetes határok. A talajadottságok szabják meg az erdő és a sztyep határát.




*4. ábra.* Az I. és III. faktor-tengely
● = Peucedanetum
○ = Galatello-Quercetum
■ = Artemisietum

Ebben a kérdésben nemzetközi szinten élénk vita alakult ki, így pl. ELLENBERG professzorral — aki az NSZK-ban az IBP Sollingeni programjának a szervezője — a margitai helyszínen. Ő vitatta e természetvédelmi területen az erdőhatár természetes voltát és ázsiai, afrikai és dél-amerikai kutatóútjainak tapasztalatai alapján itt is a legeltetéssel kialakult mesterséges erdőhatárt vélte látni. Mi hangsúlyoztuk, hogy oklevéltári adatok alapján a középkor végéig visszamenően bizonyítható, és nyilván már megelőzően is, hogy a margitai erdő, amelynek mai neve is azonos a középkorival „Tilalmas erdő", mint vadászerdő, mindig védve volt a legeltetéstől.

Az egzakt bizonyításhoz intenzív és korszerű ökológiai módszerrel kívántunk közelíteni. Háromszoros ismétléssel, szelvényben, azaz transzekttel, ökológiai gradiensek analízisével az erdőtől a szikes pusztarétig kisnégyzet módszerrel végeztünk elemzést. A szelvények mellett folyamatosan fektetett 1 $m^2$-es területeken a földfelszín vegetáció borítását fajonként %-os arányban becsültük. Minden négyzetből egyidejűleg a talaj felső 20 cm-es szintjéből kevert talajmintákat vettünk. Ezeknek laboratóriumi analízisét mintegy 20 faktorra végeztük el.

Az MTA Számítástechnikai Központjának CDC 3300-as gépén faktoranalízist végeztünk. Matrixunk 130×50-es volt. A matrixból csak 5 faktort vontunk ki, ezekből az interpretálásnál hármat használtunk fel. Az I. faktor tengely feltételezhetően elsősorban a humusz %-ot és a nitrátot fejezi ki. A II. tengely azonosítása folyamatban van. A III. tengely a termőréteg vastagságával és ennek következtében a Na-ion koncentráció változásaival hozható összefüggésbe (4. ábra). Vagyis korszerű statisztikai módszerekkel bizonyítható, hogy a dinamikai talajtípusok egyes jellemző paraméterei a felelősek az erdőhatár kialakulásáért. Megemlíthető, hogy a kisnégyzeteknek a klasszikus cönoflorisztikai módszerrel képzett csoportjait a számítógépes kontroll vizsgálat legnagyobbrészt megerősítette.

## Legelő

A természetes vegetációhoz még közel álló, de a legeltetés által erősen anthropogén hatás alá került ún. félkultúr ökoszisztémához sorolható a rezervátum területe közelében elterülő sóványcsenkeszes (Achilleo-Festucetum pseudovinae) legelő.

Ez a legelő típus Alföldünk főleg szikesedő talajain sok ezer hektár kiterjedésű, és országszerte főleg legeltetéssel hasznosítják.

A legelő domináns növénye a sóványcsenkesz *(Festuca pseudovina)*, miután 80%-át is kiteheti a legelő hozamának, legnagyobb mértékben befolyásolja a legelő szénaértékét minőségi és mennyiségi tekintetben. Érdemes megjegyezni, hogy a mohaszint szintén jelentős fitomassza részesedést képvisel, főleg a legelt területeken.

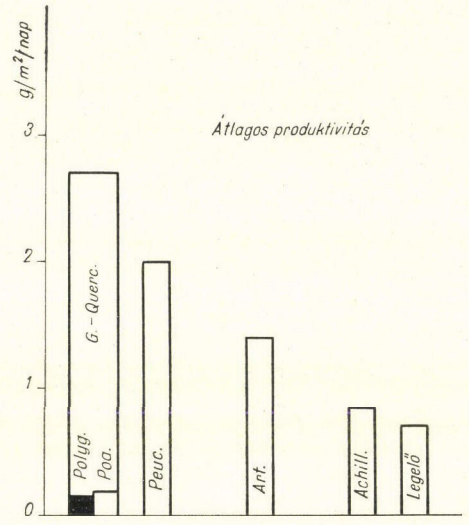
Összehasonlítva a legelt és nem legelt állományok föld feletti produkcióját kitűnt, hogy e területen az intenzív legeltetéssel a gyepnek mintegy 50—80%-a szolgál az állatok fogyasztására.

A produktivitás évenként változott, a legelőn átlagosan 0,52 g/$m^2$/nap, a nem legelt területen pedig 0,84 g/$m^2$/nap volt. Az efficiencia értékek évi fluktuálása is jelentős, és mint tapasztaltuk, nagymértékben függött a csapadék mennyiségétől. Pl. 1968-ban áprilistól októberig 0,7—1,9%ig változott.

A kicserélődési százalék és az idő aránya a legeltetett területen kedvezőbb volt (55%; 1,81 év), mint a nem legelt területen (41%; 2,43 év).

A 0—10 cm-es talajréteg növényi fitomassza mennyiségét is mértük, miután azonban részletesebb frakció vizsgálatokat nem végeztünk, csupán e talajréteg globális fitomassza változásairól nyertünk tájékozódást.

Az eddig vizsgáltak áttekintésére szolgál a következő diagram. A szántó átlagos produktivitása mint agrotechnikával kezelt monokultúrás állományé jóval nagyobb, de közvetlen nem összehasonlítható, ezért itt nem szerepel (5. ábra).




5. *ábra.* Különböző ökoszisztémák átlagos produktivitása (talajszint feletti részek; 1967—71).
G.-Querc. = Galatello-Quercetum roboris;
Polyg. = Polygonatum facies;
Peuc. = Peucedanetum;
Art. = Artemisietum;
Achill. = Achilleetum

## Szántó

Fontosnak tartjuk a természetes és félkultúr ökoszisztémák növényi produkció viszonyainak tanulmányozása mellett azoknak a szabályozóknak a vizsgálatát is, amelyek mezőgazdasági produktumokhoz nyújthatnak támpontot akár a biomassza produkció vagy a talajhasználat efficienciájában, akár a szoláris energia átalakulásában, ill. hasznosulásában.

A szántó mintaterületünkön a következő kultúrák váltották, ill. követték egymást. 1966 árpa, 1967 búza (Bezosztaja 1), 1968 búza (ua.), 1969 kukorica (Szegedi 71), 1970 árpa + vöröshere (Mk 42 + Fertődi M), 1971 vöröshere (Fertődi M). Valamennyi állománynak vizsgáltuk az évszakosan, ill. havonta változó fitomassza produkcióját, valamint a talaj felső 10 cm-es talajszintjében levő teljes fitomassza mennyiséget, és tájékozódtunk e talajréteg gyommagtartalékáról.

A kukoricának a föld feletti produktivitása volt a legnagyobb, melyet július—augusztus—szeptember között ért el; szezonátlagban 19,534 g/m²/nap. Utána a már kétszer lekaszált vöröshere (1971) ill. az árpa vöröshere keverék produktivitása (1970) volt a legnagyobb május—június között 13,360 g/m²/nap, ill. 11,785 g/m²/nap értékekkel. Gazdasági hasznosításban viszont az évi négyszeri kaszálás mellett a vöröshere feltételezhetően még a kukoricánál is nagyobb produktivitást mutat.

A gyommagvak száma 3 év (1968, 1970 és 1971) átlaga alapján tavasszal és ősszel kb. azonos volt, 338—348 db/0,1 dm³, nyáron kevesebb 285 db/0,1 dm³. Az évek átlagában is mutatkozott eltérés.

Az efficiencia számítást itt is a helyileg észlelt globális sugárzási adatok és részben az általunk mért kalóriaértékek alapján végeztük. Eszerint az energia kihasználásban is a kukorica magas efficiencia értékei tűnnek ki, amelyeket július—szeptember között ért el 3,83—3,92%-kal. 1966 május—junius között az árpa is elég magas efficiencia %-ot mutatott. A búzánál viszont egyik évben sem észleltünk 1% feletti értékeket. Az árpa + vöröshere, ill. a vöröshere állomány kaszálások ellenére is 1,10—1,40 efficiencia %-ot mutatott.

A föld feletti fitobiomassza figyelembevételével a búzánál 98%-os, a kukoricánál 99%-os anyagkicserélődési arány mutatkozott, ami 1,02 és 1,01 év kicserélődési időnek felel meg. Ilyen gyors kicserélődési arány egyik természetes társulásnál sem észlelhető. Ez jelzi a monokultúrás növényállományok instabilitását, és az állományoknak az agrotechnikától való erős függését.

*

Fenti csupán kiragadottan és szemelvényesen említettekből is érzékelhető, hogy az ökoszisztémák struktúrájának és funkciójának minél jobb megismerése végül is a produktivitás alapvető kérdéseit hivatott feltárni.

A produkció vizsgálatok mutatószámai, paraméterei hozamnövelési lehetőségekre, energiatartalékok jobb kihasználására, bizonyos hozamok előre kalkulálására adhatnak gyakorlatilag is hasznosítható biológiai alapot.

Csak példaként ragadtunk ki néhány konkrét végeredményt. A szintézis még hátra van és az is együttes feladata lesz az interdiszciplinárisan együttműködő tudományágaknak.

Végül köszönetet mondunk e munkákban résztvevő kutatási segéderő gárdánknak.

## IRODALOM*

Az újszentmargitai erdőre vonatkozó florisztikai és fitocönológiai publikációk:

MÁTHÉ, I.: A hortobágyi Ohat-erdő vegetációja. Bot. Közlem. **30,** 163—184 (1933).
MÁTHÉ, I.—TALLÓS, P.: Artemisio-Festucetum pseudovinae. In: Guide d. Exk. d. Internat. Geobot. Symp., Ed. by Zólyomi, B. p. 63—64 (1967).
MÁTHÉ, I.—TALLÓS, P.—ZÓLYOMI, B.: Peucedano-Galatelletum punctati. In: Guide d. Exk. d. Internat. Geobot. Symp., Ed. by Zólyomi, B. p. 62—63 (1967).
SOÓ, R.—MÁTHÉ, I.: A tiszántúl flórája. Magyar Flóraművek II. Debrecen, p. 1—192 (1938).
TALLÓS, P.—TÓTH, B.: Az újszentmargitai sziki reliktum erdő termőhelyi adottságai, növénytársulásai és kapcsolatuk a fatermesztési lehetőségekkel. Kísérletügyi Közlem. LXI/D. Erdőgazd. Faipar, **1—3,** 73—107 (1968).
ZÓLYOMI, B.: Természetes növénytakaró a tiszafüredi öntözőrendszer területén. Önt. Közl. **7,** 62—74 (1945/46).
ZÓLYOMI, B.: Landschaftsbild. In: Guide d. Exk. d. Internat. Geobot. Symp., p. 49—51 (1967).
ZÓLYOMI, B.—SIMON, T.: Természetes növényzet. In: Magyarország tájföldrajza. 2. A tiszai Alföld. Szerk. MAROSI, S.—SZILÁRD, J., Akad. Kiadó. Bp. p. 124—131 (1969).
ZÓLYOMI, B.—TALLÓS, P.: Galatello-Quercetum roboris. In: Guide d. Exk. d. Internat. Geobot. Symp., p. 55—61 (1967).

Az újszentmargitai erdő ökoszisztémjeivel foglalkozó közlemények:

BERÉNYI, D.—NAGY, L.: Mikroklíma megfigyelések az újszentmargitai védett erdőben és annak környezetében. Debreceni Kossuth Lajos Tudományegyetem Meteorológiai Intézetének Közleményei, **23,** 35—43 (1968).
KOVÁCS, M.: Hozzászólás „Az ember és környezete (bioszféra)" c. MTA 1970. évi tud. ülésszakán elhangzott előadáshoz. MTA Biol. Tud. Oszt. Közl. **14,** 115—117 (1971).
MÁTHÉ, I.: Néhány adat az újszentmargitai erdő fenológiai ritmusához. Bot. Közlem. **54,** 184—189 (1967).
MÁTHÉ, I. : Fenológiai és fitomassza vizsgálatok Újszentmargitán. Bot. Közlem. **55,** 205—214 (1968).
MÁTHÉ, I.: Adatok a fitomassza produkció évszakos változásához. A VIII. Biol. Vándorgy. Előad. Ism. p. 2 (1968).
MÁTHÉ, I.: Report of the Hungarian Delegation to the Intergovernmental Conference of Experts on the Scientific Basis for Rational Use and Conservation of the Resources of the Biosphere. (Paris 4—13 Sept. UNESCO) Hungarian National Commission for UNESCO p. 1—20 (1968). (Munkaközösségben)
MÁTHÉ, I.: Contributions to the seasonal change of phytomass production. Acta Biol. Hung. App. **19,** 523 (1968).
MÁTHÉ, I.: Növények, növényegyüttesek produkcióvizsgálata különböző környezeti körülmények között. MTA Agrár. Oszt. Közl. **30,** 17—36 (1971).
MÁTHÉ, I.: A növényi produkció szerepe a bioszférában. MTA Biol. Oszt. Közl. **14,** 97—102 (1971).
MÁTHÉ, I.—PRÉCSÉNYI, I.: Adatok egy búzatábla fitomassza produkciójához. Agrártud. Közl. **27,** 253—264 (1968).
MÁTHÉ, I.—PRÉCSÉNYI, I.: Phytomass studies of salt pastures (Achilleo-Festucetum pseudovinae). Acta Agron. Hung. **19,** 231—243 (1970).
MÁTHÉ, I.—PRÉCSÉNYI, I.: Plant biomass production of maize grown on a foreststeppe area. Acta Agron. Hung. **20,** 378—384 (1971).
MÁTHÉ, I.—PRÉCSÉNYI, I.—ZÓLYOMI , B.: Phytomass investigations in different ecosystems at Újszentmargita. Acta Bot. Hung. **13,** 239—257 (1967).
MÁTHÉ, I.—ZÓLYOMI, B.—PRÉCSÉNYI, I.—KOVÁCS, M.: Der Alkali-Waldsteppenwald von Margita als Arbeitsgebiet im IBP. In: Guide d. Exk. d. Internat. Geobot. Symp., Ed. by Zólyomi, B. p. 69—76 (1967).
NAGY, L.: Angaben zu den Strahlungsverhältnissen des Waldes. Acta Climat. (Szeged), **9,** 49—58 (1970).

* Az irodalomjegyzékben felsorolt cikkekben történik hivatkozás azokra a külföldi cikkekre, amelyekre a szövegben utalunk.

PRÉCSÉNYI, I.: Terresztris növényi produkció tanulmányok néhány módszertani kérdése. Bot. Közlem. **54,** 167—174 (1967).
PRÉCSÉNYI, I.: Talajszint alatti és feletti növényi részek súlyának aránya néhány rét-legelő fitocönózisban. VIII. Biol. Vándorgy. Előad. Ism. p. 14 (1968).
PRÉCSÉNYI, I.: Weight proportion of subterranean and aerial plant parts in some phytocoenoses of meadows and pastures. Acta Biol. Hung. App. **19,** 528 (1968).
PRÉCSÉNYI, I.: A növényzet talajszint alatti és feletti részei súlyának aránya néhány rét-legelő társulásban. Növénytermelés, **19,** 49—58 (1969).
PRÉCSÉNYI, I.: Analysis of the primary production (phytobiomass) in an Artemisio-Festucetum pseudovinae. Acta Bot. Hung. **15,** 309—325 (1969).
PRÉCSÉNYI, I.: A study on the energy budget in Artemisio-Festucetum pseudovinae. Acta Bot. Hung. **16,** 179—185 (1970).
PRÉCSÉNYI, I.: A Föld növénytakarója primer produkciójának becslése. Bot. Közlem. **58,** 53—57 (1971).
PRÉCSÉNYI, I.: Relationship among the dry matter production of natural plant communities and weather elements. Acta Climat. (Szeged), **10,** 69—75 (1971).
PRÉCSÉNYI, I.: Turnover rate of phytomass in several plant communities at Újszentmargita. Acta Bot. Hung. **17,** 105—113 (1971).
PRÉCSÉNYI, I.—MÁTHÉ, I.: Szárazföldi növényi biomassza becslésének néhány mintavételi kérdése. Bot. Közlem. **56,** 37—42 (1969).
VIDA, G.: (Szerk.) Hungarian Contribution to the International Biological Programme. Akad. Kiadó, Budapest, p. 5—19 (1968).
ZÓLYOMI, B.—PRÉCSÉNYI, I.: The production of the undergrowth and forest steppe meadow in the forest at Újszentmargita. Acta Bot. Hung. **16,** 427—444 (1970).

# A ZOOEDAPHON SZEREPÉNEK VIZSGÁLATA TEREPEN ÉS MODELL-KÍSÉRLETEKBEN

LOKSA IMRE—ZICSI ANDRÁS

ELTE Állatrendszertani Tanszéke, Budapest

A biológiai szemlélet kialakulásának szükségessége a talajok termékenységének fenntartásában a múlt század végére nyúlik vissza, amikor a parlagoltatásnak, a fekete- és zöldugarnak a fokozódó iparosodás, az emberiség szaporodása és az ezzel együttjáró hasznos területek rohamos csökkenése Európa-szerte gátat vet. Már akkor felmerült a veszélye annak, hogy a mezőgazdasági termelvények az igények gyorsütemű fejlődésével nem képesek lépést tartani. A gazdasági tényezők kényszerítő hatása tette szükségessé, hogy új utak keresésével megoldást találjanak a talajok termékenységének fenntartására, illetve fokozására. A kémiai és optikai ipar fejlődésével megszülettek a feltételek ilyen új lehetőségeknek a kiaknázására, vagyis megindult két tudományág, a talajkémia és a talajbiológia fejlődése.

Néhány évtized elteltével a vegyiparnak a műtrágyák gyártásával olyan átütő sikere volt, hogy napjainkig világszerte is ez látszik az egyetlen helyes útnak a mezőgazdasági termelvények fokozására, az emberiséget fenyegető ínség leküzdésére. Korántsem mondhatóak ilyen átütő sikerűnek a talajbiológia területén elért eredmények, annak ellenére, hogy ma mind a talajmikrobiológiai, mind a talajzoológiai szakirodalom oly mértékben megnőtt, hogy áttekintése már szinte képtelenséggé vált. Joggal feltehető tehát a kérdés: mi az oka annak, hogy a gyakorlat mégsem támaszkodik olyan széles körűen ezekre az eredményekre. A válasz nagyon egyszerű. A talajban lejátszódó biológiai folyamatok egy osztatlan egységű élő komplexumot alkotnak, ahol az élővilág egyetlen képviselőjének a léte is szorosan függ egy másikétól, más szervezet-csoportokétól, vagy ahol az egyik életműködése nyújt életfeltételt a másiknak. Ez az életközösség egy ökoszisztémán belül nemcsak egymással áll bonyolult kapcsolatban, hanem minőségi és mennyiségi összetételének változása a talajtípus, annak kémiai-fizikai összetételének, az időjárásnak, az évszakoknak és nem utolsósorban a kultúr-beavatkozásoknak függvénye is. Ezeknek a bonyolult természeti törvényszerűségekhez kötött folyamatoknak a felderítése jóval lassabban haladt előre, mint az élettelen anyagokkal operáló vegyi iparé, amely adott esetben gyökerében meg tudja viszonylag rövid idő alatt változtatni technikáját, míg a biológiai vizsgálatok jellegüknél fogva

a fékező hatásokkal szemben mindig új alapokon való elindulást követelnek.

Ez a magyarázata annak, hogy bizonyos mértékben háttérbe szorultak az eddig elért igen értékes részlet-eredmények.

Az elmúlt néhány évtizedben különösen a műtrágyák nagymérvű alkalmazása révén az iparilag fejlett országokban a mezőgazdasági termelés is ipari méreteket öltött. Ennek következményeképpen a talaj biológiai egyensúlyát olyan mélyreható behatások érték, amelyek ezeket a biológiai folyamatokat alapjában megváltoztatták. A nagy kiterjedésű monokultúrák, az egyoldalú szervetlen trágyázás olyan szélsőséges viszonyokat teremtett, amelyek megint csak újabb vegyszeres beavatkozást, herbicidák, peszticidák alkalmazását igényelték. Ezek a radikális talajfertőtlenítő szerek még inkább hozzájárultak ahhoz, hogy a háttérbe szorított biológiai szemléletet a talajok termékenységének megőrzése érdekében — ahol még nem késő — újra érvényre juttassák.

Napjainkban az UNESCO égisze alatt egyre szélesebb körű nemzetközi programok látnak napvilágot, amelyeknek célja az ökoszisztémákban rejlő tartalékok racionális felhasználása. Ha tudományágunkat, a zoológiát, közelebbről a talajzoológiát tekintjük, felmerül a kérdés: melyek azok az aktuális teendők, amelyek az ökoszisztémák védelmének fokozása érdekében tudományágunkra hárulnak. Eddigi eredményeinket a nemzetközi tudományos élettel összehangolva megállapítható, hogy feladataink a jövőben specializálódnak.

Az ökoszisztémákat feltáró zoológiai munkák világszerte előtérbe helyezték a gyors információkat szolgáló identifikációs tevékenységet. Tekintettel arra, hogy az elmúlt időszakban ezek a tudományágazatok nem részesültek megfelelő fejlesztésben, csökkent azoknak a száma, akik a kiinduló alapot, az identifikációt képesek elvégezni. Úgy gondoljuk, hogy a nemzetközi programok sikeres végrehajtása érdekében nemzetközi szinten olyan speciális feladatokat vagyunk képesek ellátni, amelyekre ma már világszerte alig léteznek szervezett kutatócsoportok. Bár ezek a feladatok nagy megterhelést rónak ránk, nem hanyagolhatjuk el a talajállatok energiaforgalmazó, vagyis világviszonylatban a talajba kerülő, ma már $10 \cdot 10^9$ tonnára becsült szárazanyag feldolgozásában vitt szerepét sem.

Mint már előljáróban említettem, a talajban lejátszódó biológiai folyamatok feltárása rendkívül bonyolult és összetett, ezért többnyire csak részletfeladatok megközelítésére vállalkozhatunk. Ilyennek tekintettük szekunder produkciós vizsgálatainkat a Nemzetközi Biológiai Program keretén belül Újszentmargitán is. Tekintettel arra, hogy vizsgálatainkat más tudományágak széles körű együttműködésével folytattuk, eredményeikre támaszkodva a kérdés zoológiai aspektusát kívánjuk ismertetni.

A részleges szekunder produkció megállapításánál kettős feladatot tűztünk ki célul: 1. Terepen a főbb alomfogyasztó csoportok sűrűségének meg-

állapítása; 2. Modellkísérletek útján egyes állatcsoportok szerepének tisztázása a lebontásban. Ebből a két adatból kívántuk a szóban forgó állatcsoportok hozzávetőleges tevékenységét a lebontásban kiszámítani.

A terület avar-, illetve talajlakó ízeltlábúinak több csoportjára vonatkozólag végeztünk cönológiai vizsgálatokat. Az erdőtársulásban (Galatello-Quercetum roboris) mintegy másfél éven belül (1969—70) 4 alkalommal quantitatív és qualitatív felvételezéseket eszközöltünk.

Megállapítottuk, hogy az erdőtársulás két szubasszociációjának (festucetosum = csenkeszes, és polygonatetosum = salamonpecsétes) talajlakó makrofaunája mennyiségileg és minőségileg is különbözik egymástól (1. táblázat). A csenkeszesben több a pusztai elem, az ikerszelvényesek és ászkák egyedsűrűsége 275 és 563 között változik $m^2$-enként, míg a zoomasszájuk értéke $m^2$-enként 3,60 és 4,07 g között ingadozik. A salamonpecsétes szubasszociációban az ízeltlábú népesség fajszegényebb, de inkább csak erdei jellegű. Az ikerszelvényesek és ászkák egyedsűrűsége 276 és 390 között változik $m^2$-enként, a zoomasszájuk értéke 2,47 és 3,64 g között ingadozik. Összehasonlításképpen megemlíthetjük, hogy a zoomassza/$m^2$ adatok a salamonpecsétesben valamivel, a csenkeszesben jóval magasabbak, mint egy középhegységi száraz tölgyesben.

Gere (1962) más területen végzett kísérleteinek eredményeit megfelelő körültekintéssel az itteni viszonyokra alkalmazva megállapítható, hogy az ikerszelvényesek és ászkák évi alomfogyasztása a csenkeszes szubasszociációban 62,69 g, a salamonpecsétesben pedig 47,97 g. Vagyis ez azt jelenti, hogy az általunk vizsgált állatcsoportok testsúlyuknak 15—16-szorosát fogyasztják el évente. A rendelkezésünkre bocsátott fitomassza-adatok alapján kiszámítottuk, hogy ez körülbelül az összmennyiség 7—9%-ának felel meg.

Hasonló eredményekhez jutottunk a földigiliszták állományának megállapításánál is. A földigiliszták egyedsűrűségének értéke 51 és 77, a zoomasszájuk 26,90 és 80,40 g között ingadozik $m^2$-enként. Ezek az értékek országos viszonylatban egy intenzíven művelt agrár talaj egyed- és súlyértékeivel egyenlők. Faji összetételükre vonatkozólag megállapítható, hogy elenyésző a lomblebontó fajok aránya, vagyis egyetlenegy ilyen faj fordul elő *(Dendrobaena octaedra* Sav.) igen alacsony egyedszámmal, úgyhogy az értékelésnél a továbbiakban figyelmen kívül hagyjuk.

A többi faj *(A. rosea, A. caliginosa, A. georgii, O. lacteum, O. transpadanum, Eiseniella tetraedra f.* typ. és var. hercynia) az ásványi talajok lakója. Tevékenységük a talaj különböző mélységeiben játszódik le, táplálékul már bizonyos bomlásban levő szervesanyag szolgál, amelyet emésztésük folytán a talaj ásványi szemcséivel összekeverve ürülék formájában a talaj különböző részeiben helyeznek el.

Az ürülék mennyiségének és minőségi összetételének megállapítását tűztük ki célul. Ezeket a vizsgálatokat természetüknél fogva már csak modellkísérletekben lehet elvégezni. Mivel igen különböző nagyságú állatok (1—60

MTA Biol. Oszt. Közl. 15. (1972)

**1. táblázat**

| | Galatello-Quercetum roboris festucetosum | | | | | | Galatello-Quercetum roboris polygonatetosum | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | május | | július | | október | | május | | július | | október | |
| | A | P | A | P | A | P | A | P | A | P | A | P |
| Ikerszelvényesek és szárazföldiászkarákok (Diplopoda és Oniscinea) | 275 | 3,6037 | 563 | 4,0768 | 464 | 3,9402 | 277 | 2,4774 | 348 | 3,0452 | 307 | 2,9454 |
| Százlábúak (Chilopoda) | 80 | 0,1722 | 86 | 0,1254 | 104 | 0,1546 | 91 | 0,1526 | 76 | 0,1321 | 102 | 0,1124 |
| Pókok és álskorpiók (Araneidea és Pseudoscorpionidea) | 78 | 0,2602 | 158 | 0,1892 | 115 | 0,2014 | 40 | 0,0613 | 83 | 0,0742 | 66 | 0,0510 |
| Hangyák (Formicidae) | 222 | 0,0733 | 310 | 0,1011 | 72 | 0,0126 | 201 | 0,0660 | 291 | 0,0577 | 30 | 0,0036 |
| Rovarlárvák | 53 | 0,1395 | 64 | 0,1524 | 24 | 0,0424 | 56 | 0,1596 | 40 | 0,0743 | 34 | 0,0384 |
| összesen | 708 | 4,2489 | 1181 | 4,6449 | 779 | 4,3512 | 665 | 2,9173 | 838 | 3,3565 | 539 | 3,1508 |

A = egyedsűrűség (abundancia) $m^2$; P = zoomassza/$m^2$

cm) élettevékenységének nyomon követéséről van szó, olyan nagyméretű klímakamrára volt szükségünk, ahol egyrészt az elhelyezést, másrészt a két döntő abiotikus faktornak: a nedvességnek és hőmérsékletnek állandó optimális szinten való tartását biztosítani lehetett. Erre a célra az aggteleki Baradla-barlang barlangbiológiai laboratóriuma látszott a legmegfelelőbbnek, mert itt a relatív páratartalom közel 100%, a hőmérséklet állandóan 10 C° körül van.

Az itt több mint egy évtizede folytatott vizsgálatok alapján megközelítőleg pontos adatokat nyertünk az egyes földigiliszta fajoknak a talaj mélyebb rétegeiben folytatott tevékenységére is. Az újszentmargitai mintaterületen előforduló fajokra vonatkozólag megállapítható, hogy háromszor annyi ürüléket raknak a talajba, mint a talaj felszínére. A megadott egyedsűrűségi adatok alapján, továbbá a terület csapadék-viszonyait figyelembe véve, a fajok aktív állapotát 120 napra becsülve, a giliszták ürülékének mennyisége 1 év alatt 747,84—2233,24 g-ot tesz ki $m^2$-enként. Az első esetben ez testsúlyuk 30-szorosának, a második esetben 28,5-szeresének felel meg $m^2$-enként. Az utóbbi közel 2,5 kg/$m^2$ adat egy nagyobb testű faj, az *O. transpadanum* tevékenységére vezethető vissza.

Szintén modellkísérleteink eredményei alapján kívánjuk az ürülékben végbemenő változásokat, így pl. a humusz minőségi változását bemutatni. Az *O. transpadanum* fajjal folytatott vizsgálatoknál szervesanyagként érett istállótrágyát alkalmaztunk. A stabilitási koefficiens változó értékének meghatározásával a humuszminőség változását követtük nyomon.

Egy év leforgása alatt a kontrollként vizsgált trágya stabilitási koefficiense 2,56-szorosára emelkedett, ugyanakkor a giliszták által lerakott ürülékben ez az érték 4,5-szöröse a feldolgozásra adott trágya stabilitási koefficiensének. Ez azt bizonyítja, hogy az ürülékben meggyorsul a stabilabb humuszanyagok kialakulásának folyamata.

A növények táplálkozása szempontjából fontos a talaj könnyen oldható, és könnyen oldható potenciális nitrogéntartalma. Vizsgálatainkban ez a két érték a földigiliszták ürülékében jelentősen változott. A könnyen oldható N-tartalom — az összes Nitrogén-tartalom %-ában kifejezve — 2,48-ról 4,04% -ra, a könnyen oldható potenciális N-tartalom — szintén az összes N-tartalom %-ában kifejezve — 7,80-ról% 13,22%-ra emelkedett; mindkét érték kb. 1,7-szerese a talaj megfelelő N-értékeinek. Ez azt jelenti, hogy a giliszták tevékenysége során jelentős a nitrogén-mineralizáció, melynek során a nitrogén a növények számára könnyen felvehető formába kerül.

Röviden ennyiben kívántuk összefoglalni vizsgálati eredményeinket. Tisztában vagyunk azzal, hogy ezek az adatok a zooedaphonnak csak egy töredékét ölelték fel, de a bevezetőben rámutattunk már a vizsgálat bonyolultságára, komplex voltára. Úgy gondoljuk, sikerült bemutatni olyan, eddig elhanyagolt, az ökoszisztémákban rejlő energiaforgalmazó erőket, amelyeknek elősegítése akár közvetlen, akár közvetett eljárásokkal megoldható lenne.

## IRODALOM

BALOGH, J.: Lebensgemeinschaften der Landtiere. Budapest—Berlin, p. 1—560 (1958).
DUDICH, E., BALOGH, J. u. LOKSA, I.: Produktionsbiologische Unternsuchungen über die Arthropoden der Waldböden. Acta Biol. Hung. **3**, p. 295—317 (1952).
GERE, G.: Nahrungsverbrauch der Diplopoden und Isopoden in Freilendsuntersuchungen. Acta Zool. Ac. Sci. Hung. **8**, p. 385—415 (1962).
LOKSA, I.: Die Bodenzoozönologischen Verhältnisse der Flaumeichen-Buschwälder Südostmitteleuropas. Budapest, p. 1—437 (1966).
ZICSI, A.: Beobachtungen über die Lebensweise des Regenwurmes Allolobophora dubiosa (Örley) 1880. Acta Zool. Ac. Sci. Hung. **9**, p. 219—236 (1963).
ZICSI, A.: Über die Auswirkung der Tätigkeit des Regenwurmes Lumbricus polyphemus Fitz. auf die Veränderungen der Humusqualität im Boden. (Im Druck) (1972).
ZÓLYOMI, B.: Guide der Exkursionen des Internationalen Geobotanischen Symposiums. Eger—Vácrátót, p. 1—88 (1967).

# SUGÁRZÁS ÉS HŐMÉRSÉKLET VIZSGÁLATOK AZ ÚJSZENTMARGITAI ERDŐBEN

NAGY LAJOS

KLTE Meteorológiai Intézete, Debrecen

Az erdő mint a legnagyobb méretű biomassza, a környezetére tetemes hatást gyakorol, főleg az alatta levő talajra, és a felette levő levegőre. Emiatt maga az erdő tömege, kora, fajtája, fejlődési ritmusa, lombos és lombtalan állapota következtében sajátos mikroklímát hoz létre. A lombkorona zöld tömegének mennyiségétől, rétegenkénti megoszlásától függ pl., hogy a rövidhullámú sugárzási energiának a lombkorona hány százalékát abszorbeálja. A felfogott energiamennyiség kapcsolatban van az erdő egyes szintjeiben uralkodó hőmérsékleti viszonyok alakulásával.

Az újszentmargitai IBP mintaterületen a bioklimatológiai megfigyeléseket 1966 évben kezdtük el, együttműködve a vácrátóti Botanikai Kutató Intézettel. A megfigyeléseket 1970-ig expedíciószerűen, kizárólag a nyári időszakban végeztük. A teljes tenyészeti és nyugalmi időre a vizsgálati lehetőségek 1970-re teremtődtek meg azzal, hogy a vácrátóti Botanikai Kutató Intézet faházat állított fel a helyszínen, ahol a regisztráló műszereket elhelyezhettük.

A vizsgálatok központja az erdős sztyeperdő (Galatelló-Quercetum roboris — továbbiakban erdő —), egy 60—70 m átmérőjű erdős sztyeprét (Peucedano-Galatelletum punctati — továbbiakban erdei tisztás —) és egy szikes pusztai legelő (Achilleo-Festucetum pseudovinae — továbbiakban legelő —). 1972-ben kapcsoltunk be a vizsgálatokba egy szántóföldi lóherés területet. A mérési helyek megegyeznek a botanikai vizsgálatok helyeivel. A vizsgálatok célja a különböző növénytársulások hő- és vízháztartásának feltárása a teljes tenyészeti és nyugalmi időszakra.

## 1. Módszer és műszerek

Jelen tanulmányunkban csupán sugárzás és hőmérséklet alakulásáról nyújtunk szemelvényeket. A léghőmérsékletet, légnedvességet az erdőben felállított gúlán mértük a talaj feletti 0,2 m-től 18,0 m-ig (0,2, 0,5, 1,0, 2,0, 8,0, 12,0, 14,0, 16,0 m). Az erdei tisztáson és a legelőn 0,2 m-től 4,0 m-ig (0,2, 0,5, 1,0, 2,0). A talajhőmérsékletet mindhárom helyen 20 cm mélységig mértük (0, 5, 10, 15, 20 cm). A lég és talajhőmérséklet mérésére 100 Ohmos Pt

ellenálláshőmérőket alkalmaztunk többszinirókkal összekapcsolva. A sugárzás mérésére Kipp-féle solarimétereket használtunk, ugyancsak többszinirókkal összekapcsolva. A levegő nedvességtartalmát vizsgáljuk egyrészt Assmann-féle pszichrométerekkel, másrészt a Pt ellenálláshőmérőkkel kialakított August-féle pszichrométerekkel.

## 2. Vizsgálati eredmények

### 2.1. *Lombnélküli állapot*

A fák nyugalmi állapotában — a déli órákban — amikor a sugárzás talajra érkezését csak az ágak akadályozzák, a csökkentés mértéke a napsugárzásnál 43%, a fénynél 23%, a többi a talajra jut (1967. márc. 8.). Borult napokon a csökkenés mértéke nagyobb. 1968. február 6.: globálsugárzás 0,22, reflexió 0,03, a rövidhullámú mérleg 0,19 gcal/cm²min. Ennek a mennyiségnek csak 32%-a jut keresztül az ágak között, a többit az ágzóna abszorbeálja.

1967—1968. években hetenként végeztünk sugárzásméréseket az erdőben és környezetében. Az adatok birtokában figyelemmel kísérhettük a lombkorona időbeli gyarapodását, a rügyfakadástól a lombkorona teljes kifejlődéséig. Lombnélküli állapotban a legnagyobb abszorpció 8—12 m közötti ágzónában következik be, a talaj felszínére az összsugárzásnak 42%-a érkezik le, amely a talajközeli levegő hőmérsékletének emelkedésében is kifejezésre jut. (1. táblázat).

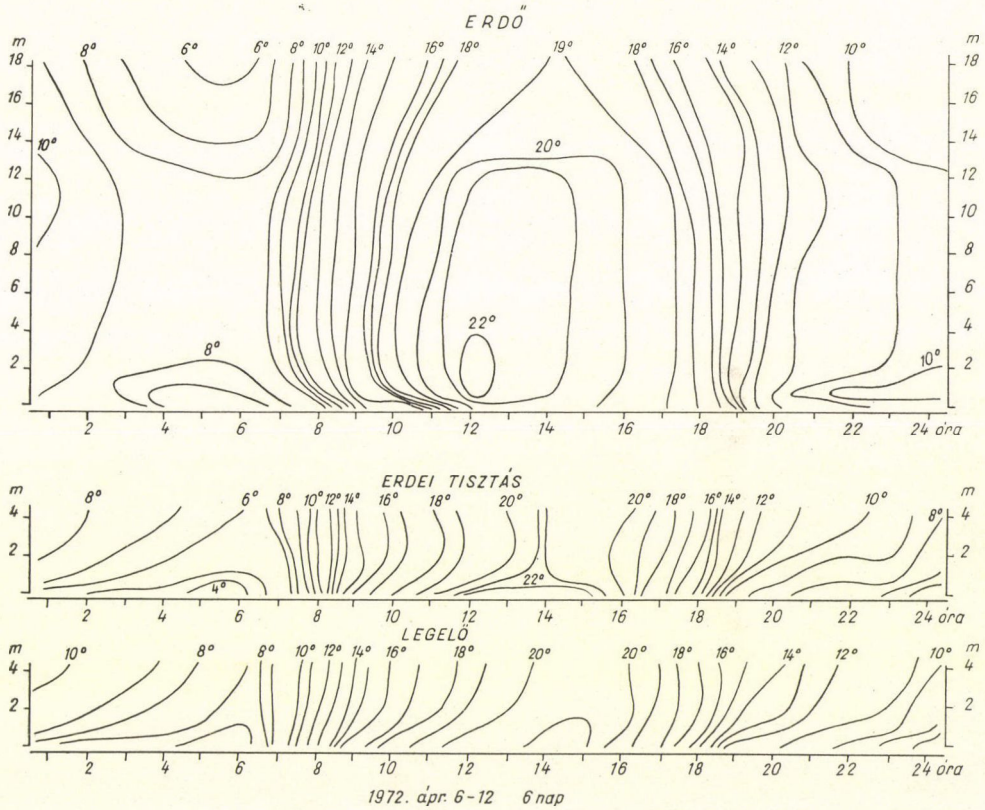
**1. táblázat**

*A rövidhullámú sugárzás eloszlása az erdőben*

| 1968. március 28. | $10^h$—$13^h$ | % | °C |
|---|---|---|---|
| 16 m | G—R = 0,71 gcal | 100 | 15,2 |
| 12 m | 0,63 gcal | | 15,4 |
| 16—12 m között absz. | 0,08 gcal | 11,2 | |
| 8 m | 0,42 gcal | | 15,4 |
| 12—8 m között absz. | 0,21 gcal | 29,5 | |
| 4 m | 0,32 gcal | | 15,3 |
| 8—4 m között absz. | 0,10 gcal | 14,1 | |
| 2 m | 0,30 gcal | | 15,6 |
| 4—2 m között absz. | 0,02 gcal | 2,8 | |
| talajra | 0,30 gcal | 42,3 | 17,6 |

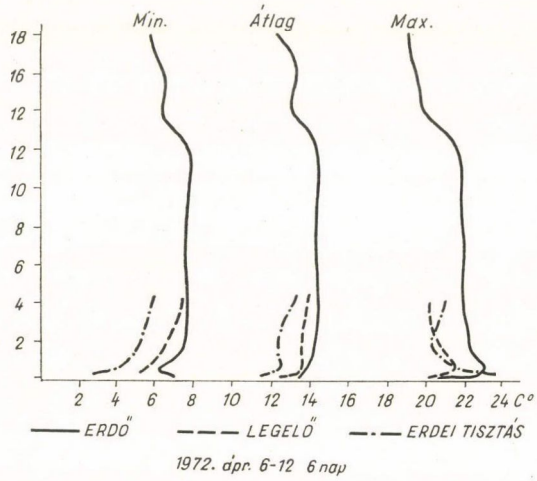
A lombosodás előtti időszakban kialakult sugárzási eloszlás létrehoz egy sajátos hőmérsékleti rétegződést (1. ábra). Az éjszakai órákban két zónában alakul ki alacsony hőmérsékletű levegőréteg: a talajfelszínen és az ágzóna felső részében. Ez a hőmérsékleti rétegződés a reggeli órákban fokozatosan felbomlik és a délelőtti órákban a legmagasabb hőmérsékleti réteg a talajfelszin

közelében található, amely a kora délutáni órákig megmarad. Este ismét kialakul a kettős hőmérsékleti rétegződés, ami kapcsolatban van ezen szintek erősebb kisugárzásával. A hőmérséklet napi ingása az erdőben a talajfelszíntől kiindulva 0,5 m magasságban éri el a maximumát, 17,3°-os értékkel. Az alsó szint felé erős inverzió jön létre, amely a kicserélődés hiányára utal.




*1. ábra.* A hőmérséklet eloszlása az erdőben, erdei tisztáson és a legelőn 1972. április 6—12 között (6. nap).

Ugyanakkor az erdei tisztásokon és a legelőn is végeztünk hőmérsékleti megfigyeléseket. Itt a szokásos (ismert) hőmérsékleti rétegződés alakul ki. A 2. ábrán az erdő átlag-, maximum-, és minimum hőmérsékleti profiljai mellett bemutatjuk az erdei tisztáson és a legelőn kialakult profilokat is. A három felszín közül az erdei tisztás talajközeli légrétege hül le a legerősebben, legkevésbé a szabad horizonttal rendelkező legelő. Ebből következik, hogy a lombtalan erdő éjszakai lehűlése nem sokban tér el a környezetétől. Az erdei tisztáson a napi ingás a talajfelszín közelében 21,0°-ot, míg a távolabb levő




*2. ábra.* Hőmérsékleti profilok 1972. április 6—12 közötti 6 nap átlagában.

**2. táblázat**

*A rövidhullámú sugárzás eloszlása az erdőben derült szélcsendes napon*

| 1968. április 23. | 10h | 11h | 12h | 14h | Átlag | % | °C 14h |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 16 m | G = 0,91 | 0,99 | 0,98 | 0,94 | 0,96 kal | | 27,0 |
| | R = 0,13 | 0,14 | 0,14 | 0,14 | 0,14 kal | | |
| | G—R = 0,78 | 0,85 | 0,84 | 0,80 | 0,82 kal | 100 | |
| 12 m | G = 0,56 | 0,60 | 0,79 | 0,74 | 0,67 kal | | 28,2 |
| 16—12 m között absz. | 0,22 | 0,25 | 0,05 | 0,06 | 0,15 kal | 18,2 | |
| 8 m | G = 0,48 | 0,59 | 0,60 | 0,51 | 0,54 kal | | 27,8 |
| 12—8 m között absz. | 0,08 | 0,01 | 0,19 | 0,23 | 0,13 kal | 15,9 | |
| 4 m | G = 0,45 | 0,26 | 0,49 | 0,25 | 0,36 kal | | 27,0 |
| 8—4 m között absz. | 0,03 | 0,33 | 0,11 | 0,26 | 0,18 kal | 22,0 | |
| 2 m | G = 0,04 | 0,18 | 0,18 | 0,10 | 0,12 kal | | 26,0 |
| 4—2 m között absz. | 0,40 | 0,08 | 0,31 | 0,15 | 0,24 kal | 29,3 | |
| talajra | 0,04 | 0,18 | 0,18 | 0,10 | 0,12 kal | 14,6 | 25,8 |

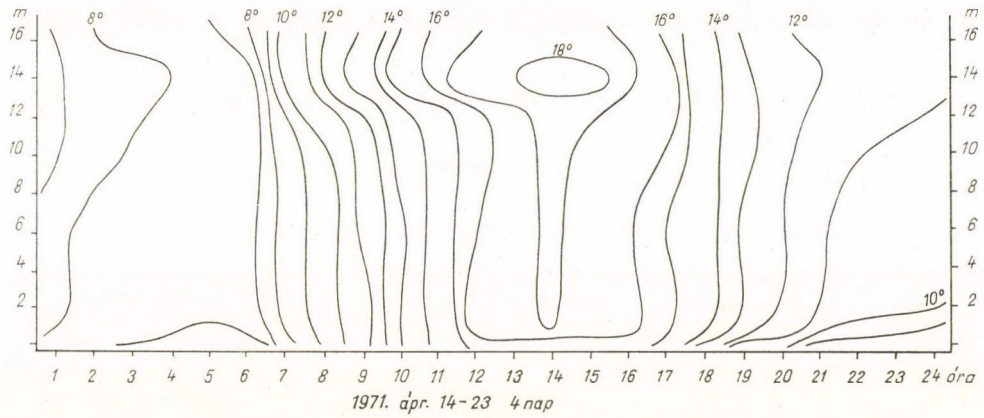
legelőn 16,1°-ot mutat. A legelő és az erdei tisztás 4 m magasságú levegőjének hőmérsékleti ingása megegyezik az erdő felettiével.

## 2.2. *Lombos állapot*

A lombosodás megindulásával egyre kevesebb sugárzás érkezik le a fák alatti talaj felszínére. 1968. április 23-án — négy mérésből számolt átlagok szerint — az erdő alsó szintjére az erdő feletti rövidhullámú sugárzási mérlegnek csak 14,6%-a érkezett le. A 12 m feletti ág és levélzóna 18,2 a 2—8 m közötti zóna 51,3%-ot abszorbeált (II. táblázat). Ezen szint magasabb elnyelését a tatárjuhar korai lombosodása okozza. A fenti sugárzáseloszlás követ-

keztében megváltozik a hőmérsékleti rétegződés is. A legmagasabb hőmérséklet 12 m magasságban alakul ki, a tatárjuhar lombkoronája felett, a tölgyek ágzónájában. Ettől a szinttől a hőmérséklet mindkét irányban csökken.

Hasonló lombos állapotban végeztünk hőmérsékleti megfigyeléseket 1971-ben (3. ábra). Az erdő aktív felszíne a talajfelszínről a lombkorona zónájába került és itt alakulnak ki a nappali időszak legmagasabb hőmérsékleti értékei. Az ún. törzszónában a hőmérséklet eloszlása a nappali órákban egyenletes. Az éjszakai órákban kialakult legalacsonyabb hőmérséklet továbbra




*3. ábra.* A hőmérséklet eloszlása az erdőben 1971. április 14—23 között (4 nap).

is a talaj közelében marad. Az inverzió a koronazónáig terjed és a hőmérsékleti különbség meghaladja a 3 fokot.

A lombkorona teljes kifejlődésével az egész nyári időszakra jellemző sugárzási és hőmérsékleti eloszlás alakul ki, amely a lombhullás kezdetéig fennmarad. A legtöbb energiát abszorbeáló zóna a 8 m feletti réteg, ahol a sugárzásmennyiségnek 70%-a használódik fel, a talaj felszínére csak 4,9% marad (3. táblázat). Feltehető, hogy a lombkoronában maradó energia főleg az asszimilációra és a transpirációra fordítódik.

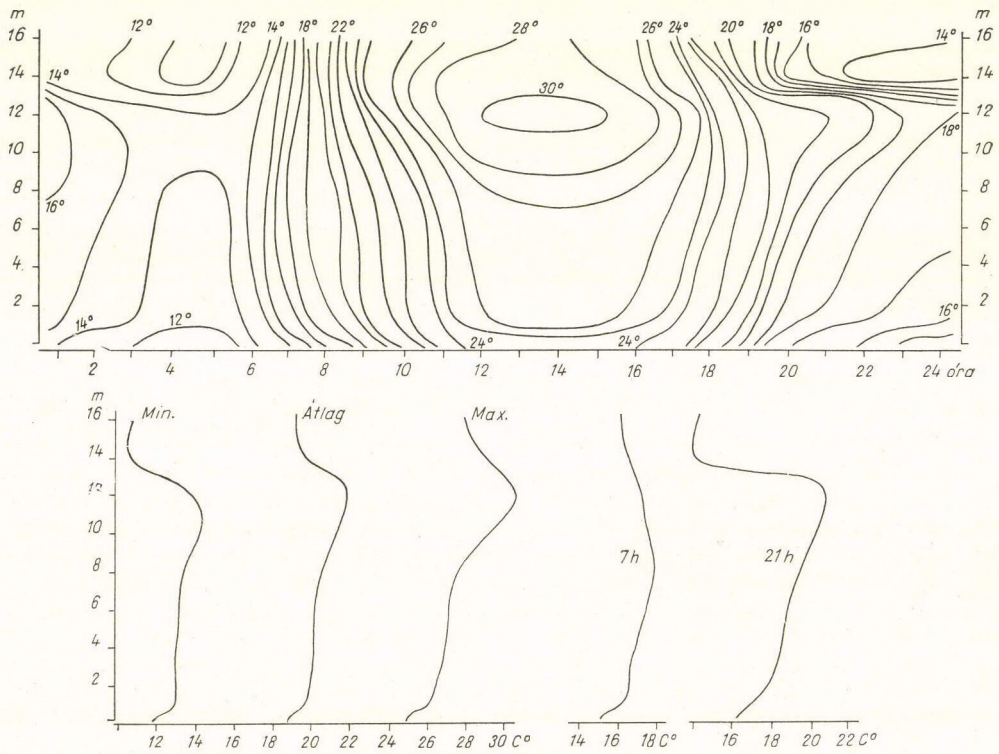
A hőmérsékleti rétegződés is a sugárzásnak megfelelően alakul (4. ábra). A teljes lombos állapotban, a déli órákban — természetesen a felmelegedéstől és az erdő sűrűségétől függően — az erdő törzszónájának hőmérséklete 5—6 fokkal alacsonyabb, mint a felső tevékeny felület. Az éjszakai órák legalacsonyabb hőmérséklete ugyancsak a felső tevékeny felületen alakul ki. A törzszóna hőmérséklete 1—2 fokkal magasabb.

Derült és szélcsendes időjárásban az erdő és környezete között létrejöhet egy sajátos levegőcsere (advekció). A 4. ábrán 21 és 24 óra között megfigyelhető ennek a folyamatnak a kialakulása. Az erdő felső része erősebben lehül és a lehült levegő a levelek között fokozatosan az erdő alsóbb szintjére süllyed.

### 3. táblázat

*A rövidhullámú sugárzás eloszlása az erdőben derült időben*

| 1968. június 7. | $10^h$ | $12^h$ | $13^h$ | Átlag | % | °C $10^h$ |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 16 m | G = 1,18 gcal | 1,18 gcal | 1,08 gcal | 1,15 gcal | | 26,8 |
| | R = 0,14 gcal | 0,12 gcal | 0,13 gcal | 0,13 gcal | | |
| | G—R = 1,04 gcal | 1,06 gcal | 0,95 gcal | 1,02 gcal | 100 | |
| 12 m | G = 0,85 gcal | 0,85 gcal | 0,77 gcal | 0,72 gcal | | 26,7 |
| 16—12 m között absz. | 0,19 gcal | 0,21 gcal | 0,18 gcal | 0,19 gcal | 18,6 | |
| 8 m | G = 0,39 gcal | 0,13 gcal | 0,36 gcal | 0,29 gcal | | 26,8 |
| 12—18 m között absz. | 0,46 gcal | 0,72 gcal | 0,41 gcal | 0,53 gcal | 52,0 | |
| 4 m | G = 0,07 gcal | 0,08 gcal | 0,11 gcal | 0,09 gcal | | 26,9 |
| 8—4 m között absz. | 0,32 gcal | 0,05 gcal | 0,25 gcal | 0,21 gcal | 20,6 | |
| 2 m | G = 0,05 gcal | 0,05 gcal | 0,05 gcal | 0,05 gcal | | 26,4 |
| 4—2 m között abszorb. | 0,02 gcal | 0,03 gcal | 0,06 gcal | 0,04 gcal | 3,9 | |
| talajra | 0,05 gcal | 0,05 gcal | 0,05 gcal | 0,05 gcal | 4,9 | |




*4. ábra.* A hőmérséklet eloszlása az erdőben 1971. május 13—22 között (7 nap).

A hideg levegő az erdő talaján felhalmozódik. Helyébe a környezetéből vízszintes irányban melegebb levegő áramlik át. Ezt a folyamatot jól szemlélteti a 21 órai hőmérsékleti profil.

Hőmérsékleti különbségek nemcsak függőleges, hanem vízszintes irányban is kialakulnak, az erdő szegélyétől befelé. 1969. augusztus 27-i méréseink szerint az erdőszegély déli oldalától kezdve 60 m távolságban éri el a hőmérséklet az állandó, a törzszónára jellemző értékeket. A különbség 12 órakor éri el a maximumot 2,2 fokos értékkel. Az erdő keleti szegélyétől kiindulva a déli órákban már 20 m távolság is elegendő ahhoz, hogy létrejöjjön a kiegyenlítődés. Délután, amikor a keleti oldal már árnyékba kerül, a szegély és a belső rész hőmérséklete között különbség nincs. (4. táblázat.)

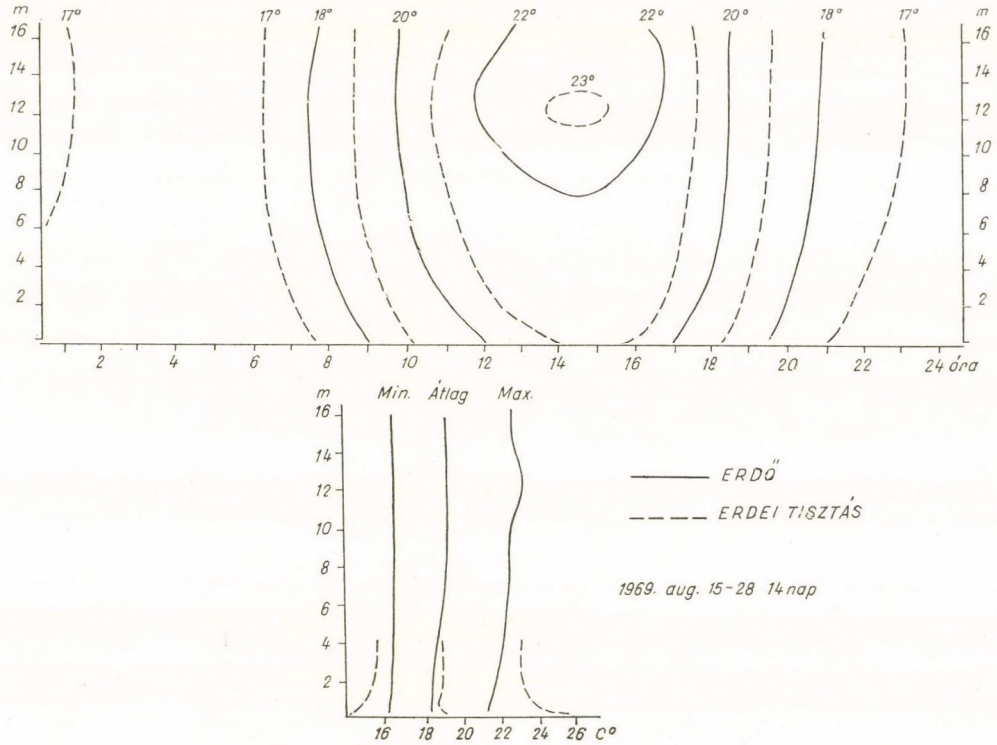
**4. táblázat**

| | Déli oldal | | | | Keleti oldal | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 0 m | 20 m | 50 m | 70 m | 0 m | 10 m | 20 m |
| 11 óra | 18,8 | 18,0 | 17,9 | 17,7 | 18,2 | 18,0 | 17,7 |
| 12 óra | 19,8 | 18,0 | 17,6 | 17,6 | 17,8 | 17,7 | 17,6 |
| 13 óra | 20,5 | 19,6 | 19,4 | 19,3 | 19,6 | 19,3 | 19,3 |
| 16 óra | 19,0 | 18,4 | 18,3 | 18,3 | 18,3 | 18,3 | 18,3 |

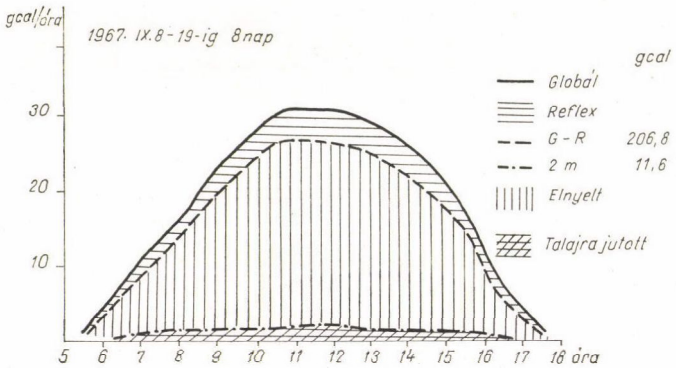
Az eddig bemutatott hőmérsékleti eloszlás derült időjárásra jellemző. Borult, csapadékos jellegű időjárás esetén a hőmérséklet alakulása már sokkal kiegyenlítettebb. (5. ábra). A hőmérséklet ingása 12 m magasságban csak 6,8 fokot tett ki. Az erdei tisztáson a korábbihoz hasonló jellegű rétegződést és ingást találunk.

Alacsonyabb napállás mellett — a kora reggeli és a késő délutáni órákban — direktsugárzás nem jut át a lombkoronán, mivel a sugárzás alacsonyabb szög alatt érkezik, mint a déli órákban, így a szórt sugárzásból jut le néhány százalék. A 6. ábrán az erdő feletti és az erdő alsó szintjére érkező sugárzásmennyiség napi menetét látjuk. A 206,8 gcal/cm$^2$/nap összegű rövidhullámú sugárzási mérlegből az alsó szinten napi összegben csak 11,6 gcal/cm$^2$/nap értéket mértünk, amely az erdő feletti sugárzási mérlegnek 5,3%-át teszi ki. Ezen energia eloszlás a 7. ábránkon bemutatott hőmérsékleti profilt alakította ki, mely a 9—16 m közötti magasságokban mutat aktív felmelegedési zónát. A felső koronaszinten a hőmérséklet napi ingása 10 fok, és ez megegyezik a legelőn mért talajközeli levegőréteg ingásával. Ebből következik, hogy az erdő törzszónájának levegője nem a lombozaton keresztüljutó energiától melegszik fel. Nem folytat önálló energiagazdálkodást, függő mikroklímát képvisel, mely oldalról és felülről is kap advekció formájában energiát.

Az erdő felső zónájában a rövid és hosszúhullámú energiát 100%-nak véve, napi átlagban 8 m magasságban a mérleg a fentinek csak 38%-a, míg

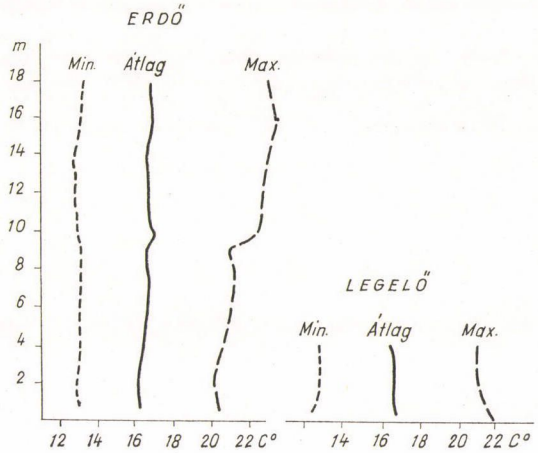



*5. ábra.* A hőmérséklet eloszlása az erdőben 1969. augusztus 15—28. között (14 nap).

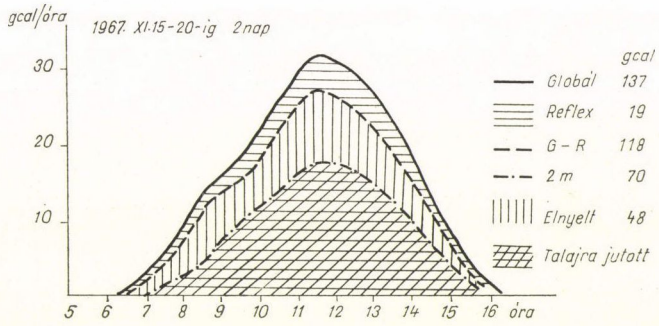



*6. ábra.* A sugárzási komponensek napi menete az erdőben 1967. szeptember 8—19. (8 nap).

1 m-en 2%-ra csökken. A déli órákban ezen szintek több energiával gazdálkodhatnak, mivel 8 m-en 70%-ra, 1 m-en 5%-ra növekszik. A pozitív energiaforgalom az erdő felett 5—17 óráig, 8 m-en 5—18-ig, 1 m-en 6—18 óráig tart. A lombkorona védő hatása késlelteti a negatív energiamérleg kialakulását.




*7. ábra.* A hőmérséklet függőleges eloszlása az erdőben és a legelőn 1969. szeptember 19-én

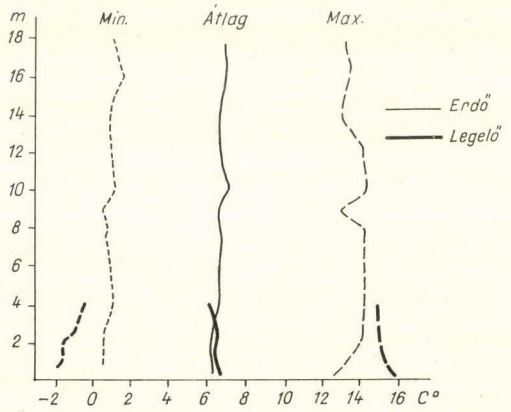



*8. ábra* A sugárzási komponensek napi menete az erdőben 1967. november 15—20 között.

### 2.3. *Lombhullás utáni időszak*

A lombozat fokozatos csökkenésével az erdő állománya megnyílik. 1967 november 15 és 20-a közötti 2 nap rövidhullámú sugárzásforgalmának összetevői a következők: globálsugárzás napi összege 137,0, az erdő okozta reflexió 19,4 és a felhasználásra kerülő rövidhullámú energia 117,6 gcal/cm²/nap. Az erdő alsó szintjére 70,3 gcal/cm²/nap érkezik le, amely a rendelkezésre álló energiának 59,8%-a. Az ehhez hasonló sugárzási eloszlás a lombosodás megindulásáig fennmarad (8. ábra).

Az alacsony napi hőmérsékletek ellenére a fenti időpontban megnőtt a hőmérséklet napi ingása az erdő minden szintjében. Jól megkülönböztethetők az egyes aktív felmelegedési szintek: talajközeli levegőréteg, alsó- és felső koronaszint. Jellemző a talaj közelében ismét jelentkező inverzió, amely a kicse-




*9. ábra.* A hőmérséklet függőleges eloszlása az erdőben és a legelőn 1967. szeptember 15-én.

rélődés ezen szinten valo lefékeződését mutatja. A legelőn mért hőmérsékleti ingás megközelíti a 18 fokot, lényegesen nagyobb az erdőben mért értéknél, s ez a lombnélküli faállomány most is működő árnyékoló hatására utal (9. ábra).

# PRODUKCIÓBIOLÓGIAI VIZSGÁLATOK A CSÉVHARASZTI IBP MINTATERÜLETEN

SIMON TIBOR—KOVÁCSNÉ LÁNG EDIT

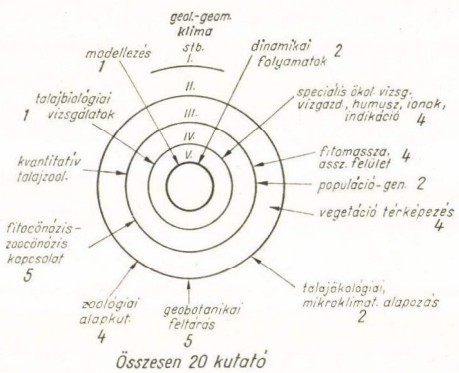
ELTE Növényrendszertani és növényföldrajzi Tanszéke, Budapest

A csévharaszti IBP mintaterület a Duna—Tisza közi — egykori Duna medrekkel tagolt — pleisztocénkori homokbuckás táj egyik jellemző, viszonylag természetes növényzetű darabja. E meszestalajú homoki táj utolsó természetes, zonális növényzete, a jórészt szárazságtűrő, évelő lágyszárú fajokból álló sztyepp és a xerotherm tölgyesek mozaikja, vagyis az erdős-sztyep vegetáció. E viszonylag nagy kiterjedésű erdőssztyepekkel rendelkező tájon a legszebb, a természeteshez legközelebb álló növényzet és állatvilág termőhelyei, mint Csévharaszt (1939 óta, 105 hektáron!) is, természetvédelmi területek. Ezek alkalmasak és érdemesek a biocönózisok felépítése, valamint a fajok és a környezeti tényezők közti kapcsolatok törvényszerűségei vizsgálatára, amelyek eredményei az egész táj jobb mező- és erdőgazdasági kihasználásának, táj és környezetvédelmének alapjául szolgálnak.

## A kutatások vázlata

Csévharaszton először komplex biocönológiai vizsgálatokat kezdtünk (1966). Ennek a geológiai — geomorfológiai, klimatológiai és általános növényzeti ismeretekre (I. szint) épülő első része az alapvető botanikai, zoológiai, talajökológiai és mikroklimatológiai feltárás volt (II. szint). Ennek során megismertük az élővilágot (SIMON 1971a, 1971b, SIMON—VIDA—JUHÁSZ-NAGY 1970, KONECSNI 1970, NAGY—SÁRINGER—SZELÉNYI 1969), a növénytársulásokat (SIMON ined., JUHÁSZ 1966, WÁGNER—JUHÁSZ ined.). Majd ismereteink birtokában, alapul a további kutatásokhoz (II—III. szint), részletes (1 : 2000-es) vegetációtérképet készítettünk (SIMON—MÉSZÁROS-DRASKOVITS 1972), amely végleges formáját légifénykép interpretációval nyerte el. Vizsgálataink következő lépcsője a nagy kiterjedésű — a Duna—Tisza közti homokhátakra általánosan jellemző — gyeptársulások fejlődési, produktivitási viszonyainak megismerésére, domináns fajok kalóriaértékének megállapítására (SIMON—BATANOUNY 1971, VERSEGHY—KOVÁCS-LÁNG 1971, KOVÁCS-LÁNG—SZABÓ 1971.), az évelő homokpusztagyep asszimiláló felületének és pigmenttartalmának becslésére (SIMON—ORBÁN 1972, ORBÁN 1972) irányult (III. szint).

E lépcsőn kapcsolódnak a virágos rendszertani-populációgenetikai vizsgálatok (HORÁNSZKY 1970), a beindulóban levő fitocönózis—zoocönózis kapcsolat — és kvantitatív talajzoológiai kutatások. Eddigi adataink, a további vizsgálatok céljaként, szükségszerűen vetették fel a gyepfejlődés, produktivitás feltételeinek vizsgálatát (IV. szint). Ide elsősorban jelenleg is folyó talajvizgazdálkodási (KOVÁCS-LÁNG—SZABÓ 1971), tápanyagtartalom vizsgálataink, ill. ezek speciális részletei: egyes (virágos ill. virágtalan) növényfajok és a talaj összehasonlító ásványos tápanyag tartalmának tanulmányozása (SIMON—TÖLGYESI 1968,




*1. ábra.* A kutatások vázlata, menete a ráépülés rendjében. Egy-egy nyílhoz egy-egy munkaközösség (részben közös tagokkal) tartozik, létszámát számmal jelezzük.

KOVÁCS-LÁNG—VERSEGHY ined.), a humuszsavak mennyiségi megállapítása (SIMON—KOVÁCS-LÁNG 1968, KOVÁCS-LÁNG 1970). A kutatás e szintjén tértünk ki a gyepekben jelentős szerepet játszó mohaszinuziumok talajindikációjának tanulmányozására (SIMON—SZERÉNYI ined.)

E szinthez kapcsolhatók a beindult talajbiológiai kutatások (HORVÁTH 1970).

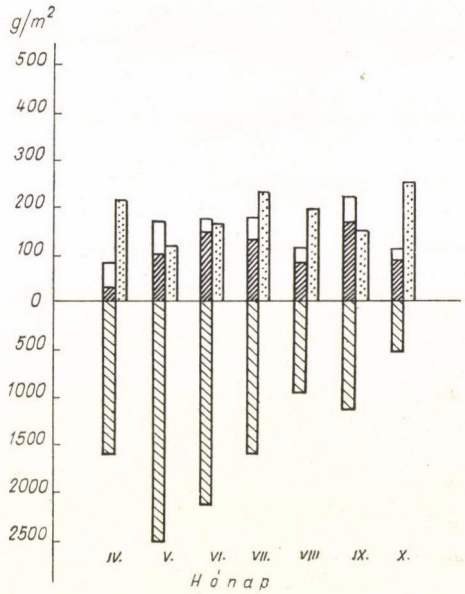
Fenti vizsgálatok adatai lehetővé teszik *majd* (V. szint) a biocönózisok dinamikai, anyagforgalmi folyamatai törvényszerűségeinek megismerését, ezek modellezését. A továbbiakban kísérleti beavatkozás számára (pl. talajtulajdonságok mesterséges megváltoztatása tápanyagbevitellel stb.), szennyező anyagok kimutatására és hatásuk ellenőrzésére nyílik lehetőség. E kutatásokat a MAB program keretében terveztük, elsősorban a synbiológiai folyamatok természetvédelmi célkitűzésű szabályozására (1. ábra).

## Eredmények

A következőkben a természetvédelmi területeken végzett gyepfejlődési és fitobiomassza produkció vizsgálatok (III. szint) néhány fontosabb részeredményét mutatjuk be, elsősorban a legnagyobb felületet borító és a Duna—Tisza közén általánosan elterjedt *évelő homokpuszta gyep (Festucetum vaginatae*

*danubiale)* példáján, majd a speciális ökológiai vizsgálatok egyes részeredményeit (IV. szint).

*Állományfejlődés és fitobiomassza produkció az évelő homokpuszta gyepben.* A kvalitatív — két éven át (1968, 1969), 3—3 hónapban végzett — vizsgálatok adatai szerint, a földalatti részek fejlődése, mintegy négyszeresen intenzívebb mint a földfelettieké (szemiarid sztyepp-jelleg, vö. RODIN és BAZILEVICS táblázat in PRÉCSÉNYI 1971). Az is kiderült, hogy a „hozzáférhető" gyökérzet-




*2. ábra.* Az évelő nyilt homokpuszta gyep *(Festucetum vaginatae danubiale)* 1968. évi fitomassza produkciója. Üresen hagyva a virágos élő, sraffozva a virágos holt, pontozva a mohazuzmó fitomassza.

nek, mintegy 2/3-a helyezkedik el a talaj felső 20 cm vastag rétegében. E megállapítás szükségessé teszi a 20 cm mély mintavétellel nyert kvantitatív adatok korrekcióját, amelyre idevonatkozó dolgozatunkban (SIMON—BATANOUNY 1971, Table 1.) utaltunk (figyelembe véve a „nem-hozzáférhető" finom gyökérzetet is 1969 júniusban + 45%-os, júliusban +50%-os, augusztusban +55%-os korrekciót javasoltunk). Fentiek, ha a többi hasznos részeredményt nem is tekintjük, indokolják az állomány morfológiai vizsgálatok szükségességét, az ilyen vizsgálatok fontos kiegészítő jelentőségét.

Kvantitatív méréseink alapján (1968), az *évelő homokpuszta gyep* és a rokon, *záródó homokpuszta gyep (Festucetum wagneri)* nyár eleji és őszi (kettős) produkció maximumot mutat (2. ábra). Összehasonlításként megemlítjük, hogy az *egyéves homokpuszta gyep (Brometum tectorum secaletosum)* és a *rozsvetés*, csak

a vegetációs periódus elején mutat pozitív produktivitást. Az egész vegetációs periódusra vonatkoztatva az *egyéves homokpuszta gyep* —0,006 g/nap, az *évelő homokpuszta gyep* +0,008 g/nap, a *záródó homokpuszta gyep* +0,018 g/nap, a *rozsvetés* +0,24 g/nap produktivitási értéket mutat. Az *évelő homokpuszta gyepben* az őszi produkció maximum magasabb produktivitást is jelent, azaz ekkor már csökken az anyagforgalomból kilépő anyagok mennyisége, vagyis csökken a lebomlás sebessége.

Az *évelő homokpuszta gyep* összes, ún. nagy elsődleges produkciója hektárra számítva hozzávetőlegesen 15,2 tonna/év, ami BRAY (1963) táblázatával egybevetve jól beleesik a sztyepekre megadott intervallumba. E mennyiségből mintegy 3,2 tonna esik a földfeletti, 12 a földalatti fitomasszára. A földfeletti anyagban igen jelentősnek találtuk a zuzmó-moha produkció mennyiségét, amely mintegy 1,9 tonna/év.

Vizsgálataink során megállapítottuk, hogy a gyep záródásával növekszik a kicserélődési idő (turnover time), ami pedig a társulás stabilitásának növekedését jelenti! Ez egybevág egy korábbi megállapításunkkal (SIMON—FÜLÖP 1966), amikor a szervesanyag-felhalmozódás sajátossága alapján, árvalányhajas *évelő homokpuszta gyep* (Szentendrei Szigeten) sztyep-mozaikja nagyfokú állandóságára (klimax!) utaltunk.

| Kicserélődési idő években | | | |
|---|---|---|---|
| Fitocönózis | összes virágos | Moha-zuzmó | gyökérzet |
| Egyéves homoki gyep | 2,32 | 3,33 | 2,50 |
| Évelő homokpuszta gyep | 2,50 | 3,03 | 2,08 |
| Záródó homokpuszta gyep | 3,12 | 4,76 | 5,88 |
| Rozsvetés | 1,11 | — | 1,92 |

Fenti adataink bizonyítják, hogy a záródással növekszik a gyepállomány stabilitása ellenállóképessége a fluktuációt előidéző környezeti hatásokkal szemben.

*Efficiencia-sugárzás hasznosulás.* A beérkezett fénysugárzás társulásonként és évszakonként változó módon hasznosul. A rozsvetésben — az irodalmi adatokkal összhangban — 0,37—0,65%-os az energiakihasználás értéke.

A természetes gyepekben ugyanabban az időszakban (nyár eleje) jóval alacsonyabb, 0,05—0,28% értékeket kaptunk. Figyelemre méltó viszont az őszi időszak jóval magasabb értéke, amely a *Festucetum vaginatae* esetében 1,2% az *F. wagneriben* 0,35%. A moha-zuzmó frakció is az őszi időszakban hasznosítja tetemesebben a beérkező energiát, szeptember, október hónapokban 0,75—1,43% a zuzmók efficiencia értéke. A zuzmók energia hasznosításával kapcsolatosan vizsgálatokat végeztünk az egyes zuzmó fajok kalorikus értéké-

nek meghatározása céljából. Ez első hazai vizsgálatok eredménye szerint xerotherm zuzmó fajaink tiszta száraz anyagának kalorikus értéke 4000—4200 cal/g. ami nagyjából a hazai xerotherm virágos fajok kalóriaértékével egyenlő.

## Vízgazdálkodás

*Speciális ökológiai vizsgálatok.* A különböző mélységekben mért talajnedvesség változás a fitomassza produktivitásával többféle kapcsolatot mutat. A *Festucetum vaginatae* nyílt gyepjében a mélyebb talajszintek (140 cm) nedvességtartalma mutat pozitív korrelációt a produktivitással (korrel. koeffic. +0,75). A záródó gyepben a növényzet árnyékoló hatása megváltoztatja a talaj vízgazdálkodását. A felsőbb szintek nedvességtartalmának ingadozásai kisebbek, itt ezek is pozitív korrelációt mutatnak a fitomassza produktivitásával (60 cm: +0,40).

Környezeti tényezők hatása a fitomassza produkciójára. Path analízis alkalmazásával rávilágíthatunk a vizsgálatba vont környezeti tényezők közvetlen és közvetett szerepére a produkcióban. A Path analízis a két Festucetumban közel hasonló eredményt mutat. A relatív légnedvesség és globális sugárzás hatása a legkifejezettebb az élő *virágosnövény fitomassza* produktivitásának variabilitására, harmadik helyet a vizsgálatba be nem vont „egyéb" tényezők hatása foglalja el. A záródó gyepben azonban az „egyéb" tényezők relatív hatása lényegesen kisebb, mint a nyílt gyepben.

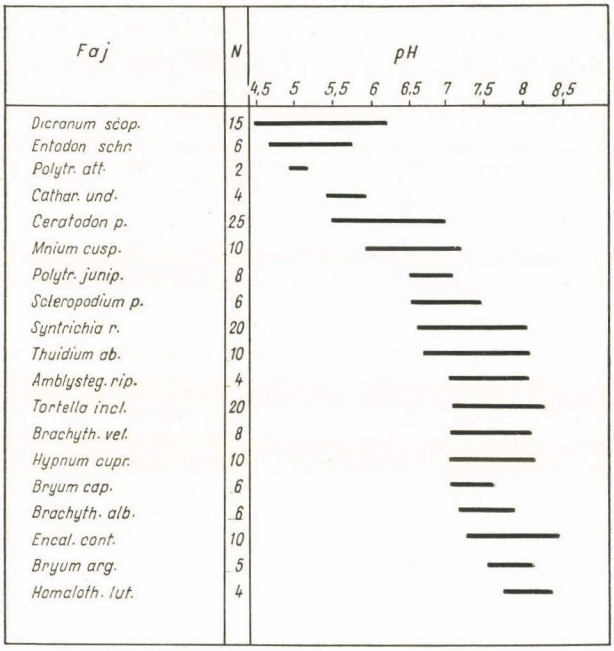
A rozsvetés produktivitására a hőmérséklet változása gyakorol legnagyobb hatást. A csapadék és talajnedvesség közel azonos értékű befolyást mutat. A globális sugárzás és a relatív légnedvesség hatása itt elhanyagolható! Vizsgált tényezők: globális sugárzás, havi középhőmérséklet, havi csapadék összeg, relatív légnedvesség és a talajnedvesség változásai.

Speciális ökológiai vizsgálataink más eredményeit, így a gyeptalajok huminsav viszonyairól, a *Potentilla arenaria* populációk és talajuk összehasonlító mikroelem vizsgálatáról már közöltük (l. 60. o.). E helyen a csévharaszti erdős-sztyep terület talajlakó mohái ökológiai vizsgálatáról, ill. annak egyes részeredményeiről szeretnénk röviden beszámolni.

Közismert — de alig tanulmányozott — a pionír jellegű homoki gyepeknél a moha és zuzmó szinuziumok jelentős szerepe. Produkció vizsgálataink során — mint arról fentebb beszámoltunk — számszerűleg is kiderült, hogy a nyílt gyepekben előfordulásuk a virágosakénál számottevőbb! Egyrészt ez, másrészt az ősborókásban a kollin-montán, acidofrekvens mohafajok *(Dicranum scoparium, Scleropodium purum, Polytrichum juniperinum)* tömeges előfordulása hívták fel a figyelmet arra, hogy a viszonylag homogén, talajsajátságaiban kiegyenlített (meszes, tápanyagszegény homok, átlagosan 7,5—8-as pH-val) alapkőzeten egyrészt a változatos domborzat ill. mikromorfológia, másrészt a fejlettebb növényzet jelenlegi állományai, a talajok és a vegetáció

közelmúlt története: igen változatos és sokféle mikro-termőhelyet alakítottak ki, amelyekhez meghatározott mohafajok törvényszerű kapcsolódása feltételezhető.

Ezért, mintegy 20 mohafaj mikro-termőhelyét vizsgáltuk (1970: VI., VII. hónapban gyűjtött 200 mintából) cseppanalitikai módszerekkel (a pH-érték, humusztartalom, kalcium karbonát, ammónia, nitrit-, nitrát-, foszfor



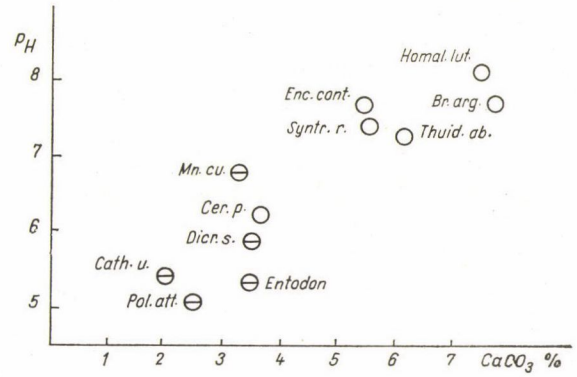

*3. ábra.* A csévharaszti erdős-sztyep terület talajlakó mohái pH-érték intervalluma (N = minták száma)

és kálium értékek tekintetében), amelyek kiválóan alkalmasak a mohapárnákból származó talajminták gyors, sokismétléses, tájékoztató feldolgozása számára (SZÉKELY 1956).

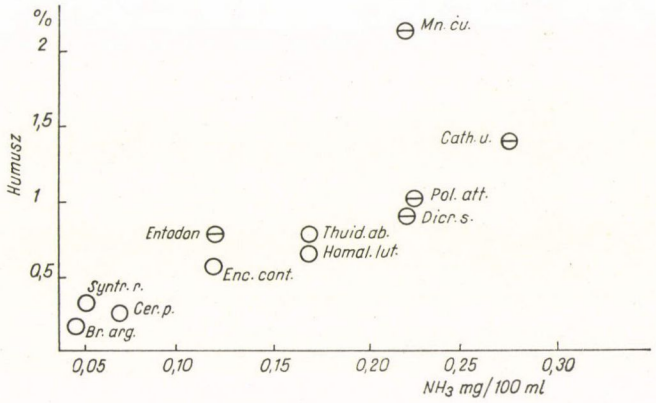
Mind a korábbi külföldi, mind újabban indított bryoökológiai vizsgálataink (SIMON 1970) és a csévharasztiak is (SIMON—SZERÉNYI ined.) a pH-érték, — mint komplex tényező — és egyes mohafajok meghatározott intervallum kapcsolatát jelzik (3. ábra). Azaz utóbbi helyen, az általánosan meszes alapkőzetű területeken, kölcsönhatásban az élő és élettelen tényezőkkel, változatos $H^+$-ion koncentrációjú mikro-termőhelyek alakultak ki, amelyeken az acidofrekvens fajoktól a bazofrekvensekig, a különböző, határozott igényű mohafajok felléphetnek.

A továbbiakban néhány jellemző faj (a mohapárnából származó talajminták — ismétlései — átlagában) a pH és a kalciumkarbonát-tartalom sze-

rinti (4. ábra), ill. a humusz % és az ammónia tartalom függvényében felismerhető (5. ábra) rendeződését fogjuk bemutatni. Mindkét esetben határozott a hasonló igényű mohafajok elkülönülése. Adataink azt bizonyítják, hogy a




*4. ábra.* A csévharaszti erdős-sztyep terület egyes talajlakó mohái elhelyezkedése talajuk pH-értéke és $CaCO_3$%-a szerint koordináta rendszerben (xerofitonok üres, mezofitonok felezett körrel jelezve).




*5. ábra.* A csévharaszti erdőterület talajlakó mohái elhelyezkedése talajuk humusz %-a és ammónia tartalma szerint koordináta rendszerben (xerofitonok üres, mezofitonok felezett körrel jelezve).

váztalajok és a nudum erdőtípusok mohapárnái, a termőhelyre vonatkozóan sok értékes információt nyújthatnak.

Előadásunkban a csévharaszti természetvédelmi területen folyó komplex kutatómunka egészének vázlatát, a kutatások egymásra épülését, integráltságát és a botanikai — tehát tanszéki — eredmények egyes, részben legfrissebb részleteit kívántuk ismertetni, s egyben rámutatni a további feladatokra.

## IRODALOM


BRAY, R.J.: Root production and the estimation of net productivity. Can J. Bot. **41,** 65—72 (1963).

HORÁNSZKY, A.: Festuca tanulmányok II. Studies on the Festuca II. Bot. Közl. **57,** 207—215 (1970).

HORVÁTH, S.: Microbiological investigations on soils of the national nature reserve near Csévharaszt. Bot. Közl. **57,** 207—215 (1970).

JUHÁSZ J.: Adatok, a Csévharaszti homoki erdő-sztyepp mikroklímájához. Angaben zum Mikroklima der sandigen Waldsteppe in Csévharaszt. METESZ Szegedi Intb. Évk. 319—325 (1964).

JUHÁSZ, J.: Homok erdő-sztyep ártéri kistájának talaj és léghőmérsékleti viszonyai (Disszertáció). (1966).

KONECSNI, I.: Adatok a csévharaszti természetvédelmi terület és a ligeterdők gombáihoz. (Kézirat). (1970).

KOVÁCSNÉ-LÁNG, E.: Fractional humus investigations of soil under sward communities (Festucetum vaginatae danubiale, Festucetum wagneri) growing on sandy sites. Annal. Univ. Sci. Budapest. Sect. Biol. **12,** 163—170 (1971).

KOVÁCS-LÁNG, E.—SZABÓ, M.: Changes of soil humidity and its correlation to phytomass production in sandy meadow associations. Annal. Univ. Sci. Budapest, Sect. Biol. **13.** 115—126 (1971).

NAGY, B.—SÁRINGER, GY.—SZELÉNYI G.: Zoocönológiai vizsgálatok homokpusztai gyepek csévharasztpusztai állományaiban (Kézirat). (1969).

ORBÁN, S.: Saisonale Änderung der Assimilationsfläche und des Chlorophyllgehalts sowie ihr Verhältnis zur Produktion in den Festucetum vaginatae und Secaletum cultum-Assoziationen. — Acta Agronomica **21,** (in press). (1972).

PRÉCSÉNYI, I.: A Föld növénytakarója primer produkciójának becslése. — Primary production of terrestrial vegetation of the earth. Bot. Közl. **58,** 53—57 (1971).

RODIN, L. E.—BAZILEVICH, N. J.: Production and mineral cycling in terrestrial vegetation. Oliver and Boyd, Edinburgh—London (1967).

RODIN, L. E.—BAZILEVICH, N. J.: World distribution of plant biomass. UNESCO Copenhagen Symp., Paris 45—52 (1968).

SIMON, T.: Bryocönológiai és ökológiai adatok a Zempléni hegységből — Bryozönologische und ökologische angaben aus dem Zempléner Gebirge. Bot. Közl. **57,** 31—43 (1970).

SIMON, T.: A csévharaszti természetvédelmi és IBP mintaterület. — The nature reserve and IBP Sampling area of Csévharaszt. Állattani Közl. **58,** 105—111 (1971a).

SIMON, T.: A Duna—Tisza közi gyepek produkciójának kutatása. A Nemzetközi Biológiai Program csévharaszti mintaterülete. Búvár 139—144 (1971b).

SIMON, T.—BATANOUNY, K.: Qualitative and quantitative studies on the root system of Festucetum vaginatae. Annal. Univ. Sci. Budapest. Sect. Biol. **13,** 155—171 (1971).

SIMON, T.—FÜLÖP, A.: A pH-érték és a humusztartalom periodikus változása Festucetum vaginatae danubiale állományokban a Szentendrei-Szigeten. — Die periodichen Änderungen des pH-Wertes und des Humusgehaltes der Bestände von Festucetum vaginatae danubiale in der Insel Szentendre. Bot. Közl. **53,** 35—41 (1966).

SIMON, T.—KOVÁCS—LÁNG, E.: Fractional analysis of humus production in the soil of a pioneer sand plant community. — Acta Biol. Acad. Sci. Hung. **19,** App. p. 529 (1968).

SIMON, T.—MÉSZÁROS—DRASKOVITS, R.: The Vegetation map of the nature reserve area of Csévharaszt in Hungary. Annal.: Univ. Sci. Budapest. Sect. Biol. **14,** (in press). (1972).

SIMON, T.—ORBÁN, S.: Untersuchung der Assimilationsfläche und des Chlorophyllgehalts des Festuca vaginata-Rasens und der Roggensat. Annal. Univ. Sci, Budapest, Sect. Biol. **14,** (in press). (1972).

SIMON, T.—TÖLGYESI, GY.: Comparative investigations on the macro and microelement content of Potentilla arenaria Borkh. populations and their soils different sites. — Bot. Közl. **55,** 267—272 (1968).

SIMON, T.—VIDA, G.—JUHÁSZ NAGY, P.: Report of the Hungarian CT working group: Bullt. st. rist. pam. a ochr. prir. 34—39 (1970).

SZODFRIDT, I.: Borókás nyárasok Bugac környékén. Wacholder-Pappel Wälder in der Gegend von Bugac. Bot. Közl. **56,** 159—165 (1969).

SZÉKELY, Á.: Gyors talajkémiai meghatározások. Budapest. (1965).

SZÉKELY, Á.: Humusz fotometriás meghatározása, OMMI Évk. **6,** (1964).

SZODFRIDT, I.—FARAGÓ, S.: Talajvíz és vegetáció kapcsolata a Duna—Tisza köze homokterületén. — Zusammenhang zwischen Grundwasser und Vegetation in Donau-Theiss Sandgebiet. Bot. Közl. **55,** 69—75 (1968).

TITLJANOVA, A. A.: Izucsenie biologieseszkogo krugovorata b biogeocenozah. Novoszibirszk 1—31 (1971).

VERSEGHY, K.—KOVÁCS—LÁNG, E.: Investigations on production of grassland communities of Sandy soil in the IBP area near Csévharaszt (Hungary). I. Production of Lichens. Acta Biol. Acad. Sci. Hung. **22**, 393—411 (1971).

# A FOTOSZINTÉZIS TERMÉKEINEK A VIZSGÁLATA, ÖSSZEFÜGGÉSBEN A SZERVESANYAG PRODUKCIÓVAL

HORVÁTH IMRE

JATE Növénytani Tanszék, Szeged

A Nemzetközi Biológiai Program „Produkció-folyamata" (PP) szekciója keretében az elmúlt években 9 magyarországi intézményben végeztek tudományos kutatómunkát. E kutatási tevékenység keretében a kloroplasztisz elektronmikroszkópos szerkezetének vizsgálatától kezdve természetes és kultúrnövény állományok fotoszintetikus energiahasznosításáig sokrétű — és ami örvendetes — néhány munkahelyen valóban kollektív kutatási tevékenység folyt. Nehéz volna a kilenc munkahely több éves és legalább 25—30 kutatójának eredményét röviden összefoglalni, ezért részletesebben csak két intézménnyel a TTM Növénytárával, és a JATE Növénytani Tanszékével foglalkozom, a többi intézménynél pedig inkább csak a kutatómunka irányát jelölöm meg. Ez nem jelent értékbeli megkülönböztetést, hanem mindössze csak azt, hogy az említett két intézmény kutatási tevékenysége áll hozzám — mint növényökológushoz — a legközelebb.

Az MTA Mezőgazdasági Kutató Intézetében (Martonvásár) különböző búzafajtákon vizsgálták a jarovizáció idején a hőmérséklet és a fény együttes hatását. Megállapították, hogy őszi búza fajtáknál alacsony hőmérsékleten a jarovizáció kezdeti szakaszában a rövid napszakos kezelés serkenti, a hosszú napszakos pedig gátolja a fotoszintézis intenzitását. Kimutatták, hogy alacsony hőmérsékleten a rövidebb hullámhosszúságú fény serkenti a fotoszintézist.

Őszi búzafajtákon vizsgálva Hill-reakció hőmérsékleti görbéjét megállapították, hogy az kettős csúcsú és 0 C° körül a reakció értéke magas. Tavaszi búzafajtáknál az alacsonyabb — 0 C° körüli — hőmérsékleten működő rendszer hiányzik, de ősziesítés hatására kialakul.

A Gabonatermesztési Kutató Intézet (Szeged), az agrotechnika és az időjárás kölcsönhatásával foglalkozott délalföldi rétek és legelők produkciójára. Kimutatták, hogy csapadékszegény időszakban az agrotechnika hatása kisebb mértékben érvényesül, pl. a szárazanyag produkciót nitrogén trágyázással sem lehet fokozni. A szénatermés minősége száraz időszakban viszont jobb, különösen az emészthető fehérjetartalom növekedik.

Ezzel kapcsolatban szeretnék rámutatni, egy általánosíthatónak látszó összefüggésre, amely a JATE Növénytani Tanszékének a kutatómunkáját

érinti. E Tanszéken kondícionált, — de szabadföldi körülmények között is — főleg a fénytényező tekintetében nagyon különböző feltételek között azt állapították meg, hogy a képződő növényi szervesanyag minőségét elsősorban a területegységre, vagy növényegyedre vonatkoztatott szárazanyag produkció határozza meg, és nagymértékben független attól, hogy ez milyen környezeti feltételek eredménye. A nagyobb szárazanyag produkció magasabb szénhidrát, alacsonyabb nitrogén koncentrációval jár együtt és fordítva. A növénytermesztésben és a növénynemesítésben úgy gondolom, erre figyelemmel kell lenni, mivel nagyobb szárazanyag produkció nitrogénben szegényebb szervesanyagot jelent.

Az Erdészeti és Faipari Egyetem Növénytani Tanszékén (Sopron) a lombkoronán belüli helyzet alapján vizsgálták az erdeifenyő levelek szöveti szerkezetét és fotoszintetikus aktivitását. A változó fotoszintetikus tevékenység együtt jár a levelek szöveti szerkezetének megváltozásával. A vizsgálatok eredményeként javaslat tehető a legmegfelelőbb koronaméret kialakítására, illetve a legmegfelelőbb állomány sűrűségre.

Különböző nyárfa klonok fotoszintézisének összehasonlító vizsgálata alapján pedig korai szelekcióra nyílik lehetőség.

A JATE Biofizikai Tanszékén (Szeged) a fény színképi összetételének hatását vizsgálták a fotoszintetikus pigmentrendszerre. Elsősorban a sárga pigmentek mennyiségével és a komponensek egymáshoz való arányával foglalkoztak szabadföldi körülmények között színes műanyagfóliák felhasználásával.

A Tanszék kutatómunkájában fontos szerepet foglal el a fotoszintetikus pigmentrendszerben lejátszódó energiavándorlás tanulmányozása és annak a gerjesztő fény hullámhosszától való függése.

A klorofill fluoreszcenciájának $\beta$ — karotinnal való szenzibilizációjából kiderült, hogy a karotinról a klorofillra való energiaátmenet a klorofill kék abszorpciós sávja területén a hullámhossztól függ. Ez gyors — exciton — típusú energiaátadásra utal. A kék és vörös abszorpciós sáv közötti területen — ahol a $\beta$ — karotin elnyelési sávja fekszik — a klorofillok fluoreszcenciájának szenzibilizálása a hullámhossztól gyakorlatilag nem függ. Ez arra mutat, hogy a karotinról a klorofill- a — ra való energia átadás lassú rezonanciás típus — szerint is végbemehet.

Az ELTE Származástani és Öröklestani Tanszékén (Budapest) vizsgálatokat végeztek a pigment — protein komplexben működő kötőerőkkel és karotinoid mutáns növények kloroplasztiszainak elektronmikroszkópos szerkezetével kapcsolatban.

Megállapították, hogy a karotinoidok a fehérjékhez molekulánként átlagosan 1,1 egyszerű H kötéssel kapcsolódnak, a klorofillok viszont jóval erősebben. Kötési energiájuk kb. 4,6 egyszerű H kötés.

Karotinoid mutáns növények kloroplasztiszainak elektronmikroszkópos szerkezetvizsgálata arra az eredményre vezetett, hogy a karotinoid össze-

tétel rendellenessége gránum hiánnyal függ össze. Normális és karotinoid mutáns kukoricalevelekben kimutatták, hogy a mesophyllum és a nyalábhüvely-parenchyma sejtjeiben levő kloroplasztiszok enzim-aktivitását a fényviszonyok eltérő módon befolyásolják.

Vizsgálatokat végeztek a plasztisz-nukleinsavak szintézisének fényindukciójával kapcsolatosan is. Kloroplasztiszmutáns növényeknél az látszik valószínűnek, hogy a mutáció csak a plasztiszra jellemző megvilágítás hatására beinduló RNS szintézist érinti. A szintézisben jelentkező rendellenesség a regulátor gének szintjén jelentkezik.

Az ELTE Alkalmazott Növénytani és Szövetfejlődéstani Tanszékén (Budapest) az algák és virágos növények kloroplasztisza'nak finomszerkezetével foglalkoztak. *Botrydium granulatum* kloroplasztiszaiban kimutatták, az ún. „durva lamellák" sajátos elrendeződését, a plasztisz és maghártya esetenkénti kapcsolatát, valamint a plasztiszhártya lefűződését.

Zöld algákon és kovamoszatokon vizsgálták a kloroplasztiszok finomszerkezete és az optikai anizotrópia közötti kapcsolatot. Megállapították, hogy a plasztiszok lényegében ismeretlen eredetű piros anomáliás színe összefüggésben áll egyrészt a kettős törés diszperziójának jellegével, másrészt a plasztiszok sűrűbb, vagy ritkább lamelláltságával.

Tradescantia levelekben meghatározták a fiatal és idős plasztiszokban működő fotoszintetikus egységek számát és méretét.

Az Orvostudományi Egyetem Orvosvegytani Intézetében (Szeged) a kloroplasztisz-szuszpenzió redoxpotenciál változásait vizsgálták. Megállapították, hogy periodikus megvilágítás mellett a redoxpotenciál változása a levél korára jellemző. Ez kapcsolatot mutat a klorofill koncentrációval és a Hill-reakcióval. Vizsgálataik alapján megkíséreltek olyan redox-rendszert létrehozni, mely reakcióhatásfoka optimális.

A TTM Növénytárának (Budapest) kutatói a fásodó hajtástengelyek szerepét vizsgálták a produkció folyamatában.

Megállapították, hogy a *Fraxinus ornus* hajtástengely phellodermája 4 éves korig a teljes fény 10%-át átengedi. A fényáteresztés idősebb hajtástengelyeknél fokozatosan csökken, de a repedéseken keresztül itt is jelentős az átengedett fény mennyisége. Az anatómiai vizsgálatok igazolták, hogy az elsődleges kéreg, a bélsugár, a központi bélparenchyma perimedulláris zónája egyaránt tartalmaz kloroplasztiszokat. A kloroplasztiszok strukturáltsága az elsődleges kéregtől a központi bélparenchymáig csökken. Az elsődleges kéregben található plasztiszok struktúrája azonban nem tér el a levél kloroplasztiszától.

A hajtástengely elsődleges kérgének fotoszintetizáló képessége egy nagyságrenddel kisebb, mint a levélé. A $CO_2$ beépítő képesség az év folyamán változik. Maximális a rügyek kifejlődésekor és a lombhullást megelőző időszakban. Szezonálisan változik az alkohololdékony és a nagymolekulájú vegyületek aránya is.

A hajtástengelyek klorofill tartalmának évi változása — négyszintes kétténye zős variancia analízissel elemezve — összefüggést mutat a $CO_2$ beépüléssel és a kloroplasztiszokban található gránumok számával. Ez külső tényezőkkel hozható kapcsolatba, de szignifikánsan hatnak az endogén tényezők is, pl. a hajtástengely kora.

Ultrastruktúra vizsgálataik elsősorban a kloroplasztiszok térbeli, és időbeli strukturális változását követték nyomon. A plasztiszok a kedvezőtlen periódus beálltával fokozatosan elvesztik gránumaikat, csökken klorofilltartalmuk, számos közülük fúzionál.

Foglalkoztak a *Quercus pubescens* árnyékleveleinek különböző ökológiai körülmények közötti (termőhely, víz, fényellátottság stb.) vizsgálatával is. A levelek anatómiai sajátságai pl. a paliszád és szivacsos parenchyma aránya, a mesophyllum sejtek mérete, sztómafrekvencia, asszimiláló szövetek és az intercellulárisok aránya, jellegzetes eltérést mutatnak a környezeti tényezők függvényében. Megállapították, hogy a levelek $CO_2$ inkorporációs képessége elsősorban az intercellulárisokkal kapcsolatos, fontos ezenkívül a mesophyllum sejtek nagysága is. A sztómafrekvencia csak az intercellulárisok arányán keresztül befolyásolja a fotoszintetikus aktivitást.

Figyelemre méltó gomba-ökológiai vizsgálataik eredménye is. Egyes kalapos gombafajok erdei talajokon való megjelenése jó korrelációban van a talaj hidrogén-ion koncentrációjával.

Orno-Quercetum társulásban eredményes talajalga vizsgálatokat is végeztek. Megállapították, hogy az ott található fajok fejlődésük bizonyos stádiumában talajhoz kötöttek, bár általában vízi, vagy vízparti szervezetként ismertek.

A TTM Növénytárának kutatómunkájával kapcsolatban egy dolgot külön is érdemes megemlíteni, ami az eredményes kutatómunkának egyik fontos feltétele. Az utóbbi években példamutatóan oldották meg a kollektív kutatómunkát. Ez nemcsak más intézménnyel kapcsolatos, hanem a Növénytáron belül is jól szervezett. E kollektív kutatómunka eredménye, hogy képesek voltak a kloroplasztisz elektronmikroszkópos szerkezetétől kezdve az állomány produkciójáig összefüggésben foglalkozni a felvetett kérdésekkel.

Dicséretes az is, hogy a növényökológiai kutatómunkában széles körűen és eredményesen alkalmazzák a matematikai-statisztikai módszereket.

A JATE Növénytani Tanszékén (Szeged) szabadföldi körülmények között és fitotronban kultúrnövények és természetes növényállományok fotoszintetikus energiahasznosításának a vizsgálata a fő célkitűzés, kiegészítve morfológiai, fenológiai, struktúra és anyagcsere vizsgálatokkal.

Halophil növényállományokban végzett vizsgálatok alapján megállapították, hogy a szervesanyag produkciót a klimatikus tényezők közül, főleg a csapadék eloszlása és ennek függvényében a sók felszinközeli akkumulációja határozza meg. A legeltetés megszüntetése a növényállomány szerkezetét

elsősorban a faji összetételen keresztül befolyásolja: A *Trifolium fragiferum*, *Lotus tenuis*, *Taraxacum bessarabicum* helyét fokozatosan a *Carex distans*, *Festuca arundinaceae* foglalta el. Az állományszerkezet legkisebb mértékben a legszikesebb állományokban változik meg.

Megkezdték a természetes növényállományok *(Cynodonti Poëtum angustifoliae)* kondícionált körülmények közötti vizsgálatát. Elsősorban az állományszerkezetet és ennek függvényében az energiahasznosítást tették tanulmányozás tárgyává. Előkísérletet végeztek spektrális energiaeloszlás hatásának tanulmányozására is, a vizsgált növényállomány szárazanyag produkciójára. Megállapítható, hogy azonos fényenergia mellett az eltérő színképi összetétel elsősorban a levélterületen keresztül befolyásolja a szárazanyag produkciót és ez a hatás az idő függvényében fokozódik.

Szabadföldi és kondícionált körülmények között két paradicsomfajta szárazanyag produkciójával, és energiahasznosításával foglalkoztak a megvilágításerősség függvényében szabadföldi és kondícionált körülmények között. Megállapították, hogy elméleti és gyakorlati szempontból az a számítási mód a legjobb, mely a tenyészterületből és a növényállomány rendelkezésére álló átlagos fényenergiából indul ki.

Leguminosae családba tartozó fajok nektáriumának szerkezete és produkciója közötti kapcsolatot vizsgálva megállapították, hogy azok a mirigyek, melyekben szélesebb a granduláris szövet több, azok, melyekben háncsnyalábok találhatók, koncentráltabb nektárt termelnek.

Foglalkoztak a fény minőségének és színképi összetételének a növényi szervesanyag produkcióra gyakorolt hatásával. E vizsgálatok során *Vicia faba* növények leveleiben kimutatták, hogy a kék fényhez viszonyítva a vörös fény serkenti a szaharóz és keményítő felhalmozódást. Ez feltételezhetően a I. fotokémiai rendszer aktivitásán keresztül valósul meg.

Kimutatták, hogy a zöld hullámtartományba eső energia arányának növelése jelentős mértékben csökkenti a kloroplasztiszokban a gránumok számát, nagyságát, lamellázottságát és a keményítő szemek nagyságát. A monokromatikusan kék és vörös fény is e tulajdonságokra gyakorol hatást. Különösen jelentős mértékben hat a lamellázottságra és csökkenti a gránumok számát a kék fény (1. kép).

E vizsgálathoz paprika *(Capsicum annuum)* csíranövényeket 10 napon keresztül 475 és 675 nm transmissziós maximumú interferencia szűrők (Zeiss) alatt neveltek, kontrollként halogén (jódgőz) lámpát használtak. A megvilágítás időtartama napi 12 óra volt, a fény energiája pedig kb. $4{,}5 \cdot 10^3$ erg $cm^{-2}\,sec^{-1}$.

A fény színképi összetételének függvényében ökológiai szövettani vizsgálatokat végeztek Brassica, Capsicum, Lactuca, Raphanus, Rumex, Spinacia és Vicia genuszok 12 faján, elsősorban az emberi táplálkozásra felhasznált szervekben bekövetkező szövettani változások tanulmányozására. Megálla-

pították, hogy a fény színképi összetétele elsősorban az asszimiláció és a szállító szövetekre hat. Hatást gyakorol az epidermis szerkezetére is, különösen a területegységre eső sztómaszámra.

Vizsgálva a fény színképi összetételének a *Ricinus communis* extraflorális nektáriumának morfológiájára és szöveti szerkezetére gyakorolt hatását, megállapították, hogy a hosszabb hullámtartományba eső fényenergia arányának növelésére a nektáriumok megnyúlnak, a kiválasztó felület viszont kisebbé válik.

Izolált levelekben rövid ideig tartó magas megvilágításerősség (60 000 Lux) hatását tanulmányozták a karotinoid tartalomra. Ha ez a hatás a víztartalom csökkenésével jár együtt, csökken a karotinoidok kötődése.

A Tanszék kutatási tevékenységével kapcsolatosan két dolgot emelek ki befejezésül. Az egyik az, hogy törekednek szabadföldi és kondícionált körülmények közötti párhuzamos vizsgálatokra, a másik, hogy sokat foglalkoznak fiatalokkal. Példaként megemlítem, hogy 1972. áprilisában Nyíregyházán megtartott Országos Tudományos Diákköri Konferencián a Tanszék 7 tudományos diákkörös hallgatója részesült díjazásban.

Összefoglalásként megállapítható, hogy a Nemzetközi Biológiai Program „Produkció folyamata" (PP) szekciójának keretében közreműködő magyarországi intézmények széles körű és eredményes munkát végeztek, amit a fentieken kívül bizonyít az is, hogy az elmúlt években több mint 40 dolgozat jelent meg.

# MIKRO- ÉS MAKROELEMEK, VALAMINT PESZTICIDEK BEFOLYÁSA A RHIZOBIUMOK HATÉKONYSÁGÁRA

MANNINGER ERNŐ

MTA Talajtani és Agrokémiai Kutató Intézet, Budapest

Hellriegel és Wilfart 1888-ban végzett vizsgálatai beigazolták, hogy a hüvelyes növények nitrogénkötése baktériumtevékenység eredménye. E felismerés után rövidesen meg is valósult a rhizobiumok hasznos tulajdonságának kiaknázása a gyakorlatban. Ma már minden fejlettebb mezőgazdasággal rendelkező országban felhasználják a pillangósvirágúaknak rhizobium-baktériumokkal való oltását a termés fokozására.

Európában az első használható oltóanyagot Nitragin néven Nobbe és Hiltner készítették 1895-ben. E baktériumok felhasználása terén hamarosan követője lett hazánkban is. Már 1 évvel utána Kerpely Kálmán végzett szabadföldi kísérleteket 1896-ban. A szójával kapott kedvező eredmények megteremtették az első magyar rhizobium-oltóanyagok előállításának lehetőségét, amely több-kevesebb nehézség leküzdése után egyre nagyobb mennyiség előállítását tette lehetővé. Tehát bátran mondhatjuk, hogy a pillangósnövények termésének fokozása céljából ilyen baktériumos oltóanyagnak felhasználása terén tradicióink vannak.

Ma évente 100 000 kat. hold nagyságú területre elegendő oltóanyagot állít elő a Phylaxia Oltóanyag- és Tápszertermelő Vállalat, az oltóanyagot az Országos Mezőgazdasági Minőségvizsgáló Intézet ellenőrzi, ami biztosíték arra, hogy csak hatásos rhizobiumkészítmény kerüljön felhasználásra. Mindazonáltal ez a rendkívül egyszerű, olcsó s az esetek túlnyomó részében eredményes agrotechnikai módszer még ma sem terjedt el olyan mértékben a gyakorlatban, mint azt megérdemelné.

A rhizobiumkutatás terén az elmúlt 20 esztendő folyamán kedvező együttműködés jött létre az Országos Mezőgazdasági Minőségvizsgáló Intézet, a Phylaxia Oltóanyag- és Tápszertermelő Vállalat és az MTA Talajtani és Agrokémiai Kutató Intézet között. Ez a hasznos kooperáció szervezeti keretet is kapott a Nemzetközi Biológiai Program (IBP) Magyar Nemzeti Bizottságának a biológiai nitrogénkötés tanulmányozásával megbízott albizottság révén.

Az emberiség rohamos szaporodása a Földön egyre több táplálék termelését teszi szükségessé. Napjaink élelmiszergazdasági és mezőgazdasági fejlődését kívántuk mi is előmozdítani kísérleteinkkel azáltal, hogy tanulmányoz-

tuk a rhizobiumos-oltásnak pillangósvirágú növények termésfokozó hatását előidéző tényezőinek hazai viszonyok közötti megismerését. Az egységnyi területen termesztett pillangósvirágú növények mennyiségének és minőségének fokozása ugyanis döntő jelentőségű a növényi fehérjetermelésre. A pillangósok fehérjéi közvetlenül emberi táplálékként is szolgálhatnak, de közvetve az állati — tehát a táplálkozási szempontból értékesebb — fehérjék előállítását teszi lehetővé.

A fehérjeprogram keretében több olyan kérdés megoldását tűztük ki célul, amelyek mindegyikét a jelen „időszerűsége" vetett fel.

A mezőgazdasági termelés és a vele kapcsolatos agrotechnika az utóbbi időben gyökeresen megváltozott. Napról-napra nő a mezőgazdaságban alkalmazott kémiai anyagok, a legkülönbözőbb hatóanyagokat tartalmazó vegyületek felhasználása. Ez a megállapítás nemcsak a növények táplálkozása szempontjából alkalmazott műtrágyák nagyobb adagjaira, a forgalomba hozott új formáira, a károsítók leküzdésére használatos sok új növényvédőszerre vonatkozik, hanem a mezőgazdaság olyan célok megvalósítására is használ manapság kémiai anyagokat, amelyhez korábban nem alkalmazott ilyeneket. Példaként említhető a gyomirtás céljára alkalmazott legkülönfélébb kémiai hatóanyagcsoportú herbicid. A mondottakból következik, hogy ma a kémiai anyagoknak talajba kerülő mennyisége sokszorosa annak, amely a „klasszikus növényvédelem" korában került bele és az ilyen anyagok felhasználása évről-évre szinte ugrásszerűen növekszik. E növekedés mértékét hazai viszonylatban jelezzék a következő számadatok: Nagy Bálint nemrég megjelent cikke szerint egyedül a növényvédőszer igények hazánkban az 1970-es évben 1,7 milliárd Ft-ot tettek ki, a következő évben már 2,5 milliárd Ft-ot és az ötéves terv végére ez a szám előreláthatóan eléri az 5 milliárd Ft-ot.

Joggal felvetődik a kérdés, mi lesz ennek az óriási mennyiségű kémiai anyagnak a sorsa? Egyik részét a kultúr és gyomnövényzet „felhasználja", másik része a talajba kerülve ott rövidebb-hosszabb ideig megmarad, és lebontás nélkül, vagy lebontva eltűnik a növény életteréből. Ennek az eltűnésnek az ideje az egyes kémiai anyagoknál nagyon különböző, és sokszor csak látszólagos, illetve átmeneti jellegű is lehet. Gondolok itt arra, hogy valamely peszticid megkötődése még nem jelenti mindenkor hatása végleges megszűnését, mivel újra szabaddá válhat pl. megváltozott pH viszonyok esetében, amely pedig gyakran kapcsolatos egyes agrotechnikai eljárásokkal.

A rendelkezésre álló idő nem teszi lehetővé, hogy részletekbe bocsátkozzak, csupán e kérdés bonyolultságára és fontosságára akartam rámutatni. Annyi bizonyos, hogy ameddig a kémiai anyagok végleges detoxifikálódása bekövetkezik, állandó, vagy időszakos befolyást gyakorolhatnak a talaj mikro- és makroszkopikus élővilágára. És mivel a pillangósokkal szimbiózisban élő rhizobium-baktériumok is talajmikroszervezetek, nem közömbös számukra, hogy a kémiai anyagok milyen befolyást gyakorolnak rájuk.

A most vázolt tény a rhizobiumkutatások irányát is többé-kevésbé befolyásolja, és más megvilágításba helyezi a rhizobiummal történő oltás hatásossága kérdésének vizsgálatát is. A rhizobium-oltással kapcsolatban hosszú időn keresztül kizárólag a baktériumok hatékonyságát kellett megvizsgálni a talajtípusnak függvényében, és az oltást esetleg befolyásoló, előbb vázolt kémiai vegyületeket, beleértve a nagyadagú műtrágyázás hatását, figyelmen kívül hagyhattuk.

Az oltás hatásosságának megállapítása ma komplexebb vizsgálatot követel, mint régen. Ez irányú hazai kutatásaink két fő csoportba sorolhatók és ennek megfelelően e két csoportba soroltam az eredmények ismertetését is. Az egyikben tárgyalom a peszticid anyagok, a másikban a műtrágyázás révén a talajba kerülő kémiai anyagok: a makro- és mikrotápanyag hatását a rhizobium-oltásra.

A peszticidek közül a Thiuramnak és a Ceresannak 26 talajjal végzett tenyészedény-kísérletei azt mutatták, hogy e fungicidek a bükköny gyökérgumóképződését és a növények szárazanyaghozamát a kontrollhoz viszonyítva nem csökkentették. Tehát e fungicidek, csávázószerként alkalmazva, a bükköny esetében a rhizobium-baktériumokra nem hátrányosak.

Erdőmaradványos csernozjom talajokban alkalmazott Lindán és Thiuram talaj-fertőtlenítőszerek gyakorlatban alkalmazott dózisai a bükköny és borsó szimbiózisát erősebben, míg az Orthocid kisebb mértékben serkenti.

A másik témakörben hat szabadföldi kísérletet állítottunk be lucernával a következő mikro- és makro tápelemek felhasználásával *(1. táblázat)*. Az 1967. és 1968. években beállított kísérletekben közel azonos tápanyag dózisokat alkalmaztunk a nemzetközi tematika szerint, míg 1969-től a kísérletekben ezeknek többszörös adagját. Ennek okára később még visszatérek.

Elöljáróban a kísérletekről megemlítem, hogy az 1970. év rendkívüli szárazsága miatt kapott adatokat statisztikailag nem értékeltük. A zöldtermés adatait q-kban adtuk meg hektárra, a N-műtrágya nélküli esetekben

**1. táblázat**

Mikro- és makro tápanyagok mennyisége (kg/ha)

| Hely | N | | | | $P_2O_5$ | $K_2O$ | Nyomelem | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | $N_0$ | $N_1$ | $N_2$ | $N_3$ | | | $H_3BO_3$ | $MgSO_4$ | $CoCO_3$ |
| Rákosszentmihály 1967. | 0 | 7 | 24 | 42 | 70 | 139 | 26,1 | 104,3 | 0,5 |
| Magyarfalva 1967. | 0 | 7 | 24 | 42 | 70 | 139 | 26,1 | 104,3 | 0,5 |
| Debrecen—Pallag 1968. | 0 | 10 | 25 | 50 | 108 | 160 | — | — | — |
| Bicsérd 1969. | 0 | 40 | 80 | 120 | 180 | 240 | molibdén | | 2,4 |
| Keszthely 1969. | 0 | 40 | 80 | 120 | 180 | 240 | ,, | | 2,4 |
| Putnok 1969. | 0 | 40 | 80 | 120 | 180 | 240 | ,, | | 2,4 |

%-okban is kifejezve. A trágyázásnak kétféle alakját különböztetem meg a foszfor, káli, valamint mikroelem trágyázást közösen, a továbbiakban „műtrágyázás" néven és külön a nitrogén-trágyázást.

Mivel a rhizobiumok nitrogénkötő szervezetek, ezért a N trágyázásra különösebb súlyt helyezve vizsgáltunk 3 N adagot és egy nitrogén nélküli variánst, tehát N tápanyag vonatkozásában tulajdonképpen 4 fokozatot tettünk vizsgálat tárgyává.

A N meglehetősen fontos szerepét tartottuk szem előtt a kiértékelés során is, ennélfogva vizsgálatunk kiterjedt:

1. a rhizobium-oltás hatására a műtrágyázott és nem műtrágyázott parcellákon, valamint a műtrágyahatásra a kezeletlen (kontroll) parcellák terméséhez viszonyítva.
2. a különböző N adagok hatására rhizobium-oltás nélkül.
3. az oltott és nem oltott parcellák termésének összehasonlítására egy és ugyanazon N szinten belül.

A magyarfalvi kísérlet növényeit 1967-ben csak egyszer kaszálhattuk, és bár az oltás hatása számszerűen mutatkozott, a variációs koefficiens miatt, szignifikáns kezeléshatás nem mutatható ki. Az 1968. évben kapott eredményeket a *2. táblázatban* mutatjuk be, amelyből a következők állapíthatók meg: az oltás és a műtrágyázás a 2. és 3. kaszálás esetében szignifikáns hatást igazol az oltatlannal szemben. A különböző N adagok nem emelték szignifikánsan

**2. táblázat**

Lucerna rhizobiumos-oltása Magyarfalva 1968. 2. éves

| | | $N_0$ | $N_7$ | $N_{24}$ | $N_{42}$ | $N_0$ |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | q/ha | | | | % |
| | | 1. kaszálás | | | | |
| O | U | 84,2 | 83,0 | 87,2 | 94,0 | 100,0 |
| | M | 98,0 | 112,5 | 109,7 | 121,0 | 116,0 |
| E | U | 81,2 | 92,7 | 89,0 | 69,5 | 96,0 |
| | M | 100,2 | 108,5 | 98,5 | 99,5 | 119,0 |
| | | 2. kaszálás | | | | |
| O | U | 95,0 | 112,5 | 123,2 | 111,2 | 100,0 |
| | M | 125,0 | 149,0 | 146,5 | 169,5 | 132,0 |
| E | U | 110,7 | 115,0 | 120,7 | 97,5 | 116,0 |
| | M | 141,2 | 151,0 | 125,0 | 129,0 | 149,0 |
| | | 3. kaszálás | | | | |
| O | U | 64,0 | 74,7 | 71,2 | 67,2 | 100,0 |
| | M | 90,2 | 98,2 | 91,0 | 87,2 | 140,0 |
| E | U | 72,2 | 86,0 | 89,0 | 76,2 | 113,0 |
| | M | 94,7 | 108,5 | 120,5 | 90,2 | 148,0 |

O = oltatlan
E = rhizobiummal oltott
U = műtrágyázatlan
M = műtrágyázott

a termést egyetlen esetben sem. Ha az oltatlan és oltott parcellák terméseredményét összehasonlítjuk a N dózisok függvényében láthatjuk, hogy nincs szignifikáns különbség, vagyis a N trágyázás nem fokozta az oltás hatását.

A Rákosszentmihályon beállított kísérlet *(3. táblázat)* pillangós növényeit kétszer kaszálhattuk, az első kaszáláskor 25%-os, második kaszáláskor

**3. táblázat**

Lucerna rhizobiumos-oltása Rákosszentmihály 1967. 1. éves

| | | $N_0$ | $N_7$ | $N_{24}$ | $N_{42}$ | $N_0$ |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | q/ha | | | | % |
| | | 1. kaszálás | | | | |
| O | U | 135,0 | 137,8 | 136,1 | 141,7 | 100,0 |
| | M | 136,1 | 137,8 | 137,2 | 146,1 | 100,8 |
| E | U | 170,0 | 159,4 | 164,4 | 165,0 | 125,9 |
| | M | 177,8 | 182,2 | 173,9 | 172,2 | 131,7 |
| | | 2. kaszálás | | | | |
| O | U | 155,6 | 158,3 | 145,6 | 154,4 | 100,0 |
| | M | 152,2 | 144,4 | 146,7 | 150,6 | 97,8 |
| E | U | 182,2 | 192,2 | 184,4 | 178,9 | 117,1 |
| | M | 186,1 | 188,3 | 172,8 | 190,0 | 119,6 |

O = oltatlan
E = rhizobiummal oltott
U = műtrágyázatlan
M = műtrágyázott

17 %-os szignifikáns többlettermést kaptunk. N trágyázásnak termésfokozó hatását nem tapasztaltuk, de egyértelműen megemelkedett a termés, ha e trágyázást rhizobium-oltással kombináltuk.

Debrecen-Pallagon 1968-ban beállított kisérleti eredményeket a *4. táblázatban* mutatjuk be. Ebből megállapítható, hogy sem a rhizobium-oltás sem a különböző N adagok nem szignifikánsak. Ugyancsak nem mutatott matematikailag biztosított különbséget ugyanazon N dózison belül az oltott és oltatlan parcellák termése.

Az eddigi kísérletekből leszűrhettük azt a tényt, hogy a különböző N dózisok terméseredménye egyik esetben sem különbözött szignifikánsan, aminek valószínű oka, hogy a nemzetközi tematika szerinti N dózisok nem különböztek eléggé egymástól. Ez az ok késztetett az 1969. évben beállított kísérleteknél arra, hogy a műtrágyadózisokon változtassunk és módosított műtrágyaadagok szerint állítsunk be 3 helyen újabb kísérletet. E kísérletek kezeléseit ugyancsak az *1. táblázatban* adtuk meg, ezekben a kísérletekben kb. négyszeres adagját használtuk a N adagoknak és ennek megfelelően a P és K dózist is emeltük.

Bicsérden *(5. táblázat)* a rhizobium-oltás az 1. kaszáláskor 22%, a 2. kaszáláskor 21% és a 3. kaszáláskor 14% terméstöbbletet adott az oltatlan-

**4. táblázat**

Lucerna rhizobiumos-oltása Debrecen—Pallag 1968. 1. éves

| | | $N_0$ | $N_{10}$ | $N_{25}$ | $N_{50}$ | $N_0$ |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | q/ha | | | | % |
| | | 1. kaszálás | | | | |
| O | U | 61,67 | 51,94 | 60,06 | 72,33 | 100,0 |
| | M | 69,89 | 57,06 | 58,61 | 62,94 | 113,3 |
| E | U | 59,45 | 56,11 | 57,94 | 74,72 | 96,4 |
| | M | 58,89 | 59,72 | 62,50 | 75,00 | 95,4 |
| | | 2. kaszálás | | | | |
| O | U | 144,17 | 146,39 | 171,11 | 188,89 | 100,0 |
| | M | 146,94 | 141,11 | 169,17 | 189,06 | 101,9 |
| E | U | 171,67 | 181,67 | 166,11 | 186,66 | 119,0 |
| | M | 173,33 | 174,44 | 184,17 | 205,56 | 120,0 |
| | | 3. kaszálás | | | | |
| O | U | 56,39 | 63,06 | 59,72 | 67,22 | 100,0 |
| | M | 51,67 | 56,11 | 58,89 | 61,67 | 91,6 |
| E | U | 59,17 | 64,44 | 57,89 | 74,44 | 105,0 |
| | M | 57,78 | 62,50 | 66,95 | 75,83 | 102,0 |

O = oltatlan
E = rhizobiummal oltott
U = műtrágyázatlan
M = műtrágyázott

**5. táblázat**

Lucerna rhizobiumos-oltása Bicsérd 1969. 1. éves

| | | $N_0$ | $N_{40}$ | $N_{80}$ | $N_{120}$ | $N_0$ |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | q/ha | | | | % |
| | | 1. kaszálás | | | | |
| O | U | 100,0 | 101,2 | 106,0 | 120,2 | 100,0 |
| | M | 120,2 | 117,9 | 129,8 | 116,7 | 120,2 |
| E | U | 122,6 | 106,0 | 115,5 | 119,0 | 122,6 |
| | M | 114,3 | 120,2 | 111,9 | 134,5 | 114,3 |
| | | 2. kaszálás | | | | |
| O | U | 151,2 | 145,2 | 157,1 | 163,1 | 100,0 |
| | M | 161,9 | 178,6 | 156,0 | 170,2 | 107,1 |
| E | U | 183,3 | 141,7 | 161,9 | 144,0 | 121,2 |
| | M | 148,8 | 177,4 | 146,4 | 177,4 | 98,4 |
| | | 3. kaszálás | | | | |
| O | U | 159,5 | 167,9 | 169,0 | 191,7 | 100,0 |
| | M | 165,5 | 180,9 | 190,5 | 189,3 | 103,8 |
| E | U | 182,1 | 170,2 | 177,4 | 172,6 | 114,1 |
| | M | 172,6 | 175,0 | 177,4 | 182,1 | 108,2 |

O = oltatlan
E = rhizobiummal oltott
U = műtrágyázatlan
M = műtrágyázott

hoz viszonyítva. A különböző N-t kapott lucernák termésének összehasonlításakor megállapítható, hogy a N dózisok emelésével a 2. és 3. kaszáláskor növekedett a termés is. A különböző N dózisok kombinálva az oltással, nem adtak pozitív eredményt. Az 1971. évi *(6. táblázat)* 1. kaszálás alkalmával az oltás hatására mintegy 10%-os többtermés jelentkezett és a N adagok emelkedésével is fokozódott a termés. A 2. kaszálás alkalmával nem volt kimutatható az oltás pozitív hatása és a N adagoké sem. A N trágyázás és az oltás kombinációja sem hozott eredményt az egyes N dózisokon belül.

**6. táblázat**

Lucerna rhizobiumos-oltása Bicsérd 1971. 3. éves

| | | $N_0$ | $N_{40}$ | $N_{80}$ | $N_{120}$ | $N_0$ |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | q/ha | | | | % |
| | | 1. kaszálás | | | | |
| O | U | 145,2 | 140,5 | 154,8 | 171,4 | 100,0 |
| | M | 161,9 | 207,1 | 121,4 | 152,4 | 111,4 |
| E | U | 159,5 | 142,9 | 173,8 | 135,7 | 109,8 |
| | M | 154,8 | 185,7 | 173,8 | 188,1 | 106,5 |
| | | 2. kaszálás | | | | |
| O | U | 104,8 | 64,3 | 88,1 | 87,6 | 100,0 |
| | M | 59,0 | 118,6 | 82,9 | 123,3 | 65,9 |
| E | U | 78,1 | 73,3 | 73,3 | 78,1 | 84,0 |
| | M | 44,8 | 85,2 | 75,7 | 78,1 | 52,2 |

O = oltatlan
E = rhizobiummal oltott
U = műtrágyázatlan
M = műtrágyázott

A keszthelyi kísérlet adatai szerint *(7. táblázat)* a rhizobium-oltás 1969-ben mintegy 10% többtermést eredményezett a 2. kaszáláskor. A műtrágyázás érvényesülését vizsgálva, megállapítható, hogy emelkedő N dózisokkal a lucerna termése is emelkedett az 1. kaszáláskor. Ez a hatás a 2. kaszáláskor már csökkent és a 3. kaszálás idejére megszűnt. Az oltással együtt alkalmazott N adagok sem fokozták a rhizobium-oltás hatását. 1971-ben négyszer kaszáltuk a lucernát *(8. táblázat)*. Valamennyi kaszáláskor pozitívnak bizonyult a rhizobiumos-oltás: az 1. kaszáláskor 8%, 2. kaszáláskor 19%, a 3. kaszáláskor 46% és a 4. kaszáláskor 44% többlettel. A N adagok közül csak a legnagyobb adag bizonyult pozitívnak minden kaszálás alkalmával, míg a N adagok és az oltás együttesen nem eredményezett nagyobb termést.

A Putnokon végzett kísérlet szerint *(9. táblázat)* megállapítható, hogy a rhizobium-oltás 10%-kal emelte a lucerna termését a 2. kaszálás alkalmával. Sem a N adagoknak, sem az oltással együttesen alkalmazott N dózisok egyikének nem volt számottevő hatása a termésnövekedésre.

7. táblázat

Lucerna rhizobiumos-oltása Keszthely 1969. 1. éves

| | | $N_0$ | $N_{40}$ | $N_{80}$ | $N_{120}$ | $N_0$ |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | q/ha | | | | % |
| | | 1. kaszálás | | | | |
| O | U | 94,0 | 120,0 | 136,9 | 165,5 | 100,0 |
| | M | 135,7 | 156,0 | 185,7 | 209,5 | 144,4 |
| E | U | 81,0 | 84,5 | 114,3 | 133,3 | 86,2 |
| | M | 114,3 | 139,3 | 158,3 | 211,9 | 121,6 |
| | | 2. kaszálás | | | | |
| O | U | 61,9 | 70,2 | 60,7 | 78,6 | 100,0 |
| | M | 80,9 | 95,2 | 103,6 | 70,2 | 130,7 |
| E | U | 67,9 | 66,7 | 72,6 | 60,7 | 109,7 |
| | M | 67,9 | 88,1 | 81,0 | 102,4 | 109,7 |
| | | 3. kaszálás | | | | |
| O | U | 42,9 | 35,7 | 50,0 | 29,8 | 100,0 |
| | M | 38,1 | 54,8 | 56,0 | 54,8 | 88,8 |
| E | U | 34,5 | 36,9 | 48,8 | 44,0 | 90,4 |
| | M | 58,3 | 45,2 | 48,8 | 54,8 | 135,9 |

O = oltatlan
E = rhizobiummal oltott
U = műtrágyázatlan
M = műtrágyázott

A szabadföldi kísérletekről közösen elmondható, hogy néhány esettől eltekintve, a rhizobium-oltás változó, de tekintélyes többtermést adott. A csak N trágyázás (PK és mikroelem nélkül), valamint a N trágyázás és rhizobium-oltás kombinálva nem eredményezett pozitív hatást. Az oltásnak valószínűleg azért nem jelentkezik ilyenkor a hatása, mert úgy látszik, ha a talajban elegendő N hatóanyag van, akkor a pillangósok nem alakítják ki a szimbiózist és a N-t nem a még sok tekintetben ismeretlen nitrogénkötő mechanizmus során veszik fel a levegőből, hanem a talajból oldott alakban. Megállapításaink a lucerna növénnyel kapcsolatosak, de minden valószínűséggel állítható ez más pillangósvirágúak esetében is, mivel e növényfajok nitrogénkötő mechanizmusa bizonyára azonos módon megy végbe. Nagymértékű N trágyázással viszont éppen e baktériumok kedvező hatásának kihasználásától esünk el, ami többletkiadással jár. A lucernánál tehát felesleges a túlzott N-trágyázás, ezt a trágyamennyiséget olyan növényekre kellene juttatni, amelyek a nitrogént jobban meghálálják.

A forgalomba kerülő peszticid anyagok közül a kutatások során mód nyílt olyan anyagok kiválogatására, amelyek nem károsak az említett baktériumok tevékenységére.

A vizsgálatok szerint mindkét említett csoportba sorolható kémikáliák hasznosan alkalmazhatók abban az esetben, ha megfelelő mennyiségi és minőségi kiválogatást végzünk a kísérletek útmutatásai alapján.

**8. táblázat**

Lucerna rhizobiumos-oltása Keszthely 1971. 3. éves

| | | $N_0$ | $N_{40}$ | $N_{80}$ | $N_{120}$ | $N_0$ |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | q/ha | | | | % |
| | | 1. kaszálás | | | | |
| O | U | 188,1 | 197,6 | 207,1 | 238,0 | 100,0 |
| | M | 178,6 | 269,0 | 242,8 | 240,4 | 94, |
| E | U | 204,7 | 221,4 | 188,1 | 233,3 | 108 |
| | M | 307,1 | 271,4 | 273,8 | 326,2 | 163 |
| | | 2. kaszálás | | | | |
| O | U | 200,0 | 214,3 | 214,3 | 240,5 | 100 |
| | M | 230,9 | 271,4 | 240,5 | 273,8 | 130 |
| E | U | 219,0 | 214,3 | 250,0 | 233,3 | 119 |
| | M | 254,8 | 257,1 | 238,1 | 288,1 | 154 |
| | | 3. kaszálás | | | | |
| O | U | 161,9 | 178,6 | 183,3 | 204,8 | 100 |
| | M | 192,9 | 207,1 | 197,6 | 228,6 | 150 |
| E | U | 190,5 | 178,1 | 192,4 | 194,8 | 146 |
| | M | 220,9 | 111,9 | 111,9 | 140,5 | 211 |
| | | 4. kaszálás | | | | |
| O | U | 21,4 | 21,4 | 28,6 | 35,7 | 100 |
| | M | 16,7 | 45,2 | 30,9 | 52,4 | 77 |
| E | U | 30,9 | 38,1 | 30,9 | 42,9 | 144 |
| | M | 59,5 | 38,1 | 38,1 | 57,1 | 277 |

O = oltatlan
E = rhizobiummal oltott
U = műtrágyázatlan
M = műtrágyázott

**9. táblázat**

Lucerna rhizobiumos-oltása Putnok 1969. 1. éves

| | | $N_0$ | $N_{40}$ | $N_{80}$ | $N_{120}$ | $N_0$ |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | q/ha | | | | % |
| | | 1. kaszálás | | | | |
| O | U | 303,6 | 363,1 | 295,2 | 290 5 | 100,0 |
| | M | 296,4 | 353,6 | 427,4 | 422,6 | 97,6 |
| E | U | 298,8 | 301,2 | 294,1 | 289,3 | 98,4 |
| | M | 354,8 | 414,3 | 436,9 | 383,3 | 116,9 |
| | | 2. kaszálás | | | | |
| O | U | 35,7 | 29,8 | 34,5 | 40,5 | 100,0 |
| | M | 44,0 | 48,8 | 45,2 | 51,2 | 123,2 |
| E | U | 39,3 | 39,3 | 40,5 | 35,7 | 110,1 |
| | M | 47,6 | 51,2 | 48,8 | 51,2 | 133,3 |

O = oltatlan
E = rhizobiummal oltott
U = műtrágyázatlan
M = műtrágyázott

# HAZAI VÍZEINK PRODUKTIVITÁSÁNAK KUTATÁSA

DONÁSZY ERNŐ

Haltenyésztési Kutató Állomás, Szarvas

Az édesvízi produkció kérdésével foglalkozó IBP szekcióban 40 ország 248 témával nemzeti felajánlásként a limnológiai kutatás történetében páratlan méretű nemzetközi összefogást valósított meg. 1970-ben mérte fel először a szekció a kutatás helyzetét a Kazimierz—Dolnyban (Lengyelország) megrendezett szimpóziumon. Itt 26 ország 150 résztvevővel 79 felajánlással jelentkezett és a szimpózium kiadványa mintegy 700 oldalas Proceedings kötetben jelent meg.

A PF szekció munkáját 1972-ben zárja és teljesen azonos egységekben fejezi ki a produkció különböző szintjein mért értékeket, azonos táblázatokkal és szerkezeti felépítéssel. Öt módszerkönyv segítette elő az eredmények azonosíthatóságát.

Hazánk a Balaton, a Fertő-tó, szikes tavak és a mesterséges tógazdasági halastavak produkciójának kutatása terén elért eredményeit mutatja be az 1972. szeptember 12—18 között a Reading egyetemen (Anglia) megrendezésre kerülő UNESCO/IBP szimpóziumon. A munkacsoportok az ekoszisztémák összehasonlításával, a primér és szekundér produkció mechanizmusával, a szervesanyagokkal és az azokat elbontó szervezetekkel, valamint az ekoszisztémák modellezésének kérdésével foglalkoznak.

## A limnológia szerepe a tudományos kutatásban

A vizek élővilága megismerésének története ugyanazt az utat tette meg, mint általában az élővilág megismerése. Linné korszaka elnevezte, leírta az élővilágot. Az élővilág megismerése mélyebb lett akkor, amikor már felismerték, milyen élőlények élnek együtt és együttélésüket milyen természeti törvények szabályozzák. Thienemann az első megismerési fokozatot „Idiologische Stufe", a következőt „Zoenologische Stufe" elnevezéssel jelölte. A limnológia tudományterületének kifejlődése vezetett el az élővilág megismerésének harmadik fokozatához, amelyet Thienemann „Limnologische Stufe" kifejezéssel jelölt az édesvizek megismerésének fejlődésében. Ennek lényege, hogy a vízi szer-

vezeteket nemcsak a cönológiai fokozatig vizsgálja, hanem a környezet és a szervezetek elválaszthatatlan egységében.

A Magyar Tudományos Akadémia az 1950-es években első tudományszervezési korszakában ennek a témakörnek a kutatására nagy hangsúlyt helyezett és Maucha Rezső akadémikus irányításával jelentős eredményeket értek el hazánk limnológusai. Ebben a szakaszban Maucha elméleti meggondolásait Erős Pál vitte át a gyakorlatba és a Műszaki Egyetemen mint erdőmérnök tógazdasági haltenyésztési témakörből doktorált. Ebben a korszakban hazánkban a limnológusok már célul tűzték ki a vizekben végbemenő termelés folyamatának mélyebb megismerését. A kutatások eredménye lett,

Az állami gazdaságok haltermelésének alakulása 1950—1970 között

| | 1950 | 1960 | 1970 | Prognózis 1975-re |
|---|---|---|---|---|
| 1. Az állami halgazdaságok 1 *ha* halastó területére eső nettó termelése kg élő halsúlyban (ág. átlag) | 480 | 680 | 900 | 1000—1200 |
| 2. A Halgazdasági Tröszt átlagában kg élő halsúly/*ha* (megszűnt) | — | 740 | — | — |

(Felkerekített, nem hivatalos statisztikai adatok)

hogy a mesterséges halastavakban a környezeti tényezők és az élővilág minél mélyebb megismerése a termelést irányíthatóvá és szinte korlátlanul fokozhatóvá tette. Ezt hazánk elméleti kutatói és a velük jól együttműködő gyakorlati szakemberek be is bizonyították. Ezt a mellékelt táblázat számadatokkal is alátámasztja.

Teljesen más kérdés a biológiailag lehetséges és optimális terminális produkció, mint az ökonómiailag, népgazdaságilag optimális termelés. Bennünket azonban ez a kérdés jelenleg nem érdekel, mert a PF szekció a biológiai termelés optimális és maximális fokozásának útját keresi azonos területegységen. Ez pedig bizonyos értelemben szinte korlátlanul fokozható.

Az egész tudományfejlődési folyamatnak tudománytörténeti szempontból az a jelentősége, hogy az ember és a környezete, az élővilág és környezete közötti szoros összefüggést korán felismerte, az élelmezés egyik fehérjebázisát, az édesvízi haltermelés irányíthatóságának és fokozatosabb, gyorsabb emelésének újabb lehetőségeit feltárja és a tudomány ezen a területen is termelőerővé vált.

A világélelmezési problémák megoldása, az éhinség leküzdésére irányuló törekvés világszerte felhasználta a biológiai termelés felismert új törvényeit

és megkezdődött tudománytörténeti szempontból is igen jelentős új korszak. A tudományos megismerés negyedik fokozatához jutottunk el a vizek élővilágának kutatásában. A figyelem a vizek élővilágának termelésfolyamataira irányult és a termelési szintek (energia—szervesanyagtermelés—szervesanyagfelhalmozódás—terminális produkció—elbontási folyamatok) minél mélyebb megismerésére, a termelési szintek közötti kapcsolat feltárására kell megfigyeléseinket összpontosítanunk.

## A vizek élővilágának pusztulása

A rohamos ipari fejlődés, különösen a vízigényes iparágak és a városok csatornázása azonban sokkal rohamosabban haladt előre, mint az emberiség tudatformálása a limnológiai kutatások terén elért eredmények elterjesztésével. Az élővilág elvesztette természetes környezetét, a vízszennyezések hatására teljesen megbomlott a vízi szervezetek és a környezet harmonikus egysége. A mikroszervezetektől a legmagasabb rendű vízi szervezetekig éppen az ember számára is leghasznosabb szervezetek pusztulása rohamosan haladt előre. Ugyanakkor a felszíni vizek az ember számára elveszítették szépségüket, tisztaságukat és az ember számára sok helyen elviselhetetlenné, üdülés számára használhatatlanokká váltak.

## Nemzetközi összefogás a vizek védelmére

Ilyen előzmények után érlelődött meg nemzetközi tudományos egyesületek kongresszusain és nemzetközi szervezetekben az az elhatározás, hogy nemzetközi összefogással világméretű kollektív kutatómunka keretében fel kell tárni egyrészt a vizek termelési folyamatait, másrészt meg kell védeni az emberi környezet számára a tengerek és a kontinentális felszíni vizek élővilágát, és a vizek környezetét.

Az UNESCO, ICSU, IUCN valamint a SIL elősegítették a nemzetközi biológiai program kidolgozásának előkészítését mind a tengerek, mind a kontinentális felszíni vizeink élővilágának és a vizek környezetének védelme, és a vizekben végbemenő termelési folyamatok megismerése érdekében. Ez utóbbiban a FAO is jelentős szerepet vállalt.

A Nemzetközi Biológiai Program (International Biological Programme, IBP) így lett végül — a PF szekció létrehozásával — a vizek termelésével foglalkozó természetkutatók nemzetközi összefogásának szervezője.

## Az IBP/PF szekció munkája

A Londonban működő PF-szekció titkárságának szervezésével nemzetközi előkészítő konferenciák, szimpóziumok vitatták meg a PF program téma-

körét. Elsősorban arra volt szükség, hogy világszerte azonos módszerekkel dolgozzanak a programhoz csatlakozó államok kutatócsoportjai. A módszerkönyvek kiadása és elterjedése azonban késett és csak a program befejező szakaszában állnak a kutatócsoportok rendelkezésére. Ezért a programnak eredetileg 1972 végére tervezett befejezése nem valósulhat meg.

Az 1970-ben megrendezett első értékelő UNESCO/IBP szimpózium felmérte a nemzetközi felajánlások helyzetét és 1972 szeptemberében már a következő UNESCO/IBP szimpóziumon igen jelentős eredmények értékelése válik lehetővé. A befejezetlen kutatások még 1973—1974 években befejezhetők lesznek. Illetőleg a MAB (Man and Biosphaera) programban folytatódnak. A jól összedolgozó nemzetközi kutatócsoportok továbbra is megmaradnak és még szorosabbra fűzik kapcsolataikat.

Az MTA a „Hungarian National Committee for the IBP" Hungarian Contribution to the International Biological Programme (Budapest, 1968 június) a PF szekcióban három téma kutatási eredményeit ajánlotta fel nemzeti hozzájárulásként:

1. A halastavak termelésének kutatása
2. A szikes tavak kutatása
3. A Balaton összes termelési szintű kutatása

Az előkészítő szakaszban csak 1970-ben valósult meg a PF szekció szervezett irányítása. A MÉM Tudományos Kutatási Főosztálya hozzájárult ahhoz, hogy az Aquacultura program (A halhústermelés fejlesztésének komplex kutatása 1969—1974) programvezető kutatója legyen a PF szekció magyarországi convenere és a program titkársága lássa el egyúttal a PF szekció szervezésével járó feladatokat, továbbá a szekció londoni titkárságával szükséges rendszeres kapcsolat fenntartását biztosítsa. A magyarországi Aquacultura programban az 1. témacsoport (Termelésbiológia) célkitűzése amúgyis azonos a PF szekció nemzetközi célkitűzéseivel. Így a szarvasi Haltenyésztési Kutató Állomás (Intézet) a PF programon belül a halastavak termelése kutatásának egyúttal nemzetközi kapcsolatokkal megerősített bázisa lett.

A szikes tavak kutatásával az MTA által támogatott szegedi Szikes Munkaközösség foglalkozik — elsősorban a Duna—Tisza közi és néhány tiszántúli szikes területen.

Az MTA tihanyi Biológiai Kutató Intézetének Hidrobiológiai Osztálya az 1966-ban megkezdett Balaton-kutatási eredményeivel vesz részt a Magyar Nemzeti Felajánlás harmadik témakörében.

A debreceni Kossuth Lajos Tudományegyetem a szervezett hidrobiológus-képzés útján jelentős mértékben járult hozzá ahhoz, hogy különböző munkahelyeken, kutatóintézetekben és laboratóriumokban dolgoznak már végzett hallgatói, az IBP/PF szekció célkitűzéseinek megvalósításán.

Az Agrártudományi Egyetem gödöllői Mezőgazdasági Mérnöki karának Növénytani és Növényélettani tanszéke sok fiatal agrármérnök figyelmét

irányítja a vizek limnológiai kutatási területére és a magyarországi alga-szakirodalom összegyűjtésével és lyukkártyákon feldolgozásával jelentős segítséget nyújt a primér-produkció vizsgálatával foglalkozó fiatal szakembereknek is. A tanszék felajánlása, hogy a hatalmas anyag feldolgozásával az IBP/PF munka befejezéséhez jelentős segítséget nyújt.

## A „Project Aqua"

A magyarországi PF szekció az Országos Természetvédelmi hivatal segítségével és közreműködésével jelentősen hozzájárult ahhoz, hogy „Project Aqua a source book of inland waters proposed for conservation" (H Luther — J Rzóska, IBP Handbook No 21, Blackwell, 1971) IBP, SIL, IUCN közreműködésével és az UNESCO támogatásával készült kiadványban hazánk megfelelően legyen képviselve. Az első kiadás még csak kevés példányszámban azért készült, hogy ennek áttanulmányozása után javított és kibővített nagy példányszámban megjelenő második kiadásban az összes kontinens természetvédelemre különlegesen rászoruló vize (folyók, tavak és tudományos szempontból is jelentős kisebb természetvédelmi területek) eredeti állapotukban megmaradjanak, vagy legalább további pusztulásukat az érdekelt államok megakadályozzák.

A kiadványban hazánk részéről a Fertő tó, Velencei-tó, Kis Balaton, Szelidi-tó, kardoskúti Fehér tó, a pusztaszeri Dongér tó, a kiskunhalasi Fehér tó, a szegedi Fehér tó adatai szerepelnek. Az új kiadásban azonban még a Balaton és a Tisza (különösen a kiskörei vízlépcsőtől felfelé az országhatárig terjedő szakasza) kerül felvételre. Ezzel a Tiszakutató Bizottság által vezetett Tiszakutató Munkaközösség jelentősen bekapcsolódik az IBP, illetve majd a MAB programba, és hazánk távlati kutatási tervének egyik fő irányához kapcsolódik az MTA által támogatott és az Aquacultúra programban is szereplő Tisza-kutatás.

## Összefoglalás

1. Az MTA IBP Magyar Nemzeti Bizottsága PF szekciója a nemzetközi PF-kutatócsoportokkal kiépített kapcsolata révén a hazai vizek produktivitásának kutatásában az IBP módszerkönyvekkel és egyéb kiadványokkal el tudja érni, hogy a hazai kutatások színvonala a nemzetközi színvonalat megközelítse és elérje.

2. A szimpóziumokon való részvétel útján személyes és közvetlen kapcsolatba került a világ legkiválóbb szakembereivel és még közelebb került a szocialista országok szakembereivel, kutatócsoportjaival, akik igen tekintélyes helyet vívtak ki maguknak a programban résztvevők között, sőt részben vezető szerepet is játszanak (Lengyelország, Szovjetunió, Csehszlovákia).

3. A PF szekció munkájában részvétel és ennek a program befejező szakaszában erőteljesebb fokozása nagy lendületet ad az Országos Távlati Kutatási Terv egyik fői rányának, a környezetvédelemnek a vizekre vonatkozó célkitűzései megvalósításához.

4. A nemzetközi együttműködésben szerzett új ismereteket, a hazai új kutatási eredményeket nemcsak a felsőfokú, hanem a középfokú oktatásba is be kell vezetni.

5. Az IBP magyarországi szekciói között szorosabb együttműködésre van szükség és ennek módja lehet olyan területen végzett kollektív kutatás, amelyen az összes szekció munkájára szükség van, mint pl. a Kiskörei vízlépcső megépítése és üzembehelyezése után érintett területek. Szarvas térségében különösen megfelelő terület adódik két kutatóintézet és agrártudomány-egyetemi főiskolai kar területein, ahol mind a PT, PP, PF, sőt a HA szekciók együttműködésével egészen sajátosan új kutatási eredmények érhetők el.

Az IBP/PF szekcióhoz csatlakozásunk és annak munkájában aktív részvételünk hozzájárul ahhoz, hogy hazánk környezetvédelmét és egyúttal élelmiszerellátását is támogassuk. Ezért a PF szekció munkájában még nagyobb mértékben kívánatos résztvennünk.

# A NÖVEKEDÉS ÉS TESTI FEJLŐDÉS TANULMÁNYOZÁSA ÉS ALKATBIOLÓGIAI KUTATÁSOK

EIBEN OTTÓ

Eötvös Loránd Tudományegyetem Embertani Tanszéke, Budapest

A gyermekek növekedését, testi fejlődését elemző vizsgálatok évtizedek óta intenzíven folynak hazánkban, és a felszabadulás óta különösen széles körűek. E vizsgálatok egy része a növekedés alapvető biológiai jelenségeit elemzi alapkutatási szinten, más részük viszont a gyermekgyógyászati, iskolahigiénés, pedagógiai, pszichológiai, testneveléstudományi stb. alkalmazások érdekében célzott vizsgálat. -- Az alkattani kutatások az utóbbi évtizedben váltak intenzívvé, és — új módszerek bevezetésével — korszerűvé.

A Nemzetközi Biológiai Program koordinálta e kutatásokat. Megkísérlek vázlatos áttekintést adni a hazánkban végzett, eléggé sokirányú munkáról.

## I. Növekedésvizsgálatok

A *longitudinális növekedési vizsgálatok* alkalmasak igazán arra, hogy a gyermekek növekedési folyamatának alapvető biológiai törvényszerűségeit — amelyeket az adott genetikai tényezők és a környezeti faktorok határoznak meg -- nyomon kövessük.

(1) Az első korszerű hazai longitudinális növekedésvizsgálat a közelmúltban elhunyt RAJKAI TIBOR nevéhez fűződik, aki 1951-től 1961-ig, majd 1961-től 1971-ig Hajdúsámsonban végezte vizsgálatait. Az első vizsgálati sorozat mérési adatait az IBP kutatások keretében dolgozta fel. 178 gyermek (73 fiú és 105 leány; életkoruk 6,5—13,5 év, ill. 7—14 év) kilenc antropológiai jellegét félévenként ismételve vizsgálta. Megállapította, hogy a tavasszal született gyermekek testméretei általában szignifikánsan nagyobb középértékeket adnak egy-egy adott életkorban, mint az azonos korú, ősszel született gyermekek. Mind az abszolút, mind a relatív évi gyarapodás az általános iskolás kor első és utolsó éveiben adnak nagyobb, a közbeeső években pedig lényegesen kisebb átlagértékeket. Mind a mérsékelt növekedést adó közbenső évek, mind pedig az ismét intenzívebbé váló növekedés korábban jelentkezik a leányoknál, mint a fiúknál. Ez mind a kilenc vizsgált jellegre érvényes. A magassági, szélességi méretek és a testsúly tehát nem egymást váltva, hanem azonos időben gyarapodnak, nagyobb, ill. kisebb intenzitással. A növekedés

6—14 éves szakaszában tehát valóban felfedezhető bizonyos szakaszosság, egyidejűleg minden testméretben (RAJKAI 1970). Ez a megállapítás megerősíti EIBEN (1962) korábbi észleléseit.

(2) Egy másik longitudinális növekedésvizsgálatból a fiziológiai jellegek változásainak ismeretében a gyermeki szervezet terhelhetőségére vonatkozóan kapunk információkat. EIBEN 1963 és 1972 között 105 szombathelyi gyermek (50 fiú és 55 leány; életkoruk 6,5—14,5 év) öt testméretét és két ún. fiziometriai jellegét, a vitális kapacitást és a kéz szorító erejét félévenként ismételten vizsgálta. Egyelőre az első négy év vizsgálati eredményeiről számolhatok be. A gyermekek tavasztól őszig (tehát nyáron) általában intenzívebben nőttek, mint ősztől tavaszig (tehát télen). A fiúknál a 7,5 éves, a leányoknál a 8,5 éves korban észlelhető intenzív hossznövekedés. Az intenzív súlygyarapodás ezt 1—1,5 évvel követi, a fiúknál 9 éves, a leányoknál 9,5 éves korban. A fiúk inkább nyáron, a leányok inkább télen gyarapodnak. A vitális kapacitás középértékei általában a testmagassággal azonos időszakban, 7,5—8,5 éves korban emelkednek intenzíven. Relatív visszaesés észlelhető a tavaszi vizsgálatoknál, tehát egy olyan időszak után, amikor a gyermekek lényegesen kevesebbet voltak szabad levegőn, mint nyáron. Amíg a vitális kapacitás a testmagasság intenzív növekedésével jár együtt a 7,5—8,5 éves korban, az izomerő ebben az időszakban csökken. E jelenséget érdemes tovább vizsgálni, és az iskolai követelmények kialakításánál figyelembe venni (EIBEN 1970a).

(3) Ide sorolható az utóbbi évek egyik legnagyobb ilyen vállalkozása, a Heim Pál Gyermekkórház által koordinált, több szakma bevonásával (ELTE Embertani Tanszéke, Fővárosi Csecsemőotthonok Központja, KSH Népességtudományi Kutató Intézete) megindított komplex kutatás is, amely a 0—3 éves csecsemők, ill. kisgyermekek testi fejlődését vizsgálja hét testméret alapján, antropológiai, gyermekgyógyászati, demográfiai stb. szempontok szerint. 19 000 budapesti 0—1 éves csecsemő vizsgálatát végeztük el 1970 őszén. E mintából randomizálással egy kb. 5000-es létszámú minta újabb vizsgálatára került sor 1971 őszén, és ugyanezt ismételjük meg 1972 őszén. A vizsgálat alapján kívánjuk elkészíteni Budapest csecsemő- és kisgyermek populációjára érvényes fejlődési táblázatot, amely a gyermekgyógyász mindennapi gyakorlati munkájának segítésén túlmenően a perinatalis problémák megoldásához is fontos hozzájárulás lesz.

(4) Budapest ifjúságára vonatkozóan ui. *keresztmetszeti növekedési vizsgálattal* kidolgoztuk a hasonló fejlődési táblázatokat. Az 1968/69. tanévben az ELTE Embertani Tanszéke az Országos Közegészségügyi Intézet és a Budapest Fővárosi KÖJÁL Iskolahigiénés csoportjaival közösen tízezer 3—18 éves fiú és leány hat testméretét vizsgálta. A növekedésmenet elemzése során azt is megnéztük, hogy a gyermekek testméretei hány éves korban érik el a 18 éves kori — tehát felnőttkori — középérték valamely százalékát. Az összes vizsgált testméretre vonatkozóan meghatároztuk a normálöveket, és ezeket

táblázatokban és grafikusan is közreadtuk, segítendő az iskolaorvosi, gyermekgyógyászati munkát. Egy-egy gyermek vagy gyermekcsoport pillanatnyi fejlettsége, vagy éveken át figyelemmel kísért növekedése szemléletesen összehasonlítható, ill. értékelhető a fővárosi normálövek ismeretében.

Összehasonlítást tettünk az 1950-es évek elején és az 1960-as évek végén a fővárosban végzett vizsgálatok alapján. A mostani gyermekek középértékei általában nagyobbak, mint a közel 20 év előttieké. A 3 évesek termetében még csak mintegy 1 cm a különbség, ez a különbség azonban egyre nő; a serdülőkorban a fiúknál 5—6 cm, a leányoknál 3—4 cm. Szembetűnő, hogy míg a 18 éves ifjak termetében 6 cm a különbség a mai csoport javára, addig a leányoknál ez mindössze 1 cm.

A két vizsgálat testsúlyátlagai a kisgyermekkorban azonos értékekről indulnak. A fiúknál 6—7 éves kortól, a leányoknál $3^1/_2$—4 éves kortól nagyobbak a mai középértékek. A serdülőkorban ez a különbség 2—3 kg-ot tesz ki. A 18 éves korban a fiúk közel 5 kg-mal súlyosabbak, mint a 20 évvel korábban vizsgáltak, a leányok testsúlya viszont azonos.

A mai gyermekek hamarabb érnek el bizonyos testmagasságot, testsúlyt, mint a 20 évvel korábban élt azonos korú gyermekek. A serdülőkorban ez általában egy évet jelent (Eiben et al. 1971).

(5) Egy másik keresztmetszeti növekedésvizsgálatban Nemeskéri János az 1966-ban egyetemi és főiskolai felvételre jelentkezett 813 ifjú és 794 leány demográfiai és testfejlettségi adatait rögzítette. A vizsgált ifjak főbb testméreteinek középértékei általában magasabbak, mint az előző három évtized (1935—1965) folyamán vizsgált azonos korú egyetemi hallgatóké. A vizsgált nők testméreteinek középértékei általában megegyeznek a korábbi vizsgálati adatokkal, bár a megegyezés látszólagos. A korábbi (1940—1945) minta és az 1966-ban vizsgált minta összetétele ui. nagyon eltérő. A Budapesten és az ország más helységeiben születettek testméretei ma már nem különböznek egymástól szignifikáns módon. A harminc esztendőre visszatekintő adatsorokból megállapítható, hogy a fiatalok testi fejlődését hátráltató tényezők jelentős mértékű csökkenése az 1956—1966. évek közötti időszakban következett be. Az endogén tényezőkön kívül ez mindenekelőtt azoknak a jelentős társadalmi, gazdasági változásoknak, kedvezőbb életfeltételeknek tulajdonítható, amelyek a fiatalok kedvezőbb testi fejlődését általában elősegítették (Nemeskéri 1970).

A keresztmetszeti vizsgálatok között kiemelkedő helyet foglalnak el a *növekedési utánvizsgálatok*. Az ugyanazon a helyen megismételt vizsgálatok eredményei alapján 5—10 év után lemérhető a környezeti tényezők megváltozása.

(6) Körmenden az 1958-ban 1654 3—18 éves fiút és leányt érintő vizsgálatokat 1968-ban megismételtük, 1720 ugyancsak 3—18 éves fiúra és leányra vonatkozóan. Erre az időszakra esik a mintegy 7500 lakosú mezőgazdasági

nagyközség erős iparosodása, ezzel járó urbanizálódása. Tíz év múltán az azonos életkorú fiúk testmagassága 1,5—5,5 cm-rel, a leányoké 0,8—5,4 cm-rel nagyobb. A fiúk testsúlya 0,3—3,2 kg-mal, a leányoké 0,4—5,5 kg-mal nagyobb. A mellkaskerület középértékeiben gyakorlatilag nincs változás. A vállszélesség azonban a fiúknál 0,2—0,9 cm-rel, a leányoknál 0,2—1,9 cm-rel kisebb. A csípő- (crista)-szélesség esetében e különbségek 0,9—3,4 cm-t, ill. 1,0—3,4 cm-t tesznek ki. Ez utóbbi jelenség további elemzést igényel, de máris felveti a gondolatot, hogy a törzs szélességi fejlődése napjainkban csökken. Lehetséges, hogy korunkban magasabb, súlyosabb, de keskenyebb törzsű, lineáris testfelépítésű gyermekek nőnek fel? (EIBEN 1971a).

(7) Székkutason, egy típusos nagyalföldi településen, ahol a lakosság 78%-a nyolc tanyakörzetben, szétszórtan él, és a lakosság élet- és munkakörülményei, jövedelme az alföldi mezőgazdasági települések átlagos színvonalának felel meg, 252 belterületi és 251 tanyai 7—15 éves gyermek testi fejlettségét öt testmérettel rögzítették 1963-ban és 1968-ban. Az 1968-ban vizsgált gyermekek testi fejlettsége felülmúlja az öt évvel korábbi szintet, bár a különbség nem szignifikáns. E gyermekek testi fejlettsége megfelel a magyar gyermekek átlagos szintjének, sőt egy részük túlhaladja a magyarországi átlagöv felső határait. A tanyai gyermekek közül több az átlagon aluli és kevesebb az átlagon felüli fejlettségű. A leányoknál 10—11 év között jelentős növekedési lökés (8,7 cm) tapasztalható, amely az előző vizsgálathoz képest egy évvel korábban jelentkezik (HEGEDÜS 1971).

Említést érdemel néhány *speciális növekedési* vizsgálat.

(8) A Heim Pál Gyermekkórház és az ELTE Embertani Tanszéke idegrendszeri károsodott csecsemők antropológiai—gyermekgyógyászati vizsgálatát kezdte meg 1971-ben. E longitudinális vizsgálat keretében 3 havonta ellenőrizzük a csecsemők testi fejlettségi és egészségi állapotát.

(9) A gyermekek növekedését hazánkban először vizsgálta allometrikus módszerrel GYENIS (1971). 1228 kiskunlacházi és dömsödi 7—14 éves fiú és leány vizsgálata alapján pozitív allometriát csak a testmagasság és a kézhossz kapcsolatában kapott, vagyis azt találta, hogy a kézhossz gyorsabban nő, mint a testmagasság. A nemek között e tekintetben nincs különbség.

(10) Az Országos Közegészségügyi Intézet Humángenetikai Osztályának szervezésében és sok intézet bevonásával 1972 első felében megkezdődött a budapesti gyógypedagógiai iskolák alsó tagozatos gyermekeinek (mintegy 1400 fiú és leány) igen sokirányú, komplex vizsgálata, amely a testi és szellemi fejlődési statust hivatott rögzíteni, és az új tantervi követelményrendszer kidolgozásához kíván adatokat szolgáltatni.

Kiterjedt vizsgálatok állnak rendelkezésünkre *a leányok testi fejlődésére, érésére* vonatkozóan. A leányok testi fejlődésének ui. egyik fontos mozzanata a serdülési hossznövekedési lökés csúcsa után bekövetkező első menstruáció, *a menarche*. Időbeli megjelenését jelentős mértékben meghatározzák genetikai

adottságok, ugyanakkor erősen hatnak rá mindazok a környezeti (természeti és társadalmi, gazdasági) tényezők, amelyek a gyermekek növekedését, érését általában befolyásolják (EIBEN 1968).

(11) Dunántúlon 1965-ben 15 229 leánygyermek (11,5—16,0 évesek) adatai alapján probit analízis módszerrel $m = 13{,}13$ év mediánt kaptunk a menarchekorra. Ez valamivel korábbi menarchekor, mint a pár évvel korábbi országos adatgyűjtés eredményeképpen kapott $m = 13{,}23$ év (BOTTYÁN et al. 1963).

A genetikus és demográfiai tényezők hatását részletesen is megvizsgáltuk. Genetikusan adott tényező a vizsgált leánynak *a testvérsorban elfoglalt helye* (hányadik szülött?). Minél későbbi szülött a megkérdezett leány, annál később jelentkezik nála a menarche (I. szülötteknél $m = 12{,}96$ év, II. szülötteknél $m = 13{,}19$ év, III. szülötteknél $m = 13{,}23$ év, ... VI. szülötteknél $m = 13{,}58$ év). A *családtagok számának* emelkedésével párhuzamosan emelkedik a menarchekor (3 tagú családokban $m = 12{,}88$ év, 4 tagú családokban $m = 12{,}98$ év, 5 tagú családokban $m = 13{,}18$ év, ... 9 tagú családokban $m = 13{,}58$ év). A megkérdezett leányra jutó *lakószobahányad* a család gazdasági, társadalmi helyzetének egyik mutatója. Az egyedül vagy másodmagukkal lakó leányok menarchekora $m = 12{,}90$ év, a harmadmagukkal lakóké $m = 13{,}18$ év, a negyed- vagy ötödmagukkal lakóké $m = 13{,}22$ év, a hatod- vagy többedmagukkal lakóké $m = 13{,}41$ év. A lakás zsúfoltsága, amely szükségszerűen rosszabb gazdasági, társadalmi miliőt, előnytelenebb környezeti tényezőket tételez fel, nem kedvez a leányok érési folyamatának. A *szülők foglalkozása* szerinti elemzés azt mutatja, hogy az értelmiségi és alkalmazott apák leányainak menarchekora a legkorábbi: $m = 12{,}74$—$12{,}91$ év. A könnyű fizikai munkások leányaié $m = 13{,}10$ év, a nehéz fizikai munkások leányaié $m = 13{,}26$ év, a mezőgazdasági dolgozók leányaié $m = 13{,}34$ év. Az anyák foglalkozása szerinti csoportosítás nagyjából hasonló képet ad (EIBEN 1971b).

(12) A menarche kérdés egy érdekes részproblémáját, *a születési hónap és a menarche-hónap koincidenciájának* kérdését vizsgáltuk BODZSÁR Évával 8255 dunántúli leány adatai alapján. A születési hónap és a menarche-hónap lineáris korrelációja $r = 0{,}19161$ értéket ad, amely 121 szabadságfok mellett $0{,}02 < P < 0{,}05$ szinten szignifikáns. A születési hónap és a menarche-hónap között tehát lineáris összefüggés van. A koincidenciát egy meglevő, jelenleg még kellően fel nem derített biológiai adottságnak tartjuk (EIBEN—BODZSÁR 1970).

(13) Említést érdemel e témakörben VÉLI (1971) összefoglaló tanulmánya a növekedés és a menarche kapcsolatáról.

(14) Szólnunk kell e helyen az *akcelerációról* is. A fenti vizsgálati eredmények jól beleillenek az akceleráció hazai jelenségei közé. Rámutatunk arra a — magyar szerzők, EIBEN 1967, VÉLI 1968, RAJKAI 1971 által is leírt — megfogalmazásra, hogy talán nem is akceleráció ez, hanem a korábbi retar-

dáció megszűnése. Korábban hazánkban a huzamosan ható kedvezőtlen környezeti tényezők kétségtelenül gátolták a gyermekek egy jelentősen nagy csoportjának növekedését, testi fejlődését. Genetikailag adott, tehát elméletileg lehetséges fejlődésmenetüket képtelenek voltak teljesíteni. Napjainkban viszont, a jobb körülmények következtében a gyermekek növekedését, testi fejlődését már nem befolyásolják károsan egyes környezeti tényezők. A gyermekek képesek elérni a genetikusan adott fejlődésmenetet, ill. fejlettséget. Ez a nagyobb termet- és testsúlyértékek, továbbá a korábbi, ill. gyorsabb növekedés és érés révén jut kifejezésre. Mindez azonban az akceleráció kérdésének csupán egyik aspektusa. A részletekre vonatkozóan, különösen az iparosodás következtében kialakuló urbanizáció és az azt követő populációgenetikai változások, heterózis-hatás stb. vonatkozásában EIBEN (1969a) tanulmányára utalok.

Az akceleráció néven leírt jelenséget — amelyet régebben egyértelműen a növekedés meggyorsulásának, az érés korábbra kerülésének írtak le, ill. amelyet újabban egyre többen a korábbi retardáció megszűnése következtében kialakuló kedvezőbb növekedésnek, testi fejlődésnek tekintünk — a hominid evolúció jelenlegi szakaszára jellemző jelenségnek foghatjuk fel.

## II. Alkatbiológiai kutatások

A hazai alkattani kutatások jelentős múltra tekinthetnek vissza; elegendő STILLER Bertalan vagy BUDAY László működésére utalnom. E tiszteletre méltó elődök nyomán induló és ma korszerűnek számító alkattani vizsgálataink az utóbbi évtizedben bontakoztak ki.

*Testalkaton* a felnőtt ember *morfológiai alkatát* értem, amely a genetikus adottságok manifesztálódása nyomán és a környezeti hatásokra való adaptációs folyamatok eredményeképpen alakul ki (EIBEN 1972).

A sokféle, különböző szemléletmódot tükröző alkattani rendszer után a faktoranalízis módszere látszik alkalmasnak arra, hogy a morfológiai alkatot, annak sok — testméretekkel rögzíthető — bélyegét néhány alapvetően fontos faktorral fejezze ki. Magam az általánosított főtengelyek módszerével dolgozom.

(1) Vizsgálataimhoz modellként Európa 13 országából összejött legkiválóbb atlétanőinek testméretadatait használtam fel (N = 125; életkoruk 15—36 év; valamennyien europidok). Összehasonlításul a budapesti Testnevelési Főiskola 139, valamint a szombathelyi Tanítóképző Intézet 179 hallgatónőjének hasonló adatai szolgáltak.

Munkahipotézisem abból indul ki, hogy valamely populáción belül azok a részcsoportok, amelyeknek egyedei eredményesen űznek valamely sportágat, alkatilag jól elkülönülnek egymástól, vagyis összefüggés van a testalkat és az eredményesen űzött sportág között.

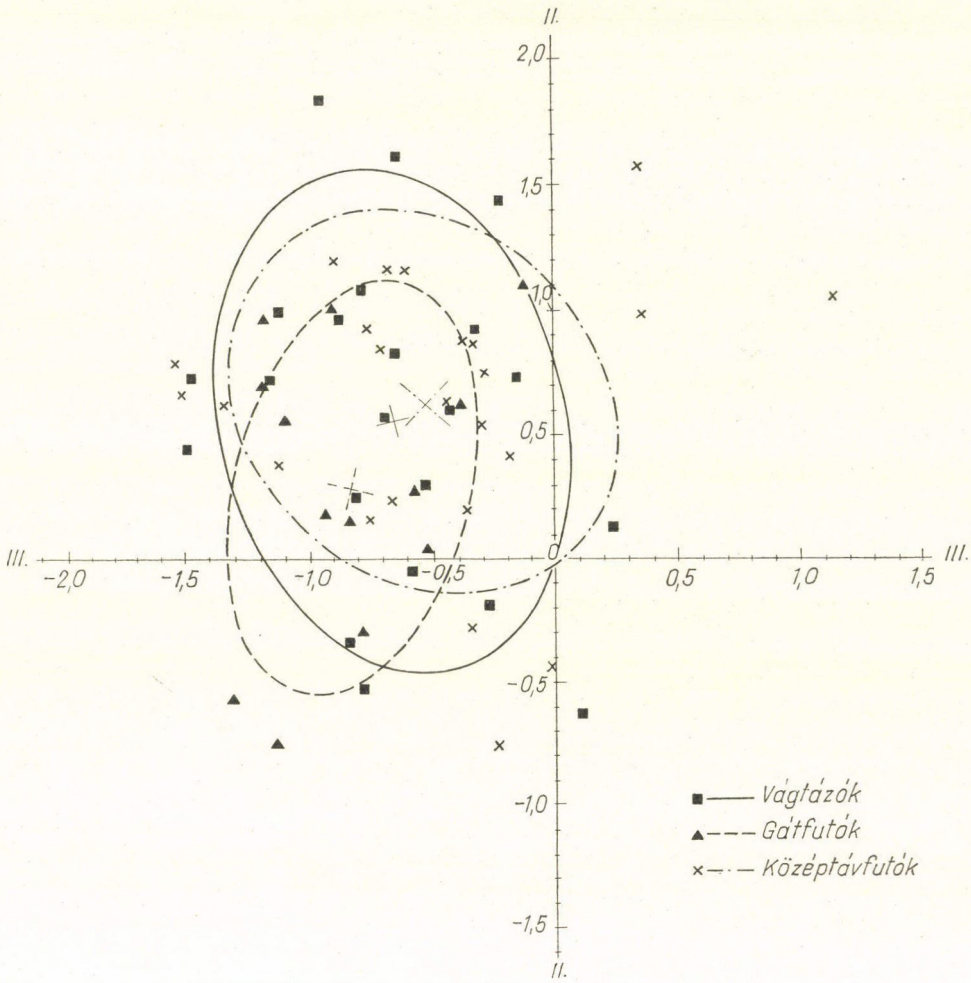
Az alapelv az, hogy minden vizsgált személy összes testméreteit koordinátaként kell kezelnünk, őt magát mint egy pontot a térbe kell helyeznünk, pontos relációban az összes többi személyt reprezentáló pontokkal. Ha egy-egy vizsgált személyről $k$ testméretünk van, akkor minden személyhez hozzárendelhető a $k$-dimenziós tér egy-egy pontja. Minthogy a testméretek nem függetlenek egymástól, a vizsgált személyeket reprezentáló pontok egy ún. hiperfelületen helyezkednek el. A $k$-dimenziós térben egy olyan irányt kell keresnünk, ahonnan a vizsgált személyeket reprezentáló pontok a legjobban elkülönülnek. Amennyiben valóban létezik a vizsgált személyekre vonatkozóan olyan rendezési elv (pl. űzött sportág), amelynek közvetett kapcsolata van a testalkattal, így a vizsgált testméretekkel is, azaz a pontok koordinátáival, akkor az ebből az irányból észlelhető leginkább. Ezek a tengelyek a vizsgált személyeket reprezentáló ponthalmaznak természetes koordinátáiként foghatók fel.

Az első főirány meghatározása iteratív úton történik. Adva van egy $M$ mátrixunk, amelynek sorai a vizsgált személyekhez, oszlopai azok testméreteihez tartoznak. Ezt kívánjuk a lehető legkisebb hibával leírni, mint egyetlen *diádot*, és egy olyan $M'$ mátrixot (maradék mátrixot), amelynek elemei már általában kicsinyek. A diád olyan mátrix, amelyet egy oszlopvektorral és egy sorvektorral (a diád tényezőivel) határozunk meg. A diád a két tényezővektornak ún. diádikus szorzata, azaz egy olyan mátrix, amelynek sorai a második tényező skalárszorosai. E skalárszorzók éppen az első tényező elemei. (A diádokról részletesebben lásd EGERVÁRY 1952; a diádleválasztás módszerének antropológiai alkalmazásáról részletesebben lásd EIBEN 1969b).

Ennek a kifejezetten komputerre orientált módszernek az az előnye, hogy számítástechnikailag egyszerűen programozható, segítségével nagy tömegű vizsgált személy sok adatának (testméretének) kis helyigényű tárolása, és a mérési hibahatárokon belül való visszaállítása lehetséges.

A diádleválasztás módszerével tehát a vizsgált személyek testméretei „*normál komponensekre*" bonthatók fel. Az I. normál komponens a vizsgált személyek általános adatait tükrözi, a vizsgált személyekre vonatkozó együtthatója pedig a „nagyság" általános mérőszáma lehet. A II. normál komponens az átlagos testméretektől való eltérést, együtthatója pedig a test morfológiai alakját, robuszticitását, míg a III. normál komponens a másodlagosan differenciáló méreteket, együtthatója pedig az izmosságot adja meg.

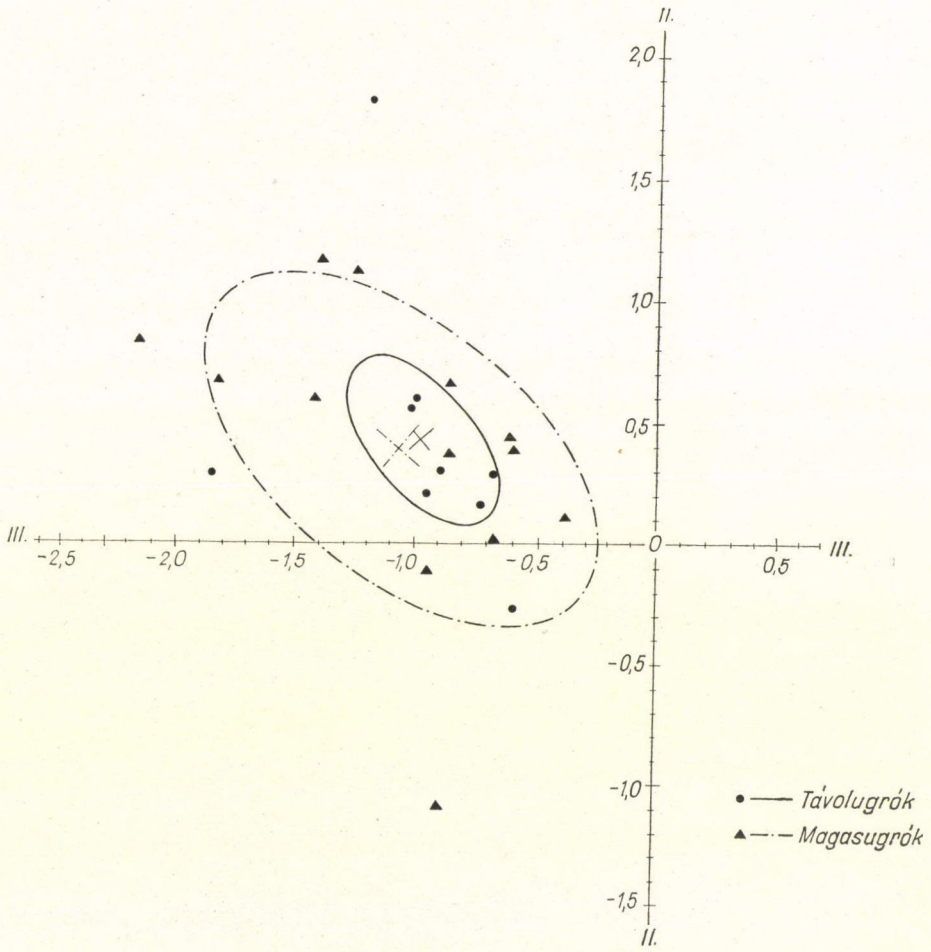
A II. és III. normál komponens együtthatóinak síkbeli koordináta-rendszerben való ábrázolása jól elkülöníthető tartományok pontjaihoz rendeli a vizsgált csoportok egyedeit. A megszerkesztett ellipszis alakú szórási tartományok szemléletesen mutatják be a vizsgálat eredményeit: a különböző atlétikai ágakat eredményesen űző, különböző testalkati adottságokkal rendelkező alcsoportok a koordináta-rendszer más és más területeire különülnek el (1—5. ábra).




*1. ábra.* A futónők eloszlása a II. és III. normál komponensen.

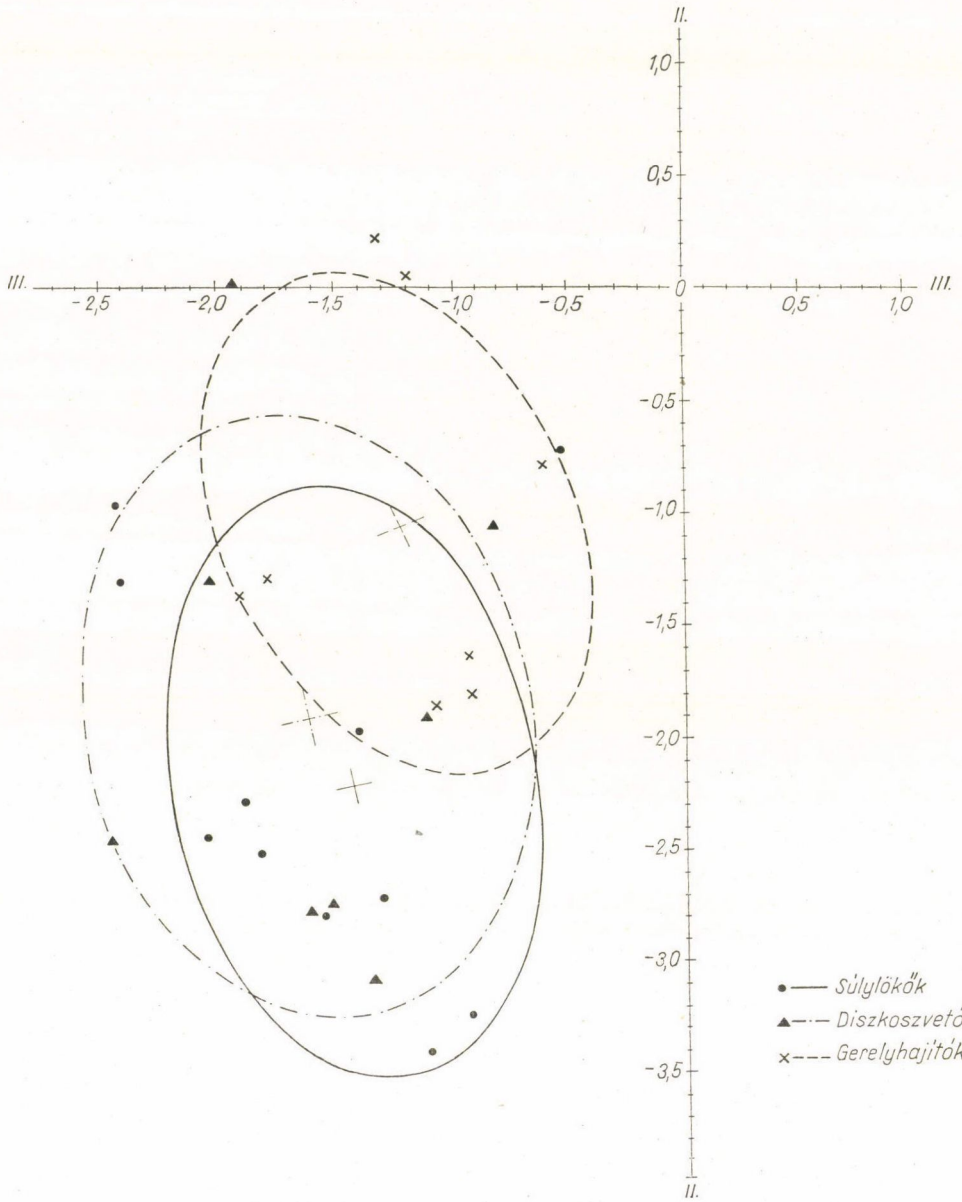
Ezek után vontam be a legkiválóbb magyar vívónőket (N = 26) a vizsgálatba, testméreteikkel bővítettem a mátrixot. Az ugyancsak világszínvonalon sportoló, de egészen más sportmozgást végző vívónők az atlétanőknek megfelelő mezőkben helyezkednek el (6. ábra). Ebből a tényből, hogy a külön vizsgált vívónők testméretei ugyanolyan jellegű normál komponensekre esnek szét, mint az atlétanők és a főiskolai hallgatónők két csoportjának testméretei, hipotézisünk meggyőző alátámasztását nyertük. E normál komponenseknek valós antropológiai tartalma van, és a vizsgált személyek konkrét testméretein túlmenően általános belső összefüggéseket is tükröznek. Ennek alapján a nyert normál komponenseket a továbbiakban — a vizsgálatba bevont személyek által reprezentált populációcsoportokra nézve — rögzítettnek tekint-

jük. Ha újabb személyt vonunk be a vizsgálatba, testméreteinek általánosított koordinátáit, $\alpha$, $\beta$, és $\gamma$ értékeit egyszerű skalárszorzással számíthatjuk ki. Eszerint $\alpha$, $\beta$, $\gamma$ a vizsgált személy testméretvektorának az I., II. és III. normál komponenssel képzett skalárszorzatából egyszerű „normálás" után adódik.




*2. ábra.* Az ugrónők eloszlása a II. és III. normál komponensen.

Az ilyen elvek alapján kiszámított és az összes vizsgált csoportra érvényes testméretvektorok (7. ábra) magyarázzák meg, hogy az egyes csoportok vagy az egyes személyek milyen testalkati bélyegeik alapján, mely testméreteik révén kerülnek a síkbeli koordináta-rendszer egyik vagy másik mezőjébe. A bal felső mező irányában hatnak a hosszméretek, a bal alsó mező irányában a törzs felső felének szélességi és kerületi méretei, valamint a testsúly,




*3. ábra.* A dobónők eloszlása a II. és III. normál komponensen.

a jobb alsó mező irányában a törzs (főleg alsó részének) szélességi és kerületi méretei.

A testméretvektorok révén a bal felső mezőt provizórikusan csont vagy *linearitás* mezőnek, a bal alsót *izom* mezőnek, a jobb alsót pedig *zsiger* mezőnek nevezem el.

A három mező fő vektoriránya a síkbeli koordináta-rendszert úgy osztja fel, hogyha azt az óramutató járásának megfelelően 120°-kal elforgatjuk, SHELDON (1940) szomatotipizáló módszerénél alkalmazott háromszögre emlékeztető képet kapunk (8. ábra). Az endomorfiának megfelel a *zsiger irány*, a mesomorfiának az *izom irány*, az ektomorfiának pedig a *linearitás irány*. Eszerint figyelemre méltó összefüggést sikerült találni a testalkat SHELDON-féle, szubjektív elemektől nem teljesen mentes besorolása és a normál komponensekkel való elemzés, tehát egy nagyon is objektív, matematikailag megalapozott módszer között.

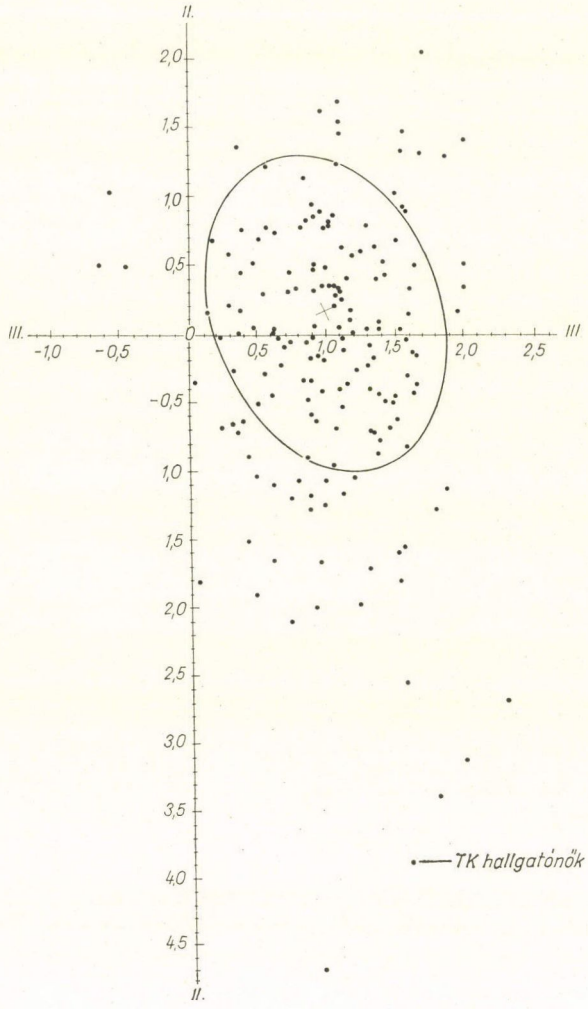



*4. ábra.* Az ötpróbázónők és a TF hallgatónők eloszlása a II. és III. normál komponensen.

Az ide vonatkozó vizsgálatokat még nem fejeztem be.

(2) Az *alkalmazott alkattani kutatások* közül hármat említek:

*a)* A sportolókra vonatkozó alkattani kutatások keretében a különböző sportágakat eredményesen űzők testalkatát vizsgáljuk, és az eredmények

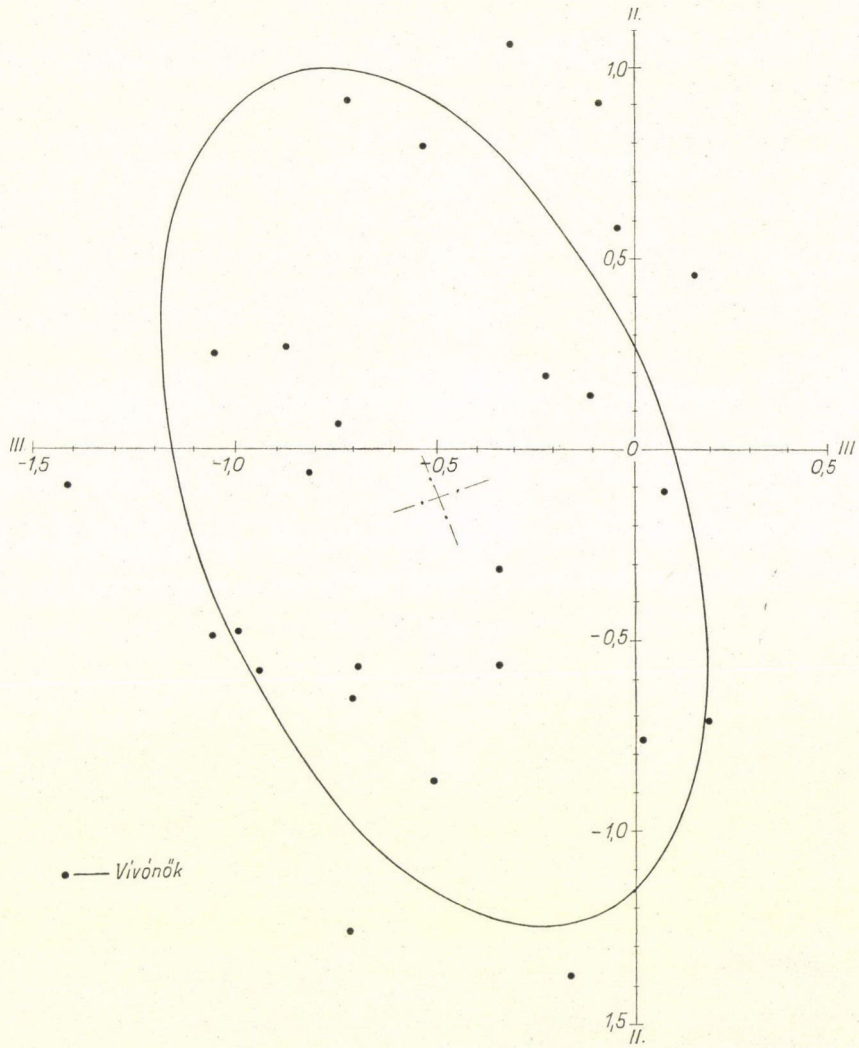



*5. ábra.* A tanítóképzős hallgatónők eloszlása a II. és III. normál komponensen.

ismeretében a sportágakra való kiválasztást segítjük. Az atlétanők vizsgálata — a fentebb vázlatosan bemutatott eredmények mellett — speciális eredményeket is hozott (EIBEN 1972).

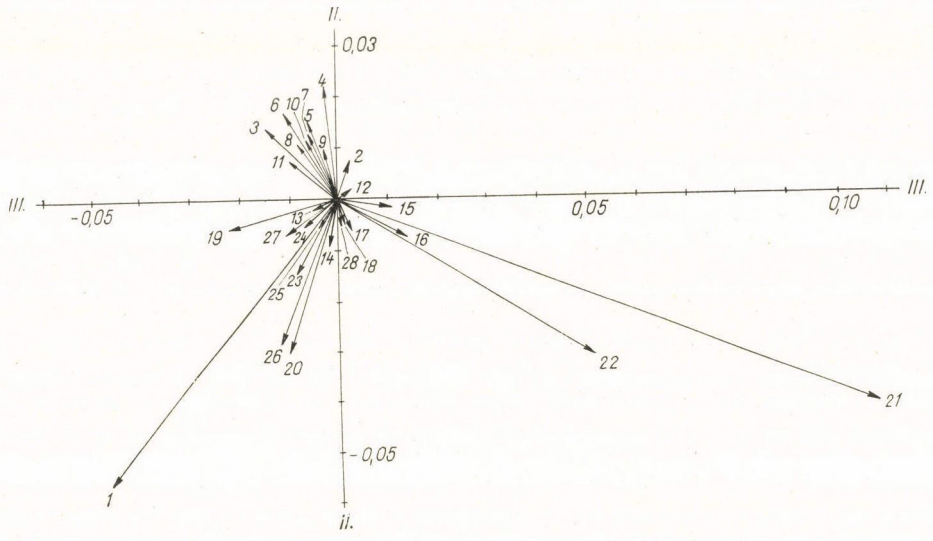
*b)* A MÁV felkérésére magyar vasutasokon végeztünk igen részletes alkattani vizsgálatot a hazai Diesel-mozdonyok vezetői ülésének optimális kiképzése érdekében. Ez volt az első hazai antropológiai—ergonómiai vizsgálat (EIBEN 1970b).

*c)* A hazai sugárbiológiai kutatások részére a mérésekhez használatos emberfantomok tervezéséhez szolgáltattunk adatokat magyar populációk alkattani vizsgálata alapján (EIBEN 1971c).

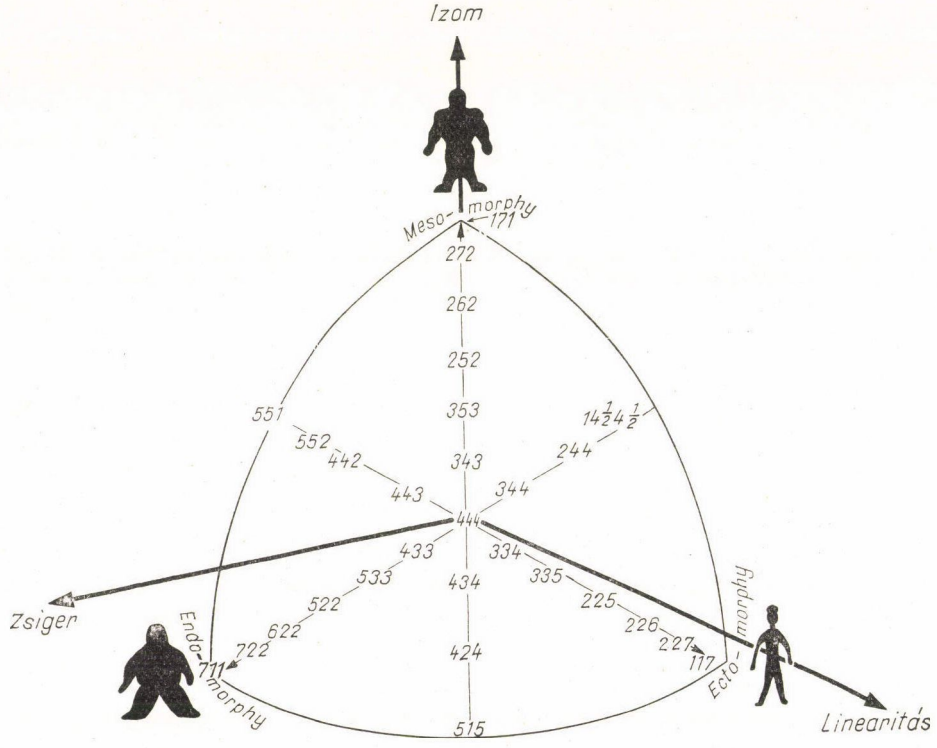



*6. ábra.* A vívónők eloszlása a II. és III. normál komponensen.

A hazai biológiai kutatásoknak két, egymással összefüggő olyan területéről próbáltam áttekintést adni, amelyen a Nemzetközi Biológiai Program keretében — úgy tűnik — nagyon intenzív munka folyik. A most következő éveket az IBP az eddig végzett munka összegezésére, és az eddigiekből kifejlesztendő újabb kutatások előkészítésére szánja. A hazai növekedési és testfejlődési vizsgálatok és alkatbiológiai kutatások korszerű színvonalon folynak. Mind a vizsgálati módszerek (amelyek standardizálásában nagy szerepe van az IBP-nek), mind a feldolgozási módszerek korszerűek. A problémafelvetés az esetek többségében interdiszciplináris szemléletű, és számos gyakorlati




*7. ábra.* Testméretvektorok.




*8. ábra.* A testméretvektorok fő irányainak egybevetése SHELDON szomatotípusaival.

kérdést is tartalmaz. A kutatási eredmények interpretálásából a rokon szakterületek is profitálnak. Mindez reális reményt ad arra, hogy a Nemzetközi Biológiai Program lezárásakor a hazai növekedési, testfejlődési, valamint alkatbiológiai kutatások kiállhatják a nemzetközi összehasonlítás próbáját, és a siker jogos reményében épülhetnek majd be a Bioszféra kutatási programba.

## IRODALOM


Bottyán, O.—Dezső, Gy.—Eiben, O.—Farkas, Gy.—Rajkai, T.—Thoma, A.—Véli, Gy.: A menarche kora Magyarországon. — Anthrop. Közl. **7**, 25—39 (1963).

Csébfalvi, K.: Über numerische Probleme der Behandlung von Matrixen hoher Ordnung. — Előadás: Mathematisches Kollokvium, Braunschweig. (1969).

Eiben, O.: A gyermek növekedésének szakaszosságáról. — Szombathelyi Markusowszky Kórház Évkönyve 1960—1962. 162—168 (1962).

— — A pubertás-kor anthropologiai problémái. — Gyermekgyógyászat **18**, 453—457 (1967).

— — Das Menarchealter der Mädchen in Westungarn. — Z. Morph. Anthrop. **59**, 273—292 (1968).

— — Growth and development from the point of view of evolutionary trends. — Symp. Biol. Hung. **9**, 131—134 (1969a).

— — Általánosított koordináták antropológiai alkalmazása. — Anthrop. Közl. **13**, 103—120 (1969b).

— — Längschnittuntersuchung der körperlichen Belastbarkeit 6 bis 10jähriger Kinder. — *in* Schnidt-Kolmer, E.—Klimt, F.—Schwartze, P.—Tiefenbach, W. (Herausgeber): Der kindliche Organismus unter Belastung. Berlin. 76—78 (1970a).

— — Antropometriai vizsgálatok magyar vasutasokon. — Ergonómia **3**, 12—15 (1970b).

— — K voproszu ob akceleracii po dannüm isszledovanija v zapadnoj Vengrii po 10-letnej dinamike. — Előadás Moszkvában, a Szovjetunió Pedagógiai Tudományos Akadémiájának „A növekedés morfológiai, fiziológiai és biokémiai problémái" címmel rendezett IX. nemzetközi konferenciáján. Megjelenés alatt. (1971a).

— — Genetische und demographische Faktoren und Menarchealter. — Anthrop. Anz. **33**, 205—212 (1971b).

— — Szakértői jelentés (kézirat). (1971c).

— — The physique of woman athletes. — Budapest. 190 oldal. A Testnevelési Tudományos Tanács kiadása. (1972).

Eiben, O.—Bodzsár, É.: A menarche-hónap és a születési hónap egybeesése egy nyugatmagyarországi mintában. — Anthrop. Közl. **14**, 169—180 (1970).

Eiben, O.—Hegedüs, Gy.—Bánhegyi, M.—Kis, K.—Monda, M.—Tasnády, I.: Budapesti óvodások és iskolások testi fejlettsége. (Szerkesztette: Hegedűs, Gy. (témafelelős) és Eiben, O.) Budapest. 99 oldal. Bp. Fővárosi KÖJÁL kiadása. (1971).

Egerváry, J.: Mátrixfüggvények kanonikus előállításáról és annak néhány alkalmazásáról. — MTA Mat. Fiz. Oszt. Közl. **4**, 417—458 (1953).

Gyenis, Gy.: Allometrische Untersuchung des Wachstums der Hand bei 7—14jährigen Kindern. — Annales Univ. Sci. Budapestinensis, Sectio Biologica, **13**, 45—52 (1971).

Hegedüs, Gy.: Adatok falusi és tanyai iskolásgyermekek testi fejlettségéhez Székkutason végzett ötéves utánvizsgálat alapján. — Anthrop. Köz. **15**, 19—27 (1971).

Nemeskéri, J.: Az 1966. évben egyetemi (főiskolai) felvételre jelentkezettek demográfiai és testfejlettségi vizsgálata. — A KSH Népességtudományi Kutató Intézetének és az MTA Demográfiai Bizottságának Közleményei, 29. kötet. Budapest. 256 oldal. (1970).

Rajkai, T.: Általános iskolás gyermekek növekedésének szakaszossága hosszmetszeti vizsgálat alapján. — Anthrop. Közl. **14**, 115—168 (1970).

— — Akceleráció vagy a retardáció megszűnése? — Anthrop. Közl. **15**, 113—118 (1971).

Sheldon, W. H.—Stevens, S. S.—Tucker, W. B.: Varieties of human physique. — New York, London. 347 oldal (1940).

Véli, Gy.: A testi fejlődés és a menarche. — Anthrop. Közl. **12**, 161—171 (1968).

— — Menarche, growth and development in Hungary. — Acta Paediatrica Acad. Sci. Hung. **12**, 209—221 (1971).

# CITOÖKOLÓGIAI VIZSGÁLATOK CÖNOLÓGIAI–ÖKOLÓGIAI EGYSÉGEKEN

SIMON TIBOR

Eötvös L. Tudományegyetem, Növényrendszertani és Növényföldrajzi Tanszék, Budapest

A növény környezete és földrajzi elterjedése közötti összefüggések tisztázása TURESSON (1922, 1926) működésével lendült fel, aki ráirányította a figyelmet a vadon élő növények genetikájának tanulmányozására, elindítva ezzel a populáció-genetikát. Rámutatott arra, hogy a környezet közvetlen ökológiai hatásával nem alakít ki új fajokat, hanem közvetve, genetikai folyamatokon keresztül, úgy, hogy kiválogatja a számára kedvező öröklöttségű egyedeket. E statisztikusan közelíthető folyamatok eredményeképpen a populáción belül a kedvező génkombinációk érvényre jutnak és a populációban meghatározzák a genotípus jellegét. TURESSON ezt a faj „genotipikus válaszának" (= genotypic response) nevezte. Adott populáció, meghatározott termőhelyi viszonyaira adott ilyen válasz eredményeképpen keletkezett, egységes ökológiai magatartású egyedet, mint ökotípust fogta fel.

Ez elméleti alátámasztása, annak a gyakorlatból már régen ismert ténynek (CAJANDER 1904, 1909, 1926, MOROZOV 1920), hogy jelző növények nagy kiterjedésű fácieszei („populációi") megfelelően tájékoztatnak az adott termőhelyi viszonyokról.

TURESSON munkái a növény és környezet kapcsolatában elsősorban a növény „tényező" szerepét, viselkedését kiválogatódásának mechanizmusát tisztázták, de az is kiderült, hogy ökotípus-ként jelentkező növény számos, bonyolult összefüggés-rendszert alkotó tényező (az ún. környezet, vagy miliő) *komplex* kifejezője. Utóbbi vizsgálata, feltárt összefüggéseinek értelmezése, a feltáratlan kapcsolatok analízise, napjainkban is világszerte az ökológiai kutatás előterében áll.

A poliploidia felfedezése (LUTZ 1907) után nem sokkal teóriák születtek a jelenség jelentőségére vonatkozóan és megindultak a vizsgálatok. A természetes poliploidok esetében a környezet és poliploidia gyakorisága közötti kapcsolat kutatása került előtérbe. Elsőnek HAGERUP (1927) mutatott ki összefüggést a poliploidia és a klíma kapcsolatára vonatkozóan, amikor közölte, hogy a poliploid *Empetrum hermaphroditum* messzebb hatol észak felé, mint a diploid, cirkumpoláris elterjedésű *E. nigrum*. Szaharai poliploid növények szárazságtűrése és poliploidiája között szintén talált (1932) pozitív kapcsolatot.

1938-ban ismét poliploid Orchis-fajok jelentős ökológiai valenciájára (jobban bírnak szárazságot, hideget, vizes talajt, savanyú talajt) mutatott rá. Elképzeléseit ellentmondó vizsgálati adatok alapján úgy módosította, hogy a poliploidok diploidokból keletkeznek, *mégpedig a változó környezet hatására.* (1933).

TISCHLER (1935) — a „citoökológia" kifejezés bevezetője — statisztikai módszerekkel közelíti meg a problémát és flóraanalízisek alapján megállapítja, hogy a poliploidok jobban elviselik az ökológiailag szélsőséges környezetet. Ezért növekszik számuk észak felé haladva = „Nordfaktor" (TISCHLER 1955), ezért magasabb arányszámuk a sós és meszes talajokon, tengervízben. Hasonló eredményeket közöltek pl. SHIMOTOMAI (1933), ROHWEDER (1936), ANDERSON (1936), ANDERSON és SAX (1936), BÖCHER (1938), FLOVIK (1940), LÖVE és LÖVE (1942). A talaj magas sótartalma helyett, a poliploidiát a klímával hozza kapcsolatba WULFF (1937), mivel azonos klímában a halofitonok és nem halofitonok között, közel azonos számú poliploidot talált. WALTER (1952) a HAGERUP—TISCHLER-féle ún. „klimatikus-irányzat" megfigyeléseit a hideg és magas hőmérséklet sokk-keltő hatásával, a sokkok poliploidizációt kiváltó szerepével magyarázza. A „klimatikus irányzat"-hoz kapcsolhatók PIGNATTI (1960) igen érdekes eredményei, amelyekben kimutatja, hogy növénytársulások szukcessziója során, a klimax felé haladva, a diploidok aránya a társulásokban egyre inkább csökken. PACKER (1965) Alaszkában egy völgy hideg és nedves talaján több poliploidot talált, mint a lejtőkön és csúcsokon. Ezek részben a HAGERUP—TISCHLER-féle elvet, azaz a szélsőséges feltételek valamilyen szerepét támasztják alá.

Más szerzők (pl. CLAUSEN és KECK és HIESEY 1940, BODWEN 1940, SOÓ 1947, FAVARGER 1961, 1967) nem találtak ilyen összefüggéseket, ill. részben más eredményekre jutottak, amelyek alapján a „klimatikus elmélet" elvetését, ill. korlátozását (FAVARGER) javasolták.

Sajátos irány képviselőiként kapcsolódtak a HAGERUP—TISCHLER-féle citoökológiai kutatásokhoz, MANTON, SOKOLOVSKAJA, és SZTRELKOVA, akik nem csupán a környezet egyszerű, közvetlen függvényének tekintve a poliploidok eloszlását, közel rokon taxonok elterjedését, vándorlási irányait, filogenetikai kialakulását vizsgálták. MANTON pl. (1932) a *Biscutella laevigata* diploid és tetraploid taxonjainak elterjedését vizsgálta, s megállapította, hogy Közép-Európában a faj diploid populációi az esetek túlnyomó többségében ott élnek, ahol a térszín a negyedkorban jégmentes volt, míg a tetraploid populációk a visszahúzódott jégtakaró helyén helyezkedtek el. SOKOLOVSKAJA és SZTRELKOVA — a Pamirban és az Altáj-hegységben végzett vizsgálataik alapján — kimutatták, hogy egyes virágos nemzetségekben a tengerszint feletti magassággal felfelé haladva nő a poliploidok arányszáma. Fenti, bizonyos fokig egyformán értékelhető eredmények, arra engednek következtetni, hogy a poliploidok új területek meghódításában játszhatnak jelentősebb szerepet. Lényegében ezt mondja ki, REESE (1958) hipotézise, amely szerint a fiatalabb

flórákban jelentősebb a poliploidok aránya. FAVARGER (1961) utóbbival kapcsolatban igen helyesen arra mutat rá, hogy figyelembe kell venni a poliploidok kialakulásának időit is, azaz a régi keletkezésű (paleo-) ill. újabb eredetű mezo- és neopoliploidokat elkülönítve kell figyelembe venni a poliploidok számát. Vagyis egy flóra D/P arányát csak akkor lehet helyesen megállapítani, ha a poliploidokat differenciáltan vizsgáljuk. Ez a módszer egyidejűleg lehetőséget nyújt a reliktum és benszülött növények kialakulása, fennmaradása és esetleges taxonómiai elszigetelődése körülményeinek megmagyarázására is.

A poliploidok bizonyos morfológiai jellegei és élettani sajátságai is, több esetben fokozottabb alkalmazkodóképességre engednek következtetni. A morfológiai jellegek között ilyen az erőteljesebb termet, a gyökér erőteljesebb fejlődése, a vaskosabb, több klorofillt tartalmazó levél (GERASZIMOW 1902, KOSZTOV 1938). Azonban ez sem általános (vö. KOSZTOV et KENDALL 1934). Konstansabb jelleg a pollenszemek és a sztómák megnagyobbodása (vö. BLAKESLEE és AVERY in WALTER 1950). Ugyanakkor a felületegységre eső sztómák száma kevesebb (BRJUMANN 1959). A szomatikus sejtek méretének megnövekedése is ismert (pl. WETTSTEIN in WALTER 1950, SCHWANITZ 1951), azonban inkább előfeltétele, mint következménye a poliploidiának.

Az élettani jellegek közül a légzés intenzitásának csökkenését (GYÖRFFY 1941, CHEN et THANG 1945), az auxintermelés szintjének csökkenését (GUSTAFSON 1944) tapasztalták. A C vitamin tartalom viszont magasabb a diploidoknál (CRANE et ZILVA 1931, GYÖRFFY 1939, 1940). Ásványi anyag feltáróképességük szintén fokozottabb mértékű, ezért tápanyagszegény, ásványi talajokon a diploidoknál jobban megélnek (KOSTOFF et AKSZAMITNAJA 1935, ROHWEDER 1936, HAGERUP 1938, NOGUTI et OKA et OTUKA 1940).

Fentiek után méltán merül fel a kérdés, hogy áll tehát jelenleg a helyzet? Dinamikusabbak-e a poliploidok, van-e kapcsolat, párhuzamosság a klimatikus ill. környezeti viszonyok és diploid/poliploid arány között?

Az eddig, részben ellentmondó közlések arra engednek következtetni, hogy az elmúlt évtizedek kutatása eltérő szemszögből, eltérő módszerekkel, mint integrált összefüggésrendszerek kezdeti, felületi szféráit boncolgatták a ploidia és környezet kapcsolatát. Ez a magyarázata, hogy — bár vannak esetenként és a módszerektől függően értelmes részeredmények, az eddigiek alapján vajmi kevés általánosításnak van meg a lehetősége. Nagyon sok további eredmény szükséges még ahhoz, hogy a teljes összefüggésrendszer minden komponensének illeszkedését, szerepét ismerjük. MASON és STOUT (1954) ezt úgy foglalják össze, hogy: . . .„semmiféle általánosítás nem lehetséges arra vonatkozóan, hogy milyen környezet az, amelyikhez akár a poliploidia, akár a diploidia kapcsolódik. Élettani szempontból (ők ti. ebből vizsgálták) az a poliploidia jelentősége, hogy lényegében az egyik genetikai mechanizmus, amelyből fiziológiai különbségek adódnak, lehetőséget nyújtva ezáltal a keletkezett populációnak, hogy új környezetbe, új területre tevődjön át".

A kérdéskomplex egyik legkiválóbb szakértője, FAVARGER tanulmánya (1967) alapján így foglalhatjuk össze az eddigi eredményeket:

„A poliploid populációk areája csaknem mindig más, mint a megfelelő diploidoké, előbbiek areája kiterjedtebb, azaz tekintélyes expanzióval rendelkeznek, ökológiai igényük is más.

Nem mutatható ki általánosságban összefüggés a földrajzi szélesség ill. hosszúság, valamint a poliploidia között. De Közép-Európa szárazabb meleg részein, a Földközi-Tenger környékén a poliploidok többségben vannak. Az új területek meghódításában (pl. jégtakaró visszahúzódása után stb.) a poliploidok jelentősebb szerepet játszanak. A poliploid populációk areája vagy köztes, vagy perifériális a megfelelő diploidokéhoz viszonyítva. Nem tartható fenn eredeti formájában a HAGERUP—TISCHLER-féle „klimatikus elmélet", csak speciális esetekre vonatkozóan. Általánosítása csak olyan értelemben lehetséges, hogy a nagy földi változások (transzgresszió-regresszió, vulkáni tevékenység stb.) a taxonok erős poliploidizálódásával járhatnak".

A poliploidia minden taxon saját filogenezisével kapcsolatban vizsgálandó. A poliploidok %-aránya annál nagyobb egy adott területen, minél fiatalabb az adott terület flórája. Mint fentebb már írtam, FAVARGER egyik jelentősebb eredménye (1961), hogy a poliploidok vizsgálatánál figyelembe kell venni, azok korát (paleo-, mezo és neopoliploidok). Így világossá válik, hogy a meleg és hideg területek egyformán magas poliploid száma eltérő eredetű poliploidokra vezethető vissza.

Mindezek alapján, úgy gondolom, kiválogatható néhány gondolat, tézis, amelyek ismereteink jelenlegi szintjén időtállóbbnak bizonyulnak. Kétségtelennek látszik, hogy a poliploidok bizonyos plusszal rendelkeznek, amit morfológiai, (és kevéssé ismert) élettani jegyeik, kiterjedtebb areájuk, új területek meghódításának a képessége alátámasztanak. Valószínűnek látszik, hogy e képességek kialakulása, valamiképpen összefügg „Földi kataklizmák": nagy klímaváltozások, jégtakaró visszahúzódása, transzgressziók-regressziók stb. fellépésével. Lehetséges, hogy a „sokk"-hatás (WALTER 1950) váltja ki a ploidizációt, ami a továbbiakban nagyobb variabilitást biztosít, a szelekció számára.

Az is kétségtelen, hogy az eddigi vizsgálatokban, a poliploidok nagyobb posszibilitása ott ismerhető fel, ahol nagyon ismerjük az adott taxonokat, ahol faji evolúciójuk menete, annak minden lényegesebb mozzanata kiderített, beleértve keletkezésük korát is. Azaz ahol érdemi lehetett a kérdésfeltevés, érdemi lett a válasz is.

Nem ez a helyzet, ahol nem egyetlen faj vagy nemzetség, hanem szupraindividuális jelenségekről van szó. Egy flóra korára következtethetünk a D/P arányból, különösen, ha a poliploidok korát differenciáltuk. De semmi esetre sem hozhatjuk, *mint egészet* kapcsolatba a klimatikus, egyáltalán az ökológiai tényezőkkel. Differenciáltan, pl. a flóra életforma megoszlása tükré-

ben vizsgálva, elképzelésem szerint jogos a kérdésfeltevés (Jelenleg elindítottam a magyar edényes flóra ilyen jellegű feldolgozását).

Ugyanez a helyzet — véleményem szerint — a fitocönózisokra vonatkozóan is. Értelmetlen dolog egyes konkrét asszociációkat (pl. középhegységi bükkös, gyöngyvirágos tölgyes stb.) vagy a cönológiai rendszer nagyobb egységeit (pl. Fagion medio-europaeum, Quercetalia pubescentis stb.) ilyen szempontból egészükben és általánosságban (valamilyen speciális szempont nélkül) vizsgálni. Minél magasabb szintű az egység, ökológiailag annál heterogénebb! Annál eltérőbb igényű fajoknak biztosít a szupraindividuális organizáltság megfelelő életteret. Márpedig ha ökológiai tényezővel párhuzamos jelenségeket vizsgálunk, le kell egyszerűsítenünk a „kísérletet", csökkentenünk kell a „hatható" tényezők számát.

Emellett azonban elfogadhatónak látszik olyan kérdésfeltevés is, amely pl. a cönológiai rendszer bizonyos nedves termőhelyen élő (egy, vagy kétszintű, nem erdő jellegű) cönózisait hasonlítja össze bizonyos mezofil egységekkel, vagy utóbbit extrém száraz termőhelyű társulásokkal. Így pl. a Phragmition csoport egységeit az Arrhenatherion-nal, ill. utóbbit a Seslerio-Festucion-nal, vagyis ezek asszociációival. De egy adott terület minden asszociációjának D/P arány analízise szükségszerűen kevéssé értelmezhető adatok tömegéhez vezethet.

Így jutottam arra a gondolatra, hogy cönózisoknál, azok ökológiailag minél egységesebb részeit: szintjeit, szinuziumait kell vizsgálat tárgyává tenni. Erdőtársulások esetében a lágyszárú szintek látszottak erre alkalmasnak, amelyek indikátor szerepét már régen felismerték.

Ezért végeztem ökológiailag határolt, a szupraindividuális organizáltság alacsony szintjein álló cönológiai egységekben D/P arány analízist, előbb általános tapasztalatszerzés céljából a hazai erdők ökológiai fajcsoportjain (vö. Csapody—Horánszky—Simon—Pócs—Szodfridt—Tallós 1962, 1963), majd Zempléni-hegységi sziklagyep és erdőtársulásokon illetve erdőtípusokon.

## A citoökológiai vizsgálatok módszere

A vizsgálatok két területen folytak. Egyrészt a hazai erdei növényfajok ökológiai fajcsoportjai, másrészt Zempléni-hegységi gyep és erdőállományok (erdőtípusok) diploid-poliploid arányát tanulmányoztam.

*A hazai erdei ökológiai fajcsoportok diploid-poliploid arányának vizsgálata.* E feldolgozáshoz 1962-ben megjelent munkánk (Csapody—Horánszky—Simon et al.) jelentett kiindulási alapot. Ebben több évtizedes ökológiai-cönológiai tapasztalataink alapján erdőalkotó növényeinket — összesen 647 fajt — 47 ún. ökológiai fajcsoportba soroltuk. E csoportok nagyjából hasonló termőhelyi igényű fajokat foglalnak magukba, s megfordítva, a csoportok fajainak előfordulása, meghatározott termőhelyi viszonyokat, azaz kiemelt termőhelyi tényezők bizonyos intervallumát jelzik. Ilyen kiemelt tényezők, amelyeket a

besorolásnál figyelembe vettünk: a termőhely vízgazdálkodási viszonyai, és pH értékkel kifejezhető: bázisszegény („mésztelen"), közömbös v. bázisgazdag („meszes") jellege voltak.

E csoportokon belül történt a diploid ill. poliploid fajszám értékelése. Az alapadatokat Soó—Jávorka (1951), Lőve—Lőve (1961), Fedorov (1969) ill. kisebb tanulmányokból (Baksay 1956, Pólya 1947, 1948, Felföldy 1947 stb.) vettem. A 647 fajból 24-nek, azaz 3,7%-nak a ploidia foka még ismeretlen. Ellentétes adatok esetén a többség véleménye, ill. a hazai kutató adata volt a döntő.

Az egyes ökológiai fajcsoportok diploid-poliploid (=D/P) arányát kördiagramok mutatják. A kördiagramokat V-érték és R-érték koordináta-rendszerben helyeztem el (1. ábra), az általuk jelképezett csoportok fajai V- ill. R-értékei átlagolása alapján (a V- ill. R-érték Zólyomi—Jakucs—Baráth—Fekete 1964 besorolása szerint*). Az ordinátán a V-értékek, az abszocisszán az R-értékek szerepelnek. Utóbbi esetében számok nincsenek feltüntetve, de balról jobbra haladva csökken a $H^+$-ion koncentráció. Ennek megfelelően a csoportokat jelképező diagramok elhelyezése úgy történt, hogy baloldalon vannak azok, amelyekben a legmagasabb az acidofrekvens fajok száma, ill. jobboldalon amelyekben a bazofrekvensek vannak túlsúlyban. Középen azok találhatók, amelyekben a mészkerülő és mészkedvelő fajok száma nagyjából megegyező, ill amelyekben a közömbös fajok száma eléri az 50 %-ot. Ahol ennél kevesebb a közömbös fajok száma, a középtől jobbra ill. balra (bazo- ill. acidofrekvens fajaik száma szerint) helyezkednek el (2. táblázat).

*A Zempléni-hegységi társulások illetve erdőtípusok citoökológiai vizsgálatának módszere.* Cönológiai felvételi anyagomból 63 cönomintában (felvételben) vizsgáltuk a diploid-poliploid fajok arányát, az illető fajok tömegviszonyainak (A—D-érték alapján) figyelembevételével. Az A—D-értékekkel való súlyozást a szokásostól (Zólyomi 1951) eltérően a gyorsabb számolás érdekében az alábbi skála szerint:

$$+ = 0{,}25 \quad + -1 = 0{,}5, \quad 1 = 1, \quad 1-2 = 1{,}5, \quad 2 = 2 \text{ stb. végeztem.}$$

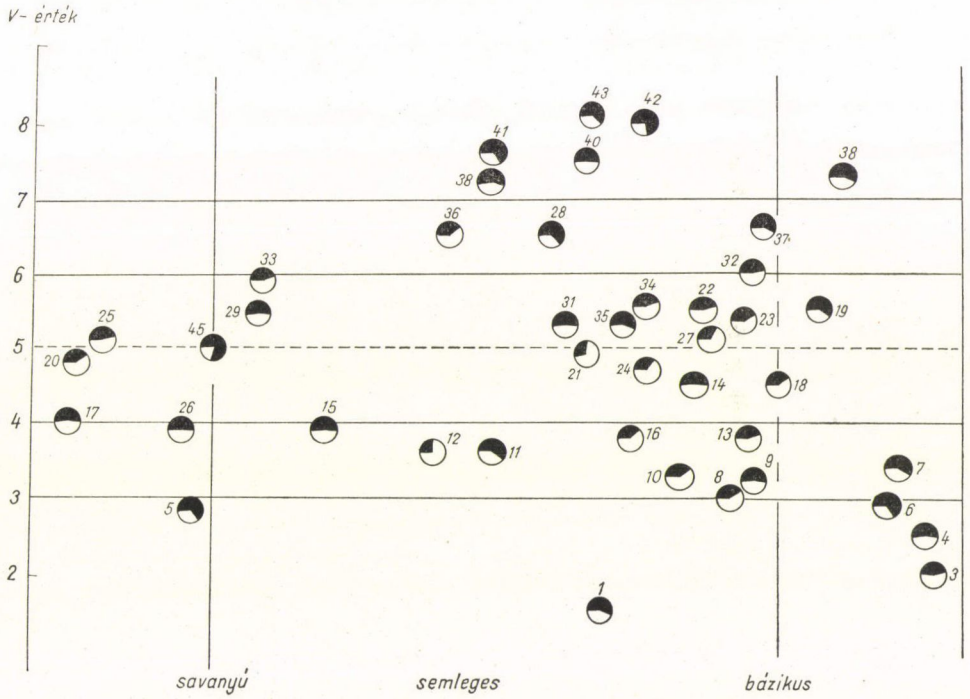
A súlyozást a diploid-poliploid arányt (D/P) jelző betűk lábindexéhez helyezett „B" betű jelezi, ($D_B/P_B$). A diploid ill. poliploid jelleg megállapítás, valamint a V-érték és R-érték besorolás az előbbi fejezetben írtak szerint történt, de az átlagok az A—D-érték említett megfelelő skálaértékével súlyozva. Tehát nem a megfelelő V-érték kategóriába tartozó fajok %-aránya alapján hanem tömegük figyelembevételével! Fenti jelleg alakulását: 1. a teljes állományban, 2. a lágyszárú szintben és 3. a fásnövények (lombkorona-szint és cserjeszint) szintjeiben külön-külön tanulmányoztam. A V-érték szerinti erdőtípus-csoportok (nagyon száraz, mezofil, nedves) poliploidiája hasonlóságának ill. külön-

* a V jelet Zólyomi eredeti W jelzése értelmében használom

bözőségének mértékét variancia analízissel is (t-próbával ellenőrizve) egybevetettem (Sváb 1967).

A 63 cöno-minta 21 típust (gyep- ill. erdőtípust) reprezentál *háromszoros ismétlésben*, az alábbi megoszlásban (vö. még 3. táblázat):

*Gyertyános-tölgyes:* 1. *Poa nemoralis*, 2. *Carex pilosa*, 3. *Galium odoratum*, 4. *Aegopodium podagraria* típusok. *Gyertyános-bükkös:* 5. *Carex pilosa*, 6. *Galium odoratum* típusok. *Magashegyi-bükkös:* 7. *Carex pilosa*, 8. *Galium odoratum* típusok. *Kocsánytalan (cseres)-tölgyes:* 9. *Poa angustifolia*, 10. *Poa nemoralis*, 11. *Luzula albida*, 12. *Festuca heterophylla* típusok. *Szilikát-sziklagyep:* 13. nyílt, 14. zárt típusa, ill. 15. *Festuco ovinae-Polytrichetum. Mészkerülő-bükkös:* 16. *Vaccinum myrtillus*, 17. *Luzula albida* típusok. *Mészkerülő-tölgyes:* 18. *Luzula albida* típus. *Szilikát-sziklaerdő* típusa. 19. *Törmeléklejtő-erdő:* 20. *Mercu-*




*1. ábra.* A magyarországi erdei növényfajok ökológiai fajcsoportjai a V-érték R-érték koordináta-rendszerben (sötéttel a poliploidok, fehérrel a diploidok %-aránya) *1. Jasione montana, 3. Inula, 4. Geranium sanguineum, 5. Antennaria dioica, 6. Chondrilla juncea, 7. Calamagrostis varia, 8. Phlomis tuberosa, 9. Dictamnus albus, 10. Lathyrus niger, 11. Bromus sterilis, 12. Viscaria vulgaris, 13. Lithospermum purpereocoeruleum, 14. Carex pilosa, 15· Vicia cassubica, 16. Poa nemoralis, 17. Luzula albida, 18. Melica uniflora, 19. Festuca altissima, 20. Marianthemum bifolium, 21. Convallaria majalis, 22. Corydalis csoport, 23. Galium odoratum, 24. Lamium maculatum, 25. Pyrola chlorantha, 26. Hieracium silvaticum, 27. Lamium galeobdolon, 28. Aegopodium podagraria, 29. Potentilla erecta, 31. Stellaria holostea, 32. Lunaria rediviva, 33. Gentiana asclepiadea, 34. Brachypodium silvaticum, 35. Urtica dioica, 36. Impatiens noli-tangere, 37. Chrysanthemum serotinum, 38. Lythrum salicaria, 39. Rubus caesius, 40. Calystegia sepium, 41. Petasites hybridus, 42. Thelyptteris palustris, 43. Iris pseudacorus, 45. Arropa belladonna csoport.*

*rialis perennis* típus. *Mészkedvelőtölgyes:* 21. *Brachypodium pinnatum* típus.

E helyen mondok köszönetet Héráné Varga Júlia gimn. tanár volt hallgatómnak, aki segítségemre volt az anyag feldolgozásában.

## Erdei növényfajaink ökológiai fajcsoportjainak D/P arány vizsgálata

A módszertani fejezetben leírtak alapján megtörtént az ökológiai fajcsoportok D/P arány diagramjainak elhelyezése a V-értékek és az R-érték függvényében (1. ábra).

A D/P arány diagramoknak a grafikonon való elhelyezkedésében szabályosság figyelhető meg. Általában a grafikon szélső mezőiben helyezkednek el a magasabb P %-al rendelkező diagramok, azaz ökológiai fajcsoportok. Tehát a poliploid fajok részaránya nedves és a száraz illetve a savanyúbb és a bázikusabb termőhelyet jelző mezőkben általában nagyobb a diploidokénál.

*V-értékek és a D/P arány viszonya.* Ha közelebbről megnézzük a kérdést, a V-érték intervallumok függvényében, tapasztalható a nedvesebb és szárazabb kategóriák poliploid túlsúlya:

| V-érték intervallumok | Összes csoportok száma (D/P = 1 kivételével) | Ebből azok, amelyeknél P % = 51 | U.az %-osan | P % csoportból összesen |
|---|---|---|---|---|
| 1—3 | 5 | 4 | 80 | 57 |
| 3—4 | 7 | 2 | 28 | 46,5 |
| 4—5 | 5 | 1 | 20 | 45,5 |
| 5—6 | 9 | 2 | 22 | 47 |
| 6—7 | 4 | 2 | 50 | 52 |
| 7—8 | 5 | 5 | 100 | 60 |

Összegezve: a hazai, erdei ökológiai fajcsoportokD/P aránya és V-érték átlaga az esetek túlnyomó többségében összefüggésben állanak.

Fenti eredmények ellenőrzésére megvizsgáltuk az erdei növényfajok diploid, poliploid megoszlásának és V-értékének összefüggését, függetlenül az ökológiai fajcsoportoktól:

| V-érték intervallum | | 0—1,5 | 1,6—3 | 3,1—4,4 | 4,5—5,5 | 5,6—6,4 | 6,5—7,9 | 8— | Összesen |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| fajszám | P | 13 | 76 | 58 | 51 | 37 | 39 | 33 | 307 |
| | D | 10 | 76 | 57 | 84 | 41 | 27 | 16 | 311 |
| % | P | 56,5 | 50 | 50,4 | 37,8 | 47,4 | 59 | 67,3 | 49,7 |
| | D | 43,5 | 50 | 49,6 | 62,2 | 52,6 | 41 | 32,7 | 50,3 |

A táblázat adatai alátámasztják az ökológiai fajcsoportok D/P arány és V-érték átlag vizsgálatánál kapott eredményeket. A táblázatból is leolvasható, hogy a poliploid fajok gyakorisága a szélső vízellátás intervallumokban nagyobb. A táblázatból az is látható, hogyha az erdei növényfajokat egészükben és a V-érték intervallumoktól függetlenül nézzük, akkor a poliploid és diploid

fajok száma közel megegyező (Összes P % = 49,7, Összes D % = 50,3). Ebből következik, hogy az ilyen jellegű különbségek valamelyik faktor irányában, megfelelő mértékű differenciálás eredményeképpen jelentkezhetnek.

A két táblázatból az is megállapítható, hogy a poliploidok túlsúlya szélső V-érték intervallumokban *nem egyformán* alakul. Az alacsony V-értékű ökológiai fajcsoportoknál illetve erdei növényfajoknál kisebb mértékű a poliploidok túlsúlya (vagy hiányzik; az 1. táblázatban az 1,6—3-ig terjedő intervallumban a D/P = 1), míg a magas V-értékű intervallumokban túlsúlyuk állandó és előbbinél nagyobb mértékű.

*Az R-értékek és a D/P arány viszonya.* Az összefüggés nem olyan szabályos mint előző esetben. Ha megvizsgáljuk az 1. ábrát, látható, hogy a legsavanyúbb mezőben levő hat ökológiai csoport D/P arány diagramja egészében véve a poliploidok túlsúlyáról tanúskodik. A hat csoportból kettő D/P aránya = 1, a megmaradt négy csoportban 50% a poliploid túlsúlyú csoportok (*Atropa belladonna* csop., *Antennaria dioica* csop.) aránya. A csoportokból *összesen 64,5% a poliploid fajok részaránya!*

A legbázikusabb termőhelyeket jelző mezőben — az ábra jobboldalán — 7 diagramból ötben tapasztalhatjuk a poliploid túlsúlyú csoportok egyértelmű (71,5%) uralmát. A csoportokból összesen 55% a poliploid fajok részaránya. Az elmondottakat az alábbi táblázatban szemléltetem, amelyen *a* = *a* legsavanyúbb termőhelyeket jelző mező, *b* = *a* legbázikusabb termőhelyeket jelző mező (megjegyzendő, hogy az itt szereplő ökológiai csoportokban minden esetben 60%-on felül van az acidofrekvens illetve a bazofrekvens fajok részaránya):

| Mező | Összes csoportok száma D/P = 1 kivételével | Ebből azok amelyekben P % 50 | U. az %-ban | P % a csoportokból összesen |
|---|---|---|---|---|
| a | 4 | 2 | 50 | 64,5 |
| b | 7 | 5 | 71,5 | 55 |

A jobb-közép mezőkben a diploidok vannak többségben, a bal középben kb. egyforma a D/P arány. Azonban ezen belül megfigyelhető mindkét esetben, hogy a szélső víz- érték intervallumokban csoportosulnak a poliploid túlsúlyú csoportok.

| Csoport | Bazofrekvens fajok %-a | P % |
|---|---|---|
| *Poa nemoralis* | 53 | 37 |
| *Lathyrus niger* | 56 | 40 |
| *Phlomis tuberosa* | 60 | 40 |
| *Dictamnus albus* | 62,5 | 50 |
| *Lithospermum pupureo-c.* | 69 | 46 |
| *Calamagrostis varia* | 86 | 57 |

Ha a 3—4 V-érték intervallumban vizsgáljuk a csoportokat, a középvonaltól távolodva, ahogy nő a csoportokon belül a bazofrekvens fajok száma, valamivel nagyobb lesz a poliploidok száma is a csoportokban:

Tehát előfordul, hogy a bazofrekvens fajok számának emelkedésével a poliploidok aránya emelkedik, de ez nem egyenletes és valamivel kisebb mértékű, mint a V-érték intervallumok változásával kapcsolatban volt. Ennek alapján feltételezhető, hogy a vízigény szorosabb kapcsolatban áll a poliploidok gyakoriságával, mint az acido- vagy bazofrekvens jelleg. Emellett szól az is, hogy a nagy vízigényű fajokat magukba foglaló csoportok zömében kevés mind az acido- mind a bazofrekvens fajok száma, holott a P % magas. Azonban ennek ellenére — a fentebb mondottak alapján — a pH tényezőkomplex hatása D/P arány alakulására semmi esetre sem elhanyagolható.

## Zempléni-hegységi erdőtípusok, illetve növénytársulások citoökológiai vizsgálata

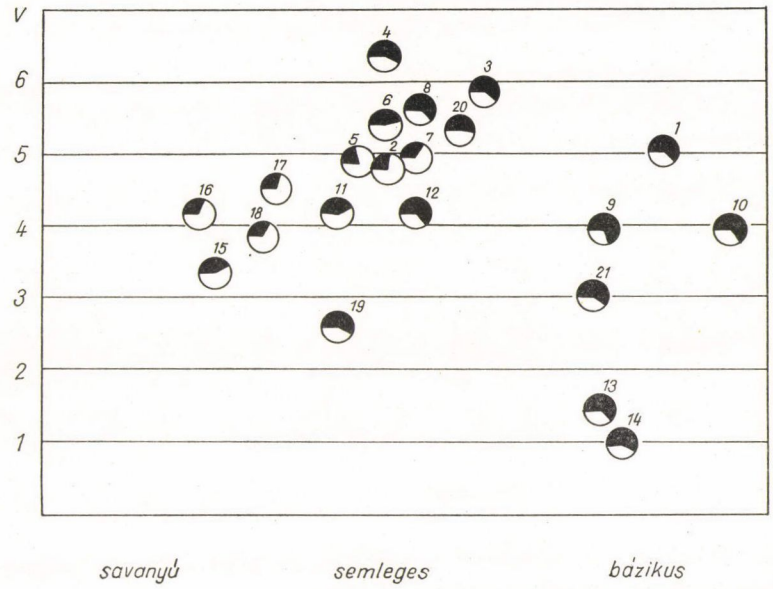
*A lágyszárú szintek, illetve társulások analízise.* Az anyag feldolgozásának első lépcsője itt is a vizsgált állományok D/P arány-diagramjainak a V-érték talaj savanyúság koordináta-rendszerben való elhelyezése volt. Azonban itt a D- és P-fajok részesedése borításuk értékével súlyozva lett, azaz értékei a tömegviszonyokat is kifejezik. Ezért helyesebb a továbbiakban $D_B$ $P_B$ arányról beszélni. Először nem a teljes állományt, hanem a lágyszárú szinteket vettem figyelembe.

A 2. ábra szemlélteti az eltérő ökológiájú állományok sajátos $D_B/P_B$ arány megoszlását. A poliploid túlsúlyú típusok többségben vannak az alacsonyabb V-értékű (1—3) és a magasabb V-értékű (5—7) mezőkben. A teljes bázikus mezőben a poliploid túlsúlyú típusok egyeduralkodóak, egészen a legszélső mezőrészekig, míg hasonló a savanyú mezőben, — még annak szélső részein sem — nem tapasztalható.

Mindenesetre, a poliploid túlsúlyú típusok ilyen perifériális eloszlása nagymértékben emlékeztet a hazai erdei ökológiai fajcsoportok hasonló feldolgozásánál nyert eredményre (1. ábra), azzal a különbséggel, hogy ott, a poliploidok túlsúlya ha kismértékben is, legsavanyúbb mezőrészben is megállapítható volt.

Miután itt nem tapasztalati alapon összeállított elméleti ökológiai fajcsoportokról van szó, hanem konkrét állományokról, természetes erdőtípusokról, azok lágyszárú szintjéről, vagy önálló sziklagyep állományokról, a megegyezés annál inkább érdekes és feltétlenül az előbbi esetben (oldal) levont következtetések helytállóságáról tanúskodik.

A V-érték és a $D_B/P_B$ arány viszonya. Közelebbről vizsgálva a kérdést, mind a poliploid túlsúlyú típusok, mind a V-érték intervallumokhoz kapcsolódó összpoliploid érték (borításuk figyelembevételével! vö. 110. oldal) egyértelműen mutatják, a poliploidok és a szélső V-érték kategóriák összefüggését: l. a 2. ábra után következő táblázatot.



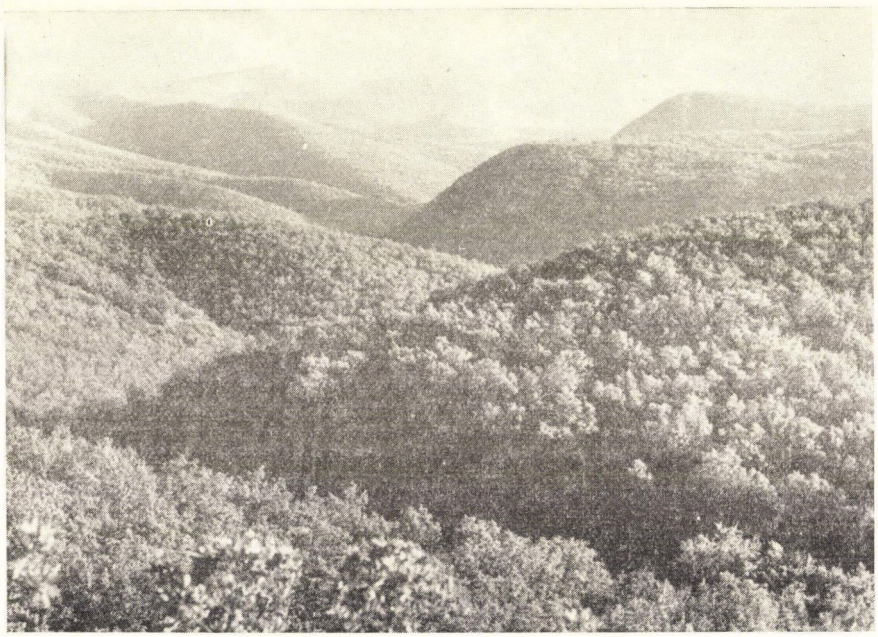

*2. ábra.* Zempléni-hegységi gyep- és erdőtípus állományok (lágyszárú szintek!) kördiagramjai a V-érték R-érték koordináta-rendszerben (feketével a poliploidok, fehérrel a diploidok %-aránya). A számok magyarázata: 1. *Poa nemoralis* —, 2. *Carex pilosa* —, 3. *Galium odoratum* —, 4. *Aegopodium podagraria* gyertyános-tölgyes; 5. *Carex pilosa* —, 6. *Galium odoratum* gyertyános-bükkös; 7. *Carex pilosa* —, 8. *Galium odoratum* magashegyi-bükkös; 9. *Poa angustifolia* —, 10. *Poa nemoralis* —, 11. *Luzula albida* —, 12. *Festuca heterophylla* kocsánytalan (cseres)-tölgyes; 13. Nyilt szilikát-sziklagyep; 14. Záródó szilikát-sziklagyep; 15. *Festuco ovinae-Polytrichetum;* 16. *Vaccinium myrtillus* —, 17. *Luzula albida* mészkerülő bükkös; 18. *Luzula albida* mészkerülő-tölgyes; 19. Szilikát-sziklaerdő; 20. *Mercurialis perennis* törmeléklejtő-erdő; 21. *Brachypodium pinnatum* mészkedvelő-tölgyes

| V-érték intervallumok | Összes csoportok száma | Ebből amelyek P % = 51 | U.az %-osan | P % a csoportokból összesen |
|---|---|---|---|---|
| 1—3 | 4 | 4 | 100 | 59 |
| 3—4 | 4 | 2 | 50 | 53,5 |
| 4—5 | 8 | 2 | 25 | 40 |
| 5—7 | 5 | 4 | 80 | 56,5 |

A fentebb elmondottakból, s a táblázatból az is következik, hogy közepes V-értékeknél (3—5) a diploid túlsúlyú típusok vezetnek, illetve a diploidok összértéke nagyobb.

*Összegezve megállapítható, hogy a Zempléni-hegységi erdőtípusok, illetve sziklagyep állományok V-érték átlaga és D/P aránya határozott összefüggést mutatnak. Az alacsony V-érték átlagú erdőtípusok és sziklagyep állományok és a magas V-érték átlagú erdőtípusok* vizsgált állományai (9) közül csaknem mind (8) *poliploid túlsúlyúnak bizonyult, s bennük a poliploidok összértéke is magasabb a diploidokénál. A közepes V-értékű* (4—5) *erdőtípusok 75%-a diploid túlsúlyú, s bennük a diploidok összrészesedése magasabb, 60%.*





*I. kép.* Változatos ökológiájú erdőállományok a Zempléni-hegységben. Fenn: tetői szilikátsziklaerdők, lejtői mészkerülő tölgyesek, völgyi gyertyános-tölgyesek a Tolvaj-hegy csoportban. Lenn: a Kemence-völgyet kísérő hegyek mészkerülő-tölgyesei, gyertyános tölgyesei, bükkösei (Foto: Simon T.)

Az ellenörző statisztikai számításokkal (variancia-analízis, T-próba) a nagyon száraz (—3,9 V-érték) és a nedves (5— V-érték) típusok poliploidája hasonló mértékűnek bizonyult. Viszont a mezofil (4—5 V-érték) típusokétól mindkettő szignifikánsan különbözik!

| Minta sorozat | V-érték | poliploidok %-a | t-érték | táblázati t-érték |
|---|---|---|---|---|
| $x_1$ | —3,9 | 72, 66, 64, 56, 41, 35, 57, 60 | 2,39 | 2,15 |
| $x_2$ | 4—5 | 63, 27, 23, 35, 46, 64, 29, 34 | 0,03 | 2,20 |
| $x_3$ | 5— | 61, 58, 47, 63, 52 | 2,69 | 2,20 |

A magas $P_B$ %-ú erdőtípusok illetve gyepállományok eredeti cönológiai táblázata segítségével meg lehet állapítani, hogy az egyes V-érték kategóriákhoz tartozó fajokon belül a diploidoknak vagy a poliploidoknak van-e nagyobb borítása: (1. táblázat).

E táblázat adatai alátámasztják a V-érték és R-érték koordináta-rendszer (2. ábra) alapján tett megállapításokat. A 6—7 V-értékű fajok borításának 75%-a, a 4 V-értékűek 61%-a, a 3—2 V-értékűek 75%-a és a —1 V-értékű fajok 100%-a, poliploidokra esik. Ezzel szemben az 5-ös V-értékűek borításában 77%-os a diploid részesedése. Azaz a szélső V-érték kategóriájú fajokon belül az adott típusokban nagyobb borítással rendelkeznek a poliploidok. Ha e jelenséget közelebbről vizsgáljuk az is megállapítható, hogy a poliploidok borítása a legszárazabb körülmények között jelentősen nagyobb, mint a másik szélsőség esetében.

Az R-érték és $D_B/P_B$ arány. A hazai erdei ökológiai fajcsoportok esetével összevetve egyértelmű, és más előjelű összefüggés mutatkozik a „savanyúmezők" és D/P arány között. Itt a diploidok vannak határozott túlsúlyban.

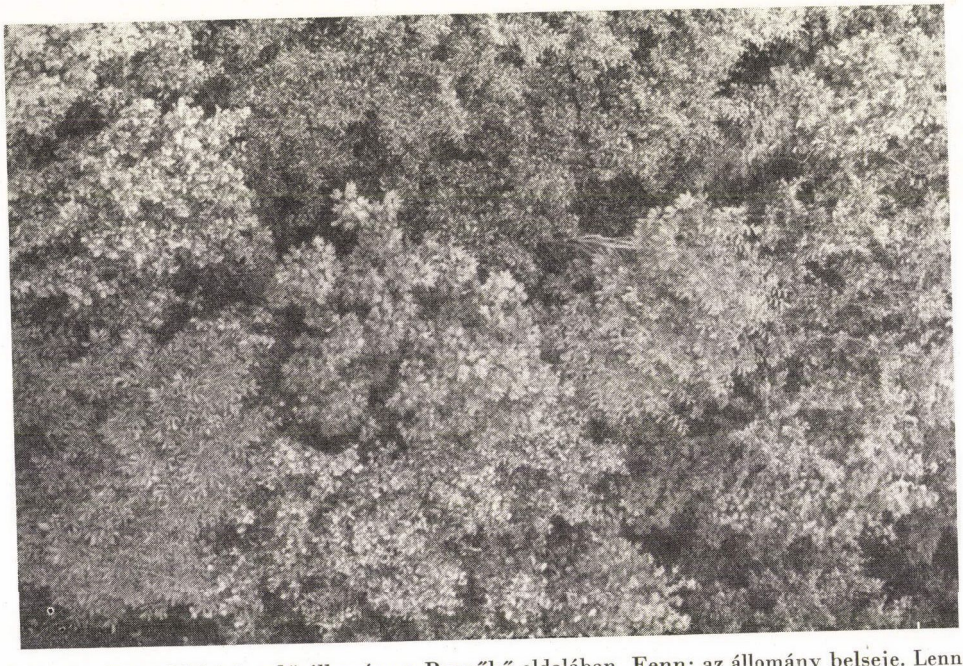
A semleges reakció-mezőben 9 erdőtípus D/P diagramja található. Ezek közül a magasabb V-érték átlagú állományokban található poliploid túlsúly, tehát a vízténvező (vízbőséges szélső-értékei) hatása érvényesül. E mezőben nagyjából kiegyenlített az erdőtípusok $D_B/P_B$ arány megoszlása, az kilencből négy diploid (44%), öt poliploid túlsúlyú (55%). A kilenc típuson belül a poliploid fajok összrészesedése 48%, a diploidoké 52%.

A bázikus mezőben, annak minden részén (a száraztól a közepes vízellátottságon keresztül a vízbőig) jellemző a poliploidok túlsúlya.

Mind a hat típus poliploid túlsúlyú (100%), ezen belül a poliploid fajok részesedése jelentősen nagyobb (64%)!

Összegezve a vizsgálatok alapján a következő megállapítások tehetők: az alacsony R-érték átlagú (acidofrekvens) erdőtípusok diploid túlsúlyúak.





*II. kép.* Törmeléklejtő-erdő állomány a Pengőkő oldalában. Fenn: az állomány belseje. Lenn: a lombkoronaszint felülnézetben (Foto: Simon T.)

*A semleges-közeli erdőtípusok $D_B/P_B$ aránya közel egyforma, amellett a V-érték talajsavanyúság koordináta-rendszerben való elhelyezkedésről leolvasható a V-érték és a poliploidok csoporttömegének párhuzamossága. A bázikus mezőben elhelyezkedő erdőtípusok határozottan poliploid túlsúlyúak.*

*Az alacsony R-értékű (acidofrekvens) típusok — a vizsgálatok alapján tapasztalt — diploid túlsúlya, nem meggyőző.* Feltételezhető, hogyha e mező a vízellátás szélsőséges sávjaiban is tartalmazna diagramokat, azaz szárazabb és nedvesebb savanyú termőhelyet jelző típusok is kerültek volna a vizsgálatba, akkor egyértelműen kiugrott volna a vízténvező variáló hatása. (ahogy a 19. esetében ez jelentkezett is!) A másik vizsgált négy állomány a savanyú mező közepes vízellátású sávjában foglal helyet, amelyre a semleges mezőben is a diploidok túlsúlya jellemző. A savanyú talajú erdőtípusok $D_B/P_B$ arányának megítélése tehát ez anyag alapján nem végezhető el kielégítően. A semleges és bázikus mezőben a viszonylag nagyobb számú típust reprezentáló, a vízérték vonatkozásában jobban diszpergált diagram jobb megítélést tesz lehetővé.

Érdekes adatokat nyújt a legszárazabb termőhelyek (sziklagyepek) fajainak R-érték és $D_B/P_B$ arány analízise:

| SZIKLAGYEP | R-érték | | | | V-érték |
|---|---|---|---|---|---|
| | 4–5 | | 1–2 | | |
| | P | D | P | D | |
| nyílt | 22,2 | 8,2 | 1,4 | — | —1 |
| | 2,2 | 1,8 | — | — | 2—3 |
| | — | — | — | — | 3—5 |
| zárt | 13,7 | 6,6 | 0,8 | — | —1 |
| | — | 0,6 | — | — | 2—3 |
| | — | — | — | — | 3—5 |

E száraz talajokon (—1 V-érték) a bazofrekvens fajok (R-érték 4—5) adják a borítás 97%-át. Ez azt jelenti, hogy e szilikát alapkőzeteken (elsősorban andezit) kialakult talajok, a száraz körülmények között fölhalmozzák a biológiai mállás során felszabaduló, a biociklusba bekerülő bázisokat. E felhalmozódásban a dús gyökérzetű évelő egyszikűek (elsősorban a *Festuca pseudodalmatica)* kétségtelenül döntő szerepet játszanak. Amellett a sziklasztyep mikroklíma, az expozícióból adódó xerotherm jelleg azt eredményezi, hogy a talaj a csapadékvizeket is hamarabb elveszti, kiszáradhat, s közben a kationok felfelé vándorolnak. E folyamatok arra utalnak, hogy ameddig a hegyvidéken az erdőssztyepp- ill. kontinentális klíma érezteti hatását, az expozíció döntő termőhelyi faktor.

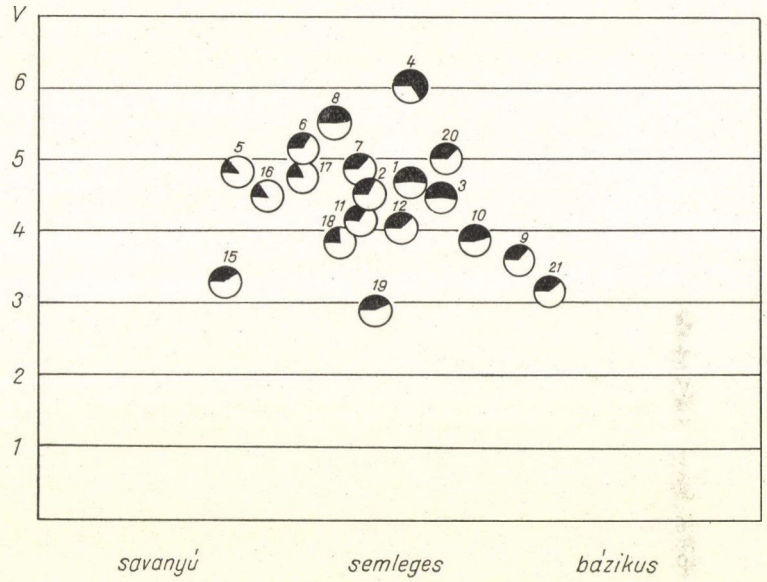
E jelenségre egyébként először a zempléni hegységi mohapárnák pH-érték vizsgálatáról beszámolva (Simon 1970) mutattam rá.



*III. kép.* Mészkerülő-bükkös *Vaccinium myrtillus* típus, gazdag aljnövényzettel (Foto: Simon T.)

Egyébként e száraz és enyhén bázikus termőhelyeken a poliploidok nagyarányú túlsúlyban vannak.

Fentiekből következik, hogy nem magában a vízigény, vagy a látszólagos hidrogénion-koncentráció kapcsolat hozható összefüggésbe egy adott cönózis $D_B/P_B$ arányával, hanem a kettő, és még számos más, jelenleg nem vizsgált tényező, *együtt* tehető felelőssé azért. Az viszont elvileg is feltételezhető, hogy adott esetben, egyik, vagy másik tényező döntőbben hat egy ilyen




*3. ábra.* Zempléni-hegységi gyep- és erdőtípus állományok (teljes állomány; lágyszáru és fás szintek együtt!) a V-érték és R-érték koordináta-rendszerben (feketével a poliploidok, fehérrel a diploidok %-aránya). Számok magyarázata: l. 2. ábra

eloszlásra. Jelen esetben pl. a vizsgált két tényező közül a vízigény látszik elsődlegesnek.

*A teljes* (fásszárú + lágyszárú) *állományok $D_B/P_B$ arányának vizsgálata.* Mint e fejezet bevezetőjében feltételeztük, a nyert adatok a karpato-pannon flóra általános D/P arány megoszlását mutatják, azaz nem alkalmasak a D/P arány és az állományok ökológiai viszonyai között fennálló összefüggések tisztázására.

Három eset (4, 1, 3) kivételével a diploidok túlsúlya tapasztalható!

A V-érték és R-érték koordináta-rendszerben (3. ábra) a kördiagramok sokkal jobban tömörülnek, mint csak a lágyszárú szintek összetételének figyelembevételével készült ábrán (2. ábra). Ez gyakorlatilag azt is jelenti, hogy a V és R értékek grafikonjainak készítésénél, mivel azok az állomány talajökológiai viszonyait hivatottak elsősorban tükrözni, árnyaltabb, differenciáltabb képet

alkothatunk, ha csak a lágyszárú szint, vagy a mohaszint (vö. SIMON 1970, 1971) anyagára alapozunk.

*A fás és lágyszárú szintek együttes vizsgálata nem vezetett általános összefüggések, szabályszerűségek megállapításához.*

*A fás szintek $D_B/P_B$ arányának értékelése.* A fák és cserjék citoökológiai értékelése a vizsgált állományokban a diploidok túlsúlyáról tanúskodik. Egyetlen típus, az *Aegopodium podagraria* gyertyános-tölgyes kivételével, amelyben viszont magas értéket ér el a poliploidok borítása.

Ezek alapján a fás szintek önálló értékelése — ugyanúgy, mint a teljes állományok vizsgálata — nem nyújt megfelelő lehetőséget a diploidok és poliploidok termőhelyszerinti eloszlása törvényszerűségeinek feltárására.

A fás növényeken belül, a V-érték intervallumok fajai között szintén általában a diploidok borítása jelentősebb, ez alól — a viszonylag szárazabb termőhelyet jelző — 2—3 R-értékű fajok jelentenek kivételt, amelyek többsége poliploid.

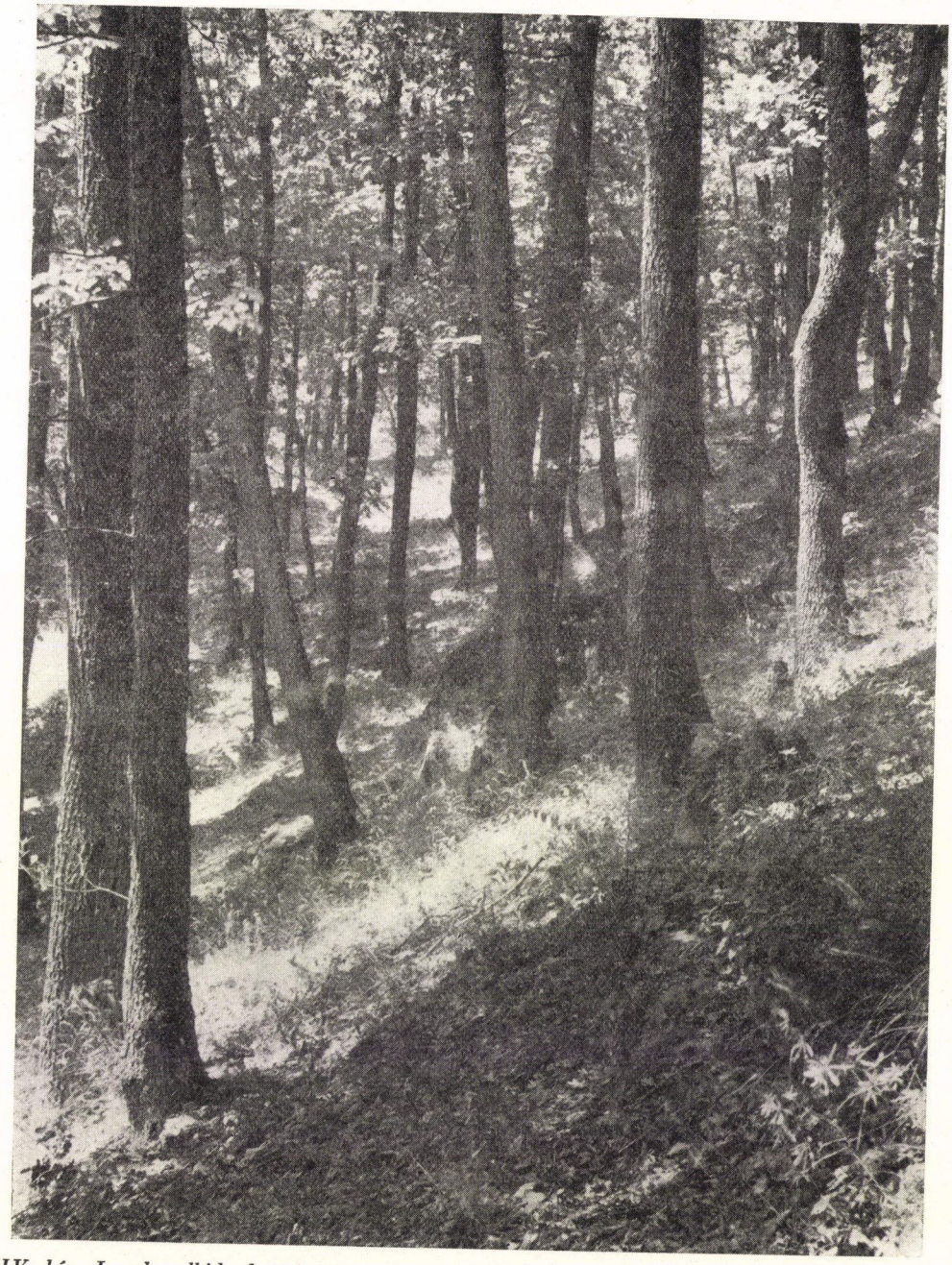
## Az eredmények összefoglalása

1. Összegezve megállapítható, hogy a *hazai erdei ökológiai fajcsoportok* D/P aránya és V-érték átlaga között az esetek túlnyomó többségében párhuzamosság mutatkozik. A magas V-érték átlagú és alacsony V-érték átlagú ökológiai fajcsoportokban a poliploid fajok vannak túlsúlyban. A közepes V-érték átlagú csoportokban a diploid fajok vannak túlsúlyban.

2. Hasonló megállapításokra vezetett, ha a *hazai erdei növényfajokat* a diploid poliploid megoszlás és a V-érték összefüggései tekintetében, az ökológiai fajcsoportoktól függetlenül vizsgáltuk. Azaz a poliploid fajok többségben voltak a szélső V-érték intervallumokban, a diploidok pedig a középső intervallumokban. Ugyanakkor a diploidok és poliploidok aránya, a fajok összességét tekintve s figyelmen kívül hagyva vízigényüket, egyformának bizonyult (összes P % = 49,7; összes D % = 50,3). E tények a víztényező szélsőségeinek a D/P arányt befolyásoló hatása mellett szólnak.

3. *A hazai erdei ökológiai fajcsoportok* esetében az R-érték és a D/P arány összefüggése nem mutat előzőhöz hasonló mértékű szabályosságot. Az alacsony R-értékű, savanyú talajt jelző ökológiai fajcsoportokban a fajok többsége poliploid (64,5%), de eloszlásuk a csoportokban nem egyenletes, így nagyjából a csoportok között fele-fele arányú D/P megoszlás található. Viszont a magasabb R-értékű, bázikus talajú termőhelyet jelző csoportok túlnyomó többsége (71,5%) poliploid. Az R-érték hatása, egy megadott V-érték intervallumon belüli csoportok esetében is kimutatható. E tények az R-érték és a D/P arány parciális — integrált — összefüggését bizonyítják.

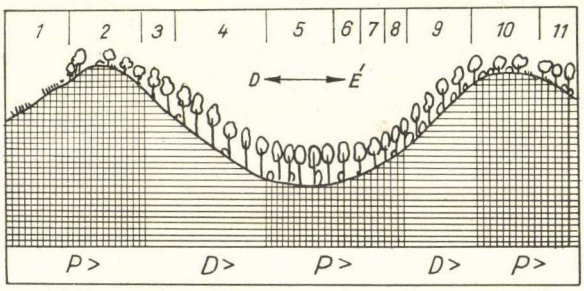
4. A Zempléni-hegységben vizsgált *erdőtípusok gyepszintje ill. sziklagyep állományok* V-érték átlaga és D/P aránya határozott kapcsolatot mutatnak.



*IV. kép. Luzula albida* kocsánytalan (cseres)-tölgyes állomány Füzér közelében (Foto: Simon T.)

Az alacsony és magas V-érték átlagú egységek túlnyomó részben (89%) poliploid túlsúlyúak. Ezzel szemben a közepes V-értékű egységek diploid túlsúlyúak (75%).

5. A Zempléni-hegységben vizsgált *erdőtípusok gyepszintje ill. sziklagyep állományok* R-érték átlaga és D/P aránya között határozott kapcsolat a magas R-értékek és a poliploidok túlsúlya tekintetében áll fenn. A bázikus talajt jelző csoportok kivétel nélkül (100%) poliploid túlsúlyúak.




*4. ábra.* Zempléni-hegységi növénytársulások térszín diagramja. A poliploid- és diploid túlsúlyú társulások ill. állományaik (lágyszárú szintek indikációjának figyelembevételével!) a térszín eltérő helyein fordulnak elő. A poliploid túlsúlyú termőhelyek kockázással, a diploid túlsúlyuak vízszintes vonalkázással jelölve. 1 = szilikát-sziklagyep, 2 = szilikát-sziklaerdő, 3 = *Luzula albida* kocsánytalan (cseres)-tölgyes, 4 = *Carex pilosa* gyertyános-tölgyes, 5 = *Aegopodium podagraria* gyertyános-tölgyes, 6 = *Galium odoratum* gyertyános-tölgyes, 7 = *Festuca heterophylla* kocsánytalan (cseres)-tölgyes, 8 = ua. *Poa nemoralis* típus, 9 = ua. *Luzula albida* típus, 10 = mészkedvelő-tölgyes, 11 = *Poa angustifolia* kocsánytalan (cseres)-tölgyes

6. A Zemplén hegységi vizsgálatokból megállapítható, hogy az erdőtípusok gyepszintje ill. sziklagyep állományok D/P aránya a fajok vízellátás és hidrogénion koncentráció jelzésével egyszerre áll integrált összefüggésrendszerben, s hogy e két tényező közül a vízviszonyokra utaló V-érték valamivel döntőbb jelentőségű (4. ábra).

7. A Zempléni hegységi *teljes erdőtípusok* (lombkoronaszint, cserjeszint, gyepszint) D/P arány vizsgálata a karpato-pannon flóra általános D/P arány megoszlását mutatja. Ennek alapján feltételezhető, hogy a heterogén ökológiai igényű szintekből összetett állományok, cönózisok vizsgálata szükségszerűen nem vezethet a D/P arány környezeti feltételezettsége összefüggéseinek felismerésére. Sok esetben hasonló oka lehetett az e téren közölt ellentmondó eredményeknek.

**1. táblázat**

Erdő- ill. gyeptípus V-érték kategóriák, a poliploidok (= P) és diploidok (= D) borításának összege

| | | 6–7 | | 5 | | 4 | | 2–3 | | –1 | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | P | D | P | D | P | D | P | D | P | D |
| *Poa nemoralis* | gyetyános-tölgyes | — | — | 2,5 | 4,6 | 13,8 | 2,8 | 0,6 | 1,6 | — | — |
| *Carex pilosa* | gyertyános-tölgyes | — | — | 1,6 | 7,2 | 4,6 | 15,1 | — | — | — | — |
| *Galium odoratum* | gyertyános-tölgyes | 12,2 | 8,5 | 6,8 | 4,2 | 2,8 | 1,2 | — | — | — | — |
| *Aegopodium podagraria* | gyertyános-tölgyes | 19,7 | 11,8 | — | — | 1,0 | 0,2 | — | — | — | — |
| *Mercurialis perennis* | törmeléklejtő-erdő | 11,9 | 7,0 | 3,0 | 7,9 | 7,9 | 6,0 | — | — | — | — |
| *Carex pilosa* | gyertyános-bükkös | 2,4 | 2,4 | 2,0 | 4,8 | 1,4 | 11,3 | — | — | — | — |
| *Galium odoratum* | gyertyános-bükkös | 3,6 | 5,6 | 5,9 | 4,6 | — | — | — | — | — | — |
| *Carex pilosa* | magashegyi-bükkös | 7,8 | 7,6 | 4,2 | 5,8 | — | — | — | — | — | — |
| *Galium odoratum* | magashegyi-bükkös | 10,0 | 9,1 | 13,7 | 3,8 | 1,8 | 1,2 | — | — | — | — |
| *Vaccinium myrtillus* | mészkerülő-bükkös | 1,4 | 0,2 | — | — | 0,6 | 15,4 | — | — | — | — |
| *Luzula albida* | mészkerülő-bükkös | 1,8 | 1,6 | — | — | 1,6 | 10,5 | — | — | — | — |
| *Luzula albida* | mészkerülő-tölgyes | — | — | — | — | 3,8 | 16,8 | — | — | — | — |
| *Brachypodium pinnatum* | mészkedvelő-tölgyes | — | — | 0,6 | 4,3 | — | — | 17,2 | 9,1 | — | — |
| *Vaccinium myrtillus* | szilikát sziklaerdő | — | — | — | — | — | — | 12,2 | 6,6 | 6,7 | 2,2 |
| *Poa angustifolia* | kocsánytalan(cseres)-tölgyes | 1,6 | 0,2 | — | — | 15,8 | 4,0 | 9,9 | 4,4 | — | — |
| *Poa nemoralis* | kocsánytalan(cseres)-tölgyes | 1,4 | 0,8 | — | — | 22,3 | 4,7 | 7,3 | 3,4 | — | — |
| *Luzula albida* | kocsánytalan(cseres)-tölgyes | 1,4 | 1,4 | — | — | 13,0 | 12,0 | 5,0 | 3,0 | — | — |
| *Verbascum austriacum* | nyilt sziklagyep | — | — | — | — | — | — | 5,1 | 2,4 | 14,6 | 8,2 |
| *Alyssum montanum* | zárt sziklagyep | — | — | — | — | — | — | 0,8 | 4,1 | 14,5 | 6,6 |
| *Festuco ovinae-Polytrichetum* | | — | — | — | — | — | — | — | — | 2,0 | — |

## 2. táblázat

Az ökológiai fajcsoportok
P %-a, R-érték szerinti megoszlása és V-érték átlaga

| Sorszám | Ökológiai fajcsoportok neve: | P % | Csoporton belüli megoszlási százalék: | | | V-érték átlag |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | Mészkedvelők % | Mészkerülők % | Közömbös fajok % | |
| 1. | *Jasione montana* | 53,8 | 54,0 | 31,0 | 15,0 | 1,5 |
| 2. | *Bromus tectorum* | — | 1 db | — | 2 db | 1,5 |
| 3. | Inula csoport | 46,6 | 93,3 | — | 6,7 | 2,0 |
| 4. | *Geranium sanguineum* | 52,2 | 91,3 | — | 8,7 | 2,5 |
| 5. | *Antennaria dioica* | 64,3 | 14,3 | 78,5 | 7,2 | 2,8 |
| 6. | *Chondrilla juncea* | 66,7 | 83,3 | — | 16,7 | 2,9 |
| 7. | *Calamagrostis varia* | 57,14 | 85,7 | — | 14,3 | 3,4 |
| 8. | *Phlomis tuberosa* | 40,0 | 60,0 | 10,0 | 30,0 | 3,1 |
| 9. | *Dictamnus albus* | 50,0 | 62,5 | 7,5 | 30,0 | 3,2 |
| 10. | *Lathyrus niger* | 40,0 | 56,0 | 16,0 | 28,0 | 3,3 |
| 11. | *Bromus sterilis* | 60,0 | — | 100,0 | — | 3,6 |
| 12. | *Viscaria vulgaris* | 25,0 | 25,1 | 37,5 | 37,4 | 3,6 |
| 13. | *Lithospermum purpureocoeruleum* | 46,2 | 69,2 | 15,4 | 15,4 | 3,8 |
| 14. | *Carex pilosa* | 50,0 | 57,1 | 14,3 | 28,6 | 4,5 |
| 15. | *Vicia cassubica* | 50,0 | 14,2 | 49,9 | 35,9 | 3,9 |
| 16. | *Poa nemoralis* | 36,8 | 52,6 | 21,0 | 26,4 | 3,8 |
| 17. | *Luzula albida* | 50,0 | — | 91,7 | 8,3 | 4,0 |
| 18. | *Melica uniflora* | 41,2 | 78,2 | 17,6 | 4,2 | 4,5 |
| 19. | *Festuca altissima* | 60,0 | 70,0 | — | 30,0 | 5,5 |
| 20. | *Maianthemum bifolium* | 40,0 | — | 90,0 | 10,0 | 4,8 |
| 21. | *Convallaria majalis* | 25,0 | 20,0 | — | 80,0 | 4,9 |
| 22. | Corydalis csoport | 44,4 | 66,7 | 22,1 | 11,2 | 5,5 |
| 23. | *Asperula odorata* | 41,2 | 58,8 | 5,9 | 35,3 | 5,35 |
| 24. | *Lamium maculatum* | 33,3 | 33,3 | — | 66,7 | 4,7 |
| 25. | *Pyrola chloranta* | 46,2 | — | 84,5 | 15,5 | 5,1 |
| 26. | *Hieracium silvaticum* | 50,0 | 8,3 | 75,0 | 16,7 | 3,8 |
| 27. | *Lamium galeobdolon* | 30,8 | 69,2 | 23,1 | 7,7 | 5,9 |
| 28. | *Aegopodium podagraria* | 62,6 | 25,0 | 12,5 | 62,5 | 6,5 |
| 29. | *Potentilla erecta* | 50,0 | 12,5 | 62,5 | 25,0 | 5,45 |
| 30. | *Salix rosmarinifolia* | — | 2 db | — | — | 6,0 |
| 31. | *Stellaria holostea* | 30,8 | 46,1 | 30,8 | 23,1 | 5,3 |
| 32. | *Lunaria rediviva* | 45,5 | 61,9 | 4,8 | 33,3 | 6,0 |
| 33. | *Gentiana asclepiadea* | 46,2 | 15,4 | 54,4 | 40,2 | 5,9 |
| 34. | *Brachypodium silvaticum* | 44,4 | 38,8 | 5,6 | 55,6 | 5,5 |
| 35. | *Urtica dioica* | 57,2 | 28,6 | — | 71,4 | 5,4 |
| 36. | *Impatiens nolitangere* | 37,5 | 28,6 | 37,5 | 33,9 | 6,5 |
| 37. | *Chrysanthemum serotinum* | 57,2 | 57,2 | — | 42,8 | 6,6 |
| 38. | *Lythrum salicaria* | 53,3 | 26,7 | 26,7 | 46,6 | 7,2 |
| 39. | *Rubus caesius* | 57,2 | 71,4 | — | 28,6 | 7,3 |
| 40. | *Calystegia sepium* | 55,0 | 40,0 | 20,0 | 40,0 | 7,5 |
| 41. | *Petasites hybridus* | 66,7 | 16,7 | 16,7 | 66,6 | 7,6 |
| 42. | *Thelypteris palustris* | 71,5 | 9,5 | 42,8 | 47,7 | 8,0 |
| 43. | *Iris pseudacorus* | 64,3 | 21,4 | — | 78,6 | 8,0 |
| 44. | *Calamagrostis epigeios* | — | — | 1 db | 1 db | 3,0 |
| 45. | *Atropa belladonna* | 60,0 | — | 60,0 | 40,0 | 5,0 |
| 46. | *Solidago gigantea* | — | 1 db | — | 2 db | 7,0 |
| 47. | *Geum urbanum* | 54,2 | 33,4 | 12,6 | 54,0 | 4,6 |

### 3. táblázat

Zempléni-hegységi erdőtípusok (szintekre bontva) és gyep-állományok fajai tömegének V- és R-érték szerinti megoszlása és a poliploidok tömege
A + B = lombkorona- és cserjeszint; C = gyepszint; W = V

*Gyertyános-tölgyes típusok:* 1. *Poa nemoralis*, 2. *Carex pilosa*, 3. *Galium odoratum*, 4. *Aegopodium podagraria.*

| | W/4 | W/5 | W/6 | W/7–8 | R/2–1 | R/3 | R/4 | R/0 | $P_B$ | Összes B |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| A + B | | | | | | | | | | |
| 1. | 12,6 | 24,2 | 0,2 | 0,2 | 5,5 | 20,5 | 3,2 | 8,2 | 14,2 | 37,4 |
| 2. | 11,9 | 17,3 | — | — | 4,5 | 14,6 | 1,2 | 9,3 | 10,9 | 29,6 |
| 3. | 3,4 | 28,1 | 0,6 | — | 6,7 | 22,2 | 4,2 | — | 13,7 | 33,1 |
| 4. | 1,6 | 16,3 | 0,4 | 3,0 | 0,4 | 16,7 | 1,2 | 3,0 | 18,0 | 21,3 |
| C | | | | | | | | | | |
| 1. | 16,6 | 7,1 | 8,1 | 2,4 | 1,6 | 23,7 | 10,9 | 0,4 | 23,1 | 36,6 |
| 2. | 19,7 | 8,8 | 4,6 | 2,0 | 1,0 | 27,7 | 6,8 | 0,6 | 9,4 | 36,1 |
| 3. | 4,0 | 11,0 | 10,0 | 10,7 | — | 19,0 | 10,3 | 6,4 | 21,8 | 35,7 |
| 4. | 1,2 | 10,0 | 13,5 | 17,0 | 0,2 | 29,0 | 10,7 | 2,0 | 24,3 | 41,9 |

*Bükkös típusok:* 5. *Carex pilosa*, (gyertyános), 6. *Galium odoratum* (gyertyános), 7. *Carex pilosa* (magashegységi) 8. *Galium odoratum* (magashegységi).

| | W/2–3 | W/4 | W/5 | W/6–7 | R/2–1 | R/3 | R/4–5 | R/0 | P | Összes |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| A + B | | | | | | | | | | |
| 5. | 0,6 | 2,0 | 18,6 | — | 17,4 | 3,8 | — | — | 1,0 | 21,2 |
| 6. | 0,2 | 3,4 | 23,3 | 2,0 | 15,8 | 11,5 | 0,4 | 1,2 | 6,0 | 28,9 |
| 7. | 0,2 | 9,8 | 25,8 | 1,0 | 13,2 | 6,0 | 16,4 | 0,2 | 12,0 | 36,8 |
| 8. | — | 0,6 | 24,8 | 3,4 | 15,3 | 10,0 | 3,5 | — | 8,9 | 28,8 |
| C | | | | | | | | | | |
| 5. | — | 12,7 | 6,8 | 4,8 | — | 21,1 | 3,0 | 0,2 | 5,6 | 24,3 |
| 6. | 1,0 | 3,0 | 10,5 | 9,2 | 0,2 | 16,9 | 5,6 | 1,0 | 11,1 | 23,7 |
| 7. | 2,8 | 21,1 | 10,0 | 15,8 | 1,4 | 34,7 | 11,2 | 2,4 | 17,6 | 49,7 |
| 8. | 0,2 | 2,8 | 17,5 | 19,1 | 0,2 | 26,5 | 11,1 | 1,6 | 24,7 | 39,4 |

*Cseres-tölgyes típusok:* 9. *Poa pratensis ssp. angustifolia*, 10. *Poa nemoralis*, 11. *Luzula albida*, 12. *Festuca heterophylla.*

| | W/2–3 | W/4 | W/5 | W/6–7 | R/2–1 | R/3 | R/4–5 | R/0 | P | Összes |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| A + B | | | | | | | | | | |
| 9. | 1,6 | 21,2 | 2,2 | — | — | 6,0 | 4,0 | 15,0 | 2,0 | 25,0 |
| 10. | 1,2 | 18,0 | 4,1 | — | — | 15,9 | 1,4 | 16,0 | 1,4 | 23,3 |
| 11. | 0,6 | 20,3 | 6,5 | — | 0,2 | 8,3 | 2,6 | 16,5 | 2,7 | 27,6 |
| 12. | 2,0 | 20,8 | 2,9 | — | — | 8,9 | 1,6 | 15,2 | 3,9 | 25,7 |
| C | | | | | | | | | | |
| 9. | 14,3 | 19,8 | 5,4 | 1,8 | 1,8 | 21,5 | 13,2 | 5,2 | 30,1 | 41,7 |
| 10. | 10,7 | 27,0 | 7,6 | 2,2 | 1,0 | 34,1 | 11,2 | 1,2 | 31,0 | 47,5 |
| 11. | 8,0 | 25,0 | 7,5 | 2,8 | 12,4 | 18,1 | 10,8 | 2,0 | 20,0 | 43,3 |
| 12. | 7,3 | 21,3 | 11,9 | 1,2 | 2,2 | 27,6 | 8,5 | 3,4 | 26,6 | 41,7 |

(3. táblázat folytatás)

*Sziklai vegetáció típusai:* 13. Nyilt sziklagyep, 14. Zárt sziklagyep, 15. *Festuco ovinae-Polytrichetum.*

| C | W/0–1 | W/2–3 | W/4 | W/5 | W/6–7 | R/2–1 | R/3 | R/4–5 | R/0 | P | Összes |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 13. | 22,8 | 7,5 | — | — | 1,2 | 2,4 | 1,8 | 24,4 | 2,9 | 20,1 | 31,5 |
| 14. | 21,1 | 4,9 | 0,6 | — | — | 0,8 | 4,5 | 20,9 | 0,4 | 15,9 | 26,6 |
| 15. | 2,0 | 4,8 | 7,5 | 0,6 | 0,8 | 10,1 | 4,0 | 1,6 | — | 6,4 | 15,7 |

*Mészkerülő-bükkös erdőtípusok:* 16. *Vaccinium myrtillus*, 17. *Luzula albida.*

| | W/2–3 | W/4 | W/5 | W/6–7 | R/2–1 | R/3 | R/4–5 | R/0 | P | Összes |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| A + B | | | | | | | | | | |
| 16. | — | 0,2 | 19,8 | — | 0,2 | 19,8 | — | — | 0,2 | 20,0 |
| 17. | — | 1,0 | 20,6 | — | 1,0 | 20,6 | — | — | 1,6 | 21,6 |
| C | | | | | | | | | | |
| 16. | 2,4 | 16,0 | 3,0 | 1,6 | 18,6 | 0,6 | 3,0 | 0,8 | 6,6 | 23,0 |
| 17. | 1,4 | 12,1 | 5,4 | 3,4 | 10,9 | 6,6 | 3,6 | 1,2 | 7,6 | 22,3 |

*Mészkerülő-tölgyes típus:* 18. *Luzula albida.*

| | W/2–3 | W/4 | W/5 | W/6–7 | R/2–1 | R/3 | R/4–5 | R/0 | P | Összes |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| A + B | | | | | | | | | | |
| 18. | 0,2 | 14,2 | 2,3 | — | — | 2,1 | 0,4 | 14,2 | 0,2 | 16,7 |
| C | | | | | | | | | | |
| 18. | 7,3 | 20,6 | 1,4 | 0,4 | 17,0 | 6,8 | 4,9 | 1,0 | 10,5 | 29,7 |

*Szilikát sziklaerdő:* 19.

| | W/0–1 | W/2–3 | W/4 | W/5 | W/6–7 | R/2–1 | R/3 | R/4–5 | R/0 | P | Összes |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| A + B | | | | | | | | | | | |
| 19. | — | 3,2 | 14,3 | 0,2 | — | 1,0 | 0,2 | 2,0 | 13,5 | 2,8 | 17,7 |
| C | | | | | | | | | | | |
| | 8,9 | 19,3 | 13,1 | 0,2 | 0,2 | 15,7 | 6,1 | 19,7 | 0,2 | 23,6 | 41,7 |

*Törmeléklejtő-erdő típus:* 20. *Mercurialis*

| | W/2–3 | W/4 | W/5 | W/6–7 | R/2–1 | R/3 | R/4–5 | R/0 | P | Összes |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| A + B | | | | | | | | | | |
| 20. | — | 13,9 | 26,5 | 1,4 | 2,4 | 20,5 | 12,3 | 6,6 | 9,3 | 41,8 |
| C | | | | | | | | | | |
| | 0,6 | 13,9 | 10,9 | 18,9 | 0,2 | 22,0 | 20,6 | 1,5 | 23,0 | 44,3 |

*Mészkedvelő-tölgyes típus:* 21. *Brachypodium pinnatum*

| | W/2–3 | W/4 | W/5 | R/2–1 | R/3 | R/4–5 | R/0 | P | Összes |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| A + B | | | | | | | | | |
| 21. | 10,4 | 13,7 | 0,4 | — | 4,8 | 10,2 | 9,5 | 4,0 | 24,5 |
| C | | | | | | | | | |
| | 26,3 | 3,7 | 4,9 | 0,4 | 6,8 | 25,5 | 2,2 | 20,9 | 24,9 |

## IRODALOM


ANDERSON, E.: The species problem in Iris. Ann. Mo. bot. Gdn. **23,** 457—509 (1936).

BAKSAY, L.: Cytotaxonomical studies on the flora of Hungary. Ann. Hist. Nat. Mus. Hung. S. N. **7,** 321—334 (1956).

BOWDEN, W. M.: Diploidy, polyploidy and winter hardiness relationship in the higher plants. Amer. J. Bot. **27,** 357—371 (1940).

BÖCHER, T. W.: Zur Zytologie einiger arktische und borealische Blütenpflanzen. Sv. Bot. Tidskr. **32,** 436—461 (1938).

CAJANDER, A. K.: Studien über die Vegetation des Urwaldes am Lena-Fluss. Acta Soc. Scient. Fenn. **32,** (1904).

CAJANDER, A. K.: Über Waldtypen. Acta Forest. Fenn. **1,** (1909).

CAJANDER, A. K.: The theory of forest types. Acta Forest. Fenn. **29,** 1—108 (1926).

CHEN, S. L.—TANG, P. S.: Studies in colchicine-induced autopolyploid barley III. Physyological studies. Am. J. Bot. **32,** 172—179 (1945).

CLAUSEN, J.—KECK, D. D.—HIESEY, W. M.: Experimental studies on the nature of species I. Effect of varied environments on western North American Plants. (1940).

CRANE, M. B.—ZILVA, S. S.: The antisorbitic vitamin of appels. J. Pomol. Hort. Soc. **9,** 228—231 (1931).

CSAPODY, I.—HORÁNSZKY, A.—PÓCS, T.—SIMON, T.—SZODFRIDT, I.—TALLÓS, P.: Lágyszárú növényeink ökológiai viszonyai. In Majer, A.: Erdő- és termőhelytipológiai útmutató, Budapest, 165—175 (1962).

CSAPODY, I.—HORÁNSZKY, A.—SIMON, T.—PÓCS, T.—SZODFRIDT, I.—TALLÓS, P.: Die ökologischen Artengruppen der Wälder Ungarns. Acta Agronom. Acad. Sci. Hung. **12,** 209—232 (1963).

EHRENDORFER, F.: Cytotaxonomische Beiträge zur Genese der Mitteleuropäischen Flora und Vegetation. Ber. dt. Bot. Ges. **75,** 137—152 (1962).

FAVARGER, C.: Sur l'emploi des nombres chromosomiques en géographie botanique. Ber. geobot. Forsch. Inst. Rübel **32,** 119—146 (1961).

FAVARGER, C.: Cytologie et distribution des plantes. Biol. Rev. **42,** 163—206 (1967).

FAVARGER, C.—CONTANDRIOPOULOS, J.: Essai sur l'endémisme Ber. schweiz. bot. Ges. **71,** 384—408 (1961).

FEDOROV, An. A.: Hromoszomnüe csiszla cvetkovüh rasztenij. Leningrad, (1969).

FELFÖLDY, L.: Soziologisch-cytogeographische Untersuchungen über die pannonische Ruderalvegetation. Archiva Biol. Hung. **17,** 104—130 (1947).

FELFÖLDY, L.: A cytogeográfia eredményei és problémái. Acta Agrobot. Hung. **1,** 1—28 (1948) Results and problems of cyto-Geography (Cyto-Ecology).

FIRBAS, F.: Studien über den Standortscharakter auf Sandstein und Basalt. Beih. zum Bot. Centralbl. **40,** 253—409 (1924).

FLOVIK, K.: Chromosome numbers and polyploidy within the flora of Spitzbergen. Hereditas **26,** 430—440 (1940).

GERASSIMOW, I. I.: Die Abhängigkeit die Grösse der Zelle von Menge Ihrer Kernmasse. Zeitschr. Allg. Phys. **1,** 220—258 (1902).

GUSTAFFSON, F. G.: Growth hormone studies of some diploid plants. J. Hered. **35,** 269—272 (1944).

GYŐRFFY, B.: Tetraploid paprika. Acta Biol. P. Bot. **5,** 30—38 (1939).

GYŐRFFY, B.: Die Colchicinmethode zur Erzeugung polyploides Pflanzen. Züchter **12,** 139—149 (1940).

GYŐRFFY, B.: The physiological and chemical make up of polyploid plants Magy. Biol. Kut. Int. Munkái, Tihany, **13,** 362—466 (1941).

HAGERUP, O.: Morphological and cytological studies of Bicrones. Dansk. bot. Ark. **6,** 27 (1928).

HAGERUP, O.: Empetrum hermaphroditum (Lge.) Hag. A new tetraploid bisexual species. Dansk. Bot. Ark. **5,** 1—17 (1927).

HAGERUP, O.: Über Polyploidie in Beziehung zu Klima, Ökologie und Phylogenie. Hereditas **16,** 19—40 (1932).

HAGERUP, O.: Studies on polyploid ecotypes in Vaccinium uliginosum L. Hereditas **18,** 122—8 (1933).

HAGERUP, O.: Studies on the significance of polyploidy II. Orchis. Hereditas **24,** 258—264 (1938).

HAGERUP, O.: Studies on the significance of polyploidy IV. Oxycoccus. Hereditas **26,** 399—410 (1940).

KOSZTOV, D.: Iszledovanyije poliploidnih rasztyenyij XIII. Citogenyetyityeszkie iszledova-

nyija gibridov i amfidiploidov Nicotiana sylvestris i N. tomentosi o proiszhozsgyenyi N. tabacum. D. A. N. **18,** 459—462 (1938).
KOSTOFF, D.—KENDALL, J.: Studies of polyploid plants. Gartenbauwiss **9,** 20—44 (1934).
KOSTOFF, D.—AKSZAMITNAJA: I. A.: Iszledovanyije poliploidnih rasztyenyij XI. Himicseszkij analiz diploidnih rasztyenyij i jih avtotetraploidov. D. A. N. **2,** 293—297 (1935).
LÖVE, A.—LÖVE, D.: Chromosome numbers of Scandinavian plant species. Bot. Notiser **42,** 19—59 (1942).
LÖVE, A.: Taxonomical evaluation of polyploids. Caryologia **3,** 263—84 (1951).
LÖVE, A.—LÖVE, D.: Cromosome numbers of Central and Northwest European plant species. Stockholm (1961).
LUTZ, A. M.: A preliminary note on the chromosome of Oenothera lamarckiana and one of its O. mutants gigas L. Science **26,** 134—152 (1907).
MANTON, I.: Introduction to the general cytology of the Cruciferae. Ann. Bot. **46,** 509—56 (1932).
MANTON, I.: The problem of Biscutella laevigata L. Zeitsch. Abst. Verab. **67,** 41—57 (1934).
MANTON, I.: The problem of Biscutella laevigata L. II. Ann. Bot. N. S. I. 439—62 (1937).
MANTON, I.: Problems of cytology and evolution in Pteridophyta, 1—316. Cambridge (1950).
MASON, H. L.—STOUT, P. R.: The role of plant physiology in plant geography. In: Arnon, D. I.—Machlis, L.: Annual Rew. Pl. Phys. **5,** 249—270 (1954).
MOROZOV, G. F.: Ucsenije o lesze (Magyar kiadás 1952, 1—388) (1920).
NOGUTI, Y.—OKA, H.—OTUKA, T.: Studies in the polyploids of Nicotiana induced by the treatment with colchicin II. Growth and chemical analysis. Jap. J. Bot. **10,** 343—364 (1940).
PACKER, A. W.: Polyploidy and environment in Arctic Alaska. Science, N. Y. **148,** 237—9 (1965).
PIGNATTI, S.: I significato delle specie poliploidi nelle assoziazioni vegetali. Atti Ist veneto Sci. **118,** 75—98 (1960).
PÓLYA, L.: Sziki növények kromoszóma számai (egyetemi doktori értekezés), Debrecen (1947).
PÓLYA, L.: Chromosome number of certain alkali plants. Arch. Biol. Hung. **18,** 145—148 (1948)
REESE, G.: Euploidie, Aneuploidie und B. Chromosomen bei Caltha plaustris L. Planta **44,** 203—68 (1954).
REESE, G.: Polyploidie und Verbreitung. Z. Bot. **46,** 339—54 (1958).
ROHWEDER, H.: Die Bedeutung der Polyploid die für die Anpassung der Angiospermen an die Kalkgebiete Schleswig-Holsteins. Beih. z. Bot. Cbl. A. **54,** 507—519 (1936).
ROHWEDER, H.: Versuch zur Erfassung der mengenmässigen Bedeckung des Darss und Zingst mit polyploiden Pflanzen. Ein Beitrag zur Bedeutung der Polyploidie bei der Eroberung neuer Lebensräume. Planta **27,** 500—549 (1937).
SCHWANITZ, F.: Untersuchungen an polyploiden Pflanzen. XII. Der Gigas. Charakter der Kulturpflanzen und seine Bedeutung für die Polyploidezüchtung. Züchter **21,** 65—75 (1951).
SHIMOTOMAI, N.: Zur Karyogenetik der Gattung Chrysanthemum. J. Sci. Hiroshima Univ. Ser. Biol. **2,** 1—100 (1933).
SIMON, T.: Bryocönológiai és ökológiai adatok a Zempléni-hegységből. — Bryozönologische und ökologische Angaben aus dem Zempléner Gebirge. — Bot. Közl. **57,** 31—43 (1970).
SIMON, T.: Mohagazdag szilikátsziklagyepek a Zempléni-hegységben. — Moosreiche Silikat—Felsenrasen in dem Zempléner Gebirge. — Bot. Közl. **58,** 33—45 (1971).
SOKOLOVSKAJA, A. P.: Vaproszü geograficseszkava raszprosztranyenyija poliploidüh vidov rasztyenyij. Poliploidia i szelekcia. Trudü szovescsanyija **14—18,** Moszkva—Leningrád (1963).
SOKOLOVSKAJA, A. P.—STRELKOVA, O. S.: Polyploidy in the high mountain regions of Pamir and Altai. C. R. (Doklady) Acad. Sci. URSS. **21,** 68—71 (1938).
SOKOLOVSKAJA, A. P.—STRELKOVA, O. S.: Caryological investigation of the alpine flora of the main Caucasus range. Dokl. Akad. Nauk SSSR. **29,** 415—18 (1940).
SOÓ, R.: Chromosoma number analysis of the Carpatho-Pannonian flora with remarks concerning ecological significance of polyploidy. Acta Geobotanica Hungarica **6,** 103—113 (1947).
SOÓ, R.—JÁVORKA, S.: A magyar növényvilág kézikönyve I—II. Budapest, (1951).
SVÁB, J.: Biometriai módszerek a mezőgazdasági kutatásban. Budapest, (1967).
TISCHLER, G.: Die Bedeutung der Polyploid die für die Verbreitung der Angiospermen, erläutert an den Arten Schleswig-Holsteins mit Ausblicken auf andere Florengebiete. Bot. Jb. **67.** 1—36 (1935).
TISCHLER, G.: On some problems of cytotaxonomy ans cytoecology. J. Indian bot. Soc. **16,** 165—169 (1937).

TISCHLER, G.: Das Problem der Basis-Chromosomenzahlen bei den Angiospermen Gattungen und Familien. Cytologia **19,** 1—10 (1955).
TISCHLER, G.: Der Grad der Polyploidie bei den Angiospermen in verschiedenen Grossarealen. Cytologia **20,** 101—118 (1955).
TOLMATCHEV, A. I.: Der autochtone Grundstock der arktischen Flora und ihre Beziehungen zu den Hochgebirgsfloren Nord- und Zentralasiens. Bot. Tidssk. **55,** 269—76 (1960).
TURESSON, G.: The genotypical response of the plant species to the habitat. Hereditas **3,** 211—350 (1922).
TURESSON, G. T.: Die Bedeutung der Rassenökologie für die Systematik und Geographie der Pflanzen. Reprium nov. Spec. Regni. reg. **41,** 15—37 (1926).
WALTER, H.: Grunglagen des Pflanzenlebens und ihre Bedeutung für den Menschen. Einführung in die Phytologie **I,** 1—491 (1950).
WULFF, H. D.: Karyologische Untersuchungen an der Halophytenflora Schleswig-Holosteins. Jb. f. Wiss. Bot. **84,** 812—840 (1937).
ZÓLYOMI, B.: Növényszociológiai alapfogalmak és felvételezési módszerek. In: Soó, R.—Zólyomi B.: Növényföldrajzi térképezési tanfolyam jegyzete, 103—107 Budapest, (1951).

# A NÖVÉNYTÁRSULÁS FIZIOGNÓMIAI STRUKTÚRÁJA, A FÉNY ÉS A VÍZ MINT PRODUKCIÓÖKOLÓGIAI TÉNYEZŐK

FEKETE GÁBOR

Természettudományi Múzeum Növénytár, Budapest

A növényökológia a növény és a környezet közötti sokoldalú viszony felderítésével foglalkozik. A növénytársulásnak mint az ökoszisztéma producens alrendszerének szintén jól elemezhető kapcsolata van a környezettel és elemeivel, melyek produktivitását egy adott szinten fenntartják avagy limitálják. Ezen kapcsolatok megértésének fontossága nyilvánvaló; jelentőségét a MAB programtervezet (vö. MTA Biol. Oszt. Közl. 1971) több helyen is aláhúzza.

Egy faj populációjának és környezetének kapcsolata nagymértékben specifikus. A számos vagy sok populációból szerveződött növénytársulások között — ha azok faji összetételben különböznek is — találhatók azonban olyan közös vonások, melyek produkcióökológiai vonatkozásban közös tárgyalást biztosíthatnak. E faji összetételtől ebben az értelemben elvonatkoztatható sajátságok a társulás fiziognómiai struktúrájában, architektúrájában, a tér kihasználásában, vertikális felosztásában nyilvánulhatnak meg.

Várhatóan számos téma születik és realizálódik az UNESCO által javasolt idézett programtervezeten, ill. az MTA által kiemelt kutatási fő irányon belül (Az ember természetes környezetének védelme - bioszféra). A hazai növényökológusok jelentős hányada ezen belül a „Terresztris ökoszisztémák összehasonlító kutatása" témakörben vállal részt. Úgy gondoljuk, hogy e vizsgálatok számára nem érdektelen egy, a lehetőség szerint újabb szakirodalomra támaszkodó kritikai szemléletű áttekintés, amely a növénytársulás produktivitásának problematikáját két fontos fizikai faktortól, a fénytől és a víztől való függésben, bár csak néhány aspektusban tárgyalja, jórészt úgy, ahogyan e faktorok a társulás fiziognómiai struktúráján keresztül érvényre jutnak.

## Fényeloszlás a növénytársulásban

A növénytársulás fontos fényadaptációja a levélterületindex (LAI; az állomány egységnyi területére jutó levélterület-mennyiség), mivel a levelek létrejöttét, a rügyek kialakulását a társuláson belül a fény kontrollálja, miként a fényhiány okozza egyes, mély árnyékba jutott levelek elpusztulását is.

A levélterület vertikális eloszlása nemkülönben fontos, mivel abban a szintben, melyben nagyobb helyet foglal, megy a legerősebben végbe a $CO_2$-gázcsere, így e réteg közvetlenül, aerodinamikai kihatásával pedig közvetve, nagymértékben befolyásolja az ökoszisztéma vertikális $CO_2$-áramát, egyben leginkább jellemzi annak az atmoszférával való kapcsolatát.

SAEKI (1960, 1963) fejtette ki azon alapvető kapcsolatokat, melyek a növénytársulások levélmennyisége, fényeloszlása és összfotoszintézise között fennállnak. Innen, és az azóta nagyszámú közleményből tudjuk, hogy a megvilágítás-intenzitásnak csökkenése, a fényextinkció a lombozat mélyebb rétegeiben kifejezhető a kumulatív levélterülettel, és hogy e csökkenés az optika abszorpciós törvényét követve, a levélterület lineáris növelésével exponenciális.

MONSI és SAEKI (1953), Japán számos növénytársulásának fényeloszlásviszonyait vizsgálva azt is megállapították, hogy a levélterület mellett az exponenciális csökkenés ütemét még a társulás fajainak levélállását, reflektivitását és abszorptivitását kifejező extinkciós koefficiens nagysága is befolyásolja, hiszen a behatoló fény útjába álló levelek projektív területe, illetőleg a mélyebb rétegekbe szűrődő fény mennyisége e tulajdonságoktól is függ. Említett szerzők az extinkciós koefficiens értékét állandónak veszik.

A társulás fényeloszlás-modelljének tökéletesítését VERHAGEN—WILSON és BRITTEN (1963) munkájának köszönhetjük, akik a Saeki-féle modellt továbbfejlesztve, figyelembe veszik a társuláson belüli, olykor számottevő, a levelek által felfelé reflektált fényt is. Megfigyeléseik és számításaik révén ún. standard exponenciális lombozat-modellt állítottak fel.

A standard exponenciális lombozat elnevezése egy olyan zárt növénytársulás zöld rétegére vonatkozik, amelynek alsó szintjében a levelek állandóan a kompenzációs pont közelében működnek; ez utóbbi feltétel sokak (vö. SAEKI 1960) szerint a maximális produkció biztosítéka.

Számos szerző viszont egy optimális LAI-t tekint a maximális produkció feltételének. A lombozat és fényelnyelésének elméleti elemzése ugyanis már régebben elvezetett egy optimális LAI felismeréséhez, és hogy ilyen optimum valóban létezik, vetésekben és legelőtársulásokban kísérletileg is kimutatták (WATSON 1958, DAVIDSON és DONALD 1958). Többen úgy vélik, hogy az optimális LAI az az érték, amelynél az alsó levelek említett kompenzációs pontja beáll. Ez csak konstans extinkciós koefficiens esetén igaz, és ez esetben valóban csak a LAI-től függ az alsó levelek megvilágítása. Természetes társulásokban valószínűbb az az architektúra, amely a társulással együtt fejlődik, a megvilágítás-intenzitás-viszonyok változásával. A társulás szintjeiben a levelek fényhez való ökomorfológiai adaptációja az idő függvénye is. Ez azt jelenti, hogy az extinkciós koefficiens értéke változó. A standard exponenciális lombozat modellje implikálja, hogy növekvő LAI-szel az extinkciós koefficiens értéke csökken. Ennek mechanizmusa pl. az lehet, hogy ha az alsó levelek a kompenzációs pont alá kerülnek, lepusztulnak, ezután a felsőbb szintekben új levelek

keletkeznek, melyeknek extinkciós koefficiense már kisebb. Ezáltal a lepusztuló és a keletkező leveleknek egy olyan egyensúlyi állapota következik be, mint amilyenről pl. DAVIDSON és DONALD (1958) beszámolnak. Hogy a LAI növekedésével az extinkciós koefficiens értéke csökkenhet, azt különböző növénytársulásokban végzett számos megfigyelés is bizonyítja, melyekben a maximális produktivitás elérésétől számítva a LAI megkétszereződésével a további produktivitás alig csökkent. E jelenség a klorofillkoncentráció később tárgyalásra kerülő problematikájával is kapcsolatos.

Hogy a standard exponenciális lombozat jó modell, azt tovább valószínűsíti az a tény, hogy az alapján készült társulás-fotoszintézis modell az utóbbi időben számos társulás produktivitásának jó leírását adta, mint azt MONSI (1968) mérései igazolják.

## A növénytársulás fotoszintetikus apparátusa

A növénytársulás zöld rétege felfogható egy olyan fotoszintetikus apparátusnak, amelynek tulajdonságai — sajátos architektúrája miatt — több tekintetben (vö. JARVIS 1970) eltérőek az egyes növényétől. A növénytársulás lombozatának előzőekben említett tulajdonságai — levélorientáció, levélállás szöge, az anatómiai felépítésből eredő transzmisszivitás stb. — legalább olyan fontos tényezői a társulás fotoszintetikus kapacitásának, mint az egyes levél fotoszintetikus rátája. A növénytársulásban a szintezettség kialakulásával, a záródás fokozódásával csökkenhet ugyan az egységnyi levélterületre vonatkoztatott fotoszintézis, de a LAI növekedésével az egységnyi társulásterületre eső produktivitás — egy optimális levélterület-index értékig vagy intervallumig — mégis nő, a populációk növekedésére vonatkozó összefüggésnek növekedés-analízis-formulázása: $C = E.LAI$ alapján, ahol C = a populációk növekedési rátája, E = a levélterületre vonatkoztatott asszimilációs ráta (az ún. unit leaf rate, — BRIGGS—KIDD és WEST, 1920—21, — más jelöléssel NAR, azaz net assimilation rate; vö. WATSON 1958). A társulás fotoszintetikus produktivitása tehát a tér három dimenziója szerint sajátos.

Az egyes levél és a társulás fotoszintetikus tevékenysége közötti különbségeket H. T. ODUM, MCCONNELL és ABBOTT (1958) fogalmazták meg pregnánsan. Eszerint az egyes növénynek ill. levélnek van optimális megvilágítás-intenzitása maximális fotoszintézis elérésére, a szervezett társulásnak viszont maximális megvilágítás-intenzitás mellett maximális a fotoszintézise. A magában álló növénynél (levélnél) beállhat a fotoszintézis déli depressziója; a társulásban viszont, a mélyebb szintjeiben dolgozó, csak magasabb napállás idején asszimiláló szint(ek) fotoszintézise kiegyenlíti a felsőbb rétegekben (délben) beálló depressziót. Hogy ez a hipotézis helyénvaló, azt azóta több egzakt vizsgálat alátámasztja. NICSIPOROVICS és MALOFEJEV (1965) pl. kontrollált feltételek (hő és megvilágítás) között, zárt rendszerben végzett fotoszinté-

zis-mérései is azt bizonyítják, hogy a különböző levélterület-indexű populációk fénygörbéi sokkal kedvezőbb menetűek, mint az egyes levél fénygörbéi. Egyre növekvő LAI-t elért populációk fénygörbéje egyre meredekebb, úgy, hogy pl. LAI = 6-nál, 300 000 erg/cm$^2$/sec-nál még csak a fénygörbe meredek, felszálló ágát kapjuk meg. A megvilágítás-intenzitás egységnyi növelése a magas értéktartományban, magas LAI-ű társulásban még hatásos (= a társulás egységnyi területére számított fotoszintetikus gyarapodás nagy), ugyanakkor alacsony LAI-ű társulásban alig; az egységnyi növelés alacsony megvilágítás-intenzitás tartományban viszont, a két különböző levélterület-indexű társulásban közel azonos produktivitást eredményezhet. A megfigyelésnek ismert magyarázata az, hogy a fotoszintézis nem növekszik lineárisan a növekvő megvilágítás-intenzitással, hanem a csökkenő hozadék törvényét követi. Ezért magas megvilágítás-intenzitáson maximum produkció akkor várható természetes társulásban, ha — a levelek transzmissziója és reflexiója révén — a fény egyenlően oszlik el a fotoszintetizáló szervek nagy felületén.

Az említett kísérleti eredmények, de mások, így pl. Loomis, Williams és Duncan (1967) megállapításai alakították ki elképzeléseinket, ismereteinket a megfelelő fényklímához adaptált kedvező LAI-ű társulásokról. Eszerint magas megvilágítás-intenzitás átlagokkal jellemezhető klímában magas LAI-ű növénytársulás az efficiensebb, alacsony LAI-ű társulás pedig pl. a magasabb földrajzi szélességek fényklímájában hatékonyabb.

A fénymennyiség, a társulás levélterülete és efficienciája közötti összefüggéseket a hőmérséklet is motiválja. Így pl. Laisk és Moldau (1971) megállapították, hogy csökkenő FAR-klímában, magasabb LAI-ű társulásokban a produktivitás hőmérsékleti optimuma is csökken.

## A fajok fényadaptációja a növénytársuláson belül, annak architektúrájával és a FAR-energia fotoszintetikus hasznosításának efficienciájával kapcsolatban

A populációk a növénytársulás adott szintjének fényklímájához történt biokémiai adaptációját jól kifejezik a fotoszintetikus fénygörbék. E görbék, árnyéknövénynél már alacsonyabb megvilágítás-intenzitásnál elérik platójukat, amellett fénytelítettségnél a fotoszintézis intenzitása alacsonyabb, mint fénynövények esetében. E különbségek azonos egyed különböző fényviszonyok között kifejlődött ún. fényleveleire ill. árnyékleveleire is érvényesek. Az árnyék- és fénynövény fénygörbéinek lefutása alapján több típust különböztetnek meg (jó erre vonatkozó összefoglaló tárgyalást l. Cellniker 1968). Az erdei fák pl. nagyobb részben ún. árnyék-intoleránsak, mivel az árnyékban nőtt egyedeknek nagyobb ugyan a levélterülete, de alacsonyabb a fotoszintetikus rátája, mint a fényen nőtt példányokénak (vö. Logan 1970), az ún. árnyéktoleráns fajokra példa az *Acer saccharum* (Logan—Krotkov 1969) vagy a *Quercus petraea* (Jarvis, 1964), e fajok magas megvilágítás-intenzitáson nőtt egyedei-

nek fotoszintetikus aktivitása, hasonló összehasonlításban, viszont csökkentett. Meg kell említenünk, hogy e kérdést a növekedésanalízis aspektusából közelítette meg BLACKMAN és WILSON (1951), szerintük a fénynövényt az jellemzi, hogy az árnyalás növelésével a nettó asszimilációs ráta csökkenése erősebb, mint a levélterületarány növekedése, árnyéknövény esetében viszont, fokozódó árnyalással a levélterületarány növekedése túlsúlyra jut az asszimilációs ráta csökkenésével szemben.

Számos kísérlet történt a fénygörbékben megnyilvánuló fényadaptáció biokémiai hátterének megvilágítására. A *Vicia faba* fény- és árnyéknövényeit vizsgálva, OSZIPOVA, HEIN és NICSIPOROVICS (1971) megállapították, hogy az utóbbiakból izolált kloroplasztiszok Hill-reakciója, redukcióképessége erősebb, mint fénynövényeknél, és a ciklikus foszforilálás sebessége is nagyobb. Szerzők ezért valószínűnek tartják, hogy az árnyékban nőtt növényeknél olyan rendszer képződése erősödik, amely a fényenergia kémiai energiába való elraktározódásának (ATP) legegyszerűbb útját biztosítja. Emellett csak gyenge megvilágítás-tartományban van korreláció — a fénygörbe lineáris szakaszán — az árnyéknövény Hill-reakció aktivitása és fotoszintetikus képessége között (a fénynövénynél ilyen kapcsolat nem mutatható ki). Fontos, hogy a kloroplasztiszok említett aktivitása és a levelek fotoszintetikus intenzitása között fénytelítettségnél nincs kapcsolat; ez is támogatja azt az elképzelést, hogy ilyen viszonyok között a fotoszintézist limitáló faktorok sötét (enzim)-reakciók. BJÖRKMAN (1967, 1968) ugyanis kimutatta, hogy telítettségi fényintenzitásnál, árnyéknövényeknél a fotoszintézis szintjének csökkenése több növényfaj esetében a ribulóz 1,5 difoszfátkarboxiláz alacsony aktivitásával magyarázható, amely már a $CO_2$-asszimiláció kezdeti lépéseivel kapcsolatos.

A mindeddig elmondottak kontextusában érdekes WAREING—KHALIFA—TREHARNE (1968) megállapítása, akik kimutatták, hogy a levelek karboxilációs enzim-tartalma és a növény levélterület-aránya között kapcsolat van.

A növénytársulás megvilágításában csupán egy nap alatt végbemenő nagy fluktuáció miatt azon fajoknak fényhasznosítása kedvező, melyeknek fénygörbéje az alacsony megvilágítás-intenzitás tartományaiban a legmeredekebb, amellett a fénygörbe platója magas. Az ilyen fénygörbe-típus azonban (vö. HESKETH és MOSS 1963) meglehetősen ritka. A társuláson belüli fényadaptációnak nem is ez a fő útja.

A növényfajok a társulás fényháztartásához történt adaptációjának fontos karakterisztikuma, a produkció aspektusából az IDA (irradiation density of adaptation). Mint azt TOOMING (1969, 1970) megfogalmazta, az IDA az a FAR-intenzitás (intervallum), melynek energiahasznosítása az egyes fajokra vonatkozóan maximális. Több szintű társuláson belül, ahol a különböző szintek számára rendelkezésre álló FAR-energiában 2 nagyságrend különbség is gyakran mutatkozik, a társulás, fajainak fényadaptációját tekintve is meglehetősen szervezett, és a maximális produkció elérésének biztosítására az IDA-ban

igen tekintélyes különbségek mutatkoznak. Minél jobban összeesnek egyes fajok IDA-értékei azzal az átlagos FAR-értékekkel, melyek azon szintekre jellemzőek, amelyekben az illető fajok maximális levélterületüket kifejlesztették, annál efficiensebb a társulás energia-kihasználása. A társulás LAI-e és fajainak IDA-értékei tehát együttesen befolyásolják a fotoszintetikus produkciót (TOOMING, 1970).

Az idézett TOOMING-nak köszönhetjük azt is, hogy számításai során számunkra közelebb hozta egymáshoz a produkció számára fontos, metodikai okokból mindeddig külön kezelt tényezőket, mint amilyenek a $CO_2$-diffúzió sebességét befolyásoló, leginkább anatómiai természetű rezisztenciák, valamint a levél fényhasznosítása, és amelyeknek közös befolyását a társulásprodukció folyamataira a legkülönbözőbb fajokra vonatkozó sok mérésből, szétszórt közleményből mindeddig nehezen láthattuk. Az IDA-értékének és a $CO_2$-rezisztenciának összefüggése ezek szerint olyan, hogy a társuláson belül a fajok IDA-értékei és $CO_2$-diffúzió rezisztenciája fordítva arányos. A fénykedvelő, magas IDA-értékű fajok $CO_2$-diffúzió rezisztenciája tehát alacsony (összhangban BIERHUIZEN—SLATYER (1964) és WHITEMANN—KOLLER (1968) megállapításaival). Ezeknek, maximális levélterületüket a több szintű társulás felsőbb rétegeiben kifejlesztő fajoknak leveleiben — követve a FAR-energia napszakos, évszakos változásait — különböző utakon gyorsan megváltozhat a $CO_2$-diffúzió rezisztencia, és utóbbinak csupán kismértékű változása is befolyással van az IDA értékére (azt kissé eltolva), valamint a fotoszintetikus fénygörbe platójának magasságára.

Figyelemmel kell lennünk arra a tényre is, hogy a hőmérséklet, talajnedvességtartalom és ásványos tápanyagmennyiség változó értékei olyan módon vannak befolyással a fotoszintetikusan aktív sugárzás efficienciájára, hogy más és más lesz ugyanazon faj esetében is az a FAR-intenzitás, melynél az energia kihasználás maximális. A fotoszintetikus aktivitás és a tápanyagforgalom egyidejű vizsgálatára figyelmeztet az is, hogy egy ökoszisztémán belül, a FAR-energiától és annak hasznosításától függően változó a növénytársulás tápanyagigénye.

Nyilvánvaló, hogy ezeknek, összefüggéseikben csak társulásszinten értelmezhető törvényszerűségeknek jelentősége nem elhanyagolható. A társulás vertikális fényeloszlása és egyes fajai IDA-értékeik összhangjának kutatása produkcióökológiailag különösen perspektivikusnak látszik; a társulások szervezettségét ilyen oldalról is vizsgálnunk szükséges. Hasznosnak ígérkeznek azok a kérdésfeltevések, melyek a szukcessziósorok egyes etappjaira vonatkoznak. A társulás kialakulás, szukcesszió során ugyanis lényeges, hogy azon fajok, melyen nem tudják beállítani fotoszintetikus rendszerüket, annak a FAR-energiatartománynak maximális hasznosítására, mely a szukcesszió folyamatában rendelkezésükre áll, kiszorulnak, más, e tartományban efficiensebb fajoktól.

## A növénytársulás architektúrája, fényabszorpciója és klorofilltartalma

A klorofillnak a fotoszintézis mechanizmusában betöltött központi szerepe hívta fel ökológusok (elsőként hidrobiológusok: GESSNER, 1949) figyelmét az összklorofill (ill. a klorofill A) mennyiségének produkcióökológiai alkalmazására. E. P. ODUM (1959, 1971) úgy véli, hogy az egységnyi területre számított zöld pigmentek mennyisége az egyes társulásokban eléggé uniform, sokkal inkább, mint egyes növények esetében (társulás által fenntartott klorofillkoncentráció-homeosztázis). A társulás-asszimilációs szám (asszimilált $CO_2$ mg/klorofill g/h érték; vö. WILLSTÄTTER—STOLL 1918) is jóval kevésbé ingadozik, mint a fajok asszimilációs száma. H. T. ODUM, MCCONNELL és ABBOTT (1958) szerint egy növényen belül sok klorofill kevés fény hatására fejlődik ki; a szervezett társuláson belül viszont sok fény hatására. Szerzők a növénytársulás 1 $m^2$-nyi területén mért klorofilltartalmat tartják használhatónak a társulás-fotoszintézis jellemzésére, de figyelembe veszik a cönózis rétegzettségét, fényeloszlását is. A produkció (fotoszintézis) és klorofilltartalom aránya szerintük adott szerkezetű társulásra jellemző érték; pusztán a klorofilltartalom alapján is megbecsülhetjük a produkciót ismeretlen fajösszetételű társulásban; hasonló szerkezetű társulás ismert asszimilációs száma alapján. E. P. ODUM is a potenciális elsődleges produkció indexének tekinti a társulás klorofilltartalmát.

H. T. ODUM és munkatársai a társulás-klorofilltartalom és produkció összefüggéseit főként a plankton és bentosz körülményeire vonatkoztatják. A kérdésnek a terresztris társulások sokrétű körülményeire való, átfogó kidolgozása sajnos várat magára; az eddig megjelent számos közleményre az elnagyoltság és kidolgozatlanság jellemző (példák: ARUGA—MONSI 1963, BRAY 1960).

Amíg a munkák a vegetáció-egységek nagyléptékű összehasonlítására vonatkoztak (vö. BRAY 1. c.), az egyes formációk klorofilltartalma és produkciója között pozitív kapcsolat mutatkozott, a vegetáció maximális fejlettsége idején. Nem keltett sajnos különös figyelmet és további érdeklődést az a megállapítás, hogy a különböző társulások asszimiláló rétegeiből vett zöld minták klorofilltartalma (szárazanyagra vonatkoztatva) annál koncentráltabb, minél vastagabb a vegetáció zöld rétege (OVINGTON—LAWRENCE 1967). Utóbbi munka — mely négy ökoszisztémában nagy apparátussal végrahajtott mintavétel eredményeiről számol be — már azt a konklúziót hozta, hogy 1—1 társuláson belül, szezonális beállításban, nincs kapcsolat klorofilltartalom és produkció között, vagy ha van, az csak rövidebb időszakra vonatkozhat.

Míg H. T. ODUM és munkatársai, BRAY, továbbá NEWBOULD (1967) valamint KVĚT, ONDOK, NEČAS és JARVIS (1971) a klorofilltartalommal különböző növénytársulások fotoszintetikus apparátusának méretét látják kifejezhetőnek, más munkák a klorofilltartalom és maximális klorofill értékek definiáltabb szerepére hívják fel figyelmünket, egy társuláson belül.

Ilyen vonatkozásban BROUGHAM-nak (1956, 1958, 1960), meggondolt kísérleti beállításainak köszönhetjük az első, igazán jól értékelhető adatokat a terresztris társulásproduktivitás és a társulás-klorofilltartalom összefüggéseire vonatkozólag; nem utolsó sorban azért, mert — számos hasonló munkával ellentétben — a társulás megvilágítás-viszonyait messzemenően figyelembe vette. Zárt gyeptársulásoknak szerinte — társulásonként változó — kritikus levélterület-indexe van; ez az az érték, melynél a levelek által elnyelt fénymennyiség a teljesnek kb. 95%-a. Ilyen viszonyok között az össz-levélterület nagy részét kis megvilágítás-intenzitás éri, ilyenkor a növekedési ráta maximális, összehasonlítva a társulás-fejlődés korábbi fázisaival. BROUGHAM számos gyepben és kultúrában vizsgálta a LAI kritikus értékeit, és ezek alapján megállapította, hogy a maximális — és rövid időtartamra vonatkoztatott — növekedési ráták (és nem a produkció), valamint a gyep klorofilltartalma közötti kapcsolat pozitív és szignifikáns. Meg kell jegyeznünk, hogy a megvilágítás-intenzitásnak ebben az alacsony tartományában van összefüggés fény és klorofilltartalom (pontosan: a növényzet aljában mért relatív megvilágítás-intenzitás értékek logaritmusa ill. az egységnyi társulásterületre eső klorofillmennyiség) között is, OKUBO—OIZUMI és HOSHINO (1968) szerint.

BROUGHAM-nak — aki a klorofilltartalom és növekedési ráták közötti kapcsolatot kauzálisnak értelmezi — eredményei, meggondolásai nem tudatosultak kellőképpen az irodalomban, amelyben pedig sorra jelentek meg a klorofilltartalomra és a produkcióra vonatkozó közlések. Észre kell vennünk, hogy a nagy anyaggal dolgozó MEDINA és LIETH (1964) a számos vizsgált (kis denzitású) társulás (vetés) közül egyedül a magas LAI-ű Arrhenatheretum-ban kapott jó összefüggést. JAKRLOVÁnak (1967) sajnos nem kifogástalanul értékelhető — és általa sem kvantitatíve értékelt — adatai; klorofillkoncentráció- és produkciómaximumok egybeesése is zárt réti társulásra vonatkoznak; sajnos, szerzőnő sem LAI-t nem közöl, és nem ismeretes a társulás átlagos fényabszorpciója sem.

Növekedés-analízis alapján legújabban OKUBO—KAWANABE—HOSHINO (1971) mutatták ki, hogy Medicago-vetések magas — a maximális értékekhez közeli — optimális LAI intervallum (4—6) mellett nyújtanak — rövid idejű — magas növekedési rátákat (egy évben többször is, különböző szezonban), ugyanakkor magas klorofilltartalmakat; a kettő között szignifikáns korrelációval.

Fontos hangsúlyozni, hogy architektúra és maximális efficiencia előbb érintett problematikája is itt, a kritikus LAI értéktartományában kapcsolódik a klorofillkoncentráció problematikához. Méréseik alapján OKUBO—OIZUMI—HOSHINO (1. c.) gyep-állományra javasolnak is egy olyan architektúrát, mely a klorofillkoncentráció (és a levélterület) vertikális eloszlására illetve a fotoszintetikus produkcióra nézve optimális.

Igen tanulságosak vertikális levélállású — a populáció alsóbb levélszintjeibe sok fényt beengedő (kisebb extinkciós koefficiensű, SAEKI, 1963) —

és horizontális levélállású — saját asszimiláló szerveit erősen árnyaló, nagyobb extinkciós koefficiensű — két rizsváltozat különböző egyed-denzitású állományaiban végzett kísérletek (TSUNO—KITAKADO 1970). Magas megvilágítás-intenzitásoknak kitett állományokban a két különböző levélállású növény optimális levélterület-indexe azonos volt, jeléül annak, hogy ilyenkor a fény-klorofillkomplexus nem limitál (illetve nem a fény-klorofillkomplexus limitál). Alacsony kísérleti megvilágítás-intenzitás esetén viszont a horizontális levelű rizsfajta optimális LAI-értéke már alacsonyabb, mint a másik levéltípusú populációban. (Ez a kérdéskomplexus érintkezik a társulások fotoszintézis-modelljének problematikájával; egyik-másik modellben — pl. LOOMIS—WILLIAMS—DUNCAN 1967, MONSI 1968, KUROIWA 1968 etc.) a levél orientációja, hajlása hangsúlyozott.)

Az idézett esetekben a fiziológia által gyengefény-faktornak (vö. GABRIELSEN 1960) elkönyvelt klorofillkoncentráció-faktorral van nyilvánvalóan dolgunk, mint a fotoszintézist limitáló faktorral. Kézenfekvőnek látszik, hogy az ökoszisztéma számára ennek a klorofillmennyiségnek kitüntetett szerepe van.

Mint említettük, a klorofillkoncentráció mint gyengefény-faktor a társulás maximális fényelnyelésének, architekturális-strukturális bélyegeinek (LAI, ill. extinkciós koefficiens) révén juthat érvényre. Limitáló szerepe így azonos társuláson belül esetenként időleges is lehet — különösen, ha konstans extinkciós koefficiens várható —, mivel egy vegetációtípus LAI-e szezonálisan változó (KVĚT—ONDOK—NEČAS—JARVIS 1. c.), másrészt a kritikus érték is változó, a fény átlagos beesési szögétől függően, szintén a szezonok szerint (BROUGHAM 1958). Az említett réti, legelő gyeptársulásokon kívül — melyekben a fajoknak a fényért való kompetíciója erős — barlangi, sziklahasadék-társulásokban, valamint különböző vízi (plankton, bentosz) cönózisokban várható minimum hatása.

Az idézett és az irodalomban részletesen tanulmányozott példák rövid ideig jelentkező klorofillkoncentráció-maximumok rövid ideig maximális produktivitást előidéző és limitáló befolyására vonatkoztak. Bizonyos ritka esetekben érvényre juthat azonban magas LAI maximális fényelnyelése mellett a magas klorofillkoncentráció hosszan tartó hatása is.

Az irodalomból (PRÉCSÉNYI, 1971) ismeretes, hogy a trópusi fontosabb vegetációtípusok energia-kihasználása átlagosan a legnagyobb, összehasonlítva más zónákéival. Ezt az értéket azonban a vegetációperiódus időtartama befolyásolja; a tiszta elsődleges produktivitás értékei — melyek a különböző vegetáció-zónák átlagos tenyészidejének figyelembevételével adódnak — azonban szintén a legmagasabbak az összes között: 8—10 g/m²/nap (PRÉCSÉNYI, 1. c.). A trópusi zónákban nagy területeket borítanak az esőerdők; tagoltságuk, szintezettségük a terresztris társulások között egyike a legfejlettebbeknek. Ezekben az erdőkben találjuk a természetes vegetációtípusok-

ban eddig mért legmagasabb LAI-értékeket (ARUGA—MONSI l. c.). Az alsó szintek asszimiláló szervei haragoszöld színűek, a levelek igen sok klorofillt tartalmaznak; ARUGA és MONSI szerint Thaiföld örökzöld galériaerdőiben mérték a legmagasabb (13,3 g/m$^2$) klorofilltartalmat terresztris növénytársulásban. Ezeknek az erdőknek a struktúrája közel áll egy olyan optimális geometriai struktúrához (NILSZON 1968), amelyben az elnyelt FAR-energia a társulás egységnyi levélterületére vonatkoztatva maximális. Ugyanakkor a fény diszperziója is kedvező, azaz a FAR viszonylag egyenlően oszlik el a levelek között (a társulás fényeloszlásának fontos, eddig nem érintett karakterisztikuma; vö. LAISK 1968). Ilyen optimális szerkezetű erdőben (melyekben a lombozat eloszlását a „cluster model"-lel írta le 1968-ban MONSI) a nagy összegű klorofill vertikálisan olyan nagymértékben diszpergált, hogy a fénymennyiséget optimálisan hasznosítja. Az ilyen zárt, sokszintű erdők architektúrája fényabszorpció tekintetében a tárgyalt gyepekhez hasonlítható, a klorofillkoncentráció szerepe úgyszintén, azzal a különbséggel, hogy várhatóan nemcsak rövid ideig tartó hatással kell számolni, annál is inkább, mert a vegetáció periodikussága nem kifejezett, így a társulás levélterülete nem túlságosan változó értékű. Ilyen adottságokkal a trópusi övre eső magas FAR-értékek hatékony kihasználása jól magyarázható.

A valóban ható, limitáló (effektor) fizikai környezeti tényezőknek és a növényi-növénytársulási (receptor) toleranciatényezőknek komplementer egységként való értelmezése — vö. JUHÁSZ-NAGY, 1970; ODUM, 1971 — nyilvánvalóan helyes. Ilyen értelemben tekintendő, a tárgyalt esetekben, a fény és a klorofillkoncentráció együttesen limitáló produkcióökológiai tényezőknek (mivel lényegében e szituációkban a fotonok és az azokat elnyelő pigmentek minimumhatásáról van szó).

## A növénytársulás architektúrája és vízháztartása kapcsolatának néhány aspektusa

A növénytársulás fiziognómiai felépítése, architektúrája és vízgazdálkodása közötti kapcsolat nagymértékű és sokoldalú.

Hosszabb időszakot tekintve, egy társulás területére eső csapadékösszeg megoszlik a felületi lefolyásra, a mélybe (alapkőzetbe) való elfolyásra, az evaporációra és transzspirációra, és természetesen, a növényzetbe való beépülésre.

A talaj szintjeiben a sokszor társulásonként különböző mélységű gyökérzónák az elfolyás nagyságát befolyásolják. A talajfelszín feletti szintek eltérő felületi viszonyai — még azonos formáción belül is — ugyancsak különbözőek, így szintén befolyásolják a csapadék felhasználását. Így pl. EIDMANN (1959) vizsgálatai szerint a bükkös (uralkodó faja a bükk) a csapadék tekintélyes

részét a fatörzsek felületén lefolyatva a talajnak juttatja, míg a lucosban a luctörzsek által visszatartott, és így elpárologtatott vízmennyiség jelentős.

A fejlett fiziognómiai struktúrájú társulások felületéről több víz párolog el ugyan (nem-transzspiráció útján), azonban lényegesebb ennél azon kedvező hatásuk, mely a felületi lefolyás csökkentésére irányul. Azonos klímában (a délorosz erdőssztyep-zónában) a fejlett architektúrájú *Aegopodium*-os tölgyes az összcsapadéknak csak 2%-át engedi lefolyni; a kevésbé szintezett és zárt mezei juharos tölgyes 18%-ot; míg a kis LAI-ű, helyenként kiritkuló szikes tölgyes felületén az összcsapadék 32%-a lefolyik (MOLCSANOV 1964).

Két esőzés (csapadék) közötti száraz periódusban a növénytársulás transzspirációja szintén a struktúrától (pontosabban: a záródástól, a levélterület-indextől) függő érték. A társulás transzspirációja energiaigényes folyamat, így a vízháztartás legáltalánosabb jellemzése a társulás felülete által abszorbeált energia megoszlásának tárgyalásával kapcsolatos. Minden társulásra jellemzőek azon napi és szezonális átlagértékek, melyek a társulás és az atmoszféra közötti direkt hőcserére, a latens hő cseréjére, a fotoszintézisre és a légzésre fordítódnak (vö. SLATYER 1967). Ezen értékek és egymáshoz való viszonyuk (különösen az ún. Bowen-féle viszonyszám: a társulásfelület és az atmoszféra közötti direkt hő és a latens hő cseréjének viszonyszáma; annak napi menete) erősen a társulás architektúrától függő értékek. Kedvező architektúrájú, jó vízellátású társulásoknál a Bowen-f. hányados értéke kicsiny, mivel a hő jelentős része transzspirációra fordítódik. Kevés talajnedvesség esetén viszont, ha a sztómák bezáródnak, nem a transzspirációra használódik a hő, hanem a hőcserére, mivel a társulás felülete erősen felmelegedhet. Arid zónák társulásaiban a Bowen-f. érték igen nagy (SLATYER 1967).

A társulás transzspirációja elsősorban valóban az elérhető energiától függ, amely a latens hőt szolgáltatja. További tényezők határozzák meg a vízgőz-grádienst a párologtató felületek és a levegő között. Mindezek fizikai jellegű faktorok. Növényi tulajdonságú (bár szintén fizikailag definiálható) tényezők pl. azok a rezisztenciák, melyek kontrollálják a vízgőz diffúzióját a növényből a levegő felé. A tényezők e három csoportja az, melyek együttesen a legmegfelelőbb szinten tartják a transzspirációt.

Nyilvánvaló, hogy a társulás transzspirációját befolyásoló fizikai természetű tényezők megismerése mellett fontos megismernünk a növénytársulási-növényi természetű tényezőket is. A kérdés megközelítése fiziológiai és anatómiai módszerekkel lehetséges. Eddig inkább csak 1—1 egyedre, mintsem egy társulást összetevő populációkra rendelkezünk ismeretekkel. Megfelelően kontrollált, vízhiányos környezetben előnevelt egyedek párologtató felületei (belső felületek, az intercellulárisok összfelülete) TURRELL (1944) vizsgálatai szerint jóval nagyobbak, mint jó vízellátás mellett nevelődött egyedeké. Ugyanakkor az is kiderült, hogy nagy belső felülettel rendelkező egyedek transzspirációs képessége is nagy. E megfigyelések jó megegyezésben vannak

azon mérésekkel, melyek szerint erős advektív meteorológiai szituációkban sztyeptársulások igen erős transzspirációs intenzitást érnek el (BAVEL et al. 1963). Xerothermofil társulásokban a növényi párologtató belső felületek jóval túlhaladják a talajnak — amelyen a társulás kialakul — felületét, hiszen egyrészt a belső intercelluláris felületek egy nagyságrenddel nagyobbak, mint a társulás levélterülete (TURRELL l. c.), másrészt a LAI is nagyobb egynél.

Az egyes társulásokba rendeződött fajok a transzspiráció menetét, intenzitását illetően nem feltétlenül viselkednek azonosan. A társulás egy állományában, a talaj kedvező vízellátása esetén az egyes fajok a szabad vízfelület evaporációs görbéjéhez hasonló napi transzspirációs menetet mutatnak, száraz időszakban viszont fajonként más és más a menet (MÜLLER—STOLL 1935). Minden földrajzi zónában, minden termőhelyen és társulásban találhatók gyengén és erősen transzspiráló fajok; egy társulás fajai között a transzspiráció intenzitásában nagyobb különbségek mutatkoznak, mint az egyes zónák társulásainak transzspirációs értékei között (WALTER 1960).

A legerőteljesebben transzspiráló fajok arid zónák társulásaiban találhatók. Ez persze önmagában ellentmondás volna. Arra kell azonban gondolnunk, hogy a vegetáció nem elsősorban az egyes fajok transzspirációjának intenzitásán keresztül szabja meg vízfogyasztását, hanem a transzspiráció időtartamával is, és a LAI-n keresztül is, melynek értéke arid zónákban alacsony. A lomb- illetve tűlevelű erdők között azok a nagy különbségek, melyek egy lomblevelű és egy tűlevelű faj területegységre kifejezhető transzspirációs intenzitásában általában fennállnak, így ugyancsak elmosódnak, mivel a fenyvesek jóval magasabb LAI-értékei kompenzálják a fenyőtűk gyenge transzspirációs intenzitását (POLSTER 1967).

Más megfigyelések ugyanakkor arra utalnak, hogy az egyes rokon erdőtípusok, melyekben az uralkodó faj azonos, levélterület-indexükkel és transzspiráltatott vízmennyiséggel egyaránt reagálnak az eltérő termőhelyi adottságokra. MOLCSANOV (1957) adatai szerint pl. az erdeifenyvesek fenti két bélyege egymással pozitíve korrelált; a *Myrtillo-Pinetum* LAI- és évi transzspirációs értékei egyaránt kb. másfélszerese a Sphagnum-os erdeifenyves megfelelő értékeinek.

Sokéves fajokból álló társulások (pl. erdők) esetén már az egyedek korral változó fiziológiai aktivitásával is számolni kell. Tölgyes újulatban, az első 1—2 évben a transzspiráció aktivitása igen erőteljes ugyan, de a LAI még nem számottevő. Utóbbi növekedése miatt a 3. éves állomány által elpárologtatott vízmennyiség eléri a középkorú állományét és a 4—5. évtől ez az érték közel azonos szinten marad. Ez nyilván csak úgy lehetséges, hogy a levélterület növekedésével az egységnyi felület transzspirációs intenzitása csökkenő tendenciájú (DYLISZ—CELLNIKER—KARPOV 1964). Azonos társulás különböző korú állományaiban tehát, a társulás transzspiráció és a LAI közötti kapcsolat nem olyan egyértelmű, mint azonos domináns faj különböző társulásaiban.

A társulás architektúrája és vízgazdálkodása kapcsolatainak felderítése az alapja újabban számos újszemléletű hidrológiai irányzatú munkának. BRANSON, MILLER és MCQUEEN (1970) például Montana (USA) kontinentális klímájában szemiarid társulások vízgazdálkodását tanulmányozva nagy különbségeket mutattak ki az egyes, különböző borítású, zártságú társulások evaporációés transzspiráció értékei között. Kis borítású félsivatagi társulásokból az evaporáció útján eltávozott vízmennyiség nagyobb, mint a transzspiráltatott vízmennyiség. A kis levélterületű és csekély gyökérzetű társulásokban a csapadékvíz egy része a talajon keresztül az alapkőzetbe hatolva a talajvizet gyarapítja, zártabb társulások viszont a csapadékvíz teljes mennyiségét is képesek (evaporáció és evapotranszspiráció útján) elpárologtatni. A növényzettel borított vízgyűjtő terület vízmérlege felbontható a társulások vízmérlegére; a vegetáció fontos bélyege e tekintetben a borítás (BRANSON, MILLER, MCQUEEN l. c.).

## A víz áramlása a társulásban és korlátjai

A talaj és növényzet alapvető kapcsolatait fejezik ki azon mértékszámok, melyek az egyes komponensek vízpotenciáljára vonatkoznak. Egy társuláson belül az egyes fajok vízpotenciálja általában adekvát a talaj vízpotenciáljához. Azon fajok, melyeknek vízpotenciálja nem képes megfelelően alacsony (= nagy negatív) értékeket elérni, száraz időszakokban elpusztulnak, kiszelektálódnak a társulásból.

Egy társulás megfelelő működéséhez szükséges, hogy a transzspiráció mennél folyamatosabb legyen. GARDNER és EHLIG (ap. LEMON 1963) úgy tekintik, hogy a víz árama a talaj-növényzet-atmoszféra rendszerben az elektromos áramláshoz hasonlítható. Ennek megfelelően, a víz áramlás feltétele a rendszerben egyrészt a kellő hajtóerő, melyet a növényzet és a talaj vízpotenciálja közötti különbség tart fenn. Hogy egy vízáramlási ráta fennmaradjon, a talaj kiszáradásával (nagy negatív vízpotenciál-értékek) a növényzet vízpotenciál-értékeinek még inkább csökkenni kell. Másrészt, a vízáram csökken, ha a rendszer (talaj és növényzet) impedanciája nagy. Az impedancia, úgy látszik, a vízfelvétellel kapcsolatos sajátság; úgy tűnik, hogy fordítva arányos a vízvezető képességgel, valamint a felvevő gyökérfelülettel.

RAWLINS, GARDNER és DALTON (1968) vizsgálataiban a transzspiráció független volt a talaj víztartalmától, amíg annak feszültsége nem érte el a 6—8 atmoszférát. Innen kezdve mutatkozott közöttük kapcsolat: a transzspiráció lineárisan csökkent a víztartalommal (és gyakorlatilag megszünt, amikor a talajban elért 40 atm. körüli értéket).

A növényzet transzspirációja következtében, szárazságban, az eredetileg nedves talaj víztartalma egyre csökken. A talaj vízpotenciálja is egyre esik, vele együtt a növényzeté is, benne vízdeficit alakul ki. Kezdetben, az éjsza-

kák során gyorsan helyreállítódik a talaj és a növényzet közötti vízpotenciálbeli különbség. A vízpotenciál értékek esése a talaj esetében egyenletesen történik, a növény esetében viszont napi ritmusban. Nyilvánvalóan legnagyobb negatív értékek a levélben fejlődnek ki; ez teszi lehetővé az abszorpciót, amely azonban napról napra jobban lemarad a transzspiráció mögött. A szárazság előrehaladtával egyre jobban csökken a talaj hidraulikus konduktivitása és a gyökérzet és talaj között egyre nagyobb vízpotenciál-különbségek szükségesek a vízáram kívánt szinten való tartásához. A lombozat, gyökérzet és a talaj vízpotenciálja egyre lassabban állnak be azonos értékre. Ezzel egyidőben egyre jobban csökken a levél turgora. Akkor, amikor beáll a zéró turgor nyomás, ahol a levelek vízpotenciálja egyenlő a negatív ozmotikus értékkel, jelentkezik a permanens hervadás. SLATYER (1957) javasolta, hogy ennél a pontnál, a levél, gyökér és talaj azonos vízpotenciál értékénél, a talaj víztartalmát a permanens hervadási százaléknak nevezzék (vö. VEILMEYER—HENDRICKSON 1928). Az elmondottakból nyílvánvaló, hogy ez az ökológiailag fontos, kardinális pont értéke függ a növény ill. növényzet ozmotikus tulajdonságaitól.

Nem meglepő ezek után, hogy az a talajnedvesség-tartalom, amelynél megfigyelhető redukció áll be a transzspirációban, szintén a növénytől-növényzettől és a talaj fizikai tulajdonságaitól függő érték: ez a levél vízpotenciáljának az a legalacsonyabb értéke, amelyet a növény(zet) adott termőhelyen még sztómazáródás nélkül elvisel. DENMEAD és SHAW (1962) mérései szerint azonos talajnedvesség tartalomnál (de eltérő talajtípusokon) különböző kukoricavetések transzspirációjának értékei egymást tízszeresen is felülmúlhatják.

E tényeket, produkcióökológiai vizsgálataink során, hacsak lehet, figyelembe kell vennünk.

## A társulás ozmotikus spektruma

WALTER (1960) a növény ozmotikus értékében indikátorát látja azon vízviszonyoknak, amelyek között a növény él, tehát a termőhelynek. Nem az ozmotikus középértéket, hanem az egyes fajok legalacsonyabb és legmagasabb értékét tartja karakterisztikusnak. Ezek alapján ozmotikus spektrumok állíthatók fel, melyek különböző klímaterületek tágabban értelmezett növénytársulásainak jellemzésére alkalmasak.

A vízi és mocsári növényzet tagjainak túlnyomó része stenohydrikus faj. Közép-európai lejtősztyep-társulásaink fajai euryhydrikus, de többnyire hydrolabilis fajok. Minél távolabb fekszenek egymástól az optimális és maximális ozmotikus értékek, annál nagyobb szélsőségeket képes a növény elviselni a termőhely vízellátásában. Ezért a leginkább szárazságellenállóak a hydrostabilis euryhydrikus fajok, a félsivatagokban, sivatagokban.

Az egyes vízgazdálkodási típusok létezése citológiai tulajdonságokra vezethetők ugyan vissza, de az olyan tulajdonság pl., mint a hydrostabilitás

(az a képesség, hogy egy faj adott termőhelyen a hydratúráját hosszú ideig közel azonos szinten képes tartani) egyéb tulajdonságtól is függ (transzspiráció beszűkítése, mélyre hatoló gyökérrendszer, szukkulencia stb.).

## A vízgazdálkodás és a produktivitás közvetett kapcsolatai

Jóllehet a transzspiráció és a fotoszintézis külön mechanizmusokat jelentenek és ilyen tekintetben egymástól függetlenül mennek végbe, közvetett kapcsolataik révén közöttük mégis összefüggés mutatkozik. A fotoszintetikus produkció egy sor folyamattól függ: a $CO_2$-diffúzió folyamataitól, fotokémiai folyamatoktól, azaz a fényenergiának fotoszintézisre való felhasználásától; „sötét" kémiai folyamatoktól (ezzel a $CO_2$ redukciója kapcsolatos); valamint a fotoszintézis-produktumok transzport folyamataitól. Bármelyik ezen folyamatok közül korlátozhatja a fotoszintézist, és bármelyikre hathat a vízhiány is. Másképpen hat emellett a vízhiány a nettó fotoszintézisre, mivel a légzésre szintén hatással van.

Valószínűnek tartják, hogy a paralelizmus, melyet a fotoszintézis és a transzspiráció között sok esetben megfigyeltek, nem azzal függ össze, hogy a vízdeficit egyaránt korlátozóan hat (a sztómazáródáson keresztül) a fotoszintézisre és a transzspirációra, hanem (általában, a nem szélső esetekben) azzal, hogy a turgornak több irányú hatásával állunk szemben: a sztómamechanizmuson keresztül a transzspirációt kontrollálja, egyúttal a vízellátás foka révén a fotoszintézis biokémiai (és nem fizikai) folyamataira gyakorol hatást. Ozmotikusan aktív anyagoknak vízi növények fotoszintézisére gyakorolt hatását megfigyelve állapították meg, hogy szoros összefüggés van a vízpotenciál és a fotoszintézis között.

Ha ismernénk is a sejt vízállapot a fotoszintézisre gyakorolt befolyásának teljes mechanizmusát, ez még természetesen mindig nem magyarázná meg teljességében a vízállapot és a növekedés közötti összefüggéseket.

Jó vízellátású növényekben, elegendő tápanyagellátásnál és normális transzspirációs ráta mellett csak kis napi vízdeficit fejlődik ki, ilyenkor csak azon sejtekben lesz redukáltabb a sejtosztódás rátája, ahol maximális a deficit (vö. GARDNER—NIEMAN 1964), a növekedés különben normális.

Szárazabb talajnál a vízhiány alapszintjére rárakódik a talaj vízdeficitje, illetve az a hiány, mellyel a vízfelszívás a talajból elmarad a transzspiráció mögött. A növényben az anyagcsere sebessége alábbhagy a napi vízhiánymaximum idején és ez a periódus egyre hosszabb lesz. A transzspiráció sztómazáródás miatt késleltetődik, a levél felmelegszik, a fotoszintézis ez idő alatt csökken. Bekövetkezik a sejtnagyobbodás és a levélexpanzió előrehaladó redukciója, amint a turgor esik; és a növekedési ráta egyre csökken. További szára-

zodásnál a transzspiráció redukálódik a kutikuláris transzspirációig, és a nettófotoszintézis értéke a $CO_2$-áram redukciója miatt is csökken, a légzéssel együtt. A további szárazságnál folytatódik a légzés és megszűnik a súlygyarapodás. Végül a protoplazmatikus dehidratáció eléri a kritikus értékeket és egyes sejtek, szövetek elhalnak. Előbb az alacsonyabb vízpotenciájú öreg levelek halnak el és a gyökérszőrök (vö. SLATYER 1967).

Az egyes fajoknak van optimális fényigényük, de meg optimális vízigényük is, maximális produkciójukhoz. Ilyen feltételekre jellemző a fotoszintézis és a transzspiráció hányadosának egy többé-kevésbé állandó értéke. Tágabb értelemben, a fotoszintézis és a transzspiráció hányadosát (amelyet a transzspiráció produktivitásának neveznek — vö. POLSTER 1967), alkalmazzák ökológiai természetű munkákban, klimatikai, edafikus faktorok hatásának lemérésére. Hazai példát hozva, POLSTER, WEISE és NEUWIRTH (1960) úgy vélik, hogy a Duna—Tisza közi homokon az akácnak a *Pinus nigra*-val tapasztalható kedvező társulási viszonyai, nagy produktivitása az akác itteni magas asszimiláció/transzspiráció hányadával (a talaj vízkészletének kedvező kihasználásával) is kapcsolatos (különösen ha ezt az akáctemetőkben mért megfelelő értékekhez hasonlítjuk). LARCHER (in POLSTER 1967) szerint a *Quercus ilex* kompetíciója a *Quercus pubescens*-sel szemben, mediterrán klímában azért eredményes, mert előbbi faj asszimiláció/transzspiráció hányadosának optimuma jóval magasabb víztelítettségi deficitnél jön létre, mint utóbbié.

E példákból is látható, hogy az egyes fajok nyilvánvalóan nem azonos módon reagálnak a vízdeficitre; e specifikus reakcióknak tehát ökológiai jelentősége van. Ilyen vizsgálatokat GLOSER (1967) végzett, különböző xerothermitású termőhelyeken élő *Stipa*-fajokon ill. a kevésbé száraz-meleg termőhelyeken növő *Bromus erectus*-on. GLOSER azt találta, hogy magas víztelítettségi deficit mellett a *Bromus erectus* erőteljesebb fotoszintetizáló munkára képes, mint a *Stipa*-fajok. Természetes körülmények között, a sziklafüves lejtősztyepréteken a *Stipa*-fajok víztelítettségi deficitje nem is olyan nagymérvű, mint a *Bromus erectus*-ban, melyben tehát egy számára hasznos adaptáció kialakulásáról van szó.

Vízdeficit állapotában a vegetáció produktivitását meghatározó tényező lehet a gyökerek és levelek aránya, illetve ezzel kapcsolatos élettani funkciók. Erre vonatkozó kísérleteket LAISK és munkatársai (1971) folytattak társulásszinten. Meghatározott vízdeficit állapotában, ha a felszívó gyökerek és a levelek felületének hányada alacsony volt, a produktivitás is alacsony volt: a rosszul fejlett gyökérzet kevés vizet volt képes felvenni; emiatt a sztómák csak rövid ideig voltak nyitottak. Ha a felszívó gyökerek/levelek felületének hányadosa volt magas, akkor viszont a légzési veszteség emelkedett meg; így maximális produktivitást közepes hányadosnál értek el. A talaj jó vízellátásánál a hányados mindkét szélső értékénél magasabb volt a produktivitás, mint vízdeficitnél. A társuláson belül azok a fajok, melyeknek légzési vesztesége

alacsony volt, a vízdeficit állapotában konkurrencia-képesebbnek mutatkoztak, mivel nagyobb gyökérrendszert tudtak kifejleszteni.

A $CO_2$-asszimiláció és a transzspiráció mértékszámának viszonyai, a fotoszintézis- és vízháztartás típusai rendszertani kategóriák szerint is különbözhetnek. STOCKER és munkatársai (STOCKER 1967) a pázsitfűfélék közös produkcióökológiai adaptációjának tartja azon tulajdonságukat, hogy víz- és fotoszintézis háztartásuk stabil. Ezt igen sok és igen különböző áreájú *Graminea* fajon végzett alábbi megállapításával indokolja. A sztómák érzékenysége nagy, azaz a különböző társulásokban a talaj kiszáradására, a szükséges hydratúra megőrzése érdekében élénk sztómareguláció figyelhető meg. Emiatt a *Graminea*-k transzspirációjának napi menetét kifejező görbe száraz periódusokban, a legkülönbözőbb társulásokban, lapos; egy konstans, alacsony érték körül ingadozó. A sztómareguláció azonban nem olyan erős, hogy a fotoszintézis napi menetét károsan érintené. A mindenkori vízfelvételi lehetőség szerint beállott nívójú, szükség szerint korlátozott transzspiráció napi egyenletes menete a biztosítéka tehát a kedvező vízpotenciálnak, amely viszont az egyenletes fotoszintézis feltétele. Az arid területek társulásaiban a *Graminea*-fajok a jó vízellátású vegetáció-periódusokban hasonló módon működnek; a transzspiráció és a fotoszintézis ilyenkor tehát a szervesanyag produkció és a kompetíció érdekeit szolgálja. Igen nagy szárazság idején azonban, a transzspiráció elveszti kontrollját, tekintet nélkül az egyre növekvő vízdeficitre. A délafrikai szavannákban pl., a *Themeda triandra* vízfelvétele a száraz talajból nem követi az erős transzspirációt, ami a szár és a levelek gyors elpusztulásához vezet; így kerüli el a növény a száraz időszakban az improduktív légzési veszteséget (MES és AYMER-AINSLIE 1935).

A *Graminea*-fajok fenti ökológiai adaptációja éles ellentétben van a kétszikű fajokéval, melyek a száraz periódusban általában csaknem teljesen zárt sztómákkal kerülik el a kiszáradás veszélyét.

A növénytársulás nyilvánvalóan vízgazdálkodás és fotoszintézis-háztartás tekintetében nem teljesen megegyező fajokból tevődik össze. E két szempontból azonban mindeddig alig történt vizsgálat. A vízgazdálkodásra vonatkoznak KVĚT és RYCHNOVSKÁ (1965) vizsgálatai. Lejtősztyepjeink viszonyai között szárazságtűrő pázsitfűfélék, szukkulens, nagy víztartóképességű kétszikűek, kiszáradásnak kevéssé ellenálló, valamint gyorsan kiszáradó, de a kiszáradást hosszú gyökérzettel kompenzáló kétszikűek társulnak. Együttélésük magyarázható Délkelet-Középeurópa keverék klimatikai viszonyaival, mely a fajok kompetíciójának keretéül szolgál. Előbbi típusok a száraz időszakban károsodás nélkül élnek, nedvesebb időszakban azonban fotoszintézisük elmarad a kevésbé ellenálló fajok mögött. Ugyanakkor a mezofitonok a nedvesebb időszakot használják ki, az esztendő szárazabb szakaszaiban azonban károsodnak.

Hacsak a végeredményeket tekintjük, úgy látszik, a transzspiráció és a nettó $CO_2$-asszimiláció értékei között társulásszinten kapcsolat áll fenn. Er-

dész-kutatóknak az a véleménye, hogy — a mérsékelt égövön — egy erdőtársulás évi produkciója akkor nagy, ha a transzspiráció értéke is nagy. Mindkettő feltétele általában a magas levélterület-index, így e három tulajdonság erdőtársulásokban, MOLCSANOV (1964) szerint egymással pozitíve korrelált. Egy erdőtársulás különböző korral változtatja levélterület-indexét, és transzspirációja, produktivitása is e szerint alakul.

*

A jövő növényökológiai, produkcióökológiai kutatások számára legmegfelelőbb objektum kiválasztása nem kis gondot jelent. Fontos tényezők e téren az egyéni érdeklődés, intézeti érdek, szakmai előismeret, kutatási hagyományok és ezzel kapcsolatos szemléletbeli szempontok. Felsorolt tényezők korlátlan érvényre jutása azonban sok veszéllyel járhat.

Kívánatos volna, ha különböző irányban specializált ökológusaink — legalábbis egy csoportjuk — eljutnának arra a felismerésre, hogy (ahogyan azt a MAB program is hangsúlyozza, pl. p. 401) egy közös kutatási objektum — növénytársulás — kiválasztása számos előnnyel járhat. Nyilvánvalóan, alapos megfontolást igényelne egy ilyen választás (a társulás legyen elterjedt Magyarországon — hogy földrajzilag egymástól távolfekvő állományok egyaránt megadják a vizsgálati lehetőséget —, állományaiban homogén, ne túlságosan „bonyolult" stb.).

Egy ilyen kiválasztott növénytársulásban a korszerű kutatás egyaránt megkövetelné a növényi-tolerancia-tényezők és a ható környezeti tényezők felderítését, a funkcionálásnak és feltételeinek megismerését, így a munkák a szerveződés különböző szintjein, terepen és laboratóriumban folynának.

Külföldön a legszisztematikusabban kutatott objektumok egyike a rizsföld-ökoszisztéma. (Ennek természetesen érthető gazdasági okai vannak.) Növénytársulásai a kultúrnövény különböző kultúrvarietásai mellett a vízi, mocsári és iszapnövényzet, valamint a gyomnövényvegetáció különböző komponenseiből tevődnek össze.

Az alábbiakban japán kutatások példáival — szerzők nevének említése nélkül — kívánjuk jelezni a várható előnyöket, melyek az azonos ökoszisztémához fűződő kollektív kutatásokból származhatnak.

Az 1950-es évek igényei eredményezték a rizsföld-vegetáció cönológiai felmérését, a fajok részletes életforma-analízisét, sőt (a művelésmódhoz adekvát) növekedésformák megállapítását. E munkákban gyökereznek azok a vizsgálatok, melyek az egyes, a kompetíció szempontjából veszélyes fajok (újabban pl. az *Eleocharis tuberosa)* terjedésmechanizmusára, kiterjedésre kedvező vagy kedvezőtlen faktorok megismerésére irányulnak. De ide sorolhatók azok a kísérleti munkák is, melyek egy-egy fizikai faktor hatását a cönológiai komponensek egyensúlyi eltolódásával mérik le.

Alapvetőek azok az ismeretek, melyeket a rizsföld produkcióökológiájának felmérése során szereztek. A felmérés több szinten valósul meg. A globáli-

sabb megközelítést az albedo társulásszerkezettől függő értékeinek megállapítása, vízháztartás-mérlegek felállítása jelentik, miközben — mikrometeorológiai módszerekkel — mérték és nagy vonalakban megismerték napszakos és évszakos menetben a rizsföldek vertikális $CO_2$-áramát, így ma már egyre jobban körvonalazódik az atmoszférával való kontaktus képe. A fotoszintetikus produktivitás kutatásában a hangsúly hasonlóképpen a társulásszerkezetben van (különösen hangsúlyozott az egyedtávolság, levélállás, és -orientáció függvényeként a hőmérséklet, a napsugárzás frakciói eloszlásának felmérése, a már tárgyalt optimális LAI stb.). A fotoszintézis napi és szezonális változására vonatkozó vizsgálatok összefonódnak a $CO_2$-áram menetének említett kutatásával, kutatócsoportok révén. A fotoszintézis-ökológia fejlettsége, a fotoszintetikus produktivitás megismerése különböző meteorológiai szituációk közepette, a sok összegyűlt adat tette lehetővé a produktivitás matematikai modellezését.

Másik irányból, a talajökológusok arra kívánnak feleletet adni, hogy a tápanyagellátás és vízzel való elárasztás milyen kombinációja tesz lehetővé maximális produkciót és hogy ezek a hatások milyen utakon (társulásszerkezet, anyagcsere stb.) keresztül érvényesülnek. A talajökológia és fotoszintézis-ökológia metodikailag, konvencionálisan különálló két problémakörét a rizsföldökológia együttesen is tárgyalja, mivel egyes tápanyagok morfogenetikai hatása a levél anatómiai struktúrájára, állására, elrendeződésére fényelnyelésükön is lemérhető. Az elárasztási körülmények igen alapos laboratóriumi kísérleti beállításban vizsgálhatók, a kultúrnövény és kísérőinek fontos életciklusaira való hatásukban (pl. vízmélység és hőfok hatása a kultúrnövény és a gyomok csírázására: csírázásökológia). De kifejlődött a társulás virágzásökológiájának kutatása is (fotoperiódusok és virágképzés).

Az ilyen koncentrált kutatások adják meg az ökológiailag biztos bázist, melyre a legmegfelelőbb rasszok kiválasztása során a genetikus is támaszkodhat.

A közös referencia-alap gondolata egyébként korántsem új; előnyeit már számos tudományág élvezi, gondoljunk pl. a fotoszintézis-ökológia *Chlorella*-jára, az elektronmikroszkópos kloroplasztisz-vizsgálatok *Spinacia*-jára, avagy a sztómafiziológia területén a *Pelargonium zonale* vagy *Vicia faba* példáira.

Közös objektum kiválasztása feltétlenül hatékonyabbá tenné a szakmai vitákat, és a már elért eredmények közvetlenül hasznosulnának és épülnének be a párhuzamosan folyó más aspektusú kutatásokba.

*Köszönetnyilvánítás*

A kézirat átnézéséért és hasznos kritikai megjegyzéseikért Szujkóné Lacza Júliának, Cseh Editnek és Faludiné Dániel Ágnesnek ezúton fejezem ki köszönetemet.

## IRODALOM


VAN BAVEL, C. H. M., FRITSCHEN, L. J., LEWIS, W. E.: Transpiration by Sudangrass as an externally controlled process. Science, **141,** 269—270 (1963).

BIERHUIZEN, J. F., SLATYER, R. O.: Photosynthesis of cotton leaves under a range of environmental conditions in relation to internal and external diffusive resistances. Aust. J. Biol. Sci., **17,** 348—359 (1964).

BJÖRKMAN, G.: Further studies in differentiation of photosynthetic properties in sun and shade ecotypes of Solidago virgaurea. Physiol. Plant., **21,** 84—99 (1968).

BLACKMANN, G. E., WILSON, G. L.: Physiological and ecological studies in the analysis of plant environment. 7. An analysis of the differential effects of light intensity on the net assimilation rate, leaf area ratio and relative growth rate of different species. Ann. Bot. (London), **15,** 373—408 (1951).

BRANSON, F. A., MILLER, R. F., MCQUEEN, I. S.: Plant communities and associated soil and water factors on shale-derived soils. Ecology, **51,** 391—407 (1970).

BRAY, J. R.: The chlorophyll content of some native and managed plant communities in central Minnesota. Canad. J. Bot., 313—333 (1960).

BRIGGS, G. E., KIDD, F., WEST, C.: A quantitative analysis of plant growth. Part I. Ann. Appl. Biol., **7, 103—123,** Part II. 202—223 (1920).

BROUGHAM, R. W.: Effect of intensity of defoliation of regrowth of pasture. Austr. J. Agr. Res., 7, 377—387 (1965).

— Interception of light by the foliage of pure and mixed stands of pasture plants. Aust. J. Agric. Res., **9,** 39—52 (1958).

— The relationship between the critical leaf area, total chlorophyll content and maximum growth rate of some pasture and crop plants. Ann. Bot. (London), **24,** 463—474 (1960).

(CELLNIKER) Целлникер, Ю. Л.: Адаптация лесных растений к затенению. Бот. Журн. **53,** 1478—1491 (1968).

DENMEAD, O. T., SHAW, R. H.: Availability of soil water to plants as affected by soil moisture content and meteorological conditions. Agron. J., **54,** 385—390 (1962).

(DYLISZ, CELLNIKER, KARPOV) Дылис, Н. В., Целлникер, Ю. Л., Карпов, В. Г.: Фитоценоз как компонент лесного биогеоценоза. Основы зесной биогенологии. Исд. Наука, Москва, 91—215 (1964).

EIDMANN, F. E.: Die Interception in Buchen- und Fichtenbeständen. Proc. Int. Ass. Hydrology (Hannover Symp.) **1,** 5—25 (1959).

GABRIELSEN, E. K.: Chlorophyllkonzentration und Photosynthese. Handbuch der Pflanzenphysiologie, **21,** 156—167 (1960).

GARDNER, W. R., NIEMAN, R. H.: Lower limit of water availability to plants. Science, **143,** 1460—1462 (1964).

GESSNER, FR.: Der Chlorophyllgehalt im See und seine photosynthetische Valenz als geophysikalisches Problem. Schweiz. Z. f. Hydrologie, **11,** 378—410 (1949).

GLOSER, J.: The dependence of $CO_2$ exchange on density of irradiation, temperature and water saturation deficit in Stipa and Bromus. Photosynthetica, **1,** 171—178 (1967).

HESKETH, J. D. A., MOSS, D. N.: Variation in response of photosynthesis to light. Crop Science, **3,** 107—111 (1963).

JAKRLOVÁ, J.: Plant production, chlorophyll content and its vertical distribution in inundated meadows. Photosynthetica (Praha), **1,** 199—205 (1967).

JARVIS, P. G.: The adaptability to light intensity of seedlings of Quercus petraea (Matt.) Liebl. Journ. Ecol., **52,** 545—571 (1964).

— Characteristics of the photosynthetic apparatus derived from its response to natural complexes of environmental factors. In: Prediction and measurement of photosynthetic productivity; Proceedings of the IBP/PP Technical Meeting, Třeboň; Wageningen, 353—367 (1970).

JUHÁSZ—NAGY, P.: Egy operatív ökológia hiánya és szükséglete. MTA Biol. Oszt. Közl., **12,** 441—464 (1971).

KUROIWA, S.: A new calculation method for total photosynthesis of a plant community under illumination consisting of direct and diffused light. In: Functioning of terrestrial ecosystems at the primary production level. Copenhagen, 391—398 (1968).

KVĚT, J., RYCHNOVSKÁ, M.: Contribution to the ecology of the steppe vegetation of the Tihany peninsula. Annal. Biol. Tihany, **32,** 275—288 (1965).

KVĚT, J., ONDOK, J. P., NEČAS, J., JARVIS, P. G.: Methods of growth analysis. In: Sesták, Z., Catsky, J., Jarvis, P. G. (ed.): Plant photosynthetic production. Manual of methods. 343—391 (1971).

(Laisk) Лайск, А.: Статистический характер ослабления радиации в растительном покрове. Режим солнечной радиации в растительном покрове. Тарту, 81—111 (1968).
(Laisk, Moldau, Nilszon, Rossz, Tooming) Лайск, А., Молдау, Х., Нильсон, Т., Росс, Ю., Тооминг, Х.: О моделировании продукционного процесса растительного покрова. Бот. Журн., **56,** 761—776 (1971).
Lemon, E.: Energy and water balance of plant communities. In: Evans, L. T. (ed.) Environmental control of plant growth. Academic Press, New York and London, 55—78 (1963).
Logan, K. T.: Adaptations of the photosynthetic apparatus of sun- and shade-grown yellow birch (Betula alleghaniensis Britt.). Canad. Journ. of Botany, **48,** 1681—1688 (1970).
Logan, K. T., Krotkov, G.: Adaptation of the photosynthetic mechanism of sugar maple (Acer saccharum) seedlings grown in various light intensities. Physiol. Plant., **22,** 104—116 (1969).
Loomis, R. S., Williams, W. A., Duncan, W. G.: Community architecture and the productivity of terrestrial plant communities. In: San Pietro, A., Greer, F. A., Army, J. (ed.): Harvesting the sun photosynthesis in plant life. Stead Press, New York—London (1967).
Medina, E., Lieth, H.: Die Beziehungen zwischen Chlorophyllgehalt, assimilierender Fläche und Trockensubstanzproduktion in einigen Pflanzengemeinschaften. Beitr. Biol. Pflanzen, **40,** 451—494 (1964).
Mes, M. G., Aymer-Ainslie, K. M.; Studies on the water relations of grasses I.: Themeda triandra Forsk. South Afric. Journ. of Science **32,** 280—304 (1935).
Moltschanow, A. A.: Die hydrologische Rolle des Kiefernwaldes auf Sandböden. Dt. Bauernverl., Berlin (1957).
(Molcsanov) Молчанов, А. А.: Атмосфера как компонент лесного биогеоценоза. Основы лесной биогеоценологии. Изд. Наука, Москва, 50—90 (1961).
Monsi, M.: Mathematical models of plant communities. In: Functioning of terrestrial ecosystems at the primary production level. Copenhagen, 131—149 (1968).
Monsi, M., Saeki, T.: Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. Jap. J. Bot., **14,** 22—52 (1953).
Müller-Stoll, W. R.: Ökologische Untersuchungen an Xerothermpflanzen des Kraichgaues. Zeitschrift f. Bot., **29,** 161—253 (1935).
Newbould, P. J.: Methods for estimating the primary production of forests. IBP Handbook No. 2 (1967).
(Nicsiporovics, Malofejev) Ничипорович, А. А., Малофеев, В.: О принципах формирования высокопроизводительных фотосинтезирующих систем. Физиол. Раст., **12,** 3—12 (1965).
(Nilszon) Нильсон, Т.: Об оптимальной геометрической структуре растительного покрова. Режим солнечной радиации в растительном покрове. Тарту, 112—146 (1968).
Odum, E. P.: Fundamentals of ecology. 2nd ed., Saunders Co., Philadelphia—London (1959). Third ed. (1971).
Odum, H. T., McConnel, W., Abbott, W.: The chlorophyll A of communities. Publ. Inst Marine Sc., 62—96 (1958).
Okubo, T., Oizumi, H., Hoshino, M.: Chlorophyll amount for analysis of matter production in forage crops. Photosynthesis and utilization of solar energy, level III. experiments (JIBP—PP), 43—46 (1968).
Okubo, T., Kawanabe, S., Hoshino, M.: Seasonal variation of maximal crop growth rate and energy efficiency and their correlation with chlorophyll content of leaves. Photosynthesis and utilization of solar energy, level III. experiments (JIBP—PP Photosynthesis level III. group), 24—29 (1971).
(Oszipova, Hein, Nicsiporovics) Осипова, О. П., Хеин, Х. Я., Ничипорович, А. А.: Активность фотосинтетического аппарата растений, выросших при разной интенсивности света. Физиол. Раст., **18,** 257—263 (1971).
Ovington, J. D., Lawrence, D. B.: Comparative chlorophyll and energy studies of prairie, savanna, oakwood and maize field ecosystems. Ecology, **48,** 515—524 (1967).
Polster, H.: Transpiration. In: Lyr, H., Polster, H., Fiedler, H. J.: Gehölzphysiologie. Fischer Verlag, Jena, 163—183 (1967).
Polster, H., Weise, G., Neuwirth, G.: Ökologische Untersuchungen über den $CO_2$-Stoffwechsel und Wasserhaushalt einiger Holzarten auf ungarischen Sand- und Alkali- (szik) Boden. Arch. f. Forstwesen, **9,** 947—1014 (1960).
Précsényi, I.: A Föld növénytakarója primér produkciójának becslése. Bot. Közl., **58,** 53—58 (1971).
Rawlins, S. L., Gardner, W. R., Dalton, P. N.: In situ measurement of soil and plant water potential. Soil Sci. Soc. Amer. Proc., Madison, **32,** 468—470 (1968).

SAEKI, T.: Interrelationship between leaf amount, light distribution and total photosynthesis in a plant comunity. Bot. Mag. Tokyo, **73**, 55—63 (1960).
SAEKI, T.: Light relations in plant communities. In: Evans, L. T. (ed.) Environmental control of plant growth. Academic Press, New York and London, 79—94 (1963).
SLATYER, R. O.: Plant-water relationship. Academic press, London—New York (1967).
STOCKER, O.: Der Wasser- und Photosynthese-Haushalt mitteleuropäischer Gräser, ein Beitrag zum allgemeinen Konstitutionsproblem des Grastypus. Flora, Abt. B., 56—96 (1967).
(TOOMING) Тооминг, Х.: О факторах, определяющих радиацию приспособления растений. Вопросы эффективности фотосинтеза. Тарту, 26—43 (1969).
TOOMING, H.: Mathematical description of net photosynthesis and adaptation processes in the photosynthetic apparatus of plant communities. Prediction and measurement of photosynthetic productivity (Proc. of the IBP—PP), 103—113 (1970).
TSUNO, Y., KITAKADO, K.: Optimum leaf area index for photosynthesis of rice plant population. Photosynthesis and utilization of solar energy, level III. experiments (JIBP—PP Photosynthesis level III. group), 37—40 (1970).
TURRELL, F. M.: Correlation between internal surface and transpiration rate in mesomorphic and xeromorphic leaves grown under artificial light. Bot. Gaz., **105**, 413—425 (1944).
VEILMEYER, F. J., HENDRICKSON, A. H.: Soil moisture and permanent wilting of plants. Plant physiol., **3**, 355—357 (1928).
VERHAGEN, A. M., WILSON, J. H., BRITTEN, E. J.: Plant production in relation to foliage illumination. Ann. Bot. (London), **27**, 627—640 (1963).
WALTER, H.: Der Wasserfaktor oder die Hydraturverhältnisse. In: Walter, H.: Grundlagen der Pflanzenverbreitung, I. Teil, Standortslehre. Eugen Ulmer Verlag, Stuttgart, 141—350 (1960).
WAREING, P. F., KHALIFA, M. M., TREHARNE, K. J.: Rate-limiting processes in photosynthesis at saturating light intensities. Nature, **220**, 453—457 (1968).
WATSON, D.: The dependence of net assimilation rate on leaf area index. Ann. Bot. (London), **22**, 37—54 (1958).
WHITEMAN, P. C., KOLLER, D.: Estimation of mesophyll resistance to diffusion of carbon dioxide and water vapour. Functioning of terrestrial ecosystems at the primary production level. Copenhagen, 415—419 (1968).
Az ember és a bioszféra (részletek az UNESCO program-tervezetből). MTA Biol. Oszt. Közl., **14**, 383—425 (1971).

# AKUSZTIKUS INGERLÉS HATÁSA MACSKA AGYKÉREG IDEGROSTJAINAK ÉS IDEGVÉGZŐDÉSEINEK SZINAPTIKUS VEZIKULÁIRA

FEHÉR OTTÓ, JOÓ FERENC és HALÁSZ NORBERT

József Attila Tudományegyetem Állatélettani Tanszéke, MTA Szegedi Biológiai Központjának Elektronmikroszkóp Laboratóriuma

Az elektronmikroszkópia, amely az idegrendszer finom-szerkezeti felépítésére vetett fényt, sok fontos szubcelluláris történés feltárásával járult hozzá az ingerület-áttevődéssel kapcsolatos bonyolult folyamatok megismeréséhez. Azt követően, hogy FATT és KATZ (1952) kísérletes bizonyítékokat hoztak arról, hogy az átvivőanyag az idegvégződésekből nem folyamatosan, hanem néhány ezer molekulát tartalmazó csomagokban, kvantumokban szabadul fel, DE ROBERTIS és FRANCHI (1956) kimutatták, hogy az axonvégződésekben nagy számban találhatók ún. szinaptikus vezikulák, melyek nagyságuk alapján DEL CASTILLO és KATZ (1954), valamint WHITTAKER (1970) számításai szerint igen valószínűen a transzmitter kvantumok tartályaiként szerepelnek.

További kérdés volt, hogy a transzmitter kiürülése jár-e változásokkal az axonterminálok morfológiájában, különös tekintettel a szinaptikus vezikulák számára, alakjára, eloszlására nézve. E kérdést vizsgálta DE ROBERTIS és FRANCHI (1956) nyúl retinájának szinapszisain, DE ROBERTIS és FERREIRA (1957) a mellékvese velőállományát beidegző szinaptikus rostokon, HUBBARD és KWANBUNBUMPEN (1968) JONES és KWANBUNBUMPEN (1970) neuromuscularis junction, DYACHKOVA, HÁMORI és FEDINA (1957) ggl. ciliare szinapszisain, PÁRDUCZ és FEHÉR (1971) macska ggl. cervicale superius preganglionáris végződésein.

Az agykérgi szinapszisok ultrastruktúrájának működéssel kapcsolatos változásaira vonatkozó vizsgálatok jóval gyérebb számúak. Ennek oka valószínűleg abban van, hogy bár az agykéreg bizonyos neuroncsoportjainak aktiválása lehetséges, az ingerlés által nem érintett idegelemek nagy tömegéből szinte lehetetlen kiválasztani ill. morfológiai jelek alapján megkülönböztetni azon elemeket, melyek a fiziológiai módszerekkel detektálható működésben résztvesznek. Így érthető, hogy az agykérgi szinapszisok funkcionális morfológiáját főként olyan behatások kapcsán kezdték vizsgálni, melyek alapvető anyagcserefolyamatokat befolyásoló jellegük miatt (YAMAMOTO és munkatársai 1970) vagy az összes sejtet érintő hatékonyságuk folytán (SIEGESMUND és munkatársai 1969) neuronok nagy számán idézték elő, várhatóan, a műkö-

déssel kapcsolatos ultrastrukturális változásokat. Bár YAMAMOTO és SIEGESMUND kísérletei értékes hozzájárulást jelentenek az agykéreg funkcionális morfológiájához, nyitott kérdés maradt azonban, hogy vajon milyen finomszerkezeti változások történnek az idegvégződésekben a fiziológiáshoz közelálló kísérletes ingerlés során, illetve másrészről, a funkció változása (pl. fáradás) tükröződik-e az axonterminálok ultrastruktúráján.

Kísérleteink során ezért azt a célt tűztük ki, hogy adekvát módon ingerelt agykérgi area szinapszisainak finomszerkezetét vizsgáljuk, különös tekintettel a szinaptikus vezikulumok számára, fiziológiai módszerekkel jól regisztrálható működésváltozások és működési feltételek közben. Ennek során macska primer hallókérgét ingereltük koppanásszerű hangingerekkel 20 cps frekvencia mellett és megvizsgáltuk, hogy a másik oldali kontrollhoz képest vannak-e ultrastrukturális következményei a hosszan tartó (30—45 min), a kiváltott potenciálok amplitúdóját erősen csökkentő ingerlésnek.

## Vizsgálati anyag és módszer

Kísérletünkben 9 db 2—3 kg súlyú kifejlett macskát használtunk. Chloraloseval ill. pentobarbitallal altatott, illetve éterrel felületesen altatott, majd Flaxedyllel (2 mg/kg) immobilizált éber állatok idegvégződéseit tanulmányoztuk. A kísérletet a koponya felnyitását követő 1—2 órás pihentetés után kezdtük meg. A gyrus ectosylvius anterior területéről a kiváltott potenciálokat gömbvégű ezüstelektróddal vezettük el és DISA Elektromyograph-fal regisztráltuk. Az ingerlést megelőzően a jobboldali (kontroll) kéregterületről elektronmikroszkópos rögzítés céljaira vettünk ki anyagot. Ezt követően a baloldali hallókérget a jobb fülbe helyezett mikrofon útján 20/sec frekvenciájú koppanó hangingerekkel 30—45 percig ingereltük. Ingerlés közben vettük ki anyagainkat az ingerelt primer hallókéregből, s a kontroll anyaggal együtt Karnovsky-rögzítőben (1965) fixáltuk. 4 órás rögzítés (+2—4° C) után 12 órás pufferes mosás, majd a szokásos ethanolos víztelenítés következett és az anyagszeletkéket araldítba (Durcupan, Fluka) ágyaztuk be.

Amint azt SZENTÁGOTHAI és HÁMORI (1970) vizsgálatai kimutatták, a specifikus afferensek főként a kéreg 4. rétege magasságában kapcsolódnak a pyramissejtekhez. Blokkjainkat félvékony metszetek toluidin-kék festéssel történt vizsgálata alapján válogattuk és Porter—Blum ultramikrotom segít-

1. *ábra.* Macska g. ectosylvius anterior félvékony metszete toluidinkékkel festve. Az elektron mikroszkópos vizsgálat céljaira kiválasztott területet a képen feltüntetett szakasz jelzi. × 150
*2. ábra.* Elektronmikroszkópos felvétel a kontroll oldali agykéreg 4. rétegéből. A neuropil szinaptizáló (S) és nem szinaptizáló (Ns) idegrostjaiban szinaptikus vezikulumok (sv) láthatók. M: mitochondrium, a nyíl a posztszinaptikus membrán megvastagodására mutat. × 23 500
*3. ábra.* Elektronmikroszkópos felvétel az ingerelt oldali gyrus ectosylvius anterior 4. rétegének neuropiljéből. S: szinaptizáló —, Ns: átfutó idegrostok. M: mitochondrium. A nyíl posztszinaptikus membrán-megvastagodásokra mutat. × 30 000

ségével csupán az agykéreg 4—5. rétegéből készítettünk finomszerkezeti vizsgálatok céljaira alkalmas vékony metszeteket. Értékelésre már csak az ezüstszínű, kb. azonos vastagságú orientált metszetek kerültek, melyeket REYNOLDS (1963) szerint ólomcitráttal kontrasztoztunk. Vékony metszeteinkről azonos nagyítású felvételeket készítettünk Tesla BS 242 D készülékkel; nagyobb felbontást igénylő vizsgálatainkat JEM 6 HS (MTA KOKI, Budapest) elektronmikroszkópon végeztük.

Statisztikai értékelésünkben kontroll- és ingerelt anyagunk képein planimetriásan megmértük a Gray I. típusú szinaptizáló terminálok, valamint az egyes felvételeken található nem szinaptizáló idegvégződések területét. A lemért területeken megszámoltuk a szinaptikus vezikulákat és azt később minden esetben 1 $\mu^2$-ra vonatkoztattuk. A különböző átmérőjű axonkeresztmetszeteket 0,1—1 $\mu^2$ között 0,1 $\mu^2$-ként növekedő kategóriákba soroltuk és a csoportokba eső idegrostok vezikulasűrűségét (vezikula/$\mu^2$) átlagoltuk. Kiszámítottuk és ábráinkon jeleztük az azonos kategóriába tartozó, ingerelt és kontroll keresztmetszeti területek vezikulasűrűsége közötti eltérések szignifikanciáját (kettős t próba).

Munkánk mintegy 2500 axonprofil elemzésének eredményeit foglalja össze.

## *Eredmények*

Anyagainkból készített félfinom metszet toluidinkék festés utáni fénymikroszkópos képét mutatja az 1. ábra. Az elektronmikroszkóposan tanulmányozott kéregminták képét mutatja a 2. ábra, mely a nem ingerelt kéreg 4.—5. rétegének egy részletét képviseli. Az ingerelt agykéreg ugyanazon rétegeinek egy részletét mutatja a 3. ábra. Az, hogy az anyagok rögzítése kielégítő volt, az extracelluláris rés megtartott méretéből, valamint a mitochondriumok intakt alakjából, cristáiknak épségéből megítélhető. Ismertetendő kvantitatív adataink világosan mutatják, hogy kimerítő akusztikus ingerlés figyelemre méltó hatást gyakorolt a primer hallókéreg 4—5. rétegében található axonterminálok vezikula-sűrűségére.

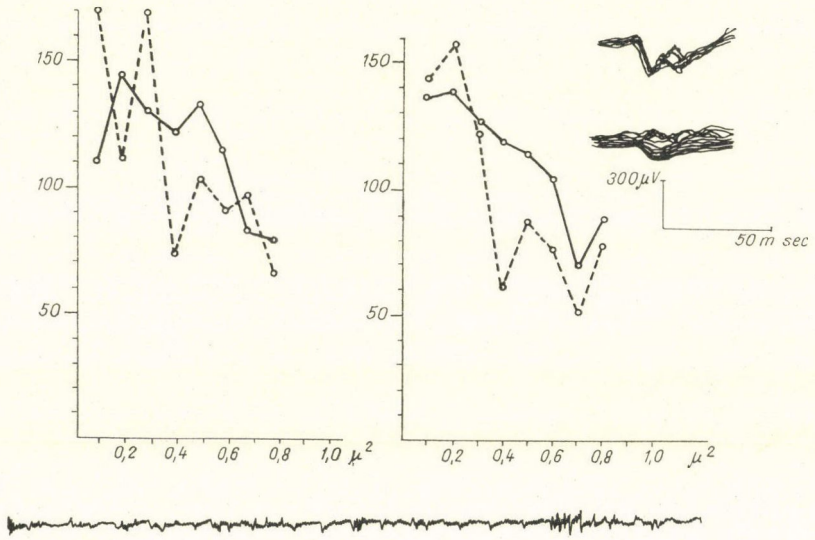
## *Éber macskán végzett vizsgálatok*

Éber immobilizált macska agykérge élénk spontán aktivitást mutat, melyből a kiváltott potenciálok két- vagy háromfázisú megjelenésük alapján megkülönböztethetők (4. ábra). Ugyancsak szembetűnő az akusztikus kiváltott potenciálok frekvenciafüggése is, ami azt jelenti, hogy 20 cps ritmikus click ingerlés esetén néhány másodperc után erős csökkenést mutatva, az ingerlés végéig ezen a szinten maradnak.

A vezikulasűrűség változásait éber macskán végzett ingerlés hatására, a szinaptizáló és nem szinaptizáló axonrészletekben a 4. ábra mutatja. Az

abszcisszán a különböző rostkategóriák keresztmetszeti területe van megadva $\mu^2$-ban, az ordinátán pedig a $\mu^2$-ként mért vezikulaszám van ábrázolva.

A szinaptizáló axonrészletek vezikulasűrűségében az ingerlés jelentős változásokat hozott. A 0,1 és 0,3 $\mu^2$-os átmérőjű axonokban a vezikulasűrűség jelentősen és statisztikailag szignifikáns módon emelkedett, a 0,2 $\mu^2$-os átmérőjűekben, továbbá a 0,4—0,6 $\mu^2$-os kategóriákban csökkent, az ennél vastagabbakban nem változott.




*4. ábra.* Vezikulasűrűség változások éber macska agykérgében akusztikus ingerlés hatására. Ordináta: vezikulasűrűség (vezikulaszám/$\mu^2$), abszcissza: axonkeresztmetszet $\mu^2$-ban kifejezve. Folytonos vonal: ingerlés előtt kivett jobboldali kéregminta adatai. Szaggatott vonal: ingerlés után kivett baloldali kéregminta adatai. Baloldali diagram: szinaptizáló axonok adatai. Jobboldali diagram: nem szinaptizáló axonok adatai. Jobboldalt fent: kiváltott potenciálok képe az ingerlés első másodperceiben, alatta: ugyanez 45 perc ingerlés után. Alul: a kéreg alaptevékenysége. Kalibrálás: 300 $\mu$V, 50 msec.

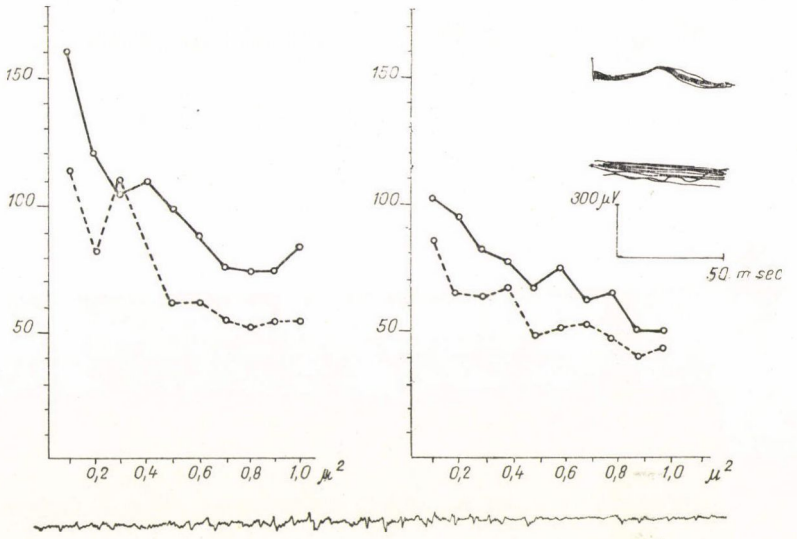
A nem szinaptizáló axonrészletekben a vezikulaszám egyedül a 0,2 $\mu^2$-os kategóriában emelkedett valamelyest, a 0,4—0,6 $\mu^2$-os átmérőknél lényegében ugyanolyan csökkenést látunk, mint a szinaptizálóknál, s ezek statisztikailag szignifikánsnak bizonyultak. A 0,7 és 0,8 $\mu^2$-os kategóriáknál kis és nem szignifikáns csökkenés mutatkozott.

Jellegzetesnek tartjuk a vezikulasűrűség eloszlását, ami a nem ingerelt axonok esetében mutatkozik a különböző rostkategóriák között. A sűrűség a kisebb átmérőktől a nagyobbak felé szinte monoton módon csökken. Ez a tendencia az összes többi kísérletekben is érvényesült. Figyelemre méltó, hogy a vezikulasűrűség változásai a szinaptizáló axonrészletekben sokkal kifejezettebbek. Ez arra mutat, hogy a vezikula-dinamika a szinaptikus felszínek közelében a legerősebb.

### *Vizsgálatok pentobarbitállal altatott macskákon*

A több azonos módon feldolgozott macska hallókérgében észlelhető vezikulasűrűség változásokat az 5. ábra mutatja.

A vezikulasűrűség csökkenő tendenciája kis keresztmetszetektől a nagyobbak felé még szembetűnőbb. A fárasztó 20 cps ingerlés itt egy kivételével minden rostkategóriában csökkentette a vezikulaszámot, néhány esetben szignifikánsan, egyedül a 0,3 $\mu^2$-os rostkategóriánál maradt a sűrűség válto-




*5. ábra.* Vezikulasűrűség változások pentobarbitallal altatott macskák agykérgében akusztikus ingerlés hatására. Jelölések ugyanazok, mint a 4. ábrán.

zatlan. Nem szinaptizáló axonrészletekben itt is csökkenés van. Szembetűnő az is, hogy a nem szinaptizáló axonok vezikulasűrűsége, különösen a kis átmérőknél, jóval alacsonyabb.

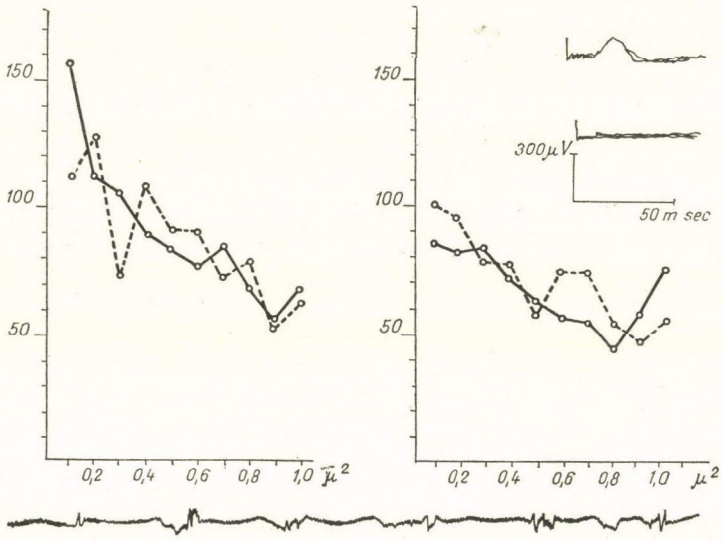
### *Vizsgálatok chloralose-val altatott macskákon*

Az eddig ismertetett általános vonások mellett chloralose anesztéziában több érdekes jelenség kerül előtérbe. A szinaptizáló axonrészletekben a 0,1 és 0,3 $\mu^2$-os kategóriáknál van lényeges és szignifikáns csökkenés ingerlés hatására, míg a többiek változatlanok maradnak (6. ábra). A nem szinaptizáló axonrészletekre chloralose anesztéziában az ingerlésnek gyakorlatilag semmi hatása sincs.

Az agykéreg spontán elektromos aktivitása az anesztézia ilyen mélységében csekély, a kiváltott potenciálok amplitúdója a pentobarbital anesztéziához és az éber állapothoz képest jóval kisebb.

### *Az eredmények megbeszélése*

Habár meglehetősen bonyolult biokémiai változásokról vannak ismereteink, amelyek az idegvégződések regulációs mechanizmusaiban jönnek létre ingerlés alatt főként a transzmitter készlet felhasználása és következményes pótlása miatt, mégis a finomszerkezeti változások,melyek ezt a folyamatot kísérik, szinte kizárólag a szinaptikus vezikulák számában (PÁRDUCZ és FEHÉR 1971), és megoszlásában (PERRI és mtsai 1971) történt eltolódásokra koncentrálhatók.




*6. ábra.* Vezikulasűrűség változások chloraloséval altatott macskák agykérgében akusztikus ingerlés hatására. Jelölések ugyanazok, mint a 4. ábrán

A szinaptikus ingerületáttevődés és az ultrastrukturális változások korrelációjára nézve legtöbb adat a perifériás ingerületátviteli struktúrákon végzett vizsgálatok révén áll rendelkezésünkre.

DE ROBERTIS és FERREIRA (1957) a mellékvese velőállományt beidegző n. splanchnicus rostok 100/sec frekvenciával történő ingerlése után az axonterminálokban a vezikulaszám növekedését tapasztalták. 400/sec frekvenciájú ingerlés esetén, mely a transzmitter felszabadulás gyors kimerülését eredményezte, a n. splanchnicus végződéseiben a vezikulák számának csökkenéséhez vezetett. HUBBARD és KWANBUNBUMPEN (1968) patkány rekeszizom neuromuscularis junctióján azt találta, hogy a médium magas K-koncentrációja okozta fokozott acetilkolin felszabadulás mellett a szinaptikus vezikulák száma csökkent. JONES és KWANBUNBUMPEN (1970) hemicholinium és ingerlés hatására a szinaptikus vezikulák számának csökkenését és a mitochondriumok

duzzadását észlelték ugyanezen a preparátumon. PÁRDUCZ és FEHÉR (1971) a macska felső nyaki ganglionjának axonterminál jaiban cholin-deficiens oldattal való perfúzió alatt ingerlés hatására a vezikulaszám csökkenését és a mitochondriumok duzzadását tapasztalták. Hasonló eredményre jutottak patkány ganglionon PERRI és mtsai (1971) is.

Ezen adatok morfológiai ekvivalensét jelentik PATON és PERRY (1953) eredményeinek, melyek az átvivőanyag mobilizációjára vonatkoznak a macska felső nyaki ganglionjában. Megállapitásaik szerint a zátvivőanyagoknak a végződésekben jelenlevő tartalékából az egyes impulzusok azonos hányadot szabadítanak fel, de közben a szintézis következtében a raktár pótlódik is. Így frekvens ingerlés következtében a raktár nagysága és az impulzusonként felszabaduló átvivőanyag mennyisége exponenciálisan csökken. Végül, bizonyos idő múltán egyensúly áll be az átvivőanyag felszabadulás és pótlás között, s az áttevődés egyenletesen alacsony szintre áll be. PÁRDUCZ és FEHÉR (1971) nézete szerint az ingerelt axonterminálok csökkent vezikulaszáma ezt a szintet tükrözi. Lehetségesnek tartják, hogy cholinhiány körülményei között a vezikulák falának felépítésében résztvevő cholinfoszfatidák az átvivőanyag szintézisére felhasználódnak.

Az axonvégződések szinaptikus vezikuláinak száma tehát centrális és perifériás ingerületátviteli struktúrákban a funkcionális állapotnak megfelelően nőhet és csökkenhet. Az itt idézett adatokból úgy tűnik, hogy az átvivőanyag felszabadulása a vezikulák egy részének destrukciójával és a vezikuláknak a szinaptizáló felszínhez való csoportosulásával jár. Ugyanakkor a vezikulák az axon proximális szakaszai felől pótlódnak. Míg az ingerlés intenzitása mérsékelt, a szétesett vezikulák restitúciójára az axonterminál képes, sőt a vezikulák száma nőhet is. Kimerítő ingerlés a vezikulák számának csökkenéséhez vezet.

A kísérleteinkben észlelhető vezikulasűrűség változásokat fenti előfeltevések alapján törekedtünk értelmezni.

Mint FRENCH, VERZEANO és MAGOUN (1953a) megállapította, a perifériáról származó ingerületek egyrészt a specifikus afferens rendszereken át érik el a megfelelő agykérgi areákat, másrészt belépnek az agytörzsi formatio reticularisba és ennek izgalmi állapotát növelik. A formatio reticularis ingerületét mint diffúz agytörzsi projekciós rendszer a kéreg minden területére átadja s azok ébrenléti tónusát biztosítja. Midőn tehát akusztikus ingerlést végzünk s annak agykérgi hatásait regisztráljuk, számolnunk kell mind a specifikus afferenseken át, mind a nemspecifikus agytörzsi projekciós rendszeren át érkező impulzusok hatásaival.

Mielőtt kísérleteink értelmezésébe bocsátkoznánk, meg kell emlékeznünk kiértékelési módszerünk néhány inherens nehézségéről. A vezikulasűrűség vizsgálata során az axonokat átmérőjük alapján 0,1 $\mu^2$-os léptékben csoportosítottuk. Természetes, hogy az axonkeresztmetszetek átmérője semmit nem mond

arról, hogy az illető axonok milyen eredetűek, különösképpen ha számításba vesszük, hogy ugyanazon axon, elágazások után, vékonyabb átmérővel jelenik meg. Egy bizonyos diaméterű rostkategóriában tehát bennfoglaltatnak a thalamocorticalis, reticularis és kérgi interneuron eredetű axonok egyaránt. Ha funkcionális megterhelésre egyes axondiaméterek esetében vezikulasűrűség változásokat tapasztalunk, úgy ebből csupán az a következtetés vonható le, hogy azon diaméterekben thalamikusan, vagy reticularis úton stimulált axonok vannak többségben. Ez a következtetés is csak akkor állja meg a helyét, ha feltételezzük, hogy a működés az azonos eredetű axonok vezikulasűrűségét azonos irányban befolyásolta.

Éber állatban a frekvens akusztikus click-ingerlés a primer hallókérgen kiváltott potenciálokat idéz elő, melyek az ingerlés kezdetétől számított néhány másodpercen belül erősen csökkennek (Bremer és Stoupel 1962). Saját vizsgálataink szerint ez a szinaptikus áttevődés fáradása miatt következik be (Fehér, Hunya 1971), melynek alapja a terminálok átvivőanyag raktárainak kimerülése. Ennek tulajdonítjuk, hogy a 0,2 $\mu^2$-os, továbbá a 0,4 — 0,6 $\mu^2$-os szinaptizáló rostkategóriákban a vezikulasűrűség csökkent. A specifikus thalamocorticalis axonok végződései feltehetően e csoporthoz tartoznak. Ugyanakkor a 0,1 és 0,3 $\mu^2$-os kategóriák a vezikulasűrűség emelkedését mutatják. Ezek az akusztikus ingerlés által aktivált formatio reticularis neuronok végződéseit képviselnék, melyeket az akusztikus ingerlés bár stimulál, de nem merít ki.

Ezt a magyarázatot látszik támogatni a pentobarbital anesztéziában végzett kísérletek eredménye is. A pentobarbital French, Verzeano és Magoun (1953b) szerint a formatio reticularis működést kikapcsolja, a belőle regisztrálható kiváltott potenciálokat megszünteti.

Ilyen módon anesztetizált macska agykérgében a vezikulasűrűség fokozódását sehol nem tapasztaltuk; az éber macskán végzett kísérlet alapján reticularis axonterminálnak tartott egyik kategória (0,3 $\mu^2$) változatlan marad, az összes többi a vezikulasűrűség csökkenését mutatja.

A nem szinaptizáló axonrészletekben szintén csupán vezikulaszám csökkenés található.

A reticularis neuronok kikapcsolása a pentobarbital által tehát azt eredményezi, hogy az akusztikus ingerlés nem vezet a vezikulasűrűség emelkedéséhez egyik axonkategóriában sem, sőt az 0,1 $\mu^2$-os csoportokban is most már csökkenés lép előtérbe.

A pentobarbitalnak a formatio reticularisra kifejtett hatásmechanizmusára vonatkozóan némi útbaigazítást látszanak adni Diamond és mtsai (1970) kísérletei. Ezekben bizonyítást nyert, hogy e szer a vér-agy gáton történő kolin transzportot 70%-kal csökkenti. Több adat szól amellett (Ilyutchenok 1970), hogy a formatio reticularis axonjai cholinerg természetűek. Itt látszik érdemesnek megemlíteni azon eredményünket (Párducz és Fehér 1971),

melyet macska ganglion cervicale superiusán kaptunk, és amely szerint kolin jelenléte a perfúziós folyadékban feltétlenül szükséges az áttevődés kimerítő ingerlés alatti fenntartásához. Mivel az áttevődés természete kolinerg típusú a felső nyaki ganglion preganglionáris idegvégződéseiben, valamint ezen túlmenően kimerítő ingerlés kolinhiány esetén a vezikulasűrűség csökkenését eredményezi, így, habár közvetlen bizonyítékunk erre vonatkozóan jelenleg nincs, feltételezhető, hogy a pentobarbital által létrehozott kolinhiány úgy inaktiválhatja a reticularis neuronokat, hogy gátolja a transzmitter szintézishez szükséges utánpótlását.

Chloraloséval anesztetizált macskákon a spontán agykérgi tevékenység erősen csökkent, a kiváltott potenciálok amplitúdója szintén. Ez már a formatio reticularis depressziójában túl a kérgi neuronok tevékenységének előrehaladt blokkolására utal. Ebben az állapotban az ingerlés hatása csak a 0,1 és 0,3 $\mu^2$-os kategórián mutatkozik szignifikáns vezikulasűrűség csökkenés formájában, míg a többi rostkategória lényegében érintetlen marad. A mélyebb anesztézia a specifikus afferens ingerek hatását már erősen korlátozza és ultrastrukturális változások már csak a thalamocorticalis impulzusok által közvetlenül érintett axonokban találhatók.

Tény, hogy a chloralose anesztéziában végzett kísérletek esetében 0,2 és 0,3 $\mu^2$-os axonok fordított viselkedést mutatnak a pentobarbitálos kísérlethez képest. Ez a minimális diaméterbeli eltérésen alapuló különbség lehet egyéni variáció következménye, de eredhet a preparálás folyamatából is.

Kísérleteink tehát az akusztikus ingerlés jól definiálható hatásait mutatták ki macska hallókéreg axonterminálisain. A kimerítő ingerlés a specifikus afferenseken és a velük közvetlen kapcsolatban álló neuronokban a vezikulasűrűség csökkenését, a felszálló reticularis rendszer axonjaiban, ha az aktív volt, a vezikulasűrűség emelkedését idézték elő. Funkcionális morfológiai jelek alapján kísérleti módszerünkkel az axonvégződések e két csoportját lehet megkülönböztetni az agykéregben.

A vezikulasűrűség változások főként a vékony, szinaptizáló axonrészletekben voltak kifejezettek. Ez arra mutat, hogy a vezikula szétesés és pótlódás dinamikája az axonterminálok közelében a legkifejezettebb. Úgy tűnik, hogy az ingerlés serkentőleg hat a vezikulák mozgására a perifériás axonrészletek felé. Mérsékelt ingerlés esetén ez a vezikulasűrűség növekedéséhez vezethet, erős, kimerítő ingerlés a vezikulák tömeges szétesését idézi elő, melynek kapcsán a terminálisokban csak a szinaptikus felszín körül tömörülő kevésszámú vezikula látható.

## Összefoglalás

1. Szerzők 20 cps frekvenciájú koppanó hangingerekkel akusztikus ingerlést végeztek éber, pentobarbitallal és chloraloséval altatott macskákon és elvezették a hallókérgi kiváltott potenciálokat.

2. 45 perces ingerlés után mintát vettek a baloldali hallókéregből elektronmikroszkópos vizsgálatok céljaira. Kontrollként a nem ingerelt jobboldali hallókéreg szövetmintái szolgáltak. Standard elektronmikroszkópos feldolgozás után összehasonlították a kontroll és ingerelt kéreg axonvégződéseinek szinaptikus vezikulasűrűségeit. Az axonokat 0,1 $\mu^2$-ként emelkedő keresztmetszetű csoportokba sorolták, az azonos keresztmetszetű axonok vezikulaszám átlagait a kontroll és ingerelt oldalon összehasonlították, és a különbségek szignifikanciáját a kettős t próba segítségével kiszámították.

3. Éber macskában akusztikus ingerlés hatására a 0,1 és 0,3 $\mu^2$ keresztmetszetű axonokban szignifikáns emelkedés, a 0,2 és a 0,4—0,6 $\mu^2$ keresztmetszetűekben szignifikáns csökkenés volt tapasztalható a vezikulasűrűségben. A nem szinaptizáló axonokban csak csökkenés volt megfigyelhető.

4. Pentobarbitallal altatott macskákban az ingerlés minden szinaptizáló axonkategóriában csökkentette a vezikulasűrűséget, kivéve a 0,3 $\mu^2$ keresztmetszetű axonokat.

5. Chloraloséval altatott macskán az ingerlés hatása csupán a 0,1 és 0,3 $\mu^2$-os axonok vezikulasűrűség csökkenésében nyilvánult meg.

6. Szerzők feltételezik, hogy azon axonkategóriák, melyek vezikulasűrűség növekedést mutattak, a reticulocorticalis neuronokhoz tartoznak, melyeket az ingerlés, bár elér, de nem merít ki.

A vezikulaszám csökkenést mutató axonok a thalamocorticalis pályához tartozhatnak, melyet az ingerlés a kiváltott potenciálok tanúsága szerint szinaptikus fáradás állapotába hoz.

## IRODALOM


Bremer, F., Stoupel, N.: Arch. ital. Biol. **100**, 399—414 (1962).
Del Castillo, J., Katz, B.: J. Physiol. **124**, 560—573 (1954).
Diamond, J.: Arch. Neurol. **24**, 333—339 (1970).
Dyachkowa, L. N., Hámori, J., Fedina, L.: Dokl. Akad. Nauk. USSR **172**, 957—959 (1957).
Fatt, P., Katz, B.: J. Physiol. **117**, 109—128 (1952).
Fehér, O., Hunya, P.: Információ Elektronika **6**, 218—224 (1971).
French, J. D., Verzeano, M. Magoun, H. W.: Arch. Neurol. **69**, 505—518 (1953a).
French, J. D., Verzeano, M. Magoun, H. W.: Arch. Neurol. **69**, 519—529 (1953b)
Hubbard, J. I., Kwanbunbumpen, S.: J. Physiol. **194**, 407—420 (1968).
Ilyutchenok, R. Yn., Linevich, U. S.: Neuropharmacology **9**, (433—440) (1970).
Jones, S. F., Kwanbunbumpen, S.: J. Physiol. **207**, 31—50 (1970).
Karnovsky, M. J.: J. Cell. Biol., **27**, 137 (1965).
Mikeladze, A. L.: Folia Morphologica **17**, 420—431 (1969).
Palade, G. E.: Anat. Rec. **118**, 335—336 (1954).
Palay, S. L.: J. biophys. biochem. Cytol. **2**, Suppl. 193—202 (1956).
Párducz, Á., Fehér, O., Joó, F.: Brain Res. **34**, 61—72 (1971).
Paton, W. D. M., Perry, W. L. M.: J. Physiol. **119**, 43—57 (1953).
Perri, V., Raviola, E., Raviola, G., Sacchi, O.: Proc. Int. Union Physiol. Sci. München 448 p. (1971).
Reynolds, E. S.: J. Cell. Biol., **17**, 208—212 (1963).
De Robertis, E., Ferreira, E.: J. biophys. biochem. Cytol. **3**, 611—614 (1957).
De Robertis, E., Franchi, C. M.: J. biophys. biochem. Cytol. **2**, 307—318 (1956).
Siegesmund, R. A., Sances, A., Larson, S. J.: J. neurol. Sci. **9**, 89—96 (1969).
Szentágothai, J., Hámori, J.: Acta Physiologica Acad. Sci. Hung., **37**, 348 (1970).
Whittaker, V. P.: „Excitatory synaptic mechanisms" című könyv. Kiadó: Per Andersen — Jan K. S. Jansen Universitetsforlaget 1970 Oslo—Bergen—Tromsö
Yamamoto, C., Bak, I. J., Kurokawa, M.: Exp. Brain Res. **11**, 360—372 (1970).

# PATKÁNY VÖRÖSVÉRTESTEK $K^+$, $Rb^+$ ÉS $Cs^+$ TRANSZPORT KINETIKÁJÁNAK ÖSSZEHASONLÍTÁSA*

GYÖRGYI SÁNDOR

Semmelweis Orvostudományi Egyetem Biofizikai Intézete, Budapest

A sejtbiológiában általában három értelemben beszélnek membránról: 1. *Morfológiailag* a membrán a sejt külső határolója, amely festéssel láthatóvá tehető, elektronmikroszkópos vizsgálatok szerint réteges szerkezetű. 2. *Kémiai* értelemben a membrán a sejt szelektív szétbontásakor jelentkező meghatározott összetételű és megoszlású frakció. 3. *Fiziológiai* értelemben a membrán egy sajátos struktúra, amelynek segítségével magyarázzuk a permeabilitási viszonyokat, az egyes anyagok transzportját, eloszlását. E meghatározásokat a következő *biofizikai* (és *biokémiai*) értelemben vett definícióval egészíthetjük ki: a membrán olyan molekuláris rendszer, amely struktúrájánál fogva, a benne levő energiaforrás hatására — molekuláris kölcsönhatások révén — szabályozza és fenntartja a rajta keresztül végbemenő anyag- és energiatranszportot. Ennek alapján a membrán biofizikai kutatások célja elsősorban az, hogy egyrészt a molekuláris *struktúrát* vizsgálja fizikai szerkezetvizsgáló módszerekkel (elektronmikroszkóp, röntgen-diffrakció, infravörös spektroszkópia, ESR, NMR), másrészt a *transzport kinetikát* tanulmányozva, kinetikai modellek (többrekeszes rendszer modell, fenomenológikus, molekuláris modell) segítségével adjon felvilágosítást a membrán funkció mechanizmusára — lehetőleg molekuláris szinten. A rohamos fejlődés mindkét területen csak az utóbbi években indult meg, amikor egyrészt a kísérleti technika finomodása, másrészt a kiértékelési lehetőségek bővülése elérhető közelségbe hozta a molekuláris folyamatok vizsgálatát.

Az említett fejlődés (CHAPMAN, 1970) ellenére a membránok struktúrájáról még viszonylag keveset tudunk. Ugyanakkor a radioaktív izotópok alkalmazása és különösen a számítógépes kiértékelés lehetősége nagymértékben megkönnyíti a membránból és a környező két közegből álló összetett rendszerben lejátszódó folyamatok kinetikai vizsgálatát. A következőkben egy konkrét problémával kapcsolatban néhány ilyen lehetőséget szeretnék röviden megemlíteni.

* Elhangzott a Semmelweis Orvostudományi Egyetem Biofizikai Intézetének és a Debreceni Orvostudományi Egyetem Biofizikai Intézetének „Biológiai folyamatok kinetikája, különös tekintettel a membránokon keresztül történő transzportokra" címmel tartott kerekasztal konferenciáján (1971. június).

1. *Kísérleteinkben* a hasonló fizikai tulajdonságú $K^+$, $Rb^+$ és $Cs^+$ ion transzportját vizsgáltuk patkány vörösvértestek esetében $^{42}K$, $^{86}Rb$ ill. $^{137}Cs$ izotópok alkalmazásával. A vizsgálatokhoz normál táplálékon tartott, kb. 200 gr súlyú albíno patkányok frissen vett, heparinnal alvadásgátolt vérét használtuk. A 37 °C-os vérhez adtuk hozzá a radioaktív izotópot (az esetek nagyobb részénél kettős jelzést alkalmazva), valamint — a 4. pontban ismertetendő módszernél — az inaktív anyagokat.

Annak ellenére, hogy a $Rb^+$ és $Cs^+$ ionok koncentrációja és élettani szerepe elhanyagolható a $K^+$ jelentőségéhez képest, a három ion transzportparamétereinek összehasonlítása jó lehetőséget nyújt a biológiai membránokban végbemenő iontranszport mechanizmusának tanulmányozásához.

Kinetikai vizsgálataink során együtt tárgyaltuk a három ion aktív és passzív transzportját. Tekintettel arra, hogy a következőkben ismertetendő modellek nem igénylik a membránon keresztül végbemenő ionáramlást fenntartó erők ismeretét, hanem csak az influx és efflux sebességének mérését, úgy gondoljuk ez a tárgyalási mód indokolt.

Az előzőekben ismertetett kísérleti körülmények között a vér egy zárt rendszernek tekinthető, amelyben a plazma és a vörösvértestek között stacionárius állapot áll fenn. A plazmához adott radioaktív izotóp aktivitásának csökkenését, ill. a vörösvértest aktivitás növekedését mérve — az izotópkinetika elméletének megfelelően — lehetőség van az állapotot jellemző kinetikai állandók meghatározására, ill. mérésére (SHEPPARD és BEYL, 1951; SHEPPARD, 1962; DEFARES és SNEDDON, 1964; GÁRDOS, HOFFMAN és PASSOW, 1969).

2. *A kétrekeszes rendszer* modell segítségével a három ion viselkedését egymástól függetlenül tanulmányozhattuk. $K^+$ és $Cs^+$ esetében az extracellulárisan hozzáadott izotóp elhanyagolható volt ezen ionok fiziológiás koncentrációja mellett, így a dinamikus egyensúlyi állapot feltétel megvalósult. A plazmához adott $^{86}Rb$ hordozója azonban többszörösen meghaladta a fiziológiás szintet, ezért a két rendszer modellt kiterjesztettük a nettó fluxus esetére is. A részletes levezetést elhagyva a végeredmény:

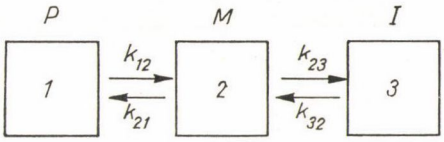
$$\frac{R_2(t)}{R_1(0)} = \frac{k_{12}}{k_{12}+k_{21}} \left(1 - e^{-(k_{12}+k_{21})t}\right)$$

$R_1(0)$ a $t = 0$ időpontban a plazmához adott összes aktivitás, $R_2(t)$ pedig a vörösvértestek aktivitását jelzi $t$ időpontban. $k_{12}$ a plazma → vörösvértest, $k_{21}$ pedig az ellenkező irányú transzport valószínűségével arányos transzfer koefficiens.

A $^{42}K$, $^{86}Rb$, ill $^{137}Cs$ izotóppal végzett kísérletekben kapott mérési eredményeket a legkisebb négyzetek módszerével illesztve a fenti függvényhez megkaptuk a $k_{21}$ és $k_{12}$ konstansokat.

3. *Háromrekeszes rendszer modell.* Az izotópkinetikai módszer lehetőséget ad összetettebb rendszerek matematikai leírására, a számítógépes kiértékelés

pedig a kapott bonyolult függvények megoldására. Biológiai, orvosi izotópvizsgálatokban sokszor előfordul, hogy több egymással különböző módon kapcsolatban álló rekeszre osztható rendszer egyik részében mérjük a radioaktivitás időfüggését, s ebből kvantitatív következtetést kívánunk levonni az egyes rekeszek közötti átmenetek valószínűségére vonatkozóan. Az ilyen rendszerekben az egyes rekeszek aktivitásának időbeli változása első közelítésben lineáris elsőrendű differenciálegyenletekkel írható le. A rekeszek számának csupán a számítógép kapacitása szab határt, valamint az a nagyon fontos




$$k_{ij} = \frac{1}{S_i} \frac{dS_{ij}}{dt}$$

*1. ábra.* A háromrekeszes rendszer modell sémája. P: plazma, M: membrán, I: intracelluláris tér. $k_{12}$, $k_{21}$, $k_{23}$, $k_{32}$ az egyes rekeszek közötti transzportot jellemző koefficiensek.

körülmény, hogy a mérési eredmények sok esetben nem tartalmaznak elegendő információt nagyszámú kinetikai paraméter kiszámításához, különösen ha azok a közvetlenül vizsgált rekesztől távolabb eső átmenetekre vonatkoznak. A fentiek figyelembevételével kísérleti eredményeinket háromrekeszes modell segítségével is kiértékeltük. Erről valamivel részletesebben szeretnék beszélni.

Feltételeztük, hogy a plazmán (P) és az intracelluláris téren (I) kívül a membrán is egy külön fázist, egy rekeszt (M) képvisel a rendszerben. Az alkalmazott modell az 1. ábrán látható.

A háromrekeszes rendszerünket zártnak tekintve, adott ion koncentrációjának megváltozását az egyes rekeszekben lineáris differenciálegyenletekkel írtuk le:

$$\frac{dS_1}{dt} = k_{21} S_2 - k_{12} S_1$$

$$\frac{dS_2}{dt} = k_{12} S_1 + k_{32} S_3 - k_{21} S_2 - k_{23} S_2$$

$$\frac{dS_3}{dt} = k_{23} S_2 - k_{32} S_3$$

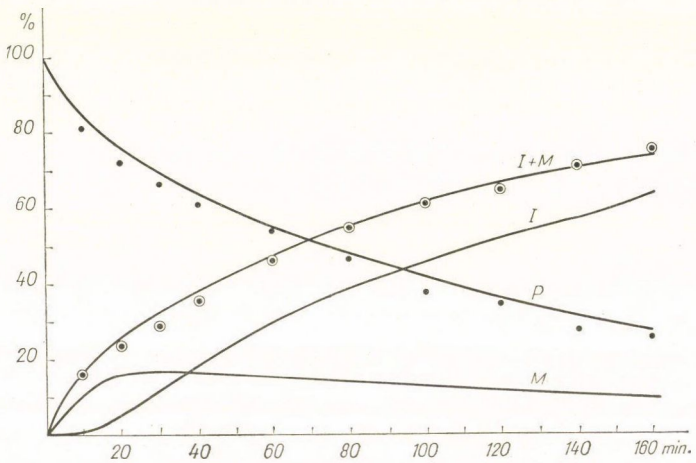
$S_i$, ($i = 1, 2, 3$), az i. rekeszben levő adott ion koncentrációja, $k_{12}$, $k_{21}$, . . . . ., általában $k_{ij}$ pedig az egyes rekeszek közötti iontranszportot jellemzi, ez utóbbiak az alkalmazott kísérleti körülmények között állandóak.

A fenti differenciálegyenletek nemcsak az inaktív anyagra írhatók fel, hanem a megfelelő radióaktív izotópokra is. Esetünkben a plazmát tekintettük 1. rekesznek, ehhez adtuk a radioaktív izotópot, amelynek mennyiségét százalékban adtuk meg. Így az egyenletrendszer megoldásánál $S_1(0) = 100$, $S_2(0) = S_3(0) = 0$ kezdeti feltétellel élhettünk.

A differenciálegyenlet-rendszer megoldása után az i. rekesz koncentrációjának változására

$$S_i = A_0 + A\, e^{-\alpha t} + B\, e^{-\beta t}$$

alakú kifejezést kapunk. Ilyen függvénnyel közelítve a kísérletileg mérhető $S_i = S_i(t)$ görbét, az exponenciálisok együtthatói és kitevői, majd ezekből az iontranszportot jellemző $k_{ij}$ koefficiensek kiszámíthatók. A differenciálegyenlet-rendszer megoldását, ill. a görbeillesztést MEDA-41 TA analóg számítógéppel végeztük el, s a potenciométerek állásából a transzport koefficiensek közvetlenül leolvashatók voltak. Egy $^{42}K$-mal végzett kísérlet analóg számítógéppel kapott eredményei a 2. ábrán láthatók:

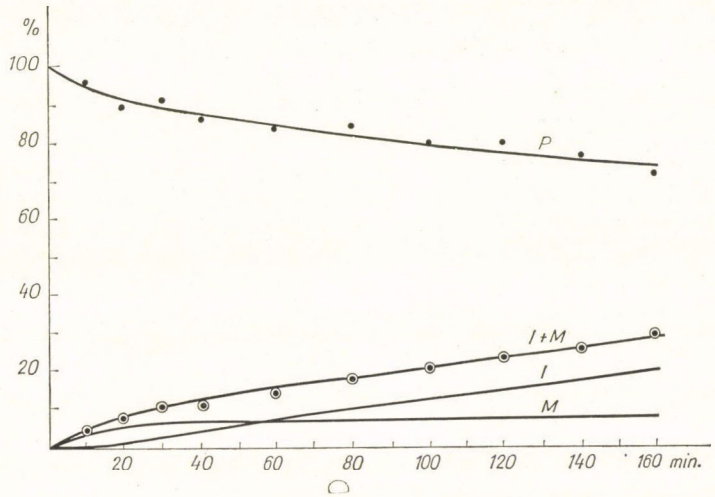



*2. ábra.* Kísérletileg mért vörösvértest (⊙) és plazma (●) $^{42}K$ aktivitás értékek és az analóg számítógéppel kapott elméleti görbék. (P: plazma, M: membrán, I: intracelluláris tér, I + M: vörösvértest aktivitás időfüggését leíró görbe)

Az ábra a kísérleti értékeket, valamint az elméleti görbéket mutatja. Mind a plazma, mind a membrán + intracelluláris tér aktivitás alapján kapott kísérleti pontokhoz illesztettünk elméleti görbét.

Ezután még kirajzoltattuk külön a membrán (M) és külön az intracelluláris tér (I) aktivitásváltozását is, amelyek kísérletileg nem mérhetők.

$^{86}Rb$ esetében az előzőhöz nagyon hasonló görbéket kaptunk, míg a $^{137}Cs$ aktivitás változását a 3. ábra mutatja.




*3. ábra.* Kísérletileg mért vörösvértest (⊙) és plazma (●) $^{137}Cs$ aktivitás értékek és az analóg számítógéppel kapott elméleti görbék. (P: plazma, M: membrán, I: intracelluláris tér, I + M: vörösvértest aktivitás időfüggését leíró görbe).

A következő táblázat az analóg kiértékelés során kapott transzport koefficiens értékeket foglalja össze.

**1. táblázat**

| | $k_{12}$ | $k_{21}$ | $k_{23}$ | $k_{32}$ |
|---|---|---|---|---|
| | x $10^{-4}$ $s^{-1}$ | | | |
| $K^+$ | 9,2 | 37 | 23 | 0,33 |
| $Rb^+$ | 14 | 42 | 27 | 0,38 |
| $Cs^+$ | 4,6 | 46 | 9,1 | 0,30 |

Amennyiben az egyes ionokat hasonlítjuk össze, akkor elsősorban a $k_{12}$ és $k_{23}$ esetében találunk lényeges különbséget. Ha feltételezzük, hogy $k_{12}$, a plazma-membrán átjutási állandó, kvantitativ jellemzője az extracelluláris ion-membrán kölcsönhatásnak, azt mondhatjuk, hogy a $Rb^+$ ion nagyobb affinitással kötődik a membrán külső falához, mint a $K^+$ vagy a $Cs^+$. Ezt telítési kinetikai vizsgálataink is megerősítették (l. alább a 4. pontot). Ugyanakkor a $k_{23}$-ban kapott különbség arra utal, hogy a $Cs^+$ sokkal kisebb valószínűséggel szakad le a membrán belső falán, mint a másik két ion. A $Rb^+$ és $K^+$ összehasonlítása esetén a már említett, $k_{12}$-ben meglevő különbségen kívül jellemző a másik három közel egyforma, átlagban 15%-os megemelkedése, ami egyértelműen mutatja a $Rb^+$ transzport $K^+$-nál nagyobb

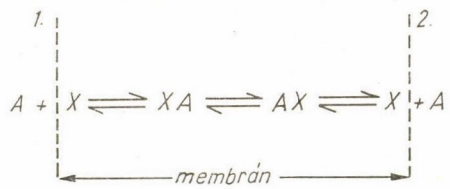
sebességét. A $Cs^+$ ismert viselkedését a $k_{12}$-ben mutatkozó különbség írja le, a $k_{23}$ és $k_{32}$ alacsonyabb értékei pedig még jobban kiemelik a másik két iontól való eltérést.

A kísérleti eredmények jelenlegi pontossága mellett azok kiértékelésére a lineáris háromrekeszes rendszer modellt kielégítőnek találjuk. További független paraméterek bevezetése (pl. a membrán két rekeszre bontása révén) azok bizonytalanságának nagymérvű megnövekedését, s ezzel a már említett okok miatt a kiértékelés pontatlanabbá válását eredményezné.

A továbbiakban egy más oldalról történő megközelítést szeretnék ismertetni.

*4. Az ionok kölcsönhatásának jellemzése reakciókinetikai modell felhasználásával.* Az aktívan transzportáló rendszerek általában többféle molekula, vagy ion szállítására képesek, s ezek a hasonló struktúrájú és funkciójú anyagok gátolják egymás transzportját. Ez a megállapítás érvényes a vörösvértestek $K^+$, $Rb^+$ és $Cs^+$ transzportjára is (SACHS, 1967; SACHS és WELT, 1967).

A kompetíció mértékének kvantitatív jellemzéséhez a hasonló típusú folyamatoknál alkalmazott reakciókinetikai leírást használtuk. Ismeretes, hogy minden olyan esetben, amikor a transzportfolyamat specifikus kémiai folyamathoz kötött, a fluxus valamilyen nem lineáris (rendszerint hiperbola) függvénye a transzportált anyag koncentrációjának (SNELL és mtsai, 1965). Esetünkben a kémiai reakció az ion és az „átvivő hely" specifikus reakciója. A folyamatot a 4. ábrán látható séma szemlélteti:




*4. ábra.* Specifikus reakcióhoz kötött transzport sémája. A: transzportált anyag, X: „átvivő hely"

*A* anyag transzportja csak AX közbeeső állapoton keresztül lehetséges. X-ről nem tudunk közelebbit, de a tárgyalás szempontjából ez nem is lényeges. Az 1. oldalról a 2. oldal felé irányuló egyirányú áramlás azáltal áll elő, hogy a

$$K = \frac{[A] \cdot [X]}{[AX]}$$

egyensúlyi állandó az 1. oldalon jóval kisebb ($K_1 \ll K_2$) és a három ionra nézve egy oldalon is különböző. AX fluxusa a membránban:

$$I_{AX} = p_{AX}([AX]_1 - [AX]_2)$$

ahol $p_{AX}$ az AX komplex mozgékonyságától, a membrán vastagságától függő permeabilitási állandó. Az előző összefüggést felhasználva és figyelembe véve, hogy X összes mennyisége $[X_T] = [X] + [AX]$ az egyenlet így módosul:

$$I_{AX} = p_{AX}\left(\frac{[A]_1[X_T]_1}{[A]_1 + K_1} - \frac{[A]_2[X_T]_2}{[A]_2 + K_2}\right)$$

Izotópos kísérletekben, ha az aktivitást a kísérlet kezdetén az 1. oldalhoz adjuk és rövid, 10—15 perces inkubálás után mérjük a vörösvértestek izotópfelvételét, azaz $[A]_2 \approx 0$, az egyenlet egyszerűsödik:

$$I_{AX} = p_{AX}\frac{[A]_1[X_T]_1}{[A]_1 + K_1}$$

Ez egy tipikus telítési kinetikai összefüggés, amely bár elhanyagolásokat tartalmaz, jól alkalmazható a kompetitív hatások jellemzésére. A Lineweaver-Burk féle reciprok ábrázolással a tengelymetszetek megadják az ion és a membrán kölcsönhatását jellemző K értékét, valamint a membránra jellemző $p_{AX} \cdot [X_T]$ szorzatot.

Kísérleteinkben adott ion növekvő koncentrációjának függvényében mértük a fluxust másik ion, mint gátló anyag jelenlétében vagy anélkül. A mérési pontokra a súlyozott legkisebb négyzetek módszerével illesztettük az egyeneseket. A számolt korrelációs együttható mindhárom esetben szignifikáns ($p < 0{,}001$), ami a fenti összefüggés alkalmazhatóságát igazolta. Az inhibitor nélküli és az inhibitorral kapott egyenesek közös ordináta metszéspontjai ($p_{AX}[X_T]$) pedig a három ion azonos transzport mechanizmusára utalnak. A számszerű eredmények közül kiemelném a három ionra kapott egyensúlyi konstans reciprokainak arányát, amely a membrán kötőhelyhez való affinitás sorrendjét jellemzi: Rb : K : Cs = 1,5 : 1 : 0,37.

A sorrend megegyezik azzal, amit a háromrekeszes rendszerrel $k_{12}$ értékeire kaptunk, azaz a $Rb^+$ nagyobb a $Cs^+$ kisebb valószínűséggel lép kölcsönhatásba a membránnal, mint a $K^+$. Számszerű egyezést nem is várhatunk, egyrészt a két kísérlet egészen eltérő körülményei miatt (az utóbbinál pl. nem állt fenn a dinamikus egyensúlyi állapot), másrészt azért, mert a $k_{12}$ kinetikai állandó, ill. K egyensúlyi állandó különböző molekuláris folyamatokat jellemez.

Bár az eddig említett három kinetikai módszer segítségével sikerült a vörösvértestek $K^+$, $Rb^+$ és $Cs^+$ transzportját kvantitatíve leírni és összehasonlítani, végső célunk a molekuláris folyamatok felderítése, az eltéréseknek molekuláris kölcsönhatások szintjén történő értelmezése. Ezzel kapcsolatban a részletesebb tárgyalás helyett itt most csak néhány gondolatot emelnék ki.

A kinetikai módszerekkel kapott transzport állandók több lépésből álló molekuláris folyamatot jellemeznek. Ilyen energiaigénylő elemi lépés

lehet például a transzportfolyamat első fázisában az ionok hidrátburkának részleges elvesztése, a még részben hidratált ion bejutása a membránba stb. Nyilvánvaló, hogy az egyes lépések energiaigénye függ az ion méretétől, hidrátburkától, hidratációs energiájától azaz a vizsgált három ion esetében különböző értékű. Miután azonban ez a függés a kísérleti eredmények szerint nem lineáris, az elemi kölcsönhatások természetének ismeretében (vagy azokat feltételezve), megfelelő matematikai modell felhasználásával lehetőség van az ionok átjutási valószínűségét megszabó kölcsönhatások megkeresésére — más szóval a molekuláris folyamat megközelítésére.

Talán már az eddigiekből is kitűnik, hogy hasonló feladatokkal állunk szemben, mint amilyeneket pl. kémiai folyamatok termodinamikai leírásánál vagy szilárdtestfizikai problémák megoldásánál már esetleg megoldottak. Természetesen nem arról van szó, hogy biológiai rendszerünket egyszerű oldatnak vagy rendezett kristálynak tekintsük, hanem, hogy a hasonló típusú folyamatok leírására használt, általánosabb érvényű matematikai apparátust, elméleti fizikai meggondolásokat alkalmazzuk a bizonyos tekintetben hasonló biológiai rendszerünkre. Ezen a ponton azután ismét találkozik a biofizikának a bevezetőben — talán kissé önkényesen — definiált két ága, amennyiben molekuláris szinten már formailag sem lehet elkülöníteni a struktúra és funkció vizsgálatát, a kettőnek az élő anyagban meglevő egysége a kutatás módszereiben is kifejezésre jut.

## IRODALOM


Chapman, D.: The Chemical and Physical Characteristics of Biological Membranes. Membranes and Ion Transport 23—63 (1970).

Defares, J. G., I. N. Sneddon: The Matematics of Medicine and Biology 533 (1964).

Gárdos, G., J. F. Hoffman, H. Passow: Flux Measurements in Erythrocytes. Laboratory Techniques in Membrane Biophysics 9—20 (1969).

Sachs, J. R.: J. Clin. Invest. **46**, 1433 (1967).

Sachs, J. R., L. G. Welt: J. Clin. Invest. **46**, 65 (1967).

Sheppard, C. W., Gertrude E. Beyl: J. Gen. Physiol. **34**, 691 (1951).

Sheppard, C. W.: Basic Principles of the Tracer Method 10 (1962).

Snell, F. M., S. Shulman, R. P. Spencer, C. Moos: Biophysical Principles of Structure and Function 325 (1965).

# AZ ÉLŐ RENDSZEREK SZERVEZŐDÉSÉNEK VIZSGÁLATA I.

GÁNTI TIBOR

REANAL Finomvegyszergyár, Budapest

## Az alapelvek

A tudomány története során sokan és sokféle úton próbálták az élő és élettelen közötti különbség lényegét megfogalmazni. Leeuwenhoek a baktériumok leírásánál a mozgást használta egyetlen életkritériumként. Csak 1826—27-ben mondta ki egymástól függetlenül Cagniard de La Tour és Theodor Schwann, hogy a nem mozgó gömbszerű élesztőtestek élőlények és Berzelius még 1839-ben is szembeszállt ezzel az állítással: „Yeast is a mere catalyst. It is no more living than a precipitate of alumn." (idézi MARQUAND, 1968).

A 19. században az élőlényeket felépítő speciális anyagokra terelődött a hangsúly (HUZELLA, 1933, HALL, 1969). Engels az életet a fehérjetestek létezési módjaként definiálta (ENGELS, 1963). A mai értelemben vett fehérjefogalom azonban csak a 20. század első éveiben alakult ki, amikor Hoffmeister és E. Fischer a peptidkötés természetét feltárták (BRUCKNER, 1961) és így ENGELS fehérjefogalma nem azonos a mai fehérjefogalommal. De ENGELS „A természet dialektikájában" részletesen kifejti, hogy mit ért fehérjefogalom alatt, s ez körülbelül a mi protoplazmafogalmunkkal egyezik meg (ENGELS 1963). A fehérjetestek létezési módja kifejezés tehát nem egy meghatározott vegyületféleség, hanem egy működő, bonyolult anyagi rendszer létezési módját jelenti. A protoplazmát jelölte meg az élet hordozójául többek között Rudolf Höber és Claude Bernard is (idézi KAHANE, 1965). A 20. században a DNS szerepének feltárásával ismét feléledt az élő anyag fogalma, olyannyira, hogy azokat a nem biológiai jellegű polimer molekulákat amelyeknél elkerülhető a polimerizáció folyamán a természetes terminálódás, élő polimereknek nevezték el. (SZWARC, 1970). Sokan a géneket, vírusnukleinsavakat élő anyagnak tekintik.

A 20. században egyre erősödik az a felismerés, hogy az élet egy speciális rendszer sajátossága. „A simple organism must consist of parts A, B, C, D and so on, each of which can multiply only in presence of all, or almost all, of the others" (HALDANE, 1934). E koncepció részletes kidolgozását Bertalanffy végezte el számos munkájában: az eredmények összefoglalása „Problems of Life" című könyvében találhatók (BERTALANFFY, 1952). Az organizmikus koncepciónak számos követője akadt napjainkig (lásd pl. BLANDINO, 1969,

AGAR, 1951), sőt a rendszerelmélet, mint önálló tudományág kifejlődése lehetővé tette, hogy az élő rendszerek problémáit kifejezetten rendszerelméleti úton közelítsék meg. (J. G. MILLER, 1965a., 1965b., 1965c.). De azok akik nem rendszerelméleti úton vizsgálják az élet alapjelenségeit, az élőlények alapvetően rendszer voltát ugyancsak hangsúlyozzák (BERNAL, 1971, FRANK, 1962, BAUER E., 1967, PICKEN, 1960, LWOFF, 1962, KISZELY, 1970, stb). Különösen világosan kitűnik az élőlény rendszer voltának középpontba állításának hasznossága a biológia és kibernetika igen gyümölcsöző kapcsolatának eredményeiből (STANLEY—JONES, 1960, SZENTÁGOTHAI J., 1963, MILSUM, 1966 stb.).

Elfogadva kiindulási alapként azt, hogy minden élőlény rendszer, amely a nem élőtől rendszerének speciális tulajdonságai következtében különbözik, e cikkben azokat a legalapvetőbb rendszertörvényeket veszem vizsgálat tárgyává, amelyek az élő rendszerek funkcionális szerveződését leírják. Az elmélet alapjai könyv alakban megjelentek (GÁNTI, 1971), bár az elmélet egyik alapvető gondolata, — az élő rendszerek két funkcionális alaprendszerre bontása — jóval korábban napvilágot látott (GÁNTI, 1966). Közvetlenül az elmélet publikálása után hasonló problémákat tárgyaló, de eltérő módszereket felhasználó elmélet került publikálásra MANFRED EIGEN tollából (EIGEN, 1971). Bár a két munka egymástól függetlenül készült, egymáshoz szorosan kapcsolódnak, sőt egymást kiegészítik. EIGEN a problémák megoldását irreverzibilis kinetikával, tisztán fenomenológikus úton kísérli meg, kimondva, hogy az eredmények nem használhatók fel ilyen rendszerek konstruálására. A jelen dolgozatban ismertetett elmélet determinisztikus utat követ azzal az igénnyel, hogy ilyen rendszerek megkonstruálása irányába továbbfejleszthető legyen. Az EIGEN elmélet kiindulási alapja egy a kibernetikában használatos „fekete dobozzal" analóg információs doboz, amelynek a belső felépítését nem tárgyalja, de vizsgálja a viselkedését. A jelen elmélet olyan rendszerek determinisztikus leírását kívánja nyújtani, amelyek az „információs doboz" belső működésének megfelelhetnek.

Az ilyen rendszerek egzakt tárgyalása csak matematikai úton lehetséges és ez a biológiában is érvényes (ERNST J., 1971). A biológia matematizálása viszont nem nélkülözheti a biológia saját jelrendszerének kialakítását: a kvantummechanika matematikai apparátusa az összetettebb kémiai reakciók leírására túl bonyolulttá válik, s ezért a kémia kénytelen megmaradni saját jelrendszere mellett. De a kémiai jelrendszer a makromolekulák szintjén már alkalmazhatatlan, ezért a makromolekuláris kémia új jelrendszert vezetett be. Az élő rendszerek felé vezető bonyolultabb kémiai rendszerek tárgyalásánál mindezek nem bizonyulnak elégségesnek, ezért további új jelek bevezetése válik szükségessé. Az új jelek kialakításánál arra törekedtem, hogy lehetőleg továbbfejleszthetők legyenek egy speciális biológiai jelrendszer megteremtése felé.

Az élő rendszerek vizsgálatához mindenekelőtt azt kellene tudnunk, hogy mit és mikor tekinthetünk élőnek. E területen, amint azt számosan ki is mondják, meglehetős zűrzavar uralkodik (RIZSKOV, 1962, KAHANE, 1965, HALDANE, 1934, MORISON, 1971). Ezért a már említetteken kívül is születtek javaslatok azokra a kritériumokra, amelyek vonatkozásában az élő alapvetően különbözik az élettelenektől. Van aki elfogadná a szaporodást (és az ebben inkluzive bennelevő öröklődést) egyetlen kritériumnak, vannak akik Pasteur nyomán a termelt anyagok optikai aktivitását, mások a szénizotópok eloszlási arányát találják jellemzőnek. HALDANE igen sok szempontot vetett fel, róla írja MARQUAND, hogy 35 éven keresztül írt az élet természetéről és eredetéről és minden megjelent cikkében legalább egy új elképzelést felvetett. Mindezek arra utalnak, hogy a klasszikus életjelenségeket nem fogadhatjuk el kiindulási alapnak. Sőt, a molekuláris biológia az elmúlt 20 év folyamán olyan új felfedezések és szemlélet kialakításához vezetett, amelyeket az élet kritériumainak felállításánál semmi esetre sem lehet figyelmen kívül hagyni. Ezért nem kerülhető el az életjelenségek felülvizsgálata és új életkritériumok felállítása. Az életjelenségek kritikai vizsgálata eredményeiről egy későbbi közleményben számolok be.

## Az életkritériumok

Az élet összetett *folyamat*, amely speciális *anyagi rendszerben* megy végbe. Az élet tehát nem valamely anyagfajta (pl. nukleinsav vagy fehérje), hanem egy anyagi rendszer sajátossága és csak az a rendszer és csak akkor tekinthető élőnek, amiben és amikor a speciális folyamatok végbemennek. E folyamatok jellegzetes jelenségeket, az ún. életjelenségeket eredményezik, amelyek alkalmasak arra, hogy az élő rendszereket az élettelentől megkülönböztessük s így az élet kritériumaként használjuk.

Azoknak a kritériumoknak, amelyek segítségével az élő és élettelen rendszereket megkülönböztetjük:

*a)* Minden élőlényre jellemzőek kell hogy legyenek a legegyszerűbbtől a legbonyolultabbakig;

*b)* Bár az egyes jelenségeket külön-külön élettelen rendszerek is mutathatják, ezek összességével csak élő rendszerek rendelkezhetnek. (DANTEC, 1910)

## A javasolt kritériumok

1. *Az a rendszer, amelyik a fenti folyamatok produkálására képes, lehet működő és működőképes, de nem működő állapotban.*

Működő állapotukban e rendszerek *élnek*, működőképes állapotban *nem élnek, de életképesek*. Ez utóbbi állapot jelenti a latens életnek, klinikai halálnak, nyugvó magvaknak, tojásnak, petének, beszáradt mikroorganiz-

musoknak, jégbefagyott élőlényeknek megfelelő állapotot, feltehetően ilyen állapotban vannak a lombhullató növények télen. A rendszerben bekövetkező olyan irreverzibilis változás, amelyik azt működésképtelenné teszi, jelenti a halált.

2. *Az életet hordozó rendszernek belső lényegéből fakadóan (inherensen) egységnek kell lennie.*

Egy rendszert akkor tekinthetünk egységnek, ha tulajdonságai (rendszer voltából eredően) nem tehetők össze additív módon részeinek sajátosságaiból, és nem osztható olyan részekre, amelyek a rendszer egészének a tulajdonságait viselik. AGAR az előbbit (AGAR W. E., 1951), BERTALANFFY az utóbbit hangsúlyozza (BERTALANFFY, 1952) amikor a rendszer egységéről beszél.

A biológiában az egység általában a térbeli elkülönítettség fogalmához kapcsolódik. De az egység térbeli elkülönítettsége a biológiában sem szigorú következetességgel valósul meg. Az állatvilágban összenőtt ikrekkel találkozunk. Ismeretesek olyan halak, amelyben a hím rátapadva a nőstény testére azzal úgy egybenő, hogy még vérkeringésük is összekapcsolódik (WENDT, 1965). Az indiai fügefa az ágai végéből lelógó léggyökereken keresztül új fákat hoz létre s a kalkuttai növénykertben több mint egy hektárnyi kiterjedésű olyan erdőt hoztak létre, amelyben minden fa összefügg az előzővel (HUXLEY J., 1936). A mikroszkópos szintet vizsgálva kiderül, hogy a szervezet sejtjei között gyakran plazmahidakat találni, amelyek a membránokon áttörve kontinuitást hoznak létre az egyes sejtek között (AGAR, 1951), és úgynevezett kapuk (gap) biztosítják a metabolikus kommunikációt a szeparált sejtek között is (GILULA et al, 1972).

Az egység fogalma tehát még klasszikus biológiai értelmezésben sem érthető kizárólagosan térbeli zártságként s ha a molekuláris szintet nézzük, ez a határ tovább bomlik, hiszen a szervezet sejtjei között állandó molekulacsere van, s a molekulák többségéről nem lehet kijelenteni, hogy azok valamelyik sejthez tartoznának végérvényesen. A rendszert és a rendszer egységét funkcionálisan kell felfogni s a funkcionális egységnek magából a rendszer felépítéséből kell következnie.

3. *Az élő rendszernek anyagcserét kell folytatnia.*

Anyagcsere alatt azt értjük, hogy a rendszer szempontjából külsőnek tekinthető környezetből különböző vegyületek, anyagok, esetleg energia jutnak aktív vagy passzív módon a rendszerbe, a rendszert alkotó anyagokkal kémiai reakciókba lépnek, a reakciók termékei a rendszer belső anyagainak szabályozott termelését és energiaellátását eredményezik és a felesleges termékek a rendszerből aktív vagy passzív úton eltávoznak.

4. *A rendszernek homeosztatikus részrendszert kell tartalmaznia.*

A homeosztázis azonban csak a külső-belső változások észlelésén és az azokra adott aktív válaszok révén, vagyis az ingerlékenységen keresztül valósulhat meg. *A homeosztázis kritériuma tehát az ingerlékenység kritériumát is magában foglalja.*

Külön kell definiálnunk, hogy mit értünk homeosztatikus részrendszer alatt. Annak ellenére, hogy a fogalom megalkotása óta a biológiában és a kibernetikában egyaránt sokat foglalkoztak a homeosztázissal, biológiai mibenléte nem tisztázott. Ezért itt a homeosztatikus tulajdonság meglétének eldöntésére *olyan általános kritériumot kell választanunk, melyet ha a rendszer teljesít, akkor biztosan homeosztázisban van.* A kritérium állandósági kritérium lesz, mert egy működő rendszer akkor van homeosztázisban, ha a külső körülmények változása ellenére a belső körülmények időben állandóak. (Finomabb vizsgálattal ez az állandóság egy normálérték körüli oszcilláció is lehet.) Biokémiai és biofizikai rendszerekről lévén szó, állandósági kritériumnak a szabadenergia állandóságát célszerű választani. *Így ha egy folyamatrendszer tartalmaz olyan részrendszert, amelyre nézve igaz, hogy*

$$\Delta F_H = 0 \qquad (1)$$

ahol $\Delta F_H$ a homeosztatikus részrendszer szabadenergia változása, akkor az a folyamatrendszer homeosztatikus képességgel — és egyben ingerlékenységgel rendelkezik.

Az ingerlékenység ebben a megfogalmazásban annyit jelent, hogy az élő organizmus a külső környezet változásaira éppen homeosztatikus rendszere segítségével reagál úgy, hogy a hatást külső anyagok átalakítása révén nyert energiaváltozás segítségével kompenzálja, miközben homeosztatikus rendszere változatlanul egyensúlyban marad. Itt szükséges megjegyezni, hogy a klasszikus termodinamika nem egyensúlyi állapotban levő rendszerekre szigorúan nem érvényes, és így a homeosztázis kritériumának irreverzibilis termodinamikai vizsgálatát is szükséges elvégezni. A jelen dolgozatban az élő rendszerek energetikai és termodinamikai tulajdonságait nem tárgyaljuk, ez későbbi munkák feladata.

5. *Az élő rendszernek időbeli programot biztosító részrendszert kell tartalmaznia.*

Az élőlényekben lezajló folyamatok egy része meghatározott időbeli sorrendiséget (pl. mitózis, differenciálódás), valamint sajátidőt (pl. generációs idő) mutat.

6. *Az élő rendszernek belső szabályozó mechanizmussal kell rendelkeznie, ami a genetikai információ és a homeosztatikus részrendszer összműködését biztosítja.*

7. *Az élő rendszernek a rá vonatkozó genetikai információkat részrendszerében kell tudnia tárolni.*

Bizonyos értelemben minden rendszer hordozza a saját felépítésére és működésére vonatkozó információkat. Az élő rendszerek speciális — és a természetben egyedülállónak látszó — sajátossága, hogy tartalmaznak egy olyan részrendszert, a genetikai állományt, amely nemcsak a részrendszerre vonatkozóan, de a rendszer egészére nézve is hordoz információkat.

Lehetséges, hogy ez utóbbi három kritériumot ugyanaz a részrendszer is teljesítheti, a prokariotákban pl. a DNS-metabolizmus feltételezhetően mindhárom funkciót kielégíti. A gerincesekben a programozó rendszer nagyrészt ismeretlen, a szabályozó szerepet főként az idegrendszer és a hormonális rendszer tölti be, míg a genetikai információtárolást és reprodukálást változatlanul a DNS végzi.

8. *Növekedés-szaporodás.*

Egyetlen kritériumba azért lettek összevonva, mert nem mindig függetleníthetők egymástól. Az egysejtűeknél a növekedés a szaporodási folyamat egy része, a soksejtűek növekedése viszont alapjaiban sejtjeik szaporodásából ered.

9. *Öröklődő változékonyság.*

Az öröklődést a szaporodás inkluzíve magában foglalja. A szigorúan vett öröklődés azonban csak homológ populációk kialakulására adna lehetőséget, ezért az élővilág kifejlődéséhez az öröklődő változékonyság jelenléte is nélkülözhetetlen.

10. *Evolúcióképesség.*

Az öröklődő változékonyság kritériuma nem tartalmaz kikötést arra vonatkozóan, hogy a létrejött változatok életképesség szempontjából egyenértékűek-e. Ezért az evolúcióképességet külön kritériumként szükséges kezelni s ez azt jelenti, hogy létrejött változatok között adott körülmények esetén életképességi különbségek lehetnek, az egyik a másik rovására képes túlszaporodni.

## Az élő rendszer definíciója

A fenti életkritériumok a hely- vagy helyzetváltoztató mozgás kivételével az összes klasszikus életjelenséget magukban foglalják, de egyrészt azokat is szigorúbb megfogalmazásban, másrészt olyan új kritériumokat is tar-

talmaznak, amelyeket a molekuláris biológia eredményei sugallnak számunkra. Így azt állíthatjuk, hogy ezek az életkritériumok több kötöttséget tartalmaznak az élő rendszerekre vonatkozóan, mint a klasszikus életjelenségek.

Megvizsgálva e tíz életkritériumot kitűnik, hogy azok két csoportba sorolhatók. Az első csoport (1—7) olyan, amellyel minden élőlénynek minden időpontban rendelkeznie kell. Még időszakosan sem képzelhető el olyan élőlény, amelyik nem rendelkezik a homeosztázis, vagy az anyagcsere képességével, vagy amelyik nem hordozza a rendszerre vonatkozó információkat, vagy szabályozás nélkül működne. Minthogy e *hét kritérium képességének egyidejű jelenléte abszolút módon szükséges* minden egyed életéhez, ezeket *abszolút életkritériumoknak* nevezzük.

A fennmaradó három kritérium abszolút módon szükséges az *élővilág* kifejlődéséhez és fennmaradásához, de az *egyedi életnek nem kritériumai.* Az ivartalanított állatok potenciálisan is szaporodásképtelenek, a kiöregedett szervezetek sem a növekedés, sem a szaporodás képességével nem rendelkeznek, mégis élnek. Az öröklődő változékonyságról és evolúcióképességről ez szemléleti úton látható be. Minthogy a 8—10. kritérium nem az egyedi életnek, hanem csak az élővilágnak, az élővilág létének kritériumai, ezeket az abszolút életkritériumokkal szembeállítva *potenciális életkritériumoknak* nevezzük.

Ha a potenciális életkritériumok az egyedi életnek nem kritériumai, akkor *minden olyan rendszer, amely az abszolút életkritériumokat kielégíti élő rendszer,* függetlenül a rendszer konkrét felépítési módjától, beleértve a rendszer anyagát képező vegyületfajtákat is. *Ez a definíció a továbbiakban kifejtendő elmélet kiindulási alapja.* E definíció egyben lehetővé teszi, hogy az élet törvényszerűségeit annak konkrét megvalósulási módjától (pl. a földi élet mai formájától) elvonatkoztatva, teljes általánosságban tárgyaljuk.

## Az élő rendszerek hierarchiája

A definíció birtokában sem lehet az egész élővilágra kiterjedő egységes szerveződési törvényeket felállítani, mert az élővilágban a szerveződésnek legalább két szintje fordul elő. A soksejtűek olyan élő rendszerek, amelyeknek az elemei maguk is élő rendszerek, s így szerveződési törvényeiknek egyszerűbb élő rendszerek bonyolultabbakba való szerveződésére kell vonatkozniok. Swannak ezt a felfedezését Engels a biológia egyik legnagyobb eredményeként emlegeti (Engels, 1963). Hertwig továbbmenve 3 szerveződési szintet feltételez (Huzella, 1933). A kétszeres szerveződés elve végigvonul a biológiai irodalmon (Haldane, 1934, Hall, 1969, Laurence, 1960, Agar, 1951 stb.), a biológusok azonban vizsgálataiknál ettől gyakran eltekintenek. Bár az életkritériumoknak mindkét szervezettségi szintre helytállóknak kell lenniük, a két szint rendszereire eltérő szerveződési törvények vonatkozhatnak.

(MÜLLER, és GÁNTI, 1971). A jelen dolgozatban a második szinttel, az úgynevezett szekunder élet szerveződési törvényeivel nem foglalkozunk.

Az utóbbi időben számos jel mutat arra, hogy a sejt — vagy a sejtek egy része — maga is tartalmaz további élő egységeket, a mitokondriumokat (RAVEN, 1970, FLAVELL, 1971) és a kloroplasztokat (RIDLEY és LEECH, 1970). Mivel a kérdés még nem egyértelműen tisztázott, ettől eltekintve a továbbiakban a sejteket olyan élő egységeknek tekintjük, amelyek további élő egységekre már nem bonthatók fel. Az ilyen rendszereket a továbbiakban *primer élő rendszereknek* nevezzük.

Bár a felsorolt életkritériumok minden élő rendszerre nézve igazak, a továbbiakban a definícióra támaszkodva csak a primer élő rendszerek szerveződési törvényeit vizsgáljuk.

## Homeosztatikus kémiai reakciórendszer

Egy homeosztatikus kémiai reakciórendszernek az életkritériumok közül az 1. és 4. pontot kell kielégítenie azzal a megszorítással, hogy a folyamatoknak kémiai folyamatoknak, kémiai reakcióknak kell lenniük. Ez a kritérium maga után vonja, hogy a homeosztatikus kémiai reakciórendszernek *nyílt* rendszernek kell lennie. A 4. pontban a homeosztázis feltétele,

$$\Delta F_{\mathrm{H}} = 0$$

a feltétel csak *zárt* (de nem izolált) rendszerre nézve állhat fenn. A két feltétel egyszerre csak úgy teljesíthető, ha a homeosztatikus reakciórendszer egésze nyílt, de tartalmaz zártnak tekinthető és a homeosztázist biztosító részrendszert. Ezt a kémiai körfolyamatok teljesítik.

Vizsgáljuk meg az alábbi, háromtagú reakcióciklust:

$$\sum_{i=1}^{3} X_i \rightarrow \left[\begin{array}{ccc} A_1 & \rightarrow & A_2 \\ & \nwarrow \quad \swarrow & \\ & A_3 & \end{array}\right] \rightarrow \sum_{i=1}^{3} Y_i \tag{2}$$

ahol $X_i$ a kiindulási anyagokat, $Y_i$ a reakciótermékeket, $A_i$ pedig a körfolyamat belső komponenseit jelenti. A rendszer az alábbi részfolyamatokra bontható:

$$\begin{aligned} A_1 + X_1 &\rightarrow A_2 + Y_1 \\ A_2 + X_2 &\rightarrow A_3 + Y_2 \\ A_3 + X_3 &\rightarrow A_1 + Y_3 \end{aligned}$$

összegezve: $X_1 + X_2 + X_3 \rightarrow Y_1 + Y_2 + Y_3$

vagy: $$\sum_{i=1}^{3} X_i \rightarrow \sum_{i=1}^{3} Y_i \tag{3}$$

Az összegezésből világosan kitűnik, hogy a rendszer működése két folyamatra választható szét: az $X_i \rightarrow Y_i$ átalakulásra, amely nyílt folyamat és a rendszer működéséhez szükséges energiát szolgáltatja, továbbá az összegezésben meg sem jelenő $A_i \rightarrow A_i$ körfolyamatra, amelyből anyag ki- és belépés nincsen, s így zártnak tekinthető része a folyamatrendszernek. Mivel e zárt folyamatrész egy körülfordulás után minden szempontból *eredeti állapotába* tért vissza, tehát többek között az is felírható rá, hogy

$$\Delta F_{A_i \rightarrow A_i} = 0 \tag{4}$$

vagyis a ciklikus mag a homeosztatikus feltételt, a negyedik életkritériumot teljesíti. De teljesíti az 1. életkritériumot is, mert a ciklikus rész anyagai nem tudnak elfogyni, így az $X_i$-vel jelölt kiindulási anyagok elfogytával ezek megmaradnak, s újabb $X_i$ anyagok hozzáadásával a reakcióciklus újra megindul. Ennek a rendszernek tehát van működőképes, de nem működő állapota is.

Bizonyítható, hogy e megállapítások tetszőleges $n$ tagú reakcióciklusra, vagy bármely zártvonalú reakcióhálóra nézve igazak (GÁNTI, 1971). Ebből következik, hogy minden megcsapolás nélküli kémiai körfolyamat egységesen viselkedő, külső behatásokra válaszoló, önmagát stabilizáló folyamatrendszer, ahol a ciklikus mag az $X_i \rightarrow Y_i$ átalakulásra nézve specifikus katalizátor szerepet tölt be.

## Az autokatalitikus reakcióciklus

Az egyszerű homeosztatikus reakcióciklus bár a külső anyagokat kémiai úton átalakítja, anyagcserét nem folytat, mert a kémiai reakciók nem eredményezik a belső anyagok szabályozott termelését. Erre az autokatalitikus reakcióciklusok képesek (GÁNTI, 1970/a). Az utóbbi időben az autokatalitikus reakció kifejezést többféle értelmezésben használják. Itt autokatalitikus rendszer alatt azt értjük, hogy a rendszer működése során magához hasonló rendszereket termel és a folyamatot a rendszer jelenléte katalizálja. Az autokatalitikus folyamat jellegzetesen gyorsuló folyamat.

Vizsgáljuk meg az alábbi egyenlettel leírható működésű reakciórendszert:

$$\sum_{i=1}^{k} X_i + \sum_{i=1}^{k} A_i \overset{A}{\multimap} \sum_{i=1}^{k} A_i + L + \sum_{i=1}^{k} Y_i \tag{5}$$

ahol az egyenlet két oldalát összekötő $\overset{A}{\multimap}$ jel azt jelenti, hogy a folyamat $A_i$ anyagból felépülő körfolyamatokon keresztül megy végbe. Az egyenlet jobb oldalán levő $L$ anyag további reakciókon keresztül $A_i$ anyaggá tudjon átalakulni:

$$L \rightleftarrows \cdots \rightleftarrows A_i + P \tag{6}$$

Az így nyert $A_i$ természetesen további reakciókon keresztül bármelyik $A_i$-vé $(i = 1, 2 \ldots k)$ át tud alakulni, mintegy pool-t képezve, amelynek eredményeképpen az $A_i$-kből $\sum_i A_i$ lesz.

Az (5) és (6) összevetéséből megkapjuk az autokatalitikus reakcióciklus reakcióegyenletét:

$$\sum_{i=1}^{k} X_i + \sum_{i=1}^{k} A_i \xrightarrow{A} 2\sum_{i=1}^{k} A_i + P + \sum_{i=1}^{k} Y_i \tag{7}$$

A (7) egyenletben leírt folyamatrendszerben a reakciók a belső anyagok $(A_i)$ szabályozott termelését eredményezik. A szabályozás legegyszerűbb esetben (pl. malát ciklus) azt jelenti, hogy a ciklus egy körülfordulás során egyszer reprodukálja önmagát. Más esetekben a viszonyok bonyolultabbak, a Calvin-ciklusnál pl. a ciklus hatszoros körülfordulása eredményez egyszeres újratermelést.

*Az autokatalitikus reakcióciklus* tehát a rendszer szempontjából külső anyagok kémiai átalakítása révén a rendszer belső anyagainak szabályozott termelését és a rendszer működéséhez szükséges energiaellátást eredményezi, vagyis az *anyagcsere megadott definícióját kielégíti.*

Azáltal, hogy az autokatalitikus reakcióciklus növeli belső anyagainak mennyiségét, érvénytelenné válik rá az egyszerű reakcióciklusok homeosztázisát leíró (4) összefüggés. Külön meg kell tehát vizsgálni a homeosztatikus feltétel érvényességét. Az autokatalitikus reakció termékmennyiségét leíró összefüggés szerint a reakció logaritmikus szakaszában érvényes, hogy:

$$\sum_{i=1}^{k} A_{i(t)} = \sum_{i=1}^{k} A_{i(0)}\, 2^{\frac{t}{T}} \tag{8}$$

ahol $\sum_{i=1}^{k} A_{i(t)}$ a ciklus össz-anyagmennyiségét jelenti a $t$ időszakban, $\sum_{i=1}^{k} A_{i(0)}$ ugyanezt a nulla időpontban, $T$ pedig az anyagmennyiség megduplázódásához szükséges időtartam. A ciklikus mag szabadenergia változása az újonnan keletkezett belső anyagok szabad energiatartalmából ered, vagyis egyetlen körfolyamatra nézve

$$\Delta F_{A_1 \to 2A_1} = F_{A_1} \tag{9}$$

illetve minthogy az $A_1$ átalakul a ciklus többi tagjaivá

$$\Delta F_{\circlearrowright} = F_{\Sigma A_i} \tag{10}$$

Ha a koncentrációváltozásból adódó szabadenergiaváltozástól eltekintünk (ez a sejtre nézve igaz, mert ott az anyagfelhalmozódás térfogatnöveke-

déssel jár), az egyes anyagok standard szabadenergia tartalma azok mennyiségével arányos:

$$F_{\sum_i A_i} = K \sum_{i=1}^{k} A_i \tag{11}$$

és a ciklikus mag szabadenergia változása arányos lesz az anyagmennyiség változásával. Ezért a ciklus szabadenergia tartalma a logaritmikus fázis $t$ időpontjában:

$$F_{\sum A_{i_{(t)}}} = F_{\sum A_{i_{(0)}}} 2^{\frac{t}{T}} \tag{12}$$

ahol $F_{\sum A_{i_{(t)}}}$ a ciklus szabadenergia tartalma a $t$, $F_{\sum A_{i_{(0)}}}$ pedig a nulla időpontban. A (8) és (12) egyenletek összevetéséből következik, hogy

$$\frac{F_{\sum_i A_{i_{(t)}}}}{\sum_{i=1}^{k} A_{i_{(t)}}} = \frac{F_{\sum_i A_{i_{(0)}}}}{\sum_{i=1}^{k} A_{i_{(0)}}} \tag{13}$$

vagyis a ciklus anyagainak egységnyi mennyiségére eső (pl. moláris) szabadenergia változás az autokatalitikus reakcióciklus esetén is zérus.

*A pozitív visszacsatolású (autokatalitikus) reakcióciklus tehát belső stabilitását, homeosztázisát annak ellenére megtartja, hogy anyagcserét folytat és növekedik, hiszen belső magjának moláris szabadenergia változása zérus.*

Az autokatalitikus reakcióciklus az 1., 2., 4. és 5. életkritériumokat kielégíti.

## Információtárolás és reprodukálás

Információtárolás és reprodukálás templát reakcióval történő polimerizáció segítségével valósulhat meg. Ennek elvileg legegyszerűbb módja a homopolimerek autotempláton történő szintézise:

$$nV + pV_n \rightarrow 2pV_n \tag{14}$$

ahol $V$ a monomer, $pV_n$ a templát tulajdonságú $n$ tagú polimer. Ez a molekula pusztán *monomerjeinek számával (n)* hordoz információt.

Nagyobb információtárolási lehetőséggel rendelkezik a kétféle alegységből felépülő random polimer:

$$nV + mZ + pV_nZ_m \rightarrow 2pV_nZ_m \tag{15}$$

ahol $V$ és $Z$ a monomereket, $n$ és $m$ pedig a $pV_n Z_m$ kopolimer makromole-

kulába beépült egyes monomerek számát jelentik. Ez a molekula a monomerek számán kívül a *kétféle monomer arányában* is képes információt hordozni.

Ha a $pV_n$ $Z_m$ makromolekulának nemcsak összetétele, de a *monomerek sorrendje* is meghatározott, az információtárolás kapacitása gyakorlatilag végtelen naggyá nő.

## A chemoton

Válasszuk ki az autokatalitikus reakcióciklust és a templát reakciót úgy, hogy a (6) egyenlet jobboldalán szereplő $P$ anyag további reakciókon keresztül $V$ anyaggá tudjon átalakulni:

$$P \rightleftarrows \cdot \cdot \cdot \rightleftarrows V \tag{16}$$

Ily módon összekapcsolva az autokatalitikus reakcióciklust a templát reakcióval, olyan rendszerhez jutunk, amelynek működését a (6), (7), (14) és (16) egyenletek egyesítése révén tudjuk leírni:

$$[pV_n + n\sum_{i=1}^{k} A_i] + n\sum_{i=1}^{k} X_i \xrightarrow{A} 2[pV_n + n\sum_{i=1}^{k} A_i] + n\sum_{i=1}^{k} Y_i \tag{17}$$

A zárójelen belüli rész az egyesített rendszer belső anyagait tartalmazza. Mint a körfolyamat-jelbe írt számból látható, a rendszer a ciklus egyszeri körülfordulása során minőségi és mennyiségi viszonyaiban egyaránt reprodukálja önmagát, egy a kiindulásival teljesen azonos, újabb komplett rendszert hozva létre.

Külön meg kell vizsgálni, hogy a $pV_n$ makromolekulának ebben az esetben van-e információhordozó funkciója a rendszer egészére nézve? Ebből a célból állítsunk fel egy olyan rendszert, amelyben a $pV_n$ makromolekulához nem $n$-szer, hanem csak egyszer $\sum A_i$-t rendelünk, vagy másképpen fogalmazva, a (17) egyenlet kiindulási rendszeréből vegyünk el $(n-1)\sum_{i=1}^{k} A_i$-t. A visszamaradó csonka rendszer:

$$[pV_n + \sum_{i=1}^{k} A_i] \tag{18}$$

Ha ehhez a rendszerhez hozzáadjuk a $\sum X_i$ tápanyagokat, az $A_i \rightarrow A_i$ körfolyamatnak nem egyszer, hanem $n$-szer kell körülfordulnia ahhoz, hogy a $pV_n$ polimerizációjához szükséges $n$ számú $V$ monomer molekula képződjön:

$$[pV_n + \sum_{i=1}^{k} A_i] + \sum_{i=1}^{k} X_i \xrightarrow{A} (n) \rightarrow [pV_n + \sum_{i=1}^{k} A_i] + [pV_n + n\sum_{i=1}^{k} A_i] + n\sum_{i=1}^{k} Y_i \tag{19}$$

A (19) egyenlet világosan mutatja, hogy a képződött (és az egyenlet jobboldalán a második szögletes zárójellel kiemelt) új rendszer mennyiségi viszonyai nem a kiindulási rendszer mennyiségi viszonyainak, hanem a $pV_n$ makromolekulába zárt mennyiségi információknak felelnek meg. A $pV_n$ makromolekula *tehát az egész rendszerre vonatkozó információkat öröklődő módon magában hordozza*, és ezzel kielégíti a hetedik életkritériumot is. Amellett, homeosztatikus körfolyamata révén kielégíti az 1., 3. és 4. kritériumot is.

Az öröklődő információk behozatala meghatározza a rendszer tulajdonságait és mennyiségi viszonyait. Öröklődő módon előírja, hogy egy darab $pVn$ makromolekulához $n$ darab $A_i$ molekula tartozik. Ily módon *ez a rendszer belső felépítése következtében alkot egységet, és kielégíti a második életkritériumot is.*

E rendszerben a belső program a homeosztatikus rendszerrel a (6), (14) és (16) egyenletekkel jellemzett folyamatok által össze van kötve s így a homeosztatikus részrendszer működését nemcsak a külső körülmények, hanem a belső polimerizációs folyamat, az öröklődő információkat hordozó anyag reprodukciója is szabályozza. Ezáltal a belső szabályozás elemei is megjelentek a rendszerben. A rendszer a 6. életkritériumot is kielégíti.

Miután a rendszer meghatározott egységet képez, a rendszer belső anyagainak szabályozott termelése nem pusztán a belső anyagok mennyiségének növekedését, hanem a rendszer megkettőződését, négyszereződését stb. eredményezi, a *rendszer szaporodik* és ezzel a nyolcadik életkritériumnak is eleget tesz.

Végül a szaporodás megjelenésével kialakult a rendszer szaporodási „sajátideje", generációs ideje, az újonnan szintetizálódott $pV_n$ makromolekulának a templátról való leválása pedig az időbeli programozás alapelemét hozta be a rendszerbe, s ezzel az ötödik életkritérium is kielégítést nyert.

*Megállapíthatjuk tehát, hogy a (17) egyenletnek megfelelően működő kémiai rendszer mind a hét abszolút életkritériumot kielégíti (sőt az egyik potenciális kritériumot is), és így kiindulási definíciónk szerint az ilyen rendszert élő rendszernek kell tekintenünk. Minthogy ez az elképzelhető legegyszerűbb élő rendszer, ennek mint az élet kémiai alapegységének a chemoton elnevezést adjuk.*

Itt rögtön ki kell hangsúlyozni, hogy a *chemoton semmi esetre sem tekinthető élőlénynek*, hanem csak élő kémiai rendszernek, mert az élőlényhez feltétlenül hozzátartozik annak térbeli, morfológiai strukturáltsága. Nem élőlény tehát, hanem kémiai rendszer. Ez a rendszer azonban mutatja az élők összes általános, alapvetően jellemző funkcióját, kielégíti az összes abszolút életkritériumot, tehát a felállított definíció értelmében *élő rendszernek kell tekinteni.* Ugyanakkor arra is rá kell mutatni, hogy a $pVn$ makromolekula már a geometriai strukturálódás csíráját jelenti a rendszerben.

### *A mutatív chemoton*

A chemoton felépítésénél feltételeztük egy $pV_n$ makromolekula és egy hozzátartozó $A_i \rightarrow 2A_i$ homeosztatikus reakcióciklus létét. Vegyünk most egy ehhez hasonló, de vele nem azonos $pZ_m$ makromolekulát, amelyet egy $B_j \rightarrow 2\ B_j$ autokatalitikus reakcióciklussal lehet összekapcsolni. Ez utóbbi rendszer működését a (17) analógiájával a következő módon lehet leírni:

$$[pZ_m + m\sum_{j=1}^{l} B_j] + m\sum_{j=1}^{l} X_j^{B,Z} \xrightarrow{B} 2[pZ_m + m\sum_{j=1}^{l} B_j] + m\sum_{j=1}^{l} Y_j^{B,Z} \qquad (20)$$

ahol a $B, Z$ felső index arra utal, hogy a kérdéses vegyületek a $B_j \rightarrow 2\ B_j$ autokatalitikus reakcióciklus reakciópartnerei, amelyek egyúttal a $Z$ monomerek termeléséhez is vezetnek.

A (20) egyenlet a (17) egyenlettel teljesen analóg chemoton működési elvét írja le. Kapcsoljuk össze a kétféle chemotont egyetlen rendszerré azáltal, hogy a $V$-kből és $Z$-kből egy $pV_nZ_m$ kopolimer információhordozó makromolekulát alakítunk ki úgy, hogy templát tulajdonsága megmaradjon. Az egyesített rendszer működését leíró egyenlet:

$$[pV_nZ_m + n\sum_{i=1}^{k} A_i + m\sum_{j=1}^{l} B_j] + n\sum_{i=1}^{k} X_i^{A,V} + m\sum_{j=1}^{l} X_j^{B,Z} \xrightarrow{A,B}$$

$$2[pV_nZ_m + n\sum_{i=1}^{k} A_i + m\sum_{j=1}^{l} B_j] + n\sum_{i=1}^{k} Y_i^{A,V} + m\sum_{j=1}^{l} Y_j^{B,Z} \qquad (21)$$

ahol az $A_i$ a $V$-t termelő, a $B_j$ a $Z$-t termelő autokatalitikus körfolyamat intermedierjei, az $X_i^{A,V}$ és $X_j^{B,Z}$ az $A$ és $V$ illetve a $B$ és $Z$ típusú anyagok anyagcseréjéhez szükséges külső anyagok, az $Y_i^{A,V}$ és $Y_j^{B,Z}$ ugyanezen anyagok anyagcseréjénél keletkező hulladékanyagokat jelentik.

A (21) reakcióegyenletből leolvasható, hogy a rendszerben az $\sum A_i$ és a $\sum B_j$ anyagok aránya örökletesen a $pV_nZ_m$ makromolekula monomerösszetételétől, azaz az $n$ és $m$ értékétől függ és a rendszer minősége az $n = 0$ és $m = 0$ szélső értékek között bármilyen értéket felvehet azzal a megszorítással, hogy $n$ és $m$ csak pozitív egész szám lehet. Az $n = 0$ feltétel esetén a (21) a (20)-al, az $m = 0$ feltétel esetén pedig a (17)-el válik azonossá. Ha tehát a makromolekula reprodukciójába egy hiba csúszik és például a keletkező új makromolekula összetétele $pV_{n-1}\ Z_{m+1}$ lesz, akkor ez a makromolekula örökletesen olyan új rendszerek szaporodását irányítja, amelyek összetétele:

$$[pV_{n-1}\,Z_{m+1} + (n-1)\sum_{i=1}^{k} A_i + (m+1)\sum_{j=1}^{l} B_j] \qquad (22)$$

*Az ilyen felépítésű rendszer tehát az öröklődő változás képességével is rendelkezik és ezért mutatív chemotonnak nevezzük.*

A mutatív chemoton tehát nemcsak az abszolút életkritériumokat elégíti ki, de a potenciális életkritériumok közül is kielégít kettőt. Annak a vizsgálata, hogy a keletkezett változatok a környezet szempontjából egyenértékűek-e, vagyis a mutatív chemoton evolúcióképességének a vizsgálata folyamatban van.

A mutatív chemotonban a $pV_nZ_m$ információhordozó makromolekulának csak az összetétele által hordozott információk kifejeződését vizsgáltuk. Pedig a templáton történő reprodukcióból nyilvánvalóan következik, hogy nemcsak összetétele, de a kétféle monomer random sorrendje is reprodukálódik a szaprodásnál, tehát maga a makromolekula sokkal nagyobb mennyiségű információ hordozására képes, mint amit a mutatív chemoton hasznosítani tud. Ez az információ azonban a chemoton rendszerben még nem hasznosítható, ennek hasznosítása a specifikus katalitikus funkciót betöltő, meghatározott monomerszekvenciájú közvetítő makromolekulákon, a földi típusú élő rendszerekben a fehérjéken keresztül valósulhat meg.

## Diszkusszió

### *Chemoton — enzim nélkül*

Kiindulva abból a definícióból, hogy az a rendszer, amelyik az abszolút életkritériumokat kielégíti élő rendszer, kémiai reakciókból, mint elemekből szerveztünk olyan elvi funkcionális rendszereket, amelyeknek — éppen rendszer voltukból eredően — a kémiai sajátságokon túlmenően, biológiai jellegű sajátosságaik vannak és a kiindulási definíció szerint élőnek tekintendők. E rendszerek — a chemotonok — az élőlényekkel ellentétben a feltételezés szerint működésükhöz nem igénylik a specifikus enzimek közreműködését, a működésüket leíró egyenletek függetlenek attól, hogy a reakciók specifikus vagy aspecifikus katalizátorok jelenlétében, vagy anélkül zajlanak-e le. Ez annak a természetes következménye, hogy az egyenletek nem kinetikus egyenletek, hanem rendszertörvények, s a katalizisnek csak az egyébként is lehetséges reakciók többé-kevésbé szelektív gyorsításában van csak szerepe.

Mivel azonban minden ma ismert élő rendszer meghatározott aminosavsorrendű enzimek specifikus katalitikus hatásai révén működik, szükséges annak alátámasztása, hogy a chemotonok valóban működőképes rendszerek. A teljes bizonyítást a kivitelezett szintézis adhatja csak meg, valószínűsítése most is elvégezhető azáltal, hogy megvizsgáljuk: *a)* enzimek távollétében a reakciók nem végtelen lassan futnak-e és *b)* hogy a lehetséges reakcióutak közül a kívántak mennek-e végbe.

A választ mindkettőre a kémiai evolúcióval kapcsolatos kísérletek sokaságában találjuk meg. E kísérletek egyértelműen bizonyították, hogy az ősföld

redukáló atmoszféráját szimulálva néhány napos kísérletben tizes nagyságrendnek megfelelő százalékos hozammal lehet enzimek közreműködése nélkül nyerni aminosavakat (MILLER, 1955, SAGAN, 1971, KAJTÁR, 1963), purin és pirimidin származékokat (ORÓ és KIMBALL, 1962, PONNAMPERUMA, 1966, STEPHEN—SHERWOOD, 1971), porfirin jellegű vegyületeket (SZUTKA, 1964, HODGSON, 1967, 1968), proteinoidokat (FOX, 1965, MATTHEWS és MOSER, 1967), nikotinamid jellegű vegyületeket (FRIEDMAN, 1971), kéntartalmú aminosavakat (SMITH, 1968), sőt, 6—8 óra alatt 80%-os hozammal 3—6 szénatomszámú cukrokat stb. Egyes esetekben az is bebizonyosodott, hogy az abiogén szintézis a biológiai pathwayhez hasonló úton megy végbe (GÁNTI, 1970/b).

A biológiai jellegű reakciók — amelyek nyilván a legalkalmasabbak a chemoton felépítésére — enzimek nélkül is számottevő sebességgel mehetnek végbe. E folyamatokat aspecifikus, szervetlen katalizátorok is gyorsíthatják, mint agyagásványok (OPARIN, 1960, BERNAL, 1971), alumíniumoxidok, karbonátok, apatitok és kalcium-alumínium hidrát (THENK, 1970) stb. Mindezek alapján nagy valószínűséggel várható, hogy egy esetleges chemotonban a folyamatok enzimes közreműködés nélkül is számottevő sebességgel mennének végbe.

Külön kell vizsgálnunk a templát reakciókat, amelyek a biológiában a polimerázok és transzkriptázok segítségével mennek végbe. Bár enzim nélküli templát polimerizációt még nem sikerült megvalósítani, templát-irányított oligomerizációt már igen, sőt többféle úton is (VOLKENSTEIN, 1966, SCHWARTZ, 1967, SULSTON, 1968, RENZ, 1971) és várható, hogy a polimerizáció is rövidesen kísérletesen megvalósul.

Valamely reakcióelegyben levő reakciókomponensek egymással többféleképpen léphetnek reakcióba, s hogy a lehetséges átalakulások közül melyek, illetve milyen arányban mennek végbe azt a termodinamikai tulajdonságok szabják meg. Az enzimek jelenléte eleve maga után vonja, hogy az enzimkatalizált folyamat $10^6$—$10^7$-szer gyorsabban megy végbe a többinél. Elvileg ma nem ismerünk olyan tényezőt, amely determinálná, hogy a természetes enzimkatalizálta reakciók az egyébként is legvalószínűbb szerves kémiai reakcióutakkal essenek egybe. A legkülönbözőbb vizsgálatok, beleértve a kémiai evolúciós vizsgálatokat (CALVIN, 1969, BUVET és PONNAMPERUMA, 1971), meteoritek vizsgálatát (LEVY, 1970, CRONIN, 1971, LAWLESS, 1971), a holdkőzetek vizsgálatát (HARADA, 1971, NAGY, 1971), sőt a rádiócsillagászati vizsgálatokat is (BUHL, 1971), nem a jellegzetesen szerveskémiai, hanem elsődlegesen a biológiai jellegű vegyületek keletkezését igazolták, s így le kell vonni azt a következtetést, hogy az élővilág nem azért épül fel a biológiai reakcióutakból, mert ezeket tudták az enzimek gyorsítani, hanem fordítva, azért alakultak ki ezekre specifikus enzimek, mert ezek fordultak elő eleve a legnagyobb gyakorisággal (GÁNTI, 1970/b, 1971).

Mindezek az adatok erősen alátámasztani látszanak azt a feltételezést,

hogy megfelelő szervetlen katalizátorok jelenlétében energia közlése mellett biológiai jellegű reakciórendszerek enzimek jelenléte nélkül is működtethetők in vitro.

### *A chemoton és az evolúció*

Darwin munkássága óta eltelt évszázad részletekre menően feltárta a biológiai evolúció folyamatát az egysejtűtől az emberig. Az utolsó két évtized kutatásai pedig a kémiai evolúció menetének fővonalait tárták fel a legegyszerűbb szénvegyületektől a szerves makromolekulákig (GÁNTI, 1970/a, 1970/b). A kémiai evolúció és a biológiai evolúció között azonban teljesen ismeretlen terület fekszik: a random szekvenciájú polimerektől még igen messze vannak a legegyszerűbb élőlények is, amelyek speciális morfológiai struktúrával és meghatározott aminosav-sorrendű enzimeken keresztül történő szabályozással rendelkeznek.

EIGEN számításai szerint szoros illeszkedést feltételezve a világegyetem térfogatába mindössze $10^{103}$ fehérjemolekula fér bele (Ms = $10^4$) (EIGEN, 1971), míg a fehérjemolekulán belül lehetséges aminosavsorrendek száma $10^{130}$. Minden variációból egyetlen molekulát véve $10^{27}$ világegyetemben lehetne elhelyezni az összes variációt. Végtelenül kicsi tehát egy-egy meghatározott variációnak a spontán, pusztán valószínűségi alapon történő létrejötte. Összehasonlíthatatlanul kisebb azonban annak a valószínűsége, hogy adott aminosavsorrendű enzimek egyidőben és egy helyen jöjjenek létre úgy, hogy akár a legprimitívebb élő rendszert is alkossák (GÁNTI, 1971). Bizonyítható, hogy az enzimes szabályozással és morfológiai struktúrával rendelkező legprimitívebb élőlény is csak hosszú evolúciós fejlődés eredménye lehet. Mivel azonban e rendszerek evolúciója a tisztán kémiai anyagokat és a legprimitívebb élőlényeket köti össze, sem kémiai, sem pedig biológiai evolúciónak nem nevezhető, ezért ezt célszerű *prebiológiai evolúció*ként tárgyalni. A prebiológiai evolúció fejlődő rendszerei vezettek a tisztán kémiai rendszerekből a tisztán biológiai rendszerekhez. Ezek a rendszerek azonban a földfejlődés során — éppen morfológiai struktúrájuk hiányában — nyomtalanul semmisültek meg, s így vizsgálatuk ma csak elméleti úton lehetséges. A jelen elmélet egyik célja éppen ennek az útnak a vizsgálata.

### *A chemoton és az élőlények*

A chemotont a kiindulási definíciónak megfelelően élő rendszernek kell tekinteni, de *csak kémiai rendszernek*, semmi esetre sem élőlénynek. *Minden élőlényhez — még az elvileg legegyszerűbbhöz is — hozzátartozik a morfológiai struktúra és az enzimes szabályozás is.* A chemoton ezekkel nem rendelkezik, tehát ismételten ki kell hangsúlyozni, hogy a *chemoton nem élőlény*. A morfológiai strukturáltság azonban éppúgy, mint az élőlényt felépítő vegyületek milyen-

sége vagy a folyamatszabályozás megoldása csak az élet konkrét megvalósítási módja, nem pedig funkcionális alaptörvény.

A chemoton felállításának elsődleges célja az élet funkcionális és szerveződési alaptörvényeinek feltárása, függetlenül annak konkrét megvalósítási módjától. Könnyen belátható, hogy a (17) alapegyenlet a sejt szintjére is érvényesíthető: ha $pV$ jelenti az információhordozó makromolekulákat (DNS), $\sum A_i$ a homeosztatikus anyagcsere anyagainak összességét, $\sum X_i$ és $\sum Y_i$ pedig a tápanyagokat és anyagcseretermékeket, akkor a sejtre is érvényes, hogy:

$$[pV + \sum_i A_i] + \sum_i X_i \rightarrow 2[pV + \sum_i A_i] + \sum_i Y_i \qquad (23)$$

Itt az új műveleti jel azt jelenti, hogy a folyamatok nem egy körfolyamaton, hanem egy bonyolult reakcióhálón keresztül mennek végbe. A (23) egyenlet tulajdonképpen nem mond mást, mint hogy a sejt működése közben a tápanyagok felhasználása révén bonyolult anyagcseréje segítségével öröklődési állományát és homeosztatikus rendszerét egymással összhangban megduplázza. És ez az elsőrendű életre nézve igaz.

Ugyanakkor a (23) egyenlet a *sejt működésének leírására nem elégséges*, hiszen a sejt működése magasabb szervezettségi szinteket is magában foglali.

## IRODALOM


AGAR, W. E.: A Contribution to the Theory of the Living Organism. London, Cambridge University Pr. (1951).

BAUER, E.: Elméleti biológia. Akad. Kiadó, Budapest (1967).

BERNAL, J. D.: Az élet eredete, Kossuth, Budapest (1971).

BERTALANFFY, L.: Problems of Life. An Evaluation of Modern Biological Thought. Watts. London, (1952).

BLANDINO, G.: Theories on the Nature of Life. New-York, Philosophical Libr. XIII. (1969).

BRUCKNER, GY.: Szerves kémia 1/2. Tankönyvkiadó, Budapest (1961).

BUHL, D.: Chemical Constituents of Interstellar Clou ds. Nature, **234,** 332—334 (1971).

BUVET, R., PONNAMPERUMA, C. (ed): Molecular Evolution. North Holland, Amsterdam (1971).

CALVIN, M.: Chemical Evolution. Oxford University Press, New-York (1969).

CRONIN, J. R., MOORE, C. B.: Amino Acid Analyses of the Murchison, Murray and Allende Carbonaceous Chondrites. Science, **172,** 1327—1329 (1971).

DANTEC, F.: A biológiai filozófia elemei. Athenaeum, Budapest (1910).

EIGEN, M.: Selforganization of Matter and the Evol ution of Biological Macromolecules. Die Naturwiss. **58,** 465—523 (1971).

ENGELS, F.: Eugen Dühring úr tudomány forrad almasítása. A természet dialektikája. Kossuth, Budapest (1963).

ERNST, J.: Biológia és matematika III. MTA Biol. Oszt. Közl. **14,** 223—227 (1971).

FLAVELL, R. B.: Mitochondrion as a Multifunctional Organelle. Nature, **230,** 504—506 (1971).

FOX, S. W.: A Theory of Macromolecular and Cellular Origins. Nature, **205,** 328—340 (1965).

FRANK, G. M.: Felszólalás. A modern természettudomá nyok filozófiai problémái. Akad. Kiadó, Budapest (1962).

FRIEDMANN, N., MILLER, S. L.: Primitive Earth Synthesis of Nicotinic Acid Derivatives. Science, **171,** 1026—1027 (1971).

GÁNTI, T.: Forradalom az élet kutatásában. Gondolat, Budapest (1966).

GÁNTI, T.: Önreprodukció a kémiában. Term. Vil. **101,** 555—558 (1970/a).

GÁNTI, T.: Biogenezis I—II. Világosság, **11,** 358—363, 559—564 (1970).

GÁNTI, T.: Az élet princípiuma. Gondolat, Budapest (1971).

GILULA, N. B., REEVES, O. R., STEINBACH, A.: Metabolic Coupling, Ionic Coupling and Cell Contacts. Nature, **235,** 262—265 (1972).
HALDANE, J. B. S.: Fact and Faith. Watts, London (1934).
HALL, T. S.: Ideas of Life and Matter. Studies in the History of General Physiology 600 b. C — 1900 a. D. Vol. 1—2. Univ. Pr., Chicago (1969).
HARADA, K. et al.: Evidence for Compounds Hydrolyzable to amino Acids in Aqueous Extracts of Apollo 11 and Apollo 12 Lunar Fines. Science, **173,** 433—435 (1971).
HODGSON, G. W., BAKER, B. L.: Porphyrin Abiogenesis from Pyrole and Formaldehyde under Simulated Geochemical Conditions. Nature, **216,** 27 (1967).
HODGSON, G. W., PONNAMPERUMA, C.: Prebiotic porphyrin genesis: porphyrins from electric discharge in methane, ammonia and water vapour. Proc. Natl. Acad. Sci. US. **59** 22 (1968).
HUZELLA, T.: Általános biológia. Magy. Orv. Könyvkiadó Társ. Budapest (1933).
HUXLEY, J.: Élet és halál. Egy biológus esszéi. Révai, Budapest (1936).
KAHANE, E.: Az Élet nem létezik! Kossuth, Budapest (1965).
KAJTÁR, M.: Vitális jelentőségű szénvegyületek keletkezésének lehetősége a Földön az élet megjelenése előtt. MTA Kém. Oszt. Közl. **20,** 1—32 (1963).
KASS, L. R.: Death as an Event: A Commentary on Robert Morison. Science, **173,** 698—702 (1971).
KISZELY, GY. (szerk.): Biológia. Medicina, Budapest (1970).
LAURENCE, P.: The Organization of Cells and Other Organism. Oxford, Clarendon Pr. (1960).
LAWLESS, J. G. et al.: Amino Acids Indigenous to the Murray Meteorite. Science, **173,** 626—627 (1971).
LEVY, R. L. et al.: Organic Analysis of the Pueblito de Allende Meteorite. Nature, **227,** 148—150 (1970).
LWOFF, A.: Biological Order. Massachusetts Inst. of Technol., Cambridge, Mass. (1962).
MARQUAND, J.: Life: its Nature, Origins and Distribution. Oliver and Boyd, Edinburgh (1968)
MATTHEWS, C. N., MOSER, E. R.: Peptide Sythesis from Hydrogen Cyanide and Water. Nature, **215,** 1230—1234 (1967).
MILSUM, J. H.: Biological Control Systems Analysis. Mc. Graw Hill. New-York (1966).
MILLER, S. H.: Production of some organic compounds under possible primitive Earth conditions. J. Am. Chem. Soc. **77,** 2351—2361 (1955).
MILLER, J. G.: Living Systems: Basic Concept. Behavioral Science, **10,** 193—237 (1965/a).
MILLER, J. G.: Living Systems: Structure and Process. Behavioral Science, **10,** 337—379 (1965/b).
MILLER, J. G.: Living Systems: Cross-level Hypotheses. Behavioral Science, **10,** 380—411 (1965/c).
MORISON, R. S.: Death: Process or Event? Science, **173,** 694—698 (1971).
MÜLLER, A., GÁNTI, T.: Filozófiai Párbeszédek I. Visszavezetés és struktúra. Term. Vil. **102,** 165—167 (1971).
NAGY, B. et al.: Carbon Compounds in Apollo 12 Luna Samples. Nature, **232,** 94—98 (1971).
OPARIN, A. I.: Az élet keletkezése a Földön. Gondolat, Budapest (1960).
ORÓ, J., KIMBALL, A. P.: Synthesis of Purines under Possible Primitive Earth Conditions II. Archives of Bioch. — Biophys. **96,** 293—313 (1962).
PICKEN, L.: The Organisation of Cells and Other Organisms. Clarendon Pr. Oxford (1960).
PONNAMPERUMA, C.: Some Recent Work on Prebiological Synthesis of Organic Compounds. International J. of the Solar System, **5,** 450—454 (1966).
RAVEN, P. H.: A Multiple Origins for Plastids and Mitochondria. Science, **169,** 641—646 (1970).
RENZ, M., LOHRMANN, R., ORGEL, L. E.: Catalysts for the polymerization of adenosine 2', 3'-phosphate on a poly (U) template. Biochem. Biophys. Acta. **240,** 463—471 (1971).
RIDLEY, S., M., LEECH, R. M.: Division of Chloroplasts in an Artificial Environment. Nature, **227,** 463—465 (1970).
RIZSKOV, V. L.: Felszólalás. A modern természettudományok filozófiai problémái. Akad. Kiadó, Budapest (1962).
SAGAN, C., KHARE, B. N.: Long-Wavelength Ultraviolet Photoproduction of Amino Acids on the Primitive Earth. Science, **173,** 417—420 (1971).
SCHWARTZ, A. W., FOX, S. W.: Condensation of cytidylic acid in the presence of polyphosphoric acid. Biochim. Biophys. Acta, **134,** 9—16 (1967).
SMITH, A. E., SILVER, J. J.: Synthesis of a Sulfur-Containing Amino Acid under Simulated Prebiotic Conditions. Science, **159,** 1108 (1968).
STANLEY-JONES, D.: The Kybernetics of Natural Systems. A Study in Patterns of Control. Pergamon Pr. Oxford—London (1960).

STEPHEN-SHERWOOD, E., ORÓ, J., KIMBALL, A. P.: Thymine, a Possible Prebiotic Synthesis. Science, **173,** 446—447 (1971).
SULSTON, J., LOHRMANN, R., ORGEL, L. E., MILES, H. T.: Nonenzymatic synthesis of oligoadenylates on a polyuridylic acid template. Proc. Natl. Acad. Sci. **59,** 726 (1968).
SZENTÁGOTHAI, J.: Kibernetikai szemlélet a biológiai és orvosi tudományokban. MTA Biol. Oszt. Közl. (1963).
SZUTKA, A.: Porphine-like substances probable synthesis during chemical evolution. Nature, **202,** 1231—1232 (1964).
SZWARC, M.: Living Polimers: A Tool in Studies of Ions and Ion Pairs. Science, **170,** 23—31 (1970).
THENK, B. K. G.: Formation of Two-dimensional Organic Polymers on a Mineral Surface Nature, **228,** 853—854 (1970).
VOLKENSTEIN, M. V., FISHMAN, S. N.: Polynucleotide synthesis at oligomeric templates. Biopolymers, **4,** 77—84 (1966).
WENDT, H.: Szerelmi élet az állatvilágban. Gondolat, Budapest (1965).

A kiadásért felel az Akadémiai Kiadó igazgatója
Műszaki szerkesztő: Helle Mária
A kézirai nyomdába érkezett: 1972. VI. 13. Terjedelem: 17,15 (A/5 ív)
72. 73741 Akadémiai Nyomda, Budapest — Felelős vezető: Bernát György

37,– Ft

TARTALOMJEGYZÉK

*Balogh János:* A Magyar Tudományos Akadémia Biológiai Tudományok Osztálya 1972. évi Közgyűlési beszámolója ..... 1

Hozzászólások ..... 13

A MAGYAR TUDOMÁNYOS AKADÉMIA BIOLÓGIAI TUDOMÁNYOK OSZTÁLYA TUDOMÁNYOS ÜLÉSE

A NEMZETKÖZI BIOLÓGIAI PROGRAM KERETÉBEN VÉGZETT HAZAI KUTATÁSOK EREDMÉNYEI

*Balogh János:* A Nemzetközi Biológiai Program (IBP) és hazai kutatások áttekintése 27

*Zólyomi Bálint—Máthé Imre—Précsényi István—Szőcs Zoltán:* A vegetáció produktivitásának vizsgálata az újszentmargitai IBP mintaterületen ..... 31

*Loksa Imre—Zicsi András:* A zooedaphon szerepének vizsgálata terepen és modellkísérletekben ..... 45

*Nagy Lajos:* Sugárzás és hőmérséklet vizsgálatok az újszentmargitai erdőben ..... 51

*Simon Tibor—Kovácsné Láng Edit:* Produkcióbiológiai vizsgálatok a csévharaszti IBP mintaterületen ..... 61

*Horváth Imre:* A fotoszintézis termékeinek a vizsgálata, összefüggésben a szervesanyag produkcióval ..... 71

*Manninger Ernő:* Mikro- és makroelemek, valamint peszticidek befolyása a rhizobiumok hatékonyságára ..... 77

*Donászy Ernő:* Hazai vizeink produktivitásának kutatása ..... 87

*Eiben Ottó:* A növekedés és testi fejlődés tanulmányozása és alkatbiológiai kutatások 93

ÖNÁLLÓ TANULMÁNYOK

*Simon Tibor:* Citoökológiai vizsgálatok cönológiai—ökológiai egységeken ..... 109

*Fekete Gábor:* A növénytársulás fiziognómiai struktúrája, a fény és a víz mint produkcióökológiai tényezők ..... 137

*Fehér Ottó—Joó Ferenc—Halász Norbert:* Akusztikus ingerlés hatása macska agykéreg idegrostjainak és idegvégződéseinek szinaptikus vezikuláira ..... 159

*Györgyi Sándor:* Patkány vörösvértestek $K^+$, $Rb^+$ és $Cs^+$ transzport kinetikájának összehasonlítása ..... 169

*Gánti Tibor::* Az élő rendszerek szerveződésének vizsgálata. I. ..... 177

*Megjelent 1972. XII. 19.*

Index: 26.496

# A MAGYAR TUDOMÁNYOS AKADÉMIA

## BIOLÓGIAI TUDOMÁNYOK OSZTÁLYÁNAK

# KÖZLEMÉNYEI

SZERKESZTI

SZENTÁGOTHAI JÁNOS

XV. KÖTET 3. SZÁM

AKADÉMIAI KIADÓ, BUDAPEST

1972

BIOL. OSZT. KÖZL.

# A MAGYAR TUDOMÁNYOS AKADÉMIA
## BIOLÓGIAI TUDOMÁNYOK OSZTÁLYÁNAK
# KÖZLEMÉNYEI



A SZERKESZTŐ BIZOTTSÁG TAGJAI
BALOGH JÁNOS, STRAUB F. BRUNÓ, SZABOLCSI LÁSZLÓNÉ, TIGYI JÓZSEF,
TÖRŐ IMRE, ZÓLYOMI BÁLINT, SALÁNKI JÁNOS

SZERKESZTŐ
SZENTÁGOTHAI JÁNOS

TECHNIKAI SZERKESZTŐ
DÉZSI LÁSZLÓ



SZERKESZTŐSÉG: MTA BIOLÓGIAI OSZTÁLYA BUDAPEST V., MÜNNICH FERENC U. 7.

KIADÓHIVATAL: BUDAPEST V., ALKOTMÁNY U. 21.

A Magyar Tudományos Akadémia Biológiai Osztályának Közleményei változó terjedelmű füzetekben jelennek meg. Négy füzet alkot egy kötetet. Évenként egy kötet jelenik meg.

Az MTA Biológiai Osztályának Közleményei részére kéziratok a következő címre küldendők:

Budapest V., Münnich Ferenc u. 7., Dézsi László technikai szerkesztő.

Közlésre el nem fogadott kéziratokat a szerkesztőség lehetőleg visszajuttat a szerzőhöz, de felelősséget a beküldött kéziratok megőrzéséért vagy továbbításáért nem vállal.

A Közlemények előfizetési ára kötetenként 60 forint. Megrendelhető belföldre az Akadémiai Kiadónál (Budapest V., Alkotmány u. 21. Pénzforgalmi jelzőszám 215-11488, külföldre a „KULTÚRA" Könyv- és Hírlap-Külkereskedelmi Vállalatnál (Budapest I., Fő utca 32. Pénzforgalmi jelzőszám: 218—10909) vagy annak külföldi képviseleteinél és bizományosainál.

A Magyar Tudományos Akadémia Biológiai Tudományok Osztálya és Orvosi Tudományok Osztálya a következő idegen nyelvű folyóiratokat adja ki:

*Acta Biochimica et Biophysica*
*Acta Biologica*
*Acta Botanica*
*Acta Chirurgica*
*Acta Medica*
*Acta Microbiologica*
*Acta Morphologica*
*Acta Paediatrica*
*Acta Physiologica*
*Acta Zoologica*

E lapok hivatottak a magyar biológiai és orvosi tudományok eredményeinek legjavával a külföldet megismertetni.

A cikkek angol, német, francia vagy orosz nyelven jelennek meg, a szerző kívánsága szerint, összefoglaló pedig további egy, ill. két nyelven. A dolgozatot magyar vagy a megfelelő idegen nyelven az alábbi címekre kell beküldeni:

Acta Biochimica et Biophysica szerkesztősége, Budapest XI., Karolina út 29. (Dr. Boross László).

Acta Biologica szerkesztősége, Budapest IX., Tűzoltó u. 58. Szövet- és Fejlődéstani Intézet (Dr. Bernád Irén).

Acta Botanica szerkesztősége, Budapest XIV., Vajdahunyadvár, Növénytár (Dr. Allodiatoris Irma).

Acta Chirurgica szerkesztősége, Budapest VIII., Üllői út 78/b. Urológiai Klinika (Dr. Rényi-Vámos Ferenc).

Acta Medica szerkesztősége, Budapest VIII., Szigony u. 43. KOKI (Dr. Stark Ervin).

Acta Microbiologica szerkesztősége, Budapest IX., Gyáli út 4. OKI (Dr. Dömök István).

Acta Morphologica szerkesztősége, Budapest IX., Tűzoltó u. 58. Szövet- és Fejlődéstani Intézet (Dr. Bernád Irén).

Acta Paediatrica szerkesztősége, Budapest VIII., Bókay János u. 53. I. sz. Gyermekklinika (Dr. Véghelyi Péter).

Acta Physiologica szerkesztősége, Pécs, Rákóczi út 80. (Dr. Korányi Lajos).

Acta Zoologica szerkesztősége, Budapest VIII., Baross u. 13. Természettudományi Múzeum (Dr. Soós Árpád).

„A SEJTOSZTÓDÁS SZABÁLYOZÁSA" KONFERENCIA

*Tihany, 1972. szeptember 13—16.*

# A SEJTSZAPORODÁS KINETIKÁJA

RAPPAY GYÖRGY

MTA Kísérleti Orvostudományi Kutató Intézet

A mi korunk szinte olyan korszak a biológia — és ezen belül a citológia — történetében, mint amilyen a századforduló volt a fizikai tudományokéban. Hiszen rövid idő alatt, különösen az utolsó két-három évtizedben, soha nem remélt eredmények születtek a növényi és állati sejtek, és a mikroorganizmusok létét meghatározó életjelenségek törvényszerűségeinek feltárásában. Bizonyára ezért került sor erre a kollokviumra is, amelynek gazdag programja jól példázza, hogy különösen eredményes volt az elmúlt néhány évtized a sejtek differenciálódási, növekedési és szaporodási folyamatainak és e folyamatok szabályozásának megismerésére irányuló kutatásokban. Éppen az utóbbi kérdéscsoport a kollokvium témája.

Az élővilág egyik lényeges alapelve az, hogy a biológiai rendszerek reprodukálják önmagukat: ezáltal biztosítják hosszú időn át létüket; a biológiai rendszerek önmegújulása pedig a sejtek önmegújulásán alapul. A szubcelluláris élőlények — a vírusok — sem képesek fennmaradni végtelen hosszú ideig anélkül, hogy gazdasejtjeik ne újulnának meg. Az individuális sejteknek azonban korlátozott a növekedési kapacitása és élettartamuk is véges (vö. 21). A biológiai rendszerekre érvényes alapelv és az individuális sejtek tulajdonságai közötti összefüggést ebben az előadásban oly módon igyekszünk feltárni, hogy az individuális sejteknek, valamint a homogén és heterogén összetételű populációik sejtjeinek az idő függvényében való mozgását elemezzük. A sejtszaporodás ugyanis térben és időben zajló autonóm folyamat, amelynek során önálló, egymagvú sejtek két — körülbelül azonos nagyságú —, egyenként a legfontosabb citoplazmatikus organellumokat és egymáshoz hasonló, egyenértékű sejtmagot tartalmazó utódsejteket hoznak létre (1. kép). Ez a többékevésbé általánosítható definíció azt involválja, hogy a sejtszaporodás — fizikai hasonlattal élve — dinamikus folyamat, amely a dinamikának mindkét összetevőjével, a kinetikával (mozgástan) és a sztatikával (szerkezettan), szoros kapcsolatban van. A mi feladatunk az, hogy a sejtszaporodás* kinetikai aszpektusaival foglalkozzunk, és a szerkezettani kérdéseket csupán megemlítsük, hiszen a sejtosztódás funkcionális morfológiájának külön előadást szenteltek.

* Az előadásban szereplő kísérleti eredmények és elméleti megfontolások csaknem kivétel nélkül a mitotikus (fonalas, számtartó) osztódással szaporodó sejtekre vonatkoznak.

## I. Ciklusban levő individuális sejtek

A sejtosztódás folyamatainak megismerésére irányuló kutatások történetének első szakaszában — a múlt század hetvenes-nyolcvanas éveiben — természetesnek tartották, hogy a sejtek megújulásának leglényegesebb mozzanatai az élő vagy a fixált és megfestett sejtek mikroszkópos megfigyelése révén jól vizualizálható mitózisban történnek. Pedig ekkor már azt is tudták, hogy a nukleoproteidek univerzális sejtanyagok (22). És mégis 1936-ig kellett várni arra, hogy a létfontos makromolekulák ultraibolya sugarakat elnyelő képességének kihasználása révén sikerüljön in situ lokalizálni nativ sejtekben a nukleinsavakat és fehérjéket (5). Ettől már csak egy lépés volt (igaz, hogy ez a lépés a második világháború miatt sajnos 20 évig tartott) bizonyos szinezékek specifikus reagensként való alkalmazása, azaz a sejtek kémiai összetevőinek egyszerű, de tudatos elemzése (23). Újabb tíz év telt el, ameddig sikerült a máig is leghatékonyabb sejtkinetikai „eszközt" — a triciummal jelzett timidint — szintetizálni (vö. 6), bár más radioaktív izotópok felhasználásával pár évvel korábban Howard és Pelc (11, 12), valamint Lajtha és munkatársai (14) bebizonyították, hogy a DNS és a kromoszómák egyéb anyagai az interfázisban szintetizálódnak.

Az a hatalmas, 75 évig tartó erőfeszítés, amellyel a szigorú értelemben vett mitózisba akarták beleerőszakolni a sejtszaporodás lényegét, hiábavalónak bizonyult. Új koncepcióra volt szükség, amely szinte önként kínálta magát. Howard és Pelc (12) saját munkáikat és mások tapasztalatait felhasználva azt javasolták, hogy a jövőben tekintsük a sejt életét körfolyamatnak (cell cycle), amelynek jól definiálható szakaszai vannak: a látványos citokinetikus (mitózis = M), a legkevésbé látványos, de nagyon lényeges szintetikus (S), és két olyan szakasz, amelyek közül az egyik megelőzi ($G_1$), a másik követi ($G_2$) a szintetikus folyamatokat (a „G" a gap angol szó rövidítése, arra utal, hogy a G-szakaszokban nincs DNS szintézis). A koncepció megfogalmazását követő időszakban régi módszerek újraértékelésével és új módszerek alkalmazásával tekintélyes információ-tömeg került publikálásra (1, 5, 6, 7, 9, 18, 20, 27, 28, 29, 30, 31, 32), amelyekből nagyon röviden az alábbi általános következtetések vonhatók:

*a)* a $G_1$ vagy preszintetikus szakasz pillanatoktól hosszú évekig tarthat, következésképp ennek hosszúsága okozza a különféle sejtek ciklusának időtartamában mutatkozó nagy változékonyságot; ugyanannak a sejtfajtának $G_1$ szakasza idős egyedekben mindig hosszabb, mint a fiatal egyedekben.

*b)* az S szakasz vagy szintézis szakasz onnan nyerte nevét, hogy ebben a szakaszban képződik a legtöbb létfontos makromolekula, közöttük elsősorban a DNS; az S szakasz végén a sejt elvileg kész az osztódásra; a DNS-nek és egyéb létfontos makromolekuláknak a mennyisége a $G_1$ szakaszban mérthez képest kétszeres; ennek a szakasznak az időtartama a legállandóbb és a legtöbb sejtben 6—12 órát tesz ki;

*c)* A $G_2$ vagy premitotikus nyugalmi szakasz az előzőkhöz képest rövidebb, mintegy 1—5 óra; egyes sejtfajtákban azonban ez az időtartam többször tíz óra is lehet, esetleg megközelíti a hosszú $G_1$ szakasz időtartamát;

*d)* az M vagy citokinetikus, vagy osztódási szakasz az összes többihez képest rövid és az ismert citokinézist foglalja magába; ugyanabban a sejtfajtában, különösen szövettenyészetben, változó hosszúságú lehet.

Amennyire egységes a kutatók véleménye az S, a $G_2$ és az M szakasz jellegzetességeit illetően, annyira vitatott a $G_1$ szakaszban levő sejtek megítélésének módja. A vitára az ad alkalmat még ma is, hogy a LAJTHA és munkatársai (15) által bevezetett fogalom — a $G_0$ állapot fogalma — nem minden sejtre terjeszthető ki. Azonban ahhoz, hogy ezt a vitatott problémát bővebben kifejtsük, a sejtpopulációk kinetikájának néhány kérdését is meg kell tárgyalnunk.

## II. Sejtpopulációk

Sejtpopulációnak nevezzük a térben vagy időben kiterjedt egy vagy több sejttípusból álló sejtcsoportot és hozzátesszük, hogy kívánatos a populáció fogalmát egy adott kísérleti rendszerben külön is definiálni. Sejtpopulációnak tekinthetők pl. egy szolid daganat sejtjei, amelyeket környezetüktől való izoláltságuk világosan meghatároz, vagy pl. a perifériás vérben levő leukémiás sejtek is, amelyeket a normális sejtekétől eltérő morfológiájuk alapján különíthetünk el; sejtpopulációnak ítélhetjük a csontvelősejteket, mert határozott lokalizációjuk elkülöníti őket a többi sejtektől, de a csontvelő egyes sejtvonalai is külön-külön populációknak tekinthetők, jóllehet térben keverednek egymással. A sejtpopulációknak ilyen meghatározása azonban nem mond semmit a populációban részt vevő sejtek kinetikájának természetéről, holott a sejtciklus modern koncepciója és a ciklus, valamint rész szakaszainak mérhető volta éppen ezt teszi lehetővé. A populációs kinetika korai megalapítói — mindenek előtt QUASTLER (24, 25, 26), valamint LEBLOND és munkatársai (17) — és méltó követőik pl. BASERGA (2), EPIFANOVA (8) és a többiek (vö. 6) világosabban megfogalmazták a soksejtű szervezetek különböző szerveiben szaporodó, differenciálódó, fajlagos munkát végző, elhaló s újra pótlásra kerülő sejtfajták kinetikai szemléleti módját.

Kinetikai szempontból exponenciálisan növő és „steady state" populációkat különböztetünk meg az in vitro kísérleti rendszerben vagy a soksejtű szervezetekben (lásd bővebben 28). A szervezetben a sejtek homogén populációit három paraméter* viszonylagos gyakoriságának figyelembevételével elméletileg osztályozni is lehet. A három paraméter a következő: a más populációkból eredő sejtgyarapodás mértéke, a más populációkba való kiáramlás

* A paramétereken olyan mennyiségeket érünk, amelyek egy anyagi rendszer állapotát, illetőleg tulajdonságát valamilyen vonatkozásban befolyásolják.

mértéke, a populáción belül, osztódás révén előálló sejtgyarapodás mértéke. Ilyen alapon a következő sejtpopulációkat különíthetjük el:

a) *egyszerű átmeneti* populáció, amelyben szaporodás nem történik, pl. a retikulocita populáció;

b) *elhaló* populáció, amelyben folyamatosan csökken a sejtek száma, gyarapodás nem történik, erre a legjobb példát a felnőtt ovárium petesejtjei szolgáltatják;

c) *zárt sztatikus* populáció, amelyben sem gyarapodás sem pedig sejtveszteség nem fordul elő, pl. a központi idegrendszer neuronjai;

d) *osztódó átmeneti* populáció, amelyben sejtbeáramlás, sejtszaporodás és sejtkiáramlás egyaránt előfordul, pl. a csontvelőben, a vékonybél kriptáiban vagy a bőr hámrétegében;

e) *törzs* (stem) *típusú* populáció, amelyben csak sejtszaporodás és sejtkiáramlás történik, ilyen valamennyi törzs-sejt populáció;

f) *zárt osztódó* populáció, amelyben csak sejtszaporodás történik, ilyenek pl. a szövettenyészetek, a májregenerátum sejtjei vagy a metasztázis nélküli daganatok (10).

Ebből az „elméleti" felosztásból és kísérleti úton szerzett tapasztalatok alapján csökkenteni lehet — a mindennapi gyakorlat követelményeihez jobban igazodva — a szervezetet vagy pl. az in vitro kísérleti rendszert alkotó populációk számát és ki lehet bővíteni a jellemzésükhöz szükséges — korábban már említett — paraméterek számát.

LEBLOND és munkatársai (17) a következő kísérletet végezték el: (a) triciált timidint injektáltak háromnapos és hathónapos patkányoknak: néhány óra múlva megölték az állatokat és autoradiogramokat készítettek sokféle szervükből; (b) triciált timidint injektáltak háromnapos állatokba és hathónapos korukban ölték meg őket, majd az (a) kísérlet szerint jártak el. Az autoradiogramokban azt elemezték, milyen mértékben inkorporáltak timidint (sejtszaporodási teszt) a különféle szövetek sejtjei és mikor tűntek el a szövetekből, ha egyáltalán eltűntek, a jelzett sejtek (sejt-retenciós teszt)? Elemzésük alapján három kategóriába oszthatták a patkányszervek sejtpopulációit:

1. Stabil, nem növő sejtpopulációk pl. az izomzat sejtjei.
2. Expandáló sejtpopulációk pl. a mirigyek sejtjei.
3. Megújuló sejtpopulációk pl. a csontvelő sejtjei.

Érthető okoknál fogva épp e harmadik kategóriába tartozó sejtek a legtöbb kinetikai vizsgálat tárgyai.

Ez az osztályozás megtörténhetett volna a különböző korú állatok szerveiben található osztódó sejtek arányának, azaz a szerv mitózis indexének meghatározása révén is. Mivel azonban az S szakasz időtartama sokszorosa a citokinézis (M szakasz) időtartamának, következésképp a jelződési-(timidin-)-index nagyságrendje meghaladja a mitózis indexét, tehát a jelződési index

érzékenyebb indikátor az osztódóképes sejtek számának meghatározásához, mint a mitózis index.

QUASTLER munkásságának köszönhetjük a populációs kinetika kvantitatív aszpektusainak kidolgozását, és az ő nagy érdeme az első kinetikai paraméterek definiálása és későbbi elterjedése a mindennapi gyakorlatban. QUASTLER fogalmazta meg, hogy a megújuló sejtpopulációkban a kvantitatív történéseket három paraméterrel — az idővel, a nagysággal és az áramlással — le lehet írni.

Az idő több paraméter tényezője is lehet. Ilyen pl. az átmeneti időtartam (transit time), azaz a populációba belépő sejt tartózkodási ideje a populációban, ill. az az időtartam, amíg a belépő sejt utódai elhagyják a populációt; a „turnover" idő, az az időtartam, amely alatt a sejtkiáramlás révén megkisebbedett populáció eredeti nagyságát eléri.

A nagyságon egy bizonyos populáció sejtjeinek relatív vagy abszolút számát vagy valamilyen alternatív mértékét, pl. a sejtek térfogatát vagy tömegét értjük. A nagysággal és az áramlással is összefüggő további két paraméter a következő: „birth rate", azaz a populációban kizárólag osztódás révén előállott sejtgyarapodás abszolút vagy relatív sebessége; s végül a növekedési hányad (growth fraction vagy proliferation pool), azaz a populációt alkotó sejteknek az a hányada, amelyek a sejtciklusban helyezkednek el; a többi sejtek a cikluson kívüliek. Most jutottunk el az első fejezetben leírt utolsó mondatokhoz. Vizsgáljuk meg végül a nyugvó (resting, dormant, $G_0$ stb.) sejtek szerepét és a nyugalomból való kimozdíthatóságuk problémáit.

## III. Nyugvó sejtek és a sejtciklus

Közismert tény, hogy a szervezet bizonyos szerveiben, pl. a központi idegrendszerben a neuronok felnőtt korban nem osztódnak; a halált nem okozó sérülések utáni regenerációban sem tudtak osztódó neuronokat kimutatni. A májszövet sejtjei között — homeostazisban — alig találni osztódó sejteket; parciális hepatektómia után azonban regenerálódik a máj. Az expandáló szervek, pl. a belső elválasztású mirigyek sejtjei is képesek az osztódásra, amennyiben szükség van elvesztett sejtek pótlására. De a megújuló sejtpopulációk sejtjei sem osztódnak szakadatlanul. Úgy tűnik tehát, hogy valamilyen szabály szerint állandósul egy adott szervet alkotó sejtek populációinak nagysága, azaz a normális felnőtt szervezetben működik valamilyen mechanizmus, amely a populáció nagyságát ellenőrzi. A populációk kisebbedésekor a veszteség az illető populációt fenntartó törzs-sejtek osztódásai révén pótlódik. A törzs-sejtek szaporodásának egyik közvetlen vagy közvetett ingere (stimulusa) tehát a sejtveszteség (vö. 4, 8, 13).

Bizonyos in vitro rendszerekben — sejt- és szövettenyészetek életében is — megfigyelhető, hogy a rendszer egy adott sejtsűrűség elérése után tovább

nem növekszik. Ezt az állapotot a növekedés érintkezési gátlásának (contact inhibition of growth vagy density dependent inhibition of cell growth) nevezzük. Némi szabad asszociációval elképzelhető, hogy — hasonlóan az előbb leírtakhoz — az in vitro rendszerekben is valamilyen mechanizmus ellenőrzi a populáció nagyságát és az ilyen gátolt növekedésű populáció sejtjeinek ingerre van szüksége, hogy újra szaporodni tudjanak (2, 3).

Az in vivo és in vitro sejtrendszereknek tehát, hogy populációjuk nagyságát megtartsák vagy növeljék, egyformán szükségük van valamilyen stimulusra, amely az addig nyugvó és a pótlásért felelős sejteket osztódásra bírja. Kérdés, hogy az ilyen sejtek a stimulus előtt és után a korábban definiált sejtciklus melyik szakaszában léteznek, egyáltalán ciklusban vannak-e?

LAJTHA (13) szerint a törzs-sejteket úgy is lehet definiálni, hogy azok korlátlan növekedési potenciállal és olyan kapacitással rendelkeznek, hogy képesek új sejtvonalak létrehozására. A „korlátlan" jelző úgy értendő, hogy az adott megfigyelési időtartam alatt, de a gyakorlatban ez azt jelenti, hogy in vivo rendszerben az időtartam az élőlény élettartamával ekvivalens. In vitro rendszerben a „korlátlan" jelző nehezen definiálható: tízszeres vagy százszoros nagyságrendű generációs időt jelenthet. A normális felnőtt emlős szervezetben a legtöbb populáció „steady state" populáció, azaz a populáció növekedését a populációból eltávozó sejtek kiegyensúlyozzák. Az embrionális fejlődés alatt a totipotens megtermékenyített petesejt osztódásai után törzssejt-vonalak (stem line) alakulnak ki, amelyek már differenciálódott alvonalakat (subline) szolgáltatnak; a fejlődés befejeztével a különféle stem line-ok vagy elveszítik véglegesen osztódóképességüket (pl. neuronok), vagy feedback ellenőrzés alatt megtartják osztódási kapacitásukat anélkül, hogy tovább differenciálódnának (pl. a májsejtek), vagy úgy alakul helyzetük, hogy differenciálódási kapacitásuk is megmarad: osztódó átmeneti populációkba szolgáltatnak sejteket (pl. csontvelő törzs-sejtek). A „steady state" törzs-sejt populációknak legalább két típusát lehet elkülöníteni. Az egyikben a sejtek ciklusban levőknek tekinthetők. Ez azt jelenti, hogy amint egy sejt elhagyja a populációt, egy másik sejt osztódik, s a két utódsejt közül az egyik differenciálódik ($G_1$ szakaszban marad), a másik folytatja a ciklust. Ez a populációs körforgás jellemző pl. a vékonybél kripták sejtjeire. A másik törzs-sejt populáció sejtjeinek túlnyomó többsége nincs a sejtciklusban; ez a „no cycle" — a $G_0$ — állapot. Ezt az állítást legjobban példával lehet alátámasztani. A májban — mint említettük — elenyészően kevés az osztódó sejt, ami azzal magyarázható, hogy a sejthalálból eredő sejtveszteség gyakorisága elenyésző. Ebből az következik, hogy a populáció „turnover" ideje hosszú. Parciális hepatektómiában vagy széntetraklorid mérgezésben a stimulust követően nagyon rövid idő alatt kellene a regenerációban részt vevő sejteknek DNS-t szintetizálniok, ha a ciklusban lennének. Az ilyen sejtekben azonban csak viszonylag hosszú — legalább 15 órás — latencia idő után kezdenek DNS-t

szintetizálni, nyilván azért, mert a DNS szintézis megindulásának előfeltételei a $G_1$ szakaszban valósulnak meg, következésképp ilyenkor a sejtek előbb a $G_1$ szakaszba kell jussanak. Példaként említhetők csontvelői törzs-sejtek is, amelyeknek ciklusba juttatásához humorális tényezőre, pl. eritropoietinre van szükség (16). A sejtpopulációk kívánt mértékű nagyságát fenntartó törzssejtek tehát vagy a ciklusban vagy azon kívül léteznek.

Fejtegetéseink végén eljutottunk ahhoz a kérdéshez, milyen tényezők okozzák, hogy az ilyen sejtek nyugalmi állapotból aktív állapotba kerüljenek. Ez már az irányítás, szabályozás problémaköre, amely túlmegy feladatunk keretein. Reméljük, hogy a további előadások folyamán a normális és kóros sejtek szaporodásának szabályozására vonatkozó ismeretekkel is gyarapíthatjuk tudásunkat.

## IRODALOM


1. Balázs, A., Rappay, Gy.: DNA dynamics in rat granulopoiesis studied by cytophotometry. Nature, **217**, 166 (1968).
2. Baserga, R.: Biochemistry of the cell cycle: a review. Cell Tissue Kinet., **1**, 167 (1968).
3. Baserga, R., Rovera, G., Farber, J.: Control of cellular proliferation in human diploid fibroblasts. In Vitro, **7**, 80 (1971).
4. Burns, F. J., Tannock, I. F.: On the existence of a $G_0$-phase in the Cell Tissue Kinet., **3**, 321 (1970).
5. Caspersson, T.: Über den chemischen Aufbau der Strukturen des Zellkerns. Skand. Arch. Physiol., **73**, Suppl. 8, (1936).
6. Cleaver, J. E.: Thymidine metabolism and cell kinetics. Frontiers of Biology. Volume **6**, North-Holland Publishing Company, Amsterdam, (1967).
7. Dethlefsen, L. A.: An evaluation of radioiodine-labeled 5-iodo-3'-deoxyuridine as a tracer for measuring cell loss from solid tumors. Cell Tissue Kinet., **4**, 123 (1971).
8. Epifanova, O. I., Terskikh, V. V.: On the resting periods in the cell life cycle. Cell. Tissue Kinet., **2**, 75 (1969).
9. Gilbert, C. W.: The labelled mitoses curve and the estimation of the parameters of the cell cycle. Cell Tissue Kinet., **5**, 53 (1972).
10. Gilbert, C. W., Lajtha, L. G.: The importance of cell population kinetics in determining response to irradiation of normal and malignant tissue. Cellular Radiation Biology Williams and Wilkins, Baltimore, 1965. p. 474.
11. Howard, A., Pelc, S. R.: Synthesis of deoxyribose nucleic acid and nuclear incorporation of $^{35}S$ as shown by autoradiographs. In: G. E. W. Wolstenholme (ed.): Isotopes in biochemistry (CIBA Foundation Conference), Churchill, London, p. 138. (1951).
12. Howard, A., Pelc, S. R.: Synthesis of desoxyribonucleic acid in normal and irradiated cells and its relation to chromosome breakage. Heredity, Suppl. 6, 261 (1953).
13. Lajtha, L. G.: Stem cells and their properties. Proc. VII. Canadian Cancer Res. Conf., 1966. Pergamon Press, Vol. 7, p. 31. (1967).
14. Lajtha, L. G., Oliver, R., Ellis, F.: DNA synthesis in bone marrow studied by autoradiography. In: Z. M. Bacq and P. Alexander (eds.): Radiobiology Symposium 1954. Butterworths Scientific Publications, London, p. 216. (1954).
15. Lajtha, L. G. Oliver, R., Gurney, C. W.: Kinetic model of a bone-marrow stem-cell population. Brit. J. Haemat., **8**, 442 (1962).
16. Lajtha, L. G., Pozzi, L. V., Schofield, R., Fox, M.: Kinetic properties of haemopoietic stem cells. Cell Tissue Kinet., **2**, 39 (1969).
17. Leblond, C. P., Messier, B., Kopriwa, B.: Thymidine-$H^3$ as a tool for the investigation the renewal of cell populations. Lab. Invest., **8**, 296 (1959).
18. Lord, B. I.: Measurement of the duration of DNA synthesis in erythroid cells of the bone marrow using a double labelling autoradiographic technique designed specifically for use with haemopoietic tissues. Cell Tissue Kinet., **3**, 13 (1970).
19. Major, J. R., Csapó, I., Rappay, Gy.: A completely transistorized microcinematography equipment. Sbornik vedeckych praci Lékarské fakulty KU v Hradci Králové, **13**,, 209 (1970).

20. MAURER, W., SCHULTZE, B.: Überblick über autoradiographische Methoden und Ergebnisse zur Bestimmung von Generations-Zeit und Teilphasen von tierischen Zellen mit markiertem Thymidin. Acta histochem., Suppl. 8, 73 (1968).
21. MAZIA, D.: Mitosis and the physiology of cell division. In: J. Brachet and A. E. Mirsky (eds.): The cell. Biochemistry, Physiology, Morphology. Volume 3, Meiosis and mitosis. Academic Press, New York, p. 77. (1961).
22. MIESCHER, F.: Die histochemischen und physiologischen Arbeiten. Vogel, Leipzig, (1897).
23. POLLISTER, A. W., RIS, H.: Nucleoprotein determinations in cytological preparations. Cold Spring Harbor Symp., **12,** 147 (1947).
24. QUASTLER, H.: Some aspectus of cell population kinetics. In: F. Stohlman, Jr. (ed.): The kinetics of cellular proliferation. Grune and Stratton, New York, p. 218. (1959).
25. QUASTLER, H.: The description of steady-state kinetics. In: F. Stohlman, Jr. (ed.): The kinetics of cellular proliferation. Grune and Stratton, New York, p. 431. (1959).
26. QUASTLER, H. SHERMAN, F. G.: Cell population kinetics in the intestinal epithelium of the mouse. Exp. Cell Res., **17,** 420 (1959).
27. RAPPAY Gy.: Citológiai mérőmódszerek. MTA Biol. Tud. Oszt. Közl., **7,** 329 (1964—1965).
28. RAPPAY Gy.: A fénymikroszkópos autoradiográfia néhány kérdése. MTA Biol. Oszt. Közl., **12,** 99 (1969).
29. RAPPAY, GY., FAZEKAS, I., CSÁKI, L.: Die Generationszeit kultivierten Knochenmarkszellen. In: Communications of the Czechoslovak Society for Histochemistry and Cytochemistry. Vol. **3,**, Prague, p. 125. (1969).
30. RAPPAY GY., SZABÓ D.: A modern morfológiai vizsgáló eljárások eredményei és gyakorlati jelentősége. Orv. Hetil., **109,** 118 (1968).
31. SANDRITTER, W.: A kvantitatív hisztokémia problémái. Citofotometria látható és ultraibolya fényben. MTA Biol. Csop. Közl., **4,** 255 (1960).
32. STOHLMAN, F., Jr. (ed.): The kinetics of cellular proliferation. Grune and Stratton, New York. (1959).

# A MITOTIKUS KÉSZÜLÉK FUNKCIÓS MORFOLÓGIÁJA

BENEDECZKY ISTVÁN

Semmelweis Orvostudományi Egyetem I. sz. Kórbonctani Intézet

A mitotikus osztódás során a sejt két alapvető komponensre; az ún. kromatikus és akromatikus apparátusra tagolódik, s ez az elrendeződés képezi a sejtosztódásra jellemzőnek mondható morfológiai alakzatot. Ismeretes, hogy a kromatikus apparátust elsődlegesen a kromoszómák alkotják (de a kromatikus apparátus kialakításában a nukleoluszok is részt vesznek) az akromatikus apparátust pedig a citocentrumok (pólusok) és az orsó alkotják (13). Az akromatikus alakzatot mint szerkezeti komplexust, más néven „mitotikus apparátusnak" is nevezik (13), s ebben az értelemben ide tartozik a citaszter (asztroszfera), amely a centriolumot veszi körül, valamint a mitotikus orsó. A mitotikus apparátus kialakulásának és szerepének megértéséhez szükségesnek látszik vázlatosan ismertetni azokat a főbb morfológiai mozzanatokat, amelyek a mitotikus apparátus létrejöttét megelőzik. A profázisban a szerkezeti változások legszembetűnőbben a kromoszómák kialakulásában jutnak kifejezésre. A profázis előrehaladtával a kromoszómák a maghártya felé vándorolnak, s a mag közepe mintegy „üressé" válik. A profázis vége felé a maghártya felbomlóban van, a kromoszómák erőteljesen megrövidülnek. Az orsó kialakulása rendszerint együtthalad a kromoszómák változásaival, mindamellett az orsó kialakulásának számos változata ismeretes. Az ún. centrális orsó a profázisban, a centriolumok körül, a maghártya közvetlen szomszédságában jön létre. A centriolumok körül megjelennek a citaszter asztrális sugarai és a két citaszter között egy finom fonalakból álló köteg, az orsó figyelhető meg (13). A továbbiakban a centriolumok a citaszterekkel együtt félkörív alakú pályán a pólusok felé vándorolnak, amíg csak az ellentétes pólusokra el nem érnek. A metafázisos orsó keletkezése során a centriolumok az oszlás kezdete előtt polarizálódnak, és az orsó csak a metafázisban alakul ki.

Az olyan mitózist, ahol az akromatikus alakzat és az orsó a citocentrumokból (centriolum + citaszterek) jön létre, citasztrális vagy amfiasztrális mitózisnak nevezik (13). A legtöbb állati sejtben és néhány alacsonyrendű növényben ez az általános osztódási forma. Azt a típusú osztódást, melynek kapcsán a citocentrumok nem jelennek meg, anasztrális mitózisnak nevezik, s ez a magasabb rendű növényekre és néhány gerinctelen állatfajra jellemző.

A fentiekből világosan kitűnik, hogy a centriolumok nem tartoznak szigorúan véve a mitotikus apparátus fogalmai körébe, mégis célszerűnek tartjuk felépítésüket és az osztódás folyamán beálló változásaikat ismertetni, mert enélkül a mitotikus apparátus funkciós morfológiája, úgy véljük, aligha érthető meg. De Harven kitűnő összefoglaló munkájában (10) ugyancsak egymás mellett tárgyalja a centriolumok és a mitotikus orsó finomszerkezeti sajátosságait. Leírásunkban mi is ezt a módszert követjük, s elsőként a centriolumokra vonatkozó legfontosabb megfigyeléseket foglaljuk össze.

A centriolum fénymikroszkópos tanulmányozását jelentősen megnehezítette az a körülmény, hogy méretei épphogy csak elérik a fénymikroszkóp felbontóképességét. Ennek ellenére is sikerült a centriolumokat élősejtekben is kimutatni, fibroblasztokban a mitózis alatt (13). Az elektronmikroszkópos vizsgálatok alapján kétségtelenné vált, hogy a centriolumok a magasabb rendű növényeket kivéve csaknem minden sejtben előfordulnak. Egyértelmű azonosításukat megnehezítette az a tény, hogy az ún. bazális testek nagyobb számban, nagyobb gyakorisággal kerültek a kutatók elé, s ez lehetővé tette ez utóbbi szerkezetek korai felismerését (16), s ily módon háttérbe szorította a centriolumok identifikálását. A bazális testek finomszerkezeti sajátosságait Manton és mtsai (23) is tanulmányozták, s azokat olyan üres hengeres képleteknek találták, amelyek 9 perifériás „strand"-ból állnak (1. ábra). A centriolumok ultrastrukturális leírását két kutatócsoport egymástól függetlenül, egyidőben végezte el. Burgos és Fawcet (9) a varangyosbéka spermatida differenciálódási folyamatában vizsgálta a centriolumokat, s azokat egy rúd alakú, kb. 400 mμ hosszú, 160 mμ átmérőjű centrális üreggel rendelkező képletnek találta. De Harven és Bernhard (11) különböző gerincesek mitotikus centriolumáról közölt új adatokat. Megállapításaik közül az alábbi fontosabb tények emelhetők ki:

1. A centriolum jellegzetes henger alakú képződmény, a nyugvó sejtekben a Golgi-zóna közepén, osztódó sejtekben pedig rendszerint a mitotikus orsó pólusain található.

2. A centriolumok meghatározott számú (rendszerint 9) párhuzamos tubulusból épülnek fel.

3. Szerkezetük azonos a normál és tumoros sejtekben, sőt a kolhicinnel kezelt sejtekben is.

4. Határozott szerkezeti hasonlóság állapítható meg a centriolumok és az ún. „bazális testek" között.

De Harven és Bernhard fenti vizsgálataikat nagyszámú osztódó sejten végezték. A centriolumok egyetemes előfordulásának bizonyítása szükségessé tette olyan sejtek tanulmányozását is, amelyek többé már nem oszlanak azaz végállapotban vannak. A kérdés az volt, megtalálható és felismerhető-e a centriolum ezekben a sejtekben is? A kérdésre Bessis és Breton-Gorius (8)

adta meg a pozitív választ, akik leírták a típusos centriolumok jelenlétét érett leukocitákban, amelyekről általánosan elfogadott, hogy többé már nem oszlanak. Fenti szerzők a centriolum tubulusok sajátos turbinaszerű elrendeződésére is rámutattak, s megfigyelték, hogy a 9 tubulus egy-egy tagja további 1—3 csövecskéből áll. AMANO (2) a centriolum hengeres falán granuláris struktúrelemeket is megfigyelt, s ezeket az RNP granulumokhoz hasonlónak vélte. Megfigyelései mind ez ideig nem nyertek kellő megerősítést, bár a centriolumok kémiai felépítésére vonatkozó citokémiai megfigyelések RNP jelenléte mellett szólnak (10).

A centriolumok nem mindig bizonyultak csak egyértelműen hengeres szerkezetűeknek és szomszédságukban gyakran megfigyeltek kb. 700 Å átmérőjű elektrondenz képleteket is, s ezeket pericentrioláris struktúráknak, ill. szatellitáknak nevezték (6,7). Ezek a szatelliták gyakran a centriolum falához tapadnak és alaposan megnehezítik a típusos centriolum felismerését. DE HARVEN és BERNHARD szerint (6, 10) a szatelliták száma változó, s véleményük szerint egy olyan átmeneti szerkezetet is reprezentálhatnak, amelyek a centrioláris aktivitás egy bizonyos fázisát jelenthetik. GACHET és THIERY (17) Markham fototechnikai eljárását használva bizonyították a pericentrioláris szerkezet szimmetrikus jellegét, átmérőjét 4100 Å-nek találták, s leírták a 9 alapvető tubulus meglétét is.

DE HARVEN és DUSTIN (12) kolhicinnel kezelt timuszsejteket vizsgáltak, és megállapították, hogy a pericentrioláris szatelliták soha nem voltak megfigyelhetők a centriolumok szomszédságában, mitózis alatt. Ez szerintük nem állt kapcsolatban a használt orsóméreggel, mivel ugyanebben a nem osztódó sejtpopulációban a pericentrioláris szerkezetek szabályosan jelen voltak.

Hosszanti metszetben általában az látható, hogy a centriolum hengerszerkezetének lumenében csak világos, elektronáteresztő anyag foglal helyet (3). Ezzel szemben GALL (18, 19) azt állította, hogy a centriolumok lumenében organizált struktúra „hub with radial spokes" (kerékagy sugár irányú küllőkkel) foglal helyet. A centriolum középpontjában levő szerkezetek denzitása nem hasonlítható a centriolum falának denzitásához, de az itt helyet foglaló anyag a Markham-féle fototechnikai eljárás segítségével jól demonstrálható. Eszerint a „kerékagyban" 8—10 küllő foglal helyet egymáshoz képest mintegy 40°-os szögben elhajolva. Az intracentrioláris szerkezetek meglétét és felépítettségét illetően meglehetősen kiterjedt vita folyik az irodalomban, sokan tagadják meglétüket, mások labilis, törékeny szerkezeteknek vélik, s vannak, akik azt állítják, hogy megjelenésük a centriolum aktivitásával áll összefüggésben (10, 11).

A centriolumok jelenlétét a mitotikus készülékekben az orsóban, ill a póluson DE HARVEN és BERNHARD (6, 10, 11) is megfigyelte és megállapították, hogy a sejtszervecske finomszerkezeti képe azonos azzal, amit a nyugvó sejtekben leírtak. A centriolum tengelye úgy tűnik, nincs közvetlen kapcsolat-

ban az orsóval, ill. az orsó fonalakkal, és ezek konvergálódása a centrioláris area felé nem jelent szükségszerűen fennálló közvetlen kontaktust.

Összefoglalva a centriolumokra vonatkozó legfontosabb ismereteket, megállapítható, hogy a centriolum egy permanens citoplazmatikus organellum, gyakran lokalizálódik a Golgi-zónában (2. ábra), csaknem minden állati sejtben előfordul, finomszerkezete igen egységes. Szomszédságában gyakran találhatók ún. pericentrioláris szerkezetek, amelyek megjelenése összefüggésben állhat a centriolum aktivitásával. A jelenlegi megfigyelések arra utalnak, hogy a centriolum rövid ún. procentriolumokból fejlődik, autoreplikáció révén, *közismerten és nyilvánvalóan hat a mitotikus orsóra mint organizátor*, továbbá részt vesz az egyes sejtek differenciálódási folyamataiban, kinetoszómákat és bazális testeket képezve az ostoros sejtek részére. Ha biztos megerősítést nyer a centriolum RNS, ill. DNS tartalma, ez további új aszpektust jelent funkcióját illetően; úgy tekinthetjük, mint önreprodukcióra képes citoplazmatikus struktúrát, mely genetikus információk tárolására és továbbadására képes.

A mitotikus apparátus legszembetűnőbb komponensei az *orsófonalak* vagy más néven mikrotubulusok (3. ábra). Ezek igen sajátos csöves szerkezetek, melyek könnyen elkülöníthetők az egyéb sejtorganellumoktól. Falukat egy elektrondenz anyag képezi, átmérőjük egyforma, rigiditásuk jelzi egyenes mivoltukat, elektronáteresztő lumenük legjobban keresztmetszetben figyelhető meg. Az orsófonalakat De Harven és Bernhard írták le (6) mint hosszú csatornácskákat, melyek átmérője 150—200 Å között váltakozik, hossza pedig több mikron is lehet. Az orsófonalakat vizsgáló különböző szerzők a csatornácskák átmérőjét általában 150—200 Å-nek mérték, a cortex, ill. a fal vastagsága 60 Å-nek bizonyult. André és Thiery szerint (4) az orsófonalak 35 Å vastagságú protofibrillumokból épülnek fel. Pease (25) negatív festési eljárással mintegy 10 fonalat mutatott ki a mikrotubulusok falában, s azok egyenként 35—40 Å átmérőjűnek bizonyultak. Pease ezeknek a filamentumoknak az alakját üveggyöngyszerűen befűződöttnek találta, ahol az egyes befűződések 88 Å távolságban ismétlődnek. Ez az elrendeződés igen hasonló az André és Thiery (4) által leírt 80 Å-s helikális periodicitáshoz, melyet a fenti objektumon figyeltek meg.

Felmerül a kérdés, mi a szerepe az orsófonalaknak a mitotikus apparátusban. Az már korábban is megállapítást nyert, hogy sugár irányban futnak a centriolumoktól a kromoszómákig. Mindig egyenesnek látszanak, sohasem kötegekben, hanem egyedülállóan haladnak, direkt kontaktusban állnak a kromoszómákkal a kinetochorok révén. A pólustól pólusig, ill. a pólustól a kromoszómákig futó rostok lényegében azonosak egymással. Az anafázisban a rostok ritkán láthatók a két szeparált kromatida között. Mindezen megfigyelések valószínűsítik, hogy az orsófonalak meghatározott szerepet játszanak a kromoszómák mozgatásában, a mozgatás mechanizmusa azonban sajnos

ma sem kellőképpen tisztázott. Az bizonyos, hogy az orsófonalak látható kontaktusban vannak a kinetochorokkal (4. ábra), BESSIS szerint azonban (7, 8) az orsótubulusok direkt kapcsolatba lépnek a centriolumok szatellitáival is. E kapcsolatra nézve GALL is (18, 19) közölt adatokat, de ezek csak részben nyertek megerősítést. KRISHAN és BUCK (22) ún. alkalmi folytonosságot látott az orsó és a centriolum tubulusai között. SZŐLLŐSI (28), ROBBINS és GONATAS (26), DE THÉ (14) és ANDRÉ (3) szerint a mikrotubulusok, ill. orsófonalak nem a centriolumokkal közvetlenül, hanem a szatellitákkal állnak közvetlen kapcsolatban. Az orsófonalak szerepe a mitózis alatt jelenlegi ismereteink alapján nem magyarázható kielégítően. Ennek oka részben a módszerekben az elektronmikroszkópos preparálási eljárások sajátos követelményeiben keresendő, amely mint ismeretes, csak pillanatnyi állapotot képes rögzíteni. Ezért ROBBINS és GONATAS (26), nagyon sok időpontból rögzített sejtmintákat elektronmikroszkópos célra HeLa tenyészetből. Először fáziskontraszt mikroszkóp alatt kiválogatták az osztódási fázisban levő sejteket, s ezután rögzítették őket elektronmikroszkópos célra. Ezen vizsgálatok alapján szerzők azt a következtetést vonták le, hogy az orsófonalak a kromoszómák mozgatásában játszanak szerepet. ALLENPACH és ROTH (1) véleménye szerint viszont az orsófonalak az orsó elongációjában játszanak szerepet.

Az ATP jelenléte az orsófonalakban (20, 24) az izommal való hasonlatosságra utal, de ezt a hasonlatosságot az immunológiai és ultracentrifugás vizsgálatok nem erősítették meg (27). Az orsófonalak funkciójára nézve BAJER (5) szolgáltatott még fontos adatokat. Szerinte a szóban levő struktúrák az anafázis alatt megrövidülnek, majd eltűnnek. Figyelembe véve az orsófonalak igen állandó átmérőjét, ez a megrövidülés nem látszik egyértelműen bizonyítottnak.

Az orsófonalak szerepének tisztázása szempontjából hasznosnak bizonyultak a különböző orsómérgekkel végzett vizsgálatok. Ismeretes, hogy a kolhicin specifikusan gátolja az orsó aktivitását (15). INOUÉ (21) meggyőzően bizonyította, hogy a kolhicin teljesen depolimerizálja és dezorganizálja az orsófonalakat. DE HARVEN és BERNHARD (10, 11) elektronmikroszkópos megfigyelések alapján ugyancsak megállapították, hogy az orsófonalak a fenti alkaloida hatására valóban nem fejlődnek ki, a centriolum megtartja ugyan finomszerkezeti felépítettségét, de mozgása gátlódik.

Fenti adatokból következik az a sajnálatos következtetés, hogy a rendelkezésünkre álló elektronmikroszkópos adatok nem elégségesek annak megmagyarázásához, hogy mi az orsó és orsófonalak konkrét szerepe a mitózis alatt.

A mitotikus orsóval kapcsolatban álló orsótubulusok funkciójára nézve ma 3 hipotetikus nézet ismeretes:

1. Részt vesznek az intracelluláris transzportban.
2. Részt vesznek a citoplazma áramlási és mozgási folyamataiban.
3. Részt vesznek a sejtalak fenntartásában.

Továbbra is válaszra vár, hogy mi az ultrastrukturális megfelelője az orsónak mint a mitotikus apparátus egyik fő komponensének, továbbá identifikálni kell magát a citasztert (asztroszféra) is, melynek helyén az elektronmikroszkópos kutató csak „üres" elektronáteresztő hialoplazmát lát.

Hogy a mitotikus apparátus nemcsak morfológiai artefakt, bizonyítják azok a biokémiai vizsgálatok, melyek során sikerül ezt a szerkezetet izolálni, tengerisün petéből (13). Az eljárás lényege az, hogy a petesejt megtermékenyítése során egy meghatározott stádiumot (rendszerint a metafázist) stabilizálják, pl. —10 C°-on 30%-os metanollal, majd a petesejteket enyhe detergenssel (pl. digitonnal) kezelik. Ezen kezelés hatására a citoplazma diszpergálódik, a mitotikus apparátus pedig a citaszterrel, az orsóval, és a kromoszómákkal együtt intakt marad. A kémiai analízis adatai szerint a mitotikus apparátus fő komponense egy olyan fehérje, amely kevés aromás aminosavat és 3—5% nukleinsavat, főleg RNS-t tartalmaz.

Áttekintve a mitotikus apparátusra vonatkozó morfológiai, biokémiai és citokémiai vizsgálatokat, megállapítható, hogy a kutatások jelenlegi stádiumában még nincs meg a kellő összhang a régebbi fénymikroszkópos és az újabb elektronmikroszkópos adatok között, hiányosak a biokémiai és citokémiai adatok is, sok az elnevezésbeli és értelmezésbeli különbség, így további jól összehangolt kísérletekre és alapos diszkussziókra van szükség ahhoz, hogy a mitotikus apparátus szerepét és működési mechanizmusát a sejtosztódás bonyolult folyamatában megérthessük.

## IRODALOM


1. Allenspach, A. L., and Roth, L. E.: Fine structure of mitosis in the chick embryo. J. Cell. Biol. **27,** 5A (1965).
2. Amano, S.: The structure of the centrioles and spindle body as observed under the electron and phase contrast microscopes. A nex extension-fiber theory concerning mitotic mechanism in animal cells. Cytologia (Tokyo) **22,** 193—212. (1957).
3. André, J.: Le centriole et la région centrosomienne. J. Microscopie **3.** 23. L(1964).
4. André, J., and Thiéry, J. P.: Mise en Mise évidence d'une sous-structure fibrillaire dans les flagelles. J. Microscopie **2,** 71—80. (1963).
5. Bajer, A.: Movements within the mitotic spindle. J. Cell. Biol. **27,** 7A (1965).
6. Bernhard, W., and de Harven, E.: L'ultrastructure du centriole et d'autres éléments de l'appareil achromatique. Intern. Kongr. Elektronen mikroskopie, **4,** Berlin, Verhandl. pp. 217—227 (1958).
7. Bessis, M., Breton-Gorius J., and Thiéry, J. P.: Centriole, corps de Golgi et aster des leucocytes. Étude au microscope éléctronique. Rev. Hematol. **13,** 363—386. (1958).
8. Bessis, M., and Breton-Gorius, J.: Le centriole des cellules du sang étude à l'état vivant et au microscope électronique. Bull. Microscop. Appl **7,** 54—56. (1957).
9. Burgos, M. H., and Fawcett, D. W.: An electron microscope study of spermatid differentiation in the toad, Bufo arenarum Hensel. J. Biphys. Biochem. Cytol. **2,** 223—240. 1956).
10. De Harven, E.: The centriole and the mitotic spindle. In the nucleus. Ultrastructure in biological systems. Vol. **3,** 197—223 Ed. A. S. Dalton, F. Haguenau. A. P. (1968).
11. De Harven, E., and Bernhard, W.: Étude au microscope électronique de l'ultrastructure du centriole chez les vertébrés. Z. Zellforsch. **45,** 378—398. (1956).
12. De Harven, E., and Dustin, P. Jr.: Étude au microscope életctronique de la stathmocinése chez le rat. Colloq. (Paris) **88,** 189—197. (1960).

13. De Robertis, E. D. P., Nowinski, W. W., Saez, F. A.: Sejtbiologia. 306—335. Akadémiai Kiadó, Budapest (1970).
14. De Thé, G.: Cytoplasmic microtubules in different animal cells. J. Cell. Biol **23,** 265—275. (1964).
15. Eigsti, O. J., and. Dustin, P., Jr.: „Colchicine in Agriculture, Medicine, Biology, and Chemistry Iowa State College Press, Ames, Iowa. (1955).
16. Fawcett, D. W., and Porter, K. R.: A study of the fine structure of ciliated epithelia. J. Morphol. **94,** 221—281. (1954).
17. Gachet, J., and Thiéry, J. P.: Application de la méthode de tirage photographique avec rotations ou translations à l'étude de macromolécules (hémocyanine, hémoglobine, ferritine) et de structures biologiques (centrioles, fibres de flagelle, nucléocapsides, fibres de flagelle, nucléocapsides virales). J. Microscopie **3,** 253—268. (1964).
18. Gall, J. G.: Centriole replication. A study of spermatogenesis in the snail Cytol. **10,** 163—193. (1961).
19. Gall, J. G.: Fine structure of microtubules. J. Cell. Biol. **27,** 32A. (1965).
20. Hartmann, J. F.: Cytochemical localization of adenosine triphosphatase in the mitotic apparatus of HeLa and sarcome 180 tissue culture cells. J. Cell. Biol. **23,** 363—370. (1964).
21. Inoué, S.: Motility of cilia and the mechanism of mitosis. Rev. Mod. Phys. **31,** 402—408 (1959).
22. Krishan, A., and Buck R. C.: Structure of the mitotic spindle in L strain fibroblast. J. Cell. Biol **24,** 433—444. (1965).
23. Marton, I., Clarke, B., and Greenwood, A. D.: Observations with the electron microscope on biciliate and quadriciliate zoospores in green algae. J. Exptl. Botany **6,** 126—128. (1956).
24. Mazia, D.: Mitosis and the physiology of cell division. In „The Cell" (J. Brachet and A. E. Mirsky, eds), Vol. III. pp. 77—412. Academic Press New York. (1961).
25. Pease, D. C.: The ultrastructure of flagellar fibrils. J. Cell Biol. **18,** 313—326. (1963).
26. Robbins, E., and Gonatas, N. K.: Histochemical and ultrastructural studies on HeLa cell cultures exposed to spindle inhibitors with special reference to the interphase cells. J. Histochem. Cytochem. **12,** 704—711. (1964).
27. Ruby, A.: Ph. D. Thesis, Univ. of Calif., Berkeley, California.
28. Szőllősi, D.: The structure and function of centrioles and their satellites in the jellyfish Philadium gregarium. J. Cell Biol. **21,** 465—479. (1964).

# A SEJTOSZTÓDÁS BIOKÉMIÁJA

## MAKROMOLEKULÁK SZINTÉZISE A SEJTCIKLUS EGYES FÁZISAIBAN

MENYHÁRT JÁNOS

SOTE Urológiai Klinika MTA Kutató Laboratóriuma, Budapest

### 1. *Bevezetés*

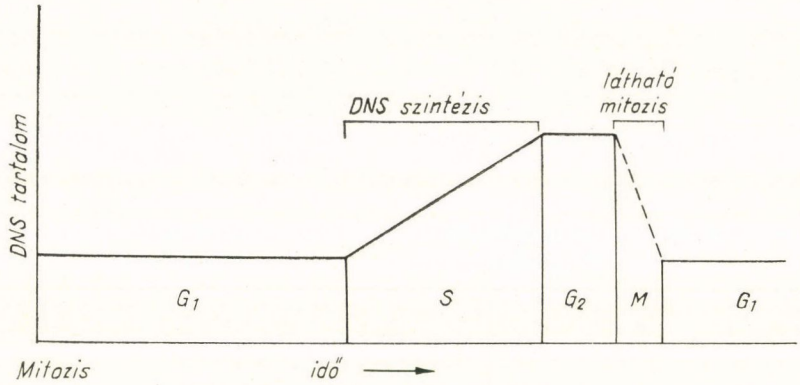
A sejtosztódás vizuálisan követhető szakaszaira, a mechanikus osztódás egyes mozzanataira, azok időbeli egymásutániságára vonatkozó hisztomorfológiai ismereteink már több mint 100 éve a sejtbiológiai és a hisztológiai tankönyvek standard anyagát képezik.

A természettudományos ismeretek felhalmozásának e század első felében indult és napjainkig tartó „akcelerációja" azonban a sejtek osztódására vonatkozó tudásanyagunkra is jellemző. Ez a tudásanyag az utolsó negyed században nemcsak mennyiségileg változott meg, hanem a szó szoros értelmében dimenzionálisan is kiterjedt. A témáról beszélve ma már nem elég az osztódás morfológiai történéseit és az azokat kísérő anyagcsere-változásokat számba vennünk, hanem a sejt mechanikus kettéosztódását megelőző, „láthatatlan", de a modern biokémia vizsgáló eljárásaival, részleteiben is egyre jobban feltáruló és fontosságában a citokinezissel egyenrangú szakaszt, az osztódást előkészítő periódust is tekintetbe kell vennünk. Ez a két, egymást követő osztódás között elhelyezkedő, ún. interfázis a sejt életciklusának olyan periódusát képviseli, amelyre vonatkozó ismereteink megszületése és megizmosodása zömben az utolsó 20 év kutatómunkájának a gyümölcse.

Az interfázis fontosságát Howard és Pelc (HOWARD, A., PELC, S. R., 1951, 1953) ismerték fel, akik először mutatták ki autoradiográfiás eljárással, hogy a DNS szintézis nem folyamatosan történik, hanem a két osztódás közötti periódusnak csak egy meghatározott szakaszára szorítkozik. Ennek alapján ma már a sejt életét ciklikus történések sorozatának tekintjük (sejtciklus, nukleáris ciklus), amelynek felépítésében a ciklus összetevői az alábbiak szerint vesznek részt *(1. ábra)*: $G_1$ = a mitózis befejeztétől a nukleáris DNS szintézis kezdetéig terjedő szakasz; S = a nukleáris DNS szintézis szakasza; $G_2$ = a DNS szintézis befejeztétől a mitózis kezdetéig terjedő intervallum; és végül az M vagy D = az osztódás periódusa.

A sejtciklus e leegyszerűsített sémája azonban a sejteknek csak egy csoportjára érvényes. Ami az emlős-sejteknek a mitózishoz való viszonyát illeti, legalább 3 féle sejttípust különböztetünk meg: 1. *folyamatosan osz-*

*tódó sejtek* (a vékonybél cryptáit borító hámsejtek; a külső és belső tegumen bazális rétege; növekedésük exponenciális szakaszában levő tumor- valamint szövetkultúrában tenyésztett sejtek); 2. *nem osztódó sejtek* (eritrociták, polimorfonukleáris sejtek, szarusodó sejtek stb.); és végül 3. *nyugvó sejtek*, amelyek nem szintetizálnak DNS-t és normális körülmények között nem is osztódnak, de amelyek megfelelő ingerekkel osztódásra bírhatók (pl. a regenerálódó máj hepatocitái parciális hepatektomia után). Ez utóbbi sejteket sokan úgy tekintik, mint amelyek a sejtciklus egy különleges fázisában, az ún. $G_0$-periódusban tartózkodnak (PATT és QUASTLER, 1963; BASERGA, 1968).




*1. ábra.* A sejtciklus diagramja

Amíg a sejtosztódás biokémiájának tanulmányozása szempontjából a *nem osztódó sejteknek* csak korlátozott jelentőségük van (ugyanakkor azonban kiválóan alkalmasak a celluláris differenciálódás, a növekedés folyamatainak, szabályozásának stb. tanulmányozására), addig a *folyamatosan osztódó*, valamint a *nyugvó* sejtek képezik a vizsgálatok tárgyát minden olyan esetben, amikor a sejtosztódás szabályozásának, a sejtosztódás biokémiájának tanulmányozása a cél. Mivel pedig a mitózist csaknem törvényszerűen a DNS replikációja előzi meg, minden esetben, amikor a sejtosztódás szabályozási mechanizmusait tanulmányozzuk, nemcsak magát az osztódást szabályozó tényezők vizsgálatára kell törekednünk, hanem a DNS szintézist indukáló tényezők vizsgálatára is. Ebből érthető, hogy a DNS szintézis, ill. a mitózis indukálására vezető anyagcsere-folyamatok tanulmányozása a sejtosztódás, a sejtciklus biokémiája kutatásának fő vonulatait képezik (újabb összefoglaló referátumok: EPIFANOVA, 1967; BASERGA, 1968).

A *folyamatosan osztódó sejtek* életciklusának biokémiájáról keveset tudunk. A $G_1$ periódus egyes történéseire BASERGA és mtsai (1965), valamint TERASIMA és YASUKAWA (1966) közleményei utalnak. BRENT és mtsai (1965) viszont az S-fázis néhány anyagcsere sajátosságát írta le. SCHARFF és ROBBINS (1965), KISHIMOTO és LIEBERMAN (1964), TOBEY és mtsai (1966b, 1966a), SISKEN és

WILKES (1967); BRUCHOVSKY és mtsai (1965); PFEIFFER és TOLMACH (1967), WATANABE és OKADA (1966); PALME és mtsai (1965); LAYDE és BASERGA (1964) pedig a $G_2$ fázis néhány figyelemreméltó anyagcsere-sajátosságára mutattak rá.

Több és értékesebb információval rendelkezünk a „stimulált DNS szintézis"-t végző, tehát megfelelő ingerrel osztódásra bírt, eredetileg $G_0$ fázisban tartózkodó sejtek ciklusának biokémiájáról.

A stimulált DNS szintézisnek legalább 13 modellje ismeretes (BASERGA, 1969). Ezek fő képviselői: 1. phytohaemaglutininnel (PHA)-stimulált lymphocyták (NOWELL, P. C., 1960), 2. izoproterenollal stimulált nyálmirigy-hámsejtek (BARKA, 1965); 3. oestrogennel stimulált uterus hámsejtek (EPIFANOVA, 966) és 4. regeneráló májsejtek (HIGGINS és ANDERSON, 1932).

Egyre több adat szól amellett, hogy a stimulált DNS szintézis génaktiválás révén valósul meg. Ez röviden annyit jelent, hogy a DNS szintézist az emlős-sejt genomja egy szakaszának aktiválása váltja ki. Ez a genomszakasz közvetlenül ellenőrzi az egész genom replikációját. E hipotézis szerint a DNS szintézis ingere a genom egy szegmentumát aktiválja, s az aktivált genom-szakasz viszont jól definiált RNS molekulák szintézisét indukálja. Ezek az RNS molekulák azután elvégzik a DNS szintéziséhez, ill. a sejtosztódás egyéb folyamataihoz szükséges enzimek kódolását.

A szövetek, szervek növekedése két különálló folyamat együtthatása révén valósul meg: 1. a sejtek növekedése (tehát a sejt fenntartásához, ill. növekedéséhez szükséges, legfontosabb anyagok előállítása és felhalmozása); 2. a sejtek osztódása (azaz a megnövekedett anyagmennyiséget tartalmazó, felhalmozó anyasejt két leánysejtté történő kettéválása). Annak ellenére, hogy a sejtosztódása bizonyos, „specifikus" növekedést feltételez, a két folyamat nem áll oki összefüggésben egymással. A sejtnövekedés viszonylag hosszú periódust vesz igénybe (interfázis !), a sejt osztódása — a mitózis — lebonyolítása ezzel szemben viszonylag rövid időt igényel. A sejtosztódás ellenőrzését olyan anyagcsere-folyamatok látják el, amelyek — miközben létrehozzák a sejt növekedését, az osztódáshoz szükséges anyagok előállítását és felhalmozását — utolsó lépésként megadják a jelet az osztódásra. Ebből a gondolatmenetből következik, hogy az interfázis anyagcsere-folyamatait legalább két, céljában és milyenségében egyaránt eltérő folyamatcsoportra bonthatjuk: olyanokra, amelyek a sejtosztódás ellenőrzésében közvetlenül vesznek részt —, ill. olyanokra, amelyek elsősorban a sejt növekedéséért és csak ezen keresztül felelősek az osztódásra való felkészülésért.

## 2. *A DNS szintézis sajátosságai*

### 2.1. *A nukleáris ciklus*

Egészen az ötvenes évekig tartotta magát az a nézet, amely szerint a DNS szintézis a pro- és a metafázisra időzített folyamat. Az ötvenes évek elején

azután egyrészt mikro-spektrofotometriás (SWIFT, 1950; WALKER és YATES, 1952) másrészt autoradiografiás tanulmányok (HOWARD és PELC, 1953) egyaránt bizonyították, hogy a DNS szintézis nem a pro- vagy a metafázisban, hanem az interfázis egy meghatározott szakaszán megy végbe. A DNS szintézis időpontját véve viszonyítási alapul, az interfázis 3 különálló szakaszra bontható (l. *1. ábra:)* a $G_1$, az S és a $G_2$ fázisokra (HOWARD és PELC, 1953). S-sel a nukleáris DNS szintézis periódusát jelöljük, $G_1$, ill. $G_2$ periódusnak pedig az interfázis azon szakaszát nevezzük, amelyben nukleáris DNS szintézis nem történik. A $G_1$ megelőzi, a $G_2$ követi az S periódust. Ettől az általában érvényes sémától azonban eltérések is vannak; baktériumokban (SCHAECHTER és mtsai, 1959), valamint tücskök neuroblasztjaiban (GAULDEN, 1956) más sémák látszanak érvényesülni. Ezekben az esetekben ugyanis az S fázis tölti ki az egész interfázist.

Az S fázis időtartamában és az interfázis időskáláján való elhelyezkedésében egyaránt nagyfokú változatosság tapasztalható. Gerincesek sejtjeiben, az általában 6—8 óráig tartó S periódust viszonylag hosszú $G_1$ periódus előzi meg és viszonylag rövid $G_2$ periódus követi (EDWARDS és mtsai, 1960; MENDELSOHN és mtsai, 1960; PAINTER és mtsai, 1960; STANNERS és TILL, 1960; TAYLOR, J. H., 1960; BENDER és PRESCOTT, 1962; SISKEN és KINOSITA, 1961; YOUNG, R. W., 1962; CAMERON, I. L., 1964; KILLANDER és ZETTENBERG, 1965) Vannak azonban olyan sejtek is, pl. ascites tumorsejtek (BASERGA, 1965), valamint egy, kínai hörcsögből izolált emlős sejtvonal sejtjei (ROBBINS és SCHERFF, 1967), amelyek DNS szintézise közvetlenül a telofázis után indul. L-sejteknél (egér fibroblaszt), in vitro körülmények között az S fázis hossza és helyzete a tenyésztés körülményeitől függően változhat (KILLANDER és ZETTENBERG, 1965b). Bár emlős-sejtekben az S fázis hosszát általában 6—8 órára teszik, ennél lényegesen hosszabb periódusokat is leírtak (SHERMAN és mtsai, 1961; BASERGA, 1964; BRESCIANI, 1964).

Növényi gyökérsejteken a viszonyok hasonlóak az emlős sejtekéhez (DEELEY s mtsai, 1957; HOWARD és PELC, 1951; SISKEN, 1959; WIMBER, 1960). Ezzel szemben pollen-szemcsék generatív magjában (TAYLOR, J. H., 1958; WOODARD, 1958) valamint a Tetrahymena mikronukleuszában (MCDONALD, 1958; PRESCOTT, 1960b) a DNS szintézis az interfázis korai szakaszára szorítkozik, azaz ezekben az esetekben a $G_1$ periódus nagyon rövid vagy éppenséggel hiányzik. Ezzel szemben parameciumokban a makronukleáris DNS szintézis az interfázis második felére szorítkozik (KIMBALL és BARKA, 1959; KIMBALL és PERDUE, 1962).

### 2.2. *A $G_1$ periódus biokémiája*

Feltételezés szerint a $G_1$-periódus — legalábbis annak végső szakasza — foglalja magába a DNS szintézishez szükséges ismert vagy feltételezett, előkészületi lépéseket (a DNS duplikáz, a dezoxiribonukleozidtrifoszfát szinté-

ziséhez szükséges enzimek szintézise). A regeneráló májszövetben pl. parciális hepatektomiát követően, még a DNS szintézis megindulása előtt a DNS polimeráz valamint a timidin trifoszfát szintéziséhez szükséges enzimek mennyiségének drámai mértékű és gyorsaságú növekedése indul meg (BOLLUM és POTTER, 1958; BOLLUM és POTTER, 1959; GIUDICE et al., 1964). Frissen explantált, emlős vesesejtekben a DNS polimeráz és a timidin-kináz aktivitás emelkedése egybeesik a DNS szintézis kezdetével (ADAMS et al, 1965; LIEBERMAN et al., 1963). Mindkét említett esetben azonban olyan sejtekről van szó, amelyek hosszú időn át a $G_1$ periódusban tartózkodtak és így nem meglepő, hogy e várakozási periódus alatt a DNS szintézissel kapcsolatos enzimek nagyrészt eltűntek belőlük. Amíg egyes — állandóan proliferáló-sejtekben a timidinkináz szintézise a DNS szintézis kezdetén következik be (SACHSENMAIER et al., 1967; STUBBLEFIELD és MURPHREE, 1967), addig más, állandóan proliferáló sejtekben mind a kinázok (SHOUP et al., 1966), mind a DNS-polimeráz (LITTLEFIELD és MCGOVERN, 1963) a $G_1$ periódus egész hosszában jelen vannak és mennyiségükben az S fázis kezdetekor sem mutatható ki észrevehető növekedés. Az enzimek állandó jelenlete a $G_1$ fázisban (valószínűleg az előző sejtciklus DNS szintéziséből hátramaradva) ellene szól a hipotézisnek, amely szerint ezen enzimek szintézise képezi a $G_1$ fázis létezésének vagy a DNS szintézis ellenőrzésének az alapját. Eszerint a $G_1$ periódus létezésének magyarázatát más történésekben kell keresnünk.

Számos kísérleti adat utal arra, hogy a sejtnek előzetes RNS és fehérjeszintézisre van szüksége ahhoz, hogy túlhaladjon a $G_1$ fázison (BASERGA et al., 1965; KISHIMOTO és LIEBERMAN, 1964; MUELLER et al., 1962; TERASIMA és YASUKAWA, 1966). E protein szintézisére csak röviddel a DNS szintézis kezdete előtt, a $G_1$ periódus legvégén kerül sor. Az a tény, hogy az RNS és a fehérje szintézis gátlását $G_1$-blokk követi, valamint az, hogy a fent említett fehérje szintézise a DNS szintézist csak nagyon rövid idővel előzi meg, egyaránt arra utal, hogy a $G_1 \rightarrow S$ átmenethez egy különleges fehérje szintézisére van szükség. E megfigyelések összhangban vannak az alább ismertetendő hipotézissel, nevezetesen azzal, hogy a kromoszóma replikáció fehérje természetű iniciátorának szintézise képezi a $G_1$ fázis befejező történését.

Elfogadva, hogy e különleges fehérjének a $G_1$ periódus végén, közvetlenül az S fázis kezdete előtt történő szintézise a kiváltója az S periódus megindulásának, a folyamatosan osztódó sejtek $G_1$ fázisának ezt megelőző nagyobb hányada magyarázat nélkül marad. KILLANDER és ZETTERBERG (1965) szerint L-sejtekben a $G_1$ fázis hossza „tömegfüggő": minél nagyobb tömeggel rendelkezik egy sejt a $G_1$ periódus kezdetén, annál rövidebb a $G_1$ periódus. E megfigyelés szerint a $G_1$ periódus folyamatainak sebessége az általános anyagcsere intenzitásának függvénye, ami esetleg azt is jelentheti, hogy a $G_1$ periódus elsősorban a sejtnövekedés periódusa, továbbá azt, hogy talán nem is ebben a periódusban megy végbe azoknak a szorosan kapcsolt molekuláris

történéseknek a láncolata, amely a nukleáris osztódást a következő kromoszóma replikációval közvetlenül köti össze.

Olyan sejteknél, amelyek normális körülmények között hosszú időn át a $G_1$ fázisban tartózkodnak (hepatociták, vesesejtek, kis limfociták), a proliferáció újra indulását a stimulus érvényesülése és az első S periódus kezdete közé ékelődő, hosszú intervallum ($G_1$) jellemzi. Az elsőt követő ciklusokban a $G_1$ fázis már sokkal rövidebb (BENDER és PRESCOTT, 1962). Úgy tűnik tehát, hogy a $G_1$-ben történő hosszú tartózkodás a folyamatos sejtreprodukcióhoz specifikusan szükséges intracelluláris feltételek, anyagcserefolyamatok leépülésére vezet. A ciklus $G_1$ fázisban történő felfüggesztésének időtartama és a DNS szintézis újra indulása között szövettenyészetekben kvantitatív összefüggést lehetett kimutatni; minél hosszabb ideig tartózkodott egy sejtpopuláció a stacionarius fázisban („$G_1$ arrest"), annál hosszabb időre volt szükség a DNS szintézis megindulásához, amikor a sejtek ismét olyan körülmények közé kerültek, amely újra lehetővé tette a sejtreprodukciót.

A $G_1$ fázis másik feltűnő sajátossága az elaszticitása. Az egyedi sejtciklusok időtartamának (generation time) szövettenyészetekben élő sejteknél észlelt változékonysága elsősorban és rendszerint a $G_1$ fázis hosszában mutatkozó különbségekben jut kifejezésre. Ugyanakkor az S, $G_2$ és a D periódus rendszerint változatlan marad (SISKEN és KINOSITA, 1961). Amikor in vitro növekvő sejteknél megnyúlt generációs időt találunk (pl. a tenyésztési feltételek megváltozása miatt), a megváltozott generációs időért nagyrészt vagy egészében a $G_1$ fázis megnyúlása a felelős. A $G_1$ periódus extrém fokú megnyúlása következik be a stacionarius fázisban is, amikor a szövettenyészetben található összes sejtek $G_1$ fázisban fixálódnak.

A multicelluláris szervezetekben levő sejtek hasonlóan viselkednek, ámbár itt a hosszabb generációs idő, bizonyos esetekben az S és a $G_2$ fázis megnyúlását is magában foglalhatja. Általánosságban a megújuló sejtpopulációk progenitor sejtjeiben az $S + G_2 + D$ periódusok hosszának összege állandónak vehető. CAMERON és GREULICH (1963) egér emésztőcsatornájának különböző hámsejtjeiben azt találta, hogy akkor amikor az átlagos generációs idő 18 (ileum) és 181 (oesophagus) óra között változott, ezen belül az $S + G_2 + D$ hosszának összege — durván 10 óra körüli értékkel — azonos maradt. Hasonló adatokat más emlős-sejtekről is közöltek.

Mindez arra utal, hogy a szövetekben a sejtmegújulás szabályozása a $G_1$ fázis hosszának változtatásán keresztül valósul meg. A $G_1$ fázis hosszának ilyen szabályozása nyilvánvalóan a differenciálódás folyamán kifejlődő, szövetspecifikus sajátosság. Mindemellett azonban valószínű, hogy a különböző szövetspecifikus regulator-anyagok hatása a magon belül végülis a $G_1$-periódus ugyanazon stádiumára, a $G_1$ periódus azonos történésére irányul. A szövettenyészetben élő sejtek stacionarius fázisához hasonlóan azok az in vivo körülmények között élő sejtek is, amelyek proliferációja hosszú időre, de rever-

zibilisen vagy permanensen (pl. neuronok, hcs. izomsejtek) felfüggesztődik, az aktív sejtciklusból $G_1$ fázisba vonulnak vissza.

A sejt proliferáció szabályozásának megszűnése valószínűleg arra vezethető vissza, hogy a $G_1$-történések elveszítik érzékenységüket a szövet által termelt regulátor anyaggal szemben; vagy arra, hogy a származék sejtek érésük során nem képesek, ezen anyagokkal szemben a megfelelő érzékenységet kifejleszteni magukban differenciálódásuk folyamán. Számos bizonyíték van arra, hogy az érzékenység ilyen értelmű elvesztésének genetikus alapja van; ilyenkor rendszerint — bár nem szükségszerűen — kiterjedt kariotípus változás is található.

Bár a különböző megfigyelések teljes egészében nem magyarázzák meg a $G_1$ fázis létezésének alapjait, mégis azt a lényeges általánosítást engedik meg, hogy a sejtproliferáció ellenőrzéséért a $G_1$ fázis bizonyos történései a felelősek. Ez egyaránt érvényes, ha a sejtciklus felfüggesztése 1. bizonyos, nem specifikus környezeti okoknak (mikroorganizmusok vagy a transzformált emlős sejttenyészetek stacionariáus fázisa), 2. vagy az emlős-sejt tenyészetekben tapasztalható, valamivel specifikusabb kontakt gátlásnak (Nilausen és Green, 1965) tulajdonítható, 3. vagy olyan okoknak, amelyeket a multicelluláris szervezetek minden megújuló szövetének mikrokörnyezetében feltehetően jelenlevő specifikus szöveti hatóanyagok közvetítenek.

Tovább bonyolítja a $G_1$ fázis értelmezését két megfigyelés: 1. bizonyos sejt-típusoknak (pl. számos protozoon, különféle baktériumok stb.) az aktív proliferáció alatt, normálisan nincs mérhető $G_1$ periódusa, 2. bizonyos feltételek mellett a sejtek mérhető $G_1$ fázis nélkül is növekednek, míg más feltételek mellett ugyanazon sejteknek különálló $G_1$ fázisuk van. Az embriogenezis hasadási periódusában a sejtciklusnak rendszerint nincs mérhető $G_1$ fázisa (Graham és Morgan, 1966; Kauffman, 1966). A $G_1$ periódus korán megjelenik a fejlődés során (Kauffman, 1966), még pedig valószínűleg akkor, amikor a szövetképzéssel kapcsolatban felmerül a sejtproliferáció differenciált szabályozásának igénye. A normálisan mérhető $G_1$ fázissal nem rendelkező baktériumokban a $G_1$ fázis megjelenik, ha azok valamilyen okból hosszú generációs időre kényszerülnek (Lark, 1966). Emlős-sejtek közül egy, a kínai hörcsögből származó sejtvonal detektálható $G_1$ fázis nélkül is képes növekedni (Robbins és Scharff, 1967). Ez utóbbi sejtvonal olyan sejtpopulációból származik, amelyben a $G_1$ fázis állandóan jelen volt. Azokat a celluláris folyamatokat, amelyek a mérhető $G_1$ fázis kiiktatása mögött húzódnak meg, nem ismerjük, de az ok, feltehetően genetikus. Mindezen adatok demonstrálják, hogy virtuálisan a $G_1$ fázis egésze, mint a sejt életciklusa kontinuitásának fenntartása érdekében „nyúlékony", hosszát a szükségletek szerint változtatni képes időperiódusnak tekinthető. A $G_1$-nek ez a nyúlékonysága arra utal, hogy ez a periódus normálisan az intracelluláris „habozás" vagy „határozatlanság" periódusa, amelyet a mitózis és az S fázis kezdete között fennálló

közvetlen oki kapcsolat időleges megszakítása hoz létre. Az ilyen nézet jól összeegyeztethető azzal a ténnyel, hogy normálisan a sejtreprodukció szabályozása a mitózisból az S fázisba történő átmenet meggátlása vagy késleltetése által valósul meg.

Ilyenformán azok az ismeretlen történések is amelyek a DNS szintézist mérhető $G_1$ fázis nélkül elindítják, és amelyek a mitózis és a DNS szintézis közötti időperiódus nagyon kis töredéke során mennek végbe — joggal nevezhetők $G_1$-történéseknek.

### 2.3. *A $G_1$-ből az S-be való átmenet biokémiája*

A jelenleg legelfogadottabb hipotézis szerint az S fázis kezdetét egy ún. iniciátor fehérje megjelenése váltja ki, amely a DNS és a DNS szintézishez szükséges DNS-duplikáz közötti kölcsönhatást létrehozza. Minden DNS-replikon aktiválására egy specifikus fehérje iniciátor képződik. A hipotézist eredetileg egy mutáns F faktor (egy, az E. Coliban levő DNS episzoma) viselkedésének magyarázatára formulázták meg, amelynek replikációja hőmérsékletérzékennyé vált (Jacob et al., 1963). A mutáns F faktor képes volt replikálni saját DNS-sét 30 °C-on, de ugyanarra képtelen volt 42 °C-on, ha csak egy második, normális F faktor nem volt jelen ugyanabban a sejtben. Feltehetően a normális F faktor valamilyen iniciátor anyagot szabadít fel a baktérium citoplazmájában, amely mind a normális, mind a mutáns F-faktorban képes elindítani a DNS replikációt. A mutáció magának az iniciátornak vagy az iniciátor szintézisének hőérzékennyé válását jeleníti meg. Már a hatékony hőmérsékletértékek valószínűsítették, hogy az érzékeny tényező fehérje természetű mégis az erre vonatkozó pontosabb bizonyítékokat baktérium kromoszómákon lehetett megszerezni (Lark, 1966). Az eredmények abban foglalhatók össze, hogy minden egyes sejtciklus során a bakteriális kromoszóma újabb replikációjának elindításához egy új fehérje szintézise szükséges. Az iniciátor fehérjéről feltételezik, hogy labilis, mivel minden egyes újabb sejt-ciklushoz új szintézisére van szükség. Az iniciátor termelésének ellenőrzése feltehetően a transzkripció szintjén megy végbe, mivel termeléséhez RNS szintézis szükséges. A bakteriális kromoszómáról kimutatható volt, hogy a replikáció csak egyetlen helyen indul meg, azaz a kromoszóma csak egy replikont tartalmaz. Ha egyszer a szintézis megindult, a replikonban történő DNS szintézis további RNS vagy fehérjeszintézis nélkül is végbemegy.

Az iniciátor fehérje hipotézise és a replikon koncepció alkalmazása nagyobb sejtek esetén is ésszerűnek tűnik, kromoszómáik összetettebb természete és a kromoszóma multiplicitás jelenléte ellenére is.

Egy a sejtek plazmájában az S periódus során megjelenő DNS szintézis iniciátor létezését különféle magátültetési kísérletek is alátámasztották. Amoe-

ba proteusban, pl. egy, a $G_2$ fázisban levő sejtből az S fázisban levő sejtbe történő magátültetést a $G_2$ fázisban levő sejtből származó magban új DNS szintézis követte (PRESCOTT és GOLDSTEIN, 1967). S-fázisban levő sejt magjának átültetése $G_2$ fázisban levő sejtbe, erősen csökkentette a DNS szintézist, — feltehetően azért — mivel a $G_2$ fázisban levő sejt citoplazmájából hiányzik a megfelelő replikon replikációszekvenciáját ellenőrző iniciátor. Az utóbbi értelmezés szerint a nagyobb sejt magja számos, különálló replikont tartalmaz, s ezek replikációjának ellenőrzése egyedenként vagy csoportokban és szekvencionálisan történik, nem pedig az összes replikon szimultán replikációjával.

A citoplazmatikus iniciátorra vonatkozó bizonyítékok különféle magoknak amphibiák citoplazmájába történő befecskendezésével végzett kísérletekből származnak (GRAHAM et al., 1966). Ilyen magokban az új citoplazmatikus környezetben DNS szintézis indukálódik. Sem ezek, sem az Amoeba proteuson végzett kísérletek nem zárják ki azonban azt a lehetőséget sem, hogy a jelenség egy a $G_1$ (az amphibia kísérletekben) vagy a $G_2$ fázisban megjelenő (az Amoeba kísérletekben), de az S fázisban hiányzó citoplazmatikus inhibitor létezésén alapszik. A bakteriális adatok tükrében az S-fázisban jelenlevő, de a ciklus egyéb szakaszaiban hiányzó iniciátor feltételezése tűnik az elfogadhatóbb magyarázatnak. Két Stentor fúziója — amelyek közül az egyik az S-fázisban, a másik *nem* S-fázisban van —, nem gátolja az S magot, de új szintézist indukál a nem S magban (DE TERRA, 1967). Ezek az eredmények inkább összeegyeztethetők az iniciátor hipotézissel, mint az aktív gátlás hipotézisével.

Elfogadva, hogy az iniciátor fehérje termelése és megjelenése a közvetlen oka a sejt $G_1$ fázisból S-fázisba való átlépésének, azonnal felmerül a fehérje transzcripció temporális szabályozásának a kérdése.

Az előbbi interpretációk legtöbbje a kísérleti adatok által a legerősebben támogatott kromoszóma struktúra koncepciót fogadja el. TAYLOR (1960) és később mások autoradiográfiás vizsgálatai is arra utaltak, hogy bizonyos emlősök és növények nagyobb kromoszómáinak legalábbis néhány, különálló, DNS szintézist iniciáló helyet kell tartalmazniok. Ez volt az első utalás arra vonatkozóan, hogy az ilyen kromoszómák multireplikonok (TAYLOR, 1963). CAIRN (1966) HeLa sejtekben levő DNS helix replikációjának sebességére vonatkozó mérései során az S periódus hosszát a kromoszómák átlagos DNS mennyiségének függésében ábrázolva kimutatta, hogy kromoszómánként, minimálisan 100 különálló DNS szintézist iniciáló hely (replikon) létezik. HeLa sejtek egyetlen kromoszóma komplementjére vonatkozó becslések minimálisan $10^3$—$10^4$ replikáló helyet jelöltek meg (PAINTER et al., 1966). Izotóp vizsgálatok alapján TAYLOR szerint kínai hörcsög esetében az X-kromoszómák hosszú karjában legalább 205 replikonnak kell lennie. PLAUT és mtsai (1966) Drosophila nyálmirigyében az összes kromoszóma hossznak csak mintegy a 15%-át kitevő távolságon 30 iniciáló helyet identifikáltak.

TAYLOR és mások nagyobb sejtekre vonatkozó vizsgálatai nemcsak a kromoszómák multireplikon természetére mutattak rá, hanem azt is kimutatták, hogy a replikonok replikációja nem szimultán történik. Az a felfedezés, hogy egyetlen komplementen belül a különböző kromoszómák különböző részei jól definiálható temporális szekvencia szerint replikálódnak, arra mutat, hogy a replikonok szabályozása egyedileg, de legfeljebb kisebb-nagyobb csoportokban történik. Ebben az értelemben a nagyobb sejtek S-periódusa több replikon számára egyedileg érvényes S periódusok összességéből áll és a replikonok replikációja egyedi vagy csoportos ellenőrzés formájában történik. STUBBLEFIELD (1966) közlése, amely szerint a kínai hörcsögben egy autoszoma kromoszomális szegmentjének az Y-kromoszóma heterokromatikus régiójába történő áthelyezése nem változtatja meg kimutatható módon a transzlokált DNS replikációs mintáját, tovább támogatja a replikon viselkedés függetlenségének koncepcióját.

Bár homológ kromoszómák, nagyrészt ugyanazt a szekvenciális jelölődési mintát mutatják (GERMAN, 1964) mint ami az iniciátor protein-replikon hipotézis szerint elvárható lenne, — megszívlelendő kivételek is vannak; pl. a heterokromatikus X és XX sejtek. A kromoszóma-párok egyik homológjában jelenlevő heterokromatikus szakaszok eltérő replikációs mintájának (késői replikáció) oka, — ma még egyáltalán nem értelmezhető.

MILLERéhez (1966) hasonló kísérletek, amelyek során amphibia petesejtekben többszörös muklolusokat képeztek, mutatják, hogy egyes, különleges replikonok ugyanazon kromoszóma más részeinek replikációjától függetlenül, vagy akár annak hiányában, többször, ismételten is részt vehetnek a DNS szintézisben. A replikon amplifikáció hasonló típusa a Chironomus óriás nyálmirigyében is előfordul (KEYL és HAGELE, 1966).

### 2.4. *Az S periódus biokémiája*

A már említett protein szintézise nemcsak a $G_1$—S átmenethez, hanem a multireplikonikus kromoszómával rendelkező multikromoszomális sejtek S fázisának fenntartásához is szükséges. S-fázisban levő emlős-sejteket fehérjeszintézist gátló anyagokkal kezelve a DNS szintézis gyors és kifejezett csökkenése következik be (BASERGA et al., 1965; BENNET et al., 1964; LITTLEFIELD és JACOBS, 1965; YOUNG, 1966). Ez azt jelentheti, hogy — a baktériumoktól eltérően — a nagyobb sejtekben folyó DNS szintézishez csatlakozó fehérje, (pl. hiszton) szintézisre van szükség (ROBBINS és BORUN, 1967). Másrészt azonban a DNS szintézis gyors csökkenése az aktivált replikonok replikációjának befejezését is jelentheti, miközben újabb replikonok replikációja, fehérje szintézis hiányában már nem tud elkezdődni. Ez utóbbi interpretáció összeegyeztethető volna azzal amit ma, baktériumokban a DNS

szintézis fehérjefüggőségéről és eukariocitákban a DNS replikáció szekvenciális mintájáról tudunk.

Ha már S-fázisban levő sejtek RNS szintézisét aktinomicin-D-vel gátolták, a DNS szintézis megindulása sokkal hosszabb időt igényelt. (MUELLER és KAJIWARA, 1966). Korai S-fázisban levő HeLa sejtek aktinomicin D-vel való kezelése gátolta a DNS szintézist, de a hatás elmaradt ha az antibiotikum adagolása az S-fázis késői szakaszában történt. (MUELLER és KAJIWARA, 1966). Az RNS és a DNS szintézis gátlása közötti hosszú latencia azt jelentheti, hogy az iniciátor fehérje messengerének transzkripciója jóval hamarabb bekövetkezett, mint az iniciátor hatása.

Az iniciátor protein-replikon hipotézis pillanatnyilag nem igényli a kromoszómán belüli DNS elrendeződés pontos ismeretét. Amphibiák kefeszegély kromoszómáin (MACGREGOR és CALLAN, 1962), valamint óriás nyálmirigy kromoszómákon (LEZZIA, 1965) végzett enzim-emésztéses vizsgálatok szerint a kromoszómák linearis integritása sem RNS-t, sem fehérjét nem foglal magában, hanem csak DNS-t igényel. Ez a replikonról replikonra való DNS kontinuitást jelentené, amelyet talán bizonyos nukleotid szekvencia csak pontszerűen szakít meg a szomszédos replikonok között.

A DNS szintézis szempontjából nagyfokú aszinkronitás található mind a kromoszómákon belül, mind azok között (GERMAN, 1964). Ezt az aszinkroniát bármely, a DNS szintézisre vonatkozó hipotézisnek tekintetbe kell vennie, valamint azt a tényt is, hogy normális körülmények között minden kromoszóma DNS-e az S fázisok folyamán csak egyszer replikálódik. Valószínű tehát, hogy — mint a baktériumokban is — egy adott replikon vagy replikon csoport iniciátor fehérjéje sejtciklusonként csak egyszer keletkezik és ugyanakkor elégségesen rövid életű ahhoz, vagy másképpen képes arra, hogy ugyanabban a replikonban egyazon cikluson belül elkerüljön egy második iniciációt.

Mind az S, mind a $G_2$ periódus hossza független az interfázis teljes hosszától és az interfázis időtartamában bekövetkező, bármilyen változás — mint már említettük — általában a $G_1$ periódus időtartamának rovására megy végbe (SISKEN és KINOSITA, 1961; DEFENDI és MANSON, 1963; FORD és YOUNG, 1963; TERASIMA és TOLLMACH, 1963; SISKEN, 1963; 1965; PILGRIM és MAURER, 1965; WATANABE és OKADA, 1967). Ugyancsak a $G_1$ az a fázis, amelyben a nagyon vagy végtelenül hosszú ciklus-idővel rendelkező sejtek (pl. kontakt gátolt sejtek) tartózkodnak (NILAUSEN és GREEN, 1965; TODARO, 1967). Ez azt jelenti, hogy ha egy sejt elkezd DNS-t szintetizálni — és ezzel döntés született az osztódásra — a DNS szintézis kezdetétől a mitózisig terjedő időperiódus meglepően állandó. Ilyenformán a DNS szintézis megindulása a sejtosztódás kulcsfontosságú történésének tekinthető. Különböző gátlóanyagokkal végzett vizsgálatok tanúsága szerint a DNS szintézis megindulásának előzetes RNS (CASPERSON és mtsai, 1963; FUJIOKA és mtsai, 1963; LIEBERMAN és mtsai, 1963) és fehérjeszintézis (MUELLER és mtsai, 1962; POWELL, 1962; LITTLE-

FIELD és JACOBS, 1965; MAALE és KJELDGAARD, 1966) az előfeltétele. Ezek szerint tehát a DNS-szintézist olyan de novo fehérjeszintézis előzi meg, amely fehérje a DNS szintézis ellenőrzésében és ezáltal az egész sejtciklus szabályozásában is résztvesz. A de novo fehérjeszintézis, a DNS szintézishez szükséges enzimek biztosítása mellett a már említett iniciátor protein előállításában is kulcsfontosságú lehet (JACOB és mtsai, 1963). A DNS enzimek valamint az iniciátor protein indukált bioszintéziséért felelős ingerek természetéről rendkívül keveset tudunk. Ilyen vonatkozásban a dezoxiribonukleozidok intracelluláris koncentrációja játszhat fontos szerepet. *Lilium longiflorum* porzójában pl., a DNS szintézist éppen megelőző, viszonylag rövid periódusban a timidilát-kináz de novo szintézisét a dezoxiribozidok koncentrációjának mintegy 25-szörös emelkedése előzi meg (FOSTER és STERN, 1959; HOTTA és STERN, 1963).

A $G_1$-fázisban észlelhető fehérjeszintézis azonban, a fentemlített, specifikus DNS-enzimek, valamint az iniciátor protein szintézisének indukcióján túl, más módon is hathat a DNS szintézis megindulására. L-sejtek esetében, a $G_1$-fázisban bizonyos mennyiségű fehérjének kell szintetizálódnia mielőtt a DNS szintézis megindulhatna. Azt is említettük már, hogy olyan sejtféleségek, amelyek az interfázisba való belépés időpontjában viszonylag kis tömeggel rendelkeznek a $G_1$-periódusban nagyobb mennyiségű fehérjét fognak szintetizálni és hosszabb ideig fognak a $G_1$-fázisban tartózkodni, mint azok a sejtek, amelyek az interfázisba való belépéskor nagyobb tömeggel rendelkeznek (KILLANDER és ZETTENBERG, 1965b). Ide illik az az adat is amely szerint ha a fehérjeszintézist a $G_1$-fázisban, meghatározott időn keresztül gátolták, akkor a DNS szintézis megindulásában, a fehérjeszintézis gátlásának időtartamával megegyező hosszúságú késés következett be, — tekintet nélkül arra, hogy a fehérjeszintézis gátlása a $G_1$-fázis melyik szakaszában történt (TERASIMA és YASUKAWA, 1966). Mivel pedig a $G_1$-fázisban szintetizált fehérje nagyobb része a citoplazmában akkumulálódik (ZETTENBERG, 1966b), feltehető, hogy a DNS szintézis indukciója mindaddig nem következik be ameddig a sejtmagot, egy meghatározott mennyiségű citoplazmatikus fehérje nem veszi körül.

A citoplazma szerepének fontosságát a DNS szintézis megindulásában más megfigyelések is alátámasztják. Binukleáris sejtekben például — ahol tehát a két magot ugyanaz a citoplazma különíti el egymástól — a DNS szintézis, mindkét magban szimultán indul meg (KIMBALL és PRESCOTT, 1963). A citoplazmának a DNS szintézis megindításában és fenntartásában játszott szerepére utalnak a már előzetesen említett, *Amoeba proteus*on végzett magátültetési kísérletek is (GOLDSTEIN és PRESCOTT, 1967).

A citoplazmatikus tényezők mellett a DNS vagy a dezoxiribonukleoprotein komplex fiziko-kémiai állapota is fontos tényezőnek tűnik a DNS szintézis megindulása szempontjából. JACOB szerint a baktérium kromoszóma

replikációja a kromoszóma egy specifikus helyén, az ún. replikátorban indul meg (JACOB, 1966, JACOB és mtsai, 1963). Ez a replikátor pedig a baktérium membránjával a legszorosabb kapcsolatot látszik fenntartani (RYTER és JACOB, 1963; GANESEN és LEDERBERG, 1965; G. LARK és K. G. LARK, 1964). Később emlős-sejteken is sikerült kimutatni, hogy az S-fázis kezdetén, a DNS szintézis a kromatinnak a maghártyával szomszédos szegmentumán veszi kezdetét (COMINGS és KAKEFUDA, 1968). Emlős-sejtekben a DNS szintézis a kromoszóma különböző fókuszaiban, meghatározott sorrendben, aszinkron módon veszi kezdetét (J. H. TAYLOR, 1960b; GILBERT és mtsai, 1962; MUELLER és mtsai, 1962; SCHMID, 1962; HSU, 1964; HSU és mtsai, 1964). Ez az aszinkronitás különösen nyilvánvaló a heterokromatikus X kromoszómákban, ahol is a DNS replikáció jellegzetes késését lehet kimutatni (J. H. TAYLOR, 1960b; GERMAN, 1962). Tetrahymena makro- és mikronukleuszában folyó DNS szintézis teljes aszinkronitása (PRESCOTT, 1964), tovább támogatja a nézetet amely szerint a DNS, ill. a dezoxiribonukleoprotein komplex fiziko-kémiai állapota lényeges tényező a DNS szintézis megindításában.

Emlős-sejtek esetében a fehérjeszintézis, a DNS szintézis megindítása mellett a DNS szintézis normális ütemének fenntartásában is szerepet kap (MUELLER és mtsai, 1962; SHAH, 1963; LITTLEFIELD és JACOBS, 1965; YOUNG, 1966). Mivel a fehérjeszintézis S-fázis alatt történő gátlása nem vezet egyidejűleg a specifikus „DNS-enzimek" aktivitáscsökkenéséhez is (POWELL, 1962; BASERGA és mtsai, 1965; E. W. TAYLOR, 1965), feltehető, hogy a szintetizálódó fehérje a kromoszóma bizonyos szakaszainak, a DNS szintézis megindításáért felelős szegmentumainak „primer" formába való átalakításához szükséges (BILLEN, 1962).

### 2.5. *A $G_2$-fázis biokémiája*

A $G_2$-fázis azoknak az intracelluláris folyamatoknak az összessége, amelyek a kromoszóma replikáció befejezését a kromoszóma szegregációval kötik össze. Baktériumokban $G_2$-fázist még nem sikerült kimutatni — bár létezése mint a kromoszóma replikáció befejezése és a „lány-kromoszómák" szegregációja közötti rövid periódus — zem zárható ki. Bizonyos magokban (amoeba, bizonyos ostorosok mikronukleusza) a $G_2$-periódus rendkívül hosszú vagy időben rendkívül változékony lehet. Ezekben a magokban — amelyeknek közös sajátossága, hogy mindegyikben hiányzik a mérhető $G_1$-fázis — a $G_2$-periódus még sokkal összetettebb lehet mint a multicelluláris növényi és állati sejtekben, amelyekben a $G_2$-fázis viszonylag rövid és konstans időtartamú. A soksejtű szervezetekben feltételezik, hogy a $G_2$-periódus a kromoszómák kondenzációjához és a mitotikus apparátus kialakításához szükséges. Kínai hörcsögben aktinomicin-D adagolással sikerült gátolni az osztódást, ha legalább 1,9 órával a mitózis várható befejezése előtt adagolták (TOBEY és mtsai, 1966). Sikeres mitózishoz az szükséges, hogy — legalább a késői $G_2$-fázisban —

fehérjeszintézis történjék (TOBEY és mtsai, 1966; CUMMINS és mtsai, 1966). Ezek az adatok azért rendkívül figyelemreméltóak, mivel tovább támogatják azt az elképzelést, hogy a ciklus előrehaladása új fehérjének új transzkripciójától és szintézisétől függő folyamat. A fehérjére ez utóbbi esetben a mitotikus apparátus összeállításához van szükség. GELFANT megfigyelése (GELFANT, 1963), amely szerint egér bizonyos hámsejtjei normálisan több órát is a $G_2$-fázisban maradnak — mutatja, hogy a $G_2$-fázis milyen lényeges történések periódusa lehet, amelyeknek jórészét ma még nem is ismerjük.

Nagyobb sejtek esetében a kromoszóma szegregáció számos folyamatot foglal magában, mint amilyen a kromoszómák kondenzálódása, a mitotikus apparátus szintézise és összeállítása, a kromoszómák felsorakoztatása a mitotikus apparátuson, a mozgási központ kettéhasítása, a kromoszómák mozgatása stb. Ezeknek a folyamatoknak a molekuláris alapjairól vajmi keveset tudunk, mint ahogy csak elenyésző mennyiségű ismeretanyaggal rendelkezünk olyan integrált aktivitások molekuláris alapjairól is, mint amilyenek a mitotikus központ szeparálása és funkciója vagy arról a kérdésről, hogy mindezen folyamatok külön-külön és együttesen hogyan integrálódnak, függenek össze a sejt-ciklus egyébb történés-komponenseivel.

## 3. *Az RNS szintézis sajátosságai*

### 3.1. *RNS szintézis, RNS akkumuláció*

A fehérjeszintézisben háromféle RNS játszik szerepet: 1. messenger RNS (mRNS); 2. transzfer RNS (tRNS) és a 3. riboszomális RNS (rRNS) (CHANTRENNE, 1961; WISEMAN, 1965). Baktériumokban mindhárom RNS-féleség DNS templáton szintetizálódik (YANKOFSKY és SPIEGELMAN, 1962a; 1962b). Általánosan elfogadott nézet szerint, legtöbb szervezetben az RNS szintézis fő helye a mag (FEINENDEGEN és BOND, 1963; FEINENDEGEN és mtsai, 1960; GOLDSTEIN és PLAUT, 1955; GRAHAM és RAKE, 1963; PERRY és mtsai, 1961a, 1961b; PRESCOTT, 1960a, 1961a, 1964a; SEED, 1965).

A nukleáris és a citoplazmatikus lokalizációjú RNS-féleségek fizikokémiai és biokémiai sajátosságai között jelentős különbségek mutatkoznak. A sejtmag RNS frakciója erősen heterogén a méret, a kémiai összetétel, a szintézis sebessége valamint a turnover szempontjából egyaránt (HIATT, 1962; HOUSSAIS és ATTARDI, 1966; PERRY, 1962; SCHERRER és mtsai, 1963). A főleg riboszomális típusú, citoplazmatikus RNS (GEORGIEV és MANTIEVA, 1961) egyrészt homogénebb, másrészt hosszabb felezési idővel is rendelkezik mint a nukleáris RNS (PENMAN és mtsai, 1963).

Amoebán végzett magátültetési kísérletek (GOLDSTEIN és PLAUT, 1955) arra a feltűnő eredményre vezettek, hogy az RNS az interfázis folyamán a magból folyamatosan a citoplazmába kerül át (WOODS, 1959; GOLDSTEIN és

Micou, 1959b, Amano és Leblond, 1960; Feinendegen, 1960; Perry, 1960; Perry és mtsai, 1961a, 1961b; Prescott, 1960a). Citofotometriás mérések szerint a celluláris RNS nagyobb részét képező rRNS az interfázis alatt folyamatosan akkumulálódik a növekvő sejt citoplazmájában (Zetterberg, 1966b). Mivel ez az RNS frakció nagyobbrészt, vagy teljes egészében a magban képződik, folyamatos, intracitoplazmatikus felhalmozódása azt jelenti, hogy az RNS a magból — a szintézis helyéről — az interfázis egész ideje alatt, folyamatosan a citoplazmába szállítódik át. Az rRNS-nek a nukleáris membránon keresztül történő ilyen transzportja koncentráció grádiens ellenében megy végbe (Zetterberg, 1966b), a mag irányába történő visszavándorlás jelentősebb mértékben nem történik meg, a citoplazmába került rRNS nem jut egyensúlyba a nukleáris RNS-sel (Goldstein és Plaut, 1955). A jelenség magyarázata vagy az, hogy a citoplazmatikus RNS valamilyen intracitoplazmatikus struktúrához (pl. ER-membránhoz) kötődik, vagy valamilyen más okból képtelen visszakerülni a magba — annak ellenére, hogy a citoplazmában szabadon helyezkedik el.

Az összcelluláris RNS-nek csak tört részét képező mag RNS mennyisége, emlős-fibroblasztokban, in vitro körülmények között, az interfázis egész hosszában viszonylag állandó (Zetterberg, 1966b; Sundelin, 1968). Az a tény, hogy az RNS nem akkumulálódik a magban vagy azzal értelmezhető, hogy a nukleáris RNS turnovere igen magas, vagy azzal, hogy a viszonylag stabil RNS frakciók, a szintézis ütemével egyező sebességgel hagyják el a magot és kerülnek át a citoplazmába.

Az RNS legnagyobb része a profázis alatt — tehát a maghártya „feloldódásakor" — hagyja el a magot (Jacobson és Webb, 1952; Prescott és Bender, 1962, 1963; Srinivasan és mtsai, 1963; Prescott, 1964a). A mitózis alatt bekövetkező kromoszóma kondenzáció során az RNS szintézis a magban szünetel (J. H. Taylor, 1960a; Feinendegen és mtsai, 1960; Prescott és Bender, 1962; Das, 1963).

Azonban az interfázis magra jellemző RNS tartalom már az interfázis nagyon korai szakaszában kialakul (Zetterberg, 1966b). Ez a gyors RNS akkumuláció — legalábbis bizonyos mértékig — a telofázisban és az interfázis korai szakaszában, a magban végbemenő, de novo RNS szintézist reprezentál, semmint a citoplazmából a rekonstituálódott magba történő RNS visszaáramlást. Ez az állítás minden bizonnyal igaz a nukleoláris, valamint a kromatinhoz kötött RNS esetében, amelynek gyors szintézisét többen is kimutatták (Pelling, 1959; Perry és mtsai, 1961a; Rho és Bonner, 1961; Sirlin és mtsai, 1961). Máig sem biztos azonban, hogy az interfázis magban található összes RNS de novo szintézis eredménye-e? A „nuclear sap"-ban található RNS egy része, mitózis alatt (Georgiev és Samarina, 1961; Georgiev és mtsai, 1961) a citoplazmából a magba vándorolhat, — még mielőtt a maghártya újjáalakult volna. Ezt az elképzelést támasztja alá az a tapasz-

talat, hogy a citoplazmikus RNS tartalom az interfázis alatt több mit a kétszeresére növekszik, azaz a pre-profázis citoplazma több RNS-t tartalmaz mint a két leánysejt poszttelofázisbeli citoplazmája együttesen (ZETTERBERG, 1966b).

Az RNS szintézis kinetikájának tanulmányozására különféle sejteket és módszereket alkalmaztak. (KIMBALL és mtsai, 1959; WOODARD és mtsai, 1961a, WOODARD és mtsai, 1961b, MITCHISON, 1963). Ezek eredményei azt mutatták, hogy az RNS szintézis sebessége az interfázisban fokozódik. Tetrahymenákon (PRESCOTT, 1960b) valamint szinkronizált HeLa sejteken (ZETTERBERG és KILLANDER, 1965a) végzett citofotometriás vizsgálatok alapján az RNS szintézis sebességének növekedése valamint a DNS duplikáció között határozott időbeli összefüggés mutatkozott. Az RNS szintézis sebessége és a DNS mennyisége között fennálló arányosságot Paramecium esetében is leírták (KIMBALL és PERDUE, 1962). Bár kétségtelen, hogy az RNS szintézis sebessége és a DNS duplikáció között talált időbeli összefüggésből biztos, a folyamatok oki összefüggésére vonatkozó következtetést nem lehet levonni, mégis tetszetős a feltételezés, hogy azoknak a DNS területeknek (riboszomális RNS cistron) a duplikációja, amelyek a riboszomális RNS szintéziséért felelősek (YANKOFSKY és SPIEGELMAN, 1962a, 1962b) és amelyek talán a nukleusszal kapcsolt kromatinban lokalizálódnak (CASPERSON, 1963; MCCONKEY és HOPKINS, 1964; RITOSA és SPIEGELMAN, 1965; WALLACE és BIRNSTIEL, 1966), váltják ki a riboszomális RNS szintézis sebességének növekedését és ezt követően a magból a citoplazmába történő vándorlását is.

Feltételezték, hogy a replikálódó DNS nem szolgálhat templátként az RNS szintézis számára. Kimutatták ugyanis, hogy míg az RNS szintézis „magszerte" megy végbe, nem lehetett RNS szintézisre utaló jeleket találni az ún. „reorganizációs köteg"-ben, azaz a DNS szintézis területén (PRESCOTT és KIMBALL, 1961). Annak ellenére, hogy az egyedi magokban, adott időben a DNS molekuláknak csak kis hányada raplikálódik, a nukleotidok RNS-be történő inkorporációjának csökkenését találták különböző sejteken (MOSES és J. H. TAYLOR; 1955; J. H. TAYLOR és MCMASTER, 1954; NYGARD és mtsai, 1960; SISKEN, 1959; J. H. TAYLOR, 1958). Más oldalról viszont, a DNS szintézis miatt depletáltódó intracelluláris nukleotid pool jelentősen csökkentheti a jelzett nukleotidok RNS-be történő inkorporációját. Az inkorporációs kísérletek eredményeivel szemben L-sejtekben nem lehetett kimutatni az RNS akkumuláció sebességének csökkenését az S-periódusban (ZETTERBERG és KILLANDER, 1965a) Ez utóbbi adat viszont arra utal, hogy az RNS szintézist nem nagyon csökkentette a magban folyó DNS szintézis. Úgy tűnik tehát, hogy a riboszomális RNS szintézisért felelős DNS területek templátként szolgálhatnak az S-periódus nagyobb részében; azaz, ezeknek a DNS területeknek a replikációja az S-periódusnak csak egy nagyon limitált szakaszára szorítkozik.

## 4. *A fehérjeszintézis sajátosságai*

### 4.1. *A fehérjeszintézis kinetikája*

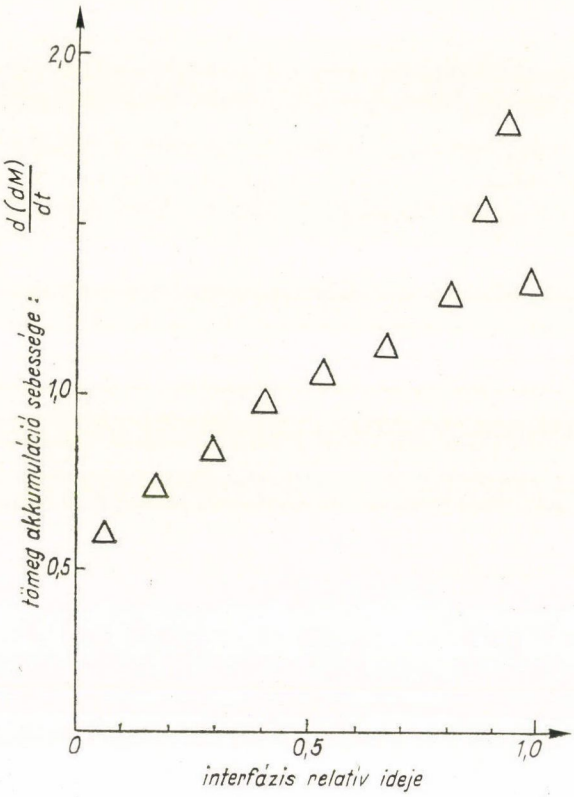
A sejt interfázisban tapasztalható növekedése során fehérjeszintézis és fehérje akkumuláció egyaránt végbemegy. A növekvő sejt aktuális fehérjetartalmát egyrészt a de novo fehérjeszintézis másrészt a fehérjelebontás sebességének aránya fogja megszabni. Exponenciálisan növekvő, emlős sejtpopuláció cellularis fehérjetartalmának mintegy 25%-a bomlik le egy generáció folyamán. (EAGLE és mtsai, 1959; SKÖLD és ZETTERBERG, 1969). A sejt DNS tartalmával szemben a fehérjetartalma az interfázis egész ideje alatt növekszik. Amoebában a fehérjeszintézis sebessége az interfázis elején a legnagyobb és az interfázis végére fokozatosan csökken (PRESCOTT, 1955). HeLa sejtekben a fehérje akkumuláció az interfázis folyamán megközelítően állandó sebességgel történik (SANDRITTER, 1960). Ezzel szemben *Paramecium aurelia*-kon a fehérjeszintézis az interfázis folyamán egyenletesen növekvő ütemű (WOODARD és mtsai, 1961a). Hasonló eredményekre vezettek egér fibroblaszt tenyészeteken végzett mérések is (KILLANDER és ZETTERBERG, 1965a, ZETTERBERG és KILLANDER, 1965a).

Bizonyos feltételek mellett a fehérjeszintézis kinetikájára vonatkozóan viszonylag részletes információk nyerhetők a sejtek tömegének egy sejtpopuláción belül meghatározott gyakorisági eloszlásának vizsgálatával (ZETTERBERG és KILLANDER, 1965a). A gyakorisági eloszlás és az interfázisban végbemenő szintézis időbeli lefutása közötti viszony, matematikai-statisztikai elemzésével többen is foglalkoztak (RICHARDS és mtsai, 1956; SCHERBAUM és RASCH, 1957; WALKER, 1954; WALKER és MITCHISON, 1957; ZETTERBERG és KILLANDER, 1965a). Random módon analizált, 1871 db L-sejtből származó mérés adatait mutatja be a *2. ábra* (ZETTERBERG, 1970). Az ábra világosan demonstrálja, hogy egér fibroblaszt sejteken, in vitro körülmények között a netto fehérjeszintézis folyamatosan növekszik az interfázis alatt.

Tetrahymenákon a $^{14}$C-metionin inkorporációval mért fehérjeszintézis sebessége az interfázis alatt konstans volt (PRESCOTT, 1960). Egyes hasadó gombákban viszont, $^{14}$C-leucin, $^{14}$C-glicin és $^{35}$C-metionin „pulse labeling" technikával történő alkalmazása a fehérjeszintézisnek az interfázis egész folyamán észlelt, fokozódó sebességéről tanúskodott. (MITCHISON és WILLBUR, 1962). Egér fibroblasztok in vitro mért fehérjeszintézisének sebessége — $^{14}$C-leucin valamint $^{35}$C-metionin inkorporációval mérve — az interfázis folyamán mintegy a duplájára növekedett (ZETTERBERG és KILLANDER, 1965b). Hasonló eredményeket szolgáltattak $^{3}$H-leucinnak, egér fibroblasztok citoplazmájába való beépülés sebességét mérő kísérletek is (ZETTERBERG, 1966a, 1966b).

A fehérjeszintézis átlagos sebessége celluláris ellenőrzésének megértése érdekében az alábbi tényezőket kell tekintetbe venni: 1. a peptid polimerizáció

sebességét minden szintetizáló egységben, azaz a genetikus információval rendelkező riboszómákban, 2. az ilyen szintetizáló egységek összes számát a sejtben. Steady-state feltételek mellett, de különböző sebességgel növekvő baktérium populációkban szoros korrelációt lehetett kimutatni a riboszomális RNS tartalom és a fehérjeszintézis sebessége között. Ez arra utal,




*2. ábra.* A tömeg akkumuláció (d/DM/dt), az interfázis relatív idejével szemben ábrázolva. A diagram 3.871 sejt tömegmérésének (l. a szöveget) adataiból készült (ZETTENBERG, 1970)

hogy a riboszománkénti fehérjeszintézis átlagos sebessége állandó és így a növekedés sebességétől független (MAALØE és KJELDGAARD, 1966, NEIDHART és MAGASANIK, 1960, SCHAECHTER és mtsai, 1958). Olyan kísérletekben amelyekben a baktérium sejtpopulációt „szegény" mediumból „gazdag"-ba vitték át ki lehetett mutatni, hogy a fehérjeszintézis sebessége a riboszómák számával egyenes arányban növekedett. Ez viszont arra enged következtetni, hogy a fehérjeszintézis egy riboszómára eső átlagértéke konstans és a szintézis sebességének maximuma közelében van, — mivel a sejtek aminosavakkal történő bőséges ellátása nem növelte az egy riboszómára eső szintézis átlagsebességét (MAALØE és KJELDGAARD, 1966). Ha egy sejtpopuláción belül

minden sejt esetében ez a helyzet, az lenne várható, hogy az interfázis alatt a fehérjeszintézis átlagos sebessége a riboszomális RNS tartalommal egyenes arányban növekednék. Log-fázisban levő L-sejt populációban ki lehetett mutatni, hogy ténylegesen ez a helyzet áll fenn: az interfázis minden szakaszában erős korreláció volt kimutatható az egy sejtre eső fehérjeszintézis átlagos sebessége és a riboszomális RNS összmennyisége között (ZETTENBERG és KILLANDER, 1965b). Mivel a riboszomális RNS nagyobb hányada citoplazmatikus lokalizációjú, fenti eredmények elsősorban a citoplazmára érvényesek.

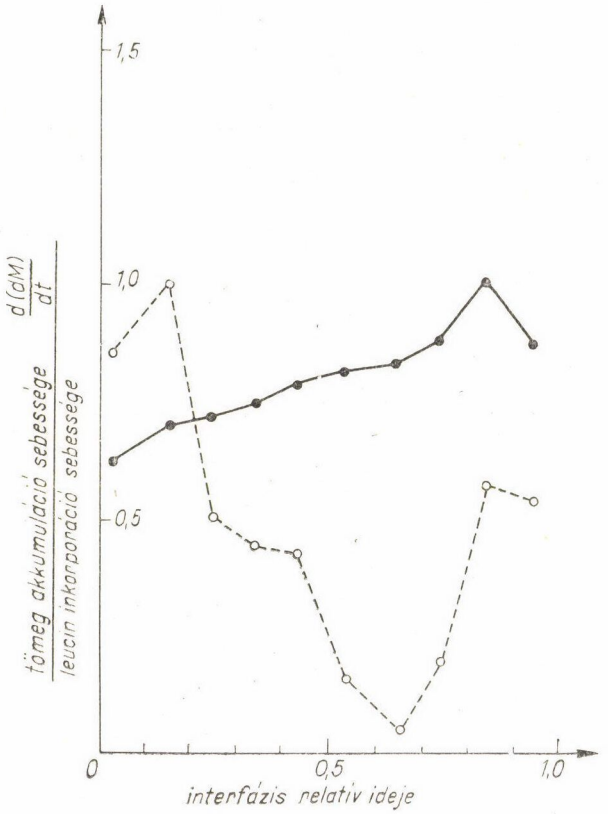
Úgy tűnik tehát, hogy L-sejtekben, az interfázis különböző szakaszán az egy riboszómára eső fehérjeszintézis sebessége állandó. Ez viszont arra enged következtetni, hogy a log-fázisban levő L-sejtekben, a riboszómák mikrokörnyezete telítve van messenger RNS-sel, tRNS-sel, különböző enzimekkel és aminosavakkal; és hogy a fehérjeszintézis átlagos kapacitását a riboszómák sejtenkénti száma limitálja.

### 4.2. *Fehérje-akkumuláció a sejtmagban és a citoplazmában*

Különböző in vitro emlős-sejtvonalakban, a sejtmag fehérjetartalma a $G_1$-periódusban állandó vagy közel állandó marad; és a nukleáris fehérjetartalom növekedése elsősorban a DNS szintézis periódusára esik (SEED, 1962; ZETTERBERG, 1966a). Ezzel szemben a citoplazmában a helyzet fordított. A citoplazmatikus fehérjetartalom elsődleges növekedése a $G_1$-fázisban megy végbe és az S-periódusban a citoplazma fehérjetartalma csak elenyésző mértékben növekszik tovább (ZETTERBERG, 1966a). E csökkent citoplazmatikus növekedés azonban nem a citoplazmatikus fehérjeszintézis sebességének csökkenéséből adódik. L-sejtekben ilyen módon a $G_1$-fázist a citoplazmatikus, a S-periódust pedig a nukleáris növekedés szakaszának lehet tekinteni. Egyes esetekben a reorganizációs köteg tömegének megkétszereződése DNS szintézishez kapcsolódott (RINGERTZ és HOSKINS, 1965). *Paramecium arretia*-kon ugyancsak azt figyelték meg, hogy az interfázis első periódusában mind a tömeg, mind a DNS tartalom konstans maradt, míg ezt követően a két paraméter párhuzamosan változott (KIMBALL és mtsai, 1960). Ezzel szemben, ha nem az izolált magokat hanem a teljes sejt tömegét tekintjük a, — és elsősorban a citoplazma — az egész interfázis alatt, folyamatosan növekedett (KIMBALL és mtsai, 1959), jelezve, hogy a nukleáris és a citoplazmatikus növekedés között különbség van, mint ahogy azt L-sejtek esetében is láttuk.

A citoplazma vagy a mag fehérjetartalmának emelkedése nem feltétlenül a kérdéses kompartmentben zajló fehérjeszintézis eredménye. A 3. ábrán a tömeg akkumuláció-sebességének a fehérjeszintézis ($^{14}$C-leucin vagy $^{3}$H-leucin inkorporáció) sebességének viszonyát külön-külön ábrázolták egész sejt és a citoplazma esetében (ZETTERBERG, 1970). Világosan látható, hogy az egész sejt és a citoplazma között jelentős különbség mutatkozik. Amint a

folyamatos vonal mutatja, a növekvő L-sejtekben az időegység alatt akkumulálódott fehérje mennyisége, az interfázis minden szakaszában a fehérjeszintézis sebességével egyenes arányban áll. Citoplazma esetében nem ez a helyzet (szaggatott vonal). A szintézishez viszonyítva nagyon kevés fehérje akkumulálódik az interfázis második felének kezdetén — tehát az S-periódus-



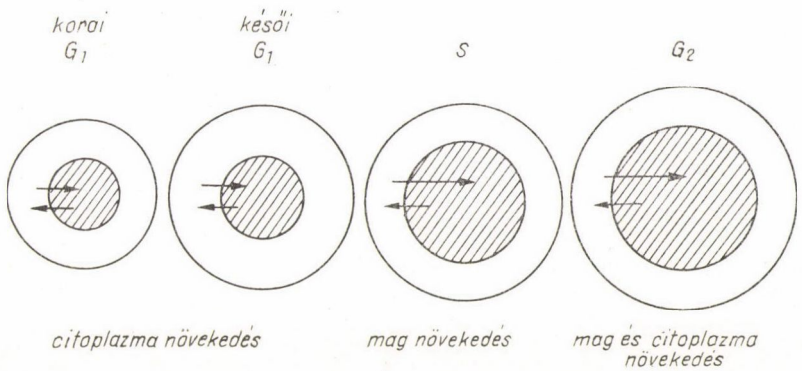

*3. ábra.* A tömeg akkumuláció (d/DM/dt) és a leucin inkorporáció az interfázis relatív idejével szemben ábrázolva. Teljes sejt: citoplazma. (ZETTENBERG, 1966a, 1966d)

ban. Ez nem a citoplazmában bekövetkező nagyfokú fehérjebontásnak, vagy a sejtből való fehérjevesztésnek (pl. szekréció) tulajdonítható, mivel ha az egész sejtet tekintjük, a fehérje akkumuláció az interfázisnak ebben a szakaszában a szintézishez viszonyítva nem csökken.

Ilyen módon az eredmények inkább a sejten belül bekövetkező fehérje redistribúcióra utalnak, más szóval arra, hogy a szintetizált fehérje a citoplazmából a magba szállítódik át. Ezzel összhangban az S-periódusban nagy mennyiségű fehérje akkumulációt észleltek a magban. Becslések szerint a nukleáris fehérjének több mint 70%-a az L-sejtek citoplazmájában szintetizá-

lódik és az interfázis második felében kerül át a magba (ZETTERBERG, 1966a, 1966d). A fehérjeszintézis sebessége és a riboszomális RNS mennyisége között fennálló és már említett korreláció, kiegészítve azzal a ténnyel, hogy a riboszomális RNS nagyobb része a citoplazmatikus kompartmentben helyezkedik el — tovább támogatja a feltételezést amely szerint L-sejtekben a citoplazma a fehérjeszintézis fő helye.

Kimutatták, hogy nemcsak a nukleáris növekedés periódusában — tehát az S-periódusban — kerül nagyobb mennyiségű fehérje a magba, hanem a $G_1$ és a $G_2$-periódusban is (ZETTERBERG, 1966c). Mivel L-sejtek magjában, a $G_1$-periódusban kevés vagy éppen semmi fehérje sem akkumulálódik a magban,




*4. ábra.* A fehérjeáramlás iránya és mennyisége a maghártyán keresztül és ennek viszonya a mag és a citoplazma interfázisbeli növekedéséhez

a fehérjének a citoplazmából a magba történő áramlását az interfázisnak ebben a periódusában ellenirányú, hasonló intenzitású fehérjevándorlásnak kell ellensúlyoznia. Ezt az elképzelést támogatják azok az adatok is, amelyek szerint Euplotusok makronukleuszában a $G_1$-periódus folyamán akkumulálódnak a fehérjébe beépült, jelzett aminosavak (PRESCOTT, 1966), tehát egy olyan periódusban amikor nincs makronukleáris növekedés (RINGERTZ és HOSKINS, 1965). A nukleáris növekedés és a fehérjevándorlás közötti viszonyt sematikusan mutatja be a *4. ábra*. A $G_1$ periódus folyamán ez a migráció reverzibilis: azonos mennyiségű fehérje lép be a magba és hagyja el a magot egyidejűleg. Az S-periódusban ez az egyensúly felborul; több fehérje transzportálódik a magba mint amennyi onnan el, — és ez nukleáris növekedést eredményez.

Az L-sejtekben észlelt, a citoplazma és a mag között történő, reverzibilis vándorlásra vonatkozó adatok összhangban vannak az *Amoeba proteus*on észlelt adatokkal (BYERS és mtsai, 1963a, 1963b; GOLDSTEIN, 1963; PRESCOTT, 1963; PRESCOTT és BENDER, 1963). Ebben a mikroorganizmusban ugyanis, egy a citoplazma és a mag között ingázó, „gyorsan vándorló fehérjét" sikerült kimutatni. E vándorlás funkcionális jelentősége egyelőre ismeretlen.

Egyik elképzelés szerint ez a fehérje a sejt jelzőrendszerének a részét képezi (GOLDSTEIN, 1963). Számos celluláris működés, a mag közvetlen vagy közvetett ellenőrzése mellett, a citoplazmában zajlik. Így könnyen elképzelhető, hogy a citoplazmatikus működés kielégítő ellenőrzése érdekében szükség van a citoplazmából a mag felé leadott „feed back" jelzésekre. Egy ilyen jelző működést a „vándorló" fehérje nagyszerűen elláthat. Az sem lehetetlen, hogy e „vándorló fehérjék" némelyike a magból a citoplazma felé irányuló RNS szállításban játszik valamilyen szerepet, mégpedig olyan formán, hogy ezek a citoplazmában szintetizált fehérjék belépnek a magba, ott RNS-hez kötődnek és a magot az RNS-el együtt hagyják azután el.

Amint már fentebb említettük, a magba be- és onnan kilépő fehérje mennyiség között fennálló egyensúly a DNS szintézis alatt megbomlik s ez nukleáris növekedést eredményez. A DNS szintézis szerepét a mag növekedésben olyan L-sejteken tanulmányozták, amelyeket 5-fluorodezoxiuridin (FUDR) hatásnak tettek ki, és ezzel e sejteket olyan körülmények közé helyezték, amelyekben a DNS szintézis gátlása mellett nem volt akadálya a fehérje celluláris akkumulációjának (AURER és mtsai, 1969; AURER és ZETTERBERG, 1969). Azt tapasztalták, hogy a DNS szintézis gátoltsága esetén a magban történő fehérje akkumuláció ugyancsak gátlódott. Mivel azonban a citoplazma fehérjetartalma tovább növekedett — függetlenül a DNS szintézis gátoltságától — olyan sejtek jöttek létre, amelyeknek citoplazmatikus fehérje tartalma jelentősen meghaladta az osztódó sejtekét. Amikor a DNS szintézis gátlását feloldották a mag DNS és fehérjetartalma szinkron növekedett tovább (AURER és ZETTERBERG, 1969). Az L-sejtek magjában folyó fehérje akkumuláció ilyenformán — ellentétben a citoplazmatikus fehérje akkumulációval — erőteljesen függeni látszik a DNS szintézistől vagy a DNS mennyiségi növekedésétől. Legalább két, elvileg különböző mód képzelhető el, amelyen keresztül a nukleáris DNS szintézis befolyásolhatja a sejtmag fehérje akkumulációját: 1. A növekvő nukleáris DNS tartalom a sejtmag fehérjekötő kapacitásának növekedését eredményezi. Ez viszont, a $G_1$-sejtekre jellemző módon a magba belépő és az azt elhagyó fehérje mennyisége között fennálló egyensúlyt azáltal bontja meg, hogy csökkenti a magból történő fehérje-emigráció lehetőségét és ezáltal indukál nukleáris növekedést; 2. a másik lehetséges magyarázat szerint a nukleáris affinitású fehérje de novo szintézise folyamatos DNS szintézist igényel. Ilyen, „magspecifikus fehérjének" nevezett, nukleáris affinitású fehérjét *Amoeba proteus*ban (GOLDSTEIN, 1958; PRESCOTT és BENDER, 1963), valamint nyálmirigysejtekben is kimutattak (KROEGER és mtsai, 1963). A $G_1$-sejtekre jellemző, a mag és a citoplazma között végbemenő, reverzibilis fehérje migráció az S-periódusban is folytatódhat, párhuzamosan a „magspecifikus fehérjék" magba való szállításával.

Jelenleg nem tudjuk, melyik magyarázat fedi az igazságot. Ezenfelül a helyzet jóval bonyolultabb is lehet, mint ahogy azt fentebb felvázoltuk, —

és pl. az S-fázis alatt történő fehérje akkumuláció a magban a „magspecifikus" fehérjék de novo szintézisének és a sejtmag e fehérjék, vagy más fehérjék irányában megnyilvánuló fokozott kötőképességének kombinált hatásából is adódhat.

Bár a sejtmag növekedésének nagyobb része a DNS szintézissel kapcsolatban megy végbe, nukleáris növekedést DNS szintézis nélkül is leírtak. *Ehrlich ascites* tumorsejtekben a fehérje akkumuláció, mitózist gátló dózisú Rtg. besugárzással $G_2$-ben arretált sejtekben is bekövetkezik (KILLANDER és mtsai, 1962). HeLa sejtek esetében, $G_1$-fázisban levő magokban is észleltek fehérje akkumulációt (SEED, 1962). Ma még nem világos, hogy ez az akkumuláció a „magspecifikus fehérjékre" is kiterjed-e vagy csak annak a fehérjefrakciónak nettó növekedését tükrözi, amely a $G_1$-fázis során a mag és a citoplazma között zajló reverzibilis migrációban vesz részt.

### 4.3. *Hiszton szintézis*

Osztódó emlős-sejtek magjának szárazanyag-tartalmát több mint 50%-ban nem kromoszomális fehérjék alkotják. Ezek a fehérjék nem képezik a metafázis-kromoszómák alkotórészeit (RICHARDS, 1960). Így tehát a fentemlített eredmények ennek a nem kromoszomális fehérjéknek, vagy legalábbis azok jelentős hányadának viselkedését tükrözik. A kromoszomális fehérjéket, és különösen a nukleáris hisztonokat a legkülönfélébb módszerekkel tanulmányozták. A nukleáris hisztonok a mag tömegének kevesebb mint 10%-át teszik ki. Az alkálikus „fastgreen"-nel festhető nukleáris hisztonok, valamint a Feulgen-reakcióval kimutatott DNS mennyisége között korrelációt mutattak ki (BLOCH és GODMAN, 1955). Euplotusok makronukleuszában pedig kimutatták, hogy a „reorganizáció köteg"-ben a hiszton és a DNS tartalom duplikációja együttesen, szinkron következett be (GALL, 1959). Rtg. besugárzással $G_2$-ben arretált sejtekben a citokémiailag meghatározott hisztonok mennyisége nem haladta meg a normális $G_2$-re jellemző szintet, még akkor sem, ha más fehérjék akkumulációja folytatódott a magban (RINGERTZ, 1963). Ez arra utalna, hogy a hisztonok akkumulációja a magban a sejtciklus folyamán a DNS replikációval szoros szinkronitásban történik.

Az akkumuláció párhuzamossága mellett kimutatták, hogy a hisztonok szintézise is párhuzamos a DNS replikációval (GALL, 1959; PRESCOTT, 1966). A hisztonok szintéziséről kimutatták, hogy citoplazmatikus folyamat, és ez a szintézis a DNS szintézissel szinkron veszi kezdetét (ROBBINS és BORUN, 1967). FUDR-rel blokkolt DNS szintézis esetében a nukleáris hiszton akkumuláció is elmaradt. Jelzett aminosavaknak bizonyos mértékű inkorporációját, egyes hiszton frakciókban azonban még akkor is észlelni lehetett amikor a hisztonok mennyiségében nem következett be növekedés. Bár mind a szintézis mind az ezt követő hiszton akkumuláció a sejtmagban a DNS replikációval szinkron

megy végbe, emberi fehérvérsejtek jelzett kromoszómáival nyert adatok szerint a DNS replikáció, kromoszomális szinten nincs szoros kapcsolatban a hiszton akkumulációval (CAVE, 1967).

A fent említett kijelentés ellenére, még ma sem egészen eldöntött kérdés, hogy a hisztonok a magban vagy citoplazmában szintetizálódnak-e. Spermiogenezis során nyert autoradiografiás adatok szerint bizonyos bázikus proteinek („protaminok") a citoplazmában szintetizálódnak és a magba csak bevándorolnak (BLOCH és BRACK, 1964). HeLa sejteken is bizonyítékok vannak a hisztonok citoplazmatikus szintézisére (ROBBINS és BORUN, 1967). A nukleáris, bázikus fehérjék szintézisére utalva azonban, mind a sejtmagot (REID és COLE, 1964), mind a magvacskét (BIRNSTIEL és FLAMM, 1964) többen is a szintézis helyeként jelölték meg.

## IRODALOM


ADAMS, R. L. P., ABRAMS, R., és LIEBERMAN, I.: Nature, **206,** 512 (1965).
AMANO, M. és LEBLOND, C. P.: Exp. Cell Res., **20**, 250 (1960).
ANDERSON, N. G.: Quart. Rev. Biol., **31,** 169 (1956a).
ANDERSON, N. G.: Quart. Rev. Biol., **31,** 243 (1956b).
BARKA, T.: Exp. Cell Res., **39,** 355 (1965).
BASERGA, R.: Arch. Path. **75,** 156 (1963).
BASERGA, R.: Z. Zellforsch, **64,** 1 (1964).
BASERGA, R.: Cancer Res, **25,** 281 (1965a).
BASERGA, R.: Cancer Res., **25** 281 (1965b).
BASERGA, R.: Life Sci. **5,** 2033 (1966).
BASERGA, T.: Cell Tissue Kinet., **1,** 167 (1968).
BASERGA, R.: in „Biochemyts of Cell Division" ed: R. Baserga, Charles C: Thomas Publischer, Springfield, Illinois, USA (1969).
BASERGA, R., ESTENSEN, R. D. és PETERSEN, R. O.: Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. **54,** 745 (1965).
BASERGA, T.; ESTENSEN, R. D., PETERSEN, R. O. és LAYDE, J. P.: Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. **54,** 745 (1965).
BASSLEER, R.: Arch. Biol. (Liège), **79,** 181 (1968).
BENDER, M. A. és PRESCOTT, D. M.: Exp. Cell Res., **27,** 221 (1262).
BENNET, L. L., SMITHERS, D. és WARD, C. T.: Biochim. Biophys. Acta, **87,** 60 (1964).
BILLEN, D.: Biochim. Biophys. Acta, **55,** 960 (1962).
BIRNSTIEL, M. L. és FLAMM, W. G.: Science, **145,** 1435 (1964).
BLOCH, D. P. és BRACK, S.: J. Cell Biol., **22,** 327 (1964).
BLOCH, D. P. és GODMAN, G. C.: J. Biophys. Biochem. Cytol. **1,** 17 (1955).
BOLLUM, F. J. és POTTER, V. R.: J. Biol. Chem. **233.** 478 (1958).
BOLLUM, F. J. és POTTER, V. R.: Cancer Resarch, **19,** 561 (1959).
BRENT, T. P., BUTLER, J. A. V. és CRATHORN, A. R.: Nature, **207,** 176 (1965).
BRESCIANI, F.: Science, **146,** 653 (1964).
BRUCHOVSKY, N., OWEN, A. A., BECKER, A. J. és TILL, J. E.: Cancer Res., **25,** 1832 (1965).
BURNS, V., W.: Exp. Cell Res., **23,** 582 (1961).
BYERS, T. J., PLATT, D. B. és GOLDSTEIN, L.: J. Cell Biol., **19,** 453 (1963a).
BYERS, T. J., PLATT, D. B. és GOLDSTEIN, L.: J. Cell Biol., **19,** 467 (1963b).
CAIRNS, J.: J. Mol. Biol. **15,** 372 (1966).
CAMERON, I. L.: J. Cell Biol. **20,** 185 (1964).
CAMERON, I. L. és GREULICH, R. C.: J. Cell. Biol., **18,** 31 (1963).
CAMPBELL, A.: Bact. Rev., **21,** 263 (1957).
CASPERSON, T., FARBER, S., FOLEY, G. E. és D., KILLANDER: Exp. Cell Res . . , **32,** 529 (1963).
CAVE, M. D.: Exp. Cell Res., **45,** 631 (1967).
CHANTRENNE, H.: The Biosynthesis of Proteins. Oxford, Pergamon Press. Inc. (1961).
CLIEVER, U.: Science, **146,** 794 (1964).

COMINGS, D. E. és KAKEFUDA, T.: J. Molec. Biol., **33,** 225 (1968).
CUMMINS, J. E., BLOMQUIST, J. C. és RUSCH, H. P.: Science, **154,** 1343 (1966).
DAS, N. K.: Science, **140,** 1231 (1963).
DEELEY, E. M., DAVIES, H. G. és CHAYEN, J.: Exp. Cell Res., **12,** 582 (1957).
DEFENDI, V. és MANSON, L. A.: Nature (London), **198,** 359 (1963).
DeTERRA, N.: Proc. Natl. Acad. Sci. U. S., **57,** 607 (1967).
EAGLE, H., PIEZ, K. A., FLEISCHMAN, R. és OYAMA, V. I.: J. Biol. Chem., **234,** 592 (1959).
EDWARDS, J. L., KOCH, A. L., YOUCIS, P., FREESE, H. L., LAITE, M. B. és DONALSON, J. T.: J. Biophys. Biochem. Cytol., **7,** 273 (1960).
EPRIFREUONE, O. I.: Exp. Cell Res., **42,** 562 (1966).
FEINENDEGEN, L. E. és BOND, V. P.: Exp. Cell Res., **30,** 393 (1963).
FEINENDEGEN, L. E, BOND, V. P., SHREEVE, W. W. és PAINTER R. B.: Exp. Cell Res., **19,** 443 (1960).
FORD, J. K. és YOUNG, R. W.: Anat. Rec., **146,** 125 (1963).
FOSTER, T. S. és STERN, H.: J. Biophys. Biochem. Cytol., **5,** 187 (1959).
FUJIOKA, M., KOGA, M.: és LIEBERMAN, I.: J. Biol. Chem., **238,** 3401 (1963).
GALL, J. G.: J. Biophys. Biochem. Cytol., **5,** 295 (1959).
GANESAN, A. T. és LEDERBERG, J.: Biochem. Biophys. Res. Comm., **18,** 824 (1965).
GAULDEN, M. E.: Genetics **41,** 645 (1956).
GELFANT, S.: In Cell Growth and Cell Division. R. J. C. Harris (ed.). Academic Press. Inc., New York. (1963).
GEORGIEV, G. P. és MANTIEVA, V. L.: Biokhimia, **26,** 165 (1961).
GEORGIEV, G. P. és SAMARINA, O. P.: Biokhimia, **26,** 454 (1961).
GEORGIEV, G. P. SAMARINA, O. P.: MANTIEVA, V. L. és ZBARSKII, I. B. Biochim. Biophys. Acta, **46,** 339, (1961).
GEMAN, J. L.: Trans N. Y. Acad. Sci., **24,** 395 (1962).
GERMAN, J. L.: J. Cell. Biol. **20,** 37 (1964).
GILBERT, C. W., MULLDAL, S., LAJTHA, L. G.: és ROWLEY, J.: Nature (London), **195,** 869 (1962).
GIUDICE, G., KENNEY, F. T. és NOVELLI, G. D.: Biochim. Biophys. Acta, **87,** 171 (1964).
GOLDSTEIN, L.: Exp. Cell Res., **15,** 635 (1958).
GOLDSTEIN, L.: In: Cell Growth and Cell Division, Harris, R. J. C., (ed.), New York, Academic Press, Inc. (1963).
GOLDSTEIN, L. és MICOU, J.: J. Biophys. Biochem. Cytol, **6,** 1 (1959a).
GOLDSTEIN, L. és MICOU, J.: J. Biophys. Biochem. Cytol., **6,** 301 (1959b).
GOLDSTEIN, L. és PLAUT, W.: Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A., **41,** 879 (1955).
GOLDSTEIN, L. és PRESCOTT, D. M.: In The Control of Nuclear Activity, Goldstein, L., (ed.), Englewood Cliffs, Prentice-Hall, Inc. (1967).
GRAHM, C. F. és MORGAN, R. W.: Devel. Biol., **14,** 439 (1966).
GRAHAM, A. F. és RAKE, A. V.: Ann. Rev. Microbiol., **17,** 139 (1963).
GRAHAM, C. F., ARMS, K. és GURDON, J. B.: Dvel. Biol. **14,** 349 (1966).
HARRIS, H.: Biochem. J., **72,** 54 (1959).
HIATT, H. H.: J. Molec. Biol., **5,** 217 (1962).
HIGGINS, G. M. és ANDERSON, R. M.: Arch. Pathol. **12.** 186 (1951).
HOTTA, Y. és STERN, H.: Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A., **49,** 648 (1963).
HOUSSAIS, J. F. és ATTARDI, G.: Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A., **56,** 616 (1966).
HOWARD, A., és PELC, S. R.: Exp. Cell Res., **2,** 178 (1951).
HOWARD, A. és PELC, S. R.: In Symposium on Chromosome Breakage, Springfield, Charles C. Thomas, Suppl. to Heredity, Vol. **VI,** p. 261. (1953).
HSU, T. C.: J. Cell Biol., **23,** 53 (1964).
HSU, T. C., SCHMID, W. és STUBBLEFIELD, E.: In The Role of Chromosomes in Development, Locke, H., ed. New York, Academic Press, Inc., p. 91. (1964).
HUGHES, A. F. W.: The Mitotic Cycle. London. Butterworths. (1952).
JACOB, F.: Science, **152,** 1470 (1966).
JACOB, R., BRENNER, S. és CUZIN, F.: Biol. **28,** 329 (1963).
JACOBSON, W. és WEBB, M.: Exp. Cell Res., **3,** 163 (1952).
KAUFFMAN, S. L.: Exp. Cell Res. **42.** 67 (1966).
KILLANDER, D. és ZETTERBERG, A.: Exp. Cell Res. **40,** 12 (1965).
KIMBALL, R. F. és BARKA, T.: Exp. Cell Res., **17,** 173 (1959).
KIMBALL, R. F., CASPERSSON, T. O.: SVENSSON, G. és CARLSON, L.: Exp. Cell Res., **17,** 160 (1959).
KIMBALL, R. F. és PERDUE, S. W.; Exp. Cell Res., **27,** 405 (1962).
KIMBALL, R. F. és PRESCOTT, D. M.: J. Protozool., **9,** 88 (1962).

KIMBALL, R. F., VOGT-KÖHNE, L. és CASPERSSON, T. O.: Exp. Cell Res., **20,** 368 (1960).
KILLANDER, D. K., RIBBING, N. R., RINGERTZ és RICHARDS, B. M.: Exp. Cell Res., **27,** 63 (1962).
KILLANDER, D. és ZETTERBERG, A.: Exp. Cell Res., **38,** 272 (1965a).
KILLANDER, D. és ZETTERBERG, A.: Exp. Cell Res., **40,** 12 (1965b).
KISHIMOTO, S. és LIEBERMANN, I.: Exp. Cell Res., **36,** 92 (1964).
KROEGER, H., JACOB, J. és SIRLIN J. L.: Exp. Cell Res., **31,** 416 (1936).
LARK, C.: Biochim. Biophys. Acta, **119,** 517 (1966).
LARK, C. és LARK, K. G.: J. Molec. Biol., **10,** 120 (1964).
LARK, K. G.: Bact. Reviews, **30,** 3 (1966).
LAYDE, J. P. és BASERGA, R.: Brit. J. Cancer, **18,** 150 (1969).
LEZZI, M.: Exp. Cell Res., **39,** 289 (1965).
LIEBERMAN, I., ABRAMS, R., HUNT, N. és OVE, P.: J. Biol. Chem, **238,** 3955 (1963).
LIMA-DE-FARIA: J. Biophys. Biochem. Cytol., **6,** 457 (1959).
LITTLEFIELD, J. W. és JACOBS, P. S.: Biochim. Biophys. Acta, **108,** 652 (1965).
LITTLEFIELD, J. W., MCGOVERN, A. P. és MARGESON, K. B.: Proc. Natl. Acad. Sci. U.S. **49.** 102 (1963).
LITTLEFIELD, J. W. és JACOBS, P. S.: Biochim. Biophys. Acta, **108,** 652 (1965).
MAALØE, O. és KJELDGAARARD, N. O.: In Control of Macromolecular Synthesis. New York és Amsterdam, W. A. Benjamin, Inc. (1966).
MACGREGOR, H. C. és CALLAN, H. G.: Quant, J. Microscop. Sci. **103,** (2). 173 (1962).
MAZIA, S.: In The Harvey Lectures. New York., Academic Press, Inc., p. 130 (1958).
MCCONKEY, E. H. és HOPKINS, J. W.: Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A., **51,** 1197.
MCDONALD B. B.: Biol. Bull., **114,** 71 (1958).
MENDELSOHN, M. L., DOHAN, F. C., Jr. és MOORE, H. A. Jr.: J. Nat. Cancer Inst. **25,** 477 (1960).
MILLER, O. L.: In: The Nucleolus; Its Structure and Function. Natl. Cancer Inst. Monograph 23 (1966).
MITCHISON, J. M.: J. Cell. Physiol. (Suppl.), **62,** 1,1 (1963).
MITCHISON, J. M. és WILBUR, K. M.: Exp. Cell Res., **26,** 144 (1962).
MOSES, M. J. és TAYLOR, J. H.: Exp. Cell Res., **9,** 474 (1955).
MUELLER, G. C., KAJIWARA, K., STUBBLEFIELD, E. és RUECKERT, R. R.: Cancer Res. 22. 1084 (1962).
MUELLER, G. C. és KAJIWARA, K.: Exp. Cell. **40,** 166 (1965).
NOVELL, R. C.: Cancer R., **20,** 462 (1960).
NYGAARD, O., GÜTTES, S. és RUSCH, H. P.: Biochim. Biophys. Acta, **38,** 298 (1960).
PAINTER, R. B. és DREW, R. M.: Lab. Invest., **8,** 278 (1959).
PAINTER, R. B., DREW, R. M.: és GIAQUE, B. G.: Exp. Cell Res., **21,** 98 (1960).
PAINTER, R. B., JERMANY; D. A. és RASMUSSEN, R. E.: J. Mol. Biol. **17.** 47 (1966).
PALME, G., LISS, E. és WIEBEL, F.: Nuclearmedizin (suppl.), **3,** 39 (1965).
PATT, H. M. és QUASTHER, H.: Physiol. Rev., **43,** 357 (1963).
PELLING, G.: Nature (London), **184,** (Suppl. 9) 655 (1959).
PENMAN, S., SCHERRER, K., BECKER, Y. és DARNELL, J.: Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A., **49,** 654 (1963).
PERRY, R. P.: Exp. Cell Res., **20,** 216 (1960).
PERRY, R. P.: Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A., **48,** 2179 (1962).
PERRY, R. P., ERRERA, M., HELL, A. és DÜRWALD, H.: J. Biophys. Biochem. Cytol., **11,** 1 (1961a).
PERRY, R. P., HELL, A. és ERRERA, M.: Biochim Biophys. Acta, **49,** 47 (1961b).
PFEIFFER, S. E., TOLMACH, L. J.: Nature, **213,** 139 (1967).
PILGRIM, C. H. és MAURER, W.: Exp. Cell Res., **37,** 183 (1965).
PLAUT, W., NASH, D. és FANNING, T.: J. Mol. Biol. **16.** 85 (1966).
POWELL, W. F.: Biochim. Biophys. Acta, **55,** 969 (1962).
PRESCOTT, D. M.: Exp. Cell Res., **9,** 328 (1955).
PRESCOTT, D. M.: J. Biophys. Biochem. Cytol., **6,** 203 (1959).
PRESCOTT, D. M.: Exp. Cell Res., **19.** 29, (1960a).
PRESCOTT, D. M.: Exp. Cell. Res., **19,** 228 (1960b).
PRESCOTT, D. M.: InBiological Structure and Function, Goodwin, T. W., ed., New York, Academic Press, Inc., p. 527 (1961a).
PRESCOTT, D. M.: In ternational Review of Cytology, XI, Bourne, G. H., and Danielli, J. F., eds. New York, Academic Press, Inc., p. 255 (1961b).
PRESCOTT, D. M.: In Cell Growth and Cell Divison, Harris, R. J. C., ed., New York, Academic Press, Inc. (1963).

PRESCOTT, D. M.: In Progress in Nucleic Acis Research and Molecular Biology, Davidson, J. N., and Chohn, W. E., eds., New York, Academic Press, Inc., Vol. **3,** p. 33 (1964a).
PRESCOTT, D. M.: In Synchrony in Cell Division and Growth, Zeuthen, E., ed., New York, Interscience Publishers, Inc., p. 71 (1964b).
PRESCOTT, D. M.: J. Cell Biol., **31,** 1 (1966).
PRESCOTT, D. M. és BENDER M. A.: Exp. Cell Res., **26,** 260 (1962).
PRESCOTT, D. M. és BENDER, M. A.: J. Cell. Physiol., **62,** (Suppl. 1) 175 (1963).
PRESCOTT, D. M. és GOLDSTEIN, L.: Science, **155,** 469 (1967).
PRESCOTT, D. M. és KIMBALL, R. F.: Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A., **47,** 686 (1961).
RABINOVITCH, M. és PLAUT, W.: Exp. Cell Res., **10,** 120 (1056).
REID, B. R., és COLE, R. D.: Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A., **51,** 1044 (1964).
RHO, J. H. és BONNER, J.: Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A., **47,** 1611 (1961).
RICHARDS, B. M.: In The Cell Nucleus. London, Butterworths, p. 138—141 (1960).
RICHARDS, B. M.: Ann. N. Y. Acad. Sci., **63,** 831 (1956).
RINGERTZ, N. R.: Exp. Cell Res., **32,** 401 (1963).
RINGERTZ, N. R. és HOSKINS, G. C.: Exp. Cell Res., **38,** 160 (1965).
RITOSSA, F. M. és SPIEGELMAN, S.: Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A., **53,** 737—745 (1965).
ROBBINS, E. és BORUN, T.: Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A., **57,** 409 (1967).
ROBBINS, E. és SCHARFF, M. D.: J. Cell Biol., **34,** 684 (1967).
RYTER, A. és JACOB, F.: C. R. Acad. Sci (Paris), **257.** 3060 (1963).
SACHSENMAIER, W., FOURNIER, D. V. és GURTLER, K. F.: Biochem. Biophys. Res. Comm. **27,** 655 (1967).
SANDRITTER, V., SCHIEMER, H. G., KRAUS, H. és DÖRRIEN, U.: Z. Pathol., **70,** 271 (1960).
SCHAECHTER, M., BENTZON, M. W. és MAALØE, O.: Nature (London), **183,** 1207 (1959).
SCHAECHTER, M., MAALØE, O. és KJELDGAARD, N. O.: J. Gen. Microbiol., **19,** 592 (1958).
SCHARFF, M. D. és ROBBINS, E.: Nature, **208,** 466 (1965)
SCHERBAUM, O. és RASCH, G.: Acta Pathol. Microbiol. Scand, **41,** 161 (1957).
SCHERRER, K., LATHAM, H. és DARNELL, J. E.: Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A., **49,** 240 (1963).
SCHMID, W.: Cytogenetics, **1,** 344 (1962).
SEED, J.: Proc. Roy. Soc., **B156,** 41 (1962).
SEED, J.: In Cells in Tissues and Culture, Willmer, E. N., ed. New York, Academic, Press. Inc. (1965.)
SHAH, V. C.: Cancer Res., **23,** 1137 (1963).
SHEMAN, F. G., QUASTLER, H. és WIMBER, D. R.: Exp. Cell Res., **25,** 114 (1961).
SIRLIN, J. L., KATO, K. és JONES, K. W.: Biochim, Biophys. Acta, **48** 421 (1961).
SISKEN, J. E.: Exp. Cell Res., **16,** 602 (1959).
SISKEN, J. E.: In Cinemicrography in Cell Biology. Rose, G. C., ed., New York, Academic Press, Inc. (1963).
SISKEN, J. E.: Exp. Cell Res., **40,** 436 (1965).
SISKEN, J. E. és KINOSITA, R.: Exp. Cell Res. **9.,** 509—518 (1961).
SISKEN, J. E. és WILKES, E.: Cell. Biol. **34,** 97 (1967).
SKÖLD, O. és ZETTERBERG, A.: Exp. Cell. Res., **55,** 289 (1969).
SRINIVASAN, P. R., MILLER-FAURES, A., BRUNFAUT, M. és M. ERRERA.: Biochim. Biophys. Acta, **72,** 209 (1963).
STANNERS, C. P. és TILL, J. E.: Biochim. Biophys. Acta, **37,** 406 (1960).
STERN, H.: Ann. Rev. Plant Physiol., **7,** 91 (1956).
STUBBLEFIELD, E.: J. Natl. Can. Inst. **37,** 799 (1966).
STUBBLEFIELD, E., KLEVECZ, R. és DEAVEN, L.: J. Cell. Physiol, **69,** 345 (1967).
STUBBLEFIELD, E. és MURPHREE, S.: Exptl. Cell Res. **48,** 652—655 (1967).
SUNDELIN, P.: Exp. Cell Res., **50,** 233 (1968).
SWANN, M.M.: Cancer Res., **17,** 727 (1957).
SWANN, M. M.: Cancer Res., **18,** 1118 (1958).
SWIFT, H. H.: Physiol. Zool., **23,** 169 (1950).
TAYLOR, E. W.: Exp. Cell Res., **40,** 316 (1965).
TAYLOR, J. H.: Amer. J. Botany, **45,** 123 (1958).
TAYLOR, J. H.: Ann. N. Y. Acad. Sci., **90,** 409 (1960a).
TAYLOR, J. H.: J. Biophys. Biochem. Cytol., **7,** 455 (1960b).
TAYLOR, J. H.: J. Biophys. Biochim. Cytol., **7,** 455 (1960c).
TAYLOR, J. H.: J. Cell Comp. Physiol., Suppl. **1,** 62, 73 (1963).
TAYLOR, J. H. és MCMASTER, R. D.: Chromosoma, **6,** 489 (1954).
TERASIMA, T. és TOLMACH, L. J.: Exp. Cell Res., **30,** 344 (1963).
TERASIMA, T. és YASUKAWA, M.: Exp. Cell Res. **44,** 669 (1966).

TERASIMA, R., ESTENSEN, R. D. és PETERSEN, R. O.: Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A., **54**, 1141 (1965).
TOBEY, R. A., PETERSEN, D. V., ANDERSON, E. C. és PUCK, T. T.: Biophysical J. **6**, 567 (1966).
TOBEY, R. A., ANDERSON, E. C. és PETERSEN, D. F.: Proc. Natl. Acad. Sci. U.S. **56**, 1520 (1967).
TODARO, G. J., LAZAR, G. K. és GREEN, H.: J. Cell. Physiol., **66**, 325 (1965).
WALKER, P. M. B.: J. Exp. Biol. **31**, 8 (1954).
WALKER, P. M. B. és MITCHISON, J. M.: Exp. Cell Res., **13**, 167 (1957).
WALKER, P. M. B. és YATES, H. B.: Proc. Roy., Soc. Edingb., **140**, 274 (1952).
WALLACE, H. és BIRNSTIEL, M. L.: Biochim. Biophys. Acta, **114**, 296—310 (1966).
WATTANABE, I. és OKADA, S.: Rediat. Res. **27**, 290 (1966).
WATAMABE, O. és OKADA, S.: J. Cell. Biol., **32**, 309 (1967).
WIMBER, D .E.: Amer. J. Bot., **47**, 828 (1960).
WISEMAN, A.: Organization for Protein Biosynthesis. Oxford, Blackwell Scientific Publications. (1965).
WOODARD, J. W.: J. Biophys. Biochem. Cytol. **4**, 383 (1958).
WOODARD, J. W., GELBER, B. és SWIFT, H.: Exp. Cell. Res., **23**, 258 (1961a).
WOODARD, J. W., RASCH, E. és SWIFT, H.: J. Biophys. Biochem. Cytol., **9**, 445 (1961b).
WOODS, P. S.: Brookhaven Sympos. Biol., No. **12**, 153 (1959).
YANKOFSKY, S. A. és SPIEGELMAN, S.: Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A., **48**, 1069 (1962a).
YANKOFSKY, S. A. és SPIEGELMAN, S.: Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. **48**, 1466 (1962b).
YOUNG, C. W.: Molec, Pharmacol., **2**, 50 (1966).
YOUNG, R. W.: J. Cell Biol., **14**, 357 (1962).
ZALOKAR, M.: Exp. Cell Res., **19**, 559 (1960).
ZETTERBERG, A.: Exp. Cell Res., **42**, 500 (1966a).
ZETTERBERG, A.: Exp. Cell Res., **43**, 517 (1966b.)
ZETTERBERG, A.: Exp. Cell Res., **43**, 526 (1966c).
ZETTERBERG, A.: Nuclear and cytoplasmic growth during interphase. Almqvist Wiksells Boktryckeri AB. Uppsala, Thesis. (1966d).
ZETTERBERG, A. és KILLANDER, D.: Exp. Cell Res., **39**, 22 (1965a).
ZETTERBERG, A. és KILLANDER, D.: Exp. Cell Res., **40**, 1 (1965b).
ZEUTHEN, E.: In Advances in Biological and Medical Physics, Tobias, C. A. and Lawrence, J. H., eds., New York, Academic Press, Inc., Vol. VI. p. 37 (1958).

# SEJTSZINKRÓNIA, SEJTSZINKRONIZÁLÁS

GYÉVAI ANGÉLA

MTA Kísérleti Orvostudományi Kutató Intézet

Több mint ötven éve ismert, hogy a különböző tengeri gerinctelen állatok megtermékenyített petéinek az osztódása, a fejlődés korai stádiumában azonos időben, szinkron történik. Később Heilbrunn és munkatársai megállapították, hogy a sejtek osztódása alatt változott a citoplazma viszkozitása, és ez arra utalt, hogy a sejtek fiziko-kémiai paraméterei megváltoztak az osztódás folyamán. Ez a megfigyelés más kutatókat arra ösztönzött, hogy olyan kémiai változásokat keressenek, amelyek az addig nagyon misztikus sejtosztódásról felvilágosítást adhatnának. Azonban sem ezek a vizsgálatok, sem pedig Mazia kísérlete, aki az izolált mitotikus apparátus biokémiai tenyészetét kívánta felderíteni, nem vezettek eredményre. Csak jóval később, 1953-ban jelentek meg az első tudósítások arról, hogy számos baktérium, továbbá egysejtű növények és állatok populációi külső behatásokra szinkronizálhatók, azaz mesterséges beavatkozással elérhető, hogy a populáció élőlényeinek osztódása azonos időben történjék. Ezek a szinkronizált populációk adták az első lehetőséget arra, hogy a Procariotákban az osztódás folyamán lejátszódó jelenségeket a kutatók részleteiben is feltárják. Valószínű, hogy az emlős-sejtek szinkronizált populációinak kialakítására az a korszakalkotó felfedezés adta meg a kezdeti lendületet, amely először a növényi, majd az állati sejtekben bizonyította, hogy a DNS szintézise nem folyamatosan, hanem csak a sejtciklus ún. S-fázisában történik. Az S-fázist a tulajdonképpeni sejtosztódástól, a mitózistól, két szakasz választja el, a $G_1$, a posztmitotikus és a $G_2$, a prémitotikus fázis (13, 14, 18, 30). Ebből következik, hogy pl. egy sejttenyészet, amelyben a sejtciklus különböző fázisaiban levő sejtek találhatók (kevert populáció), biokémiai, fiziológiai vizsgálata hamis eredményekre vezethet. Viszont ha szinkronizáljuk az emlős sejtpopulációkat, lehetőségünk adódik, hogy a sejtciklusban lejátszódó, időben meghatározható történéseket felerősítsük és könnyebben hozzáférhetővé tegyük. A módszer ma már egyre elterjedtebb a molekulárisbiológusok, a sejtbiológusok, sőt a fejlődéssel foglalkozó kutatók között is, akik ennek segítségével kívánnak bővebb ismereteket szerezni a sejtosztódásról és a sejtek specializálódásáról. Az utóbbi tíz év alatt egyre szaporodott az emlős-sejtek szinkronizálásával és a szinkronizált sejtpopulációkkal végzett munkák száma. 1970-ben, az Amerikai Szövettenyésztők

Társaságának rendes évi összejövetelén, már külön szimpózium keretében hangzottak el azok az előadások, amelyek az Eucarióták, közöttük az emlős-sejtek szinkronizált tenyészetein végzett vizsgálatok eredményeiről számoltak be. Ezek az előadások kétséget kizáróan igazolták, hogy a szinkronizált tenyészeteknek a sejtosztódás folyamatának analízisén kívül kulcsszerepük van a sejtek regulációs folyamatainak megértésében is.

## Mit értünk szinkronizáláson?

A bevezetőben már említett szinkróniát, egyidejűséget, amely természetes körülmények között, minden külső behatás nélkül megy végbe — pl. a tengeri sün petéjének vagy az embrionális szövetek sejtjeinek osztódása —, meg kell különböztetnünk az ún. szinkronizálástól vagy összehangolástól. Ez az utóbbi mindig bizonyos külső beavatkozást jelent azzal a céllal, hogy egy adott sejtpopuláción belül összehangoljuk a sejtciklusok különböző fázisait. Az összehangolásnak elsősorban az emlős-sejtek populációiban van jelentősége, ugyanis ezekben természetes szinkrónia nem fordul elő.

## A szinkronizáció kritériuma

Számtalan kísérlet történt a szinkronizáció után kialakuló szinkrónia fokának matematikai képletben való rögzítésére (3, 9, 24, 40). Kezdetben egy egyszerű indexszel próbálkoztak, amely a populációban előforduló mitózisok gyakoriságára, vagy egy rövid időperiódus növekedési rátájára, vagy egyszeri triciumos pulzusjelzés után a jelződött sejtek mennyiségére támaszkodott. Az így kialakított indexekkel szemben azonban különböző ellenvetések merültek fel (4, 8). Az első ilyen ellenvetés az volt, hogy a sejtpopulációban kialakult szinkrónia jellemzésére nem lehet alkalmas egy olyan szám, amely a populációban meglevő megoszlást úgy tekinti mint az idő statikus függvényét. Másodszor, az S-fázis hosszú időtartama miatt nem lehet kielégítő az az index sem, amely a jelzett sejtek százalékát veszi figyelembe. Hamis felvilágosítást adhat továbbá olyan esetekben is, amikor a sejtpopulációnak csak kis része osztódik. Végül, mint minden index, túlságosan redukálja azoknak a paramétereknek a számát, amelyekkel a populáció tulajdonságait jellemezni lehet.

Bármilyen magas százalékban szinkronizált is egy adott sejtpopuláció a szinkrónia foka már az első osztódás után erősen csökken (10). Az emlős-sejtekre különösen jellemző, hogy miközben a sejtcikluson áthaladnak, már eltérő részidőkkel rendelkeznek. A legtöbb, amit elérhetünk az, hogy a sejteket különböző eljárásokkal a sejtciklus egy adott fázisában gyűjtjük össze.

Ismételt kezeléssel elvileg folyamatos szinkrónia is elérhető, de a gyakorlatban — emlős-sejtek esetében — ez nem valósítható meg. Egyszeri beavatkozás után kialakuló szinkrónia ennek megfelelően csak azt jelenti, hogy a sejtciklus egy bizonyos szakaszába kerül a sejtek nagy százaléka. Ha tehát az egyszeri kezelés után a ciklus távolabbi pontján nincs már meg a szinkrónia, ez nem a szinkronizálás sikertelenségét jelenti, hanem csak azt, hogy a populáció sejtjei igen hamar elvesztik szinkróniájukat. A populáció sejtjeit a szinkronizáció folyamán a megfelelő fázisban összegyűjthetjük. Ha ez a gyűjtés pl. a mitózis fázisban történik, akkor ideális esetben a populáció mitózisindexe 100% lesz, ha azonban ez az S-fázisban történik, amikor is minden sejt DNS-t szintetizál, $^3$H-timidinnel történő kezelés után a sejtpopuláció autoradiográfiás vizsgálata 100%-os jelződési indexet fog mutatni. Nehezebb viszont a $G_1$ és $G_2$ szakaszok egyértelmű meghatározása szinkronizálás után. A gyakorlat azt mutatja, hogy a mitotikus index általában csak 90%, és ez a szám a nagymértékben szinkronizált populációkra jellemző. Mindezekből az következik, hogy a szinkronizálás nem megfelelő kifejezés, mert a sejtciklus nem mindegyik szakasza, csak az egyik vagy a másik van összehangolva.

## Fizikai eljárások aszinkron sejtpopulációk szinkronizálására

### *Mitózisban levő sejtek gyűjtése* (mitotikus szelekció)

Terasima és Tolmach (36) vizsgálataiból ismert hogy a tenyészetben növő sejtek közül azok, amelyek mitózisban vannak, kevésbé tapadnak a felszínhez. Ez a tény lehetővé teszi azt, hogy gyenge mozgatással, rázással ezek a sejtek az alzatról eltávolíthatók és a tenyésztő folyadékban szuszpendálhatók. Az interfázisban levő sejtek a tenyésztőedény alján letapadva maradnak. HeLa sejtek tenyészetéből ily módon 90%-os mitózisindexszel rendelkező szinkronizált populációt sikerült nyerni. A sejtek továbbra is szinkronban maradtak, mert a DNS jelződési index $^3$H-timidin adása után közel 90% volt. A szinkronizált sejtek fázisainak ($G_1$, S, $G_2$, M) időtartama megegyezett, illetve nem tért el számottevően a random-populációban növő sejtek azonos fázisainak időtartamától. Mivel a sejtek életképességében sem történt változás, azt mondhatjuk, hogy az említett mechanikus beavatkozás nem zavarta meg a sejtek növekedési paramétereit és anyagcseréjét. Ezzel az eljárással olyan populációk állíthatók elő, amelyek nagymértékben szinkronizáltak a $G_1$ szakaszban. A szinkrónia az S-fázis alatt már nem olyan nagyfokú, sőt az S-fázis vége felé, már átfedések lehetnek, azaz egyes sejtek a $G_2$-ben, mások az M-ben, sőt a leggyorsabb sejtek már ismét a $G_1$-ben lehetnek. Tehát ez az eljárás alkalmas arra, hogy a $G_1$- és az S-fázisokat tanulmányozzuk, de nem alkalmas a $G_2$ és az ezt követő fázisok vizsgálatára. Biokémiai vizsgá-

latokhoz azonban az ily módon nyert sejtek száma kevés. A HeLa populációban az exponenciális szakaszban 2% az osztódásban levő sejtek száma, de ha a veszteséget is figyelembe vesszük, akkor csak kb. 1% sejtmennyiséggel számolhatunk. PETERSEN,TOBEY és ANDERSON (19) a következő eljárást dolgozták ki a sejtszám növelésére. Monolayerben növő tenyészetekről 10 perces időközökben, többszöri alkalommal, lerázták a mitózisban levő sejteket, és ezeket 4 °C-on összegyűjtötték. Ha az így összegyűjtött sejteket meleg tápfolyadékban reszuszpendálták, a sejtek 78%-a szimultán osztódott. A hidegen történő tárolás a sejtek osztódásának menetére, a sejtek térfogat-növekedésére, valamint a DNS-szintézis szakaszba történő belépésre nem volt hatással. Ezzel szemben a P388F jelzésű egérszarkóma sejtjeinek egy órás 4 °C-on történő tárolása a sejtek osztódási kapacitását lényegesen csökkentette.

*Kolcemid kezelés hatása a mitózisban levő sejtek számára*

STUBBLEFIELD és KLEVECZ (32) megállapították, hogy kétórás 0,06 μg/ml kolcemid kezelés hatása megemeli az aranyhörcsögből származó sejttenyészetben a mitózisban levő sejtek számát. Kolcemid kezelés után a sejteket hidegen tárolták. Meleg tápfolyadékban történő szuszpendálás után 80—90%-ban szinkronizált tenyészeteket nyertek. A kolcemid kezelés és a hidegen (4 °C) történő tárolás úgy tűnik nem befolyásolta a sejtek további osztódását. Megjegyezni kívánjuk, hogy kolhicin és vinblasztin nem alkalmas ilyen szinkronizálásra toxikus tulajdonsága miatt.

*Hideg hatására történő szinkronizáció*

1954-ben Gey, az 1970-ben elhunyt kiváló sejtbiológus és szövettenyésztő és munkatársai közlik először, hogy az alacsony hőmérsékletnek a HeLa sejtekre szinkronizáló hatása van. Később NEWTON és WILDY (17) részleteiben is megvizsgálták a jelenséget. Ha HeLa sejteket 1 órán keresztül 4 °C-on tartanak, majd utána a sejteket meleg tápfolyadékban szuszpendálják, a sejtek 95%-a osztódik szimultán 17 órával a reszuszpendálás után. SINCLAIR és MORTON (26) hörcsögtüdő sejttenyészeteit szinkronizálták hasonló eljárással. Bár a kezdeti mitotikus index csak 50% körül mozgott, a sejtek jelződési indexe $^3$H-timidinnel történő kezelés után 80% volt. Ebben a kísérletben a jelződési index alkalmasabb paraméternek bizonyult a populáció szinkróniájának meghatározására.

*Alacsony kalcium-koncentráció hatása a monolayerben növő sejttenyészetekre*

Hasonló elveken alapszik, mint a mitózisban levő sejtek gyűjtése. Az alacsony kalcium-koncentráció ugyanis kedvezőbb feltételeket biztosít a

mitózisban levő sejtek könnyebb eltávolítására. A művelet félóránként ismételhető, és elegendő sejtet biztosít biokémiai vizsgálatokhoz is.

*Sejtek izolálása térfogatuk segítségével*

A módszer azon az ismert tényen alapszik, hogy a sejtciklus különböző szakaszaiban levő sejtek térfogata eltér egymástól. Az aszinkron populációkban a legkisebb térfogatú poszttelofázisban levő sejtektől a legnagyobb volumenű préprofázisban levő sejteket találunk. Nem könnyű feladat az aszinkron populációból olyan izolált frakciókat nyerni, amelyben csak egyfajta térfogatú sejt van. Legtöbb esetben csak az érhető el, hogy a frakciók egyik vagy másik sejttípust nagyobb számban tartalmazzák. Az izolálásra az ún. gradiens eljárásokat alkalmazzák. Különböző anyagok alkalmasak arra, hogy belőlük koncentrációs gradienst készítsenek. Ilyen gradiens készíthető pl. szérumból, Ficolból, cukoroldatból. A koncentrációs gradiens tetejére óvatosan rárétegezik az aszinkron sejtpopulációt. Centrifugálás után a különböző nagyságú sejtek a különböző koncentrációjú rétegekben helyezkednek el. Az ilyen módon kapott sejtek mennyiségét összehasonlítva más szinkronizálási eljárással kapott sejtmennyiséggel, a mérleg az utóbbi javára billen. Általában kevesebb a gradiens eljárással nyert szinkronizált sejtmennyiség, továbbá a legtöbb esetben az egyes frakciók szennyezik is egymást. A szuszpenzióban növő sejtek részleges szinkronizálására az egyetlen fizikai módszer az ismertetett gradiens eljárás. Jelenleg még nem rendelkezünk olyan gradiens eljárással, melynek segítségével a szuszpenzióban növő sejtekből magas százalékú szinkronizált szuszpenziós tenyészetet készíthetnénk.

*Coulter electronic counter*

Olyan elektronikus módszer, amely ugyancsak a sejtek térfogata közötti különbséget használja fel a különböző szakaszokban levő sejtek izolálására. Lényege, hogy a számlálóban keletkezett pulzus arányban van a sejt térfogatával. Sinclair és Ross (29) e módszer segítségével mutatták ki, hogy a szinkronizált populációkban a sejtek térfogata az idő függvényében állandóan emelkedik. Az aszinkron sejtpopulációkban a számláló átlagos nagyságú térfogateloszlást mutat. Bizonyos módosítással a számláló alkalmas arra, hogy a különböző nagyságú sejteket külön edénykékbe különítse el.

## Kémiai módszerek aszinkron sejtpopulációk szinkronizálására

A cél, hasonlóan a fizikai módszerekkel történő szinkronizáláshoz az, hogy aszinkron sejtpopulációkból olyan, nagy százalékban szinkronizált sejtpopulációt alakítsanak ki, amelyben a sejtek életképessége változatlan marad.

Ez azt jelenti, hogy a szinkronizálás után nem változhat a sejtek osztódási kapacitása, a sejtosztódás kinetikája, és változatlanul kell szintetizálódniuk a specifikus makromolekuláknak. A kémiai módszerekkel történő szinkronizálásnak két nagy csoportja ismert:

*a)* a sejtciklus valamelyik fázisában *blokkoljuk* a sejteket, majd a blokkot megszüntetjük (legtöbbször a DNS szintézis blokkolása történik);

*b) ablak módszer.* A sejtciklus egy bizonyos fázisában levő sejteket szelektálunk úgy, hogy toxikus anyag adása után lehetővé tesszük, hogy ezek „kicsússzanak" a sejtciklusból.

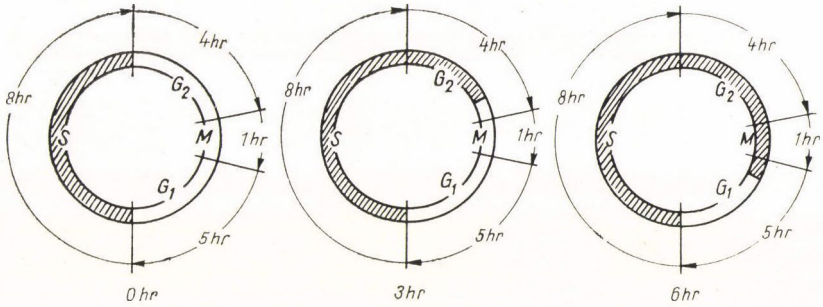
*(a)* A DNS szintézis időleges felfüggesztésének egyik módja, ha a timidinsav szintézisét felfüggesztjük FUdR-ral, majd utána néhány órával TdR-rel kezeljük a sejteket. Eidinoff és Rich (6) HEp sejteket kezeltek FUdR-ral. A kezelés után a populációban a mitózisok megszűntek. Ha a tenyészeteket TdR-rel kezelték, 10 óra múlva, a populációban mitózishullám jelent meg. A hullám több óráig tartott, de a mitotikus index soha nem volt magasabb, mint a kontrollérték háromszorosa. Ezt a jelenséget a legjobb esetben is csak mint részleges szinkróniát értékelhetjük. HeLa sejtek hasonló módon reagálnak FUdR vagy amethopterin kezelésre. Rueckert és Mueller (23) megállapították, hogy azon idő alatt, amíg a mitózis és a DNS szintézis gátolt az RNS és proteinszintézis folyamatos.

Időleges DNS szintézis gátlást lehet elérni akkor is, ha magasabb koncentrációjú timidinnel kezeljük a tenyészeteket (2 mM), majd a kezelést megszüntetjük. Bizonyos kritikák ezt az eljárást is érték. Több munkacsoport kimutatta, hogy a feles mennyiségben alkalmazott timidin gátolja az uridinnek és a citidinnek az RNS-be történő beépülését. Másfelől Studzinski és Lambert (33) munkáiból ismert, hogy a magas koncentrációjú timidin nem arretálja a sejteket a $G_1$/S fázisok határán, mert lehetőség van egy lassú haladásra az S-fázis felé, ahol a DNS szintézis történik. Az RNS és fehérjeszintézis, továbbá a sejt térfogatának fokozatos nagyobbodása közel normális ütemben történik. A timidinnel szinkronizált tenyészetekben tehát olyan sejteket találunk, amelyeknek nagysága, RNS és fehérjetartalma a $G_2$ fázisra emlékeztet, ugyanakkor DNS tartalom szempontjából a $G_1$ és a $G_2$ szakasz között vannak valahol. Ezt a jelenséget „unbalanced growth"-nak, azaz kiegyensúlyozatlan növekedésnek nevezzük, amely egyik igen lényeges hibája a kémiai anyagokkal történő szinkronizálásnak.

*Hydroxyurea* segítségével ugyancsak szinkronizálhatók az aszinkron sejtpopulációk. Ez a kémiai anyag tulajdonképp kemoterápiás szer, amelyet igen elterjedten alkalmaznak rosszindulatú sejtek terápiás befolyásolására in vivo és in vitro körülmények között is. Hatása azon alapszik, hogy különbözőképpen hat a sejtciklus különböző szakaszaiban levő sejtekre. Az S-fázisban levő sejteket vagy elpusztítja (kínai hörcsög tüdősejtek), vagy meggátolja a DNS szintézisét azáltal, hogy akadályozza a ribonukleotidoknak dezoxiribo-

nukleotidokká való átalakulását. A $G_1$ fázisban levő sejtek általában túlélnek, de nem tudnak belépni a szintézis fázisába, míg a $G_2$-ben levő sejtek tovább haladnak a sejtciklusban. Nem befolyásolja ugyanakkor a $^3$H-UdR-nak az RNS-be és a $^3$H-leucinnak a proteinekbe való beépülését. Hasonlóan tehát a timidinnel létrehozott blokkhoz kiegyensúlyozatlan, unbalanced növekedést eredményez a populációban.

*(b)* Ablak módszer. Hydroxyureát használnak az ablak módszerrel történő szinkronizálásnál is (1. ábra). A módszer lényege a következő: aszinkron növő sejtpopulációt toxikus ágens hatásának tesznek ki meghatározott ideig. Ezt a toxikus hatást egy relatíve kis sejtmennyiség túléli. Ezek a sejtek általá-




*1. ábra.* L60T sejtek sejtciklusának sematikus ábrázolása, kezelés nélkül (0 óra) és 3, illetve 6 óráig kezelve $^3$H-TdR-rel (38). Részletesebben lásd a szövegben

ban a sejtciklus egy adott szakaszához tartoznak. Magas specifikus aktivitású $^3$H-TdR elpusztítja pl. azokat a sejteket, amelyek az S-fázison haladnak keresztül. Hat órával a kezelés után csak olyan élő sejteket találunk, amelyek a $G_1$ szakaszban vannak. Négy óra után az élő sejteknek csak egy része szinkronizált. Minél magasabb fokú szinkronizációt akarunk elérni, annál keskenyebbnek kell lenni az ún. ablaknak, amelyen keresztül a sejtek egy csoportja kikerülheti a pusztulást, azaz minél hosszabb a kezelés, annál magasabb a populáció szinkronizációjának a foka. Az ilyen szinkronizálás után nincsen kiegyensúlyozatlan növekedés. Biokémiai vizsgálatokra azonban az ilyen populációk azért nem alkalmasak, mert az élő sejtek között találjuk az elpusztult sejteket is. Ezt a szennyezettséget némiképp csökkenteni lehet, ha a toxikus anyaggal történő kezelést bizonyos idő után megismételjük, és közben a sejteket friss tápfolyadékkal mossuk. Ilyen esetben elegendő sejtmennyiség nyerhető, de a szinkronizáció foka nem a legmagasabb. Az ilyen populáció alkalmas biokémiai vizsgálatra, ha a szinkrónia foka nem elsőrendű követelmény.

Összegezve a szinkronizálásra használt kémiai módszereket, azt kell mondanunk, hogy ezeknek több hátrányuk van: A szinkronizáció foka általában nem kielégítő. A szinkronizált populáció nem izolálható az aszinkrontól,

továbbá a különböző kémiai anyagok nagy százalékban hozhatnak létre „unbalanced" növekedést. Minthogy a fizikai szinkronizálási eljárásokat in vivo körülmények között nem lehet alkalmazni, igen nagy szükség lenne megfelelő kémiai szinkronizáló szert és módszert találni.

## Kombinált módszerek sejtpopulációk szinkronizálására

In vitro körülmények között a szinkronizáció fokát növelni lehet, ha két szinkronizálási módszert kombinálunk vagy egyet többször ismétlünk. Ismétlésre alkalmas pl. a mitotikus szelekció, azaz a mitózisban levő sejtek gyűjtése a következő mitózisok idején. Bár így egyre kevesebb sejt nyerhető, de elégséges arra, hogy a második ciklus alatt lejátszódó történéseket is megvizsgáljuk. Kombinálni lehet a hideg kezelést és a mitotikus szelekciót (26). Ugyancsak kombinálható a timidines és a vinblasztinnal történő kezelés (5). Ezzel az eljárással $G_2$ szakaszban levő sejteket lehet nyerni. Monolayerben és szuszpenziós tenyészetben növő sejtekre alkalmazható a következő eljárás. Ha az aszinkron populáció elérte a növekedésben a platót, akkor az itt levő sejtek nagy mennyisége az ún. $G_1$ szakaszban van. Ha az ilyen populációt szubkultiváljuk, akkor egy szinkronizációs hullám indul el. Így van ez pl. a kínai hörcsög sejtek esetében, de nem alkalmas human májsejtek szinkronizálására. Ez utóbbi esetben ugyanis timidines jelzés után az exponenciális növekedési szakaszban a sejtek 40%-a jelződött, míg a platón csak a sejtek 20%-a. Ez azt jelenti, hogy a májsejtek a stacioner szakaszban fokozatosan haladnak a $G_2$, M és S fázis felé.

## A különböző szinkronizálási eljárások in vivo alkalmazhatósága

A fizikai eljárásokat magától érthetődően nem alkalmazhatjuk in vivo körülmények között, a kémiai úton előállított szinkronizálásnak pedig a már ismertetett nem kevés hátránya van. Különösen fontos ez a rák terápiájában, ahol a kémiai anyagokkal történő kezelés azon alapszik, hogy a ráksejtekre hatnak a kémiai anyagok, az egészségesekre nem. Nincsenek adatok arra vonatkozóan, hogy azok a kémiai anyagok, amelyeket in vitro szinkronizálásra használnak, rendelkeznek-e e tekintetben szelektív hatással? Kivétel az a különbség, amelyet a sejtpopulációk növekedésének a kinetikájában találunk. Úgy tűnik, hogy az aktívan növő sejtpopulációkat jobban érintik ezek az anyagok, mint a nyugalomban levőket.

A hydroxyurea egyike azoknak az anyagoknak, amelyek in vivo és in vitro körülmények között is hasonló hatással rendelkeznek. Intravénás hydroxyurea adása után patkányok thymuszában és vékonybelében azonnal gát-

lódott a timidin inkorporációja a DNS-be. Legjobb eredményt hydroxyureával in vivo RAJEWSKY (21) kapott, aki patkányoknak adta intraperitoneálisan. A patkányok transzplantálható emlőrákkal rendelkeztek. A jelződési index két dózis után 50% volt. Ez még elég alacsony az in vitro 75%-hoz viszonyítva.

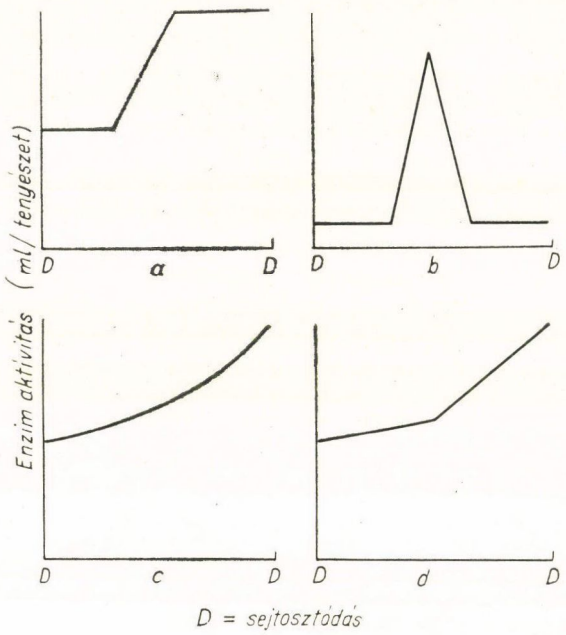
Az olyan sejtpopulációk, amelyek in vivo körülmények között az ún. $G_0$ szakaszban vannak és külső ingerek hatására az osztódóképességük visszatér az első 24 órában, tekintélyes százalékban szinkron osztódnak. Pl. parciális hepatektómia után a májsejtek 55—60%, izoproterenollal kezelt nyálmirigyek esetében 80% a szinkron osztódó sejtek mennyisége. Hasonlóan ciklusba vihetők a csontvelő ős-sejtjei erythropoietinnel, vagyis a kis limfociták PHA hatására. Mindegyik esetben azonban csak egy bizonyos sejtcsoport lép be ismét a ciklusba, ezért a szinkronizáció foka az egész sejtpopulációra számítva alacsony ezekben az esetekben.

## A szinkronizált sejtpopulációk gyakorlati jelentőségei és alkalmazási területei

Nem törekedhetünk teljességre e fejezeten belül. A számtalan alkalmazási terület közül csak a fontosabbakat említjük, egy-kettőt példákkal is illusztrálunk.

A szinkronizált sejtpopulációk fontos adatokkal gyarapították ismereteinket a sejtosztódás folyamán történő sejtalkotóelemek szintéziséről. A szomatikus sejtekben folyó regulációkról valójában még ma is igen keveset tudunk. Hogy ezekről bővebb felvilágosításokat kaphassunk, igen fontos, hogy pontosan ismerjük a sejtekben végbemenő összetett folyamatok ütemét. Kulcskérdés pl. az, hogy vajon a sejtciklus, egy adott esetben, egy adott sejtben a történések szigorú egymásutánjából áll-e, vagy ez a sorrend kísérletesen megváltoztatható-e, továbbá, hogy mennyire általános a sejtciklus folyamata a különböző sejtekben? Fontos kérdés az is, hogy milyen fokú zavarokat okoz a sejtciklusban a különböző inhibitorok (DNS, mitózis) adása? Ezekre csak több irányban folyó kísérlet adhat feleletet. A kísérletek egyik legfontosabb iránya a szinkronizált sejttenyészetek enzimszintézisének a vizsgálata a sejtciklus folyamán (16). A sejtosztódás folyamatának megértéséhez kétségkívül azon enzimek szintézisének megismerése vihet közelebb bennünket, amelyek a sejtosztódás folyamatában közvetlen szerepet játszanak. Nem kisebb érdeklődésre tarthat azonban számot azon enzimek szintézisének a feltérképezése sem, amelyek bizonyos értelemben a sejtosztódástól független anyagcserefolyamatokat katalizálják. Kiderült, hogy mind a Procarioták mind az Eucarioták szinkronizált sejttenyészeteiben a sejtosztódással közvetlen és csak közvetve összefüggő enzimek, a sejtciklus alatt, négyféleképpen szintetizálódhatnak. Vagy mint *steap enzyme* (az ilyen enzimeknek saját $G_1$, S és $G_2$ szakasza

van és lényegében hasonló a szintézisük a DNS szintéziséhez), vagy mint *peak enzyme* (a ciklus egy pontjában hirtelen emelkedik az aktivitásuk, majd gyorsan leesik), vagy mint folyamatos enzimek. Ez utóbbinak kétféle típusa lehetséges, a folyamatos exponenciális és a folyamatos lineáris típus (2. ábra). Pl. egérből származó ún. L-fibroblaszt sejtekben a timidinkináz mint „steap enzyme", míg a DNS-polimeráz, ribonukleotid-reduktáz és a deoxicitidin-monofoszfát-deamináz mint „peak enzyme" szintetizálódik. Általában a „steap enzyme"-ek




*2. ábra.* Szinkronizált sejttenyészetekben az enzimszintézis négy lehetséges típusa (16). *a)* steap; *b)* peak; *c)* folyamatos exponenciális; *d)* folyamatos lineáris típus. Részletesebben lásd a szövegben

stabil enzimek, szemben a labilis „peak" enzimekkel. Ezek a vizsgálatok arra engednek következtetni, hogy a sejtosztódás folyamata mind a Procariotákban, mind az Eucariotákban a *szintézisek rendezett sorozatából áll*, és azt is jelenti, hogy a *sejt kémiai összetétele* a sejtciklus folyamán folyamatosan változik.

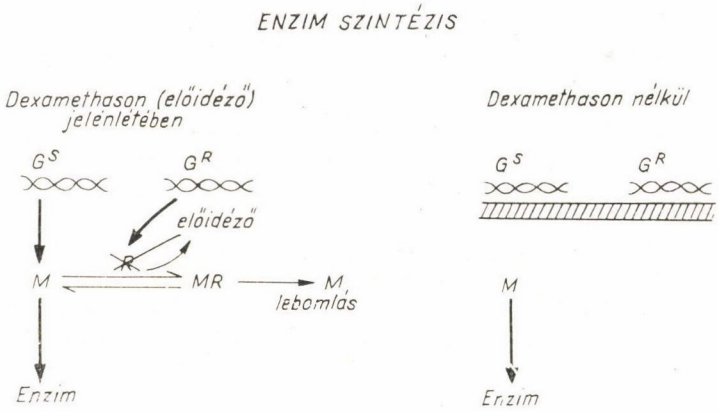
Sokan foglalkoztak a sejt mitózis előtti biokémiai összetételével, konkrétan azzal, hogy milyen makromolekulák szükségesek ahhoz, hogy a sejtek mitózisba lépjenek. Míg a sejtekben lejátszódó ún. folyamatos reakciókat ugyanis, amelyek az alapszerkezetet és a prekurzorokat szolgáltatják, elsősorban klasszikus mechanizmusok szabályozzák a kémiai-kinetika és egyensúly törvényein keresztül, számos adat gyűlt össze az utóbbi időben arra vonatkozóan, hogy a sejtosztódás időbeli szabályozása a transzkripciók és transz-

lációk sorozatán keresztül valósul meg. Ez az az út, amely a géntől kiindulva az osztódáshoz szükséges ún. funkcionális polipeptideket szolgáltatja. PETERSEN és munkatársai (20) szinkronizált CHO (Chinese hamster ovary) sejttenyészetek $G_2$ fázisának biológiai idő markereit vizsgálták. A tenyészeteket 10 mM timidinoldattal szinkronizálták. A sejtek az S-fázisban gátlódtak, míg a többi sejt a $G_1$/S határán halmozódott fel. Ha a sejtpopulációt normál, timidint nem tartalmazó tápfolyadékban reszuszpendálták egy kétfázisú osztódási görbét kaptak. A további beavatkozások a következő feltételezésen alapultak: az osztódáshoz szükséges makromolekulák szintézise a sejtciklus bizonyos szakaszaihoz kötöttek. Ha a makromolekulák szintézise befejeződött, akkor a sejtek érzéketlenek a makromolekulák szintézisét specifikusan gátló anyagokkal szemben. Ezért a szinkronizált tenyészetekhez az mRNS és fehérjék specifikus gátlószereit adták és vizsgálták a tenyészetek mitotikus aktivitását. Kiderült, hogy aktinomicin D (2 $\mu$g/ml) adása után a sejtek még 1,9 óráig, míg cikloheximiddel (2 $\mu$g/ml) történő kezelés után 1 óra hosszáig osztódnak zavartalanul. Ez azt jelentette, hogy az osztódás előtt 1,9, illetve 1 órával már befejeződött azoknak a makromolekuláknak a szintézise, amelyeket az aktinomicin, illetve a cikloheximid gátol, és amelyek az osztódáshoz szükségesek. Hasonló eredményre jutottak puromicin alkalmazása esetén is. Ezek az eredmények arra mutattak, hogy a sejtosztódást megelőzően fontos szerepe van egy RNS típusnak, mely aktinomicinnel gátolható és valamilyen fehérjének, amelyet a puromicin gátol. Sőt a fehérjeszintézis idő markerjét tovább lehetett bontani. Megfigyelték ugyanis, hogy a puromicinnel kezelt sejtekben a mitotikus index nem 0 volt, mint az várható $G_2$ blokkolás esetén. A mitotikus sejtek egy csoportja megállt metafázisban 12 óráig, jelezve, hogy itt a bioszintetikus események sorrendjét több mint egy fehérje irányítja. A metafázisban leállt sejtek alapján kiszámították, hogy 8 perccel a végső fehérje előtt, amely lehetővé teszi, hogy a sejtek elhagyják a mitózist, egy másik fehérje is szintetizálódik, amely megengedi, hogy a sejtek mitózisba lépjenek.

Szinkronizált sejttenyészetek alkalmazhatók a sejt különböző funkcióinak vizsgálatában, így pl. az mRNS mennyiségének a meghatározásában a sejtciklus folyamán (11), a poliriboszómák szintézisének és degradációjának meghatározásában (12, 31), a hisztonok szintézisének folyamatában (7, 22), a maximális sugárérzékenység meghatározásában (27, 28, 34, 35, 39), és a különböző kemoterápiás szerek in vitro tesztelésében is (1, 2, 8, 15, 25).

Végül azokat a vizsgálatokat említjük meg, amelyekben különböző hormonok serkentő vagy gátló hatását tanulmányozták a sejtek különböző működésére. Legismertebb példa erre a patkány hepatómából előállított sejttenyészet sejtjeiben a tirozin-aminotranszferáz enzim szintézisének indukálása glukokortikoiddal. Ez a jelenség teljesen hasonló módon zajlik le a tenyésztett sejtekben, mint in vivo körülmények között. A kérdés az volt, hogy vajon a hormon indukáló hatása a sejtciklus egész folyamán kimutatható-e, vagy

csak annak bizonyos szakaszaiban? Aszinkron sejttenyészetekkel végzett vizsgálatok ugyanis azt mutatták, hogy az enzim szintézise állandóan folyik, és ebből arra kellett következtetni, hogy az alkalmazott glukokortikoid (dexamethason) indukáló hatása az egész sejtciklus folyamán érvényesül. Szinkronizált sejttenyészetekkel végzett vizsgálatok némileg módosították ezeket az eredményeket. Kiderült, hogy bár az enzim szintézise valóban az egész ciklus alatt folyik, a hormon indukáló hatása csak a sejtciklus bizonyos szakaszaiban érvényesül. Enzimszintézist indukál a dexamethason a $G_1$ fázis utolsó kétharmadában, valamint az egész S-szakaszban. A $G_2$ szakaszban,




*3. ábra.* Patkány hepatoma sejtek szinkronizált tenyészeteiben a sejtciklus glukokortikoiddal indukábilis és glukokortikoiddal nem indukálható szakaszaiban az enzimszintézis feltételezett menete (37). Részletesebben lásd a szövegben. $G^S$ = struktúrgén; $G^R$ = represszorgén; M = hírvivő RNS; MR — hírvivő RNS és represszor

a mitózis szakaszban, valamint a $G_1$ szakasz első harmadában nem érvényesül a hormon indukáló hatása, de az enzim szintézise ezekben a szakaszokban is folyik. A jelenséget TOMKINS (37) a következőképp magyarázza: a magasabbrendű élőlények esetében az enzim szintézisének a kontrollja nemcsak a transzkripció szintjén valósulhat meg (ahogy ez a Jacob—Monod-féle modell alapján elképzelhető). Jelen esetben szerinte az enzim szintéziséért legalább két gén a felelős (3. ábra). Az egyik egy struktúr gén ($G^S$), amely a szóban forgó fehérje (enzim) aminosav szekvenciájáért felelős, a másik egy regulátor gén ($G^R$), amely egy labilis poszttranszkripciós represszor szintézisét kódolja (R). Ez a két gén a HTC sejtekben a $G_2$, M és a korai $G_1$ szakaszban inaktív. Azonban ezekben a szakaszokban az a mRNS, amely az aktív periódusban, az indukálható szakaszban a struktúr-génről íródik le, végzi a transzlációt, azaz az enzim szintetizálódik. Ebben a periódusban ugyanis nincsen represszor anyag, amely a mRNS mennyiségét befolyásolná. Így a már korábban szintetizálódott mRNS elégséges arra, hogy az enzim szintézise a nem indukábilis periódus-

ban is megtörténjen. Az indukálható periódus alatt az enzim mennyisége tekintélyesen emelkedik, ha dexamethason van a tápfolyadékban. Ha a hormont eltávolítjuk, akkor az enzimszintézis rátája az alapszintre esik le. A jelenségre a következő magyarázatot adja: az mRNS szintézise ezen periódus alatt folyamatos, épp úgy, mint a represszor képződése is. A hormon egyrészt a represszor szintézisét akadályozza, továbbá gátolja az mRNS-re kifejtett degradáló hatását. Ha az induktort eltávolítjuk, akkor a represszor anyag kombinálódik az mRNS-sel. Ezzel a mRNS könnyebben degradálódik és kisebb mértékben végzi a transzlációt. Specifikus szteroid receptorokat írtak le a májsejtek magjában és citoplazmájában. Ezek olyan tulajdonságokkal rendelkeznek, amelyek nagyon valószínűvé teszik, hogy ezek az indukcióban szerepet játszanak. Hasonló reguláló mechanizmusokat más gerincesekben, sőt Neurospórákban is leírtak, és így valószínűnek látszik, hogy az ismertetett reguláló rendszer általános az Eucariota sejtekben.

## IRODALOM


1. Bacchetti, S., Whitmore, G. F.: Actinomycin D: effects on mouse L cells. Biophys. J., **9**, 1427 (1969).
2. Bacchetti, S., Whitmore, G. F.: The action of hydroxyurea on mouse L-cells. Cell Tissure Kinet., **2**, 193 (1969).
3. Blumenthal, L. K., Zahler, S. A.: Index for measurement of synchronization of cell populations. Science, **135**, 724 (1962).
4. Burnett-Hall, D. G., Waugh, W. A. O'N.: Indices of synchrony in cellular cultures. Biometrics. **23**, 693 (1967).
5. Djordjevic, B., Tolmach, L. J.: X-ray sensitivity of HeLa 53 cells in the $G_2$ phase: Comparison of two methods of synchronization. Biophys. J., **7**, 77 (1967).
6. Eidinoff, M. L., Rich, M. A.: Growth inhibition of a human tumor cell strain by 5-fluoro-2'-deoxyuridine: Time parameters for subsequent reversal by thymidine. Cancer Res., **19**, 521 (1959).
7. Elkind, M. M., Sakamoto, K., Kamper, C.: Age-dependent toxic properties of actinomycin D and X-rays in cultured Chinese hamster cells. Cell Tissue Kinet., **1**, 209 (1968).
8. Elkind, M. M., Whitmore, G. F.: The readiobiology of cultured mammalian cells. Gordon and Breach. New York, (1967).
9. Engelberg, J.: A method of measuring the degree of synchronization of cell populations. Exp. Cell Res., **23**, 218 (1961).
10. Engelberg. J.: The decay of synchronization of cell division. Exp. Cell Res., **36**, 647 (1964).
11. Fan, H., Penman, S.: Regulation of synthesis and processing of nucleolar components in metaphase-arrested cells. J. Mol. Biol., **59**, 27 (1971).
12. Hodge, L. D., Robbins, E., Scharff, M. D.: Persistence of messenger RNA through mitosis in HeLa cells. J. Cell Biol., **40**, 497 (1969).
13. Howard, A., Pelc, S. R.: Synthesis of deoxyribonucleic acid in normal and irradiated cells its relation to chromosome breakage. Heredity, **6**, Suppl. 261 (1953).
14. Lajtha, L. G., Oliver, R., Ellis, F.: Incorporation of $^{32}P$ and adenine $^{14}C$ into DNA by human bone marrow cells in vitro. Brit. J. Cancer, **8**, 367 (1954).
15. Madoc-Jones, H., Mauro, F.: Interphase action of vinblastine and vincristine: differences in their lethal action through the mitotic cycle of cultured mammalian cells. J. Cell. Physiol., **72**, 185 (1968).
16. Mitchison, J. M.: Enzyme synthesis in synchronous cultures. Science, **165**, 657 (1969).
17. Newton, A. A., Wildy, P.: Parasynchronous division of HeLa cells. Exp. Cell Res., **16**, 624 (1959).

18. PAINTER, R. B., DREW, R. M.: Studies on deoxyribonucleic acid metabolism in human cancer cell cultures (HeLa). 1. The temporal relationships of deoxyribonucleic acid synthesis to mitosis and turnover time. Lab Invest., **8,** 278 (1959).
19. PETERSEN, D. F., TOBEY, R. A., ANDERSON, E. C.: Synchronously dividing mammalian cells. Fed. Proc., **28,** 1771 (1969).
20. PETERSEN, D. F., TOBEY, R. A., ANDERSON, E. C.: Essential biosynthetic activity in synchronized mammalian cells. In: G. M. Padilla, G. L. Whitson, I. L. Cameron (eds.): The cell cycle. Gene-enzyme interactions. Academic Press, New York, p. 341 (1969).
21. RAJEWSKY, R. F.: Synchronization in vivo: Kinetics of a malignant cell system following temporary inhibition of DNA synthesis with hydroxyurea. Exp. Cell Res., **60,** 269 (1970).
22. ROBBINS, E., BROWN, T. W.: The cytoplasmic synthesis of histones in HeLa cells and its temporal relationship to DNA replication. Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. A., **57,** 409 (1967).
23. RUECKERT, R. R., MUELLER, G. C.: Studies on unbalanced growth in tissue culture. I. Induction and consequences of thymidine deficiency. Cancer Res., **20,** 1584 (1960).
24. SINCLAIR, R.: Synchrony in cultured animal cells. In Vitro, **5,** 79 (1970).
25. SINCLAIR, W. K.: Hydroxyurea: differential lethal effects on cultured mammalian cells during the cell cycle. Science, **150,** 1729 (1965).
26. SINCLAIR, W. K., MORTON, R. A.: Variations in X-ray response during the division cycle of partially synchronized Chinese hamster cells in culture. Nature, **199,** 1158. (1963).
27. SINCLAIR, W. K., MORTON, R. A.: X-ray and ultraviolet sensitivity of synchronized Chinese hamster cells at various stages of the cell cycle. Biophys. J., **5,** 1 (1965).
28. SINCLAIR, W. K., MORTON, R. A.: X-ray sensitivity during the cell generation cycle of cultured Chinese hamster cells. Radiat. Res., **29,** 450 (1966).
29. SINCLAIR, W. K., ROSS, D. W.: Modes of growth in mammalian cells. Biophys. J., **9,** 1056 (1969).
30. STANNERS, C. P., TILL, J. E.: DNA synthesis in individual L-strain mouse cells. Biochim. Biophys. Acta, **37,** 406 (1960).
31. STEWARD, D. L., SHAEFFER, J. R., HUMPHREY, R. M.: Breakdown and assembly of polyribosomes in synchronized Chinese hamster cells. Science, **161,** 791 (1968).
32. STUBBLEFIELD, E., KLEWECZ, R.: Synchronization of Chinese hamster cells by reversal of colcemid inhibition. Exp. Cell Res., **40,** 660 (1965).
33. STUDZINSKI, G. P., LAMBERT, W. C.: Thymidine as a synchronizing agent. I. Nucleic acid and protein formation in synchronous HeLa cultures treated with excess thymidine. J. Cell. Physiol., **73,** 109 (1969).
34. TERASIMA, T., TOLMACH, L. J.: Changes in X-ray sensitivity of HeLa cells during the division cycle. Nature, **190,** 1210 (1961).
35. TERASIMA, T., TOLMACH, L. J.: Variations in several responses of HeLa cells to X-irradiation during the division cycle. Biophys. J., **3,** 11 (1963).
36. TERASIMA, T., TOLMACH, L. J.: Growth and nucleic acid synthesis in synchronously dividing populations of HeLa cells. Exp. Cell Res., **30,** 344 (1963).
37. TOMKINS, G. M.: Regulation of gene expression by hormones during the mammalian cell cycle. In Vitro, **6,** 321 (1971).
38. WHITMORE, G. F., GULYÁS, S.: Synchronization of mammalian cells with tritiated thymidine. Science, **151,** 691 (1966).
39. WHITMORE, G. F., GULYÁS, S., BOLAND, G.: Radiation sensitivity throughout the cell cycle and its relationship to recovery. In: Cellular Radiation Biology. The Williams and Wilkins Company, Baltimore, p. 423 (1965).
40. ZEUTHEN, E.: Artificial and induced periodicity in living cells. Advanc. biol. med. Phys., **6,** 37 (1958).

# SEJTHIBRIDEK, HETEROKARIONOK

Csonka Éva

Semmelweis Orvostudományi Egyetem
II. sz. Kórbonctani Intézet, Budapest

## Történeti áttekintés

Az állati és növényi szervezetek struktúrájára vonatkozó első részletesebb leírásokat a botanikus Schleiden (64) és a zoológus Schwann (65) munkáiban találjuk. A sejtteória bevezetése Virchow (71) nevéhez fűződik. Azonban nem mindenki fogadta el a tant vita nélkül. A növényi és állati szövetben gyakran megfigyelhető sokmagvú szünciciumok vagy „plazmodiumok" (58) felfedezése átmenetileg helyt adott egy olyan elképzelésnek is, amely szerint az egész szervezet egy szövet egység, amelyben a magokat tartalmazó citoplazma összefügg (68). Bár ez az elképzelés kevés támogatóra talált, annyi mégis igaznak bizonyult, hogy sokmagvú sejtek valóban sűrűn észlelhetők. Így a polikariocita jelenségének megfigyelése történetileg együtthalad magával a citológiával.

S o k m a g v ú  s e j t e k . Müller észlelt először gerincesek tumor szövetében előforduló sokmagvú sejtet 1838-ban, munkáját Faber (52, 17) idézi, 1893-ban hasonló témával foglalkozó cikkében. Még szintén a múlt században sok szerző írt le különféle polikariocitákat. Így Robin (59) 1849-ben csontvelőben, Rokitansky 1855-ben (62) tuberkulitikus szövetben, Virchow (71) 1858-ban gyulladásos és daganatos elváltozásokban figyelt meg hasonló jelenséget. Ebben az időben 1868—1870 között publikálta Langhans (41) klasszikussá vált cikkét erről a témáról. Az az álláspont, hogy ezek a sokmagvú sejtek egymagvú sejtek fúziójából keletkeznek, Barytól (5) származik, aki még 1859-ben figyelte meg, hogy az egyes mixomicéták fejlődés ciklusában az egymagvú sejtek fúziójából keletkeztek szünciciumok. Valószínűleg Lange (40) az első, ki 1875-ben hasonló jelenséget figyelt meg gerinces állatoknál. Valamivel később Cienkowski (12), Buck (8), és Geddes (20) tettek hasonló megfigyeléseket gerincteleneknél. Metchnikoff (50) 1884-ben feltételezte, hogy a fagocitáló sejtek fúzióval történő szünciciummá alakulása valószínűleg a sejtek valamilyen védekező mechanizmusa.

V í r u s h a t á s . Ma már nem tisztázható, hogy azok közül a gyulladásos elváltozások közül, amelyekben a múlt században sokmagvú sejteket figyeltek meg, mennyi volt vírus eredetű, de az összefüggésekre hamarosan rájöttek. Az első beszámolókat, melyek szerint a sokmagvú léziók bizonyossággal vírus eredetűek, Luginbühl (45) 1873-ban, Weigert (74) 1874-ben

és KRAUSS (37) 1884-ben közölte. E szerzők a himlőhólyag szélein elhelyezkedő sejtek között találtak többmagvúakat. UNNA (70) 1896-ban a csirkehimlő bőrléziójában, TYZZER (69) 1905-ben varicellában, KROMAYER (38) 1889-ben, HECHT (31) 1910-ben és WARTHIN (72) 1931-ben a kanyaróval kapcsolatban figyelt meg sokmagvú sejteket. Természetesen e korai adatok a vírus etiológiai szerepét még nem bizonyították. Ez sokkal később a vírusok izolálásával és jobb megismerésével vált lehetségessé. Maguknak a fúzióknak a megfigyelésére a szövetkultúra bevezetésének idejétől kezdve nyílt még több alkalom (30). Az első ilyen in vitro megfigyelést LAMBERT (39) tette 1912-ben, majd 15 évvel később, 1927-ben LEWIS (43) foglalkozott behatóbban ezzel a témával. WARTHIN (72) kanyaróval kapcsolatos megfigyelése késztette ENDERST (15) 1954-ben a kanyaróvírus szövetkultúrában való megfigyelésére és ezen keresztül a sokmagvú szüncicium vírus okozta képződésének felfedezésére. 1931 és 1954 között nem történt lényeges előrehaladás ezen a téren. Ennek oka valószínűleg az, hogy bár az in vitro szövettenyésztés elvben már sok éve megindult, azonban korszerű, megbízható módszer csak az ötvenes évek elejétől alakult ki. Ettől kezdve a megfigyelések száma rohamosan nő. 1954—1958 között jelennek meg HENLE (32), CHANOCK (10), és MARSTON (48) közleményei különböző vírusokkal kapcsolatban. Még előbbre visz OKADA (53, 54) 1958 és 1962-ben megjelent két közleménye, amelyek szerint kimutatta, hogy bizonyos tumorsejtek szuszpenziójában levő sejtek gyorsan fuzionálnak és képeznek sokmagvú sejtet magas koncentrációjú parainfluenza csoporthoz tartozó vírus hatására.

A *sokmagvú sejtek szaporodása*. A mai napig vitatott, hogy a különböző patológiás léziókban megfigyelt sokmagvú sejtek képesek-e szaporodni. MACLIN (47) 1916-ban megfigyelte, hogy a csirkeembrió szövetkultúrában a kétmagvú sejtek mitózisra képesek, és néha ennek következtében két mononukleáris utód keletkezik. A kétmagvú sejtekben észleltek ezenkívül szabálytalan, pl. triploáris mitózisokat is. FELL (19) 1949-ben leírta, hogy egérsejt-tenyészetben előforduló kétmagvú sejtek magjainak szinkron mitózisa kapcsán az összes kromoszómák egy síkra gyűltek, és az osztódás után a két utódsejt egy-egy abnormálisan nagy magja tartalmazni látszott mindkét szülősejt kromoszóma készletét. Ezt a feltételezést, 1960-ban, BARSKY (4) bizonyította, kimutatva azt, hogy ha kétféle egérsejttörzset együtt tenyésztett, akkor egy új sejttípus jelent meg, amely magja mindkét sejttípus kromoszóma készletét tartalmazta. BARSKY megfigyeléseit kiszélesítve SORIEUL és EPHRUSSI (66) többféle hibridsejtet nyertek különböző egérsejt-tenyészetek együttes továbbtenyésztéséből. LITTLEFIELD (44) bizonyos biokémiai deficiencia markerekkel rendelkező sejttípusokat választott ki és így tudta nyomon követni a spontán fúzióval kialakult hibridek tulajdonságainak változását. Ilyen előzmények vezették be HARRIS (24) és OKADA (55) 1965-ben egymástól függetlenül megjelent közleményeit, amelyek szerint vírus hatására különböző

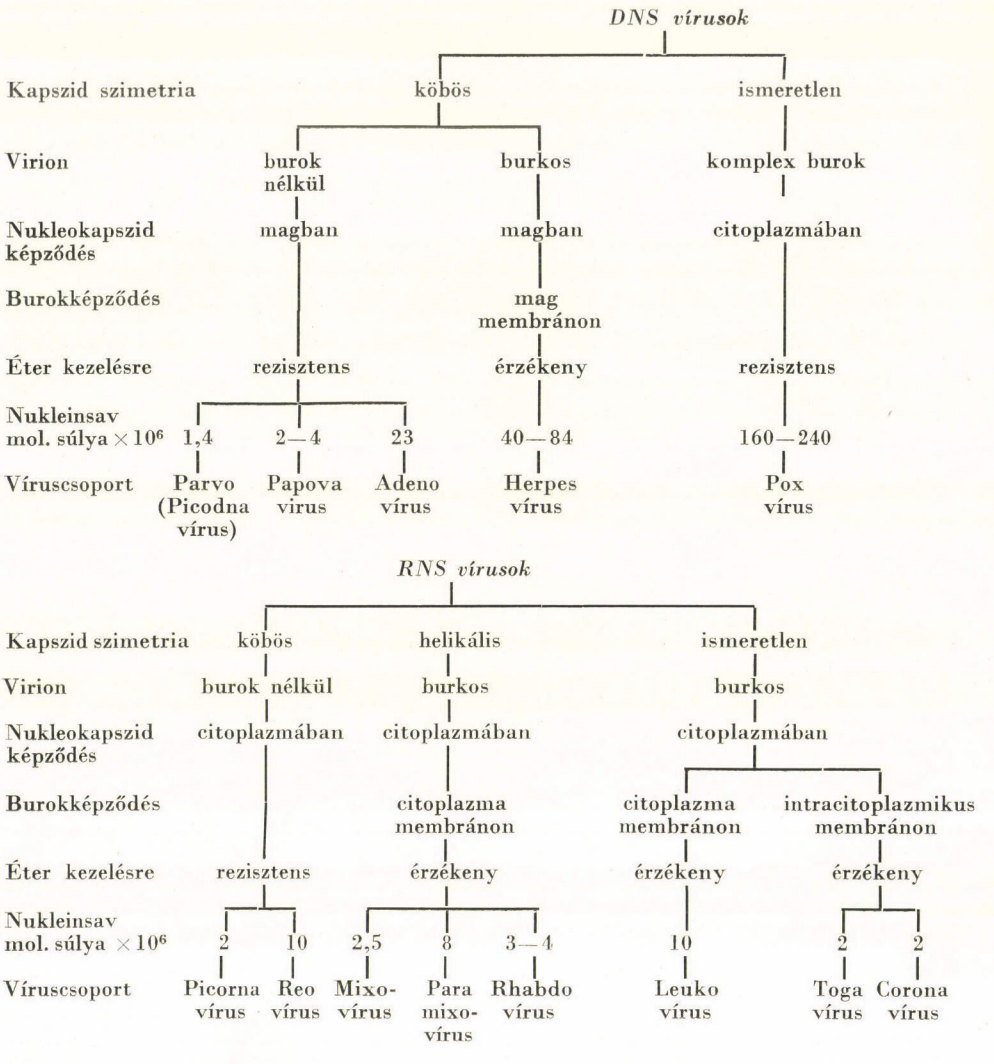
fajok sejttenyészeteinek sejtjei között is jöhet létre fúzió. Kimutatták azt is, hogy ezek a hibridek életképesek. Ezt a rendkívül nagy jelentőségű felfedezést a biológia számos területén lehet alkalmazni, mégpedig olyan alapvetően fontos kérdések tisztázásánál, mint a differenciált sejtek genetikai tulajdonságainak vizsgálata (26), a tumor sejtek onkogén tulajdonságainak esetleges befolyásolása (27), latens tumor vírusok izolálása a transzformált sejtből (21), azonkívül vírusoknak nem fogékony sejtbe való juttatása és szaporítása. Ezért a sejtfúzió problémája egyre növekvő érdeklődést vált ki az említett kutatási területeken.

## Virológiai áttekintés

A fentebb elmondottakból kitűnik, hogy a sejthibridizáció létrejötténél a vírusok fontos szerepet játszanak. Ezért szükséges a vírusok szerkezeti tulajdonságainak rövid áttekintése, mivel a sejtfúzió létrejöttében a vírusok bizonyos komponensei játszanak szerepet.

A vírusok definícióját leginkább úgy lehet megadni, hogy miben különböznek az egyéb élő organizmusoktól. Ennek Lwoff (46) meghatározása szerint öt kritériuma van. 1. A virionnak, érett vírus partikulának csak egyféle nukleinsava lehet, RNS vagy DNS. 2. A vírus csak a nukleinsaván keresztül is tud szaporodni. 3. A vírusok képtelenek növekedni vagy osztódással szaporodni. 4. A vírusoknak hiányzik a genetikai információjuk az eszenciális celluláris metabolikus és asszimilációs rendszerek szintéziséhez. 5. A vírusok a gazdasejt riboszómáit használják.

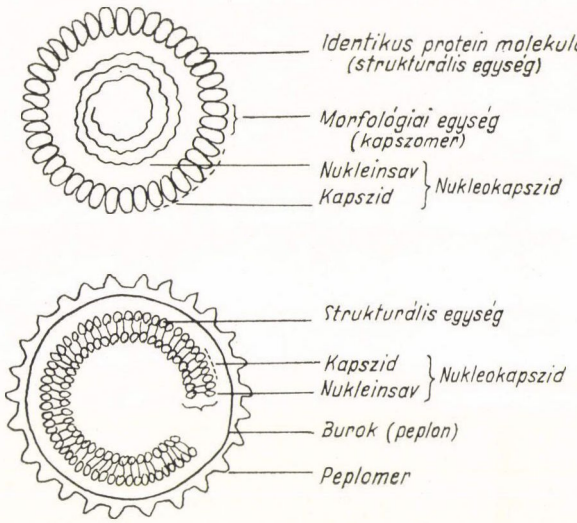
A vírusok szerkezetének és alapvető biológiai sajátságainak pontosabb felmérésére az utóbbi 15—20 évben került sor. Rendszerezésük és nomenklatúrájuk addig inkább epidemiológiai és kórokozó tulajdonságaikon alapult. A jelenleg érvényben levő nemzetközi rendszerezése (49) az egyes virionok strukturális tulajdonságait veszi figyelembe, amint azt az állatvírusokra vonatkozó 1. ábrán ismertetjük. Alaptulajdonságaikat tekintve két fő csoport van, az RNS és DNS vírusok. Mindkét főcsoporton belül vannak egyszerű, burok nélküli virionok, ahol a nukleinsav csak egy proteinhéjba, a kapszidba van ágyazva és ezzel együtt képezi a nukleokapszidot (2. ábra). Legegyszerűbb esetben a kapszid kis identikus strukturális egységekből áll. A „kapszomer" ezeknek a strukturális egységeknek 3-as, 5-ös vagy 6-os csoportja. Ugyancsak mindkét fő csoporton belül vannak a burokkal rendelkező virionok, amelyek nukleokapszidját burok veszi körül. Ezt a burkot, a sejten belül keletkezett nukleokapszid akkor „ölti" magára, amikor a sejtmembránon keresztül elhagyja a sejtet, vagy a magmembránon keresztül a magot. A vírusburok tehát a vírussal fertőzött sejt valamelyik membránjából képződik és minden esetben tartalmazza az illető sejtmembrán elemeit is. Ezek közé azonban a vírus replikációja kapcsán vírus kódolta fehérje egységek, peplomerek is




*1. ábra.* Az állati vírusok rendszerezése

épülnek be. A burok természetesen tartalmazza a gazdasejt eredetű szénhidrátot, lipidet és fehérjét is. Ez utóbbinak enzim aktivitása is lehet. A burok specificitása ilyen módon függ mind a vírustól, mind a gazdasejttől. Fúziót mind az RNS, mind a DNS vírusok közül csak a burokkal rendelkezők hoznak létre. A burkos vírusok fejlődése mindig valamely celluláris membránon válik befejezetté. A vírusburok nagy mennyiségű gazdasejt eredetű lipidet tartalmaz. A paramixovírusok lipid tartalma a virion össztömegének akár 40%-a is lehet. A mixovírusok lipidjei megkülönböztethetetlenek a gazdasejt lipidjeitől.

A himlővírus esetében azonban a vírusburok lipidje is vírusspecifikus produktum. Sejtfúziót sok burokkal rendelkező vírus okoz és ez a faktor valószínűleg a különböző vírusok esetében közös és a hatásuknak kitett sejt citoplazmamembrán lipid komponenseire hat.



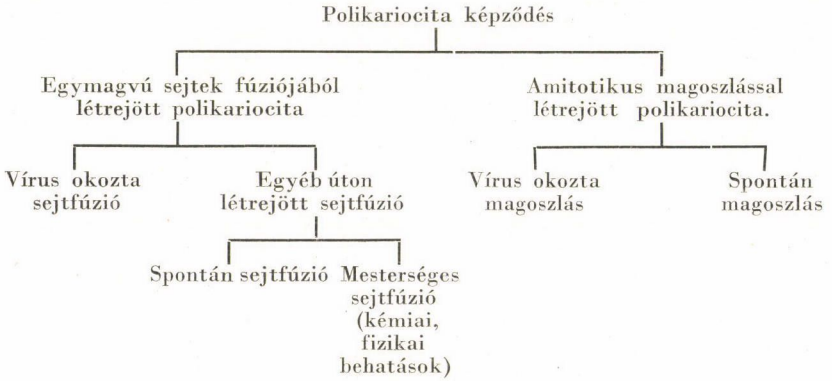

*2. ábra.* Burok nélküli és burkos vírus keresztmetszetének vázlatos rajza

## A sejtfúzió

T e r m i n o l ó g i a . A szüncicium kifejezést először HAECKEL (23) használta, a plazmódium elnevezést pedig DE BARRY (5), mikor a mixomicéták fejlődési stádiumában megfigyelt sokmagvú struktúrát leírta. Egyéb kifejezések mind szündezmia, szüncellia, szümplazma, szümplast is szerepeltek átmenetileg, az utóbbit egyes kelet-európai szerzők még most is használják (36). BONNET (7) tett kísérletet arra, hogy rendezze a zavaros numenklatúrát, és a jelenleg használatos kifejezések nagyrésze az általa ajánlottak közül való. Ezek szerint a szüncicium a különálló sejtekből fúzió által létrejött sejt, míg plazmódiumnak az ismételt kariokinézis által létrejött sokmagvú sejtet nevezik. Ma legáltalánosabban a ROIZMAN (60) által javasolt „polikariocita" megjelölést használják, függetlenül a struktúra keletkezésének módjától. Az óriássejt kifejezés nem korrekt, mert az igazi óriássejt — in vitro — csak egy magot tartalmaz, amely azonban jóval nagyobb mint a többi azonos sejtek magja. Tipikus óriássejtek főleg heteroploid sejttenyészetekben, és besugárzott sejtkultúrákban fordulnak elő. Az azonos fajú egyedekből származó sejttenyészetek fúziója útján keletkező új sejttípust intraspecifikus hibrideknek, ill. homokarionoknak, míg a különböző fajok sejttenyészeteinek egyesü-

léséből keletkező új sejttípust interspecifikus hibrideknek, ill. heterokarionoknak nevezik. A kétmagvú polikariociták osztódása után keletkező egymagvú utódsejteket, amelyek mindkét szülősejt kromoszóma készletét tartalmazzák, szünkarionoknak hívjuk.

Policariocita keletkezhet vírus hatására, vagy bizonyos fizikai, kémiai agensek hatására, de létrejöhet spontán, azaz ismeretlen okok miatt is (3. ábra).




*3. ábra*

LANGHANS (41) 1868-ban vetette fel először a gondolatot, hogy a polikariocita ismételt magoszlás következménye, vagy pedig több sejt fúziójából jön létre. Ma már bizonyított, hogy mind sejtfúzió, mind magoszlás útján keletkezhet sokmagvú sejt. Az olyan polikariociták vizsgálata, amelyek vírus hatására nem sejtfúzióval, hanem amitotikus magoszlással keletkeztek, nagy technikai nehézségekbe ütközik, mivel ehhez egyetlen in vitro izolált sejtet kellene vírussal fertőzni. Amitózis következtében létrejövő polikariociták keletkezhetnek olyan vírusok hatására is, melyek különben nem okoznak sejtfúziót (42). ROIZMAN (61) szerint ilyen abnormális magoszlás akkor történik, ha a sejt mitotikus apparátusát a vírus károsította, de nem tette teljesen tönkre. Mindenesetre a jelenség ritka és a polikariocitozis szempontjából alárendelt.

Felmerült annak a gondolata is, hogy a sejtfúzió jelensége tulajdonképpen a fagocitozis egy neme (11), vagy ahogyan nevezték citofagia. Ez azonban téves megállapításnak bizonyult, mivel a feltételezetten elnyelt sejt körvonalait nem lehetett a keletkezett polikariocitában kimutatni. A továbbiakban már csak a sejtek fúziója révén létrejött polikariocitákkal foglalkozunk.

A polikariocitáknak sejtfúzió révén való keletkezését többen is bizonyították mikrofilm felvételekkel. Elektronmikroszkópos felvételek megmutatták, hogy a fúzió kis citoplazma hidak kialakulásával indul el, ott ahol két sejt-

membrán érintkezik egymással. A plazmában történő változás természetét, amely lehetővé teszi a citoplazma hidak képződését, ezzel a módszerrel nem lehet kimutatni. A polikariociták sejtfúzió útján való keletkezésének bizonyítására egyéb specifikus markereket is lehet alkalmazni, ilyenek a radioaktív jelzés, morfológiai különbség a két sejttípus magja között, specifikus kromoszóma marker, sejtspecifikus enzim jelenléte vagy hiánya, specifikus celluláris termék és specifikus sejtfelszíni antigén jelenléte.

A fúzió létrejöttét befolyásolja a sejt, a vírus és a tenyésztés körülményei.

A sejtek fúziós képessége. Ugyanaz a fúziót okozó vírus egyik sejttípusban okoz, a másikban pedig nem okoz fúziót. Általános tapasztalat, hogy leginkább a jól kialakított sejtvonalakban lehet vírussal fúziót létrehozni, míg primer, szekunder tenyészetekben, ill. fibroblaszt típusú sejtekben nem. Több szerző megállapítása szerint a legdifferenciáltabb sejttípusok hajlamosak leginkább a fúzióra, így a makrofagok, limfociták, maggal rendelkező eritrociták könnyen fuzionáltathatók, továbbá a malignus sejttípusok is. A fúziós képesség úgy látszik összefügg a sejtfelszín struktúrájával, mivel szabálytalan felületű sejtek, melyek felszínén sok mikrovillus van, könnyebben fuzionálnak, mint a szabályos, sima felületűek. Valószínűleg ez az oka a tumor sejtek és a sejtvonalak feltűnő fúziós készségének is. Azonban ez a szabály sem általános, mert egyes sejtvonalak fúziós készsége között is van különbség, sőt vannak egyesek, amelyek egyáltalán nem képesek fúzióra (majomvese sejtvonal, L sejtvonal). Cascardo (9) közleménye szerint kanyaróvírussal csak humán heteroploid permanens típusú sejteken lehetett fúziót előidézni. Primer humán, primer és permanens majom, azonkívül kutya, teknősbéka, egér, borjú, nyúl, csirke különböző primer és permanens tenyészeteiben nem okozott fúziót e vírus, noha ezek közül a sejttípusok közül több fogékony volt a kanyaróra. Harris (25) szerint viszont a Sendai vírus hatására humán és különböző fajú laboratóriumi állatok, szárnyasok, békák sejtjei között is hozható létre fúzió. Halakból származó sejtekből még nem végeztek ilyen kísérletet. Az ízeltlábú eredetű sejttenyészet nem volt fogékony a vírusra. Ezzel szemben egy 1971-ben megjelent amerikai cikk (76) szerint a humán eredetű HeLa sejttenyészet és egy szúnyog sejttenyészet sejtjei Sendai vírus hatására fuzionáltak egymással. Az eltérő adatokból is látszik, hogy az egyes sejtféleségek különböző laboratóriumokban, különböző szerzők kezében, különböző fúziós képességeket mutattak. Rapp (57) egyik munkájában a Hep-2 sejtvonal különböző klónjait vizsgálta kanyaró vírus hatására. A különböző klónozásból eredt sejtvonalak eltérően reagáltak a vírusra. A megfigyelés utal arra is, hogy az egyes sejtpopulációk mennyire heterogének. A sejt kora is befolyásolja a fúziót. Általában azt tapasztalták, hogy a frissen passzált sejtvonalakban alakulnak ki inkább polikariociták. Eszerint a logaritmikus fázisban levő sejtek könnyebben reagálnak, mint a stacioner fázisban levők.

Megállapított tény, hogy a stacioner fázisban levő sejtek RNS és DNS szintézise csökken, azonkívül a plazmamembrán lipid állományában is változás állhat be. Mindezek befolyásolhatják a fúziós reakciót.

A fúziót okozó vírusok. Bár a fúzió bekövetkezése, mint láttuk, függ a sejttípustól, végső soron mégis a vírus genetikai tulajdonságai a döntőek. Ugyanazon vírustörzsnek a sejtfúziót okozó képességét illetően lehetnek variánsai, amelyek keverve is jelen lehetnek egy víruspopulációban. Ezek a különbségek a virion szerkezet finomabb fizikai-kémiai tulajdonságain alapulnak, és nem érintik az antigen tulajdonságot. Zónacentrifugálással elválaszthatók eltérő infektív képességű, hőérzékenységű, esetleg más burok struktúrával rendelkező variánsokra. A virológiai résznél már említettük, hogy fúziót csakis burokkal rendelkező vírusok okoznak. A már klasszikusnak számító fúziós kísérletekben a parainfluenza csoporthoz tartozó Sendai, más néven HVJ (Haemaggl. Virus of Japan) vírust használták. Sokat foglalkoztak még egyéb burokkal rendelkező vírusok fúziót okozó képességével is. Ezeknek felsorolását a 4. ábrán mutatjuk be.

*RNS vírusok*

Paramixovírus csoport:
Sendai vírus, syn.: Japán haemagglutináló vírus (HVJ) = murin parainfluenza vírus.
New Castle betegség vírusa (NDV)) = baromfi pestis.
Mumps vírus
Respiratory Syncytial vírus (RS).
Kanyaró vírus
Rinderpest = Keleti marhavész vírusa.

Leukovírus csoport: Rous-Sarcoma vírus
Coronavírus csoport: Csirkék infectiosus bronchitisének vírusa.

*DNS vírusok*

Herpesvírus csoport: Herpes simplex vírus
Poxvírus csoport: Vaccinia vírus (himlőnyirok vírusa)

*4. ábra.* Az irodalmi adatokban szereplő fúziót okozó vírusok rendszerezése

A fúziós kísérletekhez leginkább fertőzőképességétől megfosztott vírust használnak, mivel a fertőző vírus a sejten belül másféle folyamatokat is megindít. Az inaktiválásnak olyannak kell lenni, hogy a vírus fúziót okozó képességét ne károsítsa és ez lehetséges is, mivel a fúziót okozó tulajdonság a burokhoz kötött és nem függ a virion genetikai anyagának épségétől. A vírust legtöbb esetben UV besugárzással vagy béta-propiolakton kezeléssel inaktiválják. Az utóbbi eljárás látszik tökéletesebbnek, mivel ez tökéletesen inaktiválja a vírust a fúziós képesség teljes megmaradása mellett, sőt némi stabilizáló hatást is látszik kifejteni. Az UV besugárzás szintén nem árt a fúziós képességnek, de a vírus infektivitását nem inaktiválja teljesen. Formalin inaktiválás nem megfelelő erre a célra, mivel az a fúziót okozó képességet jelentősen csök-

kenti valamennyi infektivitás megmaradása mellett. A béta-propiolaktonos inaktiválás bevált a paramixovírusoknál, beleértve a kanyarót és parainfluenza csoportot is, azonban a herpes vírus hominis és nyúlhimlő esetében a kezelés a fúziót okozó képességet is tönkretette.

Tenyésztési körülmények hatása a fúzióra. Különböző laboratóriumokban ugyanazon sejt-vírus szisztémát használva, kismértékben, de mégis különbözőek a fúziós eredmények, tehát bizonyos technikai és tápfolyadék különbségek befolyásolhatják azt. Egyes szerzők szerint jobbak az eredmények 5%-nál magasabb savó tartalom mellett, a glutamin egyesek szerint gátolja a polikariocita képződést, míg egyesek eszenciálisnak tartják, ismét mások közömbösnek. Valószínűleg a különböző laboratóriumok sejtfenntartási körülményei okozzák ezeket a különbségeket.

A fúzió mechanizmusa. Alkalmas sejt-vírus rendszerben a sejtek aggregálódnak, ha a vírus megfelelő multiplicitásban van jelen. Még nem tisztázott, hogy ilyenkor milyen változások történnek a sejt felszínén. Az aggregáció +4 °C-on pár perc alatt létrejön, így nem valószínű, hogy a sejtfelszín megváltozását enzim reakció okozza. Elektronmikroszkóppal azt találták, hogy a vírusok a sejt felszínére tapadva vagy a mikrovillusok közé ágyazódva helyezkednek el. HOSAKA (33) vizsgálatai szerint maga a vírus partikula képez hidat a két sejt között. Ismerve a mixovírusok burkának szerkezetét és sejtbelépésük mechanizmusát ez könnyen elképzelhető. Tudjuk azt is, hogy a sejtben keletkező mixovírusok a sejtmembránon áthaladva kapják meg végső burokkal rendelkező formájukat. Mikor pedig a mixovírus belép egy sejtbe, a vírusburok összeolvad a sejtmembránnal és így kerül a nukleokapszid a citoplazmába. Elektronmikroszkópos felvételen kimutatható, hogy a vírus burka két egymás mellett fekvő sejt membránjával egyszerre is fuzionálhat és ez vezet intercelluláris hidak kialakulására. Hogy a vírus partikula burka eszenciális része-e a citoplazma hídnak azt nem tudjuk, de végeredményben nem is lényeges. Mindenesetre a vírus okozta fúzió befejeződése után a fuzionált sejtek citoplazmájában megjelenik a fúziót okozó vírus nukleokapszidja (5. ábra).

A fúzió létrejöttének sebessége nagymértékben függ a vírus és sejttípus adott tulajdonságaitól. Vizsgálták az optimális hőmérséklet és pH befolyását is a fúzió létrejöttében. Fúziót olykor már a vírus hozzáadása után fél órával is meg lehetett figyelni, de öt óra elteltével a reakció már komplett is lehet. Bizonyos esetekben azonban a maximális fúziós reakció csak 24—48 óra múlva következik be.

A létrejött sejtfúzió quantitatív értékelésére több módszer ismeretes. Leginkább használatos fúziós index a sejtek száma a fúzió előtt /a sejtek száma a fúzió után vagy a sejtek száma a vírus nélküli kontrollban/ sejtszám a vírussal kezelt csőben. Monolayeren történt fúzió esetén a polikariocitákban levő magok száma viszonyítva az összes többi magok számához ugyanabban a



1. A vírus hatására a sejtek aggregálódnak, a vírus partikulák a sejfelszínre adszorbeálódnak.



2. A sejtfelszínen levő vírus partikulák hatására a sejtmembránon folytonossági megszakítások jönnek létre, és kis citoplazma hidak alakulnak ki.



3. A kiszélesedett citoplazma hídon keresztül a sejtek citoplazmája keveredik és a sejtmembránja összeolvad.



4. A fúzió befejeződése után a többmagvú sejtben megjelenik a vírus nukleokapszidja.

*5. ábra.* A sejtfúzió vázlatos menete

látótérben. Számíthatják a polikariocitákban levő kétféle mag arányát, feltéve ha két olyan sejttípust használtak a kísérletnél, melyeknek a magjai megkülönböztethetők egymástól.

Vizsgálták a fúzió létrejöttéhez szükséges vírusmennyiséget is. A HVJ vírussal végzett kísérleteknél kapott dózis hatásgörbe szerint egy sejtre jutó 250 víruspartikula még nem elég a fúzió létrejöttéhez. A maximális fúzió eléréséhez kb. 3000 víruspartikula/sejt arány szükséges. A hatás ennél nagyobb vírusmennyiség hozzáadásával már nem fokozható. A magas partikula szám szükségességének kétféle magyarázata lehet. Az egyik szerint a partikulák 99,6%-a a fúzió szempontjából inaktív. A másik szerint addig nem indul meg a fúzió, amíg megfelelő számú víruspartikula nem adszorbeálódott a sejtfelszínére. Ha a dózis hatásgörbét ugyanazon vírus különböző úton preparált mintáival végzik, kitűnik, hogy a legjobb fúziós hatást a vírusaggregátumokat tartalmazó készítménnyel kapják, viszont az ultrahanggal feltárt vírusfragmentumok alig okoznak fúziót. Ebből látható, hogy nem csak a víruspartikulák száma, hanem a vírus burok *é*rtntetlensége is szükséges a fúzió létrejöttéhez. Ha a vírus fragmentumokat immunsavóval aggregáltatták, ismét maximális fúziós hatást tudtak elérni. A fúzióhoz szükséges vírus mennyisége természetesen változhat sejt és vírus típusonként, de általános tapasztalat, hogy a vírus aggregátum mindig hatásosabb, mint a szabad víruspartikula. Bizonyos körülmények között a sejtmagok is fuzionálnak egy óriás maggá, amelyben sok nukleolusz és kromatin van. A nukleáris fúzió sikere és a vírus mennyisége között fordított arány van, amennyiben kevés vírus hatására tapasztalták a legtöbb magfúziót.

A sejtfúzió citológiája. (56) Az egymáshoz legközelebb fekvő sejtek plazmamembránjai között mind in vivo és in vitro 100—200 Å rés van, kivéve egyes speciális érintkező pontokat (zona occludens), ahol a membránok szorosan érintkeznek egymással. Mindenféle állati sejt felszínét a negatív töltésű csoportok túlsúlya jellemzi. Ezért elektrosztatikus taszító erők távoltartani igyekeznek a sejteket egymástól. Néhány ponton azonban ellentétes erők is felléphetnek és az így keletkező elektrosztatikus erők elősegítik a pontok érintkezését. Így a sejtmembránok közti távolság egy elektrosztatikai egyensúlyi állapot függvénye. Ennek két típusa van, a 100—200 Å-nyi taszítási távolság és a <10 Å-nyi távolságban a komplementaritás folytán fellépő és H hidak, ill. ionos kötések képződésére vezethető vonzás. Fúzió csak a <10 Å távolságú érintkezés esetében jöhet létre. Mivel túl nagy membrán területek komplementaritása igen valószínűtlen, a sejtek közti nagy távolság (100—200 Å) áthidalása mikrovillusok által a leghatásosabb. A fuzionáló sejtek között elektronmikroszkóppal általában sok érintkező mikrovillus mutatható ki. Ebből következik, hogy a sejt mikrovillusképző képessége befolyásolja a fúziós képességet is. A sejtfelszín strukturális komponensei közül a glükoproteinek külön réteget alkotnak. Ennek vastagsága is befolyásolja a mikrovillusok keletkezését. Az optimális vastagság kevesebb mint 35—40 Å. Ez magyarázná, hogy egyes sejttípusok miért nem képesek fúzióra. A primer diploid sejtek burokvastagsága általában 65—70 Å, szekunder kultúráknál 40 Å burokvastagságot is találtak. Megfelelő enzim kezeléssel ezt a burkot vékonyítani lehet, s ezzel elősegíteni a mikrovillusok képződését. A fúziót okozó vírussal fertőzött sejtek glükoprotein burokvastagsága lényegesen csökkent a fertőzetlen kontrollokéhoz képest a lizoszomális hidrolaze hatására. Ez az enzim a sejt felszínén aktiválódik a vírus fertőzés következményeként. Lizoszóma stabilizáló anyagokkal (hidrokortizon, prednizolon) ezt a folyamatot és egyben a fúziót is gátolni lehet. A vírusfertőzés által aktivált lizoszomális enzimek szerepét a fúzióban hisztokémiailag is bebizonyították. Ismert az is, hogy a lizoszomalabilizáció és aktiválás fontos kísérő jelensége a polikariocitozisnak. Az igen aktív lizoszómákkal rendelkező makrofag kultúrákban spontán fúziók is előfordultak. A lizoszomális labilizáció tehát fontos lépés, de egyedül ez mégsem elég a fúzió létrejöttéhez.

Bár a lipoprotein membránok fúziója alapvetően fontos a sejtbiológiában, mégis keveset tudunk annak molekuláris mechanizmusáról. Ma már bizonyított tény (34), hogy az állati sejt citoplazmája nem fogható fel valami statikus állandó képződménynek, hanem tulajdonképpen két heterogen vizes fázis határán elhelyezkedő amfolit természetű anyagok között fellépő diszkrét kölcsönhatások sokasága által létrehozott átmeneti egyensúlyi állapotok szakadatlan sorozataként, inkább funkcionálisan mint morfológiailag létezik. Nincs állandó statikus szerkezete, hanem elvileg a genetikailag determinált alkotó elemei által alapvetően megszabott határok között minden lehetséges

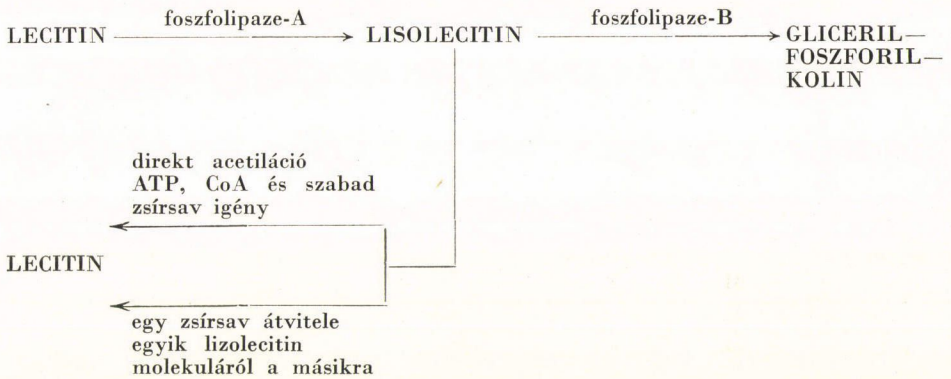
struktúráját bármely pillanatban felveheti, az időben és térben adott aktuális helyzetnek megfelelően. Elképzelhető, hogy egyes membrán komponensek kölcsönhatásba lépnek a másik sejtmembrán hasonló komponensével. Az így létrejövő kölcsönhatások alakítanák ki a hidakat a két sejt között. Ezek a kölcsönhatások vagy azt jelentik, hogy a fuzionáló sejtek membrán komponensei nagyon hasonlóak, vagy pedig azt, hogy semmiféle specificitás nincs. Mindkét lehetőség egyaránt magyarázatot adna a különböző fajú sejtek fúziójára. Egyes szerzők szerint az olyan membránok, ill. membrán részek hajlamosak a fúzióra, melyek relatíve magas arányban tartalmaznak erősen poláris fejrész mellett rövid szénláncú zsírsavakat. A magas koleszterin/foszfolipid arány a sejtmembrán merevségét okozza, ezért érdekesnek látszik, hogy az alacsony fúziós kapacitású sejtekben ez az arány mindig magas, míg a jól fuzionáló sejtekben alacsony.

A vírus indukálta sejtfúziónál a kezdő lépés nem egészen tisztázott. Úgy tűnik, hogy a sejtek kontaktusa önmagában elég a fúziós processzus elindulásához. Felvetették egyesek, hogy esetleg a sejtek magas felületi feszültsége okozza a fúzió megindulását, hasonlóan az egyes nem biológiai rendszerekhez, ahol a különálló cseppek felületi feszültségüket összeolvadás útján csökkentik. Ez az analógia közvetlenül nem látszik helytállónak, bár a fúzió későbbi szakaszában a sejtösszeolvadásnál ennek is szerepe lehet. Valószínűbb a feltevés, hogy a szoros kontaktusba került sejtek felszínén potenciálváltozás lép fel. Ez a membránon belüli elektrosztatikus egyensúlyi állapotot megváltoztatva módosítja a membrán egyéb tulajdonságait is, és így teszi alkalmassá a fúzióra (22).

A sejtfúzió biokémiája. Legtöbb szerző megegyezik abban, hogy fúziót csak ép burkú vírus okoz. Mások szerint elegendő a vírusmembránban levő foszfolipidek integritása. A fúziót okozó faktor valószínűleg közös a különböző fúziót okozó vírusok esetében. Feltételezik, hogy ez a gazdasejtből származó enzim lenne, amely a citoplazma membrán lipid komponenseire hat. ZHDANOV (77) ezt „sejtfal destruáló" enzimnek nevezi. Két enzim, a mukoproteaze és a lipoproteaze jelenléte a parainfluenza vírus esetében ismert. Az utóbbi enzimet tartották felelősnek mind a hemolízisért, mind pedig a fúzióért.

A vírusburok lipid tartalmára vonatkozó vizsgálatok a Sendai vírus és NDV esetében azt mutatták, hogy mindkettőben sok a foszfatidilszerin és a foszfatidiletanolamin, és viszonylag kevés a lecitin és a szfingomielin. A Sendai vírus 50%-kal több telítetlen zsírsavat tartalmaz, mint az NDV, amelynél a vírusburok össz-zsírsav tartalmának 40%-a hosszú szénláncú telített zsírsav (6). Az NDV összlipid tartalma 27—30% szemben a fúziót nem okozó influenza vírus átlag 18,5%-nyi lipid tartalmával (35). A vírusburok lipid komponensei a fúzió létrejöttéhez eszenciálisnak tűnnek, mert a fúziós képesség éterkezelés vagy lipolitikus enzimek hatására inaktiválódik.

Feltételezik azt is, hogy a vírusburokban levő lizolecitinnek van jelentős szerepe a sejtfúzióban, mert tisztított lizolecitinnel mesterségesen is tudtak polikariocitozist előidézni (2). Ha pedig a Sendai vírust foszfolipaze-B-vel (lizolecitinaze) kezelték, a fúziós képessége inaktiválódott. A lizolecitinnek erős membránoldó tulajdonsága van, hogy a fúziót okozó vírusok hatása a sejtre mégsem lizisben jelentkezik, annak oka az emlőssejtek jelentős lizolecitinaze aktivitása. Így a sejtek képesek a lizolecitin litikus aktivitásának ellenállni és a lizolecitinből lecitint képezni. *6. ábra.* A lizolecitin szerepére vonatkozó




*6. ábra.* Lizolecitin anyagcsere

megállapításoknak bizonyos mértékben ellentmondanak ELSBACH (14) kísérletei, aki művi úton bevitt lizolecitin hatására nem tapasztalt sejtfúziót, hanem vagy teljes lizist (1,4 $\mu$M conc. felett) vagy alacsonyabb koncentrációban teljes hatástalanságot. A szerző véleménye szerint a lizolecitin a vírus indukálta sejtfúzióban nem játszik lényeges szerepet.

A sejtfúzió alkalmával lejátszódó biokémiai folyamatoknál lényeges szerepe van az ATP-nek. Az izomsejtek in vitro fúziójánál nagy mennyiségű ATP keletkezését tapasztalták a kontroll osztódó sejtekhez képest. Elektronmikroszkópos megfigyelések a fuzionáló membránok környezetében nagy mennyiségű mitochondriumot találtak. Ezek a jelek arra utalnak, hogy a sejtfúzió energiát igénylő folyamat. Ismeretes a $Ca^{++}$ és ATP hatása a membrán struktúra stabilitásának és szelektív permeabilitásának fenntartásában. Ezért megvizsgálták ezen anyagok szerepét is a fúzióban. A feleslegben adott ATP-t a membránhoz kötött ATP-azéval hidrolizáltatták. A rendszerben ilyenkor keletkező magas ortofoszfat tartalom megköti a $Ca^{++}$-t. A módszert tulajdonképpen a lizoszómák plazmamembránnal történő fúziójára dolgozták ki, de alkalmazható a teljes sejtre is. Ez utóbbiaknál magas ATP és $Ca^{++}$ koncentráció gátolta a sejtfúziót (75). Ugyancsak gátolta a sejtfúziót a membránhoz kötött különböző ATP-azok gátlása (pl. floridzinnel) vagy a $Ca^{++}$

és $Mg^{++}$ elhagyása, ill. a $Zn^{++}$. Egyes szerzők azt tapasztalták (18), hogy a $Ca^{++}$ hiány okozta gátlást hisztidinnel, glutaminnal, ciszteinnel és cisztinnel részben fel lehet függeszteni. A hisztidin hatásáért, annak alfa-amino csoportja és imidazol gyűrűje felelős. Mivel a hisztidin mint kelátképző vegyület is ismeretes, ezért más kelátképző anyagok hatását is vizsgálták a polikariocita képződésre (Titriplex I., Titriplex III., alfa-alfa-dipiridyl), és ezeket is hasonlóan aktívnak találták. A $Ca^{++}$ hiány a fúzió során konformációs változást okoz a membrán lipidben, amennyiben a normális lamelláris szerkezet helyett hexagonális micellák jelennek meg. DINGLE (13) szerint a membránfúzió első feltétele, hogy a lipidek mindkét membránon micelláris konfigurációban legyenek. A lizolecitinről is megállapították, hogy micelláris konformáció létrejöttét okozza a membrán lipidjeiben.

Úgy látszik, hogy a membránfúzió és depolarizáció közt is összefüggés van. Számos anyag amely gátolja a depolarizációt (lokális anesztetikumok, antihisztamin stb.) egyben gátolja a sejtfúziót is.

A fúzió befejezésénél az ATP és $Ca^{++}$ tartalomnak ismét helyre kell állni, mivel azok jelenléte szükséges a fuzionált sejtek membránjának „összeforrasztásához", különben lizis jönne létre.

## A fuzionált sejt és funkciói

Az első interspecifikus hibrid sejt kialakítására HARRIS (24) humán eredetű HeLa sejtvonalat és egér peritoneális üregében nőtt Ehrlich ascites tumor sejtet használt. A fúziót UV-vel inaktivált Sendai vírus hozzáadásával hozta létre. Ebben az esetben a kétféle sejt magjait könnyen meg lehet különböztetni egymástól, és a fúzió létrejötte után azonnal, festett preparátumban észlelhető volt, hogy két különböző faj sejtjei valóban fuzionáltak. A jelenség további igazolására a HeLa sejteket triciált timidinnel kezelték, míg a másikat nem. Autoradiográfiával minden kétséget kizáróan bebizonyosodott, hogy az egér és humán sejtekből alakult heterokarionok tartalmazzák mind a jelzett, mind pedig a jelzetlen magot. Így a sejtek keveredési arányát is pontosan meg lehetett állapítani. A konvencionális autoradiográfiás technikával azt is megállapították, hogy ezek a heterokarionok RNS-t és fehérjét szintetizálnak, és ebben a szintézisben az összes sejtmag résztvesz. Tehát ezekben a heterokarionokban mind az egér, mind a humán gének átíródtak. Autoradiográfiás vizsgálatok szerint a heterokarionok mindkét féle magja DNS-t is szintetizál. Külön vizsgálatok történtek a DNS szintézis időzítésének vizsgálatára. Mikor két tenyészet sejtei közt fúzió jön létre, a sejtek a legkülönbözőbb fejlődési ciklusban lehetnek, de ez a jelenséget sem pro, sem kontra nem befolyásolja. Így a fúzió után találhatunk olyan sokmagvú sejtet, amelyben még nem indult meg a DNS szintézis ($G_1$ fázis), olyan magokat, melyekben a DNS szintézis

különböző állapotban van (S fázis), és olyanokat, melyekben már befejeződött a szintézis ($G_2$ fázis) egy sejten belül. Azonos fajú sejtek fúziója esetén a létrejövő homokarionok 85%-ában a DNS szintézis általában 24 óra alatt szinkronizálódik, de leggyorsabban a kétmagvú sejtekben. Minél több magvú a polikariocita, annál több az aszinkronban levő DNS szintézis. A heterokarionokban, ahol különböző fajok sejtjei fuzionáltak, a folyamat bonyolultabb. Egyes esetekben a magok DNS szintézisének a szinkron állapota hamarosan létrejön. HARRIS (24) első kísérletében viszont perzisztens aszinkrónia volt megfigyelhető. A további precízebb analízis azt állapította meg, hogy egy bizonyos faktor a DNS szintéziséhez mindkét sejtben egyaránt eszenciális. A heterokarionban az Erlich ascites tumor sejtek azonban úgy viselkedtek a HeLa sejtek rovására mintha intracelluláris paraziták lettek volna, magukhoz gyűjtötték a DNS szintézishez szükséges faktort. Változtatva a HeLa és ascites sejtek arányát ez az intracelluláris kompetíció pontosan titrálható volt.

A polikariociták in vitro, megfelelő körülmények között hetekig is fennmaradhatnak, sőt reprodukálódhatnak is úgy, hogy az utódsejtek egyetlen magot tartalmaznak. Ez többféle úton is létrejöhet, de alapfeltétele, hogy a különálló magok egy egységgé fuzionáljanak. (7. *ábra.*) Ez a magfúzió a mitózis kapcsán szokott létrejönni. Ismeretes, hogy egyes kétmagvú sejtek osztódásakor egymagvú utódsejtek keletkezhetnek (19, 47). Hasonló lehet a folyamat a heterokarionok esetében is. A két mag együttes mitózisában egy orsó formálódik, és az összes kromoszóma ennek mentén helyezkedik el. Az osztódásnál két egymagvú sejt keletkezik, amely magok mindkét szülősejt teljes kromoszóma készletét tartalmazzák. Ezek a szünkarionok. Előfordulhatnak tripoláris, tetrapoláris mitózisok is, amelyek változatos genetikai állománnyal rendelkező utódsejteket hozhatnak létre, közöttük egyesek kétmagvúak is lehetnek. Előfordul, hogy a heterokarionok magjának mitotikus osztódását nem követi a sejt osztódása. A kettőnél több magot tartalmazó sejteknél sok a szabálytalan abortív mitózis. Olyan polikariociták ban, ahol a DNS szintézis nagyjából szinkronban van, több mag kerül egyidejűleg a mitózis fázisába, és ilyenkor az osztódás után bizarr formájú, szabálytalan magok keletkezhetnek. Olyan heterokarionokban, amelyekben a DNS szintézis kifejezetten aszinkronban van, a mitózisok ritkák, ha azonban előfordulnak, akkor a később osztódó mag kromoszómái pulverizálódnak, és utódsejtek csak nagyon kis számban keletkezhetnek.

Az előbbiekben elmondottak szerint létrejött szünkarionok képesek ugyan RNS és DNS szintézisre, sőt mitotikus osztódásra is, de mégsem mindegyik képes folyamatos szaporodásra. Ennek oka még nem teljesen tisztázott. Azt azonban tudjuk, hogy a szünkarion mag kromoszomális állapota nagyon labilis, sőt egyes kromoszómák hiányozhatnak is. Másrészt az is igaz, hogy az ilyen hibridekben még kromoszómák hiánya sem feltétlenül gátolja a szaporodást. Olyan szünkarionok, amelyekben két kromoszóma készletnél is több van,

még mindig lehetnek szaporodóképesek. A szünkarionok szaporodását nem gátolhatja a fajok közti különbség sem, mert jól szaporodó hibrideket figyeltek meg egér—hörcsög, egér—humán, sőt egér—csirke relációban is.

A szünkarionok növekedési gyorsaságukat tekintve nagy variabilitást mutatnak a kiindulási sejtekhez képest, még az interspecifikus hibridek esetében is. Azonos szülőktől származó, de különböző klónozású sejthibridek növekedési tulajdonsága között is van különbség.

HARRIS (24) munkája előtt spontán fúzióból létrejött intraspecifikus hibridizációt csak különböző eredetű egér sejttenyészetek között figyeltek meg. Közlésük után azonban EPHRUSSI (16) közölt spontán hibridizációt egér- és patkánysejtek között. Ezután számos más szerző is izolált spontán kifejlődő interspecifikus sejthibridet kevert kultúrából. Az így spontán kifejlődött hibridek sajátságaikat tekintve nem különböznek a vírus indukálta hibridektől. A vírus hatására csak a fúziók száma, illetve a hibrid klónok hozama növekszik lényegesen, míg a növekedési sebesség, a kromoszóma kép és az anyagcsere teljesen azonos a spontán hibridekével. Vírushatásra spontán fúzióra nem hajlamos sejtek is fuzionálhatnak.

Genetikai analízisek. A legtöbb hibrid sejt tartalmazza mindkét kiindulási sejttípus teljes kromoszóma készletét. Az intraspecifikus kombinációkban, mikor a szülősejtek azonos faj sejtjeiből származnak, a hibridek kariotípusa nagyjából stabil, és több évi tenyésztés után is csak kevés számú kromoszóma vész el. Morfológiailag viszont több elváltozást lehet megfigyelni a tenyésztés első három hónapja alatt (gyűrűs, dicentrikus formák, fragmentek). Bizonyos biokémiai defekttel rendelkező egyik szülősejt esetén a hibridben az enzim defekt komplettálódott. Az interspecifikus hibridek esetében viszont az derült ki, egy egér—humán eredetű hibrid esetében, hogy az kb. 20 generáción át történt tenyésztés során elvesztette humán eredetű kromoszómáit. Ez a jelenség annak vizsgálatára adott lehetőséget, hogy az ilyen kromoszómaelvesztés esetén a hibrid megtartja-e vagy sem eredeti fenotípusos karakterét. E célból timidinkinaze-deficiens egérsejttípust fuzionáltattak humán sejtekkel. A hibridekben az összes humán kromoszóma elvesztése után is perzisztált a timidinkinaze aktivitás (51). A kromoszóma gyors elvesztése nem korlátozódik egér—humán hibridekre, hanem azt egyéb interspecifikus hibridek esetében is megfigyelték. A jelenség magyarázata nem ismeretes pontosan.

Az interspecifikus hibridek sok új lehetőséget adnak genetikai vizsgálatokra, de kellő óvatossággal kell kezelni az eredményeket. Mindenesetre úgy látszik, hogy a gerinceseken végrehajtott szervcseréknél fellépő inkompatibilitás nem intracelluláris mechanizmusra vezethető vissza.

Differenciált sejtek — nukleinsavszintézis. (28, 29). A gerincesek egyes sejtjei a fejlődés folyamán sajátságosan differenciálódnak, részben vagy egészben elveszthetik DNS vagy RNS szintetizáló képességüket. Vírus hatásra azonban ezek a sejtek is képesek fuzionálni. Peritoniális

üregből származó makrofag sejtek in vivo és in vitro szintetizálnak RNS-t, DNS-t azonban nem és így nem is osztódnak. A kisméretű limfociták kevés RNS-t szintetizálnak, DNS-t pedig csak bizonyos ingerek hatására. A szárnyasok vörösvérsejtjében levő sejtmag RNS-t alig, DNS-t pedig egyáltalán nem szintetizál és így nem is osztódik. Ezek a sejtek mind értékes modellként szolgálhatnak a fúziós kísérletekhez. Ha csirke-vörösvérsejtet fuzionáltattak HeLa sejtekkel, amelyek magjai természetesen mind DNS-t, mind pedig RNS-t szintetizálnak, akkor a keletkezett heterokarionban a csirke-vörösvérsejt eredetű magok is elkezdtek RNS-t és DNS-t szintetizálni, ha viszont két olyan sejttípus között jött létre fúzió amelyek egyike sem szintetizál DNS-t akkor a heterokarionban sem indul meg DNS szintézis. (Pl. makrofag csirke-vörösvérsejt). E szerint az ilyen „alvó" mag reaktiválódásához a másik sejt megfelelő metabolikus állapota szükséges. Az aktív partner minden esetben megindítja a szintézist az inaktív partnerben. Az inaktív sejt viszont nem nyomja el az aktív partner szintetizáló készségét, még akkor sem, ha számos inaktív sejt fuzionál egyetlen aktív sejttel. A jelenség egy sajátságos regulációs mechanizmus eredménye, ha ugyanis csirke-vörösvérsejtet fuzionáltatnak valamely alkalmas sejttel Sendai vírus közbejöttével, akkor a vírus okozta gyors hemolízis miatt csak a magok jutnak be a recipiens sejt citoplazmájába. Az ilyen heterokarionba jutott sejtmag az idegenfajú citoplazmából kapott jelre kezdi el a nukleinsavszintézist, tehát úgy tűnik, hogy a jelzés nem fajspecifikus.

F e n o t í p u s o s s a j á t s á g o k . A sejtfúzió útján keletkező hibridsejtek rendkívül nagy változatosságot mutatnak, ezért ha valami biztosat szeretnénk tudni a fenotípus megmaradásáról vagy elvesztéséről a hibrid sejtben, akkor nagy számú klónt kell megvizsgálni a fúzió után. A hibrid sejtek fenotípusának analízisére sokféle vizsgálatot végeztek. Egyik ezek közül a hemoglobin szintézis megmaradásának kimutatása. Ha fiatal csirkeembrióból származó eritrocitát, amely még aktíve szintetizál hemoglobint, más sejtekkel fuzionáltatják, akkor a keletkező heterokarion hemoglobin szintézise kb. tízszeresére növekszik az eredeti eritrocita hemoglobin szintéziséhez viszonyítva. Ez a jelenség a fúzió létrejötte után pár óra múlva már észlelhető, 24 óra múlva csökken, és pár nap után teljesen megszűnik. Sem a szintézis növekedését, sem annak csökkenését nem tudták eddig kielégítően megmagyarázni. A hisztokompatibilis antigénnel végzett vizsgálatok is érdekes illusztrációként szolgálnak a hibridsejtek fenotípusos tulajdonságainak analízisénél (67). A hibrid sejtekben megtalálták a szülősejtekben is meglevő hisztokompatibilis antigént, és egyben megállapították abszolút domináns jellegét és szükségességét a sejt továbbéléséhez. További részletesebb vizsgálatok azonban bebizonyították, hogy a hibridsejtekben a hisztokompatibilis antigén különböző quantitatív variációkban lehet jelen és ebből kifolyólag lehet domináns az egyikben és kevésbé a másikban.

Bizonyos tulajdonságok dominanciájának vizsgálata a sejtekben, a malignus tulajdonság vizsgálatánál válik igen fontossá. BARSKI (3) vizsgálatai szerint nagyon malignus és kevésbbé malignus egérsejtből származó hibridek 15 különböző klónja közül, 14 tumort okozó tulajdonsága a malignusabb szülősejtéhez volt hasonló. Malignus és normál sejtből származó hibridekben is a malignitás dominált (63). Előfordult az is, hogy olyan hibrid sejteket oltottak nagy mennyiségben állatba, melyekben az egyik nem malignus szülősejt tulajdonságai domináltak, és ennek dacára transzplantálható tumor fejlődött ki hatására. Ezekben a hibrid sejtek okozta másodlagos tumorok sejtjeiben találtak olyan marker kromoszómákat, amelyek az eredeti szülősejtekben is jelen voltak. Ezek a másodlagos tumor sejtek tehát az eredeti hibrid sejtek változatai voltak, amelyek ismét malignussá váltak. HARRIS (27) egyik közleménye szerint bizonyos malignus és nem malignus szülősejtekből származó hibridek egyes klónjai nem mutattak malignitást. Az a tény, hogy a malignus tulajdonság némiképpen irányítható és esetleg elnyomható, aligha lehet közömbös a további rákkutatásban.

T u m o r v í r u s o k . A sejtfúzió mechanizmusa más fontos problémát is megvilágított. Közismert, hogy bizonyos tumorvírusok transzformálhatják az arra fogékony sejteket, és ez az indukált malignitás örökölhető. A transzformált sejt attól kezdve szintetizálja az illető tumorvírusra jellemző antigént is. Ezek a sejtek nem produkálnak infektív viriont olyan körülmények között, mint más vírussal fertőzött sejtek, de fogékony normál sejttel való fúzióval indukálni lehet az infektív vírus keletkezését (21). Az így keletkező heterokarionok ismét termelnek vírust, és a megjelent vírus genetikailag azonos azzal, amely a transzformációt előidézte. Ez azt jelenti, hogy a sejtek képesek a tumorvírus genomját hordozni latens formában, és a sejtfúzió okozta indukció hatására a vírus ismét megjelenik. Ezért ez a módszer a latens tumorvírus kutatásban nagy szerepet játszik.

G e n e t i k a i i n f o r m á c i ó . Nagy jelentősége van a sejtfúziós módszernek a genetikai információk kutatásában, különösen jó modell a vörösvérsejtmag bejuttatása más sejt citoplazmájába. Ez a modell hasonló a baktériumok szexuális konjugációjához, amennyiben, hogy mindkét esetben új genetikai anyag kerül a recipiens sejtbe, amint az új protein szintézissel kimutatható. Ezzel a módszerrel pl. azt lehet vizsgálni, hogy a csirke-vörösvérsejt magja képes-e az egér, humán vagy egyéb citoplazmában aktiválódva specifikus csirkeproteint szintetizálni. Először az immunológiai módszerekkel pontosan kimutatható fajspecifikus sejtfelszíni antigén megjelenését vizsgálták (73). A vizsgálat szerint a fúzió létrejöttekor a két sejt membránja összeolvad és a heterokarion felszínén kb. 40 perc után kimutatható lesz a csirkespecifikus antigén. Tehát a heterokarion felszíne nem rigid struktúrájú membrán, hanem szabadon engedi az antigének keveredését (73). Több napos tenyésztés után az antigén eltűnik és meg sem jelenik addig, amíg az eritrocita

magban a nukleolusz ki nem fejlődik. A folyamat fiatal csirkeembrióból nyert vörösvérsejtekkel gyorsabban zajlik le. Ez azt bizonyítja, hogy a citoplazma jelzésre adott válasz függ a sejtmag fiziológiai állapotától és hogy az eritrocita magja valóban képes fehérje szintézist kódolni, teljesen idegen környezetben is, de csak akkor, ha nukleolusza már kifejlődött. A továbbiakban ezt a vizsgálatot kiterjesztették más strukturálisan vagy funkcionálisan különböző proteinekre. Minden esetben csak a nukleolusz kifejlődése után kaptak de novo protein szintézist. Valószínű, hogy a sejtmag addig nem ad át genetikai információt a citoplazmának, amíg saját nukleolusza ki nem fejlődött és el nem kezdte szintetizálni saját riboszomális RNS-ét.

E m b r i o l ó g i a . A vírus okozta sejtfúziót az embriológiai vizsgálatoknál is sikerrel lehetett alkalmazni. A nem megtermékenyített petesejt in vitro osztódását előidézni, metodikai nehézségekbe ütközött. Sendai vírussal indukálva sikerült különböző fajok, különböző sejttípusait egér petesejttel fuzionáltatni (1). A fúzió létrejötte után sok petesejt tartalmazott szomatikus sejtből származó magot is és sok osztódó petesejt volt megfigyelhető. Ezek nem ritkán eljutottak a korai morula stádiumba is. Az így keletkező blasztomerek morfológiailag hasonlóak voltak azokhoz, amelyek megtermékenyítés utáni osztódás útján keletkeztek.

Ennek az irodalmi áttekintésnek rövid összefoglalásaként megállapíthatjuk, hogy a különböző fajokból származó sejtek kompatibilisek, ha egy egységgé olvadnak össze, nemcsak citoplazmájuk fuzionál, hanem a magjuk is. Így tovább szaporodásra képesek és funkcionálisan is tökéletesen működőnek mutatkoznak. Ez a folyamat olyan kísérletek elvégzésére nyújt lehetőséget, amelyekre azelőtt még gondolni sem lehetett.

## IRODALOM


1. Baranska, W. and Koprowsky, H.: J. exp. Zool. **147,** 1 (1970).
2. Barbanti-Brodano, G., Poosati, L. and La Placa, M.: J. of Virol. **8,** 796 (1971).
3. Barski, G., Sorieul, S. and Cornefert, F.: C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris. **251,** 1825 (1960).
4. Barski, G. and Cornefert, F.: J. natn. Cancer Inst. **28,** 801 (1962).
5. Bary, A. de.: Z. wiss. Zool. **10,** 88 (1859).
6. Blough, H. A.: Virology. **36,** 286 (1968).
7. Bonnet, R.: Monatschr. Geburts. Gynaekol. **18,** 1 (1903).
8. Buck, E.: Z. wiss. Zool. **30,** 1 (1878).
9. Cascardo, M. R. and Karzon, D. T.: Virology. **26,** 311 (1965).
10. Chanock, R. M.: J. exp. Med. **104,** 555 (1956).
11. Chany, C. and Cook, M. K.: Ann. Inst. Pasteur. **98,** 920 (1960).
12. Cienkowski, L.: Arch. Mikrosk. Anat. Entw. Mech. **12,** 15 (1876).
13. Dingle, J. T.: Brit. Med. Bull. **24.** 141 (1968).
14. Elsbach, P., Holmes, K. V. and Choppin, P. W.: Proc. Soc. exp. Biol. Med. **130,** 903 (1969).
15. Enders, J. F. and Peebles, T. C.: Proc. Soc. exp. Biol. Med. **86,** 277 (1954).

16. Ephrussi, B. and Weiss, M. G.: Proc. natn. Acad. Sci. U.S.A. **53,** 1040 (1965).
17. Faber, K.: J. Path. Bact. **1,** 349 (1893).
18. Falke, D.: Z. med. Mikrobiol. und Immunol. **153,** 175 (1967).
19. Fell, H. B. and Hughes, A. F.: Q. Jl. microsc. Sci. **90,** 355 (1949).
20. Geddes, P.: Proc. Roy. Soc. **30,** 252 (1880).
21. Gerber, P.: Virology. **28,** 501 (1966).
22. Gingell, D.: Theor. Biol. **17,** 451 (1967).
23. Haeckel, E.: „Die Kalkschwamme" Berlin. (1872).
24. Harris, H. and Watkins, J. F.: Nature, Lond. **205,** 640 (1965).
25. Harris, H.: Nature, Lond. **206,** 583 (1965).
26. Harris, H.: „Nucleus and Cytoplasm" Oxford Univ. Press. (Clarendon ) London and New York. (1968).
27. Harris, H., Miller, O. J., Klein, G., Worst, P. and Tachibana, T.: Nature, Lond. **223,** 363 (1969).
28. Harris, H.: Ciba Foundation Symposium on controll processes in multicellular organisms. pp. 52. (1970).
29. Harris, H.: Cell fusion. (The Dunham Lectures) Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts. (1970).
30. Harrison, R. G.: Proc. Soc. exp. Biol. Med. **4,** 140 (1907).
31. Hecht, V.: Beitr. Pathol. Ant. Physiol. **48,** 263 (1910.)
32. Henle, G., Deinhardt, F. and Girardi, A.: Proc. Soc. exp. Biol. Med. **87,** 386 (1954).
33. Hosaka, Y. and Koshi, Y.: Virology. **34,** 419 (1968).
34. Koch, S.: Tanulmányok a poliovírus virionja és a fogékony sejt cytoplasma-membránja közötti kölcsönhatásokkal kapcsolatban. Doktori disszertáció (Kézirat) (1972).
35. Kohn, A.: Virology. **26,** 228 (1965).
36. Konovalova, N. G., Blumkin, V. N. and Zakstelskaya, L. Y.: Vop. Virusol. **6,** 729 (1967).
37. Krauss, E.: Virchows Arch. path. Ant. Physiol. **95,** 249 (1884).
38. Kromayer, E.: Virchows Arch. path. Anat. Physiol. Klin. Med. **117,** 452 (1889).
39. Lambert, R. A.: J. exp. Med. **15,** 510 (1912).
40. Lange, O.: Virchows Arch. path. Anat. Physiol. **65,** 27 (1875).
41. Langhans, T.: Virchows Arch. path. Anat. Physiol. **42,** 382 (1868).
42. Lewinson, W. Virology. **32,** 74 (1967).
43. Lewis, W. H.: Am. Rev. Tuberc. pulm. Dis. **15,** 616 (1927).
44. Littlefield, J. W.: Science, N. Y. **145,** 709 (1964).
45. Luginbühl, D.: Der Micrococcus der Variola. Arbeiten aus dem Berner Pathologischen Institut. 1871—72. p. 159 Würzburg.
46. Lwoff, A.: J. Gen. Microbiol. **17,** 239 (1957).
47. Macklin, C. C.: Contr. Emryol. **13,** 69. (1916).
48. Marston, R. Q.: Proc. Soc. exp. Biol. Med. **98,** 853 (1958).
49. Melnick, J. L.: Progr. med. Virol. **12,** 337 (1970).
50. Metchnikoff, E.: Arb. zool. Inst. Univ. Wien. **5,** 141 (1884).
51. Migeon, B. R. and Miller, C. S.: Science, N. Y. **162,** 1005 (1968).
52. Müller, J.: Berlin. Quoted by Faber. (1838).
53. Okada, Y.: Biken J. **1,** 103 (1958).
54. Okada, Y.: Expl. Cell. Res. **26,** 98. (1962).
55. Okada, Y. and Murayama, F.: Biken J. **8,** 7 (1965).
56. Poste, G.: Adv. in Virus Res. **16,** 303 (1970).
57. Rapp, F.: Virology. **10,** 86 (1960).
58. Rhode, B.: Z. wiss. Zool. **120,** 325 (1923).
59. Robin, C.: C. r. Séanc. Soc. Biol., p. 149 (1849).
60. Roizman, B.: Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. **24,** 327 (1962a).
61. Roizman, B. and Schluederberg, A. E.: J. Natl. Canc. Inst. **28,** 35 (1962).
62. Rokitansky, C.: Lehrbuch der pathologischen Anatomie. 3rd edn., Vol. I. p. 295 (1855).
63. Scaletta, L. J. and Ephrussi, B.: Nature, Lond. **205,** 1169 (1965).
64. Schleiden, M. J.: Arch. Anat. Physiol. Wiss. Med. Leipzig. ii. 137 (1839).
65. Schwann, T.: „Microscopical Research into the Accordance in the Structure and Growth of Animal and Plants" Sydenham Soc. London. (1847).
66. Sorieul, S. and Ephrussi, B.: Nature, Lond. **190,** 653 (1961).
67. Spencer, R. A., Hauschka, T. S., Amos, D. B. and Ephrussi, B.: J. natn. Cancer Inst. **33,** 893 (1964).
68. Stŭdnička, F. K.: Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc. **9,** 263 (1934).
69. Tyzzer, E. E.: Med. Res. **14,** 361 (1905).

70. UNNA, P. G.: The hystopathology of the diseases of the skin. p. 637 Clay, Edinburgh. (1896).
71. VIRCHOW, R.: Virchows Arch. path. Anat. Physiol. **14,** 1 (1858).
72. WARTHIN, A. S.: Arch. Pathol. **11,** 864 (1931).
73. WATKINS, J. F. and GRACE, D. M.: J. Cell. Sci. **2,** 193 (1967).
74. WEIGERT, C.: Anatomische Beiträge zur Lehre von den Pocken p. 40 Breslau. Quoted by Krauss. (1874).
75. WOODIN, A. M.: In „The biological basic of medicine". **2,** 273 (1968).
76. ZEPP, H. D., CONOVER, J. H., HIRSCHHORN, K. and HODES, H. L.: Nature New Biology. **229,** 119 (1971).
77. ZHDANOV, V.: The mechanism of penetration of virus particles into the cells. Proc. 8th Intern. Congr. Microbiol. Montreal, 1962. Univ. of Toronto Press. Toronto Canada. (1963).

# A MITÓZIS STIMULÁCIÓJA ÉS INHIBÍCIÓJA

SUGÁR JÁNOS és CSUKA ORSOLYA

Onkopathológiai Kutató Intézet, Budapest

A sejt megújulását és proliferációját szabályozó tényezők vizsgálatával a sejtosztódás felfedezése óta foglalkoznak. A témakör önálló tudományággá fejlődött, ezért ezen rövid ismertetés keretében annak csak egyes részleteivel lehet foglalkozni. Az önkényes kiválasztás szempontjait a referensek érdeklődési köre és kutatási iránya szabja meg.

A sejtosztódás szabályozásáról, illetve a celluláris homeostasisról a szervezet gondoskodik. Viszonylag keveset ismerünk azon endogén tényezők közül, amelyek az osztódás stimulációjáért, illetve gátlásáért felelősek. Áttekinthetetlenül nagy azonban az exogén anyagok száma, amelyekkel az osztódást gátolni, illetve stimulálni próbálták. A sejtosztódás gátlását célzó vizsgálatokat a sejt önreprodukciójának megértésén kívül, a rosszindulatú daganatok kemoterápiájának nagy lehetősége motiválja. Sokkal kevesebbet tudunk az osztódás, illetve a DNS szintézis stimulációjának módjáról.

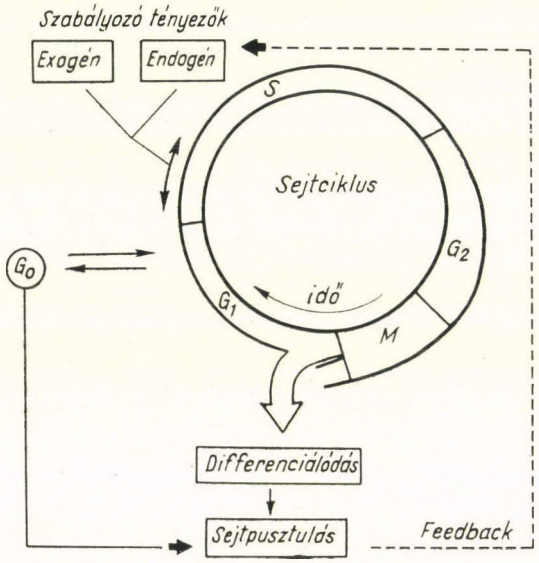
A sejtosztódás fogalmát a gyakorlatban a mitózis fogalmával azonosították, jóllehet a mitózis csupán egy meghatározott része a sejtosztódásnak. Az ok egyszerű, egyedül a mitózisnak vannak jól követhető citomorfológiai jellegzetességei. A sejt-szaporodás dinamikus folyamata már a sejt látszólagos nyugalmi stádiumában elkezdődik, és a replikáció előtt a szintetikus folyamatok hosszú láncolata megy végbe. Ezen eseményeket együttesen sejtciklusnak nevezték el és azt $G_1$, S, $G_2$ és M fázisra osztották (HOWARD és PELC, 1953., LAJTHA és mtsai 1954). Már régóta ismeretes, hogy vannak olyan szövetféleségek, amelyeknek sejtjei egyáltalában nem, vagy csak igen ritkán osztódnak. Létezik tehát egy tartós nyugalmi fázis, melyet $G_0$ stádiumnak neveztek el (PATT és QUASTLER 1963).

Ezen összefoglalás azt is tárgyalja, hogy a stimuláló, illetve inhibitor anyagok a sejt-ciklus mely fázisában és hogyan hatnak.

## *A sejtosztódás stimulációja*

Az állatok sejtjei a sejtosztódás üteme és a DNS szintézis alapján is különböznek egymástól, CAMERON (1971) szerint a sejtek lehetnek: 1. statikus, nem osztódó sejtek (pl. neuron, szívizom, here Sertoli sejtjei), 2. megújuló

sejtpopulációk *a)* gyors (a megújulás kevesebb mint 30 nap, ilyen pl. az epidermisz, cornea, szájüreg nyálkahártyája, gyomor, bél, haemopoetikus és nyirok apparátus), *b)* lassú (a megújulás több, mint 30 nap, de kevesebb, mint az állat átlag élettartama, pl. légutak nyálkahártyái, a vesekéreg sejtpopulációja, a májsejtek és a nyálmirigyek sejtjei stb.). 3. Olyan sejtek, amelyek lassan proliferálnak és közülük számos egyáltalán nem osztódik. Ilyenek pl. a sima izomsejtek, a gliasejtek az osteocyták, a gyomor fő sejtjei, a vese velőállomány tubuláris sejtjei, a mellékvese velősejtjei. 4. Rosszindulatú daganatok, amelyekben a sejtmegújulás homeostasisa megszűnt.

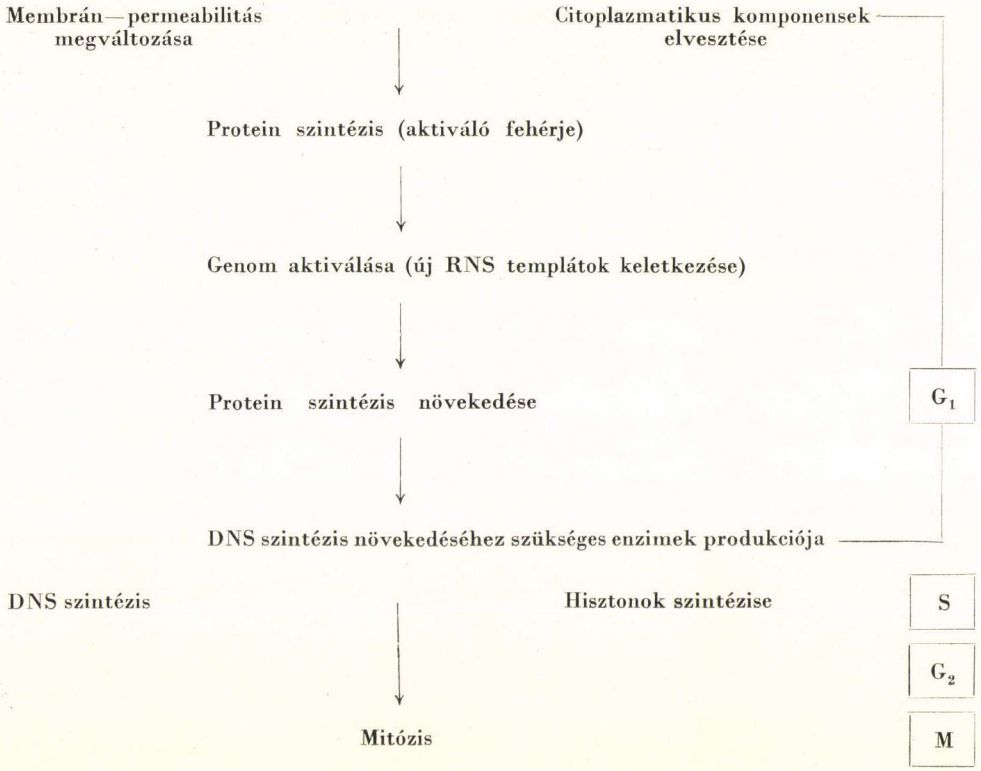



*1. ábra.* A sejtciklust szabályozó tényezők felsorolását és hatásmódjuk leírását a szöveg tartalmazza

A sejtosztódást szabályozó tényezők exogén és endogén jellegűek lehetnek (1. ábra). A stimuláció, de főleg az inhibíció a sejtciklus bármely fázisában bekövetkezhet. A tartósan $G_0$ fázisban levő sejtek a stimulátor hatására a $G_1$ fázisba jutnak. A sejtek differenciálódása a $G_1$ fázisból történik. A differenciálódás egyben a sejtosztódás végleges megszűnését is jelenti. Ahhoz, hogy a sejtosztódás regulációjának folyamatát jobban megismerjék, olyan exogén anyagok és faktorok hatását vizsgálták, amelyek in vivo vagy in vitro stimulációt vagy inhibíciót idéznek elő. Az exogén tényezők hatását jól definiált, reprodukálható kísérleti körülmények között tanulmányozták.

Több éve foglalkozunk a sejtmembránnak a sejtek közötti kölcsönhatásban betöltött szerepével, valamint a daganatos transzformáció során bekövetkezett változásával (SUGÁR és mtsai 1968, CSUKA és SUGÁR 1971., SUGÁR és

**1. táblázat**




Csuka 1972). Eredményeinek helyes értelmezését keresve imerkedtünk meg azon hipotézissel, amely a membrán-permeabilitás megváltozásának nagy jelentőséget tulajdonít a sejtosztódás megindulásában (Baserga és mtsai 1971). A fokozott permeabilitás eredményeként ugyanis a citoplazmából egyes anyagok eltávoznak. Feltételezik, hogy ezek között a sejtosztódást és a DNS szintézist gátló faktorok is vannak. A sejtosztódás, a DNS replikáció megindulásához specifikus, iniciátor proteinek szintézise szükséges (1. táblázat). Valószínű, hogy a nyugvó sejtek citoplazmája tartalmazza a genom aktiváláshoz szükséges protein RNS templátját, azonban ennek transzlálódását bizonyos inhibitor anyagok megakadályozzák. Amikor a membrán-permeabilitás a stimuláció anyagok hatására megváltozik, az inhibitor anyagok koncentrációja erősen lecsökken, a citoplazmában levő RNS templátról lehetővé válik a genomot aktiváló fehérje szintézise. Ezt követően indul meg a sejtekben az mRNS-ek produkciója, melyet protein szintézis növekedés követ. Ekkor keletkeznek azok az enzimek, amelyek a DNS szintézis megindulásához szükségesek mint pl. a DNS polimeráz, timidilát kináz stb. (Baserga és mtsai 1971). Ezen folyamatok még a $G_1$ fázisban zajlanak le (1.

táblázat). Ezt követően lehetővé válik a DNS szintézis (S) és a $G_2$-n keresztül a mitózis (M).

Az osztódási ciklus folyamán a membrán szerkezetében, funkciójában periodikus változások történnek (PARDEE 1971). A mitózisban levő sejtek elektroforetikus mobilitása, vagyis a sejtfelszín töltéssűrűsége megemelkedik (MAYHEW, 1966). A töltéssűrűség emelkedését nem a sejtfelszín negatív töltéséért felelős sialinsav mennyiségének növekedése, hanem konfigurációjának változása okozza (KRAEMER, 1967). A sejtfelszín szerkezeti változása röviddel a sejtosztódás előtt megkezdődik és a leánysejtek kialakulásáig tart. A korai $G_1$ fázisban jelentős funkcionális változások történnek, így pl. a $Na^+$ és az aminosavak, valamint a pirimidinek transzportja kétszeresére emelkedik (YOUNG és ROCHSTEIN 1967). Amint a sejtek nyugvó állapotba ($G_0$) kerülnek és a kontakt inhibíció kialakul, a foszfát felvétel tízszeresére emelkedik, az uridin transzport és az uridin kináz aktivitás pedig jelentősen csökken (PLAGEMANN és mtsai, 1969). Lényeges különbségek vannak tehát a $G_1$-ben és a $G_0$-ban levő sejtek membránjainak funkcionális állapota között.

A sejtproliferáció serkentése többnyire a DNS szintézis (S) fokozása útján valósul meg. A sejtosztódást fokozó anyagok és ágensek hatásosságát a mitózis szám emelkedésével, a triciummal jelzett timidin autoradiográfiás vagy scintillációs vizsgálatával szokták meghatározni. Az in vitro és in vivo objektumok segítségével nehezebb megállapítani a stimuláció jelenlétét és mértékét, mint a gátlását. A szövetek indukált proliferációjának legismertebb példáit a kémiai karcinogenezis vizsgálata nyújtja. A daganatos transzformáció vagy akár a regeneráció analízise azonban meghaladja ezen referátum kereteit és cékitűzéseit.

Renato Baserga több referátumban (1968., BASERGA és mtsai 1971) foglalta össze a DNS szintézis és a mitózis stimulációjának irodalmát. Az ő összeállítása alapján készítettük a 2. és 3. táblázatot. A feltüntetett eredmények közös jellemzője, hogy a vizsgált sejtekben, szövetekben és szervekben normális feltételek között mind a proliferációs aktivitás, mind a DNS szintézis és mitózis szám alacsony. A stimuláció eredményeként a sejt az S fázisba jut, amit a mitózis (M) követ. A stimulusok hatékonysága nagyobb pontossággal az in vitro modelleken állapítható meg (2. táblázat). Az in vivo modellek kevésbé megbízhatóak (3. táblázat). Valamennyi vizsgálatban egyszeri stimulus hatását követték. A táblázatok adatait szolgáltató közlemények jegyzékét BASERGA (1968, 1971) referátumai tartalmazzák.

A fitohaemagglutinin (FHA) a legjobban ismert mitogen anyag. Szövettenyészetben a tápfolyadékhoz adva a lymphocytákat lymphoblast sejtekké transzformálja és eközben beindítja a DNS szintézist. A blaszt sejtekből mitózis útján lymphocyták keletkeznek, a leánysejtek pedig blaszt jellegűvé válva ismét osztódhatnak. A FHA röviddel a kezelés után a sejtmembránban idéz elő jelentős változásokat. A $K^+$ és az $\alpha$ aminoizobutiril sav transzportjá-

**2. táblázat**

A DNS szintézis és sejtosztódás in vitro stimulációja

| Anyag | Stimulus |
|---|---|
| Lymphocyták | Fitohaemagglutinin |
| Kontakt inhibícióban levő sejtek | Dializált szérum, forbol észter |
| | tripszin |
| | medium csere stb. |
| Stacioner sejtkultúra | SV40 vírus |
| | Polyoma vírus |
| Bőr (szervkultúra) | Epidermális növekedési hormon |
| Tyúk vörösvértest | Hibridizáció |
| Egér emlőmirigy | Inzulin |

nak növekedése alapján a membrán—permeabilitás fokozódására lehet következtetni [(QUASTEL és mtsai, 1970., MENDELSOHN és mtsai (1970)]. A FHA stimuláció későbbi szakaszában észlelhetők csak a DNS szintézisben részt vevő enzimek [DNS polimeráz (LOEB és mtsai 1968) timidin kináz (RABINOWITZ és mtsai, 1970) timidilát kináz (LOEB és mtsai 1970)] aktivitásának növekedése. Újabb vizsgálatok szerint egy másik növényi agglutinin a konkanavalin — A mitogen hatása a FHA-hoz hasonló (LINDAHL—KIESSLING, 1972).

Szövettenyészetben a sejtproliferáció leáll, ha a sejtek összefüggő monolayert alakítanak ki. Szuszpenziós kultúrában a sejtek osztódása bizonyos sejtszám elérése után szintén megszűnik. Az előbbit a „kontakt" inhibíció

**3. táblázat**

A DNS szintézis és sejtosztódás stimulációjának in vivo modelljei

| Szövet vagy sejt (állat) | Stimulus |
|---|---|
| Máj (patkány, egér) | Parciális hepatektómia |
| Alloxan diabeteses állat mája (patkány) | Inzulin |
| Nyálmirigy (patkány, egér) | Izoproterenol |
| Vese (patkány, egér) | Ellenoldali nefrektómia |
| Vese (patkány | Folsav |
| Vese (patkány) | Időleges ischaemia |
| Vese (patkány) | Acidozis |
| Vese (patkány) | Higany okozta nefrozis |
| Porc (hipofiszektomizált patkány) | Növekedési hormon |
| Uterus hám (egér) | Oestron |
| Emlőmirigy (egér) | Oestradiol-progesteron |
| Emlőmirigy (egér) | Laktació |
| Lép (egér) | Erythropoetin |
| Szemlencsehám (nyúl) | Mechanikai sértés |
| Pankreász (patkány) | Etionin |
| Szőrtüsző (birka) | Tépés |
| Bőr (patkány, egér) | Sebzés |
| Harántcsíkolt izom (egér) | Sebzés |

(ABERCROMBIE és AMBROES 1962), az utóbbit „density dependes" inhibíció (EAGLE és LEVINE 1967) okozza. Mindkét fajta gátlás kikapcsolható és a sejtek osztódásra serkenthetők, ha a tenyésztő mediumot kicserélik (GARCIA-GIRALT és mtsai 1970). Friss szérum adása után legkorábban a transzportfolyamatokban következik be változás, így pl. a pirimidin nukleotidok transzportja jelentősen megemelkedik (YOUNG és ROCHSTEIN 1967). Ez a jelenség a nem stimulált sejtek $G_1$ periódusára jellemző. A density dependens gátlás megszűnik, ha a kultúrát proteolitikus enzimekkel kezelik. A tripszin kezelés ugyanis olyan változásokat idéz elő, melynek hatására a sejtfelszínen az M és a korai $G_1$-re jellemző struktúra alakul ki (BURGER 1970). Felületaktív anyagok, így pl. a forbol észter, kiszabadíthatják a sejteket a density dependes inhibícióból. A forbol észter endogén proteázokat aktivál, melyek a sejtfelszínt a tripszinhez hasonlóan alakítják át (SIVAK és mtsai, 1969., TROL, 1970). Megjegyzendő, hogy a forbol észter a krotonolajnak, a jól ismert kokarcinogén anyagnak egyik aktív komponense.

Az onkogen vírusokkal transzformált daganatsejtek felszíni sajátosságai, a normál sejtek M fázisban vagy a korai $G_1$ fázisban felismerhető felszíni tulajdonságaihoz hasonlítanak (CICKES és mtsai, 1971).

A továbbiakban azokról a biokémiai folyamatokról számolunk be, amelyek a membrán-permeabilitás megváltozását követik és a DNS replikáció megindulását vezetik be.

Izoproterenollal stimulált nyálmirigy sejtekben a genom aktiválását protein bioszintézis előzi meg (SASAKI és mtsai, 1969). Fibroblaszt tenyészetben ezen aktiváló protein szintézise cikloheximiddel gátolható és ennek eredményeként a genom aktiválása elmarad (BASERGA és mtsai 1971). Ezek az eredmények azt mutatják, hogy az aktiváló protein szintéziséhez nem szükséges előzetes RNS szintézis.

Néhány órával a stimuláció, illetve a genom aktiválása után az ún. prereplikációs periódus korai fázisában a 2. és 3. táblán feltüntetett kísérleti rendszerek többségében az RNS szintézis fokozódása mutatható ki. FUJIOKA és mtsai (1963) közvetlenül a részleges hepatektómia után az RNS szintézis 80%-os emelkedését írták le. Az RNS mennyiségi növekedése az oestrogennel stimulált patkány méhben (MEANS és HAMILTON, 1966), kontact inhibícióban levő sejtekben szérum kezelés után (TODARO és mtsai, 1965), valamint lép sejtekben eritropoietin injekciót követően (HODGSON, 1967) szintén kimutatható. A PHA kezelt lymphocytákban is észleltek RNS szintézis növekedést (COOPER és RUBIN, 1965., POGO és mtsai, 1966). Az RNS szintézisen kívül a protein szintézis is korán megemelkedik, amit regenerálódó májban (MAJUNDAR és mtsai 1967) az ellenoldali vesében, nefrektómia után (JOHNSON és ROMAN, 1966), oestrogennel stimulált uterusban (NOTEBOOM és GORSKI, 1963., HAMILTON, 1964), valamint kontakt gátolt sejtekben a stimulust követő néhány órán belül mutattak ki (TODARO és

mtsai, 1965). Az RNS és protein szintézis megváltozása a korai prereplikatív periodusnak legkiemelkedőbb eseménye.

A replikációt megelőző későbbi periódusban az RNS és protein szintézis megnövekedése még kifejezettebbé válik. Ez figyelhető meg a fent említett valamennyi kísérleti modellben. Feltételezhető, hogy ebben a periódusban szintetizált RNS riboszomális RNS-ből és mRNS-ből áll, amely a DNS szintézisben részt vevő enzimek produkciójához szükséges

Izoproterenollal kezelt nyálmirigyben DNS szintézis megindulása előtt a glikogén koncentrációja jelentősen megemelkedik (MALAMUD és BASERGA, 1968). PAS pozitív anyag akkumulációját figyelték meg a PHA-val stimulált lymphocytákban is (QUAGLINO és mtsai, 1964). A glikogén felszaporodásának jelentőségét a DNS szintézis serkentésében további vizsgálatoknak kell tisztázni.

A DNS szintézis megindulását a timidin kináz, timidilát kináz, DNS polimeráz, dezoxicitidilát deamináz timidilát szintetáz megnövekedett aktivitása jelzi.

A sejtosztódás serkentését in vivo előidéző szerek között kevéssé ismert, de érdekes anyag az előzőekben említett izoproteronol (IPR). SELYE és munkatársai (1961) leírták, hogy az IPR adagolás az egér és patkány nyálmirigyét megnagyobbítja. BARKA (1965a, b.) igazolta, hogy az IPR a sejtosztódás stimulációját idézi elő. Ezen anyag hatására az állat parotis sejtjei $G_0$-ból $G_1$ fázisba jutnak, majd a sejtek csaknem 50%-a DNS-t szintetizál. (BASERGA 1966., BASERGA és HEFFER 1967).

A sejtproliferáció hormonális stimulációján kívül nagyon kevés endogén serkentő tényező ismeretes. Nagy érdeklődést és várakozást keltett a thymus kivonatból izolált retin és promin (SZENT-GYÖRGYI, 1965) felfedezése. A sejtpopuláció regulációjában betöltött szerepük azonban további tisztázásra vár.

Újabban igazolódott, hogy a hiszton frakciókból izolált aminosav, ε-N-trimetillizin oly módon fokozza az NK/Ly ascites tumor növekedését, hogy a timidin indexet 50%-kal megemeli, és a $G_1$ periódus időtartamának csökkentésével a sejtciklust is megrövidíti. (KOPPER és mtsai 1971).

Az eddigi eredmények alátámasztják azon hipotézist, mely szerint a DNS szintézis stimulációja és a mitózis kontrollja gén aktiválás útján valósul meg. A sejtciklus különböző stádiumaiban a specifikus genetikus információknak folyamatos transzkripciója és transzlációja következik be (PRESCOTT 1968, RUSCH 1970, TOBEY és mtsai 1971). A genom önmaga kontrollálja saját replikációját, amit specifikus RNS és fehérje molekulák közvetítenek.

Az újabb vizsgálatok szerint a citoplazma membrán—permeabilitása és struktúrája az aktivációs folyamat során megváltozik. Kérdés azonban, hogy ez a változás elsődleges-e, vagy csak másodlagosan következik be.

## A sejtosztódás gátlása

a) *Endogén tényezők*

BULLOUGH és LAURENCE (1964) az egér epidermiszből olyan vízoldékony anyagot extraháltak, amelyek az epidermiszben gátolta a mitózist. Hasonló, szövetspecifikus mitózis inhibitorokat vontak ki az érett granulocitákból (RYTÖMAA és KIVINIEMI 1968, PAUKOVITS 1971, PARAN és mtsai 1969). Valamennyi hasonló fizikai tulajdonságokkal rendelkezik, azonban kémiai szerkezetük még nem ismeretes. Valószínűnek látszik, hogy polipeptid molekuláknak felelnek meg (PAUKOVITS 1972). Ezeket az anyagokat BULLOUGH javaslatára „chalonoknak" nevezték el. Ilyen anyagok létezését már előzőleg is feltételezték (WEISS és KAVENAU 1957) és antitemplátoknak nevezték.

BULLOUGH (1965) teoriája szerint a chalonok megakadályozzák, hogy a sejtek a DNS replikációs fázisába lépjenek és differenciálódásra kényszerülnek. A differenciálódás és a sejtpusztulás viszont a sejtosztódást serkenti. Ily módon van biztosítva a sejtszaporodás és a sejtpusztulás közötti egyensúly (WILSON és LEDUC 1950, LAHTINARJU 1961, BULLOUGH 1962).

A chalonok a sejtproliferációt a sejtciklus 2 stádiumában: a késői $G_1$ fázisban (RYTÖMAA és KIVINIEMI 1967) és a késői $G_2$ fázisban (BULLOUGH és mtsai 1967, HONDIUS—BOLDINGH és LAURENCE 1968) gátolhatják. Némely szövet, mint például az epidermisz $G_1$ és $G_2$ inhibitorokat egyaránt tartalmaz. A $G_1$ inhibitorok az elszarusodó sejtekben, míg a $G_2$ inhibitorok főleg a germinális rétegben találhatók (ELGJO és mtsai 1971, 1972). A $G_2$ inhibitorok csak az adrenalinnal együtt fejtenek ki mitózisgátló hatást (BULLOGH és LAURENCE 1968, 1970). Ezért tételezték fel, hogy a $G_2$ blokk kialakításában a ciklikus adenozin-monofoszfát (cAMP) rendszer is szerepet játszik (IVERSEN 1969, VOORHESS és mtsai 1972).

A ciklikus nukleotidok létezéséről az első bizonyítékot SUTHERLAND és RALL (1958) szolgáltatta. Ők mutatták ki, hogy a (cAMP) mennyisége a májban adrenalin adagolást követően megnövekedett. Azóta bebizonyosodott, hogy a cAMP közvetítésével zajlik le számos más hormon hatása is (SUTHERLAND 1968). A cAMP szintéziséért felelős enzim, az adenil cikláz általában a citoplazma membránban lokalizálódik. A degradációt végző enzim a foszfodieszteráz a citoplazmában található. SUTHERLAND a cAMP szerepére az ún. második messenger koncepciót fejlesztette ki. Az első messengert az adott sejttípusra specifikus hormon képviseli, amely a membránhoz kötött adenil ciklázéval vagy foszfodieszterázéval lép kölcsönhatásba és ezáltal szabályozza a cAMP sejten belüli koncentrációját. A megnövekedett mennyiségű cAMP második messengerként a sejtben különböző enzimeket aktivál. Kimutatták, hogy a cAMP rendszer fontos szerepet játszik a sejtosztódás szabályozásában (SHEPPARD 1971, 1972., HEIDRICK és RYAN 1970., JOHNSON és ABELL 1970). Alacsony cAMP koncentráció elősegíti, míg

magas cAMP szint gátolja a sejtproliferációt (FRANK 1972., HEIDRICK és RYAN 1971). A cAMP sejtproliferációt szabályozó szerepének pontos mechanizmusa még nem ismert. Valószínű, hogy a cAMP hisztonok, illetve más nukleáris proteinek foszforilációja útján (LANGAN, 1969) szabályozza a sejtosztódás gátlásához, illetve stimulálásához szükséges mRNS-ek transzkripcióját. Minthogy a cAMP mennyiségének szabályozása a citoplazma membránban lokalizálódott adenil ciklázén keresztül történik, valószínű, hogy a hormonok és chalonok osztódást reguláló hatása már a sejtfelszínen realizálódik. Így vetődött fel annak lehetősége, hogy a chalonok a sejtfelszín alkotó részei lehetnek (IVERSEN 196, VOORHEES és mtsai 1972).

b) *Exogén tényezők*

Több ezer anyag ismeretes, amellyel a sejtosztódást eredményesen gátolni lehet. A rosszindulatú daganatok experimentális és klinikai kemoterápiája ezen szerek felfedezése után vált lehetővé. Intézetünk több évtizede foglalkozik a kemoterápiás szerek hatásosságának tanulmányozásával, vizsgálva a különböző típusú anyagoknak a sejtek és szövetek citomorfológiájára és ultrastruktúrájára kifejtett hatását (KELLNER és MATKÓ 1953, SUGÁR és KELLNER 1953, HOLCZINGER és KELLNER 1953, KELLNER és NÉMETH 1956, LAPIS 1967, SUGÁR 1968). Intézetünkben kidolgozták a hatásos anyagok kiválogatásának (screening) legjobb módszereit (NÉMETH 1959, PÁLYI 1969). Ezen vizsgálatok során világossá vált, hogy a szerhatás dinamikus lefolyását a legkorábbi időpontoktól kell tanulmányozni. Jelen alkalommal azonban ezen anyagoknak általában nem a kemoterápiás, hanem a sejt reprodukciós folyamataira kifejtett hatásával foglalkozunk. Az osztódást gátló anyagok osztályozásának alapja nem egységes. Többnyire a hatásmechanizmuson alapuló beosztás terjedt el. Hazánkban legelfogadottabb beosztást SELLEI és mtsai (1970) monográfiája ismerteti. Beosztásuk a következő: 1. alkilező szerek, 2. hormonok, 3. antimitotikus anyagok, 4. antimetabolitok, 5. antibiotikumok, 6. egyéb kemoterápiás szerek. Jelen áttekintésünk céljának jobban megfelel DEYSSON (1968) beosztása, aki a sejtosztódást gátló anyagokat eléggé leegyszerűsítve a következő csoportokba sorolja: 1. orsó mérgek, 2. kromoszómára ható anyagok, 3. egyéb antimitotikus anyagok.

Az orsó mérgek csoportjából a legismertebbek a következő növényi alkaloidák: 1. kolhicin és származékai, 2. podofillin és származékai, 3. vinca alkaloidák. Közös jellemvonásuk az, hogy oszlási orsó kialakulását gátolják és ezáltal megakadályozzák, hogy a leánykromoszómák az osztódás alkalmával két csoportba különüljenek el. Az ilyen jellegű osztódásgátlást, melyet DUSTIN (1938) a kolhicin hatását vizsgálva ismert fel stathmokinesisnek, illetve C mitózisnak nevezik. Feltételezték, hogy a kolhicin az oszlási orsó kontrakcióját azáltal gátolja, hogy az orsó és az ATP közötti kölcsönhatást

megakadályozza (LETTRÉ 1951). Ezt a későbbi vizsgálatok nem igazolták (SAUAIA és MAZIA 1961). Az orsó protein $SH \rightleftarrows S-S$ átalakulást a sejtben levő glutation szint szabályozza. A kolhicin stimulálja a glutation oxidációját és ezáltal megzavarja az orsó-protein oxidációs-redukciós folyamatát. Ez az oka annak, hogy az orsó rostok kialakulása zavart szenved (GALZIGNA 1961).

A podofillin hatása kolhicinéhez nagymértékben hasonlít. A szerre különösen jellemző, hogy a metafázisban megrekedt sejtek kromoszómái gömböket vagy szabálytalan fonalakat képeznek és a citoplazmában szétszóródnak. Az ilyen sejteket podofillin sejteknek nevezik (2. ábra).

A *Vinca rosea*ból izolált növényi alkaloidák (Vinbalstin, Vincristin) osztódó sejtekre gyakorolt morfológiai hatása a kolhicinéhez nagyon hasonló (GEORGE és mtsai 1965; LAPIS 1967; BENEDECZKY és LAPIS 1968). Saját vizsgálatainkban kimutattuk (SUGÁR és mtsai 1971), hogy a Vincristin hatására az oszlási orsó feltöredezik, a centriólum és egyes sejtorganellumok rendellenesen a kromoszómák között helyezkednek el (3. ábra). A normális sejtoszlásnál a húzórostok maradványai még a telofázisos sejtekben is láthatók (4. ábra). A kezelés későbbi időpontjaiban a kromoszómák összecsapzódnak és maghártya nélküli kromatin masszát képeznek. A sejt citoplazmája erősen vakuolizálódik. Ez a jelenség egyidőben a tumorsejteken és a duodenum krypták bazális sejtjeiben egyaránt megfigyelhető (5. ábra). Mindez azt mutatja, hogy az osztódási zavaron kívül a citoplazma struktúrája is nagymértékben károsodik. Biokémiai vizsgálatok szerint a Vincristin kezelés gátolja az uridin inkorporációját a tRNS-be és így közvetve megakadályozza a fehérjeszintézist (CREASEY és MARKIW 1965, JONES és mtsai 1966). Elképzelhető, hogy a Vincristinnek ezen fehérjeszintézist gátló hatása az osztódáshoz szükséges specifikus proteinek képződését is megakadályozza.

A Vincristin protein szintézist gátló hatásának tulajdonítható, hogy az interfázisban levő sejtek valamennyi membrán rendszere a kezelést követően degradálódik. Elektronmikroszkópos megfigyeléseink szerint a mag és a citoplazma membránon folytonossági hiányok láthatók. Az endoplazmás retikulum feldarabolódik (6. ábra). A közismert fehérjeszintézist gátló anyag a puromicin hasonló elváltozásokat okoz a sejtek membrán rendszereiben (7. ábra).

Az orsómérgek fázisérzékenységét vizsgálva kimutatták, hogy a kolhicin a $G_1$-S átmenetet gátolja (FITZGERALD és BREHAUT 1970). Vincristinnel kezelt sejtek eljutnak az M stádiumig és a mitózisgátlás eredményeként a $G_1$ sejtek száma csökken. (SZENTIRMAY és mtsai 1972).

Az alkalmazott beosztása *a kromoszómákra ható anyagok* közé sorolja az alkilező szereket és az antimetabolitokat. A két csoport közül részletesebben alkilező szerekkel foglalkozunk. Alkilező ágensnek tekinthető minden olyan vegyület, mely egy másik molekula H-atomját alkilcsoporttal helyettesíteni képes. A biológiai alkilező ágensek közé tartozó legfontosabb vegyülettípusok a következők:

1. Nitrogén mustárok és azok származékai: szarkolizin, endoxán, degranol.
2. Szulfonsav észterek: metil-metánszulfonát, etil-metánszulfonát, milerán, mannit-milerán.
3. Etiléniminek: trietilénmelanin, tioTEPA.
4. Alkilhalogenidek: dibrommanitol, dibromdulcitol.
5. Epoxidok: diepoxymannit, diepoxydulcit.

Az alkilező szerek minden nagy elektronsűrűségű atommal vagy gyökkel reakcióba lépnek.Az alkilező anyagoknak biológiai hatásosságát a nukleinsavakkal, főként a DNS-sel adott reakcióik segítségével magyarázzák. (Brookes és Lawley, 1960, 1964: Ross, 1962, Warwick, 1963). Az alkilező szereknek a DNS-re kifejtett direkt hatásának bizonyítékául szolgál ezen anyagok mutagén (Auerbach, 1946; Loveless és Howarth, 1959) és karcinogén (Haddow, 1953) aktivitása.

Az alkilező szerek és nukleinsavak között in vitro végbemenő reakció formákat Trams és mtsai (1961a, b) összegezték. Ezek között szerepel a dezoxiriboz 3'5' pozíciójának alkilezése, a guanin 7. nitrogén atomjának alkilezése, valamint a foszfátok hidroxil csoportjának intra- és intermolekuláris keresztkötései. Lawley és Brookes (1963) szerint a guanin 7. nitrogén atomján bekövetkező alkilezésen kívül DNS-be épült adenin és citozin is alkilezhető. Bifunkcionális alkilező ágensek a DNS láncpárjai között keresztkötések kialakulásához vezethetnek és így gátolják a DNS replikációját (Venitt és mtsai 1968) és valószínűleg a kromoszómák kialakulását. A bázisok alkilezését követően további kémiai átalakulások történnek semleges pH esetén is. A 7-alkilguaninok és a 3-alkil-adeninek lehasadnak a makromolekula cukor-foszfát gerincéről (Lawley és Brookes, 1963), a dezoxiribosid kötések felhasadása útján. Az alkilált purinok elvesztését számos esetben a DNS molekula depolimerizációja követi. Ezért lehet ezeket a szereket közvetlenül a kromoszómákra ható anyagoknak nevezni. Az RNS a DNS-hez hasonlóan alkilezhető, bár a bifunkcionális alkilező anyagok kevésbé képesek alkilezni, mint a DNS-t (Brookes és Lawley, 1963; Karnofsky és Clarkson, 1963).

Az alkilező ágensek a nukleáris DNS szerkezetében és funkciójában, következésképpen a celluláris integritásban változásokat hoznak létre, de nyilvánvaló, hogy ezek egy része a sejt egyéb komponenseiben keletkezett változások hatására indirekt úton alakulnak ki. Az alkilező szerek ugyanis reakcióba léphetnek a sejten belüli tiol, karboxil, foszfát és amin csoportokkal (Wheeler, 1962; Connors és mtsai, 1964; Jeney és mtsai, 1964; Kovács és mtsai, 1966), továbbá különböző proteinekkel is (Alexander és mtsai, 1959). A kromoszómák strukturális fehérjéit alkotó hisztonok reaktív csoportjai is alkileződhetnek (Institoris és mtsai, 1971), amely szintén a DNS replikáció zavaraihoz vezethet. Az alkilező szerek többnyire a sejtciklus S, illetve $G_1$-S átmenetnél fejtik ki hatásukat. A BCNU ((1,3-bisz/2-okloroetil l-nitrozourea) például 50-szer hatásosabb a $G_1$-S határon, mint a $G_2$-ben. Intézetünk-

ben végzett vizsgálatok szerint a Degranol a $G_2$ és késői S fázisban levő sejtek mitózisba lépését nem akadályozza meg. A $G_1$ és a korai S fázisban levő sejtek haladása a sejtcikluson át lelassul, a sejtek a $G_2$ fázisban blokkolódnak. A meghosszabodott interfázis folyamán a sejtek a DNS replikációs ciklust megismétlik. (PÁLYI, 1969., SUGÁR és mtsai, 1971). Ennek tulajdonítható, hogy különböző oszlási zavarok, egy és több magvú óriássejtek alakulnak ki (8. ábra). Az orsó mérgek és alkilező szerek hatására eléggé jellegzetes oszlási anomáliák keletkeznek. Ezekről a következő közleményünkben számolunk be.

Az antimetabolitok a DNS prekurzorok szintézisében okoznak zavart. Legfontosabb vegyület csoportjai: 1. folsav antagonisták: aminopternit, methotrexat. 2 purin, pirimidin analógok: 6 merkaptopurin, 8-azaguanin, citozin-arabinozid. A folsav antagonisták a purin és pirimidin gyűrű szintézisét gátolják és így okoznak zavart a nulkeinsav metabolizmusban. A purin és pirimidin analógok a természetes bázisok helyére épülnek be és ezáltal gátolják a sejt osztódását. Míg az alkilező szerek hatására igen szembetűnő morfológiai változások észlelhetők, addig az antimetabolitok ilyen jellegű hatása kevésbé kifejezett.

*Az egyéb antimitotikus anyagok* csoportjából az osztódást gátló antibiotikumok hatását tárgyaljuk, melyek a protein, illetve az RNS szintézist gátolják. Ezek közül a legismertebb és rutinszerűen alkalmazott az aktinomicin D. Hatásmechanizmusa jól ismert: a DNS dependens RNS szintézist azáltal gátolja, hogy a DNS guanin, citidin (G—C) régiójához kötődik és meggátolja az RNS polimeráz működését (REICH és GOLDBERG 1964). A nogalomicin RNS szintézist gátló mechanizmusa az aktinomicin D-hez hasonló (BHUYAN és SMITH 1965). A sejtek mindkét ágenssel szemben a $G_1 \rightarrow S$ fázis határán a legérzékenyebbek. (MAURO és MADOC-JONES 1970). A protein szintézis nagy része a $G_1$, illetve a $G_2$ fázisban zajlik, ennek ellenére számos protein szintézist gátló anyag, mint pl. sparsomicin, streptovitacin A az S fázisban a leghatásosabbak (MAURO és MADOC-JONES 1970, BHUYAN és mtsai 1972). Ennek oka valószínűleg a hiszton szintézisgátlásában keresendő. A hisztonok ugyanis az S fázisban szintetizálódnak (SPALDING és mtsai 1966). A DNS és hiszton szintézisgátlása többnyire együttesen jelentkezik.

Az exogén mitózisgátló anyagok széles körű vizsgálata nagymértékben elősegítette a sejt replikációs folyamatainak megértését. A szerek hatásmechanizmusának felderítése elősegítheti a daganatok kemoterápiás kezelésének hatékonyságát és gyorsabb fejlődését.

## IRODALOM


ABERCROMBIE, M. and AMBROSE, E.: Cancer Res. **22,** 525 (1962).
ALEXANDER, P., SWARCBORT, A., STACEY, K. A.: Biochem. Pharmacol. **2,** 133 (1959).
AUERBACH, C.: Proc. roy. soc. (Edinb.) **B62,** 211 (1946).
BARKA, T.: Exp. Cell Res. **37,** 662 (1965a).
BARKA, T.: Exp. Cell Res. **39,** 355 (1965b).
BASERGA, R.: Life Sciences **5,** 2033 (1966).
BASERGA, R. and HEFFER, S.: Exp. Cell Res. **46,** 571 (1967).
BASERGA, R.: Cell Tiss. Kinet. **1,** 167 (1968).
BASERGA, R., ROVERA, G. and FARBER, J.: In Vitro **7,** 80 (1971).
BENEDECZKY, J. and LAPIS, K.: Acta agronom. Acad. Sci. hung. **17,** 253 (1968).
BHUYAN, B. K. and SMITH, C. G.: Proc. Nat. Acad. Sci. **54,** 566 (1965).
BHUYAN, B. K., SCHEIDT, L. G. and FRASER, T. L.: Cancer Res. **32,** 398 (1972).
BROOKES, P. and LAWLEY, P. D.: Biochem. J. **77,** 478 (1960).
BROOKES, P. and LAWLEY, P. D.: Exp. Cell Res. (Suppl.) **9,** 521 (1963).
BROOKES, P. and LAWLEY, P. D.: J. Cell. Comp. Physiol. **64,** 111 (1964).
BULLOUGH, W. S.: Biol. Rev. **37,** 307 (1962).
BULLOUGH, W. S. and LAURENCE, E. B.: Symp. Zool. Soc. London. **12,** 1 (1964).
BULLOUGH, W. S.: Cancer Res. **25,** 1683 (1965).
BULLOUGH, W. S., LAURENCE, E. B., IVERSEN, O. H. and ELGJO, K.: Nature **214,** 578 (1967).
BULLOUGH, W. S. and LAURENCE, E. B.: Europ. J. Cancer **4,** 607 (1968).
BULLOUGH, W. S. and LAURENCE, E. B.: Europ. J. Cancer **6,** 525 (1970).
BURGER, M. M.: Nature **227,** 170 (1970).
CAMERON, J. L.: Cellular and molecular renewal in the mammalian body. Pp. 45—85. Ed. Cameron, J. L., Thirasher, J. D. Acad. Press. New York and London.
CIKES, M. and FRIBERG, S.: Proc. Nat. Acad. Sci. **68,** 566 (1971).
CONNORS, T. A., JENEY, A. and JONES, M.: Biochem. Pharmacol. **13,** 1545 (1964).
COOPER, H. L. and RUBIN, A. D.: Blood **25,** 1014 (1965).
CREASEY, W. A. and MARKIW, M. E.: Biochim. Biophys. Acta **103,** 635 (1965).
CSUKA, O. and SUGÁR, J.: Cancer **27,** 422 (1971).
DEYSSON G.: Int. Rev. Cytol. **24,** 99 (1968).
DUSTIN, A. P.: Compt. Rend. Assoc. Anat. **33,**, 205 (1938).
EAGLE, H. and LEVINE, E. M.: Nature **213,** 1102 (1967).
ELGJO, K., LAERUM, O. P. and EDGEHILL, W.: Virchows Arch. Abt. B. Zellpath, **8,** 277 (1971).
ELGJO, K., LAERUM, O. P. and EDGEHILL, W.: Virchows Arch. Abt. B. Zellpath. **10,** 229 (1972).
FITZGERALD, Ph. and BREHAUT, L. A.: Exp. Cell. Res. **59,** 27 (1970).
FRANK, W.: Exp. Cell Res. **71,** 238 (1972).
FUJIOKA, M., KOGA, M. and LIEBERMANN, L.: J. Biol. Chem. **238,** 3401 (1963).
GALZIGNA, L.: Nuov. Biorn. Botan. Ital. **68,** 224 (1961).
GARCIA-GIRALT, E., BERUMEN, L. and MACIEIRACOELHO, A.: J. nat. Cancer Inst. **45,** 649 (1970).
GEORGE, P., JURNEY, L. J. and GOLDSTEIN, M. V.: J. Nat. Cancer Inst. **35,** 355 (1965).
HADDOW, A.: The chemical and genetic mechanism of carcinogenesis. II. Biologic alkylating agents. In: The Physiopathology of Cancer (lst edition) Eds.: Homburger, F. and Fishman, W. H., Hoebner Inc., New York, pp. 475—551 (1953).
HAMILTON, T. H.: Proc. Nat. Acad. Sci. **51,** 83 (1964).
HEIDRICH, M. L., RYAN, W. L.: Cancer Res. **30,** 376 (1970).
HEIDRICH, M. L., RYAN, W. L.: Cancer Res. **31,** 1313 (1971).
HODGSON, G.: Proc. Soc. exp. Biol. (N. Y.) **124,** 1045 (1967).
HOLCZINGER, L. and KELLNER, B.: Acta Morph. Acad. Sci. Hung. **3,** 305 (1953).
HONDIUS-BOLDINGH, W. and LAURENCE, E. B.: Europ. J. Biochem. **5**, 191 (1968).
HOWARD, A. and PELC, S. R.: Heredity, Suppl. **6,** 261 (1953).
INSTITORIS, E., HOLCZINGER, L. and BÁNFI, D.: VIIth International Congress of Chemotherapy, Prague, 1971 (Abstract).
IVERSEN, O. H.: In: Homeostatic regulators, CIBA-Symposium p. 29 J. A. Churchill, London, 1969.
JENEY A., KOVÁCS P. és HERNÁDI F.: Kísérl. Orvostud. **16,** 543 (1964).
JOHNSON, H. A. and ROMAN, J. M. V.: Amer. J. Path. **49,** 1 (1966).
JOHNSON, L. D., ABELL, C. W.: Cancer Res. **30,** 2718 (1970).
JONES, R. G. W., RICHARDS, J. F. and BEER, C. J.: Cancer Res. **26,** 882 (1966).
KARNOFSKY, D. A. and CLARKSON, B. D.: Am. Rev. Pharmacol. **3,** 357 (1963).
KELLNER, B. and MATKÓ, L.: Acta Morph. Acad. Sci. Hing. **3,** 125 (1953).
KELLNER, B. and NÉMETH, L.: Z. Krebsforsch. **6,** 165 (1965a.).

KOPPER, L., SZENDE, B., LAPIS, K. and TYIHÁK, E.: Neoplasma **18,** 251 (1971).
KOVÁCS P., JENEY A., NAGY Zs. és HERNÁDI F.: Kísérl. Orvostud. **18,** 60 (1966).
KRAEMER, P. M.: J. Cell Biol. **33,** 197 (1967).
LAHTINARJU, A.: Influence of autolytic and necrotic liver tissue on liver regeneration in rat. — Acta path. Microbiol. Scand. Suppl. **150,** pp. 1—99. (1961).
LAJTHA, L. G., OLIVER, R., ELLIS, F.: Brit. J. Cancer **8,** 367 (1954).
LANGAN, T. A.: J. Biol. Chem. **244.** 5763 (1969).
LAPIS K.: Daganatellenes chemotherapiás szerek hatásának tanulmányozása ultrastrukturális szinten. — Doktori értekezés, Budapest (1967).
LAWLEY, P. D., BROOKES, P.: Exp. Cell Res. (Suppl.) **9,** 512 (1963).
LETTRÉ, H.: Angew. Chem. **63.** 421 (1951).
LINDAHL-KIESSLING, K.: Exp. Cell Res. **70,** 17 (1972).
LOEB, L. A., AGARWAL, S. S. and WOODSIDE, A. M.: Proc. Nat. Acad. Sci. **61,** 827 (1968).
LOEB, L. A., EWALD, J. L. and AGARWAL, S. S.: Cancer Res. **30,** 2514 (1970).
LOVELESS, A. and HOWARTH, S.: Nature **184,** 1780 (1959).
MAJUMDAR, C., TSUKADA, K. and LIEBERMAN, J.: J. Biol. Chem. **242,** 700 (1967).
MALAMUD, D. and BASERGA, R.: Exp. Cell Res. **50,** 581 (1968).
MAURO, F. and MADOC-JONES, H.: Cancer Res. **30,** 1397 (1970).
MAYHEW, E.: J. Gen. Physiol. **49,** 717 (1966).
MEANS, A. R. and HAMILTON, T. H.: Biochim. Biophys. Acta (Aust.) **129,** 432 (1966).
MENDELSOHN, J., SKINNER, A. Sr. and KORNFELD, S.: Proc. 5th leukocyte culture conference, Ottawa, (1970).
NÉMETH L.: A malignus tumorokra ható anyagok kiválogatásának kísérletes módszerei. — Kandidátusi értekezés (1959).
NOTEBOOM, W. D., GORSKI, J.: Proc. Nat. Acad. Sci.: **50,** 250 (1963).
PARAN, M., ICHIKAWA, Y. and SACHS, L.: Proc. Nat. Acad. Sci. **62,** 81—87 (1969).
PARDEE, A. B.: In Vitro **7,** 95 (1971).
PATT, H. M. and QUASTLER, H.: Physiol. Rev. **43,** 357 (1963).
PAUKOVITS. W. R.: Cell Tiss. Kinet. **4,** 539 (1971).
PAUKOVITS, W. R.: Granulocytic Chalone: Purification, chemical properties and target cells in the bone marrow. — Fifth Meeting of European Study Group for Cell Proliferation, Sandefjord, (1972).
PÁLYI I.: Daganatellenes szerek kiválogatásának módszerei és hatásmódjuk vizsgálata szövettenyészetekben. — Kandidátusi értekezés, Budapest (1969).
PLAGEMANN, P. G. V., WARD, G. A., MAKY, B. W. S. and KORBECKI, H.: J. Cell Physiol. **73,** 233 (1969).
POGO, B. G. T., AUFREY, V. G., MIRSKY, A. E.: Proc. Nat. Acad. Sci. **55,** 805 (1966).
PRESCOTT, D. M.: Cancer Res. **28,** 1815 (1968).
QUAGLINO, D., COWLING, D. C., HAYHOE, F. G. J.: Brit. J. Haemat. **10,** 417 (1964).
QUARTEL, M. R. and KAPLAN, J. G.: Exp. Cell Res. **63.** 230 (1970).
RABINOVITZ, Y., WONG, P. and WILHITE, B. A.: Blood **35,** 236 (1970).
REICH, E. and GOLDBERG, I. H.: Progr. Nucleic Acid Res. Mol. Biol. **3,** 183 (1964).
ROSS, W. C. J.: Biological Alkylating Agents. Butterworths, London (1962).
RUSCH, G. P.: Advanc. Cell Biol. **1,** 297 (1970).
RYTÖMAA, T. and KIVINIEMI, K.: In: Control of Cellular growth in adult organisms. p. 106. — Ed.: Teir, H. and Rytömaa, T. Academic Press, London and New York, (1967).
RYTÖMAA, T. and KIVINIEMI, K.: Cell Tiss. Kinet. **1,** 329 (1968).
SAUAIA, H. and MAZIA, D.: Pathol. Biol. Semaine Hop. **9,** 473 (1961).
SASAKI, T., LITWACK, G. and BASERGA, R.: J. Biol. Chem. **244,** 4831 (1969).
SELLEI, C., ECKHARDT, S. and NÉMETH, L.: Chemotherapy of neoplastic diseases. — Akadémiai Kiadó, Budapest (1970).
SELYE, M., VEILLEUX, R. and CANTIN, M.: Science **133,** 44 (1961).
SHEPPARD, J. R.: Proc. Nat. Acad. Sci. **68,** 1316 (1971).
SHEPPARD, J. R.: Nature, New Biology **236,** 14 (1972).
SIVAK, A., RAY, F., VAN DUUREN: Cancer Res. **29,** 624 (1969).
SPALDING, J., KAJIWARA, K. and MUELLER, G. C.: Proc. Nat. Acad. Sci. **55,** 1535 (1966).
SUGÁR, J. and KELLNER, B.: Acta Morph. Acad. Sci. Hung. **3,** 233 (1953).
SUGÁR, J., CSUKA, O. and TÓTH, J.: J. Histochem. Cytochem. **16,** 678 (1968).
SUGÁR J.: A sejtalteratio vizsgálata a carcinogenesis folyamán és a chemotherapiás szerekkel károsított daganatokban. — Doktori értekezés (1968).
SUGÁR, J., PÁLYI, I. and GYESKÓ, A.: Fift Hungarian Conference for Therapy and Pharmacological Res. Akad. Kiadó, Budapest, 517 (1971).

SUGÁR J., CSUKA, O. and PÁLYI, I.: VIIth International Congress of Chemotherapy, Prague (1971) (Abstract).
SUGÁR J. és CSUKA O.: Magy. Onkol. **16,** 21 (1972).
SUTHERLAND, E. W. and RALL, T. W.: J. Biol. Chem. **2232,** 1077 (1958).
SUTHERLAND, E. W.: Ann. Rev. Biochem. **37,** 149 (1968).
SZENTIRMAY, Z., GYESKÓ, A. and SUGÁR, J.: Neoplasma (1972). In press.
SZENT-GYÖRGYI, A.: Science **149,** 34 (1965).
TOBEY, R. A., PETERSEN, D. F. and ANDERSON, E. C.: In: The Cell cycle and cancer. Pp. 309—353. — Ed.: Baserga, R. M. Dekker Inc., New York. (1971).
TODARO, G. J., LAZAR, G. K., GREEN, H.: J. cell. comp. Physiol. **66,** 325 (1965).
TRAMS, E. G., NADKARNI, M. V. and SMITH, P. K.: Cancer Res. **21,** 560 (1961a).
TRAMS, E. G., NADKARNI, M. V. and SMITH, P. K.: Cancer Res. **21,** 567 (1961b).
TROLL, J. E.: Science **169,** 1211 (1970).
VENITT, S., BROOKES, P. and LAWLEY, P. D.: Biochim. Biophys. Acta (Abstr.) **155,** 521 (1968).
VOORHEES, J. J., DUELL, E. A., BASS, L. J. and HARRELL, R. E.: Fifth Meeting of European Study Group for Cell Proliferation, Sandefjord. Norway, (1972).
WARWICK, G. P.: Cancer Res. **23,** 1315 (1963).
WEISS, P. and KAVANAU, J. L.: J. Gen. Physiol. **41,** 1 (1957).
WHEELER, G.: Cancer Res. **22,** 651 (1962).
WILSON, J. W. and LEDUC, E. H. Growth **14,** 31 (1950).
YOUNG, J. and ROCHSTEIN, A.: J. Gen. Physiol. **50,** 917 (1967).

# A NÖVÉNYI SEJTOSZTÓDÁS DINAMIKÁJA

FRIDVALSZKY LORÁND

ELTE Alkalmazott Növénytani és Szövetfejlődéstani Tanszék Elektronmikroszkóp Laboratóriuma, Budapest—Göd

## Bevezetés

A sejtosztódás éppen azon folyamatok egyike, melynek általános formái (mitózis, meiózis) mind strukturális és funkcionális sajátságai alapvető vonásaiban, mind következményeit tekintve azonosak a növényekben és az állatokban. Így a mitózis morfológiailag jól ismert fázisai során, az interfázis S szakaszában replikálódás révén megkétszereződött DNS állomány és az ezzel együtt megduplázódott kromoszómák (testvér kromatidák) hosszabb-rövidebb, még ugyancsak az interfázisba tartozó G 2 szakasz után elválnak egymástól és mind mennyiségi, mind pedig minőségi vonatkozásban egyenlően osztódnak el a két utódsejt között. Ezt az eloszlást olyan mechanizmus, illetve dinamizmus végzi, melynek morfológiai alapját nagyobbrészt citoplazmatikus eredetű, sajátos ultrastruktúrájú, időleges képződmény, az ún. mitotikus apparátus, más néven magorsó képezi. A meiozissal pedig — normális körülmények között — elmaradhatatlanul együtt jár a homológ kromoszómák párosodása, az itt meglehetősen hosszan tartó és komplikált profázis alatt. A kromoszóma párosodásnak két szempontból van általános jelentősége, illetve következménye. Egyrészt a következő utódsejtek génösszetétele a szelvénykicserélődések (crossing over), valamint a homolog kromoszómák szabad kombinálódása következtében a változatok igen sok lehetőségét rejti magában, amelynek az öröklődő tulajdonságok kombinációjában van igen nagy szerepe. Másrészt a metafázisban és az anafázisban, a fellépő magorsó mechanizmus következtében, a homológpárok tagjai, tehát „teljes", két kromatidás kromoszómák válnak el egymástól, ami a kromoszómaszám redukciójához, tehát a haploid sejtmagok létrejöttéhez vezet.

Az említett általános alapelvek szigorú azonossága mellett azonban a növényi sejtosztódásoknak vannak olyan strukturális és funkcionális sajátosságai, továbbá szabályozási mechanizmusuknak olyan vonásai és módozatai, amelyek a növényvilág tagjainak nagy többségére jellemzőek és ezek a növényi sejt felépítésének bizonyos sajátságaival függnek össze, mint pl. a szilárd sejtfal létezése, vagy a magasabb rendű növényekben a centriolumok hiánya. Nem hagyható azonban említés nélkül az a tény sem, hogy a sejtosztódás egyes részletfolyamataiban kisebb-nagyobb különbségek ismerhetők fel

a növényvilág különböző csoportjaiban. Főként a különféle szaporítósejtek keletkezését megelőző, illetve kísérő osztódásokban nagy a változatosság (MÜHLDORF 1951). E helyen nem célunk ez utóbbiak ismertetése, hanem a növényi sejtosztódás olyan alapvető és általánosabb jelenségeivel kívánunk foglalkozni, amelyekben az újabb növénysejttani kutatások jelentősebb eredményekre, vagy elképzelésekre vezettek. E problémakörrel, illetve annak egyes részleteivel több kitűnő összefoglaló munka is foglalkozik az újabb irodalomban, így többek között: MAZIA 1961, SITTE 1965, BAJER 1965, WENT 1966, CLOWES—JUNIPER 1968, NEWCOMB 1969, BRINKLEY—STUBBLEFIELD 1970, LEDBETTER—PORTER 1970, LUYKX 1970, NINNEMANN 1971 stb.

A sorozatosan osztódó ún. merisztéma sejtek teljes életciklusa három szakaszra tagolódik: 1. az interfázisra, amelyben a mag DNS állománya és ezzel együtt a kromoszóma garnitúrája identifikusan megkettőződik; 2. a magosztódásra, vagy kariokinezisre, melynek során a testvérkromoszómák (testvérkromatidák) egymástól szétválnak és két új sejtmagot alakítanak ki (mitózis); 3. a sejtosztódásra, vagy citokinezisre, melyben sejtfalképződés révén a sejt citoplazmája is kétfelé választódik és így végül két új sejt keletkezik. Az életciklusnak e három szakasza a merisztémaszövetek sejtjeiben, mint amilyenek pl. a hajtás- és gyökértenyészőkúpot alkotják, törvényszerűen követik egymást. A sejtfejlődésnek azonban számos olyan esete ismert, mind az alacsonyabbrendű, mind a magasabbrendű növények körében, ahol a teljes életciklus nem megy végbe, vagy pedig annak egyes szakaszai nem közvetlenül követik egymást. E tekintetben a következő jellemző példák sorolhatók fel. Politén, tehát óriás kromoszómák előfordulása embriózsákok antipod sejtjeiben azt bizonyítja, hogy többszörös DNS szintézis és ezzel ismételt kromoméma képződés ment végbe anélkül, hogy azok különváltak volna s így strukturálisan valójában új kromatidák, illetve kromoszómák keletkeztek volna. Ebben az esetben tehát az interfázis S szakasza sem zajlott le teljesen, legalábbis strukturális vonatkozásban. Az endomitózis esetében a DNS és a kromoszóma kettőződés következik be, tehát kimutathatóan csak az interfázis S szakaszát éli át a sejt, mégpedig gyakran ismételten és utána differenciálódik. Az ilyen sejtek természetesen poliploidok és úgy látszik a növényi szervezet szöveteinek differenciálódásában ez nem is ritka, sőt esetenként törvényszerű, pl. szőrökké fejlődő sejtek, ún. trichoblasztok differenciálódását gyakran előzi meg endomitózis (GEITLER 1953). A sorozatos kariokinezist nem követi citokinezis pl. számos magvas növény endospermiumának kialakulásakor és a cönoblaszt szervezetű algák és gombák egyedfejlődésének vegetatív szakaszában. Így sok sejtmagvú ún. polienergidás sejtek jönnek létre. A citokinezis jóval a kariokinezis után következik be, ugyancsak bizonyos növények endospermiumában, vagy polienergidás cönoblaszt szervezetek spóraképzésekor. Az említett négy típusa a sejtfejlődésnek arra vall, hogy az életciklus egyes szakaszai általában ugyan előfeltételei a rájuk következő létrejöttének, de

nem közvetlen kiváltói, hanem itt további gátló, vagy aktiváló, tehát szabályozó tényezőknek kell közrejátszani.

## Az interfázis

Az interfázis mint ismeretes, általában a kromoszómánként egy kromatidás és fele DNS tartalmú G 1 szakaszra, a DNS szintézist és kromatida (kromoszóma) kettőződést magába foglaló S szakaszra, végül a kromoszómánként már két kromatidás, a kétszeres DNS-t tartalmazó G 2 szakaszra tagolódik. A mitózisos sejtciklus esetében a G 1 szakasz 6—12 órát, az S szakasz 6—8 órát, a G 2 szakasz 4—8 órát szokott igénybe venni. Ezektől a leggyakoribb időtartamoktól számos esetben kisebb-nagyobb eltérés mutatkozik. Érdekes az, hogy még ugyanazon gyökércsúcs különböző merisztématájaiban is nagy, sőt jellemző eltéréseket észleltek, főként a G 1 szakaszt illetően (Clowes 1965). Így pl a Zea gyökércsúcsában míg a sztéle iniciálisok G 1 tartama 2 óra, addig az ún. nyugvó centrumban levő iniciálisoké 151 óra. Ez magyarázatot nyújt arra a régebbi megfigyelésre, hogy a különböző merisztématájakban más a mitózisgyakoriság és hogy a nyugvó centrum setjei nagyon ritkán osztódnak. Ugyanakkor az is kiderült, hogy a gyökérsüveg iniciálisokban, ahol a legnagyobb a mitózisgyakoriság a G 1 szakasz kimarad, a mitózis telofázisát mindját az interfázis S szakasza követi A G 2 szakasz kimaradására is van példa. Ezzel kapcsolatban felmerül a kérdés, hogy egy előző szakasz mennyiben szükségszerű egy másik bekövetkeztéhez. A G 1 és G 2-től már bebizonyosodott, hogy nem nélkülözhetetlen. A DNS replikációja, tehát az S szakasz mindesetre előfeltétele annak, hogy mitózis után életképes utódsejtek jöjjenek létre. Ennek ellenére nem mondható, hogy az S szakasz, azaz a DNS szintézis minden további nélkül kezdeményezője lenne a magosztódásnak, mint azt az előzőekben már említett politén kromoszómák és az endomitózisok esetei mutatják. Sőt egyes észlelések arra engednek következtetni, hogy a DNS szintézis esetleg még csak nem is elengedhetetlen feltétele a mitózis megindulásának. Találtak ugyanis olyan Tradescantia mutánsokat, ahol egyes sejtek kromoszómái egy kromatidások voltak, ami az S szakasz kimaradására vall, és ennek ellenére a mitózis megkezdődött (Östergen et al. 1966).

Az interfázis három szakasza közül érthetően legfontosabb, időbeileg legjobban definiálható, biokémiailag legjellemzőbb és legaktívabb az S szakasz. Ezt legpregnánsabban azok az autoradiográfiás kísérletek mutatták, melyeket triciummal jelzett timidinnel végeztek és amelyekben a radioaktív timidin beépülése határozottan jelezte a DNS szintézis idejét és helyét, továbbá kolchicines kezeléssel kombinálva egyben bizonyította a DNS szemikonzervatív replikálódását (Taylor et al. 1957). Az S szakasszal kapcsolatban felmerült a DNS replikálódás és a kromoszóma (kromatida) kettőződés viszonya,

mivel a kromoszóma nem kizárólag DNS-ből áll, hanem eltekintve kisebb mennyiségű egyéb anyagoktól, RNS-ből és bázikus fehérjékből, főképpen hisztonokból is, és éppen ez utóbbiaknak, minden jel szerint, igen fontos szerepe van a kromoszóma szerkezetének kialakításában és a génműködés szabályozásában. A DNS replikáció, tehát bár lényege a kromoszóma duplikációnak, azonban mégis csak egy része annak. A DNS szintézis és a kromoszóma (kromatida) kettőződés egyidejűségét alátámasztják azok az eredmények, melyeket Vicia gyökércsúcs röntgensugár-kezelésénél kaptak. Ha a besugárzás az S szakasz előtt történt, úgy később a mitózisban a sérült kromoszóma mindkét kromatidája törött volt. Az S szakasz után történő besugárzásnál, sérülés esetén rendszerint csak az egyik kromatida törése volt észlelhető. További pontosabb kísérletek pedig arra utaltak, hogy a kromoszóma kettőződés már a DNS szintézis kezdeti szakaszában végbemegy, mert az S szakasz elején végzett besugázás is többnyire csak az egyik kromatida törését idézte elő. E kísérletekben tehát a kromoszómák már az S szakasz kezdetén két kromatidából álló képződményként viselkedtek (Wolf—Luippold 1964). Egybevágnak ezzel a mikrofotometriás, autoradiográfiás és biokémiai vizsgálatok eredményei, melyek szerint a hisztonszintézis az egész interfázis alatt, így a DNS szintézissel egyidejűleg is intenzíven folyik, sőt a fehérjeképződés fő része kicsivel megelőzi a DNS replikálódását. Mindenesetre úgy látszik, hogy a DNS replikációja nem előfeltétele a hisztonszintézisnek.

Az interfázisos sejtmag struktúráját, szemben az osztódó maggal az határozza meg, hogy a kromoszómák erősen kinyúlt, nagymértékben despiralizált állapotban vannak s így egyediségük mikroszkóposan nem ismerhető fel (Tschermak—Woess 1963). A fonálgombolyagnak tűnő, Feulgen pozitív kromatin állomány, mely sok esetben, pl. a liliomfélékben, élő sejtekben is jól látható, az erősen kinyúlt, két kromatidás kromoszómákat képviseli (1. kép). Az ilyen állapotú kromoszómákat, illetve kromatidákat szokás kromonémáknak nevezni. A kromonéma hosszában felismerhető eukromatikus és heterokromatikus részletek is nem minőségileg, hanem csak a spiralizálódás fokában térnek el egymástól. Valószínűen ezzel összefüggésben a replikációs aktivitásukban és idejükben is különböznek egymástól, az eukromatikus szakaszban előbb és gyorsabban történik a DNS szintézis, mint a heterokromatikusban (Lima-De-Faria 1969).

## A profázis (mitózis, meiózis)

A morfológiailag „nyugvónak" tűnő interfázis végét, illetve a kariokinézis profázisának kezdetét dinamikusan az jelzi, hogy a kromonéma állapotú, kétkromatidás kromoszómák mozogni kezdenek, ami idősűrítéses mikrokinematográfiás felvételeken jól látható (2. kép). A kromoszómáknak ez a mozgása autonom, aktív és fokozatos felcsavarodásukkal, spiralizációjukkal

függ össze, amely a profázis végére a maximumát éri el és ezzel a kromoszómákat ún. transzport állapotba hozza. Ebben az állapotban a legkisebb a veszélye annak, hogy a további metafázisos és anafázisos mozgásaiknál esetleg összeütközések, egymásba akadások, és ezzel járó sérülések következzenek be. A spiralizálódás mechanizmusát illetően csak feltevések vannak, de a hisztonok minden bizonnyal fontos szerepet játszanak benne. Itt temészetesen előtérbe kerül a kromoszóma finomszerkezetének még vitatott problémája (egyköteges — többköteges felépítés), amelyre azonban itt nem térünk ki. Egyköteges felépítés esetén, az egyik feltételezés szerint, a kromoszóma középső és széli részei között kontraktilitás tekintetében különbség van és az eltérő összehúzódás idézné elő a felcsavarodást (TAYLOR 1957).

A kísérletes vizsgálatok szerint a kromoszóma spiralizációjában és kontrakciójában főként a DNS és a hisztonok kölcsönhatásának, illetve a felületen levő bázisos fehérjemolekulák töltésviszonyainak és azok eloszlásának lehet szerepe, amelyet viszont a környezet is befolyásol. Egy ilyen elképzelés szerint a DNS kettős spirálok hisztontagokkal lennének összekötve, melyek közé a kromoszóma kinyújtott (kromonéma) állapotában, nem hiszton fehérjék illeszkednének, megakadályozva a DNS foszfátcsoportjainak és a pozitív töltésű hisztoncsoportoknak egymással való reagálását. A környezet ionviszonyainak már kisebb megváltozása is előidézheti az egyéb fehérjék leválását és ezzel a DNS-hiszton kondenzációját (ANDERSON 1956).

A profázis késői szakaszában, mintegy annak végét jelezve, tűnik el a maghártya. Mint azt a Haemanthus endospermiumáról készített mikrokinematográfiás felvételek mutatták (2. kép), meglehetősen gyorsan, fél—két perc alatt (BAJER 1965). Az elektronmikroszkópos vizsgálatok pedig demonstrálták, hogy a maghártya feldarabolódásáról van szó, mely valószínűleg a pórusoknál kezdődik, nem pedig feloldódásról, mint azt a korábbi citológiai irodalom emlegette (PORTER—MACHADO 1960, PORTER—LEDBETTER 1970). A maghártya megszűnése azonban nem feltétele a mitózis továbbmenetelének. Merkaptofenol hatására a maghártya megmaradt, a kromoszómák mégis tovább kontrahálódtak és átmentek az anafázisba (MAZIA 1961). Egyébként bizonyos algák, gombák és mohák esetében a normális magosztódás a maghártya szétesése nélkül megy végbe (3. kép).

A nukleolusz, amely mint ismeretes, a riboszomális RNS szintézisének helye, rendszerint ugyancsak eltűnik a profázis késői szakaszában. A nukleoláris RNS szintézis azonban úgy látszik független a kromoszomális RNS szintézistől, mert pl. a Zea pollenanyasejtjeiben is, a profázis időtartama alatt, szünetel a nukleoláris RNS szintézise, jóllehet maga a nukleolusz itt megmarad. Ebből is arra lehet következtetni, hogy a nukleolusz tevékenységére a kariokinezisben nincs szükség.

A mitózis és meiozis viszonyát illetően legérdekesebb probléma az, hogy a kariokinezist megelőzően, mikor és milyen tényező, vagy tényezők

döntik el a magosztódás típusát. A meiózis ideje és helye ontogenetikailag jól definiált. A növényvilágban általában a spóraanyagsejtek, illetve a magvas növényeknél az ezeknek megfelelő „pollenanyasejtek" és embriózsák-anyasejtek osztódnak redukciósan. Így a spórák, a pollenszemek és a primér embriózsáksejt keletkezik meiozissal, nem pedig az ivarsejtek, mint az állatvilágban. Néhány újabb kísérleti eredményből arra lehet következtetni, hogy a „döntés" e tekintetben az interfázis közepén, vagy végén történik. Ha Lilium spóraanyasejteket az S szakasz vége felé, vagy a G 2 szakaszban a portokból kivették és táptalajon tenyésztették, meiózis helyett mitotikusan osztódtak (STERN 1969, STERN—HOTTA 1969). Eszerint a DNS replikálódásakor, sőt még a G 2 szakasz egy részében sincs irreverzibilisen eldöntve a kariokinezis típusa. Ha viszont már a meiozis profázisában lettek táptalajra helyezve a pollenanyasejtek (helyesebben spóraanyasejtek), akkor már redukciósan osztódtak.

A meiózis, mechanizmusát tekintve, főként a hosszadalmas, gyakran napokig, olykor hetekig, esetleg hónapig tartó és rendkívül bonyolult profázisában tér el a mitózistól. Ebben is a legtöbb figyelmet érdemlő probléma a homológ kromoszómák meghatározott helyeken történő párosodása, a zigotén stádium, vagy a szinapszis, mely a homolog kromoszóma, illetve kromatida részletek kicserélődését vonja maga után (szelvénykicserélődés, crossing over). A párosodás létrejöttében úgy tűnik, az ún. szinaptikus komplexnek van döntő szerepe, melynek ultrastrukturális viszonyaiba is sikerült bizonyos mértékig betekinteni (MOSES 1964). A szinaptikus komplex a párodosó kromoszómák tengelyében végighúzódó, lapos 200 Å vastag fibrilláris struktúrájú erősen elektrondenz axiális képződmény, melyből, arra merőleges irányban, kb. 70 Å vastag fibrillumok nyúlnak ki, beágyazódva egy kevésbé elektrondenz állományba. A párosodó kromoszómák ultravékony metszetein a szinaptikus komplex egymással szemben elhelyezkedő kettős képződménynek látszik, (4. kép). Az enzimes emésztési kísérletek szerint a tengelyi része fehérjéből, a kinyúló fibrillumok főként DNS-ből állnak. Az egymásfelé néző oldalakról kinyúló fibrillumok középen találkoznak. A fibrillumok találkozási helyét, a két tengelyi rész között, egy kissé sötétebb sáv jelzi. Feltételezhető, hogy itt kerül a két homolog kromoszóma, illetve kromatida DNS állománya olyan szoros kapcsolatba egymással, amely végül szelvénykicserélődéshez vezet.

A vázolt strukturális folyamattal jól összhangban áll az a Lilium és Trillium pollenanyasejtek biokémiai és autoradiográfiás vizsgálata során kapott eredmény, mely szerint a meiozis profázisában, éspedig éppen a zigotén és pachitén stádiumában ugyancsak van DNS szintézis, bár ennek aránya lényegesen kisebb, mint az interfázis S szakaszában. Az is figyelemre méltó körülmény, hogy a zigotén DNS-e jellemzően más bázisösszetételű, mint az S fázis DNS-e. A pachitén DNS viszont az S fáziséhoz hasonló (STERN—HOTTE 1969). Ez a felismerés elsősorban azért tűnt lényegesnek, mert megmagyarázta a szinapszisban bekövetkező kromoszóma, illetve kromatida

törések reparálódásának lehetőségét. A továbbiakban az is kiderült, hogy a zigotén DNS képződése előfeltétele a kromoszóma párosodásnak és a meiozis további lefolyásának. Ha a zigotén stádium kezdetén DNS inhibitorral kezelték a sejteket a meiózis leállt, illetve feltűnő abnormitások mutatkoztak. Az elektronmikroszkópos vizsgálatok szerint ilyenkor a szinaptikus komplex sem alakult ki. Egy tetszetős feltevés szerint a zigotén DNS-e a párosodó homolog kromoszómák sajátos strukturális tengelyi képződményének kialakításában, a pachitén DNS pedig a kromatidatörések reparálásában részes (STERN 1969). A kromoszóma finomszerkezetére vonatkozó elgondolások (TAYLOR 1963) és a fenti újabb kísérleti eredmények alapján a mitózis, illetve meiózis determinációjára és a homolog kromoszómák párosodására vonatkozóan az alábbi hipotetikus magyarázatot adták (STERN—HOTTA 1969). A kromoszómának már említett és a szinaptikus komplex kialakításában részes axiális képződménye, mely a centromért is tartalmazza a mitózis esetében a kromoszóma osztódás előtt replikálódnék, a meiózisban viszont csak utána. Mivel a centromer kettőződése előfeltétele a homolog kromoszómák későbbi szétválásának, ezért az axiális képződmény replikálódásának ideje döntené el, hogy mitózis, vagy meiózis következik be. A meiózis esetén, a zigotén stádiumban az axiális képződmény speciális DNS szintézise révén alakulnak ki a szinaptikus komplexek és ezzel a kiazmák oly módon, hogy a homolog kromoszómák meghatározott és egymásnak megfelelő szakaszain az axiális képződményekben komplementer DNS szálak szintetizálódnának, melyek egymással kapcsolatba lépve molekuláris szinten valósítanák meg a párosodást. Megjegyzendő még, hogy a fehérjeszintézis is feltűnően, sőt jellemzően változik a meiozis folyamán, mint azt a Lilium pollenanyasejtjeiben kimutatták (HOTTA et al. 1968). A zigotén és pachitén stádiumban lényegesen emelkedik bizonyos, csak ezekre a szakaszokra jellemző fehérjék szintézise, amely jogot ad annak feltételezésére, hogy ezek a specifikus proteinek szerepet játszanak a homolog kromoszómák párosodásában, illetve e folyamat során létrejött kapcsolatok időleges stabilizálásában.

## Magorsó; metafázis, anafázis

A profázis végén, már a maghártya destrukcióját megelőzően jelenik meg a sejt nagy részére kiterjedő, orsó alakú, két polusú, fibrilláris szerkezetű képződmény, az ún. magorsó, más néven mitotikus apparátus, melynek kétségtelenül döntő szerepe van a kromoszómáknak a metafázisra jellemző elrendezésében, majd az anafázisban a testvér kromatidáknak (meiózis esetében a homolog kromoszómáknak) a sejtpólusok felé való továbbításában. Rögzített sejtekben a fénymikroszkóppal felismerhető szerkezet lényegesen finomabb szubmikroszkópos struktúra denaturációjának az eredménye (5. kép). Élő sejtekben, finomított polarizációs mikroszkópos technikával mutatható

ki mint pozitív kettős törésű rostok kötegei (INOUÉ—BAYER 1961, INOUÉ 1964, DIETZT 1962) (6. kép). A glutáraldehiddel rögzített anyagokon végzett elektronmikroszkópos vizsgálatok azt bizonyították, hogy a magorsó ultrastrukturális elemei valójában mikrotubulusok, amelyek nem osztódó sejtek citoplazmájában is számos esetben kimutathatók (LEDBETTER—PORTER 1964, 1970). (3. és 7. kép.)

A magorsó kialakulása, mint ismeretes, minden olyan sejtben, melyben centriólum is van, összefüggésben áll ezen sejtorganellummal, mely felépítésében a mikrotubulusokhoz hasonló filamentumok is részt vesznek szabályszerű elrendeződésben (3. kép). A magasabbrendű növények sejtjeiben azonban nem sikerült centriolumok kimutatni annak ellenére, hogy a magosztódáskor szabályos magorsó jön létre. Sokáig vitatott volt, hogy vajon nincsenek, vagy csak a nem megfelelő preparálás miatt nem láthatók. Jelenlegi ismereteink szerint azokban a növénycsoportokban, melyekben csillókkal, vagy ostorokkal rendelkező sejt már nem fordul elő a szervezetben, nincs centriólum. Ezek a növények pedig a zárvatermők és a nyitvatermők legfejlettebb típusai, a fenyők. Az ősibb nyitvatermő növények bizonyos sejtjeiben már kimutatható centriolum, ezeknek viszont a hímivarsejtjei még csillangókkal mozognak, hasonlóképpen a harasztokban és a mohákban. Ezt a megállapítást az a tény teszi elfogadhatóvá, hogy a centriólumok, valamint az ostorok és csillók felépítése, főképpen az alapi test ultrastruktúrája tekintetében, nagyon hasonló, sőt az mondható, hogy mintegy azonos eredetű organellumokról van szó. Mindezekből viszont az is következik, hogy a magorsó kialakulásához nem feltétlenül szükséges a centriolum. Bizonyítja ezt az is, hogy olyan növényeknél, melyeknek egyébként csillangós ivarsejtjeik, spermatozóidáik vannak, a vegetatív sejtjeiben nincs centriólumuk.

A magorsót kétféle rostok alkotják, az egyik pólustól a másikig húzódó ún. pólusrostok és a kromoszóma centromérijéig terjedő ún. kromoszómarostok, vagy húzórostok. A magorsó kialakulását és működését, élő állapotban, a *Haemanthus katherinae* tenyésztett endospermiumsejtjein tanulmányozták legbehatóbban különböző mikroszkópos módszerekkel és mikrokinematográfiával (BAJER 1965, 1966). (2. és 6. kép.) Ezzel kapcsolatban néhány megállapítást emelünk ki. Az orsó kialakulásának megindulását a maghártyán kívül egy ún. „világos zóna" megjelenése jelzi. Ez 2—6 órát vesz igénybe. A világos zóna maximális kiterjedésekor a maghártya fél—két perc alatt szétesik. Ekkor szinte azonos pillanatban lép kapcsolatba minden kromoszóma a húzórostokkal. Ez a kapcsolat gyakran nem mindjárt a centromérnél jön létre, amit a kromoszómáknak ide-oda mozgása, az ún. neocentrikus aktivitás jelez. Kb. 10 perc elteltével már minden kromoszóma, ill. kromatida, a centromérjnél kapcsolódik a húzórosthoz és ezen pontjukkal beállnak, mintegy rögzítődnek a magorsó egyenlítői síkjában. Ez a jellegzetes metafázisos állapot. A polarizációs mikroszkópos megfigyelések szerint a kromószoma rostok erőseb

ben, a pólusrostok gyengébben kettőstörőek. A kettőstörés a pólusok felé fokozatosan csökken, a pólusoknál pedig már nem mutatható ki. Az anafázis kezdetekor a testvérkromatidák mozgása és elválása egyszerre, szinte azonos pillanatban indul meg, ami a mozgató mechanizmus egységes irányítására vall. Az anafázisban, amely 5—10 percig tart, a kromatidák passzívan mozognak, láthatóan a húzórostok működése következtében. Közben az egész magorsó hosszában megnyúlik. Korábban úgy vélték, hogy a húzórostok kontrakciója miatt következik be a kromatidák vándorlása, melynek lehetőségét alátámasztotta a rostok pozitív kettős törése, ami hosszanti irányba rendezett finomszerkezetre vall. E feltevés azonban tévesnek bizonyult. A magorsómechanizmus működése folyamán ugyanis egyrészt nem mutatható ki a húzórostok megvastagodása, másrészt viszont, élő sejtekben, megfigyelhető volt e rostoknak a pólusok felé való haladása.

A magorsó-mechanizmust, illetve az anafázisos kromoszómamozgás dinamikáját más megvilágításba helyezték a mikrotubulusokra vonatkozó újabb ultrastrukturális és biokémiai eredmények (Gall 1966, Kiefer et al 1966, Marantz 1969, Newcomb 1969, Brinkley—Stubblefield 1970). A mikrotubulusok átlagosan 240 Å átmérőjű, több mikron hosszúságot is elérő képződmények, melyek külső részét, mintegy a falát kb. 80 Å széles, erősen elektron elnyelő anyag alkotja, a belsejét pedig világosabb állomány tölti ki. A mikrotubulus elektrondenz fala keresztmetszetben, nagyfelbontású felvételeken, 13 globuláris egységből állónak látszik, melyek átmérője egyenként 40—50 Å (8. kép). E részecskék, egymás mellé sorakozva, valójában szubfilamentumokat alkotnak, melyek lapos spirálban haladva építik fel a mikrotubulus falát (9. kép). Ez az anyag, kémiai szempontból, 60 000 molekulasúlyú fehérjének bizonyult és a tubulin nevet kapta. Az elektronmikroszkópban látható partikulumok e fehérje óriásmolekulái. A kémiai vizsgálatok azt is kimutatták, hogy a tubulin molekulák már a magosztódás előtt szintetizálódnak a citoplazmában és a polimerizálódásuk eredményezi a mikrotubulus keletkezését. A kolchicin régóta ismert mitózisgátló hatása éppen azon alapszik, hogy a tubulin molekulákhoz kötődve megakadályozza azok polimerizációját. Az is kiderült, hogy a mikrotubulusok képződése és destrukciója, azaz a tubulin polimerizációja és depolimerizációja nagyon labilis folyamat, kémiai ágensekre, sugárzásra és hőre is rendkívül érzékeny. Ez a körülmény magyarázza meg azt a korábbi megfigyelést is, hogy alacsony hőmérsékleten a magorsó kettős törése megszűnik, normális hőmérsékleten pedig újra helyreáll. Ezek az észlelések is arra vallanak, hogy a mikrotubulusok tubulin egységei a kérdéses citoplazmában a mikrotubulus képződést megelőzően is jelen vannak. A megfelelő stádiumokban készített elektronmikroszkópos felvételekből megállapítható, hogy a kromoszómarostok mikrotubulusai közvetlen kapcsolatban állnak egy-egy kromatida centromérjével (10. és 11. kép), másik a pólus felé irányuló végük viszont szabadon végződik a pólus közelében (Manton 1964,

HARRIS—BAJER 1965, PICKETT-HEAPS—NORTCOTE 1966, CRONSHAW—ESAU 1968). Az említett megfigyelések arra a feltevésre vezettek, hogy a mikrotubulusok a centromértől kiindulóan polimerizálódnak. Az elmondottak alapján a kromoszómarostok működési mechanizmusa és ezzel a metafázis és anafázis dinamikája úgy képzelhető el, hogy a centromértől képződő mikrotubulusok, a pólus közeléhez jutva, a metafázisban dinamikus egyensúlyba kerülnek és rögzítik a kromoszómákat (helyesebben kromatidákat) a magorsó középsíkjában. Az anafázis megindulása azt jelenti, hogy a mikrotubulusok depolimerizációja túlsúlyba kerül a pólusok felől, ami viszont arra vezet, hogy a mikrotubulusok egyre rövidülnek és a pólusokhoz gyülekeznek, magukkal húzva a kromatidákat. Tekintettel a mikrotubulusok spirális felépítésére, bizonyos meggondolások alapján feltételezhető, hogy e folyamat közben a mikrotubulusok forgásban vannak.

A centromér szerepe a mikrotubulus képzésében még nem tisztázott. Említésre méltó az a hipotézis (BRINKLEY—STUBBLEFIELD 1970), amely szerint a mikrotubulus a dohánymozaik vírushoz hasonlóan, RNS vázat tartalmazna. Ennek az RNS-nek a szintézisét pedig a centromérben levő DNS irányítaná. E feltevéssel kapcsolatban megjegyzendő, hogy már vannak olyan adatok, amelyek a centromér DNS tartalmára utalnak, sőt bizonyos jelek a mikrotubulusok RNS tartalmára is. Ha e feltételezéseket elfogadjuk, akkor ebben az esetben a centromér tulajdonképpen a mikrotubulus-képzés génje lenne, mely érthetően éppen a kariokinezis alatt aktiválódik, amikor a kromoszóma egyéb tájai erősen kontrahált, inaktív állapotban vannak.

A pólusrostokat alkotó mikrotubulusok szerepe még kevéssé világos. Az látható, hogy olyan teret alakítanak ki a citoplazmában, amelyben nagyobb organellumok, mint mitokondriumok, plasztiszok nincsenek (12. kép). Csupán endoplazmatikus retikulum töredékek, kisebb vezikulumok és riboszómák találhatók közöttük. Feltételezhető az is, hogy az orsórostok összessége egy térbeli merev rendszert alkot, amely mintegy orientáló szerepet tölt be a húzórostok mozgásában. Az orsórostok azon részletei, amelyek az egymástól távolodó kromatidák között maradnak, továbbra is elszigetelik a mitotikus tér e részletét a perifériális citoplazmától. Az orsó pólusai, úgy tűnik, mintegy húzóhatást gyakorolnak a kromoszóma mikrotubulusokra, oly módon, hogy ezek destrukciójának a helyét jelentik.

## Citokinezis; sejtlemez; telofázis

A mikrotubulusok sajátos viselkedése vált ismertté az utóbbi években a magasabbrendű növénysejtek osztódásában (BURGESS J.—NORTHCOTE 1967, HEPLER—JACKSON 1968, LEDBETTER 1968, MCINTOSH—HEPLER—WIE 1969) (13. kép). Az interfázisban levő merisztémasejtek citoplazmájában, a sejtfal

közvetlen közelében, azzal párhuzamos elhelyezkedésben, számos mikrotubulus ismerhető fel (7. kép). A korai profázisban a mikrotubulusok még mindig a fal mentén, azonban a leendő magorsó egyenlítői síkjának megfelelő helyen gyűlnek össze, úgynevezett ekvatoriális kötegeket alkotva (14. kép). Úgy tűnik, hogy ezzel mintegy kijelölik a leendő sejtfal helyét, illetve a következő osztódás irányát. A késői profázisban eltűnik az ekvatorális köteg és ehelyett az ugyancsak mikrotubulusokból álló magorsó jelenik meg, amelynek hossztengelye merőleges arra a síkra, melyet korábban az ekvatoriális köteg jelölt. Arra vonatkozóan nincsenek konkrét adatok, hogy eközben a falmenti mikrotubulusok áthelyeződéséről, vagy azok lebomlásáról és a magorsóban való újraszintetizálódásáról van-e szó. A mikrotubulus keletkezésére vonatkozó mai ismereteink alapján azonban az utóbbi valószínű.

Olyan merisztémasejtekben, melyek közvetlenül a profázis előtt állnak gyakran megfigyelhető nagy mennyiségű sima felszínű endoplazmatikus retikulum felhalmozódása a leendő osztódási pólusok helyén. (LEDBETTER—PORTER 1970, FRIDVALSZKY 1972) (18. kép). Közte és a magorsórendszer kialakulása között azonban közvetlen kapcsolat nem volt megállapítható.

A citokinezis a telofázisban veszi kezdetét a fragmoplaszt, majd az ebben kialakuló sejtlemez megjelenésével. A fragmoplaszt az interkinetikus térben megjelenő és a pólusok felé fokozatosan kiterjedő sajátságos citoplazma állomány, mely fénymikroszkópban erősebben fénytörő, elektronmikroszkópban pólusrostok mikrotubulusaival sűrűn átjárt (17. kép). A kromatiádákra való taszító hatása, mint azt korábban gondolták, nem valószínű. A sejtlemez, mely már a leendő sejtfal kezdeménye, apró vezikulumokból ún. fragmoszómákból keletkezik, melyek az egyenlítői síkban a fragmoplaszt közepén kezdenek összegyűlni, és összeolvadni egymással (15 és 16. kép). A sejtlemez képződése centrifugálisan történik, de a vezikulumok a fragmoplaszt pereme környékéről, tehát centripetálisan érkeznek. Az elektronmikroszkópos vizsgálatok tanúsága szerint a vezikulumok a fragmoplaszt pereme környékén nagy számban előforduló Golgi-apparátusok ciszternáiról fűződnek le és a sejtlemezbe való juttatásukban pedig valószínűen a fragmoplaszt magorsórostjai, ill. mikrotubulusai játszanak szerepet. E vezikulumok pektint szállítanak, amely alapanyaga a leendő sejtfalnak. A Golgi-eredetű fragmoszómákon kívül endoplazmatikus retikulum részletek és riboszómák is találhatók a sejtlemez közelében. A képződő sejtlemeznek azokon a helyein, amelyeket nagyon sűrűn, kötegszerűen elrendeződött mikrotubulusok járnak át, a későbbiekben a plazmodezmák jönnek létre, melyek közvetlen citoplazmatikus kapcsolatot jelentenek a szilárd sejtfallal elválasztott sejtek között.

A növényi sejtosztódásnak még egy sajátos módját kell megemlíteni, az ún. egyenlőtlen, inékvális, vagy aszimmetrikus osztódást, melynek eredményeként két eltérő nagyságú és különbözően differenciálódó sejt keletkezik (20. kép). A növényi sejt-, ill. szövetdifferenciálódásnak ez gyakori, döntő

tényezője (BÜNNING 1956, FRIDVALSZKY 1956, 1972, PICKETT—HEAPS—NORTHCOTE 1966). Az inékvális osztódást megelőzően a sejtmag a sejt disztális vége felé vándorol (19. kép) és a mikrofibrillumok ekvatoriális kötege is, a sejtmag egyenlítői síkjának megfelelően, aszimmetrikusan alakul ki. Ebből arra lehet következtetni, hogy a köteg helyzetét a sejtmag szabja meg. A sejt vándorlása és poláris elhelyezkedése viszont valamilyen citoplazmatikus aszimmetriát tételez fel, amely végeredményben a sejt polaritásáért lenne felelős. Hogy ebben milyen szerepe lehet a mikrotubulusoknak, vagy más citoplazmatikus elemeknek, az még nem világos.

Befejezésül megállapíthatjuk, hogy a sejtosztódás mechanizmusának, dinamikájának és szabályozásának kérdéseivel kapcsolatos ismereteink az utóbbi időkben sok tekintetben lényegesen elmélyültek és kiszélesedtek, de ugyanakkor természetesen új problémák felmerülésével is együttjártak.

## IRODALOM


ANDERSON, N. G.: Cell division, I. The primeval mechanism, the initiation of cell division and chromosomal condensation. Quart. Rev. Biol., **31,** 169—199 (1956).

BAJER, A.: Ciné micrographic analysis of cell plate formation in endosperm. Exp. Cell Res., **37,** 376—398 (1965).

BAJER, A.: Cine-micrographic studien on mitosis in endosperm V. Formation of the metaphase plate. Exp. Cell Res., **15,** 370—383 (1958).

BAJER, A. E.: Morphological aspects of normal and abnormal mitosis. In: Sitte, P.: Funktionelle und morphologische Organisation der Zelle 3. wiss. Konf. Ges. dtsch. Naturf. u. Arzte: Probleme der biologischen Reduplikation. 372—393, Spinger, Berlin—Heidelberg—New York (1966.)

BRINKLEY, B. R. — STUBBLEFIELD E.: Vertrartyucture and interation of the kinelochore and centriole in mitosis and meiosis. In: Prescott, O. U. — Goldstein, L. — Mclonkay (Eds.) Avences in cell Biology Vol. **1,** 119—185 North-Holland Publishiry Company Amsterdam (1970).

BURGESS, J., NORTHCOTE, D. H.: A function of the preprophase band of microtubules in Phleum pratense. Planta (Berl.) **75,** 319—326 (1967).

BÜNNING, E.: Polarität und inäquale Teilung des pflanzlichen Protoplasten. Protoplasmatologia Springer-Verlag, Wien (1957).

CLOVES, F. A. L. — JUNIPER, B. E.: Plant cells Blackwell Scientific Publication. Oxford and Edinburgh (1968).

CRONSHAW, J. — ESAU, K.: Cell division in leaves of Nicotiana. Protoplasma **65,** 1—24 (1968).

FRIDVALSZKY, L.: Beiträge zur Frage der Organisierung der Blattepidermis bei Allium cepa L. Acta Biologica Acad. Sci. Hung. VII. 291—300 (1957).

FRIDVALSZKY, L. — GRACZA, P.: Changes in the ultrastructure of polarizing meristem cells under the influence of colchicin. Acta Agronimica Acad. Sci. Hung. **21,** 214—219 (1972).

GALL, J. G.: Microtubule fine structure. J. Cell Biol. **31,** 639—643 (1966).

GEITLER, L.: Endomitose und endomitotische Polyploidisierung. Protoplasmatilogia VI. C. Spinger, Wien (1953).

HARRIS, P. J. — BAJER, A. Fine structure studies on mitosis in endosperm metaphase of Haemanthus Katerine Bak. Chromosoma, **16,** 624—636 (1965).

HEPLER, P. K. — JACKSON, W. T.: Microtubules and early stages of cell-plate formation in the endosperm of Haemanthus katherinae Baker. J. Cell Biol. **38,** 437—446 (1968).

HEPLER, P. K., NEWCOMB, E. H.: Fine structure of cell plate formation in the apical meristem of Phaseolus roots. J. Ultrastruct. Res. **19,** 498—513 (1957).

HOTTA, Y., PARCHMAN, G., STERN, H.: Proc. Natl. Acad. Sci. **60,** 575—582 (1968).

INOUÉ, S.: Organization and function of the mitotic spindle, in: Primitive Motile Systems in Cell Biology, New York: Academie Press Inc. 549—598 (1964).

INOUÉ, S. and BAJER, A.: Bierfringence in endosperm mitosis, Chromosoma (Berlin) **12,** 48—63 (1961).

KIEFER, B., SAKAI, H., SOLARI, A. J., MAZIA, D.: The molecular unit ot the microtubules of the mitotic apparatus. J. molec. **20,** 75—79 (1966).
LEDBETTER, M. C.: The disposition of microtubules in plant cells during interphase and mitosis. Symp. Intern. Soc. Cell Biol. **6,** 55—70 (1968).
LEDBETTER, M. C. — PORTER, K. R.: Introduction fine structure of plant cells. Springer-Verlag, Berlin—Heidelberg—New York (1970).
LIMA-DE-FARIA, A.: Handbook of molecular Cytology. North Holland Publ. Comp. (1969).
LUYKX, P.: Cellular mechanizmus of chromosome distribution. Springer-Verlag, Berlin (1970).
MARANTZ, R., VENTILA, M., SHELANSKI, M.: Vinblastineinduced precipitation of microbutule protein. Science **165,** 498—499 (1969).
MAZIA, D.: Mitosis and the physiology of cell division. in: The Cell. vol. III. (J. Bachet, and A. E. Mirsky, eds.) New York Academic Press, 77—412. (1961) Sythetic activities leading to mitosis. J. Cell. Comp. Physiol. **62,** Suppl. 1. 123—140 (1963).
MCINTOSH, J. R., HEPLER, P. K., WIE, D. G., VAN: Model for mitosis Nature (Lond.) **224,** 259—663 (1969).
METZNER, H.: Die Zelle. Struktur und Funktion. Wissenschaftliche Verlaggesellschaft MBH Stuttgart (1971).
MOSES, M. J.: The nucleus and chromosomes. In Cytology and Cell Ph Physiology, 3rd ed., Bourne, G. H. ed., New York, Academic Presss, Inc. pp. 423—558 (1964).
MÜHLDORF, A.: Die Zellteilung als Plasmateilung. Springer-Verlag Wien (1951).
NEWCOMB, H. E.: Plant microtubules. Ann. Rev. Plant Physiology **20,** 253—288 (1969).
ÖSTERGREN, G., ÖSTERGREN, K.: in Darlington, C. D. and Lewis, K. R. (Edit.): Chromosomes Today, I. Plenum Press, N. Y. p. 128—130 (1966).
PICKETT-HEAPS, J. D., NORTHCOTE, D. H.: Cell division in the formation of the stomatal complex ot the young leaves of heat. J. Cell Sci. **1,** 121—128 (1966).
SITTE, P.: Bau und Feinbau der Pflanzenzelle. Gustav Fischer, Jena (1965).
STERN, H.: In „Cell Differentiation", O. A. Schjeide, J. de Vellis (Edit.) (1969).
STERN, H., HOTTA, Y.: In Moscona. A. A. and A. Monroy (Edit.): Current Topics Developmental Biology, III", Acad. Press, N. Y., p. 37—63 (1968).
STERN, H., HOTTA, Y.: In „Handbook of Molecular Cytology", A. Lima-de-Faria (Edit.), North Holland Publ. Comp., p. 520—539 (1969).
STERN, H., HOTTA, Y.: Genetics Suppl. **61,** 27—39 (1969).
TAYLOR, J. H.: In Taylor, J. H. (Edit.): „Molecular Genetics, Part I" Acad Press New York p-65-111 (1963).
WENT, H. A.: The behavior of centrioles and the structure and formation of the achromatic figure. Protorplasmatologia Bd. VI. G. 1. Springer-Verlag, Wien (1966).
WILSON, G. B.: Cell division and the mitotic cycle. 111. pp. New York: Reinhold Publ. Corp. (1966).
WOLFF, S. and LUIPPOLD, H. E.: Chromosome splitting as revealed X-ray and labeling experiments. Exp. Cell Res., **34,** 548—556 (1964).

# EPIGENETIKUS MITÓZIS-ELLENŐRZÉS

BALÁZS ANDRÁS

MTA Kísérleti Orvostudományi Kutató Intézet, Budapest

A Metazoák mitózis-szabályozásának első átfogó elméletét BULLOUGH és munkatársai (12, 14) dolgozták ki, azt követően, hogy a folyamatosan funkcionáló „steady state" rendszerek regulációs problémái (STOHLMAN, 71) előtérbe kerültek, majd JACOB és MONOD (33, 34) operon-teóriája ismertté vált. Maguk a szerzők (15, 73) az epigenetikus mitózis-ellenőrzés kifejezésen a felnőtt emlős szervezet erősen proliferáló szöveteinek regulációját értik, elsősorban chalonok (12—15) által közvetített feed-back gátlás útján. A kérdés azóta parázs szakirodalmi viták középpontjába került.*

Már előljáróban szükséges megjegyeznünk, hogy a fenti terminológia pontatlan és félvezető. Az *epigenezis* fogalma ugyanis magában foglalja a szervezet újraképződését a zigótából, az embrionális differenciálódást és az egész ontogenetikus divergenciát, amely csak a többsejtű szervezetek pusztulásával ér véget (1, 5). A chalon-elmélet ezzel szemben nem építi magába a fejlődésmechanika és embriológia ismeretanyagát (l. dr. Virágh Sz. előadását) és csak a legutóbbi időben történt kísérlet arra (13), hogy azt a mitózis-reguláció öregkori változásainak magyarázatára is kiterjesszék. Megjegyezzük továbbá, hogy a chalonok révén kielégítően értelmezhető a megújuló (renewing) populációk (41, l. dr. Rappay Gy. előadását) mitózis-szabályozása, de kevésbé jól az expandáló és egyáltalán nem a statikus sejtpopulációké. Márpedig az embrionális és felnőtt szervezet egyik alapvető különbsége, hogy míg előbbiekben a legtöbb sejttípus élénken proliferál (megújuló), a posztembrionális fejlődés korai szakára a terjedelmes statikus és expandáló populációk is kialakulnak. Az összehasonlító gerontológia hívta fel figyelmünket arra, hogy más Metazoákban, pl. rovarokban, a sejtek többsége statikus; az eutel csoportok (Rotatoria, Anguillula stb.) szervezete pedig kizárólag osztódásképtelen sejtekből áll (2). E korlátok ellenére a chalon-elmélet új, úttörő gondolat a citológiában, amely megérdemli figyelmünket (l. dr. Sugár J. előadását).

A *chalon* (görögül: kalao, angolul: chalone = mérsékel, csökkent, relaxál) a regulátorok olyan csoportja, amely a producens sejttől a véráram vagy diffúzió útján jut el a célszervekbe (sejtekbe) és azok aktivitását specifikusan csökkenti.

* Lásd pl. a Nature New Biology szerkesztőségi cikkét, **231**, 862 (1971).

BULLOUGH (12, 13) szerint a folyamatos működésű szervekben a negatív feed-back mechanizmus elve alapján a chalonok biztosítják a mitotikus egyensúlyt, vagyis az osztódó, differenciálódó, a funkcionáló, ill. pusztuló sejtek helyes arányát. A chalon kettős molekula, amelyet egy effektor- és egy szöveti gén produkál. Koncentrációját a szintézis és leadás viszonya szabja meg (80); a leadási ráta a környezet (vér stb.) chalon-tartalmának is függvénye. Hatását a sejtciklus „dichofázisában" fejti ki. (Megjegyezzük, hogy BULLOUGH terminológiája eltér a citológiában általánosan használt kifejezésektől, s azt csupán elméletének pontosabb megértése céljából említjük.) A sejtciklus mitózis utáni periódusát *apofázisnak* nevezi; ez a posztmitotikus rekonstrukció időszaka. Ezt követi a *dichofázis*, a „döntési" szakasz, amikor a sejtek *a)* chalon jelenlétében specifikus funkciók ellátására (keratin-, haemoglobintermelés, granulumképzés stb.) specializálódnak, vagy *b)* a korai *prosfázisba* jutva a replikációhoz szükséges fehérjéket, RNS-t és DNS-polimerázt szintetizálnak. A prosfázist a mitózist előkészítő *antefázis* ($= G_2$ szakasz), majd a sejtosztódás követi.

A chalon jelenléte vagy hiánya szabja meg a sejtfejlődés irányát, mégpedig egy bizonyos határig reverzibilisen. Ebből a szempontból BULLOUGH a következő kategóriákat állította fel:

1. P = progenitor, teljesen differenciálatlan őssejt,
2. I = immature, éretlen, fiatal, osztódóképes, de differenciálódó sejt,
3. M = mature, funkcionálisan érett sejt, és
4. D = dying, öregedő és pusztulásra ítélt sejt.

Az I és M fázisokban szakaszos, de rendszeres mRNS produkció folyik, mégpedig (a chalon-koncentrációtól függően) alternatíve vagy a specifikus sejtfunkciókat, vagy a mitotikus ciklus enzimjeinek szintézisét irányító rövid életidejű mRNS-é. A D fázisban mRNS produkció nincs, hanem a funkciót a korábban szintetizált hosszú életidejű mRNS által vezérelt rRNS tartja fenn. BULLOUGH szerint a M sejtek még képesek a mitotikus ciklusba való reverzióra, a D sejtek — amelyek közé az eritrocitákat, granulocitákat, harántcsíkolt izom- és idegsejteket sorolja — többé nem. (Később látni fogjuk, hogy ez a felfogás ma már nem tartható.)

Az elmélet lényeges pontja, hogy a stress-hormonok is résztvesznek a chalon-mechanizmusban: az adrenalin fokozza, a hydrocortison csökkenti a mitodepressziót. Ez biológiailag felettébb célszerű; érthetővé teszi, hogyan „alkalmazkodik" a mitotikus tevékenység a diurnális ritmushoz.

A chalon-autoreguláció eddig ismertetett mechanizmusa elsősorban a folyamatosan funkcionáló szervek szabályozására vonatkozik. BULLOUGH kiemeli, hogy a szakaszosan működő szervrendszerek parenchima-sejtjeinek proliferációját a *mitogén hormonok* (androgének, oestrogének stb.) szabályozzák. Feltételezi, hogy ez a heteroreguláció is chalonok közreműködésével, azok inaktiválása útján megy végbe, pl. az uterus extraktum chalon-szerű

hatóanyaga elektíve kötődik az oestradiolhoz; ez a reakció felfüggeszti az RNS-polimeráz specifikus blokkját.

Az epidermális chalonok kimutatása felgyorsította más *mitodepresszív hatású szövet- és szervkivonatok* vizsgálatát.

SIMNETT és munkatársai (68) egér tüdő-homogenizátumából készítettek olyan extraktumot, amely a tüdő explantátum mitotikus indexét csökkentette, a veséét és a máját nem. CHOPRA és SIMNETT (17) felnőtt Xenopus veséjéből vont ki egy anyagot, amely a lárvális pronephros MI-ét csökkentette, de az epidermiszét nem; ugyanakkor más szervkivonatok a pronephros proliferációját nem gátolták. VOLM és munkatársai (78) bebizonyították, hogy az endometriumból készített extraktum HeLa sejtek proliferációját gátolta, de az eltérő származású L- vagy Yoshida-szarkóma sejtekét nem. A myometrium kivonata nem volt hatással a HeLa sejtekre. MOHR és munkatársai (50) az etanolos sertésbőrextraktum mitózisgátló hatásáról számoltak be, egér- és hörcsög-melanoma kezelésénél. MOORHEAD és munkatársai (52) PHA-stimulált lymphocyták MI-ét és $^3$H-tymidin beépülését vizsgálva igazolták, hogy sertés nyirokcsomóból készített kivonattal kezelve a stimulált nyiroksejtek proliferációja csökken. PERRY és MARSH (58), továbbá CRADDOCK (19) normál granulocitákról, illetve azok homogenizátumáról mutatták ki, hogy kutya d. thoracicus lymphocyták és humán krónikus myeloid leukémia sejtkultúrák DNS szintézisét csökkentik. PARAN és munkatársai (56) granulocitákban olyan inhibitor jelenlétét demonstrálták („balam G"), amely az agar gél-kolóniák „inducer"-ének aktivitását gátolta. Széles körű vizsgálatoknak vetették alá az ún. „granulocytic chalone"-t RYTÖMAA és munkatársai (63, 64, 65). Kimutatták, hogy a csontvelősejtek közül kizárólag a myeloid prekurzorok proliferációját gátolja, szemben a vörösvértestek extraktumával (38), amely az éretlen erythroid elemekre hat. TUMANISVILI és munkatársai (75) csirke embrionális májsejtek magjában mitodepresszív, citoplazmájában osztódást serkentő anyagot mutattak ki. SCAIFE (67) parciális hepatektómiát követően felnőtt patkányok szérumából demonstrált olyan gátlófaktort, amely specifikusan a máj fibroblasztok proliferációját gátolta, vesesejtekét és thymocytákét nem. VOLM és munkatársai (77) ugyancsak patkány májból olyan extraktumot állítottak elő, amelyet újszülött patkány máj- és vese-explantátumához, továbbá Walker-karcinoma-, HeLa- és L-sejtekhez adtak. $^3$H-thymidin inkorporációját mérve valamennyi tenyészetnél csökkenés mutatkozott; a gátlóhatás tehát ilyen körülmények között aspecifikus. Gyors hatású karcinogénnel (dietilnitrozamin, 10 mg/kg) in vivo előkezelt patkányból készítve extraktumot, az kizárólag a máj-explantátum DNS szintézisét csökkentette, a többi tenyészetét nem. Szerzők ebből azt a figyelemre méltó következtetést vonták le, hogy a máj két különböző inhibitort tartalmaz: egy májsejtekre specifikus és dietilnitrozaminnal gátolható, és egy aspecifikus faktort. SZENT-GYÖRGYI és munkatársai (72) egy ugyancsak aspecifikus mito-

depresszív anyagot („retin") állítottak elő thymusból; feltevésük szerint keto-aldehid-származékot.

A chalon-elmélet hatását tükrözi, hogy e mitodepresszív hatású anyagok egy részét akkor is chalonoknak tekintették és nevezték el, amikor még több fontos paraméterüket nem ismerték. A chalonok főbb kritériumai: *a)* a célsejtektől topográfiailag távoleső sejtekben termelődnek; *b)* azokból kidiffundálnak; *c)* a véráram vagy diffúzió útján jutnak el a célsejtekhez; *d)* utóbbiak proliferációját specifikusan gátolják; *e)* mitodepresszív hatásukat az adrenalin fokozza (facilitálja), a hydrocortison gátolja.

A vizsgált extraktumokban e kritériumok közül 3—4 rendszerint hiányzik, ill. nincs kimutatva.

A chalon-elmélet, amely tkp. kielégítően magyarázza a megújuló populációk feed-back gátlását, a mitózis-reguláció számos kérdését nyitva hagyja. Ilyenek: Milyen fokon gátolja az expandáló és főként a statikus sejtek proliferációját? Miért osztódásképtelenek a megújuló populációk „öngyilkos" (39, 40) végsejtjei? Az inhibíció mellett mi az induktív és stimuláló faktorok szerepe a mitózisok szabályozásában?

Súlyos kérdések ezek, amelyekre kimerítő, pontos felelet ma még nem adható.

Magunk (3, 6) megkíséreltük, hogy a posztmitotikus sejtek osztódásképtelenségére oki magyarázatot találjunk. Kiindulópontul azt a tényt tekintettük, hogy míg az embrionális fejlődés során minden sejttípus proliferál, posztnatálisan a megújuló populációk mitózis-gyakorisága enyhén, az expandálóké erősen, a statikusoké teljesen redukálódik. Rendkívüli fontosságú kiemelni, hogy az osztódóképesség megszűnése egyik esetben sem *irreverzibilis*. Az expandáló populációk közül régebben ismert bizonyítéka ennek a parciális hepatektómiát követő májregeneráció (11, 27, 28). Az utóbbi években bebizonyították, hogy fentieken kívül a megújuló populációk végsejtjei és a statikus sejtek is [tehát amelyeket Bullough (12, 13) dying-cell-ként jelöl] megőrzik replikációs és osztódási potenciáljukat. Hungerford és munkatársai (32), továbbá Nowell (55) felfedezték, hogy a kis lymphocyták phytohemagglutinin hatására ismét ciklusba vihetők, DNS-t szintetizálnak (54) és osztódnak. Hasonlóan mitogén hatásúak más aspecifikus (10) és specifikus antigének (43) (tetanus toxoid, Staphilococcus filtrátum stb.), felületaktív enzimek (16) és homológ lymphocyták (20). Reaktiválható és osztódásra késztethető a vese primer explantátuma (45), az inzulinnal kezelt emlőmirigy (44), a dializált szérumba helyezett kontakt-inhibíciós sejtek (74), az izoproterenollal stimulált nyálmirigy (7), a vesesejtek, ellenoldali nephrektomiát követően (59), epidermális növekedési-faktorral kezelt bőr szerv-kultúrák (18), harántcsíkolt izomsejtek sértésre bekövetkező regeneráció alkalmával (79), végül eritrociták, neuronok és más differenciált sejtek a sejtfúzió okozta stimuláció hatása alatt (30, 31, 35).

E tények meggyőzően igazolják, hogy a differenciált sejtek replikációt és mitózist vezérlő génjei nem inaktiválódtak irreverzibilisen. Kérdés, hogy miért szűnt meg expresszivitásuk?

Differenciálódó myeloid sejtek ultrastrukturális és kémiai paramétereinek vizsgálata alapján (3—6) a következő hipotézissel értelmezzük az osztódásképtelenség kialakulását:

A szomatikus sejtek génjei — a differenciálódás és sejtosztódás korrelációja szempontjából — három nagyobb csoportba sorolhatók: (a) az autoszintetikus funkciókat vezérlő (AS)-, (b) a heteroszintetikus működést irányító (HS)- és (c) az önfenntartó funkciók (terminális oxidáció, tápanyagfelvétel stb.) információját tároló (SM)-gének. A fiatal autoszintetikus sejtekben csak az AS- és SM-gének aktívak. A differenciálódás többnyire induktív inger (HS-induktor: pl. a csontvelőben a hemopoietinek) hatására indul meg. A HS-gének fokozatosan aktiválódnak és megkezdődik a specifikus fehérjék szintézise. Köztes prekurzorokban az AS- és HS-gének még egyaránt jelentős templát aktivitást fejtenek ki (pl. promielocitákban és mielocitákban parallel megy végbe a DNS szintézis és a granulogenezis). A HS-génekkel párhuzamosan aktiválódik az AS-regulátor-gén, és sejtspecifikus represszort (DCI = differenciálódási ciklus inhibitor) termel. A represszor fokozatosan inaktiválja az AS-operátort, ami az autoszintetikus funkciók redukciójához vezet. Amikor a differenciálódás és a DCI koncentrációja meghalad egy küszöbértéket (a mieloid sorban: metamielocita) az egész AS-operon inaktiválódik, és a végsejt (granulocita, neuron, izomsejt stb.) osztódásképtelenné válik.

Érett granulociták szolubilis frakciójából kísérletesen olyan represszor hatású extraktumot állítottunk elő (6), amelynek hatóanyaga termolabilis, nem dializálható, normál és leukémiás mieloid sejtek proliferációját in vivo és in vitro specifikusan gátolja.

Eredetileg *heteroszintetikus* funkciókra vonatkozóan bizonyították a represszorok létezését. Jacob és Monod (33) klasszikus kísérleteikben azt mutatták ki, hogy az *E. coli* laktóz termelését a lac-operont inaktiváló represszor szabályozza. Azóta mikroorganizmusokból más heteroszintetikus funkciókat szabályozó vegyületeket is izoláltak (26, 60, 76), pl. az arginin bioszintézisére ható, arg-R regulátor gén által termelt represszort.

Számos adat valószínűsíti, hogy nemcsak a heteroszintetikus, de az *autoszintetikus* funkciók is hasonló szabályozás alatt állnak. Jacob és Monod (34) már 1963-ban feltételezték, hogy a DNS molekulának létezik egy olyan kritikus pontja, ahol a replikáció megindul. Ezt a replikációs operátort nevezték el replikátornak; operonjául az egész kromoszóma tekintendő. Az egysejtű Euplotes-en a replikátornak megfelelő rész vizualizálható: a makronukleusz apikális végén. A replikátor a genomnak olyan részlete, amely közvetlenül szabályozza az egész genom replikációját. Az itt aktiválódó gének

olyan mRNS szintézisét irányítják, amely tartalmazza az autoszintetikus ciklusban résztvevő enzimek kódját.

A represszorok *kémiai összetételét* csak megközelítően ismerjük. SZENT-GYÖRGYI és munkatársai (72) az általuk izolált „retin"-t ketoaldehidnek tartják; az epidermális chalont 35 000 mólsúlyú vízoldékony, termolabilis, nem dializálható glukoproteidnek határozták meg (12, 15); a „granulocytic chalone" (57, 63) valószínűleg 4 000 mólsúlyú, az „erythrocytic chalone" (38) 2 000—4 000 mólsúlyú polipeptid.

Pontosabb adatokkal rendelkezünk a mikroorganizmusok köréből. Már JACOB és MONOD (34) kimutatták, hogy az *E. coli* lac-operonjának represszora alloszterikus fehérje. Több elméleti és kísérletes adat (8, 12, 42, 66) valószínűtlenné teszi, hogy a represszorok a hiszton természetű bázikus fehérjék csoportjából kerülnének ki. PTASHNE (60) kimutatta, hogy a $\lambda$-fág represszor egy 30 000 mólsúlyú, 2,8 S savas fehérje, amely az azonos fajú $\lambda$-DNS-hez erős elektrosztatikus kötéssel kapcsolódik. GILBERT és MÜLLER-HILL (26) szerint a sejtben levő szabad lac-represszor koncentrációja $10^{-7}$ M; ennek ezredrésze kötődik csak a lac-operonhoz. UDAKA (76) az *E. coli* arginin bioszintézisének represszorát termolabilis, 25 000—45 000 mólsúlyú, a 30 S riboszóma frakcióhoz kapcsolódó fehérjének határozta meg. A mikrobiális represszorok hatásmechanizmusát illetően a transzkripció, ill. transzláció gátlására egyaránt rendelkezünk kísérleti alátámasztással (26, 60, 61, 69, 76).

Metazoákban SALAS és GREEN (66) kontakt inhibícióban levő egér fibrolaszt kultúrákból cellulóz oszlopon (P1, P2) DNS-hez kötött, $G_1$ fázisban szintetizálódó savas represszor-fehérjét izolált. A kontakt inhibíció megszűnt, ha a kultúrákhoz exponenciálisan növő fibroblasztok P6 (stimuláns) frakcióját adagolták. A DNS-szintézis gátlásakor keletkező specifikus fehérje csupán 0,03—0,09%-a a szolubilis fehérjéknek (MASKER és EBERLE, 47).

Lényeges kiemelnünk, hogy a mitózis-szabályozás nem az osztódás, hanem többnyire a sejtciklus $G_1$ periódusában megy végbe (4, 24, 42). Az osztódásképtelen heteroszintetikus sejtek többnyire ebben a fázisban represszáltak, diploid DNS tartalmúak. A $G_2$ nyugalmi állapot csak kivételesen fordul elő (22, 23, 25). Ha a sejtek *derepresszáló* (mitogén) ágens triggerszerű hatására ismét ciklusba kerülnek, láncreakció-szerűen „automatikusan" végighaladnak az S és $G_2$ fázisokon és osztódnak (51, 53). E szabály alól csak néhány kivételt (37) ismerünk.

Végül, a teljesség kedvéért megemlítjük, hogy az epigenetikus mitózis-szabályozásban nemcsak inhibitorok, hanem a különböző *induktív és stimuláló* faktorok is fontos szerepet játszanak (21, 42, 46). Ilyenek pl. a már említett mitogén hormonok (12, 44, 45, 62, 70), az erythropoietin (39, 40), a promin (72), az antichalon (64, 65) stb. Részletes tárgyalásuk azonban meghaladná e rövid előadás kereteit.

Befejezésül szabadjon utalnom arra, hogy a korszerű biológiai kutatások

egyre markánsabban emelik ki a regulátor gének sokoldalú szerepét. Ismeretes, hogy a genom terjedelme, a haploid kromoszómakészlet DNS tartalma, a nukleotid párok mennyisége filogenetikusan (több nagyságrenddel) megnövekszik. BRITTEN és DAVIDSON (9) mutattak rá, hogy ez nem annyira a producer- (struktúr-), mint a regulátor-gének arányának és komplexitásának növekedésére vezethető vissza. A molekuláris citológia gyors fejlődése azt az ígéretet hordozza magában, hogy a következő két évtizedben tisztázódni fog a sejtosztódást szabályozó intra- és extracelluláris regulátorok természete, ami egyben lehetővé teszi a sejtosztódás kinetikájának specifikus befolyásolását.

## IRODALOM


1. ABERCROMBIE, M.: General review of the nature of differentiation. In: A.V.S. De Reuck and J. Knight (eds.): Cell differentiation, J. and A. Churchill Ltd., London, p. 3. (1967).
2. BALÁZS A.: A sejtélettartam és öregedés információ-elméleti megközelítése. Biol. Közl., **14,** 35 (1966).
3. BALÁZS A.: A differenciálódás és sejtosztódás intracelluláris szabályozása. Doktori értekezés, Budapest, (1971).
4. BALÁZS, A., RAPPAY, Gy.: DNA dynamics in rat granulopoiesis studied by cytophotometry. Nature, **217,** 166 (1968).
5. BALÁZS, A., RAPPAY, Gy.: Cytological study on the loss of dividing ability in renewal cell populations. Exp. Geront., **3,** 1 (1968).
6. BALÁZS, A., RAPPAY, Gy., FAZEKAS, I., BUKULYA, B., BLAZSEK, I.: An intracellular factor (DCI) controlling differentiation and cell division. Mech. Age. Dev., **1,** 175 (1972).
7. BARKA, T.: Stimulation of DNA synthesis by isoproterenol in the salivary gland. Exp. Cell Res., **39,** 355 (1965).
8. BASERGA, R., STEIN, G.: Nuclear acidic proteins and cell proliferation. Feder. Proc., **30,** 1752 (1971).
9. BRITTEN, R. S., DAVIDSON, E. H.: Gene regulation for higher cells: a theory. Science, **165,** 349 (1969).
10. BRITTINGER, G., KÖNIG, E.: Lymphocytenstimulierung durch Pokeweed-Mitogen (PWM). Klin. Wschr., **47,** 1307 (1969).
11. BUCHER, N. L. R.: Regeneration of mammalian liver. Int. Rev. Cytol., **15,** 245 (1963).
12. BULLOUGH, W. S.: The evolution of differentiation. Academic Press, London, (1967).
13. BULLOUGH, W. S.: Ageing of mammals. Nature, **229,** 608 (1971).
14. BULLOUGH, W. S., LAURENCE, E. B.: Stress and adrenalin in relation to the diurnal cycle of epidermal mitotic activity in adult male mice. Proc. Roy. Soc. B., **154,** 540 (1961).
15. BULLOUGH, W. S., LAURENCE, E. B.: Epigenetic mitotic control. In: H. Teir, T. Rytömaa (eds.): Control of cellular growth in adult organisms, Academic Press, London, p. 28. (1967).
16. BURGER, M. M.: Proteolytic enzymes initiating cell division and escape from contact inhibition of growth. Nature, **227,** 170 (1970).
17. CHOPRA, D. P., SIMNETT, J. D.: Demonstration of an organ-specific mitotic inhibitor in Amphibian kidney. The effects of adult Xenopus tissue extracts on the mitotic rate of embryonic tissue (in vitro). Exp. Cell Res., **58,** 319 (1969).
18. COHEN, S.: The stimulation of epidermal proliferation by a specific protein (EGF). Develop. Biol., **12,** 349 (1965).
19. CRADDOCK, C. G.: Production and distribution of granulocytes and the control of granulocyterelease. In: G. E. W. Wolstenholme and M. O'Connor (eds.): CIBA Foundation Symposium on Haemopoiesis. Cell Production and its Regulation, J. and A. Churchill, London, p. 237 (1960).
20. DANIELS, J. C., RITZMAN, S. E., LEVIN, W. C.: Lymphocytes: morphological, developmental and functional characteristics in health, disease and experimental study. An analytical review. Texas Rep. Biol. Med., **26,** 5 (1968).
21. DEYSSON, G.: Antimitotic substances. Intern. Rev. Cytol., **24,** 99 (1968).

22. EPIFANOVA, O. I., TERSKIKH, V. V.: On the resting periods in the cell life cycle. Cell Tissue Kinet., **2,** 75 (1969).
23. FRANKFURT, O. S.: Cell proliferation and differentiation in squamous epithelium of mouse forestomach (radioautographic studies). Citologija, **9,** 175 (1967).
24. FRANKFURT, O. S.: Epidermal chalone. Effect on cell cycle and on development of hyperplasia. Exp. Cell Res., **64,** 140 (1971).
25. GELFANT, S.: Initiation of mitosis in relation to the cell division cycle. Exp. Cell Res., **26,** 395 (1962).
26. GILBERT, W., MÜLLER-HILL, B.: Isolation of the lac repressor. Proc. Nat. Acad. Sci., **56,** 1891 (1966).
27. GLINOS, A. D., GEY, G. O.: Humoral factors involved in the induction of liver regeneration in the rat. Proc. Soc. Exp. Biol. Med., **80,** 421 (1952).
28. GRISHAM, J. W.: A morphologic study of deoxyribonucleic acid synthesis and cell proliferation in regenerating rat liver; autoradiography with thymidine-H-3. Cancer Res., **22,** 842 (1962).
29. HARRIS, H.: Cell fusion. Clarendon Press, Oxford, (1970).
30. HARRIS, H., WATKINS, J. F.: Hybrid cells derived from mouse and man: artificial heterokaryons of mammalian cells from different species. Nature, **205,** 640 (1965).
31. HARRIS, H., WATKINS, S. F., FORD, C. E., SCHOEFL, G. I.: Artifical heterokaryons of animal cells from different species. J. Cell. Sci., **1,** 1 (1966).
32. HUNGERFORD, D. A., DONNELLY, A. J., NOWELL, P. C., BECK, S.: The chromosome construction of a human phenotypic intersex. Amer. J. Human Genet., **11,** 215 (1959).
33. JACOB, F., MONOD, J.: Genetic regulatory mechanisms in the synthesis of proteins. J. Mol. Biol., **3,** 318 (1961).
34. JACOB, F., MONOD, J.: Genetic repression, allosteric inhibition, and cellular differentiation. In: M. Locke (ed.): Cytodifferentiation and macromolecular synthesis, Academic Press, New York, p. 30. (1963).
35. JACOBSON, C. O.: Reactivation of DNA synthesis in mammalian neuron nuclei after fusion with cells of an undifferentiated fibroblast line. Exp. Cell Res., **53,** 316 (1968).
36. JEON, K. W., LORCH, J. J.: Strain-specific mitotic inhibition in large mononucleate amoebae. J. Cell. Physiol., **75,** 193 (1970).
37. JEON, K. W., LORCH, S. J.: Mitotic inhibition and nucleic acid synthesis in amoeba nuclei. Nature New Biol., **231,** 91 (1971).
38. KIVILAAKSO, E., RYTÖMAA, T.: Erythrocytic chalone, a tissue-specific inhibitor of cell proliferation in the erythron. Cell Tissue Kinet., **4,** 1 (1971).
39. LAJTHA, L. G.: Stem cell kinetics and erythropoietin. In: Erythropoiesis, Grune and Stratton p. 140. (1962).
40. LAJTHA, L. G.: Cytokinetics and regulation of progenitor cells. J. Cell. Physiol., **67,** Suppl. 1, 133 (1966).
41. LEBLOND, C. P.: Classification of cell populations on the basis of their proliferative behavior. Nat. Cancer Inst. Monogr., **14,** 119 (1964).
42. LIMA-DE-FARIA, A. (ed.): Handbook of molecular cytology. North Holland Publ. Comp., Amsterdam, (1969).
43. LING, N. R.: Lymphocyte stimulation. North Holland Publ. Comp., Amsterdam, (1968).
44. LOCKWOOD, D. H., VOYTOVICH, A. E., STOCKDALE, Y. J.: Insulin-dependent DNA polymerase and DNA synthesis in mammary epithelial cells in vitro. Proc. Nat. Acad. Sci., **58,** 658 (1967).
45. MALAMUD, D.: DNA synthesis and the mitotic cycle in frog kidney cells cultivated in vitro. Exp. Cell Res., **45,** 277 (1967).
46. MANNER, H. W.: The G-S-T theory of cellular differentiation. Currents in Modern Biology, **3,** 332 (1971).
47. MASKER, W. E., EBERLE, H.: DNA replication and proteins that bind to DNA. Proc. Nat. Acad. Sci., **68,** 2549 (1971).
48. MAURICE, P. A., WILLINER, B., GINDRAT, J. J., BRAND, A.: Effect of splenic X-irradiation on bone marrow function: experimental studies of a serum mitotic inhibitor in rabbit and in patients with chronic myelocytic leukaemia. Brit. J. Haemat., **17,** 543 (1969).
49. MESSIER, B., LEBLOND, C. P.: Cell proliferation and migration as revealed by autoradiography after injection of thymidine-$H^3$. Amer. J. Anat., **106,** 247 (1960).
50. MOHR, U., ALTHOFF, J., KINZEL, V., SÜSS, R., VOLM, M.: Melanoma regression induced by „Chalone": a new tumour inhibiting principle acting in vivo. Nature, **220,** 138 (1968).
51. MONESI, V.: DNA, RNA, and protein synthesis during the mitotic cell cycle. In: A. Lima-De-Faria (ed.): Handbook of molecular cytology, North Holland Publ. Comp., Amsterdam, p. 472. (1969).

52. MOORHEAD, J. F., PARASKOVA-TCHERNOZENSKA, E., PIRRIE, A. J., HAYES, C.: Lymphoid inhibitor of human lymphocyte DNA synthesis and mitosis in vitro. Nature, **224,** 1207 (1969).
53. MUELLER, G. C.: Biochemical events in the animal cell cycle. Fed. Proc., **28,** 1780 (1969).
54. NAGEL, G. A.: Über das Verhalten homologer Leukozyten in Kurzzeit-Zellkulturen: Die mitogene Aktivität von Granulozyten. Z. Zellforsch., **109,** 279 (1970).
55. NOWELL, P. C.: Phytohemagglutinin: on initiator of mitosis in cultures of normal human leukocytes. Cancer Res., **20,** 462 (1960).
56. PARAN, M., ICHIKAWA, Y., SACHS, L.: Feed-back inhibition of the development of macrophage and granulocyte colonies. II. Inhibition by granulocytes. Proc. Nat. Acad. Sci., **62,** 81 (1969).
57. PAUKOVITS, W. R.: Control of granulocyte production: separation and chemical indentification of a specific inhibitor (chalone). Cell Tissue Kinet., **4,** 539 (1971).
58. PERRY, S., MARSH, J. C.: Uptake of tritiated thymidine by leukemic cells: effect of various leukocyte preparations. Proc. Soc. Exp. Biol., **115,** 51 (1964).
59. PHILLIPS, T. L., LEONG, G. F.: Kidney cell proliferation after unilateral nephrectomy as related to age. Cancer Res., **27,** 286 (1967).
60. PTASHNE, M.: Specific binding of the λ-phage repressor to λ-DNA. Nature **214,** 232 (1967).
61. PTASHNE, M., GILBERT, W.: Genetic repressors. Scientific American, **222,** 36 (1970).
62. REISNER, E. H.: Tissue culture of bone marrow. II. Effect of steroid hormones on hematopoiesis in vitro. Blood, **27,** 460 (1966).
63. RYTÖMAA, T.: Granulocytic chalone and antichalone. In Vitro, **4,** 47 (1969).
64. RYTÖMAA, T., KIVINIEMI, K.: Control of granulocyte production. I. Chalone and antichalone two specific humoral regulators. Cell Tissue Kinet., **1,** 329 (1968).
65. RYTÖMAA, T., KIVINIEMI, K.: The role of stress hormones in the control of granulocyte production. Cell Tissue Kinet., **2,** 263 (1969).
66. SALAS, J., GREEN, H.: Proteins binding to DNA and their relation to growth in cultured mammalian cells. Nature, **229,** 165 (1971).
67. SCIAFE, J. F.: Liver homeostasis: an in vitro evaluation of a possible specific chalone. Experientia, **26,** 1071 (1970).
68. SIMNETT, J. D., FISHER, J. M., HEPPLESTON, A. G.: Tissue-specific inhibition of lung alveolar cell mitosis in organ culture. Nature, **223,** 944 (1969).
69. STEINBERG, R. A., PTASHNE, M.: In vitro repression of RNA synthesis by purified λ-phage repressor. Nature New Biol., **230,** 76 (1971).
70. STOCKDALE, F. E., JUGERGENS, W. G., TOPPER, Y. J.: A histological and biochemical study of hormone-dependent differentiation of mammary gland. Develop. Biol., **13,** 266 (1966).
71. STOHLMAN, F. (ed.): The kinetics of cellular proliferation. Grune and Stratton, New York, (1959).
72. SZENT-GYÖRGYI, A., EGYÜD, L. D., MCLAUGHLIN, J. A.: Keto aldehides and cell division. Science, **155,** 539 (1967).
73. TEIR, H., RYTÖMAA, T. (eds.): Control of cellular growth in adult organisms. Academic Press, London, (1970).
74. TODARO, G. J., LAZAR, G. K., GREEN, H.: The initiation of cell division in a contact-inhibited mammalian cell line. J. Cell. Comp. Physiol., **66,** 325 (1965).
75. TUMANISVILI, T. D., KOZLOVA, N. V., SZALAMATINA, N. V.: O teorii vnutritkanevoj reguljacii szkoroszti razmnozsenija kletok. Zs. Obscsej Biol., **29,** 711 (1968).
76. UDAKA, S.: Isolation of the arginine repressor in Escherichia coli. Nature, **228,** 336 (1970).
77. VOLM, M., KINZEL, V., MOHR, V., SÜSS, R.: Inactivation of tissue-specific inhibitors by a carcinogen (diethylnitrosamine). Experientia, **25,** 68 (1969).
78. VOLM, M., WAYSS, K., HINDERER, H.: A new model of growth regulation. Naturwissenschaften, **56,** 566 (1969).
79. WALKER, B. E.: The question of nuclear stability during histogenesis, aging and carcinogenesis. Cancer Res., **23,** 157 (1963).
80. WHELDON, T. E., GRAY, W. M., KIRK, J., ORR, J. S.: Mitotic autoregulation of populations of normal and malignant cells. Nature, **226,** 547 (1970).

A kiadásért felel az Akadémiai Kiadó igazgatója
Műszaki szerkesztő: Helle Mária
A kézirat nyomdáaa érkezett: 1972. IX. 11. Terjedelem: 10,5 (A/5 ív)
73.74101 Akadémiai Nyomda, Budapest — Felelős vezető: Bernát György

*23,— Ft*

TARTALOM

„A SEJTOSZTÓDÁS SZABÁLYOZÁSA" KONFERENCIA

*Rappay György:* A sejtszaporodás kinetikája ..... 197

*Benedeczky István:* A mitotikus készülék funkciós morfológiája ..... 205

*Menyhárt János:* A sejtosztódás biokémiája ..... 213

*Gyévai Angéla:* Sejtszinkrónia, sejtszinkronizálás ..... 241

*Csonka Éva:* Sejthibridek, heterokarionok ..... 255

*Sugár János* és *Csuka Orsolya:* A mitózis stimulációja és inhibíciója ..... 277

*Fridvalszky Loránd:* A növényi sejtosztódás dinamikája ..... 293

*Balázs András:* Epigenetikus mitózis-ellenőrzés ..... 307

*Megjelent 1973. III. 30.*

Index: 26.496

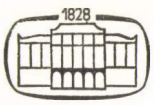
# A MAGYAR TUDOMÁNYOS AKADÉMIA

## BIOLÓGIAI TUDOMÁNYOK OSZTÁLYÁNAK

# KÖZLEMÉNYEI

SZERKESZTI
SZENTÁGOTHAI JÁNOS

XV. KÖTET 4. SZÁM




AKADÉMIAI KIADÓ, BUDAPEST
1972

# A MAGYAR TUDOMÁNYOS AKADÉMIA
## BIOLÓGIAI TUDOMÁNYOK OSZTÁLYÁNAK
# KÖZLEMÉNYEI



A SZERKESZTŐ BIZOTTSÁG TAGJAI
BALOGH JÁNOS, STRAUB F. BRUNÓ, SZABOLCSI LÁSZLÓNÉ, TIGYI JÓZSEF,
TÖRŐ IMRE, ZÓLYOMI BÁLINT, SALÁNKI JÁNOS

SZERKESZTŐ
SZENTÁGOTHAI JÁNOS

TECHNIKAI SZERKESZTŐ
DÉZSI LÁSZLÓ



SZERKESZTŐSÉG: MTA BIOLÓGIAI OSZTÁLYA BUDAPEST 1051 MÜNNICH FERENC U. 7.

KIADÓHIVATAL: BUDAPEST 1363 ALKOTMÁNY U. 21.

A Magyar Tudományos Akadémia Biológiai Osztályának Közleményei változó terjedelmű füzetekben jelennek meg. Négy füzet alkot egy kötetet. Évenként egy kötet jelenik meg.

Az MTA Biológiai Osztályának Közleményei részére kéziratok a következő címre küldendők:

1051 Budapest Münnich Ferenc u. 7., Dézsi László technikai szerkesztő.

Közlésre el nem fogadott kéziratokat a szerkesztőség lehetőleg visszajuttat a szerzőhöz, de felelősséget a beküldött kéziratok megőrzéséért vagy továbbításáért nem vállal.

A Közlemények előfizetési ára kötetenként 60 forint. Megrendelhető belföldre az Akadémiai Kiadónál (Budapest 1363 Alkotmány u. 21. Pénzforgalmi jelzőszám 215-11488, külföldre a „KULTÚRA" Könyv- és Hírlap-Külkereskedelmi Vállalatnál (Budapest 1389 Fő utca 32. Pénzforgalmi jelzőszám: 218—10909) vagy annak külföldi képviseleteinél és bizományosainál.

A Magyar Tudományos Akadémia Biológiai Tudományok Osztálya és Orvosi Tudományok Osztálya a következő idegen nyelvű folyóiratokat adja ki:

*Acta Biochimica et Biophysica*
*Acta Biologica*
*Acta Botanica*
*Acta Chirurgica*
*Acta Medica*
*Acta Microbiologica*
*Acta Morphologica*
*Acta Paediatrica*
*Acta Physiologica*
*Acta Zoologica*

E lapok hivatottak a magyar biológiai és orvosi tudományok eredményeinek legjavával a külföldet megismertetni.

A cikkek angol, német, francia vagy orosz nyelven jelennek meg, a szerző kívánsága szerint, összefoglaló pedig további egy, ill. két nyelven. A dolgozatot magyar vagy a megfelelő idegen nyelven az alábbi címekre kell beküldeni:

Acta Biochimica et Biophysica szerkesztősége, 1113 Budapest Karolina út 29. (Dr. Boross László).

Acta Biologica szerkesztősége, 1094 Budapest Tűzoltó u. 58. Szövet- és Fejlődéstani Intézet (Dr. Bernád Irén).

Acta Botanica szerkesztősége, 1146 Budapest Vajdahunyadvár, Növénytár (Dr. Allodiatoris Irma).

Acta Chirurgica szerkesztősége, 1082 Budapest Üllői út 78/b. Urológiai Klinika (Dr. Rényi-Vámos Ferenc).

Acta Medica szerkesztősége, 1083 Budapest Szigony u. 43. KOKI (Dr. Stark Ervin).

Acta Microbiologica szerkesztősége, 1097 Budapest Gyáli út 4. OKI (Dr. Dömök István).

Acta Morphologica szerkesztősége, 1094 Budapest Tűzoltó u. 58. Szövet- és Fejlődéstani Intézet (Dr. Bernád Irén).

Acta Paediatrica szerkesztősége, 1083 Budapest Bókay János u. 53. I. sz. Gyermekklinika (Dr. Véghelyi Péter).

Acta Physiologica szerkesztősége, 7622 Pécs, Rákóczi út 80. (Dr. Korányi Lajos).

Acta Zoologica szerkesztősége, 1088 Budapest Baross u. 13. Természettudományi Múzeum (Dr. Soós Árpád).

# A MODERN GENETIKA AKTUÁLIS PROBLÉMÁI*

DUBINYIN N. P.

Általános Genetikai Intézet, Moszkva

## Bevezetés

A természettudományokban végbemenő tudományos-technikai forradalom döntő erőt képez a kommunizmus anyagi alapjainak létrehozásában. A Szovjetunióban a tudomány fő feladata: a tudományos-technikai forradalom eredményeinek összekapcsolása a szocialista rendszer előnyeivel. A genetika vonatkozásában a 9. ötéves terv irányelvei előírják, hogy ki kell dolgozni a nagy termőképességű növényfajták és magas teljesítőképességű állatfajták kitenyésztésének genetikai módszereit. Ez az előírás kifejezi annak a feladatnak a lényegét, amely a genetika előtt a tudományos-technikai forradalom területén áll. Következménye a mezőgazdaság belterjesebbé tételéért folyó harcban érvényesülő, mélyen átgondolt taktikának és stratégiának.

A 9. ötéves terv feladata a mezőgazdaság nagyarányú fellendítése; évente 195 millió tonna gabonát kell előállítani, jelentősen növelni kell az állati termékek és a mikrobiológiai úton szintetizált termékek mennyiségét.

Komoly a helyzet bolygónk egész tápanyag-készletével kapcsolatban is. A kétezredik esztendőig a Föld lakóinak száma megduplázódik. Higgadtan elemezve azt, amit napjainkig a genetikai nemesítés elért és amit egész sor stratégiailag döntő probléma megoldása ígér, joggal mondhatjuk, hogy a genetika a mezőgazdasági termékek és nyersanyagok bőségének a kulcsa. Az orvosi genetika és az általános humángenetika sikerei utat nyitnak ahhoz, hogy az emberiség megmenekülhessen az öröklődő betegségektől, rosszindulatú daganatoktól, a szív és a véredényrendszer betegségeitől és sok egyéb károsodástól és lehetővé teszi, hogy az orvostudomány ezeken a területeken mintegy minőségileg új szintre emelkedjék.

A genetika új helyzetéért folyó harc összefügg napjaink számos taktikai tudományos feladatának megoldásával és a jövő olyan komoly stratégiai frontáttöréseivel a tudomány legbonyolultabb alapproblémáinak egész sorában, amelyek megoldása megváltoztathatja a gyakorlat arculatát is. Ebben a harcban a legfontosabb helyet a genetika módszertanán belül a dialektikus materialista filozófia kidolgozása foglalja el.

* A Genetikusok és Nemesítők „N. I. Vavilov" Össz-szövetségi Társaságának második kongresszusán (Moszkva, 1972. január 31—február 5.) elhangzott előadás kibővített változata.

## A genetikai szelekció taktikai feladatai

Közismertek azok a sikerek, melyeket a Szovjetunióban a nemesítés elért. A kolhozok és szovhozok kb. 5000 növényfajtát és hibridet termesztenek; ezek közül 2800 növényfajta van szántóföldi termesztésben (NAZARENKO 1967; GULJAJEV et. al. 1972.). Olyan kiváló növénynemesítőink vannak, akik világviszonylatban is az élvonalhoz tartoznak: P. P. LUKJANYENKO, V. Sz. PUSZTOVOJT, M. I. HADZSINOV, V. N. REMESZLO, V. N. MAMONTOVA, N. V. CICIN, F. G. KIRICSENKO, stb. Jelentős sikereket értünk el az állatfajták előállításában és az árutermelő állattartás genetikai módszereiben is. Utalok V. V. MACKEVICS, N. F. ROSZTOVCEV, D. L. LEVANTYIN és mások munkájára, amelyet a szarvasmarha hústermelő képességének a heterózis és a kombinálódó képesség felhasználásával elért növelése terén végeztek (MACKEVICS 1968; ROSZTOVCEV, 1971; LEVANTYIN et. al. 1972). Megemlíthetem az iparszerű csirkeneveléssel összefüggő feladatokat, valamint a szövetséges köztársaságokban folyó fajtaelőállítás sikereit, pl. Kazahsztánban, melyet F. M. Muhamedgaliev akadémikus foglalt össze (MUHAMEDGALIEV 1970; MUHAMEDGALIEV et. al. 1969, 1971) stb.

A genetika széles alapokon nyugvó módszerei napjainkban és a közeljövőben új helyzetet teremtenek a nemesítésben; ezek közül utalhatok a szelekció-elmélet, a beltenyésztés és keresztezés, a populáció-genetika felhasználására, a heterózis és az ezt kísérő genetikai hímsterilitás jelenségére, a kísérleti poliploidiára, a távoli keresztezésre, a citogenetikára, a biokémiai genetikára, a természetes és indukált mutációkra.

A Szovjetunióban a nemesítés sikerei annyira nagyok, hogy számos termesztett növényfaj esetében zöld forradalmat idéztek elő. Krasznodárban V. Sz. PUSZTOVOJT a napraforgóval érte el ezt az eredményt (PUSZTOVOJT 1966, 1967, 1971a, 1971b; PUSZTOVOJT et. al. 1972). A biokémiai módszerek felhasználásával folytatott kiválogatás szó szerint véve átalakította ennek a növénynek a termőképességét és a nemesített mag olajtartalmát 54%-ig növelte.

P. P. LUKJANYENKO (1967, 1970a, 1970b, 1971) az ökológiai-geográfiai keresztezéseken alapuló szelekció felhasználásával Krasznodárban létrehozta a nevezetes Bezosztája-1 búzafajtát. Számos tulajdonságát tekintve (így pl. homeosztázisos rugalmassága alapján) a világ legjobb búzafajtája. Jelenleg földünkön ez a legelterjedtebb búza. Benne olyan értékes génkészlet összpontosul, mely hosszú időn keresztül alapul szolgál az egész világ korszerű búzanemesítésének. Sok területen zöld forradalmat idézett elő ez a búzafajta. Nyomon követte a még értékesebb Avrora és Kavkaz fajták előállítása. 1971-ben az Uszty-Ljabinszki körzet kolhozában 4875 hektáron a Kavkaz fajta 61,2 q átlagtermést adott. V. N. REMESZLO (1967, 1970a, 1970b, 1971; REMESZLO et. al. 1971), V. N. MAMONTOVA (1967), F. G. KIRICSENKO (1967) és mások munkái komoly mértékben és a Szovjetunió számos körzetében megváltoztat-

ták a búza termőképességét. A genetikai búzanemesítés előtt azonban, a felsorolt kiemelkedő sikerek mellett is még sok fontos feladat áll.

A kukorica zöld forradalma a Szovjetunióban elsősorban E. I. HADZSINOV (1967; HADZSINOV et. al. 1970, 1971, 1972), G. Sz. GALEJEV (1968; GALEJEV et. al. 1969), B. P. SZOKOLOV (1967) és mások nevével függ össze; olyan kétvonalas hibrideket állítottak elő, amelyek termőképessége 25—30%-kal magasabb. A modern genetikai szelekció jellemző vonása azonban abban nyilvánul meg, hogy egyre fokozódnak a növényfajták további javításának lehetőségei és új, gyakran váratlan irányok jelentkeznek. Krasznodárban E. I. HADZSINOV akadémikus, Moldvában A. E. KOVARSZKI (1972) és mások munkáiban reálisan felvetődik az egyvonalas hibridek termesztésbeli felhasználásának kérdése. M. I. HADZSINOV sikeresen dolgozik a lizindús kukorica előállításán. Teljesen váratlan és igen széles perspektívát nyit Grúziában G. M. PAPALASVILI (1965, 1967, 1972) professzor eredménye: a sokcsövű kukorica előállítása. A következő feladat e nevezetes növény felhasználásában az, hogy további javítása érdekében a genetikai kukoricanemesítés összes modern eredményét alkalmazni kell.

Mozgásban van a cukorrépa genetikai nemesítése is. Mindenki előtt ismeretesek A. L. MAZLUMOV akadémikus (1968, 1970, 1971a, 1971b) Ramonyban elért eredményei és más nemesítők (ZSDANOV 1967) sikerei a kiváló diploid fajták előállítása terén. E legértékesebb kultúrnövényünk nemesítésében azonban már beléptünk a poliploid és heterózis fajták korába (DUBINYIN, et. al. 1967). A Szovjetunióban a poliploid-nemesítéssel kapcsolatos munka 1958-ban a Szovjet Tudományos Akadémia Szibériai Osztályához tartozó Citológiai és Genetikai Intézet kezdeményezésére indult meg. A kromoszómák mitózis-beli szétválásának szabályozásán, a keresztezésen és a kiválogatáson alapul. A triploid fajták hektáronkénti cukortermése 10—15%-kal magasabb. Nagy munkát végeztek a Szovjet Tudományos Akadémia Szibériai Osztályának munkatársai: A. N. Lutkov, V. A. Panyin, E. B. Panyina, Ukrajnában V. P. Zoszimovics, Sz. T. Berezskov, A. N. Negovszkij; a Pervomajszjaka állomáson M. I. Taranjuk, Belorussziában N. V. Turbin és V. E. Bormotov. Észak-Kaukázusban 1971-ben a gyári cukorrépa vetések több mint 90%-án triploid hibrid fajtákat termeltek. A triploid répagyökerek cukortartalma 0,5%-kal, termésátlaga 10%-kal emelkedett. Mindez együttvéve 65 millió rubel értékű (900 000 q) cukortöbbletet hozott. Ebben a munkában olyan új módszereket alkalmaztak, amelyek lehetővé tették, hogy az első triploid fajtát már 1961-ben, vagyis a munka megkezdésétől számítva 3 év alatt előállítsák. Többek között a szelekció alatt álló nemzedékeket Novoszibirszkből átvitték a szubtrópusi területekre, ahol 1 év alatt két nemzedéket tudtak felnevelni. Meg kell említeni, hogy a Szibériai Osztály vezetője, M. A. Lavrentyev annak idején élénken reagált a genetikai szelekció új kívánságaira és javaslatomra a poliploid répanemesítéssel kapcsolatos Kaukázusi Expedíció szervezését megvalósította. Az Ame-

rikai Egyesült Államokban széles körben elterjedtek a hímsteril heterotikus diploid hibridek.

A poliploidián alapuló fajtaelőállításra kiváló példa I. K. Abdullajev akadémikusnak az eperfával folytatott munkája Bakuban (ABDULLAJEV 1970).

A poliploidia és a távoli keresztezés összekapcsolása nagy eredményeket ígér a burgonya nemesítésében (BUKASZOV 1967); ennél a növénynél elsőrendű fontosságú a betegség-ellenállóság a nagy termőképesség és a kiváló minőség mellett. Ezt a munkát N. A. LEBEGYEVA (1967), I. A. Veszelovszkij (Leningrád) és mások irányítják (VESZELOVSZKIJ et. al. 1971).

Széles körben alkalmazzák a mutációs módszert sugárzás és kémiai mutagének segítségével; utóbbit I. A. Rapoport irányítja, aki a szupermutagének kérdését tisztázta (RAPOPORT 1966). Sok értékes eredményt hozott P. K. Skvarnyikov (Ukrajna) (SKVARNYIKOV 1971), V. N. Lüszikov (Moldva) BLJANDUR, LÜSZIKOV 1972), V. A. SZTRUNNYIKOV (Taskent, Moszkva) (SZTRUNNYIKOV 1971), V. V. Hvosztova (Szibéria) (HVOSZTOVA 1971) és mások munkássága is. Nyilvánvaló, hogy az erőket a nagyobb szabású munkatervekre kell összpontosítani, amilyenek pl. a búzában a hidegtűrés, a gyapotban a verticilliumos hervadással szembeni ellenállóság, a búzában, rizsben és más növényekben a betegségekkel szembeni immunitás génjeinek beépítése; a gabonafélékben a biokémiai értékmérők, elsősorban a fehérjék figyelembevétele stb.

A szaporodási rendszer céltudatos megváltoztatása kivételes távlatokat ígér a nemesítés számára. Az apomixis szabályozása gyökerében megoldja a heterotikus hibridek kedvező tulajdonságainak örökletes rögzítését. Ebben az irányban az első lépéseket D. F. Petrov (Szibéria) (PETROV et. al. 1971), Sz. Sz. Hohlov (Szaratov) (HOHLOV et. al. 1970) és mások már megtették.

A nemesítési alapanyag előállítása és felhasználása terén óriási jelentősége van a VIR növényfajta-gyűjteményének, melyet N. I. Vavilov hozott létre. Több mint ezer termesztett növényfajta képezi a gyűjtemény alapját. Napjainkban a VIR D. D. Brezsnyev akadémikus vezetése alatt (BREZSNYEV 1967) második fellendülését éli át bolygónk nemesítési kiinduló-anyagtartalékainak mozgósítása terén. P. M. Zsukovszkij sikeresen fejleszti N. I. Vavilovnak a termesztett növények származási centrumaira vonatkozó tanait (ZSUKOVSZKIJ 1971).

Igen nagy jelentősége van P. P. Lukjanyenko, V. N. Remeszlo, P. F. Garkavij és más nemesítők javaslatának, mely szerint le kell rövidíteni az új fajták előállításának idejét. A fitotronokra és egyéb lehetőségekre támaszkodva reálisan felvethető az az igény, hogy a jelenleg szükséges 12—15 év helyett 6—7 év alatt állítsanak elő fajtákat. P. F. Garkavij Ogyesszában évente három nemzedéket állít elő árpából. Kidolgozásra került olyan komplex, összetett nemesítési séma, amely az intenzív fajtákban szükséges számos tulajdonság egyesítését célozza.

Bolygónk sok földművelő táját jellemzi a genetikai növénynemesítésen alapuló zöld forradalom. A mexikói genetikus-növénynemesítők a japán Norin fajta három törpeség-génjét felhasználva olyan búzafajtát állítottak elő, mely a szemes termés mennyiségét 3—4-szeresére emelte. Indiában a törpe fajták kétszeresre emelték a gabonatermést. A rizstermesztés zöld forradalma a törpe fajtákra épülve ment végbe Délkelet-Ázsiában. Az iparszerű hibrid csirkenevelés az egész világot meghódította.

Napjainkban óriási arányokban nő a különböző anyagok mikrobiológiai szintézisének jelentősége. A jelenlegi ötéves terv folyamán óriási üzemek fognak épülni, ahol fehérje- és vitaminkoncentrátumokat a kőolaj tisztított folyékony paraffin származékaiból állítanak elő. 1972-ben N. D. Jeruszalimszkij akadémikus és G. K. Szkrjabin akadémiai levelező tag e termelési eljárás tudományos alapjainak kidolgozásáért Állami díjat kaptak. A mikrobiológiában a genetikai szelekció jelentősége óriási. Nem kevés siker született annak a sebességnek fokozásában, mellyel a mikroszervezetek a táptalaj anyagait fehérjékké, vitaminokká, nélkülözhetetlen aminosavakká, enzimekké, antibiotikumokká és egyéb, a népgazdaságnak szükséges anyagokká szintetizálják. Ugyanakkor, A. A. Imsenyeckij akadémikus számításai szerint a Szovjetunióban a termelés 70%-a még a vad törzsekkel dolgozik (előadás a Szovjet Tudományos Akadémia Általános Genetikai Intézetében, Moszkvában 1972. jan. 24—25-én „A genetika metodologiája és stratégiája az SZKP XXIV. kongresszusának határozatai tükrében" címen tartott konferencián). Ilyen módon teljes nagyságában mutatkozik meg az a feladat, hogy a mikroorganizmusok genetikai tulajdonságait komoly mértékben meg kell változtatni. Az emberiség táplálkozásában fehérjehiány mutatkozik; ebben a vonatkozásban az élesztőgenetikának különösen nagy a jelentősége.

Az emberiség megbirkózik a táplálék-készletek növelésének feladatával és a népesség növekedésének problémáival. Növekszik azonban a környezet megzavarásának fenyegetése, melyet a technikai fejlődés és a természetet meg nem értő magatartás okoz. A Szovjetunióban a vegyipari ráfordításoknak kb. 10%-át tisztítóberendezésekre költik. Még mindig nincs azonban olyan mikróba-rendszer, amely hatékonyan működne a különböző hulladék-anyagokon. Ez igen komoly területe az általános genetika és az evolúció-elmélet alkalmazásának. Az SZKP XXIV. kongresszusa ismét nagyon ráterelte figyelmünket az ember és a természet kölcsönviszonyának örök problémájára, s ezáltal a rólunk és az emberiség jövő nemzedékeiről való gondoskodásra.

Nagyon fontos az a tény, hogy a Szovjetunió az egyetlen országa a világnak, ahol a tudományt és a termelést koordináló állami bizottsága van a biológiai szintézisnek. A genetikai szelekció szerepe ezen az egész területen rendkívülien nagy.

A genetika és nemesítés szövetsége a mezőgazdaság felvirágzásáért folyó harcnak valóban egyik tartópillére. E szövetség fejlesztése és erősítése

— elsőrangú kötelességünk. Meg kell értenünk, hogy sokat kell még tennünk annak érdekében, hogy hazánkban elérjük a termékek bőségét.

Ahhoz, hogy a genetika és nemesítés szövetsége teljes értékű legyen, meg kell fogalmazni a nemesítés minden fő feladatát és el kell érni ezek megoldását az állandóan fejlődő elmélet mélységeinek hasznosítása útján. A genetika jelentősége a nemesítés elméletének kidolgozása szempontjából rendkívül nagy. A taktikai és fundamentális genetikai kutatások sikerei gyökerében változtatják meg a nemesítés lehetőségeit. Ugyanakkor meg kell mondanunk, hogy a nemesítés önálló tudomány, amely felöleli a genetika ránézve alapvető eredményei mellett más tudományok, mint például a biokémia, fiziológia, az immunitástan, a technológia, stb. által elért sikereket is. Ebben a komplexumban ma már komoly jelentősége van a termelékenység fiziológiai elemzésének, amely érthetővé teszi a jellegek kifejlődésének lényegét és lehetőséget ad a genetika céltudatos alkalmazására, azok megváltoztatása érdekében.

Csak a komplex megközelítés segíti azoknak a központi feladatoknak a gyors megoldását, amelyek a korszerű nemesítés előtt állnak.

A gabona minőségi összetevőinek javítása a mutánsok, a biokémiai jelleg-elemzési módszerek széleskörű alkalmazásán, a fehérjék és összetevőik mikrobiológiai értékelési módszereinek kidolgozásán, a keresztezésen és a kiválogatáson alapulhat.

A búzánál a télállóság kérdésének megoldásához alapos fiziológiai elemzésre, télálló mutánsok felkutatására és a távoli keresztezés széles körű felhasználására van szükség.

Minden nemesítőnek az a feladata, hogy olyan ideális fajtatípusokat alakítson ki, melyek mind a helyi feltételekhez jól alkalmazkodnak, mind pedig — tekintettel a mezőgazdasági termelés belterjességének fokozódására — széles homeosztázisos rugalmassággal rendelkeznek. Mindez azt mutatja, hogy vége annak az irányzatnak, amikor az egymástól elszigetelt irányokba haladó kutatás volt a vonzó; világossá vált, hogy a nemesítési feladatokat nem szabad egyetlen módszerrel megközelíteni — legyen az még a legmodernebb is — hanem komplex módszerekre van szükség azoknak a tulajdonságoknak a kialakításához, amelyek által a fajta genetikai anyagának megváltoztatása végbemegy. A nemesítési eljárás kell, hogy konkrét és nagymértékben hajlékony legyen, a különböző tájak ökológiai és földrajzi különbségei miatt, másrészt az adott növénnyel szemben támasztott általános követelmények változása miatt is. Utalok például arra, hogy eddig a fajták nemesítése általában szűkös vízellátási és ásványi tápanyagellátási viszonyok között folyt. Ez azt eredményezte, hogy fokozódott a vegetatív tömeg növekedése. Ma viszont az intenzív mezőgazdaság feltételeinek bekövetkezésével, olyan elvileg új növények előállítása a feladat, amelyek fokozott mértékben képesek kihasználni a vizet és a műtrágyázást. Eddig jóformán gyakorlatilag nem is folyt nemesítés a

gabonafélék fehérje-minőségének javítására, a nemesítők tehetetlenek voltak a búza-télállóság komolymérvű fokozásának dolgában stb.

Napjainkban számos termesztett növény nemesítésében már beállt a fordulat. A búza- és a rizsfajták rövidszalmájúvá alakítását nemesítésük stratégiai feladatként jelölték meg. Ez valamennyi gabonafélére vonatkozik. Ideális esetben két rész szemes termésre egy rész szalmatermés kell, hogy jusson. A rövidszalmájúság jelentősége abban áll, hogy a kalász termékenysége jobb, a levelek felállóbbak, ami növeli a fotoszintézis hatásfokát, s a megdőléssel szemben ellenállóbb a növény. A Szovjetunióban a 70—80 cm szalmahosszúságú féltörpék a perspektivikusak. Az intenzív típusú fajták a tulajdonságok egész komplexumának meg kell feleljenek, így elsősorban 3—4-szer jobb hatásfokkal értékesítsék a műtrágyákat és az öntözővizet; legyenek ellenállóak a betegségekkel és a kártevőkkel szemben; a szem malomipari és biokémiai értékmérői legyenek magasak. Adjanak nagy és biztos termést és jól hálálják meg az agrotechnikai ráfordításokat. A fajták átlagos termése érje el a hektáronkénti 50—100 métermázsát.

Ilyen ideális fajta még nincs. Előállításukhoz mélyenjáró genetikai-nemesítési elméletre van szükség.

A mikroszervezetek genetikája, a sikeresen alkalmazott genetikai mutációs nemesítés (ALIHANJAN 1964) mellett, fel kell használja azokat a genetikai szabályozó mechanizmusokat, amelyek gyökerében képesek megváltoztatni a mikróbasejt kemizmusát.

Az állattenyésztés elméletét a heterózisjelenség hasznosításának, mint új iránynak a figyelembevételével, az intenzív állattartás megvalósításával, a mesterséges termékenyítés eredményeivel, az immunis alakok létrehozásával összhangban kell kiépíteni. (DUBINYIN 1969).

Valamennyi kultúrnövény és háziállatfaj esetében az illető faj genetikájának kérdéseit ki kell dolgozni, mert ennek igen nagy a jelentősége. Tanulmányozni és elemezni kell kiváló nemesítőink, elsősorban P. P. Lukjanyenko, V. Sz. Pusztovojt, A. P. Sehurdin, N. V. Cicin, V. N. Remeszlo, F. G. Kiricsenko iskolájának elméleti és gyakorlati eredményeit.

A nemesítés, mint komplex tudomány elsősorban az öröklődés és változékonyság azon törvényeire támaszkodva kell hogy kiépüljön, amelyeket a genetika állapít meg (DUBINYIN 1971).

Az SZKP Központi Bizottsága a XXIV. pártkongresszusra készített beszámolójában történelmi fontosságú feladatként jelölte meg a következőt: „Szervesen össze kell építeni a tudományos-technikai forradalom eredményeit a szocialista gazdasági rendszer előnyeivel, szélesebb körben ki kell fejleszteni a tudomány és a termelés egységének saját, a szocializmus lényegéhez tartozó alapjait". Figyelembe kell venni az ismeretek állandó gyarapodását. Köztudomású, hogy mai ismeretanyagunk fele az utolsó 15 esztendő eredménye, az 1970—1980 közötti évtizedben viszont a tudományos információk tömege

meg fog kettőződni. A genetika fejlődésének üteme a legmagasabbak közé tartozik. A szovjet genetikai nemesítés, kihasználva a szocializmus előnyeit, mind a tudomány szervezésében, mind pedig gyakorlatba való átvitelében nagy eredmények megvalósulása előtt áll.

## Stratégiai feladatok az öröklődés szabályozásának kérdésében

Alapvető kutatások irányulnak olyan minőségileg új módszerek kiépítésére, melyekkel szabályozni lehet az öröklődést; kiemelkedik ezek közül a sejt genetikai molekuláris rekonstrukciója és a mutációs folyamat szabályozása.

A sejtek genetikai molekuláris rekonstrukciójának, vagyis az ún. „genetical engineering"-nek lehetőségei azokon az új tényeken alapulnak, amelyek szerint idegen fajú DNS bevihető a sejtbe és ott az integrálódik a recipiens genomjával. 1961-ben kimutatták, hogy az emberi csontvelő sejtjei képesek befogadni más sejteknek a hemoglobin polipeptid-lánc szintézisével kapcsolatos genetikai információját. Ezután számos munkában megállapították azt a tényt, hogy a sejtbe idegen DNS bevihető; ez a lépés kromoszomális és citoplazmás szinten is megvalósítható. Az előbbi esetben az integráció a kromoszomális DNS-sel kell, hogy bekövetkezzék, a második esetben episzómás öröklődés lép fel.

Első lépésként az idegen DNS áthatol a sejt felületi szerkezeti elemein. Megállapították, hogy a bakteriális DNS behatol a magasabbrendű növények sejtmagjaiba is, és a sejtmagok 50—70%-a radioaktívvá válik a jelzett bakteriális DNS felvétele után (Stroun et. al. 1966). A növényi sejtekbe behatoló DNS további elemzése azt mutatta, hogy a bakteriális DNS és a növényi kromoszómák fizikai integrációja lép fel; a hibrid DNS replikálódik és bakteriális génjei funkcionálnak (Schilperoort et. al., 1969; Ledoux et. al., 1969; Stroun et. al., 1971).

Ebben a kérdésben legfontosabb láncszemként azon genetikai anyag elkülönítésének módszerei szerepelnek, amely a másik sejtbe való átvitel objektumát képezi.

Ilyen objektumként szerepelhetnek a sejtekből elkülönített gének, vagy DNS szegmentumok alakjában egész gén-blokkok. Ma már számos bakteriális gén, fág-gén és magasabb rendű szervezetekből származó gén egyedi elkülönítését sikerült megvalósítani (Mazaitis et al., 1967; Jayaraman et al., 1969; Colli et al., 1970; Spadari et al., 1971; Daniel et al., 1971).

A gének elkülönítésének első esetei összefüggtek a fágoknak azzal a képességével, hogy a baktérium-sejt DNS-ének egy részét magukkal vitték. Egyes esetekben a DNS-nukleázok az egész egy fonalasnak bizonyuló DNS-t „kitépték" és ilyen módon elkülönítették a kettős-spirál szervezetű gént (Shapiro et al., 1969).

Perspektivikusnak mutatkozik a gén fermentatív szintézise. Ezzel kapcsolatban két fő lehetőség van. Az egyik lehetőség az, hogy a DNS-molekula szétcsavarodásakor az adott gén helyén hibrid DNS képződik, amely az információs nukleinsav-molekulát tartalmazza. A nukleázok leválaszthatják ezt a hibridet, utána megkettőzhetik a gén DNS fonalát. A második lehetőség az, hogy inverz transzkriptázok segítségével a messenger-RNS egyedi molekulájáról az információ átíródik a génre; ezt 1971-ben és 1972-ben számos munkában kimutatták (Ross et al., 1972; Verma et al., 1972; Kacian et al., 1972).

A sejtek genetikai molekuláris rekonstrukciójához szükséges kiinduló anyag előállításában nagyon lényeges a gének mesterséges kémiai szintézisének lehetősége is. Már sikerült az élesztő sejtnek azt a génjét szintetizálni, amelyben az alanin-transzfer-RNS szintézise van kódolva (Khorana et al., 1968).

Elvileg bármilyen genetikai információ bevihető az idegen genomba. Abban az esetben, amikor a sejtből elkülönített idegen natív gén vagy génblokk behatol az idegen sejtbe, tulajdonképpen molekuláris szintű hibridizációval van dolgunk.

A genom és az idegen információ egyes elemei közti összekapcsolás lehetőségét már a klasszikus távoli keresztezési kutatásokban kimutatták. Ezen a területen mérföldkő N. V. Cicin (1971) munkája a búza és a tarackbúza hibridálásával kapcsolatban. Keresztezés és kiválogatás útján a kutató és tanítványai (G. D. Lapcsenko, F. G. Krizsanovszkij stb.) évtizedek munkájával elérték, hogy a búza genomját egyesítették a tarackbúzából származó genetikai információ elemeivel. A tarackbúza és a búza hibridjeiből származó és egyes körzetekben termesztésre már engedélyezett fajtákban olyan tulajdonságok párosulnak, melyek azt mutatják, hogy a tarack genetikai információjának apró elemei beépültek a búza genotípusába. Már eddig is egész sor jelentős munkát végeztek a növények távoli hibridálása terén. Ogyesszában F. G. Kiricsenko fajkeresztezéssel új gabonafélét — őszi kemény-búza fajtát — állított elő. Moszkvában V. E. Piszarev értékes alakokat nyert a búza—rozs hibridekből (Lizlov, Piszarev 1971). M. F. Ternovszkij (Krasznodár) kimutatta a távoli kereszteződés nagy jelentőségét a dohány nemesítésében (Ternovszkij 1971). G. V. Pusztovojt, (Krasznodár) azt a feladatot tűzte ki, hogy távoli keresztezés útján csoport-immunitással rendelkező napraforgót állít elő (Pusztovojt 1969; Pusztovojt et al., 1968). Az új, a verticilliumos hervadásnak ellenálló Taskent 1,2,3 gyapotfajtákat Sz. Sz. Szadikov (1969, 1971a, 1971b) vezetésével távoli keresztezés útján hozták létre (Szadikov és Mirahmedov 1962, Mirahmedov et al. 1965).

A távoli keresztezéssel kapcsolatos kutatások rendkívül perspektivikusak, de igen nehezek, mivel az első hibrid nemzedékben egészben véve nehezen összeillő genomok vannak együtt a különböző fajokból. Nagyarányú és fáradságos munkára van szükség, hogy az egyik fajból kiválasztott géneket összekössük a másik faj genotípusával.

Az az ugrás, amelyet a kutatóknak a molekuláris hibridálási módszerek kidolgozása biztosíthat, jelentőségét tekintve ma még nehezen értékelhető. Azt lehet mondani, hogy a távoli hibridizációval kapcsolatos klasszikus kutatások elvileg kimutatták, hogy a hibridekben összeköthetők az idegen genetikai információk, s ezáltal most már a DNS-molekula szintjén lehetőséget nyitottak a különböző szerves alakok génjeinek egyesítésére, ami nemrég még fantasztikusnak tűnt.

Mivel a genetikai kód univerzális, a molekuláris genetikai hibridizáció elvileg minden szinten megvalósítható, függetlenül attól a lehetőségtől, amelyet a fajok kereszteződése adott, egész odáig, hogy az emberi DNS-t integráljuk a vírusok és fágok genetikai információjának elemeivel.

Kimutatták, hogy a vírusok genetikai információja sikeresen működik az emberi sejtekben. Így 1966-ban felfedezték, hogy a *Shope papillóma*-vírussal dolgozó kutatókban emelkedett az argináz aktivitás. Nyulakkal beállított kísérletekben bebizonyították, hogy a vírusnak az emlős-sejtbe bevitt genetikai információja indukálja az argináz enzimet (ROGERS, 1966). Az 1971-es újabb vizsgálatokban megállapították, hogy maguk a fágok is képesek emberi sejtekbe behatolni és bevinni idegen genetikai információt. Baktériumok galaktózgénjét fág segítségével bevitték laboratóriumban tenyésztett olyan emberi sejtekbe, amelyek galaktóz-1-foszfát-uridiltranszferázt szintetizálni nem képes betegtől származtak, a sejtek ezáltal meggyógyultak (MERRIL et al., 1971). Ezek a sejtek 75-ször annyi aktív enzimet tartalmaztak, mint a kontroll sejtek.

Ma már reális feladatként beszélhetünk az emberi sejteknek baktérium-, vírus-, fág-gének segítségével történő rekonstrukciójáról; ugyanez vonatkozik az állatokra és növényekre is. Az embernél egy bőrrák — xeroderma — olyan gén mutációjának eredménye, amely a reparációs enzim szintézisét programozza. Nyilvánvaló, hogy ha a beteg sejtekbe *Escherichia coli*-ból a szükséges géneket vírus segítségével bevisszük, akkor a bőrráknak ezt a formáját meggyógyítjuk. Az *Escherichia coli* baktérium nem képes inzulint termelni. Az inzulin-gént be kell vinni a baktérium sejtbe ahhoz, hogy az inzulin előállítást mikrobiológiai ipari szinten valósíthassuk meg. A magasabbrendű növények nem képesek megkötni a levegő nitrogénjét; ha sejtjeikbe alacsonyabbrendű szervezetek génjeit visszük be, akkor megváltoztatjuk az egész talajképződési folyamatot. Már megkezdődtek a kísérletek a búzával olyan gének beépítésével, amelyek a légköri nitrogén megkötését szabályozzák. Ezáltal kiküszöböljük a szántóföldek nitrogén-műtrágyázásának szükségességét. 1972 áprilisában megjelent egy közlemény, mely szerint transzdukció, vagyis vírus segítségével történő génbevitel útján egy korai uborkafajtába beépítették a tejsavas erjedést szabályozó génkomplexumot. Ezekben a növényekben a sejthártyák sokkal átjárhatóbbá váltak a nátrium ionok számára.

A sejtek molekuláris genetikai rekonstrukciójának ezek a megközelítési módjai ismételten azt mutatják, hogy a genetika, kidolgozván az öröklődés

molekuláris alapjait, korlátlan hatalmat ígér az emberiségnek az élő természet felett. Nyilvánvaló, hogy az emberiség táplálék-készleteinek alapját képező növények, valamint a mikroszervezetek és háziállatok genomjának a nemesítés érdekében, s ugyanígy az emberi genomnak az öröklődő betegségekkel szembeni küzdelem érdekében történő molekuláris-génikus rekonstrukciója a maga egészében véve elvileg rendkívül érdekes és a gyakorlat szempontjából nagyon jelentős.

A sejtek genetikai rekonstrukciója számos irányban halad; ilyen pl. a szomás sejtek hibridálása (HARRIS 1971), a sejtmag-átültetés (GURDON 1970), a kísérletes mutagenezis hibridekben, stb. Azok az eredmények azonban, melyeket 1970—72-ben a sejtek molekuláris genetikai rekonstrukciója terén elértek, megindítják a fantáziát. Meg lehetünk győződve arról, hogy bizonyos idő múlva a gén-szintézis, a gének vagy gén-blokkok kiemelése az élő sejtből, a genom integrálása idegen DNS-sel, az autoreprodukció mesterséges feltételek között, az episzómák felhasználása és a többi ilyenféle eljárás a csodálatos események sorából átkerül a szervezetek iparszerű genetikai átalakításának az eszközei közé.

Az öröklődés mutációs szabályozásának problémakörében a fő kérdés az irányított génmutáció feladatának megoldása. A gén molekuláris természete feltárult és most már csak konkrétan le kell olvasni a nukleotida-sorrendet a különböző szervezetek génjeiben, egész az ember génjeiig. Szokás a gént DNS-molekula szegmentumként kezelni. Ez a megjelölés azonban a gén sokoldalú függőségét nem fejezi ki eléggé. Az új adatok arra utalnak, hogy a gén fizikailag tényleg a DNS-molekula egy darabja, de ugyanakkor a genetikai információ biológiai kódrendszere is egyben, amely a kodonok történelmileg kialakult értelmes rendszeréből tevődik össze, ez a kódrendszer transzkripciós és transzlációs egységek alakjában realizálódik, a rekon-rendszerben autoreprodukálódik, belép a genetikai regulációs rendszerbe, a sejt életműködése keretei közt létezik és a fehérjék—enzimek rendszeréből kiinduló visszacsatolás alapján vesz részt ebben a működésben.

A génnek ez a működésbeli értelmezése közvetlen kapcsolatban áll a mutációk kérdésével. A gének mutálásának iránya egyedül csak az összetételében szereplő nukleotidok kémiai specificitásával függ-e össze? Mivel minden génben ugyanaz a négy nukleotida van jelen, aligha lehet ez a helyzet. Vannak adatok arra, hogy egyes nukleotidák halmozódása a génen belül forró pontok megjelenéséhez vezet, de a mutálás specificitásának és irányítottságának problémája a maga egészében nem ilyen utakon fog megoldódni. Szemmel látható, hogy a gén különleges mutációs tulajdonságai a gén mint biológiai rendszer sajátosságaiban gyökereznek. Ez világosan megmutatkozik a labilis gének természetes és indukált mutabilitásában (LOPRIENO et al. 1968; PETERSON 1970; NASIM 1971; DUBINYIN, KURENNAJA, KURLAPOVA, TARASZOV 1972).

A mutációk vizsgálata során e folyamat bonyolultságára utaló számos új

vonást fedeztek fel. Ilyen a rezonancia jelensége a mutagenezisben, amely azon alapul, hogy az egyik polinukleotida-fonal károsodása áttevődik az egész DNS-molekulára (DUBINYIN 1966); ilyen a potenciális megváltozás lehetősége, amely megelőzi a valódi mutációt (DUBINYIN et al. 1970); mutálás polimer gének esetében az eukaryotáknál (AKIFJEV et al. 1972), stb. Lényeges jelentőségű a DNS károsodás elleni fermentatív védelmének felfedezése, e védelem részvétele a rekombináció és mutagenezis jelenségeiben, a polimeráz és más enzimek működésének hibáiban (SPEYER et al. 1968). Kimutatták, hogy a T4 fágnál a 43-as gén, amely a polimeráz enzim normál szintézisét szabályozza, mutáció esetén megváltoztatja a mutabilitást is. A polimeráz mutánsok egyik esetben növelik a mutálási gyakoriságot, más esetben mint antimutagének hatnak (DRAKE et al. 1970).

Mindez azt mutatja, hogy a mutációk problémája rendkívül bonyolult. A mutálás lényege összefügg a gén fizikájával és kémiájával, a génnek mint olyan biológiai egységnek a tulajdonságaival, amely ki van téve a sejtműködés és metabolizmus befolyásának, a környezet különféle típusú mutagénjeivel, valamint a fehérjékkel és enzimekkel fellépő specifikus kölcsönhatásoknak. Előttünk a környezet és a gén biológiailag integrált rendszere közti összefüggések dialektikájának képe áll. Ez mutatja, hogy mennyire bonyolult feladat az irányított mutagenezis szabályozása; mégis reális a kérdés felvetése, mert ez az út vezet a megoldáshoz. Ezen az úton minden lépés komoly hatással lesz a gyakorlatra. Így pl. az antimutagének kérdésének és a védőrendszerek működés-szabályozásának megoldása lehetővé teszi az orvosi genetikának, hogy lassítsa az emberben a természetes mutálás ütemét, ami a legfontosabb esemény lesz az öröklődő betegségek genoprofilaktikájában is. A nemesítésben a kísérletes mutagenezis kutatása során itt az ideje széles körben alkalmazni a hatásmódosító eljárásokat, a kombinált módszereket, felhasználni a potenciális megváltozások elvét, a mutagenezis hullám-kinetikáját, a mutációk molekuláris elméletének alapjait, s minden mást, ami valamennyire is irányíthatóvá teszi a mutációs folyamat különböző összetevőit.

## Az öröklődésjelenségek lényegéről

Annak eredményeként, hogy széles körben elterjedt a génnek DNS-molekula-szegmentumként való egyoldalú jellemzése, elterjedt az öröklődési problémák értelmezésének egyoldalú megközelítése is; utóbbit úgy tekintik, mint a genetikai információ irányított átáramlását a génről a fehérjére. Ez a megközelítés 1953-ban nyert megfogalmazást, mint a molekuláris biológia centrális dogmája (WATSON, CRICK 1953). E dogma szerint az információ útjának iránya a DNS-től az RNS-hez, s ettől a fehérje felé vezet. A hatvanas évek molekuláris genetikájának óriási eredményei ezt az elméletet a sejtben folyó

fehérjeszintézis lényegére vonatkozó legnagyobb felfedezésekkel töltötték meg. Ugyanakkor azonban, a fehérjeszintézis genetikai determinációjának tisztázásában elért sikerek minden jelentősége mellett is világossá vált, hogy a centrális dogma nem vette figyelembe a sejtbeli integráció kérdését, nem számolt az összefüggésekkel, a bonyolult jelenségekkel és közvetítő folyamatokkal, melyek pedig annyira jellemzőek az élő rendszerre.

A centrális dogma revíziója akkor kezdődött, amikor felfedezték annak lehetőségét, hogy a messenger RNS molekuláról visszafelé is mehet az információ a genetikai molekulákra, vagyis a DNS-re. 1948-tól kezdve számos kutató kifejtette azt az elgondolást, hogy bizonyos feltételek közt a DNS molekulák az RNS-molekulákról is másolódhatnak (Marshak 1948; Stent 1955; Doudney et al. 1959; Temin 1964; Jirgenszone 1965).

Kifejezték azt a gondolatot, hogy az RNS-tartalmú daganatkeltő vírusok matricájáról az információ DNS-molekulára íródik át, s ez a DNS az emberi sejtek DNS-évei integrálódik. Az 1970. esztendő közepéig mindez csak hipotézis volt; ekkor azonban felfedeztek egy addig példa nélkül álló enzimet, amely lehetővé teszi a genetikai információ átíródását DNS molekulára (Baltimore 1970; Temin et al. 1970).

Így tehát megállapították, hogy a genetikai DNS molekulák specificitását a sejtben mRNS alakjában jelen levő munka-molekulák is kialakíthatják. Felmerül a kérdés, hogy nincs-e ugyanilyen visszacsatolás azokról a fehérjékről, amelyekre az egész élet és a szervezet és a környezet közti kölcsönhatás épül. Ebben az esetben rendkívül komoly problémák merülnének fel, amelyeket egyáltalán nem vett figyelembe a mai molekuláris genetika. El kell azonban ismerni, hogy fehérjéről RNS-re és DNS-re adekvát módon átírt információ-átadás nem létezik. Itt a molekuláris ábécé különbözősége és a molekulák sztereokémiai különbségei képezik az akadályokat. Az evolúció kihasználta és elmélyítette a visszafelé, a fehérjéről az RNS és DNS felé menő adekvát átíródási kapcsolat nehézségeit; ezt a szerves formák történelmi fejlődése során az egyedfejlődés és folytatólagosság törvényeinek szükségszerű megszilárdulása okozta.

A fehérjék azonban közvetett visszacsatolások révén óriási mértékben összefüggnek a DNS és RNS molekulákkal. A genetikai DNS-molekulák létezése és autoreprodukciója, az mRNS molekulák megjelenése és működése nem lehetséges azon fehérje-komplexek (enzimek) kölcsönhatása nélkül, amelyek a gének részéről kiinduló programozó hatásra a megfelelő időben szintetizálódnak. Ilyen módon tehát a következő összefüggések állnak fenn: 1. amelyek adekvát módon közvetítik a genetikai információt; ez az egyenes csatolás (az RNS-től a DNS-hez); 2. olyan visszacsatolások, melyek közvetve adják át a genetikai információt (a fehérjéktől a DNS-hez, RNS-hez, fehérjéhez).

Annak az enzimnek a felfedezése, amely az RNS-molekula alakjában jelenlevő matricáról DNS-molekula másolódását kódolja, új távlatokat nyit bármely gén sejtből való kiemelésének széles körű alkalmazása előtt. Ezen a

téren a fő nehézség az, hogy nincs módszer az egyedi mRNS kinyerésére. Mivel a hemoglobin-szintézist kódoló mRNS esetében van ilyen lehetőség, a kutatók sorának sikerült a reverz transzkriptáz segítségével DNS-t szintetizálni erről az RNS-ről, mint matricáról (Ross et al., 1972; KACIAN et al. 1972).

Az élőlények lényeges vonása a folyamatok rendszerré integráltsága. A baktériumsejt 2—30 percenként megkettőződik. Mintegy $10^6$ fehérjemolekula van benne. Mivel 3000 gént tartalmaz, minden gén 20 perc alatt átlag 3300 fehérjemolekulát kell, hogy termeljen. A különböző fehérje-molekulák száma típusonként 10 és 500 000 közt ingadozik. Minden folyamat időzítve játszódik le. Mindez teljes mélységében mutatja a sejtbeli genetikai folyamatok integrálódási és szabályozási jelenségeit. A genetikai jelenségek szabályozásának kérdése napjainkban főszereplőként lép fel a molekuláris genetika színpadán.

A baktériumok és fágok genetikájában feltárták a szabályozás mikroszisztémáit: az operonokat. Az élőlények egész élete és az egyedfejlődés minden folyamata, az egyetlen megtermékenyült sejtből kiinduló egyedfejlődés minden lépése — a maga folyamatainak legteljesebb rendezettségével — az integrált genetikai jelenségek szabályozó mechanizmusaira épül.

A magasabbrendű szervezetek fejlődésének bonyolultsága nyilvánvalóan a szabályozó genetikai mechanizmusok olyan mennyiségét igényeli, amely egyenlő, vagy lehet, hogy még nagyobb, mint a sejtbeli fehérjeszintézis programozását ellátó DNS mennyisége. Az integráció megvalósítása saját sokoldalú, összetett genetikai apparátust igényel, melynek lényegét még nem ismerjük. Felvetették azt a gondolatot is, hogy a Drosophila óriáskromoszómáiban egyes sávok szabályozó funkciókat betöltő DNS-t tartalmaznak (CRICK 1971), és e sejtek összes DNS-tartalmának túlnyomó része ilyen DNS-ből áll. Eddig a strukturális géneket nem tartalmazó, úgynevezett fölös DNS-re vonatkozó zavaró adatokat a gének polimer felépítésének bizonyítékaként értelmezték. Egyes esetekben ezt bebizonyították (AKIFJEV et al. 1972). A fölös DNS oroszlánrésze azonban valószínűleg az a rész, amely a genetikai szabályozó programot tartalmazza (GEORGIEV 1970; BRITTEN et al. 1971); ennek tartalma és szerveződési formája még rejtve van a kutatók elől. A genetikai reguláció és integráció kérdésének tisztázása nyilvánvalóan fontos az állattenyésztés, növény- és mikroszervezet-nemesítés feladatainak megoldása szempontjából is. Beavatkozva ezekbe a folyamatokba, gyökeres változásokat várhatunk a szerves formák produktivitása és specializáltsága terén.

Az új helyzet a molekuláris genetikában lehetségessé teszi annak feltételezését, hogy az öröklődés az integrált anyagcsere-típusoknak olyan strukturális-biokémiai újratermelése, amely a strukturális és szabályozó genetikai információk továbbadásán alapul. Az öröklődésjelenségek lényege: a DNS, RNS és fehérjemolekulák kölcsönhatása a sejt rendszerén belül. Ugyanez érvényes magára az élet eredetére, mint élő rendszer keletkezésének jelenségére is.

A XX. század első fele a genetikában a fehérje monopol szerepének zászlaja alatt telt el. Utána jött a DNS-molekula monopolizmusának korszaka. Ebben az esetben azonban a genetikai információ molekuláris leírását összetévesztették az öröklődés jelenségével. A molekuláris genetika most megy át arra a szintre, ahol érthetővé válik a DNS-RNS-fehérje kölcsönhatásának és összefüggéseinek alapvető jelentősége egy integrált, történelmileg felépült élő rendszeren belül; ez az átmenet az élet, az öröklődés és az egyedfejlődés egész problémájának új metodológiai megközelítését tükrözi.

## Az ember problémája és a genetika

Ma már teljes nagyságában áll előttünk az ember problémája. Az SZKP XXIV. kongresszusa utalt arra, hogy a kommunizmus építésében létre kell hozni annak anyagi alapjait és meg kell oldani az új embertípus kialakításának feladatát. Ez azt mutatja, hogy az ember problémája a jelen égető tudományos és gyakorlati feladatainak sorába emelkedett. Az ember és a genetika kérdésében nyugodtan, tárgyilagosan kell tájékozódnunk és kiderítenünk, hogy a genetikai program milyen mértékben képes elősegíteni vagy megnehezíteni a szociális környezet befolyását az emberi tudat alakulására. Magától értetődőnek tűnik, hogy a szociális vonások minden embernél a biológiai sajátságokra épülnek. Ez az ember mint bioszociális lény evolúciós megjelenésének menetét magát tükrözi. Mégsem ilyen egyszerű azonban a személyiség formálódásában a szociális és a biológiai összetevők kölcsönhatásának szerkezete, s ennek elemzése a legfontosabb az ember egész problémájának a megértése szempontjából. Ebben a kérdésben hosszú ideig folyt az ember lelki tartalmának hibás biologizálása; úgy vélték, hogy a személyiség biológiai sajátságai sorsszerűen meghatározzák a tudatot is. Ez a hibás nézet nem számolt az ember mint tudattal rendelkező lény minőségi tulajdonságaival, holott ennek a tudatnak a tartalmát a társadalmi vonatkozások és az alkotó tevékenység formálják.

A szociális evolúció fellépése határozta meg az ember, mint faj egyedülálló helyzetét; erre a helyzetre jellemző, hogy az emberi faj kimarad a természetes biológiai evolúció áramlásából. Az ember különleges élőhelyi környezetet hozott és hoz létre sajátmaga számára, melynek feltételei között az összes többi élőlényre jellemző természetes szelekció, mint a biológiai evolúció irányító ereje, elvesztette jelentőségét. Ennek eredményeként a biológiai tulajdonságok irányított megváltozásai, amelyek a természetes szelekció hatására rendszerint végbemennek, az embernél nem fordulnak elő. Szociális evolúciója a meglevő biológiai tulajdonságokra épülve folyik, s eredményességéhez nincs szükség a párhuzamos irányított biológiai evolúcióra. A történelmi tények, a genetikai törvények fényében azt mutatják, hogy a *Homo sapiens* meglevő biológiai adottságai teljes mértékben biztosítják az ember azon szellemi, személyiségbeli átalakulását, amelyet a szociális evolúció útján elérhet. Ezzel

együtt az ember biológiai tulajdonságai és a szociális haladás között szoros kölcsönhatás van. A biológiai tulajdonságok adják az ember létezésének alapját; ugyanakkor ezeknek a tulajdonságoknak a fejlődése gyökerében függ a szociális környezet feltételeitől.

Van egy úgynevezett évszázados tendencia, amely azt mutatja, hogy az utolsó évszázad alatt meggyorsult a gyermekek és fiatalok érése és fejlődése, megnőtt a felnőttek több meghatározott testmérete és későbbre tolódott az ivari funkciók kialvása; ez a tendencia világos tanúbizonyság arra a szerepre, melyet a szociális feltételek a tömeges modifikatív megváltozások kifejlődésében játszanak. Száz év alatt semmiféle irányított megváltozás óriási emberi populációk genotípusában nem következhetett be. Ez arra mutat, hogy az akceleráció és az élettartam növekedése nem más, mint az emberek egyedfejlődésbeli lehetőségeinek kedvező szociális feltételek közt bekövetkező megvalósulása, valamint a korábban izolált emberi populációk széles körű pánmixiája okozta heterózis következménye.

A szociális és a biológiai tényezők kölcsönhatásának létezése nem eliminálja azt a tényt, hogy az emberi létezés eme két különböző szintje közt minőségi különbségek vannak. E különbségek alapján érthetővé válik, hogy az új társadalmi-tevékenységi viszonylatok keletkezése nem vonja maga után az ember veleszületett biológiai tulajdonságainak adekvát irányított megváltozását. Ami pedig a szociális tapasztalatot illeti, az a növekedő szellemi és anyagi kultúrában akkumulálódik és nemzedékről nemzedékre nevelés útján adekvát alakban adódik tovább. Így alakul ki az egész bonyolódó szociális program (DUBINYIN 1970).

Ennek a szociális örökségnek az állományában szerepel az ember minden társadalmi intézménye, képzése, bonyolult, komplex belső alapállásának tényezői, mint pl. a jó és rossz, az igazságérzet, a tudásszomj, a harc az emberiség jobb jövőjéért, stb.

Senki nem kételkedik abban, hogy az emberek biológiailag különbözők. Különbözőképpen fogadják a nevelést, különböző természetes adottságokkal rendelkeznek, különféle hajlamokkal és jellembeli vonásokkal rendelkeznek és így tovább. Ez azonban mind csak arról tanúskodik, hogy az emberek biológiai lehetőségei eltérőek, de nem arról, hogy génjeikbe be van írva annak az életformának a tükröződése, amely adott társadalmi viszonyok hatása alatt kialakul. Végeredményben minden történelmi formációt jellemez saját etikája, felfogása az élet értelméről, viszonya az ember személyiségéhez, tudományos-technikai, szociális, politikai és filozófiai ismereteinek mennyisége.

Az ember esetében a minőségi sajátosságok létezése azt mutatja, hogy a szociális környezetnek az ember szellemi arculatára gyakorolt hatását nem lehet arról a szokásos álláspontról megközelíteni, amelyről az állatok egyedfejlődésében az öröklődés és a környezet kölcsönhatását megítéljük. Az állatnak nincs tudata és nincs társadalmi-tevékenységi aktivitása. Az emberi agy-

velő csodálatos rendszer, melyben a szabad lehetőségek végtelen sok fokozata integrálódik a környezet kiváltotta reakciókban és az általa felvett információk feldolgozásában. Még az állatoknál is ismerünk jellegeket, melyek a környezet befolyása alatt minőségileg átformálódnak. A fehér házinyúlnak alacsony hőmérsékleten fekete szőrei nőnek, száraz viszonyok közt a mutáns Drosophilának normális potroha fejlődik, stb. Az állatok magatartásmódjának ökológiai aszpektusait vizsgálva kiderül, hogy a környezeti reakció kialakulásakor és a közösségben éléskor legnagyobb jelentősége a „tanulásnak" van a nyájban és a családi csoportokban. Ebben az esetben a magatartási információk nemzedékről nemzedékre való továbbadása történik meg koncentrált emlékezet alakjában, amely a nemzedékek hosszú sorában halmozódott fel és a születés után a tanulásban való kötelező részvétel által realizálódik. Az egyedi magatartásmódbeli reakciók ilyen „felépülése" rárétegződik az egyed veleszületett tulajdonságaira. A magatartásnak erről az alakjáról azt mondhatjuk, hogy nincs megírva a génekben abban a formában, amely a „tanult" állatot jellemzi, de megnyilvánulásához szükség van egy meghatározott génkészletre.

Ezek a tények világosan hangsúlyozzák, hogy vulgarizálásnak minősül az ember szociális magatartására széleskörűen kiterjeszteni az ösztönök kategóriáját, melyeket az állatokban szigorú öröklődési mechanizmusok rögzítenek. Hibás dolog az ember és az állat alapvető magatartási kategóriáit egymással összehasonlítani. Az emberben a magatartás a tudaton alapul, s meghatározza azt a gondolkodás, az akarat, az érzés, a természeti és társadalmi törvények ismeretének szintje és az önismeret foka.

Az ember pszichikai élete összefügg konkrét kapcsolatok megjelenésével az emberi agyban, amelyek a külső világ hatása alatt keletkeznek. Nyilvánvaló, hogy ezek a kapcsolatok nem lehetnek megírva az ember génjeiben, azok minden nemzedékben a nevelés hatására jönnek létre. Jól tudjuk, hogy akárhány nemzedék tanulta is a matematikát, minden nemzedék iskolásainak újonnan kell felfogniuk a világszemléletnek ezt az absztrakt rendszerét. Minden nemzedékben szükség van nevelés útján újratermelni a tudat minőségi tartalmát. Csak ezen az úton lesz képes minden egyes nemzedék átvenni az összes eredményt, amit az emberiség történelme folyamán elért. Mindez világosan utal az embernél a szociális örökség kategóriájának létezésére. Határozottan állíthatjuk, hogy az ember, mint bioszociális lény lényege két program — a genetikai és a szociális program összefolyó hatása alatt fejlődik ki: az előbbi hozza létre az ember életének biológiai alapját, utóbbi pedig az ember biológiai sajátságaira támaszkodva, kialakítja a tudatot.

Világos, hogy a szociális öröklés tana, nem tagadván az emberek közti természetes különbségeket, ugyanakkor kimutatja az új ember kiformálásának azokat az óriási lehetőségeit, melyeket a szociális életfeltételek megváltozásának hatása biztosít. Amint azt a lenini tükröződéselmélet kimutatta, az emberi értelem vég nélkül képes felismerni a jelenségek minden ellentmondását mind

a külső világban, mind saját magában. A társadalmi fejlődés eredményeit tudatában rögzítve, az ember a bonyolódó szociális program alapján nevelődvén, minden újabb nemzedékben átalakítja a személyiség lelki-szellemi világát. A kultúra fantasztikus fellángolása a neolittól kezdve, vagyis 8—9 ezer év alatt; hatalmas civilizációk létezése Asszíriában, Babilonban, Indiában, Kínában, Egyiptomban, Mexikóban, Görögországban és Rómában; a középkori süllyedés Európában; új felemelkedés a XV. században, a reneszánsz korában; a napjainkban folyó szociális és tudományos-technikai forradalom, amely megrázó változásokat von maga után az ember szellemi világában — mindezeket az átalakulásokat nem kísérték irányított genetikai megváltozások. Látható, hogy a biológia nem korlátozza végzetszerűleg az ember társadalmi fejlődését. A gondolkodás fejlődésének nincsenek határai (DUBINYIN 1971).

Az ember és a genetika kérdését másként kezelik a szociál-darvinisták, az eugenikusok és a rasszisták. Feltételezik, hogy az ember magatartásának szociális formái a génekben vannak rögzítve, hogy a tudat nem a társadalmi fejlődés terméke, hanem olyan jelenség, melynek alapvonásait a genetikai program hatása szabná meg. Ebből következnék, hogy az új ember formálásában a szociális feltételek nem döntenek el a kérdést. Ehhez így az emberiség génjeit kellene megváltoztatni.

Ezeket a következtetéseket az ember, mint bioszociális lény megértésétől távol álló emberek vonják le. Nem veszik figyelembe sem a szociális program létezésének tényét, sem az emberiség gigantikus genetikai potenciáljának jelentőségét a maga egészében. Ezzel együtt a gének átalakításának gyakorlata a mai emberiség szempontjából veszedelmes lenne, mivel a mai genetika szelekció nélkül a populációkban nem képes céltudatosan megváltoztatni a géneket. Az ember szelekciója még akkor is lehetetlen, ha félretesszük annak etikai tűrhetetlenségét. Az emberiség számának gigantikus méretű növekedése ebben a vonatkozásban leküzdhetetlen akadály. Ilyenféle kísérlet esetén viszont a tudatlan tudomány démoni erői értelmetlenül rontanának rá az emberiségre. Le kellene rombolni a családokat, a szeretet magasztos érzéseit, az emberi lét költői lényege semmisülne meg. Az emberiség kísérleti csordává alakulna, erkölcsi vonatkozásban ez a fasizmus rémségeit is felülmúlná. S mit nyerne viszonzásul az emberiség? Gyakorlatilag semmit, azonkívül, hogy szétrombolná jelenlegi felbecsülhetetlen értékű öröklöttségét, amelyen korunkban alapul és még hosszú évezredeken át fog alapulni az emberi géniusz fejlődése. A jövőben pedig, ha az emberiség olyan feladatokkal kerül szembe, amelyeket a saját genetikai potenciáljának felhasználásával nem lesz képes megoldani, akkor olyan, ma még ismeretlen új tudomány eszközeivel fogja megváltoztatni saját biológiai természetét, melynek módszerei méltók lesznek az emberhez.

A szociális öröklődés tényének elismerése semmilyen mértékben nem csökkenti az ember szempontjából a humángenetika és az orvosi genetika szerepét. E tudományágak fejlődése megszabadítja az emberiséget az öröklődő

betegségek terhétől, biztosítja örökletes anyagának megőrzését és az orvostudomány sok területét minőségileg magasabb szintre emeli.

A szociális program elmélete és az a tétel, hogy a genetikai program csak a biológiai alapot hozza létre az ember összetett bioszociális lényegének kereteiben, világosan mutatja, hogy a modern általános genetika és humángenetika teljes egészében alátámasztja a tudatra, mint a társadalmi fejlődés termékére vonatkozó lenini tanítást. Az ember társadalmi haladása előtt korlátlan lehetőségek nyílnak, a jövő embere a kommunista építés kohójában fog kialakulni.

## Befejezés

A molekuláris területen elért minden eredménye mellett is a genetika, mint tudomány, sokoldalú kutatásokat igényel. Molekuláris, szubcelluláris, szöveti, egyedi és populáció-szinten egyaránt kell, hogy fejlődjék. Ezáltal válik a modern biológia kulcs-tudományává. Gyakorlati kihatásaiban szükségszerűen széles körű és mélyreható összefüggésben van a mezőgazdasággal, orvostudománnyal, kozmikus biológiával, a bioszféra-kutatásokkal, az evolúció elméletével, az antropológiával és általában az emberre vonatkozó kutatásokkal. Ennek feltétele: a kutatások széles frontja, az elmélet és gyakorlat területén az alapvető főirányok előtérbe állításában az összes megközelítésmód kölcsönös átvétele. Napjainkban, amikor a genetikában a ténybeli tartalom gigantikus arányokban fejlődik és mélyül el, a metodológiai elemzésnek van a legnagyobb jelentősége; ez az elemzés gyümölcsöző lesz és a dialektikus materializmus eszmei alapjain el fog vezetni egy általános elmélet kidolgozásához. A szovjet genetika komoly felelősséggel tartozik az emberiségnek, mivel napjaink genetikája nagyon nagy hatalmú tudomány, amely az emberiségnek nemcsak jót hozhat, hanem kiszámíthatatlan csapásokat is okozhat. Helyzete ebben a vonatkozásban hasonló, sőt még veszedelmesebb, mint az atomenergia felhasználásáé. A kutatók nagy feladatok előtt állnak: a genetika felfedezéseit, törvényeit, elméleti és gyakorlati sikereit el kell juttatni a milliós tömegekhez; ezt a mezőgazdasági szakemberek, orvosok, pedagógusok, biológus szakkörök széles körű alkotó munkásságára támaszkodva kell végeznie. Mindezek a szovjet nép kultúrájának kincstárához tartoznak és a szovjet genetika erejének és fejlődésének forrásává lesznek.

Vlagyimir Iljics Lenin, sok esztendővel ezelőtt, jellemezvén a szocializmust, azt mondta, hogy az emberiség most a fejlődésnek új, szokatlanul fényes lehetőségeit ígérő stádiumába érkezett. Beléptünk a szocializmus ragyogó fejlődésének ebbe a korszakába. A genetika teljes mértékben be kell, hogy lépjen a kommunizmust építő új társadalom termelőerői sorába.

A genetikai szelekció módszereivel felfegyverzett szovjet nemesítők eredményei nagy visszhangra találnak a szovjet mezőgazdasági gyakorlatban.

**A humángenetika előtt reálisan felmerülnek a legfontosabb feladatok, melyek megoldására szükség van ahhoz, hogy megszabaduljon az ember az öröklődő betegségektől, a rosszindulatú daganatoktól, a szív és érrendszer betegségeitől. A genetika belép a genetikai molekuláris sejt-rekostrukció megvalósításának, a genetikai szabályozás törvényei feletti uralomnak és a mutációs folyamatok irányításának korszakába. Ezeknek a fundamentális stratégiai irányoknak a fejlődése döntő szakaszába érkezett; sikerüktől a megismerés mélysége és az életjelenségek irányíthatósága függ.**

## IRODALOM


Абдуллаев И. К.: Ред. Полиплоидия у шелковицы. М. (1970).

Акифьев А. П., Макаров В. Б.: Генетическая и функциональная организация хромосом высших животных и растений. Успехи современ. биол., **73**, № 5 (1972).

Алиханян С. И.: Ред. Генетические основы селекции микроорганизмов. М., «Наука». (1969).

Бляндур О. В., Лысиков В. Н.: Экспериментальный мутагенез линейной кукурузы. Кишинев, «Штиинца». (1972).

Брежнев Д. Д.: Использование мировых растительных ресурсов в селекции сельскохозяйственных культур. В сб.: Достижения отечественной селекции. М., «Колос», 21—37 (1967).

Букасов С. М.: Селекция картофеля в СССР. В сб.: Достижения отечественной селекции. М., «Колос», 346—353 (1967).

Веселовский И., Котова К. А.: Изучение сортов и гибридов картофеля на устойчивость к Х-вирусу. Селекция и семеноводство, № 2, 79 (1971).

Выступление на конф. «Методология и стратегия генетики в свете решений XXIV съезда КПСС». 24—25 янв. 1972 г., Ин-т общей генетики АН СССР, М. (1972).

Галеев Г. С.: Гетерозис и повышение продуктивности кукурузы. В сб.: Гетерозис служит человеку. М., «Знание», 27—32 (1968).

Галеев Г. С., Киссель Н. И., Таова Л. И.: Продуктивность и селекционное использование мутанта кукурузы Opaque —2. Докл. Всесоюзн. акад. с.—х. наук, № 10, 5—8 (1969).

Георгиев Г. П.: Гипотеза о структурной организации оперона и регуляции синтеза РНК животной клетке. Молекулярная биол., 4(1): 17—29 (1970).

Гуляев Г. В., Гужов Ю. Л.: Селекция и семеноводство полевых культур. М., «Колос». (1972).

Дубинин Н. П.: О некоторых узловых вопросах современной теории мутаций. Генетика, № 7, 3—20 (1966).

Дубинин Н. П.: Ред. Генетические основы селекции животных. М., «Наука». (1969).

Дубинин Н. П., Панин В. А.: Новые методы селекции растений. М., «Колос». (1967).

Дубинин Н. П., Акифьев А. П.: Предмутационные потенциальные изменения хромосом. Успехи современ. биол., **69**, 2, 272—287 (1970).

Дубинин Н. П., Куренная О. Н., Курлапова Л. Д., Тарасов В. А. Индуцированная реплицирующаяся нестабильность в делящихся дрожжах Schizosaccharonyces pombe. Генетика, **8**, 5 (1972).

Дубинин Н. П.: Генетика и будущее человечества, Знание (1970).

Дубинин Н. П.: (Ред.) Генетические основы селекции растений. «Наука», М. (1971).

Дубинин Н. П.: Философские и социальные аспекты генетики человека. Вопросы философии, № 1, № 2 (1971).

Жданов Л. А.: Итоги селекционной работы по масличным культурам на Донской опытной станции. В сб.: Достижения отечественной селекции. М., «Колос», 231—242 (1967).

Жуковский П. М.: Мировой генофонд растений для селекции (мега- и микрогеноцентры). В сб.: Генетические основы селекции растений. М., «Наука», 33—38 (1971).

Иерусалимский Н. Д., Скрябин Г. К.: Проблемы микробиологии углеводородов. Изв. АН СССР, сер. биол., № 1, 53—57 (1965).

Йиргенсонс Б.: Природные органические макромолекулы. М., «Мир», стр. 431 (1965).

Кириченко Ф. Г.: Методы выведения сортов озимой мягкой и твердой пшеницы для степи Украины. В сб.: Достижения отечественной селекции. М., «Колос», 101—113 (1967).

Коварский А. Е.: Ред. Методы селекции сельскохозяйственных растений в Молдавии. АН МССР. (1972).
Лебедева Н. А.: Значение полиплоидии для практической селекции картофеля. Цитология и генетика, **1**, 5, 86—92 (1967).
Лукьяненко П. П.: Итоги селекции озимой пшеницы на Кубани. В. сб.: Достижения отечественной селекции. М., «Колос», 71—95 (1967).
Лукьяненко П. П.: Выведение новых сортов озимой пшеницы интенсивного типа. Вестн. с.—х. науки, № **4**, 54—61 (1970а).
Лукьяненко П. П.: Этапы развития отечественной селекции и ее перспективы. Селекция и семеноводство, № **2**, 30—41 (1970б).
Лукьяненко П. П.: О селекции низкостебельных сортов озимой пшеницы. Селекция и семеноводство, № **2**, 12—19 (1971).
Лызлов Е. В., Писарев В. Е.: Пути повышения плодовитости октаплоидных и гексаплоидных озимых Triticale. Генетика, **7**, 10, 5—9 (1971).
Левантин Д. Л.: Теория и практика повышения мясной продуктивности в скотоводстве. М., «Колос». (1966).
Левантин Д. Л., Смирнов Д. А., Рубцова Л. Ф.: Шире использовать мясные породы скота в промышленном скрещивании. Животноводство, № **4**, 67—72 (1972).
Мазлумов, А. Л.: Селекция и семеноводство сахарной свеклы. Вронеж. Центр.-Черноозем. кн. изд. (1968).
Мазлумов А. Л.: Селекция сахарной свеклы. Изд. 2-е. М., «Колос». (1970).
Мазлумов А. Л.: Цель исследований: высокая сахаристость. Сельск. зори, № **5**, 20—22 (1971а).
Мазлумов А. Л.: Сосранение породных качеств свеклы в процессе семеноводства. Сахарная свекла, № **3**, 26—29 (1971б).
Мамонтова В. Н.: Выдающийся ученый-селекционер А. П. Шехурдин. В сб.: Достижения отечественной селекции. М., «Колос», 125—138 (1967).
Мацкевич В. В.: Мясное скотоводство и разведение скота породы санта-гертруда. М., «Колос». (1968).
Мирахмедов С. и др.: выведение сортов и форм хлопчатника, устойчивых к вертициллиозному вилту. Сер. биол. **1**, 2 (1965).
Мухамедгалиев Ф. М.: Очерки по общей биологии сельскохозяйственных животных с основами генетики. Алма-Ата, «Наука». (1970).
Мухамедгалиев Ф. М., Есенжулов А. И., Еськов П. А., Ли В. А.: Значение отдаленной гибридизации в селекции сельскохозяйственных животных. В сб.: Генетические основы селекции животных. М., «Наука», 230—254 (1969).
Мухамедгалиев Ф. М., Абильдинов Р. Б.: Межпородная пересадка зиготы и ее генетические аспекты. Алма-Ата, «Наука». (1971).
Назаренко К. С.: Достижения отечественной селекции сельскохозяйственных культур — в производство. В сб.: Достижения отечественной селекции. М., «Колос», 9—20 (1967).
Папалашвили Г. М.: Селекция многопочатковой кукурузы. Сальск. жизнь, № **240** (1965).
Папалашвили Г. М.: Грузинская многопочатковая кукуруза. Сельск. хоз-во Грузии, № 5 (1967).
Папалашвили Г. М.: Многопочатковая кукуруза универсального направления. 2 съезд ВОГИС им. Н. И. Вавилова. Выставка Ш. селекция и семеноводство сельскохозяйственных растений на генетических основах, вып. 2 (Тезисы работ). (1972).
Петров Д. Ф., Белоусова Н. И., Фокина Е. С., Яценко Р. М., Лайкова Л. И.: Наследование элементов аполиксиса у гибридов кукурузы с трипсакум. Докл. АН СССР, **201**, 4, 961—963 (1971).
Пустовойт В. С.: Избранные труды. Селекция, семеноводство и некоторые вопросы агротехники подсолнечника. М., «Колос». (1966).
Пустовойт В. С.: Ред. Руководство по селекции и семеноводству масличных культур. М., «Колос». (1967).
Пустовойт В. С.: Селекция и семеноводство подсолнечника. Вестн. с.—х. науки, № **3**, 55—61 (1971а).
Пустовойт В. С.: Человек формирует растение. Сельск. зори, № **2**, 14—16 (1971б).
Пустовойт В. С., Бородулина А. А., Супрунова Л. В.: Качество белка современных сортов подсолнечника. Вестн. с.—х. науки, № **2**, 4—6 (1972).
Пустовойт Г. В.: Селекция подсолнечника на групповой иммунитет методом межвидовой гибридизации. С.—х. биология. **4**, 6, 803—812 (1969).
Пустовойт Г. В., Илатовский В. П.: Результаты селекции подсолнечника на групповой иммунитет методом межвидовой гибридизации. Селекция и семеноводство, № **4**, 18—27 (1968).

Рапопорт И. А.: Ред. Супермутагены, М., «Наука». (1966).
Ремесло В. Н.: Сорта озимой пшеницы Мироновской станции. В сб.: Достижения отечественной селекции. М., «Колос», 96—100 (1967).
Ремесло В. Н.: Некоторые итоги селекции озимой пшеницы. С.—х. биология, **5**, 2, 197—206 (1970а).
Ремесло В. Н.: Создаются более современные сорта (зерновых и кормовых культур). Вестн. с.—х. науки, № **4**, 62—67 (1970б).
Ремесло В. Н.: Пшеницы мироновской селекции. Сельск. зори, № **7**, 3—6 (1971).
Ремесло В. Н., Животков Л. А.: Процесс совершенствования сортов (пшеницы) непрерывен. Вестн. с.—х. науки, № **4**, 5—10 (1971).
Ростовцев Н. Ф., Черкащенко И. И., Болотин А. И.: Промышленное скрещивание коров степной породы с быками санта-гертруда в Западной Сибири. Докл. ВАСХНИЛ, № **10**, 20—22 (1971).
Садыков С. С.: Ред. Генетика хлопчатника. Ташкент (1969).
Садыков С. С.: Ред. Генетические исследования хлопчатника. Материалы 1 генет. совещ. по хлопчатнику, Ташкент, «Фан». (1971а).
Садыков С. С.: Об основных результатах и дальнейшем развитии научных исследований по генетике и селекции хлопчатника. Узб. биол. журн., № **3**, 58—63 (1971б).
Садыков С. С., Мирахмедов С. М.: К вопросу о природе вилтоустойчивости хлопчатника. Ж. Хлопководство, **4**, (1962).
Скрябин Г. К., Головлев Е. Л., Волынкина Л. П.: Методы и критерии отбора высокопродуктивных культур микроорганизмов, ассимилирующих углеводороды. Изв. АН СССР, сер. биол., № **1**, 53—57 (1970).
Соколов Б. П.: Селекция и семеноводство кукурузы в СССР. В сб.: Достижения отечественной селекции. М., «Колос», 163—172 (1967).
Струнников В. А.: Современное состояние и дальнейшие задачи использования генетических методов в разведении шелковичного червя. В сб.: Практические задачи генетики в сельском хозяйстве. М., «Наука», 343—366 (1971).
Терновский М. Ф.: Межвидовая гибридизация и экспериментальный мутагенез в селекции табака. В сб.: Генетические основы селекции растений. М., «Наука», 260—312 (1971).
Хаджинов М. И.: Гибридизация кукурузы на стерильной основе в Краснодарском научно-исследовательском институте сельского хозяйства. В сб.: Достижения отечественной селекции. М., «Колос», 173—186 (1967).
Хаджинов М. И., Щербак В. С.: Изучение депрессии при инбридинге у аутотетраплоидной и диплоидной форм кукурузы. Докл. Всесоюзн. акад. с.—х. наук, № **9**, 2—4 (1970).
Хаджинов М. И., Зима К.: Проблема белка и селекция кукурузы. Сельск. жизнь, 20 апреля. (1971).
Хаджинов М. И., Рядчиков В. Г.: Проблема высоколизиновой кукурузы в животноводстве. Животноводство, № **2**, 51—55 (1972).
Хвостова В. В.: Современное состояние исследований по экспериментальному получению и практическому использованию мутаций у сельскохозяйственных растений. М., «Наука», 224—259 (1971).
Хохлов С. С., Гришина Е. В., Зайцеза М. И. и др.: Гаплоидия у покрытосеменных растений. Саратов. (1970).
Цицин Н. В.: Отдаленная гибридизация как фактор эволюции и важнейший метод создания новых видов, форм и сортов растений. В сб.: Генетические основы селекции растений. М., «Наука», 89—111 (1971).
Шкварников П. К.: Ред. Генетика и селекция на Украине. Киев, «Наукова думка». (1971).
Baltimore D.: Viral RNA-dependent DNA polymerase. Nature, **226**, 5252 1209—1211 (1970).
Britten R. J., Davidson E. H.: Repetitive and non-repetitive DNA sequences and a speculation on the origins of evolutionary novelty. Quart. Rev. Biol., **46**, 2 111—138 (1971).
Colli W., Oishi M.: A procedure for gene purification: the purification of the ribosomal RNA genes of Bacillus subtilis as DNA—RNA hybrids. J. Mol. Biol., **51**, 3 657—669 (1970).
Crick F.: General model for the chromosomes of higher organisms. Nature, **234**, 5323 25—27 (1971).
Daniel V., Beckmann J. S., Sarid S., Grimberg J. I., Herzberg M., Littauer U. Z.: Purification and in vitro transcription of a transfer RNA gene. Proc. Nat. Acad. USA, **68**, 9 2268—2272 (1971).
Doudney C. O., Haas F. L.: Mutation induction and macromolecular synthesis in bacteria. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, **45**, 5 709—722 (1959).
Drake J. W., Greening E. O.: Suppression of chemical mutagenesis in bacteriophage T4 by genetically modified DNA polymerase. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, **66**, 3 823—829 (1970).

GURDON J. B.: Nuclear transplantation and the control of gene activity in animal development. Proc. Roy. Soc. London, **176B**, 1044 303—314 (1970).
HARRIS H.: The Croonian Lecture, 1971. Cell fusion and the analysis of malignancy. Proc. Roy. Soc. London, **179B**, 1054 1—20 (1971).
JAYARAMAN R., GOLDBERG E. B.: A genetic assay for mRNA's of phage T4. Proc. Nat. Acad. Sci. USA., **64,** L 198—204 (1969).
KACIAN D. L., SPIEGEIMAN S., BANK A., TERADA M., METAFORA S., DOW L., MARKS P. A.: In vitro synthesis of DNA components of human genes for globins. Nature New Biol., **235,** 58 167—169 (1972).
KHORANA H. G., BÜCHI H., CARUTHERS M. H., CHANG S. H., GUPTA N. K., KUMAR A., OHTSUKA E., SGARAMELLA V., WEBER H.: Progress in the total synthesis of the gene for ala-t RNA. Cold Spring Harbor Quant. Biol., **33,** 35—44 (1968).
LEDOUX L., HUART R.: Fate of exogenous bacteria deoxyribonucleic acids in barley seedlings. J. Mol. Biol., **43,** 2 243—262 (1969).
LOPRIENO N., ABBONDANDOLO A., BONATTI S., GUGLIELMINETTI R.: Analysis of the genetic instability induced by nitrous acid in Schizosaccharomyces pombe. Genet. Res., **12,** 1 45—51 (1968).
MARSHAK A.: Evidence for a nuclear precursor of ribo- and desoxyribonucleic acid. J. Cell and Compar. Physiol., **32,** 381—406 (1948).
MAZAITIS A. J., BAUTZ E. K. F.: Partial isolation of an rIIB segment of T4 DNA by hybridization with homologous RNA. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, **57,** 6 1633—1637 (1967).
MERRIL C. R., GEIER M. R., PETRICCIANI J. C.: Bacterial virus gene expression in human cells. Nature, **233,** 5319 398—400 (1971).
NASIM A.: Replicating instabilities in yeast: evidence from single cell isolation. Genetics, **69,** 4 513—516 (1971).
PETERSON P. A.: Controlling elements and mutable loci in maize: their relationships to bacterial episomes. Genetica, **41,** 1 33—56 (1970).
ROGERS S.: Shope papilloma virus: a passenger in man and its significance to the potential control of the host genome. Nature, **212,** 5067 1220—1222 (1966).
ROSS J., AVIV H., SCOLNICK E., LEDER P.: In vitro synthesis of DNA complementary to purified rabbit globin mRNA (RNA-dependent DNA polymerase/reticulocyte/hemoglobin/density gradient centrifugation/oligo (dT) primes. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, **69,** 1 264—268 (1972).
SCHILPEROOT R. A., MEIJS W. H., PIPPEL G. M. W., VELDSTRA H.: Agrobacterium tumefaciens cross-reacting antigens in sterile crown-gall tumors. FEBS Letters, **3,** 3 173—176 (1969).
SHAPIRO J., MACHATTIE L., ERON L., IHLER G., IPPEN K., BECKWITH J.: Isolation of pure lac operon DNA. Nature, **224,** 5221 768—774 (1969).
SPADARI S., SGARAMELLA V., MAZZA G., FALASCHI A.: Enzymic purification of a hybrid between ribosomal ribonucleic acid and desoxyribonucleic acid. Europ. J. Biochem., **19,** 2 294—300 (1971).
SPEYER J. F., ROSENBERG D.: The function of T4 DNA polymerase. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol., **33,** 345—350 (1968).
STENT G. S.: Decay of incorporated radioactive phosphorus during reproduction of bacteriophage T2. J. Gen. Physiol., **38,** 4 853—865 (1955).
STROUN M., ANKER P., CHARLES P., LEDOUX L.: Fate of bacterial deoxyribonucleic acid in Lycopersicon esculentum. Nature, **212,** 5060 397—398 (1966).
TEMIN H. M.: Nature of the provirus of Rous sarcoma. Nat. Cancer Inst. Monogr., **17,** 557—570 (1964).
TEMIN H. M., MIZUTANI S.: RNA-dependent DNA polymerase in virions of Rous sarcoma virus. Nature, **226,** 5252 1211—1213 (1970).
VERMA I. M., TEMPLE G. F., FAN H., BALTIMORE D.: In vitro synthesis of DNA complementary to rabbit reticulocyte IO S RNA. Nature New Biol., **235,** 58 163—167 (1972).
WATSON J. D., CRICK F. H. C.: A structure for deoxyribose nucleic acid. Nature, **171,** (4356) 737—738 (1953).

# A FÖLD VEGETÁCIÓJA PRIMER PRODUKTIVITÁSÁNAK MODELLEZÉSE

LIETH H.

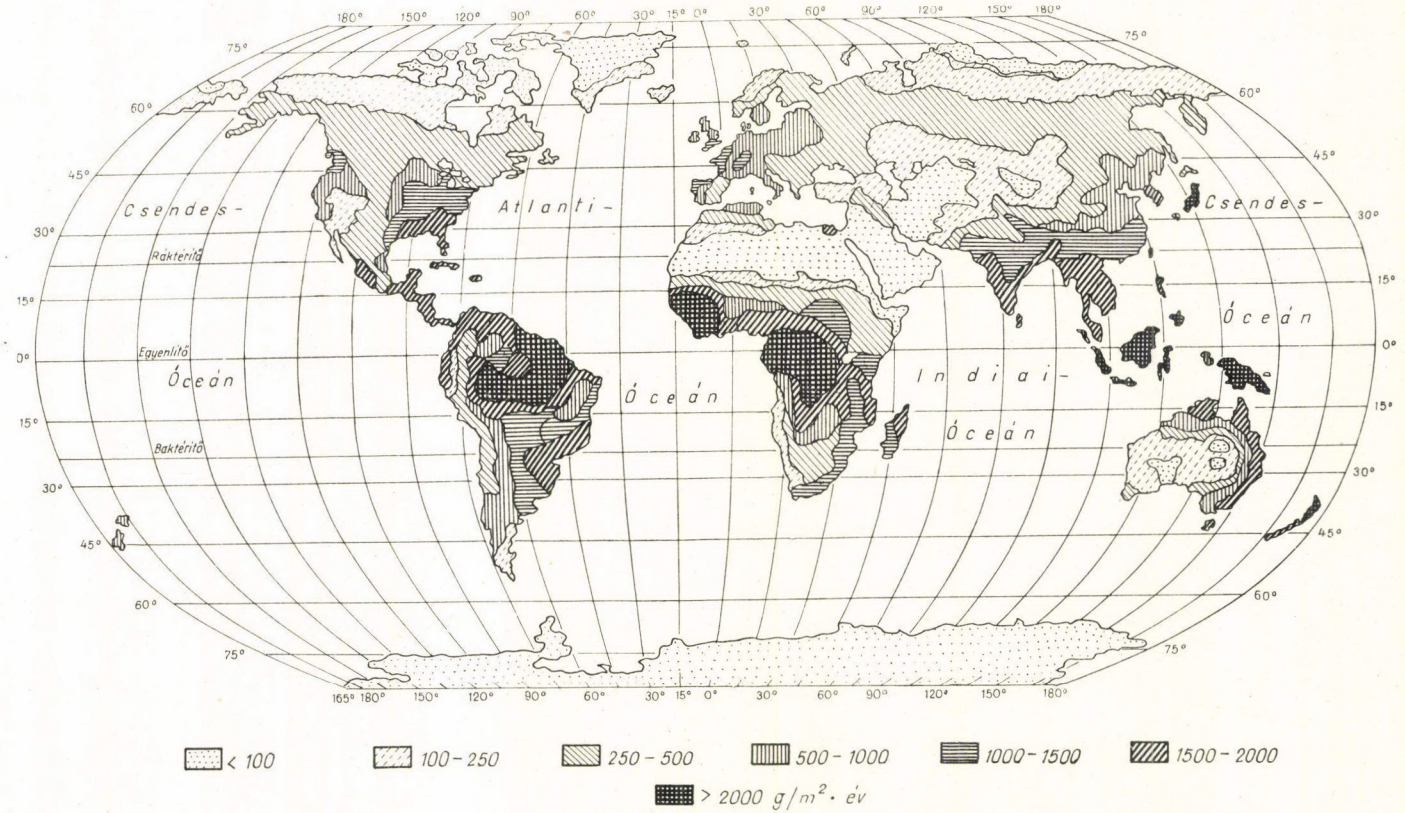
UNC — Chapel Hill, Dept. of Botany, USA.

Az IBP két eredeti, központi célkitűzése: a föld vegetációja primer produktivitásának lehető legpontosabb felmérése, és a primer produkció és a környezeti feltételek közötti kapcsolatok bizonyos részeinek felderítése. Az IBP utolsó fázisában szükség van a felgyülemlett regionális produkció-becslések eredményeinek szintézisére és a korábbi térképezési kísérletek (LIETH 1964, RODIN és BAZILEVITCH 1965) javítására. E rövid cikk azért készült, hogy biztosítsa a nemzetközi kooperációt és jelenlegi tudásunk összegezését, két publikációra (LIETH 1972, BAZILEVITCH et al. 1970) támaszkodva.

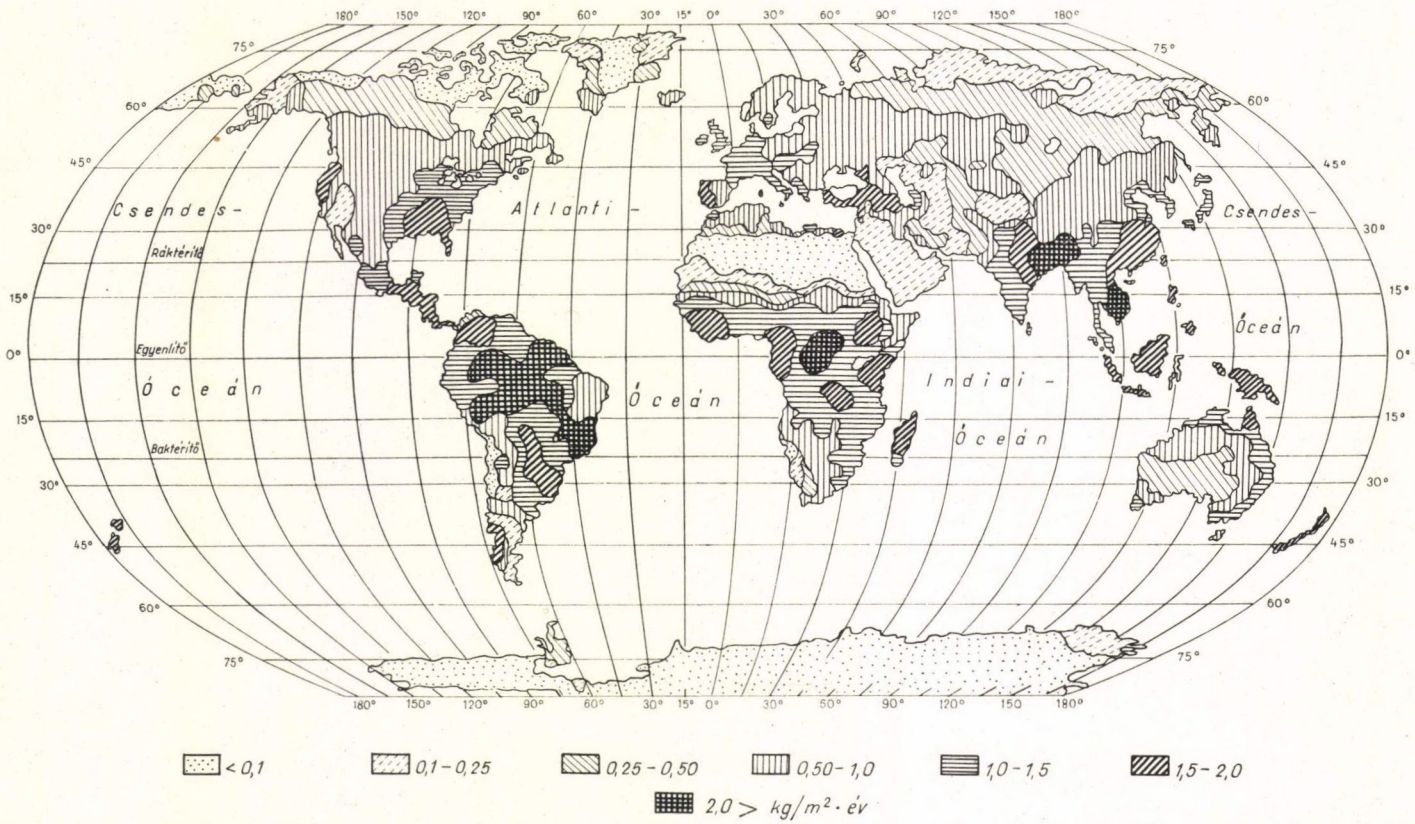
A primer produkció és a környezeti tényezők közötti összefüggések elemzése az ökológiai modellezés fontos része lett. Az ökoszisztém-modellezés, akárcsak általában az ökológiai modellezés, jelenleg is fejlesztés alatt áll az US-IBP által vizsgált valamennyi biome-ra vonatkozóan. A Univ. of North Carolina at Chapel Hill egyik kutatócsoportja, amely részt vesz az US-IBP „Keleti Lombhullató Erdők Biome" témájában, kidolgozott egy számítógépre alapozott modellt, amely kifejezi a környezeti tényezők és a bioszférikus funkciók közötti összefüggéseket az egész Földre vonatkozóan. A modell fő kijelző része egy syngrafikus térképező szubrutin („SYMAP").

Kezdő lépésként egy világtérkép-rajzoló programot dolgoztunk ki, amellyel egy — már előzőleg elkészített — produktivitás-térképet (1. térkép) ábrázoltunk. Ugyanezzel a programmal elkészítettünk egy másik térképet (2. térkép), az átlagos évi csapadékösszeg és az átlagos évi középhőmérséklet alapján számított primer produktivitás-értékeket ábrázolta. Ezeket a térképeket bemutattuk két — a föld vegetációjának primer produktivitásával foglalkozó — szimpozionon: először a Német Botanikai Társaság Innsbruckban tartott konferenciáján, 1971 szeptemberében; majd az American Institute of Biological Sciences Miamiban rendezett konferenciáján, 1971 októberében.

Az „Innsbrucki Produktivitás-Térkép" (1. térkép) ellenőrzési alapul szolgál a következő térképekhez, amelyeket ugyanazzal a programmal, de más-más prediktív modell alapján konstruáltunk. Az eredeti térkép (LIETH 1964), amelynek az első, számítógéppel rajzolt térkép a másolata, az 1962-ben




*1. térkép.* Az „Innsbrucki Produktivitás-térkép". Számítógép segítségével készült, LIETH 1964-es primer produktivitás-térképe nyomán. A térképen található értékek közelítőleg egyeznek az 1. táblázatban található produkciós rátákkal. (LIETH 1972).




*2. térkép.* A „Miami modell". A 1. és 2. ábrán látható, a működő meteorológiai állomások a hőmérsékleti és csapadék-átlagainak felhasználásával számított, prediktív modelleken alapuló primer produktivitás-értékek.

„Net primary productivity of the Earth with special emphasis on the land areas". A Föld net primer produktivitása, különös tekintettel a szárazföldekre c. előadás. Elhangzott R. H. Whittaker és G. E. Likens által szervezett „Perspectives on primary productivity of the Earth" A Föld primer produktivitásának jövője c. szimpóziumon, American Institute of Biological Sciences Second National Congress, Miami, Florida, 1971. Október. (LIETH 1971).

## 1. táblázat

A Föld net elsődleges produktivitásának és energiamegkötésének becslése (1950 tájékán)*

| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Vegetációegység | Terület $10^6$ km² | Net elsődleges produktivitás | | | | Évi energiamegkötés $10^{18}$ cal per | |
| | | szélső érték g/m²/év | becsült középérték | összes $10^9$ (t) területre | Kalória érték Kcal/g | $10^6$ cal/m² | terület, 2. oszlop |
| Összes *szárazföldre* | *149,0* | | *669* | *100,2* | | | *426,1* |
| Erdő | 50,0 | | 1290 | 64,5 | | | 277,0 |
| Trópusi esőerdők | 17,0 | 1000—3500 | 2000 | 34,0 | 4,1 | 8,2 | 139,4 |
| Monszunerdők | 7,5 | 600—3500 | 1500 | 11,3 | 4,2 | 6,3 | 47,2 |
| Örökzöld erdők (keménylombú) | 7,0 | 400—2500 | 1000 | 7,0 | 4,6 | 4,6 | 32,2 |
| Keménylombú cserjések | 1,5 | 250—1500 | 800 | 1,2 | 4,9 | 3,9 | 5,9 |
| Kevert (mérs. meleg erdők) | 5,0 | 600—2500 | 1000 | 5,0 | 4,7 | 4,7 | 23,5 |
| Boreális erdők | 12,0 | 200—1500 | 500 | 6,0 | 4,8 | 2,4 | 28,8 |
| Fás területek | 7,0 | 200—1000 | 600 | 4,2 | 4,6 | 2,8 | 19,6 |
| Törpe és nyílt cserjések | 26,0 | | 90 | 2,4 | | | 10,2 |
| Tundrai | 8,0 | 100—400 | 140 | 1,1 | 4,5 | 0,6 | 4,8 |
| Sivatagi | 18,0 | 10—250 | 70 | 1,3 | 4,5 | 0,3 | 5,4 |
| Füves területek | 24,0 | | 600 | 15,0 | | | 60,0 |
| Trópusi | 15,0 | 200—2000 | 700 | 10,5 | 4,0 | 2,8 | 42,0 |
| Mérsékeltövi | 9,0 | 100—1500 | 500 | 4,5 | 4,0 | 2,0 | 18,0 |
| Sivatagok | 24,0 | | 1 | — | | | 0,1 |
| Szárazsivatagok | 8,5 | 0—10 | 3 | — | 4,5 | — | 0,1 |
| Jégsivatagok | 15,5 | 0—1 | 0 | — | — | — | — |
| Művelt területek | 14,0 | 100—4000 | 650 | 9,1 | 4,1 | 2,7 | 37,8 |
| Édesvizek | 4,0 | | 1250 | 5,0 | | | 21,4 |
| Mocsarak és lápok | 2,0 | 800—4000 | 2000 | 4,0 | 4,2 | 8,4 | 16,8 |
| Tavak és folyók | 2,0 | 100—1500 | 500 | 1,0 | 4,5 | 2,3 | 4,6 |

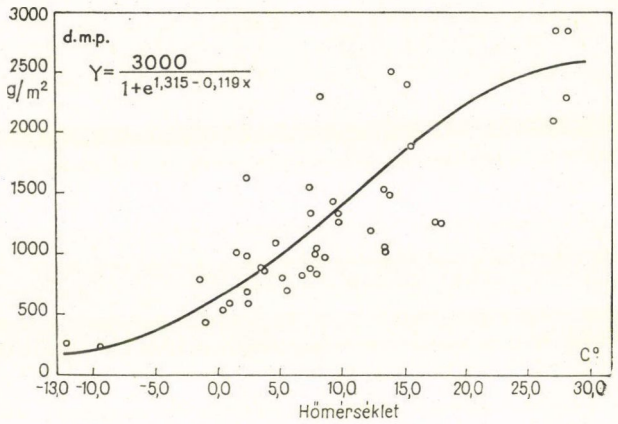
| | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Összes *tengerekre* | *361,0* | | | *155* | *55,0* | | | *260,8* |
| Delták és zátonyok | 2,0 | 500—4000 | 2000 | 4,0 | 4,5 | 9,0 | 18,0 |
| Kontinentális talpazatok | 26,6 | 200—600 | 350 | 9,3 | 4,5 | 1,6 | 42,6 |
| Nyílt óceán | 332,0 | 2—400 | 125 | 41,4 | 4,9 | 0,6 | 199,2 |
| Áramlások találkozási övezetei | 0,4 | 400—600 | 500 | 0,2 | 4,9 | 2,5 | 1,0 |
| Összes a *földre* | *510,0* | | | *303* | | | | *686,9* |

1. oszlop Ahol lehetséges volt a szubdivíziókat ELLENBERG, MÜLLER—DOMBOIS és OLSON (1970) közleménye alapján használja.
2. oszlop Az UNC, Chapel Hill geobotanikus hallgatói munkái alapján. Néhány esetben helyesbítések és összevonások.
3. oszlop Saját produktivitási adatok összeállításából levezetett értékek.
4. oszlop Eredeti és WHITTAKER és LIKENS (1969).
5. oszlop 2. és 4. oszlop szorzata, kerekített értékek.
6. oszlop Eredeti és JORDAN (1971).
7. oszlop 4. és 6. oszlop szorzata.
8. oszlop 2. és 7. oszlop szorzata.

A táblázat LIETH (1972) alapján készült, az eredeti közleményben több irodalmi idézés.

* 1950-et azért választottuk, mert ettől kezdve a természeteshez közelálló vegetáció-típusok területe fokozottan érvénytelen.

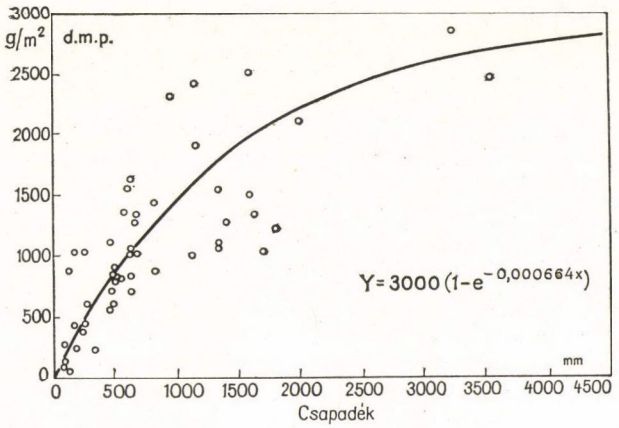
fellelhető összes produktivitási adat felhasználásával készült. Az adatbázist erre az időpontra (1962) korrigáltuk és számos indirekt számítást végeztünk a térkép elkészítéséhez. Az IBP által szorgalmazott vizsgálatok kurrens eredményei azonban azt mutatják, hogy ezek a becslések a legtöbb zónában nem voltak messze a mért értékektől. A LIETH (1972) által készített táblázat (1. táblázat), amely a föld különböző biome-típusainak átlagos produkcióját foglalja össze, jó összhangban van a térképről leolvasható adatokkal. Az említett táblázat egyben a föld egész vegetációja évi energiamegkötésének rész-




*ábra.* Az évi szárazanyag-produkció (d.m.p.) az átlagos évi középhőmérséklet függvényében

letezését és összegezését is adja. BAZILEVITCH et al. (1970) ennél kb. 70%-kal magasabb értékre becsülték a föld vegetációjának primer produktivitását.

A Chapel Hill-csoport, abból a célból, hogy olyan előzetes modelleket dolgozzon ki, amelyek a környezeti faktorokat a produktivitás-adatokkal összefüggésbe hozzák, összegyűjtötte a legfrissebb, nagyrészt az IBP keretében mért produktivitás-adatokat a világ különböző részeiről. Négy észak-déli profilt választottunk ki az északi féltekén: É- és D-Amerikán keresztül, Európán és Afrikán keresztül, a SZU nyugati részén és Kisázsián keresztül; Szibérián, Japánon és Indonézián keresztül. Ezeket az adatokat összekapcsoltuk a legközelebbi meteorológiai állomások klíma-adataival, ahogyan azok a Walter—Lieth-féle Klímadiagram-Világatlaszban találhatók (1961—1966). Az adathalmaz két görbét eredményezett (1. és 2. ábra). Az egyik a csapadék, a másik a hőmérséklet alapján számított produktivitás-értékeket mutatja. A csapadék és hőmérséklet összes kombinációjának megfelelő produktivitás-értékek kiszámításához egy táblázat készült. Ha a hőmérséklet és a csapadék alapján számított produktivitás-értékek különböztek, akkor mindig az alacsonyabb értéket választottuk (Liebig törvényének alkalmazása).




*2. ábra.* Az évi szárazanyag-produkció (d.m.p.) az átlagos évi csapadékösszeg függvényében

Több mint 1000 meteorológiai állomás adatait használtuk fel az egész földről, lehetőleg egyenletes eloszlásban, és ezek alapján kalkuláltuk az említett módon az átlagos produktivitás értékeit, amelyeket azután az „Innsbruck-módszerrel" ábrázoltunk a computer segítségével. Az összehasonlítás megkönnyítésére a predikciós térképnél is ugyanazokat a produktivitási szinteket használtuk, mint az „Innsbrucki" térképnél. Az eredményt a 2. térkép, a „Miami-modell" mutatja.

A két térkép összehasonlításából látható, hogy a produktivitás patternje kb. azonos mindkettőn. Egyes területek mutatnak eltéréseket; ezeket egyrészt a computer-térképezési módszer, másrészt az első (1964-es) produktivitás-térkép készítése során tett rossz feltételezések okozzák.

Az IBP és a vele összefüggő vizsgálatok előrehaladása lehetővé fogja tenni, hogy az eddigieknél pontosabb térképet készítsünk. Az „Innsbruck"-típusú (alap-) térkép további finomításához szükségünk van a világ minden részéről minden létező produktivitás-adatra. Ezért nagyra értékelnénk, ha e sorok olvasója ilyen adatokat tudna küldeni a szerzőnek (Dr. Helmut Lieth, Dept. of Botany, Univ. of North Carolina, Chapel Hill, N. C. 27514, U.S.A.).

A küldött adatokat a következő kísérő információkkal kell ellátni: földrajzi szélesség és hosszúság (a legközelebbi egész fokban); tengerszintfeletti magasság (közelítőleg); az adatok a teljes produktivitásra vonatkoznak, vagy annak csak egy részére (terméshozam, föld feletti rész); vegetáció-típus vagy mezőgazdasági kultúra megjelölése; az adatszolgáltató véleménye szerint a küldött adatok abban a zónában, amelyből származnak, magas vagy alacsony értéknek számítanak-e; a produktív vegetáció-egység a teljes vegetációs periódust vagy annak csak egy részét tölti ki; a jelentésben érintett évek mutattak-e valamilyen környezeti extremitást.

## IRODALOM

LIETH, H.: Versuch einer Kartographischen Darstellung der Pflanzendecke auf der Erde. Geographisches Taschenbuch 1964/65, 72—80 M. Steiner Wiesbaden. (1964).

LIETH, H.: Über die Primärproduktion der Pflanzendecke der Erde. Ztschft. für Angewandte Botanik 1972. **1,** (Symposium at meeting of the German Botanical Society in Innsbruck, Austria, Sept. 1971) (1972).

RODIN, L. E. and N. I. BAZILEVICH: Production and Mineral Cycling in Terrestrical Vegetation. 288 pp. Oliver and Boyd, Edinburgh. Translation of the original Russian papers. (1965/1966).

BAZILEVICH, N. I., L. E. RODIN and N. N. ROZOV.: Investigation of the biological productivity from a geographical viewpoint. Fifth Meeting of the Geographical Society of the UdSSR, Leningrad (Russian). (1970).

WALTER, H. and H. LIETH: Climate Diagram World Atlas. G. Fischer-Verlag Jena. (1961—1966).

OLSON, J.: Geographic Index of World Ecosystems. *In:* Reichle, D., ed., Analysis of Temperate Forest Ecosystems. 297—304 Springer-Verlag, Heidelberg. (1970).

WHITTAKER, R. H. and G. E. LIKENS: *IN:* Communities and Ecosystems. 162 pp. MacMillan Company, N. Y. (1970).

JORDAN, C. F.: Productivity of a tropical forest and its relation to a world pattern of energy storage. Journal of Ecology **59,** 127—143 (1971).

# A CIRKULÁRIS DIKROIZMUS METODIKA FELHASZNÁLÁSA BIOLÓGIAI MOLEKULÁK VIZSGÁLATÁBAN*

KAJTÁR MÁRTON

ELTE Szerves Kémiai Tanszék, Budapest

A természetes szénvegyületek térszerkezetének vizsgálatában az utóbbi évtizedben különleges jelentőségre tett szert a cirkuláris dikroizmus (CD) meghatározásán alapuló spektroszkópiai módszer. A spektrum felvételére alkalmas műszer, a dikrográf a vizsgált optikailag aktív anyagnak a síkban polarizált fény balra és jobbra cirkulárisan polarizált komponensére vonatkozó abszorpciója különbségét méri. A CD mérőszáma a moláris dekadikus extinkciós koefficiensek különbsége, a $\Delta\varepsilon$:

$$\Delta\varepsilon = \varepsilon_{\text{bal}} - \varepsilon_{\text{jobb}}$$

Szokás a CD mérőszámaként a $\Delta\varepsilon$ helyett az ún. moláris ellipticitást ($[\Theta]$) használni. A síkban polarizált fény a dikroikus abszorpció következtében elliptikusan polarizálttá válik; ennek mértékéből levezethető moláris mennyiség a $[\Theta]$, amely egyenesen arányos a $\Delta\varepsilon$-nal:

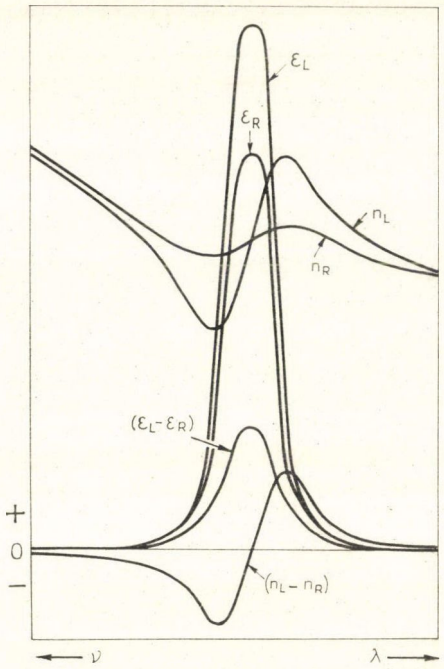
$$[\Theta] = 3300\,\Delta\varepsilon$$

Míg a legtöbb anyag egyes kromofor csoportjainak különböző elektronátmeneteire vonatkozó közönséges extinkciós koefficiens ($\varepsilon$) értéke általában 10 és $10^5$ között változik, addig a $\Delta\varepsilon$ nagyságrendje 0,1 és 100 közötti érték. A dikroikus és a közönséges extinkciós koefficiens hányadosa az anizotrópiafaktor:

$$g' = \frac{\Delta\varepsilon}{\varepsilon} \sim 10^{-4} - 10^{-2}$$

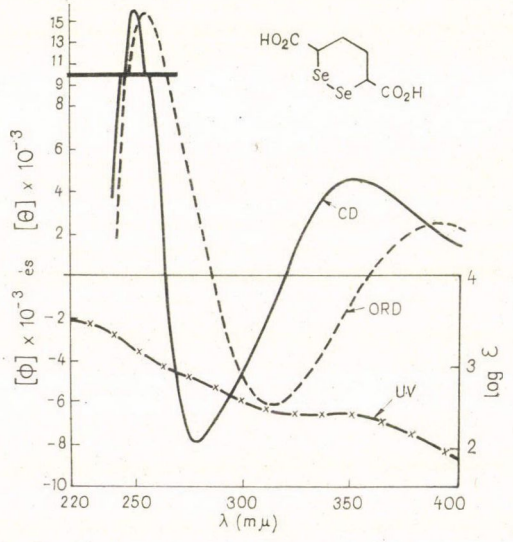
A jelenleg forgalomban levő készülékek érzékenysége hozzávetőlegesen $10^{-5}$ optikai sűrűség-különbség mérését teszi lehetővé. (A vizsgált oldat optikai sűrűsége legfeljebb 1 lehet.) Ez az adat a mérés érzékenységét, de egyúttal a meghatározás természetes korlátait is jelzi.

* Elhangzott 1972. május 11.-én a Matematikai és Fizikai Tudományok Osztálya és a Biológiai Tudományok Osztálya által szervezett előadássorozaton.



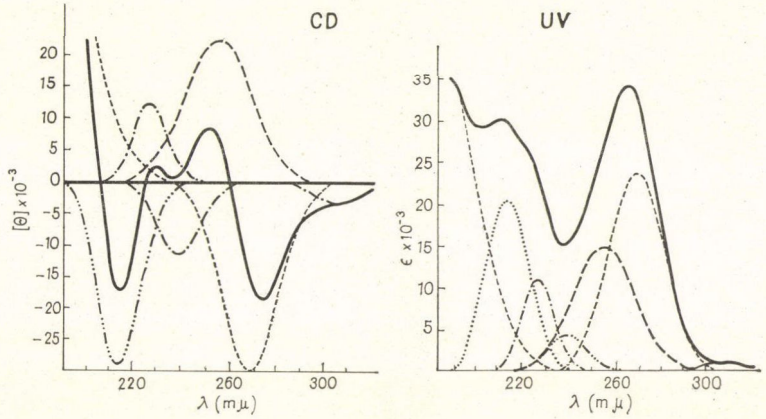

*1. ábra.* A balra, illetve jobbra cirkulárisan polarizált fényre vonatkozó extinkciós koefficien ($\varepsilon_L$ ill. $\varepsilon_R$) és törésmutató ($n_L$ ill. $n_R$), valamint czek különbségének ($\varepsilon_L - \varepsilon_R$) és ($n_L - n_R$) változása a hullámhosszal egy izolált optikailag aktív elektronátmenet idealizált esetére. A CD-görbe a $\Delta\varepsilon = \varepsilon_L - \varepsilon_R$ görbével azonos, az ORD-görbe pedig az ($n_L - n_R$) görbével arányos

$$\alpha = \frac{\pi}{\lambda}(n_L - n_R).$$

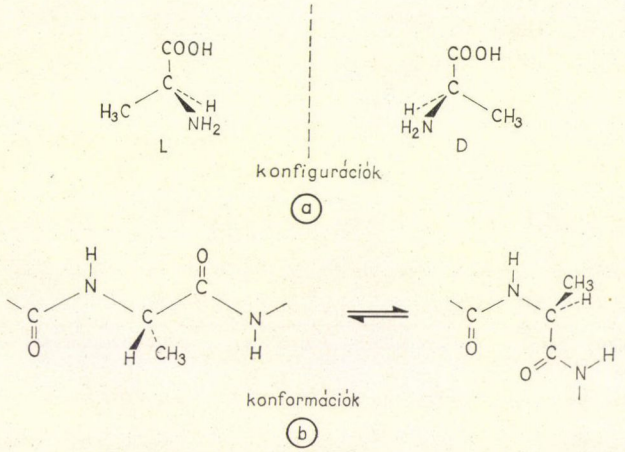



*2. ábra.* Az UV-, a CD- és a ORD-spektrum összefüggése egy valóságos vegyület ((+)-1.2-diszelenán-3.6-*tr*-dikarbonsav) esetében (vö. az 1. sz. irodalommal).

A CD-vel szorosan összefüggő jelenség az optikai forgatóképesség (mely a két cirkulárisan polarizált fénykomponensre vonatkozó törésmutatók különbségével arányos), illetve annak változása a hullámhosszal, az optikai rotációs diszperzió (ORD). Az UV, a CD és az ORD összefüggését egy izolált elektron-




*3. ábra.* A CD- és az UV-spektrum felbontása Gauss-görbékre a flavin-adenin-dinukleotid spektrumainak példáján. Mindkét spektrum ugyanannyi sáv-komponensre van felbontva (vö. a 3. sz. irodalommal).




*4. ábra.* (a) Az alanin két enantiomer (tükörképi) konformációja (L- és D-alanin). (b) Egy L-alanin-részt tartalmazó peptidlánc-részlet két lehetséges konformációja

átmenet idealizált esetére az 1. ábra jelzi. A $\Delta\varepsilon_{max}$ és az $\varepsilon_{max}$ ideális esetben azonos hullámhossznál észlelhető, az előbbi azonban pozitív és negatív előjelű lehet. Az ORD görbe az abszorpciós sávban az ábrán látható anomális lefutást mutat. Ezt az egymással összefüggő két jelenséget: a cirkuláris abszorpció dikroizmusát és az ORD (vagyis a cirkuláris törésmutatók különbségének) anomáliáját együttesen *Cotton*-effektusnak nevezzük. Ennek előjele — definí-

ciószerűen — a CD-nek, illetve az ORD-görbe nagyobb hullámhossz-értékhez tartozó szélsőértékének előjelével azonos.

A valóságos spektrumokban — megfelelően széles hullámhossztartományban végezve a mérést — mindig több abszorpciós sáv jelenik meg (2. ábra). A CD-spektrum — minthogy a maximumoknak pozitív és negatív előjelük lehet — elvileg bonyolultabb, mint az UV-spektrum; az egyes sávok kevésbé fedik el egymást, nagyobb a spektrum felbontása. Az ORD-spektrum elvileg kétszer annyi maximumot, illetve minimumot tartalmaz, mint a CD-spektrum, ezek azonban a valóságban gyakran összeolvadnak, s ezért az ORD-spektrum nehezebben elemezhető, mint a CD. Elméleti vizsgálatok céljára a CD-spektrumot — az UV-spektrumhoz hasonlóan — Gauss-görbékre szokás felbontani (3. ábra). Ilyenkor azonban különös óvatossággal kell eljárni, nehogy fizikailag értelmezhetetlen sáv-komponensek is megjelenjenek. Éppen ezért fontos, hogy a CD és az UV spektrum felbontása azonos számú és közel azonos helyzetű elektronátmenetet eredményezzen.

CD-spektrumot csak optikailag aktív anyagok adnak, melyek molekulái *királis* felépítésűek, azaz sem szimmetriasíkjuk, sem szimmetriapontjuk (inverziós centrumuk) nincs, s ezért tükörképi párjukkal nem hozhatók fedésbe. (Szimmetriatengelye királis molekuláknak is lehet.) A természetben előforduló vegyületek legnagyobb részének — pl. a kimagasló jelentőségű biopolimereknek — a molekulái királisak, ezért térszerkezetük vizsgálatára a CD különösen alkalmas. Míg az UV-spektrum a molekulában előforduló — s a spektrumtartományba eső fénnyel gerjeszthető — csoportok, ún. kromoforok minőségére és esetenként strukturális helyzetére (pl. egymástól való távolságára) jellemző, addig a CD-spektrum a kromoforok térbeli elrendeződéséről, vagyis a molekula térszerkezetéről is felvilágosítást ad.

A molekulát alkotó atomok térbeli elrendeződését a *konfiguráció* és a *konformáció* írja le. Előbbi az egy atomhoz kapcsolódó atomok (illetve csoportok), utóbbi az egymással közvetlenül nem kapcsolódó atomok relatív helyzetét írja le. A különböző konfigurációjú molekulák más-más vegyület molekulái, melyek egymástól alkalmas módszerrel szétválaszthatók. (Pl. az alanin L- és D-konfigurációjú sztereoizomerje, melyekben a centrális szénatomhoz kapcsolódó 4-4 atom, illetve csoport térbeli elrendeződése különböző. A két ellentétes konfigurációjú molekula a fedésbe nem hozható tükörképek viszonyában áll egymással; 4.a ábra.) A különböző konformációk ugyanannak a molekulának különböző térbeli elrendeződési lehetőségei, melyek úgy jönnek létre, hogy az atomok közötti kötések körül a molekula egyes részei elfordulnak egymáshoz képest. A konformációk nem választhatók el egymástól, hanem egymással mindig a külső körülményeknek megfelelő egyensúlyban vannak. (Így pl. ugyanannak a fehérjemolekulának a peptidlánca nyújtott vagy különbözőképpen begörbült konformációt vehet fel; a különböző konformációkban az egyes szénatomok körüli konfiguráció azonos; 4.b ábra.)

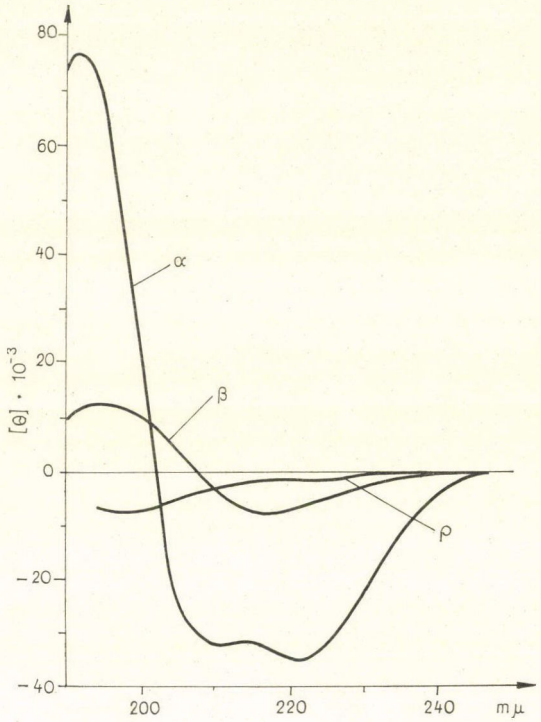
A CD-spektrumból a konformáció ismeretében a konfigurációra, a konfiguráció ismeretében a konformációra következtethetünk. Egyszerűbb vegyületek esetében a konformáció meghatározására más fizikai (pl. IR- és NMR-spektrum, dipólusmomentum stb.) és kémiai (reakciókinetikai) módszerek is alkalmazhatók; ebben az esetben a CD-ből egyértelműen meghatározható a konfiguráció, sőt, a CD (illetve az ORD) az egyetlen spektroszkópiai módszer, mellyel a konfigurációt meg lehet határozni. A természetes szénvegyületek nagy részénél — pl. a biopolimereket felépítő monomerek esetében — a konfiguráció ismert; ezekben az esetekben tehát a CD elsősorban a konformáció meghatározásában játszik fontos szerepet.

A CD-spektrum — az IR- vagy az NMR-spektrumhoz képest — általában egyszerű, azoknál látszólag kevesebb információt tartalmaz. A CD-spektrumból nyert információk valóban nem alkalmazhatók olyan egyszerűen és közvetlenül a molekulaszerkezeti kérdések eldöntésére, mint az említett egyéb spektroszkópiai módszerek adatai. A konformációs problémák megoldásához rendszerint a molekula optikai aktivitását (vagyis a CD-t) létrehozó elektronikus mechanizmusok alapos elemzésére van szükség. Kétségtelen azonban, hogy a már eddig összegyűlt nagy kísérleti anyag egyes kérdések empirikus, rutinszerű vizsgálatát is lehetővé teszi. Így például a ketoszteroidok esetében a 300 $\mu$m körül mérhető Cotton-effektus nagyságából és előjeléből már sok esetben dönteni lehet a ketoncsoport helyzetét, illetve a hozzá közel álló gyűrűk anellációjának konfigurációját illetően, különösen akkor, ha csak néhány szerkezeti alternatívát kell mérlegelni (I. táblázat).

Ketoszteroidok Cotton-effektusa

| Karbonilcsoport helyzete | Konfiguráció | CD Molekuláris ellipticitás |
|---|---|---|
| 1 | 5 αH | — 1,200 |
| | 5 βH | —11,100 |
| 2 | 5 αH | + 9,800 |
| | 5 βH | — 2,800 |
| 3 | 5 αH | + 4 200 |
| | 5 βH | — 1,500 |
| 4 | 5 αH | — 7,700 |
| | 5 βH | + 250 |
| 6 | 5 αH | — 4,600 |
| | 5 βH | —14,000 |
| 7 | 5 αH | — 2,200 |
| | 5 βH | + 2,400 |
| 11 | 5 αH | + 1,100 |
| | 5 βH | + 1,230 |
| 12 | 5 αH | + 3,300 |
| | 5 βH | + 1,900 |
| 15 | 14 αH | +11,000 |
| | 14 βH | — 8,200 |
| 16 | 14 αH | —19,000 |
| | 14 βH | +11,200 |
| 17 | 14 αH | +11,400 |
| | 14 βH | + 3,500 |

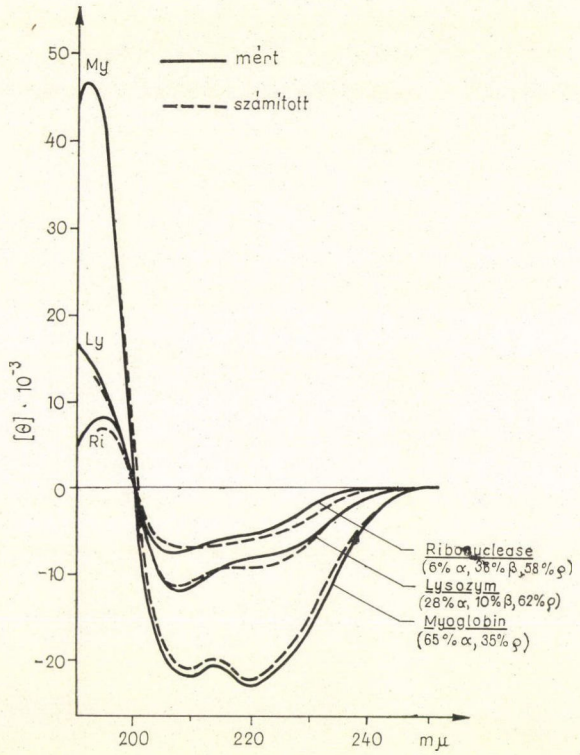
A kiroptikai spektroszkópia* már régóta nagy szerepet játszik fehérjék konformációjának vizsgálatában. A globuláris fehérjék peptidláncának felcsavarodottságát jellemző három fő konformációs típus, az $\alpha$-hélix, a $\beta$-struktúra és a rendezetlen gombolyag részesedési arányát a CD-spektrum elemzése útján „rutinszerűen" is meg lehet határozni. A fehérjék hélixtartal-



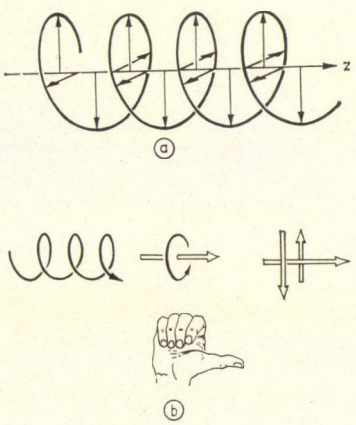

*5. ábra.* A globuláris fehérjékben előforduló fő konformációs típusok CD-spaktruma: $\alpha$-hélix (poli-L-lizin vizes oldatban), $\beta$-redőzött réteg (poli-L-lizin nátrium-dodecil-szulfát-oldatban) és rendezetlen gombolyag ($\varrho$, poli-L-szerin 8m-lítium-klorid-oldatban). (Vö. a 6. sz. irodalommal.)

mát korábban (s gyakran még ma is) az ORD-görbe 280 $\mu$m feletti szakaszának adatai alapján, a Moffitt-egyenlet grafikus megoldásával határozták meg. Megbízhatóbb adatokhoz lehet jutni a 233 $\mu$m körül jelentkező ORD-minimum mérése útján. A jelenleg rendelkezésre álló legjobb módszer, hogy a vizsgálandó fehérje 260 és 185 $\mu$m között felvett CD-spektrumát — alkalmas számítógépi program segítségével — az alap-konformációknak megfelelő modellvegyületek CD-spektrumaival (5. ábra) hasonlítjuk össze, azaz a kísérletileg meghatározott spektrumot számítógéppel a modell-spektrumok lineáris kombinációjaként állítjuk elő. E> a módszer néhány jól ismert globuláris fehérje

* Az ORD és a CD mérésén alapuló spektroszkópiai módszereket közös néven királis optikai, vagy röviden kiroptikai módszereknek nevezik.




*6. ábra.* A ribonukleáz, a lizozim és a mioglobin mért (——) és számított (-----) CD-spektruma. A számítás alapjául a Röntgen-diffrakcióval meghatározott konformáció szolgált. (A megfelelő adatok zárójelben szerepelnek; vö. a 6. sz. irodalommal.)




*7. ábra.* (a) Az elektromos térerősség-vektor változása a jobbra cirkulárisan polarizált fénysugár haladása mentén. (b) A jobbra csavarodó spirális (hélix) mentén való elmozdulás felbontása lineáris és cirkuláris elmozdulásra, illetve a cirkuláris elmozdulás felbontása lineáris elmozdulásokra; a két elmozdulás, illetve a jobb-spirál kapcsolata a jobbkézzel.

konformációs viszonyaira vonatkozóan a Röntgen-diffrakciós vizsgálatok eredményeivel egész jól egyező adatokat szolgáltatott (6. ábra).

A CD-spektrumok értékelésekor a „rutinszerű" módszerek csak nagy óvatossággal és szigorú kritikával alkalmazhatók. A CD-spektrum ugyanis jellegzetesen kooperatív tényezők hatására jön létre, s ezért a molekula térszerkezetének viszonylag kismértékű megváltozása a CD jelentős módosulásához vezethet, amiből — kellően alapos elemzés híján — könnyen téves következtetések vonhatók le. Ugyanez viszont azt is jelenti, hogy a CD-sajátságok alapos elméleti analízise útján gyakran a térszerkezet igen finom részleteinek feltárása válik lehetővé.

Nem lehet az előadás célja, hogy akár a CD elméletével, akár a biomolekulák térszerkezetére vonatkozó következtetésekkel részletesen foglalkozzék. Mégis, hogy legalább vázlatos képet nyerjünk a CD-spektroszkópia elméleti alapjairól és a sztereokémiai következtetések módszereiről, egész röviden át kell tekintenünk, milyen elektronmechanizmusok révén jöhet létre egy molekula optikai aktivitása.

A cirkuláris dikroizmus, illetve maga az optikai aktivitás onnan ered, hogy a királis molekulák elektronátmeneteit a jobbra, illetve balra cirkulárisan polarizált fény különböző mértékben képes gerjeszteni. A cirkulárisan polarizált fény azzal jellemezhető, hogy az elektromos és a mágneses térerősséget leíró vektornak nem a nagysága (skaláris értéke), hanem az iránya változik: a vektor az óramutató járásával egyirányban, illetve azzal ellentétes irányban forog, miközben a fény terjedésének irányában lineárisan elmozdul. A vektor végpontja tehát spirális mentén mozdul el (7.a ábra). A spirális (vagy hélix) mentén való elmozdulás egy kör menti (cirkuláris) és egy egyenes menti (lineáris) elmozdulásból tevődik össze. (A jobb-spirál vagy *P*(plusz)-hélix az óramutató járásával megegyező és a szemlélőtől távolodó, vagy az óramutató járásával ellentétes és a szemlélőhöz közeledő mozgásból tevődik össze; „jobb-kéz-szabály", 7.b ábra.)

Az optikai aktivitás nagyon leegyszerűsített, de szemléletes modellje szerint cirkuláris dikroizmus akkor lép fel, ha az elektron a gerjesztés hatására helikális pályán mozdul el. (Hogy ez a hélix jobb- vagy balmenetes, azt a molekula királis szerkezete szabja meg.) A „helikális" elektronátmenetet a két ellentétes irányban cirkulárisan polarizált fény nem azonos mértékben tudja kiváltani. Az elektron „helikális elmozdulása" a gerjesztés során egyes molekulák esetében szemléletesen belátható, általánosságban azonban másként kell a jelenséget leírnunk. Láttuk, hogy a helikális elmozdulás egy lineáris és egy cirkuláris elmozdulásra bontható. Elektromos töltés lineáris elmozdulása az elektromos momentum megváltozását jelenti, töltés cirkuláris elmozdulása pedig mágneses momentum fellépésével jár. A kvantummechanika szerint egy elektronátmenet akkor optikailag aktív, ha gerjesztése mind átmeneti elektromos momentum, mind átmeneti mágneses momentum fellépésével jár, azaz,

ha az alapállapot elektroneloszlásából a gerjesztett állapot elektroneloszlásába való átmenet során a molekulának elektromos és mágneses momentuma egyaránt megváltozik. Adott elektronátmenet optikai aktivitásának mértéke az ún. rotátorerő, mely az átmeneti elektromos és mágneses momentum skaláris szorzata (a momentumvektorok abszolút értékének és az általuk bezárt szög cosinusának szorzata):

$$R = \vec{\mu} \cdot \vec{m} = |\mu|\,|m| \cos(\mu, m)$$

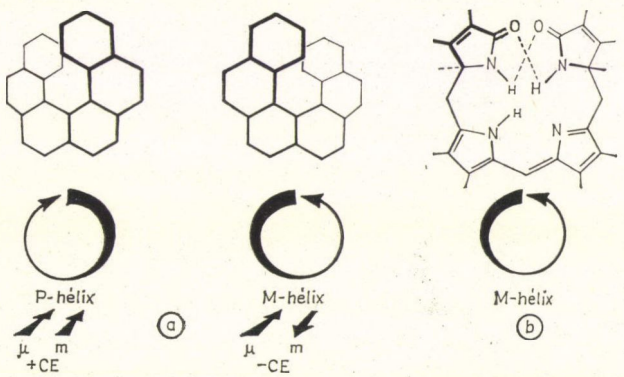
A rotátorerő abszolút értéke akkor a legnagyobb, ha az átmeneti momentumok párhuzamosak; egyirányú momentumok esetén a rotátorerő pozitív, ellenkező irányú momentumok esetén pedig negatív.

Az optikailag aktív elektronátmeneteknek megfelelő hullámhosszon cirkuláris dikroizmus lép fel. A CD-sávnak a hullámhosszal redukált területe arányos a rotátorerővel:

$$R = \text{konst} \int \frac{\Delta\varepsilon}{\lambda} d\lambda$$

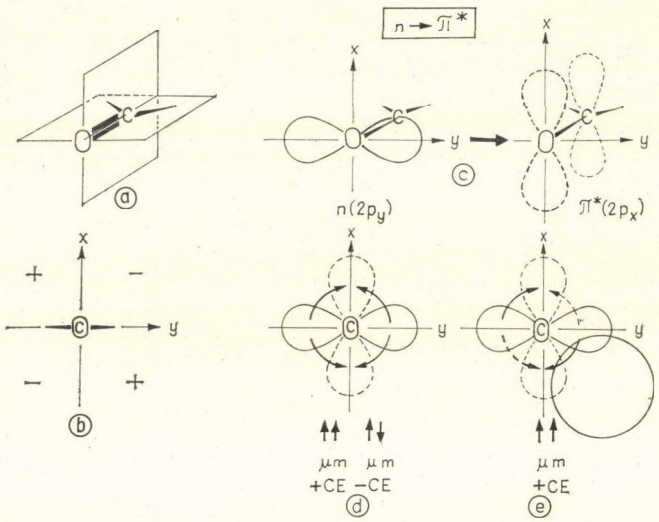
(A megfelelő konstans természeti állandókból tevődik össze.) Ez tehát az összefüggés a kísérletileg meghatározható CD-spektrum és az elektronátmenetek számítható paraméterei (az átmeneti momentumok) között. (A rotátorerő az ORD-görbéből is kiszámítható.)

Vizsgáljuk meg ezután, melyek a *molekulaszerkezeti* feltételei annak, hogy egy elektronátmenet optikailag aktív legyen. A spektroszkópiában érvényes és kvantummechanikai szimmetriatörvényeken nyugvó ún. tilalmi szabályok értelmében az optikai aktivitás fent részletezett feltételei csak *királis* molekulák kromofor rendszerei esetében teljesülhetnek. Két nagy csoportot különböztethetünk meg. Vannak olyan molekulák, melyek kromofor rendszere önmagában, *belsőleg* (inherensen) *királis*. E típus legismertebb képviselője a hat angulárisan kondenzált benzolgyűrűből felépülő hexahelicén (8.a ábra). A hexa-




*8. ábra.* (a) A hexahelicén két enantiomer konfigurációja. A jobb csavarodású *(P)* hélixben a gyűrűk síkjában polarizált elektronátmenet pozitív, a bal csavarodásúban *(M)* pedig negatív Cotton-effektushoz vezet. (b) Egy urobilin-izomer bal csavarodású konformációja vázlatosan.

helicén molekulája a szélső gyűrűhöz kapcsolódó hidrogénatomok térigénye miatt nem lehet planáris, hanem vagy jobb, vagy bal menetű hélixalkatot vesz fel. A kondenzált policiklusos rendszer delokalizált $\pi$-elektronrendszere gerjesztéskor — a molekula királis alkata folytán — helikális elmozdulást végez. Jobb csavarodású molekulában (*P*-hélix) az átmeneti elektromos és mágneses momentum iránya megegyezik, a megfelelő elektronátmenet hullámhosszán tehát pozitív Cotton-effektus jelentkezik; az enantiomer bal csavarodású molekula (*M*-hélix) esetében pedig negatív Cotton-effektus lép fel. A belsőleg kirá-




*9. ábra.* A karbonilcsoport n $\rightarrow\pi^*$ elektronátmenete. (a) A karbonilcsoport szimmetriasíkjai. (b) A karbonil-vegyületek ábrázolása oktáns-diagramban („hátsó" oktánsok). (c) A 2 $p_y$-típusú n-pálya és a 2 $p_x$-típusú $\pi^*$ pálya relatív orientációja. (d) Az n $\rightarrow\pi^*$ elektronátmenet akirális karbonilcsoport esetében (vázlatosan). (e) Az n $\rightarrow\pi^*$ elektronátmenet királisan perturbált karbonilcsoport esetében (vázlatosan).

lis kromofóroknak igen nagy a rotátor-ereje ($\Delta\varepsilon \sim 10 - 100$). Hasonlóképpen magyarázható az epesavak egyes sztereoizomerjeinek különlegesen erős optikai aktivitása is. Az urobilin középen felhasadt porfinváza már nem lehet tökéletesen planáris, viszont a két szélső pirrolinon-gyűrű között kialakult hidrogénkötések spirális konformációban rögzítik a molekulát, s így a kromofor rendszer is helikálissá válik. (A hélix csavarodását a molekula két aszimmetriacentrumának konfigurációja szabja meg; 8.b ábra.)

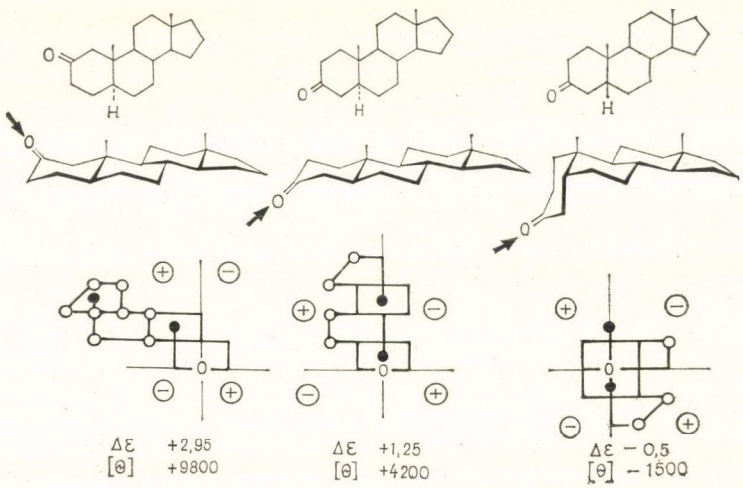
A belsőleg királis kromoforok viszonylag ritka kivételnek számítanak. A legtöbb kromoforcsoport önmagában akirális; a karbonilcsoportnak pl. két egymásra merőleges szimmetriasíkja van (9.a ábra), a planáris amidcsoportnak pedig egy. Az ilyen *akirális kromoforok* elektronátmenetei nem lehetnének optikailag aktívak. Ilyen esetben a molekula optikai aktivitása

az akirális kromofor és a királis molekula egyéb csoportjainak kölcsönhatásából származik.

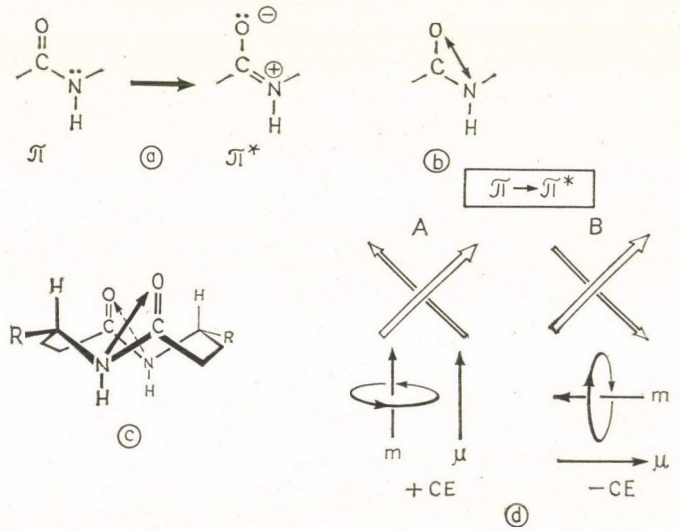
A ketonok 300 $\mu$m körül észlelhető n $\rightarrow \pi^*$-elektronátmenetének gerjesztődése pl. azt jelenti, hogy az oxigénatom $2p_y$-pályán levő magános elektronpárjának egyik elektronja (n) átmegy a $2p_x$-típusú lazító $\pi$-pályára, a $\pi^*$-pályára (9.c ábra). Az elektronátmenet során — miközben az elektron töltésfelhőjének súlypontja az oxigéntől a szén felé mozdul el — az elektron cirkuláris elmozdulást végez. A két különböző irányú elfordulásnak — a karbonilcsoport szimmetriája következtében — azonos a valószínűsége, s mivel az egyik irányú elfordulás pozitív, a másik negatív Cotton-effektushoz vezetne, végeredményben nem kapunk CD-effektust (9.d ábra). Ha azonban a szimmetrikus (akirális) kromofor molekuláris környezete királis, pl. adott helyzetben a többinél polarizálhatóbb atom helyezkedik el, ez kölcsönhatásba lép az elektronátmenetben érintett pályákkal, s az egyik elfordulási iránynak nagyobb lesz a valószínűsége (9.e ábra). A *királisan perturbált akirális elektronátmenet* tehát elektromos és mágneses átmeneti momentummal jár, s ezért fellép a cirkuláris dikroizmus, illetve az optikai aktivitás. Ennek mértéke azonban nagyságrendekkel kisebb, mint a királis kromoforoknál észlelhető hatás.

Mindezek alapján érthető, hogy a karbonil-vegyületek n $\rightarrow \pi^*$ elektronátmenetének optikai aktivitását (a 300 $\mu$m körül észlelhető CD-sáv előjelét és intenzitását) a molekula egészének a karbonilcsoport szimmetriasíkjaihoz viszonyított elhelyezkedése szabja meg. Ezt írja le a ketonokra vonatkozó jól ismert oktáns-szabály (9.b ábra), melynek alkalmazását néhány szteroidketon példáján mutatjuk be (10. ábra).

Az optikai aktivitás létrejöttének egy másik mechanizmusa különösen rendezett konformációjú biopolimerek esetében játszik nagy szerepet. Optikai aktivitás akkor is fellép, ha két vagy több önmagában akirális kromofor a királis molekulán belül egymáshoz képest királisan (nem egy síkban) van rögzítve. Idealizált egyszerű példaként szerepeljen egy két amid-kötést tartalmazó gyűrűs molekula (11.c ábra). Az amid-kromofor 200 $\mu$m körül észlelhető $\pi \rightarrow \pi^*$-elektronátmenetének nagy átmeneti elektromos momentuma van (átmeneti mágneses momentuma nincs). Az elektroneloszlásnak a gerjesztés következtében történő megváltozását — alig megengedhető egyszerűsítéssel — a poláros határszerkezetbe való átmenettel szimbolizálhatjuk (11.a ábra). Mindenesetre, a kísérletileg meghatározott átmeneti elektromos momentum-vektor közelítőleg a nitrogénatomot az oxigénatommal összekötő egyenessel esik egybe (11.b ábra). Ha a két kromofor elég közel van egymáshoz, akkor elektronjaik a gerjesztés hatására *kapcsolt rezgéseket* végeznek: vagy azonos fázisban („A"-mód) vagy ellentétes fázisban („B"-mód) rezegnek. A két kromofor együttes, kapcsolt rezgéseinek már nemcsak elektromos, hanem mágneses átmeneti momentuma is van. A 11.d ábrában a két nyíl két nem egy síkban levő elektromos átmeneti momentum-vektort szimbolizál. Az eredő elektromos




*10. ábra.* A 2-keto-5 α-androsztán, a 3-keto-5 α-androsztán és a 3-keto-5β - androsztán térszerkezete, oktáns-diagramja és CD-adatai 300 μm körül. (Az oktáns-diagramok csak a „hátsó" oktánsokat ábrázolják. A bekarikázás azokat az atomokat jelzi, melyek nem szimmetriasíkban feküsznek és nincs szimmetrikus megfelelőjük valamelyik ellenkező előjelű oktánsban.)




*11. ábra.* Diamidok $\pi \rightarrow \pi^*$ elektronátmenete. (a) Az elektronelrendeződés megváltozása a $\pi \rightarrow \pi^*$ átmenet során (nagyon egyszerűsítve). (b) A $\pi \rightarrow \pi^*$ átmenet elektromos momentumának iránya (vázlatosan). (c) Egy ciklusos diamid-molekula egy lehetséges konformációja vázlatosan. (A nyilak a $\pi \rightarrow \pi^*$ átmenet elektromos momentumának irányát jelzik azonos fázisban.) (d) Az átmeneti elektromos momentumok kapcsolódása azonos fázisban („A"-mód) és ellentétes fázisban („B"-mód), valamint ezek eredő elektromos és mágneses momentumának iránya, illetve a Cotton-effektusok előjele.

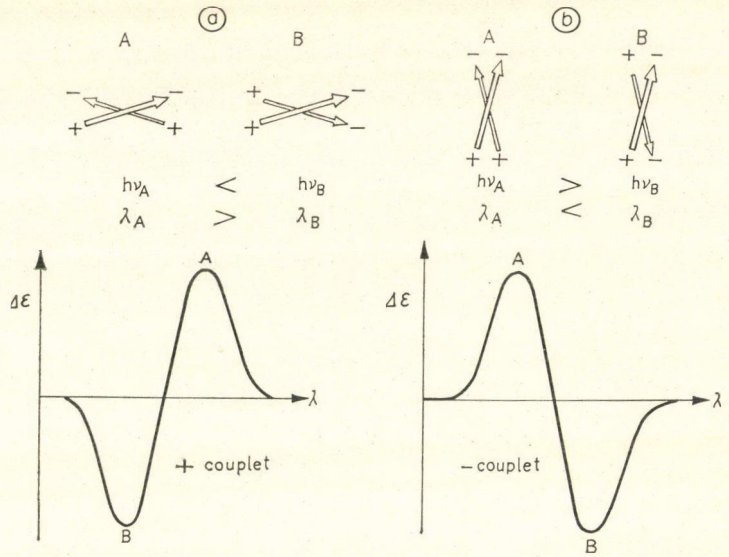
momentum az „A"-mód szerinti rezgésnél felfelé, a „B"-mód szerintinél pedig balról jobbra mutat. A két vektorpárnak azonban az eredő elektromos momentum irányára merőlegesen is van összetevője: az „A"-mód esetén a szemlélőhöz

közelebb álló vektor balról jobbra, a távolabbi pedig jobbról balra mutat, ami az ábrán jelzett „cirkuláris" elmozdulással egyenértékű, tehát a „jobbkézszabály" szerint az elektromos momentummal megegyező irányú mágneses momentum fellépését, vagyis pozitív Cotton-effektust eredményez. A „B"-mód szerinti rezgésnél a közelebbi vektornak felfelé, a távolabbinak lefelé mutat az eredő elektromos momentumra merőleges irányú összetevője, ami az elektromos momentummal ellenkező irányú mágneses momentum, s ennek megfelelően negatív Cotton-effektus fellépését okozza. A két mód szerinti kapcsolt rezgéseknek nem azonos az energiája; kapcsolt rezgések esetén a $\pi \rightarrow \pi^*$ elektronátmenet felhasad: az egyik sáv nagyobb, a másik kisebb hullámhossznál jelentkezik. A felhasadás általában nem nagymértékű, a két sáv az UV-ben átfedi egymást, s ezért a felhasadás rendszerint alig észlelhető, legfeljebb a sáv kiszélesedése révén. A CD-ben ugyanakkor nagyon szembetűnő a jelenség, mert két ellentétes előjelű és ideális esetben azonos intenzitású sáv, ún. sáv-pár („couplet") jelenik meg. Az „A"- és a „B"-mód szerinti rezgéseknek megfelelő CD-sávok előjele a két kromofór kiralitásától függ. (A 11.c ábrán bemutatott molekulában a két amidcsoport kiralitása *M* (mínusz), mert a hátsó az elülsőhöz képest az óramutató járásával ellentétes irányban van elfordulva; ilyen kiralitás esetén az „A"-mód pozitív, a „B"-mód negatív CD-hez vezet. Tükörképi kiralitás esetén éppen fordítva.) A két rezgésmód viszonylagos energiája, vagyis a megfelelő sávok hullámhossza — a kiralitástól függetlenül — a két kromofór relatív helyzetétől függ. (Ezt igyekszik bemutatni — megint csak nagyon egyszerűsítve és szkematikusan — a 12. ábra. Az a rezgésmód igényli a nagyobb energiát, amelyben az átmeneti dipólusok azonos polaritású végei közelebb esnek egymáshoz.) A vizsgált *M*-kiralitás esetén, ha az „A"-módnak megfelelő sáv hullámhossza nagyobb, a CD-spektrumban ún. „pozitív couplet" jelenik meg (12.a ábra), ha a „B"-mód a nagyobb hullámhosszú, akkor „negatív couplet" (12.b ábra). *P*-kiralitású molekulában minden fordítva van.

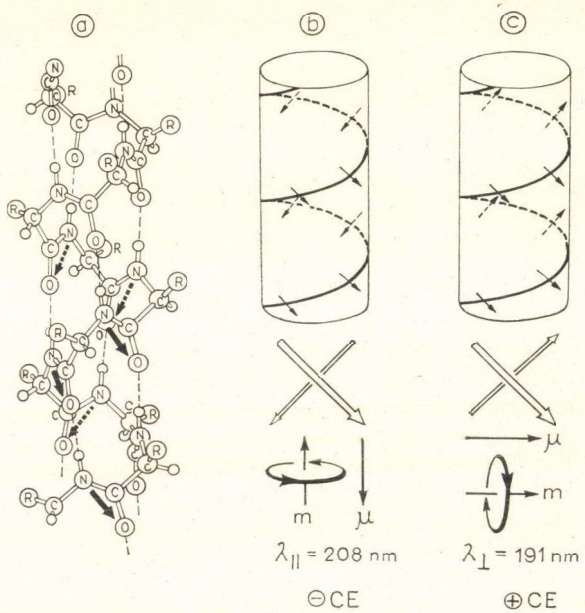
Az elmondottakból következik, hogy a CD-spektrum bonyolult és sokrétű összefüggésben van a molekula térszerkezetével. A térszerkezeti lehetőségek alapos elemzése útján azonban a CD-spektrumból nagyon részletes felvilágosítások nyerhetők a molekula geometriájára vonatkozólag. A geometria alapján a CD-spektrum kiszámítható, s a lehetőségek közötti döntés kísérletileg megvalósítható.

A kapcsolt rezgéspárok vázlatosan ismertetett sajátságain alapul az optikai aktivitás legrégebbi elméleti modellje, a Kuhn-féle „*kapcsolt oszcillátor*" modell. A kapcsolt rezgések kiterjesztésével értelmezhető a helikális biopolimérek különleges — és a monomerekétől eltérő — optikai aktivitása is.

A fehérjék $\alpha$-hélix konformációjában az amidcsoportok szabályos geometria szerint helyezkednek el a hélix mentén (13.a ábra). Gerjesztéskor az egész kromofor rendszer „kapcsolt oszcillátor"-ként vagy más kifejezéssel „*excitonrendszer*"-ként működik — ahogy ezt elsőként MOFFITT felismerte —




*12. ábra.* Exciton couplet kialakulása különböző relatív orientációjú, *M*-kiralitású kapcsolt kromoforok esetében. (a) Az „A"-mód kisebb energiával gerjeszthető (pozitív couplet). (b) Az „A"-mód nagyobb energiával gerjeszthető (negatív couplet).




*13. ábra.* Az α-hélix excitonrendszere. (a) Az α-hélix térmodellje. A nyilak az amidcsoportok $\pi \rightarrow \pi^*$ átmenetének elektromos momentumát jelzik vázlatosan; valamennyi azonos fázisban rezeg. (b) Az (a) ábrának megfelelő rezgésmód szkematikusan ábrázolva, valamint az eredő elektromos és mágneses momentum iránya, továbbá a hélix tengelyével párhuzamosan polarizált CD-sáv hullámhossza és előjele. (c) A páronként ellentétes fázisban rezgő amidcsoportok eredő elektromos és mágneses momentuma, valamint a hélix tengelyére merőlegesen polarizált CD-sáv hullámhossza és előjele.

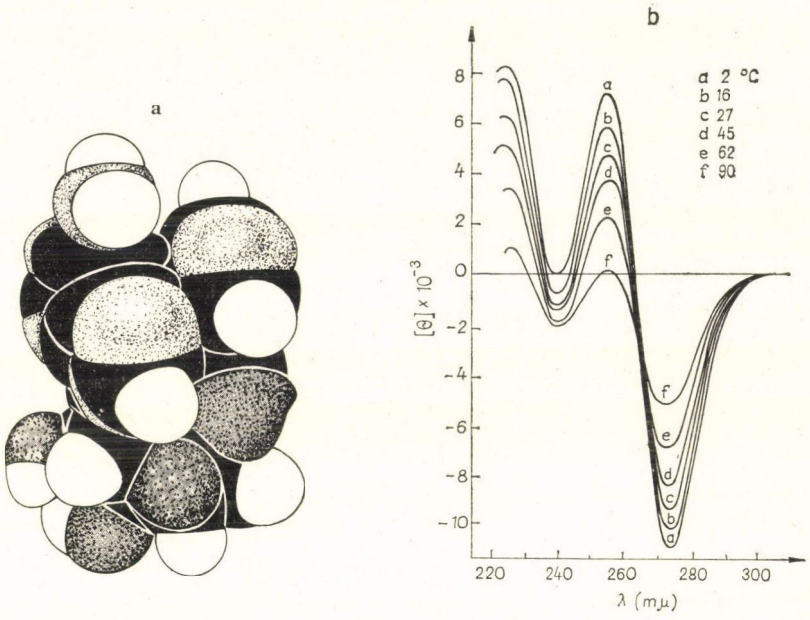
s az amid-kromoforok nagy elektromos momentummal járó $\pi \rightarrow \pi^*$ elektronátmenete felhasad. Két rezgési mód lehetséges: vagy minden amid-kromofor fázisban rezeg (13.b ábra), vagy páronként ellenkező fázisban (13.c ábra). Az L-aminosavakból felépülő jobb csavarodású hélixre — a fentihez hasonló elemzés alapján — az adódik, hogy a hélix tengelyével párhuzamosan polarizált rezgésmódnak negatív, a tengelyre merőlegesnek pedig pozitív Cotton-effektus felel meg. Kiszámítható és kísérletileg is bizonyítható volt, hogy az előbbinek kisebb az energiája, az exciton felhasadás tehát az $\alpha$-hélix CD-spektrumában egy igen intenzív negatív coupletként jelentkezik 200 $\mu$m felett és alatt (vö. az 5. ábrával). A 222 $\mu$m körül megjelenő harmadik CD-sáv az amid-csoportok $n \rightarrow \pi^*$ elektronátmenetétől ered, melynek optikai aktivitása a ketonokéhoz hasonló mechanizmussal értelmezhető.

Igen sokrétűen — esetenként rendkívül tisztán, máskor nagyon bonyolultan — jelentkeznek a kapcsolt oszcillátorok modelljén alapuló hatások az oligo- és polinukleotidok, valamint a nukleinsavak CD-spektrumában, ahogy ezt elsősorban Tinoco, Brahms, továbbá Urry elméleti és kísérleti munkáiból ismerjük. Ismeretes, hogy a polinukleotidok különféle rendezett helikális konformációiban az aromás heterociklusos bázisok lapjukkal egymáshoz „tapadnak" (ún. „stacked"-konformáció) s a hélix menete által megszabott szöggel rendre elfordulnak egymáshoz képest. Az aromás bázisoknak síkban polarizált és nagy elektromos átmeneti momentummal járó elektronátmenetei — elsősorban a legközelebbi szomszédok között — kapcsolódnak egymással, ami a CD-ben exciton coupletek megjelenéséhez vezet.

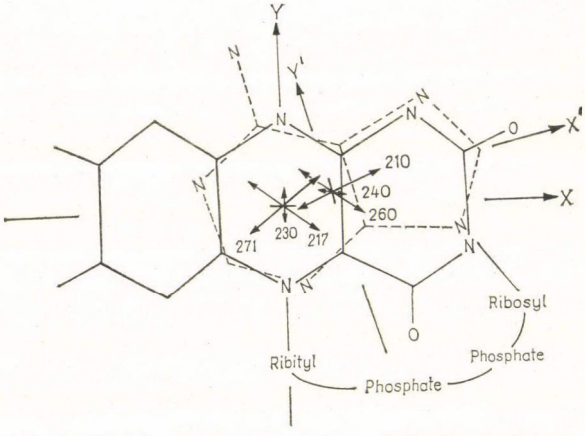
Az exciton couplethez hasonló, közel azonos intenzitású sávpárok már egyszerű dinukleotid-típusú vegyületek CD-spektrumában is észlelhetők, amiből arra lehet következtetni, hogy a molekuláknak legalább egy része olyan konformációban van, melyben a heteroaromás gyűrűk egymás közelében vannak rögzítve, s így felléphet a kölcsönhatás elektronátmeneteik elektromos momentumai között. Szép példa erre egy viszonylag egyszerű molekula, az 5'-hidroxilcsoportján nikotinsavval acilezett adenozin (14.a ábra), melynek CD-spektrumában (14.b ábra) a 260 $\mu$m körül jelentkező couplet intenzitása a hőmérséklet csökkenésével nő, azt jelezvén, hogy a „stacked"-konformáció alacsony hőmérsékleten stabilisabb. Valóságos sávpárrendszer jelenik meg a flavin-adenin-dinukleotid Gauss-komponensekre felbontott CD-spektrumában (3. ábra). A spektrumból kiszámítható a koenzim-molekula konformációja, a két heteroaromás gyűrű relatív helyzete (15. ábra).

Az ún. „rendezetlen" konformációjú oligo- és polinukleotidok CD-spektrumában ugyancsak nagyon tisztán jelentkezik az exciton-felhasadás. (A 16. ábra a poli-($N^6$-hidroxi-etil)-adenilsav CD-, valamint UV-spektrumát mutatja két különböző pH mellett. Ez a poli-ribonukleotid — az aminocsoport szubsztituáltsága miatt — nem képezhet kettős-hélixet, a CD tehát nem változik a pH-val és jellemző a „rendezetlen" konformációra.) A fentiekből következik,

hogy — bár makromolekuláris rendezettség az említett molekulákban nincs — az egymás közvetlen közelében lévő bázisok jól definiált helyzetet vesznek fel egymáshoz képest, a molekula teljes rendezetlenségéről tehát egyáltalán nem beszélhetünk. A CD-spektrumnak ez a jellegzetessége éppen a kettős-hélix konformációban szűnik meg. Itt több bázis is olyan közelségbe kerül egymáshoz,

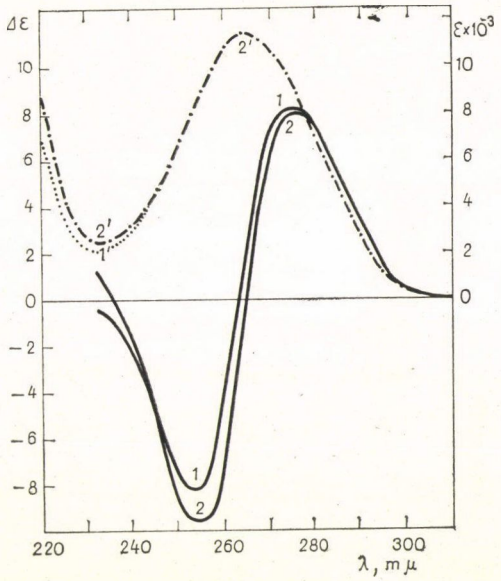



*14. ábra.* (a) Az adenozin-5'-nikotinát „stacked" konformációjának térmodelje. (b) Az adenozin-5'-nikotinát CD-spektruma különböző hőmérsékleteken, 2m-nátrium-klorid-oldatban (vö. a 3.sz. irodalommal).

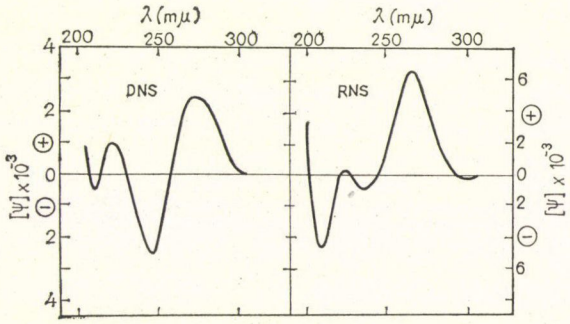



*15. ábra.* A flavin-adenin-dinukleotid heteroaromás gyűrűinek relatív helyzete a CD-spektrum alapján (vö. a 3.sz. irodalommal).

hogy közöttük bonyolult kölcsönhatások lépnek fel, s a sok sáv-pár eredője már nem szabályos couplet. A 17. ábra a DNS és az RNS jellemző CD-spektrumát mutatja be. E makromolekulák szabályos konformációjának ismeretében (statisztikus bázis-eloszlást feltételezve) TINOCO számításokat végzett az




*16. ábra.* A poli-($N^6$-hidroxi-etil)-adenilsav CD (——) és UV (— . —) spektruma vizes oldatban pH 7,4 (1) és pH 4,9 (2) mellett 4 °C-on (vö. a 4.sz. irodalommal).




*17. ábra.* Egy DNS (lazac spermium) és egy RNS (*E. coli* riboszóma) CD-spektruma. (A [$\psi$] a fajlagos forgatóképességgel analóg módon definiált fajlagos ellipticitás.) (Vö. a 4.sz. irodalommal.)

említett kölcsönhatásokra vonatkozóan és a kísérletileg meghatározott spektrumokat kielégítően tudta értelmezni. Újabban sok CD-vizsgálatot végeznek vírusok és fágok, továbbá egyéb nukleoproteidek konformációjának felderítésére. Az elkülönített nukleinsav- és fehérjerész spektrumának az intakt nukleoproteid spektrumával való összehasonlítása alapján következtetni lehet arra,

hogy a komplexumban megváltozik-e a komponensek konformációja. (Sok esetben megnő a fehérje hélixtartalma, vagy megváltozik a nukleinsav kettőshélix konformációja, a bázisoknak a hélix tengelyével bezárt szöge stb.). Mindebből a fehérjerész szerepére, a két komponens kölcsönhatására vonatkozó következtetéseket igyekeznek levonni.

E rövid előadás csak futólagos áttekintést nyújthatott a cirkuláris dikroizmus alkalmazásáról a biológiai molekulák vizsgálatában. A CD-spektrumok részletes matematikai és fizikai elemzése egyre inkább növeli e módszer teljesítőképességét, és így a kiroptikai spektroszkópia — a Röntgen-diffrakció után és az NMR-spektroszkópia mellett — a legfontosabb szerkezetvizsgáló módszer a makromolekulák konformációjának tanulmányozására.

## IRODALOM

Az előadással kapcsolatban részletes irodalmi hivatkozásokat nem adok meg. Az anyag nagyrészt az alábbi forrásmunkákon alapul. Ezekből származik néhány ábra is; erre az ábra aláírása utal.

G. Snatzke (szerk.): „Optical Rotatory Dispersion and Circular Dichroism in Organic Chemistry", Heyden, London (1967).
P. Crabbé: „An Introduction to the Chiroptical Methods in Chemistry", Mexico (1971).
D. W. Urry: Optical Rotation and Biomolecular Conformation, D. W. Urry (szerk.): „Spectroscopic Approaches to Biomolecular Conformation", American Medical Association, Chicago, 34. o. (1970).
J. Brahms és S. Brahms: Circular Dichroism of Nucleic Acids, G. D. Fasman és S. M. Timasheff (szerk.): „Biostructure of Proteins and Nucleic Acids", M. Dekker, New York, 191. o. (1970).
N. Greenfield és G. D. Fasman: Biochemistry, **8**, 4108 (1969).
H. Rosenkranz és W. Scholtan: Hoppe-Seyler's Z. Biol. Chem. **352**, 896 (1971).
J. A. Schellman: Accounts Chem. Res. **1**, 144 (1968).
W. Hug és G. Wagnière: Tetrahedron, **28**, 1241 (1972).

# NEUTRONAKTIVÁCIÓS ANALÍZIS A BIOLÓGIAI RENDSZEREKBEN*

NIEDETZKY ANTAL

POTE Biofizikai Intézet, Pécs

Az aktiválásos vagy aktivációs módszer egyike a legújabb radioizotópos vizsgálati eljárásoknak, amely az utóbbi évtizedekben terjedt el; alkalmazása a biológiai rendszerek kísérletes vizsgálatában nagy lehetőségeket rejt magában. A módszer az analitikai kémiai és az atommag fizikai módszerek együttes alkalmazásával lehetővé teszi, hogy valamely anyag egy vagy több elemét radioaktív izotóppá átalakítva ezen radioaktív izotópok sugárzásának intenzitásából, lebomlásának mértékéből (felezési idejéből), energiaspektrumából a kérdéses elem minőségi és mennyiségi viszonyaira, illetve valamely rendszeren belüli lokalizációjára vonatkozóan következtetéseket vonhassunk le.

Az elemek aktiválása megvalósítható töltött részecskékkel (alfa-részecskék, proton, deuteron, triton), $\gamma$-fotonokkal vagy neutronokkal. A legelterjedtebb és legsokoldalúbb eljárás ezek közül (sok előnye folytán) a neutronokkal végzett aktiválás, tehát a neutronaktiválásos analízis.

A neutronaktivációs analízis módszerét elsőként 1936-ban HEVESY és LEVI (1) alkalmazták a gadoliniumban szennyezésként előforduló diszprozium, ittrium és europeum meghatározására. A módszer az elmúlt három évtizedben széles körben elterjedt. Jelentősen növelte a módszer alkalmazási lehetőségeit az utóbbi időszakban kifejlesztett modern aktivitásmérési módszerek (szcintillációs módszer, félvezető detektorok) bevezetése.

Hazánkban 1960 óta a Központi Fizikai Kutató Intézetben alkalmazzák a módszert a félvezetőként használatos nagytisztaságú szilícium szennyezéseinek (Sb, Au, As, Zn, Co, Ag, P, Mo, Ni, Cu, Ta, Fe) meghatározására, kis mennyiségű urán, valamint a reaktor tisztaságú uránoxid szennyezéseinek meghatározására, továbbá kőzetek nyomelemeinek kimutatására és meghatározására (2, 3, 4, 5, 6, 7).

A módszert a biológiai kutatómunkában először 1949-ben TOBIAS és DUNN (8), valamint KEYNES és LEWIS (9, 10) alkalmazták.

A neutronaktivációs analízis összetett mérési módszer, amely az elemek aktiválására alkalmazott atommagfizikai eljárást, a keletkezett radioaktív

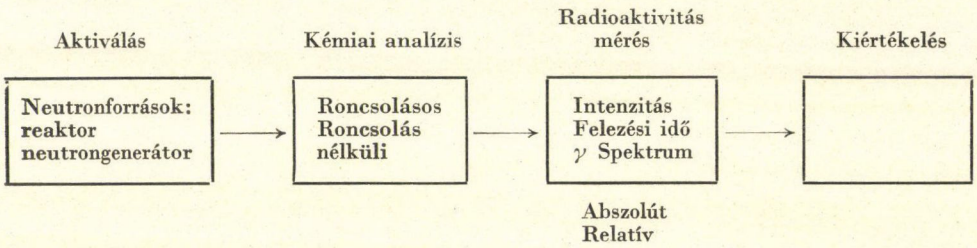
* Elhangzott 1972. május 11-én a Matematikai és Fizikai Tudományok Osztálya és a Biológiai Tudományok Osztálya által szervezett előadássorozaton.

elemek szétválasztására alkalmazott analitikai kémiai eljárást, valamint az anyagok minőségi és mennyiségi meghatározására szolgáló nukleáris mérés-technikai eljárásokat foglalja magában. Az eljárás tehát viszonylag nagy technikai felkészültséget, szakértelmet és műszerezettséget, valamint „B" szintű izotóplaboratóriumot igényel. Olyan eljárás, amely szükségessé teszi, hogy a biológus a módszer alkalmazása kapcsán fizikus és kémikus szakemberrel kooperálva végezze munkáját.

A módszer főbb fázisait az 1. táblázat szemlélteti.

**1. táblázat**

A neutronaktivációs analízis főbb munkafázisai




Az eljárás első fázisa a vizsgálandó minták aktívvá tétele. Ez történhet reaktorban, neutrongenerátor vagy laboratóriumi neutronforrás segítségével. Az aktiválás során keletkező radioaktív anyag aktivitása az alábbi összefüggés alapján határozható meg:

$$A = n \cdot \sigma \cdot \Phi(1 - e^{-\lambda t}), \quad \text{ahol}$$

n — az aktiválandó atomok száma
$\sigma$ — a vizsgált elem atomjainak neutron befogási hatáskeresztmetszete.
$\Phi$ — a neutronfluxus
$\lambda$ — a keletkezett radioaktív anyag bomlási állandója
t — a besugárzás időtartama.

Az aktiválás során optimális nagyságú abszolút és specifikus aktivitás elérésére kell törekedni. A keletkező radioaktív elem aktivitását főként a neutronfluxus, másodsorban a besugárzás időtartamának változtatásával tudjuk szabályozni. A meghatározás annál érzékenyebb, minél nagyobb neutronfluxusban végezzük a felaktiválást. Ezért a célnak leginkább a reaktorban történő felaktiválás felel meg. A kísérleti reaktorokban elérhető maximális neutronfluxus általában $10^{11}$—$10^{14}$ neutron · $cm^{-2}$ $sec^{-1}$. A neutrongenerátorok előnye a reaktorral szemben olcsóságuk és kis méretük következtében könnyű telepíthetőségük; hátrányuk a kisebb neutronfluxus. ($10^{6}$—$10^{9}$ neutron · $cm^{-2}$ $sec^{-1}$).

Az eljárás szempontjából fontos a felaktiválás időtartamának helyes megválasztása is. Általános tapasztalat szerint a vizsgálni kívánt radioaktív izotóp felezési idejének 2—3-szorosára helyes az aktiválás időtartamát megválasztani (11, 12). Ennél hosszabb időtartam esetén a vizsgált elem aktivitása lényegesen már nem nő, viszont jelentősen nő a mintában jelenlevő, illetve keletkező hosszabb felezési idejű anyagok aktivitása, ami a meghatározás szempontjából előnytelen és zavaró.

**2. táblázat**

A biológiailag fontos elemek neutronbefogási hatáskeresztmetszetei (barn.)

| Rend-szám | Elem | $\sigma$ (barn) | | Rend-szám | Elem | $\sigma$ (barn) | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | Termikus neutron | 14 MeV-os neutron | | | Termikus neutron | 14 MeV-os neutron |
| 1 | H | 0,313 | — | 17 | Cl | 32,4 | 0,028 |
| 6 | C | 0,0045 | — | 19 | K | 2,4 | 0,08 |
| 7 | N | 1,76 | 0,005 | 20 | Ca | 0,43 | — |
| 8 | O | 0,00026 | 0,09 | 25 | Mn | 12,8 | 0,03 |
| 11 | Na | 0,49 | 0,00033 | 26 | Fe | 2,44 | 0,11 |
| 12 | Mg | 0,058 | 0,19 | 27 | Co | 36,5 | 0,031 |
| 15 | P | 0,20 | 0,15 | 29 | Cu | 3,59 | 1,00 |
| 16 | S | 0,49 | 0,077 | 30 | Zn | 1,1 | 0,39 |

A meghatározás érzékenységét nagymértékben befolyásolja a vizsgálandó elem neutronbefogási hatáskeresztmetszete. A barn (1 barn = $10^{-24}$ $cm^2$) egységekben mért hatáskeresztmetszet értéke az aktiválásra használt neutronok és a vizsgált mag kölcsönhatásának valószínűségét kifejező mennyiség, amely az egyes izotópokra jellemző állandó, és amelynek értéke az „aktiváló" neutronok energiájától is függ. Ebből következik, hogy az eljárás nem minden elem meghatározására alkalmas egyenlő mértékben. A 2. ábrán a biológiailag legfontosabb elemek neutronbefogási hatáskeresztmetszeteinek értékeit tüntettük fel két különböző energiájú neutronra vonatkozólag.

Az aktiválás mértéke a mintában levő atomok számától is függ, és mivel az egyes elemek különböző izotópjainak neutronbefogási hatáskeresztmetszete és a keletkező sugárzó izotóp minősége is különböző, a 2. ábra összeállításánál tekintetbe vettük a biológiai anyagok izotóp összetételét is.

Az említett tényezők hatása következtében a különböző elemek meghatározási érzékenysége is nagyon különböző. A 3. táblázat a biológiailag fontos elemek meghatározási érzékenységét mutatja táblázatban összefoglalva, $10^{12}$ neutron · $cm^{-2}$ $sec^{-1}$ neutronfluxus esetén (13).

A módszer alkalmazhatósága szempontjából nagyon fontos a keletkező radioaktív anyag felezési ideje is. Felaktiválás után ugyanis a mérésre alkalmas

radioaktív preparátumok elkészítése a szükséges kémiai analízis elvégzése bizonyos időt igényel. Ezért a rövid felezési idejű anyagok mérése e módszerrel nehéz. A reaktor és a kémiai laboratórium között üzemelő csőposta a műveletek elvégzéséhez szükséges időt jelentősen lerövidítheti, ezért a csőposta alkalmazása újabban igen elterjedt. Másrészt, mivel a felaktiválás során optimális a 2—3 felezési időtartamnak megfelelő felaktiválási idő megválasztása, e módszerrel a hosszú felezési idejű anyagok csak akkor határozhatók meg előnyösen, ha az aktiválási hatáskeresztmetszet kiemelkedően nagy. Pl. az 59-es tömeg-

**3. táblázat**

A biológiailag fontos elemek meghatározási érzékenysége g-ban ($10^{12}$n $cm^{-2}sec^{-1}$ neutron-fluxusnál)

| Elem | Meghatározás érzékenysége (g) |
|---|---|
| Mn | $10^{-10}$ |
| Au, As, J, Na, Cu | $10^{-9}$ |
| Ba, P, Cd, K, Cl, Co, Ni | |
| Rb, Zn | $10^{-8}$ |
| Cr, Mo, Sr | $10^{-7}$ |
| Ca, Mg, S, Fe | $10^{-6}$ |

számú természetes Co-ból (n,$\gamma$) reakcióval Co-60-at nyerünk. Felezési ideje nagyon hosszú (5,3 év). Aktivációs analízissel ennek ellenére jól meghatározható, mivel termikus neutronbefogási hatáskeresztmetszete kiemelkedően magas, 36,5 barn.

Az egyes elemek kimutatási hatásfokát nagymértékben befolyásolja a felaktiváláskor keletkező radioaktív izotóp sugárzásának minősége és energiája, a méréstechnikai lehetőségek következtében.

A felaktiválás után, a kémiai analízis kapcsán, a felaktivált mintákból mérésre alkalmas preparátumokat kell készíteni. Ez kétféle módon történhet: kémiai elválasztás nélkül és kémiai elválasztással. Mindkét eljárásnak több előnye és hátránya van, és mindig az aktuális feladatnak megfelelően kell dönteni egyik vagy másik módszer mellett.

Az előzetes kémiai elválasztás nélküli vizsgálat idő- és munkamegtakarítást jelent, elkerülhetővé teszi a kémiai műveletek kapcsán jelentkező mérési hibákat. Biológiai anyagoknál (különösen szövetmintáknál) az elemek hisztokémiai eloszlása az eredeti állapotban megmarad, és ezért alkalmas ez az eljárás az egyes anyagok szöveten vagy sejten belüli lokalizációjának meghatározására (pl. autoradiográfiával kombinálva). Ezen eljárás másik előnye az, hogy ugyanazon mintában ismételt aktiválással lehet analizálni a vizsgált anyagot. A ron-

csolásmentes eljárásnál elsősorban az jelent nehézséget, hogy a biológiai mintákban a felaktiválás után különböző radioaktív izotópok keveréke van jelen.

Ezért aktiválás után, ha nem a biológiai szöveten belüli anyaglokalizációt akarjuk vizsgálni, előnyös a különböző radioaktív komponensek szétválasztása. E célra leggyakrabban a szemikvantitatív kémiai analízis használatos, amikor a mintához a vizsgálni kívánt elem pontosan meghatározott mennyiségét hordozóként hozzáadva, kémiai kicsapási módszerrel a kérdéses elemet leválasztjuk. A hozzáadott elem ilyenkor nem csupán hordozóként szerepel, hanem lehetővé teszi a kémiai eljárás során bekövetkező veszteség pontos meghatározását is.

Az eljárás 3. fázisa az előkészített minták szcintillációs módszerrel történő analizálása. Ezt legegyszerűbben a minták $\gamma$-spektrometriás mérésével, sokcsatornás amplitúdó analizátor segítségével végezhetjük el. (Szükség esetén kivételesen a sokkal bonyolultabb $\beta$-spektrometriás módszer is használható). A mérés során a sugárzás intenzitásának mérésével egyidejűleg, standard etalonokkal történő kalibrálás útján meghatározzuk a $\gamma$-spektrum fotocsúcsainak helyzetéből az egyes fotocsúcsoknak megfelelő energiaértékeket. A kvantitatív meghatározás a mintákkal egyidőben és teljesen azonos körülmények között aktivált és kezelt standard anyagok spektrumai alapján történik. Ilyenkor a minták és a standard anyag spektrumainak fotocsúcsai alatti területek összehasonlítása szolgál a mennyiségi meghatározás alapjául. A fotocsúcsok alatti terület meghatározása számítás útján vagy planimetriás kiértékelés segítségével történhet. A kvalitatív meghatározás a fotocsúcsokhoz tartozó energiaértékek és a felezési idők alapján lehetséges. A felezési időt a fotocsúcsok alatti területek időbeli csökkenése alapján nagy pontossággal határozhatjuk meg.

A neutronaktiválásos analízis módszerének két legfontosabb előnye: rendkívül nagy érzékenysége, és specificitása. A radioaktív anyagokra jellemző a sugárzás energiája, és a felezési idő. Rendkívül valószínűtlen, hogy két olyan indukált radioaktív izotóp együtt forduljon elő a vizsgált biológiai mintában, amelynek sugárzási energiája és felezési ideje is azonos. Pl. a Fe-59-nek és a Co-60-nak is 2 fotocsúcsa van, mindkét elemnél kb. az 1,1 és az 1,3 MeV energiaérték körül. Ezért az energiaértékek alapján lehetetlen lenne megkülönböztetésük. A Fe-59 felezési ideje azonban 46 nap, a Co-60-é pedig 5,3 év. A felezési idők figyelembevételével tehát az elkülönítés lehetséges.

Kivételesen használatos az az eljárás is, hogy a minták energiaspektrumát előzetes kémiai szétválasztás nélkül vizsgálják. Ilyenkor az összetett bomlási görbék analizálása kapcsán a felezési idők meghatározása alapján választhatjuk szét az egyes komponenseket. Ez a módszer azonban rendkívül komplikálttá és kényelmetlenné válik, ha a mintában 3 vagy több radioaktív komponens van jelen. Nem lehet alkalmazni ezen eljárást akkor sem, ha a mintában 2, azonos felezési idejű anyag van jelen.

A módszer felhasználási lehetőségei ma még nem is tisztázódtak teljes mértékben. Kétségtelen azonban, hogy a biológiai kutatások egyik fontos mérési módszere lehet. Bár a biológiai kutatómunkában már két évtizede alkalmazzák, és már több száz irodalmi adat gyűlt össze e területen, azonban felhasználási területei még nem alakultak ki.

Az irodalmi adatok áttekintéséből kitűnik, hogy eddig a legkülönbözőbb állati és növényi szövetek nyommennyiségű anyagainak kimutatására és mennyiségi meghatározására alkalmazták, így Na, K, P, Co, Cu, Zn, Mn, és J meghatározására (8, 9, 10, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 28) valamint lokalizálására alkalmazták (29).

Az utóbbi évtizedekben vált nyilvánvalóvá, hogy az élő rendszerekben kis mennyiségben jelenlevő elemek (nyomelemek vagy mikroelemek) igen fontos szerepet játszanak az életfolyamatokban. Példaként említeném a Cu szerepét a vérképzésben, vagy több más mikroelem szerepét az enzimhatásban, ahol ezek mint katalizátorok szerepelnek. Az utóbbi években előtérbe került az ingerületi jelenségek félvezető-szerű mechanizmusának kérdése is, e folyamatokban pedig a mikroelemek mint félvezető szennyezők játszanának szerepet. Intézetünkben az eljárást Zn-el, Cu-el, Co-al és Mn-al kezelt izmok nyommennyiségű anyagainak meghatározására alkalmaztuk. A vizsgálatokat a KFKI-ben és az Osztrák Atomkutató Központban (Seibersdorf) végeztük. Végeredményben a nyomelemek élettani szerepének kérdése ma még nem tisztázott, és a jövő biológiai kutatásoknak várhatóan egyik fontos területét képezi.

Igen előnyös, hogy a biológiai szempontból jelentős nyomelemek nagy része neutronaktiválásos módszerrel igen nagy érzékenységgel határozható meg. Ezért a módszer alkalmazása biológiai kutatásokban igen nagy jelentőségeket rejt magában. A lehetőségeket jelentősen növeli a hordozható neutrongenerátorok, ill. laboratóriumi neutronforrások hozzáférhetősége, mert így az eljárás alkalmazása nincs reaktorhoz kötve.

A következő időszakban az alábbi területeken várható a módszer elterjedése a biológiai munka területén:

1. Mikroelemek (nyomelemek) mennyiségi és minőségi elemzése biológiai anyagokban.

2. A fiziológiai szempontból fontos mikroelemek szöveti vagy sejtlokalizációjának megállapítása (mikroszkópos vagy elektronmikroszkópos autoradiográfiás módszerrel kombinálva).

3. Törvényszéki orvostani vizsgálatok, ismeretlen személyek azonosítása.

## IRODALOM


1. HEVESY, G., LEVI, H.: Selskab. Math. fys. Medd. **14,** 5 (1936).
2. ÖRDÖGH, M., UPOR-JUVANCZ, V.: TKI Közlemények. **7,** (1), 113 (1962).
3. ÖRDÖGH, M., UPOR-JUVANCZ, V.: KFKI Közlemények. **8,** 307 (1960).
4. UPOR-JUVANCZ, V., ÖRDÖGH, M.: KFKI Közlemények. **12,** 365 (1964).
5. ÖRDÖGH, M., HEGEDŰS, D., SZABÓ, E.: KFKI Közlemények. **12,** 345 (1964).
6. KELEN, E., ÖRDÖGH, M.: KFKI Közlemények. **12,** 377 (1964).
7. SZABÓ, E., ELEK, A., ÖRDÖGH, M., UPOR, E.: KFKI Közlemények. **12,** 355 (1964).
8. TOBIAS, C. A., DUNN, R. W.: Science. **109,** 109 (1949).
9. KEYNES, R. D., LEWIS, P. R.: Nature. **165,** 809 (1950).
10. KEYNES, R. D., LEWIS, P. R.: J. Physiol. (London) **114,** 151 (1951).
11. TIGYI, J.: A kísérletes orvostudomány vizsgáló módszerei. VII. Akadémiai Kiadó, Budapest, (1965).
12. NAGY, L. GY., SZOKOLYI, L.: Neutronaktiválásos vizsgálatok. Műszaki Könyvkiadó, Budapest, (1966).
13. QUITTNER, P.: Neutronfizika. Akadémiai Kiadó, Budapest, (1971).
14. REIFFEL, L., STONE, C. A.: J. Lab. Clin. Med. **49,** 286 (1957).
15. SPENCER, R. P., MITCHELL, T. G., KING, E. R.: J. Lab. Clin. Med. **50,** 646 (1957).
16. DRUYAN, R., MITCHELL, T. G., KING, E. R.: J. Lab. Clin. Med. **52,** 304 (1958).
17. HSU, K.: Neutron Activation Analysis. Univ. California Radiation Laboratory. Rept. UCRL-8513 (1958).
18. HUTCHINSON, W. P.: Neutron Activation Analysis of Blood. Atomic Energy Research Establishment (Harwell) Rept. AERE-Med/R. 2317 (1960).
19. BRUES, A. M., GUSTAFSON, P. F.: Argonne National Laboratory Rept. ANL-5247 (1954).
20. STRICKLAND, E. H., BENSON, A. A.: Arch. Biochem. Biophys. **88,** 344 (1960).
21. TOBIAS, C. A., WOLFE, R., DUNN, R. W., ROSENFELD, I.: Acta Unio Intern. Contra Cancrum. **7,** 874 (1952).
22. KOCH, H. J., Jr., SMITH, E. R., SHIMP, N. F., CONNER, J.: Cancer, **9,** 499 (1956).
23. BOWEN, H. J. M.: Intern. J. Appl. Radiation and Isotopes. **4,** 214 (1959).
24. JACOBSON, A., BRAR, S. S., FIELDS, T., FELS, I. G., KAPLAN, E., GUSTAFSON, P. F., OESTER, Y. T.: J. Nuclear Med. **2,** 289 (1961).
25. KOCH, H. J., Jr., SMITH, E. R.: J. Clin. Endocrinol. and Metabolism. **16,** 123 (1956).
26. BANKS, T. E., TUPPER, R., WHITE, E. M., WORMALL, A.: Intern. J. Appl. Radiation and Isotopes. **4,** 221 (1959).
27. BOWEN, H. J. M.: J. Nuclear Energy. **3,** 18 (1956).
28. BORG, D. C., SEGEL, R. E., KIENLE, P., CAMPBELL, L.: Intern. J. Appl. Radiation and Isotopes. **11,** 10 (1961).
29. OBEDLAD, E., TOBIAS, C. A.: Arch. Biochem. Biophys. **49,** 452 (1954).

# KISSZÖGŰ RÖNTGENSZÓRÁS ALKALMAZÁSA A FEHÉRJESZERKEZET KUTATÁSÁBAN*

SIMON ISTVÁN

MTA Biokémiai Intézet, Enzimológiai Részleg, Budapest

A különféle fehérjék polipeptid láncainak háromdimenziós szerkezete igen sokféle lehet. Egy-egy fehérje adott térszerkezete előfeltétele annak, hogy a fehérje sajátos biológiai feladatának megfeleljen. Ez az oka annak, hogy a fehérjék térszerkezetének és a különböző biokémiai folyamatokban végbemenő térszerkezet változásoknak meghatározása a modern biokémia egyik alapvető problémája.

A probléma megoldásában igen nagy szerepet játszik a kristályos fehérjék röntgendiffrakciós vizsgálata. Ez a módszer lehetővé teszi, hogy kristályos állapotú fehérjében az atomok pontos helyét meghatározzuk. Már az első röntgendiffrakciós vizsgálatok rengeteg minőségileg új információt szolgáltattak, és egy sor jelenséget tettek értelmezhetővé. Így kialakulhatott egy olyan elképzelés, hogy ez a térszerkezet vizsgálatok úgyszólván egyetlen, és teljes sikert biztosító útja.

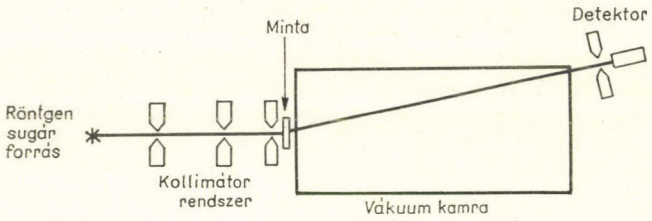
Közismert, hogy kristályos fehérje a természetben gyakorlatilag nem fordul elő. Továbbá csak a fehérjék egy része kristályosítható, ezek is gyakran csak nagyon speciális körülmények között. Végül a biokémiai folyamatok általában csak oldatban levő fehérjékkel tanulmányozhatók. Éppen ezért kívánatos lenne a röntgen analíziseket oldatban levő anyagokon végezni.

Természetesen az oldatban levő molekulák atomjai is szórják a röntgensugarakat, de a kristályéhoz hasonló rendezettség hiánya miatt nem alakul ki diszkrét pontokból álló elhajlási kép, mivel nincsenek olyan irányok, amelyekben az egyes atomokon szóródó sugarak interferencia révén egymást erősítenék. Ez alól csak a direkt nyaláb környezete kivétel, ugyanis az összes atomon szóródó sugár 0-ik főmaximuma ebbe az irányba esik. Az elhajlási képen tehát határozott pontok helyett elkent szórási foltot látunk.

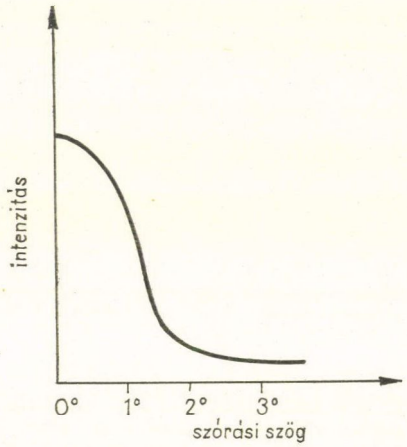
Amikor a direkt nyaláb környezetében, tehát 3—4°-on belül vizsgáljuk az eltérített sugarak intenzitásának szögeloszlását, kisszögű röntgenszórásról beszélünk. Erre a célra ún. kisszögű röntgen kamrát használunk. Egy ilyen

* Elhangzott 1972. május 11-én a Matematikai és Fizikai Tudományok Osztálya és a Biológiai Tudományok Osztálya által szervezett előadássorozaton.

kamra sematikus képe az 1. ábrán látható. A detektor mozgatásával mérhetjük a szórt sugár intenzitásának szögeloszlását. Ilyen berendezéssel pl. globuláris fehérjéről a 2. ábrán látható szórt intenzitás szögeloszlást kaphatunk.




*1. ábra.* A kisszögű kamra sematikus képe




*2. ábra.* A szórt sugár intenzitásának szögfüggése (sematikus kép)

## A módszer lehetőségei

A szórt intenzitás szögeloszlása — a kristály által kialakított képhez hasonlóan — megadható az atomok molekulán belüli helyzetének ismeretében, de ez a függvénykapcsolat — ellentétben a kristály esetével — nem invertálható.

Elvileg sincs meg a lehetősége annak, hogy nem orientált rendszerben a tömegeloszlást három helykoordináta függvényében megadjuk. A leképezés elméletéből azonban tudjuk, hogy a molekula tömegeloszlása, mint a súlyponttól mért távolság függvénye és a szórt sugár intenzitásának szögfüggése között kölcsönösen egyértelmű megfeleltetés van. Ez a radiál eloszlási függvény tehát elvben meghatározható, de a gyakorlatban jelenleg erre még nincs általánosan kidolgozott módszer. A radiál eloszlási függvényeknek ismerete azért

lenne nagyon értékes, mert ha egy kristályos fehérje térszerkezetét már ismerjük, a radiál eloszlási függvény segítségével meg tudnánk határozni az oldatban levő fehérje molekula térszerkezetét is. Elvileg tehát megvan a lehetősége annak, hogy oldatban levő fehérje molekulában az összes atom helyét tetszőleges pontossággal meghatározzuk.

Ez az elvi lehetőség a jövőben realizálódhat, is feltéve, hogy erre igény lesz. Ami nem is olyan biztos, mint azt ma sokan hiszik, ugyanis egy-egy konkrét probléma megoldásához soha sincs szükség az összes atom pontos helyének ismeretére. Gondoljunk arra, hogy pl. az enzimek aktív centruma csak néhány tucat atomot tartalmaz, míg az enzimek több ezer egyéb atomja — az aktivitás szempontjából — csak mint környezet fejt ki erősen kiátlagolódott, másodrendű hatást.

Visszatérve a jelenlegi lehetőségekhez, a kisszögű röntgenszórást ma nem a fehérje térszerkezetének meghatározására használjuk, hanem arra, hogy az egyes fehérjék makroszkopikus paramétereiről nyerjünk információt. Ezeken túlmenően, szerencsés esetekben lehetőség nyílhat arra, hogy bizonyos részleges térszerkezet vizsgálatokat végezzünk, ami elegendő lehet konkrét problémák megoldására, mint erre majd példát is látunk.

Ami a makroszkopikus paramétereket illeti GUINIER, KRATKY, POROD és mások révén jól kidolgozott elmélet áll rendelkezésünkre (1, 2, 3). Eszerint pl. a 0°-os szórási szögre extrapolált intenzitásból kiszámítható a fehérje molekulasúlya, míg a szórási függvény integráljából a molekula térfogata határozható meg. A legnagyobb szögekben szórt sugár intenzitás-eloszlásából a molekula felszín méretére, a kisebb szögekhez tartozó szórt intenzitás szögfüggéséből a molekula alakjára következtethetünk. Végül a legkisebb szögekhez tartozó szórt intenzitásból egy a molekula tömegeloszlására jellemző paramétert, az ún. girációs sugarat határozhatjuk meg. A girációs sugár négyzete fehérjék esetén egyenlő a molekula tehetetlenségi nyomatékának és tömegének hányadosával.

Ez mint látjuk már túlmutat az alaki jellemzőkön, hiszen ez a paraméter lényegesen függ a molekula belső tömegeloszlásától is. Így a girációs sugár változások mérésével a molekulában végbemenő térszerkezet változások nyomon követhetők.

A girációs sugár és a molekula szerkezet közötti egyszerű kapcsolat egyes esetekben lehetővé teszi azt is, hogy következtessünk a kérdéses térszerkezet változások mibenlétére, sőt ezen keresztül az eredeti szerkezetre is.

Egy ilyen vizsgálatot szeretnék ismertetni, ahol egy enzim aktív centrumaiba kötődő koenzimek elhelyezkedését határoztuk meg és ez lehetővé tette egy különös jelenség értelmezését.

## A kisszögű röntgenszórás alkalmazása a glicerinaldehid-3-foszfát dehidrogenáz enzim vizsgálatára

A vizsgálatokat emlős vázizomból preparált glicerinaldehid-3-foszfát dehidrogenáz enzimen végeztük. Ezt az enzimet világszerte sok helyen, köztük intézetünkben, az MTA Biokémiai Intézetében is évtizedek óta behatóan tanulmányozzák. A szóban forgó enzim a glicerinaldehid-3-foszfát oxidativ foszforilizisét katalizálja, miközben a NAD koenzim NADH-vá redukálódik.

$$\text{glicerinaldehid-3-foszfát} + \text{NAD}^+ + \text{foszfát} \rightleftharpoons$$

$$\text{glicerinsav-1,3-difoszfát} + \text{NADH} + \text{H}^+$$

A 145 000 molekulasúlyú globuláris fehérje négy, kémiailag azonos alegységből áll. A tetramer, viszkozitás mérések szerint, közel gömb alakú, és kristályos állapotban digir szimmetriát mutat. A négy, kémiailag azonos alegység mindegyike egy-egy koenzimet, NAD-t köt. Ezért volt nagyon meglepő számunkra, amikor néhány évvel ezelőtt BATKE és munkatársai intézetünkben felfedezték, hogy a kémiai azonosságok ellenére a NAD-ok redukálhatósága szempontjából, tehát funkcionális szempontból két-két alegység különbözőképpen viselkedik (4).

Ennek a kémiailag indokolhatatlannak látszó aszimmetriának okára sikerült kisszögű röntgenszórással magyarázatot kapnunk.

Régóta ismeretes, hogy az általunk vizsgált enzimhez kötött koenzim aktív szénnel reverzibilisen eltávolítható.

Intézetünkben már 1959-ben ELŐDI és munkatársai hidrodinamikai mérésekkel kimutatták, hogy a koenzim eltávolítása vagy visszakötése térszerkezetváltozással jár (5). Később részben az intézetünkben folyó hőinaktivációs mérésekből, részint az irodalomban közölt optikai és kalorimetriás mérésekből megtudtuk, hogy ezek a térszerkezetváltozások hogyan függnek a NAD telítettségétől.

Minden, az irodalomban közölt mérés arra utal, hogy a térszerkezet változás mértéke a NAD telítettségének nem lineáris, de monoton függvénye. Irodalmi adatok alapján azt is tudtuk, hogy a tetramerhez kapcsolódó négy NAD molekula disszociációs állandója sorrendben $10^{-11}$, $10^{-9}$, $10^{-7}$, ill. $10^{-5}$ M nagyságrendű (6).

Ezen adatok birtokában megnéztük, hogy az egyes NAD molekulák kötődésekor milyen girációs sugár változásokat észlelünk.

A vizsgálatokat az tette lehetővé, hogy már korábban sikerült kidolgozni egy nagyérzékenységű differencia módszert a girációs sugár megváltozásának közvetlen meghatározására. Ez a módszer lehetővé teszi, hogy a szóban forgó változásokat néhány ezred Å pontossággal meghatározzuk (7). Erre a nagy érzékenységre szükség is volt, mert az enzim teljes telítődése NAD-dal a NAD-mentes enzim 3,25 Å-ös girációs sugarát mindössze 0,8 Å-mel csökkenti.

A NAD kötődés hatására észlelhető girációs sugár változások az 1. táblázat harmadik oszlopában láthatók.

Figyeljük meg, hogy a legnagyobb változást az első NAD kötődése okozza. Ez után a változások csökkennek, de a harmadik NAD kötődése nagyobb változást okoz, mint a másodiké.

**1. táblázat**

Az enzim koenzim-kötőhelyeinek telítésekor fellépő girációs sugár változások

| Kötőhely | | Girációs sugár változás | |
|---|---|---|---|
| száma | disszociációs állandó* M | mért értékek Å | korrigált értékek Å |
| 1. | $10^{-11}$ | $-0{,}380 \pm 0{,}020$ | $-0{,}40 \pm 0{,}03$ |
| 2. | $10^{-9}$ | $-0{,}150 \pm 0{,}010$ | $-0{,}12 \pm 0{,}02$ |
| 3. | $10^{-7}$ | $-0{,}185 \pm 0{,}010$ | $-0{,}20 \pm 0{,}02$ |
| 4. | $10^{-5}$ | $-0{,}082 \pm 0{,}005$ | $-0{,}07 \pm 0{,}02$ |

* A. Conway és D.E. Koshland 1968.)

A NAD kötődés vizsgálatakor figyelembe kellett venni, hogy az egymást követő kötődésekre jellemző disszociációs állandók közötti különbség csak két nagyságrend. Ennek alapján — figyelembe véve a disszociációs állandók pontatlanságát is — kiszámítottuk, hogy az első, a második, a harmadik, ill. a negyedik NAD-kötőhely teljes telítődésének mekkora girációs sugár változások felelnek meg. Az így korrigált értékek az 1. táblázat negyedik oszlopában láthatók.

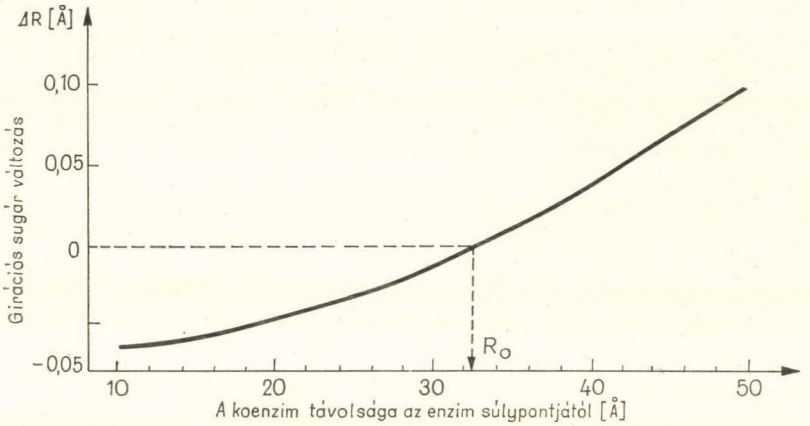
Már a harmadik oszlopból is látható volt, ami itt még jobban jelentkezik, hogy a girációs sugár változást a NAD telítettségének nem monoton függvénye. Amennyiben a girációs sugár változásokat csak a térszerkezet változások okoznák, ez ellentmondana a monoton változásokra vonatkozó korábbi megfigyeléseknek. Ez a látszólagos ellentmondás megszűnik, ha figyelembe vesszük, hogy a NAD kötődése nemcsak a térszerkezet megváltoztatásán keresztül, hanem a NAD tömege miatt is girációs sugár változást okoz. A NAD tömegéből adódó girációs sugár változás természetesen függ attól, hogy a NAD az enzim molekula súlypontjának közelében, vagy attól távol helyezkedik-e el.

Mivel az általunk vizsgált molekula digir szimmetriát mutat, feltételezhető, hogy a négy NAD közül legalább kettő-kettő a súlyponttól egyenlő távolságra helyezkedik el. Ez a távolság az enzim molekula és a NAD méretei miatt 10 Å és 50 Å közé kell, hogy essék.

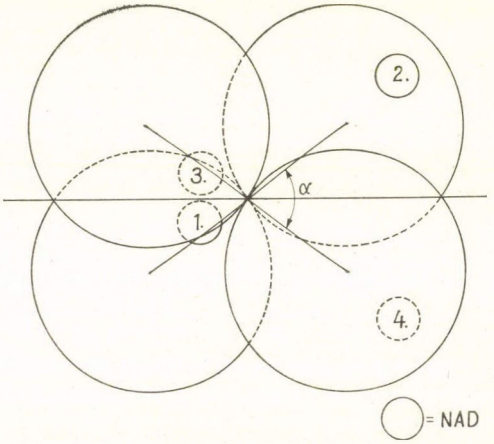
A NAD molekulák helyzetéből adódó girációs sugár változások a súlyponttól mért feltételezett távolságuk függvényében a 3. ábrán láthatók.

Ez a járulék pozitív is és negatív is lehet aszerint, hogy a súlyponttól mért távolság nagyobb, vagy kisebb, mint a girációs sugár.

A különböző feltételezett enzim-NAD távolságokra, a koenzim helyzetéből adódó járulékokat levontuk a teljes girációs sugár változásokból. Az így kapott értékek már csak a térszerkezet változásokra jellemzők.




*3. ábra.* A koenzim helyzetéből adódó girációs sugárváltozás




*4. ábra.* A koenzimek lehetséges elhelyezkedése a glicerinaldehid-3-foszfát dehidrogenázban

A számítások azt mutatták, hogy ezek az értékek csak akkor monoton függvényei a NAD telítettségnek, ha a kötődés sorrendjében számított első, ill. harmadik NAD kb. 20 Å-nyire, míg a második és negyedik kb. 40 Å-nyire van az enzim súlypontjától, mint ez a következő ábrán látható. A NAD molekulák lehetséges elhelyezkedése a 4. ábrán látható.

Ha a képet figyelmesen megnézzük, látjuk, hogy ha a tetramer alegységekre disszociál, a négy alegység nem megkülönböztethető, így összekapcso-

lódva azonban a négy NAD közül kettő-kettő a hozzáférhetőség szempontjából különböző helyzetben van.

A képet látva — azt hiszem — éppen azon csodálkoznánk, ha ez a négy NAD azonosan viselkedne.

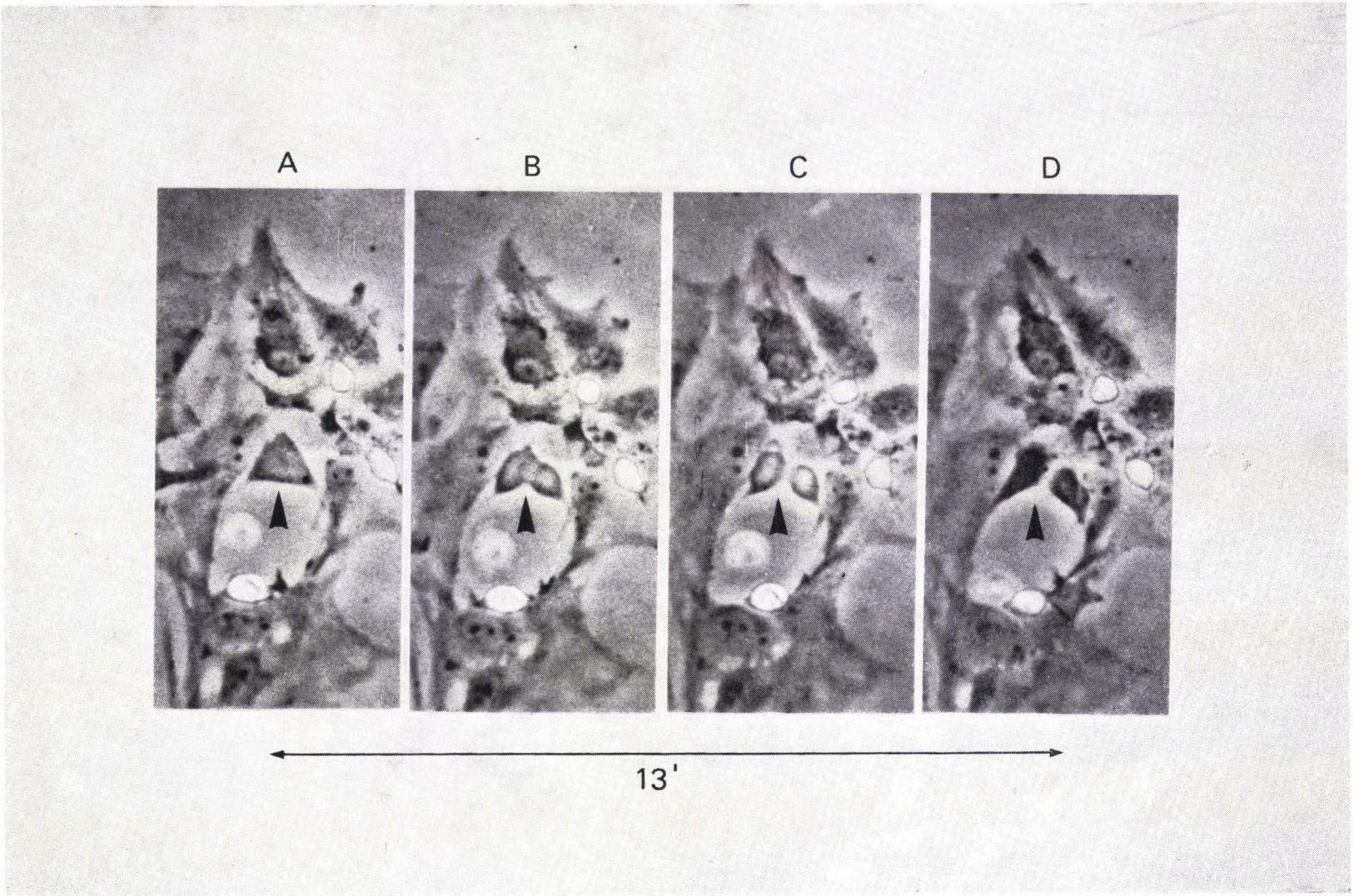
Végezetül még csak annyit, hogy ismerve a NAD-ok elhelyezkedését, kiszámítottuk, hogy mennyi a térszerkezet változások okozta girációs sugár változás. Ezekből az adatokból és bizonyos energetikai megfontolásokból még arra is lehetett következtetni, hogy a szóban forgó térszerkezet változások a tetramer alegységeinek egymáshoz képest 1—2 Å-ös elmozdulásának, ill. 1—4°-os elfordulásának felel meg.

Azt hiszem, hogy a fenti példa bizonyíték arra, hogy mennyi rejtett tartalék van ebben a módszerben.

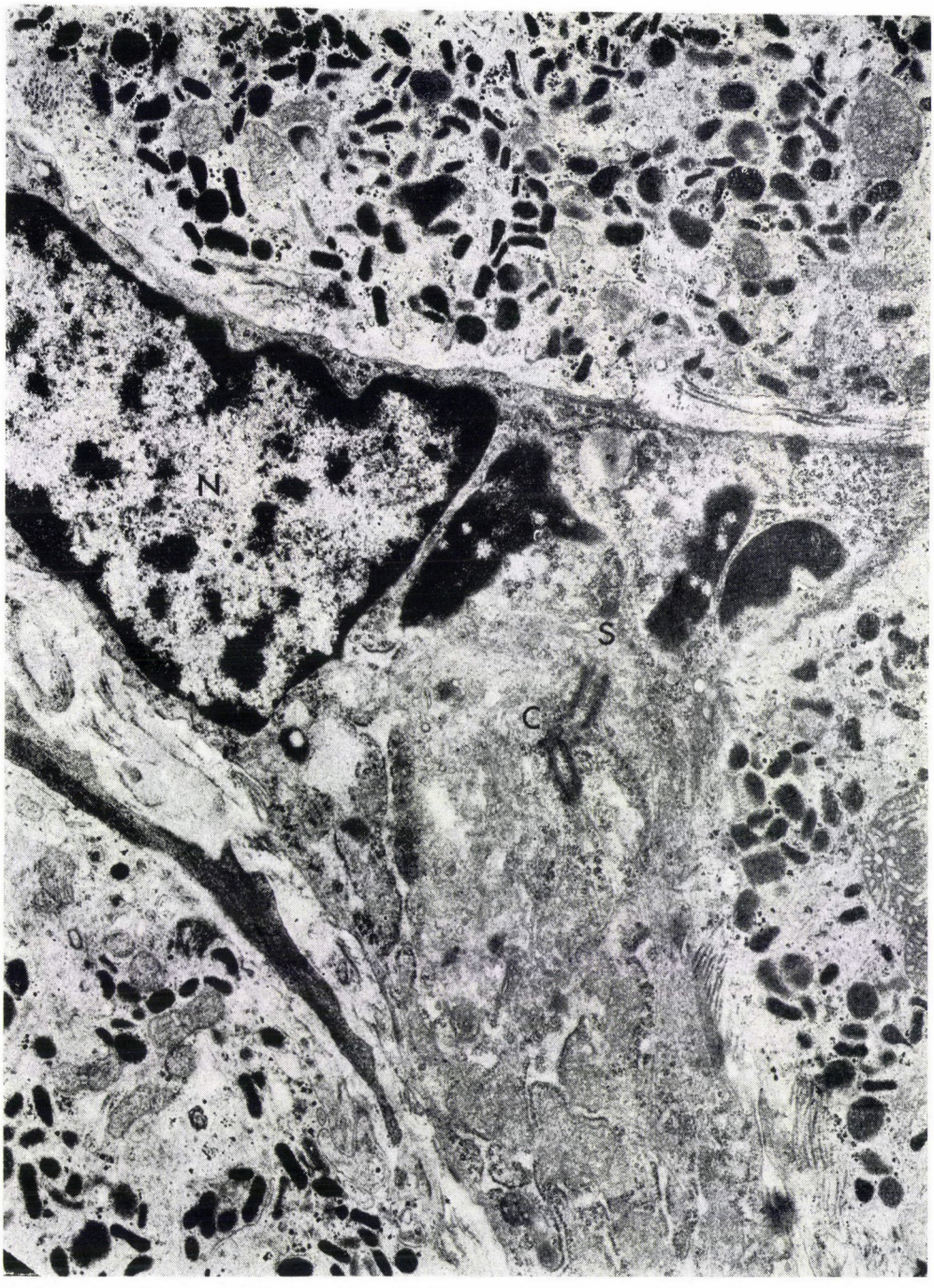
## IRODALOM

1. Guinier A., Fournet G.: Small-angle Scattering of X-rays (1955).
2. Kratky O.: Progress in Biophysics **13,** 13 (1963).
3. Porod G.: Journal of Polymer Science **10,** 157 (1953).
4. Batke J.: FEBS Letters **2,** 81 (1968).
5. Elődi P., Szabolcsi G.: NATURE **184,** 56 (1959).
6. Conway A., Koshland D. E.: Biochemistry **7,** 4011 (1968).
7. Simon I.: J. Appl. Cryst. **4,** 317 (1971).

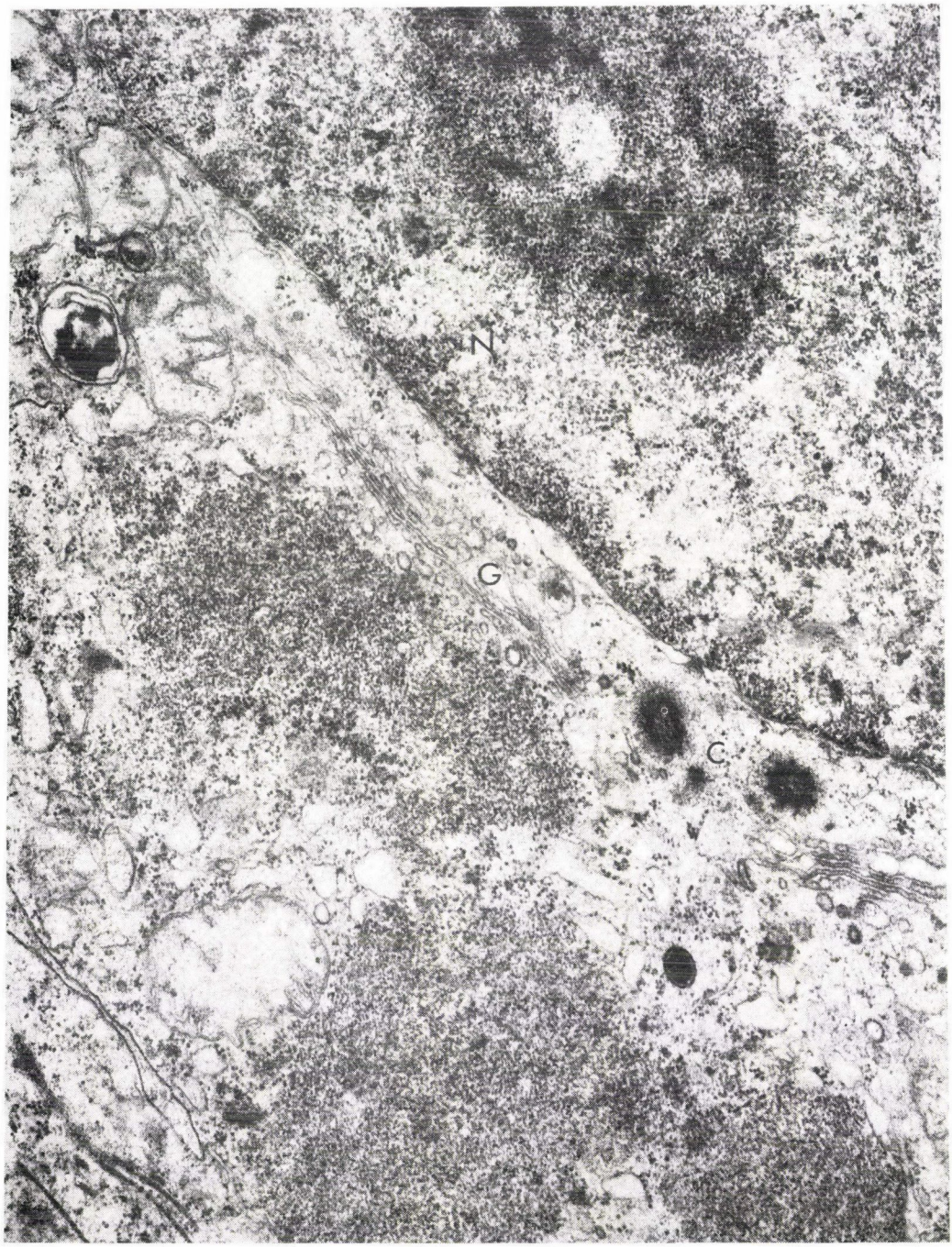
A kiadásért felel az Akadémiai Kiadó igazgatója
Műszaki szerkesztő: Helle Mária
A kézirat nyomdába érkezett: 1972. XII. 19. — Terjedelem: 5,95 (A/5) ív
73.74456 Akadémiai Nyomda, Budapest — Felelős vezető: Bernát György



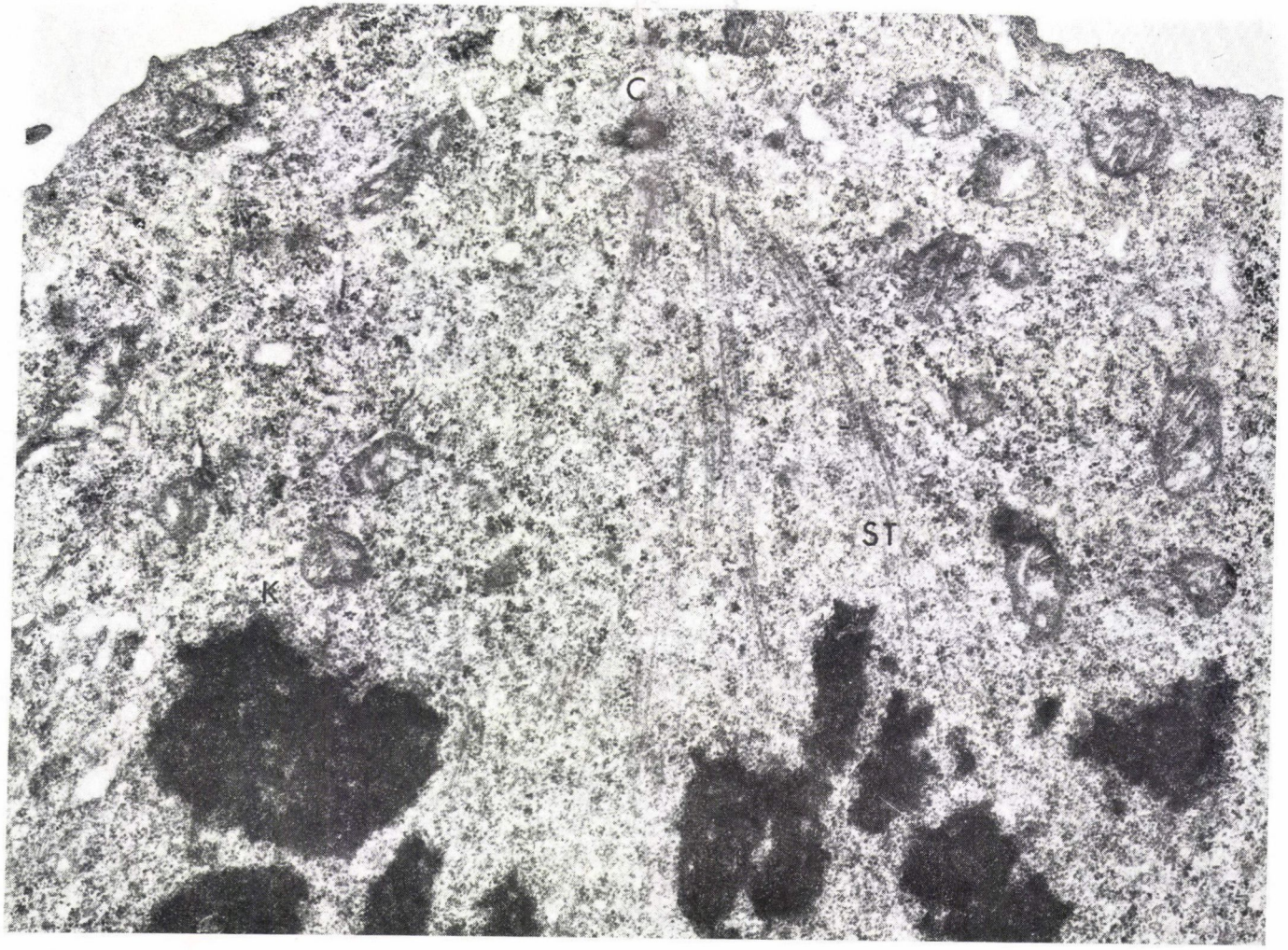

*1. kép.* Patkány csontvelő kultúra háromnapos korban. A nyíllal jelzett helyeken osztódó sejt képei láthatók, (A) a citokinézis kezdetén, (B és C) citokinézis közben, és (D) a citokinézis végén. A felvételek mikrokinematográfban (19) készültek és a négy képen ábrázolt osztódási folyamat 13 percig tartott. A kultúrákat Dr. Fazekas Ilona, a felvételeket Csapi István készítette



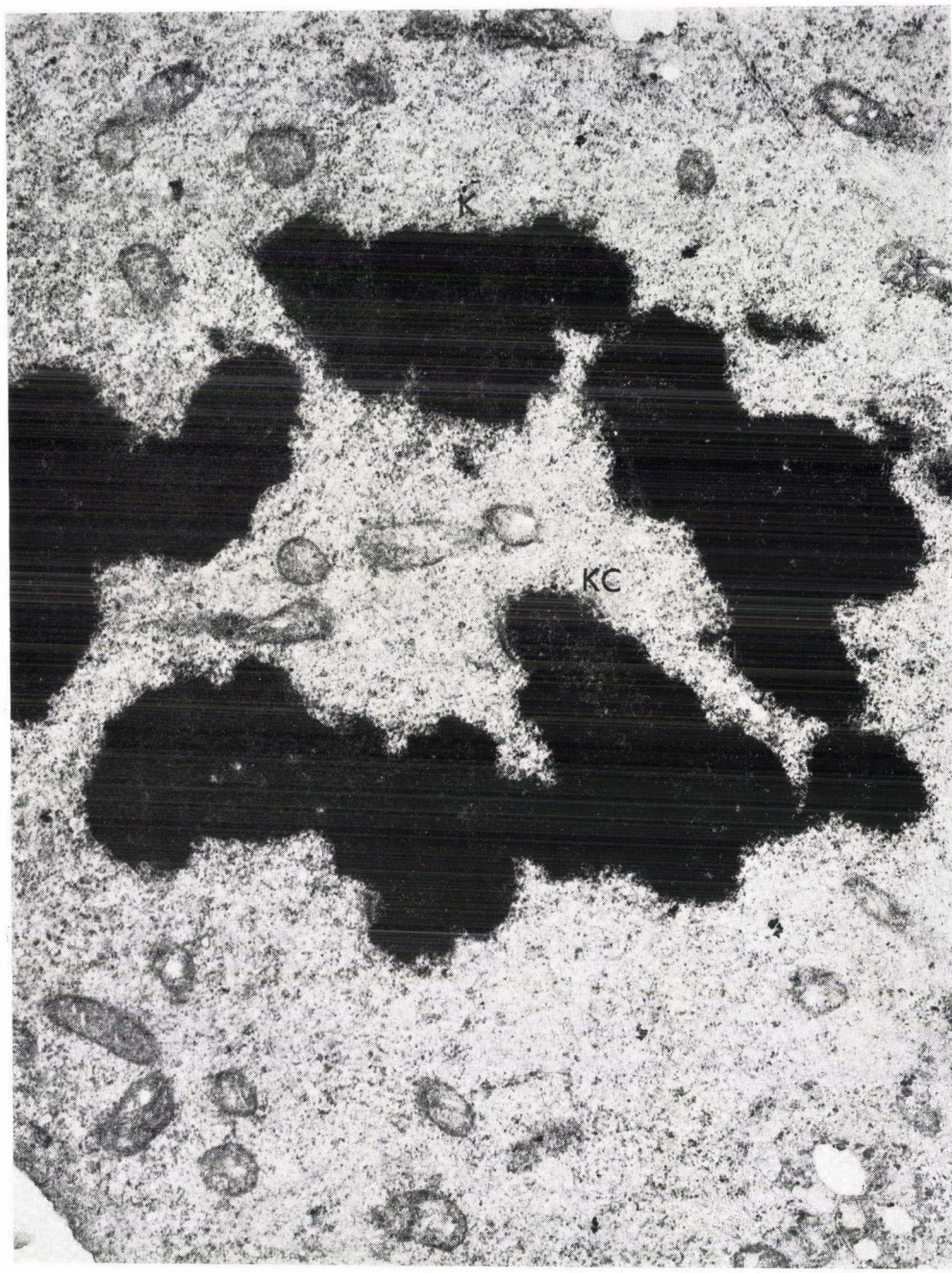

*1. ábra.* Fibroblast patkány mellékveséből. A mag (N) szomszédságában helyezkednek el a hossztengelyben elmetszett centriolumok (C). Szomszédságukban szatellita (S) átmetszeti képe látható. ×25 000



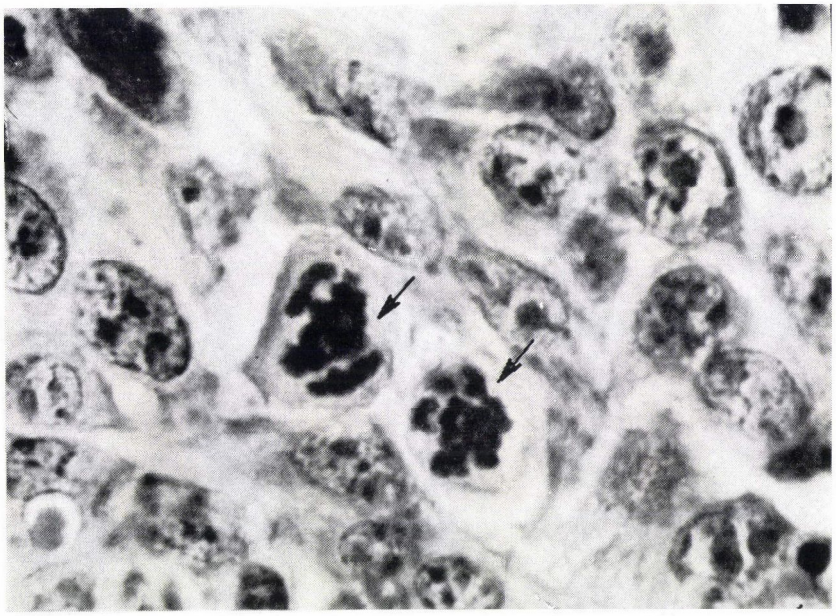

*2. ábra.* Tumorsejtrészlet Shay-féle chloroleukaemiából. A mag (N) szomszédságában a Golgi-zónában (G) centriolumok (C) keresztmetszeti képe figyelhető meg. × 30 000



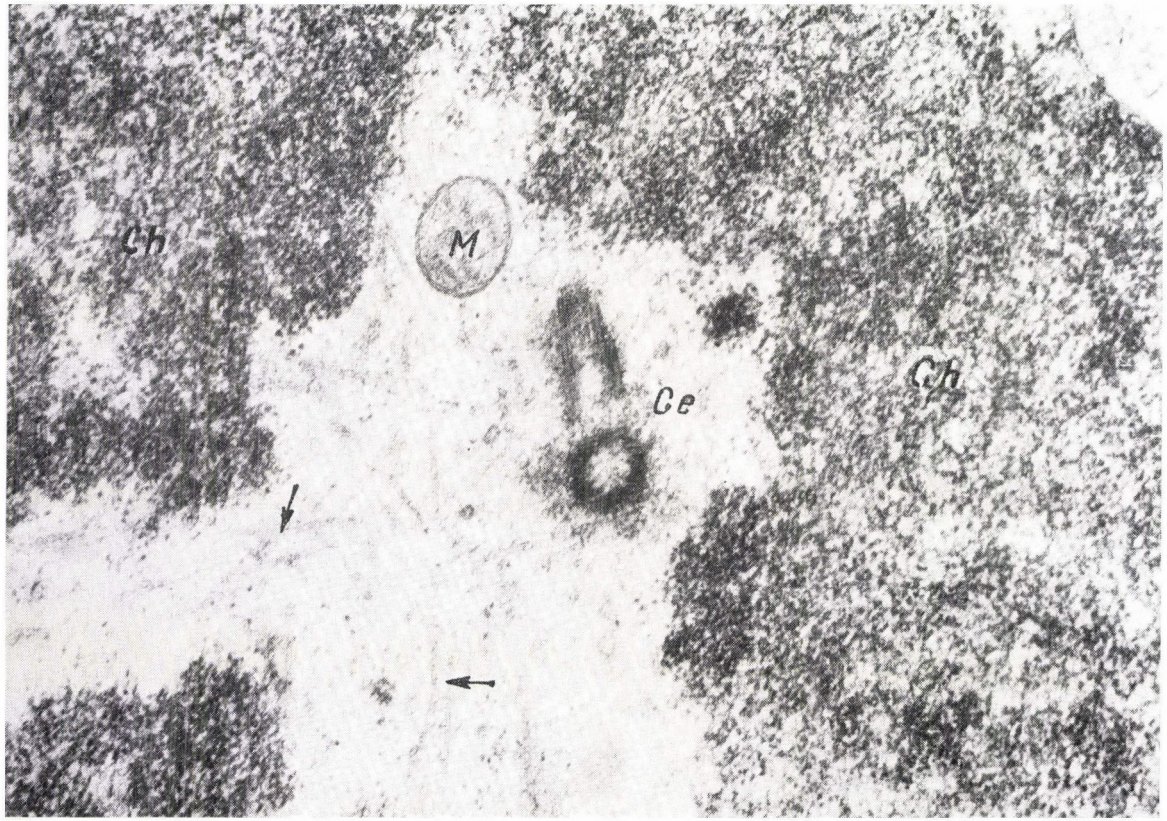

*3. ábra.* NK/Ly ascites tumorsejt mitozisban. A centriolum (C) a sejt pólusán látható. Irányába számos orsófonal (ST) húzódik a kromoszómák (K) felől. Egyes orsófonalak a kromoszómákkal közvetlen kapcsolatban állónak látszanak. ×30 000



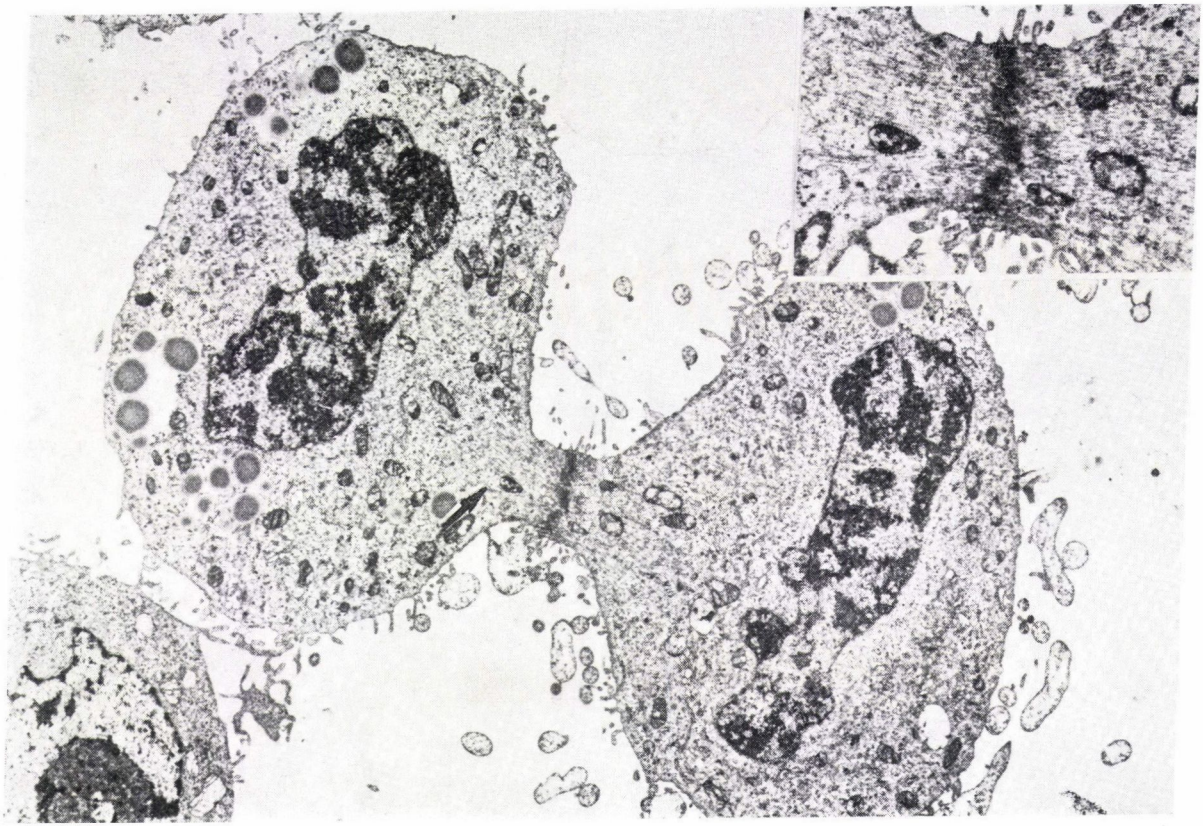

*4. ábra.* NK/Ly ascites tumorsejt Vinblastin-kezelést követően. Az orsófonalak nem alakultak ki, a kromoszómák (K) ragacsosan összetapadtak. Egyes pontokon jól láthatók a kinetochorok (KC), amelyekhez az osrófonalak tapadnak ×25 000



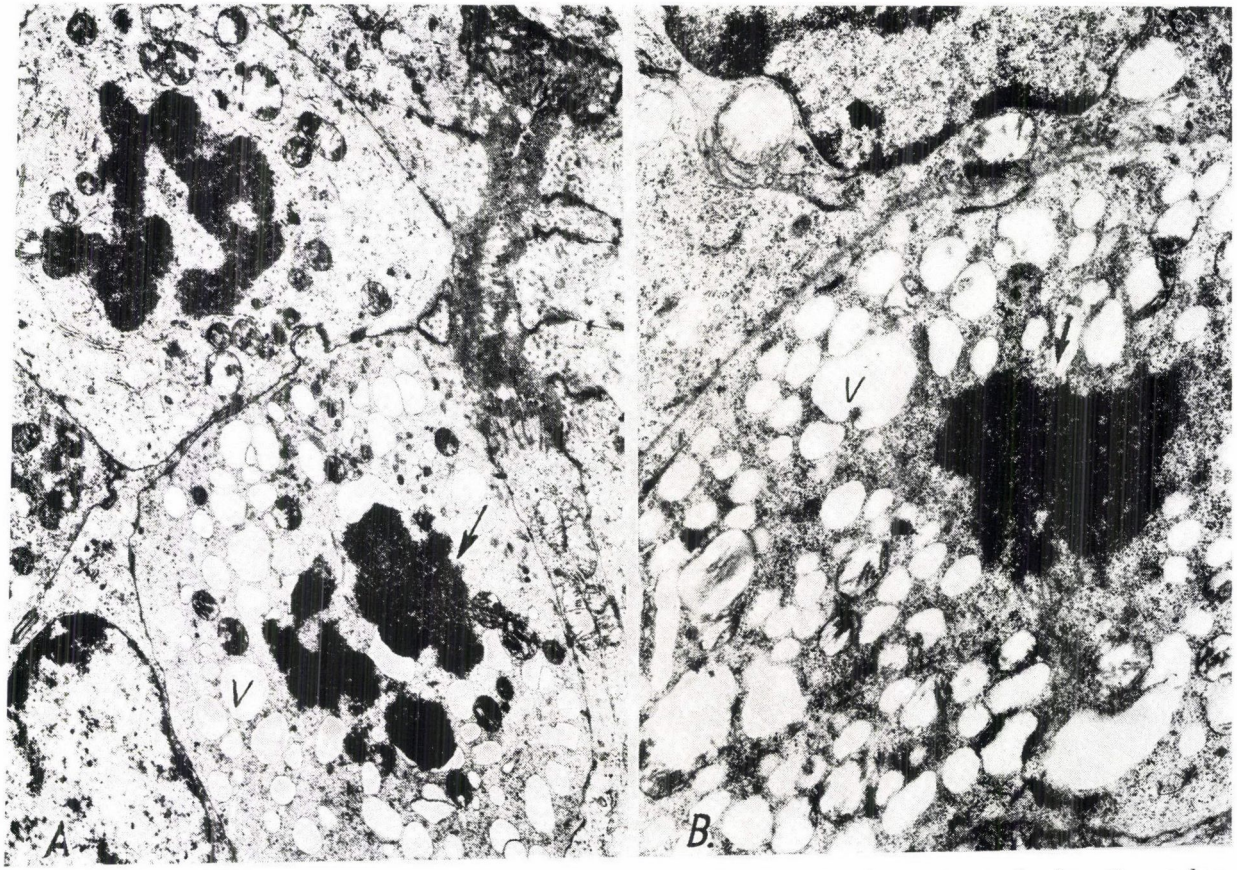
*2. ábra.* Egérbőr rákjának differenciált részében kóros mitózisban lévő sejtek láthatók, amelyek ún. podofillin sejteknek felelnek meg. Nagyítás 1630×



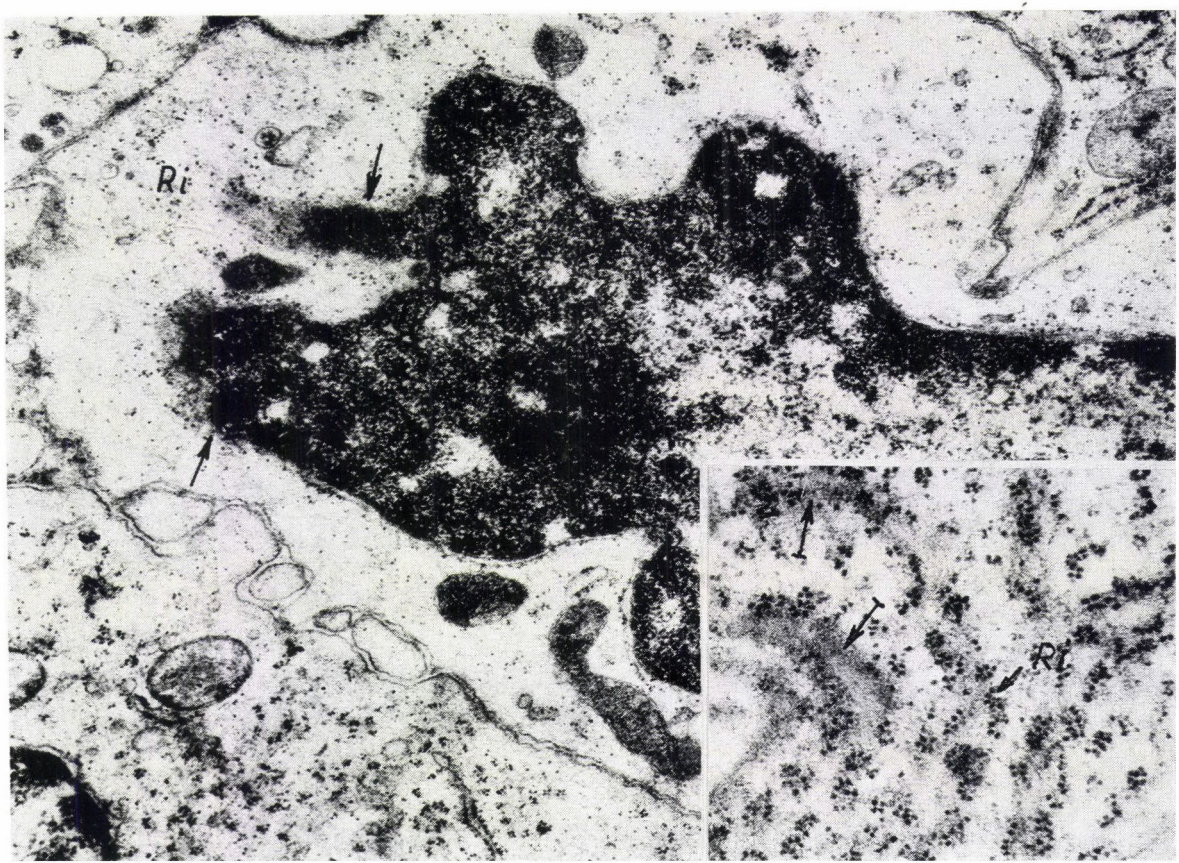

*3. ábra.* 1mg/kg Vincristin kezelést követő 6. órában az oszlási orsónak csak feltöredezett maradványai figyelhetők meg (→). A centriolum (Ce) és mitochondrium (M) rendellenes helyzetben a kromoszómák között (CH) látható. Nagyítás 18500 × 2,5



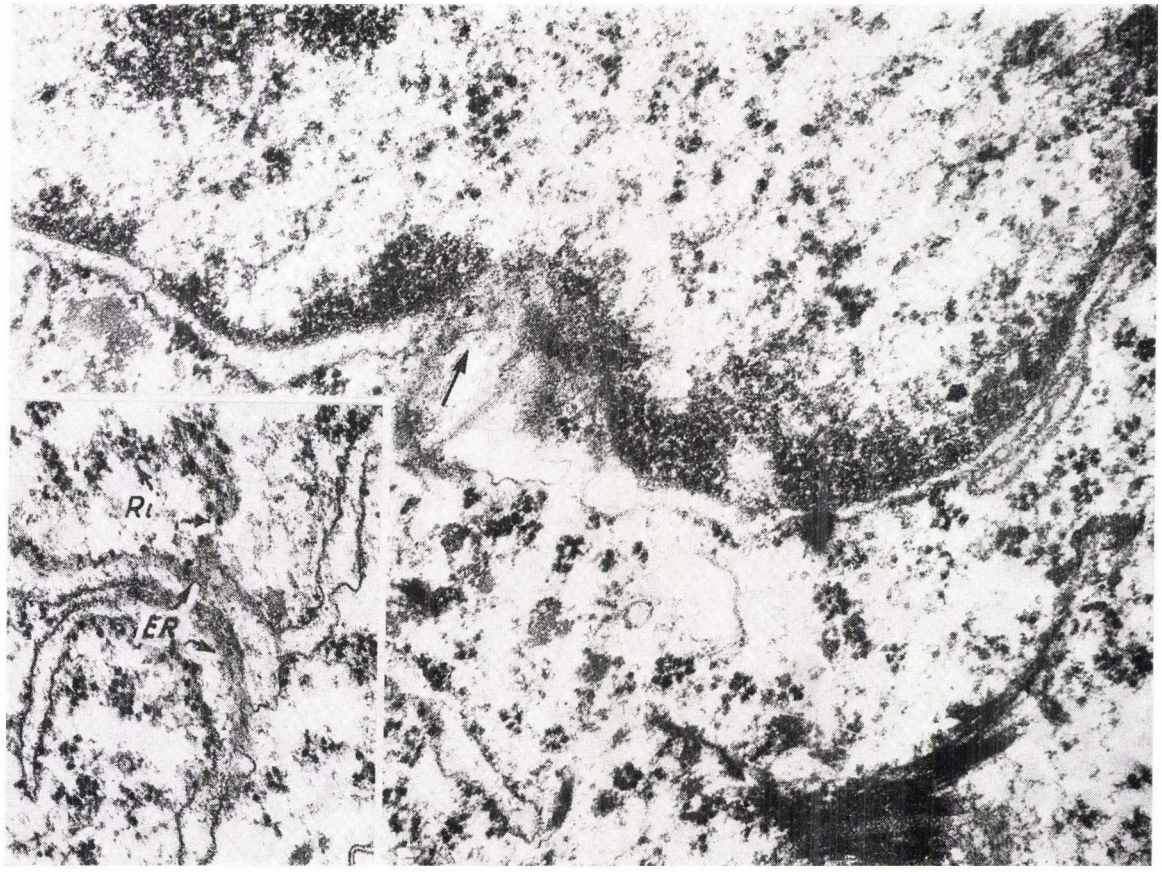
*4. ábra.* Nem kezelt sejtekben az oszlási orsó (→) még a telofázisos sejtekben is megfigyelhető. Nagyítás 2100 × 2,5



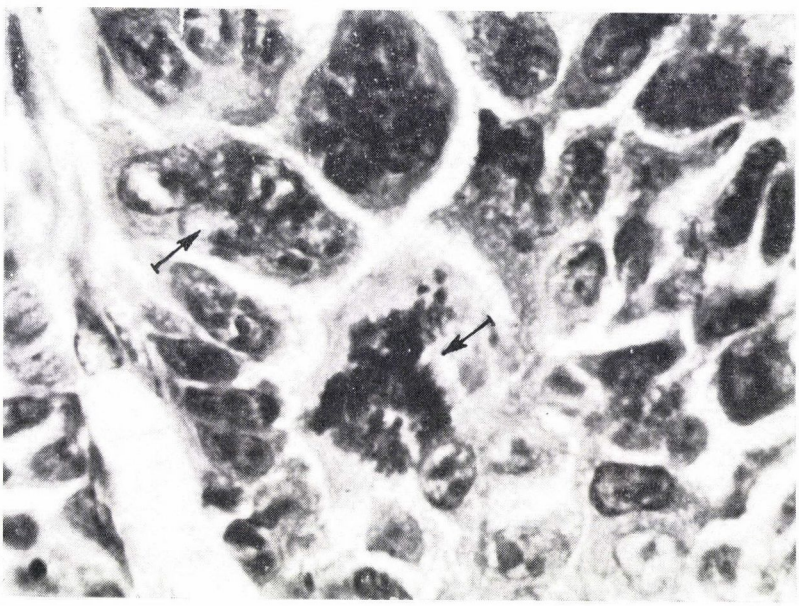

*5. ábra.* 12 órás Vincristin kezelés után a sejtek ép organellumokat nem tartalmaznak. A citoplazmában vakuolumok (V) és magmembrán nélküli kromatin massza (→) látható. A = duodénum, B = laphámrák sejtek. Nagyítás 4000 × 2,5, 5800 × 2,5




*6. ábra.* Vincristin kezelés hatására az interfázisban lévő sejtekben a magmembránon (→) folytonossági hiányok láthatók. Az endoplazmás retikulum feldarabolódása miatt (→) a sejtek sok szabad riboszómát (Ri) tartalmaznak. Nagyítás 10 100 × 2,5, 12 000 × 2,5




*7. ábra.* Puromicin kezelt sejtekben (×) megszakad a magmembrán folytonossága (→). Az endoplazmás retikulumról (ER) a riboszómák leesnek (Ri). Nagyítás 28 000 × 2,5, 15 000 × 2,5



*8. ábra.* Degranol kezelést követő 48. órában az egérbőr karcinoma sejtek átmérője megnagyobbodott. Nagy számban láthatók kóros mitózisok (→), valamint többmagvú óriássejtek (→). Nagyítás 1000×

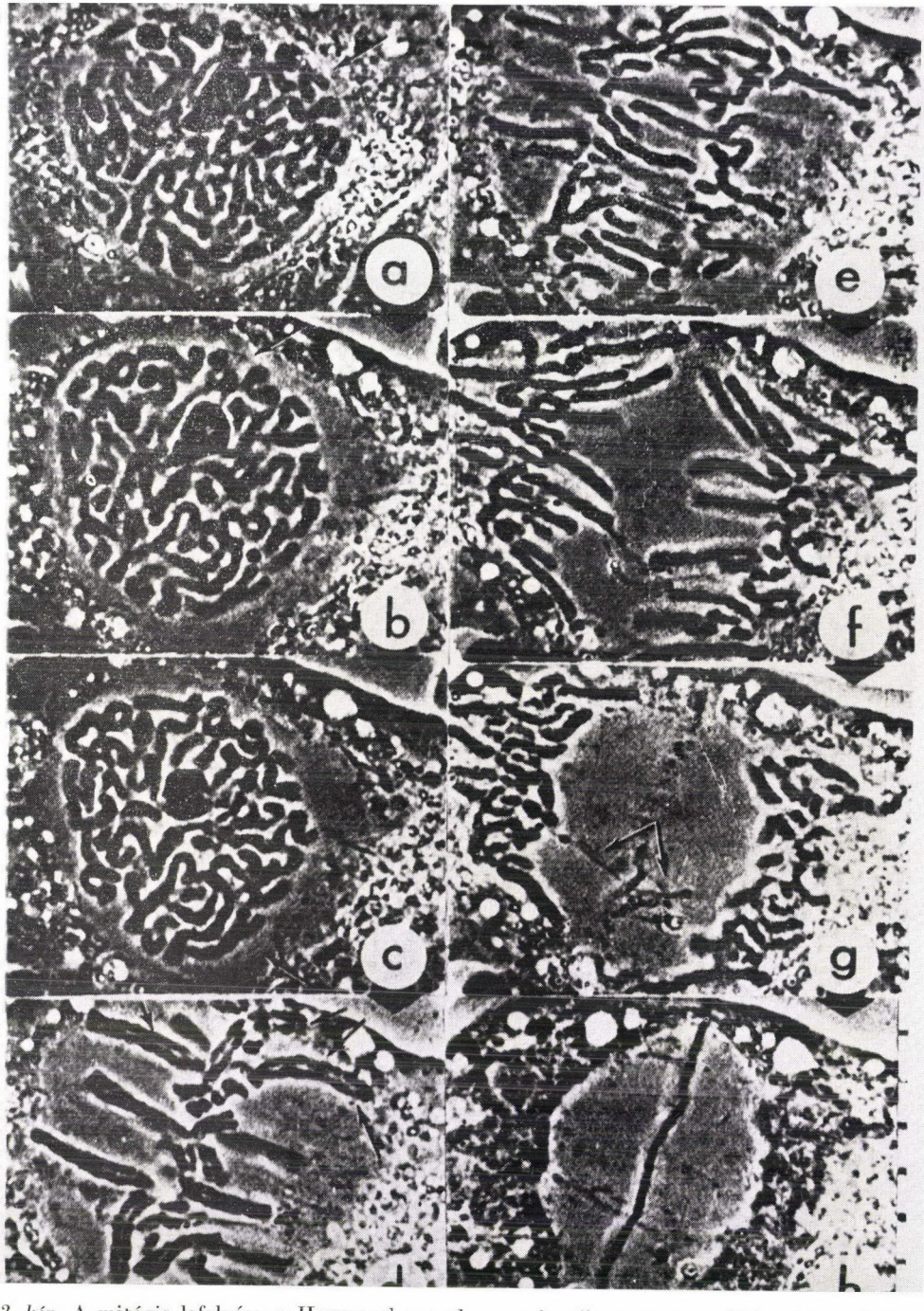


*a)*

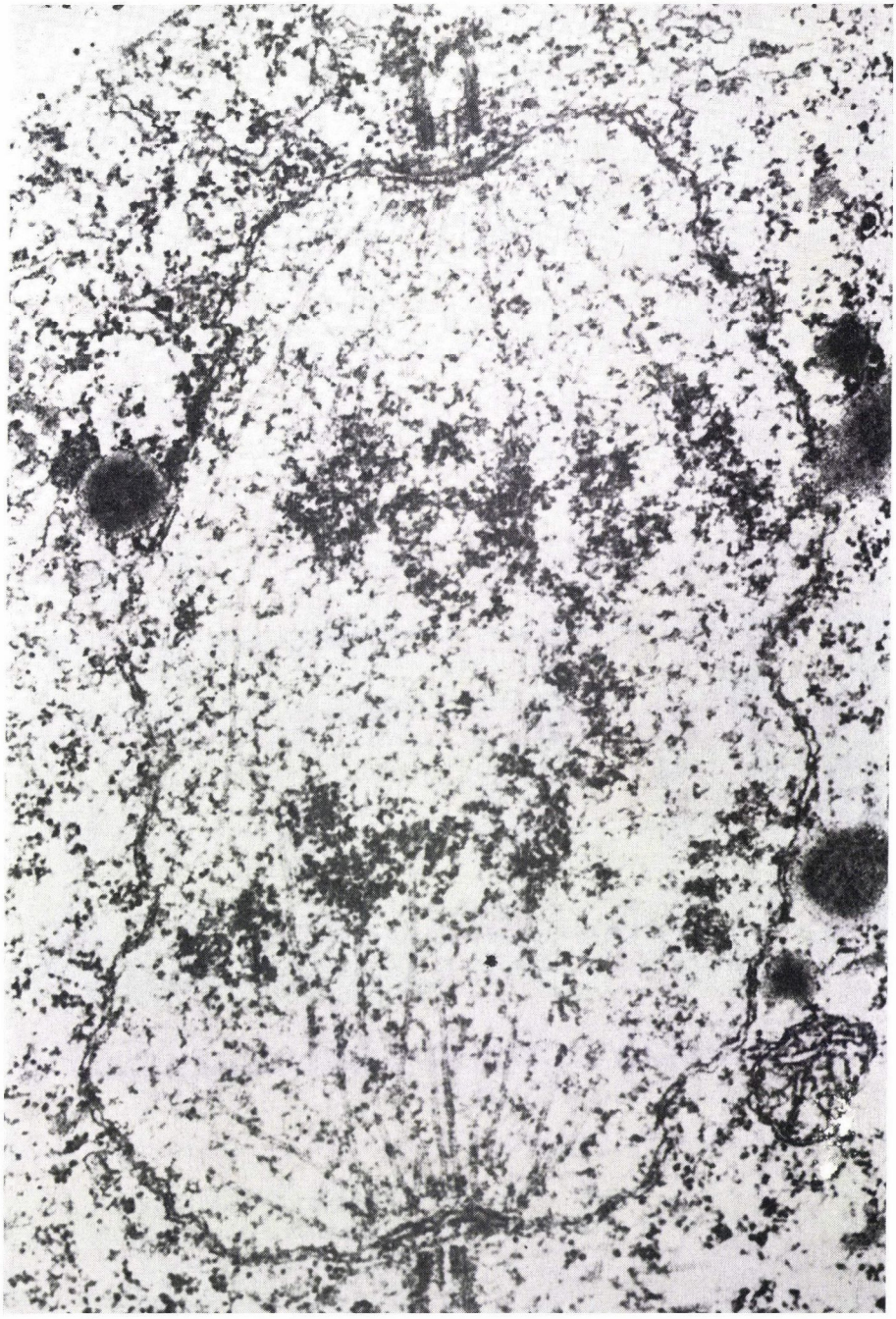


*b)*

*1. kép.* Élő sejtek és sejtmagok a Tradescantia epidermiszében; *a)* interfázis és profázis; *b)* anafázis. Interferenciakontraszt mikroszkópos felvétel (Eredeti)



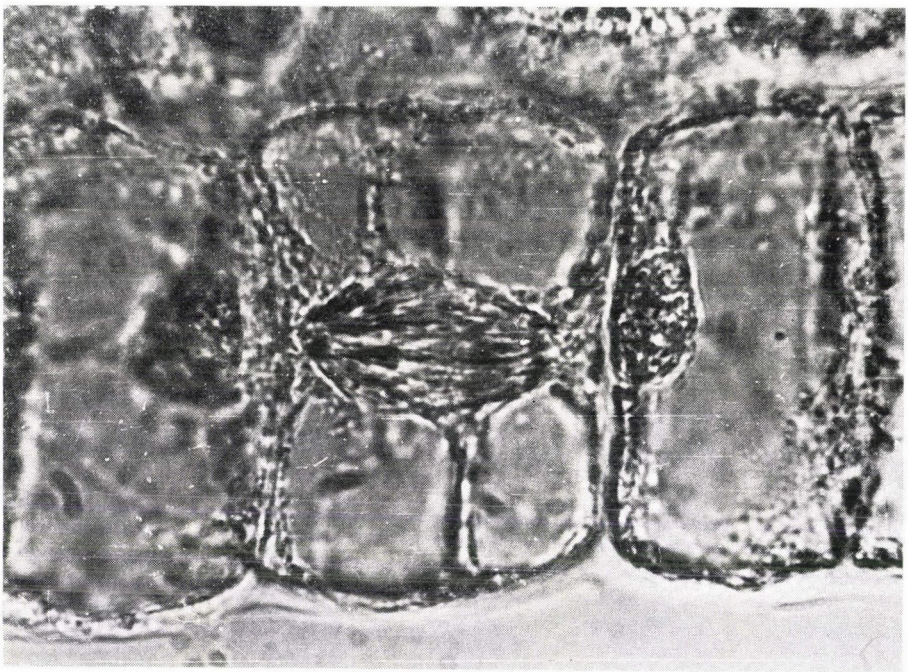

*2. kép.* A mitózis lefolyása a Haemanthus endospermiumában. *a—c* profázis; *d* metafázis; *e-f* anafázis; *g-h* telofázis sejtmezképződéssel. Fáziskontrasztmikroszkópos felvétel (BAJER 1966)



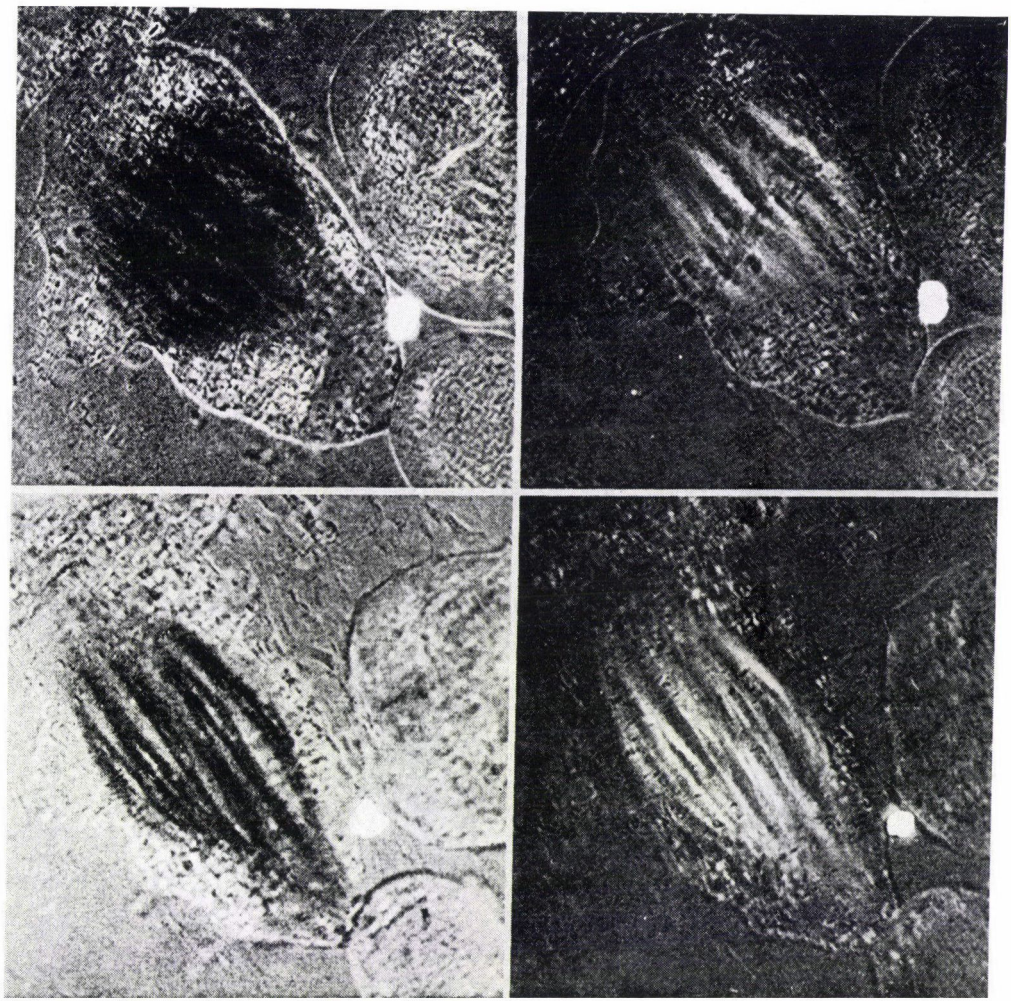
*3. kép.* Intranukleáris mitotikus apparátus a *Catenaria anguilluae* anafázisos sejtjében. E. M. felvétel. 37 000 × (ICHIDA—FULLER 1968)



*4. kép.* A szinaptikus komlexet tartalmazó kromatidapár térbeli vázlata a szinapszisban MOSES et al. után. (Magyarázat a szövegben)



*5. kép.* Rögzített anafázisos sejt magorsóval az Allium protodermájában (Eredeti)



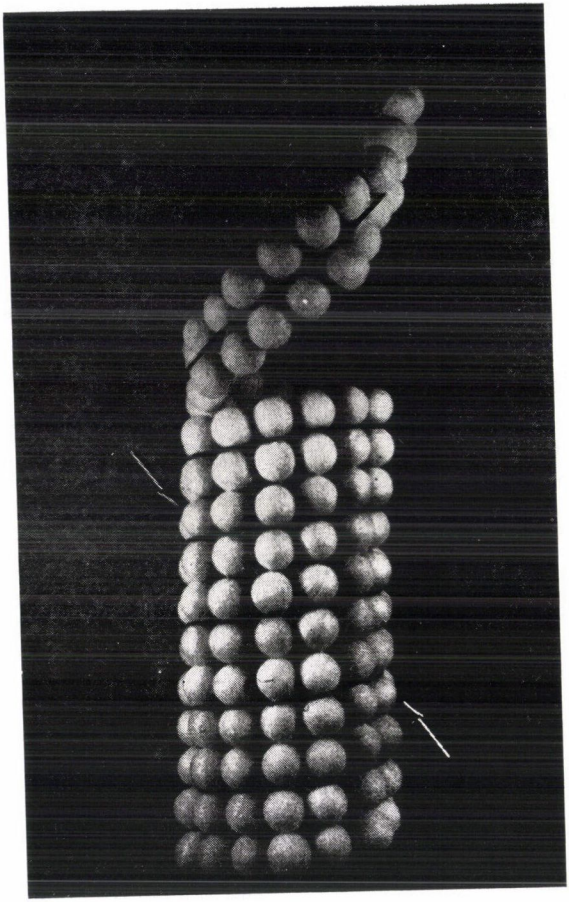
*6. kép.* A magorsó kettőstörése élő sejtekben, metafázisban (fent) és anafázisban (lent). (DIETZ 1962)



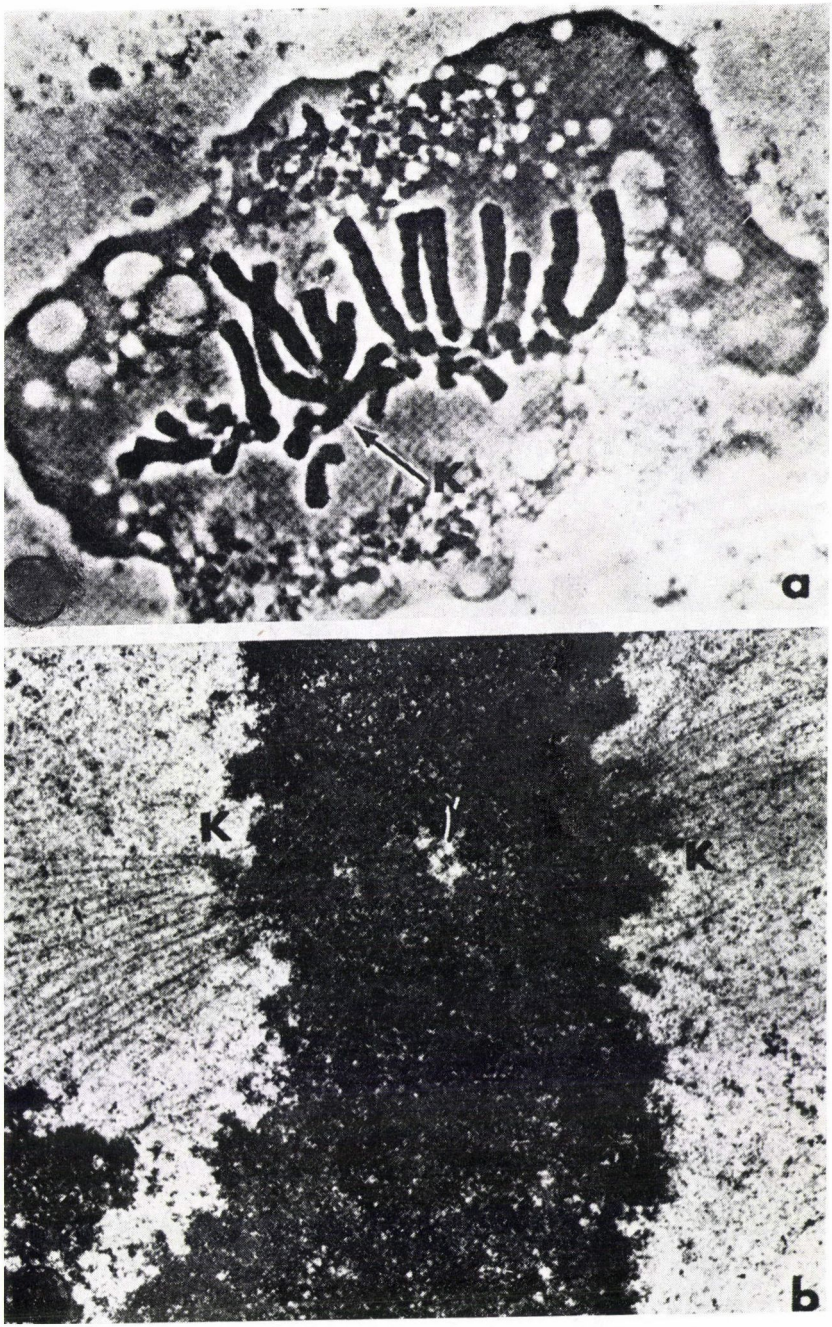
*7. kép.* A sejtfallal párhuzamosan elhelyezkedő mikrotubulusok a Phaseolus gyökércsúcsában E. M-os felvétel, 70 000 × (NEWCOMB 1969)



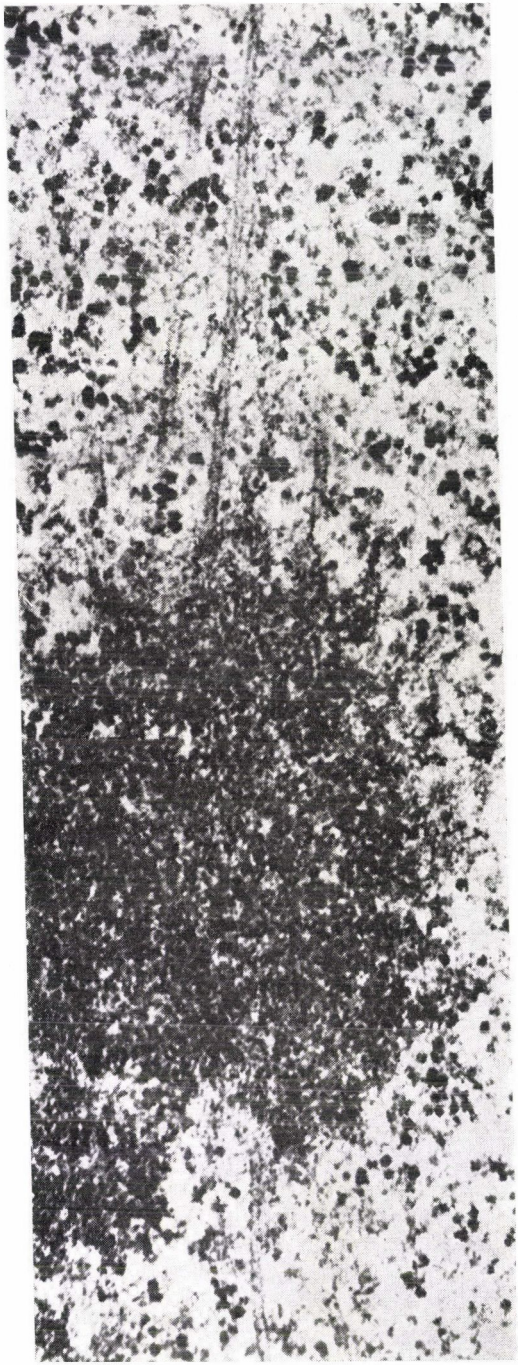

*8. kép.* Sejtrészlet sejtfalmenti mikrotubulusok keresztmetszeteivel; egy mikrotubulus molekuláris struktúrája a *Juniperus chinenzis* gyökércsúcsában. MT mikrotubulus; PM plazmamembrán; CW sejtfal. EM-os felvétel 40 000 × (LEDBETTER—PORTER 1970)



*9. kép.* A mikrotubulus feltételezett molekuláris szerkezetének modellje. (BRINKLEY—STUBBLEFIELD 1970)



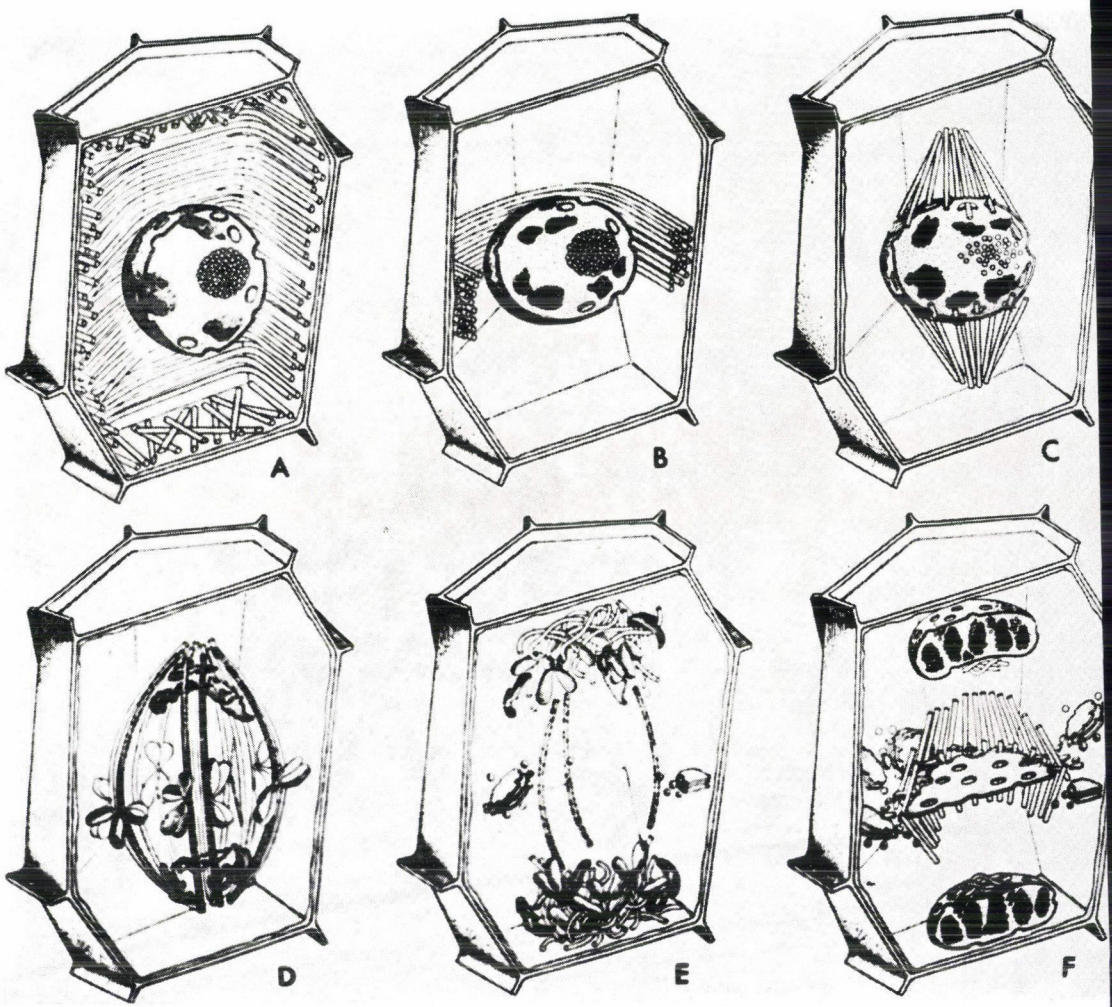

*10. kép.* A kromoszómarostok csatlakozása a metafázisos kromoszómákhoz a Haemanthus endospermiumában, *a* fénymikroszkópos, *b* elektronmikroszkópos felvétel. K centromer (kinetokor) (BAJER 1965)



*11. kép.* A mikrotubulusok csatlakozása a kinetokorhoz (centromerhez) a Zea metafázisos merisztéma sejtjében. EM-os felvétel, 60 000 × (WERGIN 1969)



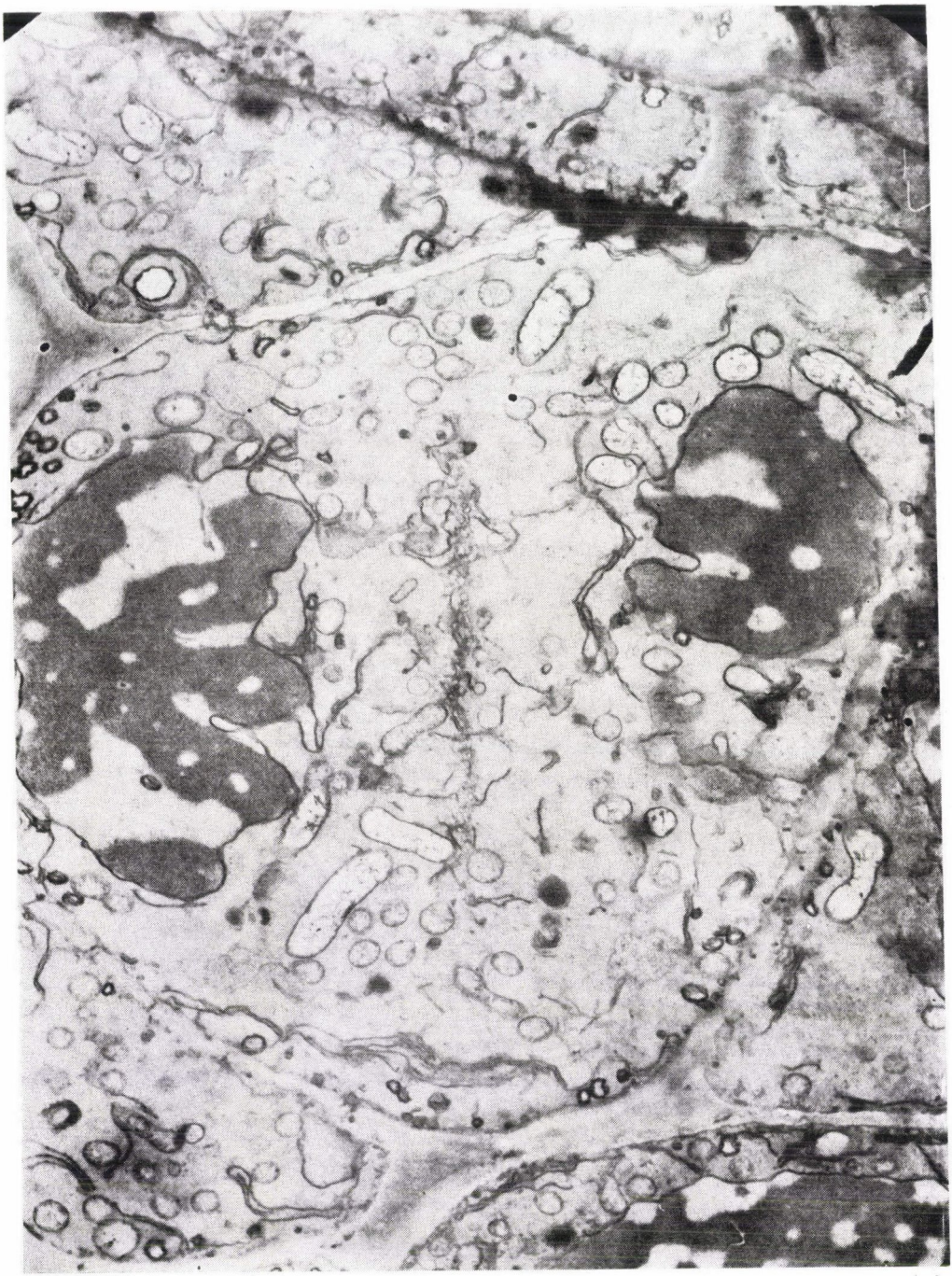
*12. kép.* Anafázisos sejt hosszmetszete az Allium gyökércsúcsában. A mitotikus térből az organellumok kiszorultak. EM-os felvétel 9000× (Eredeti)



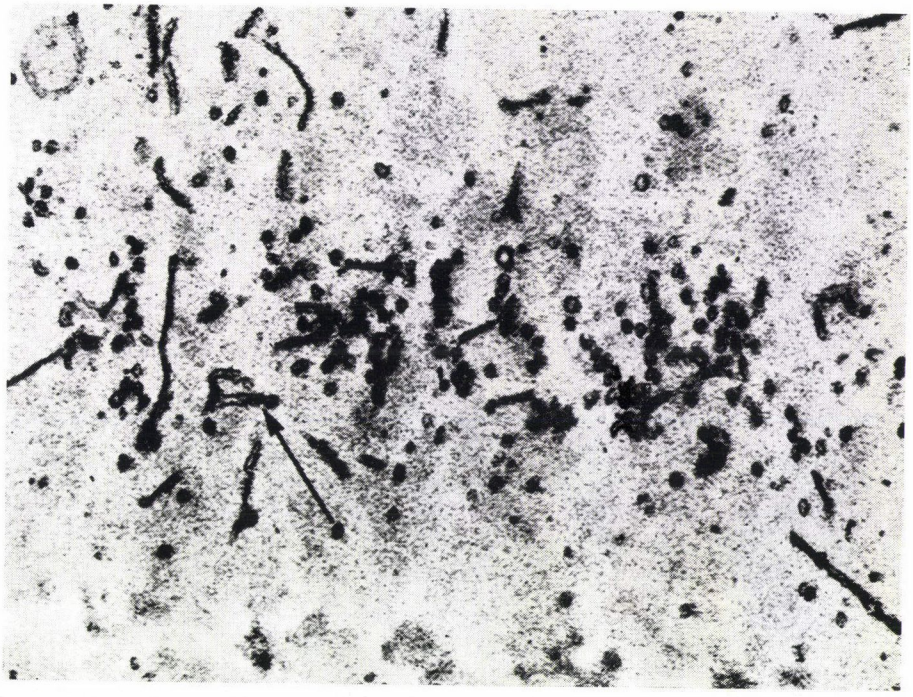

*13. kép.* A mikrotubuláris rendszer változásának térbeli vázlata a mitózis folyamán. *A* interfázis; *B* prof
*C* prometafázis; *D* metafázis; *E* anafázis; *F* telofázis (Ledbetter-Porter 1970)



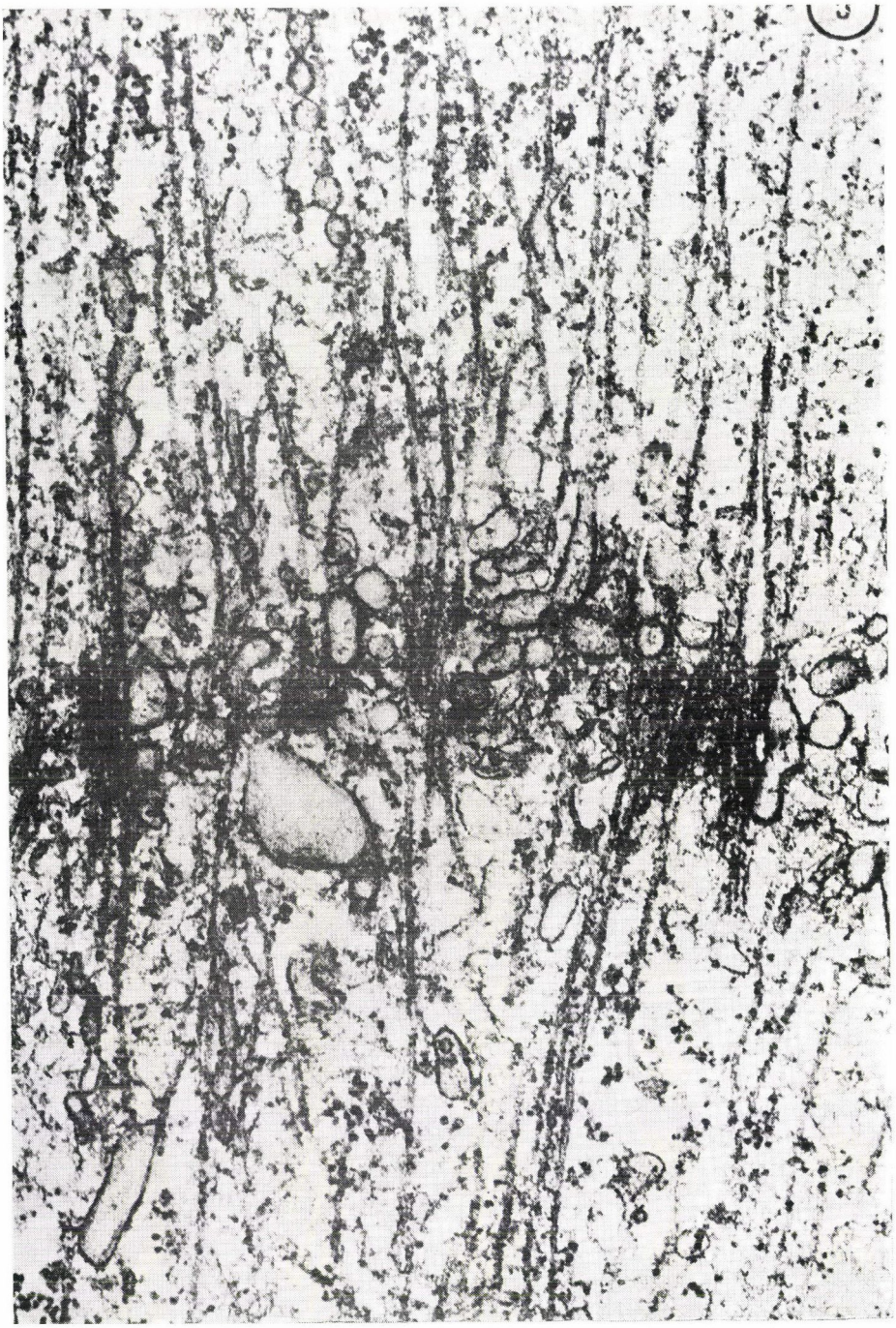
*14. kép.* A sejtfal mentén elhelyezkedő mikrotubuláris köteg a Triticum korai profázisos sejtjében. EM-os felvétel 50 000 × (WERGIN 1969)



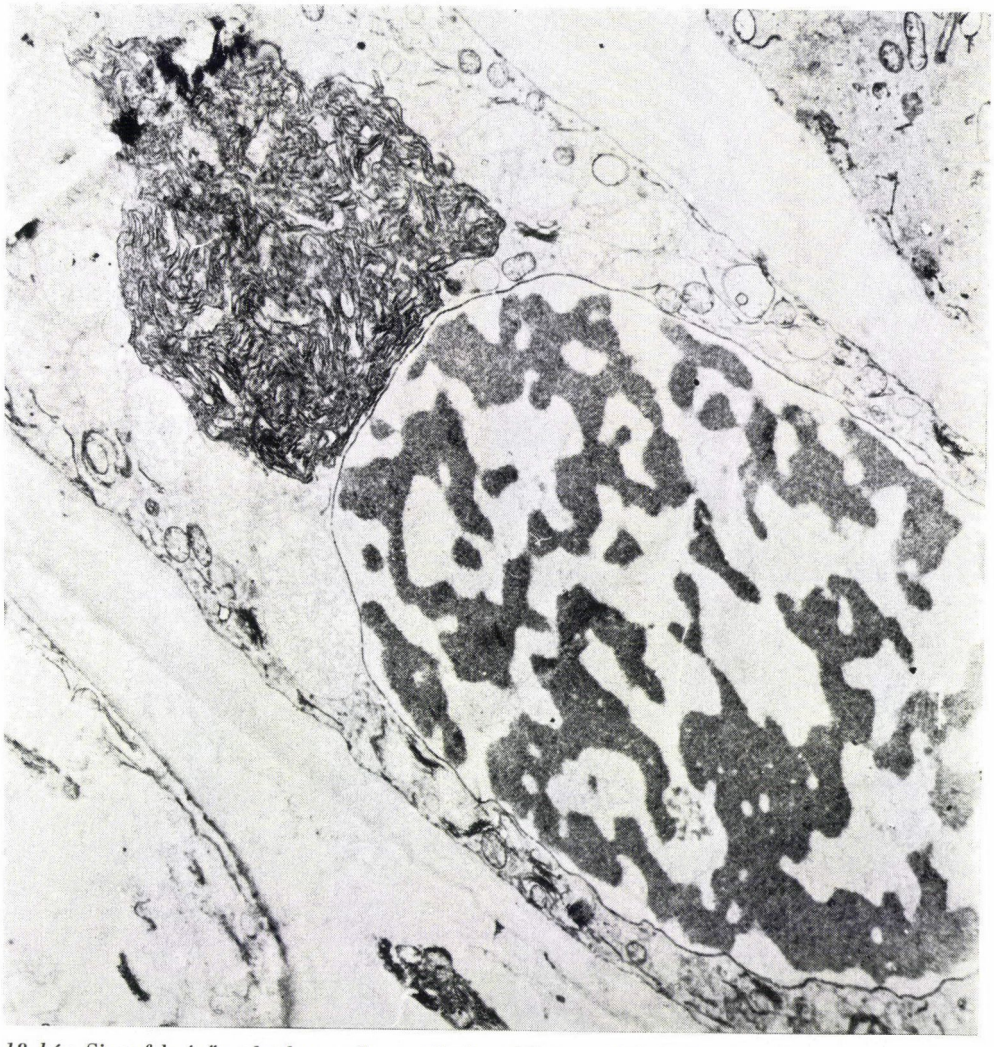
*15. kép.* Telofázisos sejt hosszmetszete, képződő sejtlemezzel az Allium gyökércsúcsában EM-os felvétel 9000 × (Eredeti)



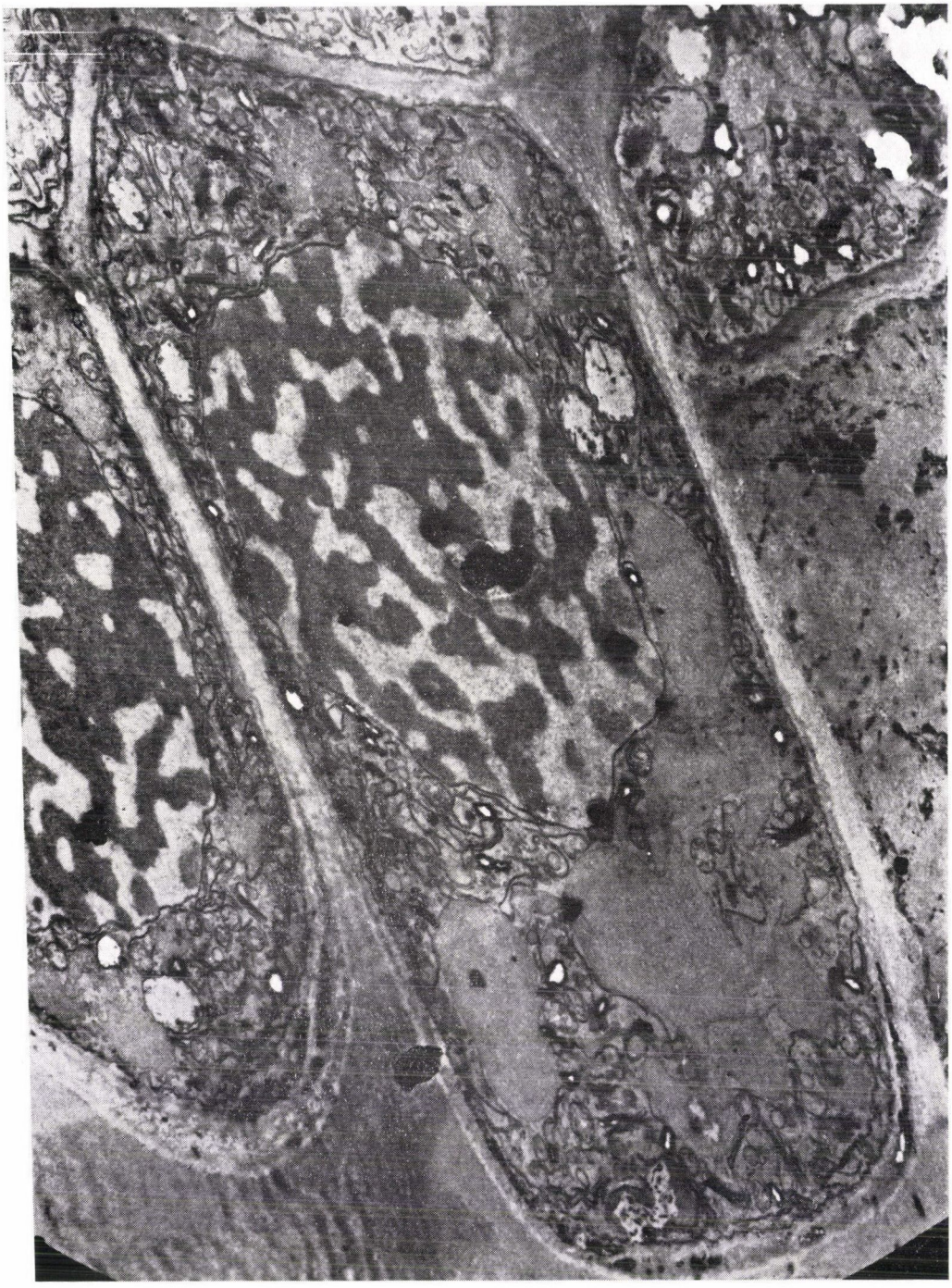
*16. kép.* A sejtlemezt kialakító vezikulumok gyülekezése az ekvatoriális síkban EM-os felvétel 40 000 ×



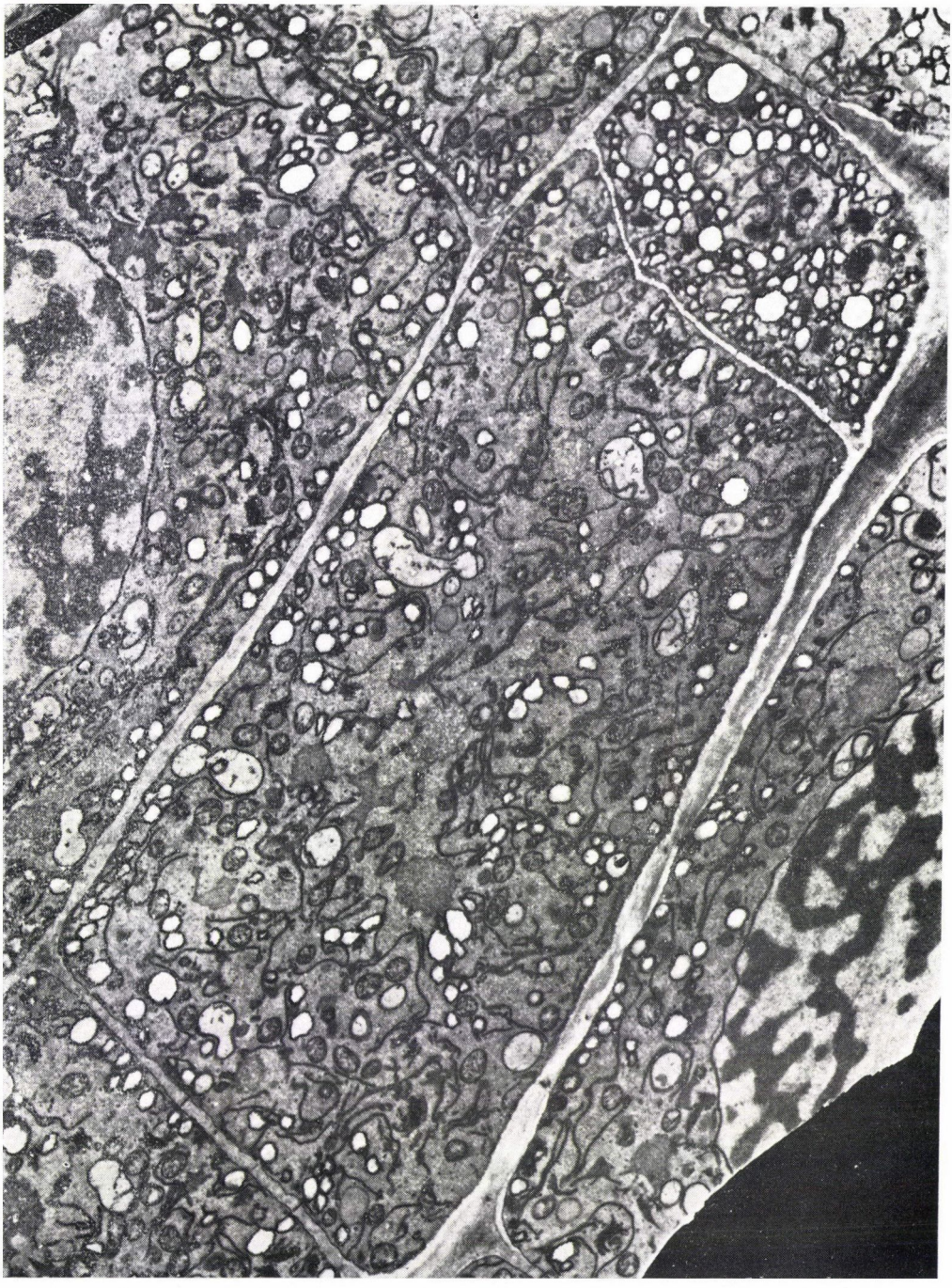
*17. kép.* Képződő sejtlemez magorsó mikrotubulusokkal a Haemanthus endospermiumában. EM-os felvétel 50 000 × (HEPLER—JACKSON 1968)



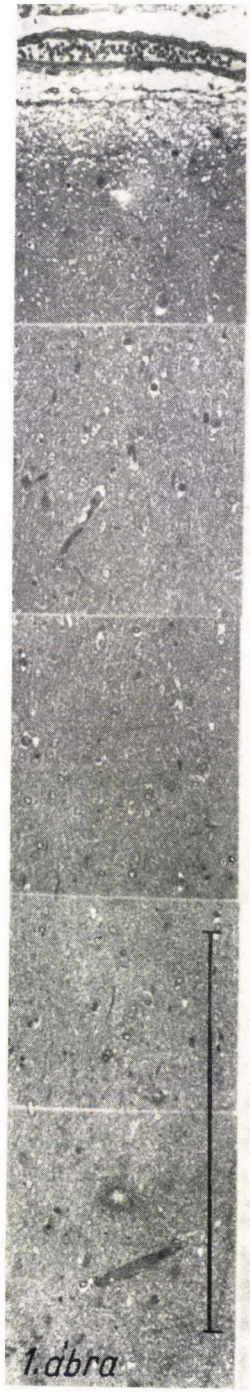
*18. kép.* Sima felszínű endoplazmatikus retikulum felhalmozódása a leendő póluson, még interfázisban, az Allium gyökércsúcsában. EM-os felvétel 8000× (Eredeti)



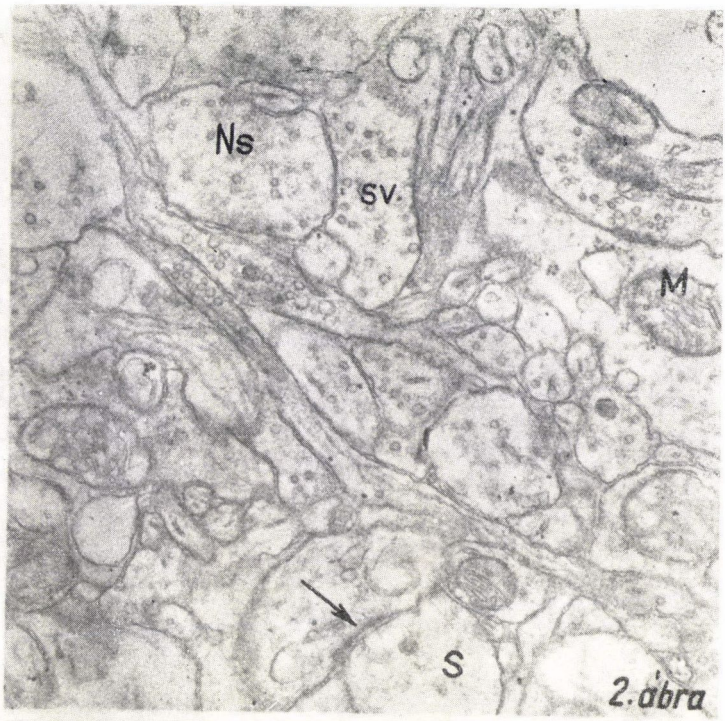
*19. kép.* A sejtmag poláris elhelyezkedése az inekvális osztódást megelőzően az Allium protodermájában. EM-os felvétel 9000 × (Eredeti)



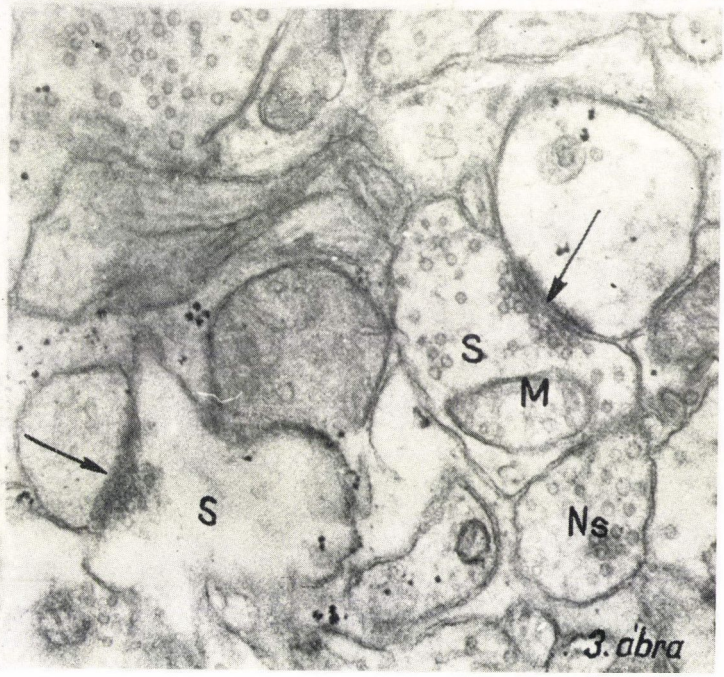
*20. kép.* Inekvális osztódással keletkezett sejtek az Allium protodermájában. A kisebb sztómainiciális, a nagyobb epidermisz sejtté differenciálódik. EM-os felvétel. 7000 × (Eredeti)



1. ábra




2. ábra




3. ábra



1.

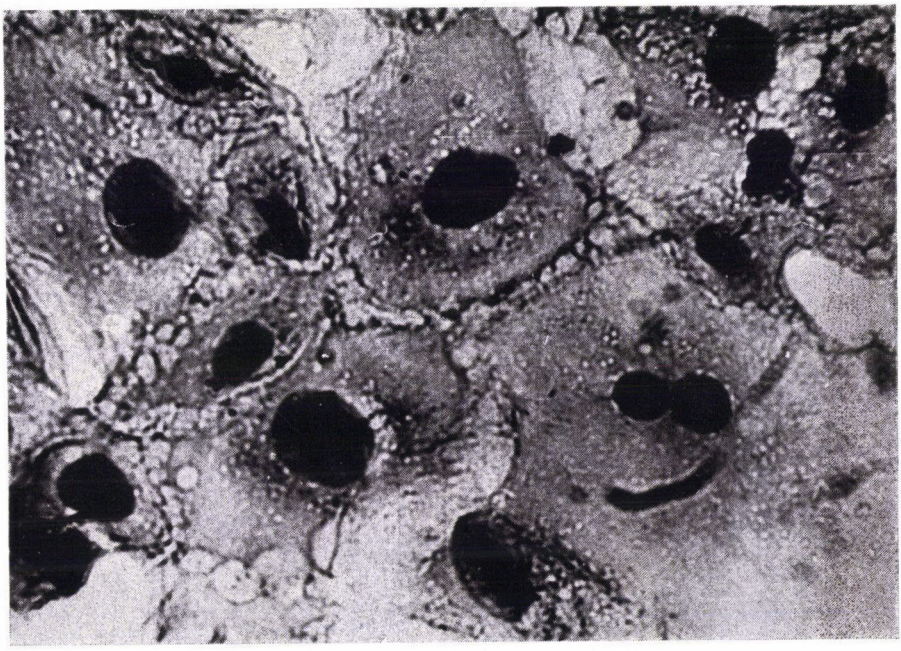


2.



3.

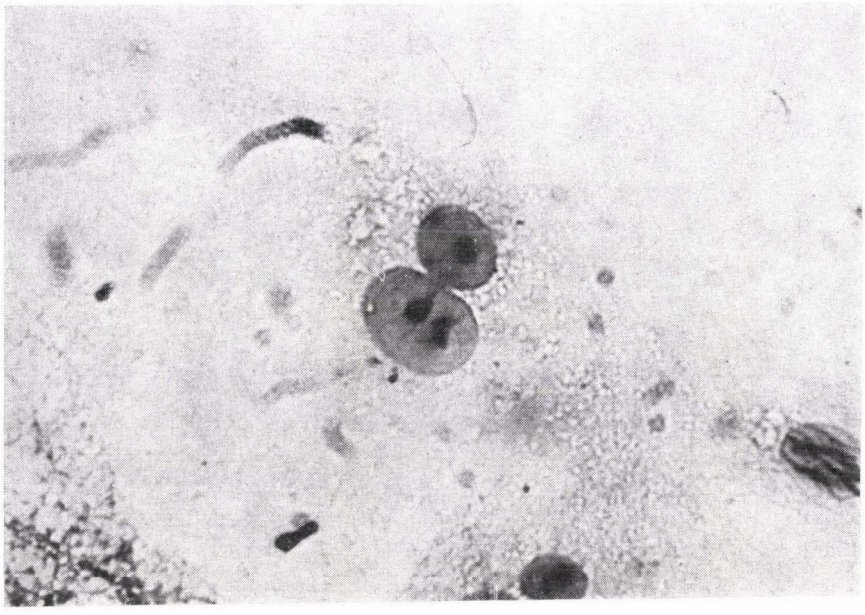
Kloroplasztiszok paprika (Capsicum annuum) csíranövények sziklevéléből. Felvétel TESLA 242 D elektronmikroszkóppal, nagyítás 28 000)
1 = kontroll (halogén lámpa),
2 = kék fény (475 nm),
3 = vörös fény (675 nm)



A. Kétmagvú polikariocita



B. Többmagvú polikariocita



C. Kezdődő magfúzió

*7. ábra*

*AZ AKADÉMIAI KIADÓ ÚJDONSÁGA*

KEDVES MIKLÓS

# *Paleogene fossil sporomorphs of the Bakony mountains.* Part I.

*(A Bakony-hegység paleogén üledékeinek fosszilis sporomorfái. I. rész)*

Studia biologica Academiae Scientiarum Hungaricae 12.

*A szerző „Palynological Studies on Hungarian Early Tertiary Deposits" (Akadémiai Kiadó, 1969) c. művében a magyarországi paleogén üledékek sporomorfa összetételét vizsgálta.*

*A most megjelenő kötet a Bakony-hegység üledékeiben található sporomorfák monografikus feldolgozásának — a szerző tíz éves kutatási munkájának eredménye — első része. A teljes mű négy kötetben jelenik meg a Studia biologica sorozatban. Az első rész a paleogén spóra-pollen vizsgálatok irodalmi áttekintését és az alábbi spórák taxonómiáját tartalmazza:*

Leiotriletes
Triplanosporites
Punctatisporites
Granulatisporites
Stereisporites
Toroisporis
Gleicheniidites
Concavisporites
Undulatisporites
Echinatisporis
Baculatisporites
Trilites
Ischyosporites
Clavatisporites
Foveasporis
Zlivisporis
Cicatricosisporites
Polypodiaceoisporites
Segmentizonosporites
Undulozonosporites
Verrucingulatisporites
Camarozonosporites
Laevigatosporites
Verrucatosporites
Extrapunctatosporis
Microfoveolatosporis

*Angol nyelven · 1973 · 134 oldal · 22 tábla · 12 ábra Kötve · 80,— Ft*

AKADÉMIAI KIADÓ

Megjelent

*SOÓ REZSŐ*

világsikert aratott művének V. kötete:

# *A magyar flóra és vegetáció rendszertani-növényföldrajzi kézikönyve V.*

Synopsis systematico-geobotanica florae vegetationisque Hungariae V.

*1973 · 724 oldal · Ára kötve 125,– Ft*

---

*A tartalomból:*

*Zárvatermők. II. osztály: Egyszikűek*

A) *ágazat: Alismatales, Liliales, Juncales, Zingiberales, Orchidales, Cyperales, Commelinales, Poales*

B) *ágazat: Arales, Pandanales*

*A korábbi kötetek sajtóvisszhangjából:*

„A világirodalomban egyedülálló ez a könyv, mert egy területre vonatkozóan minden egyes táj cönológiai szerepét ilyen behatóan tárgyaló mű még nem jelent meg."

*Természettudományi Közlöny*

„Soó Rezső kimagasló, nemzetközileg is elismerésre méltó műve nagyszerű korszakot zár le a hazai botanikai kutatás történetében. A szerző négy évtizedes fáradhatatlan munkásságának, munkatársainak, tanítványainak, a magyar geobotanikai iskolának minden szisztematikai, növényföldrajzi eredményét, megfigyelését, tapasztalatát utolérhetetlen pontossággal foglalja össze."

*Természettudományi Közlöny*

„Nem kétséges, hogy a magyarországi flóra és növénytársulások kézikönyve minden szempontból igen magas színvonalú mű." *Taxon, Boulder*

---

1828

AKADÉMIAI KIADÓ

*13,– Ft*

TARTALOM

*Dubinyin, N. P.:* A modern genetika aktuális problémái ..... 317
*Lieth, H.:* A Föld vegetációja primer produktivitásának modellezése..... 341
*Kajtár Márton:* A cirkuláris dikroizmus metodika felhasználása biológiai molekulák vizsgálatában ..... 349
*Niedetzky Antal:* Neutronaktivációs analízis a biológiai rendszerekben..... 367
*Simon István:* Kisszögű röntgenszórás alkalmazása a fehérjeszerkezet kutatásában ... 375

*Megjelent 1973. VI. 25.*

Index: 26.496