

„BIOLÓGIAI MEMBRÁNOK ÉS TRANSPORT-FOLYAMATOK VI.” KONFERENCIA

Tihany, 1976. május 11—14.

II. rész.

A GYÖKÉR IONFELVÉTELÉNEK ÉS TRANSZLOKÁCIÓJÁNAK FONTOSABB KÉRDÉSEI

CSEH EDIT

ELTE Növényélettani Tanszék, Budapest

A magasabb rendű növény sejtjei alkalmasságukkal és alkalmazkodóképességükkel tűnnek ki a többi élő sejt közül. Az állati sejtek működésüket viszonylag állandó külső körülmények között fejtik ki; gondoljunk pl. a vérplazma ionösszetételére, a pH, a hőmérséklet és a víztartalom állandóságára. Ha ezzel összehasonlítjuk a szárazföldi növény gyökerének életterét, akkor elsősorban a talaj rendkívül változó víztartalmára kell gondolnunk, és arra, hogy a növény a víz felvételét a vízpotenciál (ψ) megfelelő értéken való tartásával szabályozza, amit a külső oldatból felvett és akkumulált ionok, ill. az anyagcseréből származó anyagok ozmotikus potenciál értéke (π) és a sejtek turgeszcenciája (P) határoz meg.

A talaj a legváltozatosabb fizikai és kémiai tulajdonságú rendszer: a talajoldat sem időben, sem térben nem állandó. A talajoldatban az ionkoncentráció általában 1 mM alatt van, de előfordul normális fiziológias körülmények között a magasabb ionkoncentráció is: pl. 155 vizsgált talajminta 10,3%-a 2,5—5 mM káliumot tartalmazott, 5,2%-ának a koncentrációja 5 mM fölött volt. A nitrát nitrogén 879 talajminta 19,9%-ában 2,4 mM fölötti koncentrációban volt. Sós talajoknál a sókoncentráció elérheti az 500 mM-t is.

A gyökér ionfelvételére tehát jellemző az anorganikus ionok rendkívül híg oldatokból történő felvétele és nagymértékű akkumulációja, alkalmazkodás a magas külső koncentrációhoz is. A változó ionösszetételt a felvételben és az akkumulációban kimutatható jelentős szelektivitás biztosítja. Különösen jelentős a növény kálium és nátrium megkülönböztető képessége. Az ion akkumuláció tényét sokszor megkérdőjelezzik, mivel számosan úgy vélik, hogy az ionok kötve vannak a nagymértékben strukturált plazmában. Különösen az izom iontartalmáról alakult ki ez a vélemény. Növényi sejtek közül először a coenocita algák néhány ml-nyi vakuola nedvét analizálták, ahol egyértelmű volt, hogy az ionok szabad állapotban vannak. Magasabb rendű növények vakuola nedvéről is bebizonyosodott, hogy a K^+ ionok szabad állapotban vannak.

Az etiolált borsó epikotil sejtjeinek K és Na tartalma a magmágneses rezonancia mérések szerint is szabad állapotú (MAGNUSON et al. 1973). A növényi membrán tehát valódi barrier.

Az I. táblázatban közöljük a hagymagyökér kéregsejtjeire kiszámított adatokat, amely a fal: plazma: vakuóla arányról és a membránfelületek nagyságáról tájékoztat. A radiális transzport sebessége a kukoricagyökérben 1,81

I. táblázat

A kéregparenchimasejtek átlagos mérete hagymagyökerekben a csúcstól számított 0,5—4,5 cm-es zónában; sejtszám és membránfelület/g (MACKLON A. E. S.: Cortical cell fluxes and transport to the stele in excised root segments of *Allium cepa* L. *Planta* 122, 109—130 (1975)

Komponens	Térfogat/sejt (mm ³ × 10 ⁴)	Szövet térfogat %-a
Sejt	1,146	95,0
Protoplaszt	1,042	86,4
Vakuólum	0,943	78,2
Sejtfal	0,104	8,6
Citoplazma	0,099	8,2
Sejtközötti járatok		3,6
Elvágott sejtek		1,4
	2 cm-es szegmensek	4 cm-es szegmensek
Intakt sejt/g szövet	9,04 × 10 ⁶	9,27 × 10 ⁶
Plazmalemma felülete cm ² /g	1830	1880
Tonoplaszt felülete cm ² /g	1738	1782

cm/h Rb⁺ ionok és 1,41 cm/h Br⁻ ionok esetében, a hosszirányú transzlokáció a hajtásba 35 cm/h és 103 cm/h a Rb⁺ és a Br⁻ ionokra nézve (EPSTEIN és NORLYN 1973).

Annak ellenére, hogy a növények élettere és az időjárási tényezők a termőhelyet és az éveket tekintve rendkívül változók, a kontrollált körülmények között csíráztatott árpa- és búzagyökér iontartalma meglepő azonosságot mutat: a K⁺ ~ 20 μe, Na⁺ ~ 2 μe, Cl⁻ tartalom 5 ~ μe/g friss súly (PITMAN et al. 1968, HIATT 1970, SMITH 1973, CSEH nincs publikálva).

Struktúrák, amelyek az ionfelvételt és szállítást szabályozzák

A növényi sejtfal az ionokra nézve permeabilis. A gyökérben a szabad hely, vagyis a külső oldat számára diffúzióval elérhető terület egészen az endodermiszig terjed, ahol a sejtek tangenciális falában a Caspary-féle pontokon vízre nézve átjárhatatlan anyagok rakódnak be és a külső oldat (talajoldat) szabad mozgását megakadályozzák. A gyökérkéreg valamennyi parenchimatikus sejtje tehát közvetlenül a külső oldatból veszi fel az anyagokat. Az ionmozgással szemben a sejtek külső membránja, a plazmalemma, az első barrier.

A gyökér parenchimatikus sejtjeit a kéregrészen (a cortex-ben) az endodermisz sejteken keresztül és a sztéle sejtjeit is, plazmafonalak (plazmodezmák) kötik össze. A gyökérnek ezt az összefüggő plazmarendszerét szimplasztának nevezték el (ARISZ 1956). A merisztematikus sejtek kivételével, vagyis a gyökércsúcs néhány mm-étől eltekintve, valamennyi érett növényi sejt központi vakuólával rendelkezik, amelyet ugyancsak szemipermeabilis membrán, a tonoplaszt borít. A gyökérben tehát meg kell különböztetnünk az ionok számára szabad diffúzióval elérhető, nem ozmótikus térfogatot, és belső térfogatot, vagy ozmotikus térfogatot. A nem ozmotikus térfogat számos szabad karboxil csoportot tartalmaz, ami kation kötésre vagy kation cserére alkalmas. Általános gyakorlat, hogy Ca^{2+} ionokkal lekötik ezeket a helyeket, hogy a felvételi periódusban az értékelést ne zavarja (EPSTEIN 1961). A plazmalemmán átjutott ionok a szimplasztban szállítódnak tovább, az endodermisz plazmodezmáin a központi henger (sztéle) parenchimatikus sejtjeibe, végül a xilém elemekbe, ami a hajtásba irányuló anyagtranszport legfőbb útja. Az endodermisz a transzlokációt nem korlátozza, még a gyökér öregebb részein sem. A plazmodezmák tehát elegendőnek látszanak az ionmozgás biztosítására (CLARKSON et al. 1968).

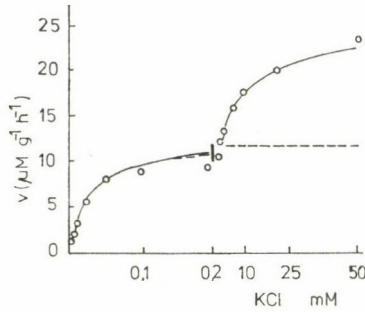
Kettős vagy többfázisos felvételi rendszerek

Alacsony külső koncentráción (10^{-6} — 10^{-3} M) számos anion és kation felvétele egyszerű Michaelis—Menten-kinetikát mutat. A K_m értéke 10^{-6} és $5 \cdot 10^{-5}$ M között változik, általában kationokra kissé magasabb, mint anionokra nézve (FRIED és BROESHART 1967). Ezen a koncentráció területen az akkumuláció időben gyors (1 percen belül is lehet) és nagymértékű. Kálium esetében 0,01 mM-ban 25 mM (EPSTEIN 1973). A felvétel ionszelektív (pl. csak káliumot vesz fel Na^+ mellett). A közel rokon ionok kompetitíven gátolják egymás felvételét: K : Rb, Cl : Br.

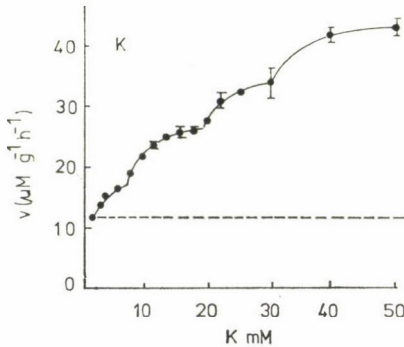
Ha az ionfelvételt széles koncentráció területen vizsgáljuk, akkor az első telítés után (1 mM fölött) a felvétel sebessége újból emelkedik, majd ismét telítődik. Az ionfelvétel koncentráció függését tehát egy kettős felvételi izoterma jellemzi (1. ábra). Magas koncentráció területen a részletesebb vizsgálatok több inflexiós pontot mutattak ki, amelyet annak bizonyítékeként tekintettek, hogy a második karrier mechanizmus kissé változó affinitásokkal rendelkezik a szubsztrát-ion megkötésénél (2., 3. ábra). A kettős felvételi rendszer teljesen általános a különböző ionokat, a különböző növényeket és növényi részeket tekintve (gyökér, levél, raktározó szövetek parenchimatikus sejtjei). Az öthat nagyságrendnyi koncentráció különbséghez való alkalmazkodás tehát univerzális jelenség.

A kettős vagy többlépcsős felvételi rendszer létezését senki sem vitatja, de magyarázata több tekintetben ellentmondó. A kettős felvételi rendszert

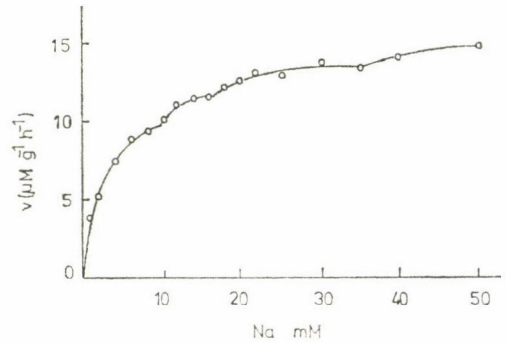
EPSTEIN és HAGEN (1952) két, egymásra épülő karrier közvetített aktív mechanizmusnak tételezi fel, ahol a karrier fehérje természetű, a szubsztrátion a membránban csak a szállítóhoz kapcsolódva képes mozogni, az ion a membránon belül szabadul fel. A reakció során általában három sebességi konstanssal számolnak: a komplex képződés és lebomlás sebességével és az ion-



1. ábra. Excizált árpagyökerek káliumfelvételének koncentráció függése. (EPSTEIN, E.: Nature 212, p. 132 1966)



2. ábra. Excizált árpagyökerek káliumfelvételének sebessége magas külső kálium-klorid koncentráció mellett. A szaggatott vonal az 1. mechanizmus maximális sebességét jelenti (EPSTEIN, E.: Nature 212, p. 132 1966)



3. ábra. Excizált árpagyökerek nátriumfelvételének sebessége magas külső kálium-szulfát koncentráció mellett. (RAINS, D. W.—EPSTEIN, E.: Plant Physiol. 42, p. 320 1967)

felszabadulás sebességével a membrán belső oldalán (sokan ezt tekintik energiaigényes folyamatnak). Mivel a kifelé irányuló transzportot elenyészőnek tartják a k_{-2} konstanssal nem számolnak. Az ionok egymásra hatását az enzimkinetikai módszerekkel analóg módon értékelik: LINEWEAVER-BURK, HOFSTEE, HILL ábrázolási módokat alkalmazzák. EPSTEIN és LATIES közötti nézetkülönbség a kettős mechanizmus helye és a tényleges barrier körül van. EPSTEIN két

mechanizmust tételez fel, amely egymás mellett működik, mégpedig mindkettő a plazmalemmában. Állításának legfőbb érve, hogy morfológiailag és anatómiailag különböző növényi anyag mutatja a kettős felvételi görbét, mindkét koncentráció területen akkumuláció történik, az endogén iontartalom nem változtatja meg a felvétel mechanizmusát (EPSTEIN 1973).

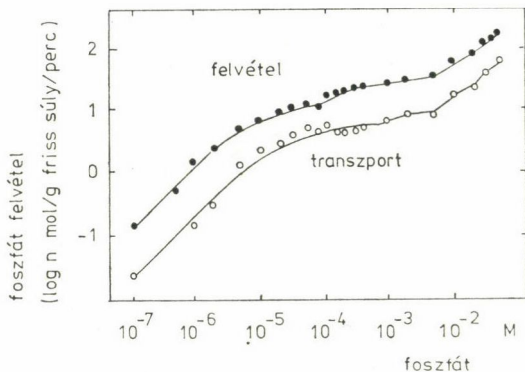
TORII és LATIES (1966), LÜTTGE és LATIES (1966, 1967) a két mechanizmus létezését elfogadják, de teljesen más magyarázattal: véleményük szerint a két mechanizmus nem egymás mellett, hanem egymás után működik, mégpedig az 1-es (alacsony külső koncentráción) a plazmalemmában, a 2-es (magas külső koncentráción) a tonoplaszton. Mivel ebben az elrendezésben az 1-es mechanizmus sebességkorlátozóvá válik, hiszen a 2-es mechanizmus több iont szállít, feltételezik, hogy magas koncentráció területen a plazmalemmán diffúzió történik. Állításuk legfőbb kísérleti érvei: a merisztematikus sejteknél, ahol nincs vakuóla, nincs kettős telítődés, az alacsony koncentráción történő telítődés után a koncentráció a szövetekben lineárisan nő a külső koncentrációval. Ugyanilyen görbét ír le a gyökérből a hajtásba irányuló transzport is. (Erre a kérdésre a későbbiekben még részletesen visszatérünk). Mindkét iskola számos érvet és ellenérvet sorakoztat fel állításának igazolására (WELCH és EPSTEIN 1968, 1969, LÄUCHLI és EPSTEIN 1970, TORII és LATIES 1966, LÜTTGE és LATIES 1966, 1967).

A magas koncentráción történő felvételtől önmagában is nagyon megoszlanak a vélemények, sokan úgy vélik, hogy a magas sókoncentráció olyan struktúraváltozásokat okoz, amely kizárja a membrán ozmotikus barrier jellegét. Ezt a nézetet támasztja alá, hogy a kationfelvétel anionfüggése eltérő az alacsony és a magas koncentráció területen, alacsony koncentráción a K^+ felvétel független a kísérő aniontól (NO_3^- , Cl^- , SO_4^{2-}), magas koncentráción szulfáttal mellett a kálium felvétele jelentősen csökken. Ca^{2+} ionok ionfelvételt serkentő hatása alacsony koncentráción kifejezett, magas koncentráción sokkal kisebb mértékű. Légzési inhibitorok gátlásának mértéke csökken, a hőmérséklet függés közelíti a diffúzióra jellemző értéket.

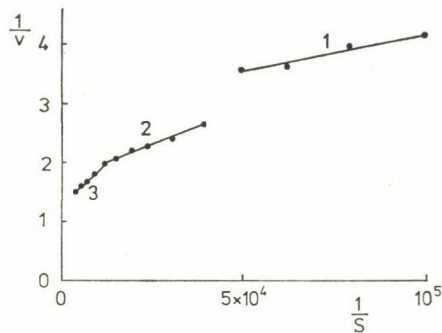
NISSSEN (1971, 1973a, b, 1974) a koncentrációfüggést nem kettős mechanizmussal, hanem egy multifázisos mechanizmussal magyarázza. Saját és mások régebbi kísérleteinek eredményeit átszámítva logaritmikus, ill. reciprok ábrázolásban számos éles inflexiós pontot kapott (4., 5. ábra), amelynek alapján megállapítja, hogy a felvételt multifázisos izoterma írja le, valamennyi fázis Michaelis-Menten-kinetikát mutat, a kinetikus konstans közel szabályszerűen változik.

A koncentráció görbe jellegéből olyan karrier molekulára vagy membrán-szerkezetre következtet, amelynek meghatározott külső koncentrációknál megváltozik a konformációja és jellemző paraméterei [KOSHLAND-modell (1970), LINC „all-or-none” modell (1966)]. Két vagy több felvételi mechanizmus egyidejű működése folyamatosan görbülő vonalat ad a kétszeres reciprok

ábrázolásban, míg az egyenes vonalak sora egy mechanizmusra utal, amely „minden vagy semmi” átmeneteken keresztül működik. Mind a merisztematikus szöveteknél, mind pedig a túlnyomó többségükben érett sejteket tartalmazó szöveteknél (NISSEN 1973a, b) multifázisos izoterma mutatható ki.



4. ábra. Búza csíranövények foszfátfelvétele és transzlokációja. (NISSEN, P.: Multiphasic ion uptake in roots. In: ed. Anderson, W. P.: Ion Transport in Plants. Academic Press, London 1973 p. 551)



5. ábra. Árpagyökerek szulfátfelvételének kétszeres reciprok ábrázolása 10^{-5} – 2.5×10^{-4} M külső koncentráción. (NISSEN, P.: Ann. Rev. Plant Physiol. 25, p. 55 1974)

Magas és alacsony sótartalmú gyökereknél ugyancsak kimutathatók a fázisváltások. Hosszú ideig különböző koncentráción nevelt rizsnövények foszfát-tartalma ugyancsak multifázisos izotermával írható le. A szövetek öregítése után is multifázisos a felvétel (HOLMERN et al. 1974). A 20, 40, 60, 80-napos szójanövények ammónium ion felvétele (JOSEPH et al. 1975), a citrom növény K^+ és NH_4^+ felvétele (HASSAN és TANG VAN HAI, 1976) multifázisos. A felvétel sebessége csökkent a növények korával, de a multifázisos jelleg és a tranzíciós pontok változatlanok maradtak. Mind a három kísérletsorozatban tápoldatból, folyamatos folyadéktechnikával történt a mérés, tehát az izotóp kicserélődés bizonytalanságai nem zavartak. A K^+ és Mg^{2+} ionok felvétele is multifázisos. Alacsony koncentráción az alkáli kationok és NH_4^+ ionok felvétele bifázisos, kivéve a Na^+ iont, ami nem mutat fázisátmenetet (JOSEPH és TANG VAN HAI 1976). Árpagyökerek Cl^- felvétele kétfázisos kinetikát mutat 2×10^{-4} M alatt Ca^{2+} ionok jelenlétében, de Ca^{2+} hiányában nem (NISSEN 1973b). A lóhere foszfátfelvétele viszont Ca^{2+} hiányában és jelenlétében is multifázisos. Kismértékű anion hatást (szulfát hatást) gondos matematikai analízissel alacsony koncentráció tartományban is ki lehet mutatni Ca^{2+} ionok jelenlétében (HOLMERN et al. 1974, SHAZGOOL és NGO 1975).

Inhibitor ionok számára a felvételi hely affinitása nagymértékben különbözik. Inhibitor ionok jelenlétében a fázisok eltolódnak (VANCE et al. 1974) A tranzíciós hely és a felvételi hely nem azonos.

A multifázisos jelleg hasonló, vagy azonos ionok hajtásba történő transzlokációjánál is, ami azt bizonyítja, hogy a hajtásba történő transzportnál a kérégejtek plazmalemmája a sebességkorlátozó lépés.

A multifázisos kinetika EPSTEIN elképzelését támasztja alá. Emellett a plazmalemmán át történő felvételnél nem kell szükségszerűen feltételezni, hogy a felvétel aktív az egész koncentráció területen. Magas koncentráción a külső és belső koncentráció különbség, az affinitás az ion és a karrier helyek között csökken, gyorsított diffúzió jellegű folyamat játszódhat le. Az egymás mellett és a szériában működő modellek ellentmondásossága a kettős rendszer feltételezéséből adódott. A multifázisos kinetikai modell alapján plazmalemmán át történő diffúzió feltételezésére nincs szükség, amelynek megléte alaposan vitatható volt (NISSEN 1974, EPSTEIN 1973, LÄUCHLI és EPSTEIN 1970).

NISSEN és a multifázisos elméletet elfogadó kutatók nem foglalnak határozottan állást a tonoplaszton keresztül történő felvételt illetően. A vakuóla ozmoregulációs szerepe, izolálható volta (WAGNER és SIEGELMAN 1975) az iondiszkriminációban betöltött szerepe közvetve igazolja, hogy membránja ugyanúgy reguláló szerepet játszik az ionfelvételnél, mint a plazmalemma.

A multifázisos kinetika molekuláris értelmezése nem tisztázott. Az sem világos, hogy fehérje, vagy lipoprotein fázisváltásról van szó. Az átmenetek növelhetik a kötőhelyek számát, vagy a konfigurációs változás a felvétel mértékét növeli. Diszkontinuus átmeneteket lipid rendszerekben figyeltek meg. Az Arrhenius-görbék általában bifázisosak, amelynek a jelenlegi magyarázatát a lipid folyékony kristályos állapotának változásában vélik felfedezni. A különböző ionokkal kapott tranzíciós pontok azonossága arra mutat, hogy a tranzíció nem egy specifikus felvételi helyen vagy karrieren történik, hanem a struktúra azonos az anyagok számára az azonos fázisátmenetnél, vagy az egyes ionok számára szeparált, de nagyon hasonló struktúra létezik. A fázisgörbe jellegét az anyag töltése vagy töltés nélkülsége sem befolyásolja, ami arra mutat, hogy a struktúrában nem elektrosztatikus töltés játszik szerepet.

A legtöbb növényi anyagnál a kalcium ionok jelenléte abszolút essen-ciális a transzportrendszer működéséhez. Ca hiányban a normálisan impermeábilis szövet permeábilis lesz, izotópos kicserélődés, leadás történik, a normális szelektivitás megváltozik. Kalcium az ion-kötő helyek konformációjának fenntartásához szükséges (EPSTEIN 1961). Ca^{2+} ionoknak jelen kell lenni az oldatban, sem az előtétítés, sem a közvetlen előkezelés nem elegendő a Ca hatás kiváltásához (CSEH és BÖSZÖRMÉNYI 1966).

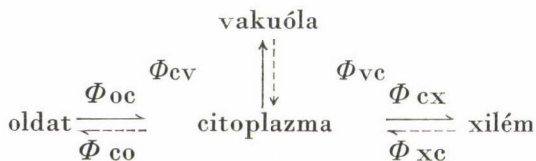
A teljesség kedvéért a fent leírt 3 iskola eredményei mellett meg kell említenünk MACROBBIE (1970) feltételezését is, amit mások is támogatnak (LEIGH et al. 1973, CRAM 1973), amely szerint az ionok a határfelületen vezikulumokba vevődnek fel, amelyek a vakuólába ürülnek, tehát közvetlen ionmozgás van a környezet és a vakuóla között anélkül, hogy a tonoplaszton át transzportálódó anyag keveredne a plazmával.

Ugyanígy nem lehet teljesen figyelmen kívül hagyni BARBER (1972, 1974) steril növényekkel végzett vizsgálatait sem. Véleménye szerint a kettős rendszer a bakteriális szennyezettség következménye. Különösen meggyőző a mérgező talliumionok felvételi görbéje.

Ionfluxus; a plazma- és a vakuóla iontartalmának mérése

PITMAN 1963-ban dolgozta ki azt a módszert, amellyel következtetni lehet a határfelületeken át történő fluxusok és a plazma, ill. a vakuóla iontartalmára is. A módszer lényege röviden a következő: viszonylag hosszú időn át, több órán keresztül, különböző felezési idejű radioaktív ionokat (^{42}K , ^{36}Cl , ^{22}Na) tartalmazó oldatban tartják a szövetet. A párhuzamos mintát ugyanígy kezelik inaktív oldattal. Majd ugyancsak több órán keresztül (~ 10 h) ugyanolyan összetételű inaktív oldatban megméri a leadódó radioaktív anyag mennyiségét. Az efflux görbe analíziséből, amely gyors, lassúbb és nagyon lassú lineáris szakaszokra bontható, (szabad hely, plazma és vakuóla) meghatározzák — O időpontokra való extrapolációval — a vakuóla, a plazma kezdeti aktivitását. Az efflux görbe féllogaritmikus ábrázolása alapján kiszámítható az efflux konstans és a kicserélődés félidejének értéke is. A párhuzamosan végzett inaktív iontartalom analízise alapján kiszámítják a vakuóla (Q_v) és a plazma (Q_c) iontartalmát. A fluxus diagramot a 6. ábrán közöljük. [A számoláshoz szükséges képleteket és a módszer felhasználását PITMAN (1963), CRAM (1968), PIERCE és HIGINBOTHAM (1970), MACROBBIE (1971), MACKLON (1975) dolgozataiban találjuk meg.] Annak ellenére, hogy ez a mérési technika is, mint minden módszer számos feltételezésből indul ki (pl. a hosszú idejű mérés alatt a fluxusok változatlan sebessége, a rendkívül kismértékű efflux, ill. létezésének kérdésessége, a specifikus aktivitás állandósága), ha a méréseket kellő gondossággal végzik, legalábbis közelítő értékeket kapnak a határfelületen át történő ionmozgás és a vakuóla, ill. a plazma iontartalmára vonatkozóan.

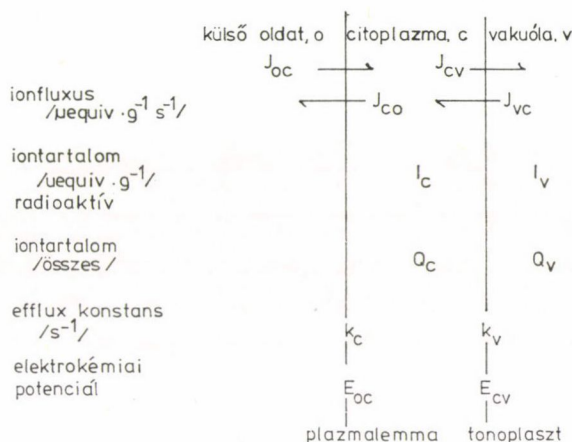
Könnyező gyökéknél kiterjesztették a méréseket a xilémbe történő fluxus mérésére is, amelyet a következő vázlat szemléltet:



(PITMAN, M. G.: Austr. J. Biol. Sci. 25, p. 244, 1972).

MACKLON (1975) megállapította hagyma gyökérsejteknel, hogy a plazmalemán keresztül a citoplazmába mind a három ion (K^+ , Na^+ , Cl^-) koncentrációgrádienssel szemben mozog és jelentősen akkumulálódik. A kálium- és a klorid-

tartalomban a citoplazma és a vakuóla között nincs lényeges eltérés, feltehetően a tonoplaszton keresztül csak kicserélődés történik, a nátriumionok viszont jelentősen akumulálódnak a vakuólában.



6. ábra. Fluxus diagram a külső oldat, citoplazma és a vakuóla közötti ionmozgásról. (MACKLON, A. E. S.: *Planta* **122**, p. 113 1975)

Árpagyökéknél (PITMAN 1972) CCCP (karbonilcianid-m-klorfenil-hidrazon) jelentősen gátolja mind a plazmába, mind pedig a vakuólába történő klorid influxot, míg az effluxokra hatástalan. Kukoricagyökerek izolált gyökérkéreg sejtjeinek Cl^- ion felvétele (CRAM 1973a) 1 mM-ig a plazmalemmán és a tonoplaszton keresztül közel azonos érték és paralel változik a külső koncentrációval. 1 mM fölött a plazmalemma influx közel lineráisan nő a koncentrációval, de a tonoplaszt influx telítési görbe jellegű. A kloridionok akumulálódnak a vakuólában.

HOOYMANS (1974, 1975) más módszerekkel ugyan, de szintén arra a következtetésre jut, hogy influx és efflux a vakuólába a tonoplaszton át azonos sebességű, árpagyökéknél és kukoricánál (BANGE és VAN FLIET 1961), a Na efflux viszont korlátozott. A K^+ és Cl^- ionok aktív vagy passzív bejutása a citoplazmába, ill. a vakuólába és az efflux a vakuólából, növényfajoktól (esetleg szövettől: gyökér, koleoptil) függ. A plazmalemmán keresztül általánosnak tekinthető a két ion uphill transzportja, de a tonoplaszton át az esetek többségében mindkét irányban passzív (PIERCE és HIGINBOTHAM 1970, MACKLON 1975).

A hajtásba történő transzlokáció

A nem transpiráló növénynél a gyökérnyomás biztosítja a hajtás víz- és ionellátását. A gyökérnyomás bizonyos esetekben jelentősen meghaladhatja az 1 atm-t, meglétét az intakt növénynél a guttáció, a levágott gyökéknél a

könnyezés jelensége igazolja. Jól fejlett gyökérrendszer a vágásfelületen heteken át képes exudációra, a kiválasztott nedv jelentős mennyiségű lehet. A könnyezés mechanizmusával SZABINYIN (1925) ARISZ et al. (1951), HOUSE és FINDLAY (1966a, b) részletesen foglalkoztak, a gyökérnyomás létrejöttét a gyökér aktív ionfelvétele és transzlokációja biztosítja úgy, hogy a xilémben az ionkoncentráció felülmúlja a külső oldat koncentrációját, és az így létrehozott ozmotikus potenciálkülönbség biztosítja a víz mozgását a külső oldatból (talajból) a xilém elemekbe. A fontosabb tápelemek akkumulációja (nitrát, foszfát, klorid, kálium, kalcium) a xilém elemekben egyértelműen kimutatható. Kérdéses azonban az, hogy az akkumulációs lépés hol történik: a szimplaszt felületén, a vakuólában, az endodermisz setjeiben, vagy a metaxilém még élő sejtjeiben?

A másik sokszor vitatott kérdés, hogy egy vagy két akkumulációs lépést kell-e feltételeznünk? Ma már általános az a vélemény, hogy legalább egy akkumulációs lépés megelőzi a hajtásba történő transzportot, tehát a talajoldat és a hajtás között nincs közvetlen passzív anyagáramlás még jelentős transpirációs intenzitásnál sem. Ez a megállapítás közvetve cáfolja a kettős felvételi mechanizmus LATIES-féle hely szerinti megkülönböztetését is, mivel magas koncentráció területen a plazmalemmán át történő diffúciónak biztosítani kellene a szimplasztban történő szabad mozgást a talajból a hajtásba. Egyértelműen bizonyították viszont, hogy az *epidermisz* nem játszik szerepet a gyökér akkumulációs lépésében (ANDERSON és REILLY 1968, BAKER 1971).

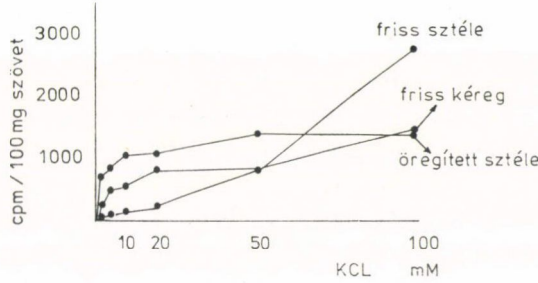
A hajtásba az anyagok a teljesen elhalt csőrendszernek tekinthető xilém tracheáiban szállítódnak. A gyökér növekvő csúcsi részében azonban a *metaxilém* elemek a növekedés sebességétől és fajtól függően még élő plazmát tartalmaznak, a növekedési feltételektől függően még abban a régióban is, ahol az ionfelvétel és a transzlokáció a legnagyobb mértékű. Többször felvetették, hogy a metaxilém a második aktív akkumulációs lépcső szerepét játssza (HYLMÖ 1953). Jelenleg a metaxilém elemek aktív szerepét a hajtásba történő transzportban nem tartják valószínűnek (LÄUCHLI et al. 1974). A vizsgált gyökerek Rb⁺ ion transzlokációja a hajtás felé a felvételi zónától teljesen független volt.

A szállítónyalábokat körülvevő sztéle parenchima sejtek szerepéről eltérő nézeteket találunk az irodalomban. Sokáig tartotta magát az a régi vélemény (CRAFTS és BROYER 1938), hogy a sztéle belső parenchimatikus sejtjeinek O₂ ellátása rosszabb, mint a perifériálisabb sejteké és emiatt a sókat sokkal kevésbé tudják abszorbeálni, tehát folyamatosan leadják a xilém elemekbe.

Ez a „lyukasságuk” egyúttal biztosítaná a szimplasztban az egyirányú transzportot is.

A kéreg és a sztéle sejtek viselkedésének vizsgálatára szellemes módszert dolgoztak ki. Rájöttek arra, hogy a kukoricagyökérnél a sztéle a kéregből

könnyen kihúzható. Mindkét rész hosszú órákon keresztül megtartja működőképességét. Kimutatták (LATIES és BUDD 1964), hogy a kloridfelvétel a frissen izolált sztélében hússzor kisebb, mint az öregített sztélében, és jóval kisebb, mint a teljes gyökérben és a kortextben. Az izolált kortext és az intakt gyökér felvétele közel azonos. Öregítéssel a kortext felvétele csak 2,5-szeresére nő. A



7. ábra. Öregített és friss sztéle, illetve kéregrészt kloridfelvétele. (LATIES, G. G.—BUDD, K.: Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. A. 52, p. 465 1964)

sztéle öregítése során a sejtek ionfelvevő kapacitása folyamatosan emelkedik. A sztéle ionfelvevő kapacitásának növekedését fehérjeszintézis gátló anyagok és 0° megakadályozzák. A friss kortext és a öregített sztéle felvételének koncentrációfüggése telítési görbét ad, míg a frissen izolált sztéle felvétele exponenciálisan nő (7. ábra). A klorid ionok a friss kortextből és az öregített sztéléből alig adódnak le, de a friss sztéléből kb. $\frac{2}{3}$ részük kimosódik. Érdekes viszont, hogy a CCCP mind a friss, mind pedig az öregített sztéle és kortext kloridfelvételét jelentősen gátolja. Ebből az ellentmondásos eredményből arra következtetnek, hogy a plazmalemma jellege változik meg az öregítés során a sztéle sejtekben, a vakuólába történő felvétel mind a friss, mind az öregített sztéle sejtekben aktív. Ezek az eredmények igazolják a régi feltételezést, hogy a sztéle sejtek az ép gyökérben normálisan áteresztők. Öregítéskor a szabad diffúzió lehetősége gyorsan csökken, és a szállítórendszer aktiválódik. Ugyanezt bizonyítja, a frissen izolált kortext sejtek felvétele is, amely magasabb, mint a sztéléé (HALL et al. 1971). A sztéle oxigénfelvétele öregítéssel növekszik. YU és KRAMER (1967, 1969) ezzel szemben a sztéle és a kortext azonos mértékű ionakkumulációját mutatták ki. Az ionáteresztő sztéle fogalmába nem illik bele az a kísérletileg más oldalról bizonyított jelenség sem, hogy a gyökér öregebb részein a sejtek ionellátását a xilémből történő reabszorpció biztosítja, ha csak nem tételezzük fel, hogy a sztéle természetes öregedésével is változik a funkciója. Ezeknek a sejteknek az aktív működőképességét ultrastruktúrájuk is bizonyítja (az endoplazmatikus retikulum és a mitokondriumok nagy száma) (LÄUCHLI et al. 1974).

By — pass-teória

BROYER még az izotópok használatának hőskorában elegánsan bizonyította, hogy az alacsony sótartalmú gyökér akkumulálja az ionokat és az ionok az oldatból a hajtásba csak nyomokban transzlokálódnak. Az előtelített gyökér, amelynek a vakuólái feltehetően magas sótartalmúak, közvetlen (azonnali) szállítást biztosít a gyökéren keresztül a hajtásba. BROYER feltételezte, hogy a szállítás a sejtplazmákon át történik, kikerülve a vakuólumot: ezt a szállítási módot azóta is by — pass-nak nevezik (BROYER 1950).

A káliumhiányos növények gyorsan vesznek fel ionokat a magas káliumtartalmú oldatból, de alig szállítanak a hajtásba. Kálium transzlokáció a hajtásba 3-órás lag periódus után kezdődik és változatlan sebességgel tart mindaddig, míg a külső oldatban a káliumion koncentráció nem változik. Ha a külső oldatból az ionokat elvonjuk, akkor a szállításban hirtelen csökkenés figyelhető meg annak ellenére, hogy a gyökér jelentős ionkészlettel rendelkezik (BANGE és VAN FLIET 1961, JOHANSEN et al. 1970). Csak a luxuskészlettel rendelkező gyökér szállítja az ionokat a hajtásba. A gyökér K tartalma a telítődés után már gyakorlatilag nem változik (BANGE 1965).

A raktározott K olyan készletben van, ami nem esik bele a szállítás irányába, tehát az akkumuláció és a szállítás egymástól elkülönített folyamatok (BOWLING és WEATHERLEY 1964).

Kálium—nátrium megkülönböztetés

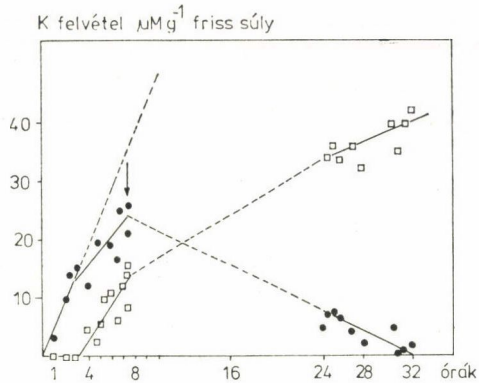
Az intakt növény gyökérműködésének legérdekesebb kérdése a K—Na diszkrimináció. Mechanizmusának tanulmányozása a gyökérsejtek működésének további megismeréséhez vezetett. Régóta ismert, hogy a növények jelentősen eltérnek a Na^+ ionok a felvételét és a hajtásba történő transzlokációját illetően: van növény, ahol csak a kálium jut fel a hajtásba és a nátriumot a gyökér teljes mértékben visszatartja (vagy fel sem veszi), miközben a növények %-os K tartalma elég állandó érték. A mangrove *Rhizophora mucronata* Na^+ koncentrációja 50—100-szor alacsonyabb, mint a környezeté (SCHOLLANDER et al. 1966).

Excizált gyökereknél mind a kálium, mind a nátrium ionok koncentráció függése önmagukban kettős, vagy ha úgy tetszik, multifázisos felvételi jelleget mutat (EPSTEIN 1966, RAINS és EPSTEIN 1967a, b). Alacsony koncentráció területen a felvételi rendszer kálium affinitása nagy, 1 mM K^+ jelenlétében a Na^+ ionok felvétele gyakorlatilag teljesen meggátlődik, ha Ca^{2+} ionok is jelen vannak az oldatban (RAINS és EPSTEIN 1967a, b). 0,2 mM Na^+ koncentráció fölött a kálium—nátrium megkülönböztetés jellege megváltozik, a Na^+ és K^+ ionok kompetitíve gátolják egymás felvételét (HIATT 1969, 1970, NASSERY és BAKER 1975).

Az intakt növény kálium—nátrium felvételére lényegében ugyanez a szelektivitás jellemző, amit azonban még a hajtásba történő transzlokáció nátrium—kálium megkülönböztetése is komplikál (BANGE és VAN FLIET 1961). A két ion felvételére és transzlokációjára is jellemző a sebesség időben történő változása (PITMAN et al. 1968). A Na^+ ionok felvételi sebessége — még ha az oldatban nincs is jelen kálium — fokozatosan csökkenő értéket mutat és a transzlokáció a hajtásba nagyon hosszú idejű késleltetés után (15 óra) nagyon kis mértékben indul meg. Az intakt növény Na^+ felvétele határozottan kétfázisú, amit HOOYMANS (1975) úgy értelmez, hogy az első fázis egy relatíve kis térfogatú készlet, a szimplaszt telítését jelenti, míg három óra után megfigyelhető steady state felvétel (II. fázis) a vakuólába történő akkumuláció sebességét jelöli. Ha a külső oldatból eltávolítjuk az ionokat, akkor nátrium ionok nem transzlokálódnak a hajtásba, csak a plazmában levő Na^+ képes a hajtásba transzlokálódni, az akkumulált Na^+ nem. Ezzel szemben az intakt növény káliumfelvétele lineáris időgörbét ad. A gyökér káliumtartalma hat óra után már lassabban növekszik, ugyanekkor a hajtásba történő transzlokáció megindul és egyenletes sebességgel folytatódik. Kálium-ionok a K^+ -mentes oldatból mind a hajtásba szállítódnak (8. ábra) (HOOYMANS 1974). A Na felvétel lehetősége gyorsítja a citoplazmában levő kálium transzlokációját. Alacsony sótartalmú gyökereknél a K/Na szelektivitás 1 : 1 arányú oldatból nem figyelhető meg. Magas sótartalmú gyökereknél viszont a Na^+ felvétel jelentősen gátlódik. A gyökér nagymértékű szelektivitása a teljes sótartalmától függ.

Az észlelt jelenségek magyarázata a következő lehet: a kálium ionok specifikus felvételi mechanizmuson keresztül vevődnek fel a szimplasztba és közvetlenül a hajtásba transzlokálódnak. Emellett a kálium és a nátrium egy nem szelektív mechanizmussal a gyökérszövetbe jut (vakuóla), ahol a nátrium ionok akkumulálódnak. A kálium influx \rightleftharpoons efflux mechanizmus azonossága viszont lehetővé teszi a kálium ionok kijutását a szimplasztba és transzlokációját a hajtásba. A nátriumionok transzlokációját a vakuólából csak légzésgátló hatására lehet kiváltani (BOWLING és WEATHERLEY 1964).

A K/Na szelekciójának a gyökérszövetben való megoszlásuk eltérésén kívül még egyéb okai is lehetnek: 1. a folyamatos ^{22}Na influx ellenére a gyökér teljes nátriumtartalma nem növekszik (LEIGH és WYN JONES 1973), tehát nátrium effluxnak kell történnie. JESCHKE (1972) és JESCHKE—STELTER (1973) intakt árpanövényvel igazolták is, hogy kálium hozzáadására nátriumleadás történik. A Na^+ leadás gyors folyamat, excizált gyökérnél 1 óra múlva megszűnik, intakt növényenél lassú Na^+ felvétel indul meg, amely valószínűleg a növekedés következménye. 2. Na^+ ionok a xilémben nem akkumulálódnak (MAAS és OGATA 1972), a hajtás irányába mozgó könnyezési nedv azért hígul fel, mert a nátriumionok reabszorbeálódnak. Kukorica- és babgyökérben a nátriumionok jobban felhalmozódnak a sztylémben, mint a kéregrészen



8. ábra. Intakt árpanövények gyökerének káliumfelvétele (fekete pontok) és a hajtásba történő transzlokációja (nyitott négyzetek). (HOOYMANS, J. J. M.: Z. Pflanzenphysiol. 73, p. 237 1974)

(RICHTER és MARSCHNER 1974), míg a kálium egyenlő megoszlást mutat. Hagymagyökérnél (MACKLON 1975) a Na^+ főként a gyökércsúcs felé transzlokálódik, a hajtás felé csak nagyon kis mértékben mozog.

Előtelítés hatása: alacsony sótartalmú gyökerek, magas sótartalmú gyökerek

A kísérleti növényeket kétféleképpen lehet nevelni: híg CaSO_4 oldatban és tápoldatban. Előző esetben alacsony sótartalmú és nagy felvételi kapacitású gyökereket kapunk, a második esetben a gyökerek magas sótartalmúak és ionfelvételük, még jelölt anyag esetében is, jóval kisebb mértékű. Egy ideig ez a tény nem okozott elvi problémát, a felvételi sebesség hiperbola jellegét vagy azzal magyarázták, hogy a változatlan sebességű ion influx a növekvő sebességű effluxszal fokozatosan egyensúlyra jut, vagy feltételezték, hogy az excizált gyökér légzési szubsztrátjának csökkenésével a netto felvétel is csökken és ennek következménye a telítési jelleg. Mind Na^+ ionokkal (RAINS és EPSTEIN 1967b), mind pedig K^+ ionokkal történő előtelítés (OSMOND és LATIES 1968) gátolta a Na^+ , illetve K^+ ionok felvételét. Az előtelítésre főként az alacsony külső koncentráción működő rendszer érzékeny (CSEH 1974). JOHANSEN et al. (1970) felvetik annak a lehetőségét, hogy az előtelített növényeknél az influx gátlódik, mégpedig a káliumfelvétel a növény káliumtelítettségével fokozódó mértékben. K-leadás az intakt növényből még magas belső K-tartalom mellett sem volt jelentős. Az influx gátlás lehetősége nemcsak a magasabb rendű növényeknél, hanem a baktériumoknál és élesztőknél is felvetődött (BECKER és LICHSTEIN 1972). Először az ún. overshoot jelenségre figyeltek fel, majd a *S. typhimurium* szulfát felvételénél kimutatták az anyagtranszport ideje alatt a sejten belül a gátló anyag keletkezését. Az influx azonos

természetű feed back gátlása volt kimutatható az élesztő felvétele esetén is. LEIGH és WYN JONES (1973) kukoricagyökerek kálium- és nátriumfelvételénél egyértelműen bizonyították az influx gátlását. Egyetlen esetben sem tudták kimutatni az efflux növekedését. Árpánál a plazmalemmán és tonoplaszton át történő Cl^- influx is csökkent az akkumuláció ideje alatt (CRAM 1973a, SMITH 1973). A kloridfelvételt mind a Cl^- előtelítés, mind pedig a NO_3^- előtelítés gátolja, de nem gátolja a K-maláttal történő előkezelés, mialatt a vakuóla K^+ tartalma és sejt hidrosztatikus nyomása is jelentősen nő. A Cl^- influx független a vakuóla K^+ , Na^+ , $\text{K}^+ + \text{Na}^+$, redukáló cukor és malát tartalmától, de az influx következetesen és lineárisan csökken a $\text{Cl}^- + \text{NO}_3^-$ koncentráció logaritmusával. A nitrát és a klorid hatás közötti viszony egyszerű lenne, ha a két ion azonos pumpán keresztül vevődne fel, de ezt a kapott adatok nem igazolják (EPSTEIN 1953). A magas sótartalom nem általánosan csökkenti az energiaellátást, mivel pl. a foszfát influx változatlan marad nitrát vagy klorid előtelítés esetén (SMITH 1973). GLASS (1975) a K^+ influx és a belső K^+ koncentráció szoros korrelációjából, ill. a kapott görbe jellegéből az enzimaktivitás alloszterikus gátlására következtet, különösen azért, mert az influx azonnal növekszik, ha a káliumtartalmú oldatból a gyökereket CaSO_4 -ra helyezik. A gyors emelkedést fehérjeszintézis gátlók nem befolyásolják.

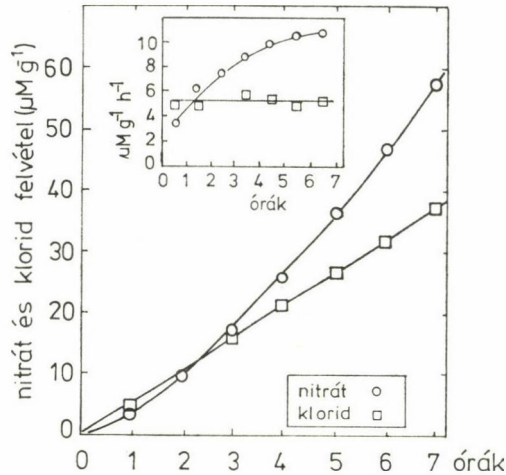
Anionok hatása a transzlokációra

Az excizált gyökerek káliumfelvételénél elég egyértelmű a kép: alacsony koncentrációterületen a kísérő anion hatástalan, magas koncentrációterületen nitrát és klorid sóból több kálium vevődik fel, mint szulfátból. Nem ennyire egységes a kép akkor, ha a felvett anion és kation arányát vizsgáljuk: van amikor a klorid és a kálium ionok egyenlő mennyiségben vevődnek fel (PITMAN 1972) és van, amikor ez az arány 10 : 1 a kálium javára (CSEH 1971).

Jelentősen eltérő a helyzet akkor, ha a nitrátnak mint anionnak a hatását az intakt növénynél vagy a könnyező gyökérnél vizsgáljuk. Régóta ismert, hogy a nitrát jelentős mennyiségben van jelen a xilém nedvben és nitrát jelenlétében a hajtásba történő transzlokáció meggyorsul (CSEH 1958, ANDEL 1953, MINOTTI et al. 1969). Nitrát mellett a legkülönbözőbb növények több káliumot vesznek fel és transzlokálnak a hajtásba, mint a kloridból és különösen szulfátból. A nitrát serkentő hatás egyik oka, hogy a nitrát jobban akkumulálódik, mint a klorid. Sőt hosszú idejű kísérletekben jelentősen gátolja a klorid felvételét is. Ismert tény az is, hogy a nitrátfelvétel szerves sav felhalmozódáshoz vezet (KIRKBY és MENGEL 1967). A szerves sav felhalmozódás viszont káliumfelvételt eredményez. A nitrátfelvétel mindig felülmúlja a kálium felvételét (SMITH 1973).

A növényekben a nitrát reduktáz adaptív enzim, ezért nagyon tanulságos olyan növényeket összehasonlítani, ahol a nitrát reduktáz enzim aktivi-

tása jelentéktelen (uborka) (COOIL 1974), vagy egészen jelentős (fényen nevelt árpa, kukorica) (BLEVINS et al. 1974, EZETA és JACKSON 1975). Az uborka erősen könnyezik, a külső koncentráció növelésével a kálium és a nitrát transzport telítési jellegű, a klorid transzport független a külső koncentrációtól (9. ábra). A kálium transzlokáció kinetikus konstansa KNO_3 -ból jelentősen magasabb érték, mint KCl -ből, ami arra utal, hogy a K^+ felvételt nemcsak



9. ábra. Kukoricagyökerek nitrát (○) és klorid (□) felvétele (EZETA, F. N.—JACKSON, W. A.: *Plant Physiol.* 56, p. 153 1975)

a káliumkarrier határozza meg. Klorid és szulfát mellett a feleslegben levő K^+ transzlokációját endogén anionnak kell kiegyensúlyoznia. Valószínű, hogy az endogén anionok hiánya korlátozza a kálium transzlokációját. Fiziológiai körülmények között az anorganikus kationtartalom jóval felülmúlhatja (3—6-szoros) a növényben az anorganikus aniontartalmat az egyensúlyt a nitrát redukciója következtében keletkező szerves savak biztosítják. Az organikus savak felhalmozódása viszont az ionegyensúly elérése miatt káliumfelvételt eredményez (BLEVINS et al. 1974). A nitrát redukciójának és transzlokációjának sebességét a nitrátfelvétel szabályozza. A nitrátfelvétel aminosav transzlokációt is indukál. A szerves-N transzport vagy annak a következménye, hogy a keletkezett aminosavak azonnal elszállítódnak, vagy a protein turnover felgyorsul és ezért szállítódik több aminosav (EZETA és JACKSON 1975). Különös figyelmet érdemes fordítani a nitrátfelvétel sebességi görbéjére, ami időben nagymértékben fokozódik, miközben a káliumfelvétel sebessége kissé nő, majd állandó marad. Nitrát jelenlétében a könnyezés meggyorsul, aminek oka lehet a nagyobb ionmennyiség a xilémben, de a hidraulikus konduktivitás növekedése is. Ennek okát nem ismerjük.

IRODALOM

1. ANDEL, O. M. van: The influence of salts on the exudation of tomato plants. *Acta Bot. Neerl.* **2**, 445–521 (1953).
2. ANDERSON, W. P., REILLY, E. J.: A study of the exudation of excised maize roots after removal of the epidermis and outer cortex. *J. exp. Bot.* **58**, 19–30 (1968).
3. ARISZ, W. H.: Significance of the symplasm theory for transport across the root. *Protoplasma* **46**₁, 1–62 (1956).
4. ARISZ, W. H., HELDER, R. J., NIE, R. van: Analysis of exudation process in tomato plants. *J. exp. Bot.* **2**, 257–297 (1951).
5. BAKER, D. A.: Barriers to the radial diffusion of ions in maize roots. *Planta* **98**, 285–293 (1971).
6. BANGE, G. G. J.: Upward transport of potassium in maize seedlings. *Plant and Soil* **22**, 280–306 (1965).
7. BANGE, G. G. J., VAN FLIET, E.: Translocation of potassium and sodium in intact maize seedlings. *Plant and Soil* **15**, 312–328 (1961).
8. BARBER, D. A.: 'Dual isotherms' for absorption of ions by plant tissues. *New Phytol.* **71**, 255–262 (1972).
9. BARBER, D. A.: The absorption of ions by microorganisms and excised roots. *New Phytol.* **73**, 91–96 (1974).
10. BECKER, J. M., LICHTSTEIN, H. C.: Transport overshoot during biotin uptake by *Saccharomyces cerevisiae*. *Biochim. Biophys. Acta* **282**, 409–420 (1972).
11. BLEVINS, D. G., HIATT, A. J., LOWE, R. H.: The influence of nitrate and chloride uptake on expressed sap, pH, organic acid synthesis and potassium accumulation in higher plants. *Plant Physiol.* **54**, 82–87 (1974).
12. BOWLING, D. J. F., WEATHERLEY, P. E.: Potassium uptake and transport in roots of *Ricinus communis*. *J. exp. Bot.* **15**, 413–421 (1964).
13. BROYER, T. C.: Further observation on the absorption and translocation of inorganic solutes using radioactive isotopes with plants. *Plant Physiol.* **25**, 367–376 (1950).
14. CLARKSON, D. T., SANDERSON, J., RUSSEL, R. S.: Ion uptake and root age. *Nature* **220**, 805–806 (1968).
15. COOIL, J. B.: Accumulation and radial transport of ions from potassium salts by cucumber roots. *Plant Physiol.* **53**, 158–163 (1974).
16. CRAFTS, A. S., BROYER, T. C.: Migration of salts and water into xylem of the roots of higher plants. *Amer. J. Bot.* **25**, 529–535 (1938).
17. CRAM, W. J.: Chloride fluxes in cells of the isolated root cortex of *Zea mays*. *Austr. J. Biol. Sci.* **26**, 757–779 (1973a).
18. CRAM, W. J.: Internal factors regulating nitrate and chloride influx in plant cells. *J. exp. Bot.* **24**, 328–341 (1973b).
19. CSEH E.: A gyökérkönnyezés tanulmányozása a nitrogéntartalom alapján. Kandidátusi értekezés (1958).
20. CSEH, E.: Transport Problems in Higher Plants. The Effect of Isolation and Preloading on Bromide and Potassium Uptake in: Ed. J. Kolek: Structure and Function of Primary Root Tissues. Veda, Publ. House of the Slovak Acad. of Sci. Bratislava pp. 431–438 (1974).
21. CSEH E., BÖSZÖRMÉNYI Z.: Ca hatása a halogén ionok felvételére. *Bot. Közl.* **53**, 225–231 (1966).
22. EPSTEIN, E.: Mechanism of ion absorption by roots. *Nature* **171**, 83–84 (1953).
23. EPSTEIN, E.: The essential role of calcium in selective cation transport by plant cells. *Plant Physiol.* **36**, 437–444 (1961).
24. EPSTEIN, E.: Dual pattern of ion absorption by plant cells and by plants. *Nature* **212**, 1324–1327 (1966).
25. EPSTEIN, E.: Ion absorption by roots: the role of microorganisms. *New Phytol.* **71**, 873–874 (1972).
26. EPSTEIN, E.: Mechanisms of ion transport through plant cell membranes. *Int. Rev. Cytol.* **34**, 123–168 (1973).
27. EPSTEIN, E., HAGEN, C. E.: A kinetic study of the absorption of alkali cations by barley roots. *Plant Physiol.* **27**, 457–474 (1952).
28. EPSTEIN, E., NORLYN, J. D.: The velocities of ion transport into and through the xylem of roots. *Plant Physiol.* **52**, 346–349 (1973).
29. EZETA, F. N., JACKSON, W. A.: Nitrate translocation by detopped corn seedlings. *Plant Physiol.* **56**, 148–156 (1975).

30. FRIED, M., BROESHART, H.: The Soil Plant System in Relation to Inorganic Nutrition. p. 92. Academic Press, New York (1967).
31. GLASS, A.: The regulation of potassium absorption in barley roots. *Plant Physiol.* **56**, 377–380 (1975).
32. HALL, J. L., SEXTON, R., BAKER, D. A.: Metabolic changes in washed isolated steles. *Planta* **96**, 54–61 (1971).
33. HASSAN, M. M., TANG VAN HAI: Ammonium and potassium uptake by citrus roots. *Physiol. Plant* **36**, 20–22 (1976).
34. HIATT, A. J.: Accumulation of potassium and sodium by barley roots in a K-Na replacement series. *Plant Physiol.* **44**, 1528–1532 (1969).
35. HIATT, A. J.: An anomaly in potassium accumulation by barley roots I. *Plant Physiol.* **45**, 408–410 (1970).
36. HIGINBOTHAM, N.: Conceptual development in membrane transport, 1924–1974. *Plant Physiol.* **54**, 454–462 (1974).
37. HOLMERN, K., VANGE, M. S., NISSEN, P.: Multiphasic uptake of sulfate by barley roots II. Effects of washing, divalent cations, inhibitors, and temperature. *Physiol. Plant.* **31**, 302–310 (1974).
38. HOOYMANS, J. J. M.: Role of cell compartments in the redistribution of K and Na ions absorbed by the roots of intact barley plants. *Z. Pflanzenphysiol.* **73**, 234–242 (1974).
39. HOOYMANS, J. J. M.: Vacuolar accumulation of Na⁺ ions and cell compartmentation in excised barley roots. *Z. Pflanzenphysiol.* **75**, 467–469 (1975).
40. HOUSE, C. R., FINDLAY, N.: Water transport in isolated maize roots. *J. exp. Bot.* **17**, 344–354 (1966a).
41. HOUSE, C. R., FINDLAY, N.: Analysis of transient changes in fluid exudation from isolated maize roots. *J. exp. Bot.* **17**, 627–640 (1966b).
42. HYLMO, B.: Transpiration and ion absorption. *Physiol. Plant.* **6**, 333–405 (1953).
43. JESCHKE, W. D.: Wirkung von K⁺ auf die Fluxe und den Transport von Na⁺ in Gerstenwurzeln, K⁺-stimulierter Na⁺-efflux in der Wurzelrinde. *Planta* **106**, 73–90 (1972).
44. JESCHKE, W. D., STELTER, W.: K⁺-dependent net Na⁺ efflux in roots of barley plants. *Planta* **114**, 251–258 (1973).
45. JOHANSEN, C., EDWARDS, D. G., LONERAGAN, J. F.: Potassium fluxes during potassium absorption by intact barley plants of increasing potassium content. *Plant Physiol.* **45**, 601–603 (1970).
46. JOHANSEN, C., LONERAGAN, J. F.: Effect of anion on potassium transport to shoots in plants of high potassium chloride content. *Z. Pflanzenphysiol.* **75**, 415–421 (1975).
47. JOSEPH, R. A., TANG VAN HAI: Kinetics of potassium and magnesium uptake by intact soybean roots. *Physiol. Plant.* **36**, 233–235 (1976).
48. JOSEPH, R. A., TANG VAN HAI, LAMBERT, J.: Multiphasic uptake of ammonium by soybean roots. *Physiol. Plant.* **34**, 321–325 (1975).
49. KIRKBY, E. A., MENGEL, K.: Ionic balance in different tissues of the tomato plant in relation to nitrate, urea, or ammonium nutrition. *Physiol.* **42**, 6–14 (1967).
50. KOSHLAND, D. E.: The molecular basis of enzyme regulation. In: *The Enzymes*. Vol. 1. Ed. by Boyer, P. D. Academic Press, New York pp. 341–396 (1970).
51. LATIES, G. G., BUDD, K.: The development of differential permeability in isolated steles of corn roots. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* **52**, 462–469 (1964).
52. LÄUCHLI, A., EPSTEIN, E.: Transport of potassium and rubidium in plant roots: the significance of calcium. *Plant Physiol.* **45**, 639–641 (1970).
53. LÄUCHLI, A., KRAMER, D., PITMAN, M. G., LÜTTGE, U.: Ultrastructure of xylem parenchyma cells of barley roots in relation to ion transport to the xylem. *Planta* **119**, 85–99 (1974).
54. LEIGH, R. A., WYN JONES, R. G.: The effect of increased internal ion concentration upon the ion uptake isotherms of excised maize root segments. *J. exp. Bot.* **24**, 787–795 (1973).
55. LING, G. N.: All or none adsorption by living cells and model protein-water systems: discussion of the problems of “permease-induction” and determination of secondary and tertiary structures of proteins. *Fed. Proc.* **25**, 958–970 (1966).
56. LÜTTGE, U., BAUER, K.: Evaluation of ion uptake isotherms and analysis of individual fluxes of ions. *Planta* **80**, 52–64 (1968).
57. LÜTTGE, U., LATIES, G. G.: Dual mechanisms of ion absorption in relation to long distance transport in plants. *Plant Physiol.* **41**, 1531–1539 (1966).
58. LÜTTGE, U., LATIES, G. G.: Absorption and long distance transport by isolated stele of maize roots in relation to the dual mechanisms of ion absorption. *Planta* **74**, 173–178 (1967).

59. MAAS, E. V., OGATA, G.: Radial transport of sodium and chloride into tomato root xylem. *Plant Physiol.* **50**, 64–68 (1972).
60. MACKLON, A. E. S.: Cortical cell fluxes and transport to the stele in excised root segments of *Allium cepa* L. I. Potassium, sodium and chloride. *Planta* **122**, 109–130 (1975).
61. MACROBBIE, E. A. C.: Quantized fluxes of chloride to the vacuole of *Nitella translucens*. *J. exp. Bot.* **21**, 335–344 (1970).
62. MAGNUSON, J. A., MAGNUSON, N. S., HENDRIX, D. L., HIGINBOTHAM, N.: Nuclear magnetic resonance studies of sodium and potassium in etiolated pea stem. *Biophys. J.* **13**, 763 (1973).
63. MINOTTI, P. L., WILLIAMS, D. C., JACKSON, W. A.: Nitrate uptake by wheat as influenced by ammonium and other cations. *Crop Sci.* **9**, 9–14 (1969).
64. NASSERY, H., BAKER, D. A.: Interactions in the absorption of monovalent cations by excised radish roots. *Ann. Bot.* **39**, 621–625 (1975).
65. NISSEN, P.: Uptake of sulfate by roots and leaf slices of barley: Mediated by single, multiphasic mechanisms. *Physiol. Plant.* **24**, 315–324 (1971).
66. NISSEN, P.: Kinetics of ion uptake in higher plants. *Physiol. Plant.* **28**, 113–120 (1973a).
67. NISSEN, P.: Multiphasic uptake in plants II. Mineral cations, chloride, and boric acid. *Physiol. Plant.* **29**, 298–354 (1973b).
68. NISSEN, P.: Uptake mechanisms: inorganic and organic. *Ann. Rev. Plant Physiol.* **25**, 53–79 (1974).
69. OSMOND, C. B., LATIES, G. G.: Interpretation of the dual isotherm for ion absorption in beet tissue. *Plant Physiol.* **43**, 747–755 (1968).
70. PIERCE, W. S., HIGINBOTHAM, N.: Compartments and fluxes of K^+ , Na^+ , and Cl^- in *Avena* coleoptile cells. *Plant Physiol.* **46**, 666–673 (1970).
71. PITMAN, M. G.: The determination of the salt relations of the cytoplasmic phase in beet-root tissue. *Austr. J. Biol. Sci.* **16**, 647–668 (1963).
72. PITMAN, M. G.: Uptake and transport of ions in barley seedlings II. *Austr. J. Biol. Sci.* **25**, 243–257 (1972).
73. PITMAN, M. G., COURTICE, A. C., LEE, B.: Comparison of potassium and sodium uptake by barley roots at high and low salt status. *Austr. J. Biol. Sci.* **21**, 871–881 (1968).
74. RAINS, D. W., EPSTEIN, E.: Sodium absorption by barley roots: role of the dual mechanisms of alkali cation transport. *Plant Physiol.* **42**, 314–318 (1967a).
75. RAINS, D. W., EPSTEIN, E.: Sodium absorption by barley roots: its mediation by mechanism 2 of alkali cation transport. *Plant Physiol.* **42**, 319–323 (1967).
76. RICHTER, C. H., MARSCHNER, H.: Verteilung von K^+ , Na^+ und Ca^{2+} zwischen Wurzelrinde und Zentralzylinder. *Z. Pflanzenphysiol.* **71**, 95–100 (1974).
77. SCHOLANDER, P. F., BRADSTREET, E. D., HAMMEL, H. T., HEMMINGSEN, E. A.: Sap concentrations in halophytes and some other plants. *Plant Physiol.* **41**, 529–532 (1966).
78. SHARGOOL, P. D., NGO, T. T.: The uptake of sulfate by excised roots of rape seedlings (*Brassica napus* var. Target). *Can. J. Bot.* **53**, 914–920 (1975).
79. SMITH, F. A.: The internal control of nitrate uptake into excised barley roots with differing salt contents. *New Phytol.* **72**, 769–782 (1973).
80. SZABININ, D. A.: O kornevoj sziszteme kak oszmoticeszkom apparate. *Izv. Biol. n.-iszszl. in-ta pri Permszk. gosz. un-te.* **4**, (1925).
81. TORIL, K., LATIES, G. G.: Dual mechanisms of ion uptake in relation to vacuolation in corn roots. *Plant Physiol.* **41**, 863–870 (1966).
82. VANGE, S. M., HOLMERN, K., NISSEN, P.: Multiphasic uptake of sulfate by barley roots I. Effects of analogues, phosphate, and pH. *Physiol. Plant.* **31**, 292–301 (1974).
83. WAGNER, G. J., SIEGELMAN, H. W.: Large-scale isolation of intact vacuoles and isolation of chloroplasts of mature plant tissues. *Science* **190**, 1298–1299 (1975).
84. WELCH, R. M., EPSTEIN, E.: The dual mechanisms of alkali cation absorption by plant cells: Their parallel operation across the plasmalemma. *Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. A.* **61**, 447–453 (1968).
85. WELCH, R. M., EPSTEIN, E.: The plasmalemma: site of the type 2 mechanisms of ion absorption. *Plant Physiol.* **44**, 301–304 (1969).
86. YU, G. H., KRAMER, P. J.: Radial salt transport in corn roots. *Plant Physiol.* **42**, 985–990 (1967).
87. YU, G. H., KRAMER, P. J.: Radial transport of ions in roots. *Plant Physiol.* **44**, 1095–1100 (1969).