

ALKÁLI KATION-TRANSPORT VIZSGÁLATOK NÖVÉNYI SZÖVETTENYÉSZETEN

ERDEI LÁSZLÓ, ZSOLDOS FERENC* és TÓTH ILDIKÓ*

MTA Szegedi Biológiai Központ, Biofizikai Intézet

* József Attila Tudományegyetem, Növényélettani Tanszék, Szeged

A magasabbrendű növények iontranszportjára vonatkozó hatalmas információmennyiség ellenére a növényi transzportfolyamatokat szabályozó lényeges biofizikai és biokémiai törvényszerűségek, és azok strukturális, molekuláris alapjai jóval kevésbé ismertek, mint az állati eredetű objektumokhoz kapcsolódó hasonló tudományterületek. Bár egy-egy részletkérdésre viszonylag sok kísérletes adat áll rendelkezésre, széleskörűen alkalmazható transzport modell még nem látott napvilágot. Mi ennek a viszonylagos elmaradásnak az oka? Az okokat részben magában a növényi objektumban és a növényi membránbiokémia elmaradott voltában, részben pedig az egyoldalú szemléletmódban kereshetjük.

Az iontranszport vizsgálatok még napjainkban is legnépszerűbb objektuma a néhány napos primer excizált (levágott) gyökér. A látszólag egyszerű kísérleti alany azonban sejt- és szövettanilag eléggé heterogén ahhoz, hogy a kísérleti eredmények interpretálása komoly nehézségekbe ütközzön. Főleg ezen okok miatt jött létre az a szituáció, hogy többé-kevésbé hasonló eredmények (a bi- és multifázisos abszorpciós görbék) alapján többféle transzportmodellrel posztuláltak. A modellek mindegyike a karrier-konceptióra épül, a transzportált ion és a karrier molekula viszonyát enzim—szubsztrát viszonyként fogja fel és általában Michaelis—Menten-kinetikával írja le. Jelenleg az alábbi modellek a legismertebbek:

1. A *párhuzamosan működő modell* [17] szerint egy nagy affinitású, alacsony ionkoncentrációk mellett aktív (I. mechanizmus), és egy alacsony affinitású magas koncentrációk jelenlétében működő mechanizmus (II. mechanizmus) dolgozik párhuzamosan a plazmalemmán.

2. A *soros modell* LATIES nevéhez fűződik [14], aki szerint a két folyamat térben elkülönül és a II. mechanizmus kizárólag a tonoplazmra lokálódik.

3. A *multifázisos modell* [9] részben új, precíz mérési eredmények, részben a régebbi adatok újraértékelése alapján jött létre. Eszerint egy ionra egyetlen karrier molekula létezik, mely a plazmalemmán multifázisos funkciót mutat a külső ionkoncentráció változásával.

Bár a vita a két fő irányzat között (paralel kontra soros modell) másfél évtizede folyik, a feltételezett karrier molekulák közelebbi természete, működési területe a sejten belül, illetve egy szerv különböző szövetei között (például gyökérszegmentenként) eddig még nem tisztázódott. A feladat megoldása érdekében azonban lényegesen újszerű vizsgálatok nem történtek: a kísérletek túlnyomó többsége a megfelelő izotóp abszorpcióját méri a külső ionkoncentráció függvényében, s az izoterma lefutása alapján különböző affinitású mechanizmusokat különböztet meg, elvileg legfeljebb a plazmalemmán és a tonoplaszton keresztüli transzportot választva el. Az egyes szerzők a gyökér szöveti felépítését, az egyes szövetek funkcióbeli eltérését figyelmen kívül hagyják. Az egész gyökér *eredő* ionfelvételi izotermájából azonban nem vonhatók le adekvát következtetések egyetlen sejtre vagy egy-egy membránra vonatkozólag. A kinetikai mérések hasonló volta és a különböző interpretációk fő oka tehát éppen a kísérleti objektum összetettségében rejlik. A transzportfolyamatok szempontjából a gyökér heterogenitása az alábbiakra vezethető vissza:

1. A növényi sejt kompartmentizációja.

Az anyag és iontranszport számára a növényi sejt első kompartmentje a sejtfa, amely ioncserélő-kapacitása révén jelentős mennyiségű iont képes adszorbeálni, viszonylagosan feldúsítani. A sejtfaom belül találjuk a tulajdonképpeni sejtmembránt, a plazmalemmát. Az érett növényi sejt térfogatának túlnyomó részét pedig a vakuólum képezi, melyet a tonoplaszt határol. A tonoplaszt és a plazmalemma között levő vékony citoplazma réteg tehát a második, és a vakuólum a harmadik fő kompartment. Fiatal sejteknél vakuólum még nem fejlődött ki, vagy több, kis térfogatú vakuólum létezik.

2. Radiális szöveti inhomogenitás.

A környezet közvetlenül a rizodermisszel érintkezik. E sejtréteghez parenchimatikus jellegű sejtek kapcsolódnak, majd a gyökér központirészében a diffúziós barrierként jelentkező, a szállítóedény-rendszert körülvevő endodermisz található. A radiális szöveti inhomogenitással kapcsolatban az elsődleges, tulajdonképpeni ionfelvétel, és a hosszú távon történő transzport (transzlokáció) kölcsönhatásának kérdése kerül előtérbe.

3. A gyökér tengelye mentén levő szöveti különbség.

A gyökérsúcstól távolodva a sejtek életkora, differenciáltsági állapota különböző. A gyökérszegmentekkel végzett ionfelvételi kísérletek szerint a különböző szegmentek minőségileg más mechanizmusokkal jellemezhetők. [1, 3,]. Főleg a gyorsan osztódó, merisztematikus sejtekből álló gyökérszucs és az elongációs zóna, illetve a távolabbi, gyökérszőrökkel rendelkező szakaszok viselkednek eltérően.

A sejt kompartmentizációjából és a szöveti differenciáltságból eredő nehézségeket különböző módokon kísérelték meg csökkenteni:

- a) A kinetikai mérések részletesebbé tételével,
- b) a központi henger és az elsődleges kéreg elválasztása és elkülönített vizsgálatával,
- c) gyökérszegmentek vizsgálatával,
- d) raktározó szövetszeletek (parenchimatikus sejtek) iontranszportjának tanulmányozásával,
- e) szövettenyészet felhasználásával.

A szövettenyészet felhasználási lehetőségei az iontranszport kutatásában

A növényi szövettenyészet már több évtizede hasznos eszköz a kutatók kezében. A szilárd táptalajon létrehozott kallusztényészetek azonban a transzportjelenségek vizsgálatában nem váltották be a hozzájuk fűzött reményeket, elsősorban a nagy diffúziós úthossz¹ miatt.

Az utóbbi években a növényi szövettenyésztési technika rohamosan fejlődött, lehetségessé vált ún. szuszpenzió-kultúrában egyes esetekben egysejtes, az esetek nagyobb részében néhány száz — vagy néhány ezer sejtes egységekből álló tenyészeteket létrehozni, folyamatosan fenntartani, és sokoldalú kísérleti vizsgálat alá vonni.

A szuszpenziós szövettenyészet a transzportfolyamatok tanulmányozása szempontjából igen előnyös tulajdonságokkal rendelkezik:

1. Rövid diffúziós úthossz,
2. nagy fajlagos felület,
3. a kultúra egységes, gyorsan osztódó, nem-differenciálódott sejtekből áll,
4. korlátlan mennyiségben áll rendelkezésre,
5. a legkülönbélebb fajokból állíthatók elő,
6. jó reprodukálhatóság, kontrollálhatóság.

A fenti előnyök lehetővé teszik, hogy a növényi transzportfolyamatokat a régi, jól megfogalmazott szempontok, de új szemlélet alapján és egzakt körülmények között vizsgáljuk, ténylegesen új információkat nyerjünk. A legjelentősebb kutatási irányok a következők lehetnek:

1. Egysejtes szövetkultúrát felhasználva minden eddiginél részletesebb és egyértelműbben interpretálható kinetikai tanulmányok végezhetőek.

¹ A szilárd táptalajon növekvő kallusztényészetekben kompakt, több cm átmérőjű kallusztelepek jönnek létre. A nagy tömegű kallusztelep — hasonlóan a raktározó szövethez — transzportfolyamatok tanulmányozására nem, vagy alig használható a sejtrétegenként továbbhaladó, időben elhúzódó hosszútávú transzport miatt. Rendkívül kicsi ezen kallusztényészetek fajlagos felülete is, amely szintén komoly hátrányt jelent.

2. Különböző fiziológiai, morfológiai és fejlődési állapotban levő sejtek iontranszportja tanulmányozható, különös tekintettel például a vakuólumok létre vagy hiányára, vagy éppen a passzív—aktív mechanizmusokra, stb.
3. Vizsgálhatjuk, hogy hogyan jönnek *de novo* létre az érett sejtre jellemző koncentrációviszonyok, hogyan alakulnak ki a transzportrendszerek a sejt egyedfejlődése során.
4. A szuszpenzió-kultúra megfelelő kiindulópontot jelent a protoplaszt és vakuólumpreparátumok, valamint sejtmentes rendszerek előállítására és azok tanulmányozására.

A szövettenyészet iontranszportjának valamennyi tulajdonsága természetesen közvetlenül nem vonatkoztatható a gyökérre. A szövettenyészet jellegéből adódóan, leginkább a gyökér merisztematikus sejtekből álló apikális szegmentjével, vagy a raktározó szövetek parenchimatikus sejtjeivel állítható párhuzamba, de általános jellegű törvényszerűségek érvényesülése minden bizonyonnal várható gyökér-szinten is.

Az utóbbi évtizedek alatt répa és sárgarépa raktározó szövetből indukált tenyészeteken végeztek vizsgálatokat az iontranszport témakörében. Az alkáli kationok felvételével foglalkozó első dolgozatokból már kiderül, hogy a lassan és gyorsan osztódó szövetkultúrák különböző fokúan szelektívek a K^+ irányában, nevezetesen, a gyorsan osztódó szövetek erősebb preferenciát mutatnak. [11, 12, 13]. Újabban van STEVENINCK tanulmányozta az ion transzportrendszer *de novo* szintézisét répa raktározó szövetszeletekből kiindulva [15, 16]. Bár szigorúan véve a kísérleteket nem szövettenyészetben végezte, mégis úgy érezzük, a hosszú idejű kísérletek alatt a szövetben újonnan szintetizált transzportrendszer detektálhatósága, jellemzése szorosan összefügg a sejt differenciálódás kérdéseivel, és így — perspektivikusan — a szövettenyészetek segítségével tanulmányozható terület. MOTT és STEWARD rendkívül részletesen vizsgálta a *de novo* elektrolit és nem-elektrolit akkumuláció törvényszerűségeit a növekedés és fejlődés során, ugyancsak osztódó répa szövetszeleteket használva. Úgy látszik tehát, hogy nem végeztek iontranszport vizsgálatokat egyéb objektumon, mint répa, sárgarépa és articsóka raktározó szöveteiből indukált szövettenyészetben. Szuszpenzió-szövettenyészetben, mivel az csak az utóbbi években áll rendelkezésre, szintén nagyon kevés vizsgálat történt; tudomásunk szerint egy dolgozat foglalkozik juhar, bab és perje szuszpenzió-kultúra H^+ -effluxának tanulmányozásával [2].

Protoplasztok iontranszportjával kapcsolatos dolgozatot még nem közöltek, csupán egy rövid kivonat jelent meg a XII. Nemzetközi Botanikai Kongresszus anyagában, de konkrétan nem lehet tudni, hogy valóban protoplasztokon vagy csupán egyedi sejteken történtek-e a vizsgálatok (a kivonat a „free cells”-kifejezést használja) [4].

A szövettenyészeteken végzett kísérletek legfontosabb és általános érvényűnek látszó tapasztalata az, hogy a nem-differenciált, osztódó sejtek K^+ -szelektívek, és a K^+ elsődleges, regulatív szerepet játszik az érett sejtben uralkodó elektrolit és nem-elektrolit koncentrációk *de novo* beállításában.

A K^+ -felvételi mechanizmus egyes aspektusainak összehasonlító vizsgálata rizs gyökerében és rizs szövettenyészetekben

A környezeti feltételek megváltozására a növények adaptációval válszólnak. Egyes körülmények gyors megváltozását azonban a növények nem tudják megfelelően követni, ezért különféle tartósabb vagy időleges károsodást szenvedhetnek. Az egyik leggyakoribb, komoly gazdasági következményekkel járó jelenség a termofil növények hidegkárosodása. Korábbi munkák során kiderült [18, 19], és amint ez a jelen előadások egyikében is előadásra került [20], hogy a hidegstressz azonnal megnyilvánul ezen növények K^+ -felvételében és e hatás prolongálódhatik. A szövettenyészet K^+ -felvételi mechanizmusával való jobb összehasonlíthatóság érdekében röviden összefoglaljuk a termofil növények K^+ -felvételének számunkra fontos jellemzőit.

A termofil növények K^+ -felvétele a hőmérséklet függvényében minimum-görbét mutat: egy bizonyos kritikus hőmérséklet (t_k) alatt (rizs esetében (t_k) = 10–12°C) a K^+ felvétele a hőmérséklet csökkenésével növekvő tendenciát mutat; t_k fölött a K^+ felvételi sebessége növekszik emelkedő hőmérséklettel. A t_k alatti anomáliás K^+ -felvétel gátolható Ca^{++} hozzáadásával, míg a magasabb hőmérsékleteken működő folyamatra a Ca^{++} stimuláló hatással van (Viets-hatás). Az alacsony hőmérsékleten működő influx-mechanizmus érzéketlen metabolikus mérgekkel szemben, míg a Ca^{++} -aktivált folyamat gátolható, azaz a metabolizmushoz kapcsolódik.

A gyökérszegmentekkel végzett kísérletekben sikerült pontosabban jellemezni a metabolikus és nem-metabolikus K^+ -felvételi mechanizmusokat. Kimutatható volt, hogy a metabolikus felvételi rendszer a differenciálódott sejtekből, szövetekből felépülő szegmentekre jellemző, de hiányzik a merisztematikus sejtekből álló gyökércsúcsi szegmentben. A metabolizmustól független ionfelvétel megtalálható mind a differenciált, mind a fiatal, nem-differenciált szöveteknél, de utóbbi esetben nem fedi azt el a Viets-hatást mutató mechanizmus [3].

Termofil növények esetében az alacsony hőmérsékleten lejátszódó, metabolizmustól független, anomáliás ionfelvétel igen fontos szerepet játszik a növények hidegkárosodásának manifesztálódásában, mivel a sejtek felborult ionegyensúlya igen súlyos következményekkel jár a membránstruktúra további változására és általában a metabolikus folyamatokra nézve. A termofil növények nem-metabolikus K^+ -transzport mechanizmusának tanulmányozása éppen ezért nagy jelentőségű lehet a hidegkárosodás létejöttének jobb megér-

tésében. A néhány mm-es gyökércsúcsi szegmentekkel végzendő ionfelvételi kísérletek experimentális és elvi nehézségeivel szemben lényegesen megfelelőbb kísérleti objektumnak tűnik a szintén differenciálatlan, merisztematikus sejtekből álló szövettényészet. Jelen munka célja tehát kettős: egyrészt szeretnénk felhívni a figyelmet *általában* a szövettényészetre mint a transzportjelenségek egyik alkalmas objektumára, másrészt egy *konkrét* feladat tanulmányozásához járulunk hozzá a szövettényészetekkel végzett kísérletekkel. Az alábbiakban összehasonlítjuk a rizsgyökér és különböző rizs szövetkultúrák K^+ -felvételének jellemzőit, különös tekintettel a nem-metabolikus és metabolikus mechanizmusok és a hidegstressz kapcsolatára.

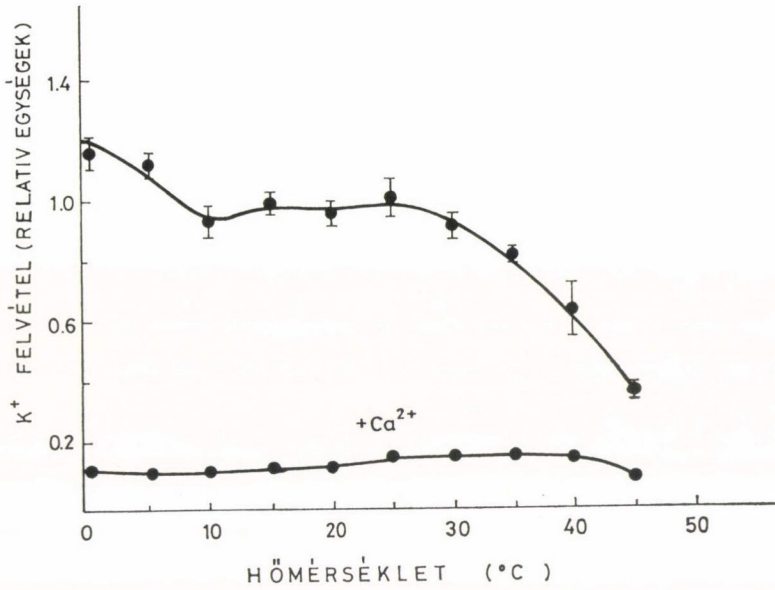
Mivel e helyen nem célunk a szövettényészetek indukálásának és fenntartásának módszertani és technikai kérdéseit taglalni, csupán a használt kultúrákra vonatkozó, legszükségesebb tájékoztató jellegű adatokat közöljük. A kísérletekben az alábbi objektumokat és módszereket használtuk:

- Rizs szuszpenzió-kultúra.* A kísérletekhez szükséges anyagot (a mintegy 8 év óta MURASHIGE—SKOOG-féle folyékony táptalajon [7] folyamatosan fenntartott kultúrát) a Szegedi Biológiai Központ Genetikai Intézetéből, Dudits Dénestől kaptuk.
- Rizs szövettényészet szilárd táptalajon.* *Oryza sativa* cvar. Dunghan Shali 1974-ből származó fertőtlenített magvaiból indukáltunk kalluszt az irodalomban leírt, rizsre alkalmazott módszer szerint [8]. A gyökér helyén képződő sárgásbarna kallusztelepet egyrészt közvetlenül ionfelvételi kísérletekre, másrészt szuszpenziókultúra indítására használtuk fel.
- Szuszenzió-kultúra* *O. sativa* cvar. Dunghan Shali-ból. Az előző pont alatt leírt kallusztelepeket folyadéktápotdatba helyeztük át, és 3-naponként cserélve a tápotdatot folyamatos rázás mellett egy hónapig tenyésztettük.
- 6–7 napos rizs növények* (*O. sativa* cvar. Dunghan Shali) *excizált gyökereivel* is elvégeztük az ionfelvételi kísérleteket.
- A K^+ felvételét általában 1 mM KCl oldatból, 86-Rb jelöléssel követtük. A kontrollkísérletek szerint a szövettényészet nem különbözteti meg a K^+ - és Rb^+ - ionokat.

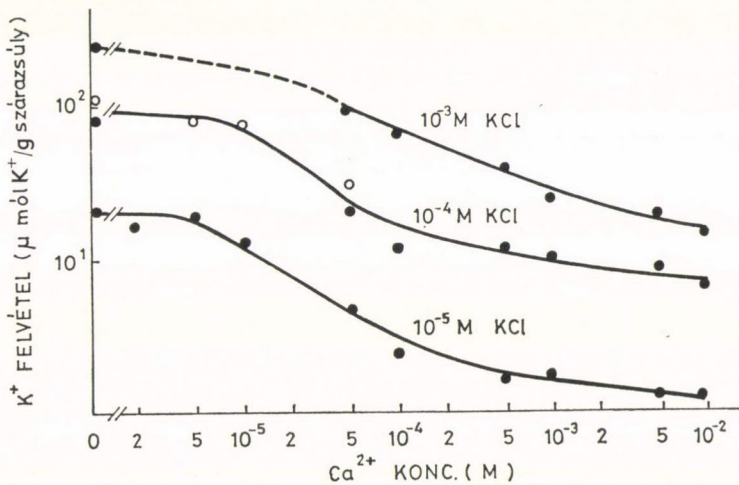
Az 1. ábra a rizs szuszpenzió-kultúra K^+ -felvételének hőmérsékletfüggését mutatja Ca^{++} jelenlétében és hiányában. Jól látható, hogy a szövettényészetben — az excizált gyökér K^+ -felvételéhez hasonlóan — megtalálhatjuk az anomáliás, negatív hőmérsékleti koeficiensű szakaszt 0 és 10 °C között, de 10 °C fölött hiányzik a Ca^{++} -mal aktiválható mechanizmus. Feltűnő, hogy 10 és 30 °C között a K^+ felvétele gyakorlatilag független a hőmérséklettől. A K^+ felvétele az egész vizsgált hőmérséklettartományban erősen gátolható Ca^{++} -mal.

A Ca^{++} gátló hatása már 10^{-5} M jelenlétében kifejezett, és széles K^+ koncentrációk mellett érvényre jut (2. ábra). A Ca^{++} által kifejtett gátlás arra mutat, hogy K^+ -felvételnek mind az anomáliás, mind pedig a hőmérséklet független szakasza passzív, de membránspecifikus jelenség.

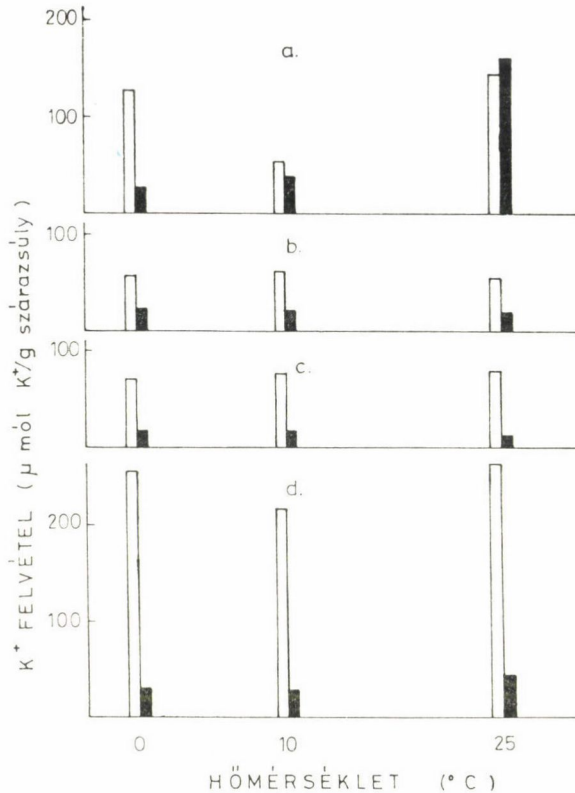
Mivel a rizs szuszpenzió-tenyészet évek óta laboratóriumi körülmények között fenntartott vonal, felmerül, hogy a pozitív hőmérsékleti koeficiensű, Ca^{++} -mal aktiválható K^+ -felvételi mechanizmus hiánya a hosszú idő alatt bekövetkezett genetikai defektusnak tulajdonítható. Ennek megvizsgálása céljából összehasonlítottuk a Dunghan Shali rizsfajtából közvetlenül indukált (1. nemzedék) kallusz, és az ebből mintegy egy hónapig fenntartott szuszpenzió-



1. ábra. Rizs szuszpenzió-kultúra K⁺-felvételének hőmérsékletfüggése. A felvételi közegben 1mM KCl, illetve 1 mM KCl + 1 mM CaCl₂ volt jelen



2. ábra. A Ca⁺⁺ gátló hatása a rizs szuszpenziókultúra K⁺-felvételére



3. ábra. A Ca^{++} és hőmérséklet hatása rizs excizált gyökér és különböző szövettenyészetek K^+ -felvételére. A világos oszlopok a Ca^{++} nélkül, a sötét oszlopok a Ca^{++} jelenlétében, 1 mM KCl oldatból történt K^+ -felvételt jelentik. a: Dunghan Shali excizált gyökér; b: Dunghan Shali-ból származó kallusz (1. nemzedék); c: Dunghan Shali-ból származó szuszpenzió-kultúra (2. nemzedék); d: az SZBK Genetikai Intézetből származó szuszpenzió-kultúra

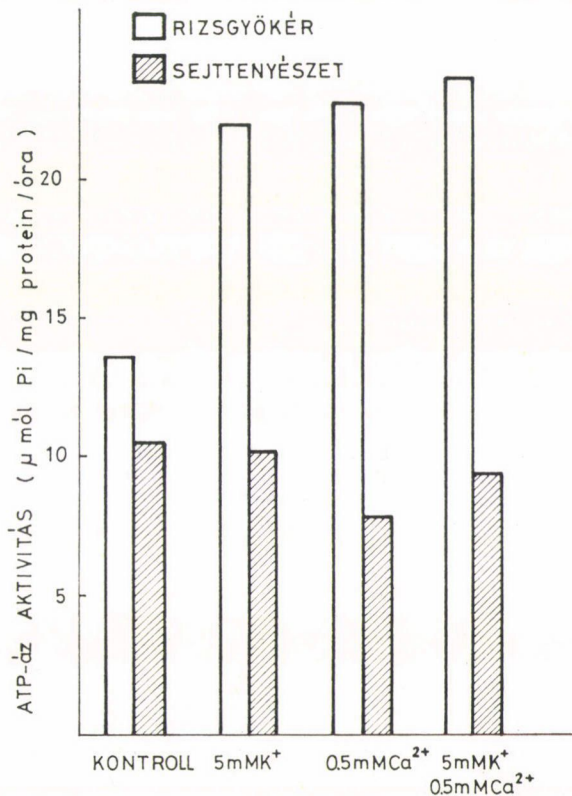
kultúra (2. nemzedék) K^+ -felvételének tulajdonságait a Genetikai Intézetből származó vonal, illetve excizált gyökerek K^+ -felvételi sajátásaival. A kísérletsorozat eredményeit a 3. ábrán foglaljuk össze. A 3/a részlet a gyökér K^+ -felvételét mutatja Ca^{++} jelenlétében és anélkül: jól látható a Viets-hatás 25 °C-on, a gátló hatás 0 °C-on, valamint a 10 °C körüli K^+ -felvételi minimum. A 3/b és 3/c ábrák a Dunghan Shali rizsfajtából eredő kallusz illetve szuszpenziókultúra K^+ -felvételét, a 3/d ábra pedig az SZBK Genetikai Intézetéből származó szuszpenzió-kultúra K^+ -felvételét mutatja.

Az összehasonlító vizsgálatokból egyértelműen következik, hogy a szövettenyészeteknél a Ca^{++} -mal aktiválható ionfelvételi mechanizmus hiánya nem a kultúrák tenyésztési körülményeiből adódó genetikai defektus következménye, hanem ontogenetikai eredetű lehet.

Ismeretes, hogy a sejtdifferenciálódás folyamán nagyszámú enzim szintetizálódik, amelyek funkciói csak az érett sejtben figyelhetők meg [10].

A K^+ -transzportrendszer is hasonlóképpen később alakul ki a sejt egyedi fejlődésben, mint arra már korábban utaltunk [15, 16]. Feltételezhetjük tehát, hogy a szövettenyészet hiányos K^+ -transzport rendszere minden valószínűség szerint a sejt differenciátlanságából adódik és proteintermészetű komponens hiányára vezethető vissza. Az állati eredetű objektumok esetében jól ismert transzportrendszer a $K^+—Na^+$ -ATPáz, de hasonló mechanizmus létezése és transzportban való részvétele a magasabb rendű növényeknél még nem bizonyított egyértelműen. Direkt korreláció a többfázisos K^+ -felvételi sebességek és a K^+ -stimulált ATPáz aktivitás között csupán a legutóbbi időben néhány gabonaféléén volt kimutatható [5], de a transzportmodellekben leírt I. és II. mechanizmusok egyikével sincs az ATPáz transzportrendszer azonosítva.

Feltételezhető volt, hogy a hiányzó Ca^{++} -aktiválta mechanizmus éppen egy $Ca^{++}—K^+$ -ATPáz. E hipotézis eldöntésére összehasonlítottuk a gyökérből és szövettenyészetből készült membránpreparátumok ATPáz aktivitását különböző körülmények között. (4. ábra). Az eredmények alátámasztották feltételezésünket: a gyökérből készült enzimpreparátum kifejezetten aktiválható K^+ -mal és Ca^{++} -mal. Ezzel ellentétben, a szövettenyészet — valószínűleg



4. ábra. Rizsgyökér és rizs szuszpenzió-kultúra ATPáz-aktivitása

mitokondriális és egyéb szennyeződésből adódó — alap ATPáz-aktivitása sem K^+ , sem Ca^{++} hozzáadásával nem bizonyult tovább emelhetőnek. A pozitív hőmérsékleti koefficiensű K^+ -felvételi rendszer tehát igen valószínűen ATPáz-mechanizmus, és így feltételezhető, hogy a Viets-hatás nem más, mint egy ATPáz-rendszer kétértékű kationnal való aktiválhatósága.

A szövettenyészet éretlen sejtjeinek K^+ -felvétele az egész vizsgált hőmérséklettartományban lényegében a metabolizmushoz (ATP felhasználásához) nem kötődő folyamat, amely Ca^{++} -mal, t_k alatt és fölött egyaránt gátolható. A t_k alatt azonban — hasonlóan a gyökér apikális szegmentjéhez — e nem metabolikus jellegű ionfelvételhez még hozzájárul az alapjaiban hasonló tulajdonságokkal bíró, de anomáliás, megnövekedett mértékű K^+ -beáramlás vagy K^+ -csere, amely a membrán hidegkárosodásának következménye. A károsodott membrán nagyobb permeabilitását a kritikus hőmérsékleten lejátszódó termotrop fázisátalakulás okozza, amely lehetséges, hogy a membránnak csak bizonyos területein következik be. A membrán struktúrájának fellazulását a Ca^{++} képes kivédeni, és mint a modellmembránokon végzett kísérletek is bizonyítják, a membrán permeabilitását alacsony szinten tartani.

Jelen előadás a növényi transzportfolyamatok bizonyos területének nem összefoglaló, lezáró jellegű ismertetését tűzte ki célul. Szándékunk az volt, hogy felhívjuk a figyelmet azokra a nehézségekre, amelyek a heterogén kísérleti alany, az excizált gyökér tanulmányozásakor adódnak, de amelyek új objektum vagy módszer alkalmazásával bizonyos mértékig lecsökkenthetők. Az új objektum — a szövettenyészet, és különösen a szuszpenzió-kultúra — a transzportfolyamatok eddig még fel nem tárt területeire enged bepillantani.

IRODALOM

1. ESHEL, A., Y. WAISEL: *Physiol. Plant.* **28**, 557—560 (1973).
2. FISHER, M. L., P. ALBERSHEIM: *Plant Physiol.* **53**, 464—468 (1974).
3. HANDLEY, R., A. METWALLY, R. OVERSTREET: *Plant Physiol.* **40**, 513—520 (1965).
4. HELLER, R., C. GRIGNON, A. M. PENNARUN: XII. International Botanical Congress (Leningrad), Abstracts **2**, 447 (1975).
5. LEONARD, R. T., T. K. HODGES: *Plant Physiol.* **52**, 6—12 (1973).
6. MOTT, R. L., F. C. STEWARD: *Ann. Bot.* **36**, 621—639 (1972).
7. MURASHIGE, T., F. SKOOG: *Physiol. Plant.* **15**, 473—497 (1962).
8. NISHI, T., Y. YAMADA, E. TAKAHASHI: *Nature* **219**, 508—509 (1968).
9. NISSEN, P.: *Physiol. Plant.* **28**, 113—120 (1973).
10. OBROUCHEVA, N.: in *Development and Function of Roots*, p. 279—298 (Ed. Torrey, J. G., D. T. Clarkson). Academic Press (1975).
11. SMITHERS, A. G., J. F. SUTCLIFFE: *J. exp. Bot.* **18**, 752—757 (1967).
12. STEWARD, F. C., F. K. MILLAR: *Symp. Soc. Exp. Biol.* **8**, 367—393 (1954).
13. SUTCLIFFE, J. F., E. R. COUNTER: *Nature* **183**, 1513—1514 (1959).
14. TORII, K., G. G. LATIES: *Plant Physiol.* **41**, 863—870 (1966).
15. van STEVENINCK, R. F. M.: *Physiol. Plant.* **27**, 43—47 (1972).
16. van STEVENINCK, R. F. M., M. E. van STEVENINCK: *Physiol. Plant.* **27**, 407—411 (1972).
17. WELCH, R. M., E. EPSTEIN: *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **61**, 447—453 (1968).
18. ZSOLDOS, F.: *Plant and Soil* **37**, 469—478 (1972).
19. ZSOLDOS, F., B. KARVALY: *Experientia* **31**, 75—76 (1975).
20. ZSOLDOS, F., B. KARVALY: A VI. Membrán-Transzport Konferencia anyaga, Tihany (1976).