

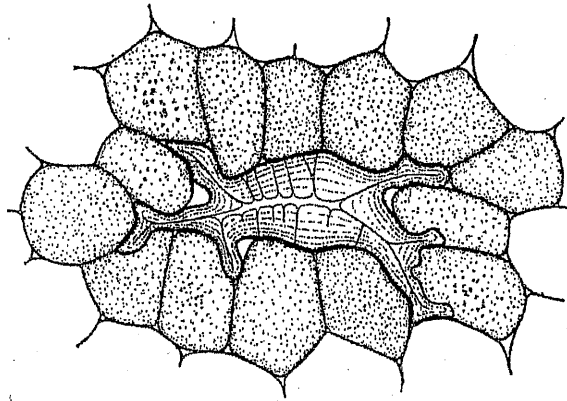
Papp Mária

# A növényi sejt

DEBRECENI EGYETEM

*Papp Mária*

# A növényi sejt



Debreceni Egyetemi Kiadó  
Debrecen University Press  
2010

Készült a Debreceni Egyetem Növényteni Tanszékén

Lektorálta:

*Baloghné Nyakas Antónia*  
egyetemi docens

*Utánnymás*

© Papp Mária, 2010.

© Debreceni Egyetemi Kiadó Debrecen University Press, 2010.  
beleértve az egyetemi hálózaton belüli elektronikus terjesztés jogát is.

ISBN 978 963 473 241 9

Kiadta: a Debreceni Egyetemi Kiadó Debrecen University Press

Felelős kiadó: Dr. Virágos Márta főigazgató

Felelős szerkesztő: Bálint Ágnes

Készült: a DE sokszorosítóüzemében, 2010-ben

Terjedelem: 11,44 A/5 ív

10-192

# TARTALOM

## Bevezetés

1. A NÖVÉNYI SEJT ÁLTALÁNOS JELLEMZÉSE.....	2
1.1. Bevezetés.....	2
1.2. A sejtek mérete és alakja.....	3
1.3. Általános felépítés.....	7
1.4. A sejtek vizsgálatának legáltalánosabb módszerei.....	15
1.4.1. Mikroszkópia.....	15
1.4.2. Differenciálcentrifugálás.....	17
2. A PLASZTISZRENDSZER.....	19
2.1. Proplasztiszok és az etioplasztiszok.....	19
2.2. Leukoplasztiszok.....	22
2.2.1. Amiloplasztiszok.....	23
2.2.2. Olaioplasztiszok és proteínoplasztiszok.....	27
2.3. Kromoplasztiszok.....	27
2.4. Kloroplasztiszok.....	29
2.4.1. Az endoszimbionta elmélet.....	29
2.4.2. Fotoszintetizáló prokarióták.....	30
2.4.3. Fotoszintetizáló eukarióták.....	35
2.4.4. A kloroplasztiszok vegyületei.....	51
2.5. A plasztiszok sokszorozódása.....	59
2.6. A variegáció.....	61
3. A VAKUOLÁRIS RENDSZER.....	63
3.1. Lebontó vakuólumok.....	65
3.2. Felhalmozó vakuólumok.....	66
3.3. Vegetatív vakuólumok.....	67
3.4. Sejtnedv anyagok.....	68
4. A SEJTFAL.....	79
4.1. A sejtfal anyagai.....	82
4.1.1. Mátrix anyagok.....	83
4.1.2. Vázanyag.....	87
4.1.3. Inkrusztálódó anyagok.....	91
4.1.4. Adkrusztálódó anyagok.....	95
4.1.5. A sejtfal strukturális és funkcionális egység.....	99
4.1.6. Az algák sejtfalanyagai.....	99
4.2. <i>De novo</i> sejtfalképződés.....	101
4.3. A plazmodezmoszok.....	106

4.4. A sejtfalvastagodás.....	117
4.5. A sporoderma .....	124
<i>Irodalom</i>	

A fedőlap ábrája Gassner alapján készült. Az olajbogyó mezokarpiumából mutat  
sejteket

## Előszó

*Az első éves biológiát tanuló egyetemi hallgatók számára a növénysszervezetten kötelező tárgy. Az utóbbi évtizedekben csökkentett óraszám ellenére, a kurzus a növényvilág nagyobb taxonjainak szervezeti felépítésétől nem tekinthet el. A telepszerveződést, a szövetek és a szervek általános sajátosságait, és azoknak a valóságban megfigyelhető sokféleségét kell, hogy bemutassa mind filogéniai mind ontogéniai aspektusokból. Ennek teljesítése nem lehetséges alapvető sejtteni ismeretek nélkül. Ezért szerepel a növényi sejtten a kurzus bevezető előadásain, és kerül jegyzet formájában is a hallgatóság kezébe. Nem titkoljuk azt a tapasztalatunkat sem, hogy a későbbi sejtekkel kapcsolatos kurzusokon a növényi sejtstruktúrák tárgyalása háttérben marad.*

*A sejtekkel kapcsolatos ismeretanyagunk az utóbbi évtizedekben óriásit változott. Az elektronmikroszkópia és az ultracentrifuga biológiai alkalmazása megsokszorozta a tudásanyagot. A sejtekben lejátszódó biológiai folyamatok is új megvilágításba kerültek, nem is említve a genetika terén született eredményeket. Új, funkcionális központú sejttel foglalkozó tudomány született, a sejtbiológia. Jelen jegyzet nem vállalhatja fel, nem is törekszik arra, hogy átfogóan bemutassa, akár csak a növényi sejttel kapcsolatos ma már nagyobb részt a molekuláris biológia tárgykörébe tartozó ismereteket. Ezt a feladatot meghagyja az egyetemi képzésbe később illeszkedő más kurzusoknak, szakterületeknek. Csupán azokat az alapvető, elsősorban a struktúrára vonatkozó ismereteket foglalja össze, amelyek nélkülözhetetlenek a növénysszövettani és szervezettani tanulmányokhoz. Az első fejezet áttekintő, tömör sejtkepe után a növényi sejtekre jellemző sejtelemeket, a plasztiszokat, vakuólumokat és a sejtfalet tárgyalja részleteiben.*

*Debrecen, 2004. április*

# 1. A NÖVÉNYI SEJT ÁLTALÁNOS JELLEMZÉSE

## 1.1. Bevezetés

Ha egy zoológus fénymikroszkópban növényi szöveteket vizsgál, első látásra az tűnik fel, hogy a növényi sejtek milyen kontúrosak és sokszor milyen üresek. Nyilvánvaló, hogy a növények táplálkozása és rögzített életmódja más sejt és szövet struktúráját igényel. Ennek legszembevetőbb jelei a határozott, jól látható sejtfa és a sejteket sok szövetben majd teljesen kitöltő központi vakuólum. Mindezek mellett több olyan szövet is van, ahol csak sejtfa van, a protoplazma a váz létrehozása után elpusztul. Ilyen üres sejteket tartalmazó szövethez kötődik a sejt szerkezet felfedezése is. Robert Hooke 1665-ben saját készítésű kezdetleges mikroszkópjában paraszövet vékony metszetén észlelt először sejteket. Valójában parásodott sejtfa vonalait látta egy holt sejtekből felépülő bőrszövet típusban.

A növények és más élőlények közötti különbségek a legkisebb önálló működést mutató felépítő egységig, a sejtig visszavezethetők. Ha a növények sejtjeit összevetjük a sejtalkotók szintjén pl. az állatok testét felépítő sejtekkel, a következő kiemeléseket tehetjük a növényi sejt jellemzésére:

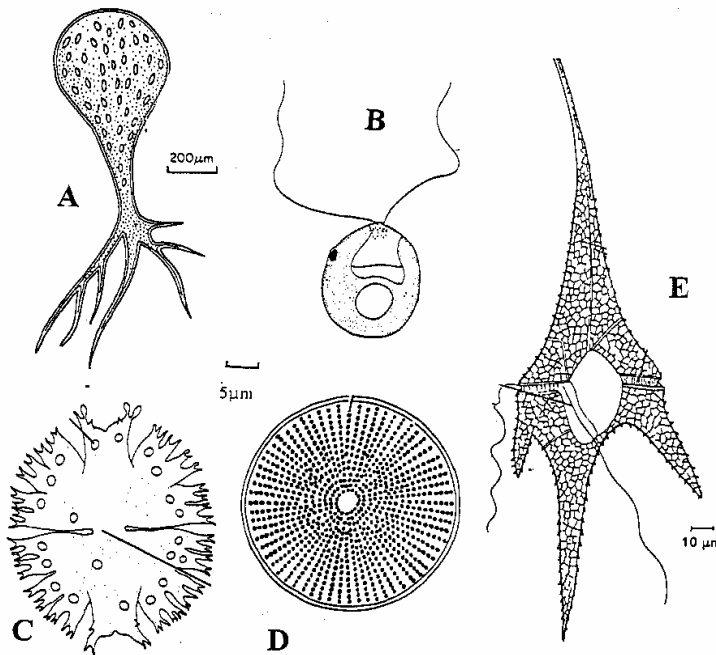
- A növényi sejt protoplaszton kívüli része a szénhidrát dominanciájú sejtfa. Ennek megfelelően a növényi test „extracelluláris” rendszere a sejtfa-rendszer, a közöttük kialakuló sejtfa közötti járatokkal együtt (az apoplaszt).
- Az elhalt sejtek után visszamaradó sejtfa a test felépítésén túl részt vesz a működésében is.
- A vékonyfalú sejtek közötti membránnal borított plazmafonalak (plazmodezmoszok), a növényben a sejtek individualitását csökkentik, ún. szupracelluláris organizációt (szimplasztot) hoznak létre.
- Az autotróf táplálkozásnak megfelelően általánosak a sejtekben a plastiszok. A fotoszintézis biokémiai folyamatát megvalósító kloroplastiszokon kívül más fiziológiai folyamatok színteréül szolgáló plastiszok is vannak. Ezért plastisz rendszerről beszélünk.
- A növények testfelépítésére jellemző további kulcselem a sejtekben kifejlődő sokféle vakuólum. A vakuólumok hozzájárulnak a sejtek

növekedéséhez és tartásához. A tápanyagfelvétel közvetett irányító tényezői, mindezek mellett az anyagcsere sokszínű, mobilis depói.

- Az ergasztikus testek (zárványok) a növényi sejtek egy vagy kevés féle anyagból felépülő, belső biológiai strukturáltságot nem mutató testeik. Egy részük a vakuoláris és a plasztisz rendszer tagja. Raktározott anyagokból, végtermékekből, melléktermékekből, továbbá kellően nem ismert szerepű anyagokból állnak.
- A hajtásos növények sejtjeiben osztódáskor a mikrotubulusokat szervező központ (MTOC - mikrotubulus organizációs centrum) mellett nem jelenik meg centriólum, mint az állati sejtekben.

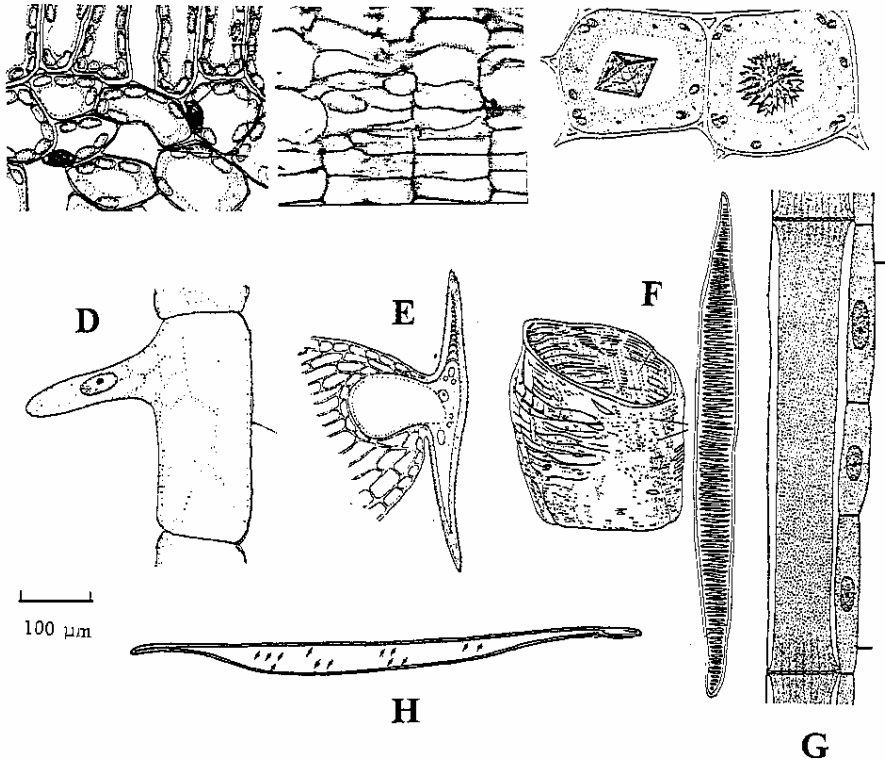
## 1.2. A sejtek mérete és alakja

A sejtek igen nagy változatosságot mutatnak e tekintetben (1. és 2. ábrák)



1. ábra. Néhány sejtalak és méret a *Protista* egysejtű algák közül. A) *Botrydium granulatum* nevű sárgásmoszat szokatlan alakú nagy sejtje, sok sejtmmaggal, B) jóval kisebbek a *Chlamydomonas* fajok (zöldmoszatok). C) *Micrasterias* – zöldmoszat, D) *Coscinodiscus* kovamoszat, E) *Ceratium* barázdásmoszat, sejtjének felszínét cellulóz lemezek borítják

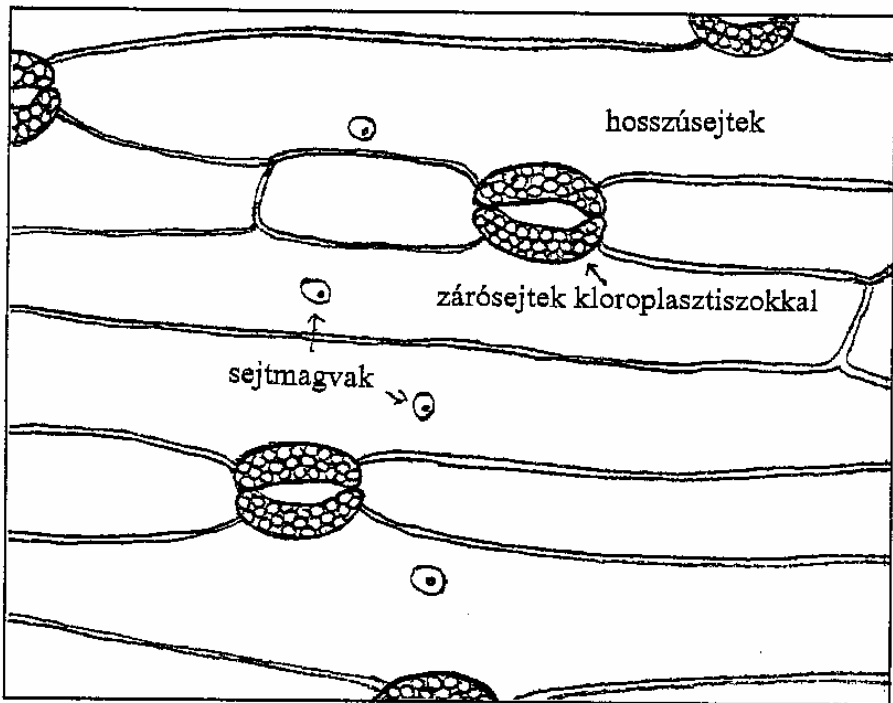
Ha a jelenlegi evolúciós szemléletünk szerint a növények korábbi evolúciós stációinak megfelelő formákat megtestesítő fotoszintetizáló monerák és protisták világába is betekintjük, a skála még szélesebb. Egyes kékbaktériumok (cianobaktériumok) sejtjei nanométeres nagyságrendűek. Az eukarióta algák egyes sejtjei néhány millimétert is elérhetnek. A sárgásmoszatokhoz tartozó egysejtű *Botrydium* faj szabad szemmel is megfigyelhető. A zöldmoszatok közül a *Chara* nemzetség (csillárkamoszat) internodiális sejtjei néhány centiméteresek is lehetnek.



2. ábra. Sejtformák a növényi szövetekből. A) Asszimiláló alapszövet a levélből. Oszlopos és szivacsos alapszöveti sejtek. B) Parásodott sejtfalvázakból álló másodlagos bőrszövet, üres sejtekkel. C) Kristálytartó sejtek kalcium oxalát kristályokkal. D) Gyökérszőr sejt. E) Komló kapaszkodó szőrsejtje az epidermisz emergenciáján (kitüremkedésén). F) Trachea tag és tracheida a faszövetből. G) Rostacsótag három kísérősejttel a háncsszövetből

A telepet alkotó sejtek általában nagyobbak a szövetek sejtjeihez képest és természetesen kisebb méretbeli variációt mutatnak egy egyeden belül mint a szövetes testben.

A kormofitonoknál (a hajtásos növényeknél, 2. ábra, 1. és 2. táblázatok) az osztódószövet sejtjei a legkisebbek, többségük legnagyobb kiterjedése csupán néhány mikrométer. A differenciálódott (érett) sejtek zöme 10 és 150 mikrométer közé esik legnagyobb átmérőiket tekintve, de több centiméteres sejtek is előfordulnak (a textilipari alapanyagként hasznosított rostok, szállítószöveti elemek, tejedények, bélszöveti sejtek stb.).



3. ábra. Egy *Iris* (nőszirm) faj epidermisz szövete, bemutatva, hogy egy szövet különböző alakú és méretű sejtéből is állhat. A nagy és hosszú sejtek között kicsi szembeforduló babszem alakú sztóma zárósejtek láthatók, kloroplasztiszokkal

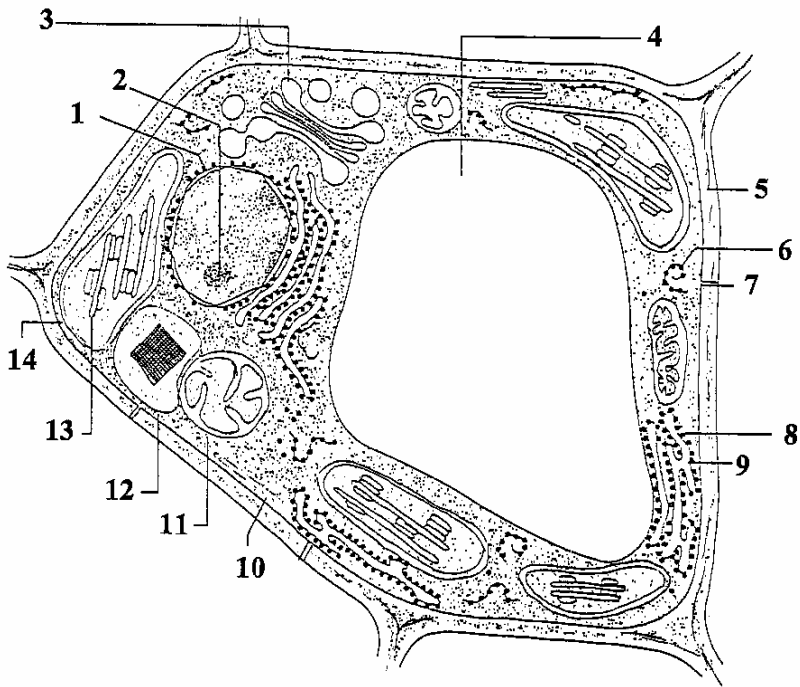
kender-háncsrost sejt tyúktojás sárgája	<b>centiméter</b> hossz 6 cm átmérő 3 cm
csalán szőrsejt békapete, halpete	<b>milliméter</b> hossz 1-2 mm átmérő 1 mm
	<b>mikrométer</b>
emberi petesejt	átmérő 100 $\mu\text{m}$
<b>tipikus növényi sejt</b>	<b>10-150 <math>\mu\text{m}</math></b>
tipikus állati sejt	1-30 $\mu\text{m}$
kloroplasztisz	2-10 $\mu\text{m}$
mitokondrium	1-5 $\mu\text{m}$
<i>Anabaena</i> (cianobaktérium)	5 $\mu\text{m}$
<i>Escherichia coli</i>	1 $\mu\text{m}$
	<b>nanométer</b>
nagyobb vírusok	100 nm
riboszómák	25-30 nm
sejtmembrán (vastagság)	7-10 nm
DNS dupla helix (átmérő)	2 nm
hidrogén atom	0,1 nm

$$1 \text{ méter} = 10^2 \text{ cm} = 10^3 \text{ mm} = 10^6 \mu\text{m} = 10^9 \text{ nm}$$

1. táblázat. A sejtméret tanulmányozása során használt mértékegységek és alkalmazásuk az élővilágból vett ismert példákra

### 1.3. Általános felépítés

A fentiek után ismertetünk egy átlagos növényi sejtet, mint modellt, az egyes kompartmentek (reakcióterek) és más sejtelemek struktúrájának és funkcionális szerepének érintőleges bemutatásával (4. ábra). Lássuk meg az áttekintés modell jellegét! A modellsejt az a sejt, amelytől egy növény telepének vagy szövetének kiválasztott sejtje vagy a szaporító sejtje biztosan eltér valamiben. Az eltérés megnyilvánulhat mint láttuk méretben és alakban, a sejtalkotók számában, vagy azok ontogéniai fejlettségében. Ritkábban egy-egy sejtalkotó teljes hiányában, pl. a gyökérsejtben ritkán vannak kloroplasztiszok, a rostacső-tagoknak nincs sejtmagja, a hímivarsejtnek nincs sejtfala stb. Mindez a sejtfejlődés differenciálódási folyamatainak az eredménye (2. táblázat).



4. ábra. A növényvilágban jellemző általános sejtkep. 1. sejtmag, 2. sejtmagvacska, 3. diktioszóma, 4. központi vakuólum, 5. sejtfal, 6. polyszóma, 7. plazmodezmosz, 8. durva felszínű endoplazmatikus retikulum, 9. riboszóma, citoszól, 11. mitokondrium, 12. peroxiszóma, 13. kloroplasztisz, 14. plazmalemma

<i>SEJT TÍPUS</i>	<i>MÉRET</i>	<i>ALAK</i>	<i>FUNKCIÓ</i>	<i>SPECIALIZÁCIÓ</i>
<b>hajtáscsúcsból vagy gyökércsúcsból</b>	Néhány mikrométer	Izodiametrikus	osztódás	differenciálatlan
<b>epidermisz alapsejt</b>	40x140x15 $\mu\text{m}$	téglatest	védelem	proplasztiszok, leukoplasztok, nagy vakuólum, speciális külső sejtalfelület
<b>epidermisz mirigy sejt</b>	40 $\mu\text{m}$ átmérő	szferikus	kiválasztás, védekezés	sűrű ER, proplasztok/
<b>asszimiláló alapszöveti sejt</b>	40x40x150 $\mu\text{m}$	oszlopszerű, lekerekített sarkokkal	fotoszintézis	sok kloroplaszt, vékony sejtfa, nagy vakuólum
<b>gyökérszőrsejt</b>	50x50x5000 $\mu\text{m}$	ujjszerűen kitüremkedő hosszú sejt	víz és a sók felvétele	vékony sejtfa, nagy központi vakuólum, sok diktioszóma/
<b>tracheida</b>	20 $\mu\text{m}$ átmérő, 120 $\mu\text{m}$ hossz	cilindrikus, végein kihegyesedő	tápladék szállítása	vastag speciális sejtfa ligninnel, a protoplazma hiánya
<i>NÉHÁNY SEJT A VIRÁGBÓL:</i>				
<b>szíromlevél egy sejtje</b>	átlagos sejt méretet képviselnek	izodiametrikusak vagy kicsit megnyúltak	a megporzás segítése, védelem	vékony sejtfa, színes sejtmedve, esetleg kromoplasztiszok
<b>nektárium sejt</b>	átlagos sejt méretet képviselnek	izodiametrikusak	kiválasztás, rovarok vonzása	vékony sejtfa, sok diktioszóma
<b>mikrospóra a portokból</b>	átlagos vagy annál nagyobb méret	kerekded	hím gametofiton nemzedék kialakítása	vastag, karakterisztikus sejtfa, differenciálatlan protoplazma, kis sejtfa

2. táblázat. A hajtásos növények szöveteiből kiemelt néhány sejt típus bemutatása

Egy differenciálatlan (pl. osztódószöveti sejt, zigóta, spóra) és egy érett, szövetelemmé differenciálódott sejt közötti különbséget a főbb sejtalkotók relatív térfogatát tekintve a 3. táblázatban foglaltuk össze.

kompartment	fiatal sejt	érett sejt
<b>nukleusz</b>	32,4 %	0,3%
<b>vakuólumok</b>	4,93%	83,3%
<b>mitokondriumok</b>	5,58%	1,01%
<b>plasztiszok</b>	3,72% (proplasztisz)	3,16% (kloroplasztisz)
<b>diktioszómák</b>	0,40%	0,04%
<b>citoszól</b>	52,9%	12,1%

3. táblázat. A sejtalkotók relatív tömege egy fiatal (differenciálatlan) és egy érett fotoszintetizáló sejtben (Mauseth nyomán)

A növények sejtjeit különböző vastagságban **sejtfal** borítja (4. fejezet). A sejtfalától megfosztott sejt a **protoplaszt** (laboratóriumi termék, kísérleti „test”). A protoplaszt membránnal határolt **protoplaszma**. A határoló membrán neve **plazmalemma**. A protoplaszma tovább tagolható a **nukleuszra** (sejtmagra), a **plasztiszokra**, a **mitokondriumokra**, a **citoplazmára**, és benne a sejtnedvet tartalmazó **vakuólumra** vagy vakuólumokra (3. fejezet).

A sejtes szerveződésben alapvető a membránok jelenléte. Különösen az eukarióta sejtekben, ahol éppen a membránok kompartmentalizáló (elhatároló) szerepe, a sajátos belső membránrendszer kialakulása volt az előrevivő evolúciós lépés. Membránnal (membránokkal) körülvett sejtalkotók, kompartmentek alakultak ki.

A reakcióterek elkülönülésével és a membránfelületek megnövekedésével a biokémiai folyamatok célzott, gyors, membránhoz kötött megvalósulása vált lehetővé. Ez a sejtstruktúra jól bevált az élővilágban. Ezt bizonyítja, hogy napjainkra a bioszférában az eukarióta sejtekből felépülő élőlények vannak jelen nagyobb faj- és egyedszámban, és a fejlődés az eukariótákon belül inkább a multicellularitásban

gyökerező differenciálódásban mutatkozik meg, mint az eukarióta sejt alapvető struktúrájában jelentkező változásokban.

A plazmalemma és a tonoplaszt (a vakuólumok határmenbránja), valamint a kompartmentek membránjainak alapfelépítése megegyezik. Szerkezetük kettős lipid rétegen alapul, integrális és perifériális partikulumokkal. A közös alapfelépítésen túl helyzetüknek és funkciójuknak megfelelően más-más molekulák, elsősorban más-más fehérjék dominálnak. Mások a fehérjék (elsősorban enzimek) az aktív anyagtranszportot bonyolító tonoplasztban és a plazmalemmában, mint a fotoszintézis membránjában, a szintestek belsejében. A membránok a lipid molekulákban is különbözhetnek (lásd később pl. a kloroplasztiszoknál). Ennél fogva az egyes membránok jól azonosíthatók. Mindemellett a különböző funkciójú biológiai membránok vastagsága is eltérő lehet. A plazmalemma a legvastagabb. Ez a külső (extracelluláris-E) membránfélben ill. membránfélen elhelyezkedő partikulumok nagyobb számának és méretének a következménye. E különbségek mellett, az eukarióta sejt valamennyi membránja, kivéve a mitokondriumok és a plasztiszok belső membránjait, egy eredetüket tekintve összetartozó, kapcsolódó, kiterjedt membránrendszer, az **endomembrán** része.

A **citoplazma** oldható fázisa a **citoszól**, amely a víz, szerves ionok, oldott gázok, enzimek, szubsztrátok, köztes termékek, metabolitok, riboszómák, és végsősoron a kompartmentek közege. Viszkozitásának szabályozásában a vázstruktúráknak, a **citoszkeletonnak** van elsődleges szerepe. A vázstruktúra elemei a 4-7 nanométer átmérőjű **mikrofilamentumok**, a 8-12 nanométeres **átmeneti filamentumok**, továbbá a 20-25 nanométer átmérővel jellemezhető **mikrotubulusok**. Spirál mentén aktin ill. tubulin fehérjemolekulákból dinamikusan építkeznek (növekednek) és rövidülnek (vagyis depolarizálódnak). Ezek a fehérjeszálak rögzítik, mozgatják a **kompartmenteket**. Közreműködnek a mitózisban, meiózisban, és a sejtalképzésben is.

A **sejtmag** a protoplazma legnagyobb kompartmentje. A két, pórusokkal áttört borító membránjából a külső, citoplazma felé néző, folytonos az ER-al. Megkettőződő és kromoszómákká tömörülő DNS állománya biztosítja a genetikai információ átadását a sejt számban gyarapodó szövetekben, és szaporító sejtek képződésekor a következő nemzedék felé. A sejtciklus interfázisában pedig fehérjék kódolásán keresztül meghatározója a sejt életfolyamatainak. A növényi sejtek

magjaiban gyakori az endoreduplikáció, amely során a mag többször végigmegy a sejtciklus DNS szintézis szakaszán, anélkül, hogy ezt mag-ill. sejtosztódás követné (4. táblázat). Ezért ezek a sejtmagok nagyobbak lesznek az átlagosnál. Egyes szerzők szerint az érett sejtek akár 80 %-át is kiteheti az ily módon megnagyobbodott sejtmagú sejtek száma egy növényben. Intenzív metabolizmusú szövetek sejtjeiben gyakrabban fordul elő, pl. mirigysejtekben. Feltételezhető, hogy a gének két kópiája nem képes elég gyorsan elég messenger RNS-t termelni az ilyen aktív sejtek számára. Ezekben a sejtekben több a riboszóma is és nagy mennyiségű fehérje produktum mutatható ki bennük. Az endoreduplikáció mellett a gén amplifikáció is előfordul a sejtmagvakban. Ez hasonló jelenség az endoreduplikációhoz, de csak néhány génre terjed ki a replikáció. Azokra a génekre, amelyek az éppen nagyobb mennyiségben szükséges anyagot kódolják, pl. fehérjegazdag magvak fejlődésekor a tápszövet sejtjeiben a sejtmag raktározott fehérjéket kódoló génjeiből kópiák sokszorososa jelenik meg.

Növényfaj	szövet	endoreduplikáció foka
<i>Carex hirta</i>	a portok tapétum sejtjei	8
<i>Viola declinata</i>	elaioszóma sejtek	16
<i>Cucumis sativus</i>	portok szőrök	64
<i>Papaver rhoeas</i>	antipodiális sejtek	128
<i>Triticum aestivum</i>	antipodiális sejtek	196
<i>Corydalis cava</i>	elaioszóma	512
<i>Geranium phaeum</i>	integumentum	512
<i>Phaseolus vulgaris</i>	embrió szuszpenzor	2 048
<i>Scilla bifolia</i>	elaioszóma sejtjei	4 096
<i>Phaseolus coccineus</i>	az embrió szuszpenzora	8 192
<i>Arum maculatum</i>	endospermium hausztóriuma	24 576

4. táblázat. Példák az endoreduplikációra. A számok a  $2n$ -hez viszonyított sokszorozódások (Mouseth nyomán)

Jellegzetesen növényi sejt-kompartmentek a **plasztiszok**. Részletes bemutatásukra a 2. fejezetben kerül sor.

A **mitokondriumok** néhány mikrométeres nagyságrendű gömbölyded vagy nudli alakú kompartmentek. Kettős borító membránjuk van, akárcsak a plasztiszoknak, saját DNS-el és fehérjeszintetizáló rendszerrel rendelkeznek, amelyek az endoszimbionta eredetükre utalnak. Betüremkedő belső membrán felszínei a sejtlégzés (ATP termelés) színterei.

Az **endoplazmatikus retikulum (ER)**. Az eukarióta sejtek citoplazmáját átszövő, kiterjedt, szűk tereket és csatornákat közrezáró membrán rendszer. Lapos membrán pár hálózata több helyen tubuláris hálózatba megy át. Fizikailag folytonos rendszert alkot a sejtmagot határoló külső membránnal, valamint a diktioszómákon keresztül a plazmalemmával. A plazmodezmoszokon keresztül sejtről sejtre húzódik. Különbféle metabolitokat (elsősorban nagyobb molekulákat, pl. fehérjéket) közvetít vagy tárol. Citoplazmával érintkező riboszómákkal borított felszínei (durva ER) a fehérjeszintézis helyei. A **riboszómák** nem membrán struktúrák, hanem makromolekulák csoportjai. Három molekula riboszómális RNS-ből és kb. 50 féle proteinből asszociálódó 30 nm körüli molekulakomplexek. A citoplazmában szabadon is előfordulnak, vagy messenger RNS molekulákhoz kapcsolódva **poliszómákat** alkotnak. A sima ER felszín részletek a lipid szintézisben, ezzel a membránok felépítésében is elsődleges szerepet játszanak. Azokban a sejtekben, ahol zsírszerű anyagok, mint olajok, viasz, kutin, illatanyagok stb. termelődnek ill. halmozódnak fel, nagyobb kiterjedésűek. Raktározáskor egy-egy kisebb felület a felhalmozás miatt megduzzad, majd, mint raktározó test kiszakadhat a hálózatból. Így keletkeznek a zsírokat, olajokat esetleg lipázokat is tartalmazó **szferoszómák**.

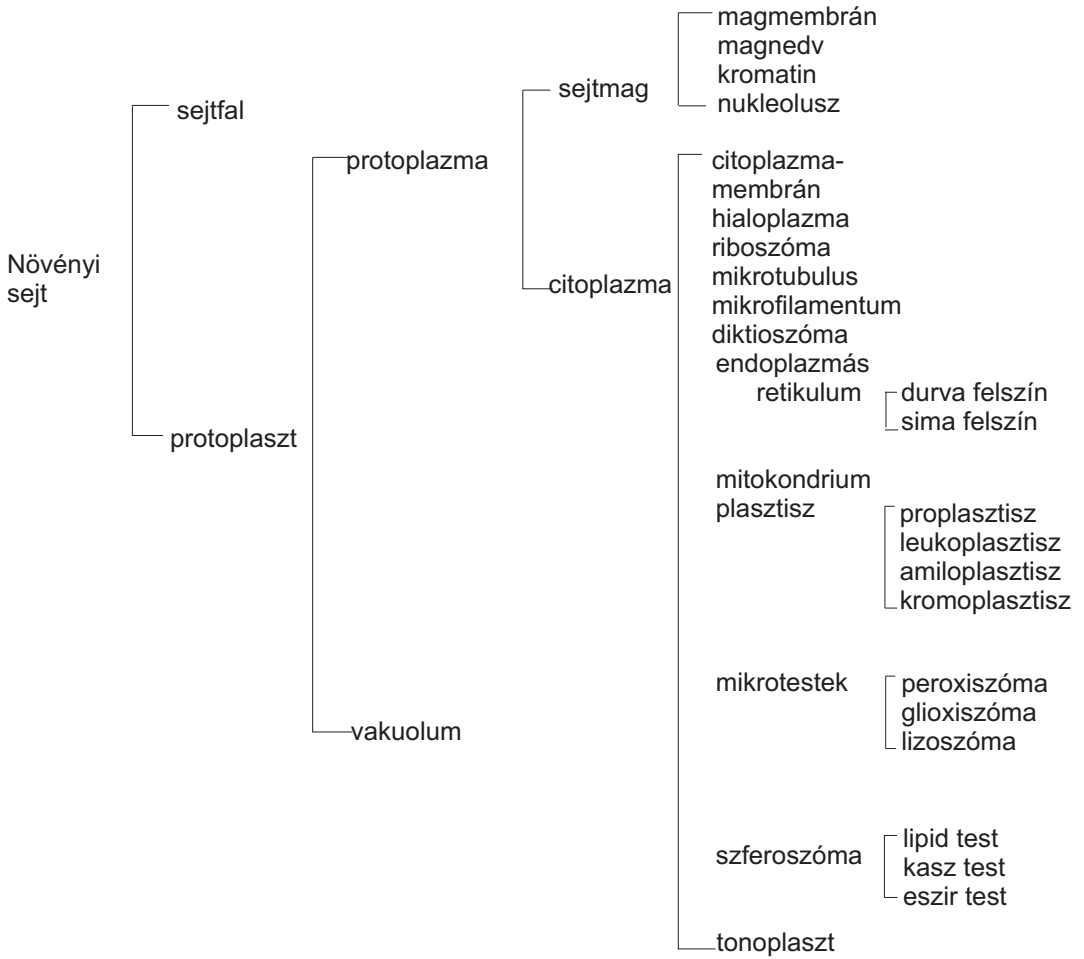
Az ER-ből származnak a **diktioszómák** (az állati sejtek Golgi készülékeinek megfelelő kompartmentek). 3-12 egymással párhuzamos lapos membránsákból állnak. A membránsákok széleiről, de leginkább a keletkezési helyétől, az ER-től legtávolabb eső lapos vezikulumról folyamatosan kisebb vezikulumok fűződnek le. Ezek ER-ből származó, de kémiailag módosított vagy átalakított molekulákat tartalmaznak, főleg glikoproteineket. A sejt megfelelő membránstuktúráival egyesülhetnek, ezzel biztosítják azok membránfelületének növekedését is. A plazmalemma felülete is így gyarapszik, amellet, hogy a hólyagok tartalma exocitózissal kiválasztódik, vagy szubsztrátként szolgál a sejtfal létrejöttéhez, vastagodásához vagy más jellegű differenciálódásához. Az állati sejtekben megfigyelhető diktioszóma aggregáció (azaz a Golgi

apparátus) csak ritkán figyelhető meg növényi sejtekben. Egyetlen példa erre a gyökérszőr sejtek, ahol valamennyi diktioszóma az intenzív növekedésű (plazmalemma felületet és sejtfalat nagy sebességgel képző) sejt apikális végébe csoportosul. A diktioszómák sejtenkénti igen nagy számára szintén a gyökér szolgáltató példát. A mucint termelő gyökérsüveg sejteiben 800 körüli a diktioszómák száma.

A **mikrotestek** 0,5 és 1,5 mikrométer közé eső membránnal határolt kompartmentek, amelyek nehezen azonosíthatók. Nincsenek minden sejtben. Két típusuk, a peroxiszómák és a glioxiszómák egyre jobban ismertek. A **peroxiszómák** az asszimiláló alapszöveti sejtekben a kloroplasztiszok közvetlen közelében figyelhető meg. Egy membránnal határoltak. Nincsenek bennük riboszómák és DNS. A fotorespiráció helyei (a fotorespiráció a C<sub>3</sub>-as növények fotoszintetizáló sejteiben erős fényben végbemenő oxidáció, amelyet a fotoszintézis határfokát csökkentő folyamatként értelmeznek). A fotoszintézisben keletkező, a membránok stabilitására veszélyes hidrogén peroxidot e sejt szerv kataláz enzimjei közömbösítik, vízzé és oxigénné alakítják. Más szövetek sejteiben a zsírsavak és aminosavak bontását végzik. Valószínű az ER-ből keletkeznek. A **glioxiszómákat** ez ideig csak zsír és olajtartalmú magvak raktározó szövetéből ismerik. Enzimjeik a zsírok és olajok cukorra alakítását végzik a glioxalát ciklusban. Kataláz enzim aktivitásuk szintén jelentős.

További sejtalkotók az **ergasztikus testek** vagy **zárványok**. Nem minden sejtben jelennek meg. Változatos méretű, nem feltétlenül membránnal határolt, gyakran egyféle anyagból felépülő cseppek, félszilárd vagy szilárd testek. Anyagaikat tekintve állhatnak szénhidrátokból, fehérjékből, zsírmolekulákból, kiválhatnak zárványként tanninok, fenolok stb. Gyakoriak a szerves és szervetlen sókból álló kristályzárványok. A kristályzárványok között leggyakoribb a kalcium oxalát, de kalcium karbonát és kova is jellemző egy-egy taxonban. Zárványként megjelenő sok anyag szerepét még nem ismerjük.

A fentiekben ismertetett sejtalkotókat több szempontot követve többféleképpen csoportosíthatjuk. A csoportosítás nem lehet cél, de az áttekinthetőség és a könnyebb tanulhatóság kedvéért az 5. ábrán mi is közreadunk egy összefoglaló vázlatot Weier és társai nyomán.



5. ábra. A növényi sejt felépítése. Vázlat

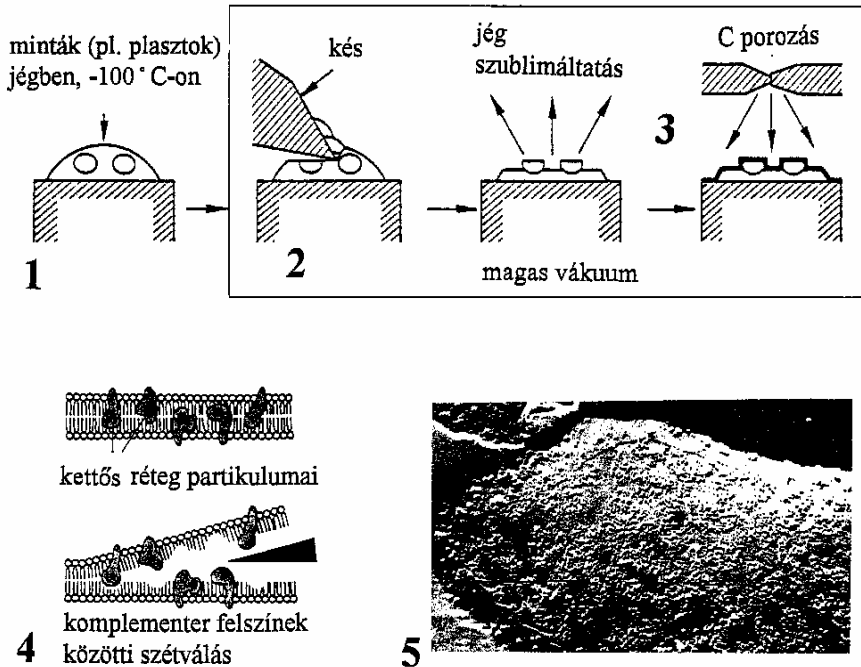
## 1.4. A sejtek vizsgálatának legáltalánosabb módszerei

A sejtek struktúráját és kémiai összetételét két alapvető módszerrel vizsgálhatjuk. **Mikroszkóppal** (a finomszerkezet tanulmányozható), és **differenciálcentrifugálással** (az egyes sejszervek elválaszthatók egymástól, majd különböző biokémiai, biofizikai stb. módszerekkel tovább analizálhatók).

### 1.4.1. Mikroszkópia

Mivel a növényi sejtek zöme szabad szemmel nem látható, ezért nagyító szerkezetekre van szükség a megismeréséhez. A több mint 300 éve megalkotott, és napjainkban igen széles körben használt fénymikroszkópokkal mára akár 1200-szoros nagyítást is el lehet érni. Az elektronmikroszkópokban ennek többszörösét is, akár 160000-szorosot. A korszerű elektronmikroszkópok felbontóképessége 1000-szer nagyobb a fénymikroszkópokénál, 0,2-1,0 nm. Az elektronmikroszkópia elve az, hogy a különböző nehézfém tartalmú rögzítőket a sejtstruktúrák különbözőképpen kötik meg. Az a rész, ahol a kötődés erősebb, a vákuumban haladó elektronsugár számára nehezen átjárhatóvá válik és a felvételen sötétnek látszik. Ha kötődés nem történt, világos részek látszanak. A gyakorlatban többféle rögzítőszer alkalmaznak ugyanazon preparátum esetében is. Figyelembe veszik azt is, hogy a kezelések lépéseinél különböző műtermékek keletkezhetnek. A citoplazmában a rögzítők a gyenge molekuláris kötéseket erősebbekkel helyettesítik. Ezek a kötések a későbbiekben már elviselik a további víztelenítést, gyantába zárást, az ultravékony metszetek készítését és végül a kontrasztszítást. A legáltalánosabban használt rögzítők az ozmium-tetraoxid ( $\text{OsO}_4$ ), a kálium-permanganát és a legkíméletesebb a glutáraldehid. A kémiai rögzítéskor előforduló műtermékek képződése a szövet gyors, folyékony nitrogénes fagyasztásával, vagy a folyékony nitrogén hőmérsékletére hűtött szerves oldószerek alkalmazásával elkerülhető. Így kisebbek lesznek a szerkezeti változások. Ugyanakkor a fagyasztott szövettel egy sor további eljárás végezhető. Fagyasztva szárításkor a fagyasztott mintában levő jeget vákuumban párologtatják el, és a mintát ezután vizsgálják mikroszkóppal. Fagyasztva töréskor a szövetet a gyors fagyasztás után vákuumkamrába teszik, ahol a mintát törik. A jeget

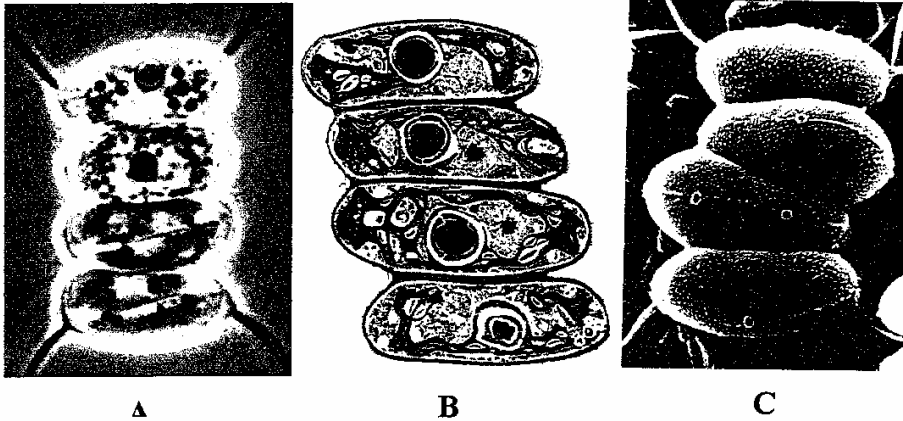
ezután vákuumban a törési felületről elpárologtatják és a felületet 2,5 nm vastag fém vagy szénréteggel vonják be. A minta felolvasztása után ezt a lenyomatot, replikát vizsgálják. Ezzel a módszerrel különösen jól tanulmányozhatók a membránképződmények. Azt tapasztalták, hogy a membránok fagyasztva töréskor a középső hidrofób zónában válnak szét, így jól vizsgálhatók a membránfelek közötti különbségek (6. ábra).



6. ábra. A fagyasztva töréssel végzett preparátumkészítés leegyszerűsített menete. 1. a preparátum  $-100^{\circ}\text{C}$ -on egy tartószerkezeten. A további lépések magas vákuumban történnek. 2. törés, 3. a jég szublimációja, 3. bevonás szénrel - replika készítés, 4. a membránok hasadása, 5. részlet egy replika elektronmikroszkópos képéből

A transzmissziós elektronmikroszkópon kívül egyre általánosabb az un. pásztázó, vagy térlátó elektronmikroszkóp (SEM) használata is. Felbontóképessége elmarad a transzmissziós elektronmikroszkópétól, viszont háromdimenziós leképezésre képes. Elsősorban felületek,

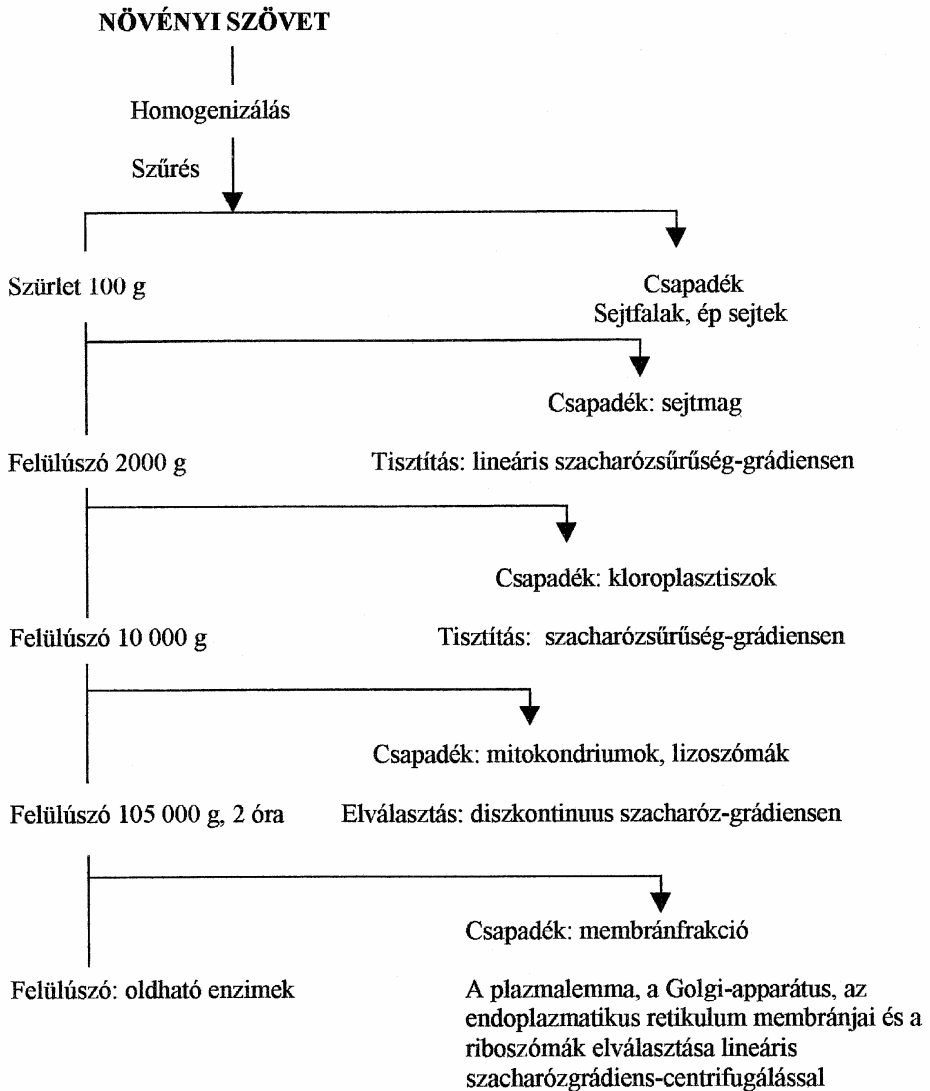
felszínek (pl. epidermisz felszín, szőrök, maghéjstruktúrák, pollenszemek) tanulmányozására alkalmas (7. ábra).



7. ábra. Ugyanazon szervezet, a *Scenedesmus* zöldalga x1000 nagyításban különböző mikroszkópokban. A) fénymikroszkópban (fáziskontraszt), B) transzmissziós elektronmikroszkópban , C) térlátó elektronmikroszkópban

#### 1.4.2. Differenciálcentrifugálás

A módszer azon alapszik, hogy centrifugális erő hatására a részecskék tömegüknek megfelelően ülepednek. Az ülepitéshez szükséges centrifugális erő a részecskék tömegétől, a centrifuga fordulatszámától és a forgási sugártól függ. Centrifugáláshoz a sejteket fel kell nyitni, a sejtfalat el kell roncsolni. Ehhez homogenizátorokat és dörzsmozsarakat használnak. Érezhető, hogy a folyamatban ez a legkritikusabb szakasz, hogy kellően, de ne roncsolva kapjuk meg egy szövet sejtjeinek tartalmát. Ezért nagyon fontos a megfelelő izoláló közeg alkalmazása, aminek megválasztásához, összetételének meghatározásához nagy hozzáértés és gyakorlat szükséges. A homogenizálás után a sejtfaltörmelékét és az épen maradt sejteket szűréssel visszatartják. A sejtmagok és a kisebb méretű sejtszervek a szűrletbe kerülnek. A szűrletet vetjük alá differenciálcentrifugálásnak, amelynek lépései és paraméterei a 8. ábrán láthatóak. További részletekre, a módszer hibáira, azok kiküszöbölésére és további sejtvizsgálati módszerekre nem célunk kitérni e jegyzetben.



8. ábra. A növényi sejt differenciál centrifugálásának lépései

## 2. A PLASZTISZRENDSZER

A szintestek (plasztiszok, plasztok) az élő növényi sejtek jellegzetes kompartmentjei. Filogéniai és ontogéniai fejlettségüknek, valamint funkciójuknak megfelelően változatosak. Legalább két membránnal borítottak. Örökítő és fehérjeszintetizáló rendszerrel, vagy azok részleteivel rendelkeznek. Sokszorozódásra képesek.

Pigmentek nélküli, „színtelen” plasztiszok a **proplasztiszok**, az **etioplasztiszok** és a **leukoplasztiszok**. A pigmenteket tartalmazók, (színesek) vagy a fotoszintézis helyei (**kloro-, feo-, és rodoplasztiszok**), vagy az egyszerűbb szerkezetűek és más típusú pigmenteket halmozók a raktározás helyei ill. a megporzás és a propagulum terjesztés segítői. Az utóbbiak a **kromoplasztiszok**.

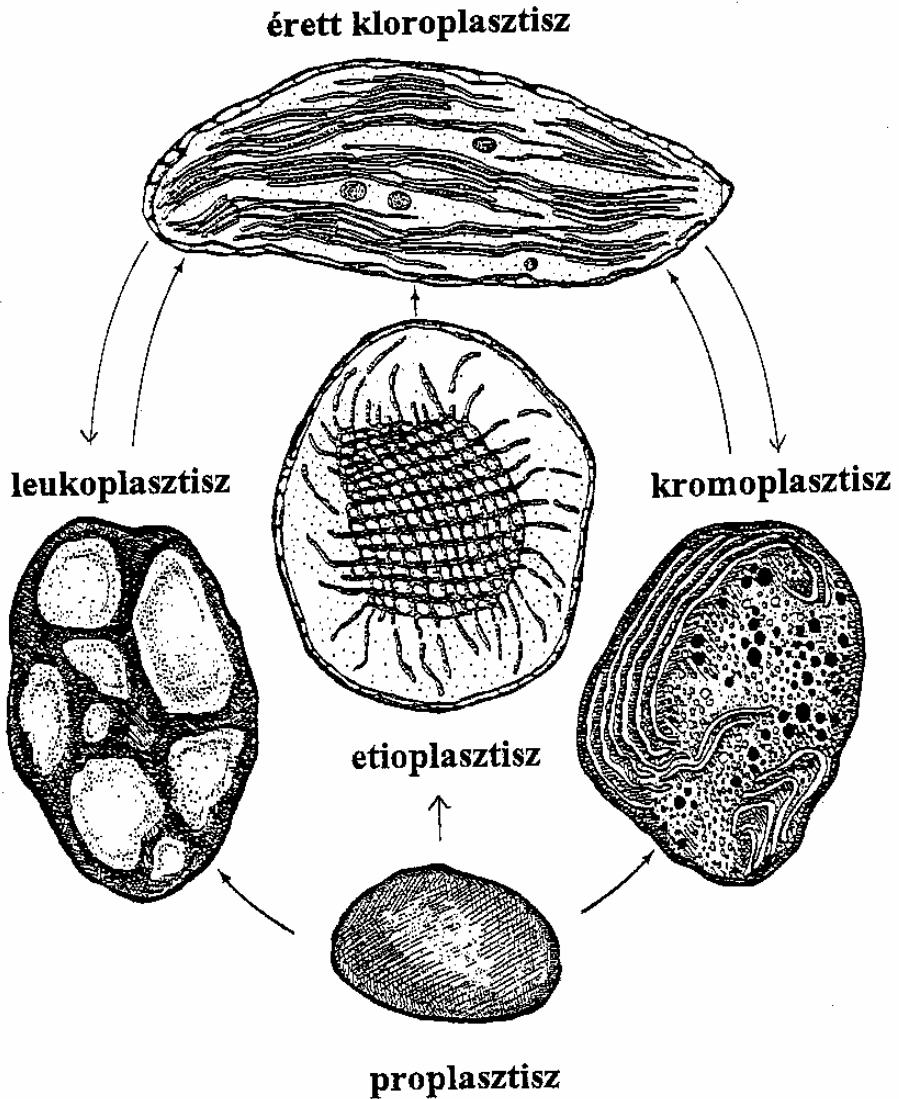
A különféle plasztiszok egymásba alakulhatnak, egymásból származtathatók (9. ábra).

### 2.1. Proplasztiszok és az etioplasztiszok

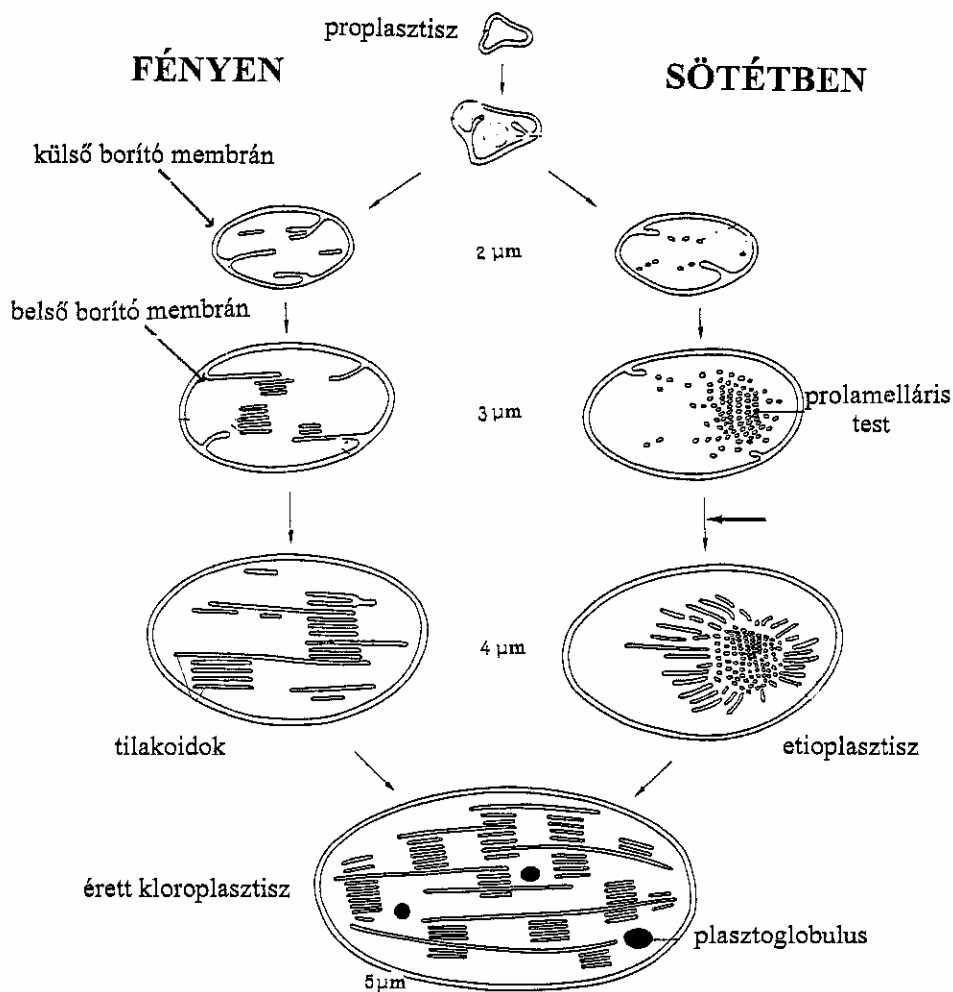
A proplasztisz minden típusú plasztisz embrionális formája. Fiatal merisztematikus sejtekben csupán iniciálisai találhatók meg, amelyek nem nagyobbak, mint 100 nm átmérőjűek, és elektronmikroszkóppal sem különíthetők el jól a mitokondriumok iniciálisaitól. Sejtosztódás után az utódsejtbe kerülve növekedésnek indulnak, és elkezdődhet egy belső membrán szerkezet kialakulása a belső borító membránból. A belső borító membrán betüremkedéseket hoz létre, amelyek a plasztisz lapos felületével párhuzamosan növekednek, ellaposodnak majd többnyire leválnak. A membránnövekedés orientációja és mértéke már elkülöníti a fejlődő plasztiszt a fejlődő mitokondriumoktól. A membránrendszer kialakulásához fény szükséges.

Ha a növényi szerv sötétben van, a sejtek proplasztiszai miközben növekednek, belül egy vagy több térrácsos felépítésű, egymáshoz nyomott, kb. 20 nm átmérőjű vezikulumokból álló lipidgazdag membrán struktúra keletkezik. Ezek a **prolamelláris testek**. A prolamelláris testet tartalmazó kisméretű plasztisz az **etioplaszt** (10. és 11. ábrák). Jelenléte általános sok kétszikű növény sziklelevelében és a sötétben nevelt

növények testében. Az ilyen szerv vagy növény, ha fényre kerül, gyorsan megzöldül, mivel az etioplasztokból gyors differenciálódással jönnek létre a kloroplasztiszok. Az átalakulás a membránrendszert tekintve ezúttal a prolamelláris testből indul ki, vagyis centrifugálisan történik.



9. ábra. A plasztiszok típusai és származási kapcsolataik

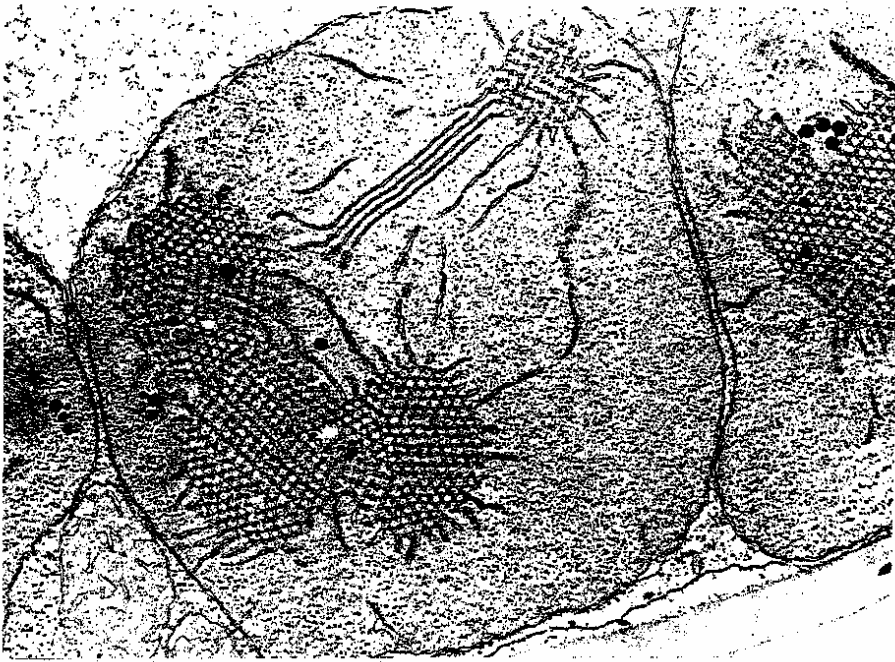


10. ábra. Egy proplasztisz fejlődése fényen és sötétben

A belső membránrendszer kiterjedésével párhuzamosan szintetizálódnak a membránfehérjék és a színanyagok. A színanyagok közül először a klorofill-*a* molekulák. Ezek egy részéből később klorofill-*b* molekulák lesznek, a klorofill-*a* egy metil csoportjának oxidálódásával.

A proplasztiszok kloroplasztisszá alakulásának folyamata a sziklevekben és a lomblevél kezdemények alapi sejtjeiben tanulmányozható jól.

A proplasztiszok más helyzetű sejtben tartalék anyagok felhalmozásával leukoplasztiszokká, vagy nem klorofill típusú pigmentek szintetizálásával kromoplasztiszokká alakulnak.



11. ábra. Etioplasztok a zab (*Avena sativa*) primer lomblevél sejtjében. A csíranövényt 11 napig sötétben tartották. A plasztiszokban olajcseppek (plastoglobulusok) és a középső plasztisz esetében három prolamelláris test látható

## 2.2. Leukoplasztiszok

Szintelen szintestek. A pro- és etioplasztiszok is pigment nélküliek, de míg ezek átmeneti formák, tehát továbbfejlődnek, addig a leukoplasztiszok raktározó plasztiszok. Felépítő és lebontó folyamatok egyaránt lejátszódnak bennük. A raktározott anyagok metabolizmusa mellett részt vesznek a nitrogén asszimilációban (elsősorban a

gyökérben) és az aminosav szintézisben. Anyagaik fölhasználódásával elfognak, esetleg más plasztisszá alakulnak át. Pl. a burgonyagumó felszín közeli leukoplasztisztaiban tartós megvilágítás hatására a növekvő membránfelületen klorofilok képződnek, a gumó megzöldül.

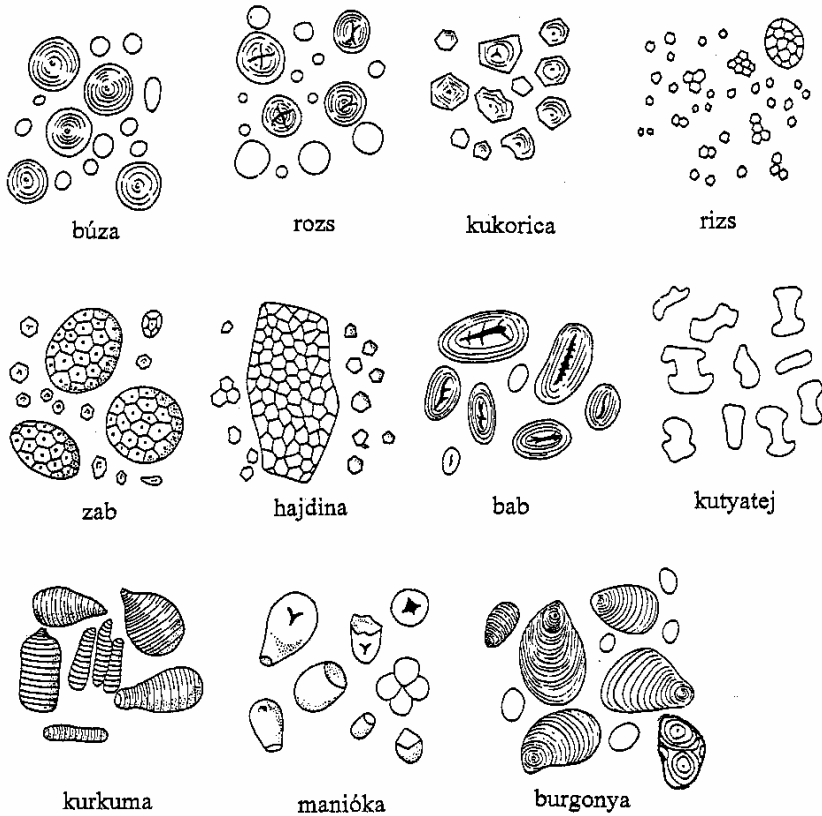
Néhány  $\mu\text{m}$ -es kompartmentek. Gömbös, pálcika vagy orsó alakúak. Legtöbbször proplasztiszokból differenciálódnak. Felhalmozott anyagaik ritkán az adott sejtben jönnek létre. Gyakoribb, hogy az odaszállított anyag halmozódik fel, gyakran kristályos formában. Elnevezésük a raktározott anyag szerint történik. Ez azonban nem jelenti azt, hogy minden esetben csak egyféle anyag halmozódik fel bennük. Erre figyelemreméltó példák a hajtásos növények háncsszövetében megjelenő keményítőt és fehérjét együttesen raktározó leukoplasztiszok. Külön figyelmet azért érdemelnek, mert megjelenésüket és belső szerkezetüket tanulmányozva evolúciós összefüggések kerültek más megvilágításba a zárwatermőknél.

### 2.2.1. Amiloplasztiszok

Keményítőt, amilumot raktároznak. Kisebbség, de alakjukat tekintve változatosabbak a kloroplasztiszoknál (12. ábra). Legnagyobb kiterjedésük 1-6  $\mu\text{m}$  között változik. Két membránnal borítottak, de ezek a membránok a kristályos formában lerakódó keményítő gyarapodásával fel is szakadhatnak. Megjelenésük a raktározó szövet sejtjeiben tipikus. Szerkezet tekintve a gyökerekben, földalatti módosult hajtásokban, valamint a magvak raktározó szöveteiben, a tápszövet sejtjeiben jellemző.

Az amiloplasztiszokban a keményítő legtöbbször kristályosan halmozódik fel, keményítőszemcsék, keményítő zárványok jönnek létre. Alakjuk, méretük és belső szerkezetük faji bélyeg. Ha a differenciálódó proplasztiszban több ponton indul meg a keményítőmolekulák lerakódása, (több kristályosodási góc megalakulása determinált), **összetett amiloplasztisz** keletkezik. Az összetett amiloplasztiszok részszemcséit a plasztisz belső borítómembránjából betüremkedő membrán is körülveheti. A részszemcsék száma több száz is lehet, pl. a rizs - *Oryza sativa* szemtermésének endospermium sejtjeiben található plasztiszok esetében. Ha egy kristályosodási góc alakul ki, **egyszerű keményítőszemcse** keletkezik. A kristályosodási gócok körül a keményítőrégegek lerakódhatnak közel azonos vastagságú héjakat

alkotva, koncentrikusan. Ez esetben gömbös testek keletkeznek. Ilyen **koncentrikus keményítőszemcsék** figyelhetők meg a bab (*Phaseolus vulgaris*) embriójának szikleveleiben. Ha a kristályosodási góc körül lerakódó rétegek bizonyos irányban konzekvensen vastagabbak, **excentrikus amiloplasztról** beszélünk (burgonya - *Solanum tuberosum* hajtásgumójának raktározó szövetében). Ekkor a kifejlett plasztiszban a kristályosodási góc nem a plasztisz közepén van, hanem valahol a borítómembrán közelében. Más fajoknál, pl. a kutyatejek (*Euphorbia* sp.) tejnedvében combcsont alakú, két irányban szélesedő rétegekből felépülő egyszerű keményítőszemcséket lehet megfigyelni. **Félig összetett a keményítőszemcsce**, ha két vagy néhány kristályosodási góc körül kezdetben saját rétegek rakódnak le, majd egy idő után közös rétegek keletkeznek. A rétegek alaposabb tanulmányozása során az alábbi molekuláris szerkezet nyert bizonyítást.



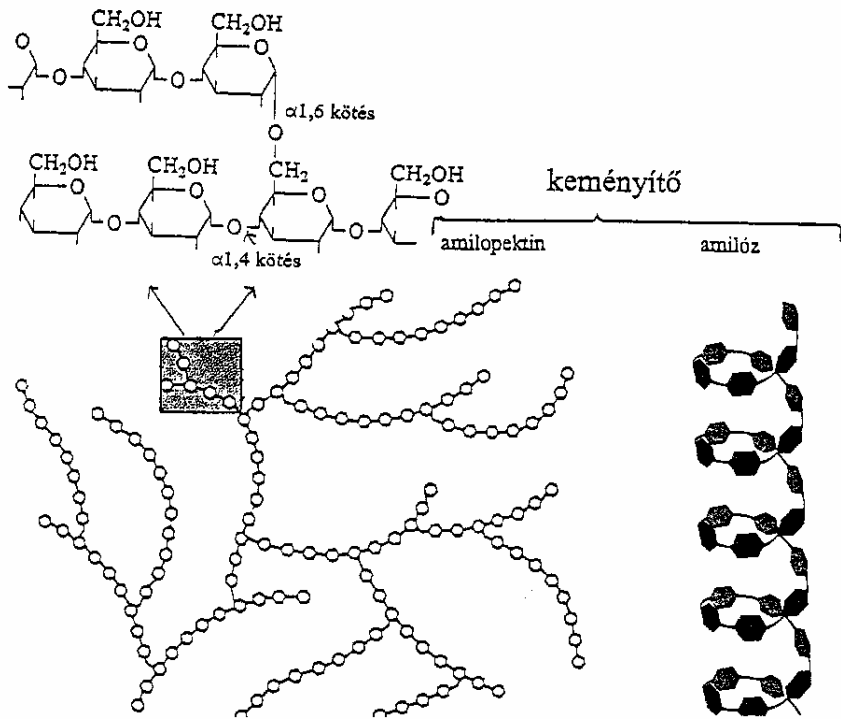
12. ábra. Különböző keményítőszemcsék különféle növények raktározó szöveiteiből

A keményítő köztudottan kétféle glukóz polimerből épül fel, az erősen elágazó **amilopektin**ből és az elágazásokat alig viselő **amilózból**. Mindkét glukóz polimerben  $\alpha$ -1,4-glikozidos kötések dominálnak. Ha a lánc elágazik, az  $\alpha$ -1,6 kötésekkel történik (13. ábra). A polimerek a glukóz molekulák azonos orientációja (a gyűrűk oxigénjei a láncban ugyanabba az irányba néznek) miatt feltekeredettek. Bár nagy a variáció, egy keményítő molekula 1000 körüli monomerből épül fel. Az amilopektin az összkeményítőnek kb. 20-30 %-át teszi ki, de ebben is nagyok lehetnek a különbségek. A burgonya keményítő szemcséiben 78 % az amilopektin aránya, míg a borsóban alig van.

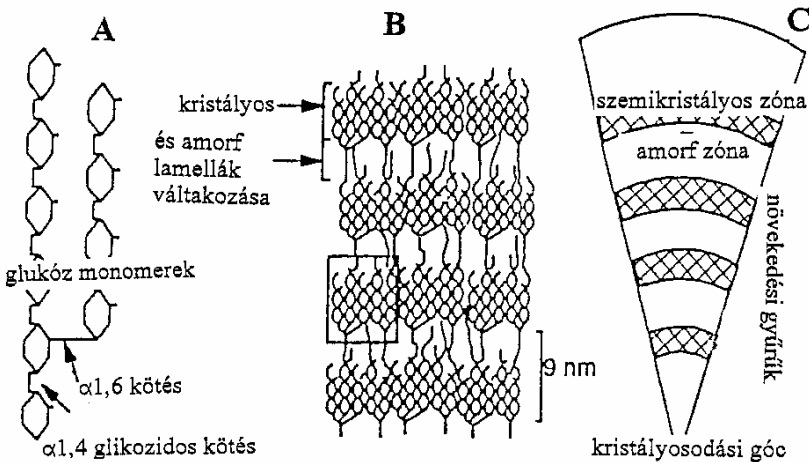
Általánosan elfogadott, hogy a keményítőszemcsék rétegeiben a molekulák sugár irányban rendezettek. Nem redukáló végeikkel a felszín felé tekintve váltakozva **kristályos és amorf lamellákat** képeznek (14. ábra). A kristályos lamellákban kettős hélixekké csavarodó oldalláncok egymással párhuzamos kötegei vannak. Az amorf lamellát az elágazást nem mutató láncrésztetek ill. amilóz molekulák alkotják. Az egymással váltakozó kristályos és amorf lamellák együttesen **szemi-kristályos zónát** alkotnak. A keményítőszemcsék növekedésekor a szemikristályos zónák közé **amorf zónák** ékelődnek. Az amorf zónákban a láncrésztetek elhelyezkedése még nem kellően ismert. A néhány száz nanométer széles zónák koncentrikusan egymás fölé települnek. A zónák váltakozása a különböző víztartalmuk miatt növekedési gyűrűkként jelenik meg, amely fénymikroszkópban is jól látható. A növekedési gyűrűk száma és vastagsága fajfüggő, de befolyásolják a környezeti tényezők is.

Az amiloplasztiszoknak előfordul egy átmeneti típusa is a kloroplasztisz felé. Ezek a plasztiszok a  $C_4$ -es fotoszintetikus utat követő növények leveleiben, a nyalábhüvely sejtekben található. Belső membránrendszerüket fejletlen gránumok jellemzik, fotoszintetikus pigmentekkel. Mindemellett keményítő képződik és halmozódik fel bennük, ami itt is könnyen kimutatható kálium jodidos jódoldattal.

A gyökérsüveg sztatolit keményítőszemcséi is amiloplasztiszokban képződnek.



13. ábra. A keményítő az el nem ágazó föltekeredett láncú amilózból és az elágazásokat viselő amilopektinből épül fel



14. ábra. A keményítőszemcsék finom szerkezete. A) amilopektin molekula, B) szemikristályos zóna, C) koncentrikus növekedésű keményítőszemcse zónáinak váltakozása

### 2.2.2. Olaioplasztiszok és proteinoplasztiszok

Az olaioplasztiszok olajat vagy zsírokat halmoznak fel. Az egyszikűekben gyakoribbak. Bármely szervben előfordulhatnak.

A proteinoplasztok fehérjéket raktároznak. A plasztiszokon belül a fehérjeszemcsék között gyakoriak a membránfelületek, de gránumok nincsenek. A felhalmozott fehérjék kémiaiáját tekintve megkülönböztethetünk egyféle fehérjét ill. többfélét raktározó egyszerű ill. összetett proteinoplasztokat. Magvakban, a szár bizonyos sejtjeiben és a gyöképarenchiában gyakoriak. Epidermisz sejtjeiben is előfordulhatnak. Egyes taxonokban gyakoribbak, pl. *Orchidaceae* (orchideafélék), *Boraginaceae* (érdeslevelűek) családok. Pálcika alakú fehérjekiválás néha a kloroplasztiszokon belül is megjelenhet. Az ilyen kloroplasztiszt proteino-kloroplasztnak nevezzük.

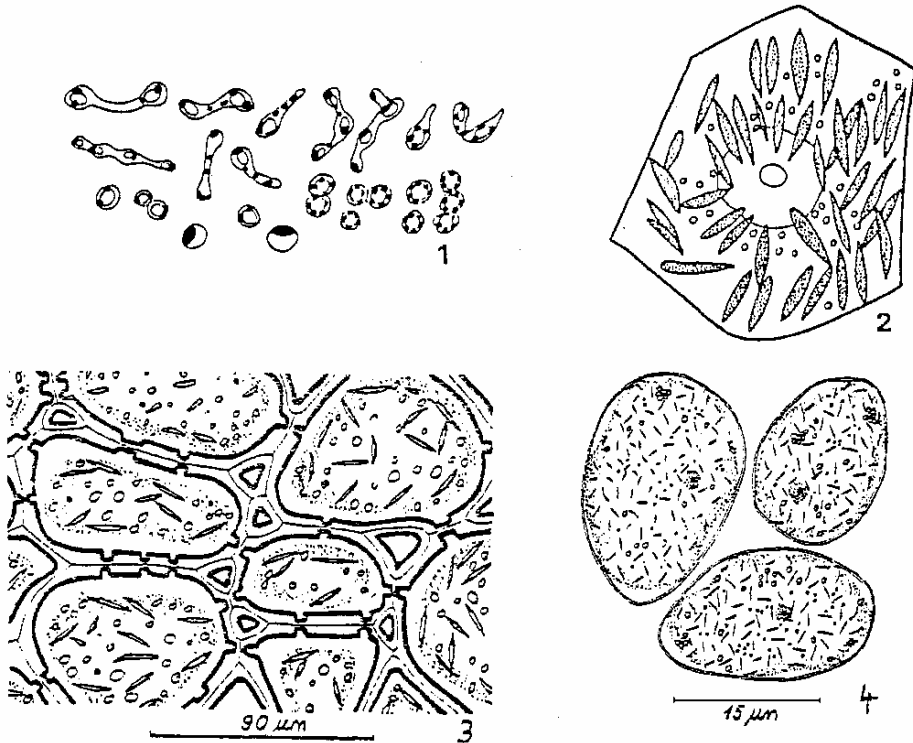
### 2.3. Kromoplasztiszok

Proplasztiszból, kloroplasztiszból, amiloplasztiszból egyaránt keletkeznek. Osztódni is képesek, mint a többi plasztisz. Egyszerű belső membránképződményeik is lehetnek. Pigmentjeik a karotinoidek, vagyis a karotinok és xantofillok (kb. ötven féle vegyület tartozik ezekbe a csoportokba). Általában kisebbek, mint a kloroplasztiszok. Virágtakaró levelekben, termésekben, ritkábban más szervek sejtjeiben (pl. sárgarépa karógyökere) fordulnak elő. Szerepük az ismert esetekben a megporzásban, a mag- és a termésterjedésben van.

Típusokat aszerint különíthetünk el, hogy a színanyag molekulák milyen formában találhatóak meg a borító membránokon belül. A mátrix vezikulumaiban oldva, kikristályosodva vagy fehérje fibrillumokhoz kötve (15. ábra):

- **Globuláris kromoplasztisz.** A plasztiszban található plasztoglobulusokban (lipidtartalmú cseppekben) vannak oldva a zsíroldékony karotinoidek. A plasztisz felülete fénymikroszkópban a plasztoglobulusok nagy száma miatt szemcsésnek néz ki. Gyakran kicsik és filamentózusak. Előfordulnak pl. a boglárkák (*Ranunculus* spp.) és a tulipánok (*Tulipa* spp.) takaróleveleinek sejtjeiben.

- **Fibrilláris kromoplasztisz.** A karotionidok fehérje fibrillumokhoz, mikrotubulusokhoz kötöttek. Előfordul pl. a csipkebogyó termésben (*Rosa* sp.), a pirospaprikában (*Capsicum* sp.).
- **Kristályos kromoplasztisz.** A színanyag egésze, vagy nagyobb része kristályos, más része fibrillumokhoz kötött. Tú, oszlop vagy lemez alakú testek. Ilyen kromoplasztiszok pl. a paradicsom (*Lycopersicon esculentum*) bogyótermésében a likopint, és a sárgarépa (*Daucus carota*) karógyökerének sejtjeiben a karotint halmozó plasztiszok.



15. ábra. Kromoplasztiszok. 1. Globuláris plasztiszok az *Asparagus officinalis* termésének sejtjeiből. 2. Kristályos plasztiszok az *Amaryllis lutea* lepellevél sejtben. 3. *Rosa canina* áltermésének szövete gödörkés vastagodású sejtekkel, olajcseppekkel és kromoplasztiszokkal, 4. *Lycopersicon esculentum* terméshús sejtek likopin kristályokkal

## 2.4. Kloroplasztiszok

### 2.4.1. Az endoszimbionta elmélet

Az eukarióta sejtek eredetével kapcsolatos értelmezések az utóbbi évtizedekben a mikropaleontológiai, biokémiai és genetikai kutatások eredményeit összegezve alakultak ki. Ma is egyetértés van abban, hogy a recens prokariótákhoz hasonló, vagyis prokarióta típusú élőlények azok, amelyekből valamennyi eukarióta sejttypusból felépülő élőlény származtatható. De hogyan kezdődött ez az alapvető fontosságú evolúciós folyamat kb. kétmilliárd évvel ezelőtt? Az idevonatkozó elméletek közül az **autogén elmélet** lényege az, hogy a prokarióta sejtek a membránfelületek gazdagításával, kompartmentációval hosszú időn keresztül egyre komplexebb sejtstruktúrát, endomembrán rendszert alakítottak ki. A sejt önmaga fejlődött eukarióta típusú sejté. Ezt az elméletet háttérbe szorítva napjainkban az **endoszimbionta elmélet** az általánosan elfogadott. Az elmélet azon alapszik, hogy az eukarióta sejt bizonyos kompartmentjei, így a plasztiszok is szimbiózis eredményei. A bekebelezett, valamilyen oknál fogva meg nem emésztett, kisméretű, de funkcionális többletet hordozó (szerves anyagot önmaga előállító, ill. a kezdetben mérgező oxigént fölhasználó és egyben ATP-t termelő) sejtek évmilliók fejlődés alatt lettek a befogó sejt kompartmentjeivé, bizonyos önállóságot mindmáig megtartva. A felvetés nem új keletű, hiszen Schimper már 1883-ban feltételezte a sejten belüli szimbiózist, amikor elsőként megfigyelte a plasztiszok sejten belüli osztódását. Elmélete azonban csupán a XX. század második felének korszerű műszereivel végzett kutatásokkal nyert alátámasztást. A kimunkálás *Lynn Margulis* nevéhez fűződik (*Origin of Eucaryotic Cells* - 1970). Az amerikai kutató tényekkel alátámasztva értelmezi az eukarióta sejt szintestjeinek, mitokondriumainak, és mozgásszerveinek (ostorok alapi testecskéinek) prokarióta sejt eredetét (16. ábra). Az alapmű megjelenése óta természetesen több könyv és több száz dolgozat foglalkozik a témával és fejleszti tovább.

Az endoszimbionta elmélet értelmezéskor összefoglalva a következő eredménnyel és feltevésekkel kell számolnunk:

- Az endoszimbionta elméletbe bevont kompartmentek genomja hasonlatosabb a prokariótákéhoz, mint az eukariótákéhoz (hiszen fehérjék nélküli gyűrűs DNS-ük van).

- Az RNS -ek úgyszintén.
- Riboszómáik bakteriális típusúak, vagyis 70 S ülepedési rátával (S - Svedberg szám,) jellemezhetők. Emellett rövidebbek az RNS-eik és mások a fehérje molekuláik a citoplazmatikus riboszómákéval összevetve. Továbbá az eukariótáknál a nagyobbik alegységben három RNS van, míg a prokariótákban kettő.
- Az enzimeik (fehérjéik) is közelebb állnak a prokarióta típusokhoz, mint az eukarióta analógokhoz.
- A szimbiózisban résztvevő kompartmentek sokszorozódásra képesek, genomjuk elkülönül a sejt nukleuszának genomjától.
- Hiányoznak mind a fosszilis, mind az élő köztes alakok a két sejtípus fejlődésében.
- Hasonló szimbiotikus kapcsolatok napjainkban is léteznek, megszűnnek, létrejönnek.

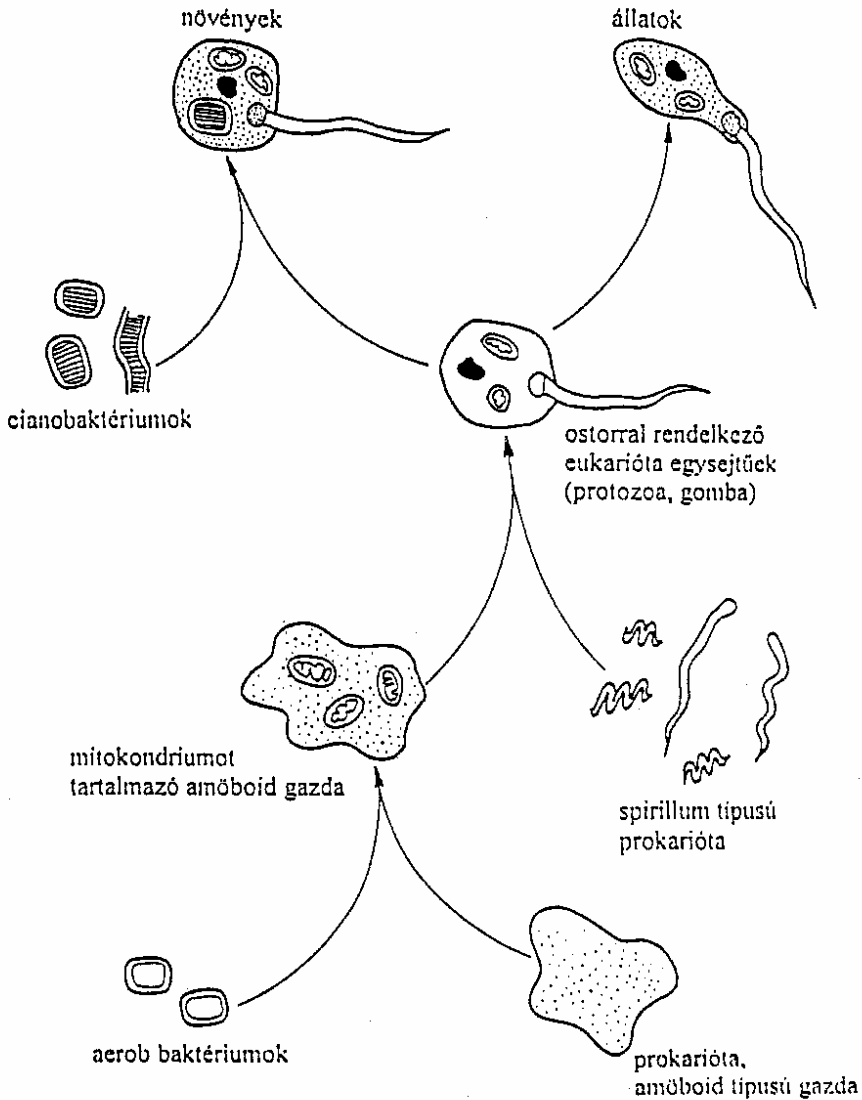
Az endoszimbionta elmélettel a jegyzetben csak a plazmatiszok evolúciójának áttekintéséhez szükséges mélységig foglalkozunk. Ehhez a 5. táblázatban emlékeztetőül bemutatjuk a prokarióta és az eukarióta sejtek közötti általánosan ismert különbségeket.

#### 2.4.2. Fotoszintetizáló prokarióták

Ahhoz, hogy a növények filogéniai kapcsolatait és plazmatiszai kialakulását megértsük, sorra kell vennünk a nagyobb evolúciós múlttal rendelkező prokarióta fotoszintetizáló szervezetek releváns struktúráit.

A recens fotoszintetizáló baktériumok színanyaga a bakterioklorofill. A bakterioklorofill a növényi klorofillhoz hasonló zárt tetrapiról molekula, hosszú fitol gyökkel, de bizonyos oldalláncaik különböznek (17. ábra). A fény ezekben a szervezetekben csak az elektron pumpát biztosítja a ciklikus elektron transzportban (ATP-t termel). Az elektronnak nincs elég energiája a  $\text{NADP}^+$   $\text{NADPH}$ -vá redukálásához, ami ez esetben kémiai reakciókkal történik. PS II (kettes fotorendszerük) rendszerük hiányzik, emiatt oxigént nem termelnek. A bakterioklorofill mellett itt is jelen vannak a karotinoidok, mint a növényekben. A **zöld kénbaktériumok** egyszerűbb típusaiban, a fénybefogó testecskék a kloroszómák. Perifériális membrán-partikulumok, amelyek lazán kötődnek a plazmalemma belső felületéhez (P, azaz plazmatikus felének

felületéhez). A plazmalemma e speciális helyei erősebben szemcsézettek. Más fajoknál a fotoszintetikus membránok cilindrikus vezikulumok, amelyek csoportosulva egy membránszerű réteggel vannak körülvéve (nem tipikus kettős lipidréteg).



16. ábra. Az eukarióta sejt evolúciója az endoszimbionta elmélet alapján (Lynn Margulis nyomán)

	<b>Prokarióta</b>	<b>Eukarióta</b>
<b>DNS</b>		
<i>megjelenés</i>	cirkuláris	lineáris/kromoszómák
<i>intronok jelenléte</i>	ritka	általános
<i>hiszton fehérjék</i>	hiányoznak	általános
<b>Sejtmag</b>		
<i>valódi sejtmag</i>	nincs	van
<i>maghártya</i>	nincs	van
<i>nukleolusz</i>	nincs	van
<b>Mitózis</b>		
<i>magorsófonalak</i>	nincs	van, sokfélék
<i>centromerek</i>	nincs	van
<b>Meiózis</b>	nincs	legtöbb esetben van
<b>Génkicserélődés</b>	nincs vagy konjugáció	van
<b>Kompartmentek</b>	nincs, legfeljebb membrán lamellák	plasztiszok, mitokondriumok, ER, diktioszómák, vakuólumok, stb.
<b>Riboszómák</b>	70S	80S a citoszólban és membránokon, ill. 70S bizonyos kompartmentekben
<b>Ostorok</b>	nincs 9+2 szerkezet	9+2 szerkezet

5. táblázat. A prokarióta és az eukarióta sejtmmodell összehasonlítása

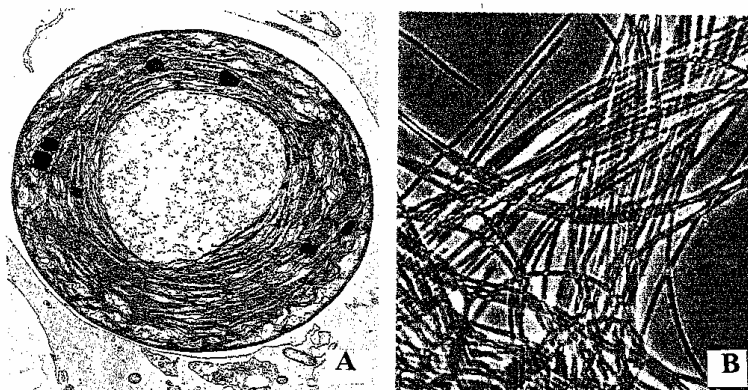
A **bíbor kénbaktériumok**nál a sejt borító membránjának extenzív hólyagszerű betüremkedésein, a **kromatoforonok**on található a pigment/fehérje komplexek, ahol a fotonok elindítják az elektronáramlást.

A szintén *Eubaktériumokhoz* (a monerák jobban ismert nagyobb taxonja az *Archaeobaktériumok* mellett) tartozó oxigént felszabadító **cianobaktériumok** sejteiben végbemenő fotoszintézis fényszakasa azonos a növényi sejtek fotoszintézisével. Klorofill-*a* molekulákat és járulékos pigmentekként fikobiliniket tartalmaznak. A fikobilinik nyitott tetrapirolok láncok (18. ábra). Ugyanúgy ahogyan a karotinoidok, a fikobilinik olyan hullámhosszúságú fény hatására gerjesztődnek,



amelyekre a klorofill-*a* nem. A fikocianin a 620-nanométertől 640-ig terjedő hullámhosszú fényt abszorbeálja, kék színű, míg a fikoeitrin vörös, mivel maximálisan 550 nm hullámhosszú fényt tud elnyelni. A fotoszintézis a plazmalemmától független membránokon, a **tilakoidoknak** nevezett lapos membránszakok plazmával érintkező felszínein folyik. A perifériális plazmában (ektoplazmában) található tilakoidok felszínein elektronmikroszkóppal jól látható komplexek ülnek, ezek a pigmentekből és fehérjékből (fikobiliproteinekből) álló **fikobiliszómák**. A fikobiliszómák a membrán vastagsághoz képest nagy partikulumok. Félgömb alakú testek, sugaruk elérheti az 50 nm-t is, a membránszakok külső felszínein férnek csak el. Ilyen típusú fikobiliszómákat találunk a *Rhodophyta* törzs (vörösmozzatok) tagjainak rodoplasztiszáiban is (21. ábra). A plazmának azt a részét, melyben a tilakoidok találhatóak, kromatoplazmának nevezzük.

A XX. század hetvenes éveiben olyan, ez ideig ismeretlen oxigént termelő fotoszintetizáló prokarióta csoportot fedeztek fel, amelyekhez hasonlóknak különös jelentősége lehetett a fotoszintetizáló eukarióta sejt evolúciójában. Tilakoid membránjaikon a klorofill-*a* mellett klorofill-*b* molekulák vannak és hiányoznak a biliproteinek. Az elsőként felfedezett szervezetek, amelyek a *Prochloron* nemzetség nevet kapták, tengeri zsákállatokkal élnek szimbiózisban. Később hollandiai tavakban találtak szabad, édesvízben élő klorofill-*b*-s prokariótákat is. Ezeknek a *Prochlorothrix* nemzetségnevet adták. Jelenleg az eubaktériumokon belül külön csoportot képviselnek a rendszerben, *Prochlorophyta* név alatt (19. ábra).



19. ábra. A) A kloroplasztiszokra emlékeztető *Prochloron* sp. B) *Prochlorothrix hollandica* sejtek

Mivel minden kloroplasztisz tartalmaz klorofill-*a*-t, és oxigént szabadít fel, bakterioklorofillje viszont nincs, ezért nem valószínű, hogy a plasztiszok ősei a zöld vagy vörös baktériumok lehettek. Sokkal valószínűbb, hogy *Cyanobacterium* és a *Prochlorophyton* típusú szervezetek kerülhettek szimbiontikus kapcsolatba nagyobb prokariótákkal. Ezt követte az évmilliók során a szimbionták adaptációja a sejtbeli környezethez és a citoplazma további gazdagodása membránfelületekben. A hosszú távú szimbiózis a sejtekbe került szervezetek részéről bizonyos funkciók elvesztésével, az önállóság csökkenésével járt. DNS szakaszaik átkerülhettek a plazmába ill. a sejtmagba. A plasztiszok anyagainak egy része napjainkban ugyanis igazoltan a plasztiszokon kívül van kódolva.

A fentiekből következik, hogy a plasztiszok evolúciója több vonalon történhetett, több típusú fotoszintetizáló, szimbiózisba kerülő szervezettel. Ezt az alábbiakban az egyes algacsoportoknál be is mutatjuk.

### 2.4.3. Fotoszintetizáló eukarióták

Az eukarióta sejtekben a fotoszintézis a citoplazmától elkülönülve, a kloroplasztiszokban megy végbe. E kompartmenteknek a fontosabb közös sajátosságai a különböző eukarióta szervezetekben a következők:

- Legalább **két borítómembránjuk** van.
- Van **saját génállományuk** és fehérjeszintetizáló rendszerük.
- Belső membránrendszerük építőegységei a **tilakoidok**.
- A színanyagaik konjugált kettős kötéseket tartalmazó molekulák, mindenütt jelen van a **klorofill-a**.
- Alapállományuk a **sztróma**
- A sztrómában lipidtartalmú ozmiofil cseppek, **plasztoglobulusok** figyelhetők meg.

### 2.4.3.1. Protista és telepes algák fotoszintetizáló szintestei

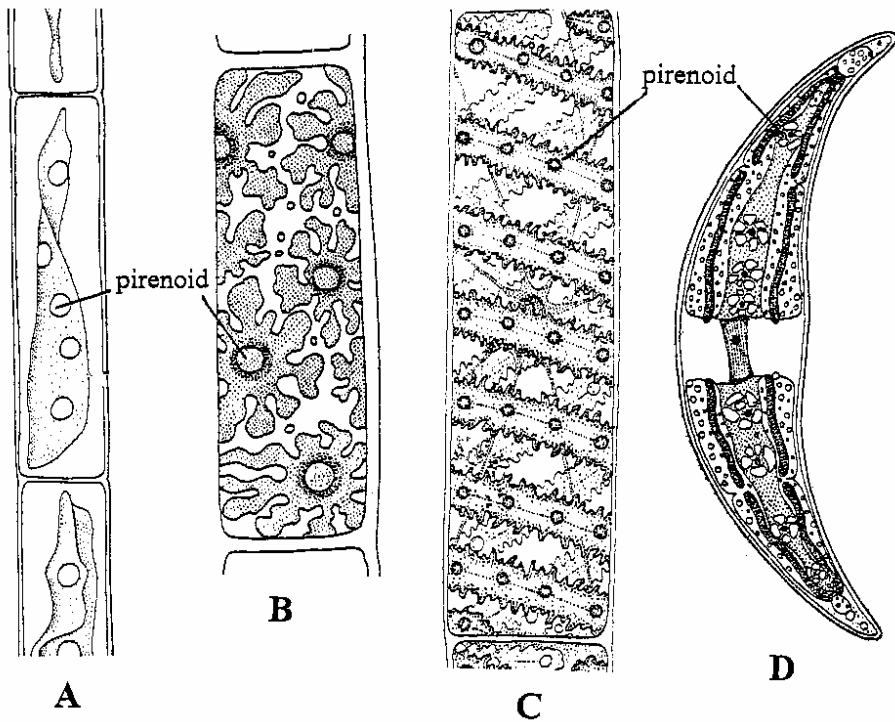
Rodoplasztiszok, feoplasztiszok, kloroplasztiszok.

- Alakban és méretben nagyon változatosak. Pl. a *Zygnema*, *Spirogyra*, *Cosmarium* fonalas ill. egysejtű zöldmoszat fajok szintestei rendre csillag, szalag és kifli alakúak (20. ábra).
- Sejtenként kevés, gyakran csak egy nagyobb méretű plasztisz van. Ritka a sejtenkénti nagy plasztisz szám.
- Tilakoidjaik a plasztisz laposabb felszínével közel párhuzamosak, gyakran végigkövetik azt. Plasztiszukat ezért **lemezes szerkezetű**, más elnevezéssel **agránumos**.
- Egyes csoportoknál a nem klorofill típusú pigmentek elnyomják a klorofilok színét (*fikocianin*, *fikoeritrin* a *Rhodophytonok*nál, *fukoxanthin* a *Phaeophytonok*nál). Ezeket a plasztiszokat nevezik rodoplasztisznak ill. feoplasztisznak.
- Fehérje tartalmú **pirenoid test** látható bennük, amely körül gyakran keményítő válik ki. A pirenoid testeken tilakoidok is áthúzódhatnak. Újabb kutatások szerint ezekben a testekben a ribulóz 1,5 bifoszfát karboxiláz-oxigenáz (Rubisco) halmozódik fel, amely a széndioxid fixáló enzim.

A következőkben az algacsoportok jellegzetes kloroplaszt szerveződéseit tekintjük át, utalva a feltételezett filogéniai kapcsolataikra. A tárgyalás sorrendisége nem követi szigorúan a filogéniai rendszert, az evolúciós időrendiség sem tükröződhet benne ilyen leegyszerűsített formában. Csupán a plasztiszok evolúciójának egyféle logikájához igazodhat.

#### 2.4.3.1.1. Vörösmoszatok (*Rodophytonok*)

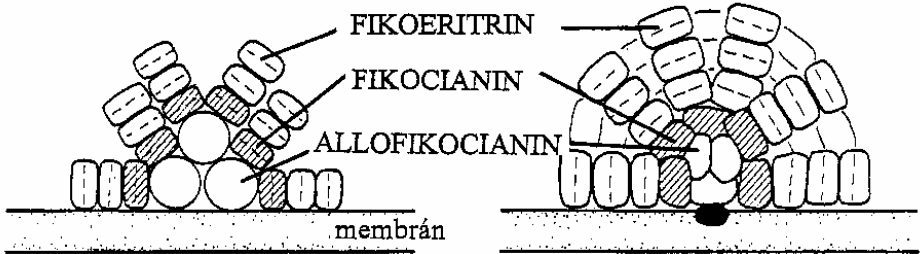
Sok faja ennek a nagy fajszerű algacsoportnak egyszerű fonalas felépítésű, de néha a filamentumok parenchima szövetre emlékeztető teleptestté állnak össze. Meleg tengerekben élnek. Szokatlan, és mindegyik algatorzs fajaitól eltérnek abban, hogy semmilyen szaporítósejtjük nem visel ostort. Tartalék anyaguk a florida keményítő, amely a glikogénhez hasonlóan sűrű elágazásokat viselő poliszacharid (mindig a citoplazmában, soha nem a kloroplasztiszban). Általában vastag sejtfaluk a cellulózzréteg mellett tartalmaz egy kocsonyás szulfatált galaktán tartalmú réteget is, amit sokrétűen hasznosítanak. Ebből készítik pl. a mikrobiológiában a táptalajok szilárdítására használt agart. Sejtosztódáskor az új sejtalfelületek centripetális irányba jönnek létre. Diplohaplonták vagy haplonták.



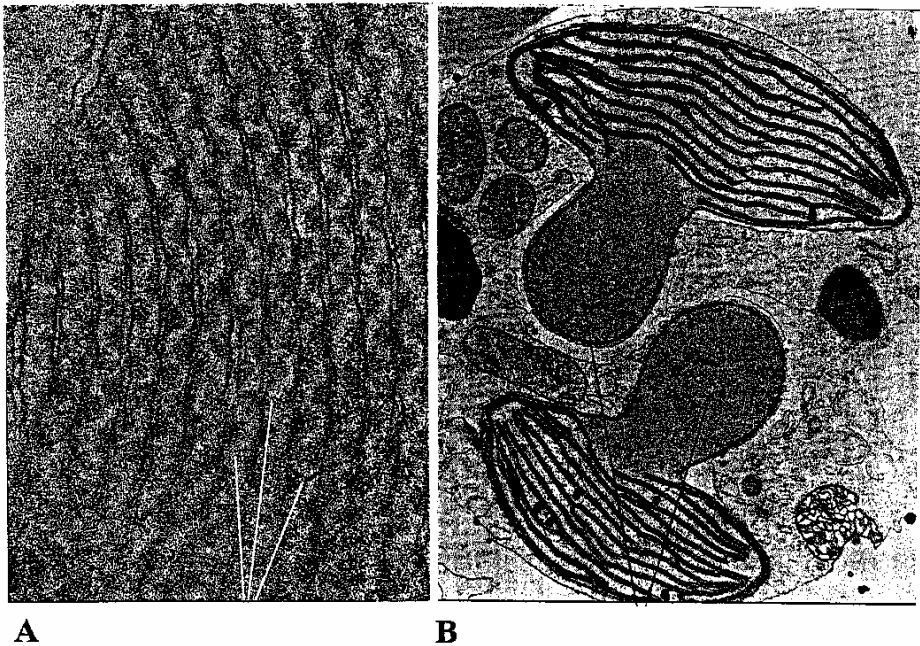
20. ábra. Különböző alakú kloroplasztiszok pirenoid szemcsékkel néhány zöldmoszat fajnál. A) *Mougeotia*, lemez alakú plasztisza B) *Zygnema* csillag alakú plasztiszai, C) *Spirogyra* szalag alakú plasztisza, D) *Closterium* sejtalakot követő plasztisza

Ha az alapfeltevésünk a szimbionta elmélet, akkor a *Rhodophytonok* plasztiszainak kialakulását egyszerű elképzelni. Úgy keletkezhettek, hogy egy nagyobb prokarióta sejtbe bekerült egy vagy több cianobaktérium. A plasztisz körüli két membránból eredetét tekintve a belső a prokarióta plazmalemmája, a külső pedig a befogó sejt ráborult és lefűződött plazmalemma részlete. A ma élő *Rhodophytonok* plasztiszai egyszerű (cianobaktérium típusú) belső tilakoid elrendeződést mutatnak: egymástól független, egymással lapjukkal párhuzamosan fekvő, nagy kiterjedésű lapos membránszakok találhatók bennük. Közöttük ritkán figyelhető meg összeköttetés. A tilakoidok membránjának P, azaz plazmatikus (sztróma felé néző) membránfelén ülnek a 40-50 nm sugarú hemiszférikus fikobiliszómák, akárcsak a cianobaktériumok citoplazmában úszó tilakoidjain (21. és 22. ábrák). Nem klorofill típusú pigmentjeik, a fikobilinek és a karotinoidok lehetővé teszik a mélyebb

vízrétegek szegényesebb fény spektrumának hasznosítását (különböző mélységekben más-más összetételben és arányban szintetizálódnak).



21. ábra. A cianobaktériumok (A) és a vörösmozzatok (B) fikobiliszómáinak egyszerűsített modellje



22. ábra. Rodoplasztisz (A) és feoplasztisz (B). A) egymással párhuzamos tilakoidok fikobiliszómákkal a *Porphyridium* vörösalgából. B) a barnamoszatoknál a tilakoidok kettesével, hármassával tömörülnek, a két plasztiszból nagy nyeles pirenoid testek türemkednek ki

#### 2.4.3.1.2. Ostoros moszatok (*Euglenophytonok*)

Számos fajuk nem tartalmaz pigmenteket, ezeket a zoológusok a Protozoákhoz sorolják. Általában két ostorral rendelkező egysejtűek. Tartalékanyaguk a plasztiszon kívül halmozódó paramilon keményítő. Jellemző nem növényi sajátosság, hogy nincs sejtfaluk. Viszont a plazmalemma alatt egy rugalmas fehérjeburkot, pellikulát fejlesztenek.

Több *Euglena* faj kloroplasztiszának három borító membránja van. Ez a struktúra úgy jöhetett létre, hogy egy ősi sejt egy eukarióta sejtől kiszabadult kloroplasztiszt kebelezett be, pl. plasztiszt egy zöldalga sejtől. A klorofill-*b* jelenléte ezt a feltevést támasztja alá, mivel klorofill-*b* az algák között az *Euglenophytonok*on kívül csak a *Chlorophytonok*ban fordul elő. A plasztisz körül a harmadik (legkülső) membrán tehát a második gazda lefűzött plazmalemma darabja. A plasztisz belsejében egyes ma élő fajainál a lamellák (tilakoidok) négyes csoportokba rendeződnek. Másoknál a szintest periferiáján karotinoidokat tartalmazó gömbszerű lipidesepekből álló szemfolt (sztigma) szerveződik. Elektronmikroszkópos felvételen jól látható, hogy a szemfolt több rétegben rendezett globulusokból épül fel. A fényérzékelésben betöltött szerepe és annak mechanizmusa még sok kérdésben tisztázatlan.

#### 2.4.3.1.3. Sárgásmoszatok (*Chrysophytonok*), barázdásmoszatok (*Dinophytonok*) és barnamoszatok (*Phaeophytonok*)

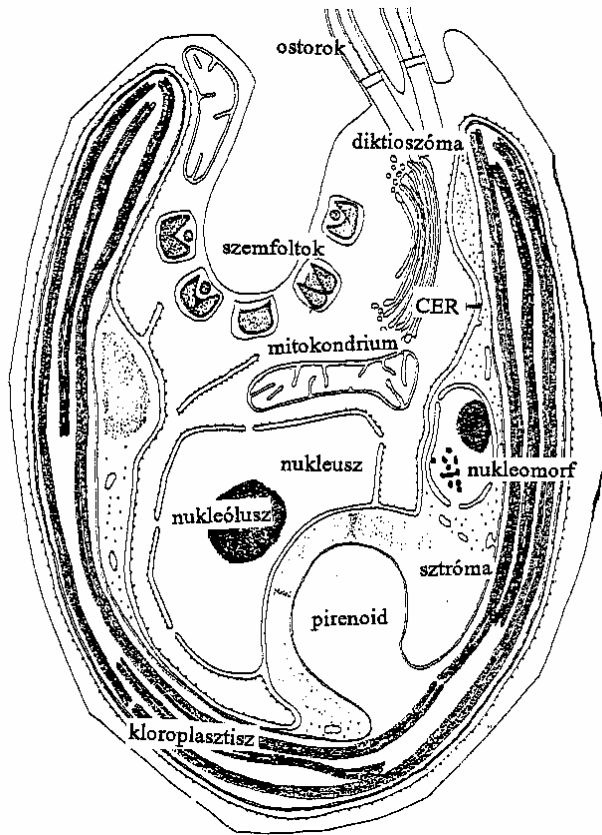
***Chrysophytonok.*** Mind testfelépítésüket, fiziológiájukat, mind szaporodásukat tekintve nagyon sokszínű algacsoport. Színanyagaik a klorofillok mellett a sokféle karotinoid. Legfigyelemreméltóbb csoportjuk a mintázott kova és hemicellulózból felépülő vázzal rendelkező egysejtű szervezeteket magába foglaló *Bacillariophyceae* (kovamoszatok) osztály. Mindenütt jelen vannak a bioszférában. Tengeri szervezetek vázainak fosszilizálódott tömege a diatómaföld.

***Dinophytonok.*** A kromoszómák körüli hisztonfehérjék hiánya és az intranukleáris mitózis (a maghártya és a nukleolusz végig megmarad az osztódás során), továbbá a folyamatosan kromoszóma állapotban lévő genom minden más csoporttól jól elkülöníti a barázdás moszatokat. Sokan ezért az eukarióta sejtípus fejlődésének egy korán elkülönült, leszakadt vonalát látják bennük. Két különböző hosszúságú ostorral mozgó egysejtűek. A fallal

rendelkezők cellulóz lemezeket fejlesztenek a plazmalemmán belül, ami segít a határozásukban.

**Phaeophytonok.** Többségük nagytestű tengeri élőlény. A klorofillokat kísérő pigmentek között a karotin származékok közül a barnás színárnyalatokat adó fukoxantin és más xantinok jelenléte jellemző. Jellegzetes plasztiszuk a 21/B ábrán látható. Néhány faj néhány sejtípusa a szöveti differenciálódás jeleit mutatja. Levél, szár és gyökérszerű képződményeik lehetnek. Diplonták vagy diplohaplonták.

A fenti három algatörzset a plasztiszrendszer vonatkozásában az köti össze, hogy a klorofill-*a* mellett **klorofill-*c*** molekulákat találunk (a klorofill-*b* hiányzik). Emellett több szervezetnél bizonyították, hogy a szintesteknek a két borító membránon kívül még további két membránjuk van. Ez úgy keletkezhetett, hogy egy plasztiszsal rendelkező sejt (egy eukarióta sejt) került nagyobb prokarióta sejt belsejébe. Így a plasztisz legkülső membránja a második befogadó plazmalemma részlete, az alatta lévő az első befogadó plazmalemmája, a rákövetkező az előző membránnak egy megfordult részlete, végül a valamikori szabadon élő fotoszintetizáló prokarióta sejthártyája következik. A membránok között megfigyelhető terek plazmamennyisége is igazolja a feltevést. A négy membránból a két külsőt chloroplast endoplazmatikus reticulumnak, CER-nek nevezik erősebben szemcsés felülete miatt. Ez két, csaknem egymáson fekvő membránfelszín. A CER és a belső két membrán közötti tubulusokkal és vezikulumokkal jellemezhető nagyobb tér homológ a valamikori sejt protoplazmájával. Periplasztidális retikulumnak nevezzük. Ebben egyes fajoknál egy erősebben festődő DNS tartalmú testet lehet megfigyelni, a **nukleomorf**-ot. Feltehetően a bekebelezett sejt magjának maradványa (23. ábra). Az evolúció során a bekebelezett sejt kompartmentjei különböző utakon erős redukción mentek át. Többségük el is tűnt. Ez is oka a nevezett moszatok nagy változatosságának, mivel a redukció minden szervezetben más-más módon valósult meg. A ma élő képviselőik többségében a belső membránrendszert alkotó sztrómatilakoidok hármas kötegekbe rendeződnek. A kötegek között nincs kapcsolat. Egyeseknél a tilakoidok koncentrikus elrendeződését figyelték meg. Mások membránjain fikokobiliszómákhoz hasonló testek ülnek.



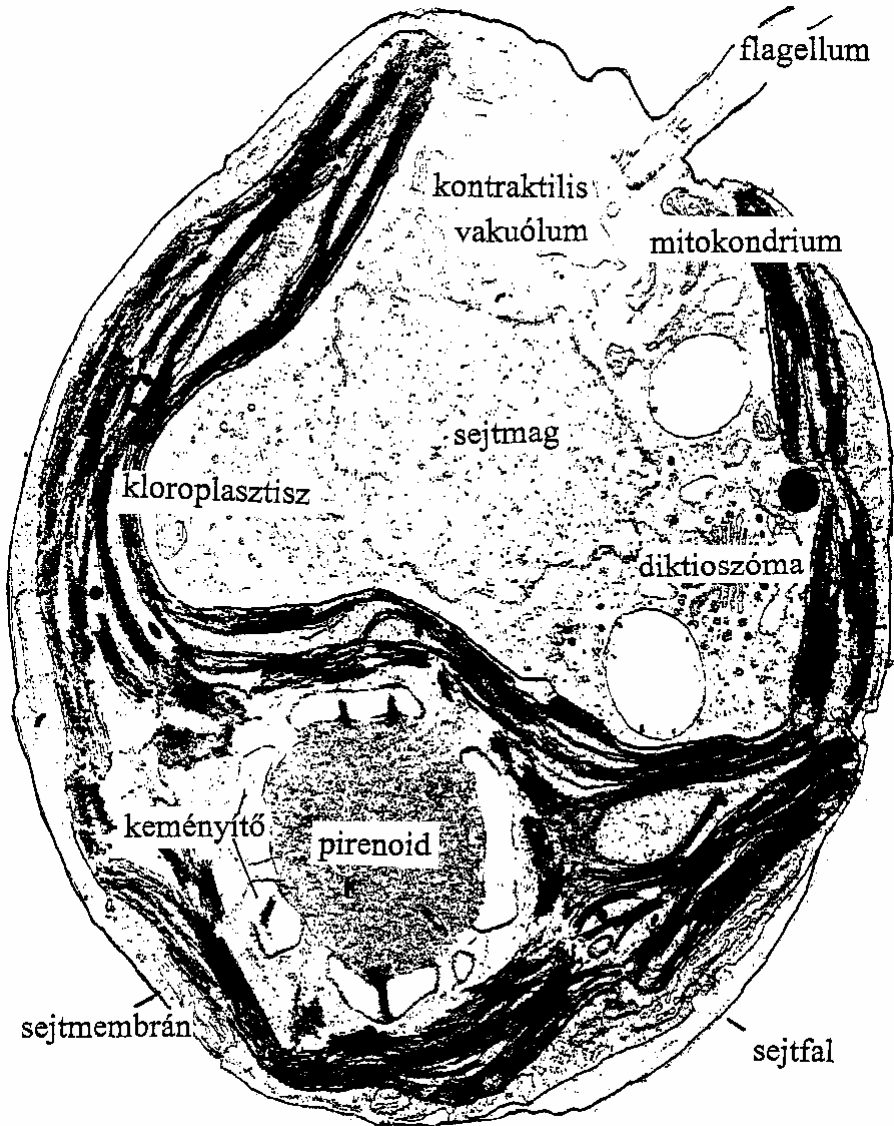
23. ábra. *Cryptomonas* barázdás moszat faj. Egysejtű, két ostorral mozgó szervezet, amely a CER-es algák sajátosságait mutatja (Gibbs nyomán)

#### 2.4.3.1.4. Zöldmoszatok (*Chlorophytonok*)

Az algatörzsek között e taxon mutat legtöbb közös vonást a szárazföldi növényekkel. A közös vonások egy része éppen a kloroplasztiszakkal kapcsolatos, de sejtfalanyagaikban is a leghasonlatosabbak valamennyi alga törzs közül. Sokszínű csoport: egysejtű szervezetek, cönocitikus szerveződés, fonalas felépítés és nagy teleptest egyaránt megtalálhatók közöttük. Többségük édesvízi faj. A többsejtűek haplonták vagy diplohaplonták (24. ábra).

Kloroplasztiszaiuk két membránnal határoltak, a klorofill-*a* és karotinoidok mellett **klorofill-*b***-t tartalmaznak. Ezzel, továbbá az egyes fajoknál a **gránumos** (szemcsézett) plasztisz felszínével a *Prochlorophytonok* felől mutatnak egyenes származási kapcsolatot, és

egyben továbbmutatnak a szárazföldi növények felé. Az agránumos (lemezes) plasztiszokban gyakoriak a 2-6-os tilakoid tömörülések.



24. ábra. Elektronmikroszkópos felvétel egy egysejtű zöldalgáról, a *Chlamydomonas reinhardtii*-ről (Ohad nyomán)

A plasztiszokban végbemenő biokémiai folyamatok hasonlóságát is több esetben igazolták a szárazföldi növényekével, izolált fotoszintetikusan aktív plasztiszok tanulmányozásával. Pl. az algák között egyedül a zöldmoszatoknál figyelték meg, hogy keményítő kondenzálódik már a cukorkeletkezés helyén, a plasztiszban is. A kivált keményítőszemcséktől több zöldmoszat plasztisza rücskös felszínű. Egyes fajok plasztisza tartalmaz pirenoid testet, másoké nem. A cönocitikus szervezetek nem csak sejtmagból, de plasztiszokból is többet tartalmaznak. Az *Acetabularia* fajok akár több tízezret is. A *Caulerpaceae* családban a sejt egyik végén van egy koncentrikus felépítésű tilakoid rendszer, amit tilakoid szervező központnak neveznek.

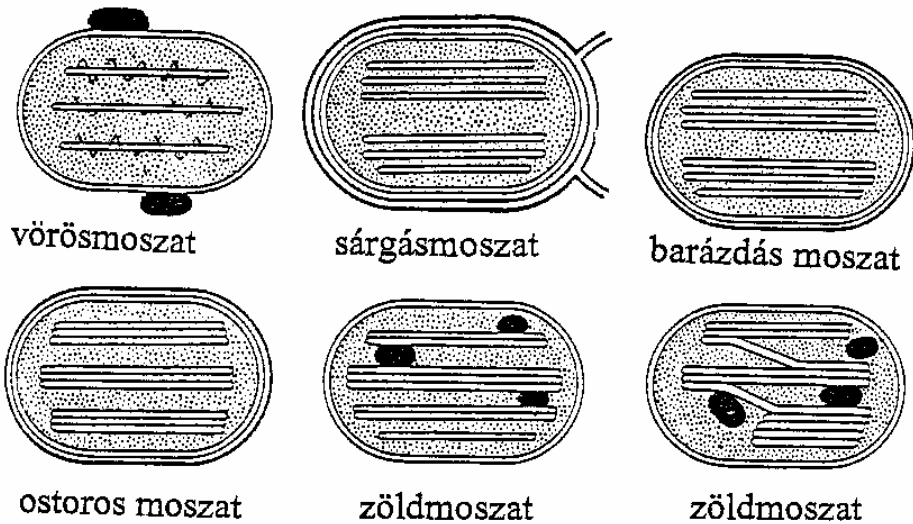
#### **2.4.3.2. A szimbionta elmélet egy további bizonyítéka**

A szimbionta elméletről a fentiek ismeretében még a következő bizonyítékértékű megfigyelést ajánljuk figyelmükbe. A membránokat fagyasztva kettéhasítva (fagyasztva töréssel) és elektronmikroszkóppal vizsgálva megállapították, hogy határhártyák esetén pl. a plazmalemmánál a unitmembrán exoplazmatikus vagyis kifelé néző (E) membránfele egységnyi felületen általában kevesebb és nagyobb partikulumokat hordoz. A plazma felé néző komplementer P (plazmatikus) membránfélre pedig több, kisebb partikulum jellemző. A plasztiszok körüli membránokat ilyen alapon tanulmányozva újabb bizonyítékok járultak az endoszimbionta elmélethez. Igazolható, hogy a két membránnal határolt plasztiszok esetében a belső membrán partikuláltságát tekintve plazmalemma sajátosságú. A ráboruló külső membrán viszont az előző membránhoz képest megfordult, mivel a szimbiózis során a befogó sejt plazmalemmájának E membránfele kerül belülré, míg a P membránfél továbbra is a citoplazma irányába néz. A négy membránnal határolt plasztiszok legkülső membránjának partikuláltsága ugyanígy a betűrődött és ráborult membrán képét mutatja (PE), a tőle beljebb fekvő egy tipikus plazmalemma (EP), a következőnek megint kifelé mutat az P membránfele, míg a legbelső a „prokarióta plazmalemmája”, EP szerkezetű.

Összefoglalva, a membránfelek helyzete a plasztiszok körüli borítómembránokban a tárgyalt algacsoportokban a következő:

- *Rhodophytonok* és *Chlorophytonok*: PE-EP
- *Euglenophytonok*: PE-PE-EP
- CER-es algák: PE-EP-PE-EP

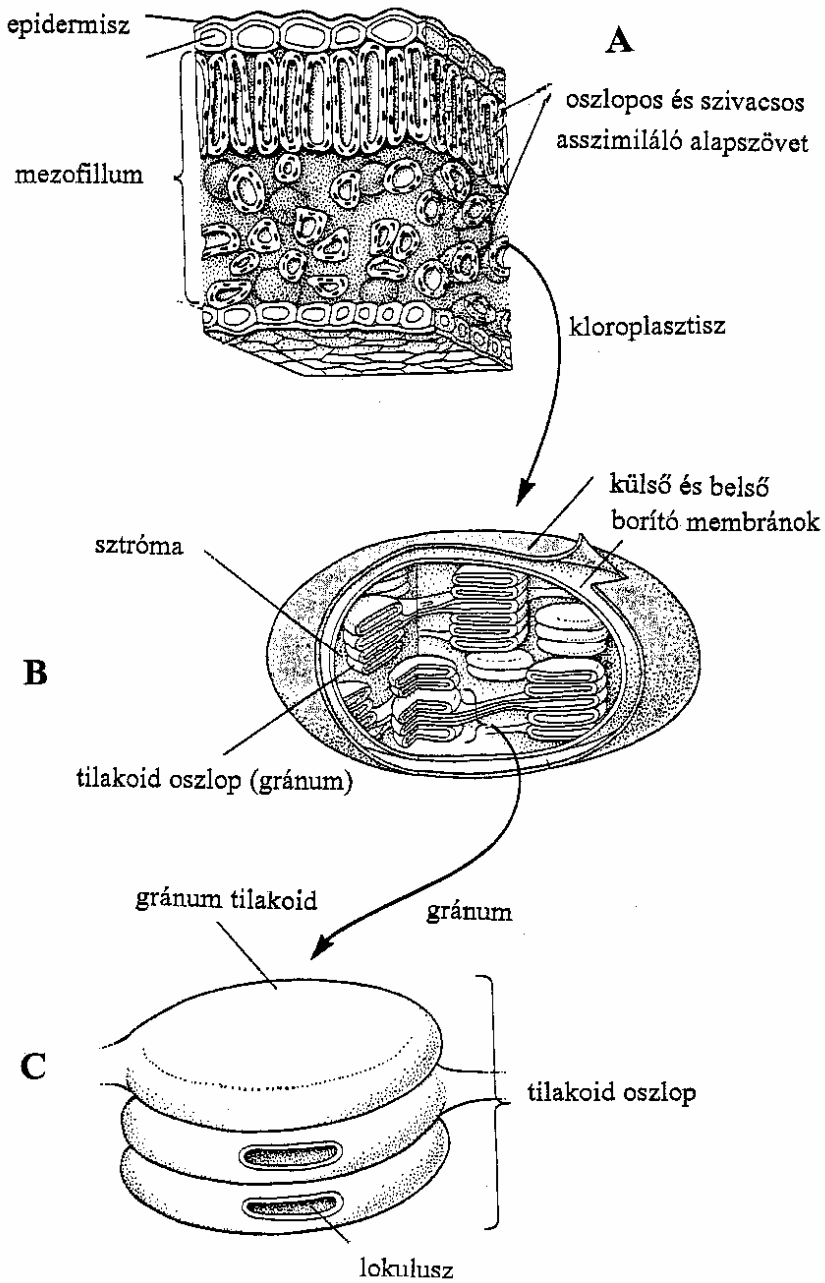
A 25. ábra vázlatosan mutatja a nagyobb algacsoportok plasztiszmodelljét egy-egy algacsoport példáján. Az ábrán láthatók a borító membránok, a sztrómatilakoid tömörülések és a tartalék tápanyag felhalmozás helyei.



25. ábra. Az algák lemezes plasztiszainak modelljei, valamint egy gránumos szerkezetű zöldmoszat plasztisz (utolsó rajz). A fekete gömbök a felhalmozott tartalék tápanyagot szimbolizálják (Taylor nyomán)

#### 2.4.3.3. A szárazföldi növények gránumos kloroplasztisza

Valamennyi embriofitonnál, egyben szárazföldi növénycsoportban lencse vagy bikonkáv alakú **gránumos kloroplasztiszok** figyelhetők meg. A plasztiszok lapos felületén már fénymikroszkóppal is megfigyelhető szemcsézettség, a belső membránszerkezettel magyarázható. Leegyszerűsített térbeli modellen a plasztiszok sztómájában egymáson fekvő kis átmérőjű korong alakú tilakoidok (gránumtilakoidok) oszlopai adják az erősebb fénytörésű helyeket. Az oszlopokon kiterjedtebb, a teljes rendszerben összeköttetést biztosító sztrómatilakoidok húzódnak át (26. ábra).



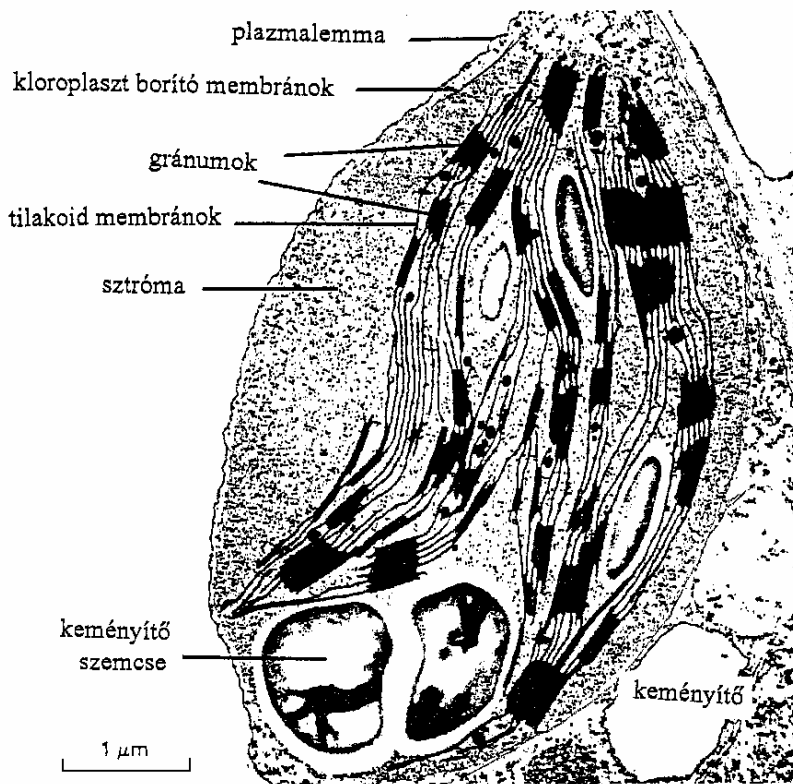
26. ábra. A gránumos kloroplasztisz. A) az asszimiláló levél szövetei tömbszelvényen, B) egy kloroplasztisz a szivacsos szövet egy sejtjéből, fölnyitva, tilakoid oszlopokkal. C) gránumtilakoidok fölnyitva

**Bryophytonok.** A sejtenkénti plasztiszok száma az algákkal összevetve nagyobb. Méretük fajonként változik. A gametofiton és a fiatal sporofiton nemzedék sejtjeiben egyaránt megtalálhatók. A hazánkban is élő *Anthoceros* valamint *Phaeoceros* nemzetségek (a lombos- és májmohák mellett egy külön osztályba tartoznak) különlegesen plasztiszaik tekintetében. Az embriofitonoknál egyedül náluk, sejtenként csupán egyetlen nagyméretű, néha csésze alakú plasztisz található, mint sok alga esetében. Ugyancsak alga sajátosság, hogy a plasztiszokban pirenoid testek is vannak.

**Pteridophytonok.** A sporofiton testben, és a gametofiton test sejtjeiben is előfordulnak a zöld színtestek. Vannak fajok, amelyek földalatti gametofitont fejlesztenek (pl. a korpafüvek), ahol nincs a sejtekben kloroplaszt. Ezek gombákkal szimbiózisban élő heterotróf, szaprofiton testek. A sporofiton nemzedék is lehet részben plasztisz nélküli, mint a mezei zsurló (*Equisetum arvense*) sporofillumfüzért fejlesztő, rizómából táplálkozó barna hajtása. Plasztiszaik felépítése a magvas növények plasztiszaihoz hasonló.

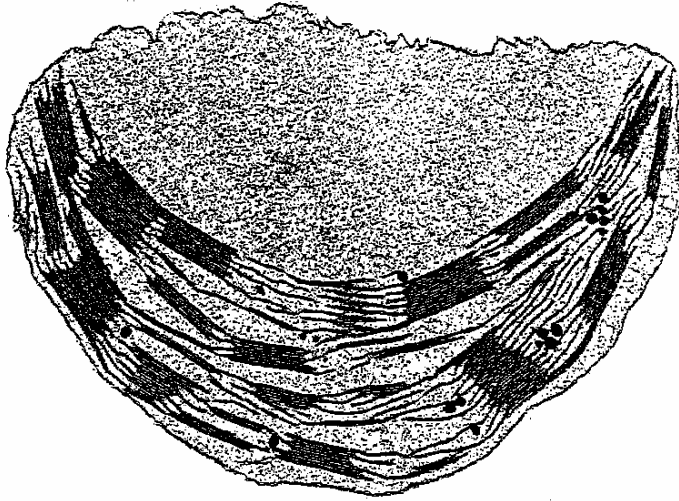
**Spermatophytonok.** A kloroplasztiszok a sporofiton test asszimiláló szövetében tipikusak (27. , 28. és 29. ábrák), de előfordulnak szervek belsejében is, tehát fénytől elzárt helyeken is (pl. a fenyők magjában, a fák bőrszövege alatt, a háncsszövetben). A gametofiton életszakasz sejtjeiben nem differenciálódnak kloroplasztiszok.

Bikonkáv vagy lencse alakúak, 5-7  $\mu\text{m}$  hosszúak, 3-7  $\mu\text{m}$  szélesek és 1-3  $\mu\text{m}$  vastagságúak. Lapos felületükkel általában a sejt fal síkját követik, de fényre és a plazmaáramlással el is fordulhatnak. Sejtenkénti számuk nagy. Akár 200 is lehet egy sejtben, a szövet vagy a szerv megvilágítottságának függvényében. A határoló két borítómembrán egyenként 6 nm vastagságú, közöttük 10-20 nm széles tér található. Membránkapcsolat nincs közöttük. A belső membránrendszer a belső membrán betűrődéseiből, vagy közvetve az etioplasztok prolamelláris testéből származik. Érett plasztiszban a tilakoidoknak megszűnik a membránkapcsolata a belső borító membránnal.



27. ábra. Kloroplasztisz elektronmikroszkópos felvétele a réti komócsin (*Phleum pratense*) asszimiláló alapszöveti sejtjében. A rajzon a plasztiszban található kristályos keményítón kívül a citoplazmában is látható keményítő kiválás

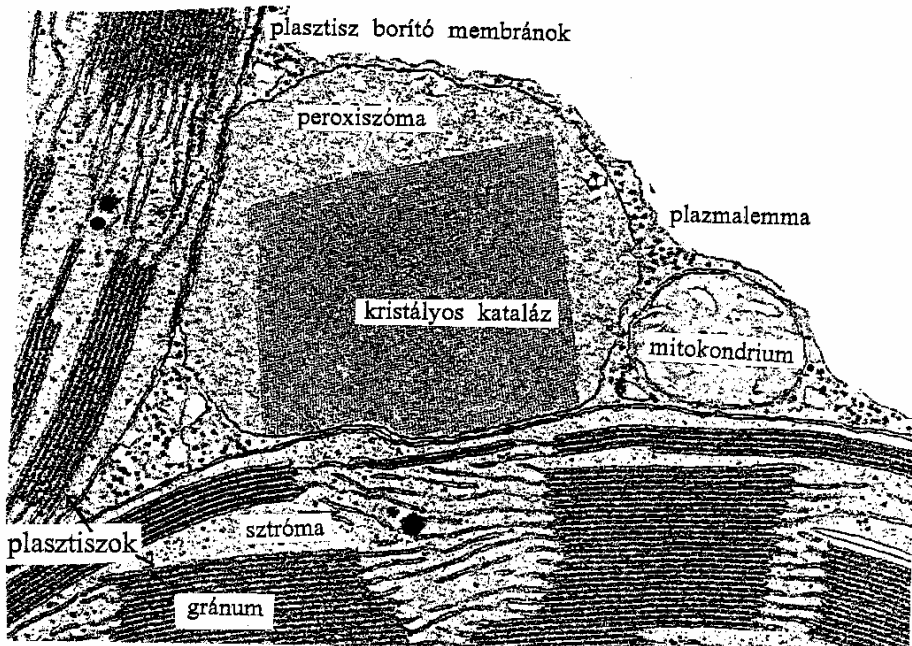
Két típusú tilakoid membrán fejlődik a plasztisz sztrómájában. Az algáknál már megismert nagyfelületű sztrómatilakoid, és a kisebb, korong alakú 0,2-0,4  $\mu\text{m}$  átmérőjű gránumtilakoid. A gránumtilakoidok egymásra rétegződve oszlopokat alkotnak (10-100 membránkorong). Plasztiszonként 40-60 oszlop differenciálódik. Az oszlopok tilakoidjai a betüremkedő belső borítómembrán kettéágazásával, befordulásával és lefüződésével keletkeznek (30. és 31. ábrák). A plasztiszok fénymikroszkóppal látható szemcsézettségét ezek az erősebben fénytörő oszlopok okozzák. Az oszlopok membránkorongjai kapcsolatban vannak a nagy kiterjedésű sztrómatilakoidokkal, amelyek az oszlopokba beépülve, közöttük perforálódva, elágazva sokszor spirálisan csavarodva teremtik meg a belső membránrendszer egységét (32. ábra).



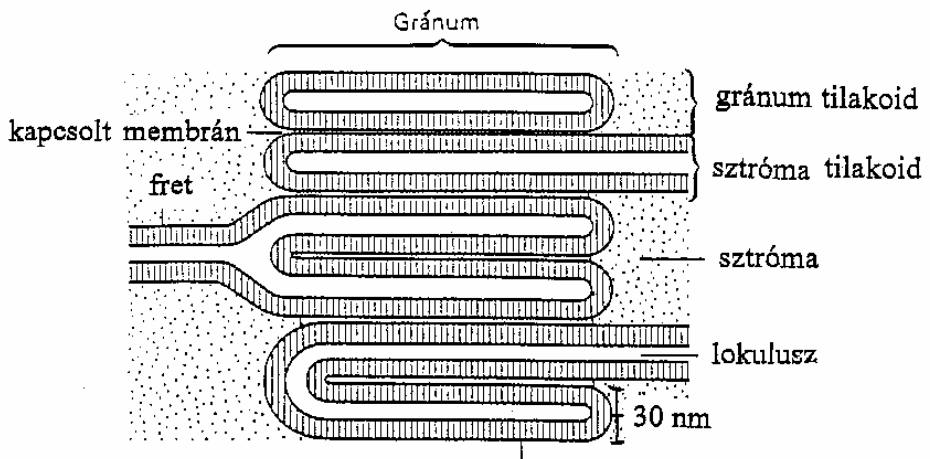
28. ábra. A spenót (*Spinacia oleracea*) kloroplasztisza. A tilakoid rendszer mellett olajcseppek látszanak. A sztróma a riboszómáktól granulált. x 37500 (Miller nyomán)

A membránrendszerben az a membránfelület, ahol két szomszédos tilakoid egymáson fekszik a kapcsolt régió. A fretek a sztrómával szabadon érintkező membránfelületek (nem kapcsolt régiók). Az oszlopok végső tilakoidjai a marginák (30. ábra). A tilakoidok membránja 7,5 nm vastagságú. Az általuk bezárt tér a lokulusz, vagy intralamelláris tér. Ennek magassága 4-70 nm között változik, szokásosan 15 nm. Egy tilakoid ennek megfelelően a membrán vastagságokat is beleszámítva általában 30 nm vastag. A tilakoidrendszer belső tere összefüggő.

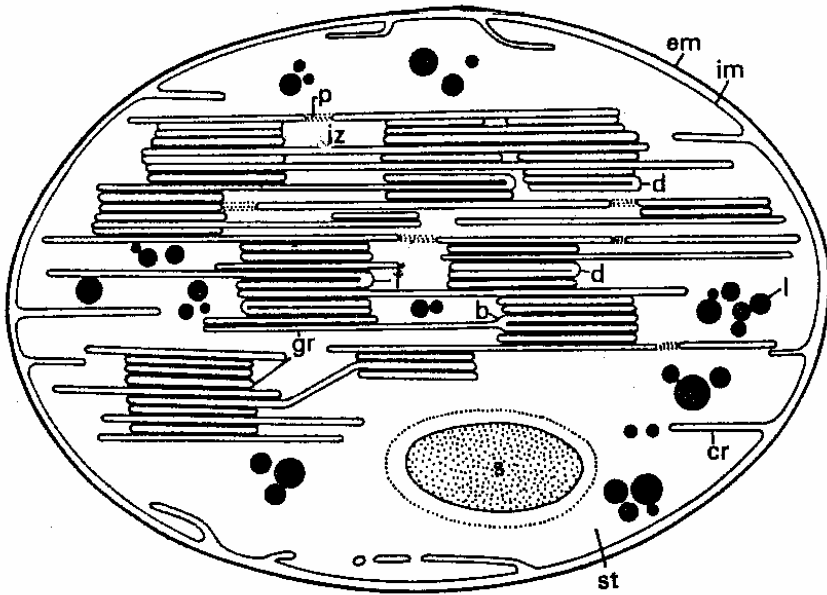
A tilakoid membránokon fénygyűjtő klorofill-protein komplexek (LHC - light harvesting complex), fotokémiai rendszerek (PSI, PSII - photo system I/II), elektron (citokróm-b 6/f komplex) és protonszállítók, kisebb polipeptidek és az ATP szintézisért felelős kapcsolófaktor a legfontosabb partikulumok. A gránumtilakoidok mindkét lapján több a partikulum, mint a sztrómatilakoidokon. A membránok P (sztróma felé néző) feléhez mindkét tilakoid típus esetében több és kisebb partikulum rendelhető, mint az E (lokuluszt határoló) feléhez (33. ábra). További részletek, vagyis a tilakoid membránok funkcionális szupramolekuláris modelljének megismertetése és a fotoszintézis lépéseivel kapcsolása az élettan feladata.



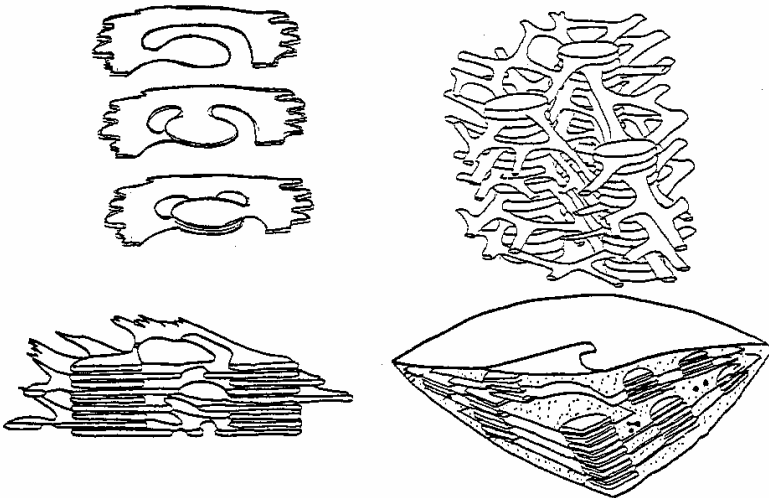
29. ábra. Dohány (*Nicotiana tabacum*) levél mezofillum sejt részlete. Két kloroplasztisz látható, közöttük kristályos kataláz enzimet tartalmazó peroxiszóma és mitokondrium. x 41000 (Gruber és Newcomb nyomán)



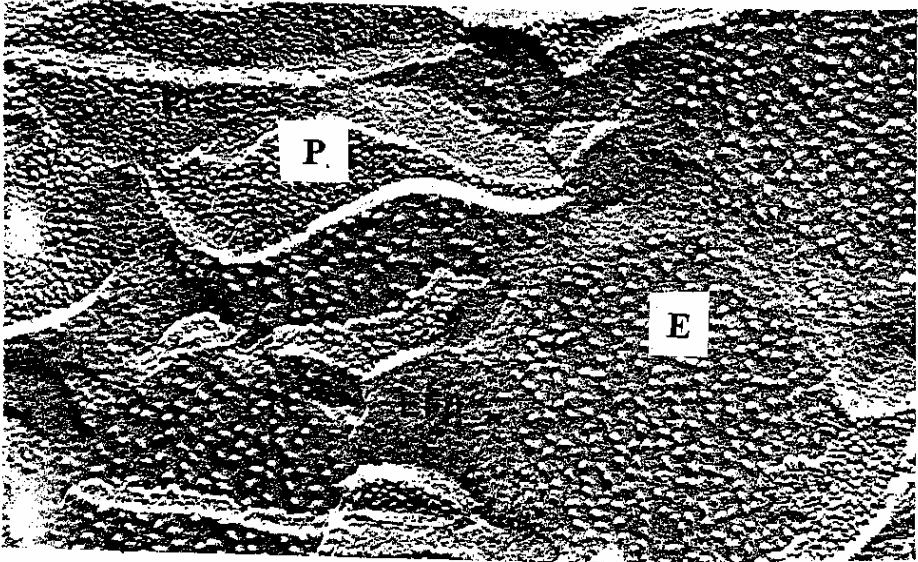
30. ábra. Sztrómatilakoidokkal kapcsolódó gránumtilakoid oszlop szerkezete



31. ábra. Gránumos kloroplasztisz modelljének metszete. b) kettéágazással (bifurkációval) keletkező gránumtilakoidok, cr) kristály, d) duplikációval gyarapodó tilakoid oszlop, gr) tilakoid oszlop (gránum), iz) oszlopok közötti zóna, l) lipid cseppek, em) külső borító membrán, im) belső borító membrán, f) visszafordulással gyarapodó tilakoid oszlop, p) pórus a sztrómatilakoidban, st) sztróma



32. ábra. Modellek a belső membránrendszerre



33. ábra. Tilakoid membrán fagyasztva törése után készített elektronmikroszkópos felvétel. x85000. P-plazmatikus felszín, erősebben szemcsézett kisebb partikulumokkal, E-exoplazmatikus felszín, ritkább szemcsézett, nagyobb partikulumokkal (Staehein nyomán)

#### 2.4.4. A kloroplasztiszok vegyületei

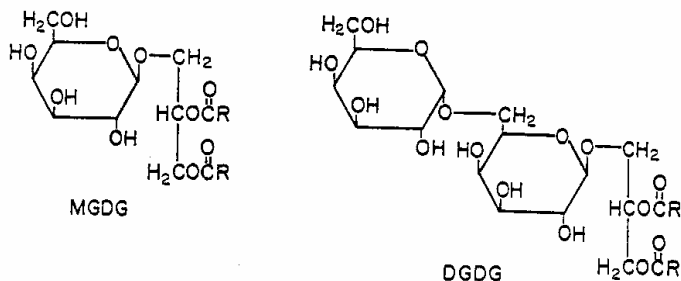
A kloroplasztiszt felépítő molekulák megismeréséhez először a kloroplasztiszokat ki kell nyerni, a növényből úgy, hogy anyagaik a legkisebb károsodáson, átalakuláson essenek át. Egyik lehetőség, hogy protoplasztokat hoznak létre egy adott szövetből sejtfalemészítő cellulázokkal és pektinázokkal. Majd a protoplasztokat centrifugálással óvatosan felnyitják. Az így nyert szuszpenziót differenciál centrifugálás követi, amely méret alapján különíti el a sejtorganelumokat. A kloroplaszt frakció elemzése sűrűség gradiens centrifugálással folyik tovább, majd következhet az egyes rétegek kémiai meghatározása. A plasztiszok oldható frakciójának, vagyis a sztrómának az analízise az organellum lízise után történik.

#### 2.4.4.1. A membránok vegyületei

A plasztiszok borítómembránjai és a sztróma tilakoidjai alapfelépítésüket tekintve az ismert membrán modellt követik, de eltérő funkciójuknak megfelelően sajátosságokkal is rendelkeznek. A külső borító membránok, - amelyek feladata mind az elhatárolás, mind a transzport folyamatok biztosítása, - jobban hasonlítanak összetételükben akár a plazmalemmához, mint a tilakoid membránokhoz. Az utóbbiak azon túlmenően, hogy prokarióta eredetűek, a fotoszintézis fényszakaszának helyei. E helyen ezért a specifikusabb tilakoid membránok vegyületeit tekintjük át.

A tilakoid membránokban a lipidek és a fehérjék aránya, hasonlóan más membránokhoz, közel egy. A **lipidek** többsége glicerid. Ezek ahogyan más membránokban is, a membránok alapvázát adják. Plasztisz sajátosság viszont, hogy a másutt domináns foszfátidok helyett itt szénhidrát tartalmú gliceridek vannak (34. ábra), **mono-** és **digalakto digliceridek**. A lipidtartalom több mint 50 %-át teszik ki. A monogalaktozidok a dominánsak, 2:1 arányban. Gyakori zsírsav alkotójuk a 18 szénatomszámú telítetlen **linolénsav**. Mivel a galaktozidok foszfát csoportot nem tartalmaznak, töltés nélküliek. Ennek fontos szerepe van abban, hogy a tilakoid membránok szorosan egymásra rendeződhetnek. Mellettük a kisebb molekulájú foszfolipidek kb. 10 %-ot, a szulfolipidek kb. 5 %-ot tesznek ki.

Oldékonyságuk alapján a **színanyagok** (pigmentek) is a lipidekhez tartoznak. Különböző szerkezetű, konjugált kettős kötéseket tartalmazó vegyületek, más-más abszorpciós intervallumokkal, és fényelnyelési maximumokkal (36. ábra).



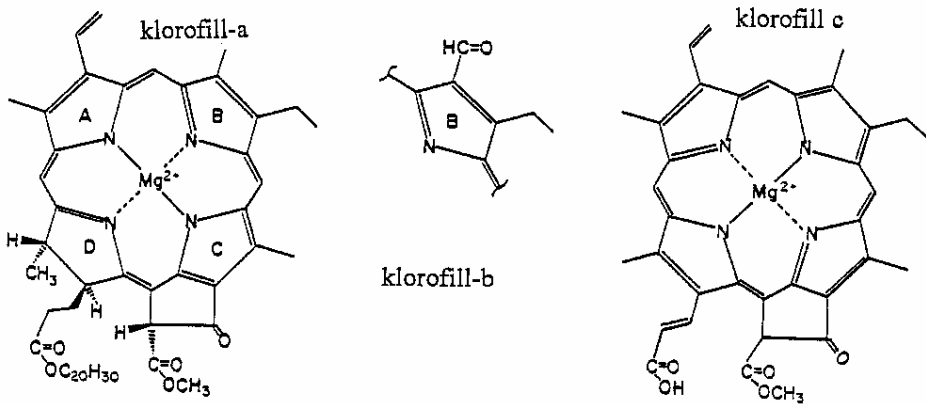
34. ábra. Monogalakto- és digalakto- digliceridek (MGDG, DGDG)

A **klorofilok** (35. ábra) a lipidek 20-22 %-át teszik ki. Közös bennük a négy pirol gyűrűből álló porfirin váz, központi helyzetű  $Mg^{2+}$  ionnal. Zsírodékonyságukat a C gyűrűn elhelyezkedő 20 szénatomos hidrofób fitolgyök biztosítja. A **klorofil-a** kékeszöld színanyag. A baktériumok kivételével minden fotoszintetizáló sejtben megtalálható.

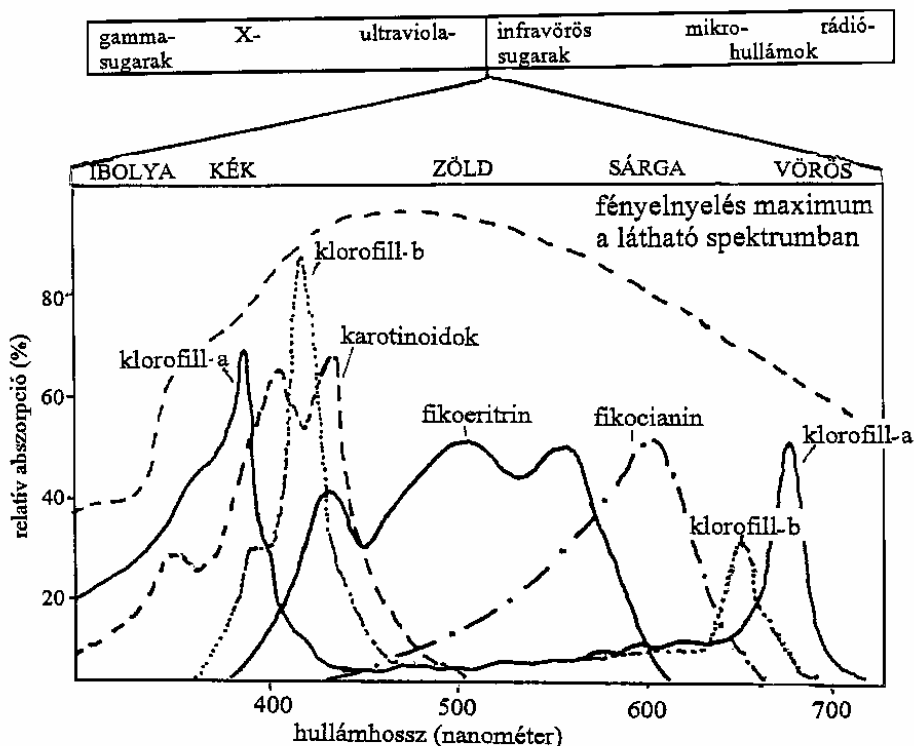
A **klorofil-b** sárgászöld. Az utóbbiban a B gyűrű metil csoportja formil csoporttá oxidált, ennek következtében a klorofil-a molekulához képest az abszorpciós spektrumában eltolódás van (36. ábra). A szárazföldi növények plasztisztaiban egy klorofil-b molekulára 2-4 klorofil-a molekula jut. Előfordul még a *Prochlorophyton*okban, az *Euglenophyton*okban és a *Chlorophyton*okban.

A *Cyanobacterium*okban és a CER-rel rendelkező algákban a klorofil-a mellett a **klorofil-c** a jellemző pigment, amely egy fitolgyök nélküli klorofil molekula. Emiatt zsírokban alig oldódik, a klorofilidek közé sorolják. Szerepe nem ismert jól. A *Rhodophyton*okban egy további klorofil, a klorofil-d is előfordul.

A klorofilok savas közegben könnyen feofitinné alakulnak, a központi  $Mg^{2+}$  helyébe két  $H^+$  lép. Extrahálás közben is óvatosan kell eljárni. A feofitin kis mennyiségben *in vivo* is megtalálható a plasztiszokban.



35. ábra. A klorofil molekulák (-a, -b, -c) szerkezete



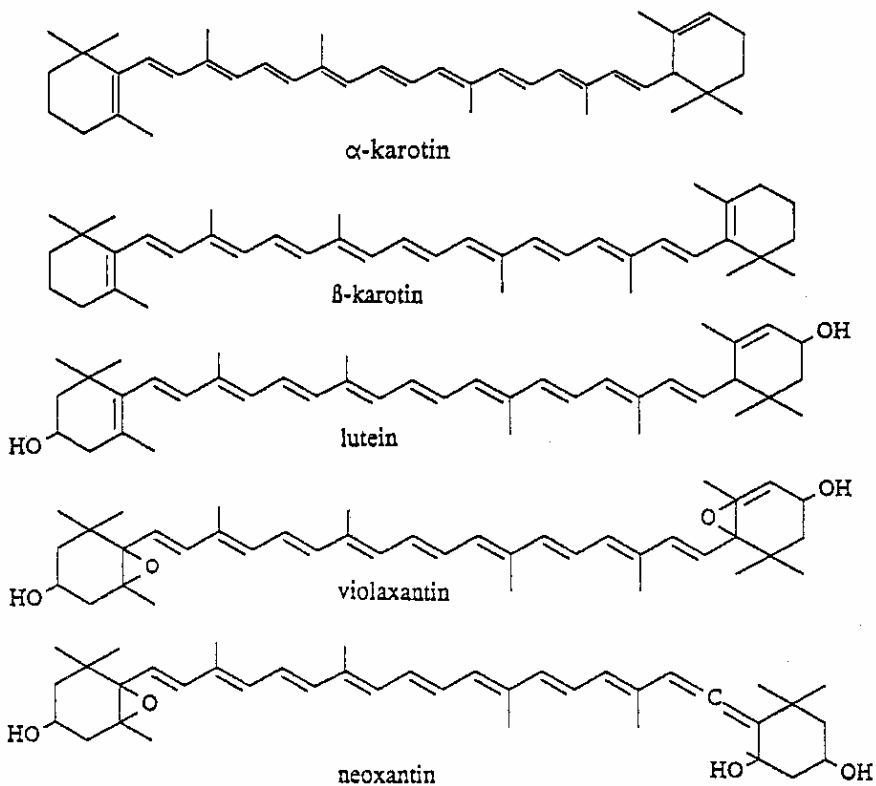
36. ábra. A fotoszintetizáló pigmentek fényelnyelési spektrumai

A **bakterioklorofilok (a és b)** abszorpciós spektruma szélesebb mint az előzőeké. Szerkezetében két pirolgyűrű oldalláncában mutatkozik különbség az eukarióták klorofillmolekuláival összevetve (17. ábra).

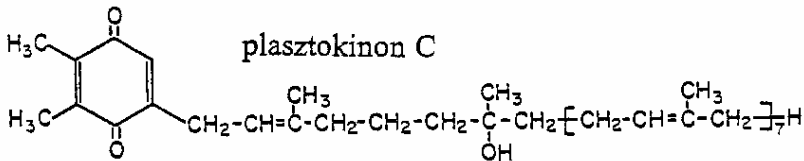
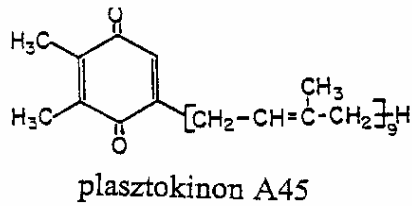
A **karotinoidok** (karotinok és xantinok, 37. ábra) kb. 3 súlyszázalékot képviselnek a lipidek között. Minden fotoszintetizáló szervezet plasztiszában előfordulnak. A fő karotinoid a  $\beta$ -karotin, kiemelhető még a lutein, a violaxantin és a neoxantin. A klorofilok mennyiségének kevesebb, mint egyharmadát adják egy átlagos lomblevélben. Járulékos pigmentek, mivel részt vesznek a fotorendszerek felépítésében, kiszélesítik a fotokémiai aktív szinképtartományt, de a fénygyűjtésben csak másodlagos szerepet játszanak. Elsődleges szerepük a membránok és a klorofilok védelme a fotooxidációtól. A kék fényt nyelik el. Molekuláik kettős kötéseket tartalmazó láncok, végeiken egy-egy jonongyűrű van.

Algákban mint láttuk, a zöldes és narancsos pigmentek mellett más pigmentek is jelen vannak, esetenként elfedik az előbbiek színét. Ilyenek a fikocianin, fikoeritrin és a fukoxantin (18. ábra). Fehérjéhez kapcsolódó **nyitott tetraapirol láncok**, amelyek nem tartoznak a lipidek közé, mivel vízdékonyak. Fehérjével összekapcsolt struktúrájukat a megfelelő algacsoportokban már bemutattuk. Jelenlétükkel az algák alkalmazkodni tudnak mélyebb vizek fényviszonyaihoz (kromatikus adaptáció). Feltehetően nem a klorofillok degradációs formái, inkább e nyitott láncok összezáródásából származtathatók a klorofillok.

A plazsztiszokban előforduló kinonszármazékok, a **plasztokinonok** (38. ábra) is lipidek. Aromás vegyületek, két keto csoporttal és hosszú oldallánccal. Oxido-redukciós folyamataikkal a proton és elektron transzportban vesznek részt. Néhány kisebb fehérjéhez kapcsolódnak.



37. ábra. A fontosabb karotinoidok és származékaik



38. ábra. A tilakoid membránok kinonszármazékainak (plasztokinonoknak) a szerkezete

A **membránfehérjék** azonosítása és vizsgálata sokkal nehezebb, mivel sokkal érzékenyebb csoport. Kivonás közben könnyen degradálódhatnak, átalakulhatnak, az összetett fehérjék széteshetnek. Kevesebb ismeretünk van róluk. A membránokhoz való kötődésüket figyelembe véve csoportosíthatók: vannak lazán kapcsolódó perifériális fehérjék, membránba süllyedő integráns fehérjék és transzmembrán fehérjék is. Fontos **perifériális fehérjék** az ATP szintézisért felelős kapcsoló faktor és azok a ribulóz 1,5 bifoszfat karboxiláz-oxigenáz enzim molekulák, amelyek nem a sztrómában vannak oldva. A fikobiliproteinek szintén perifériális fehérjék. Az **integráns fehérjék** csoportja különösen nehezen vizsgálható. Valamennyi színanyaggal kapcsolt fehérje komplex ebbe a csoportba sorolható. Ezek a fotoszintézisért felelős egységek. Elválasztáskor két részre válnak, a fénygyűjtő komplexekre vagy antennákra, és a reakcióközpontokra. A fotoszintetikus egységeken kívül a membránokban más kisebb polipeptidok is kimutathatók. Valószínűleg a citokrómok mellett az elektrontranszportban van szerepük.

#### 4.4.4.2. A sztróma vegyületei

A szintestek vízben oldódó frakciója. Legfőbb komponense a ribulóz 1,5 bifoszfat (RuBP) karboxiláz-oxigenáz enzim (Rubisco). Két alegységből áll, mindkét alegység további nyolc egységre bontható. A plasztiszok oldható fehérjéinek több mint 50 %-át teszi ki. Egyesek szerint ez a

természetben legnagyobb mennyiségben előforduló **fehérje**. Méretét tekintve is a legnagyobb enzimkomplexek közé tartozik. A teljes molekula súlya 480000 Dalton. A sztróma **lipidjei** plasztoglobulusokat, lipid cseppeket alkotnak. A sztrómában vannak továbbá **vitaminok** (elsősorban K, E vitamin), **ionok** (Fe, Mg, Cu, Mn) és természetesen az itt végbemenő reakciók köztes- és végtermékei. A plasztisz vasfelhalmozó szerepe külön kiemelendő. A vas egy **fitoferritin** nevű óriásfehérjéhez kötődve fordul elő a sztrómában. A klorofill szintézishez szükséges. Hiányában csökken a növény klorofill tartalma. A sejtek vastartalmának 80 %-a is lehet a plasztiszokban.

#### 2.4.4.3. A kloroplasztisz genom, a plasztidom

Már Schimper észrevette a XIX. század végén, hogy a sejtekben a plasztiszok sokszorozódnak, tehát bizonyos fokú önállósággal rendelkeznek. Mai tudásunk szerint ez az önállóság igen korlátozott a szabadon élő sejtekhez képest, bár rendelkeznek saját DNS molekulákkal. Ezek felépítése különbözik a mag DNS-étől, ahogyan ez a szimbionta elméletből következik, prokarióta típusú. **Gyűrűvé záruktak, 30-40 nm hosszúak, és nincsenek hiszton fehérjéik.** 100-150 közepes méretű fehérjét kódolnak, ami a plasztiszok fehérjéinek csak egy részét képezik. A plasztiszban sokszor több DNS van, mint egy baktériumban. A plasztiszok genetikai kapacitása mégis általában kisebb, mint a baktériumoké. Az ellentmondást az oldja fel, hogy a plasztisz egy viszonylag kis DNS molekulának többszörös kópiáját tartalmazza. A kópiák száma igen széles spektrumon változik, számuk nem tükröz evolúciós trendet (6. táblázat). Ezek a plasztisz belső borítómembránjának 5-6 különböző részéhez kódódnak.

A plasztiszok anyagainak létrehozásában nagy szerepe van a sejtagnak is. Fehérjéik többsége a citoplazmatikus riboszómákon épül fel. Igazolt ugyanakkor, hogy pl. a plasztiszok rRNS-ét, a riboszómák fehérjéinek egy részét, a kapcsolófaktor alegységeiből hármat, a ribulóz 1,5 bifoszfát karboxiláz-oxigenáz nagyobbik alegységét, és a citokróm f-et a plasztisz DNS kódolja. Összességében a szimbionta szervezet funkcionális beszűkülése figyelhető meg a sejtagnak irányuló géntranszferrel. Ennek az évmilliókon keresztül zajló folyamatnak a részletei alig ismertek. Feltételezik azt is, hogy olyan jellegű munkamegosztás is kialakult, hogy a plasztiszban maradt általában a

regulátor gén, míg a struktur gének átkerültek a magba. Mindeközben a fotoszintézis, mint alapfunkció nem sérült.

Faj	DNS mérete, kbp	DNS kópiaszám
<b>Algák</b>		
Acetabularia acetabulum	2170	-
Chlamydomonas sp.	196	26-52
Chlorella pyrenoidosa	173-188	20
Euglena gracilis	124-143	59-72
<b>Páfrányok</b>		
Asplenium nidus-avis	132	-
Osmunda cinnamomea	144	-
Pteris vittata	130	-
<b>Zárvaermő egyszikűek</b>		
Avena sativa	11	
Secale cereale	136-144	
Triticum aestivum	135	300-1000
Zea mays	136	
<b>Kétszikűek</b>		
Spinacia oleracea	120-145	48-200
Pisum sativum	120-136	32-97
Nicotiana tabacum	160-165	30-90
Lactuca sativa	132-138	18

6. táblázat. Néhány eukarióta szervezet kloroplasztiszának DNS mérete és plasztiszkonkénti kópiaszáma

A plasztiszokban nagyszámú riboszóma is található. Összességében a sejt riboszóma mennyiségének 20-50%-át adhatják. Méretük és bizonyos anyagokra való érzékenységük alapján bakteriális típusnak.

Megállapították, hogy a plasztiszok uniparentálisan, egyszerűen öröklődnek. Az utódokban csak az egyik szülő plasztisz tulajdonságai jelennek meg. Az anyai ág genetikai kontinuitása tűnik jellemzőnek. Az apai plasztisz genom elbomlik, vagy be sem kerül a petesejtbe.

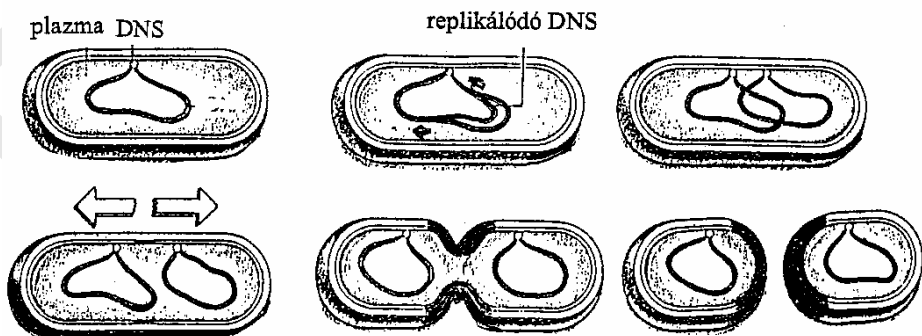
A plasztisz genom kutatása érdekes területe a sejtbiológiának és a biotechnológiának. A plasztiszok rekombinációja, plasztisz mutánsok előállítás, plasztiszok átvitele egyik sejtből a másikba stb., mindezek fontos eredményeket hozhatnak a mezőgazdaság számára. A plasztisz

genom konzervatívabb struktúrának tűnik a magénál, ezért a taxonómiai gátak nem olyan élesek. Nemzetségek között sok eredményes átültetés hajtottak már végre. Ez fontos lehet pl. azért, mert a növények rezisztencia tulajdonságaiért sokszor a plazmiszok felelősek.

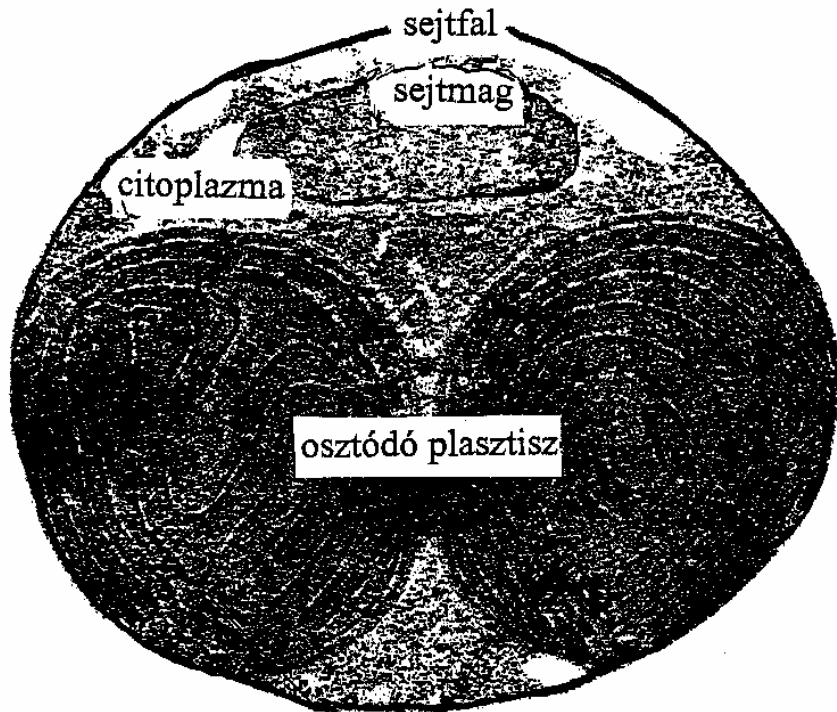
## 2.5. A plazmiszok sokszorozódása

A proplazmiszok és az érett plazmiszok is a prokariótákhoz hasonlóan sokszorozódnak. A belső borítómembránhoz kötődő csupasz ciklikus DNS molekuláik replikáció után a membrán növekedésével szeparálódnak (39. és 40. ábrák), majd ott a plazmisz befűződik és kettéválik. Ha egy osztódó sejt csupán egyetlen proplazmiszot vagy kloroplazmiszot tartalmaz, és az a sejtosztódáskor nem osztódik meg, az egyik utódsejtbe nem kerül plazmisz. Ez ugyan ritkán fordul elő, de ha előfordul, a plazmisz nélküli sejtet a szomszédos sejtek táplálják. Levelekben ilyen osztódás többszöri megismétlődése variegációhoz vezet (lásd alább).

A DNS molekulák kettőződése folyamatosnak tűnik a plazmiszokban, szemben a mag DNS-ének epizodikus replikációjával. Kettűződéseik a magosztódástól függetlenül zajlanak, kísérletek eredménye szerint inkább a szövetek és szervek fejlődésével vannak szinkronban (7. táblázat). A kevés, gyakran csak egy plazmiszot tartalmazó algasejtben a kettűválás gyakrabban koordinált a sejtciklussal.



39. ábra. Baktérium sejt kettéosztódása. A gyűrű alakú, membránhoz kötődő DNS molekula replikálódik, majd a két kópia a membránfelület növekedésével szeparálódik. A sejt itt fog befűződni, majd kettéválni



40. ábra. Algasejt elektronmikroszkópban, osztódó kloroplasztisszal. x1200 (Kuroiwa nyomán)

Levél méret	1mm	2mm	20mm	100mm
DNS kópia/ plasztisz	76	150	190	32
Sejtenkénti plasztiszszám	10	10	29	171
DNS kópia/ sejt	760	1500	5510	5470
Plasztisz DNS %	7%	8%	23%	23%

7. táblázat. A plasztisz genom változása a spenót (*Spinacia oleracea*) asszimiláló alapszöveti sejtjeiben a levél fejlődése során

## 2.6. A variegáció

A variegáció egy szerv felületén megfigyelhető színmintázatot jelent. Mivel a jelenség sejtszinten értelmezhető, és az esetek többségében pigmentekkel/plasztiszokkal kapcsolatos, ezért teszünk említést róla itt, a plasztiszokkal foglalkozó fejezet végén. Általában a levelek variegáltak (41. ábra), de más szerveken is előfordulhat a foltosság, csíkozottság. Hátterében környezeti tényezők is állhatnak.

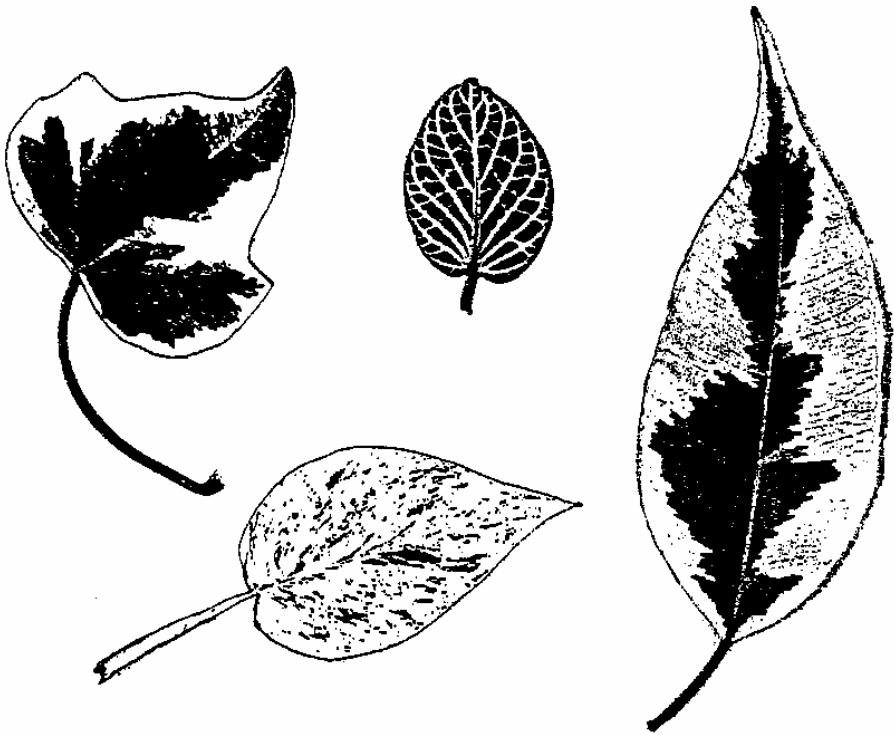
Vírus vagy bakteriális fertőzések következménye is lehet, de elégtelen tápanyag ellátottság ugyanúgy előidézhetheti. Más variegációk megjelenése a génekben rögzül, vagy már korábban rögzített. Ennek két típusát különítjük el. Egyik, ha a foltosságot pigmentek okozzák (kémiai variegációk), másik, ha a mintázat a struktúra következménye (fizikai variegációk).

A **fizikai variegáció** a szöveti felépítés következménye. A pletyka (*Zebrina pendula*) levelének fehéres csíkozottságát az adja, hogy a bőrszövet alatt a levél hosszában levegőüregek vannak. Ezek zöld háttérben szürkés fehér csíkozottságot adnak. A foltos árvacsalán (*Lamium maculatum*) és a pettyezetett tüdőfű (*Pulmonaria officinalis*) foltosságát is különböző, a levél belső struktúrájával összefüggő fényreflexiók adják.

A **kémiai variegáció** a pigmentek eloszlásával és milyenségével van összefüggésben. A plasztiszok színanyagaival összefüggő variegációk egyik típusa, mikor a foltosság megjelenése sejtszintű változással nincs kapcsolatban. A levél bizonyos területein egy sejtcsoportban a sejtek fiziológiai állapota megváltozik. Ez változást eredményez a klorofill molekulák szerkezetében, foltosság jelenik meg. Más reakciók mellett ez is része pl. a levelek őszi színeződési folyamatának. A jelenség hátterében tehát nem áll közvetlen genetikai különbözőség. A sejtvonalas plasztisz variegáció esetében a szövetben kiméra keletkezik, vagyis mutációval bizonyos tulajdonságot már másképpen tároló sejtcsoport jelenik meg a mutáción átesett sejt osztódásának következtében. Ilyen, a sejtek színére kiható mutáció történhet a sejtmagban, vagy a plasztiszok DNS-eiben, mindkettőben, több plasztiszban, néhányban, vagy csak egyben. A lehetséges variációk és az ennek megfelelő manifestáció elvileg végtelen. Kerti és szobanövényeink között különösen sok, szépen variegált levelű dísznövény fajta van (*Peperomia spp.*, *Pelargonium spp.*,

*Euonymus spp.*, *Coeleus spp.*, *Hoya spp. stb*). Nem tekinthető variegációnak a színes szervek (viráglevelek, termések).

A szervek színét nem mindig a szintestek adják. Fontos tényezők még a sejtnedvben oldott festékek (3.4. fejezet), valamint a sejtfalak színező anyagai (4.1.3.3. fejezet). A sejtnedv anyagok másodlagos metabolitok. Többségük fenolszármazék, közelebből flavanoid vázon oldalláncokat viselő különböző vegyületek. Közülük közismertek a szervek piros, kék, lila színét adó antociánok. A libatopfélékben és rokonsági köreikben a sejtnedvben a más kémiai szerkezetű betacianidok adják ugyanezeket az árnyalatokat. A fenti festékanyagok fényreflexiója nagymértékben függ a közvetlen környezet (sejtnedv) kémhatásától, ami a sejt fiziológiai állapotának függvénye. Lokális előfordulásuk okozhat variegációt. A sejtfalak elszíneződése általában a többéves növények másodlagos faszövetében szembeötlő, mivel a szövet nagyszámú vastag falú elemből épül fel. A faszínező anyagok, a csersavak oxidációs termékei, a szövet ill. a szerv ellenálló képességét is fokozzák.



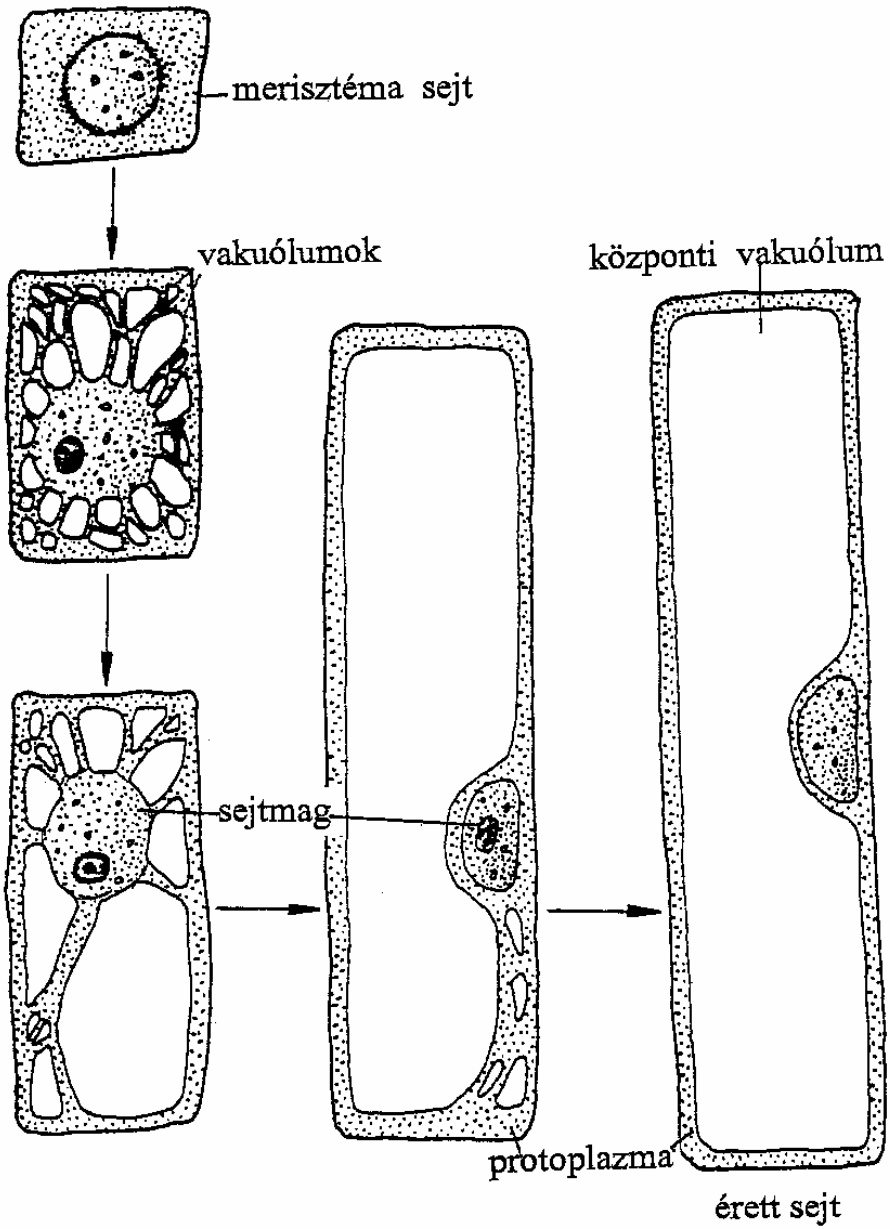
41. ábra. Variegált levelek xerox kópiája

### 3. A VAKUOLÁRIS RENDSZER

A növényi sejtekben egy rendszerbe foglalhatók a különféle oldott vagy szilárd anyagokat halmozó kompartmentek (hólyagok, testek). közös származásuknál fogva, valamint azért, hogy egyszeres határmembránnal rendelkeznek, Ezek alkotják a vakuoláris rendszert. Vizes oldatuk a sejt nedv. Beszáradva reziduális testek, zárványok formájában jelennek meg. A növényi sejteken kívül a gombákban és egyes protistákban is találunk hasonló vakuólumokat.

Hogyan keletkeznek és hogyan differenciálódnak? Többségük a merisztéma sejtek kisméretű ún. provakuólumaiból fejlődik. *De novo* a sima felületű endoplazmatikus retikulumból fűződnek le. Fejlődésük során kapcsolatba kerülhetnek a diktioszó mákkal és a plazmalemmával is (anyagszállítással kapcsolatban). Bizonyos körülmények között az érett sejtekben a nagy vakuólumok szétesésével is növekedhet a számuk. Gyakoribb azonban ennek fordítottja, a meglévők térfogatának növekedése, amely a méretbeli sejt differenciálódás velejárója (42. ábra). A növekedés történhet a vezikulumok összeolvadásával (a vakuólumok tartalma és membránfelszínei is egyesülnek), vagy különféle anyagok felhalmozásával, amikor a térfogat-gyarapodással a saját membránfelület is növekszik. Legjellemzőbb a vízfelhalmozás, amit ozmotikusan aktív anyagok felhalmozása előz meg, a vízmolekulák beáramlása következmény. Az emésztő enzimeket tartalmazó kisebb vakuólumokkal megvalósuló lokális citoplazma autólízis a vakuólumok növekedésének egy további esete, amely során azonban nem nő sem a sejt, sem a vakuólumok száma.

A vakuoláris rendszerbe tartozó sejtalkotók borító membránja a **tonoplaszt**, amely a citoplazma membránoknál általában vastagabb, de a plazmalemmánál vékonyabb (kb. 8 nm vastagságú). Plazmatikus (citoszól felé néző) membránfele vastagabb, mint az exoplazmatikus (sejt nedv felé tekintő). Magas foszfolipid tartalma miatt nagy rugalmasságot mutat.



42. ábra. Egy sejt növekedéses differenciálódásának modellje. Az érett sejt egy nagy központi vakuólumot tartalmaz

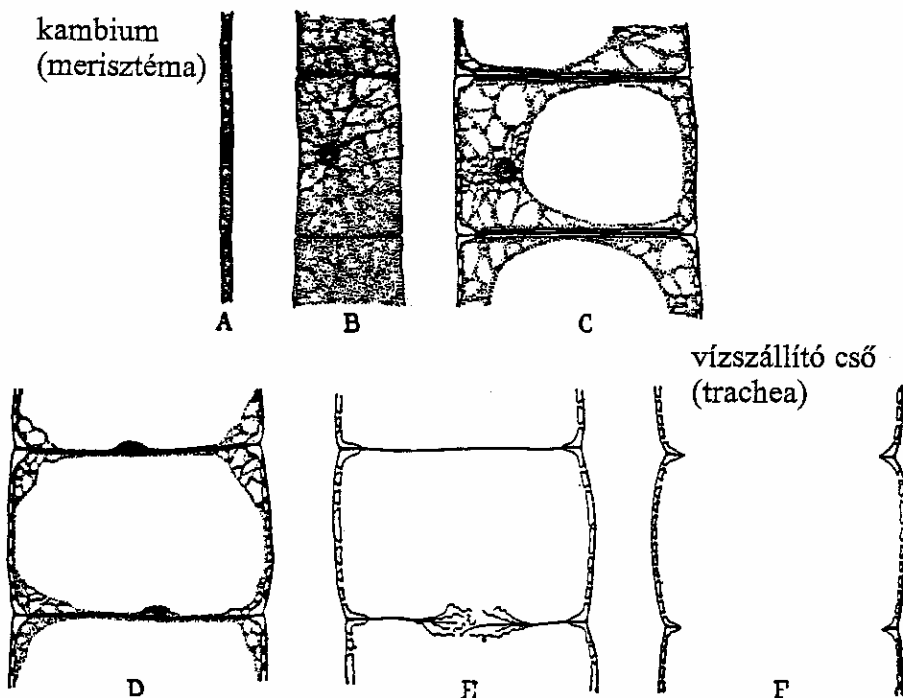
Mivel a hólyagokban a citoplazmához képest 1-2 vagy több pH gradiens mutatható ki, valamint különféle anyagok gyűjtő helye és ideiglenes raktára, a tonoplastnak intenzív transzport feladatot kell ellátnia. Ezt proton pumpákkal, akvaporinokkal (vízáteresztő fehérje komplexekkel), ioncserélő rendszerekkel és hordozó molekulákkal valósítja meg. Protonpumpáló ATP-ázai (V-ATP-ázai) a pirofoszfátokkal együttesen felelősek a sejtnedv alacsony pH-jáért, a negatív elektron potenciálért. Ezek az enzimek a tonoplast teljes proteinjeinek egynegyedét, egyharmadát teszik ki, mennyiségüket a tonoplastban csak az akvaporinok mennyisége múlja felül. Differenciálódott, érett sejtek nagy központi vakuólumaiban a pH általában 5-6, de a madársóska és a citrom termésének sejtjeiben csupán 1-2.

A vakuoláris rendszer tagjai a sejt belső közegének egyensúlyban tartásával fontos szerepet játszanak a sejt homeosztázisában. Egy adott vezikulum egy időben több funkciót is elláthat.

Egy sejtben egy időben több különböző funkciójú vakuólum is lehet. Funkció szerint a következőképpen csoportosíthatók:

### 3.1. Lebontó vakuólumok

A sejt lizoszómái. Litikus vagy **emésztő vakuólumok**nak is nevezik őket. Általában a fiatalabb, kisebb hólyagok látnak el ilyen működést, ezekben nagy a savas hidrolitikus enzim koncentráció (foszfátázok, proteázok, nukleázok, észterázok, lipázok, glikozidázok stb. vannak jelen). Részt vesznek a sejt anyagainak lebontásában, detoxikálást végeznek, organelumokat, de citoplazma részleteket is képesek megemésztetni. A funcionálisan csak sejtfalvázból álló szövetek (faszövet, szklerenchima szövet) sejtjeinek differenciálódásakor a citoplazma autolízise is lizoszómákkal valósul meg (43. ábra). A tartalék tápanyagok hidrolízisében is részt vehetnek. Egyes szerzők megkülönböztetnek enzimtartalmú elsődleges lizoszómákat és enzimeket és szubsztrátot is tartalmazó másodlagos lizoszómákat. Növekedésükkel, anyagösszetételük megváltozásával átalakulnak más funkciójú vakuólumokká.



43. ábra. A kambium (A) fuziform iniciálisaiból differenciálódó trachea, azaz vízszállító cső (F). A folyamat erőteljes vakuolizációval és sejtfallvastagodással zajlik, majd a citoplazma lízise következik. Végül az egymás fölötti harántfalak feloldódnak (E, F).

### 3.2. Felhalmozó vakuólumok

Csoportokat a felhalmozott (kiválasztott) anyagok természete szerint képezhetünk:

- **Ionokat** halmozók. A  $\text{Ca}^{2+}$  és a  $\text{Na}^+$  felhalmozás a legáltalánosabb, az utóbbi különösen sós talajon élő növényekben. A  $\text{Ca}^{2+}$ , ugyanúgy, mint az állati sejtekben, a citoplazmában a növényeknél is alacsony szintre van beállítva, hogy a veszélyes kalcium foszfát ne tudjon kiválni. Szükség esetén a sejt nedvből, ahol a koncentrációja 3-4 nagyságrenddel több lehet, gyorsan tud pótlódni. A vakuólum tehát egy  $\text{Ca}^{2+}$  raktár.
- **Melléktermékeket** halmozók. Melléktermékeknek azokat az általában szekunder metabolitokat tekintjük, amelyeknek fontos szerepük van a

növény életében pl. illóolajok, gyanták, balzsamok, szervek színét meghatározó festékanyagok, stb.

- **Anyagcsere végtermékeket** halmozók, detoxikálók. Fontos tényezők a növényi test fölöslegessé vált, esetleg toxikus anyagainak kiválasztásában. Ez a belső kiválasztás nem tűnik optimális berendezkedésnek, mégis látnunk kell, hogy ennek a mechanizmusnak is megvan a szelekiós előnye. Ezek az anyagok (glikozidok, alkaloidok, kristályok, emészthetetlen testek) gyakran mérgezőek, keserűek, vagy kristályok esetében szúrnak. A növény így védekezik az állatok károsításától.
- **Tartalék anyagokat** halmozók. Általában magvakban vagy földalatti szervek raktározó alapszöveti sejtjeiben fordulnak elő, sejtenként igen nagy számban. Ismerünk fehérjéket (aleuron szemek), zsírokat (szferoszómák) és di-, oligo- és poliszacharidokat halmozó vakuólumokat. A növényi test egészét tekintve, a vakuólumok raktározó szerepe a leukoplasztiszok szerepéhez képest kisebb.

### 3.3. Vegetatív vakuólumok

A növényi test 80-95 %-át a víz teszi ki. Ennek nagyobbik része a vakuólumokban van. A nagy, híg vizes oldatot tartalmazó vakuólumokat nevezzük vegetatív vakuólumoknak.

Biztosítják a sejtek **turgorát**, amely különösen az egyéves szervezetben alapvető. Levél epidermisz sejtek sejtmedve pl. a protoplaszt térfogatának 99 %-át is kiteheti. Ez esetben nagy központi vakuólum van, a citoplazma bélészként szorul ki a sejtfa irányába. A sejtek feszes (turgoreszcensz) állapota aktív transzport eredményeként valósul meg, amit legtöbbet a sztóma zárósejtjeiben tanulmányoztak. Az akvaporinok működésével kapcsolatos eredmények is a vegetatív vakuólumok tonoplaszt felületének tanulmányozásából származnak.

A vegetatív vakuólumok a gyökérszőr sejtekben a **tápanyagfelvételnek** is közvetett tényezői (a citoplazma/sejtmedve koncentráció egyensúlya révén, valamint azáltal, hogy a nagy központi vakuólumok biztosítják a nagy plazmalemma felületeket a tápanyagfelvételhez).

A vegetatív vakuólumok részt vesznek továbbá a **növekedéses differenciálódásban**, a sejtterfogat (a testfelület) kevés energiát igénylő

gyarapodásában. Átlagos sejtek a sejtnedv térfogatának növekedésével 10-30 szorosára növekednek, extra esetekben több ezerszeres térfogatnövekedés is bekövetkezik (pl. a tökfélék termésének falában lévő sejtek esetében).

### 3.4. Sejtnedv anyagok

A vakuólumok sejtnedvében oldott vagy emulgeált anyagok általános és specifikus anyagcsere termékek. Az anyagok nagy része a primer metabolitokhoz tartozik, amelyek alapvetők a működésben, ezért általánosan elterjedtek. Mások, a szekunder metabolitok, többnyire specifikusak, gyakran nagy molekulák. Nagy információ értékük van a taxonómiában, az alapvázakhoz csatlakozó oldalláncok nagy változatossága tapasztalható, ugyanakkor ezek szűkebb, csoportspecifikus előfordulást biztosítanak.

Az, hogy egy adott sejtben milyen tömegű, összetételű és funkciójú a vakuólum nedve, az a sejt korának, pillanatnyi anyagcsere állapotának, szövethöz tartozásának és a környezeti tényezőknek a függvénye. Az anyagcserét tekintve úgy viselkedik, mint egy külső tér, a tonoplaszton átjutó anyagok már másképpen befolyásolják a sejt anyagcseréjét. A sejtnedvben a következő nagyobb anyagcsoportok gyakoriak:

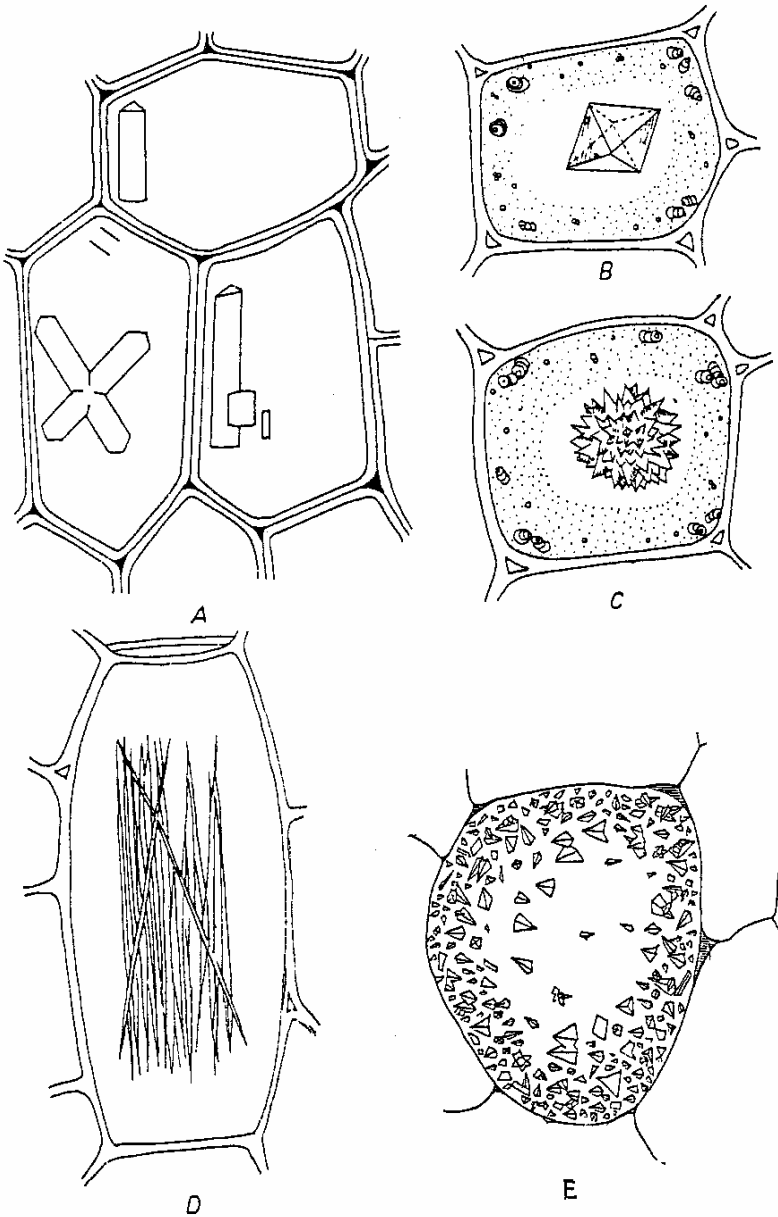
- **Anorganikus savak sói:** pl. nitrátok, foszfátok, szulfátok, karbonátok, kloridok.
- **Szerves savak és sóik:** pl. almasav, borkósav, oxálsav, citromsav, propionsav stb. Szabadon, vagy sóikban vannak jelen. Gyakran halmozódnak fel gyümölcsök sejtjeinek sejtnedvében. Az éretlen gyümölcsökben vannak nagyobb mennyiségben. Szerepük a magvak és termések terjedését szolgáló íz kialakítása, esetleg védekezés az állatok kártétele ellen. Az oxálsav nagyon gyakran kalcium sóként fordul elő. A kalcium oxalát a leggyakoribb sejtekben megfigyelhető kristály (44. ábra). Az egyszikűekben gyakrabban monoklin rendszerben kristályosodva tűkristályokat alkot, más esetben a tetragonális rendszerbe sorolható kristályok sokféle változata figyelhető meg (bipiramisok, hasábok, kristálydruzák, rozetták).
- **Szénhidrátok.** A monoszacharidok közül a D-pentóz, D-ribóz, D-arabinóz és a D-xilóz, a hexózok közül szőlőcukor v. D-glukóz és a D-

fruktóz a leggyakoribb. A diszacharidok közül a **nádcukor** (szacharóz, pl. a cukorrépa - *Beta vulgaris* - gyökerében és a cukornád - *Sacharrum* sp. szárában- igen nagy mennyiségben, de a sárgarépa, a dinnyében és más növények édes szerveiben is) a legjelentősebb, gazdaságilag is. Egyéb gyakori szénhidrátok a D-mannitol, D-szorbit, D-glukuronsav és D-galakturonsav. A poliszacharidok közül az **inulin** (fruktóz polimer - *Asteraceae* és *Campanulaceae* család fajaiban) és a **nyálkák** (pl. a vöröshagyma - *Allium cepa* - levél és szársejtjeiben, az orvosi ziliz - *Althea officinalis* - gyökerében, útifű - *Plantago* - fajokban, pozsgás növényekben) említhetők. A nyálkák nagy viszkozitású, hidrophil, de nem ragadós heteropoliszacharidok: glukomannánok, galaktomannánok, xilánok. Az emberi szervezetben immunstimuláns hatásúak.

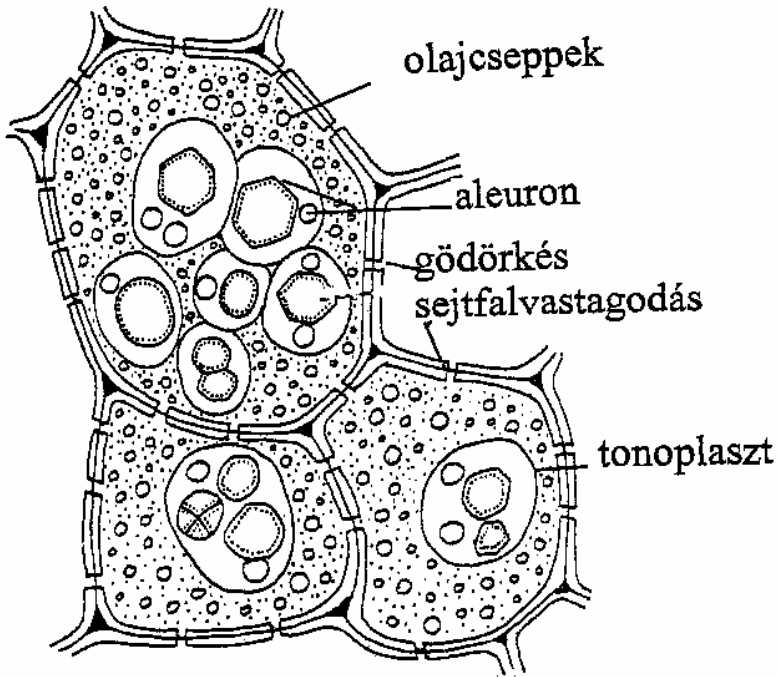
- **Aminosavak és fehérjék.** A fehérjék felhalmozásának, raktározásának fő helye a növényi sejtekben a vakuólum. Gyakorik a vízben oldódó albuminok (pl. a hüvelyesek legumelinje, a ricinus ricinje), és a sóoldatokban, híg savakban és híg lúgokban oldódó globulinok (hüvelyesek leguminja, a burgonya tuberinja stb.). Az aminosavak, amelyek a fehérjék prekursorjai vagy bomlástermékei, szintén jelen vannak. Az oldható fehérje frakcióban a sejtnedv enzimeit is említeni kell. Fehérjék kristályos formában is kiválhatnak, vagy egyszerűen csak beszáradnak (45. ábra) fehérjezárványok keletkeznek. Fehérjezárványok létrejöhetnek a plazmiszokban, mikrotesztekben vagy szabadon a citoplazmában is, de legáltalánosabb a vakuoláris fehérjezárvány, az **aleuron**. Keletkezése a magvak tápszövetében gyakori, mivel a magvak az érés során jelentős mennyiségű vizet veszítenek. Méretben 1-60  $\mu\text{m}$ -ig változhatnak. Alakjuk és méretük fajra jellemző. A gabonafélék szemtermésének tápszövetében külön réteget alkotnak (46. ábra) az aleuront felhalmozó sejtek. Aleuron rétegről beszélünk, amely az endospermium legkülső sejtje. Csírázáskor, a magvak víztartalmának növekedésével a tartalék fehérjék felhasználhatóvá válnak, az enzimek aktivizálódnak.
- **Glikozidok.** A szőlőcukornak, vagy más cukorféleségnek szerves vegyületekkel, alkoholokkal, fenolokkal (un. aglikonokkal) alkotott, rendszerint keserű ízű vegyületei. Ízanyagok, vagy gyengébben - erősebben ható mérgek. Ide tartozik többek között a **vanillin**, a vanília

(*Vanilla planifolia*), a **szinigrin** a torma (*Armoracia macrocarpa*) ízanyaga. Gyógyászatban is alkalmazott glikozidok pl. a gyűszűvirág (*Digitalis purpurea*) **digitalinja** és a trópusi *Strophantus* fajok magjából kinyert **sztrofantin**, amelyek közismert szívgyógyszerek alapanyagai. Több csonthéjas termés ill. gyümölcs (mandula, barack, cseresznye, szilva) magjában előforduló **amigdalín** bomlásakor mérgező hidrogén-cianid szabadul fel. A bomlás már a citoplazma enzimeit hatására megkezdődik, majd fogyasztás esetén a nyál enzimeivel folytatódik a szájon. A növényi glikozidok sora és jelentőségük az ember szempontjából is, hosszan tárgyalható. Ez a szerves kémia, a biokémia és a gyógyszer tudományok feladata.

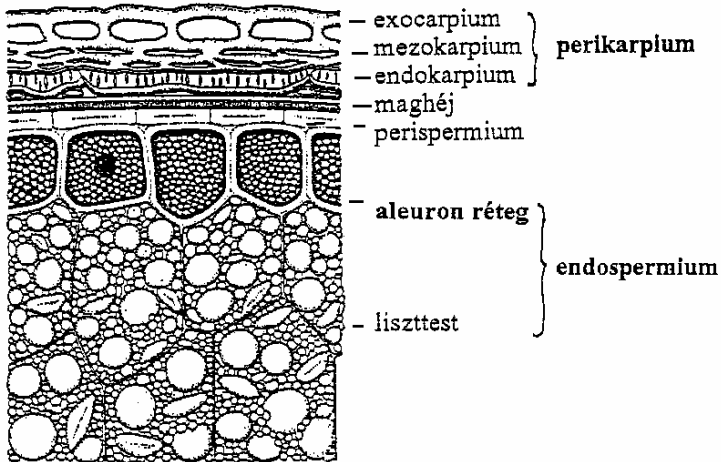
- Az **antociánok** a glikozidokkal és az antoxantinokkal rokon vegyületes csoportba tartoznak. Antocianidint (aglikon) és glukózt, galaktózt vagy ramnózt tartalmaznak. Az utóbbiaktól vízzoldékonyak. Színük a sejtnedv kémhatása szerint a kék, ibolya és a piros árnyalatai. Az antociánok savas közegben vörösek, lúgosban kékesek. Minden zárva termő családban jelen vannak. Ilyenek pl. a lazac színű **pelargonidin** (muskátlis - *Pelargonium zonale*, pipacs - *Papaver rhoeas* virág szirmaiban), a kékes **cianidin** (búzavirág - *Centaurea cyanus* szíromlevelében, a vöröskáposzta - *Brassica spp.* leveleiben), vagy a petúniák (*Petunia hybrida*) és mályvafajok (*Malva spp.*) bíborvörös virágszín adó **malvidinje**. A *Chenopodiales* rendben, a hasonló színárnyalatokat az antociánoktól kicsit eltérő szerkezetű répa festékek, a **betacianinok** adják (46. ábra).
- Az **antoxantinok** aglikonjai a flavonolok (47. ábra B), amelyek az antocianidinek oxidációs termékei, valójában tehát szintén glikozidok (flavanol-glikozidok). Sokféleségüket a flavanoid vázhoz kapcsolódó további hidroxil-, metoxil-, glikozidosan kapcsolódó cukorláncok, esetleg észteresen kötődő savak sokfélesége adja. Az antoxantinok között az **anthoklorok** sok növény virágát vagy termését sárgára színezik (tavaszi kankalin - *Primula veris*, citrom - *Citrus nobilis*). Az **antofein** barna színt ad a fodros gölyaorr (*Geranium phaeum*) virágában. A vízben nem oldódó piros színű **alkannin** a báránypirosító (*Alkanna tinctoria*) gyökér kérgéből régen a juhok jelölésére használták. A virágszín árnyalatokat legtöbbször több sejtnedv színanyag együttesen alakítja ki. Sok esetben a sejtnedv színanyagok mellett a plasztiszok (kromoplasztiszok) karotinoidjai és a klorofilok is szerepet játszanak.



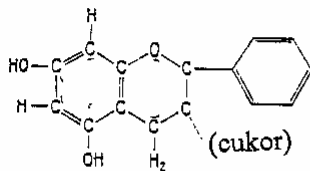
44. ábra. Vakuoláris kalcium oxalát kristályzárványok. A) hasábkristályok a vöröshagyma (*Allium cepa*) hártvás buroklevél sejtjéből, B) tetragonális bipiramis *Begonia* faj szárából, C) kristálydrúza (rosetta) *Begonia*-ból, D) tűkristályok halmaza (kristálykéve vagy rafid) pletyka (*Zebrina pendula*) szárából, E) kristályhomok az *Aucuba japonica* szár belsőveti sejtjében



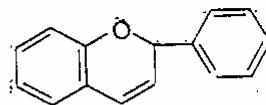
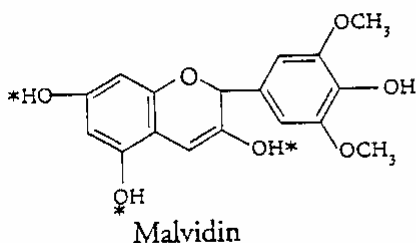
45. ábra. Részlet a ricinus (*Ricinus communis*) mag endospermiumából. A vakuólumokban kristályos fehérjék láthatók, a citoszólban olajcseppek.



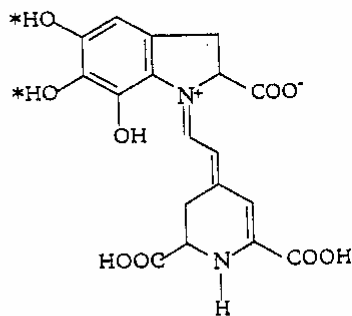
46. ábra. Keresztmetszeti részlet a búza (*Triticum aestivum*) szemterméséből, héjközlelől. Az aleuron réteg az elsősorban keményítőt halmozó endospermium lisztteste fölött helyezkedik el.



antocianidin váz



flavonoidváz



Betanidin

47. ábra. Sejtnevelő festékanyagok

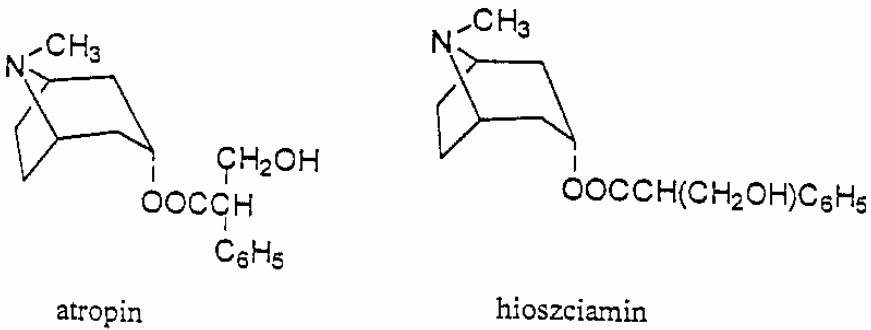
- Cserzőanyagok.** A cserzőanyagok közé kémiai szempontból a **galluszsav és származékai** tartoznak. Nitrogént nem tartalmaznak, a fehérjéket kicsapják, erősen összehúzó, fanyar ízűek. Védő, tartósító hatásúak. Legismertebb galluszsav forrás a gubacs-cseresznye vagy **tannin**. Cserfakéregben, tölgyfa gubacsban, szőlőkocsányban, a cseresznyében és éretlen gyümölcsökben fordul elő. Nagy a tannin tartalma továbbá a tölgykéregnek, gyömbér gyökérnek, a libapimpó levelének. Oxidálódva és az elhalt sejtek falába szívódva (a fátörzs gesztjében) barnás, vöröses anyagokká, **flobafénekké** alakulnak (faszínezők vagy xilochromok). Ezek a védelem mellett a faanyag ellenálló képességének biztosításában is fontos tényezők. Az iparban és a gyógyászatban egyaránt széles körben alkalmazzák a cserzőanyagokat tartalmazó növényi részeket.
- Keserűanyagok.** Nitrogén mentes szerves vegyületek. Szerkezetük még nem ismert eléggé. A mindennapi életben gyakran használatosak ízesítő, színező és konzerváló anyagokként. A komló (*Humulus lupulus*) női virágzata felleveleinek mirigyszőreiben termelődő

**lupulint** a sörgyártásban használják. A fehér üröm (*Artemisia absinthium*) keserűanyaga étvágygerjesztő, és a gyógyászatban gyomorpanaszokra is alkalmazzák.

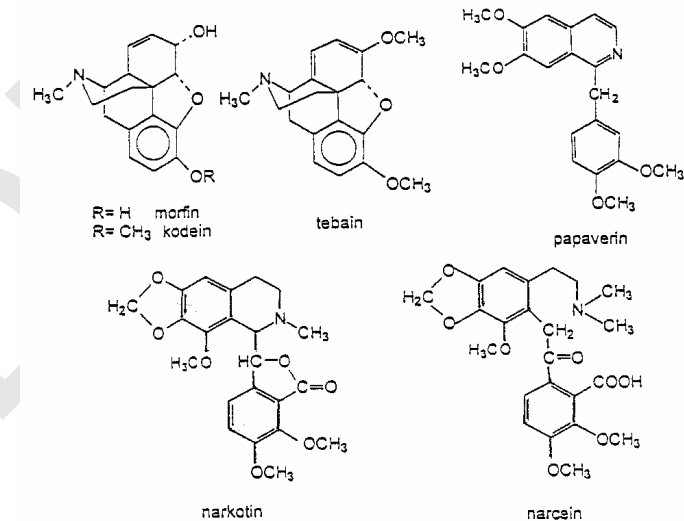
- **Alkaloidok.** Az alkaloidok N-tartalmú, erős fiziológiás hatású vegyületek. Gyakran erősen toxikusak. Nitrogén atomjuk következtében általában bázikus tulajdonságúak. Aminosavakból keletkeznek. Előfordulásuk jellemezhet egy-egy növény családot vagy más rendszertani egységet. Néhány, a közismerten alkaloidokat tartalmazó családokból: *Apocynaceae*, *Gentianaceae*, *Ranunculaceae*, *Papaveraceae*, *Solanaceae*, *Rubiaceae*. Napjainkban mintegy 7000 alkaloid ismert, amelyek közel 4000 fajban fordulnak elő. A bonyolultabb szerkezetű alkaloidok csak egy-egy fajban vagy nemzetségben termelődnek. Egy fajban ha többféle van, azok hasonló szerkezetűek, vagy ha különbözőek, akkor is ugyanabból az aminosavból keletkeztek. A *Papaveraceae* családban előfordulók pl. fenilalaninból keletkeznek. Az egyszerű szerkezetűek szélesebb körben terjedtek el (pl. a nikotin). Leggyakrabban sóik formájában vannak jelen. A savkomponensek közül néhány: ecetsav, tejsav, oxálsav, almasav, cserzőanyagok stb. A N atomot aromás gyűrűben tartalmazók általában gyenge bázisok, a savamid jellegűek még gyengébbek, vagy esetleg savasak is lehetnek. A nadragulya (*Atropa belladonna*) **atropinja** és a beléndek (*Hyoscyamus niger*) **hioszciaminja** igen erős mérgek (48. ábra). A gyógyászatban is alkalmazást nyernek. A mák (*Papaver somniferum*) tokterméséből nyert sejtnedv mintegy 30 alkaloidból álló keverék (49. ábra), amelyben a **morfin** mennyisége a legnagyobb. A drogból gyártják a **morfint, kodeint, papaverint, narkotint** és egyéb gyógyszereket. A száraz toktermésből történő morfin gyártást Kabay János dolgozta ki. Ezt az eljárást ma is alkalmazott a világban. Az éretlen máktermés beszáradt tejnedve az ópium. Magas morfin tartalma miatt egyike a legveszélyesebb kábítószereknek. Az először trópusi szulákfélék, (*Ipomea* fajok) magjaiból izolált lizergsav származékok is alkaloidok és szintén kábító hatásúak. A **lizergsav-dietilamid** ismertebb neve az LSD. Az őszi kikerics (*Colchicum autumnale*) **kolchicin** (50. ábra) alkaloidja poliploid növények előállítására alkalmas, mert gátolja a mitózis húzófonalainak kialakulását. A dohány (*Nicotiana tabacum*) gyökérsejtjeiben szintetizálódó és a föld feletti szervek sejtjeinek nedvében felhalmozódó **nikotin** (50. ábra) rokonvegyületeivel együtt

erős mérgek. A dél-amerikai *Cinchona* fajok kérgéből nyerhető ki a **kinin** (50. ábra), az *Erithroxylon coca* kérgéből a **kokain**, a *Strychnos nux-vomica* magjából a **sztrichnin**.

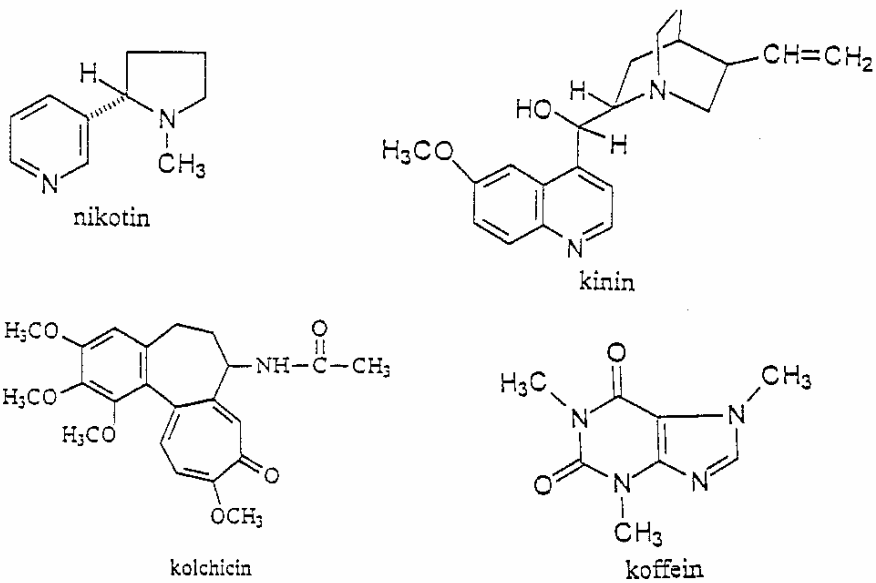
- Alkaloidokhoz hasonló vegyület az élvezeti cikkekhez sorolható izgató, értágító hatású **koffein** (50. ábra) a *Coffea*, kávécsesze fajok hántolt, pörkölt magjának hatóanyaga. A teacserje (*Thea sinensis*) levelében szintén van koffein, de a fő hatóanyag itt a **teofillin** és a **teobromin**.



48. ábra. Az atropin és a hioszciamin szerkezete



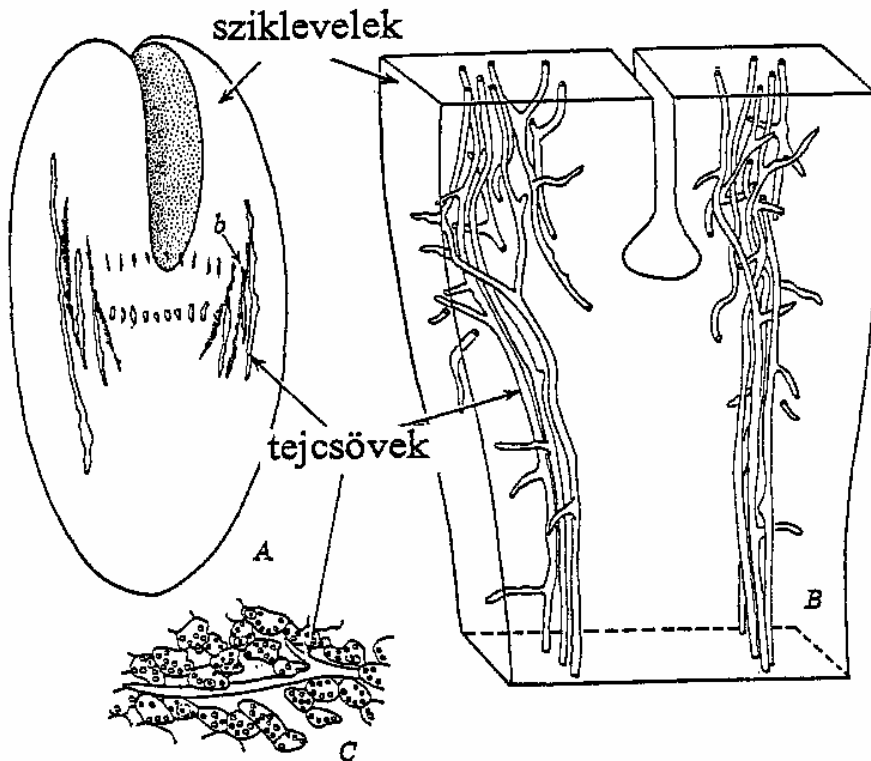
49. ábra. Néhány alkaloid a mák (*Papaver somniferum*) tejnedvéből



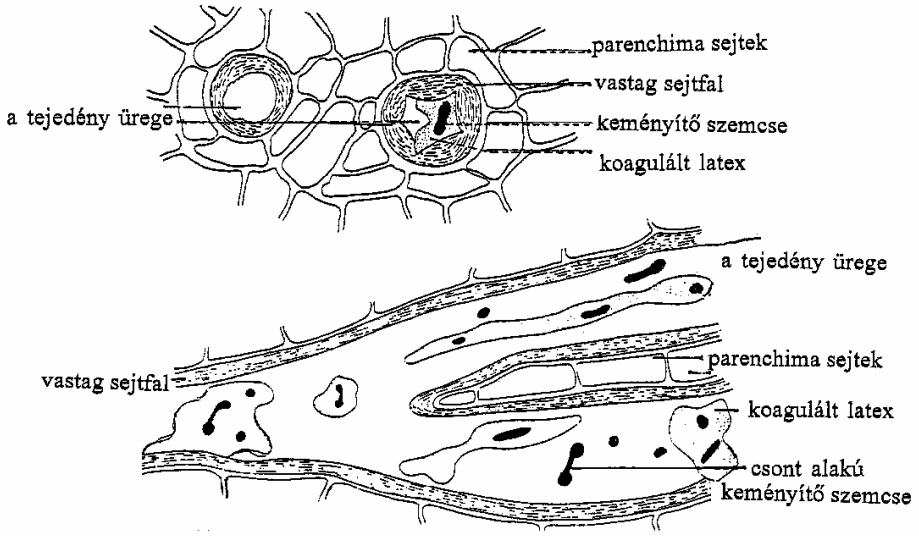
50. ábra. Néhány további alkaloid kémiai szerkezete

- **Vitaminok, hormonok** és több más, a fenti csoportokba nem sorolható anyagcseretermék is kimutathatók a különböző taxonok sejtnedveiből.
- **A tejnedv** (latex) különleges sejtnedvnek tekinthető, amelyben az anyagok oldva és emulgeálva találhatók meg. Gyakran a citoplazmával egyesülve jelenik meg a növény járataiban. Az emulgeált anyagok zsírok, fehérjék, kaucsuk, illóolajok, gyanták. Néha szilárd komponenseket is találunk benne, pl. keményítőszemcséket. Anyagaiktól függően színe a tejfehértől a sötétnarancsig változhat. A tejnedv néhány növény családot jól jellemez, pl. kutyatejfélék (*Euphorbiaceae*), fészkeseken belül a nyelves virágúak alcsaládja (*Liguliflorae*), mákfélék (*Papaveraceae*), eperfafélék (*Moraceae*). A gumifa (*Hevea brasiliensis*) a kutyatejfélékhez tartozik. Kénnel kicsapott tejnedvét használják gumigyártásra. A zapotafa (*Achras zapota*, *Sapotaceae* - trópusi, az ébenfafélék rendjébe tartozó család) megszilárduló tejnedve a rágógumi alapanyaga. Ugyancsak e családba tartozó fafajból nyerik a guttapercsát is, amely a kaucsuknál alacsonyabb hőmérsékleten

keményedő, de meleg vízben puhuló, formálható anyag. Sokszínű alkalmazása közül a fogtechnikát, elektrotechnikai ipart és a szállítószalag gyártást emeljük ki. A tejnedv tartalmú sejtek, a sűrűn elágazó **tejcsövek**, a növényi test legnagyobb sejtjei közé tartoznak. Protoplazmájukat a domináns vakuólum a sejtfalhoz szorítja. Gyakran többmagvúak. A tejnedv és a protoplazma közötti határ sem a szokványos. Élő szövetben korlátlan növekedésűek (51. ábra), de holt sejtek környezetében elhalnak. Tejnedvtartalmú járatrendszer sejtfüzűikkel is létrejön, ez esetben **tejedényekről** beszélünk (*Euphorbiaceae* - kutyatejfélek családjában, 52. ábra).



51. ábra. Tejcsövek növekedése a *Nerium oleander* (leander) embriójában (Mahlberg nyomán)



52. ábra. Tejedény kereszt- és hosszmetsetben az *Euphorbia splendens* szárából (Nougarede nyomán)

## 4. A SEJTFAL

Többsejtű szervezetekben meghatározó fontosságú a sejtek összetartása, a kapcsolattartás, az információcsere, más esetben a sejtek, sejtcsoportok bizonyos fokú függetlenségének biztosítása. A növényi testben ezek megvalósításában a sejtfalnak van alapvető szerepe. A sejtfal a növényi sejt és a növényi test szerves része, protoplasztokra épülő külső sejtváz.

A növényvilágon kívül általános még a gombák királyságában, továbbá megfigyelhető egyes monéráknál és protistáknál is, de ezek a sejtfalak felépítésükben és kémiai összetételükben is jelentősen különböznek a növényi sejtek falától. A jegyzetben a szűk értelemben vett növények (szárazföldi fotoszintetizálók) sejtfalát tárgyaljuk részleteiben. Az ide tartozó taxonok (a *Bryophytonok* és a *Cormophytonok* törzsei) gametofiton és sporofiton testét, legyenek azok telepes vagy hajtásos szerveződésűek, sejtfallal rendelkező sejtek építik fel. Kivételt képeznek ez alól a magvas növények hímivarsejtjei, amelyeknek mivel endospórás képződésűek, nem fejlesztenek sejtfalat. A női gametofitont alkotó sejteken, így a petesejten is, megfigyelhető vékony sejtfal.

A sejtfal szerepe a sejt, ill. a növény életében a fent említetteken túlmenően is sokirányú. A teljesség igénye nélkül teszünk néhány további kiemelést:

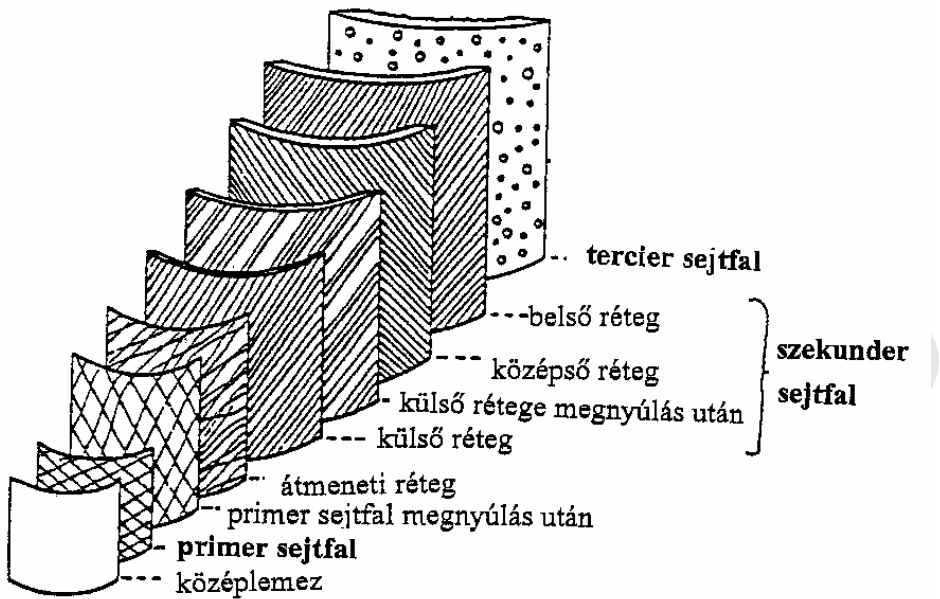
- véd a károsodásoktól, a környezeti hatásoktól: fertőzésektől, UV sugárzástól, patogénektől, a felesleges vízvesztéstől stb.
- a sejt tartalom ozmotikus nyomásával szemben kifejtett ellenállásával biztosítja a sejt és egyben a szerv tartását,
- a szövetek ill. a növényi test egységes sejtfalrendszere (az **apoplaszt**) lehetővé teszi a protoplazmán kívüli diffúziós anyagáramlást,
- kationcserélőként viselkedve részt vesz az ioncserében, a gyökérszőr sejtek felületén a tápanyagok felvételében, másutt annak továbbításában,
- a sejtfalrendszer struktúrája biztosítja a növényi test plazmodezmoszokkal megvalósuló szupracelluláris szerveződését, a **szimplaszt** jellegét,

- adott esetben energiaraktár a szervezet számára, ugyanakkor a bioszférában is kiemelt szervesanyag raktár és tápanyagforrás,
- a szárazföldön élő növények testében a vastag sejtfalak rendszere jelentős támasztó szerepet tölt be.

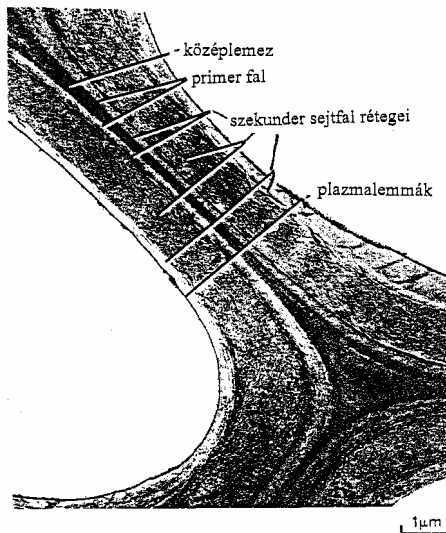
A sejtfal nem változatlan képződmény, amíg a sejt él, a sejtfal változik. A sejtnövekedés sejtfalnövekedéssel járó folyamat, amely során a sejtfal vagy vékonyodik, vagy újabb cellulózkötegek beépítésével tartja meg eredeti vastagságát, esetleg felületét növelve egy időben vastagszik is. Szemléletes példa intenzív sejt ill. sejtfalnövekedésre a pollentömlő növekedése vagy a gyökérszőrsejtek differenciálódása.

A sejtfal a plazmalemmához vagy szorosan hozzátapad, - ez esetben a plazmalemma-fehérjékhez kapcsolódó specifikus arabinogalaktán láncok tartják a kapcsolatot a sejtfal poliszacharidjaival, - vagy egy periplazmatikus tér figyelhető meg közöttük. A periplazmatikus térben extracitoplazmatikus mikrotubulusok, fehérje fibrillumok (lomaszómák) és apró vezikulumok (multivezikuláris testek) figyelhetők meg. Ezek a sejtfal képződésével kapcsolatos testek. Jelenlétük is mutatja, hogy a sejtfal nem egy autonóm struktúra. Felépülését, összetételét a protoplazma irányítja, a sejt szerves része. Laboratóriumi kísérletekben a sejtfal megemésztése után a protoplaszt felületén majd egy nap alatt újraképződik a sejtfal.

A plazmalemmán elsőnek keletkező sejtfalréteg az elsődleges, vagy **primer sejtfal**. Erre a rétegre, méretben tovább már nem differenciálódó sejtek esetében, újabb sejtfalrétegek épülhetnek rá, a másodlagos, vagy **szekunder sejtfal** rétegei. A folyamat a sejtfal másodlagos vastagodása. A rétegek nem feltétlenül folytonosak, egybefüggők. A lerakódás mintázata (sejtfalvastagodási típusok) az adott szövet mechanikai igénybevételének függvénye. A szekunder sejtfalképzés elsősorban a szilárdító és a szállítószövetekben jellemző, ahol a másodlagos sejtfal akár turgor nélkül is biztosítja a szövet szilárdságát. A másodlagos sejtfal rendezettebb struktúrájú, maga is réteges felépítésű (általában három rétegű, amelyből a középső a legvastagabb), mindemellett kémiai felépítésében is különbözik az elsődleges sejtfal rétegetől. Egyes sejtek durva belső felületű, szemölcsös harmadlagos vagy **tercier sejtfalat** is képeznek, amely összetételében nem cellulóz természetű. A **középlemez** a szomszédos sejteket a primer sejtfalak felületén összetartó réteg (53. és 54. ábrák).



53. ábra. egymásra fekvő sejtfalrétegek modellje egy tracheida falban az egyes vízszállító sejteket összetartó középlemezből kiindulva. A rajzon a vonalak a cellulóz kötegek elrendeződését jelzik (Mühlethaler nyomán)



54. ábra. Három kapcsolódó sejt metszete a sejtfalrétegekkel. Elektronmikroszkópos felvétel

## 4.1. A sejtfal anyagai

Az élő sejt fala erősen hidratált. Súlyának 60-75 %-át is kiteheti a víz. Ezért összetételét a szárazanyag tartalma százalékában érdemes megadni. Az egyes sejtfalrétegek legáltalánosabb építőanyagai a szárazanyag tartalom százalékában kifejezve a 8. táblázatban láthatók. A variáció természetes az egyes taxonokban, de egy egyed különböző szöveteiben is. A konkrét szénhidráttípusok és fehérjék, azok arányai, ezáltal kapcsolódási rendjük taxonspecifikus.

<i><b>Eszenciális sejtfalalkotók %-ban</b></i>	<b>középlemez</b>	<b>primer sejtfal</b>	<b>szekunder sejtfal</b>
<b>pektinek</b>	30-70	20-30	1-5
<b>hemicellulózok</b>	30-70	20-45	20-30
<b>cellulóz</b>	-	5-25	40-80
<b>fehérjék</b>	1-15	1-15	1-2 ?
<b>további összetevők</b>	1-2	2-5	10-40

8. táblázat. A sejtek közötti falrétegekben a fontosabb anyagcsoportok arányai a szárazanyag tartalom %-ában

A fő alkotók mellett további összetevők lehetnek a különböző monoszacharidok (pentózok: D-xilóz, L-arabinóz, D-ribóz; hexózok: D-glukóz, D-galaktóz, D-mannóz, D-fruktóz), diszacharidok, csersavak, színezőanyagok, lignin, para, viaszok. Az ásványi sók jelenléte is módosítja a sejtfal tulajdonságait az egyes sejtekben, szövetekben, gyakran taxon specifikusan.

A sejtfal fizikai struktúráját tekintve a fenti vegyületek és anyagcsoportok a következőképpen is csoportosíthatók:

- amorf mátrix anyagok
- vázanyagok
- inkrusztálódó (beépülő) anyagok

- adkrusztálódó (kiválasztódó) anyagok

A sejtfa anyagait e csoportosításnak megfelelően tárgyaljuk.

#### 4.1.1. Mátrix anyagok

##### 4.1.1.1. Pektinek

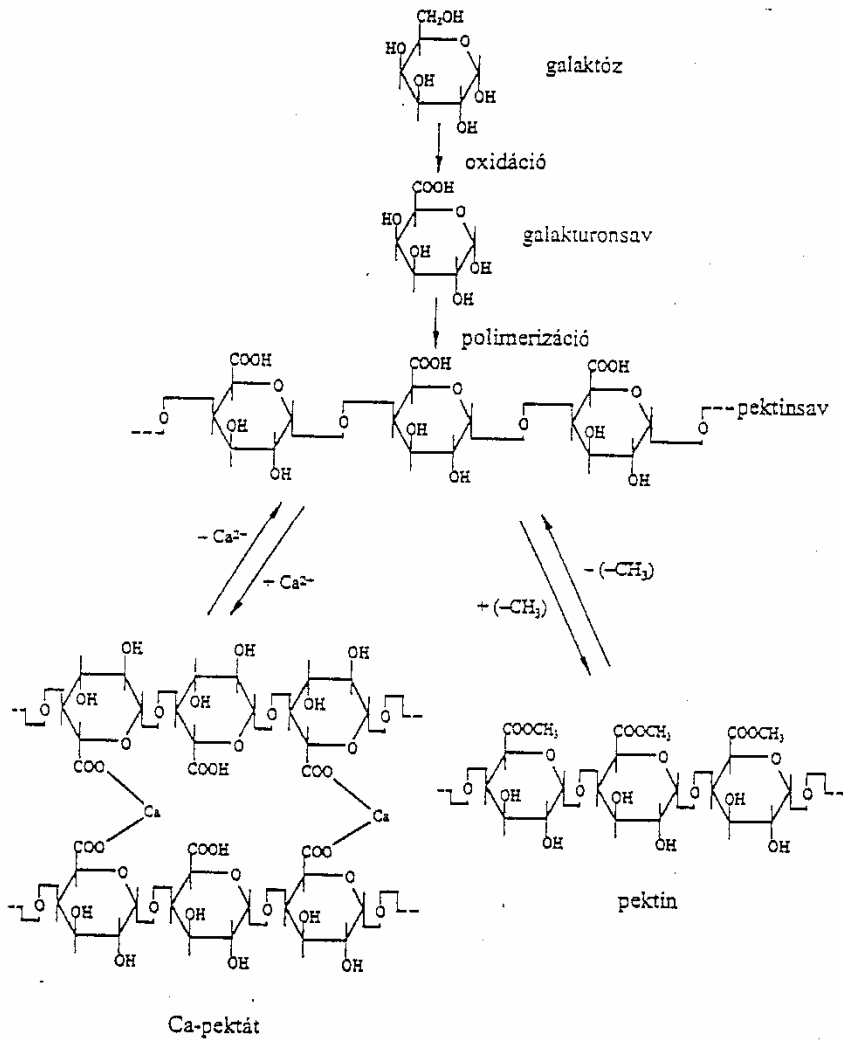
A hemicellulózokkal együtt a sejtek közötti középlemezt és a sejtfa rétegek alapállományát képezik. Mennyisége a másodlagos sejtfaiban már igen kevés. A sejtfa legoldékonyabb frakciója. Híg savakban és lúgokban oldódik. Általános oldószere az EDTA (etiléndiaminó-tetraecetsav). Nem nagy monomerszámú összetett szénhidrátok, gyakran heteropoliszacharidok. Intakt sejtfaiban a pektinanyagok tömegét a poligalakturon láncok adják (55. ábra). Ebben a polimerben az  $\alpha$ 1,4 kötéssel kapcsolódó D-galakturonsav monomerek közé helyenként  $\alpha$ 1,2 kötésben ramnóz kapcsolódik. Ezek a helyek a lánc megtörnek, és cikcakkos lesz (56. ábra). A cikcakkos molekulához oldalláncként gyakran arabinóz és galaktóz kapcsolódik.

A poligalakturon láncok szerkezetüket és kémiai viselkedésüket tekintve csoportosíthatók. Az alig elágazó, savas tulajdonságú (sok karboxil csoportot viselő) molekulák a homogalakturonok (55. ábra A). A ramnogalakturonok elágazó molekulák, sok metilézett karboxilcsoporttal, nagy neutrális oldalláncokkal (55. ábra, B). Gyengén savas tulajdonságúak. Természetes a sokféle köztes típus.

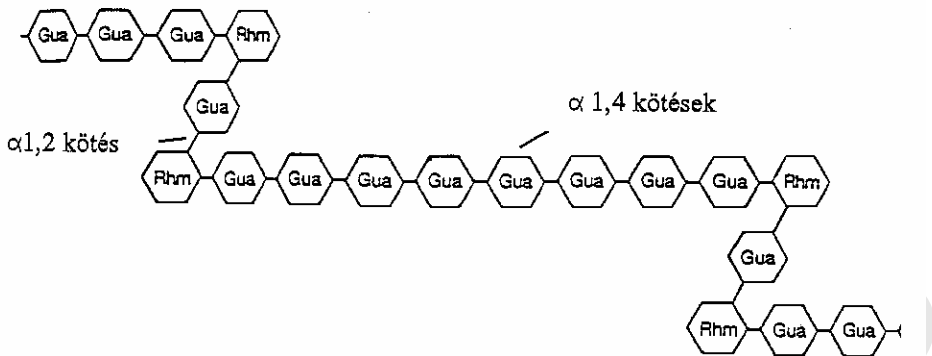
A szomszédos galakturon láncok karboxil csoportjait kétértékű fémionok, elsősorban kalcium és magnézium ionok kapcsolják össze. Ezért a pektinek fellazítása, oldása, pl. sejtek elválasztása céljából, kétértékű ionokat megkötő szerekkel történik. A sejtfa kationcserélő képessége e savas pektinokkal függ össze, a vízmolekulák megkötéséért pedig a poligalakturonláncok metilált karboxil csoportjai a felelősek (55. ábra). A pektinekhez tartoznak a neutrális galaktánok, arabánok is.

Egyes növények gyümölcsseiben vagy raktározó szerveiben a pektinek az átlagosnál nagyobb mennyiségben vannak jelen. Ezekből jól kocsonyásodó lekvárok készíthetők (ribiszke, birsalma, citrusfélék stb.). Ipari felhasználásra, kocsonyák, pudingok, különböző adalékanyagok készítéséhez a pektint almából, köszmétéből, burgonyából és

cukorrépából vonják ki. Gyümölcséréskor a sejtek termelte pektinázok hatására esik szét a gyümölcs. A kender hagyományos feldolgozásakor az áztatás során baktérium enzimek bontják meg a rostkötegek közötti pektinállományt. Patogén szervezetek is termelnek pektinázokat.



55. ábra. A pektin ill. a kalcium pektát kialakulása galaktózból



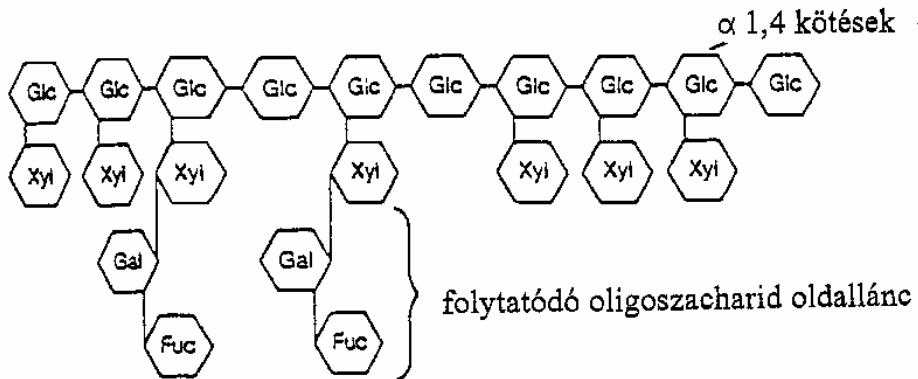
56. ábra. Ramnóz monomerekkel megtört pektin lánc. Gua - galakturonsav, Rhm – ramnóz

#### 4.1.1.2. Hemicellulózok

A középlemezben, a primer és a szekunder sejt falban egyaránt előfordulnak. A pektinokkal együtt a sejt fal nem cellulóz jellegű poliszacharidjai. A molekulák monomerszáma 150 és 200 között változik. A pektinek után a második kioldódó frakció. A hosszabb molekulák kötegei a vázstruktúra részei is lehetnek. A cellulóz kötegekhez kapcsolódnak, azokkal párhuzamos lefutásúak, vagy összekötik az egyes kötegeket. A rövidebbek a magvak tápszövetében tartalékanyagok, szükség esetén energiaszolgáltatók.

Az elsődleges sejt falban gyakoribbak a glukánok (57. ábra). Az oldalláncától függően xiloglukánok, fruktoglukánok stb. fordulnak elő.

A másodlagos sejt fal jellemző hemicellulózai a xilánok (lombosfákban) és a mannánok (túlevelűekben) különböző oldalláncokkal. A fűfélékben glukoarabinoxilán (GAX) a domináns hemicellulóz, ami az előzőkhöz hasonlóan igazolja a sejt falanyagok kemotaxonomiai jelentőségét (a fűfélékben a primer sejt falban aromatikusan anyagok is vannak, amelyek másutt csak a lignifikált másodlagos sejt falban képződnek).



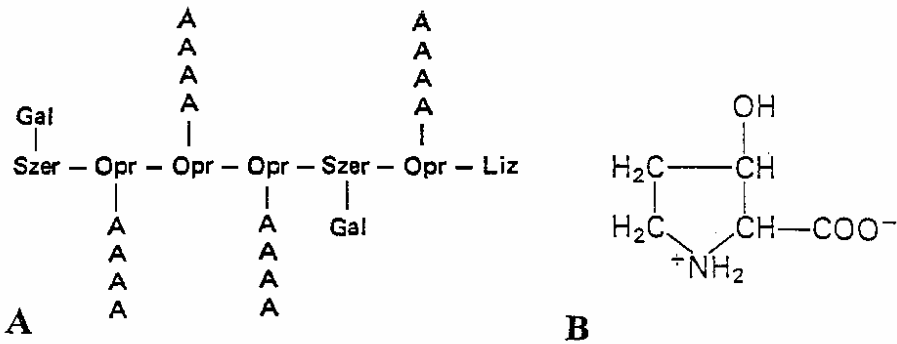
57. ábra. Hemicellulóz modell. Egy xiloglukán lánc. Glc-glukóz, Xyl-xilóz, Gal-galaktóz, Fuc-fruktóz

A hemicellulózokhoz sorolható a **kallóz** is, amely  $\beta$ 1,3 kötésekkel D-glukóz molekulákból polimerizálódó helikális lánc. Jellemzője, hogy igen gyorsan képződik és nagyon finom lerakódásokat képez. Feltehetően a magvas növényeknél minden fajban, minden sejtfalban előfordul kis mennyiségben. Jellemző, jól tanulmányozott nagyobb előfordulásai a következők: A rostacsövek rostalemezeinek likacsain bélésként vagy kallóz dugóként van jelen. A pollentömlő falában a fal gyors növekedését biztosítja. A növekvő pollentömlőben a hím gametofiton mögött képződő lemez is elsősorban kallózból épül fel. A növekvő csúcsi résznek így biztosított a kellő turgiditása. Sebzett felületeken gyorsan megjelenik, ahogyan a mesterségesen létrehozott protoplasztok felületein is. A bibe felületén a pollen csírázását is gyorsan képződő kallózzréteg akadályozza meg inkompatibilitás (összeférhetetlenség) esetén. Lebomlása a növény kalláz enzime segítségével adott esetben ugyanolyan gyors lehet, mint a keletkezése.

#### 4.1.1.3. Fehérjék

A sejtfal mátrixában a szénhidrát komponensek mellett kimutathatók oldható és oldhatatlan glikoproteinek is. Az oldhatatlanok gyűjtőneve az extenzin (58. ábra). Jelentős szerepük van a sejtfal rugalmasságának, ugyanakkor szerkezeti összetartásának a biztosításában. Fontos

strukturális komponensek, hálózatot, szöveteket alkotnak a cellulózkötegek között. Kémiaailag olyan glikoproteinek, amelyben a fehérjét több mint 20%-ban a hidroxiprolin aminosav építi fel (58. ábra). A növényi sejtekben ez az aminosav a sejt falon kívül másutt alig fordul elő. Ismert, hogy az állati testben is a protoplazmán kívül, a sejt közötti állományban a gyakoribb. A kötőszövet sejt közötti állományára jellemző kollagén építő eleme. A sejt falban, az extenzinben gyakrabban előforduló aminosavak még a prolin, glicin, szerin, a pázsitfüveknél a treonin. Az oldható fehérjék enzimek fehérjék. Poliszacharid szintéziséért felelős enzimeket nem mutattak ki a sejt falban, de más funkciójú, azok szerkezetét módosító enzimeket (a fal rigiditását elősegítő peroxidázokat és a sejt fal autolízisében szereplő hidrolázokat) igen. A növekvő sejt fal megnyúlása folyamán a kötések átrendezésével fontos szerepet játszanak a transzglykózilázok. A gyökérszőrsejtek falában lévő enzimek részt vehetnek a tápanyagok feltárában. Egyes növényeknél a sejt fal fehérjéknek szerepük van a patogénekkal szembeni védekezésben is. A pollenallergia egyik kiváltója sejt fal (pollen fal) fehérje.



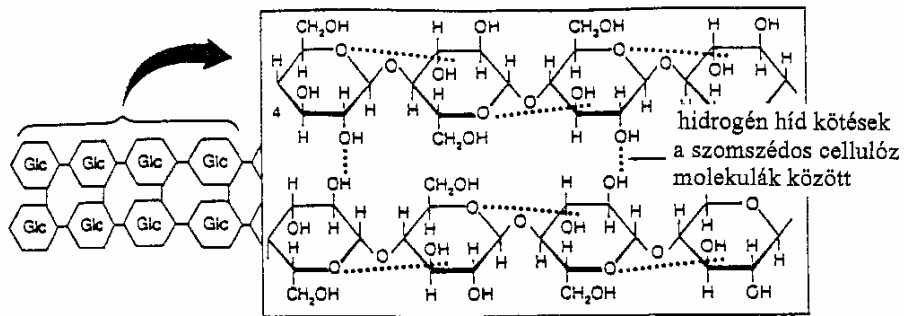
58. ábra. Egy extenzin molekula váza (A), valamint a vázat jellemző aminosavnak, a hidroxiprolinnak a szerkezete (B), Szer - szerin, Opr - oxiprolin, Liz - lizin, Gal - arabinogalaktán, A - arabinóz

#### 4.1.2. Vázanyag

A **cellulóz**. A legnagyobb mennyiségben előforduló poliszacharid a természetben.  $\beta$ 1,4 glikozidos kötésekkel kapcsolódó glukánlánc. A molekulában a monomerek több mint 90%-a D-glukóz (59. ábra). A molekula tengelyében a glukóz egységek egymáshoz képest  $180^\circ$ -al

elfordultak, ezért lineáris lánc jön létre. Bomlásterméke a dimer cellobióz. A polimerizáció foka változó, de legalább ezres nagyságrendű (1000-14000 között változik a monomerek száma). A molekulák hossza ennek megfelelően 1-10 mikrométer közé esik. A primer sejt falban általában rövidebbek, a szekunder falban hosszabbak. Viszonylag merevek, egyenesek (60. ábra). A szomszédos cellulóz molekulákkal hidrogén hidakkal kapcsolódnak.

általában rövidebbek, a szekunder falban hosszabbak.

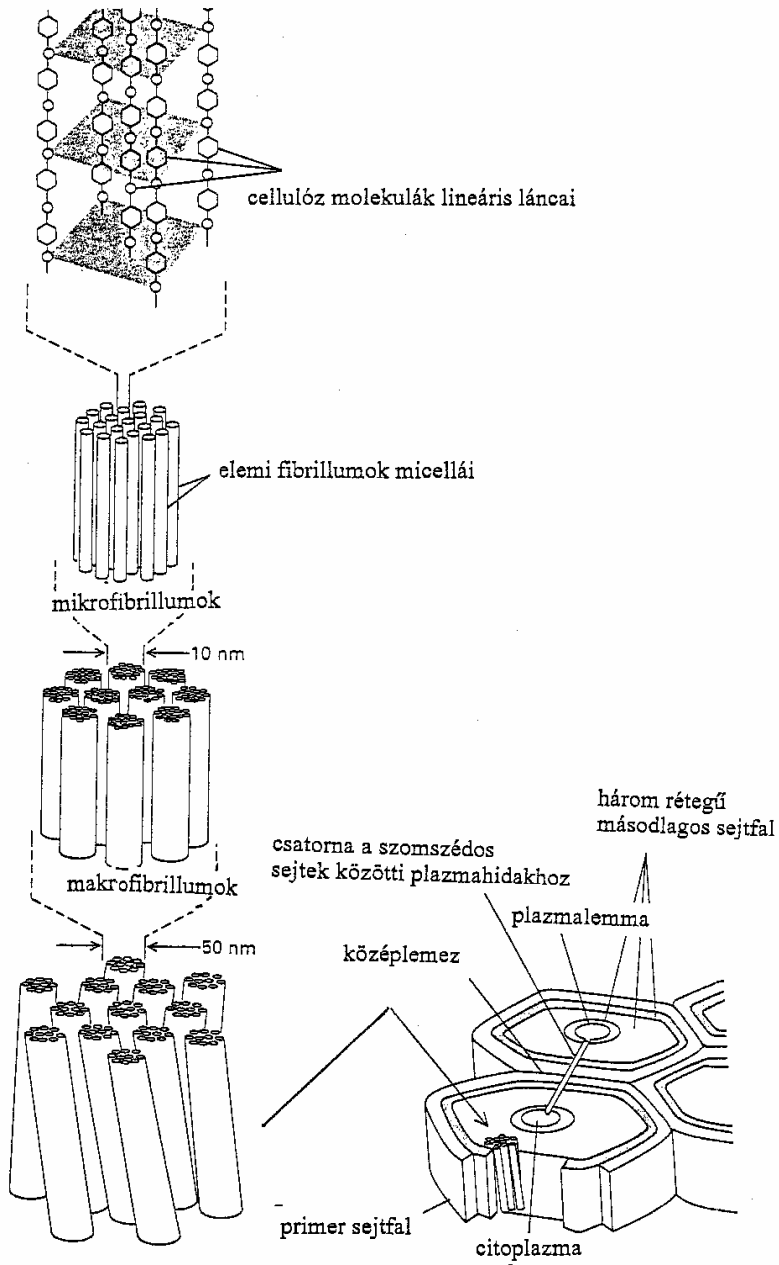


59. ábra. A cellulóz lineáris glukán láncának szerkezete. Glc - glukóz monomerek

50-100 egymással párhuzamos cellulózmolekula **elemi fibrillumot** képez. Ez az egység egy lapos fonál. Szigorúan rendezett, kristályos szerkezetet mutató szakaszai a micellák. A micellák közötti paramicelláris szakaszokban a szomszédos cellulózmolekulák lazán kapcsolódnak. Ezek a szakaszok a cellulózkötegek flexibilitásának fontos tényezői. A stabil szerkezetet hidrogén híd kötések biztosítják a molekula „szálak” között.

4-6 elemi fibrillum **mikrofibrillumot** alkot. A mikrofibrillumok intermicelláris tereibe csak kisebb molekulák kerülhetnek be. A nagyobb molekulájú inkusztálódó anyagok a mikrofibrillumok közötti interfibrilláris térben vannak.

A mikrofibrillumok, gyakrabban a szekunder sejt falban, fénymikroszkóppal is vizsgálható **makrofibrillumokba** tömörülhetnek (62. ábra)



60. ábra. A cellulóz molekulák szerveződése a sejtfa vázstruktúrájához

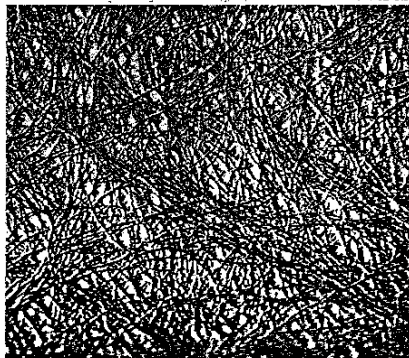
A **primer sejtfallra** a mikrofibrillumok szövedéke jellemző (61. ábra). Az egymáson átfekvő mikrofibrillumok képezte réseken, hálószemekben közlekednek a sejtek közötti plazmatikus kapcsolatot biztosító plazmodezmoszok. Ez a struktúra biztosítja a sejtalfelület növekedését is sejtnövekedéskor. A mikrofibrillumok átfekvési pontjai auxin hatására fellazulnak, és lehetővé teszik újabb mikrofibrillumok beépülését, ezáltal nőhet a sejtfall felülete anélkül, hogy a fal elvékonyodna (intussuszcpciós növekedés).

A **szekunder sejtfall** rétegeire szintén jellemző a mikrofibrillumok vagy adott esetben a makrofibrillumok elrendeződése. Az egyes rétegekben a fibrillumok itt egymással közel párhuzamosak, viszont az egymást követő rétegekben más-más a lefutásuk (53. és 62. ábrák). Így különböző irányú igénybevételnek egyaránt megfelelő, erős sejtfall jön létre. Az egyes sejtfallrétegek ráarakódással (appozícióval) keletkeznek és vastagszanak.

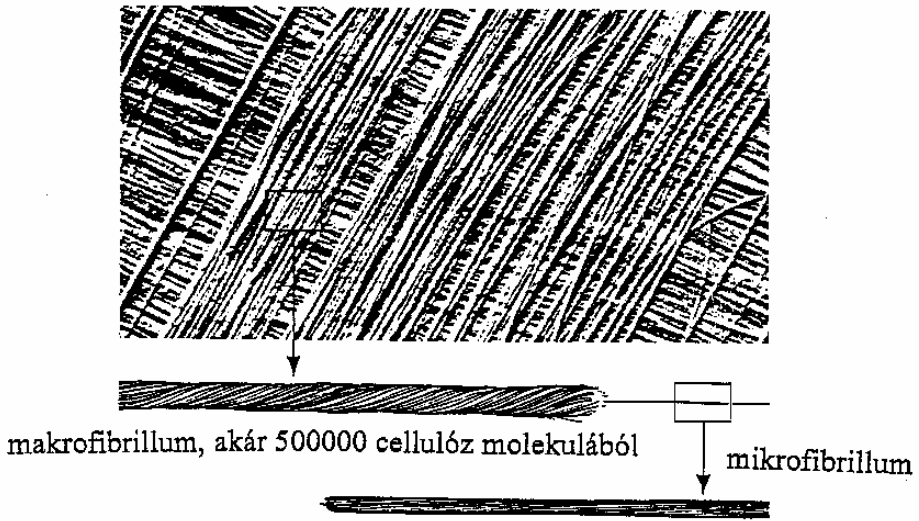
A cellulóz kémiai jellemzője a reagensekkel szembeni nagy ellenálló képesség. Erős savakban (pl. foszforsavban és tömény kénsavban) is csak hosszú melegítés után esik szét. Jó oldószere a rézoxid ammónia (Schweitzer reagens). Kimutatására klórcinkjódot (ibolyás elszíneződést ad) vagy kénsavas jódoldatot (sötétkék elszíneződést ad) használnak. A toluidinkék ibolyaszínűre festi a nagy cellulóztartalmú sejtfallat.

A növényi sejt maga is termel cellulózokat. Ezek hozzák létre az oldásos sejt közötti járatokat, a harántfall feloldást pl. a szállítószövetben.

A cellulóz fontos nyersanyag a papírgyártásban, textiliparban és a faiparban.



61. ábra. Mikrofibrillumok szövedéke az elsődleges sejtfallban



62. ábra. Egy másodlagos sejtfa két rétege makrofibrillumokkal

### 4.1.3. Inkrusztálódó anyagok

A sejtfa cellulóz mikrofibrillumai és fibrillumai közé beépülő, a sejtfa fizikai és kémiai tulajdonságait jelentősen befolyásoló anyagok.

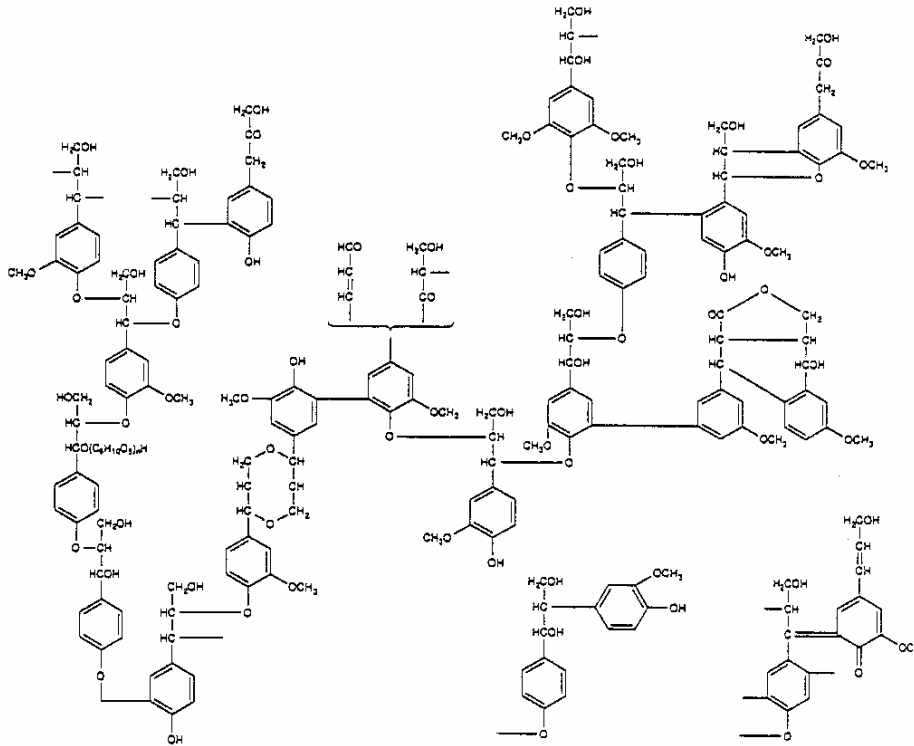
#### 4.1.3.1. Lignin vagy faanyag

A szárazföldi növények másodlagos sejtfaiban az interfibrillaris terekbe berakódó anyag. Nem fordul elő a vízivények sejtfaiban és a mohákban sem. Berakódása növeli a szövet fajsúlyát, keménységét, ellenálló képességét, mindemellett a sejtfa áteresztő képességét jelentősen nem változtatja meg.

Aromás alkoholokból, fenilpropán egységekből felépülő, amorf heteropolimer (63. ábra). A makromolekula monomerszáma általában nagyobb mint 100. A leggyakoribb monomerek a koniferil, kumaril és a szinapil. Összetétele változik az evolúcióban, különbözik az egyes taxonokban, de az egyes szövetek sejtfaiban is. Ezért pontosabb

**ligninekről** beszélni. A legösszetettebb szerkezetűek a pázsitfűveknél figyelhetők meg. Az oldalláncok a sejtfalmátrix pektin anyagaihoz és a hemicellulózokhoz kapcsolódnak.

A növényi testben gyakori előfordulási helyük a szállító szövetrendszer faszövege és a szilárdító szövetek. A fenyők és a lombosfák fatest súlyának 15-25%-át adhatják, a trópusi fák fájában elérhetik a 30%-ot is. A Föld szárazföldi biomasszájának kb. 25 %-át teszik ki, ezért a humán felhasználás mellett igen nagy a jelentőségük a bioszféra szén ciklusában.



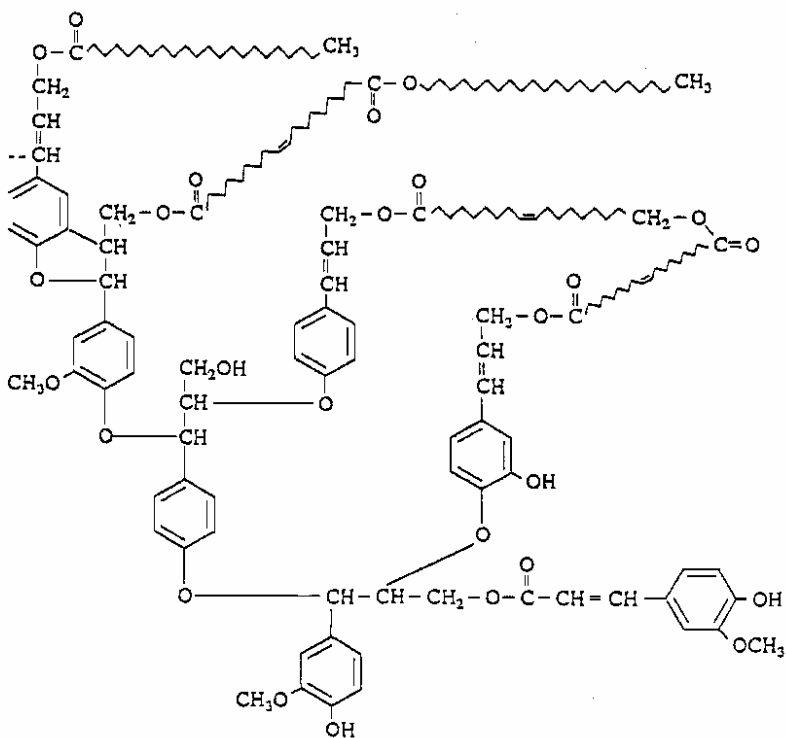
63. ábra. Részlet egy ligninmolekulából. Aromás alkoholok kapcsolódásából keletkező térhálós szerkezeti modell.

Nagyon ellenálló anyagok. A cellulóz mellől forró nátrium biszulfittal vagy nátrium hidroxiddal oldhatók ki. Előállításához cellulózbontó gombákat (*Lentinus* spp.) is alkalmaznak, mivel a cellulóz oldószerei túlságosan drasztikusak a kinyeréshez.

Kimutatásához klórcinkjódot (sárgásbarna elszíneződés) és floroglucint használnak koncentrált sósavval (meggypiros elszíneződés). A toluidinkék türkizre színezi a lignintartalmú sejtfalakat.

#### 4.1.3.2. Szuberin vagy para

Szintén polimer. Monomerjei telített és telítetlen hidroxizsírsavak és kisebb aromás vegyületek, elsősorban fenol komponensek (64. ábra). A szuberin tartalmú sejtfalak a víz és az oldatok számára nem, vagy nehezen átjárhatók. A felületen lévő másodlagos szövetek sejteinek falában jellemző (periderma, sebszövet, leválasztó szövet). A test belsejében olyan szövetekben fordul elő, amelyek diffúziós barriert képeznek az anyagszállításban (endodermisz). Gyakran megtalálható az epidermisz sejtek külső falában, szőrsejtek falában és a pázsitfűvek levelének nyálábhüvely sejtjeiben is.



64. ábra. Részlet egy szuberin molekula szerkezeti modellből

Az erősen parásodott falú sejtek elhalnak, levegővel telnek meg. Könnyű, rugalmas, jó hőszigetelő szövetet képeznek (paraszövet). Parás sejtfalrétegek elfásodott cellulózlemezekkel váltakozva a kőparát (sejt vagy szövet szinten is értelmezhető) adják.

Kimutatása Szudán III oldattal történik, meggyipirosra színeződnek a parát tartalmazó sejtfaalak.

A paraszövet ipari hasznosítása és a mindennapi életben betöltött szerepe közismert. A mediterrán elterjedésű paratólgy (*Quercus suber*) kérge szolgáltatja a nyersanyagot.

#### 4.1.3.3. Festékanyagok

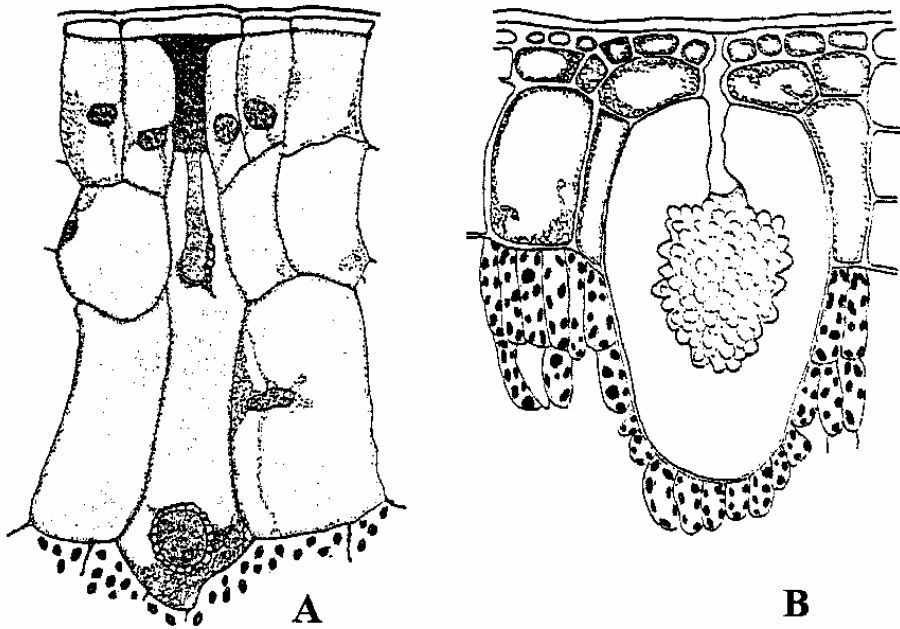
Legismertebbek a csersavak oxidációs termékei, amelyeket összefoglaló néven flobaféneknek, vagy a faszövetben előfordulókat xilokromoknak nevezünk. Tartósítják is a faszövetet. Gyakoriak a fatestben (ébenfa, cseresznye, dió stb. gesztje más-más színű), magvak, termések héjának sejtfaalaiban (másodlagos bőrszövetekben).

#### 4.1.3.4. Nyálka

Általában szárazságtűrő növények sejtfaalába, vagy maghéjak sejtjeinek falába beépülő anyag. Összetett szénhidrátok keveréke. Nagy mennyiségű víz megkötésére, így duzzadásra képes, de nem ragadós mint a hasonló alaplomolekulákból álló mézga. A sejtmedvben is előfordul.

#### 4.1.3.5. Szervetlen sók

A **szilícium dioxid** általában inkrusztálódik, de jellemző mintázattal kiválhat az epidermisz felületén is. Az epidermisz serteszőreinek és hegyes papilláinak falában gyakori, a **kalcium karbonáttal** együtt. Zsurlók és pázsitfűvek egyes sejtjeinek falában nagy mennyiségben halmozódnak fel, kristályos testekként. Néhány növény családban (tökgfélék - *Cucurbitaceae*, eperfafélék - *Moraceae*), kalcium-karbonáttal átitatott cellulózból és kallózból álló sejtfaalnyúlványon a kalcium-karbonát gömbkristályokat alkotva válik ki, fűrtkristály, más néven cisztolit keletkezik (65. ábra). Közben a sejt elhal, kristálytartó sejtjé alakul. Az ilyen, környezetétől erősen eltérő megjelenésű sejtet idioblasztnak hívjuk.



65. ábra. Kristálytartó sejt a fikusz (*Ficus elastica*) epidermisz alatti szövetében. A) cellulóz - kalcium sejtfa nyúlvány keletkezése, B) kalciumkarbonát gömbkristályok rátelepedése során fűrtkristály, cisztolit jön létre

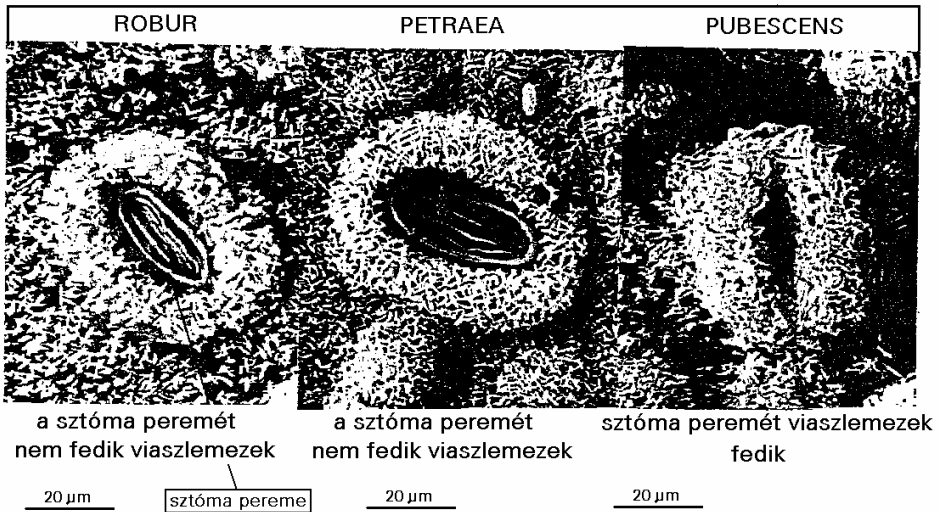
#### 4.1.4. Adkrusztálódó anyagok

A növény felületére (a bőrszöveti sejtek külső falára) rakódó, vagy belső üregekbe kiválasztódó összetett lipidek, gyakran polimerek. Nehezen analizálható vegyületek. A földfeletti növényi szervek felületét borító kutikula alkotórészei. Az előzőekben tárgyalt inkrusztálódó anyagok közül a szuberin és a nyálka is adkrusztálódhatnak.

##### 4.1.4.1. Viaszok

Telített zsírsavak (10-30 szénatomosak) és egyértékű nagymolekulájú (10-30 szénatomszámú) alkoholok észtereinek és további alifás és ciklikus zsírsavaknak valamint alkoholoknak a keveréke. A viasz hidrofóbbá teszi a sejtfalet, ezzel csökkenti a párologtatást. Összefüggő réteget vagy önálló képleteket, pálcikákat, horgokat, szemcséket alkot

kutikula felületén (epikutikuláris viaszok, 66. ábra). Az utóbbiak könnyen letörölhetőek (szilva, káposzta). A viaszok gyakran inkrusztálódó anyagok is. Jelen vannak az epidermisz kutikula rétegében (68. ábra), parával váltakozó rétegeket alkotnak a felületi sejtfaalakban.



66. ábra. Fajspecifikus sztóma típusok és viaszlerakódások közép-európai tölgyfajok (*Quercus*-ok) levélepidermiszen (Kézdy nyomán)

#### 4.1.4.2. Kutin

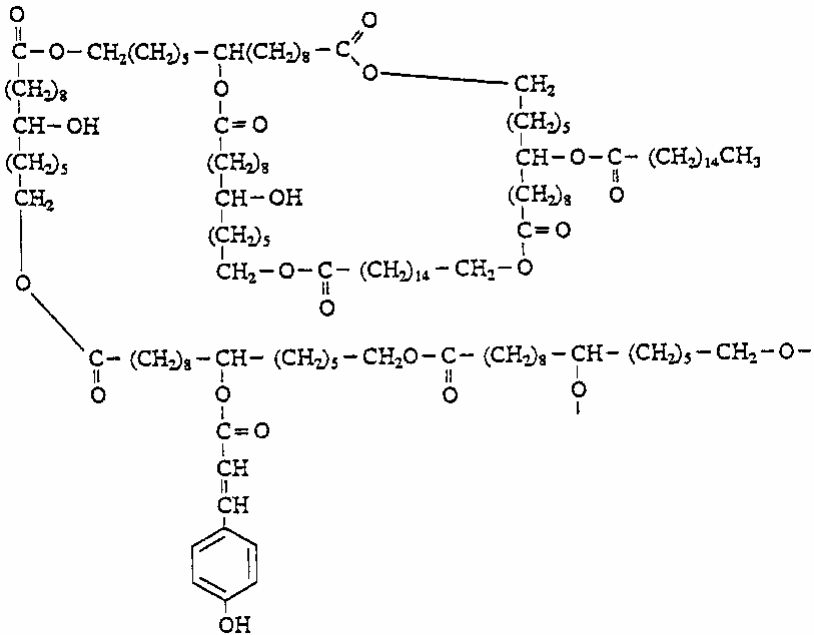
Többségében 16 és 18 szénatom számú főleg telített hidroxizsírsavakból felépülő polimerek összefoglaló neve. Összetételében nagyon hasonlít a szuberinre, összehasonlításukat a 9. táblázatban tesszük meg. Szerkezeti modelljük a 67. ábrán látható. Az epidermisz sejtek felületére mikroszatomákon keresztül a sejtek differenciálódása közben prokutin választódik ki, ahol ez az előanyag oxidatív polimerizációval hoz létre egy összefüggő réteget. Más anyagokkal (főleg poliszacharid komponensekkel, viasszal, parával) átjárt kutinréteg a kutikula (68. ábra). Vastagsága erősen környezetfüggő. Felszíne térlátó mikroszkóppal jellegzetes mintázatot mutat (kutikuláris redőzet, 69. ábra), amelynek taxonómiai információ értéke van. Szemihidrofil, duzzadóképes, különösen nagyobb vastagságban csökkenti a párologtatást. Az

összefüggő felület a sztómáknál, hivatódáknál, kiválasztó sejtek és sejtcsoportok fölött pórusokkal megszakított.

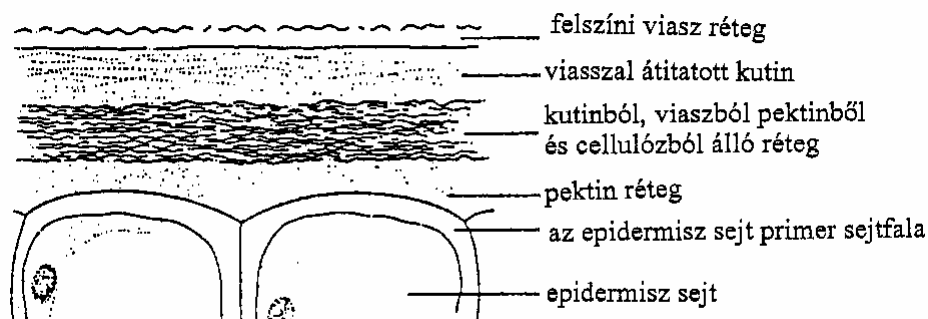
A Szudán III festék sárgára színezi.

monomerek	kutin	szuberin
dikarboxilsavak	kevés	sok
fenolok	kevés	sok
lánokban szubsztituált savak	sok	kevés
hosszú szénláncú (20-30 C atom) zsírsavak	ritkán, kevés	sok
hosszú szénláncú alkohokok	ritkán és kevés	elterjedten és sok

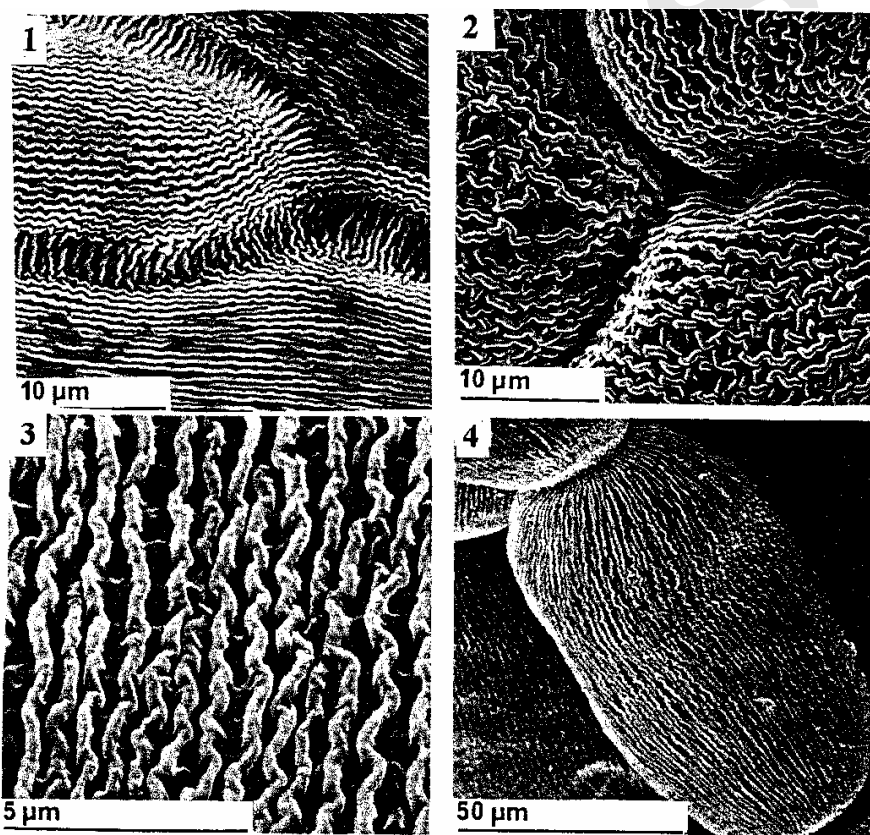
9. táblázat. A kutint és a szuberint felépítő fontosabb anyagok



67. ábra. Részlet egy kutinmolekula szerkezeti modellből



68. ábra. A kutikula rétegzettsége az epidermisz sejtek felületi falán



69. ábra. Kutikuláris redőzet térlátó elektronmikroszkópos képei. 1) kapcsolódó sejtek, átívelő redőzet 2) *Aneilema* faj portok felszíne 3) *Tradescantia* (pletyka) faj bibeszál felszíne. 4) *Tradescantia* faj porzószál szőreinek felszíne (Gale és Owens nyomán)

#### 4.1.4.3. Mézga

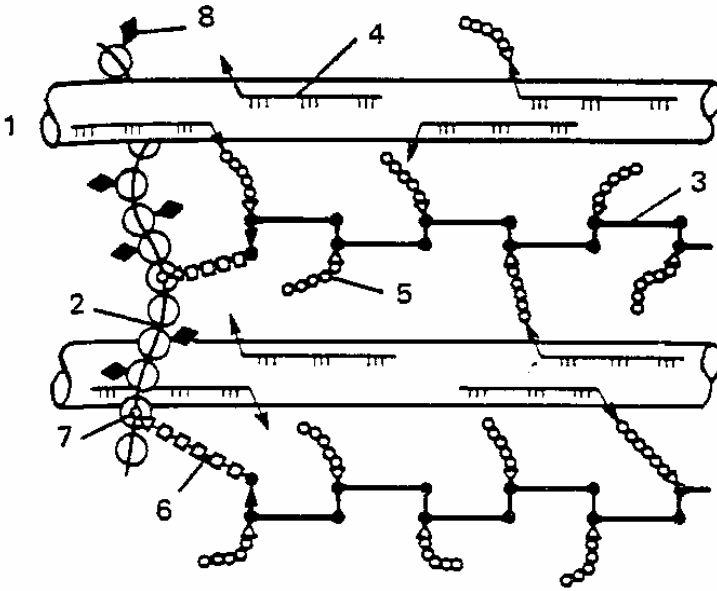
A nyálkához nagyon hasonló kémiai összetételű anyag, oligoszacharidokból áll. Sebzések, fertőzések hatására keletkezik a sejtfal szénhidrátokból. Ragadós, vízvesztéssel szilárduló állagával a sebezést biztosítja. Csonthéjas gyümölcsű fáink (szilva- barack- meggyfák) törzsén gyakran megfigyelhető. Népies neve macskaméz. Az akáciák mézgája a sokirányú használhatóságáról ismert gumiarabikum, (ragasztóként, fogászati lenyomatok készítésére stb. használják). A rutafélékhez tartozó *Commiphora* fajok illóolaj és balzsam tartalmú állott mézhez hasonlítható mézgája a mirha.

#### 4.1.5. A sejtfal strukturális és funkcionális egység

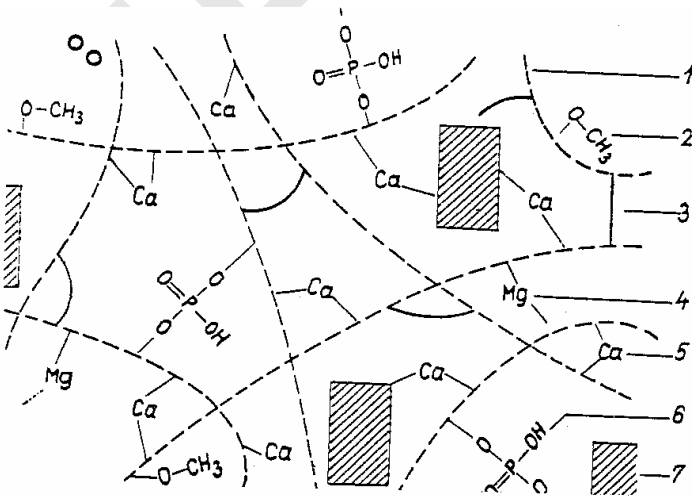
A fenti anyagcsoportok molekulái egymással különböző kémiai erőkkel kapcsolódva alkotják a sejtfalat. Egyes kutatók emiatt egy egységnek, szélsőségesen egyetlen molekulának tekintik az adott sejthez tartozó sejtfalat, de akár a növény teljes sejtfal rendszerét is. Konkrét fajok esetében az alaposan tanulmányozott sejtfalak leírására modelleket készítenek. E modellekben közös sajátosság, hogy az elsődleges sejtfalban a makro- és mikrofibrillumok cellulóz molekuláit hidrogén kötések tartják össze. A pektinpolimereket kalcium ionok. A lignin és a cellulóz között a lignin karbonil csoportjain keresztül kovalens kötések vannak. Az extenzin és a hemicellulózok is erős keresztező kovalens kötésekkel stabilizálják a cellulóz rostokat (70. és 71. ábrák).

#### 4.1.6. Az algák sejtfalanyagai

A sejtfal összetétele és szerkezete az egyes növény csoportokban más és más. Különösen nagy a változatosság, ha a növényvilágot az algákkal is bővítjük. Részletesebb tárgyalás nélkül kiemelünk közülük néhány csoportot. Az *Euglenophyton*oknak nincs sejtfaluk, sejtburkuk a pellicula, amely fehérje fibrillumokból szerveződik. A páncélos ostorosoknál sejten belüli vázelemek találhatóak cellulózlemezek formájában, amelyek fehérjéket, továbbá meszet és kovárt is tartalmaznak. A kovamoszatoknál a sejtfal nagy részét szervesetlen anyag, elsősorban a kova alkotja, kimeríthetetlen formagazdagságban (72. ábra).



70. ábra. Juharlevél sejtek elsődleges sejtfaalkomponensei közötti kölcsönhatás vázlatja (Bauer nyomán). 1) cellulóz mikrofibrillumok, 2) fehérje, 3) ramnogalakturán, 4) xiloglukán, 5) 4-arabinogalaktán, 6) 3-arabinogalaktán, 7) az extenzin váza, 8) az extenzin tetraarabinozidja



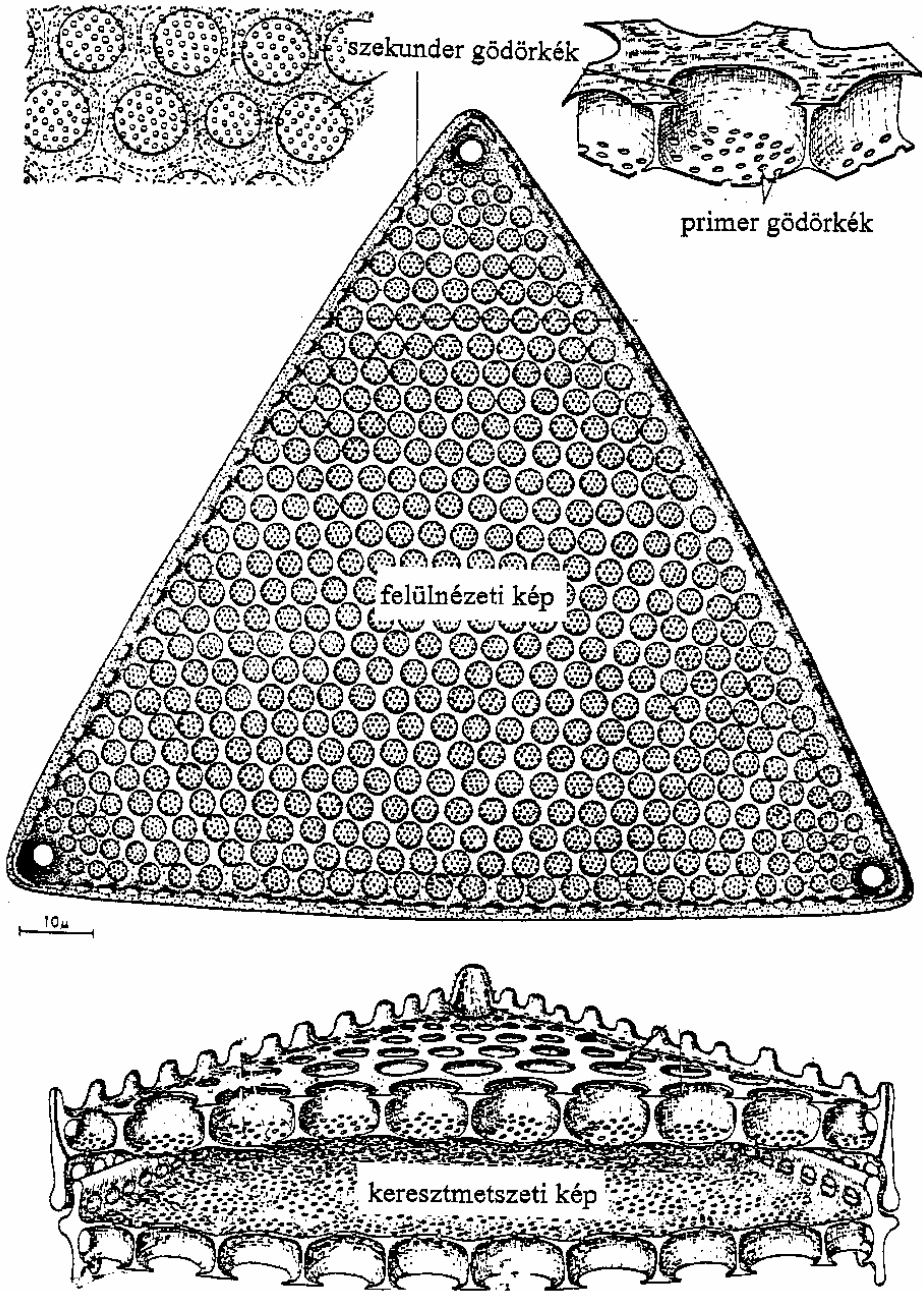
71. ábra. A sejtfaat felépítő fő anyagcsoportok kapcsolódása az elsődleges sejtfaalban a mikrofibrillumokhoz (7) merőleges metszési modellen (Preston és Hepton nyomán). 1) pektinláncok, 2) metilcsoportos oldallánc, 3) H-híd, 5) kalcium híd, 6) foszfáthíd, 7) cellulóz mikrofibrillum

A barnamoszatok között a *Laminaria* és a *Macrocystis* nemzetség teleptestét alkotó sejtek falát az alginátoknak nevezett fikokolloidok építik fel. Ez fontos ipari nyersanyag, évente több százezer tonnát vonnak ki ragasztóanyagok, impregnálószerke, különböző adalékok készítésére. Fogászati lenyomatok vételére is kiválóan alkalmas anyag készíthető belőlük. A vörösmoszatok sejtfalában a cellulóz mellett a sokféleképpen hasznosított agar van jelen. Végül az algákon túlmenően említést teszünk arról, hogy a gombák sejtfalában, ahol gyakoriak a színanyagok is, a jellemző kitin (acetil-glukózamin monomerekből felépülő poliszacharid) gyakran cellulózzal együtt fordul elő.

## 4.2. *De novo* sejtfa képződés

A növényi test az osztódószövetek utódsejtjeivel gyarapszik, azok szövethöz tartozástól függő differenciálódásával közelíti a faj genomjában rögzített méretet és formát. A sejtszám gyarapodás mitózissal történik. A differenciálatlan osztódó (merisztéma) sejteket vékony sejtfa (elsődleges sejtfa) borítja. Az osztódás befejeztével a két utódsejt két újonnan képződött, egymáshoz simuló felület mentén tartja a kapcsolatot egymással. Ennek kialakulásához a sejtosztódás során egy válaszfal, fragmoplaszt keletkezik. Ezért ezt a típusú sejtosztódást ill. sejt kettéválást **fragmoplasztos sejtosztódásnak** nevezik (szemben az állati sejtek befűződéses sejtszeparálódásával).

Ettől a sejtfa képződéstől a növényvilágban csak kevés esetben találunk eltérést: Egyes taxonok mikrosporáinak keletkezésekor, a meióziskor, a négy utódsejt az anyasejt plazmalemmájának befűződésével különül el. Nagy gyorsasággal kallóz keletkezik rajtuk, majd az anyasejt fellazított falából és a környező sejtek irányából centrifugálisan további anyagok gyarapítják a spóra ill. pollenfalat, miközben a mikrosporák plazmája is képez sejtfaanyagokat (lásd 4.5. fejezet). Néhány algánál is megfigyeltek befűződéses sejtszétválást, de olyan sejtosztódást is, ahol az osztódás síkjában egy korongszerű központi fragmoplaszt képződik, és ennek pereméhez kapcsolódik a betüremkedő plazmalemma. Ugyancsak így növekszenek és egyesülnek a membránokra épülő új sejtfa felületek is (*Spirogyra* zöldmoszat). A soksejt keletkezés egyes növényfajok magvaiban a tápszövet keletkezésére jellemző. Ez esetben egy nagy



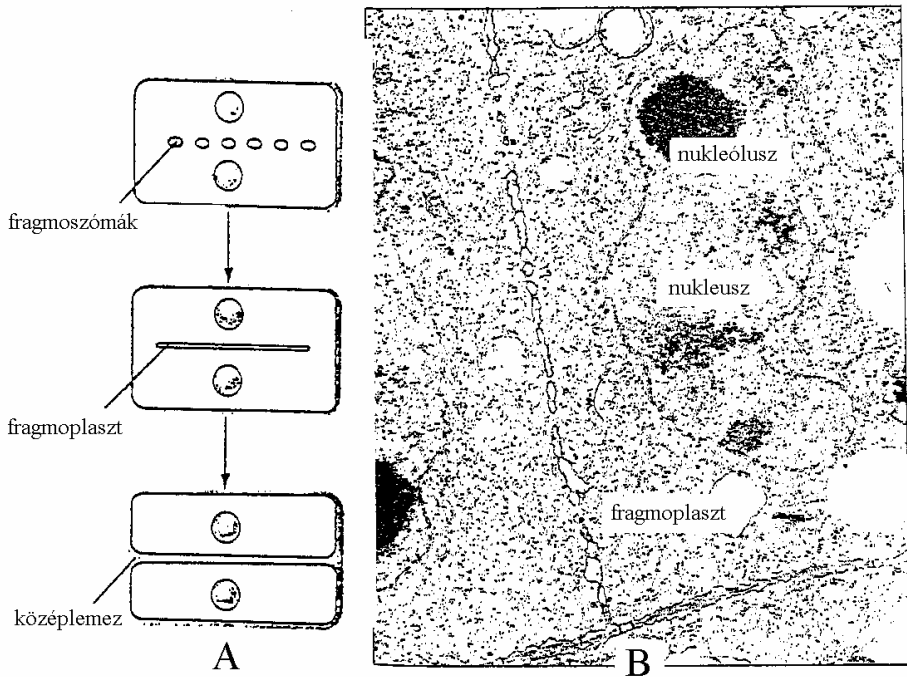
72. ábra. A *Triceratium favus* háromszög alakú kovamoszat sejtformázata

többszörös sejtek keletkeznek (az embriózsák megtermékenyített központi magjának sorozatos osztódásaival). A sejtmagok plazmát vonzanak maguk köré, amelyek felülete membránnal határolódik. A továbbiakban ezek teljes felületén vékony sejtfal képződik.

A **fragmoplasztos sejtosztódás** kezdetén (73. ábra) a vékonyfalú merisztéma sejtekben a premitotikus fázisban a plazmalemma belső felületén gyűrű formában 18-25 nanométer átmérőjű mikrotubulusok tömörülése figyelhető meg. Ez a gyűrű a preprofázisos köteg, amely kijelöli a sejt osztódási síkját. A magorsófonalak erre a síkra merőlegesen alakulnak ki. A kariokinézis (magosztódás) kezdetekor a preprofázisos köteg mikrotubulusai átrendeződnek. Egy részükből szerveződnek a magorsófonalak, más részük pedig az osztódási síkban oszlik el. Ez utóbbiak mozgásuk közben apró hólyagokat kapcsolnak magukhoz. Ezek a hólyagok a fragmoszómák, amelyek a diktioszómákból származnak. Egyszerű szénhidrátokat és nem cellulóz jellegű poliszacharidokat (pektineket és hemicellulózokat) tartalmaznak. A kariokinézis befejeződésekor, a kései anafázisban, a fragmoszómák az osztódási sík középpontjából kiindulva felszakadnak, és membránjuk egy növekvő lapos vezikulum részévé lesz. Így indul el a két új plazmalemma felület kialakulása. A centrifugálisan növekvő lapos vezikulum a preprofázisos köteg vonalában kapcsolódik az anyasejt plazmalemmájával. A két utódsejt között ezzel létrejön a **fragmoplaszt**, amely tehát két új plazmalemma felület, a közöttük lévő fragmoszómákból származó anyaggal. A fragmoplaszt nem összefüggő membránfelület, hanem csatornák szakítják meg, részben a magorsó fonalak áthúzóadási helyein, részben az anyasejt endoplazmatikus retikulumának osztódási síkba eső pontjain. Ezek a helyek a primer plazmodezmoszok kezdeményei. Valójában tehát az anyasejt kettéválása nem teljes (a plazmodezmoszokkal részletesebben a következő fejezet foglalkozik).

A fragmoplaszt kialakulását a telofázisban késelem nélkül követi a primer sejtfalfelületek megjelenése az új plazmalemmák külső, egymás felé néző felszínein. A képződés a fragmoplaszt közepén indul el, majd a centrifugálisan növekvő felület eléri az anyasejt falát. Azzal összekapcsolódnak, és befejeződik az osztódás.

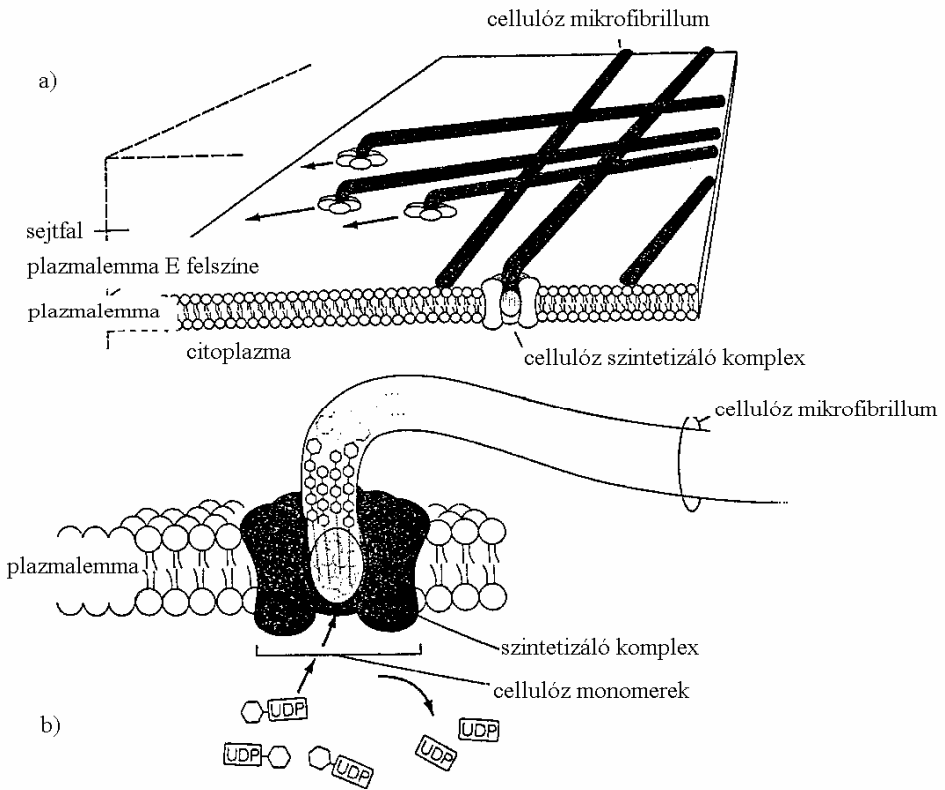
A primer sejtfal képződésének leglényegesebb eleme a cellulóz irányított beépülése a fragmoplaszt két plazmalemma felülete közé, ahol a fragmoszómákból származó nem cellulóz jellegű poliszacharidok a megalakuló sejtfalak mátrix anyagának alapját képezik.



73. ábra. A) Fraggoplaszt képződés modellje, B) fraggoplaszt képződés elektronmikroszkópos felvételen

Hogyan keletkezik és épül be a cellulóz? A fraggoplaszt plazmalemmáinak P felszíneihez közel újabb diktioszómákból származó vezikulumokat mozgó mikrotubulusok jelennek meg. A vezikulumok egy része mátrixanyagokat tartalmaz, és exocitózissal tovább gyarapítja a plazmalemmák közötti teret (esetleg membránjával magát a plazmalemmát is). Más vezikulumok monoszacharidokat, elsősorban glukóz molekulákat tartalmaznak. A plazmalemmában ezekből polimerizálódnak a cellulóz molekulák a membránt átérő enzim komplexek segítségével. A cellulóz szintézis minden esetben cellulóz mikrofibrillum képződést jelent. Több száz lineális lánc szinkron növekszik az elemi fibrillumok alkotta mikrofibrillumokban, miközben stabilizálódnak a láncok közötti térkapcsolatot biztosító kémiai kötések.

A plazmalemmák P felszínein kb. 25 nanométer átmérőjű 6 alegységből álló hexagonális elrendezésű fehérje rozetták figyelhetők meg. Ezek a cellulóz szintetizáló komplexek. A membránban folytatódva, velük átellenben az E felszíneken terminális komplexeknek elnevezett globuláris struktúrák vannak. Ezek már kész cellulózmolekula kötegeket hosszabbítanak (74. és 75. ábrák). Ahogy a cellulózmolekulák hosszabbodnak, az enzimkomplex tovább csúszik a rugalmas membránban.



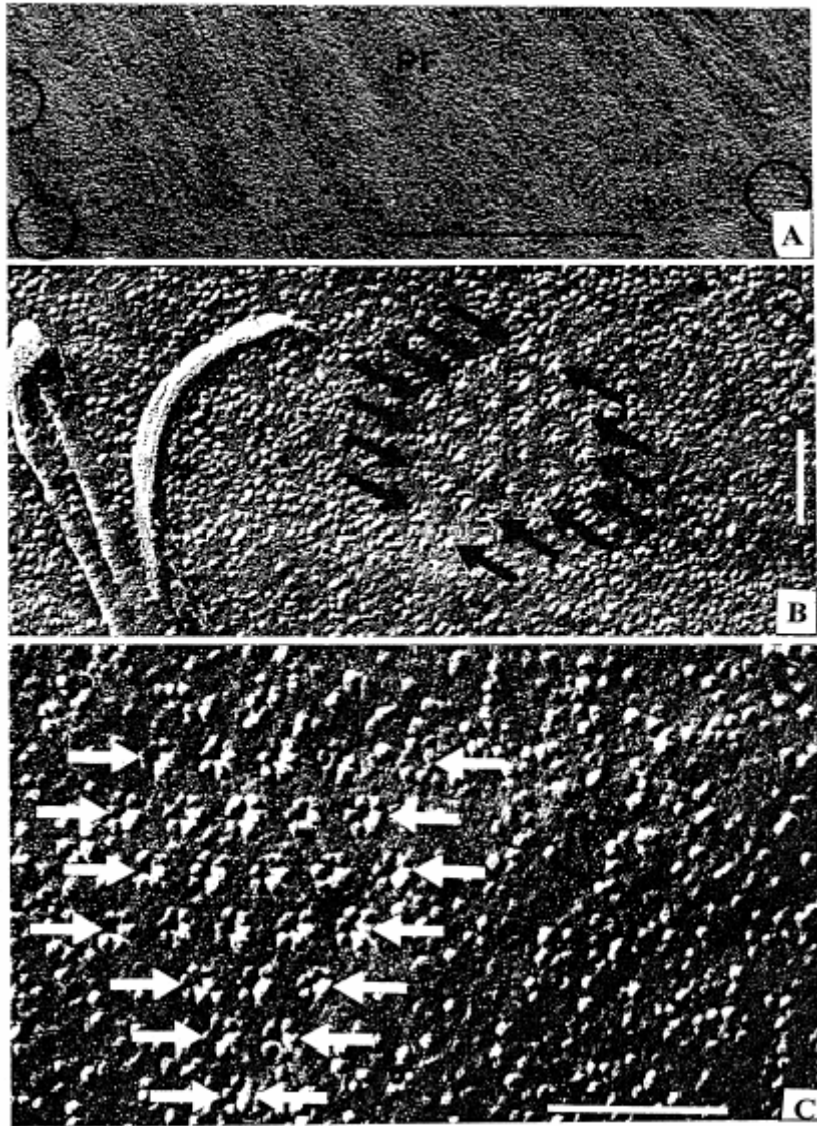
74. ábra. Cellulóz szintézis a sejtmembránban. a) a plazmalemma E felszíne terminális komplexekkel, b) egy cellulóz mikrofibrillum képződése

Megfigyelték, hogy a mikrofibrillumok lefutása a sejtfalban a plazmalemma P felszínéhez közel fekvő mikrotubulusok dőlésszögének megfelelő (76. ábra). Ebből az a következtetés vonható le, hogy a sejt a mikrotubulusok közvetítésével irányítja a sejtfal cellulóz kötegeinek lefutását, orientációját, amely alapvető fontosságú a sejtfal fizikai tulajdonságainak meghatározásában, különösen az időben később keletkező másodlagos sejtfalrétegek esetében. Kísérletben kolchicinnel megzavarták a mikrotubulusok elrendeződését, és a sejtfal szerkezetének kialakulásában is zavar állt be. A primer sejtfal esetében úgy fekszenek át egymáson a fibrillumok, hogy a plazmodezmoszok csatornáit megmaradhassanak. Erre az elsődleges sejtfalban gyakran ún. elsődleges gödörkemezők jönnek létre, ahol intenzívebb a citoplazmatikus kapcsolat (lásd később a 80. ábrán).

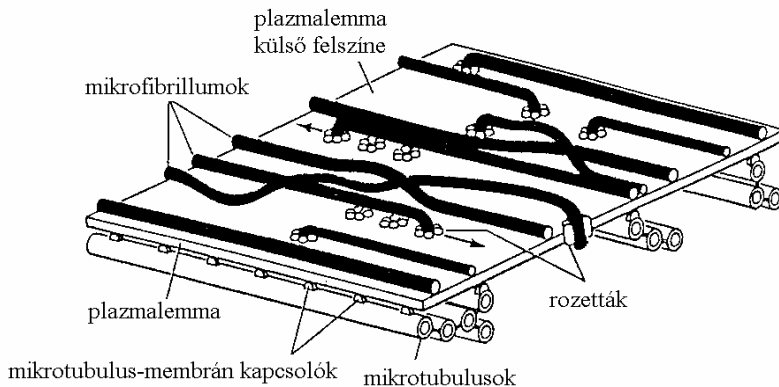
### 4.3. A plazmodezmoszok

Mint már több helyen említettük, a növényi test szimplaszt jellege (plazmatikus összekapcsoltsága) a plazmodezmoszokkal, a sejtfalon keresztül húzódó membránnal határolt citoplazma kötegekkel valósul meg. A sejtek között így különböző metabolitok, szignálmolekulák, hormonok, de nagyobb fehérjék, nukleinsavak is közlekedhetnek. Mindemellett a plazmodezmoszokon keresztül valósul meg a nukleo-citoplazmatikus transzport is, amely a membránok, membráncsatornák folytonosságát, működésbeli kapcsolatát jelenti a szomszédos sejtek magjai között az endoplazmatikus retikulum közvetítésével. A fentiekből következik, hogy a növényben minden életfolyamat a plazmodezmatikus viszonyok függvénye. A sejtek feletti, szupracelluláris szabályozottság rajtuk keresztül valósul meg (77. és 78. ábrák).

A plazmodezmoszok száma függvénye a sejt korának és a szövethez tartozásnak. Fiatal sejtek között nagyobb számmal vannak jelen, pl. a merisztéma sejtek között. Más szövetekben kevesebb az egységnyi falfelületre eső számuk. A protoplazma elhalásával egy időben természetesen megszűnnek. Hosszúságuk az érintkező sejtek sejtfalvastagságának függvénye, átmérőjük 20-60 nm (1-2 riboszómányi csatornák, de riboszómákat nem engednek át).



75. ábra. A plazmalemma P felszínének fagyasztva töréses technikával készült lenyomata (replikája) különböző nagyításoknál *Spirogyra* zöldmoszat sejtéből. A) A P felszín hexagonális rozettái láthatók a körökben. A nyíl egy rozettacsoporthoz az E felszínen kapcsolódó mikrofibrillumok lenyomatát is mutatja (x40000). B) Két különböző nagyságú rozettacsoportosulás látható a nyilak között (x150000). C) A nagyobb rozetta csoportosulás nagyobb nagyításon (x280000). Látható, hogy a rozetták 6-6 alegységből épülnek fel (W. Herth felvétele)

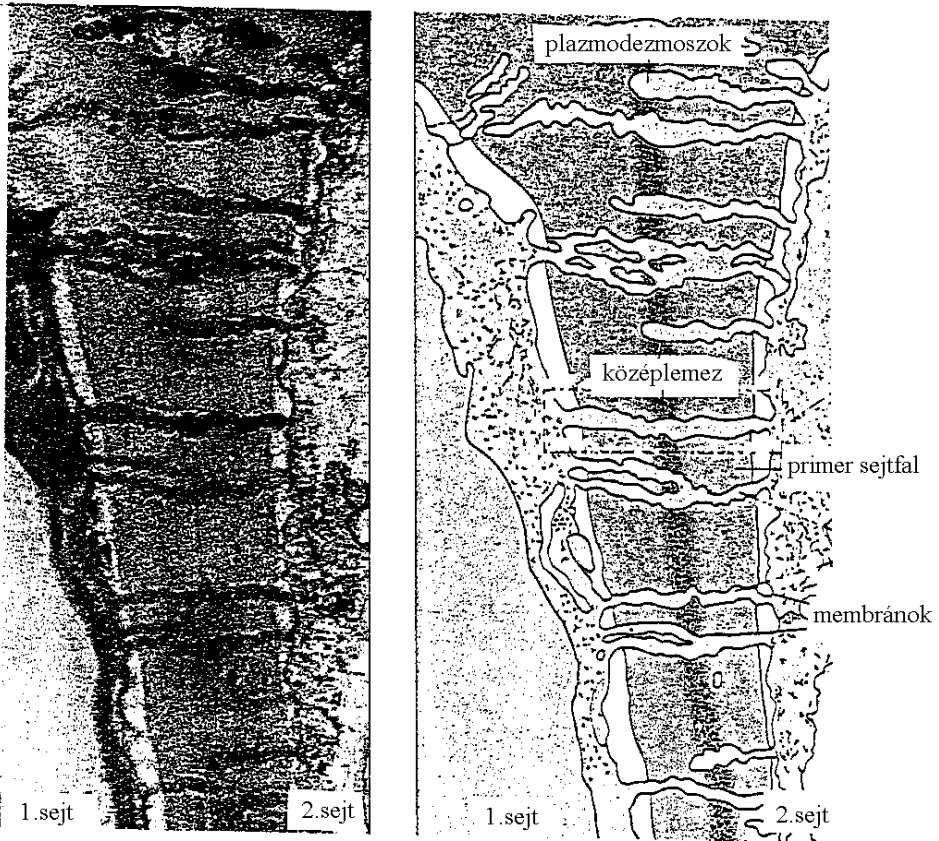


76. ábra. Modell annak bemutatására, hogy hogyan határozzák meg a P felszín közeli mikrotubulusok a cellulóz mikrofibrillumok orientációját a sejtfal szintézise során

Felépítésükre jellemző, hogy a határmembrán P felszínét spirálisan rendezett, közel azonos méretű globuláris fehérjék bélelik. A csatornák tengelyében hengeresre formálódott endoplazmatikus retikulum (appressed ER, más nomenklatura szerint dezmotubulus) található, amely membránjának P felszínét szintén globuláris fehérjemolekulák spirálisan futó sorai borítják. A globuláris fehérjék összetételüket tekintve hasonlóak az állati sejtek funkcionálisan analóg réskapcsolatát megvalósító fehérjeihez, vagyis konnexin típusúak. A plazmodezmoszok gyakran kicsit szélesebb középső szakaszán a két membrán felszín fehérjemolekuláit küllőszerű fehérje fibrillumok kapcsolják össze. Közöttük, a mikrocatornában (átmérőjük 2-2,5 nm) történik az anyagvándorlás. A csatornák 800-1000 Dalton tömegű molekuláig átjárhatók.

A plazmodezmoszokon általában jól elkülönül a két összekapcsolt sejt citoplazma tömege felé néző orális régió, és a nagyobb átmérőjű középső szakasz (79. ábra). Az orális régió átmérőjét a sejtek szabályozni tudják. A sejtfalban ezen a szakaszon gyűrűszerűen kallóz halmozódik fel, amely depolimerizációval gyorsan lebomlik ill. gyorsan újraképződik. Ennek megfelelően az orális régió tágul vagy szűkül. A folyamatot fehérjék szabályozzák. A kallóz szintetázok és hidrolázok a plazmalemma integráns fehérjei. Az elzárás gyorsabb, a tágulás lassabb folyamat. A folyamat kalcium függőségét is kimutatták. Ha a plazmában az optimális

szintet meghaladja a kalcium koncentrációja, az orális régió záródik, megakadályozva ezzel, hogy letális mennyiségű kalcium jusson a szomszédos sejtekbe is, vagyis ezzel a pusztuló sejtek környezetüktől izolálódnak. Az átjárhatóság növekedhet a csatornák belsejében lévő fehérje fibrillumok átrendeződésével is, ami így akár 200000 Dalton molekulaméretig is átjárhatóvá válik. A szimplazmatikus dinamika tanulmányozására izotópot és fluoreszcens festékeket használnak.



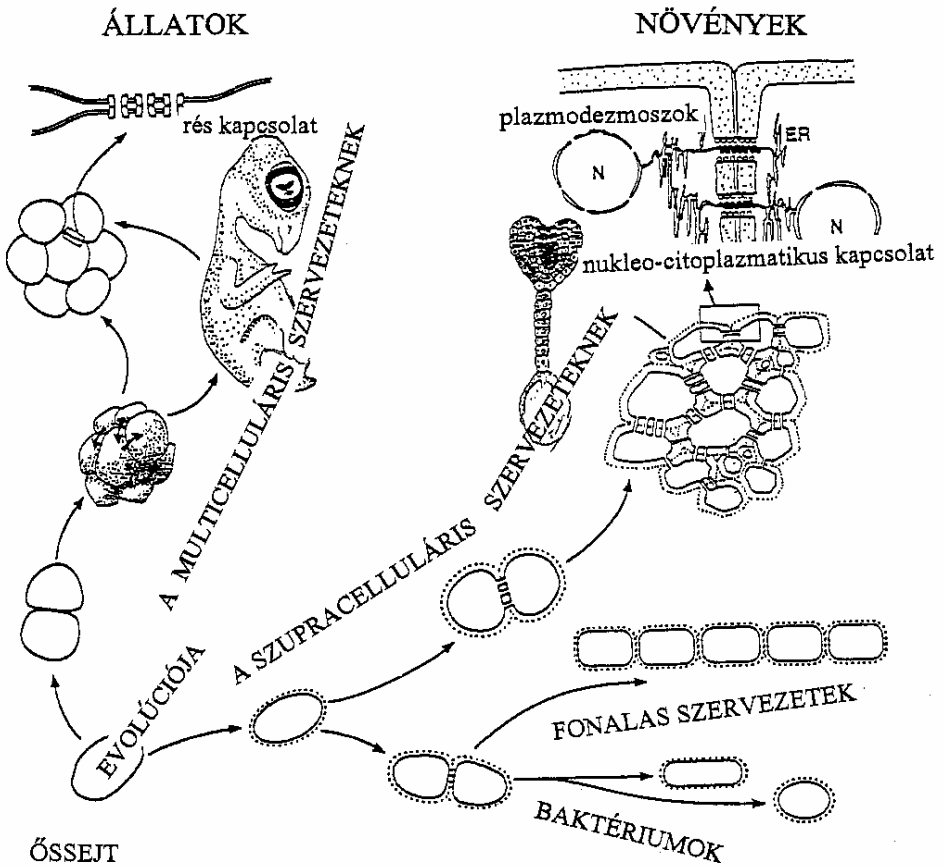
77. ábra. Plazmodezmoszok két primer sejtfa között. Elektronmikroszkópos felvétel és annak modellje (Koller és Rost nyomán)

A szimplazmatikus dinamika arányos a plazmodezmoszok sűrűségével, amely nagyon különböző lehet (10. táblázat). Előfordulhatnak magányosan, vagy 10-30 plazmodezmosz együtt, csoportosan jelentkeznek. Ahol csoportot alkotnak, ott a két primer sejtfal igen vékony, ezek az elsődleges gödörkemezők (80. ábra). Megnyúlásos növekedéskor a plazmodezmoszok száma már nem gyarapszik, a meglévők a növekvő sejtfelületen távolabb kerülnek egymástól. A búza endospermium sejtjein csak 3-4 kapcsolatot mutattak ki. Ezek a plazmodezmoszok a szemtermés érésével kitágulnak és elvesztik speciális endoplazmatikus retikulumaikat. Japán kutatók a sejtmag mozgását is észlelték ezekben a csatornában. A fentiekből látható, hogy a plazmodezmoszok nem mechanikus jellegű csatornák a sejtek között, hanem a növényi test funkcióinak összerendezettségét biztosítják.

Szövet	plazmodezmosz/ $\mu\text{m}^2$
<b>mirigy sejt</b> ( <i>Tamarix sp.</i> )	17
<b>nyálkatartó sejt</b> ( <i>Salsola sp.</i> )	14
<b>raktározó sejt</b> ( <i>Pinus sp.</i> )	20-25
<b>levél mezofillum sejt</b> ( <i>Avena sp.</i> )	3,6
<b>gyökér sejt</b> ( <i>Allium sp.</i> )	1,5
<b>kéreg sejt</b> ( <i>Nicotiana sp.</i> )	0,2

10. táblázat. Egységnyi felületre eső plazmodezmoszok száma néhány sejttípusnál.

Az **elsődleges plazmodezmoszok** sejtosztódáskor keletkeznek. Ezek a plazmahidak a fragmoplaszt képződéskor az osztódási síkon áthúzó (feleződött) ER körül alakulnak ki, miközben az a csatornában hengeressé formálódik. A membránbélés az egymás fölött szétnyíló fragmoszómák membránjainak összekapcsolódásával jön létre. Az elsődleges plazmodezmoszok a későbbiekben átalakulhatnak, összetettebbé válhatnak, de meg is szűnhetnek.



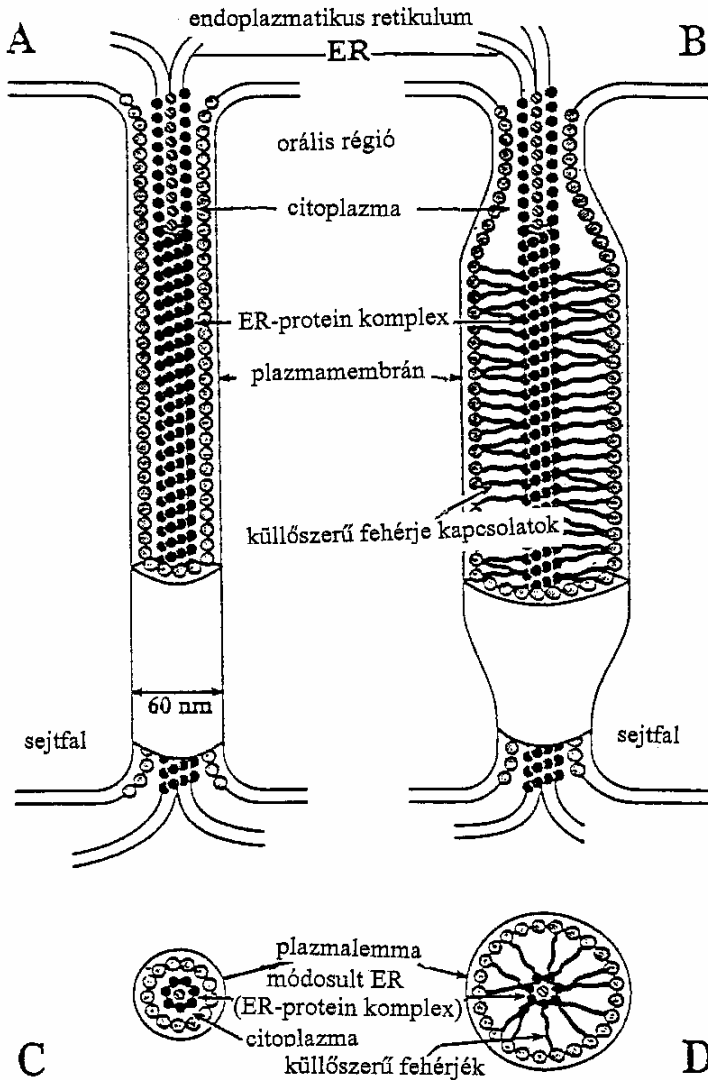
78. ábra. Sematikus vázlat a növényvilág és az állatvilág evolúciójára a sejtek közötti kapcsolatokat kiemelve. Az állatok embriójának kialakulása során az osztódó sejtek szétválva bizonyos fokú mobilitással rendelkeznek, valamint előre programozottak a későbbi státuszukra. Ezzel szemben a növények embrióképződésénél a sejtek a plazmodezmoszokon keresztül szoros kapcsolatban maradnak, mind a citoplazmát, mind az endomembránt illetően. Az állati sejtek között létrejövő rés kapcsolathoz képest a növények plazmodezmoszjai nagyobb molekulák transzportját biztosítják. A membránrendszer közvetítette nukleo-citoplazmatikus kapcsolattal egy szupracelluláris organizáció valósul meg. N nukleusz, ER endoplazmatikus retikulum (Lucas és munkatársai nyomán)

A **másodlagos plazmodezmoszok** osztódás után alakulnak ki. Létrejöttükben a középlemezben található, a fragmoszómákból származó enzimek vesznek részt. Első lépésként fellazítják a sejtfalat, majd ezen a ponton a két sejt plazmalemmájához pontosan átellenben endoplazmaikus retikulum kapcsolódik. Ezután turgor közvetítette plazmodezmosz képződés történik a két sejt citoplazmája felől. Végül a az új plazmodezmoszt beágyazó sejtfal részlet újra megerősödik. Képződésüket a mezofillum sejtek között, valamint a rostacsótagok és kísérősejtjeik között tanulmányozták legtöbbször. A hánccszövet rostacsőveinek kísérősejtjeikkel érintkező oldalfalán a plazmodezmoszok a két sejt irányába más-más kialakulásúak, a plazmodezmoszok aszimmetrikusak (81. ábra). Eltérő genommal rendelkező sejtek közötti kapcsolat is másodlagos plazmodezmoszok képződésével valósul meg. Kimérák, összenövéses jönnek így létre eltérő taxonba tartozó fajok egyedei között (82. ábra). Ilyen esetben graftokról beszélünk. Gyakoriak az összenövéses a gyökerek között, de a trópusi vegetációban a földfeletti szervek között is. Gyümölcsfák oltásakor, szemzésekör mesterséges kimérákat hozunk létre. Másodlagos plazmodezmoszok alakulnak ki a parazita-gazdanövény kapcsolatokban is. Kimutatták, hogy vírusfertőzés hatására a protoplasztokon plazmodezmosz szerű nyúlványok jelennek meg, amelyekbe nem nyúlik bele ER, hanem maguk a vírusok közlekednek benne. Feltételezhető, hogy *in vivo* vírusfertőzések is ezt a hatást váltják ki.

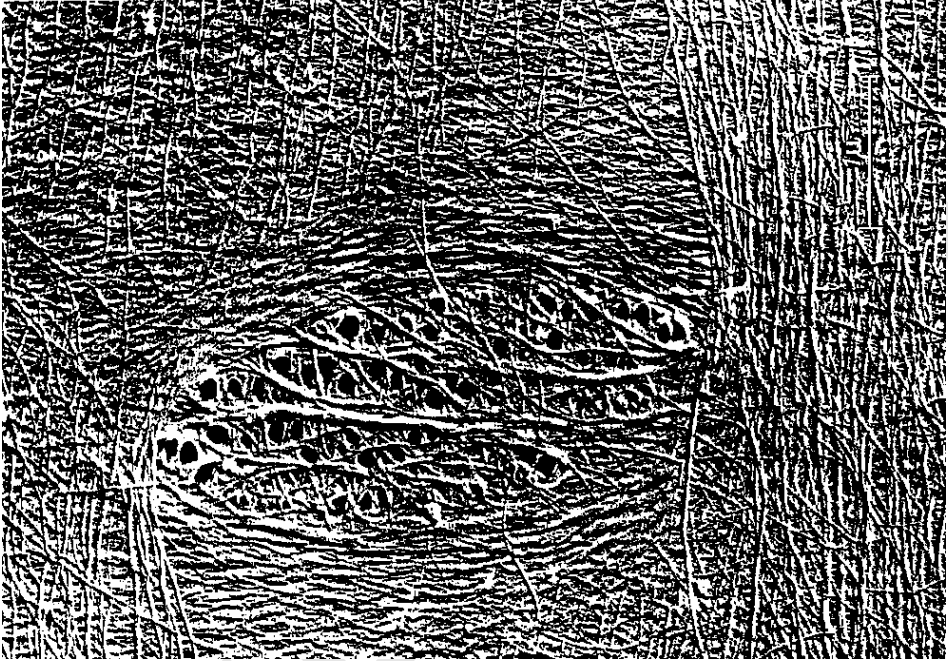
Plazmodezmoszok, vagy hozzájuk nagyon hasonló struktúrák már a fotoszintetizáló többsejtű monerákban is találhatóak. A fonalas cianobaktériumok szeptális falán fehérjeszálakat tartalmazó mikroplazmodezmoszok húzódnak át. Egyes baktériumok pillusai is analóg struktúrák, összetartó vagy a konjugációban résztvevő fehérjecsatornák.

A többsejtű algák sokszínű világában sokféleképpen valósul meg a sejtközi kapcsolat, és a sejtek információ cseréje. Pl. A *Volvox* genusz fajainak sejtjeit nagy citoplazma hidak kapcsolják össze. A *Rhodophytonok*ban (és sok gombafonalban is) a szomszédos sejtek között nagy szeptális pórusok vannak, amelyek nagy tömegű citoplazma áramlását teszik lehetővé. A növényekben megfigyelhető plazmodezmosz felépítés csak néhány barna és zöldmoszatban mutatható ki, a többi taxonban más szerkezetűek. A témát olyan mélységig kutatják, hogy az eredményekből a plazmodezmoszok szerkezete alapján evolúciós dendrogramot is készítettek.

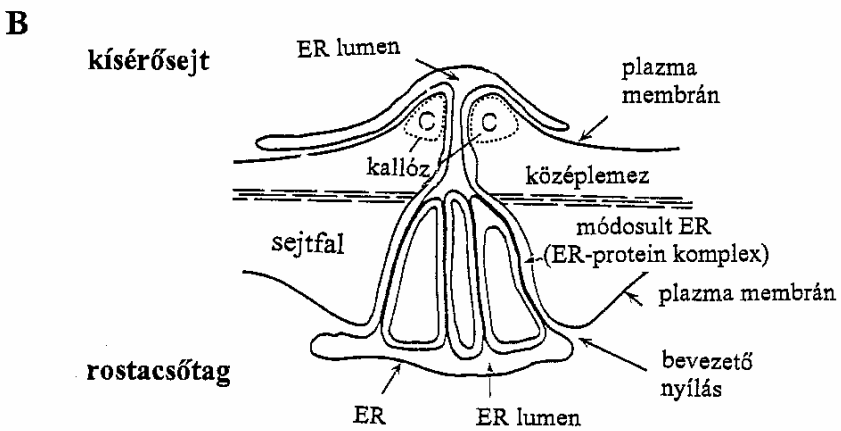
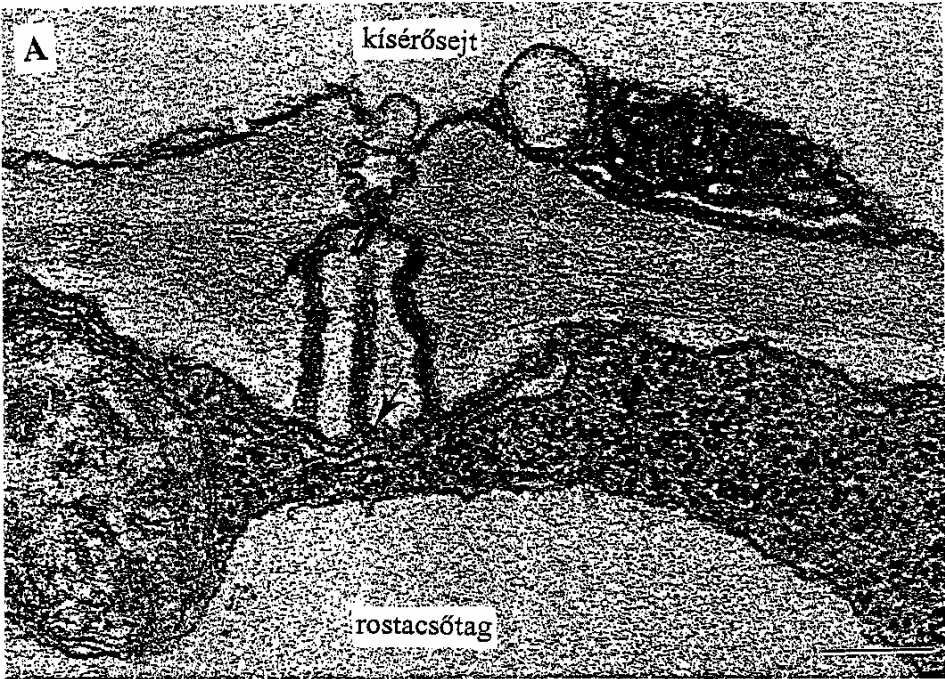
Végül említést teszünk arról, hogy az életciklus egymásra épülő nemzedékeinek, a sporofiton és a gametofiton nemzedékeknek a sejtjei között nem mutathatók ki a plazmodezmoszok. Sem az embriózsák sejtjeinek, sem a zigótának nincsenek plazmanyúlványai.



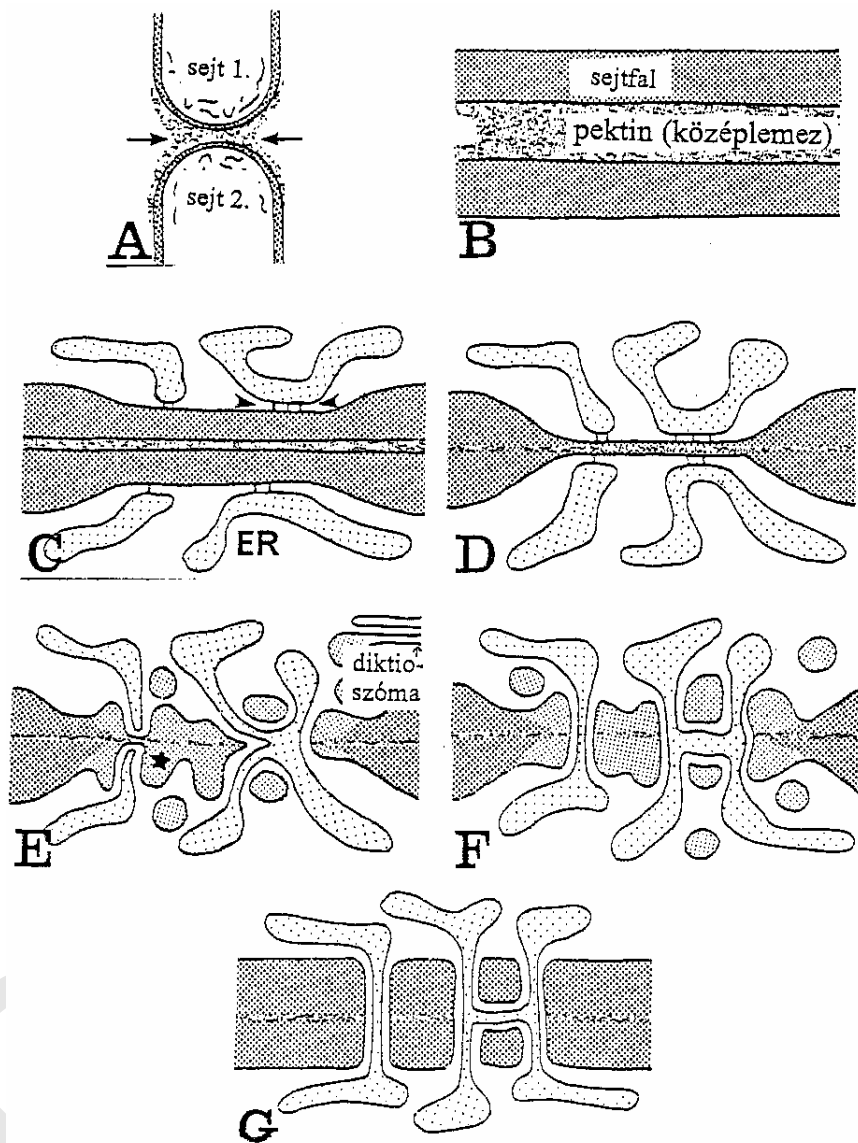
79. ábra. Primer plazmodezmoszok sematikus ábrái. A, B hosszmetsetek, C, D keresztmetsetek. Az A ábra egy egyszerűbb felépítésű fiatal plazmodezmoszt mutat, amely tovább differenciálódhat a B típusba (Ding és munkatársai nyomán)



80. ábra. Primer gödörkemező *Avena* faj koleoptil sejtjének falában. x26000 (Böchner nyomán)



81. ábra. A) Másodlagos plazmodezmosz: rostacsótag és kísérősejt aszimmetrikus plazmodezmatikus kapcsolata *Echium rosulatum* levélnyel sejtéből. Elektronmikroszkópos felvétel, a vonal 0,2  $\mu\text{m}$ -nek felel meg. A nyíl az ER és a plazmodezmosz átalakult ER-ának folytonosságára mutat. B) a fentiek modellje (Ding és társai nyomán)



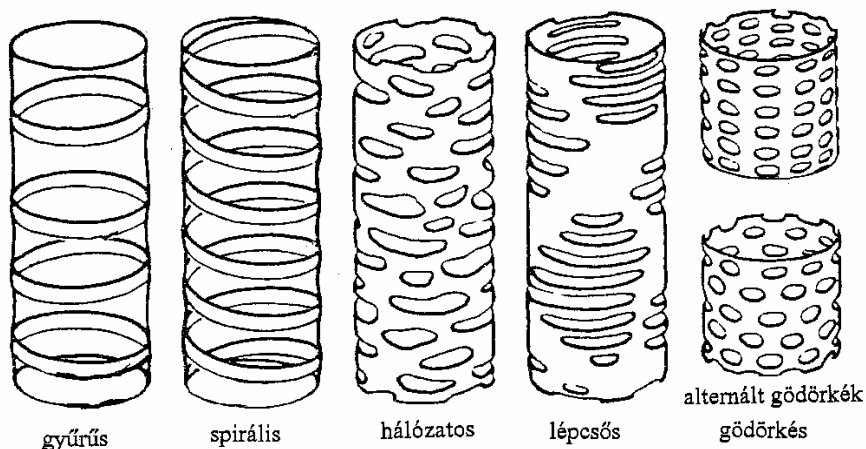
82. ábra. Másodlagos plazmodezmoszok képződésének modellje graft képződés során. A), B) két fajhoz tartozó növényi rész egymáshoz közel kerülő kallózzal borított felszínei közé pektin anyagok rakódnak, C-G) az érintkező sejtek ER-a egyesül a fellazult sejtfalakban létrejövő plazmacsatornáknakban; az A) ábrán az apró két nyíl 5 nm-es partikulumokat jelez, amelyek megteremtik a kapcsolatot az ER és a plazmalemma között; az E) ábra csillag jele új falanyagok lerakódására hívja fel a figyelmet (Kollman és Glockmann nyomán)

#### 4.4. A sejtfalvastagodás

A sejtfal vastagodásán a másodlagos sejtfal kialakulását értjük. Szöveti kötélekben lévő sejtek a primer sejtfalon, centripetálisan hoznak létre újabb sejtfalrétegeket. A primer sejtfal egy határig nyúlhat a vastagodással egy időben. A későbbiekben a sejtérfogat a falvastagodással általában csökken. A vastag falú sejtek gyakran elveszítik szimplazmatikus kapcsolataikat és elhalnak.

Független szaporítósejtek, spórák és pollenszemek esetében a fal vastagodásának folyamata centrifugális irányultságú, azaz a fal az elsődleges sejtfalon kívül gyarapszik további rétegekkel. Így vastagszik a hajtás elsődleges bőrszövetének külső fala is, a kutikulával.

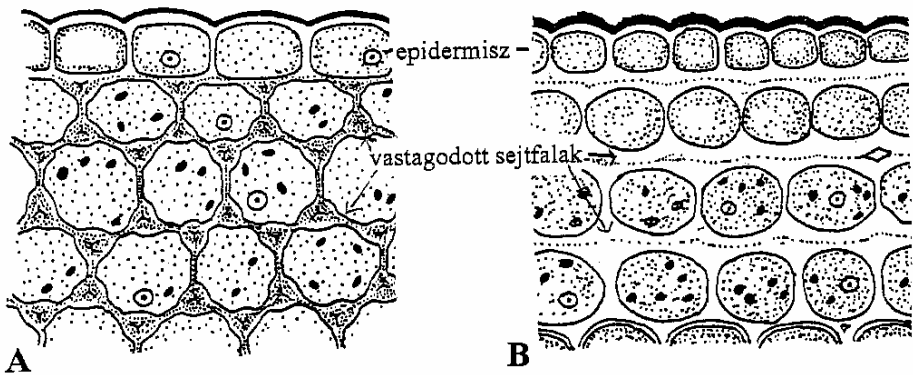
A vastagodás általában akkor indul el, ha az adott sejt befejezte növekedését. Gyakran olyan sejtek differenciálódnak másodlagos sejtfalképzéssel, amelyek éretten plazmát már nem tartalmaznak. Ilyenek a szilárdító szövethez tartozó szklereidák, rostok, amelyek a **szklerenchima** szövetet alkotják, valamint a faszövet szállító és szilárdító elemei. Ugyanakkor a még növekvő, nyúlásban lévő szervben differenciálódó elsődleges faszöveti elemek primer sejtfalára kezdetben a másodlagos sejtfal spirálisan vagy gyűrűk formájában rakódik le, hogy a vastag, merev fal ne akadályozza a sejt hosszirányú növekedését (83. ábra). Élő sejtek fala is gyakran vastag, de a vastagodás ez esetben a sejt felületének csak bizonyos helyeire terjedhet ki. A nem vastagodott



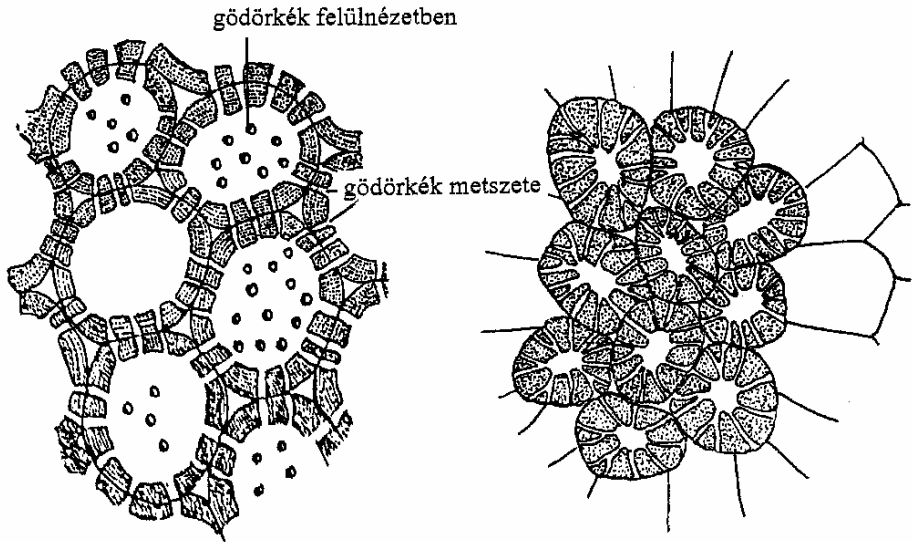
83. ábra. Sejtfalvastagodások modelljei megnyúlt sejtek oldalfalain

felületeken tud a sejt továbbra is összeköttetést tartani a szimplaszttal. Ilyen, élő sejtekből álló, szilárdító funkciót végző szövettípus a **kollenchima**. A kollenchima szövetek általában a növény test felülethez közelebb eső szövettájokban, elsősorban a száракban látnak el szilárdító funkciót, amellet, hogy gyakran kloroplasztiszok is differenciálódnak bennük. Ha egy szövetben a sejteknek a felülettel párhuzamos, vagyis tangenciális sejtfalai vastagszanak, míg a radiálisak vékonyak maradnak, **lemezes kollenchimáról** beszélünk. A szövet tangenciális lemezekkel szilárdít. Ha a szövet sejtjeiben ott képződik tekintélyesebb vastagságú másodlagos sejtfal, ahol három esetleg négy sejt érintkezik, **sarkos kollenchimáról** beszélünk (84. ábra). **Hézagos kollenchima** esetében a vastagodott sejtfal felületek mentén kettőnél több sejt érintkezésénél sejt közötti járatok keletkeznek.

Más esetekben a sejtfal az elsődleges gödörkemezők felületein nem vastagszik. Így jön létre a **gödörkés vastagodás**, amely a legelterjedtebb és a legváltozatosabb vastagodási forma (85. és 86. ábrák). Megfigyelhető a szállítószövetekben, alapszövetekben és a bőrszövetekben is. A gödörke az üregből és a gödörkét lezáró rétegből, a gödörke membránból áll.



84. ábra. Sarkos (A) és lemezes (B) sejt falvastagodások epidermisz alatti kollenchima szövetben (Pásztor nyomán)



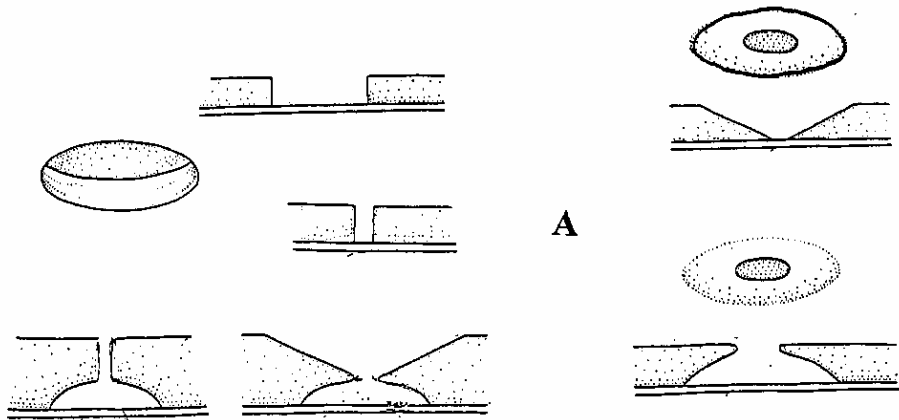
85. ábra. Egyszerű gödrökös vastagodás a *Clematis vitalba* (erdei iszalag) szárkeresztmetszetéből (A) és csatornás vastagodás kősejteken a *Pyrus communis* (körtefa) gyümölcsbőrjéből (Pásztor nyomán)

A gödrök általában az érintkező sejtek azonos pontjain, egymással szemben keletkeznek, gödrök párokat képeznek. Gyakrabban szimmetrikusak, de lehetnek aszimmetrikusak is. A gödrökpárok membránját így az érintkező két szomszédos sejt adott elsődleges sejtfallal adják a közöttük lévő középlemezzel. A gödrök két alaptípusa az **egyszerű** és az **udvaros gödrök**. Az egyszerű gödrök üregének fala lehet egyenes, vagy ferde. Utóbbi esetben a gödrök csatornája befelé szűkülhet vagy tágulhat. Az elágazó, szűk üregű gödrökös vastagodást **csatornás vastagodásnak** nevezzük. A befelé táguló gödrök átmenetet képez az udvaros (más néven vermes) gödrök felé, ahol egy verem alakul ki a gödrökmembrán és a másodlagos sejtfallal között, ami fel is domborodhat. Tracheák, tracheidák falán fordul elő (86., 87. és 88. ábrák). Mivel ezek az elemek éretten plazmát nem tartalmaznak, szerepük a vízáramlás könnyítésében van. Az udvaros gödrök nyílását pórusnak nevezzük. Ez lehet szabályos kör, de ovális vagy résszerű is. Ha a sejtfallal vastag, akkor egy csatorna vezet be a sejt-lumen felől a gödrök udvarába. Ez a csatorna természetesen itt is különbözőképpen

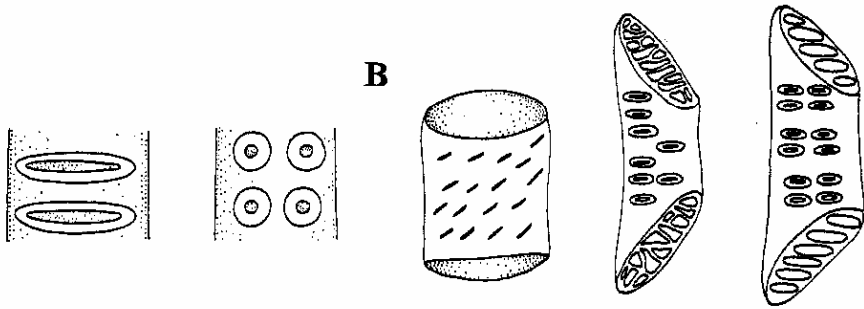
alakulhat, lehet csőszerű, szélesedő és szűkülő (86. A ábra). Ovális vagy hasitékszerű pórusok esetében a gödörképárok pórusai nem mindig fedik egymást (keresztezett gödörkék). A nyitvatermőkben az udvaros gödörképárok membránján mindkét udvar felé megfigyelhető egy további, korong alakú vastagodás, a tórusz is, amelynek átmérője kisebb, mint a verem átmérője, de nagyobb, mint a pórusé. Az elsődleges sejtfalhoz radiálisan rendezett laza mikrofibrillumokkal kötődik. A gödörke membránnak ezt a tórusz körüli mikrofibrillumokból álló kerületi udvarát margónak hívják. A tórusz szelepként működik. Szabályozza a vízáramlást az érintkező tracheidák között, mivel a rugalmas margó segítségével egyirányú nyomás hatására a pórushoz tapadva elzárja a víz útját. A kerületi, oldalirányú vízáramlást biztosítják, mivel a tracheidák radiális falain alakulnak ki. A zárvatermők udvaros gödörkéinek csatornáin és a kamrák falain szemölcsös harmadlagos sejtfal is kialakulhat. Ennek anyaga feltehetően az elpusztuló citoplazma lerakódott maradványa.

A gödörkék elhelyezkedése az élő sejteken és elemeken nagyon változatos. Korlátozódhat csupán bizonyos sejtfalakra (pl. epidermisz sejtek esetében az antiklinális falakra), de megjelenhetnek az egész sejtfelületen (pl. tracheák). Megnyúlt sejtek falain megjelenhetnek egymás fölött, vagy egymás mellett párosával, vagy alternálva (86. B ábra). Az utóbbi években kimutatták, hogy élő sejteken könnyedén átrendeződhetnek a növekedés és fejlődés során.

További lehetséges vastagodási formák még a **csapos, lépcsős, létrás** és **hálózatos vastagodások** (83. ábra), amelyek legtöbbször a faszövet szállító elemein figyelhetők meg. Keresztmetszeten **U** (89. ábra) és **O** **alakú vastagodások** az egyszikűek gyökerében a harmadlagos endodermisz sejteken alakulnak ki. Ha a másodlagos sejtfal **egyenesen** és tekintélyes vastagságban rakódik le, ezzel a sejt elzárja magát a környezetétől és elpusztul. A továbbiakban szilárdító funkciót tölt be. Ilyen módon vastagszanak a rostok és a kősejtek (90. ábra).

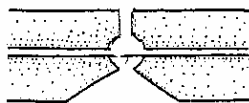


A

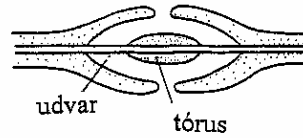


B

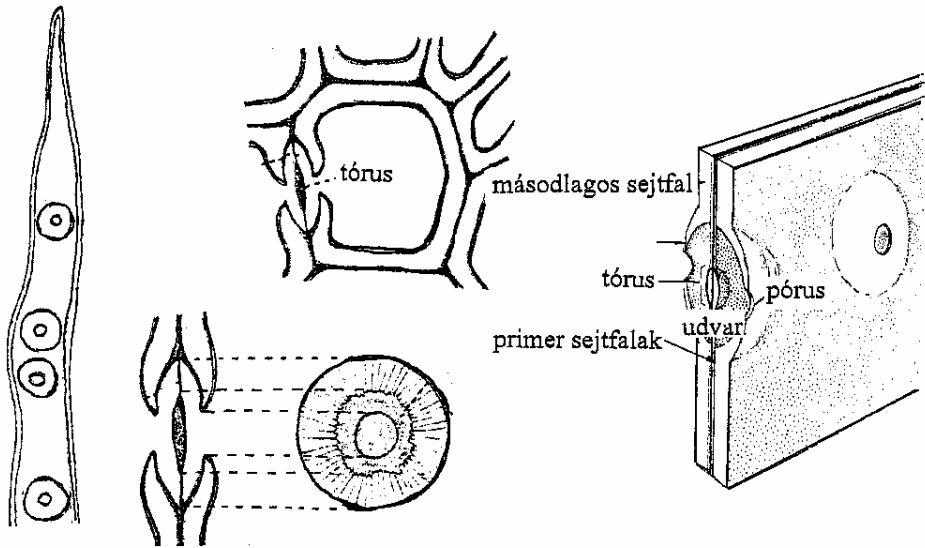
gödörke membrán-primer sejtfalpár



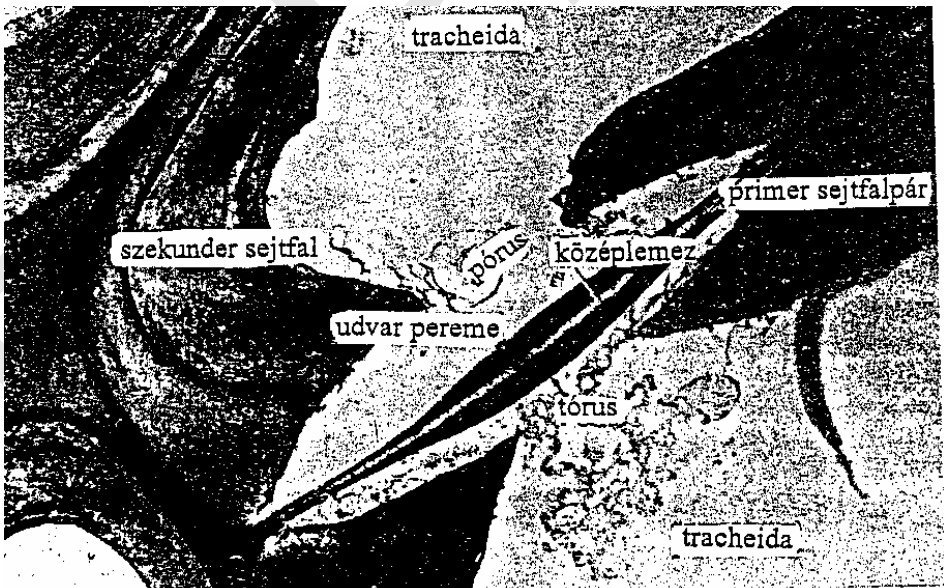
C



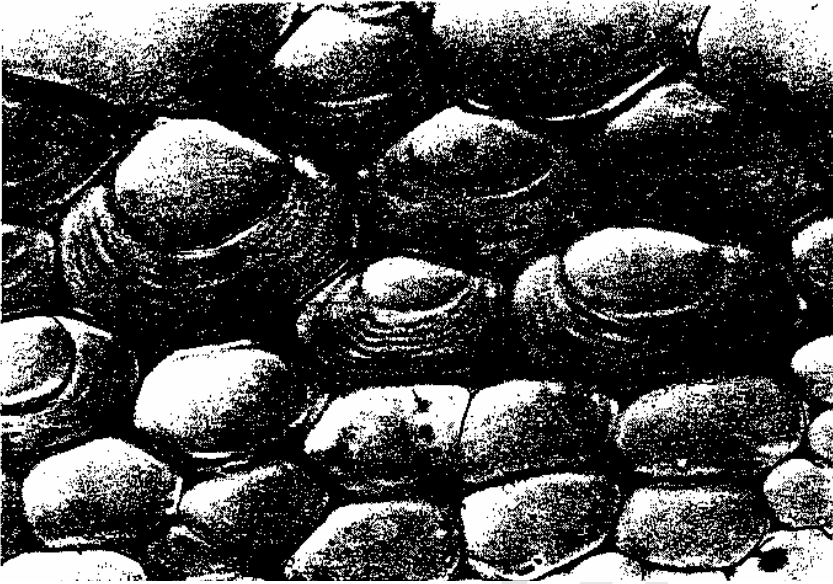
86. ábra. Gödörkés vastagodások sémái. A) különböző méretű és oldalfalú gödörkék, B) gödörkék a sejtek oldalfalain, C) gödörkepárok



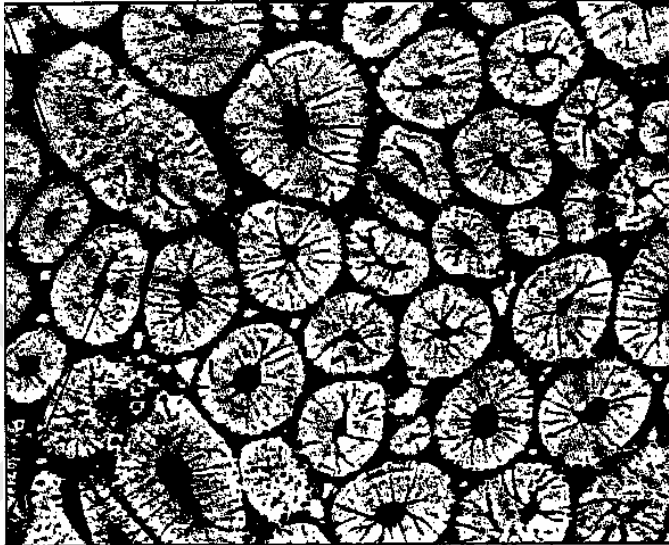
87. ábra. Udvaros gödörkék a *Pinus sylvestris* tracheidáin. A) prozenchimatikus tracheida vége az oldalfalat átérő udvaros gödörkék sorával, B) tracheidák keresztmetszete egy gödörképpárral, C) gödörképpár metszete és részeinek kivetítése a ránézeti képre, D) térbeli modellje



88. ábra. Udvaros gödörke metszete elektronmikroszkópos felvételen. (Ledbetter és Porter után)



89. ábra. Keresztmetszeti képen U alakúan vastagodott sejtfaalak a *Convallaria majalis* (gyöngyvirág) rizómájából (Fridvalszky felvétele)

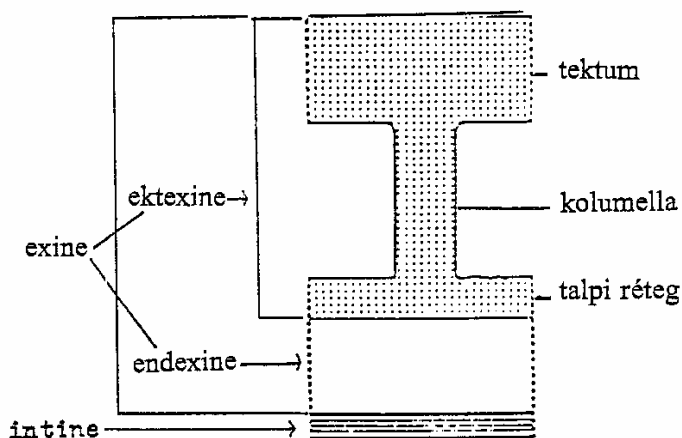


90. ábra. Egyenletesen vastagodott szklerenchima szövetet alkotó rostok. A *Cocos nucifera* terméshfal kösejték. x400

## 4.5. A sporoderma

A sporoderma a szárazföldi életmódhoz alkalmazkodott szaporító sejteknek, a spórának és a pollennek a sejtfa (a pollen keletkezésekor megfelel a mikrospórának, endospóras osztódás után a hím gametofiton nemzedék alakul ki benne, a hímivarsejteket közvetíti a petesejt felé). A sporoderma keletkezése, felépítése és kémiai összetétele eltér más sejtfalaktól. A legösszetettebb és a legellenállóbb. Három rétegre tagolható (91., 92. és 93. ábrák): a legbelső **intinére**, a rákövetkező vastagabb **exinére** és a **felületi anyagokra**. Jellemző vegyület csoportja a **sporopollenin**, amely különböző hosszú szénláncú lipidek, terpének, fenolszármazékok és karotinoid típusú színező anyagok komplexe. A sporopollenineknek köszönhető a sporoderma állóképessége, emészthetetlensége. A spórák és a pollenszemek hosszú időn keresztül megmaradnak, jól fosszilizálódnak (a prekambriumból is találtak alga spóramaradványokat). Ennek köszönhetően talaj- és kőzetrétegek minőségi és mennyiségi pollen ill. spóra összetételének tanulmányozásával (pollenalízis) képet kaphatunk előző korok növényzetéről. Ezzel foglalkozik a palinológia.

A sporoderma belső, a spóra membránjával érintkező rétege az **intine**. Összetételében ez hasonlít legjobban a diploid sejtek primer falához. Egymással párhuzamosan futó cellulóz és kallóz kötegek a legfontosabb mátrixba ágyazott vázkomponensek. Ennek a rétegnek a felépülése alapvetően a haploid sejt által meghatározott.

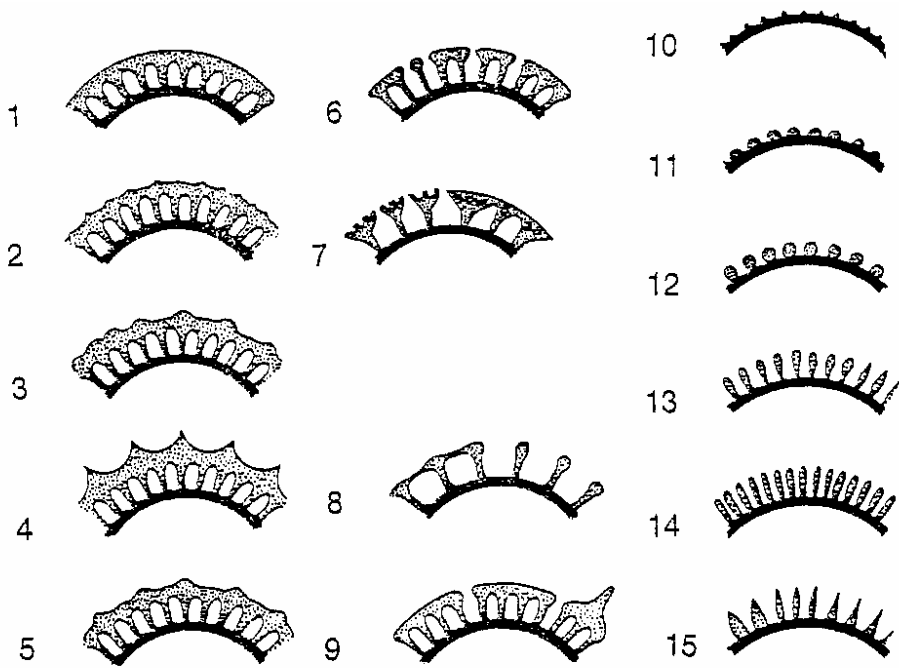


91. ábra. A sporoderma felépítésének egyszerűsített sémája

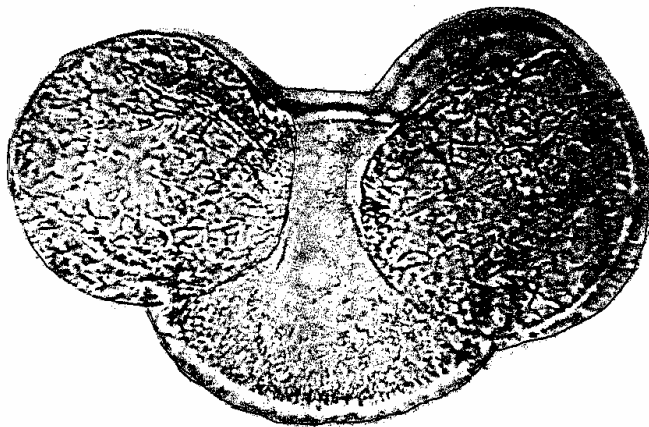
Erre borul az **exine** strukturált rétege (92. ábra), amelynek vegyületei részben az anyasejt maradványából és a tapétumból (pollenszák belső rétegéből) származnak, ezek a sporofiton - a diploid genom - által meghatározott vegyületek, másrészt pedig a haploid mikrospóra produktumai. Specifikus anyaga a sporopollenin. Bizonyított, hogy képzésében részt vesz mindkét nemzedék. Az exine, réteges felépítésű, merev, ellenálló, és emészthetetlen. Belső rétege az **endexine**. Az intinéhez hasonlóan a felszínnel párhuzamosan orientált polimerekből épül fel. A rajta fekvő ektexine **talpi rétegre** tagolható, amelyből oszlopszerű nyúlványok, **kolumellák** emelkednek ki. Az oszlopos szerkezetnek fajsúly csökkentő szerepe van, ami a spórák és a pollenek esetében fontos tényező a terjedésben. A kolumella réteg a pollenek és a spórák nagy részénél egy összefüggő, de különbözőképpen díszített, esetleg csak perforált fedőréteggel, a **tektummal** borított. Ezek a tektátus spórák ill. pollenek, szemben az intektátusokkal. A tektum felületén különböző fajra jellemző mintázatok alakulnak ki, tüskék, tarajok, változatos rajzolatok, amelyek a pollen és spóra megtapadását szolgálják. Ugyanezt szolgálja pollenszemek esetében a **pollenkittnek** nevezett olajszerű ragasztóanyag is, amely a felszín kiemelkedései és rajzolatai között halmozódik fel. Ebben a fehérjék és a glikoproteinek a felismerő rendszer molekulái, a flavanoidok és a karotinoidok pedig a pollinátorok vonzását biztosítják, valamint védenek az ultraibolya sugárzástól és a fotooxidációs károsodásoktól. Egyes fajoknál szerepük van a pollenszemek együtt terjedésében is.

A rovarbeporzású növények pollenfelülete változatosabb, díszítettebb, a szélbeporzásúaké simább. A fenyőfélék pollenje légszákos (93. ábra).

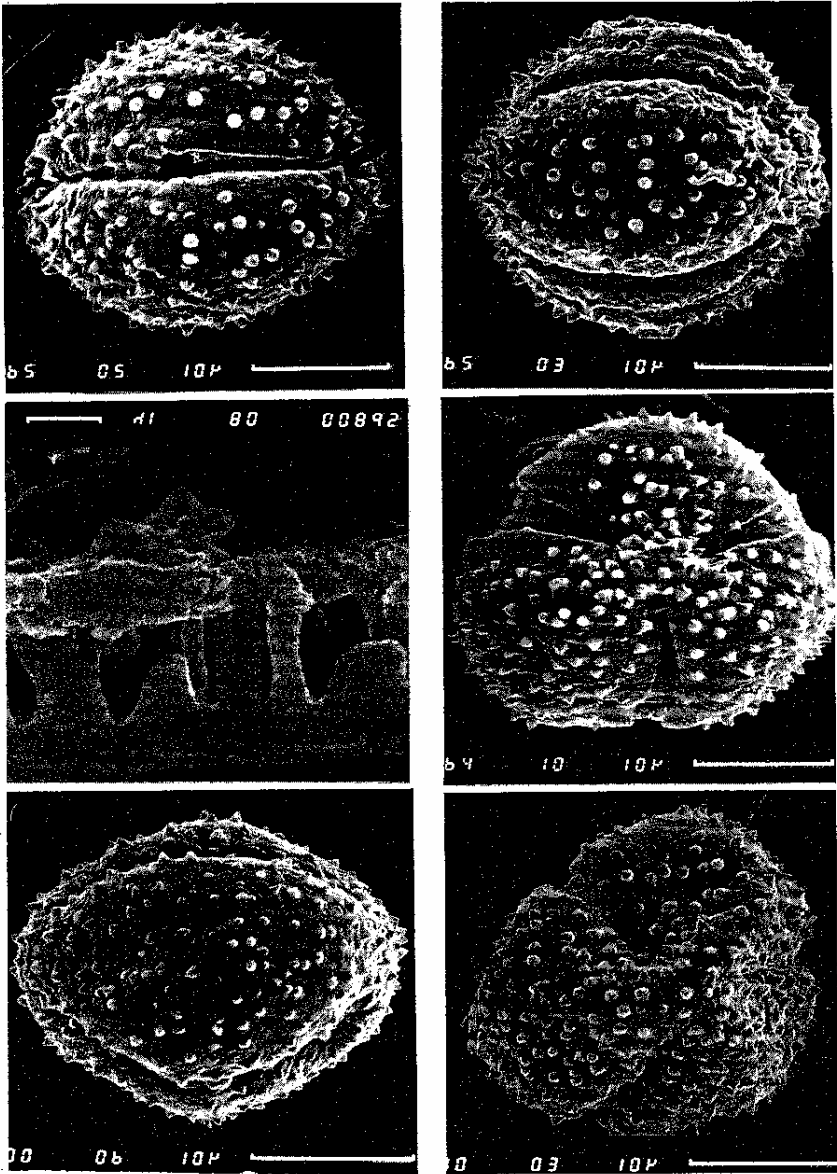
A legtöbb pollenszemen pórusokat, nyílásokat találunk. Ezek az exine nyílásai, az aperturák. Az aperturák a pollentömlő lehetséges kilépési helyei. Az egyszikű növények pollenszemén általában egy, a kétszikűekén három, négy vagy több apertúra is lehet.



92. ábra. Az exineszerkezet fő típusai. 1-5 tektátus, 6-7 perforáltan tektátus, 8-9 részlegesen tektumos, 10-15 intektátusok: 10 érdes, 11 szemölcsös, 12 bimbós, 13 bunkós, 14 pálcikás, 15 tuskés mintázatú (Christensen, Iversen, Troels-Smith nyomán)



93. ábra. A *Pinus nigra* légsákos pollenszeme



94. ábra. *Adenocaulon* (*Asteraceae*) faj pollenje különböző nézetben és metszetben különböző nagyításokon. Térlátó elektronmikroszkópos felvételek (Bittmann nyomán)

Felhasznált fontosabb forrásmunkák:

**Baloghné Nyakas A.** (szerk.): Mezőgazdasági növény szervezettan. Egyetemi jegyzet. Debrecen, 1996

**Borhidi A.:** A zárwatermők fejlődéstörténeti rendszertana, Nemzeti Tankönyvkiadó. Budapest, 1995

**B. Bracegirdle, P.H. Miles:** An Atlas of Plant Structure, Heinemann Educational Books. London, 1971

**R. Buvat:** Plant Cells. An introduction to plant protoplasm. Weidenfeld and Nicolson. London, 1969

**E. G. Cutter:** Plant Anatomy: Experiment and Interpretation. Part I. Cells and Tissues. Edward Arnold Ltd. London, 1969

**Csaba Gy.:** Sejtbiológia. Medicina. Budapest, 1990

**J. Darnell, H. Lodish:** Molecular Cell Biology. Scientific American Books. New York, 1986

**Dános B.** Farmakobotanika, Argumentum. Budapest, 1997

**K. Esau:** Pflanzenanatomie. Veb G. Fisher Verlag. Jena, 1969

**G. Gassner:** Mikroskopische Untersuchung pflanzlicher Nahrungs- und Genussmittel. G. Fisher, Jena, 1951

**B. E. S. Gunning, M. W. Steer:** Ultrastructure and the Biology of Plant Cells. Edward Arnold Ltd., London, 1975

**Gyurján I.:** Növény szervezettan. Egyetemi jegyzet, ELTE Eötvös Kiadó. Budapest, 1996

**J. L. Hall, T. J. Flowers, R. M. Roberts:** Plant Cell Structure and Metabolism. Longman Ltd. London, 1974

**Haraszty Á.** (szerk): Növénysszervezetten és növényéletten. Nemzeti Tankönyvkiadó, Budapest. 1978

**Horánszky A., J. Komlódi M.** Növényrendszertani Praktikum. Nemzeti Tankönyvkiadó. Budapest, 1991

**Hortobágyi T.** (szerk.): Agrobotanika, Mezőgazdasági Kiadó. Budapest., 1986

**Kurszanov** és munkatársai: Botanika. Mezőgazdasági Kiadó. Budapest, 1952

**Kárpáti Z., Görgényi L.-né, Terpó A.:** Kertészeti Növénytan I.-II., Mezőgazdasági Kiadó. Budapest, 1968

**Laskay G., Mihalik E.:** Növényi sejtbilógia. Egyetemi jegyzet. JATEPress, Szeged 2000

**W. J. Lucas, B. Ding and C. Schoot:** Plasmadesmata and the supracellular nature of plants. New Phytology, 1993

**L. Margulis:** Origin of Eucaryotic Cells. Yale Univ. Press. 1970

**J .D. Mauseth:** Botany - An introduction to plant biology. Sounders College Publishing, USA, 1991

**A. Nougarede:** Biologie Végétale I. Cytologie. Masson et Cie. Párizs, 1969

**Papp M., M. Hamvas M.:** A magvas növények életmenete és alakana. Egyetemi jegyzet. Debrecen, 1998

**Pásztor Gy.:** Növénysszervezettani praktikum. Egységes jegyzet. Tankönyvkiadó, Budapest, 1977

**Sárkány S., Szalai I.:** Növénytani praktikum I. Növénysszervezettani gyakorlatok. Egységes jegyzet. Tankönyvkiadó. Budapest, 1964

R. F. **Scagel** és munkatársai: Plants - An Evolutionary Survey. Wadsworth Publishing Company. Belmont- California, 1984

C. **Starr**, R. **Taggart**: Biology. The unity and diversity of life. Wadsworth Publishing Company, Belmont, California, 1981

E. **Strasburger**: Botanische Practicum. Gustav Fischer Verlag. Jena, 1897

T. Sz. **Szalamatova**: A növényi sejt élettana. Mezőgazdasági Kiadó. Budapest, 1986

W. **Troll**: Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie, Veb Gustav Fischer Verlag. Jena, 1957

G. **Vogel**, H. Angermann: SH atlasz, Springer-Verlang, Bp., 1992

*Végezetül szeretném köszönetemet kifejezni azon munkatársaim felé, akik hozzájárultak a jegyzet megvalósulásához. Köszönettel tartozom Nyakas Antóniának lektori munkájáért, Hamvas Márta kolleganőmnek és Surányi Gyula kollegámnak a jegyzet figyelmes átolvasásáért és hasznos tanácsaikért. Köszönettel tartozom továbbá Ari Pálmának, K. Szabó Zsuzsannának és Havelant Katalinnak a szerkesztésben való közreműködésükért.*

Debrecen, 2004. április 20.