

A RICINUS COMMUNIS L. EXTRAFLORÁLIS
NEKTÁRIUM SEJTJEINEK ULTRASTRUKTURÁJA
ÉS A NEKTÁR KIVÁLASZTÁS

EGYETEMI DOKTORI ÉRTEKEZÉS

Irta

Kálmán Flóra
biológus

Készült a József Attila Tudományegyetem
Növénytani Tanszékén
Szeged,
1975.

TARTALOMJEGYZÉK

I. BEVEZETÉS	1
II. IRODALMI ÁTTEKINTÉS	4
1. A nektáriumok külső morfológiája	4
2. A nektármirigyek hisztogenezise	6
3. A nektárium sejtek ultrastrukturája a kiválasztást megelőző periódusban	8
4. A nektáriumok szövettana és ultrastrukturája	9
5. A szekréciót befejező nektárium sejtek ultrastrukturája	25
6. A nektár kiválasztása	26
7. A <i>Ricinus communis</i> L. extrafloralis nektáriumának morfológiája és szövettana	39
III. ANYAG ÉS MÓDSZER	42
1. A vizsgált növény rövid jellemzése	42
2. A kondicionált körülmények közötti ökológiai faktorok jellemzése	45
3. A növényeken végzett kísérleti módszerek	46
4. A nektár és nektárium oldható szénhidrát tartalmának mérése	49
5. Pigment meghatározás	50
6. Elektronmikroszkópos módszer	50

IV. EREDMÉNYEK ISMERTETÉSE ÉS ÉRTÉKELÉSE

1. Működő nektárium sejtjeinek ultrastrukturája	53
1.1. Glanduláris szövet	53
1.2. Parenchyma	62
1.3. Epidermisz	67
2. A mirigy fotoszintézisének hatása a nektár kiválasztásra	75
2.1. Sztanici, celofán fedés hatása a mirigy plasztiszainak ultrastrukturájára, a nektárium és nektár oldható szénhidrát tartalmára	75
3. Levél fedés hatása a mirigy nektárkiválasztására	85
3.1. Ultrastruktúra vizsgálat, a nektárium és nektár oldható szénhidrát tartalmá- nak változása	85
4. Etiolált hajtás mirigyei	91
1. Etiolált mirigy sejtjeinek ultrastruktu- rája	91
1.1. Epidermisz	91
1.2. Glanduláris szövet	96
1.3. Parenchyma	97
2. Etiolált levél kloroplasztiszainak ultra- strukturája	99
5. A nektár kiválasztása	101

5.1. Levél fejlődés és a nektár kiválasztás kapcsolata, a szekréció időtartama alatt kiválasztott nektár mennyiségi alakulása	101
5.2. A nektár kiválasztásának folyamata a finomszerkezeti adatok alapján	105
V. ÖSSZEFOGLALÁS	119
VI. IRODALOM	124

I. BEVEZETÉS

A nektáriumok alak és felépítés szempontjából rendkívül változatosak. A különböző családokba tartozó fajok nektáriumainak külső formájáról, stukturális variációiról, ultrastrukturájáról s a kiválasztás lehetséges mechanizmusáról eddig számos dolgozat jelent meg.

Az utóbbi években megjelent közlemények zöme a szecernáló és részben a működést befejező florális nektáriumok ultrastrukturájáról ad tájékoztatást. A nektárkiválasztás mechanizmusára vonatkozó elképzelések jelenleg is több irányuak. A florális és extrafloralis nektáriumok glanduláris szöveteinek sejtjeiben található sejtalkotóknak a nektárkiválasztásban más-más szerepet tulajdonítanak, a szerzők egy része a granulokrin transzport mellett foglalt állást, mások a molekuláris transzportot fogadják el.

A ricinus extrafloralis nektáriumainak glanduláris szövetét és a parenchymát az előző években fény- és elektronmikroszkópos módszerrel vizsgáltam. A kiválasztó felületet képező epidermisz sejtek ultrastrukturája, e sejtekben végbemenő folyamatok /pl. a csersav kiválasztásának folyamata/, a sejtfal finomszerkezete és a nektár kiválasztásának útja megoldatlan maradt.

Nem tisztázott, hogy a nektáriumok kloroplasztiszai az életműködéshez szükséges energia biztosítása mellett részt vesznek-e a nektár oldható szénhidrát tartalmának gazdagításában.

Az egyes szövettájak kloroplasztiszainak részletes ultrastruktúra vizsgálata után funkciójának kiderítése volt a cél. Ezt a nektáriumok alufólia hüvelyes fedésével, tehát fotoszintézisük kiküszöbölésével kíséreltem megállapítani, a kiválasztott nektár szénhidrát tartalmának vizsgálata és a kloroplasztiszok ultrastruktúra és pigmenttartalma alapján.

A levélnyélből a nektárium parenchymába fa- és hánccs elemekből álló edénynyalábok futnak, főként szaharóz tartalmu floem-nedvet vezetve a glanduláris szövet sejtjeihez.

Vizsgáltuk, hogy a fény hiányában nem fotoszintetizáló levél mennyire befolyásolja a mirigyek kiválasztását mennyiségileg és minőségileg, fedés után hány napig szekretálnak a nektáriumok saját fotoszintetikus apparátusuk által, a nektárkiválasztás folytatódik-e ilyen körülmények között az eredeti kiválasztási időtartamig.

Az etiolált hajtások, levelek, szövetkulturák finomszerkezetének vizsgálatával sokan foglalkoztak. Régen felvetődött már a kérdés, hogy az etiolált hajtáson kialakult mirigy sejtjeinek ultrastrukturája, az epidermisz sejtek organelumainak funkcionálása ill. a sejtek jellem-

ző tevékenysége milyen módon változik meg.

Az eddigi kutatások szerint a hordozó szerv fejlődésének abban a stádiumában amikor az odavezetett floem-nedv felhasználása már nem olyan nagy mérvű, sőt feleslegbe kerül - a mirigyek felületén elkezdődik a nektár kiválasztás.

A finomszerkezeti kutatásokkal párhuzamosan vizsgáltam, hogy a levél fejlődésének melyik stádiumában kezdődik el a levélnyél alsó és felső részén elhelyezkedő mirigyek nektárkiválasztása, figyelemmel kísértem a kiválasztás időtartamát és az ez idő alatt naponként kiválasztott nektár mennyiséget.

II. IRODALMI ÁTTEKINTÉS

1. A nektáriumok külső morfológiája

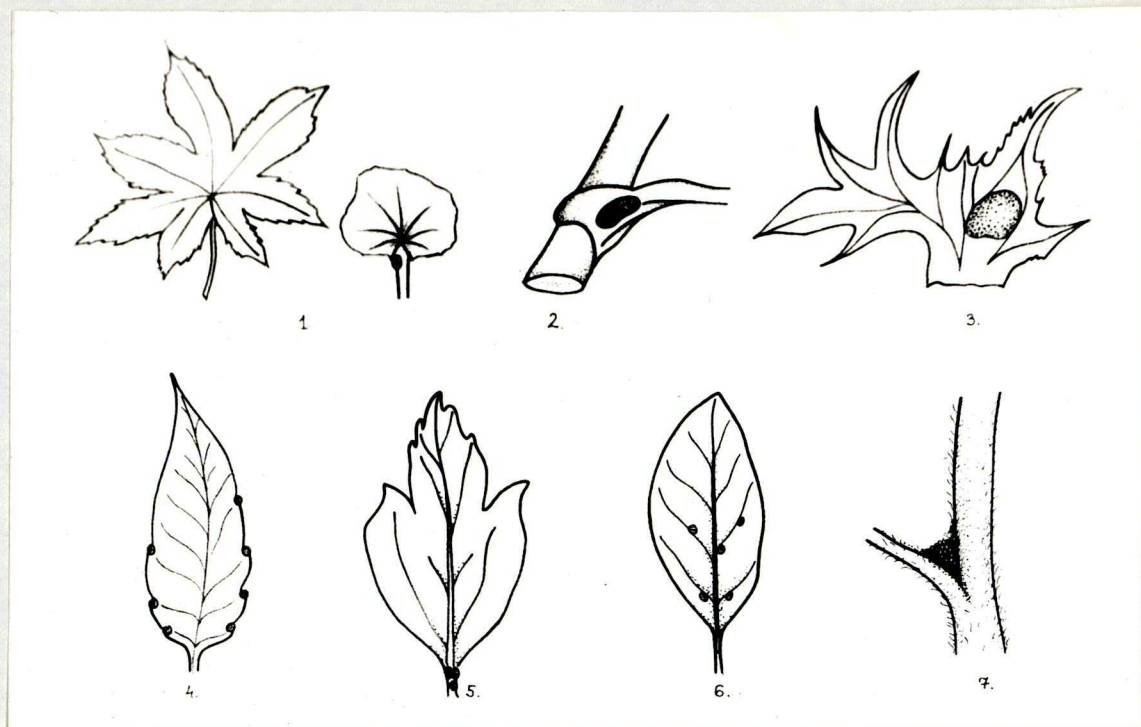
A nektáriumok olyan növényi szervek, amelyek a koncentrált /8 %-nál sűrűbb/ cukros nedvet választanak ki.

A virágos növények nektáriumai a gyökéren kívül minden szervén megjelenhetnek. Így a szikleveleken, alleveleken, a lomblevelek minden részén, hajtástengelyen és a virágban vagy virágzatban egyaránt.

Osztályozásuk az alak és helyzet figyelembevételével történhet. Megjelenési formájuk szerint epimorf, automorf és metamorf nektáriumok /Delphimo 1886, Shoenishen 1922/. A virágzatot, mint előfordulási helyet alapul véve Filarszky /1911/ szerint nuptiális és extranuptiális nektáriumokat lehet megkülönböztetni. A nuptiális mirigyek további felosztása: intraflorális, circumflorális és extraflorális.

Ma általánosan a Helder-féle topológiai felosztás az elfogadott, amely szerint a nektármirigyek virágon belüli azaz florális és virágon kívüli, extraflorális helyzetűek.

Az extraflorális nektáriumok helyzeti variációi igen szélesek, amit az 1. ébra szemléltet.



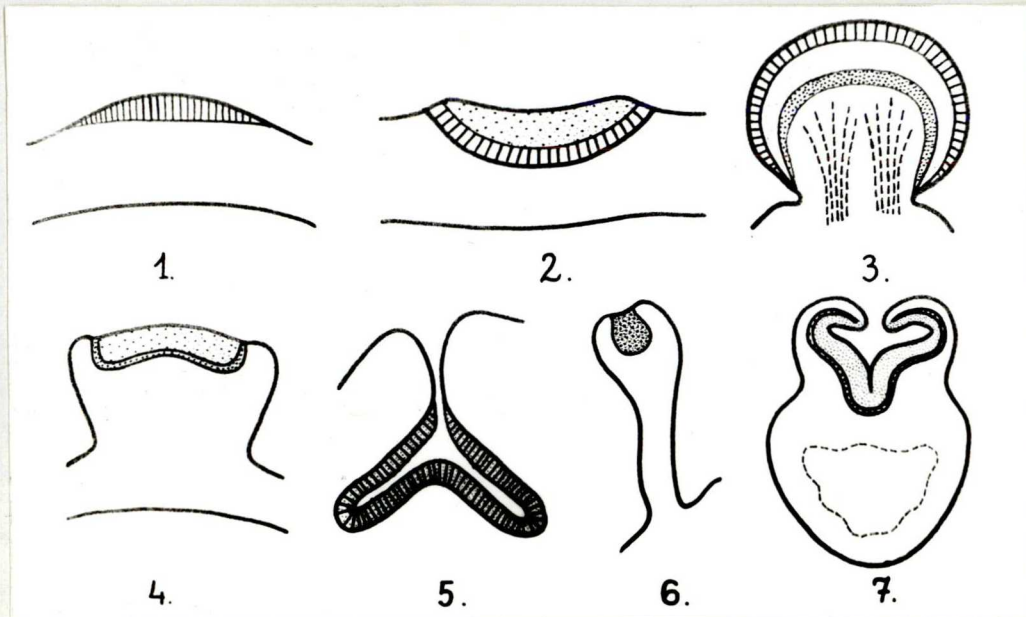
1. ábra

A ricinusnál nemcsak a lombszeveleken, hanem a szik-
leveleken is megjelennek a nektáriumok. A Vicia fa-
jok pálhalevelein, a főerek mentén tojásdad, tricho-
más felépítésű nektáriumok láthatók. A lombszevelek
minden részén, az alapon, nyélen, a lemez felszínén,
fonákán, a levél szélén egyaránt megjelenhetnek.

A Fagopyrumnál a levélalapon, a Catalpa levélle-
mezének felszínén főként érzugokban figyelhetők meg.
A Viburnum opulus és Salix pentandra levélnyelén a
lemezhez közeli részen jól fejlett, több mm nagyságu
automorf mirigyek választanak ki nektárt. Ezek a levél
fonákán többek között a Ligustrum vulgarenál működnek.
A bálványfa nemcsak virágnektáriumával, hanem a levél-

cimpákon fejlődő nektármirigyeivel is igen jól nézel.

Az extraflorális nektáriumok nagy változatossága nemcsak helyzetükben, hanem morfológiájukban is megmutatkozik.



2. ábra

A hordozó szerv felületén lapos vagy bunkószerű kiemelkedések, teknőszerű mélyedések, belül ritkán elágazó csatornákkal, vagy trichoma csoportok formájában jelenhetnek meg.

2. A nektármirigyek hisztogenezeise

A virágbiológiai munkákban a nektármirigyek hisztogenezésére vonatkozóan csak néhány helyen történik utalás. Gulyás /1968/ az ajakosvirágúak nektáriumai-

nak kialakulását írja le. Megállapítja, hogy a nektármirigyek kialakulása ebben a családban a hordozó növényi szerv /ovárium/ kialakulásával egyidőben történik.

A ricinus extrafloralis nektáriumának hisztogenezisét államvizsga dolgozatomban /1973/ vizsgáltam. Az egyes fejlődési stádiumok a következők:

A merisztematikus szövetű levélnyél keresztmetszetén felül egy sekély árok húzódik. A felszint képező protoderma sejtek radiális irányban kezdenek megnyulni, létrehozva az oszlopos sejtekből álló kontinizált kiválasztó felületet. A protoderma alatti subdermatogen réteg sejtjei a tér különböző irányában intenzíven osztódnak, s a gyors osztódás következtében a levélnyélen mind nagyobb és nagyobb félkör alakú dudor alakul ki. Felső 2-3 rétegéből a glanduláris szövet jön létre. Az alapszöveti merisztéma kialakítja a nektárium parenchymát. A növekedő nektárium belsejében a prokambium elemei is kialakulnak, később létrehozzák a ricinus nektáriumára jellemző szállítóelemeket. Ugyanakkor megkezdődik a protoxylem elemek kismértékű másodlagos sejtfalvastagodása is.

A nektárium teljes kialakulása megelőzi a levélnyél és a levéllemez végleges kialakulását.

3. A nektárium sejtek ultrastrukturája a kiválasztást megelőző periódusban.

A merisztematikus jellegű, plazmadus sejtek citoplazmájában igen sok a szabad riboszóma a rövid, fejletlen ER elemek között. A periférikus retikulum elemek a sejtfallal párhuzamosan futnak közel a plazmodezmákhoz. A nagyszámu, domináló organelum a Golgi apparátus, nagy áttetsző és kis ozmiofil hólyagokkal van körülvéve. A gyengén fejlett mitokondriumokban kevés kriszta alakul ki. /Fahn, 1970; Vasziljev, 1969, 1971/.

A kloroplasztiszok lamella rendszere igen kevésbé fejlett, néhány periférikus lamellát és granumot, kis keményítőszemeket és ozmiofil plasztoglobulusokat tartalmaznak./Vasziljev 1969/.

Gyakran halednak plazmodezmák a kiválasztó sejtek között csoportosan vagy egyesével.

Az epidermisz sejtek sokkal jobban differenciáltak, kialakulásuk korábbi, mint az alapszöveti sejteké. Nagy központi vakuolumaikban ritkán cseranyagok halmozódnak fel.

Multivezikuláris testeket és mikrobodikat ritkán jeleznek ebből a fázisból.

A kutikula is ebben a stádiumban kezd kialakulni. A *Lonicera japonica* epidermisz sejtek falának belső

rétegeből protuberanciák fejlődnek. E protuberanciák riboszómával borított, és Golgi eredetű vezikulákkal érintkeznek, néhány vezikula asszociálódik a plazmalemmával, valószínűleg a falanyag képzésében, transzportjában vesznek részt /Fahn, 1970/.

4. A nektáriumok szövettana és strukturája

A jól differenciált extraflorális nektáriumok szövettani felépítésben lényegileg megegyeznek a florális nektáriumokkal.

A mirigyek felületét borító epidermisz szorosan záródó sejtekből áll. Alak szempontjából a sejtek radiálisan vagy a felülettel párhuzamos irányban megnyultak vagy izodiametrikusak. Sok esetben felületük papillázott. Az epidermisz sejtek között sztómák is gyakoriak, de ezek legtöbbször működésképtelenek. Zárósejtjeikben a plasztiszok redukálódtak, kevés klorofillt tartalmaznak /Daumann, 1930/.

A Labiatae nektáriumokban a nektársztómák részben egyenként, vagy 2-8-as csoportokba összenőve találhatók. A *Salvia splendens*-nél gyakoriak a 16-20-as sztómacsoportok is. A zárósejtek gyakran torzultak /Gulyás, 1968/.

A kiválasztásban részt vehetnek a sztómákon kívül dezorganizálódott bőrszövetű, szakadozott kutikulával borított felületek és többsejtű, középen nyitott kiválasztó szemölcsök is /Gulyás, 1968./

A kiválasztó felületet néhány esettől eltekintve kutikula borítja. A kutikula szerkezetével igen sokan foglalkoztak a nektár felszínre jutásának problémája miatt. Nieuwenhuis v. Uexküll-Güldenband /1914/ egyszerű és elágazó csatornákat mutatott ki az Euphorbiák nektáriumainak kutikulájában. Ebben az esetben a kutikula pórusain keresztül jut a felszínre a nektár. Zimmermann /1932/ és Frey-Wissling /1935/ megfigyelései alapján egyes növényeknél a kutikula elválhat az epidermístől az alatta felgyülemlett nektár belső nyomása miatt, felreped és a felületen szétfolyik a nektár.

A *Lonicera peridymenum*, *Ononis repens*, *Senecio viscorus* mirigyszőrei által szekretált olaj a subkutikuláris térben halmozódik fel, míg a *Pityrogramma chrysoconia* által szekretált flavonoidok áthaladnak a kutikulán és kikristályosodnak a felszínen /Schnepf and Klasova, 1972/.

Dexheimer /1972/ leírja, hogy a *Drosera rotundifolia* emésztő mirigye által termelt nyálka a falban áthaladva a mirigy felszíne alatt gyűlik össze, majd a kutikulán keresztül kiválik. A *Forsythia* szigma exudátuma az intercellulárisban és az epidermisz kutikulájában halmozódik fel, végül a kutikula felreped, s az exudátum kifolyik /Dumas, 1973/.

Látható tehát, hogy a felületre történő kiválasztás formáit az epidermisz szerkezete határozza meg.

/Radtke, 1926; Daumann, 1930; Fahn, 1951/ amelyek a következők:

- kutikulával fedett sejtfalon át diffúzióval
- kutikulás sejtfalon át szekréciós csatornákkal
- kutikulás falon át nyálkakapzódás közben
- kutikula leválásával
- sztomákon keresztül
- kiválasztó repedéseken, nyílásokon át.

Az epidermisz sejtek ultrastrukturája hasonló az alapszöveti sejtekhez, de általában erősebben vakuolizált. Ozmiofil cseranyag kiválást jelentettek az *Acer* florális nektáriumából /Vasziljev, 1972/, s az *Impatiens* extrafloralis mirigyéből /Figier, 1972/. A cseranyagok a centrális vakuolumok szélén válnak ki, közel a tonoplasthoz. A vakuolum központi része granuláris, enyhén ozmiofil tartalmu.

Az epidermisz alatt egyes növényfajoknál lekerekített apró sejtekből álló glanduláris szövet helyezkedik el. E szövettáj tölti be a működés során a legfontosabb szerepet: a floem-nedv átalakítását és a nektár kiválasztását.

Fénymikroszkóposan e sejtek plazmagazdagok és a nagy vakuolák hiánya nagymértékben elősegíti a cukortranszportot.

A nucleus a többi szövettáj sejtmagjaihoz képest óriásinak látszik. Itt azonban figyelembe kell venni, hogy a nucleus méretben alig tér el a környező szövetek sejtmagjaitól, csak az aprósejtség miatt látszik feltűnően nagynak /Eymé, 1967/. Helder /1958/ morfológiai szempontból hasonlónak tekintette a glanduláris szövetet a merisztematikus szövetekkel, majd az elmi vizsgálatok során a szecernálás kezdeti stádiumában levő sejteknél Eymé /1967/ is tett ilyen összehasonlítást.

A sejtmag diffúz kromatinállományában sötét magvacska és kiszélesedő perinucleáris tér figyelhető meg.

A kiválasztás periódusában a nektárium sejtek ultrastrukturájára az organellek aktivitása jellemző.

Az egyes növényfajoknál a sejtek finomszerkezete erősen különbözik egymástól, az ER típusa, fejlettségi foka, a Golgi állapota, a sejtmag, a mitokondriumok, plasztiszok és raktározott anyagok természete és a vakuolizáltság foka szerint.

A nektáriumsejtek ultrastrukturájának egyik legfontosabb vonása a membránhólyagocskák jelenléte /Eymé, 1967/. A továbbiakban az ER és Golgi részletes jellemzését az indokolja, hogy jelenleg is élénk

vita folyik ezen organeliumok szerepéről a kiválasztásban. A sejtek differenciálódásakor a Golgi magas aktivitást mutat, valószínű, hogy a sejtfal poliszaharidjainak szintézisét és a felület felé irányuló transzportját látják el /Vasziljev, 1969; Fahn, 1970/.

Az Eymé által vizsgált nektáriumokban /Ficaria, Helleborus, Diplotaxis, Salix, Persica/ a kiválasztás fázisában is megmaradt a nagyszámu, aktiv Golgi apparátus, véleménye szerint a nektárt oldható szénhidrátokkal gazdagítja. A Golgi nagyszámu hólyagocskát produkál, amelyek a ciszternák közelében összekavarodnak a retikulum által leválasztott hólyagocskákkal, s a plazmalemma felé mozogva azzal összeolvadnak.

Vasziljev /1969/ bírálja, hogy a strukturák, amelyek a dichteromák körül vannak, amelyeket Eymé a Golgi vezikuláris elemeinek tekintett, valójában a dichteromák ciszternáinak keresztmetszetei. A hólyagocskák viszont, amelyek távolabb vannak a ciszternáktól, csak retikulum elemek. Ily módon éppugy nem mutat magas aktivitást a Ranunculus félek mirigysejtjeinek Golgija a kiválasztás fázisában, mint a többi szerző által vizsgált növények mirigysejtjei.

Az eltérő nézeteknek, vitáknak az volt az alapja, hogy a sejtekre oly jellemző membránhólyagok a legtöbb szerző által vizsgált növénynél /Corvolvulus,

Lilium, Acer, Cucumber, Vinca rosea, Vinca major, Citrus sinensis, Lonicera, Pitirogramma, stb/ ER eredetűek, egyedül Eymé írta le a Renunculus félek mirigysejtjeiről, hogy a Golgi a legjobban fejlett organelum.

Későbbi vizsgálatok /Vasziljev, 1971/ igazolták Eymé megfigyelését, hogy a boglárkához rendszertanilag közelálló növényeknél a többitől eltérően a Golgi hiperszekréciót mutat. Hasonló adatokat szolgáltat Tacina /1972/ vizsgálata a Borago officinalis-nál, Figier /1972/ az Impatiens levélnyél mirigynél.

Vasziljev /1969/ az Acer mirigysejtjeiben a Golgi ciszternái mellett áttetsző és ozmiofíl hólyagokat figyelt meg. A morfológiai különbség oka, hogy a Golgi különböző funkcionális stádiumban van. Ilyen dimorfizmust a gabonafélék levélszőreiben is találtak.

Rachmilevitz and Fahn /1973/ megfigyelései szerint a Vinca rosea, Vinca major és Citrus sinensis mirigyében a Golgi és ER közelében levő vezikulumok nagy része részlegesen riboszomákkal borított, ami jelzi, hogy a vezikuláris elemek tulnyomórészt ER eredetűek.

A kutatók a mirigyek egyedfejlődése alatt a leg-

hangsúlyozottabb változást az ER mennyiségében és morfológiájában találták. A szekréciós sejtek jól fejlett retikulumát a szekréció periódusában a legtöbb tanulmány jelzi /Mercer and Rathgeber, 1962; Wriether, 1962; Schnepf, 1964; Fahn and Rachmilovitz, 1970; Findlay and Mercer, 1971; Vasziljev, 1969, 1971/.

Mercer, Schepf, Fahn megvitatta annak lehetőségét, hogy az ER funkciója a cukortranszportban van, bár e specifikus szerep megállapítása még további vizsgálatokat igényelne véleményük szerint.

A legtöbb megfigyelés alapján azt állítja, hogy a szekréciós sejtek vezikulumai ER eredetűek, és ezen vezikulumok esetleg a cukoroldatot szabadon engedik.

Az ER mennyisége, a vezikulumok részleges riboszóma borítottsága, a vezikulumok ER elemek szomszédságában való lokalizációja, az ER elemek duzzadásának folyamata megegyezik, azon hipotézissel, hogy a cukor ezen elemekben koncentrálódik, azonban a bizonyítékok még csekélyek erre a megállapításra.

Vasziljev a Philadelphus és Liliumnál talált erősen fejlett agranuláris ER funkciójának javasolja, hogy az részt vehet a reproduktív folyamatokat szabályozó szteroid hormonok szintézisében /Idelman, 1970/ vagy a nektár illókomponenseinek szintézisé-

ben, mivel az utóbbi időben ennek a membránrendszernek tulajdonítják a terpének szintézisének fő szerepét /Vasziljev, 1970/. Ezek a vizsgálatok és a gyengén fejlett ER a Heracleum, Convolvulus /Vasziljev, 1971/ Ricinus /Kálmán, 1973/ növényeknél a retikulumnak a nektár transzportban való közvetlen részvétele ellen szól.

A kloroplasztiszok a legtöbb vizsgált növény mirigyében gyengén fejlettek. Vasziljev részletesen leírta az egyes fajok mirigyében talált kloroplasztiszok finomszerkezetét, de a szerzők általában nem sok figyelmet szenteltek az egyes szövettájak plasztiszainak vizsgálatára, lehetséges szerepére a kiválasztásban.

Az Acer mirigysejtjeinek plasztiszai 1-3 keményítőszemet és nagyszámu plasztoglobulust tartalmaznak. A keményítő nélküli plasztiszokban a plasztoglobulusok száma és mérete nagyobb. A plasztoglobulusok fejlettsége alapján a plasztiszokat tipikus kromoplasztoknak lehet nevezni, amely a nektáriumok színét adja. Jelezték a keményítőszemek mennyiségének csökkenését is a szekréció stádiuma alatt. A Lonicera és Pityrogramma kloroplasztjait és az Ononis és Seneció leukoplasztjait helyenként ER borítja /Schnepf, 1972/.

A *Heracleum* nektáriumában kevésbé fejlett, ritka és apró keményítő nélküli leukoplasztokat találtak /Vasziljev, 1971/. A *Phyladelphus*-nál az erősen fejlett hatalmas amiloplasztok a citoplazma nagy részét elfoglalják. A szulákban hatalmas kromoplasztiszokat és kevésbé fejlett leukoplasztiszokat találtak.

A *Lilium* nektáriumra jellemző a plasztiszok bimbózása. Két formában lehetnek jelen: globuláris típusu kromoplasztiszok és redukálódott lamelláris típusu klora-kromoplasztiszok. E két forma közti átmenetek léte arról tanuskodik, hogy minden plasztisz fokozatosan átalakul kromoplasztisszá. A kromoplasztiszok lipoid globulációjának folyamata valószínű párhuzamosan megy végbe a bennük levő keményítő eltűnésével. A keményítőszemek a nektárium fejlődésének kezdeti fázisában halmozódnak fel, s a kiválasztás periódusában teljesen eltűnnek. Ez Vasziljev szerint egybeesik Kartasov hisztokémiai adataival, mikor is a nektárium keményítő dinamikáját vizsgálta.

A mirigy sejtekben a nagy számú sűrűn krisztá-
lizált mitokondriumok kétségtelenül kapcsolatban van-
nak a sejtek magas aktivitásával ebben a stádium-
ban, amit a nektáriumok magas légzésével kapcsola-

tos adatok is igazolnak /Cuncha, 1937/.

A Phyladelphusban a mitokondriális kriszták duzzadt állapotúak, a matrix sűrűsége magas. Az ilyen típusu mitokondriumok olyan sejtekre jellemzőek, amelyek intenzív iontranszportot folytatnak /Masanszkij, 1966/. A Heracleumban az intramitokondriális granumokat találták, amelyek általában a Ca-ionok depói /Greenwald, 1964/.

Az Acer nektárium sejtjeiben az etioplaszt prolamelláris testjeihez hasonló struktúrákat találtak. Ezek megjelennek más típusu növényi sejtben /Ficaria embriózsák, Acer differenciálódó rostacsöveiben, Dioscorea kifejlett rostacsövében, Chara internodium sejtekben, Davidia öregedő sejtjeiben, állati sejtekben/.

E testek szerepe nincsen véglegesen kiderítve, a szerzők nagy része feltételezi, hogy ezek lipoprotein-membrán tartalékok, amelyek úgy képződnek, hogy a retikulum anyagának egy része passzív formába megy át, az amiloplaszt raktározott keményítőjéhez hasonlóan. Wooding feltételezi, hogy ezek a struktúrák részt vesznek a nyálka termelő testek képzésében.

Az Eymé által vizsgált nektáriumokban az adott alkristályos struktúrák feloldódása a nekrosis

stádiumában kezdődik, ezért úgy látszik, hogy közvetlenül nincsnek kapcsolatban a nektárkiválasztással.

Több tanulmány jelzi a citoplazma lokális autolizisét, aminek eredményeképpen vakuolumok képződnek. Az itt felszabadult cukrok részt vehetnek a nektár oldható szinhydráttartalmának gazdagításában /Vasziljev, 1969/. Az aminosavak pedig a nektáriumból a növény más részeibe kerülnek /Ziegler, 1968/. A nektár N-tartalma anyagokban a floem-nedvhez viszonyítva szegény. A lokális autolizis folyamatok létezését a morfológiai adatokon kívül hisztokémiai vizsgálatok is mutatják /Ziegler, Schnepf, 1964/. Figier /1972/ az *Impatiens* mirigyében a savfoszfátáz elmi lokalizációját vizsgálva az autofág vakuolumok szerepét tárgyalja.

Egyes növényfajok citoplazmájában ritkán /*Acer*, *Phyladelphus*, *Lilium*, *Convolvulus*, *Heracleum*, *Ranunculus*/ máshol gyakrabban /*Vicia*, *Mercurialis*/ mikrobodik jelenlétét észlelték a kutatók.

Figier /1972/ részletesen foglalkozik e mikrotetek szerepével a *Vicia* és *Mercurialis* mirigye működésében. Számos részecske strukturája és a savas foszfátáz hiánya megerősíti strukturális diagnózisát. Mivel e mirigy sejtekben a kloroplaszti-

szok nem fejlettek, ezen mikrobodik nem játszhatnak szerepet a fotorespirációban. Javasolja, hogy a mikrobodik glyoxiszómáknak felelnek meg, amelyek közreműködhetnek a cukor kiválasztásában. Vasziljev /1971/ véleménye szerint az olyan sejtek autofág folyamatában vesznek részt, amelyek már abbahagyták a kiválasztást.

A multivezikuláris és multilamelláris struktúrák általában jellegzetes alkotóvázak a szekréció előtti és a szekréció periódusban. A szerzők egy része szerint a sejtfal gyarapításában vesznek részt. Az Abutilon szekréciós szőreiben a plasmalemma behüvelyesedésekből Findlay és Mercer /1971/ azt a következtetést vonta le, hogy a nektáriumok multivezikuláris strukturáiban litikus folyamatok játszódnak le. Ilyen litikus folyamatokat Wahn /1970/ is megfigyelt a *Lonicera japonica* szekretáló sejtjeiben / nem publikált eredmény/. A multivezikuláris testek citoplazma területet, néhány vezikuláris ER elemet foglalnak magukba, s azt a látszatot keltik, hogy e sejtekben e struktúrák részt vesznek a nektár szekrécióban.

Eymé /1966, 1967/ és Findlay /1971/ is jelentett multivezikuláris testekről, s rámutattak egy lehetséges szerepükre a cukoroldat sejtről sejtre

való transzportjában pinocitozis és exocitózis által.

Az Acer mirigysejtjeinek citoplazmájában Vasziljev /1969/ is talált multivezikuláris testeket, amelyek kapcsolatban vannak a dichtyosomák ciszternáinak csöves végződéseivel, unit membránnal körülvett áttetsző matrixukban néhány kerek membránelemmel. E testek eredetét, szerepét azonban nem sikerült kideríteni.

Régóta ismeretes, hogy a glanduláris szövetségi sejtek fala kizárólag cellulózból épül fel /Cook, 1923; Radtke, 1926; Feldhofen, 1933; Fahn, 1951; Helder, 1958/, amelyet az elmi vizsgálatok is alátámasztottak /Eymé, 1967; Vasziljev, 1969/. Érdekes, hogy a nem szecernáló sejtekben a plazmodezmák igen gyakoriak, míg a működő mirigyekben kevesebbet találtak. Ebből a tényből hibás következtetések születtek, tudniillik, hogy a plazmodezmáknak a nektártranszportban szerepük nincsen.

Daumann 1932-ben megfigyelte, hogy az idősebb extraflorális nektáriumokban parakeratizáció megy végbe, ami a permeabilitást csökkenti.

A nektáriumok epidermisze hasonló ultrastrukturájú az alapszöveti nektarogén sejtekhez, de általában erősebben vakuolizált. Ozmiofil cseranyag

kiválást jelentettek az Acer mirigyéből. Ezen cseranyagok a centrális vakuolumok szélén ke-
rek formában válnak ki, egészen közel a tonoplaszthoz. A vakuolum központi része granuláris, enyhén ozmiofil tartalmu.

A glanduláris szövetet általában a nektárium parenchyma veszi körül, amely a mirigy rak-
tározó szövetének tekinthető. Sejtjeiben keményítő, cukrok, Ca-oxalát és csersav halmozódhat fel.

A nektárium parenchymába a hordozó szervből legtöbb esetben edénnyalábok futnak. Az eddig megvizsgált fajok nektáriumai nyaláb nélküli és nyalábbal ellátottaknak bizonyultak. A nyaláb nélküli nektáriumoknál a glanduláris szövetben és a nektárium parenchymában felhalmozott keményítő kerül a nektárba fermentatív átalakítás után. Az edénnyalábokkal ellátott nektáriumokban háncs, fa vagy fa-háncs elemekből felépülő nyalábok futhatnak, amelyek Beutler /1953/, Frei /1955/ és Maurizió /1960/ megfigyelései alapján sohasem futnak be a glanduláris szövetbe.

A nyalábokkal ellátott nektáriumoknál a szállítóelemek milyensége dönti el a nektár koncentrációját. A háncsnyalábos mirigyek koncent-

rált, a faelemekkel ellátottak hig nektárt produkálnak. Ilyen szempontból fontos a mirigyek szöveti szerkezetének ismerete, hiszen ezek birtokában közelítőleg megtudjuk, hogy milyen prokukcióra lehet számítani az egyes fajoknál.

A parenchymában felhalmozódó anyagokról:

A Ca-oxalát leggyakoribb kristály formái: a kristálydruz, kristályhomok /Sambucus ebulus, Sedum angulatum/, raphidkristály /septal-nektáriumok/ és az egyes kristályok /Böhmker, 1917/. Ugyanazon növényben a különböző kristályformák kombinációja nem észlelhető. Feltételezhető, hogy a Ca a kiválasztásnál esetleg szabaddá válik, és a gyakran jelenlevő oxálsavval lép kapcsolatba. Itt jegyezném meg, hogy vizsgálataimban a még nem szecernáló ricinus mirigyben is találtam nagy egész sejtet kitöltő kristályokat /Kálmán, 1973/.

Schwendt /1907/ megemlíti, hogy az extrafloralis nektáriumokban gyakran rendkívül gazdag cseresav felhalmozódás figyelhető meg. Berthelot /1914/ fejlődéstörténeti vizsgálataiban megállapítja, hogy a cseranyag elsősorban a nektáriumok differenciálódása után lép fel, majd a további fejlődés során mennyisége erősen fokozódik. A maximum hamar bekövetkezik, bár sok esetben a kiválasztás előtt bizo-

nyos csökkenés áll be, vagy a mennyiség állandó. A ricinusnál idősebb korban csersav gyarapodás mutatkozik a kiválasztási periódus után. Az első csersav lerakódás a nektárium alapszövetében megy végbe, később a kiválasztó epidermisz sejtjeinek vakuolumaiban tapasztalható a kiválás.

A parenchymában felhalmozódott keményítő az extraflorális nektáriumoknál csak viszonylagosan rövid kiválasztási időre mutatkozik elegendőnek /az extraflorális nektáriumok hosszabb ideig szecernálnak, mint a florális mirigyek/, a kiválasztott cukor nagy része a szállítóelemekből vezetődik oda.

Ha a nektárium gazdag cseranyagban, úgy a keményítő csak nyomokban fordul elő /kivétel: *Orobanche spinosa*/. Ez érvényes mind szövetekre, mind az egyes sejtekre. A csersav kiválásban egy maximum jelentkezik, amelyet a maximális keményítőtartalom megelőz, vagy követ, de a kettő sohasem esik egybe.

Az eddigi ultrastruktúra vizsgálatok azt mutatják, hogy a parenchyma sejtek felépítésben hasonlóak a glanduláris szöveti sejtekhez, a különbség abban áll, hogy ezen sejtek méretben nagyobbak és a citoplazma rétegvastagsága kisebb.

5. A szekréciót befejező sejtek ultrastrukturája

A kiválasztó sejtek ultrastrukturájában jelentős változások mennek végbe /Vasziljev, 1969; Kálmán, 1973/.

A nucleus alakában változások következnek be, a karioplazmában az eredetileg diffúz kromatin aggregátumokban gyűlhet össze.

Az Acer him virágjának nektárium sejtjeiben a hialoplazma sűrűsége csökken, minimális a szabad riboszómák előfordulása.

A multivezikuláris testek majdnem teljesen eltűnnek, a mikrobodik száma viszont megnő a parenchymában, valamint a glanduláris szövetben is funkcionálnak.

Gyakoriak a citoplazmában az autofág vakuolumok, citoplazma részeket, mitokondriumokat, plasztiszokat, ER elemeket tartalmazva. E citoplazma vakuolumok valószínűleg ER ciszterna eredetűek.

Hasonló változásokat figyeltek meg a Pinus larioi petesejt citoplazmájában megtermékenyítés után. Kimutatták, hogy az ER ciszternájában, amely a citoplazma részeket körülveszi, hidrolitikus enzimek lokalizálódnak /savas foszfatáz/, amelyek a tartalom

lizisét váltják ki.

Az előző fázisra jellemző retikulum mennyisége csökkent, néha a membránok fragmentálódását lehet látni.

A kromoplasztiszok formája, mérete nem változott. A kloroplasztok lamelláris rendszere, különösen a periférikus lamellák száma csökkent, viszont nőtt a plasztoglobulusok száma és mérete.

A mitokondriumok fala szabálytalan konturt vett fel.

A Golgi vezikulumok száma csökken, néha betömődött hólyagokat figyeltek meg.

Az Acer sejtek egy része megnyulik, ennek eredményeképpen hatalmas intercellulárisok keletkeznek. A citoplazma keskeny falmelleti rétegben maradt meg. A ricinus szecernáló mirigyének szivacsos intercellulárisaiból szabályos járatok keletkeznek. A parenchymában a sejtfalak több helyen elválnak egymástól.

6. A nektár kiválasztása

A nektárkiválasztás mechanizmusának kérdése már a múlt század végén felvetődött. Anyagcsere-életteni vizsgálatokkal, ujabban elmi módszerrel próbál-

ják a szekréció folyamatát mindjobban feltárni. Ma még azonban ezekben a szervekben végbemenő mechanizmusról keveset tudunk.

Pfeffer és Wilson /1880/ megállapították, hogy a kiválasztás ozmotikus okokra vezethető vissza.

Régóta ismert, hogy a nektáriumokban keményítő és cukrok halmozódnak fel. Haupt 1902-ben közölte, hogy a nektárium parenchymában raktározott szénhidrátokon kívül szükség van még a rostacsövek által odavezetett képzőanyagokra is. Agthe /1951/ kísérlete igazolta a feltevést. A háncsba bevitt kálium fluoreszceint Abutilon, Euphorbia és Impatiens esetében a háncs cukraival együtt ki lehetett mutatni a nektárban.

A nektárkiválasztás a növény fiatal szervein /levél, virág, szár/ a növekedéslezárádás idején következik be, amikor az odavezetett háncsnedv már nem vagy csak részben használdik fel. A képzőnedvek mintegy "duzzadása" következik be, amely részben a nektáriumok által szekretálódik. A nektáriumok helyzetét ez magyarázza, ugyanis a lomblevelek és virágok bázisainak fontos anyagvezető helyein találhatók.

Wolf /1924/ a florális, Frey-Wyssling /1933/ az extraflorális nektáriumok vizsgálatánál figyelte meg, hogy a szekréció a mirigyet hordozó szervek nö-

vekedésének befejezésével egybeesik.

E tények ismeretében Frey-Wyssling feltételezte, hogy a szekréció elsődlegesen a növény nedvnyomás-szabályozásának szolgálatában áll. Elmélete szerint a nektárium egy nedvszelep, amelyben a nagy nyomású víz passzive felfelé halad, magával vive a felhalmozott cukrokat. Tehát a mirigy nem rendelkezik önálló anyagcserével, a floem-nedv átalakulás nélkül választódik ki, mint nektár.

A glanduláris szövet önálló anyagcseréjének igazolásával 1951-ben Agthe cáfolta meg a nedvszelep elméletet, amelyet azóta Wykes /1952/, Zimmermann /1953/, Frey-Wyssling, Zimmermann, Maurizió /1954/, Ziegler /1955/ Shuel /1956/ és Matile /1956/ eredményei is alátámasztottak.

Izolált nektáriumok, sötét nedves kamrában 5 %-os cukoroldaton usztatva napokon keresztül felveszik a cukoroldatot és felületükön fajra jellemző összetételű nektárt választanak ki.

Izolált nektáriumokat C^{14} jelzett glükóz oldaton usztatva azt tapasztalták, hogy a kiválasztott nektárban jelzett fruktóz és szaharóz is megjelenik.

A szaharózsintézis az *Euphorbia pulcherrima* nektáriumában az adagolt glükózból és fruktózból

lehetséges. A szekréció lefolyását nektáridegen galaktóz, mannóz, maltóz, raffinóz, laktóz, cellobióz, sorbose cukortáplálás mellett is megvizsgálták. A nektárviválasztás galaktóz, laktóz, és sorbose jelenlétében végbement, tehát ezek az anyagok a fajra jellemző mirigy anyagcserében vesznek részt. A többi cukor vagy toxikusan hatott, vagy fel sem vették a mirigyek.

A cukorfelvétel folyamata Matile /1956/ szerint a hexózok foszforsavval való észterképzéséből áll, amely energiagazdag foszfátokból származik. A nektárszekréció és a légzés összefüggésére Ziegler /1955/ mutatott rá. Ha tehát a cukorfelvétel és a szekréció aerob folyamat, úgy a légzésinhibitorok gátló hatásuk. A kapott eredmények azt mutatták, hogy a foszfátszintézis gátlók a levélnyeleken a cukorfelvételt és szaharóz szintézist blokkolták, a foszfátázinhibitorok csak akadályt képeztek. Az Abutilon cukorfelvétele és kiválasztása gátolható nátriumazid, káliumcianid, 2-4 dinitrofenol, N-fluorid és arzenit anyagcseremérgek által.

Matile kísérleteiből azt a következtetést vonta le, hogy a mirigyanyagcsere sohasem csupán a felesleges anyagok szekréciója, hanem a fiziológi-

ai folyamatokat regulátorok határozzák meg.

A β -indolylecetsav $/10^{-7}\text{M}/1/$ 5 %-os glukózol-
datban az *Euphorbia pulcherrima* szekrécióját erő-
sen gátolja, az *Abutilon* esetében gyengébben. Az
izolált mirigyek a hormonnal közvetlen kapcsolat-
ban állnak, a megfigyelt hatás így a mirigyek
szekrécióját kimutatja. Azonban az nem ismeretes,
hogy a cukorfelvételt vagy kiválasztást befolyá-
solja. In vitro legerősebb gátló hatást a $10^{-5}\text{M}/1$
auxin koncentráció adta.

Az auxináramlás poláris a levélfelszíntől a
hajtás felé /Matile, 1956/, s a mirigytevékenység c
csak a levél kialakulás után lehetséges. Tehát nem
helytelen arra gondolni, hogy a mirigyek a hordozó
szerv növekedési anyagának háztartása alá tartoz-
nak.

A rostacső-nedvben Wansel /1940/ szerint a do-
mináló szénhidrát a szaharóz, amelyet a floem-nedv
vezet a nektáriumokhoz. A vakuolizált rostacsövek
vándorcukra azonban foszfátészter szállító formá-
ban is szóba jöhet.

Ziegler /1955/ szerint az *Abutilon* mirigykörze-
tében a floem-végek és szekréciós sejtek magas
foszfataz aktivitása összefüggésben áll a szaha-
róznak a floemből a glanduláris szövetbe való át-

lépésével. Ziegler a mirigyszöveten át a monofoszfátok metabolikus mozgását feltételezi, és a szaharóz kiválasztás előtti ujraképzését a nektárban elterjedt transzhexozidáznak tulajdonítja.

Az euphorbiánál a nektáriumban főleg szaharózfoszfátot és fruktóz monofoszfátot mutattak ki, a nektárban szaharózt, glükózt, fruktózt, xylózt, míg a hexozfoszfátok háttérbe szorulnak.

A szaharóz a szekréciós szövetbe lépve foszforilált, a mirigyben való vándorlása és a kiválasztás a fiszforsav leadása közben a légzéssel és foszfátanyagcserével összekapcsolódik.

A felvett szaharóz egy része természetesen a sejtek belső anyagcseréjében használódik fel.

A nektáriumok a szekréciós periódus végén felvevő és felszívó szerepet is betölthetnek. *Viburnum opulus* extrafloralis nektáriumának nektárjához 1 %-os glutaminsav - $1-C^{14}$ -et adtak, 66 óra után a radióaktivitás nemcsak az etetett nektárium belsejében, hanem távolabbi növényrészekben is kimutatható volt. A glutaminsav reszorpciót szecernáló mirigyeknél is tapasztalták.

A nektárkiválasztást napi ritmusban vizsgálva: a szekréció reggel kezdődik és egész napon keresztül tart. A nap végén rendszerint bekövetkezik egy

általános reabszorpció.

Az 1960-as évek elején a probléma megközelítése elektronmikroszkópos módszerekkel, sejtszinten folytatódott. A következőkben a glanduláris szövetben végbemenő folyamatokra vonatkozó legújabb elképzeléseket ismertetem.

Mercer és Rathgeber /1962/ megfigyelései szerint a nektár a sejteken belül transzportálódik, s retikulum hólyagok segítségével választódik ki, mégpedig fordított pinocitózis útján. A retikulum elemeiből levált nektárt tartalmazó hólyagocskák a plazmalemma felé vándorolnak, s ott kiürítik tartalmukat. Ez a hipotézis feltételezi, hogy a nektárcukrok a vízzel együtt haladnak.

Schnepf /1964/ a cukrok transzportját monomolekuláris uton tartja lehetségesnek. Feltételezi, hogy a plazmalemmában olyan fermentek és carrierek lokalizálódnak, amelyek a cukormolekulák transzportját segítik a membránon keresztül. Az elképzelés szerint a cukor és a víz külön transzportálódik. Vagyis a sejtbe jutva a cukor foszforilálódik, s defoszforilálódik kiürüléskor.

Elmi-hisztokémia segítségével kimutatták, hogy a savas foszfatáz, amely a defoszforilálást végzi,

a plazmalemmában lokalizálódik.

Eymé /1966/ szerint a nektáriumok ultrastruktúrájának egyik legjellemzőbb vonása a membránhólyagocskák jelenléte. A Golgi-komplex nagyszámú hólyagocskát produkál, amely hólyagok a ciszternák végétől indulnak ki, összekeverednek a retikulum által leválasztott hólyagokkal, a plazmalemma felé mozognak és tartalmukat a falba eresztik.

Vasziljev /1969/ élesen támadja az Eymé által leírtakat, kétségbe vonja a Golgi apparátus leírt magas aktivitását, szerinte a Golgi csak a fiatal mirigy sejtfalainak poliszaharid szintézisét látja el. Tehát azon hólyagok, amelyek távolabb vannak a ciszternáktól, nem Golgi vezikulumok, mint Eymé írja, hanem retikulum elemek. Azonban a Ranunculus mirigyének 1972-es vizsgálatai /Vasziljev/ bizonyította, hogy a boglárkához rendszerint közelálló növényeknél a Golgi hiperaktivitást mutat.

Ziegler /1966/ feltételezi, hogy a nektár a glanduláris szövet sejtjei között a plazmodezmákon keresztül haladva közvetlenül keresztül megy a citoplazmán. Ez esetben a plazma állandóan átmosódna nagy mennyiségű nektárral, ami nem való-

szinü.

Vasziljev /1969/ vizsgálataiból azt a következtetést vonta le, hogy a sejtek protoplazmája nem vesz részt közvetlenül a nektár nagy részének transzportjában, az átalakulandó floem-nedv főként úgy vándorol, hogy kikerüli a sejtek protoplazmáját, s a szabad téren / sejttal/ keresztül passzivan mozog a kiválasztó felület felé. Az utóbbi időben jelentős szerepet tulajdonítanak a szabad térnek, és a hisztokémiai adatok mutatják, hogy a parenchymában a cukrok szállítása nagymértékben az intercellulárisokban és sejtfalban megy végbe.

A nektármennyiség bizonyos része pedig feltételezhetően a kiválasztó sejtek protoplazmájában halad aktiv transzport segítségével.

Felveti Vasziljev a kérdést, hogy mi a szerepe így a nektárium kiválasztó sejtjeinek, és mivel magyarázható az ER erős fejlettsége?

Mivel a nektárium sejtek az aktiv szekréció idején bizonyos anyagokat /aminosav/ elnyelhetnek, elképzelhető, hogy a floem-nedv nektárrá alakulásakor a folyadék egy része a sejtfal mentén vándorol, amit a kiválasztó sejtek protoplazmája szelektíven elnyelhet, s így visszakerülhet a floemba. Ezek az anyagok elszállíthatnak a növény más részeibe

/levél, gyökér, virág/. Másrészt a nektárium sejtek a fermentek segítségével a floem folyadék szaharózt átalakítják más cukorra, foszforilálják és defoszforilálják azokat, s a szaharóz egy része pedig változás nélkül tovább transzportálódik. Ezen folyamatok ferment igénye a nektárium erősen fejlett ER-án szintetizálódik és transzportálódik.

Ezen kívül pl. a *Ranunculus*, *Phyladelphus* és *Lilium* fejlett agranuláris ER-mal rendelkezik, amely valószínűleg részt vesz a reproduktív folyamatokat szabályozó hormonális anyagok szintézisében.

Ilyen anyagok lehetnek a szteroid hormonok, amelyek szintézisében modern elképzelések szerint /Idelman, 1970/ részt vesz az agranuláris ER és a mitokondriumok. Sztteroid hormonokat találtak az utóbbi években magasabbrendű növényekben is /Gawienowski a Gibbs, 1969; Stohs, 1969/, és vannak adatok arra vonatkozólag is, hogy részt vesznek a reproduktív folyamatokban /Kolli, 1969/.

A szteroid hormonok szintéziséén kívül az agranuláris ER a nektár illókomponenseit is szintetizálhatja, mivel ennek a membránrendszernek tulajdonítják a terpének szintézisében a fő szerepet /Vasziljev, 1970./

Vasziljev szerint a granulokrin kiválasztás feltételezése nem megalapozott.

Rachmilevitz és Fahn /1973/ az ER eredetű vezikulumok segítségével történő folyadéktranszport mellett foglal állást, hasonlóan Figier /1973/ is. A prenektár a floem apikális sejtjeiből az ER-on keresztül transzportálódik a szomszédos sejtbe.

A ricinus extrafloralis nektáriumának kiválasztását vizsgálva Kálmán és Gulyás /1973/ azt a következtetést vonta le, hogy a folyadéktranszport a lomaszómák funkciója.

Paramuralis, multivezikuláris, strukturákról széles körben írnak mind alacsonyabb, mind magasabb rendű növényi sejteknél. Először Girbardt /1961/ tett jelentést membránstruktúra asszociátumok sejtfal és plazmamembrán közti lokalizációjáról. Moor és Mc Alear /1961/ a képződményeket "lomaszóma"-nak nevezték /szegélytest/. Plazmalemma behüvelyesedésnek tekintették, amely számos tubulust és vezikulumot tartalmaz.

1965-ben Bracker vitát indított ki, hogy a lomaszómák nem reális létezők, fixálási termékek. A további vizsgálatok bizonyították, hogy e strukturák valódi sejt organelumoknak tekint-

hetők.

1968-ban Marchant és Robards a paramuralis testeket eredetük szerint két nagy csoportba osztotta mikrodenzitométeres membránvastagság mérés alapján: lomaszómák /elemei citoplazmatikus membrán eredetűek/ és plazmalemmaszómák /membrán elemei direkt vagy indirekt plazmalemmából erednek/.

Funkciójuk jelenleg meg nem teljesen tisztázott: szerepelhetnek a szekrécióban, sejttal kialakításban, hausztóriális abszorpcióban, glikogén szintézisben, membrán proliferációban, citoplaszma degenerációban, stb. Egyik legelfogadottabb hipotézis, hogy a sejttal szintézisével kapcsolatos működésük. /Marchant and Robards, 1968; Wilsenach and Kesel, 1965; Marchant, 1967; Campbell, 1969; Hughes and Bisalputra, 1970/.

A nektár összetétele

Elméleti és gyakorlati szempontból legjelentősebb a nektárban található cukortartalom, amely a különböző növényfajoknál 3-70 % között változik. Ahhoz, hogy a méhek a nektárt gyűjtsék, legalább 10 %-nak kell lenni /Frish, 1947/.

Annak ellenére, hogy a nektár koncentrációja változik, meghatározott ökológiai feltételek mellett többé-kevésbé évről-évre növényfajonként állandó értéket ad.

A különféle növények nektárjából eddig összesen 31 féle cukrot mutattak ki. Ezek túlnyomórészt monoszaharidok, de gyakran diszaharidok és triszaharidok is kimutathatók. Legjelentősebbek a monoszaharidok, amelyek pentózok és hexózok. A kiválasztás során a nektárba számos foszfát-cukor is kerül.

A produkált nektárban növényfajoktól függően különféle anyagok is előfordulhatnak. Az alacsony pH értéket /2,7/ pl. a jelenlevő szerves savak okozzák /Matile, 1956; Maurizió, 1960/. Sokszor a bórsav jelenik meg nagy koncentrációban.

A nektár pH-értéke 7,0-9,0 között is változhat bázikus anyagok jelenléte miatt. A C-vitamin az ajakosak nektárjában jelentős mennyiségben előfordulhat, ami a méz értékét is növeli.

Gyakorlati szempontból igen fontosak a nektárban megjelenhető mérgező anyagok, amelyek a mézben is megőrzik hatásukat. A nektár toxikus anyagainak kimutatásával többen foglalkoztak /Páter, 1918; Lovell, 1935; Hazslinszky, 1955;

Schultz-Langer, 1966, 1967/. Az első közlés Plinius nevéhez fűződik, aki leírja, hogy a Rhododendron méztől több ezer római katona betegedett meg. A magyar flórában szerencsére kevés olyan növény fordul elő, amely mérgező nektárt termel /Rhus, Aesculus/. A nektárban előforduló méreganyagok /pl. andromedotoxin, szaponin/ embernél elősorban haemolizist idéznek elő.

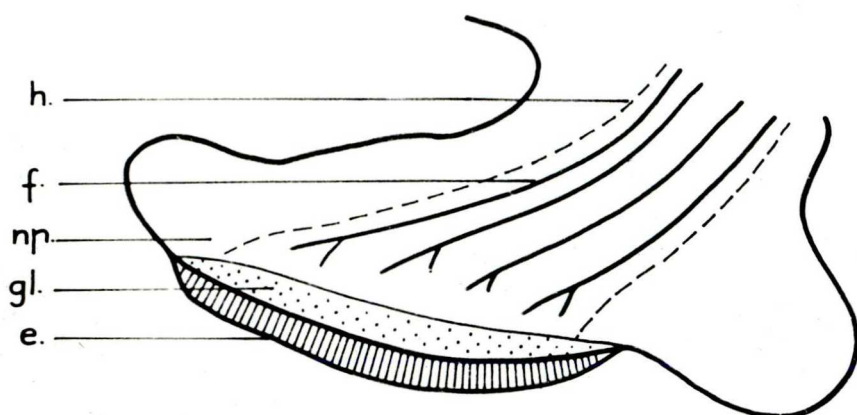
Ezen kívül az egyes növényfajok nektár vizsgálatánál dextrint, keményítőt, ásványi sókat, festékeket, aroma-anyagokat, fehérjét, nyálkát sőt cukorátalakító enzimeket is sikerült kimutatni.

A virágok rovarlátogatása során másodlagos anyagok is bekerülhetnek a nektárba, így pollenek, élesztősejtek, gombaspórák vagy baktériumok.

A felsorolt anyagok jelenléte miatt a nektár specifikus sulya 1,02-1,35 g, hamutartalma pedig 0,023-0,45 % között ingadozik /Maurizió, 1960/.

7. A *Ricinus communis* extrafloralis nektáriumának morfológiája és szövettana

A levélnyélből keskeny bázissal kiemelkedő automorf mirigy tányérszerűen kiszélesedik, felszínén közepén a kiválasztó felület domborodik ki.



3. ábra

Ricinus nektárium hosszmetsetének sémarajza

/f=farész, h=háncsrész, np=nektárium parenchyma,
gl=glanduláris szövet, e=epidermisz/

Szerkezeti szempontból a nektármirigy két fontos részből áll: a glanduláris szövet, mely a szekréciót végző sejtek összességének tekinthető, valamint a nektárium parenchymából, amely a mirigy raktározó szövete. /3. ábra/

A nektárium epidermiszét, ahol a nektár kiválasztása történik, a felületre merőleges irányban megnyult oszlop alakú vékony, általában szorosan záródó sejtek alkotják.

Másutt a mirigyek felületét sztomatizált bőrszövet borítja. A nektármirigy felső peremén körben papillázott sejtek láthatók. Az oszlop alakú epidermisz sejtek között és a papillázott felületen soha nincs gázcsereenyilás, ami kutikulán át történő nektárkiválasztásra utal.

Az epidermisz alatt a glanduláris szövet található.

A nektárium parenchyma a glanduláris szövetet veszi körül, amely a mirigy raktározó szövetének tekinthető. Benne főleg keményítő és Ca-oxalát is felhalmozódik. A parenchymába a levélnyélből szállítóelemek futnak, két oldalról hánccselemekkel körülvéve.

Az edénynyalábok a glanduláris szövet irányába haladnak. Mielőtt a tulajdonképpeni szekréciós szövet közelébe érnek, gazdagon elágaznak. A trachea, tracheida kötegek végükön faparenchymában folytatódnak. A hánccsész végágai közvetlenül a glanduláris szövetig mennek.

A nektárium parenchymában óriás lumenű sejtek is találhatóak, amelyek feltételezhetően illóolajat tartalmaznak.

III. ANYAG ÉS MÓDSZER

Kísérleteimet az 1973/1974/1975-ös években végeztem a Szegedi JATE Növényteni Intézetében ill. az Egyetemi Füvészkert Fitotronjában.

Vizsgálati anyagul a *Ricinus communis* L. extrafloralis nektáriumait választottam, mivel e növény mirigyeit az előző években behatóan tanulmányoztam - így hisztogenezisét, szövettani szerkezetét és ultrastrukturáját is.

E növény kiválasztásának másik oka az volt, hogy mirigyei könnyen hozzáférhetők, elég nagy méretűek /1-2 mm/ és extrafloralisak.

A levélnyélen elhelyezkedő nektáriumok funkcionálisan csak a levéllel állnak szoros kapcsolatban, míg a florális mirigyek működése a virágzás bonyolultabb folyamatával, irodalmi adatok szerint a bibe működésével, a virágzási szteroid hormonok képzésével, stb. kapcsolatos /Vasziljev, 1971/.

1. A vizsgált növény rövid jellemzése

A *Ricinus communis* L. hazája Afrika és Kelet India, ahol évelő és fatermetű, nálunk mint egyéves növényt termesztik. Hazánkban a termesztett ültetvényeken

2-3 m magasra is megnő. Két fajtáját termesztik, az ún. vérvörös és szürke ricinust.

Szára viaszbevonattól hirtelen zöld vagy pirosas, belül üreges.

Hosszu nyelű szórt állású lomblevelei tenyeresen tagoltak, a lemeztágok széle egyszeresen vagy kétszeresen fűrészszelű. Néha az alsó noduson fél méter átmérőjűre is megnőhetnek a levéllemezek.

A monoicus növény oldalhajtásai és a főtenyész összetett virágzatban zárul. A virágzat alján elhelyezkedő oldalvirágzatok egyivarú porzós virágokból, a felső részén levő oldalvirágzatok pedig egyivarú termős virágokból állnak.

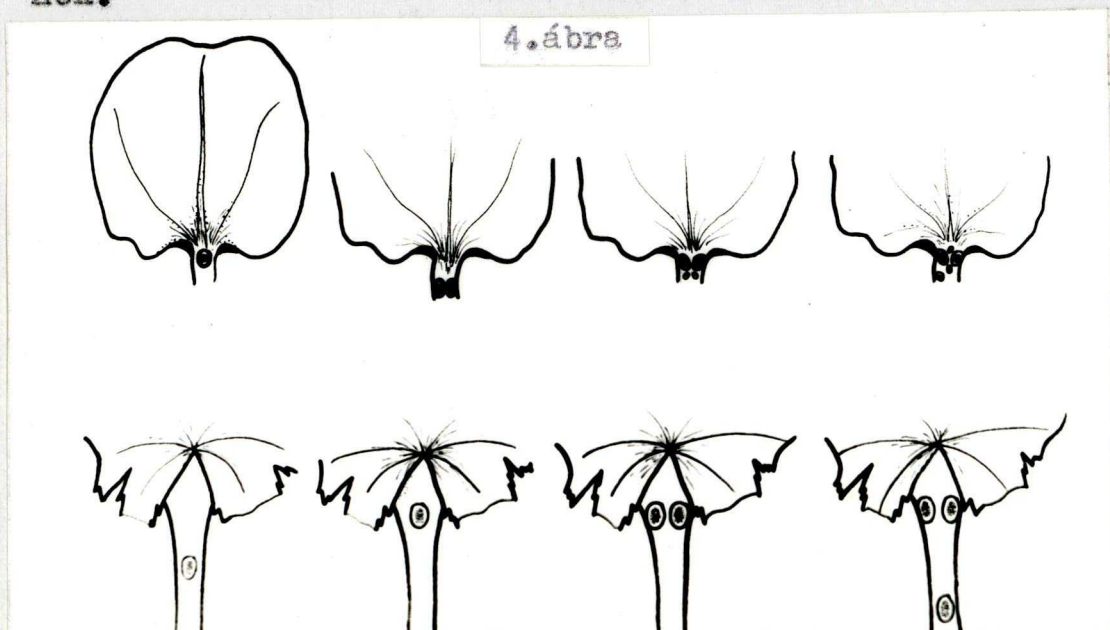
A ricinus azon ritka növények közé tartozik, amelyeken már a sziklevélen is megjelennek a nektáriumok. A sziklevél megzöldülése után a mirigyek éppúgy választanak ki nektárt, mint a lombleveleken fejlődtek.

A levélnyélben az alap és lemez közelében kialakuló automorf mirigyek felülnézetben megnyúlt koronghoz hasonlítanak.

A levél végleges kialakulásakor a kiválasztó felület még zöld, majd megvörösödik/feltételezhetően antociánok és karotinoidok okozzák az elszíneződést/.

A mirigyek száma az előfordulási helyeken változó. A levélnyél középső részén általában egyesével fordul-

nak elő, a lemezhez közeli részén egy vagy két nagy méretű, mellettük esetleg kisebb mirigyek fejlődhetnek.



A ricinus mézeléséről

Smith G. Fr. a trópusi méhészetéről írt könyvében/1960/ a ricinust a kifogásolható mézet adó növények között említi: méze sötétbarna, erős ízű.

Konkoly/1962/ közleménye szerint virágja csak port ad, de a hangyák és méhek a virágon kívüli nektármirigyeket is látogatják. A méhek napi hordása olyan kismérvű, hogy még a szükségletet sem fedezi. A méhek gyér látogatása a szerző szerint kevés nektár kiválasztására utal, amely piszkos léhez hasonló színű folyadék.

A mi megfigyeléseink kissé ellentmondanak a fent említettekkel. A Fűvészkert területén, a Fitotronban

nevelt és a város területén dísznövényként ültetett ricinusok nektárja szintelen folyadék, igen sűrű, 70-85% cukortartalommal rendelkezik, s a nektár nagy cseppekben halmozódik fel a mirigyek felületén.

2.A kondicionált körülmények közötti ökológiai faktorok jellemzése

Az ellenőrzött feltételek közötti növényneveléshez homokkulturát alkalmaztunk. A 0,5 l-es műanyag cserepek aljára kavicsréteg, erre homok került. A magvakat kb. 1 cm mélyre helyeztük a homokba. A cserepekbe állított üvegesöveken keresztül a napi öntözés 70%-os vízkapacitásra desztillált vízzel, hetenként egyszer pedig 25 ml KNOP tápoldattal történt. A növények a Fitotron klimakamráiban voltak elhelyezve/Horváth, 1972/. Az állandó gázösszetételt óránként 15-szöri gázcsere tartja fenn, s az 50-70% közötti relatív páratartalmat és a napi ritmusnak megfelelő hőmérsékletet/18-25°C/ programozó berendezés biztosítja.

Fényforrásul az 1973 dec.22., 1974 febr.16., 1975 febr.14-én kezdődött növénynevelésnél F_3 -as és F_{33} -as fénycsövek szolgáltak.

A klimakamrákban $6 \cdot 10^4 \text{ erg/cm}^{-2} \text{ sec}^{-1}$ volt a fényenergia/ $\sim 10.000 \text{ Lux}$ /.

3. A növényeken végzett kísérleti módszerek

Etiolált hajtás felnevelése

A kb. 1 hetes, két kifejlődött sziklevéllel rendelkező csiranövénykén az első, második lomblevél fejlődő bimbóját alufolia sapkával fedtem be. A bimbó, majd a fejlődő levélkének növekedésével párhuzamosan naponta, teljes sötétségben egyre nagyobb alufolia sapkákat használtam. Ily módon a kialakult egyenesállású 1.2. lomblevél és a 3.4. szórt állású új lomblevélkének egy nagy alufolia zacskóban fejlődtek ki, fényhatást nem kapva.

Ügyelni kellett arra, hogy a sapka ne legyen túlságosan rászorítva a hajtáscsúcra ill. a szárra a levegőcsere biztosítása miatt, de fény se érje a levelet.

A növényke 1.2. lomblevele 2 mm-es bimbó állapotban lett sötétbe helyezve. Előzetes hisztogenezis vizsgálataim szerint ekkor a mirigy abban az állapotban van, amikor a protoderma sejtek már radiális irányban megnyultak, s ezen epidermisz sejtek alatt differenciálatlan, aprosejtű, intenzíven osztódó szövet alakul ki, amelyből a glanduláris szövet és a parenchyma fejlődik.

A 3.4. lomblevél azonban etioláltan fejlődött ki. Sem a levél, sem a rajta kialakult mirigy kloroplasztiszai a levél fejlődése alatt nem fotoszintetizáltak.

A halványsárga, etiolált leveleken fejlődött mirigyeket a növény 1 hónapos korában gyűjtöttem be, ultrastruktúra vizsgálatra.

A következő vizsgálatok arra vonatkoztak, hogy a levél fotoszintetikus tevékenysége mennyire befolyásolja a mirigy nektárkiválasztását.

A nektáriumok maximális kiválasztási periódusában a leveleket alufolis sapkával borítottam be úgy, hogy a levélnyél és lemez érintkezésénél kialakult mirigy a teljes fényintenzitást kapja. 3-5 napos fedés után a begyűjtött leveleket a hozzátartozó miriggyel ultrastruktúra vizsgálatnak vetettem alá. A kiválasztott nektár szénhidrát tartalmát naponként, a nektárium oldható szénhidrát tartalmát a begyűjtéskor mértem meg. E vizsgálatot celofánnal takart és takaratlan levelű növényekkel kontrolláltam.

Régen felvetődött és megoldatlan probléma, hogy a nektárium fotoszintetikus tevékenysége gazdagítja-e a nektár oldható szénhidrát tartalmát.

Erre a vizsgálatra a levélnyél alsó részén kifejlődő mirigyeket használtam fel, ugyanis a levéllemezhez közeli mirigyek takarási szempontból hozzá-

férhetetlenek.

A mirigyeket 1 cm hosszú alufolia hüvellyel fedtem, amely körülvette a levélnyelet is.

A csak 1-2 mm nagyságu nektáriumokat két okból kellett kb. 1 cm hosszú hüvellyel fedni: egyrészt azért, hogy a fény ne vezetődhesse a mirigyhez. Másrészt a hüvely úgy volt elkészítve, hogy kidomborodott a mirigy feletti részén, megfelelő légteret biztosítva, s ezáltal a képződött nektár sem ragadt a foliára.

Ugyanezt a takarást celofán hüvellyel is el kellett végezni, ellenőrizve, hogy a fedés alatt a gáz- és hőviszonyok megváltozása befolyásolja-e a sejtekben végbemenő folyamatokat s ezáltal az ultrastrukturát is.

Problémaként merült fel az is, hogy a mirigyek működésének hányadik napján kell beállítani a kísérletet. A mirigyek ontogenetikus fejlődésének három szakasza: még nem működő, szecernáló és a kiválasztást befejező stádiumok.

A 2-3 cm hosszú leveleken a felső mirigyek már elkezdenek kiválasztani, 4-5 nappal később a nyél alsó részén ülő mirigyek is. A kiválasztás időtartama 12-20 nap. A naponta termelt nektár mennyisége, szénhidrát tartalma azonban változó. Az

összehasonlító kísérletnél fontos volt, hogy a különböző kezelésű mirigyek a kiválasztás azonos stádiumában legyenek. Ezért a kísérletek megkezdése előtt az első lépés az volt, hogy 20 cserép azonos koru növény mirigyének nektárkiválasztását naponta oldható szénhidrát vizsgálatnak vetettem alá, a kiválasztás első napjától kezdve a szecernálás befejeztéig. Ily módon egy olyan görbét kaptam, ami jól mutatta, hogy a kiválasztás 4.5. napjától kezdve kb. 1 hétig hozzávetőleg azonos a nektár szénhidrát tartalma - maximális kiválasztás időtartama - majd fokozatosan csökken.

Ezen adatok figyelembevételével a felsorolt kísérleteket a kiválasztás 5. napján kezdtem el.

A feldolgozás módszerei

4.A nektár és nektárium oldható szénhidrát tartalmának mérése

A kb. 70-80% cukortartalmu nektárcsepp üvegkapillárisba való felszívása a nektár sűrűsége miatt megoldhatatlan. Ezért üvegbotra vettem fel a nektárt, súlyát anal. mérlegen mértem meg. 1 ml deszt. vízben kb. 0,1 mg nektár szénhidrát tartalma mérhető.

Porcelán mozsárban eldörzsölt nektáriumból 2-3 mg-nyi mennyiség oldható 1 ml deszt. vízben, hogy mérhető legyen.

A megfelelően hígított oldat 1 ml-éhez 1 ml fenolt és 5 ml kénsavat adagoltunk, az extinkciót 485 nm-nél mértük Spekol fotométeren/Horváth,1965/.

A szénhidrát tartalmat ρ /mg -ra glükóz standard görbe alapján számítottam ki.

5. Pigment meghatározás

A pigment meghatározást kb. 25 mg/ 20 db./ nektáriummal végeztük. A mirigyből dörzsmozsárban 1/2 ml acetonnal extraháltuk a pigmenteket, majd 2,5 ml végtérfogatra öntöttük fek petroléterrel. UNICAM SP 800 Regisztráló Spektrofotométeren mértük az abszorpciót. A kapott görbéken az abszorpciót 664 és 647 nm-en olvastuk le, majd a következő számítás adja meg a klorofill tartalmat l/ mg-ban:

$$Kl\ a=11,78 \cdot A_{664} - 2,29 \cdot A_{647}$$

$$Kl\ b=20,05 \cdot A_{647} - 4,77 \cdot A_{664}$$

6. Elektronmikroszkópos módszer

A nektáriumok és levéldarabok fixálása 3%-os glutáraldehidben történt, 24°C-on 3 óráig.

Mivel az anyagok nagy levegőtartalmuak, a rögzítő oldatban nem süllyedtek le, a felszínen uszva csak 3 oldalukkal érintkeztek a folyadékkal. Így a rögzítő oldat behatolása csak a tér 3 irányából történt,

ezenkívül a levegőtartalom lassítja a penetrációt.

Ezt úgy küszöböltük ki, hogy Labor gyártmányu vákuum szivattyúhoz exsikkátort kötöttünk, amely a levegőtartalom nagy részét kiszívta az objektumokból.

Fixáló oldat: 2 ml glutáraldehid

+ 100 ml Sörrensen-féle foszfát puffer

+ 0,5g szaharóz

pH= 7,2

Öblítés: foszfát pufferrel , 3 órán keresztül

Utánfixálás: 1%-os OsO_4 oldatban

2%-os KMnO_4 oldatban

3 órán keresztül

Öblítés: - Sörrensen-féle foszfát pufferrel

/ OsO_4 utánfixálást követően/

- Na-acetátos pufferrel

/ KMnO_4 utánfixálást követően/

3 órán keresztül , pH= 7,2

Viztelenítés: alkohol sorozatban

absz. alkohol után propilenoxid

prop.oxid + durkupán keverék

2 : 1

1 : 1

1 : 2

durkupán keverék

/ 48°C/

Kapszulázás

Polimerizáció: 50-70°C-on 3-5 napig

Ultravékony metszetek készítése:

REICHERT OM U2 ultramikrotómmal

A preparátumokat Reynolds-féle Ólomcitrátos
kontrasztosítóval utólagosan festettem.

Az ultravékony metszetekről a felvételeket
JEM 100 B /SZOTE Biokémiai Intézetben/ ill. TESLA
BS 242 E /JATE Növénytani Intézetben/ elektronmik-
roszkópokkal készítettem.

A kloroplasztiszok ultrastrukturájának értéke-
lésénél a "granumok részesedési aránya" a kloroplasz-
tisz metszeteken a teljes hosszmetszethez viszonyít-
va /100% / jelenti a granumok terület arányát %-ban.

IV. EREDMÉNYEK ISMERTETÉSE ÉS ÉRTÉKELÉSE

1. Működő nektárium sejtjeinek ultrastrukturája

1.1. Glanduláris szövet

A finomszerkezeti vizsgálatoknál nagy figyelmet fordítottam a glanduláris szöveti sejtek ultrastrukturájára, mivel ennek a szövettájnak tulajdonítják a floem-nedv átalakítását és a nektári kiválasztását.

Fénymikroszkóposan merisztémára jellemző, polygonális, izodiametrikus sejtekből áll. A szecernálás kezdetén a citokar arány 1:1, a későbbiek során a citoplazma mennyisége a domináló.

A sejtmag általában gömbölyded, de felületén gyakran nagy beöblösödések alakulnak ki. Így különböző síkban metszve igen változatos formákat mutat. A KMnO_4 -os készítményeken jól láthatók a magpórusok.

A sejtek ER szegénységét mind az OsO_4 -os és KMnO_4 -os felvételek mutatják /I., II., III., IV. tábla/. A retikuláris membrán granuláris típusu /III. tábla 1./, hasonlóan a floerális mirigyek sejtjeihez /kivétel: Acer nektárium sejtjei, Vasziljev, 1969/. A legszembetűnőbb eltérést az irodalmi adatoktól a retikulum mennyisége adja. Szinte minden eddig vizsgált mirigynél a glanduláris sejtek retikulumá-

nek hiperaktivitásáról, erős fejlettségéről számolnak be, s felvetik a lehetőséget /Mercer and Rathgeber, 1962; Whrischer, 1961; Schnepf, 1964 a, b; Eymé, 1966 a; Fahn and Rachmilevitz, 1970; Findlay and Mercer, 1971; Vasziljev, 1969, 1971/, hogy a szénhidrát ezen elemekben koncentrálnak illetve transzportálnak.

A ricinusnál viszont csak az epidermisz sejtekben mutatnak magas aktivitást.

A retikulum elemek döntően a plazmalemma közelében rendeződnek. Membránjai között több helyen valószínűleg üregrendszer alakul ki, és kisebb hólyagok lefűződése gyakori /II. tábla 3./. Ezek elkülönítése a Golgi vezikulumoktól KMnO_4 -os készítményeken nehéz, hiszen ez a riboszómákat nem teszi láthatóvá /nukleinsavakkal nem képez vegyületet/. Vizsgálataink során ezért végig mindkét festést párhuzamosan alkalmaznom kellett, mivel a használt festékek OsO_4 és KMnO_4 a fő vegyületekkel más-más erősségű reakciót adnak.

A riboszómák nemcsak a sejt vakuolum rendszerének egyes részeihez tapadnak, hanem szabadon és igen sűrűn, gyakran poliszómákat alkotva láthatók a citoplazmában /IV. tábla 3./.

A glanduláris szövet domináló organelleim a mitokondriumok /III. tábla 1./. Alakjuk változatos, megfigyelhetők elágazó formában is, ami nyilvánvalóan nem az eltérő metszési sík következménye /II. tábla 2./. Hosszuságuk általában 1,8-2,4 μ , de lehet ennek háromszorosa is. Felépítésüket illetően csöves szerkezetűek. A nagyszámú mitokondrium igen intenzív légzésre mutat, amit más tanulmányok jeleztek.

A perifériás citoplazma jellemző organellema a Golgi apparátus /II. tábla 2./ . A dictyosomákat 3-5 párhuzamos lefutású ciszterna alkotja, végeik hólyagszerűen kiszélesednek. A tárgulatok fokozatosan nagyobbodnak és lefűződés révén belőlük kisebb, később növekedő hólyagocskák keletkeznek. Feltűnő, hogy a Golgi és retikulum eredetű vezikulumok milyen nagy számban láthatók a plazmalemma mentén, helyenként fuzionálva azzal.

Vizsgálataink szerint a kloroplasztiszok alakja tojásdad, gyakran deformálódott. Helyenként kisebb kidomborodások vagy beöblösödések észlelhetők felszínén, de ezek nem osztódási helyek /I. tábla 2./. Néha olyan szoros a mitokondriumok kapcsolata a plasztiszokkal, hogy a mitokondrium

szinte belenyomódik egyik oldalával a plasztizba. Alakjuk lehet egészen hosszúra megnyúlt, keskeny, meghajlott stb.

Méretük viszonylag kicsi, általában 3-4 μ . A glanduláris szövet mellett parenchymában a plasztiszok 8-9 μ nagyságúak és a fal mellé szoruló citoplazmában igen nagy számban vannak.

A perisztrómium hullámos lefutását, az alakbeli változatosságot nem rosszul megválasztott fixálási ozmotikus körülmények okozzák, hiszen a mitokondriumok sokkal érzékenyebbek és semminemű elváltozást nem mutatnak.

Méretben igen különbözőknek látszanak a kloroplasztiszok. Differencia valóban van, még egy sejten belüli kloroplasztok átlagos méreténél, sőt az ultrastrukturában is, de ez főképp az eltérő metszési sík következménye. A sejtekben ugyanis nem egy meghatározott síkban orientálódnak a plasztiszok.

A sztrómában viszonylag kevés a sztóma és granathylakoid. A gránumok részesedési aránya a plasztisz metszési területéből 9-15 %, egy metszési síkban a sztrómában minimum 1-2, maximum 6-10 gránumot találunk. A gránumokat azonban igen kevés gránavezikulum alkotja.

Leggyakoribb, hogy 2-4 gránavezikulum kapcsolódik össze. Ha két vezikulum alkot egy gránumot, akkor annak szélessége illetve átmérője viszonylag nagy. Azonban minél több vezikulum kapcsolódik össze, annak kisebb.

A sztróma lamelákkal való ellátottság minimális. Fő jellemvonása a glanduláris szöveti kloroplasztiszoknak a nagyszámu periférikus thylakoid.

Keményítőszemcsék a kiválasztás idején sincsenek a kloroplasztiszokban. Plasztoglobulusok OsO_4 -os festéssel kimutathatók, számuk változó.

A viszonylag fejletlen plasztiszok az ultrastruktúra ismeretében arra engednek következtetni, hogy kis mennyiségű pigmentet tartalmaznak, intenzív fotoszintézist nem végeznek és szénhidráttal bizonyosan nem gyarapítják a nektárt. E szövet-táj láthatóan nem tipikus fotoszintetizáló szövet, hasonlóan az epidermiszhez.

Külön pigmentvizsgálatot nem végeztünk ezzel a szövettel, a technikai nehézségek miatt, hiszen 2-3 sejtsoros rétegről van szó.

Gyakran láthatók a citoplazmában $0,5-0,7 \mu$ átmérőjű multivezikuláris testek /IV. tábla 3./, 10-20 ozmiofil hólyagocskák tartalmazva. Szerepük a mirigy tevékenységében nem tisztázott.

Multivezikuláris és multilamelláris struktúrákról a legtöbb tanulmány említést tesz, nemcsak a szekréció előtti, hanem a szecernálás periódusában. A szerzők egy része szerint a sejtfal gyarapításában vesznek részt, Findlay és Mercer /1971/ szerint litikus folyamatok játszódnak le bennük. Eymé /1964/ és Findlay /1971/ felveti a lehetőséget, hogy a cu- koroldat sejtről sejtre való transzportjában részt vehetnek, azonban a később megjelenő tanulmányok elvetették ezt a lehetőséget /Vasziljev, 1969, 1971; Fahn and Rachmilevitz, 1970/.

Peroxiszómák jelenlétét nem észleltem a glanduláris szövetben.

Néhány sejt citoplazmájában a prolamelláris testekhez hasonló struktúrát találtunk /IV. tábla 1., XII. tábla 2./.

Ez a tubuláris felépítésű álkristályos szerkezet lehet gömbded, de határozatlan formájú is, elágazásai görbületei szögletesek. A sejtnak igen nagy területét elfoglalja. Széli helyzetű alapelemei az ER-mal igen szoros kapcsolatban vannak /IV. tábla 2./.

E struktúrákról néhány szerző említést tett, /Vasziljev, 1969; Eymé, 1966,/ és feltételezik, hogy ezek lipoproteim-tartalékok, amelyek úgy képződnek, hogy a retikulum anyagának egy része pasz-

szív formába megy át. Vizsgálataink során e képződmények szerepét nem tudtam tisztázni, hiszen nem minden sejtre jellemző, sőt igen ritka jelenség. Az ER-mal való szoros kapcsolata azonban bizonyos, képződésükre tett hipotézis a mi vizsgálataink is alátámasztják.

A citoplazma periférikus és centrális részében is nagy térfogatu lomaszómákat figyeltem meg. Egy sejt metszési felületén az átlag 3-6 lomaszóma a citoplazma mennyiségéhez viszonyítva igen nagy területet foglal el. A lomaszómáknak sejtfal gyarapító szerepe nem valószínű, mivel a szekréció periódusában lényeges sejtfalképzési folyamatok nem játszódnak le. Ezenkívül egy minimális sejtfal gyarapítási folyamathoz nem tartjuk szükségesnek a lomaszóma ilyen részvételét azokban a sejtekben, amelyekben az adott időszak fő funkciója a fermentatív átalakítás és a szállítás. Transzport folyamatban való részvételüket több felvételünk mutatja. A lomaszóma külső membránja asszociál a plazmalemmával, a vezikulumok felszakadnak és tartalmuk áthalad a plazmodezmán/XX. tábla 1./. A szomszédos sejt plazmalemmája alatt már számos vezikulum jelenik meg, amit a XIX. tábla 1. kép is mutat.

A kiválasztást nem végző sejtekben lomaszómák jelenlétét nem észleltük.

Ezen organellumoknak a mitokondriumokhoz és ER-hoz való közelsége feltűnő /XX. tábla 2., 3./.

A XIX. tábla 2., 3. képein látható, hogy az ER szorosan tapad a lomaszóma külső membránjához. A nagyobb közepes erősségűen festődő tartalmu, talán floem-nedvet tartalmazó vezikulumok között a retikulum átmérőjéhez hasonló méretű kis vezikulumok figyelhetők meg. Arra a következtetésre jutottunk, hogy ezen a képződményen belül lejátszódhatnak azok a fermentatív folyamatok, amelyek a floem-nedvből a ricinus nektárjára jellemző cukorösszetételt eredményezik.

A glanduláris szöveti sejtek falán másodlagos vastagodások nem fordulnak elő. A sejtek között plazmodezmák létesítenek összeköttetést.

Vasziljev a bimbós virág nektáriumában a kiválasztó sejtek és epidermisz között csoportos plazmodezmákat talált, míg a szecernáló mirigyben ezek csökkenését észlelte. Ebből a megállapításból hibás következtetést vont le, tudniillik, hogy a plazmodezmáknak a nektárkiválasztásban semminemű szerepe nem lehet.

Az eddig közölt adatok szerint e szövet inter-

celluláris nélküli. A ricinus mikrofotói alapján a sejtek találkozásánál - működő mirigyben - apró, vagy szivacsos szerkezetű intercellulárisok minden esetben előfordulnak /III. tábla 1./. A nektárium fokozatos előregedése során ez a szivacsos szerkezet egyre inkább felszakadozik, és benne üregek alakulnak ki.

A glanduláris szövet sejtjei egymással minden oldalról szoros kapcsolatban állnak, 2-20-as csoportokba rendeződött plazmodezmák által /III. tábla 2./. A plazmodezmák környékén a számos apró Golgi és ER eredetű membrán hólyagok, a lomaszóma vezikulumok tartalmának áttranszportálódása mind a plazmodezmák anyagtranszportban való fontos funkcióját mutatja /XX. tábla 1./.

Még közvetlenebb kapcsolat áll fenn a parenchyma és glanduláris sejtek között. Az érintkező falakat szinte teljesen áttörik a sűrűn egymás mellett futó plazmodezmák. Ilyen helyeken a sejtfalak hosszmetzeti képein nagy körülhatárolható plazmodezma csoportok láthatók, egy-egy ilyen köteg 50-70 plazmodezmából állhat.

1. 2. Parenchyma

A nektármirigy legbelső szövetét a fa-háncs összetételű vezetőnyalábokkal behálózott nektárium parenchyma alkotja. Nagy központi vakuolummal rendelkező sejtjeiben a citoplazma viszonylag keskeny réteget formál a sejtfal mentén
/V. Tábla 1., 3./.

A plazmán és vakuolumon keresztül áthaladó membránrendszerek alapján feltételezhető, hogy itt igen élénk folyadéktranszport megy végbe. E multivezikuláris testek vezikulumai, tubulusai több módon képződhetnek.

A membránhólyagocskák származhatnak Golgi apparátusból, de ER-ből is. /Marchant and Robards, 1968/.

A retikulum főként a központi vakuolum mentén duzzadt állapotban van, hatalmas ciszternáiból vezikulák fűződnek le. Az ER azonban nemcsak ezen az uton képezhet hólyagokat. Egy retikulum elem kis citoplazma területet körülfogva záródik, a belső tartalom felemésztődése után egy nagyobb vakuolum oldalába benyomódva az körülöleli, magába foglalja. A transzportálódó multivezikuláris testekben számos ilyen módon képződő intravakuoláris vezikulum van, de ép, teljes retikulum

cisztárnák befoglalása is igen gyakori. Ezek riboszóma boritottságukat elvesztik /XIX. tábla 1., 2./.

A plazmalemma kis invaginációiból keletkező hólyagocskák szintén hozzájárulhatnak a paramurális testek képzéséhez.

E membránrendszerek megjelennek szabadon a központi vakuolumban, a tonoplaszthoz kapcsolódva, a vakuolumból a citoplazmába benyomódva, a plazma organelleim között és a plazmalemmával szoros asszociációban. E lokalizáció megfigyelések bizonyítják /XVIII., XIX., XX. táblák/, hogy sejtről sejtre haladó transzportot végeznek a multivezikuláris struktúrák.

Vezikulumaiban szénhidrátok halmozódnak fel. E vegyületek kimutatása, festése az elmi technikában jelenleg még nem megoldott, a fixálásra sincs módszer. A rögzítő folyadékban a szénhidrátok kioldódnak a szövetdarabkákból, ezen kívül a rögzítő szaharózt is tartalmaz. Néha előfordul, hogy e vegyületek megőrződnek bizonyos sejtorganelleimokban /Golgi, lomaszóma/ és ekkor már a metszeten ólomvegyületekkel reakcióba lépnek.

A ricinus lomaszómaiban főleg az apróbb hólyagocskák gyengén szegecsés, kevésbé elektronszó-

ró anyagot tartalmaznak, az esetek nagy részében a szénhidrátok nem oldódtak ki /XX.tábla 2./.

Az élénk folyadéktranszport aktív mechanizmus, lebonyolításához a sejt energiát használ fel, amit a parenchyma nagyszámu mitokondriuma szolgáltat. A mitokondriumok oxidatív foszforiláció segítségével hasznosítják a tápanyagban tartalmazott energiát, amelyet a parenchymában az odavezetett floem-nedven kívül az igen fejlett kloroplasztiszok működése biztosít.

A kloroplasztiszok tojásdad, ivben megnyult formájuk, olyan alakbeli gazdagságot nem mutatnak, mint a glanduláris szövetben.

Méretük 3,5 - 8 μ .

A gránumok és sztrómalamellák viszonylag sűrűn behállózzák ill. kitöltik a sztrómát.

A gránumok részesedési aránya a plasztisz területéből 40 % körüli. A lamellák körülhatárolta térben nagy ovális keményítőszemek /XII. tábla 1./, plasztoglobulusok látható. Kisebb keményítő tartalmu plasztiszokban fejlettebb a lamellarendszer. A gránumokat 4-12 vezikulum építi fel.

A perisztromium környéki perifériás lamellák

nem minden esetben jellemzők a plasztiszokra, számuk lényegesen kisebb, mint a glanduláris szövetben.

A parenchyma sejtek kloroplasztiszai igen intenzíven fotoszintetizálnak. A glanduláris szövevtől eltérően itt már nem a két vezikulumból álló gránumok dominálnak, hanem a 6-12 vezikulum alkotta gránumok. Egyedül ebben a szövevtájban folyik élénk keményítőszintézis, a képzett óriási keményítőszemek a plasztisz térfogatának 15-30 %-át teszik ki.

Nagyon jellegzetes organelumai a parenchymának a peroxiszómák/ Y. tábla 2./.

A kiválasztás idején csak ebben a szövevtájban jelennek meg, még hozzá nagy számban. /Az elöregedett mirigyben a glanduláris szövetben is funkcionálnak. /Egyszerű, unit membrán által körülvett szemcsés matrixukban négy-öt-hatszög alakú, tubuláris felépítésű kristályos mag lokalizálódik. Figier /1973/ a *Vicia faba* mirigyének sejtjeiben a peroxiszómák citokémiai és struktúrális adatai valamint a fejletlen kloroplasztiszok jelenléte alapján azt javasolja, hogy a peroxiszómák glioxiszómáknak felelnek meg, és valószínűen a cukorkiválasztásban játszanak szere-

pet.

A ricinus mirigyében a parenchyma peroxiszómák enzimkészletének vizsgálatával nem foglalkoztam, csak az ultrastruktúra alapján tudok következtetéseket levonni. E sejtekben a peroxiszómák a mitokondriumokkal és kloroplasztiszokkal reakcióközelségben rendeződnek.

E szövettáj tehát valószínűleg peroxiszómális fotorespirációt is végez. A fénylégzés szubsztrátumának /glycollate/ bioszintézise a kloroplasztban fényfüggő folyamat / Tolbert, 1971/. A parenchyma kloroplasztjai más szövettájakkal ellentétben fejlettek, a metabolikus produktumok képzése végbe mehet. A Tolbert által javasolt kloroplaszt - peroxiszóma közti inga-reakció jellegű glycollate - glyoxylate reakcióból képződő glicin a mitokondriumokban fehérje, aminosav képzésre használdik fel.

Az ultrastruktúra adatok a peroxiszómák fotorespirációban való közreműködésére utalnak.

1.3. Epidermisz

Különböző speciesek nektáriumainak epidermisz vizsgálatánál a szerzők nem találtak lényeges eltérést a sejtek ultrastrukturájában más szövettájukhoz viszonyítva. A különbséget a vakuolizáltság mértékében látták, de az egyes organellek mennyiségében nem tapasztaltak eltérést/Vasziljev, 1969, 1971/.

A ricinus mirigyeinek kiválasztó felületét képező epidermisz sejtek ultrastrukturája lényegesen más képet mutat, mint a glanduláris szövet vagy a parenchyma.

E sejtek olyan gazdagok organellekben, hogy szabad citoplazma területet nem tartalmaznak. /VI. tábla 1./. A vakuolizáltság és a nagy mennyiségű granuláris ER a két fő jellegzetességük.

A retikulum hálózatszerűen szövi be a citoplazmát, elemei szabályosan párhuzamos elrendezésűek, főként a sejt hossz tengelyének irányában haladva, de a mitokondriumokat, plastiszokat, vakuolumokat is körül fogják /VI. tábla 2./. Membránjai helyenként egymástól eltávolodva széles tárgulatokat alkotnak, amelyekben gyengén vagy alig festődő anyag halmozódik fel. A retikulum elemek vége bunkószerűen kiszélesedik, vezikulumok

lefűződése gyakori. Az irodalomban ismertetett nektáriumoknál csak a glanduláris vagy alapszöveti sejtekből írtak le hiperaktív granuláris vagy aggranuláris ER-ot.

A Golgi apparátus igen magas aktivitást mutat az oszlopos epidermisz sejtekben. Számos kis vezikulumot képez, amelyek fuzionálnak nagyobb vakuolumokkal.

A nagy centrális vakuolumu sejtek perifériás citoplazmájában a plazmalemma közelében helyezkednek el, vezikulumai keverednek a retikulum eredetű hólyagokkal. A Golgi vezikulákban festődő tartalmat nem észleltem. A kisebb vakuolumokkal rendelkező sejtekben a dictyosomák gyakran szorosan hozzátapadnak egy-egy kisebb vakuolumhoz /VI. tábla 1./, vezikulumai beolvadnak, tehát szerepüknek kell lenni a vakuolum képzésben, a szekréciós tevékenységben .

Az epidermisz sejtek jelentős része csersavát választ ki. Megelőző tanulmányok a csersav kiválasztás folyamatát organelum szinten nem érintették. Vasziljev /1969/ nektárium ultrastruktúra tanulmánya jelzi létüket az epidermisz sejtekben, de a vizsgálatok zöme fénymikroszkópos szinten történt /Berthelot, 1914/.

Az oszlopos epidermisz sejtek vakuolumai alig festődő finoman szemcsézett anyagot tartalmaznak, a csersav kiválasztó sejtekben ezeken kívül erősen ozmiofil, vagy durván szemcsézett tartalmu vakuólumok jelennek meg. E vakuólumokban gyakran gömb alakú ozmiofil cseppek alakulnak ki, amelyek lassan kitöltik a vakuólum, majd a sejt nagy térfogatát /VIII. tábla/.

A felhalmozott anyag jellegzetes festődése mellett azonban más jelenségre is fel kell figyelnünk. Nemcsak folyadékot tartalmaznak, hanem multivezikuláris, multilamelláris struktúrákat /VI. tábla 3., VII. tábla 2., 3./, kettős membránnal határolt vezikulumokat, és olyan myelin-figura szerű membrán feltekeredéseket, amelyek ER vagy Golgi eredetű vezikulákat vesznek körül. Itt azonban nem autofág folyamatról van szó, a vizsgálatok során kiderült, hogy e vakuólumok a cseranyag kiválasztási folyamatában vesznek részt.

A sejtet behálózó ER, vagy a Golgi közreműködésével precursorok válnak ki.

A plazmalemmához közeli periférikus citoplazmában feltekeredő membránrendszerek figyelhetők meg /VIII. tábla 1., 4./, kisebb-nagyobb szabály-

talan alaku formátumként, néha myelin-figura szerűen /VII. tábla 3./. A feltételezhetően ER eredetű membrántekevénnyel belsejében homogén, erősen ozmofil anyag halmozódik fel. A retikulum minden oldalról kiválasztja ezt az anyagot, eleinte apró cseppekben, amelyek mint riboszómák ülnek a membránon, majd nagyobb cseppekben egyesülnek. E membránrendszer vakuolumba foglalt.

A folyamat természetesen igen változatos formákban figyelhető meg. A kettős membránok széles gyűrűt alakítanak ki, nagy központi citoplazma részt körülvéve /VIII. tábla 5./. E gyűrű alaku membrán határolta vakuolumban ozmofil szemcsés anyag halmozódik fel, a csersav előanyaga. Majd kisebb göcök képződnek, a külső membrán belső oldalán, növekednek, s végül a csersav tölti ki a vakuólum egész térfogatát.

A szekréció periódusában intenzíven képződnek csersavak, de csak a szecernálás végén halmozódnak fel olyannyira, hogy a sejt majd teljes térfogatát kitöltsék.

A kiválasztó mirigy epidermiszének vakuólumaiban e vegyületek csepp, karika és teljesen szabálytalan alakban válnak ki, élesen elkülönülve a vakuólum gyengén festődő precursor anyagától.

Elképzelhető, hogy a képző membrántekevénny belső elemei felemészthődnek a folyamat során, de a külső membránréteg mint burok veszi körül a kiválasztott anyagot /VIII. tábla 2./.

A kloroplasztiszok membránrendszerének fejlettsége hasonló a glanduláris szöveti plasztiszokhoz, nagyszámu plasztoglobulust tartalmaznak, keményítőszemet azonban a kiválasztás periódusában egyáltalán nem tartalmaznak /VI. tábla 3./.

Epidermisz sejtek fala:

A domboru felületet alkotó oszlop alaku epidermisz sejteket igen vastag kutikula borítja /X. tábla 1./. E kutikula jellemző belső struktúrát, elágazó vagy csőves ektodezmákat nem mutat. Igen ritkán ugyan megfigyelhetők kis dendritszerű sejtfalbeágazások a kutikulába, de ezek oly rövidek és ritkák, hogy feltehetően nem ektodezmális szerkezetű kutikuláról van szó /10. tábla 3./.

A sejtek felfelé futó falaiban és a kutikula alatt igen jellegzetes üregrendszer alakul ki. Keresztmetszeti képen vizsgálva a sejtfalat a következőket látjuk: apró, kerekded vagy más alaku üregecskék törnek át a falat, majd teljes széles-

ségében. Az üregezettség a középlemez környékén a legnagyobb mérvű, a plazmalemma felé haladva kissé ritkul /IX. tábla 1./

Mivel az elsődleges sejtfal laza hálózatu mikrofibrillumokból áll, fellazulása és egy ilyen üreges szállítórendszer kialakulása könnyen elképzelhető.

Az üreges mérete igen változatos: a kisebb lumenűeké az ER átmérőjéhez hasonló, tulnyomórészt azonban ennek 3-5-szöröse. Igen szorosan helyezkednek el egymás mellett, de nem láncszerűen, hanem kisebb csoportokba rendeződve. Membrán vastagságú fal veszi körül őket, amely a X. tábla 2. képen jól látható.

Egyes sejtekben a középlemez vonalán végig, nagyobb üregek kapcsolódnak szorosan egymáshoz, s körülöttük apró és nagyobb méretűek rendeződnek el. Más sejtek falában pedig a középvonalat ER átmérőnél kisebb lumenű üregek alkotják, s kifelé haladva az üregek átmérője egyre nagyobb.

Végeredményben ez az üreghálózat szinte a fal teljes szélességét kitölti.

Az epidermisz sejtek falának hosszmetzeti képen egymás melletti hullámos lefutásu rövidebb, hosszabb tubulusokat látunk /II. tábla 2./.

Ennek alapján arra következtethetünk, hogy a keresztmetszeti képen látott különböző átmérőjű üregek tulajdonképpen tubulusok keresztmetszetei, tehát egy felszín felé haladó csöves rendszerről van szó.

Azonban nemcsak ez a felfelé irányuló csöves üregrendszer jellemzi az epidermisz sejteket.

Az epidermisz sejtek és a kutikula nem áll szoros kapcsolatban. Fénymikroszkópos vizsgálataink azt mutatták, hogy a kutikula alatt a nektár felhalmozódik. Elmi vizsgálataink ezt teljes mértékben alátámasztják. A teljes kutikula-borítás alatt összefüggő üregrendszer van /X.tábla 2., XI. tábla 1./. E struktúra az epidermisz sejtek felszíni falainak érintkezésénél igen fejlett. A felfelé haladó tuburendszer a kutikula alatti gyűjtőrendszerbe megy át. Az üregek itt kissé nagyobbak és nagyobb, különálló csoportokban rendeződnek.

Az előzőekben ismertetett üregrendszer feltehetően a felfelé haladó nektárnak a járata ill. annak kutikula alatti gyűjtőhelyéül szolgál.

Ezt a feltevést több tény is alátámasztja:

1. A IX. tábla 2. képén egy intercellulárisnak megfelelő helyen levő kis üregekben közepesen festődő OsO_4 festés/ anyag halmozódik fel.
2. A festődés erőssége ugyanolyan, mint a szénhidrát szállítást végző lomaszómák vezikulumaiban felhalmozott anyagé.
3. Az epidermisz sejtek között csatornákat észleltünk chrysoidines festés után megelőző fénymikroszkópos vizsgálatainknál.
4. Vasziljev florális nektáriumokkal való elektronmikroszkópos vizsgálatai alapján arra következtet, hogy a nektártranszport fő útja a sejtek "szabad tere" vagyis a sejtfal, amelyben a nektár jelentős tömege passzívan mozog a felszín felé, valamint az intercellulárisok /hisztokémiai vizsgálati metodikát nem közöl/.

2. A mirigy fotoszintézisének hatása a nektárkiválasztásra

2.1. Sztaniol, celofán fedés hatása a mirigy plastiszainak ultrastrukturájára, a nektárium és nektár oldható szénhidrát tartalmára

A sztaniol hüvellyel fedett mirigyekből egy, három és öt nap után vettünk mintát ultrastruktúra, pigment és szénhidrát vizsgálatra.

Az első nap után fixált mirigyek sejtjeinek ultrastrukturájában semminemű változást nem észleltem, egyedül a parenchyma kloroplasztjainak keményítőszemcse tartalmában. 24 óra sötétségben a keményítő tartalom felhasználódott/XIII.tábla 1./.. A szemcsék felhasználódás előtti lokalizációja azonban látható, a sztróma és gránalamellák meghatározott formájú teret alkotva veszik körül az ovális keményítőszemeket.

Fedés után egy nappal a kiválasztott nektár oldható szénhidrát tartalma közelítőleg azonos volt a kontrolléval. A maximális kiválasztás stádiumában a mirigybe vezetődött floem-nedv mennyisége nem változott, s a mirigy, ezen belül a parenchyma fotoszintézisének megállítása a keményítő tartalom felhasználása miatt nem tükröződött

a kiválasztott nektár mennyiségében és szénhidrát tartalmában.

A későbbiekben destrukturálódási folyamatokat figyeltam meg a kloroplasztiszokban, amelyek már a harmadik napon vett mintában is megmutatkoztak, az ötödik napon pedig a kloroplasztiszok általános jellemzőivé váltak /XIII. tábla/.

Kezelés hatására, főleg a parenchyma sejtekben, a gránumok szélső, sztrómával érintkező vezikulumai felduzzadnak /XIII. tábla 2., 3./.

A vezikulumok eltávolodott fala hullámos konturu. A vezikulum kitágult belső terében anyagfelhalmozódás jelei nem mutatkoznak, a tartalom egyáltalán nem elektronszóró. Ezért arra gondolunk, hogy a kloroplasztisz lamellák külső és belső terében az ozmotikus egyensúly megbomlása okozza a duzzadást. Feltételezhetően a gránavezikulum belső terében a matrix hidratáltsági foka nő, ami a sztróma ozmotikus nyomásváltozásának is lehet következménye /általában a sztrómával érintkező gránavezikulumok duzzadnak meg elsődlegesen/.

A duzzadás nemcsak a széli helyzetű vezikulumoknál következik be, hanem az intergranális sztróma thylakoidokban és ezekkel érintkező gránavezikulumokban.

A grána thylakoidok membránjai méréseink szerint a kontroll növények plasztiszaiban 160-165 Å távolságra vannak, a kezelt mirigyekben e távolság 200-250 Å-re nő. Az erősen megduzzadt grána vezikulumokban a két membrán közti eltávolodás 175 mμ is lehet.

Gyakran a grána vezikulumok loculusa duzzad meg, s nyomása miatt a gránus meggömbül.

A periférikus thylakoidok főként a glanduláris szöveti plasztiszok strukturális jellemzője, de a parenchymában is fellelhetők. A mirigy sztanol fedésének hatására 160-170 Å átmérőjük 650-670 Å-re duzzad.

Nemcsak az intergranális sztróma thylakoidok, hanem a megános hosszú lamellák átmérője is kitágul. Számszerűen kifejezve 160 Å-ről 400-450 Å-re.

Természetesen ezen duzzadási folyamatok nem minden plasztisz membránra jellemzőek, a kloroplasztok ultrastrukturája nem károsodott teljesen. Viszont e megnyilvánulások minden kloroplasztiszban elkezdődnek, hol kisebb, hol nagyobb mérvűen.

A sztróma lamellák fragmentálódása is gyakran megfigyelhető folyamat. A thylakoidok vége 700-750 Å átmérőjűre kitágul, majd apró vezikulum leválások figyelhetők meg.

Láthatjuk, hogy a duzzadás jelensége mellett egy másik jellegű destrukció, a thylakoid fragmentálódás is végbemegy.

A glanduláris szövet sejtjeiben szintén csak a kloroplasztiszokban jelennek meg destrukturalódási folyamatok.

A gránumok általában 2 vezikulumból épülnek fel, sztrómával érintkező membránjaik mindkét oldal felé 350-370 Å-re eltávolodnak. Lényegesen kisebb mérvű a duzzadás /XIII. tábla 4,5/.

Az elszórt, rövid sztróma lamellák meghatározatlan alakot és hullámos konturt vesznek fel, festődésük illetve elektronszórásuk jóval erősebb mint természetes állapotban. Ezek szerint a struktúra változás következtében a membrán több KMnO_4^- -ot képes felvenni, erősebben tudja roncsolni a fehérje molekulákat /XIII. tábla 5./.

A hosszabb sztróma lamellák helyenként befűződnek és fragmentálódnak./XIII. tábla 5./

Gyakori, hogy egy-egy plasztiszban gránumos szerkezet nem alakul ki. A perisztrómium internális membránja az ontogenezis korai stádiumában invaginálódik, apró vezikulumok fűződnek le. Fényhiányában azonban gránumok nem alakulnak ki, így e plasztiszokban kerek vezikulumok és rövid thy-

lakoidok képződnek. A lamellák nem irányítottak, nem orientálódnak a pólusok irányába, hullámos lefutásuak kisebb-nagyobb görbületekkel.

A grána vezikulumok strukturális elváltozása feltehetően a pigment molekulák funkcionális elrendeződését megbontja.

A nektáriumokból kivont pigmentek mennyiségi meghatározása mutatja, hogy a mirigyek össz klorofill tartalma, elsősorban a kl a 50 %-kal csökkent a sztaniol fedés hatására, míg a celofán fedés mint másodlagos kontroll nem idéz elő változást a pigment tartalomban.

Mivel pigment vizsgálat szempontjából kevés anyag állt rendelkezésemre, a vizsgálat eredményei tájékoztató jellegűek.

A kloroplasztiszokban végbemenő destrukció mennyiségi jelei jól tükröződnek azokból a mérésekből, amelyekben vizsgáltuk, hogy a különböző időpontokban vett mintákban mennyire csökken a gránumok részesedése a plasztisz területéből. Mintánként minimum 50 kloroplasztisz ultrastrukturáját értékeltem, mivel különbségek vannak a plasztiszok membránrendszerében még egy sejten belül is. Ezeket az eltéréseket nem annyira a tényleges strukturális differencia okozza,

hanem hogy metszésük síkja eltérő.

A következő táblázat a mintagyűjtés időpontjaiban a gránumok részesedési arányának változását mutatja.

Kezelés	parenchyma			glanduláris szövet			
	nap	1	3	5	1	3	5
Sztaniol		34	29	22	23	18	10
Celofán		33	30	34	22	19	21
Kontroll		35	33	36	25	22	25

1. táblázat
Gránumok részesedési aránya /%/

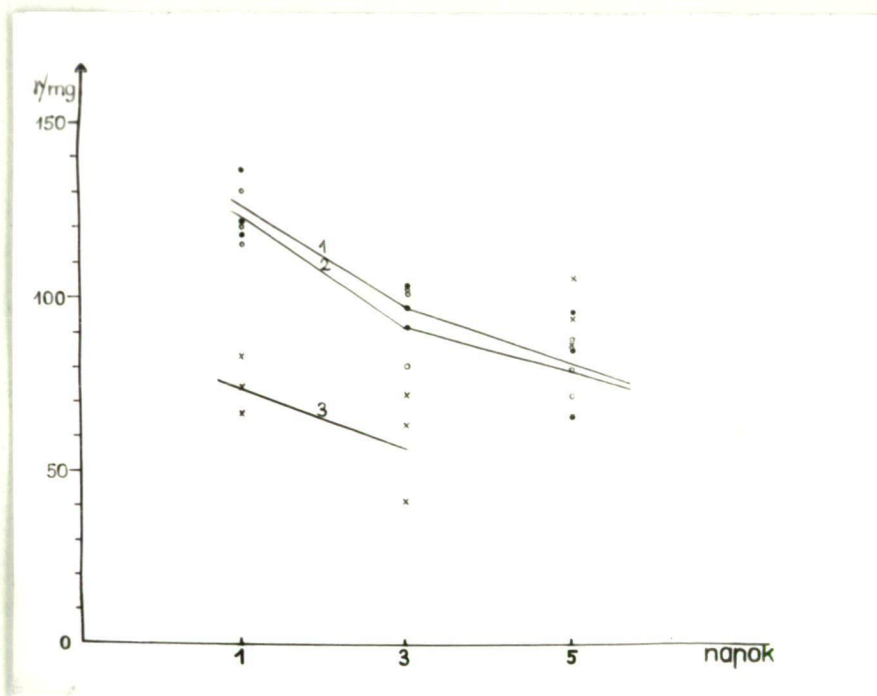
Látható a sztaniol fedés okozta redukció a gránumok mennyiségében a kontrollhoz és a celofán hüvellyel fedett mirigyekhez viszonyítva. A glanduláris szövetben a destrukció következtében az ép grána vezikulumok mennyisége majd 60 %-kal csökkent, míg a parenchymában kb. 30 %-kal.

A celofán hüvellyel fedett mirigyekben a grána vezikulum duzzadási jelensége nem lépett

fel, hasonlóan a fragmentálódás sem.

Az ultrastruktúra és pigment vizsgáلتainkat a nektárium ill. nektár oldható szénhidrát meghatározásával is kiegészítettük.

Az alábbi grafikonon feltüntetett adatok a különböző kezelésű mirigyek szénhidrát tartalmának alakulását jelzik a mintavételek időpontjaiban.



5. ábra

Nektárium oldható szénhidrát tartalmának
változása fedés hatására

1=kontroll mirigy
2=celofán fedett mirigy
3=sztaniol fedett mirigy

A fedést követő első napon a nektáriumokban az oldható szénhidrát tartalom kb. 50 %-kal csökken.

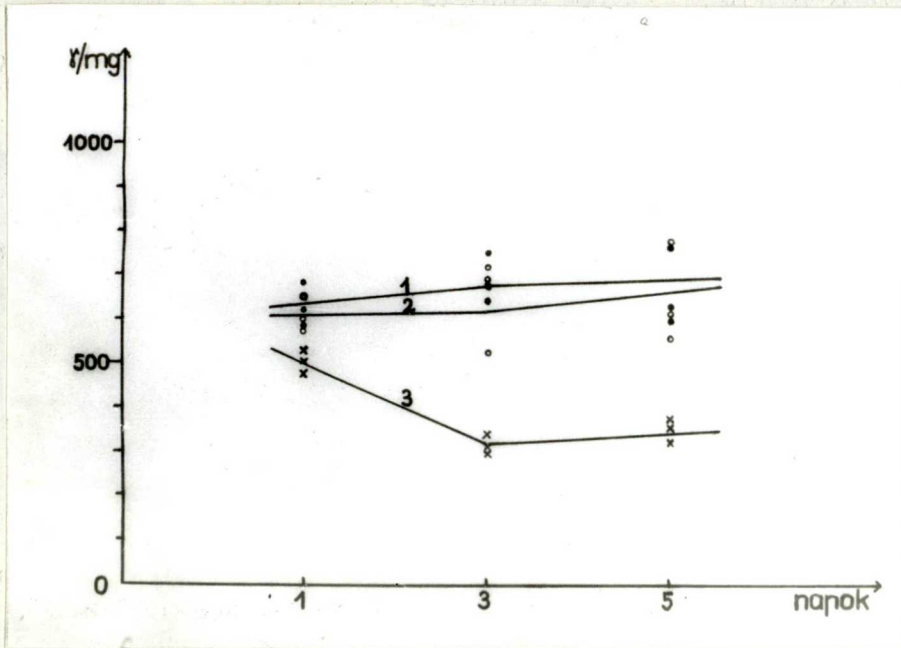
A mirigy kloroplasztiszai fény hiányában nem fotoszintetizálnak, így a sejtek szénhidrát tartalma természetesen redukálódott. A fedést megelőző napon képződött keményítőszemcsék viszont mobilizálódtak /parenchymában/, ami magyarázza a kiválasztott nektár cukortartalmának intenzív csökkenését már az első napon is.

A harmadik napon, amikor a plasztiszokban elkezdődött a destrukturálódás, a mirigyben a cukrok mennyisége fokozatosan csökken tovább.

A vizsgálat időtartama a maximális kiválasztás pár napos periódusán túllépett, a csökkenő szekréció idejébe nyult. Ezért látható a grafikonon a kontroll és celofán fedésű mirigyek szénhidrát tartalmának csökkenése, s ezekkel arányosan a sztaniol kezelésnél is.

A sztaniol fedett nektáriumok oldható szénhidrát tartalma a kezelés ötödik napján indokolatlanul erősen megemelkedett. E mérési adatok további vizsgálatot igényelnek, ezért nem vettük figyelembe.

A kiválasztott nektár szénhidrát tartalmának alakulását a megváltoztatott körülmények között az alábbi grafikon mutatja:



6. ábra

Nektár oldható szénhidrát tartalmának változása fedés hatására

1=kontroll mirigy
2=celofán fedett mirigy
3=sztaniol fedett mirigy

A sztaniol hüvelyes fedés hatására a nektár oldható szénhidrát tartalma az első napon csökken a

legintenzívebben, a kiinduláshoz interpolálva csaknem felére redukálódik, míg nektár képződik.

Ebből az következik, hogy:

a parenchyma kloroplasztiszai intenzíven fotoszintetizálnak, és részt vesznek a nektár oldható szénhidrát tartalmának gyarapításában.

Fedés hatására kihatnak, illetve csökkentik mennyiségi, minőségi szempontból a nektár kiválasztást.

Emellett funkcionálásuk a mirigyben energetikai szempontból is jelentős lehet, a folyadék transport energიაigényes, aktív mechanizmusával kapcsolatban.

3. Levél fedés hatása a mirigy nektár kiválasztására

3.1. Ultrastruktúra vizsgálat, a nektárium és nektár oldható szénhidrát tartalmának változása

A hordozó szerv, jelen esetben a levél és a nektárium szoros funkcionális kapcsolatban áll.

A lomblevél nektáriumra gyakorolt hatásának vizsgálatára a harmadik lomblevelet a lemezhez közeli mirigy intenzív kiválasztási periódusában fedtem 5 napon keresztül.

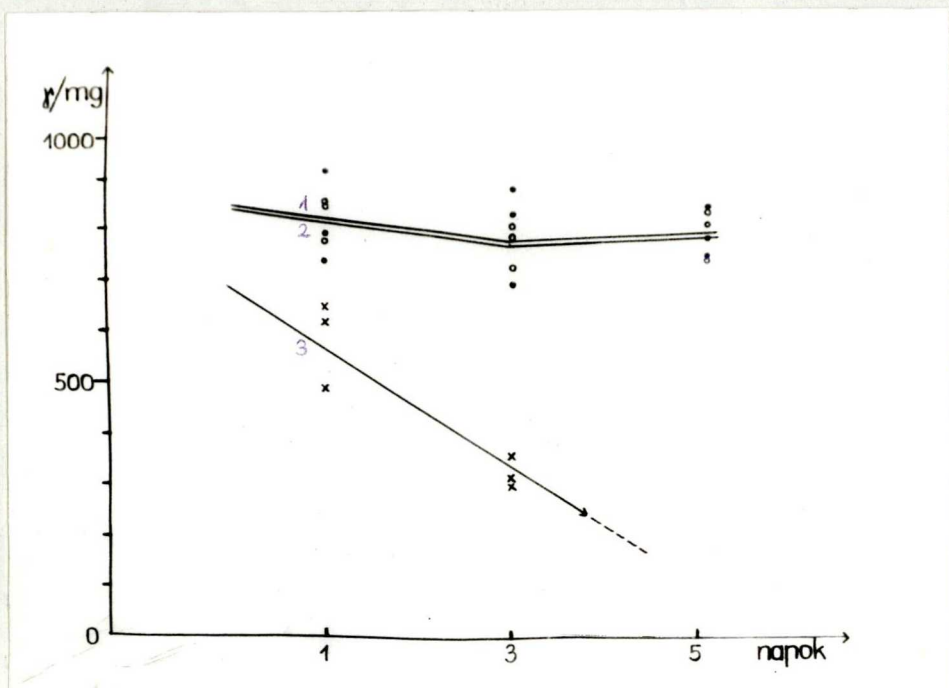
Ebben az időtartamban a mirigyek mennyiségi és minőségi szempontból is közelítőleg azonos nektárt produkálnak.

Ezek alapján a levelet a kiválasztás kezdetétől számított ötödik napon sztaniol zacskóba helyeztem úgy, hogy a levél fényt ne kapjon, gázcseréje biztosított legyen.

Ultrastruktúra vizsgálatot végeztem a levélen és a levélnyél felső, lemezhez közeli mirigyén, emellett a nektárium és a nektár oldható szénhidrát tartalmának alakulását mértem a kísérlet időtartama alatt.

A következő grafikon a nektár oldható szénhidrát tartalmának változását mutatja a fedést követő napokon

μ /mg-ban kifejezve.



7.ábra

Levél fedés hatása a nektár oldható szénhidrát
tartalmára

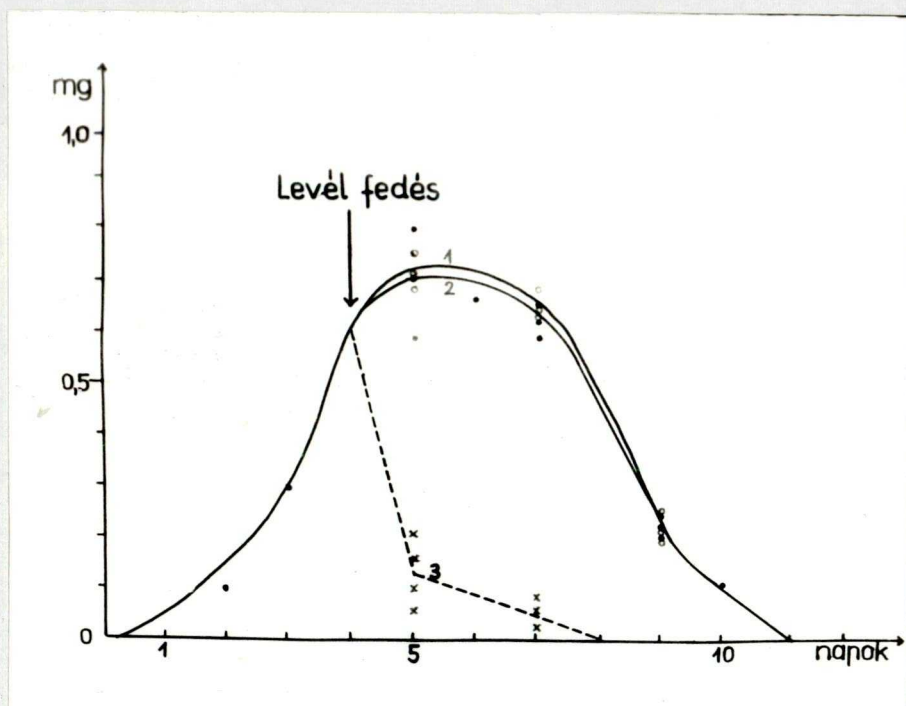
- 1= kontroll mirigy
- 2= celofán fedett mirigy
- 3= sztaniol fedett mirigy

A levél celofán zacskóval történő fedése lehetővé teszi a levél fotoszintetikus működését és nem befolyásolja a kiválasztott nektár oldható szénhidrát tartalmát az öt vizsgálati nap alatt.

A levél sztaniol fedése egy folyamatos, azonos mértékű csökkenést eredményez a szénhidrát tartalomban. A nektár minősége megváltozott, felhígult. Az 5. napon a mirigy nektárkiválasztása leállt.

Ezek az adatok azt mutatják, hogy a mirigy működését a levél, mint hordozó szerv fotoszintetikus tevékenysége határozza meg.

A kiválasztott nektár alakulását a 8. ábra mutatja.



8. ábra

A kiválasztott nektár mennyiségi alakulása levél fedés hatására

- 1= kontroll mirigy
- 2= celofán fedésű levélhez tartozó mirigy
- 3= sztaniol " " " "

A nektármirigyek által szekretált nektár mennyiségének változását, amely az átlag 12 napos működést tekintve Gausz-görbe szerű, a celofán fedés nem befolyásolja.

A sztaniol fedés hatására viszont különösen az első napon jelentősen lecsökken a kiválasztott nektár mennyisége, és a mirigy már a 10. napon, ill. a fedést követő 5. napon nem választ ki nektárt. ○

A nektár mennyiségére és szénhidrát tartalmára gyakorolt hatása alapján alapvető a levél fotoszintetikus tevékenysége.

A nektárium oldható szénhidrát tartalma folyamatosan csökken a sztaniol kezelés időtartama alatt:

Kezelés	Nektárium			
	nap	1	3	5
Sztaniol		87	47	38
Celofán		105	124	126
Kontroll		101	114	121

2. táblázat

A nektárium oldható szénhidrát tartalma

g / mg

A sztaniol kezelés ötödik napján már $38 \mu\text{g}/\text{mg}$ friss sulyra csökken, míg a kontroll és a celofán fedett levélhez tartozó mirigy 1 milligramm friss sulyának 120 oldható szénhidrát tartalma van.

A nektárium parenchyma sejtjeinek ultrastruktúra vizsgálata azt mutatta, hogy a levél sztaniol fedését követő első napon a kloroplasztokban a nagy ovális keményítőszemekben elkezdődött a korrózió, a bemaródás. A grana és sztróma lamellák által körülvevett ovális térben apró keményítőszemek láthatók, ami a már elszállított szénhidrát helye. A későbbiekben a keményítőszemcsék teljesen mobilizálódnak, transzlokalizálódnak a parenchyma plasztiszaiból. A felszabadult szénhidrátokkal a nektárium próbálja kompenzálni a csökkent floem-nedv minimális cukor tartalmát. Azonban csupán a mirigy kloroplasztiszainak fotoszintézise már nem elegendő a kiválasztáshoz, a sejtekben felhalmozódó cukrok felhasználása után a szekréció hirtelen befejeződik.

A sztaniol fedett levél kloroplasztiszaiban a keményítőszemek 72 óra sötétség után használódtak fel. A sztaniol hüvelyes fedésű mirigy kloroplasztiszaira emlékeztető destrukciós jelek a levélben is megfigyelhetők a kezelés 5. napján, de sokkal kisebb mértékű

a thylakoid fragmentálódás, duzzadás és görbülés
/XIV. tábla 2./.

Összegezve: a nektáriumok a levélből odavezetett floem-nedv mennyiségétől és cukor koncentrációjától függően nektárt választanak ki. A parenchyma kloroplasztiszai energetikailag elősegítik a sejten belüli háncsnedv ill. nektár transzportot, és oldható szénhidráttal gazdagítják a nektárt. A mirigybe vezetett háncsnedv csökkenése ill. hiányában a sejtekben felhalmozódott szénhidrátok kiválasztódnak. A nektárium parenchyma kloroplasztiszai rövid ideig mobilizált keményítő tartalmukkal hozzájárulnak ill. segítik a kiválasztást, de későbbiekben intenzív működésük nem elegendő a kiválasztáshoz, s a szekréció befejeződik.

4. Etiolált hajtás mirigyei

1. Etiolált mirigy sejtjeinek ultrastrukturája

1.1. Epidermisz

Az etiolált mirigy epidermisz sejtjeinek ultrastrukturájában jelentős változások mennek végbe.

A kezeletlen mirigyben az ER sűrű hálózatot alkot a sejtek hossz tengelyével párhuzamosan.

A sötétben nevelt mirigyek epidermisz sejtjeinek perifériás citoplazmájában körben futnak a retikulum tubulusai. Az elrendeződés azonban ellentétes a fent említettekkel, itt a sejt hossz tengelyére merőlegesen helyezkednek el a ciszternák /XV. tábla 1./.

Ebből azt a következtetést lehet levonni, hogy az ER elrendeződése a mirigy sejtekben fénytől is függő folyamat. Az irányváltozás nagyon feltűnő, hiszen a kontroll mirigyek epidermisz sejtjeinek keresztmetszet vizsgálatánál egyetlen esetben sem észleltem ER hosszmetsetet.

Emellett a retikulum mennyisége is csökkent a kezelés hatására. A perifériás citoplazmában a sejt-fal mentén a retikulum elemek csak 2-3 sorban futnak, egy-egy ciszterna az organellumokat, pl. Golgi apparátust, plaztiszokat körbe fogja.

Az ER elrendeződése dinamikusan követi a megváltozó körülményeket, pl. a gyökérsüvegben az ER organizálódása a gyökér helyzetével kapcsolatos. A mi kísérletünk azt mutatja, hogy a mirigyek epidermiszében ezen organellumok helyzete a fény által determinált - a fény morfogenetikai hatása érvényesül.

A kloroplasztiszok erősen ozmiofil sztrómájában számos apró globulus, néhány rövid thylakoid és egy nagyobb protein vagy lipid tartalmu test van jelen /XV. tábla 1./. Ilyen plasztiszban jelen levő testek létéről már néhány alkalommal írtak. Lichtenthaler /1966, 1968/ egyenlővé tette az ozmiofil droplettek jelenlétét a plasztisz fejlődési állapotával, gyakoriságukat összekapcsolta a membrán szintézissel és degradációval.

E testeket speciestől függően membrán veheti körül, festődési reakciójuk alapján proteint vagy lipidet tartalmaznak.

Általában elfogadott, hogy a legtöbb sötétben nőtt magasabbrendű növénynél prolamelláris testek formálódnak az etioplaszt sztrómájában. A fényfüggő folyamatokban ezek a testek indukálják a thylakoid formációt és aztán a grána-rendszert.

Bizonyos körülmények között azonban lipoprotein anyagot lokalizáló testek jönnek létre, amelyek memb-

rán szintézisre használnának fel.

Az epidermiszben fellelhető testek protein tartalmuk, mivel festődésük a fehérje közepes erősségű reakcióját mutatja.

A sötétben és fényben nevelt mirigyek epidermiszében a plasztiszok sztrómájának ozmiofilitása azonos. A kontroll plasztiszokban nagy mennyiségű droplet van a thylakoid rendszer mentén, amelyek festődése azonos az etiolált mirigy plasztiszainak globulusaival.

A protein testek és a kisebb dropletok között rövid thylakoidok láthatók, néha kis gránumot formálva.

Az epidermisz sejtek fő jellegzetessége a magas fokú vakuolizáltság.

A nagyszámu vakuola tartalma nemigen festődik, és szembetűnő, hogy sohasem olvadnak össze nagy központi vakuolummá, mint a kontrollnál, hanem elszórtan helyezkednek el.

A Golgi apparátussal való kapcsolatuk igen szoros /XV. tábla 2./. Jól látható, amint a Golgi ciszternákról leváló vezikulumok tartalmukat nagyobb vakuolumokba öntik.

A mirigyen belül egyedül az epidermiszre jellemző a Golgi apparátus magas aktivitása, egyetlen

szövetájában sem fordulnak elő ilyen magas számban. Az Eymé által leírt membránhólyagos jelleg a ricinusnál nem a glanduláris szövetre jellemző, hanem az epidermiszre.

A Golginak az ER mellett szerepe lehet a cseranyagok kiválasztásában.

A csersav kiválasztást végző sejtek már a citoplazma festődése alapján is eltérnek a cser-kiválasztást nem végző sejtektől. OsO_4 -os preparátumoknál igen szembetűnő, hogy az epidermisz sejtek között egyes sejtek alapállománya erősebben festődik.

Ezen sejtekben két féle típusu vakuolum látható. Az egyik típus színreakciót nem mutat, míg a másik szemcsézett, közepes színreakciót mutató anyaggal van teli. Ezen hólyagok az ER-mal és a Golgival kapcsolatosak.

A XV. tábla 2. képen jól látható, amint két Golgi apparátus közrefog egy szemcsés tartalmu vakuolumot, ciszternája hozzásimul a vakuolum membránjához.

E szemcsés tartalmu vakuolumok egyre nagyobbá válnak, gyakran fuzionálnak a szintelen tartalmu vakuolákkal, végül szinte kitöltik a sejt térfogatát. Később a tonoplaszt belső oldalán erősen festődő gócok alakulnak ki, egyre nagyobbá válva/XVI. tábla 2./a vakuolum csak cseranyagot tartalmaz.

Ezekben a sejtekben a kiválasztás végére a citoplaszma alig észrevehető vékony réteget formál a sejtfal mellett, felemészthetődik, s a sejt raktározó jellegűvé alakul át /XVI. tábla 1./.

Meg kell jegyezni, hogy az etiolált növényben a csersav kiválasztást folytató epidermisz sejtek száma lényegesen kevesebb, mint a kontroll mirigyeknél. Ez megmagyarázható, mivel a levél és a hozzátartozó mirigy fotoszintetikus tevékenységet nem végez, a felhalmozódó, mirigybe áramló szénhidrát mennyiség minimális. A csersav kiválasztás pedig véleményünk szerint a felesleges szénhidrát megkötésére szolgál a mirigyben. Nyilvánvaló tehát, hogy a csersav kiválasztás is némileg korlátozódik.

A sejtfal mentén gyakoriak a paramurális testek, amelyek jelen esetben a sejtfal gyarapításban vesznek részt /XV. tábla 1./. Vezikulumai feltetelezhetően Golgi eredetűek.

1.2. Glanduláris szövet

A glanduláris szövetben a fény hiánya, ezen keresztül a megváltozott élettani folyamatok a kloroplasztiszok és mitokondriumok ultrastrukturájában igen erősen visszatükröződnek.

Igaz, hogy ez a szövettáj nem tipikusan asszimiláló szövet, funkciója a szénhidrátok fermentatív átalakítása. Azonban közvetve gátolható tevékenysége, mégpedig a levél és a mirigy fotoszintézisének megszüntetésével. Az odavezetett minimális szénhidrát némileg redukálja a szövet igen erős légzési tevékenységét, ami a mitokondriumok strukturájában vissza is tükröződik.

Eredetileg a mitokondriumok sűrűn krisztázotak, kezelés hatására a kriszták száma minimálisra csökken.

A kloroplasztiszokban, mivel a sötétben nevelés ellenére is kapott a mirigy kb. 20-30 Lux fényt, a thylakoid rendszer kialakult.

Proklamelláris testek a plasztiszok pólusa közelében fejlődnek, erősen görbült thylakoidokat létrehozva. A hosszabb sztróma lamellák végén rövid kis gránumok alakulnak ki, amelyeket minden esetben két vezikulum alkot /XVII. tábla 1./.

A perisztrómium alatt gyakran haled 2-3 thy-lakoidból álló összekapcsolódó periférikus lamella. Ahol a thylakoidok összekapcsolódnak, rövid kettő vezikuluma gránum alakul ki.

A kloroplasztok nagy részében hiányzik a pro-lamelláris test, lamella rendszerük elrendeződése is más. A sztróma thylakoidok rövidebbek, hullá-mos lefutásuak s a jellegzetesen görbült thylako-idok hiányoznak. Igen kevés gránum alakul ki ezek-ben a plasztiszokban, s a perisztrómium mentén he-lyenként lamella-fragmentek találhatók.

A glanduláris szöveti plasztiszok alakja az etiolált mirigyben is igen változatos, deformált-nak mondható.

1.3. Parenchyma

Sejtjeiben a citoplazma rendkívül keskeny ré-tegben húzódik a sejtfal mentén. A sejt majdnem teljes térfogatát szemcsés, gyengén festődő vakuo-lum alkotja.

A megváltozott körülmények élesen tükröződnek a kloroplasztiszok ultrastrukturájában.

Prolamelláris testek egyetlen proplasztiszban sem találtam. A sztrómában elszórtan 10-20 db grá-num van, lényegesen fejlettebb a lipoprotein la-

mella rendszer, mint a glanduláris szövetben /XVI. tábla 3., XVII. tábla 2./.

A gránumokat 2-4, jellemzően 4 vezikula alkotja, a gránumok azonban itt is igen rövidek.

Sztróma thylakoidok jelentéktelen mennyiségben alakulnak ki.

Ez azért is érdekes, mert a glanduláris szövetben fordított a helyzet. A sötét hatás a grána kialakulásra kedvezőtlen a parenchymában pedig az etioláltság ellenére sok gránum alakul ki, szemben a glanduláris szövettel.

Természetes körülmények között mind a glanduláris, mind a parenchyma szövetben a gránum rendszer fejlettebb, mint a sztróma thylakoid hálózat.

A plasztiszok thylakoid rendszerének kialakulását tekintve először rövidebb, hosszabb membránok fűződnek le, s egy későbbi stádiumban kapcsolódnak össze a thylakoidok gránummá. A glanduláris szövetben, néhány hosszú sztróma lamella, és azok végén kezdetleges gránumok keletkeznek.

A parenchymában azonban a létrejött kis thylakoid darabkák azonnal összekapcsolódnak 2-4 vezikulumu gránummá.

2. Etiolált levél kloroplasztiszainak ultra- strukturája

A fénytől elzártan, sztaniol zacskóban fejlődő hajtás leveleinek etioplasztjaiban a lamellás szerkezet kialakult. A thylakoidok a pólusok irányában többé-kevésbé párhuzamosan futnak. E hosszu, a plasztiszban folytonosan végig futó thylakoidok 3-4 lamellából kapcsolódnak össze, végükkel egymásra fekvve rövid kis 2 vezikulumu gránumot alkotnak. Granális és intergranális részből állnak.

Az etioplasztiszok pólusán prolamelláris testek fejlődnek ki, szoros kapcsolatban a lamellákkal, amely elemei ívben indulnak ki, behálózva a sztrómát /XVII. tábla 4., 5./.

Egyes etioplasztokban igen kevés, rendezetlenül lokalizálódó rövid lamellák alakultak csak ki, a prolamelláris test elemi egységei között pedig erősen elektronszóró, festődés alapján lipid testek találhatók. Előfordul, hogy az egész prolamelláris test ill. alegységei helyén e lipid testcskék alakulnak ki /XVII. tábla 3./. Hasonló lipid testeket találtak a haloxydinnel /herbicid/ kezelt *Raphanus* etioplasztjaiban.

Gyakori a sejtekben a plasztiszok osztódása is. A szemcsés citoplazmában gyengén differenciálódtak az organelumok. A mitokondriumok belső membránja igen kevés krisztát alakított ki.

Az etiolált hajtás levelein kifejlődött halvány sárga mirigyek nem választanak ki nektárt.

A növény első és második lomblevele ellátja asszimilátumokkal a fiatal, sötétben fejlődő hajtás leveleit. Az etiolált levelekben a kloroplasztiszok alig fejlett grána-rendszerűek.

A levél fotoszintézisének hiányában a hancsnedv mennyisége a fejlődés, növekedés és a növekedés lezáródása után sem "duzzad", a levélbe vezetett floem-nedv felhasználódik. Így a nyélből a nektáriumba futó edénynyalábok hancselemei valószínűleg egészen minimális, alacsony szénhidrát tartalmu folyadékot szállítanak, amely már kiválasztásra nem is kerül.

Néhány oszlopos epidermisz sejtben a jellegzetes csersav felhalmozódás megfigyelhető.

5. A nektár kiválasztása

5.1. Levél fejlődés és a nektár kiválasztás kapcsolata, a szekréció időtartama alatt kiválasztott nektár mennyiségi alakulása

A ricinus nektáriumai

A ricinus azon ritka növények közé tartozik, amelyeknél már a szikleveleken is megjelennek a nektáriumok. A szikleveleken kifejlődött egy vagy két nagyobb és több apró mirigy az embriógenézis folyamán létrejön, s a megzöldülés után éppugy választanak ki nektárt, mint a lombszevél nektáriumai.

A lombszevelek nyelén az alap és lemez közelében egy ill. két nagy mirigy alakul ki.

Megfigyeltem, hogy a nodusokon az 1.2. lombszevél eredésénél a leszáradt pálha levelek mentén apró, gombostüfej nagyságu nektáriumok szecernálnak 6-8 napon keresztül, maximális kiválasztásukkor 0,5 milligramm nektárt. Egymás mellett 1,2+1, 2+2, 3 mirigy jöhet létre.

A ricinus az eddigi megfigyelések alapján tipikusan extrafloralis levélmirigyeiről ismeretes.

Ezt cáfolja az, hogy a virágzati főtengeletről kiinduló kettős bogas virágzatok rövid nyelének eredésénél egy-egy vagy két-két gombostűfej alakú mirigy működik, emellett mind a porzós, mind a termős virágok rövid kocsányának bázisán egy-egy mirigyet találtam.

Lomblevelek kialakulása és a nektár- kiválasztás kapcsolata

Az 1.2. lomblevél rügyeinek kibontakozása után a kb. 2 cm hosszú levélkén a lemezhez közeli levélnyél mirigyek működni kezdenek, kb. 0,01 mg nektárt választanak ki.

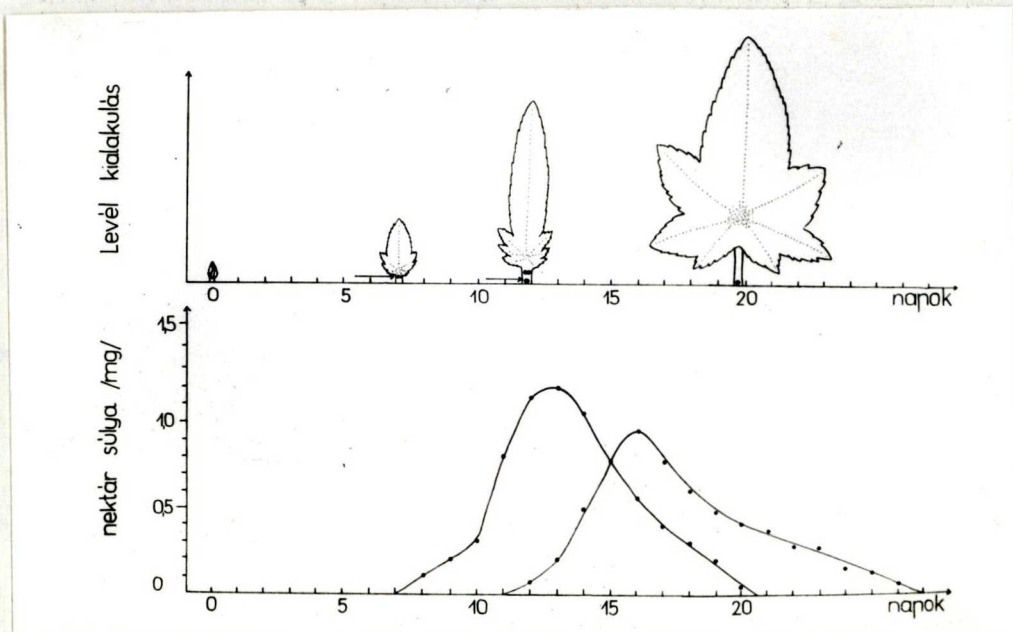
Ebben a differenciálódási állapotban /korban/ a levélke rövid nyelével még a szárhoz simul, nem hajlik el.

Az alsó mirigyek így teljesen a szárhoz nyomódnak, alig láthatók, nem termelnek nektárt.

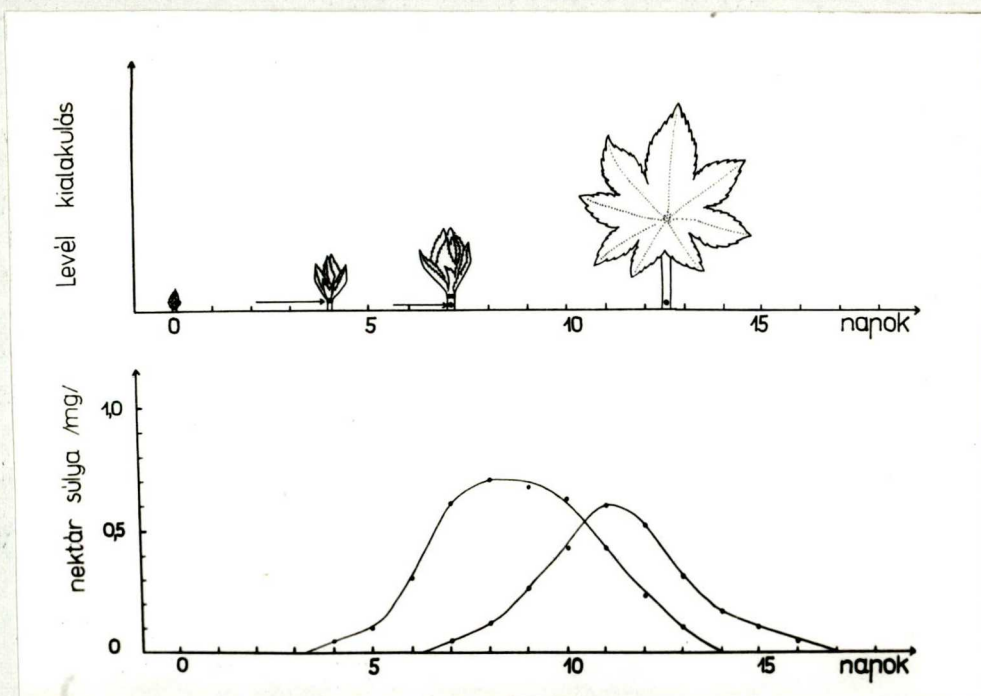
A következő napokon egyre nagyobb mennyiségű nektár válik ki a mirigy felszínén, a kiválasztás harmadik napján már 0,2-0,4 mg, átlagban 0,3 mg.

Majd hirtelen megugrik az egy nap alatt kiválasztott nektárcsepp súlya, s elkezdődik a maximális kiválasztási periódus, ami kb. 4 napon keresztül tart,

méréseim alapján 1,2-1,4 mg-ot választ ki egy mirigy.
A későbbiekben ez lassan redukálódik, s a 14. napon
leáll a szekréció.



9. ábra
1. 2. lombolevél



10. ábra
3. lombolevél

Ha az idő függvényében grafikusán ábrázoljuk a naponta termelt nektár mennyiségét /~~IX.~~10. ábra/, Gausz görbét kapunk. E görbék felvétele szükséges volt, mivel a kísérleteket olyan napokra kellett beállítani, amikor hozzávetőlegesen hasonló a kiválasztás intenzitása.

Ez az 1.2. lomblevélnél a szekréció 4. 5.-7. napjára tehető.

A levélnyél alsó mirigyeinek szekréciója a levél kb. 9 cm-es hosszának elérésekor kezdődik. Az alsó mirigy erősen asszimmetrikus görbét adva választ ki, a termelt legtöbb nektár azonban itt kevesebb, 0,8-0,9 mg körüli.

A felső mirigy maximális kiválasztási periódusában kezd el szecernálni az alsó mirigy.

A levél végleges nagyságának elérésekor azonban egyre csökken a kiválasztott nektár mennyiség, s egy hét múlva véglegesen befejeződik a szekréció. A mirigyek előregednek, s a sejtek ultrastrukturája megváltozik.

A harmadik, és az ezután fejlődő levelek nektáriumai rövidebb szekréciós periódussal rendelkeznek. A kiválasztott nektár mennyisége kevesebb, 0,70 mg-nál többet még a maximális kiválasztás idején sem termelnek.

A kísérletek zömét a harmadik, negyedik lomblevélen végeztem. Ennek az volt az oka, hogy a mérések alapján készített görbe szerint ezek a mirigyek a maximális kiválasztásuk négy-öt napja alatt kb. azonos mennyiségű nektárt szecernálnak, eltérően az 1. 2. lomblevéltől, ahol élesebb csúcsa volt a kiválasztási görbének.

Az adatokat 15-szöri ismétlés után vettem fel, az adott növénynevelési körülmények között e nektártermelési grafikon megbízhatónak mondható.

Végeredményben megállapítottam azt, hogy a szekréció nem a hordozó szerv növekedésének lezáródása idején következik be, hanem annál 7-8 nappal előbb.

5.2. A nektár kiválasztásának folyamata a finomszerkezeti adatok alapján

A nektárkiválasztás mechanizmusának kérdése már a múlt század végén felvetődött. Anyagcsere-élettani, hisztokémiai szövettani, kromatográfiás, ujabban elektronmikroszkópos és autoradiográfiás módszerekkel próbálják a szekréció folyamatát mindjobban feltárni. Azonban e szervekben végbemenő mechanizmusokról keveset tudunk.

Matile /1956/ véleménye szerint a mirigytevékenység a hordozó szerv kialakulása után lehetséges, és el képzelhető, hogy a növekedési hormon háztartása alá tartozik.

Vizsgálataim során figyelemmel követtem a levél kialakulás és a szekréció kapcsolatát.

A kondicionált körülmények között nevelt ricinus növény levelei tenyérnyi nagyságúra nőnek meg. A nektár szekréció viszont már a levél 2 cm-es hosszsága idején elkezdődik, tehát nem a levél növekedésének lezáródásakor. A másik figyelemre méltó tény az, hogy a kiválasztás a növekedés befejeződése után pár nappal leáll.

Ezek a megfigyelések némileg ellentmondanak a jelenleg elfogadott álláspontoknak, a ricinus extrafloralis mirigyére vonatkozóan.

Matile vizsgálatai azt mutatták, hogy a mirigy csak a levél végleges kialakulása után szekretálhat, amikor az auxin koncentrációja minimálisra csökken, részben inaktiválódik vagy ki sem mutatható.

Auxin tartalmi méréseket nem végeztem a levélen, de a ricinus 2 cm-es leveleiben, a levél fejlődésének e stádiumában a növekedés szabályozó anyagok koncentrációja még magas /Varga Magdolna szóbeli közlése alapján/.

Elméleti megfontolás szerint nem tartom valószínűnek, hogy a mirigy kiválasztásának beindulását, megszűnését egyedül a levél szénhidrát transzportjának, mennyiségének megváltozása okozza. A levél kifejezett állapotában az asszimiláták a hajtáscsucs és gyökér felé szállítódnak - a levélnyélen keresztül igen intenzív szervesanyag transzport megy végbe. Ugyanekkor a mirigy kiválasztása befejeződik, holott a levélből induló háncsnedv transzportnak a nektáriumba is kell szállítani floem-nedvet a leágazó hánccselemen keresztül. Ezek szerint a hormonális szabályozás e periódusban már gátolja a nektár kiválasztást, a cukorátalakítást.

Véleményünk szerint a nektáriumok funkcionálása hormonális reguláció alatt áll. Így elsősorban gondolunk az auxinra, amelynek egy bizonyos koncentráció tartománya pl. indukálhatja a kiválasztást, a glanduláris szövet floem-nedv átalakító tevékenységét.

Csupán a floem-nedv levélnyélben vezetődő mennyiségének emelkedése esetleg indokolhatja a kiválasztás elindulását, de a szekréció befejeztét nem.

A kiválasztás megszűnése mindenképpen egy hormon gátló hatásának eredménye.

Mindezek alapján feltételezzük, hogy a mirigy felé vezetődő háncsnedv asszimilátáinak közvetlen szere-

pe van a szekrécióban, de: a kiválasztás időtartamát /kezdetét és megszűnését/, a kiválasztott szénhidrátok mennyiségét a levél hormonrendszere szabályozza. A levél reguláló hatását a hozzátartozó mirigyekre az edénynyalábokon, főként a hánccselemlen keresztül fejti ki.

A továbbiakban mirigyek szerkezete, sejtjeinek ultrastrukturája alapján értékelem a ricinus extraflorális mirigyeinek kiválasztási mechanizmusát.

A mirigy parenchymájába a levélnyélből szállítóelemek futnak. A nagyszámu faelemet oldalról hánccselemek kísérik.

Az edénynyalábok a glanduláris szövet irányába futnak, közelében elágaznak. A trachea, tracheida kötegek faparenchymában folytatódnak, a hánccsrész végágai a glanduláris szövetig haladnak.

A hánccselemek a vékony plazmabélés és belső nagy vakuolumuk alapján jellemezhetők /XVIII.tábla 1.,3./.

Plazmodezmák csak a laterális falakban alakulnak ki. A citoplazma e laterális falak mellett teljesen elvékonyodik, benne a plazmalemmával párhuzamosan ER halad. Helyenként egy-egy organeliumot kö-

rülvéve kidomborodik a plazma. A központi vakuolumba kisebb-nagyobb citoplazmatikus vezikulumok olvadnak, egy részük homogén tartalmat ürít abba, néha a vezikulum membránját megtartva foglalódik a nagy vakuolumba.

A hánccselemek multivezikuláris strukturái vezikulumokat, vagy myelin-figura szerű membrán feltekeredéseket tartalmaznak /XVIII. tábla 1.kép/. E lomaszomák külső fala kettős membrán, tehát feltehetőleg a vezikulum komplexeket a citoplazmában egy ER vette körül. A körülvevő membránon belül egyszerű unit membrán és kettős membrán falu vezikulumok, duzzadt retikulum elemek találhatók, és 5-6 szorosan egymáshoz tapadó retikulum körülveheti a vezikulumokat.

A unit membrán határolta Golgi vagy ER eredetű kisebb vezikulumok homogén szürke festődésű anyaggal vannak teli. A felhalmozott anyag elektronszórása alapján szénhidrát /XVIII. tábla 2./. A nagyobb vezikulumok kettős faluak, szemcsés tartalommal, amelyek úgy keletkezhetnek, hogy egy retikulum darab körülfogott egy citoplazma területet, ahol anyagkiválasztás történt.

A multivezikuláris testek a vakuolumokban is megfigyelhetők, tehát citoplazmatikus membrán eredetűk

után végighaladnak a sejt vakuolumában, majd a citoplazmát elérve belenyomódnak s a plazmalemmával asszociálva tartalmukat átűritik a másik sejtbe.

A hánccselemek közötti folyadéktranszportot megfigyeléseim alapján tehát multivezikuláris struktúrák végzik.

A floem-nedvben szállított anyagok nagy részét, 10-25 %-ban cukrok alkotják. A nektáriumba vezetett floem-nedv cukra Vansel /1940/ szerint egyedül szacharoz, amely azonban foszfátészter szállító formában is szóba jöhet.

A rostacsövekben szállított "prenectar" a vékony laterális falon keresztül a parenchyma sejtbe jut.

A XVIII. tábla 3. képén látható a hánccselemben egy lomaszóma, amely a plazmalemmával asszociál. A szomszédos sejt a glanduláris szövet egyik sejtje.

A plazmodezma csoportok jelenléte alapján a szállítás protoplazmatikus úton történhet, vagyis a víz és a benne oldott cukrok a nyalábok floem végződéseiből közvetlenül a kiválasztó sejt protoplazmájába kerülnek.

A parenchyma sejtek között is következtetni lehet anyagtranszportra /XIX. tábla 3./.

Ezekben a multivezikuláris struktúrákban azonban már szerkezeti elváltozások jelei mutatkoznak.

apróbb, nagyobb intravakuoláris vezikulumokat tartalmaznak, duzzadt retikulumokat. A myelin-figura szerű membrán elrendeződés felbomlott, a retikulum elemek meggörbült, hosszú lapos hólyagokat alkotnak.

A XIX. tábla 2. képén egy fejlett lomaszóma mellett egy új kialakulása látható. A külső membrán, amelyen belül még csak néhány vezikulum van, egybeolvad egy kitágult ER-mal, amely vagy tartalmát önti a strukturába, vagy egészében belefoglalódik.

E lomaszómák vándorlásának egyes lépéseit mutatja a XIX. tábla. Megjelennek a citoplazmában, ahol kialakulásuk is végbemehet, a plazmalemmával asszociálódva, látható citoplazmából vakuólumba való leválasztódásuk.

A parenchymában feltehetően csak a prenectar szállítási folyamata játszódik le, fermentatív átalakítási reakciók nem.

Az intenzív folyadéktranszport igen energiaszármazékos folyamat, amelyhez az energiát a mitokondriumok illetve a kloroplasztiszok biztosítják. A nektáriumokban egyedül a parenchyma sejtekben fejlett lamella rendszerűek a kloroplasztiszok.

Mobilizált keményítőtartalmuk a nektár oldható

szénhidrát tartalmát gazdagítja.

A parenchymából és a rostacsövekből az apró sejtű glanduláris szövetbe vezetődik az átalakítandó nedv.

Ennek a szövettájnak tulajdonítják a floemnedv átlakítását, kiválasztását.

A nektár nem tiszta floem folyadék, összetételük erősen különbözik. A nektárban dominálnak a monoszaharidok, a floemben a diszaharidok.

A nektárkiválasztás mechanizmusára vonatkozó elképzelések jelenleg több irányúnak. Nem tisztázott az a fontos kérdés, hogy a cukrok fermentatív átalakítása és a nektár transzport melyik sejtorganeliumhoz kötődik.

A szerzők egy része a granulokrin transzport mellett foglal állást, mások a molekuláris transzportot fogadják el.

Eymé 1966-ban florális nektáriumokat vizsgálva megállapítja, hogy ezen sejtek jellemző vonása a membránhólyagok jelenléte.

A nektarogén sejtekben az eddigi tanulmányok a jól fejlett ER jelenlétét jelzik, a szekréció periódusában. Mercer and Rathgeber /1962/, Schnepf /1964, 1972/, és Fahn /1970, 1973/, azt a lehetőséget vetették fel, hogy az ER eredetű vezikulumok

részt vesznek a cukor transzportban. Mégpedig a nektár a retikulum hólyagok segítségével választódik ki fordított pinocitózis útján. A retikulum elemeiből levált nektár tartalmu hólyagocskák a plazmalemma felé vándorolnak, s ott kiürítik tartalmukat.

Eymé a *Ranunculus* nektarogén sejtjeiben magas Golgi aktivitást észlelt, a nektárkiválasztásban a Golgi és retikulum hólyagoknak szerepet tulajdonít.

Az előző két hipotézis javasolja a granulokrin transzportot és feltételezi, hogy a nektárcukrok a vízzel együtt haladnak.

Az elképzelések másik iránya a molekuláris uton történő transzport. Schnepf /1964 a,b; 1972./ megfigyelései során arra az eredményre jutott, hogy a plazmalemmában olyan fermentek és carrierek lokalizálódnak, amelyek a membránon keresztül segítik a cukormolekula transzportját. Elképzelése szerint a cukor és víz külön transzportálódik.

Ziegler /1955, 1966/ vizsgálatai szerint a nektár a glanduláris szövet sejtjei között a plazmodezmákon keresztül haladva közvetlenül keresztül megy a citoplazmán. Eszerint a plazma állandóan átmosódna nagy mennyiségű nektárral, ami nem valószínű.

Vasziljev /1969, 1971/ elképzelései merőben különböznek az előzőektől. Véleménye szerint a sejtek

protoplazmája nem vesz közvetlenül részt a nektár nagy részének transzportjában. Az átalakulandó floem-nedv a szabad térben /sejtfal/ passzívan mosog a kiválasztó felület felé, a nektár mennyiség bizonyos része pedig aktiv transzporttal halad a kiválasztó sejtek protoplazmájában.

A ricinus glanduláris szöveti sejtjeit más fajektól eltérően a retikulum szegénység jellemzi. Szinte minden eddig vizsgált mirigynél az ER erős fejlettségéről, néha hiperaktivitásáról számolnak be, a ricinusnál viszont csak az epidermisz sejtekben mutatnak magas aktivitást.

A glanduláris szövet domináló organeliumai a mitokondriumok. A perifériás citoplazmában a Golgi nagy számú hólyagot produkál, valószínű, hogy a nektártranszportban szerepük jelentős.

A ricinus extrafloralis nektáriumának glanduláris szövetében a folyadék transzport és a fermentatív átalakítás a lomaszómák funkciója.

A parenchyma sejtekből a lomaszómák a glanduláris szövet sejtjeibe szállítják a prenektárt. A XIX. tábla 1. képén jól látható struktúra bizonyítja, amint, a glanduláris sejtbe áttranszportálódik a floem folyadék, és az apró kis vezikulumok

megjelennek a szomszédos plazmalemma alatt.

A lomaszómák vezikulumai az átalakítatlan floemnedvet tartalmazzák, amelyben még a reabszorpcióra kerülő anyagok is jelen vannak. Feltételezésünk szerint e képződményen belül megy végbe a fermentatív átalakítás, ahol a főként szaharóz tartalmu nedv a ricinus nektárjára jellemző összetételű cukros folyadékká alakul. A lomaszómák reakció közelségben vannak a mitokondriumokkal /XX. tábla 3./, amelyek a folyamat energiaszükségleteit szolgáltatathatják. Az ER és a lomaszómák szoros kapcsolata is megfigyelhető. Az ER lumenében tartalmazza a reakciókhoz szükséges enzimeket, s a lomaszómákkal direkt kapcsolatba kerül. Membránja fuzionál a lomaszóma külső membránjával, s az enzim tartalom vagy szabadon, vagy membránnal körülvéve halad be az intravakuoláris vezikulumok közé.

A glanduláris sejtek lomaszómái térbelileg közel helyezkednek el a Golgihoz is /XX. tábla 2./, szénhidrát felhalmozó hólyagai befoglalódnak a képződményekbe.

A kis vezikulumok egymással egyesülnek, s az enzimreakciók lefolyása után a vezikulum rendszer tovább halad a felszín felé, plazmodezmákon át.

A plazmodezmán keresztül történő intracelluláris transzport valószínű, hogy molekuláris úton történik. A vezikulumok felnyílnak /XX. tábla 1./, tartalmukat beleöntik a plazmodezma dezmotubulus és centrális pálca közti üregébe.

A folyadék transzport a dezmotubulust felépítő alegységeken haladhat előre. Vezikulumok áthaladása még összenyomódott formában is elképzelhetetlen, mivel a centrális pálca és a dezmotubulus 80 Å széles teret zár közre /Robards, 1968/.

A lomaszómális nektár transzport mellett még egy tény szól.

Egyik legelfogadottabb hipotézis, hogy működésük a sejtfalszintézissel kapcsolatos, precursorkat szállít. /Marchant and Roberts, 1968; Wilsensach and Kesel, 1965; Marchant, 1967; Campbell, 1969; Hughes and Bisalputra, 1970/.

A kifejtett szecernáló mirigyekben azonban a lomaszómáknak sejtfal gyarapító szerepe nem lehet, mivel a szekréció periódusában /kb. 14 nap/ lényeges sejtfalképzési folyamatok nem játszódnak le.

Ezenkívül egy minimális falgyarapító folyamat-hoz nem tartjuk szükségesnek a lomaszómák ilyen jelentős térfogattal való részvételét és vándorlását azokban a sejtekben, amelyekben az adott idő-

szak fő funkciója a fermentatív átalakítás és szállítás. A kiválasztást végző sejtekben jelenlétüket nem észleltem.

További problémát a nektár kiválasztása, felületre jutása okozza.

A kiválasztó felületet képező oszlopcsepidermisz sejteket vastag kutikula borítja. Ritkán megfigyelhetők kis dendritszerű sejtfal beágazások a kutikulába, de nem ektodezmális szerkezetről van szó, nem kutikuláris csatornákon keresztül jut felszínre a nektár.

Az epidermisz sejtek ultrastrukturáját, organelumait tekintve semmi utbaigazító jelet nem észleltem a transzportot, kiválasztást illetően.

A sejtek falának vizsgálata azonban érdekes szerkezetet mutat. Az oszlopos sejtek felfelé futó falában és a kutikula alatt jellegzetes üregrendszer alakul ki. Az üregezettség a középlemez környékén a legnagyobb mérvű, a plazmalemma felé haladva ritkul. A sejtfal kereszt- és hosszmetzeti felvételei világosan mutatják, hogy a felszín felé irányuló tubulusok haladnak, az epidermisz sejtek falában.

Nemcsak ez a felfelé haladó csöves üregrendszer jellemzi az epidermisz sejteket. Az epidermisz sejtek és a kutikula nem áll szoros kapcsolatban. A teljes

kutikula borítás alatt összefüggő üregrendszer van. E struktúra a sejtek felszíni falainak érintkezésénél igen fejlett, az üregek nagyobbak, és csoportokban rendeződnek.

Ez az üregrendszer feltehetően a felfelé haladó nektár járata, ill. annak a kutikula alatti gyűjtőhelyéül szolgál.

Ezt a feltevést alátámasztja, hogy a tubulusokban közepesen festődő anyag halmozódik fel, az elektronszórás erőssége alapján szénhidrát lehet.

Valamint megelőző szövettani vizsgálatainknál az epidermisz sejtek között Chrysoidines festés után kis vékony csatornákat észleltünk.

Ezek alapján a glanduláris szövetben képződött nektár a lomaszómák transzportja útján eljut az epidermisz sejtekig. Itt a lomaszómák a plazmalemmával való fuzionálás után kiöntik tartalmukat. A transzport további útja azonban nem sejten belüli, hanem a sejtfal csövein keresztül történik.

A kiválasztott cukros folyadék a kutikula alatti üregrendszerben összegyűlik, majd a nektár belső nyomása miatt elválik a kutikula a sejtfaltól, később felreped és a kiömlő nektár nagy cseppben gyűlik össze a mirigy felületén.

V. Összefoglalás

Vizsgálataim során a ricinus nektárium sejtjeinek ultrasztrukturáját, a nektárkiválasztás folyamatát valamint a levél és a mirigy nektárszekrécióra gyakorolt fotoszintetikus hatását tanulmányoztam. A vizsgálatokat kondicionál körülmények között hat hétig nevelt ricinus növényeken végeztem.

Az eredmények az alábbiakban foglalhatók össze:

1. A ricinus extrafloralis nektárium sejtjeinek ultrastruktúrája

1.1. A glanduláris szövet sejtjeiben a granuláris ER gyengén fejlett. Néhány sejt citoplazmájában jellegzetes tubuláris felépítésű álkristályos szerkezetű struktúrát találtunk, amelyek az ER-mal szoros kapcsolatban állnak. Domináló organellek a mitokondriumok. A kiválasztás periódusában a sejtekben nagy térfogatú ER és mitokondriumokkal reakcióközelben lokalizálódó lomaszómák vannak. Arra lehet következtetni, hogy élénk energia- és folyadéktranszport megy végbe e sejtekben, funkciót illetően. A sejtek között minden irányban plazmodesma csoportok biztosítanak összeköttetést.

1.2. A nektárim parenchymában a citoplazma keskeny réteget formál a sejtfal mentén. Peroxiszómák a kiválasztás periódusában csak ebben a szövettájban jelennek meg, az ultrastruktúra adatok a fotorespirációban való közreműködésükre utalnak.

A transzportáló lomaszómák Golgi vagy ER eredetű vezikulumai között teljes retikulum ciszternák befoglalása igen gyakori.

1.3. Az epidermisz sejtek vakuolizáltak és organelumokban igen gazdagok. Az ER magas aktivitást mutat, ciszternái párhuzamos elrendeződésűek a sejt hossztengegyének irányában.

A sejtek egy része csersavat választ ki. A periférikus citoplazmában ER eredetű feltekeredő membránrendszerek képződnek. A membrán minden oldalról erősen ozmiofil anyagot választ ki, eleinte apró cseppekben, majd a cseranyag egyre jobban kitölti a membránok közrefogta teret. A képző membrántekevény belső elemi felemészthetők, s a legkülső membrán mint burok veszi körül a kiválasztott cseranyagot.

Az epidermisz sejtek felfelé futó falaiban jellegzetes csöves üregrendszer van. E tubulusok a középlemez vonalán csoportosan, sűrűn futnak, a plazmalemma felé haladva az üregezettség kisebb mérvű. Az epidermiszsejtek és a kutikula nem áll szoros kapcsolatban.

A teljes kutikula borítás alatti összefüggő üregrendszerben közepesen festődő anyag halmozódik fel. Elektronoszórása azonos a szénhidrátszállítást végző lomaszómák vezikulumaiban felhalmozott anyagéval.

2. A nektárium sejtek kloroplasztiszainak ultrastrukturája

2.1. A glanduláris szövetben a deformálódott 3-4 μ méretű kloroplasztiszokban a sztroma thylakoidokkal való ellátottság minimális, a gránumok részesedési aránya a plasztisz hosszsz metszeti területéből 10-15 %.

A gránumokat 2-4 thylakoid alkotja. Keményítőszemek a kiválasztás idején sem képződnek. A plasztiszok fő jellemvonása a nagyszámú periférikus thylakoid. E szövetből láthatóan nem tipikusan fotoszintetizáló szövet.

2.2. A parenchyma 8 μ nagyságú kloroplasztiszai-ban a gránumokat 6-12 vezikulum alkotja. A gránumok részesedési aránya a plasztisz területéből 40 % körüli. Egyedül ebben a szövetben folyik élénk keményítőszintézis.

3. A levél és nektárium fotoszintetikus tevékenységének hatása a mirigy működésére

3.1. A sztaniol hüvellyel fedett mirigyek plasztiszaiban destrukciós folyamatok játszódnak le: a

thylakoidok fragmentálódnak, megduzzadnak, valószínűleg a grána thylakoidok belső terében a matrix hidrattáltsági foka nő. A nektáriumokból kivont pigmentek mennyiségi meghatározása azt mutatja, hogy a mirigyek össz-klorofill tartalma, elsősorban a kl_a 50 %-kal csökkent fedés hatására. A nektár oldható szénhidrát tartalma a fedést követő napokon intenzíven, csaknem felére csökken, a további napokon lényegesen nem változik.

A parenchyma kloroplasztiszai tehát részt vesznek a nektár szénhidrát tartalmának gyarapításában.

3.2. A mirigy maximális kiválasztó periódusában a levél sztaniol zacskóval történő fedése a nektár oldható szénhidrát tartalmának folyamatos, azonos mértékű csökkenését idézi elő. A nektár mennyisége a fedés első napján ugrászerűen lecsökkent. A nektárium oldható szénhidrát tartalma a kezelés időtartama alatt fokozatosan redukálódik, a kloroplasztiszokban a keményítőszemcsék mobilizálódnak. A fedés ötödik napján a kiválasztás befejeződik.

4. A nektárkiválasztás és strukturális alapjai

4.1. A ricinus szik és lombleveleinek mirigyein kívül a nodusokon, a virágzati főtengelyről kiinduló

kettős bogas virágzatok rövid nyelének eredésénél és a virágok rövid kocsányának bázisán is fejlődnek mirigyek. A nektáriumok a hordozó szerv növekedés lezáródásánál 7-8 nappal előbb kezdenek kiválasztani. A levéllemezhez közeli mirigyek maximális kiválasztási periódusában a nyél alsó mirigye is elkezd a szekréciót. A szekréció periódusában a naponta termelt nektár mennyisége közelítőleg Gausz görbét ad.

4.2. A floem-nedv és nektártranszport a sejtek között granulokrin folyamat, amelyet lomaszómák végeznek. A háncelemekben a floem-nedv transzportját végzik a glanduláris szövet felől, a parenchymából pedig az ott felhalmozódó szénhidrátokat szállítják. A transzport plazmodezmákon keresztül történik. Feltetelezzük, hogy e képződményeken belül megy végbe a fermentatív átalakítás, ahol a főként szaharóz tartalmu nedv a ricinus nektárjára jellemző összetételű cukros folyadékká alakul.

A nektár felületre jutása az epidermisz sejtek felfelé futó falainak tubulusos üregrendszerén keresztül történik. A nektár a teljes kutikula borítás alatti üregrendszerben gyűlik, halmozódik fel, majd a folyadék belső nyomása miatt a kutikula elválik a sejtfaltól, felreped s a felületen nagy cseppekben kiválik a nektár.

Ezuton mondok köszönetet Dr.Horváth Imre tanszék-vezető egyetemi tanárnak áldozatos szakmai és gyakorlati irányításáért, valamint hogy lehetőséget adott disszertációm elkészítéséhez.

Köszönöm Dr.Gulyás Sándor egyetemi docensnek az előtanulmányokban nyújtott szakmai és gyakorlati segítségét.

Külön köszönettel tartozom Hertelendy Zsoltné laboránsnak, aki a vizsgálatok elvégzésében nélkülözhetetlen segítséget nyújtott és Zsebik Pál elektrotechnikusnak az elektronmikroszkóp lelkiismeretes karbantartásáért.

Ezenkívül a SZOTE Biokémiai Intézet Elektronmikroszkópos Laboratórium dolgozóinak, valamint a Szege-di Biológiai Központ Biofizikai Intézet Elektronmikroszkópos Laboratórium kutató csoportjának, akik segítséget nyújtottak a vizsgálatok gyakorlati megoldásában.

VI. IRODALOM

Agthe, C./1951/: Über die physiologische Herkunft des Pflanzennektars. Der. Schweizer. Bot. Ges 61.

Anikushin, N. F./1971/: Development of cotyledon chloroplasts in *Picea excelsa* Link in the light and dark. BOT ZH 56/11/: 1687-1689.

Barbareschi, D., G. P. Longo, O. Servettaz, T. Zulian and C. P. Longo/1974/: Citrate Synthetase in Mitochondria and Glyoxysomes of Maize Scutellum. Pl. Physiol. 33, 802-807.

Barbier, E./1956/: Investigation on nectar concentration. XVI. Int. Beokcep. Congr. Prelim. Sci. Meet.

Barckhaus, R./1973/: Multivesikuläre Strukturen und Zellwandsynthese bei *Psilotum triquetrum* Sw. Ber. DT SCH BOT GES 85 /5/6/: 229-238.

Barton, R./1965/: An unusual organelle in peripheral cytoplasm of *Chara* cells. Nature 205, 21.
- Electron microscope studies on surface activity in cells of *Chara vulgaris*. Planta/Berl./66, 95-105.

Behrens, W. I./1879/: Die Nektarien der Blüten. Anatomisch physiologische Untersuchungen. Flora /Jena/.

Beutler, R./1930/: Biologisch-Chemische Untersuchungen an Nektar von Immenblumen. Z. vergl. Physiol.

- /1953/: Nectar. Bee World. 34. 6-8, 106-116, 128-136, 156-162.

- Beutler, R./1929/: Biologische Beobachtungen über die Zusammensetzung des Blütennektars. Sitzber. Ges. Morf. Phys. München. 39. 41-48.
- Bieglmayer, C. and H. Ruis/1974/: Cytochemical localization of Catalase Activity in Glyoxisomes from Castor Bean Endosperm. Pl. Physiol. 53, 276-278.
- Bobak, M./1972/: Studies on the cell wall formation and on the participation of the membrane systems of the cell in the process. Acta Fac. Rerum. Nat. Univ. Comenianae Physiol. Plant. 5: 1-14.
- /1971/: The role of Golgi apparatus in the cell wall formation in root cells of *Vicia faba*. Acta Fac. Rerum. Nat. Univ. Comenianae. Phys. Plant. 3. 127-135.
- Bosi, G./1973/: A rapid method of determination by gas chromatography of flower nectar sugars techniques for removing the nectar and preparation of trimethylsilane ethers in presence of water. A PIDOLOGIE 4/1: 57-64.
- Bowes, B. G./1969/: The fine structure of wall modifications and associated structures in callus tissue of *Andrographis paniculata* Nees. New Phytol. 68: 619-626.
- Böhmker, M./1917/: Beiträge zur Kenntnis der floralen und extrafloralen Nektarien. Beih. Bot.
- Brovchenko, M. I. and N. A. Ryabushkina/1972/: Possible coupling between sugar transfer from mesophyll cells into free space with energy of photophosphorylation. Fiziol. Rast. 19/5: 945-950.

- Brown, H.D./1959/: Effects Anthirrinum maius of respiratory inhibitors upon nectar secretion in Anthirrinum. Bull. Torrey. Bot. Club.
- Brushaber, J.A. and S.F. Jenkins/1971/: Lomasomes and vesicles in Poria monticola. Can. J. Bot. 49: 2075-2079.
- Charnowsky, C./1952/: Untersuchungen zur Frage der Nektarabsonderung. Arch. für Geflügelnzucht und Kleintierkunde.
- Cole, K. and Shu-Chang Lin/1970/: Plasmalemmasomes in sporelings of the brown alga Petalonia debilis. Canad. J. Bot. 48, 265-268.
- Copeland, D.E./1967/: A study of salt secreting cells in the brine shrimp/Artemia salina/. Protoplasma/Wien/63, 363-384.
- Coulomb, P., C. Coulomb and J. Coulon/1972/: The origin and functions of the phytolysosomes in the radicular meristem of the squash/Cucurbita pepo L./: I. Origin of the phytolysosomes: Endoplasmic reticulum - dictyosomes - phytolysosomes interrelationships. Microsc./Paris/13/2/: 263-280.
- Cran, D.G. and J.V. Possingham/1974/: Plastid Thylakoid Formation. Ann. Bot. 38, 843-847.
- Crawley, J./1965/: A cytoplasmic organelle associated with the cell wall of Chara and Nitella. Nature 205: 200-201.
- Cuncha, C./1937/: Sur l'origine mitochondriale de la secretion nectarifera chez Ricinus communis L. C.R. Soc. Biol. Paris.

- Daumann, E./1930/: Das Blütennektarium von *Magnolia* und die Futterkörper in der Blüte von *Calycantus*. *Planta* 11, 108-116.
- Delphino, F./1886/: Rapporto tra inselti e netterii estranuziale in alcune piante. *Mem. Acad. Sci. Bologna*.
- Dexheimer, J./1972/: Some ultrastructural aspects of mucilage secretion by the digestive glands of *Drosera rotundifolia* L. C R HERB SEANCES ACAD SCI SER D SCI NAT 275/18/: 1983-1986.
- Dobberstein, B. and O. Kiermayer/1972/: The occurrence of a special type of Golgi-vesicles during secondary wall formation in *Micrasterias denticulata* Breb. *Protoplasma* 75/1/2/: 185-194.
- Dodge, J.D. and G.B. Lawes/1972/: Some effects of the Herbicide Haloxydine on the Structure and Development of Chloroplasts. *Ann. Bot.* 36, 315-23.
- Dumas, C./1973/: Contribution to stigma cytophysiology: I. The observed stages during glandular process of Oleaceae: *Forsythia intermedia* Zabel. *Z. Pflanzenphysiol.* 69/1/: 35-54.
- Dunaeva, S.E./1973/: Ultrastructural characteristics of chloroplasts in plants with various pathways of carbon dioxide photoassimilation. *TSITOLOGIYA* 14/9/: 1069-1075.
- Echlin, P., Godwin, H., Chapman, B. and Angold, R./1966/: The fine structure of polyvesicular bodies associated with the cell walls in the developing anthers of *Ipomoea purpurea* L./Roth/. *Sixth. Int. Congr. Electron Microsc.*, Kyoto. pp. 317-318.

- Edwards, M.R./1962/: Plasmalemma and plasmalemmasomes of *Listeria monocytogenes*. Eight Int. Congr. Microbiol., Montreal. p.31.
- Ehrlich, M., J. Schafer and H. Ehrlich/1968/: Lomasomes in wheat leaves infected by *Puccinia graminis* and *P. recondita*. Can. J. Bot. 46:17-20.
- Esau, K., Cheadle, V.I. and Gill, R.H./1966/: Cytology of differentiating tracheary elements. II. Structures associated with cell surfaces. Amer. J. Bot. 53, 765-711.
- Eymé, J./1966a/: Infrastructure des cellules nectarigènes de *Diplotaxis erucoides* D.C., *Helleborus niger* L. et *H. foetidus* L. C.R. Acad. Sci./Paris/ 262, 1629-1632.
- Eymé, J./1966b/: Infrastructure des constituents cellulaires des tissus excréteurs de nectaries floraux. J. Microsc. 5, 46a.
- Eymé, J./1967/: Nouvelles observation sur l'infrastructure de tissus nectarigènes floraux. Le Botaniste 50, 169-183.
- Fahn, A. and Rachmilevitz, T./1970/: Ultrastructure and nectar secretion in *Lonicera japonica*. In New Research in Plant Anatomy. Suppl. J. Linn. Soc. pp. 51-56. Ed. N.K.B. Robson, D.F. Cutler and M. Gregory, Academic Press, London.
- Feldhofen, E./1933/: Beiträge zur physiologischen Anatomie der nuptialen Nektarien aus den Reihen der Dikotylen. München. Diss.
- Figier, J./1968/: Localisation infrastructurale de la phosphomonoesterase acide dans la stipule de *Vicia faba* L. au niveau du nectaire. Planta, 83, 1: 60-79.

- Figier, J./1972/: Infrastructural study of petiolar glands of *Impatiens holstii*. BOTANISTE 55/1-6/: 311-338.
- Figier, J./1972/: The cytosomes in the stipular nectary *Vicia faba* L. and in the petiolar gland of *Mercurialis annua* L.: Infrastructural, cytochemical and autoradiographic study. BOTANISTE 55/1-6/: 289-310.
- Figier, J./1972/: Electron microscopic localization of acid phosphatase in the petiolar glands of *Impatiens holstii*. Possible roles of this enzyme in the secretory processes. *Planta/Berl.*/108/3/: 215-226.
- Filarszky, N./1911/: *Növénymorfológia*. Budapest.
- Findlay, N. and Mercer, F.V./1971/: Nectar production in *Abutilon*. II. Submicroscopic structure of the nectary. *Aust. J. Biol. Sci.* 24, 657-64.
- Fowke, L.C. and G. Setterfield/1969/: Multivesicular structures and cell wall growth. *Can. J. Bot.* 47: 1873-1877.
- Frackowiak, B./1971/: The structure and function of chloroplast membranes. *POSTEPEY BIOCHEM* 17/2/: 235-248.
- Freeman, T./1973/: Developmental anatomy of epidermal and mesophyll chloroplasts in *Opuntia basilaris* leaves. *Amer. J. Bot.* 60/1/: 89-91.
- Frederick, S.E., E.H. Newcomb, E.L. Virgil and W.P. Wergin/1968/: Fine structural characterization of plant microbodies. *Planta*. 81, 3: 229-252.
- Frei, E./1955/: Die Innervierung der floralen Nektarien dikotyler Pflanzenfamilien. *Ber. Schweiz. Bot.*
- Frey-Wyssling, A./1933/: Über die physiologische Bedeutung der extrafloralen Nektarien von *Hevea brasiliensis*. *Müll. Ber. Schweiz. Bot.*

- Frey-Wyssling, A./1935/: Stoffausscheidung der höheren Pflanzen. Berlin.
- Frey-Wyssling, A.-Agthe, C./1950/: Nectar ist ausgeschiedener phloem saft. Verh. Schweiz. Naturforsch.
- Frey-Wyssling, A.-Zimmermann, M.-Maurizio, A./1954/: Über den enzymatischen Zuckerumbau in Nektarien. Exper.
- Friend, D.S./1969/: Cytochemical staining of multivesicular body and Golgi vesicles; J. Cell Biol. 41, 269.
- Geraszimova-Navasina R.N./1966/: Jisso ob odnoj vozmozsnoj biologiceseszkoi funkcii nektarnikov. Bot. Zsurnal 12: 1748-1750.
- Gruber, P.J., W.M. Becker and E.H. Newcomb/1973/: The development of microbodies and peroxisomal enzymes in greening bean leaves. J. Cell Biol. 56/2/: 500-518.
- Gulyás, S.-Pesti, J./1966/: Angaben zur Anatomie der Nektarien der Centaureae. Acta Biol. Szeged.
- Gulyás, S./1967/: Zusammenhang zwischen Struktur und Produktion in den Nektarien einiger Labium-Arten. Acta Biol. Szeged.
- Gulyás, S./1968/: Szerkezet és produkció kapcsolata a Labiatae nektáriumokban. Kandidátusi Ért.
- Hasler, A.-Maurizio, A./1950/: Über die Einflüsse verschiedener Nährstoffe auf Blütenansatz, Nektarsecretion und Samenertag von honiggebenden Pflanzen, speziell von Sommerraps. Schweiz. Landw.
- Hatch, M.D. and Glaszton, K.T./1964/: Direct Evidence for Translocation of Sucrose in Sugarcane Leaves and Stems. Plant. Physiol. 39/2/: 180-184.
- Haupt, H./1902/: Zur Secretionsmechanik der extrafloralen Nektarien, Flora/Jena/.

- Hazslinszky, B./1955/: Mérgező mézek. Méhészet, 5.
- Heinrich, G./1972/: The fine structure of lamellar inclusions in the nuclei of nectary gland cells in *Catalpa bungei*. *Planta/Berl.*/105/2/: 174-180.
- Heise, K.P. and G. Jacobi/1973/: Comparative studies on the lipid composition of etioplasts and chloroplasts from *Pisum* and of chloroplasts from an Aurea mutant of *Nicotiana*. *Planta/Berl.*/111/2/: 137-148.
- Helder, R.J./1958/: The excretion of carbohydrates/nectaries/. *Encycl. of Plant. Physiol.*
- Hinchman, R.R./1972/: The ultrastructural morphology and ontogeny of oat coleoptile plastids. *Amer. J. Bot.* 59/8/: 805-817.
- Hodge, A.J., J.D. McLean and F.V. Mercer/1956/: A possible mechanism for the morphogenesis of lamellar systems in plants. *J. Biochem. Biophys. Cytol.* 2: 597-608.
- Hughes, G.C. and A.A. Bisalputra/1970/: Ultrastructure of Hyphomycetes. *Conidium ontogeny in Peziza ostracoderma*. *Can. J. Bot.* 48: 361-366.
- Hughes, A.P. and K.E. Cockshull/1972/: Further Effects of Light Intensity, Carbon Dioxide Concentration and Day Temperature on the Growth of *Chrysanthemum morifolium* cv. Bright Golden Anne in Controlled Environments. *Ann. Bot.* 36, 533-50.
- Jackson, W.R. and R.J. Volk/1970/: Photorespiration. *A. Rev. Pl. Physiol.* 21, 381-432.
- Juhász, G.D., B. Dános and N. Rakován/1970/: Light and electron microscopic study of tannin containing cells in reproductive organs of *Cornus* species. *Ann. Univ. Sci. Budapest Rolando Eötvös Nominatae Sect. Biol.* 12: 157-161.

- Juniper, B.E. and G. Pask/1973/: Directional secretion by the Golgi bodies in maize root cells. *Planta/Berl.*/109/3/: 225-31.
- Kálmán F./1973/: *Ricinus* nektáriumok hisztogenezise, fotomorfogenezise és sejtjeinek ultrastrukturája. Diploma dolg.
- Kálmán, F. and S. Gulyás/1974/: Ultrastructure and mechanism of secretion in extrafloral nectaries of *Ricinus communis* L. *Acta Biol. Szeged*, 20/1-4/, pp. 57-67.
- Kartasova I. Sz. I. Citlenok/1969/: K voproszi o biologiceszskoj roli nektarnikov i nektara. *Szoobsenyie II. Izucsenyie rezorbcii nektara csasztjami cvetka. Izv. SzO AN CCCP*, 5, 1: 134-137.
- Kawakani, I. K. and K. Genmoto/1971/: Histochemical and biochemical studies of carbohydrates in seedling beans of *Phaseolus radiatus*. *Bull. Fac. Educ. Hiroshima Univ. Sci. Tech.* 3/20/: 29-36.
- Klein, W. H., L. Price and K. Mitrakos/1963/: Light stimulated starch degradation in plastids, and leaf morphogenesis. *Phytochem. Photobiol.* 2, 233-240.
- Levering, C. A. and W. W. Thomson/1969/: The Ultrastructure of the Salt Gland of *Spartina foliosa*. *Planta*.
- Lips, S. H. and I. Avissar/1972/: Plant-leaf microbodies as the intracellular site of nitrate reductase and nitrite reductase. *Eur. J. Biochem* 29/1/: 20-24.
- Lüttge, U./1961/: Über die Zusammensetzung des Nektars und den Mechanismus seiner Sekretion, I. *Planta*, 56, 2: 189-212.

- Lüttge, U./1962/: Über die Zusammensetzung des Nektars und den Mechanismus seiner Sekretion, III. Mitteilung. Die Rolle der Rückresorption und der spezifischen Zuckerssekretion. *Planta*, 59, 2: 175-195.
- Mahlberg, P., K. Olson and C. Walkinshaw/1971/: Origin and development of Plasma Membrane Derived Invaginations in *Vinca rosea* L. *Amer. J. Bot.* 58, 407-416.
- Marchant, R. and A. W. Robards/1968/: Membrane systems associated with the plasmalemma of plant cells. *Ann. Bot./London* 32, 457-471.
- Marshall, C. and I. F. Wardlaw/1973/: A comparative study of the distribution and speed of movement of ^{14}C assimilates and ^{32}P -labeled phosphate in wheat. *Aust. J. Biol. Sci.* 26, 1: 1-13.
- Matile, P./1956/: Über den Stoffwechsel und die Auxinabhängigkeit der Nektar Sekretion. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.*, 66: 237-266.
- Maurizio, A./1960/: Papierchromatographische Untersuchungen an Blütenhonigen und Nektar. *Ann. de l'Abeille*, 3, 291.
- Maxwell, D. P., P. H. Williams and M. D. Maxwell/1972/: Studies on the possible relationship of microbodies and multivesicular bodies to oxalate, endopolygalacturonase and cellulase production by *Sclerotinia sclerotiorum*. *Can. J. Bot.* 50/8/: 1743-1748.
- Mercer, F. V. and N. Rathgeber/1962/: Nectar secretion and cell membranes. In: *Electron microscopy*, 5 Congr., Philadelphia, 2: WW-11.
- Mesquita, J. F./1972/: Ultrastructure of formations comparable to autophagic vacuoles in root cells of *Allium cepa* L. and *Lupinus albus* L. *CYTOLOGIA/Tokyo* 37/1/: 95-110.

- Milburn, J.A./1972/: Phloem transport in *Ricinus*. Pestic Sci. 3/5/: 653-665.
- Miller, M.M. and Nobel, P.S./1972/: Light induced changes in the ultrastructure of pea chloroplasts in vivo. Relationship to development and photosynthesis. Pl. Physiol. Bethesda, 49.4. 535-541.
- Miroslavov, E.A./1972/: The nature of so called ectodesmata. Bot. Zh. 57/6/: 691-697.
- Mlodzianowski, F. and A. Ponitka/1973/: Ultrastructural changes of chloroplasts in detached parsley leaves yellowing in darkness and the influence of kinetin on that process. Z. Pflansenphysiol., 69/1/: 13-25.
- Mollenhauer, H.H. and D.J. Morré/1966/: Golgi apparatus and plant secretion. Ann. Rev. Plant. Physiol., 17: 27-46.
- Moore, R.T. and J.H. McAlear/1961/: Fine structure of mycelia. 5. Lomasomes - previously uncharacterized hyphal structures. Mycologia, 53: 194-200.
- Morré, D.J., D.D. Jones and H.H. Mollenhauer/1967/: Golgi apparatus mediated polysaccharide secretion by outer root cap cells of *Zea mays*. I. Kinetics and Secretory pathway. Planta/Berl./74, 286.
- Moss, D.N./1962/: The limiting carbon dioxide concentration for photosynthesis. Nature, Lond. 193, 587.
- McNaughton, S.J. and Fullem, L.W./1970/: Photosynthesis and Photorespiration in *Typha latifolia*. Pl. Physiol., 45, 703-707.

- Neumann, J., J. Barber and P. Georgi/1973/: The relation between photophosphorylation and delayed light emission in chloroplasts. *Plant. Physiol.* 51/6/91069-1073.
- Nir, I. and D. C. Pease/1973/: Chloroplasts organization and ultrastructural localization of Photosystems I. and II. *J. Ultrastr. Res.* 42/5/6/: 534-550.
- Nieuwenhuis-v. Uexküll-Güldenband, M./1914/: Sekretionskanäle in den Cuticularschichten der extrafloralen Nektarien. *Rec. Trav. Bot.*
- O'Sullivan, J. and P. J. Casselton/1973/: The subcellular localisation of glyoxylate cycle enzymes in *Coprinus lagopus*. *J. Gen. Microbiol.* 75/2/: 333-337.
- Peveling, E./1972/: Mesosome-like structures in the mycobiont of *Lichnia pygmaea*. *Z. Naturforsch. Teil 3.* 27/11/: 1388-1392.
- Poskuta, J./1968/: Photosynthesis, photorespiration and respiration of detached spruce twigs and influenced by oxygen concentration and light intensity. *Physiologia Pl.* 21, 1129-36.
- Rachmilevitz, T. and A. Fahn/1973/: Ultrastructure of nectaries of *Vinca rosea* L., *Vinca major* L. and *Citrus sinensis* Osbeck cv. Valencia and its relation to the mechanism of nectar secretion. *Ann. Bot./London/* 37/149/: 1-9.
- Radtke, F./1926/: Anatomisch-Physiologische Untersuchungen von Blütennektarien. *Planta.* 1. 379-418.
- Raven, C. W./1972/: Chlorophylls in organs of seeds and dark grown seedlings of pea. *Acta Bot. Neerl.* 21/4/: 336-371.

- Raven, C.W. and C.J.P. Spruit/1972/: Induction of rapid accumulation in dark grown seedlings: Action spectrum for pea. Acta Bot. Neerl. 21/3/: 219-230.
- Reddy, J. and D. Svoboda/1973/: Further evidence to suggest that microbodies do not exist as individual entities. Am. J. Pathol. 70/3/: 421-438.
- Remy, R., S. Phung Nhu Hung and A. Moyse/1972/: Functional and structural differentiation during etioplast greening. Some data concerning the development of photosynthetic system I. and II. Physiol. Veg. 10/2/: 269-290.
- Robards, A.W./1969/: Particles Associated with Developing Plant Cell Walls. Planta/Berl./ 88, 376-379.
- Robertson, D. and W. McMillan Laetsch/1974/: Structure and Function of Developing Barley Plastids. Plant Physiol. 54, 148-159.
- Robinson, D.G. and R.D. Preston/1972/: Plasmalemma structure in relation to microfibril biosynthesis in Oocystis. Planta/Berlin/104/3/: 234-246.
- Schnepf, E./1964/: Zur Cytologie und Physiologie pflanzlicher Drüsen. 4. Teil: Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen an Septalnektarien. Protoplasma, 58, 1: 137-171.
- Schnepf, E./1964/: Zur Cytologie und Physiologie pflanzlichen Drüsen. 5. Teil: Elektronenmikroskopische Untersuchungen Cyathianektarien von Euphorbia pulcherrime in verschiedenen Funktionszuständen. Protoplasma, 58, 2: 193-219.

- Schnepf, E./1964/: Relation between ultrastructure and secretion in gland of plants. Abstracts of Papers. X. Internat. Bot. Congr., 470: 202.
- Schnepf, E./1969/: Sekretion und exkretion bei Pflanzen. Protoplasmatologia 8. Springer Verlag, Vienna, New York.
- Schnepf, E./1972/: Tubular endoplasmic reticulum in glands of *Ficus Ledum* and *Salvia* secreting lipophilic substances. Biochem. Physiol. Pflanz/BPP/ 163/2/: 113-125.
- Schnepf, E. and A. Klasova/1972/: Zur Feinstruktur von Oel- und Flavon-Druesen. Ber. Dt. Sch. Bot. Ges. 85/5/6/: 249-258.
- Schulz-Langer, E./1966/: Quantitativer Nachweis kleinster Saponinmengen durch Beachten der Hamolysedauer./ Untersuchungen am Nektar der Rosskastanie, *Aesculus hippocastanum*/. *Planta medica*.
- Schulz-Langer, E./1967/: Über den Trachtwert der Rosskastanie unter besonderer Berücksichtigung des Saponingehaltes im Nektar. Zeitschr. f. Beinenforsch.
- Semenova, G. A. and S. V. Tageeva/1972/: Ultrastructural organization of intercellular bridges /plasmodesmata/ of plant cells. Dokl. Akad. Nauk. SSSR Ser. Biol. 202/6/: 1427-28.
- Shimony, C., A. Fahn and L. Reinhold/1973/: Ultrastructure and ion gradients in the salt glands of *Avicennia marina* Forssk./ Vierh. New Phytol. 72/1/: 27-36.
- Shimony, C. and Fahn, A./1968/: Light- and electron microscopical studies on the structure of salt glands of *Tamarix aphylla* L. J. Linn. Soc. Bot. 60, 283-288.

- Shuel, R.W./1956/: Studies of nectar secretion in excised flowers. I. The influence of cultural conditions on quantity and composition of nectar. *Canad. J. Bot.* 34, 1:142-153.
- Shuel, R.W./1967/: Nectar secretion in excised flowers. IV. Selective transport of sucrose in the presence of other solutes. *Canad. J. Bot.* 45, 11:1953-1961.
- Sjolund, R.D. and T.E. Weier/1971/: An ultrastructural study of chloroplast structure and dedifferentiation in tissue cultures of *Streptanthus tortuosus*. *Amer. J. Bot.* 58/2/:172-181.
- Tacina, F./1972/: Ultrastructure of nectariferous cells in *Borago officinalis* L. *Rev. Roum. Biol. Ser. Bot.* 17/4/:227-234.
- Thomson, W.W., Berry, W.L. and Lin, L.L./1969/: Localization and secretion of salt glands of *Tamarix aphylla*. *Proc. Nat. Acad. Sci./Wash.* 63, 310-317.
- Thomson, W.W. and L.L. Lin/1967/: Ultrastructural features of the salt gland of *Tamarix aphylla* L. *Planta/Berl*/73, 201-220.
- Thompson, W.Z., and Meinwald, J., Naeshaeusley, D. and Eisner, T.: Flavonols: Pigment responsible for ultraviolet absorption in nectar guide of flower. *Science, Wash.* 177. 4048. 528-530. 1972.
- Thorne, J.H. and H.R. Koller/1974/: Influence of Assimilate Demand on Photosynthesis, Diffuse Resistances, Translocation and Carbohydrate Levels of Soybean Leaves. *Plant Physiol.* 54, 201-207.

- Tolbert, N.E./1971/: Microbodies-peroxisomes and glyoxysomes. *A Rev. Pl. Physiol.* 22., 45-72.
- Tolbert, N.E. and Yamazaki, R.K./1969/: Leaf peroxisomes and his relation to photorespiration and photosynthesis. *Ann. New York Acad. Sci.* 168, 325-41.
- Tomaya, Susumu/1972/: Electron microscope studies on the morphogenesis of plastids: VI. Plastid development. *Bot. Mag./Tokyo/*. 85/997/: 1-10.
- Tourte, Y./1972/: Les secretions mucilagineuses dans l'organe reproducteur femelle d'une fongere. Etude infrastructurale. Mucilaginous secretions in the female reproductive organ of a fern: Fine structural investigations. *J. Microsc. /Paris/* 15/3/: 377-394.
- Treffry, T./1970/: Phyllitization on Chlorophyllide and Prolamellar-Body Transformation in Etiolated Peas. *Plana/Berl.* /91, 279-284.
- Van Steveninck, M.E., D.C. Goldney and R.F.M. Van Steveninck /1972/: Chloroplast peripheral reticulum in *Nymphoides indica*. *Z. Pflanzenphysiol* 67/2/: 155-160.
- Van Went, J.L. and P.M.L. Tammes/1972/: Experimental fluid flow through plasmodesmata of *Laminaria digitata*. *Acta Bot. Neerl.* 21/4/: 321-326.
- Vasiziljev, A.E./1971/: New information on the ultrastructure of flower nectary cells. *Bot. Zh.* 56/9/: 1292-1306.
- /1969/: Szubmikroszkopicseszkaja morfologija kletok nektarnikov. *Bot. Zsurn.* 54, 7: 1015-1031.
- /1972/: Ultrastructure of the nectary cells of cucumber. *Tsytologiya*, 14/4/: 405-15.

- Vansel, G.H./1940/: Nectar secretion in Poinsettia blossoms. J.Econ.Ent. 33. 409-410.
- Venable, J.H. and Coggeshall, R.J./1965/: A simplified lead citrate stain for use in electron microscopy. J.Cell Biol. 25, 407-408.
- Vian, B./1972/: Freez-etching aspects of the fusion of cytoplasmic vesicles and plasmalemma during plant secretion phenomena. C.R.Hebd.Seances Acad.Sci. Ser.D.Sci.Nat. 275/22/: 2471-2474.
- Vignes, D./1972/: Variations and movement of starch in the leaf of Virginia creeper. C.R. Hebd.Seances.Acad.Sci.Ser.D.Sci.Nat. 275/13/: 1375-1378.
- Viil', Yu., A.Laisk, V.Oya and T.Ryarnik/1972/: Stimulating effect of oxygen on photosynthesis. Dokl.Akad.Nauk.SSSR.Ser.Biol. 204/5/: 1269-1271.
- Volker, Horst/1973/: Zur Ultrastruktur der Plasmalemmakörper bei Marsantia polymorpha L. Protoplasma 76/3/4/: 353-361.
- Walker, W. and T.Bisalputra/1967/: Fine structure of vesicle association with the cell surface in Helianthus shoot tissue. Can. J.Bot. 45: 2103-2108.
- Waller, G.D., E.W.Carpenter and O.A.Ziehl/1972/: Potassium in onion nectar and its probable effect on attractiveness of onion flowers to honey bees. J.AM.Soc.Hortic. Sci. 97/4/: 535-539.
- Whrischer, M./1962/: Elektronenmikroskopische Beobachtungen an extrafloralen Nektarien von Vicia faba L. Acta Bot.Coat. 20/21 75-94.

- Wozny, A. and F. Młodzianowski/1972/: Structure associated with cell surfaces/lomasomes and plasmalemmasomes/. *Wiad. Bot.* 16/2/: 91-98.
- Wykes, G. R./1952/: The influence of variations in the supply of carbohydrate on flowers of the processes of nectar secretion. *New Phyt.* 51. 294-300.
- Ziegler, H./1956/: Untersuchungen über die Leitung und Sekretion der Assimilate. *Planta*, 47, 5: 447-500.
- Ziegler, H./1966/: Die Physiologie pflanzlicher Drüsen. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, 78, 10: 466-477.
- Ziegler, H. u. Lüttge, U./1959/: Über die Resorption von C^{14} Glutaminsäure durch sezernierende Nektarien. *Naturwiss.* 46, 5: 176.
- Ziegler, H. u. Lüttge, U./1964/: Die wasserlöslichen Vitamine des Nektars. *Flora*, 54, 1: 1-11.
- Ziegler, H. u. Lüttge, U./1966/: Die Salzdrüsen von *Limonium vulgare*. I. Die Feinstruktur. *Planta/Berl.* /70, 193-206.
- Zimmermann, J. G./1932/: Über die extrafloralen Nektarien der Angiospermen. *Beith. Bot.*
- Zimmermann, J. G./1953/: Papierchromatographische Untersuchungen über die pflanzliche Zuckersekretion. *Ber. Schweiz. Bot.*
- Zimmermann, M./1954/: Über die Sekretion saccharosespalterender Transglukosidasen in pflanzlichen Nektar. *Experimentia*, 10. 3: 145-146.

Jelmagyarázat

C = citoplazma
Cu= kutikula
Cs= csersav
E = etioplaszt
ER= endoplazmás retikulum
G = Golgi apparátus
I = intercelluláris
K = kloroplasztisz
L = lomaszóma
Lt= lipid test
M = mitokondrium
Ml= multilamelláris test
Mv= multivezikuláris test
N = sejtmag
P = peroxiszóma
Pl= plazmalemma
Pd= plazmodezma
Pt= prolamelláris test
R = riboszóma
V = vakuolum

I. Tábla

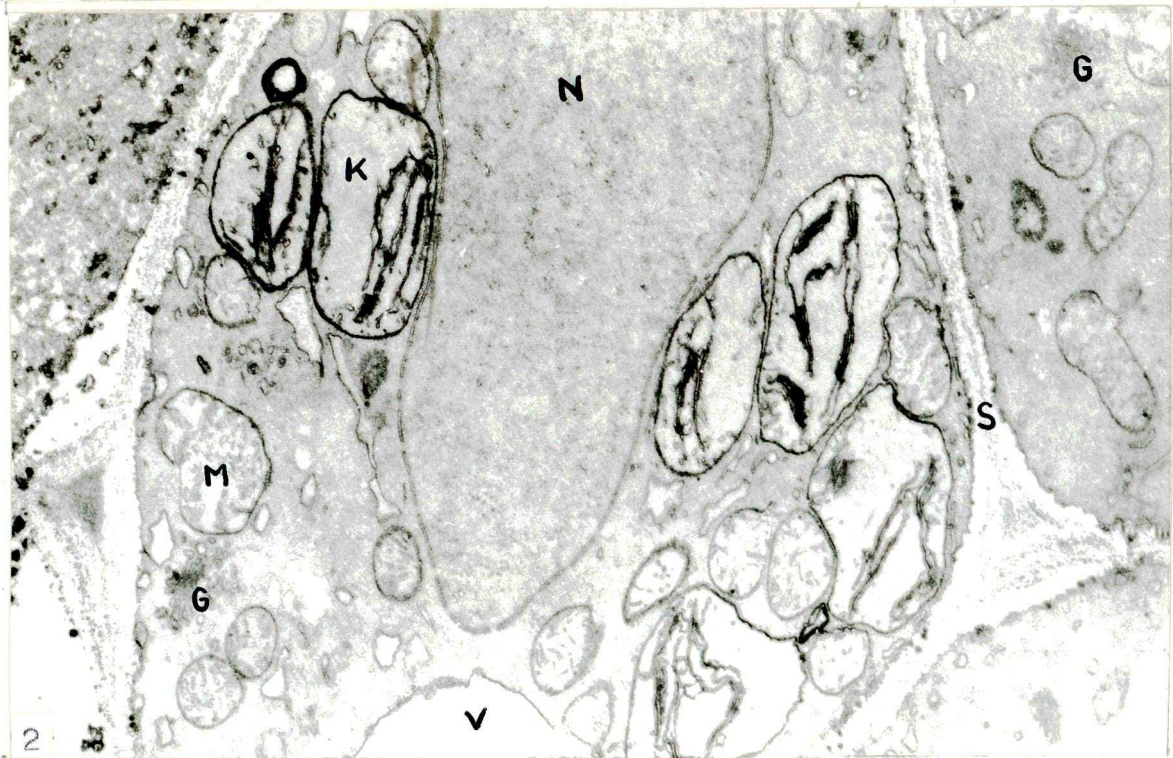
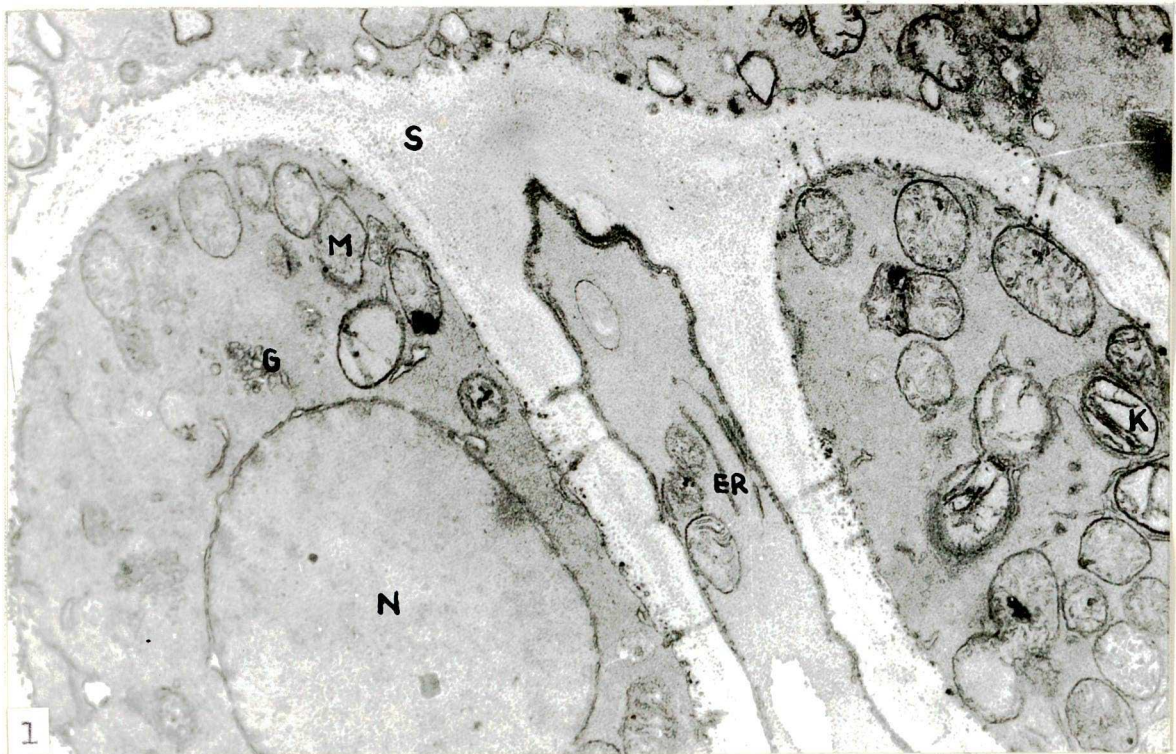
1. Nektárium glanduláris szöveti sejtek

/Glutáraldehid-KMnO₄, 18.000x /

2. Sejtrészlet kloroplasztiszokkal

/Glutáraldehid-KMnO₄, 5.400x /

I. Tábla



II. Tábla

1. Glanduláris szöveti sejt Golgi apparátusokkal.

/Glutáraldehid-KMnO₄, 8.620x /

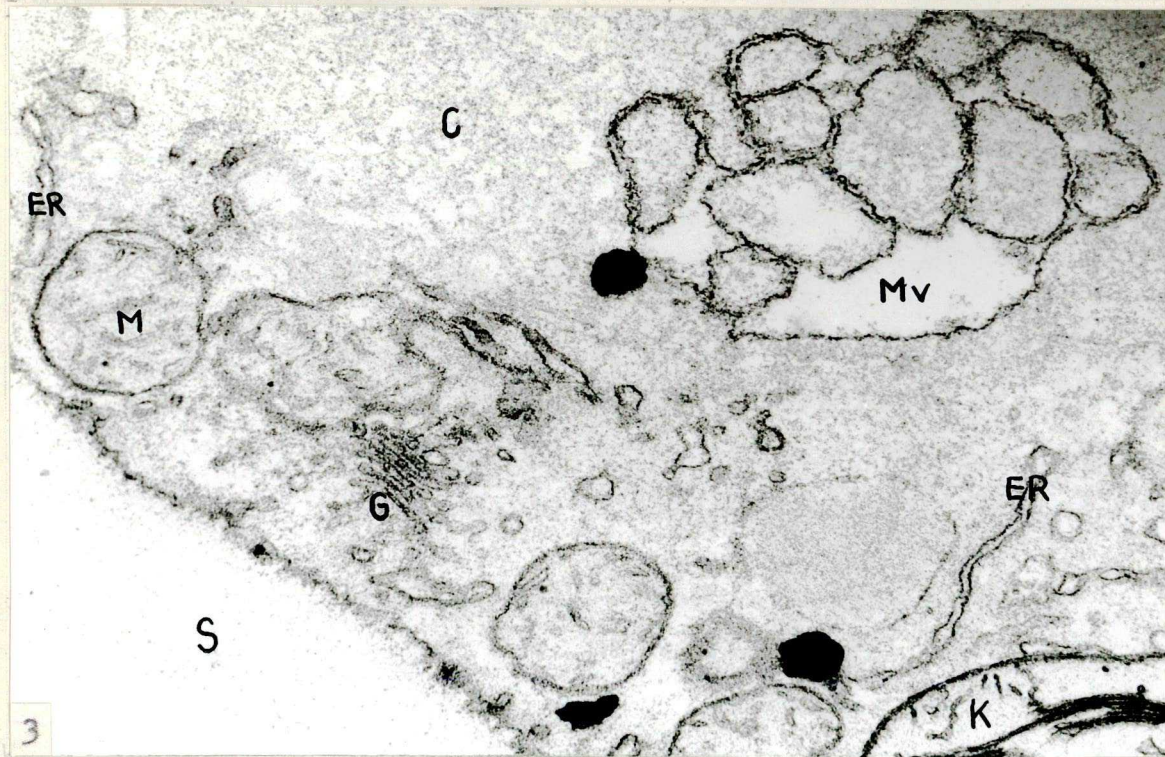
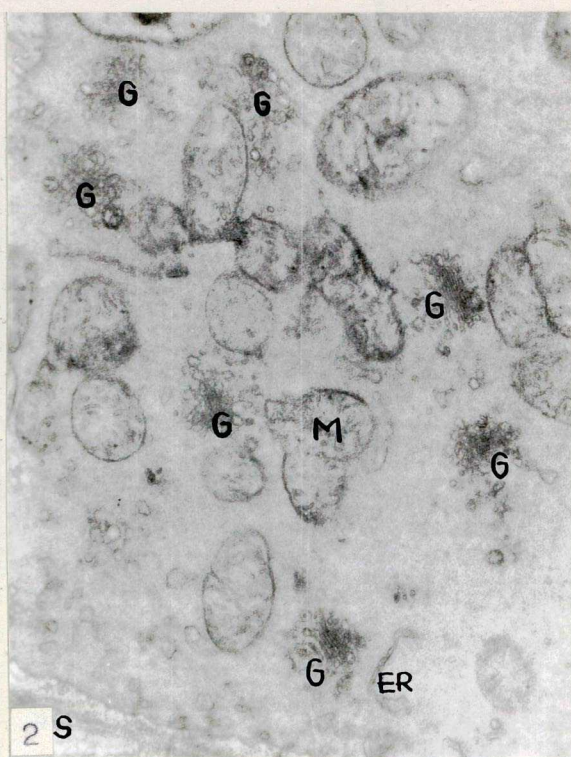
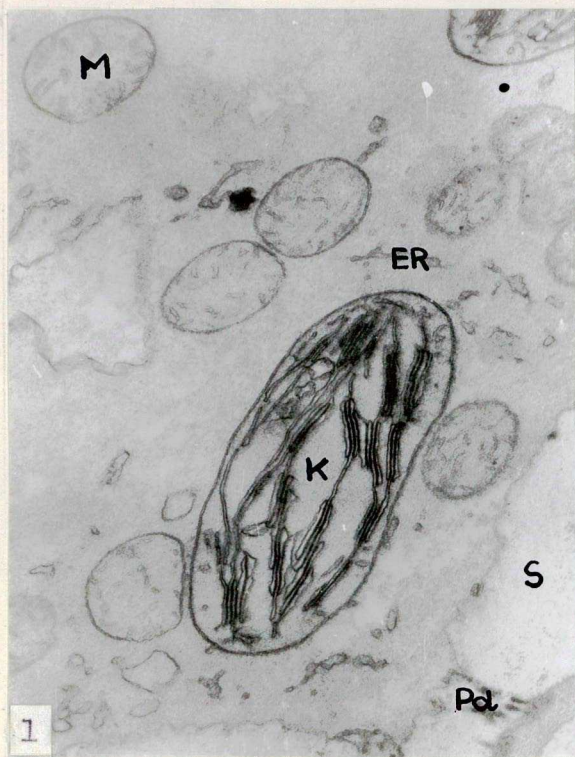
2. Kloroplasztisz glanduláris szöveti sejtből.

/Glutáraldehid-KMnO₄, 16.100x /

3. Sejtrészlet multivezikuláris testtel.

/Glutáraldehid-KMnO₄, 26.600x /

II. Tábla

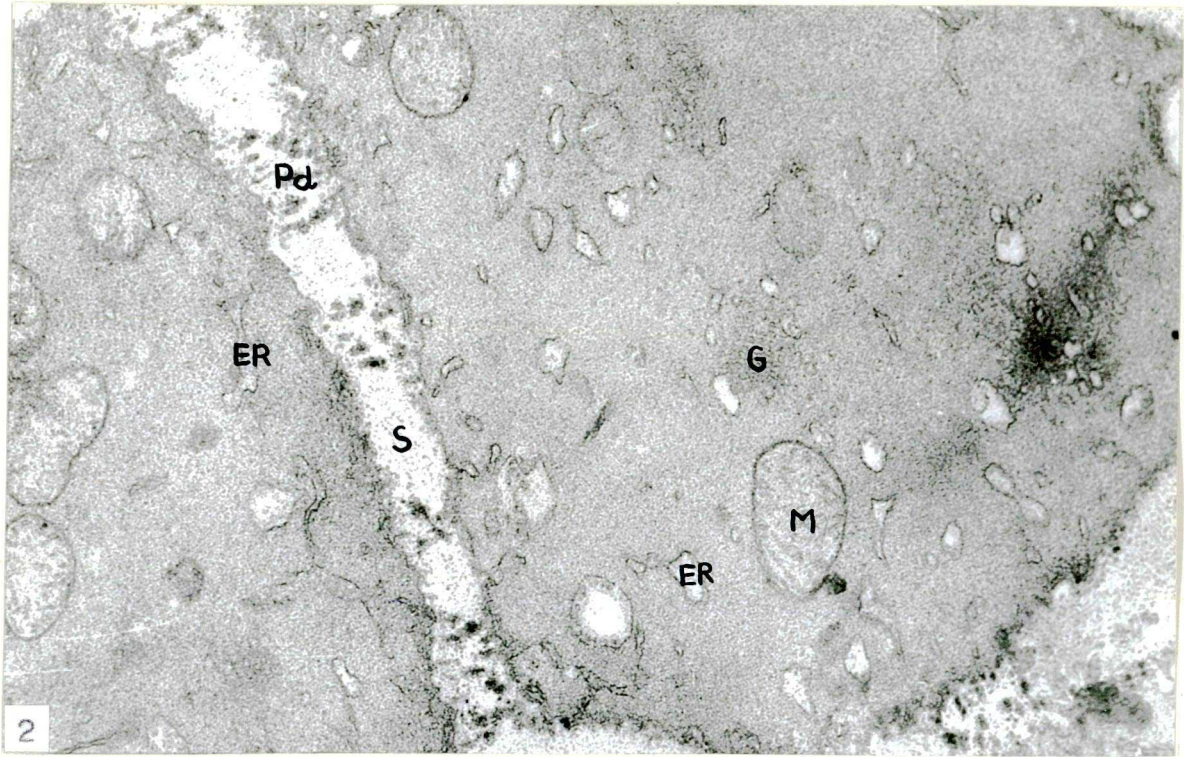
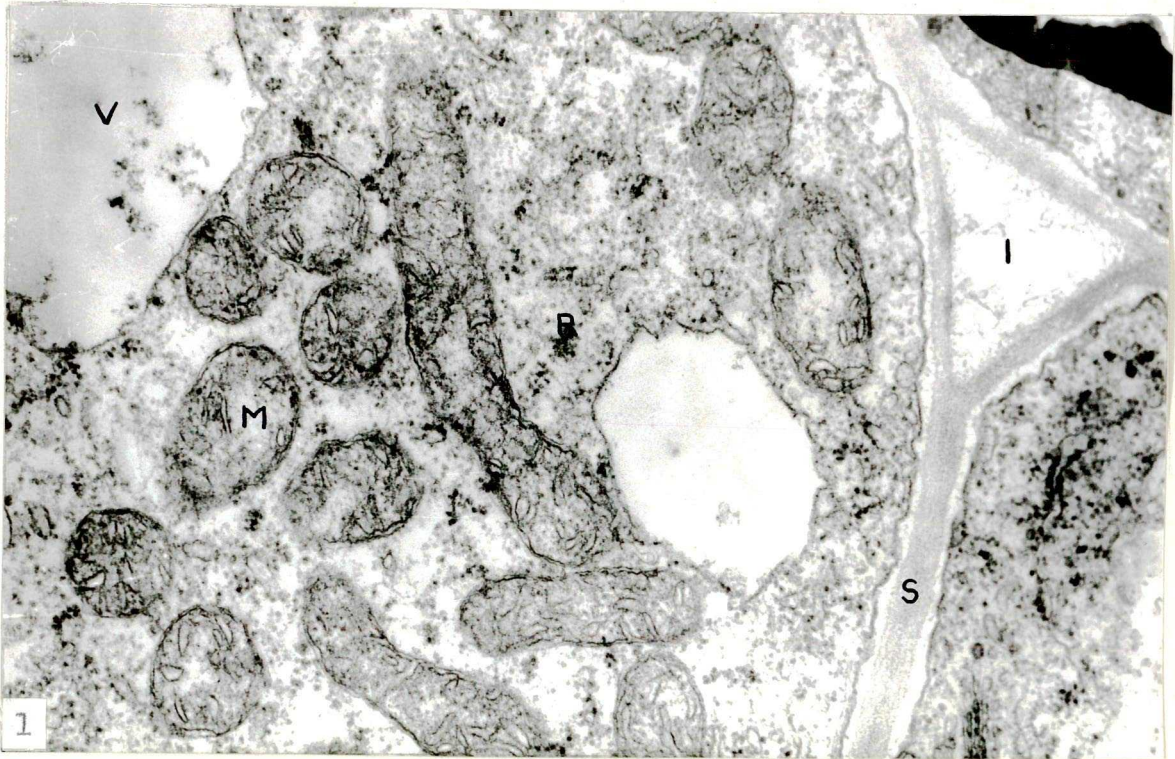


III. Tábla

1. Glanduláris szöveti sejt nagy számu
mitokondriummal
/Glutáraldehid- OsO_4 , 34.000x /

2. Plazmodezma csoportok a glanduláris
szöveti sejtek között
/Glutáraldehid- KMnO_4 , 35.000x /

III. Tábla



IV. Tábla

1. Prolamelláris testre emlékeztető
álkristályos struktúra glandulá-
ris szöveti sejtéből.

/Glutáraldehid-OsO₄, 42.600x /

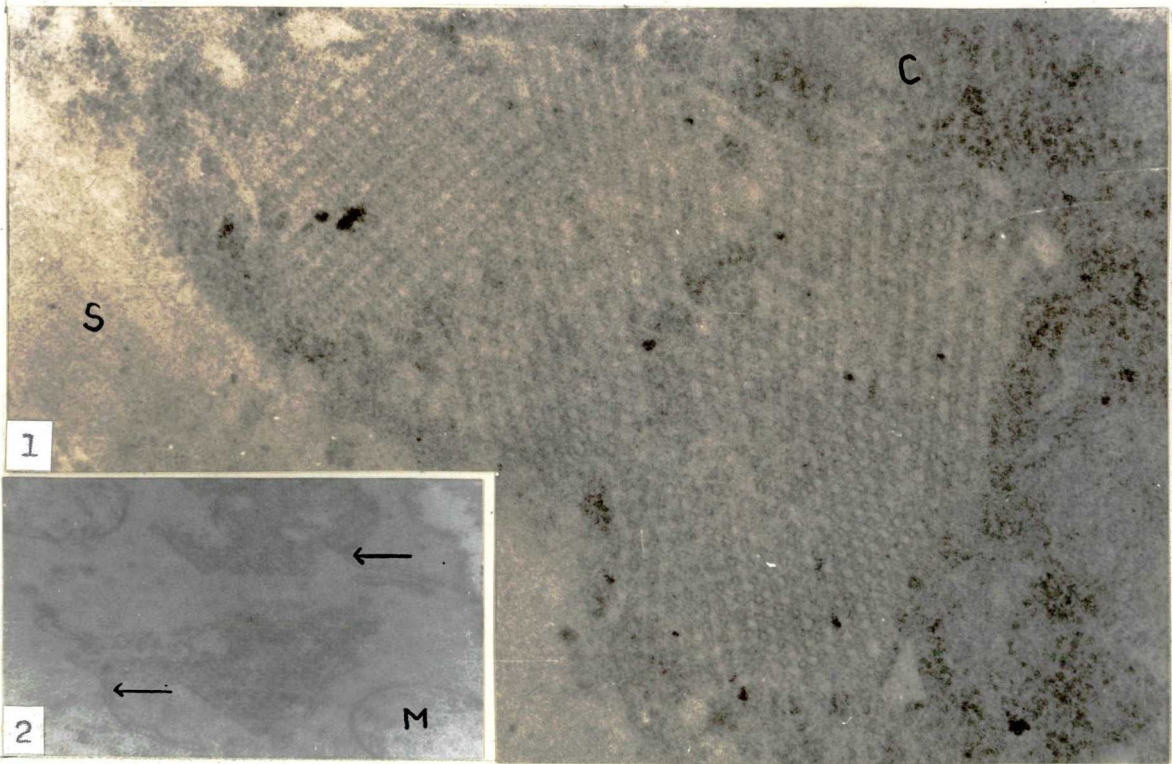
2. A struktúra és az ER szoros kapcsola-
tát nyílak jelzik.

/Glutáraldehid-OsO₄, 38.000x /

3. Sejtrészlet

/Glutáraldehid-OsO₄, 36.500x /

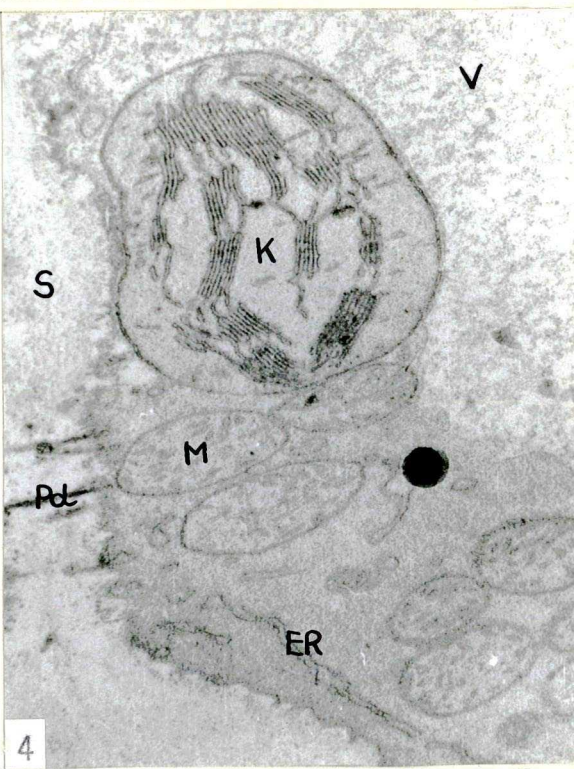
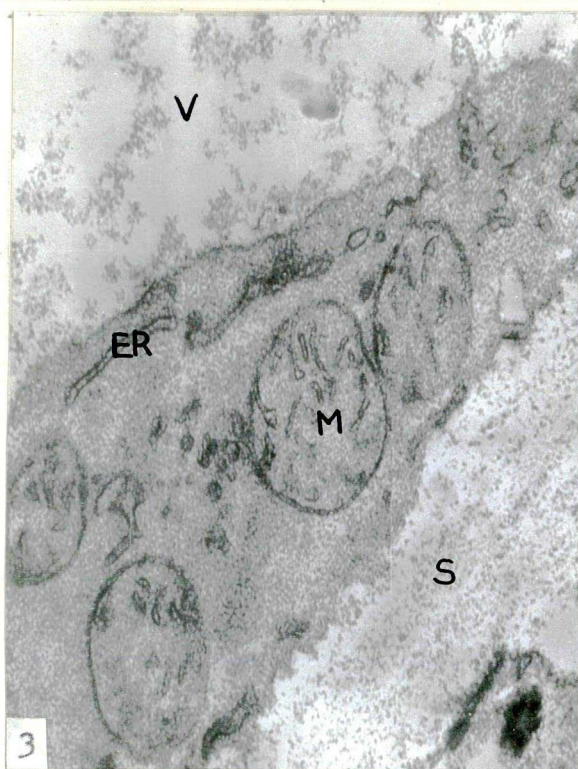
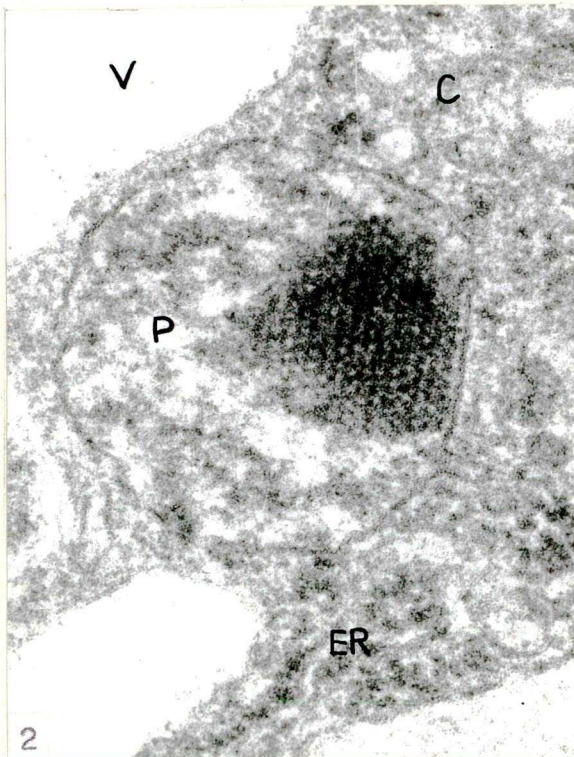
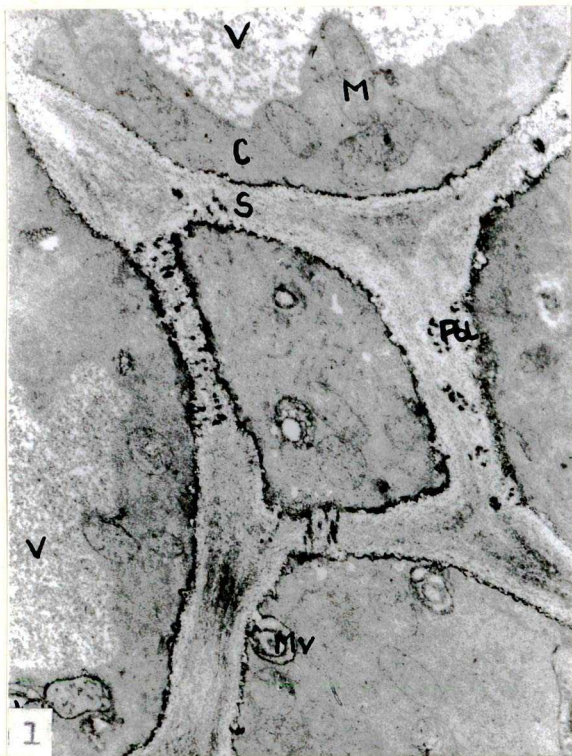
IV. Tábla



V. Tábla

1. Parenchyma és glanduláris szöveti sejtek
- plazmodezma csoportok, multivezikuláris
testek -
/Glutáraldehid- KMnO_4 , 3.500x /
2. A parenchyma sejtek jellegzetes organel-
luma a peroxiszóma
/Glutáraldehid- OsO_4 , 80.000x /
3. Parenchyma sejtből részlet
/Glutáraldehid- KMnO_4 , 46.200x /
4. Kloroplasztisz parenchyma sejtből
/Glutáraldehid- KMnO_4 , 40.000x /

V. Tábla



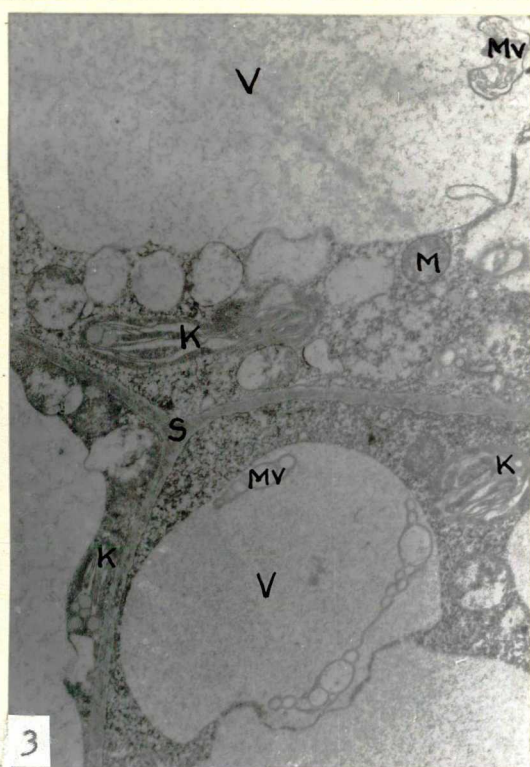
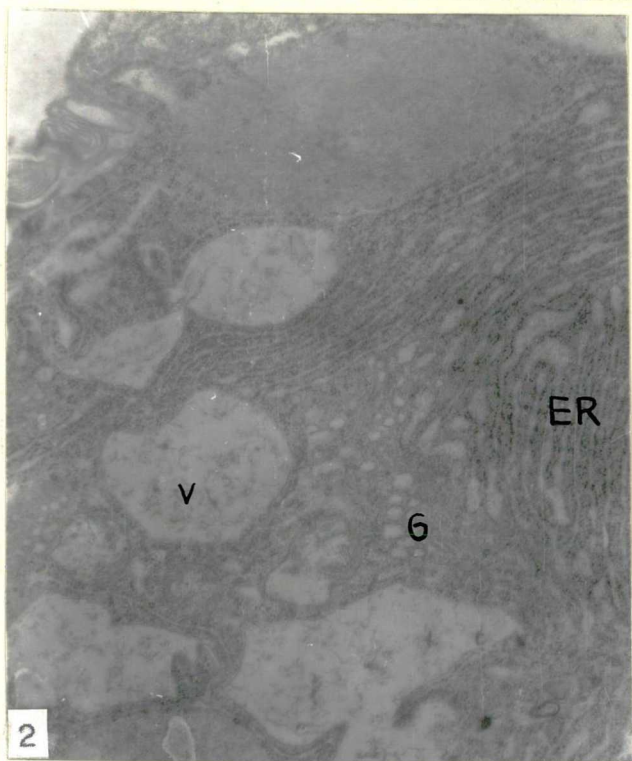
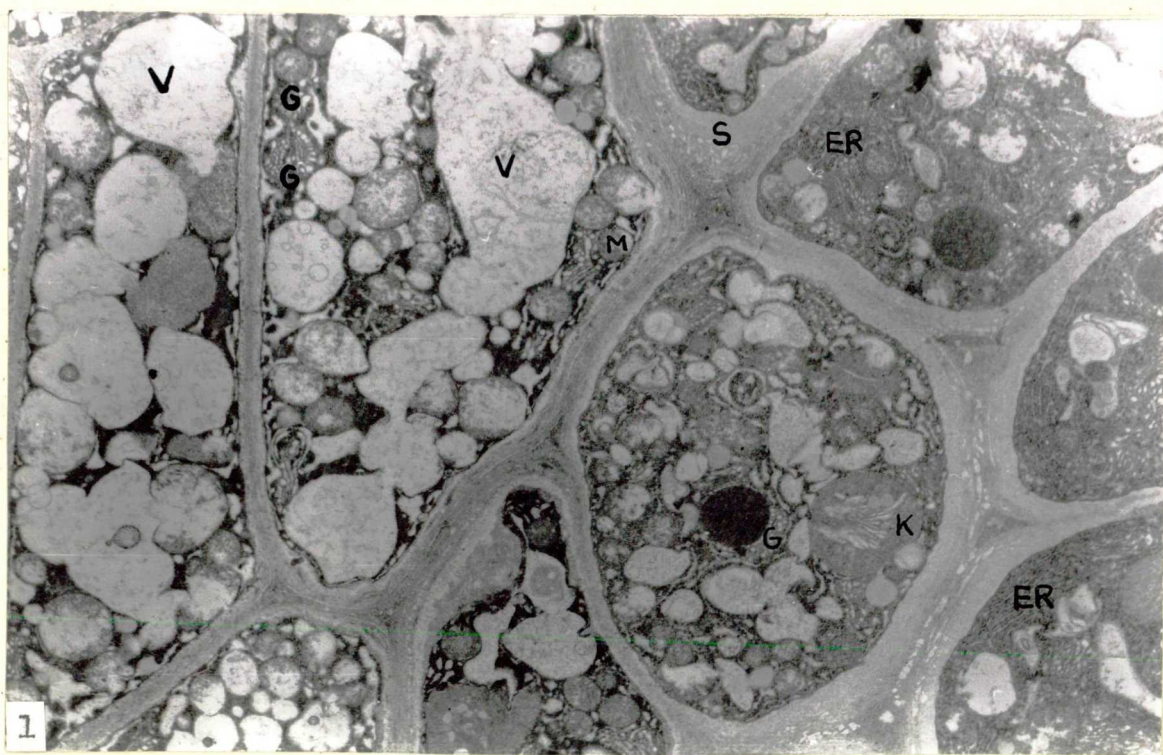
VI. Tábla

1. Epidermisz sejtek keresztmetszeti képe
/Glutáraldehid-OsO₄, 3.700x /

2. A fejlett granuláris ER ciszternái párhuzamos elrendeződésűek
/Glutáraldehid-OsO₄, 14.000x /

3. Részlet epidermisz sejtekből
/Glutáraldehid-OsO₄, 4.600x /

VI. Tábla



VII. Tábla

1. Epidermisz sejt

/Glutáraldehid- KMnO_4 , 10.400x /

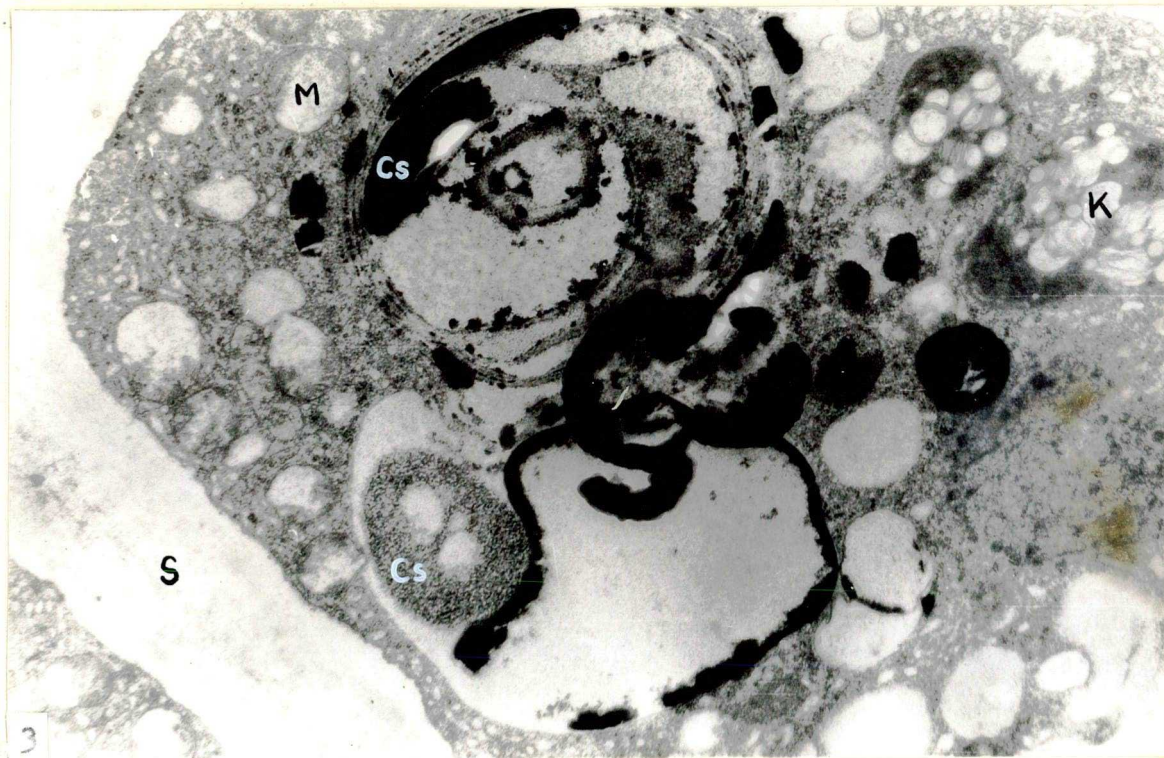
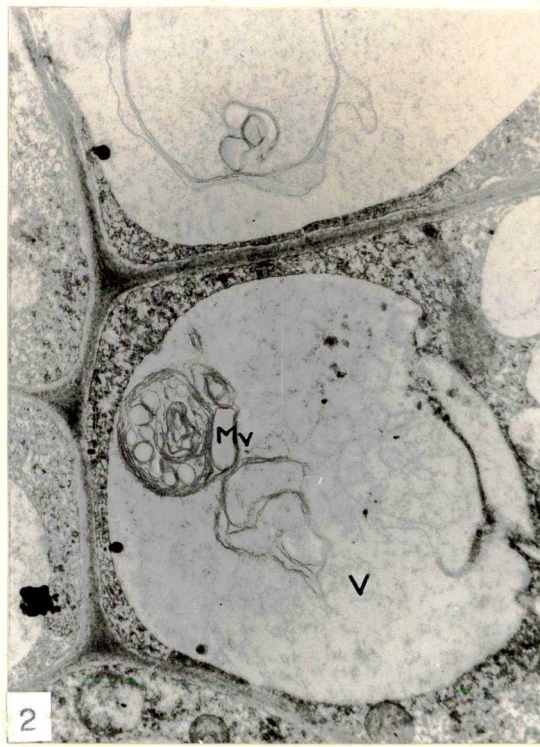
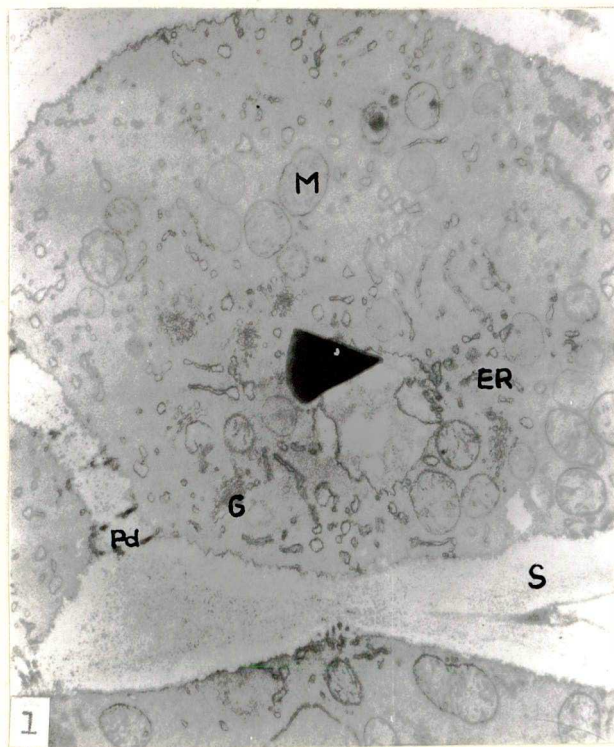
2. Vakuolum multivezikuláris strukturával

/Glutáraldehid- OsO_4 , 11.100x /

3. Csersav kiválasztó epidermisz sejt. Az ER eredetű membrántekevény minden oldalról erősen ozmofil anyagot választ ki.

/Glutáraldehid- OsO_4 , 15.000x /

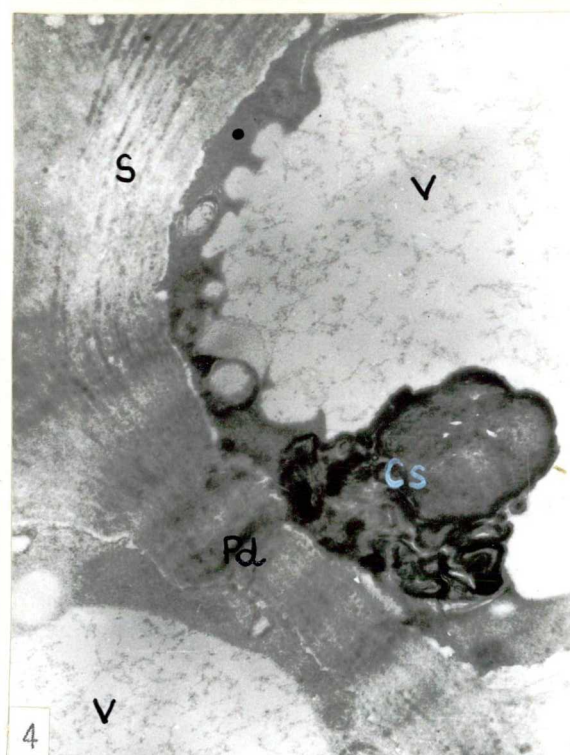
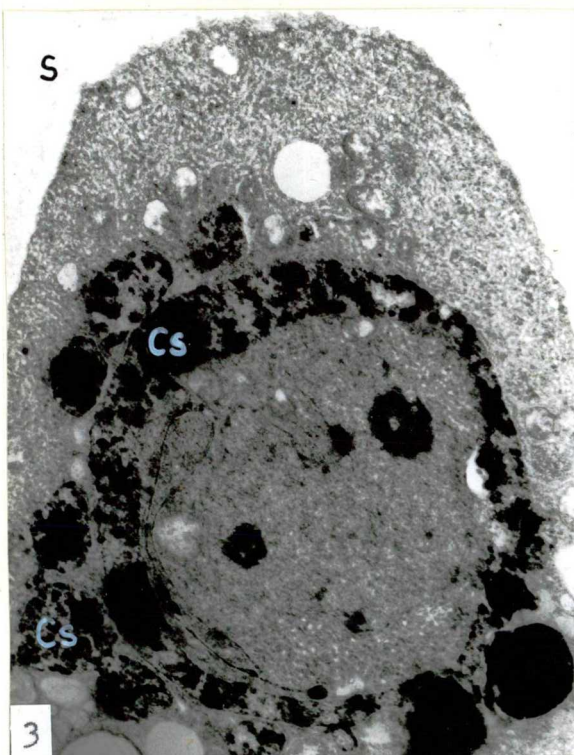
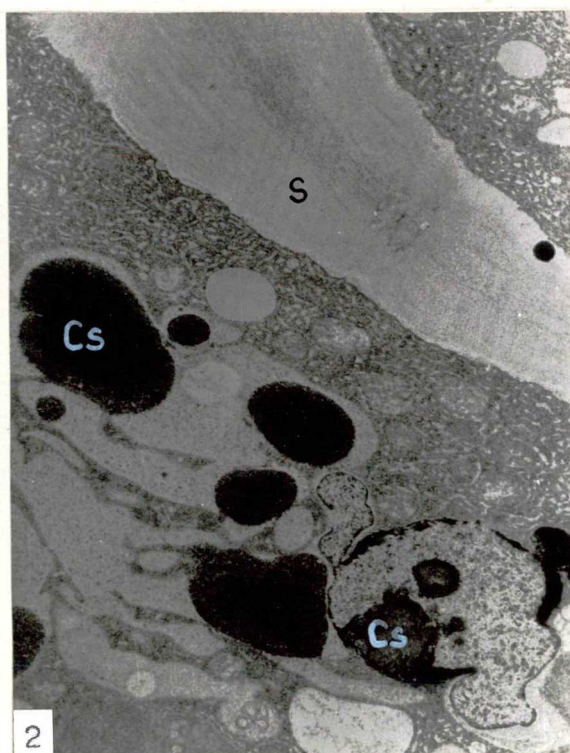
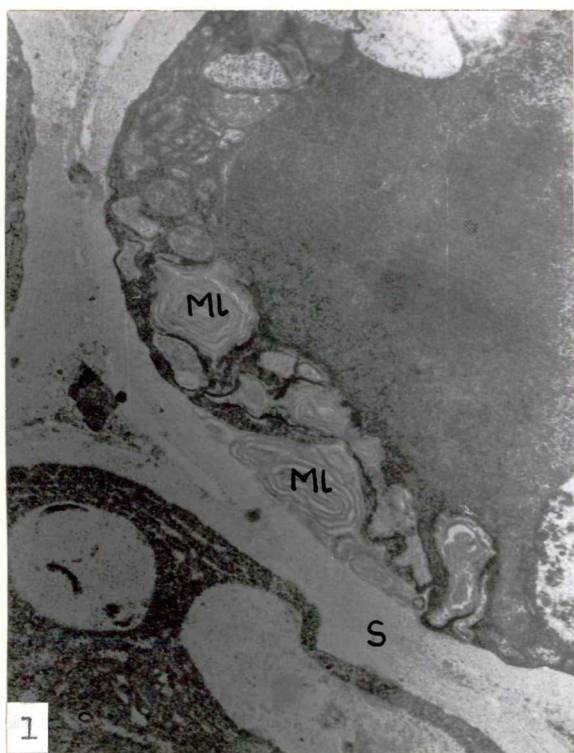
VII. Tábla



VIII.Tábla

- 1.Cseranyag kiválasztó sejt plazmalemma
invaginációkkal
/Glutáraldehid-OsO₄, 16.100x /
- 2.A vakuolumban e vegyület csepp alakban
válík ki, élesen elkülönülve a gyengén
festődő precursor anyagtól.
/Glutáraldehid-OsO₄, 5.400x /
- 3.A kettős membránok széles gyűrűt alakí-
tanak ki, amelyen belül ozmiofil szemcsés
előanyag halmozódik fel, csersav góccal.
/Glutáraldehid-OsO₄, 4.500x /
- 4.Sejtfal menti csersav kiválasztás
/Glutáraldehid-OsO₄, 20.000x/

VIII. Tábla



IX. Tábla

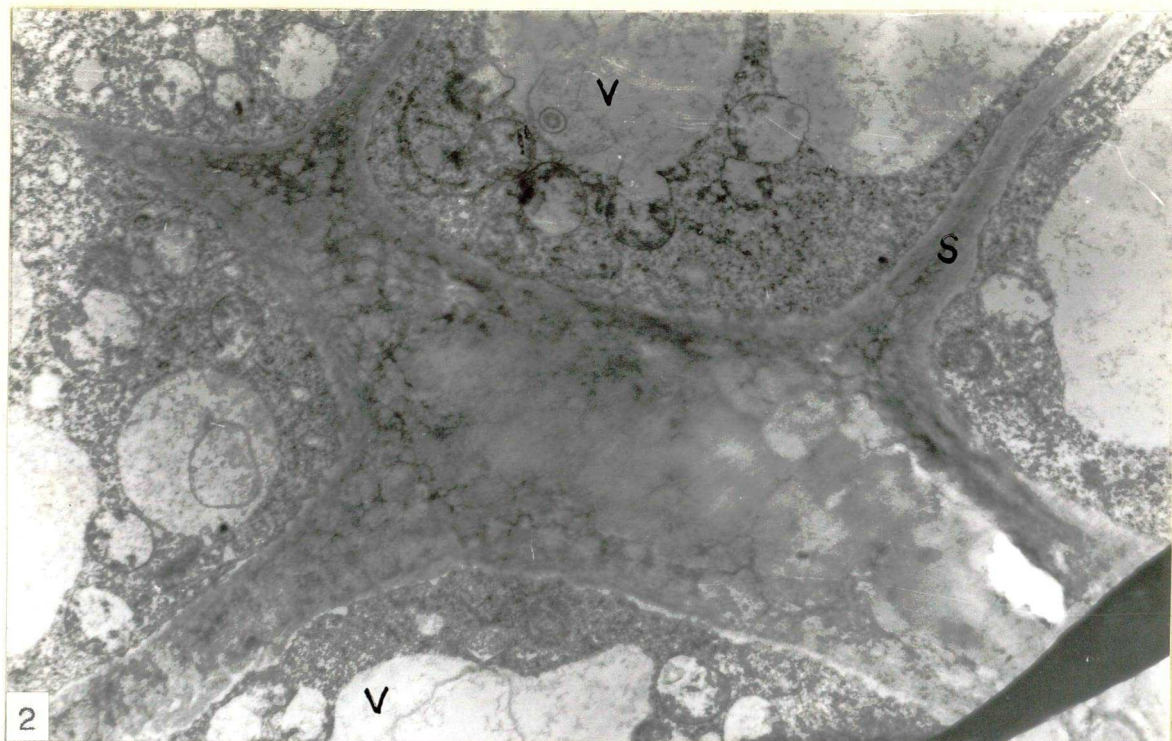
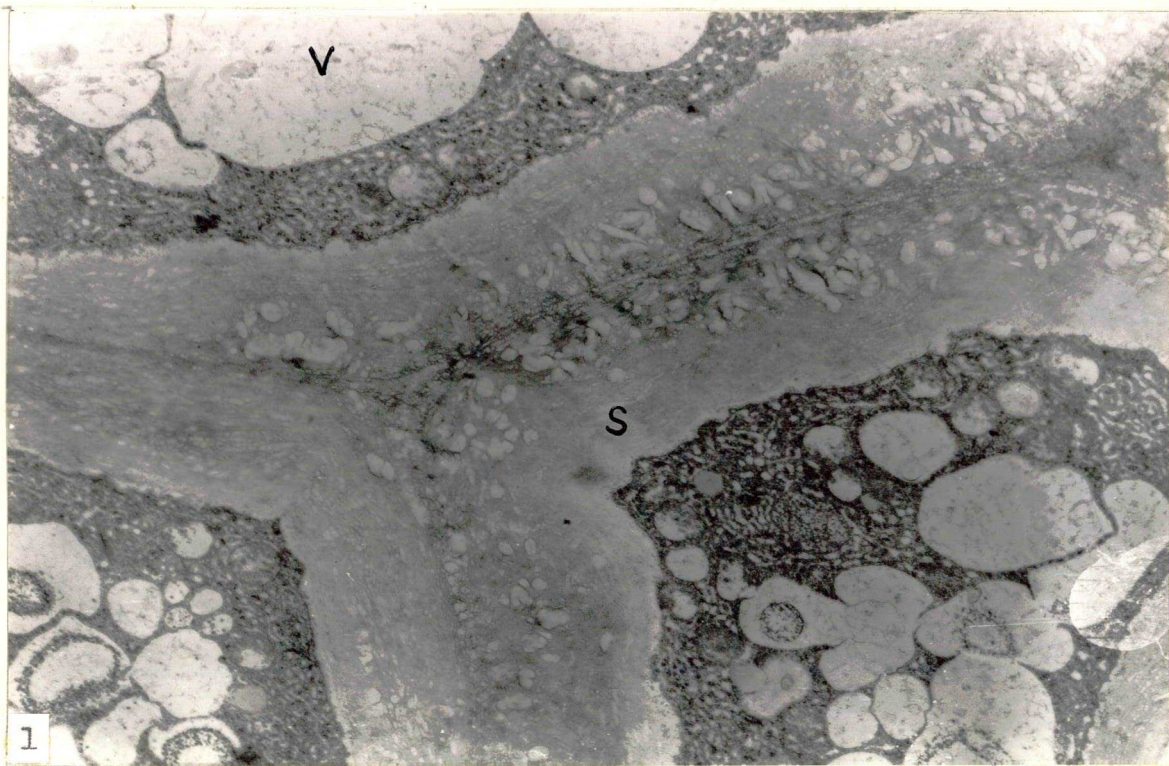
1. Az epidermisz sejtek falát apró, kerekded üregecskék törik át, az üregezettség a középlemez környékén a legnagyobb mérvű.

/Glutáraldehid-OsO₄, 5.000x/

2. Egy intercelluláris kis üregeiben anyag halmozódik fel, amely elektronszórása alapján szénhidrát.

/Glutáraldehid-OsO₄, 4.800x /

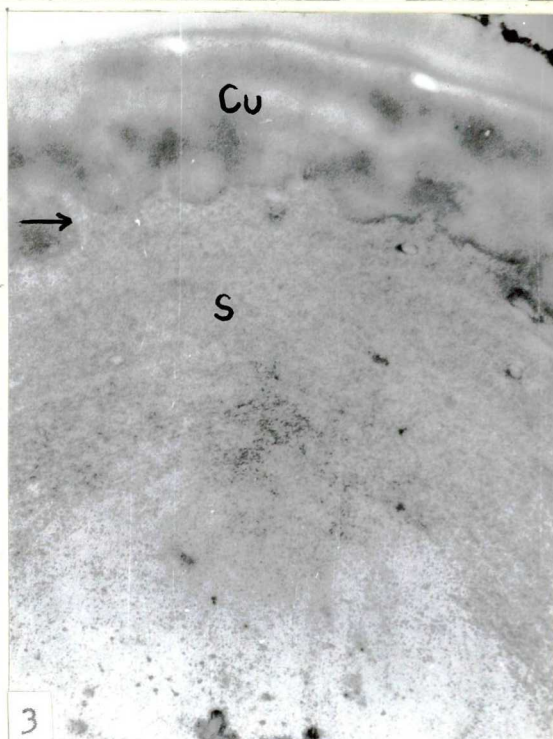
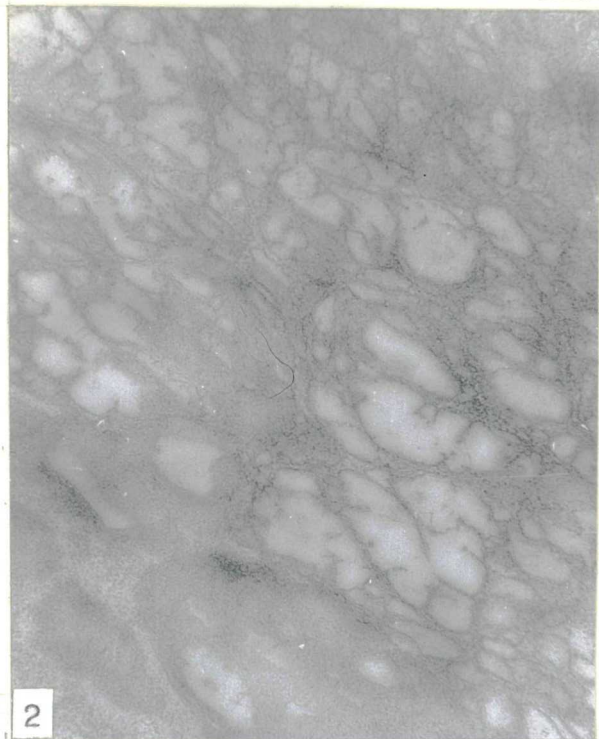
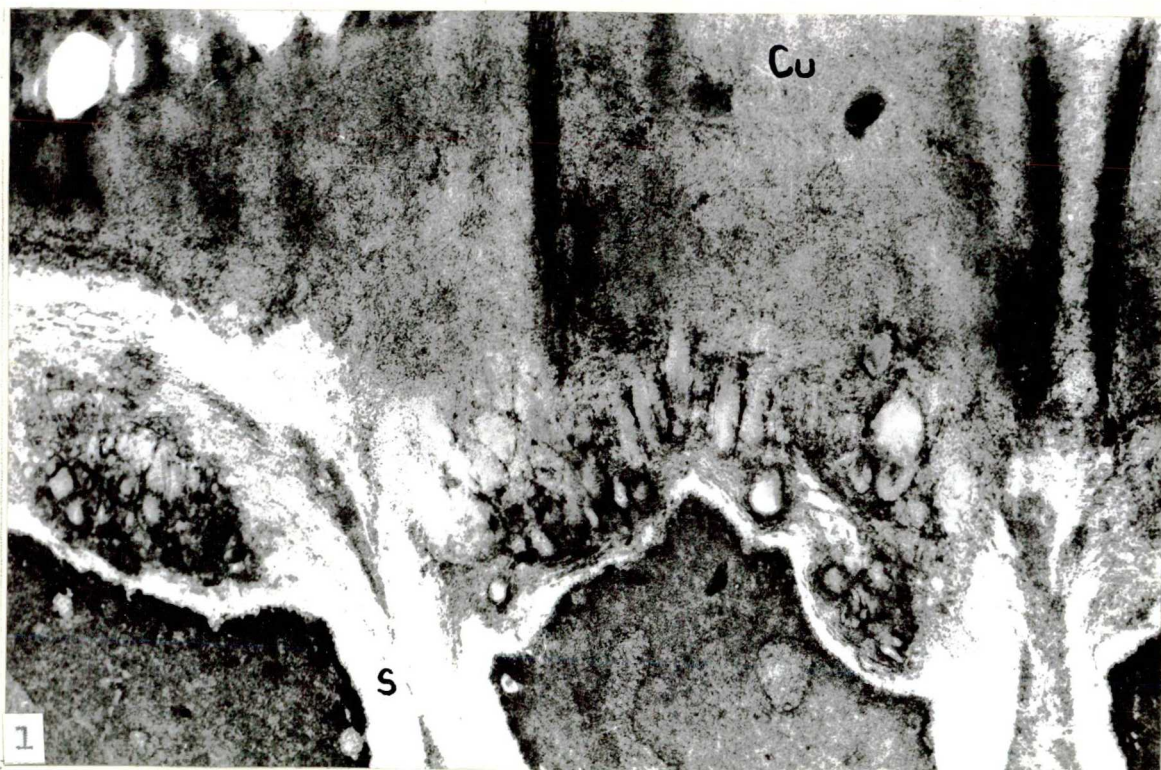
IX. Tábla



X.Tábla

- 1.A kutikula alatti üregrendszer
/Glutáraldehid-OsO₄, 14.000x /
- 2.Az apró üregeket membrán vastagságu
fal veszi körül
/Glutáraldehid-KMnO₄, 31.000x /
- 3.Dendrit szerű sejttal beágazások a
kutikulába
/Glutáraldehid-OsO₄, 11.400x /

X. Tábla



XI.Tábla

1.A kutikula alatti jellegzetes üregrendszer

/Glutáraldehid-OsO₄, 4.600x /

2.Az epidermisz sejtek hosszmetzeti képén

hullámos lefutásu tubulusok vannak.Az apró üregek e felület felé futó tubulusok keresztmetzetei

/Glutáraldehid-OsO₄, 4.700x /

XI. Tábla



XII. Tábla

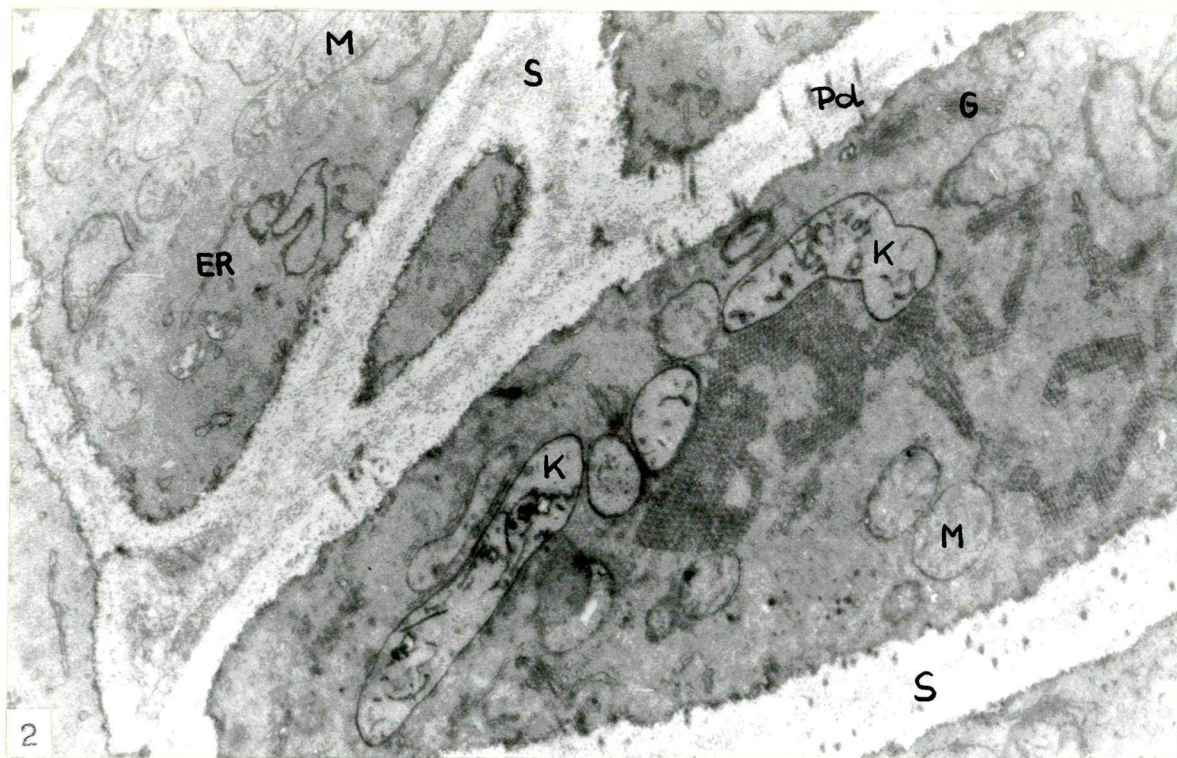
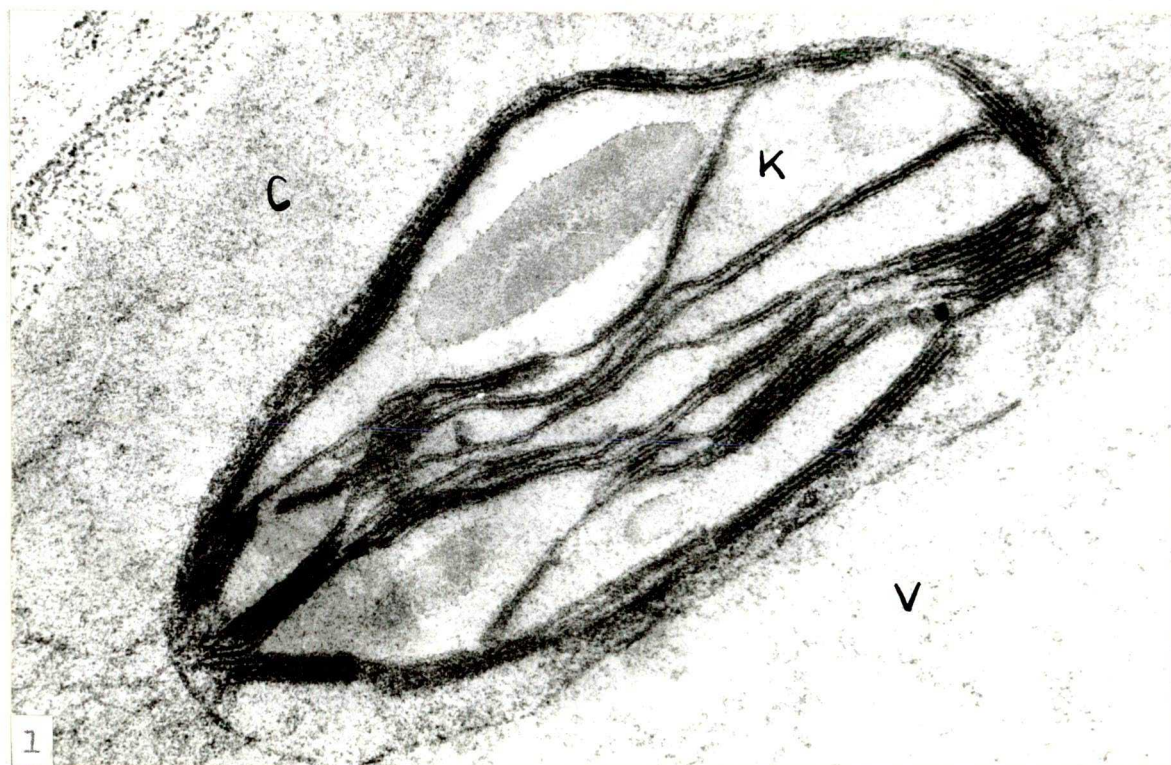
1. Parenchyma sejtéből kloroplasztisz ké-
ményítő szemekkel

/Glutáraldehid- KMnO_4 .33.800x/

2. Álkristályos struktúra glanduláris szö-
vetből

/Glutáraldehid- OsO_4 .5.000x /

XII. Tábla



XIII.Tábla

1.Sztaniollal fedett mirigy parenchyma sejt-
jéből egy kloroplasztisz ultrastrukturája
a fedést követő 3.napon

/Glutáraldehid- KMnO_4 , 48.000x/

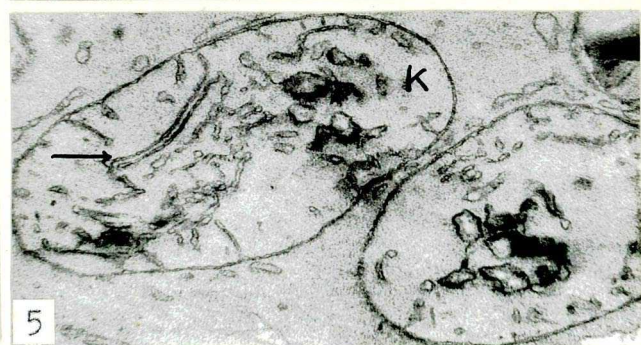
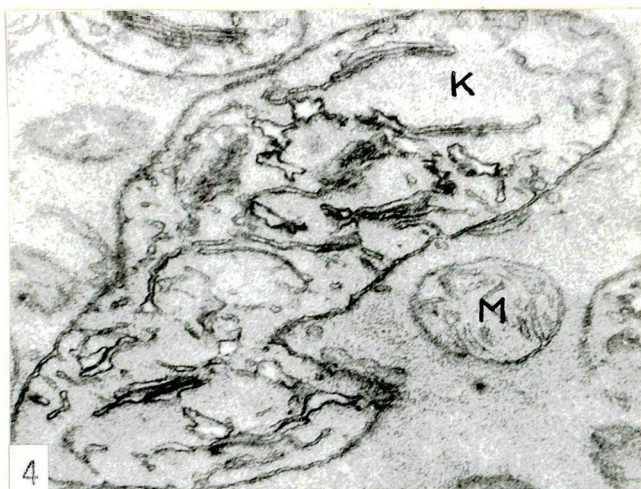
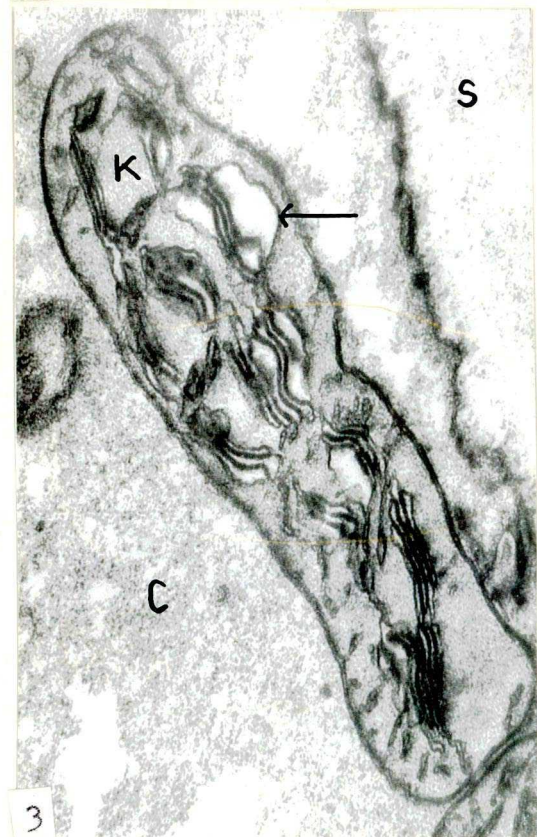
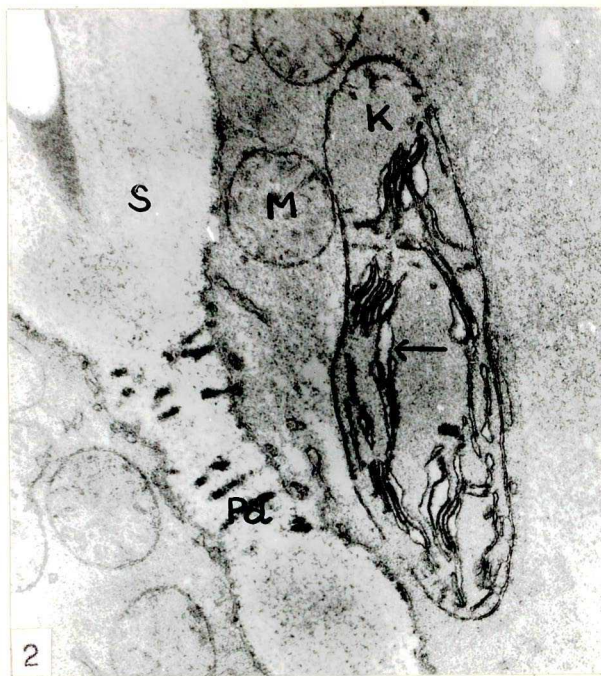
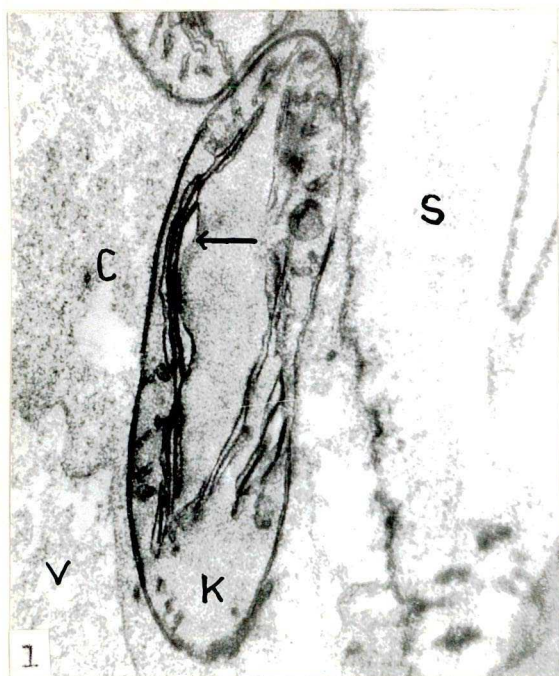
2.3.Kloroplasztisz destrukturalódási folyama-
ta a fedés 5.napján a parenchyma sejtekben.

/Glutáraldehid- KMnO_4 , 40.000x, 45.000x /

4.5.Glanduláris szöveti sejtek kloroplasztisza-
iban destrukturalódás:thylakoid fragmentá-
lódás,grana vezikulum duzzadás.

/Glutáraldehid- KMnO_4 , 47.000x, 44.200x /

XIII. Tábla



XIV. Tábla

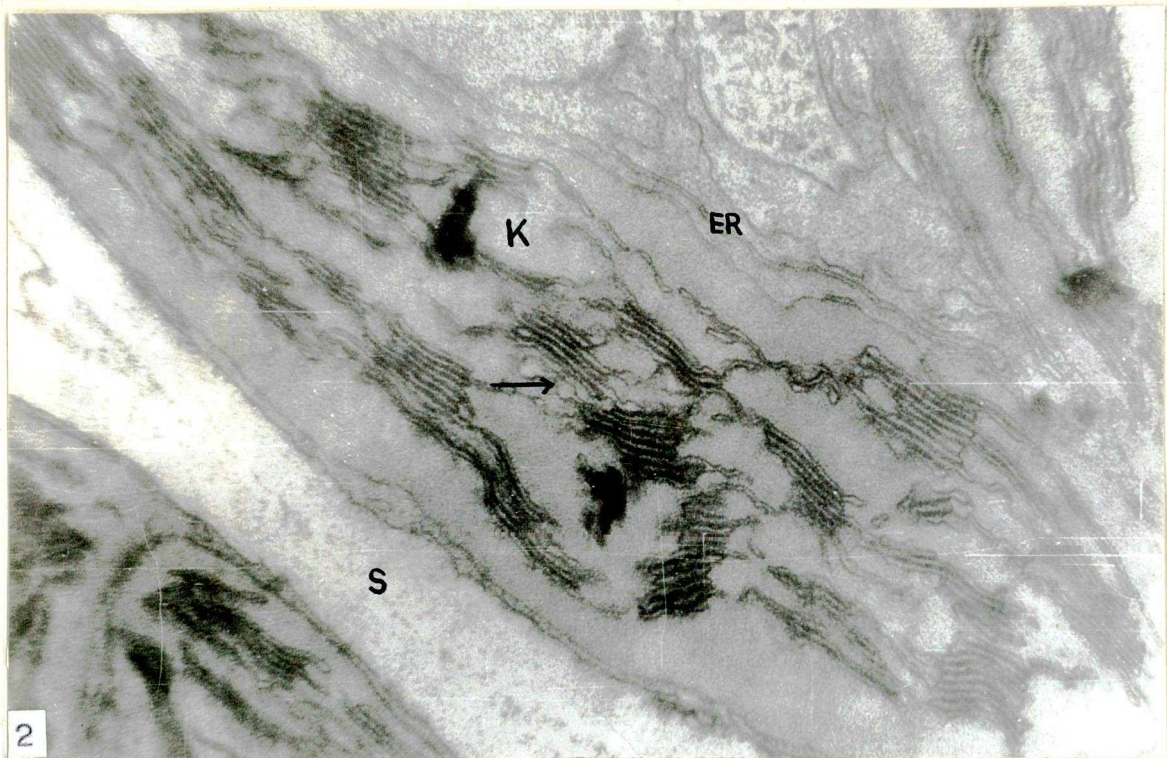
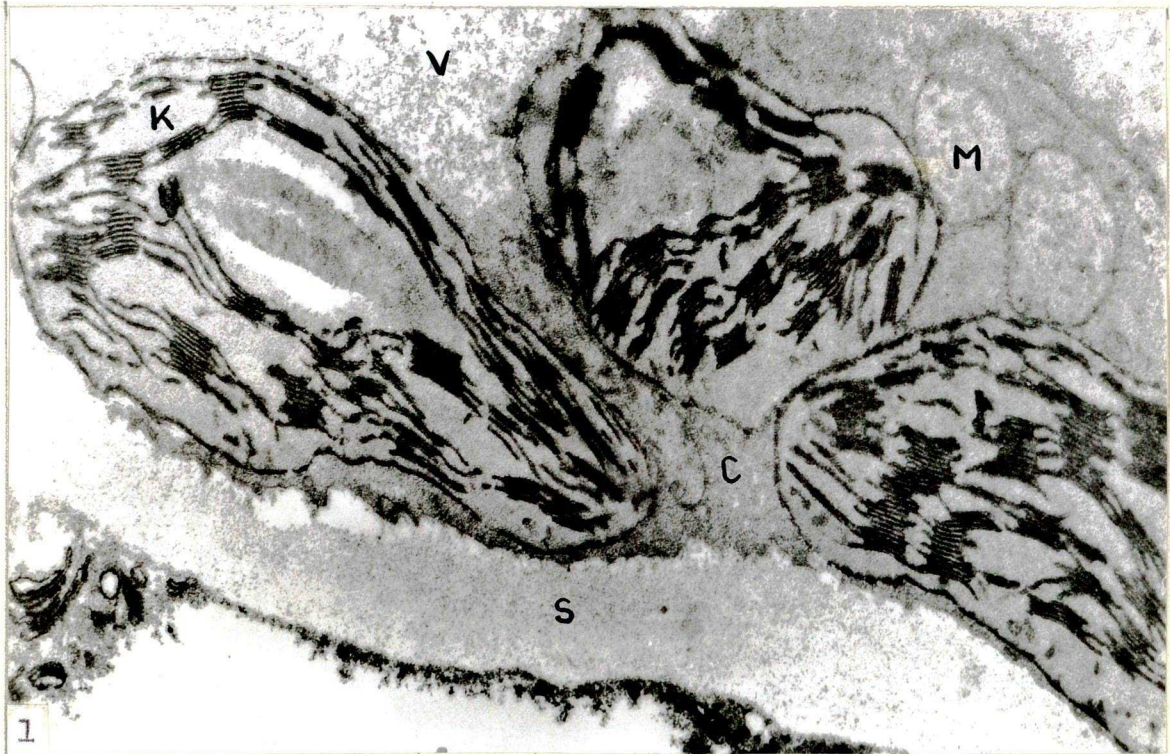
1. Ricinus levél parenchymából kloroplasztiszok.

/Glutáraldehid- KMnO_4 , 28.000x /

2. Sztaniol zacskóval öt napig fedett levél kloroplasztiszaiban gyenge destrukturalódás.

/Glutáraldehid- KMnO_4 , 62.500x /

XIV. Tábla



XV.Tábla

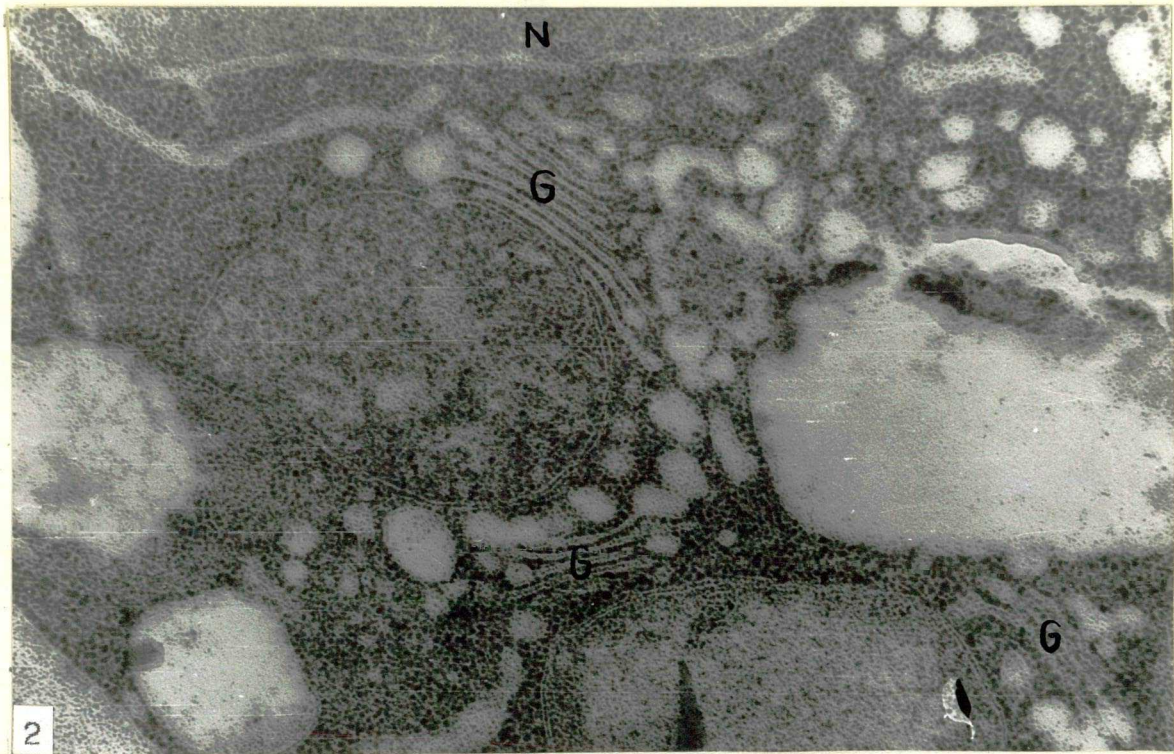
1.Etiolált mirigy csersav kiválasztó epi-
dermisz sejtje.

/Glutáraldehid-OsO₄, 16.000x /

2. Sejtrészlet Golgi apparátussal

/Glutáraldehid-OsO₄, 60.000x /

XV. Tábla



XVI. Tábla

1. Etiolált mirigy epidermisz sejtjében
csersav kiválás

/Glutáraldehid- OsO_4 , 20.000 x /

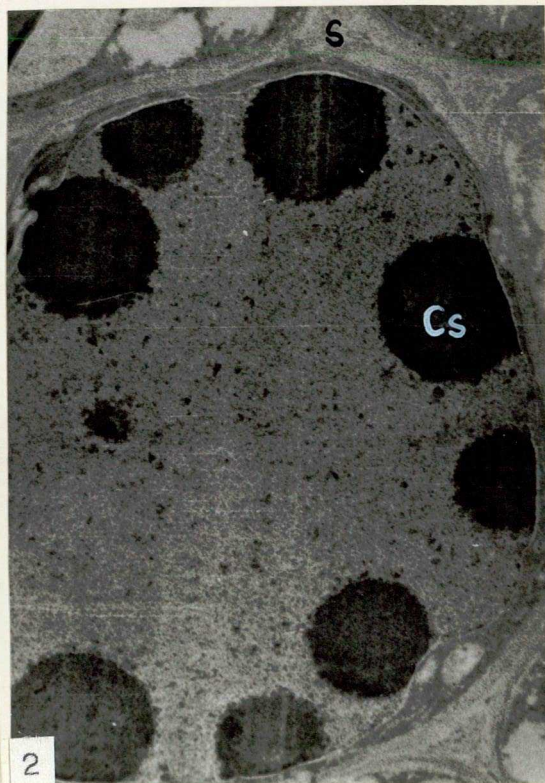
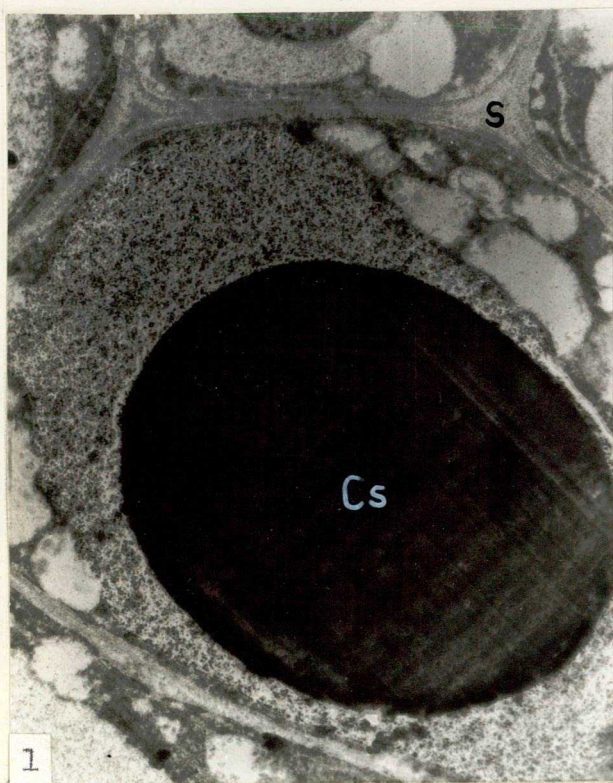
2. A tonoplaszt belső oldalán erősen festődő
cseranyag gócok alakulnak ki.

/Glutáraldehid- OsO_4 , 15.000x /

3. Parenchyma sejtéből plasztisz

/Glutáraldehid- KMnO_4 , 44.200x /

XVI. Tábla



XVII.Tábla

1.Etiolált mirigy glanduláris szövetéből
etioplasztisz.

/Glutáraldehid-KMnO₄, 64.400x /

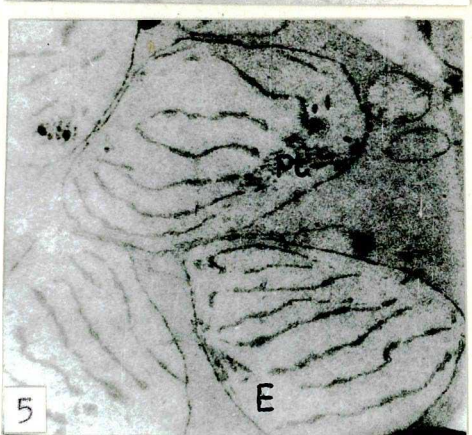
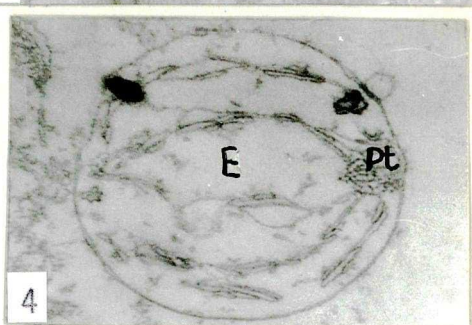
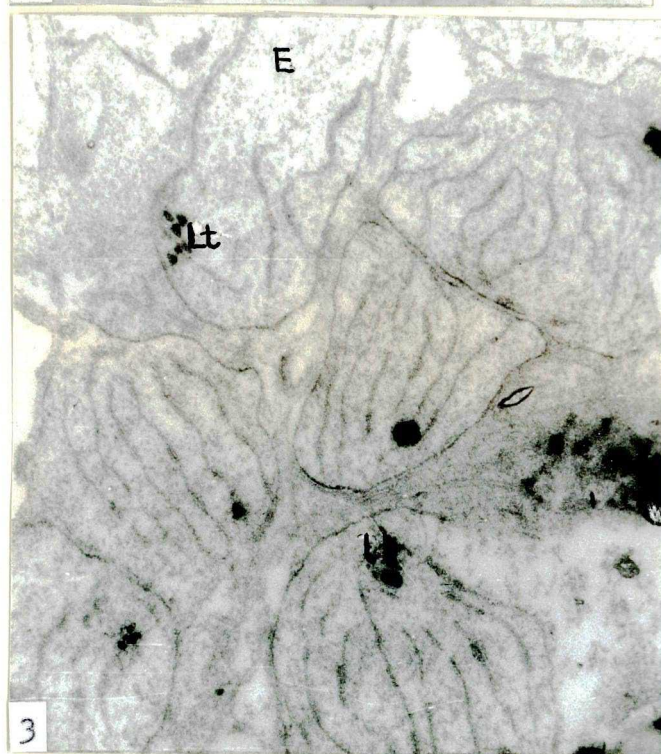
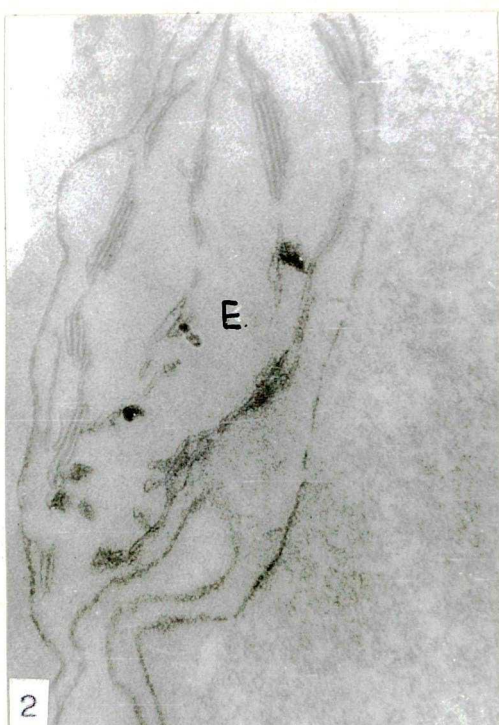
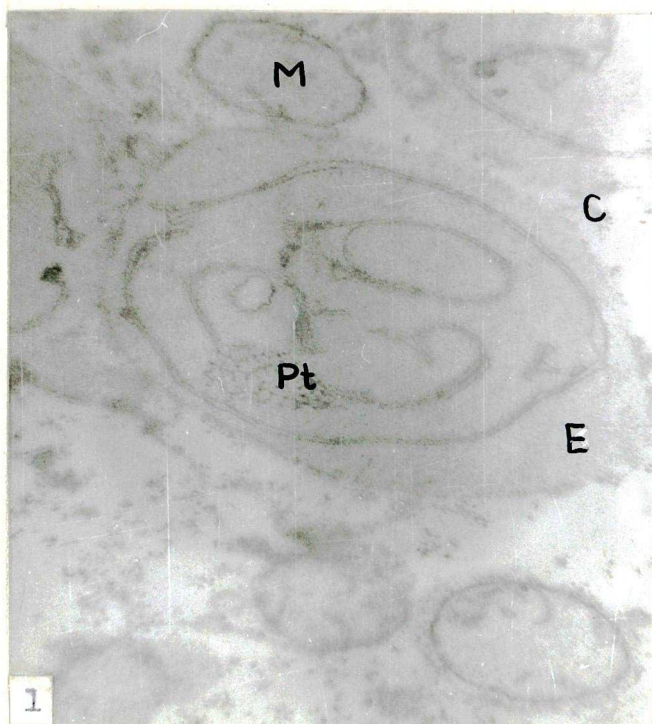
2.Parenchyma sejt

/Glutáraldehid-KMnO₄, 47.200x /

3.4.5.Etiolált levél etioplasztiszai lipid
testekkel.

/Glutáraldehid-KMnO₄, 16.500x, 12.200x, 12.400x/

XVII. Tábla



XVIII. Tábla

1. Háncs elemek multilamelláris strukturával

/Glutáraldehid-OsO₄, 5.200x /

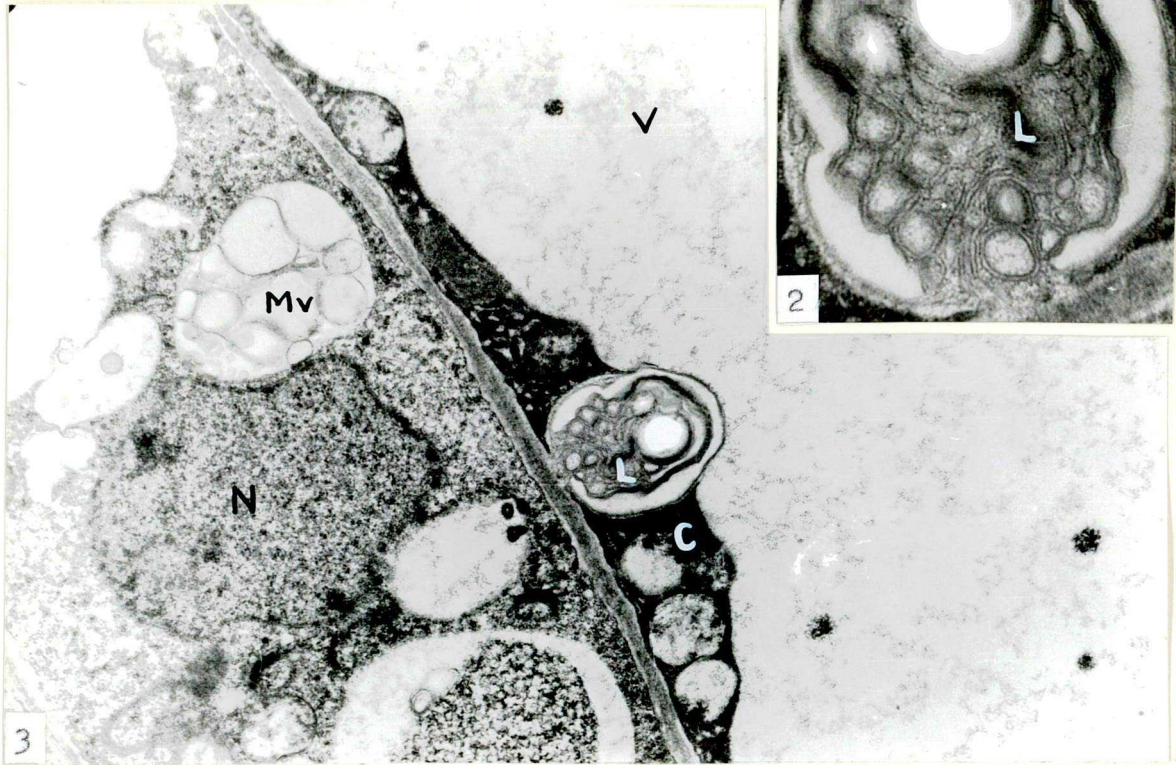
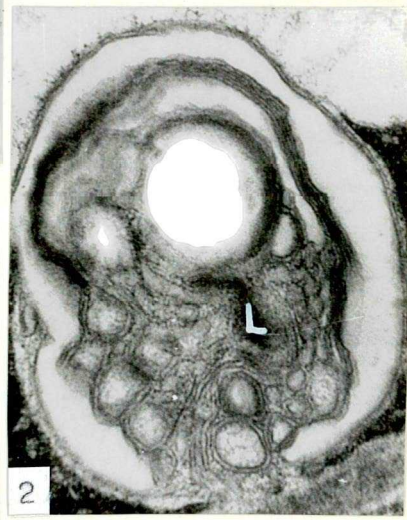
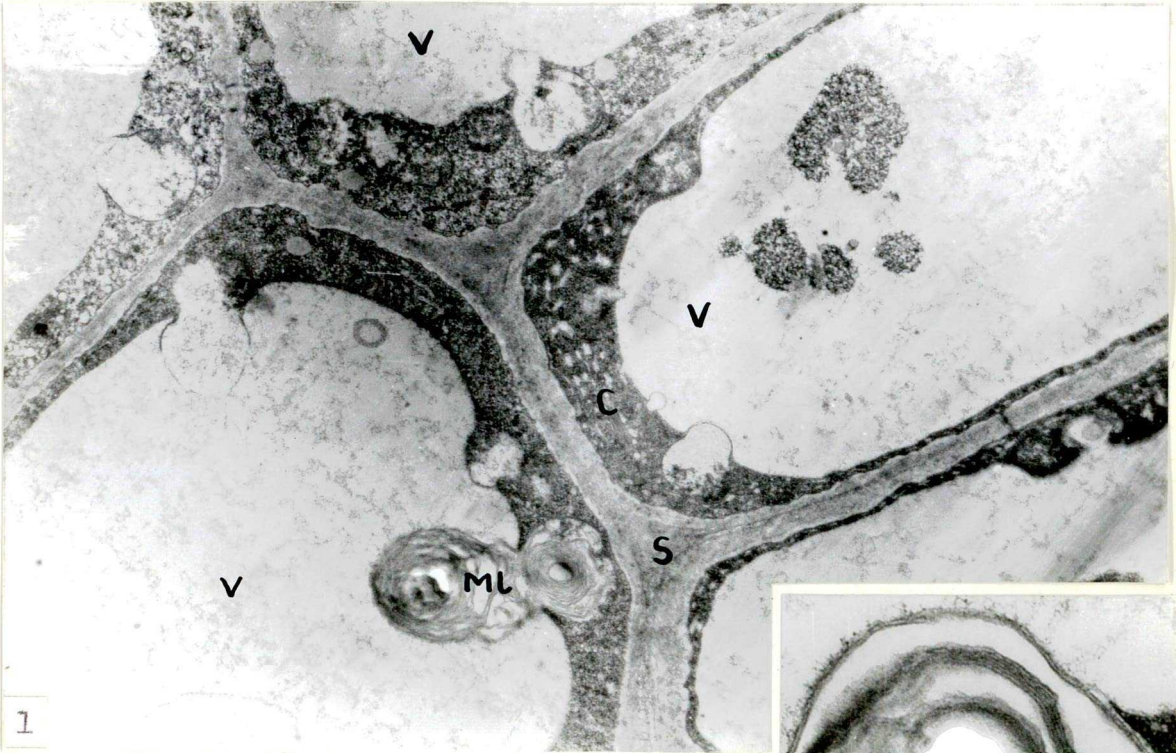
2. Lomaszóma

/Glutáraldehid-OsO₄, 26.400x/

3. Lomaszóma asszociálódik egy floem elem

plazmalemmájával. A szomszédos glanduláris
szöveti sejtekben is megfigyelhető multive-
zikuláris test.

/Glutáraldehid-OsO₄, 16.800x/



XIX.Tábla

1.Lomaszóma fuzionál a plazmalemmával egy parenchyma sejtben.A szomszédos glanduláris szöveti sejt plazmalemmája alatt apró vezikulumok láthatók.

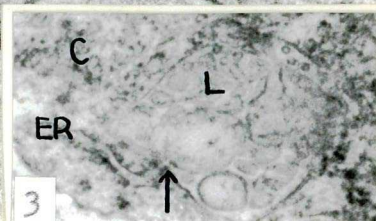
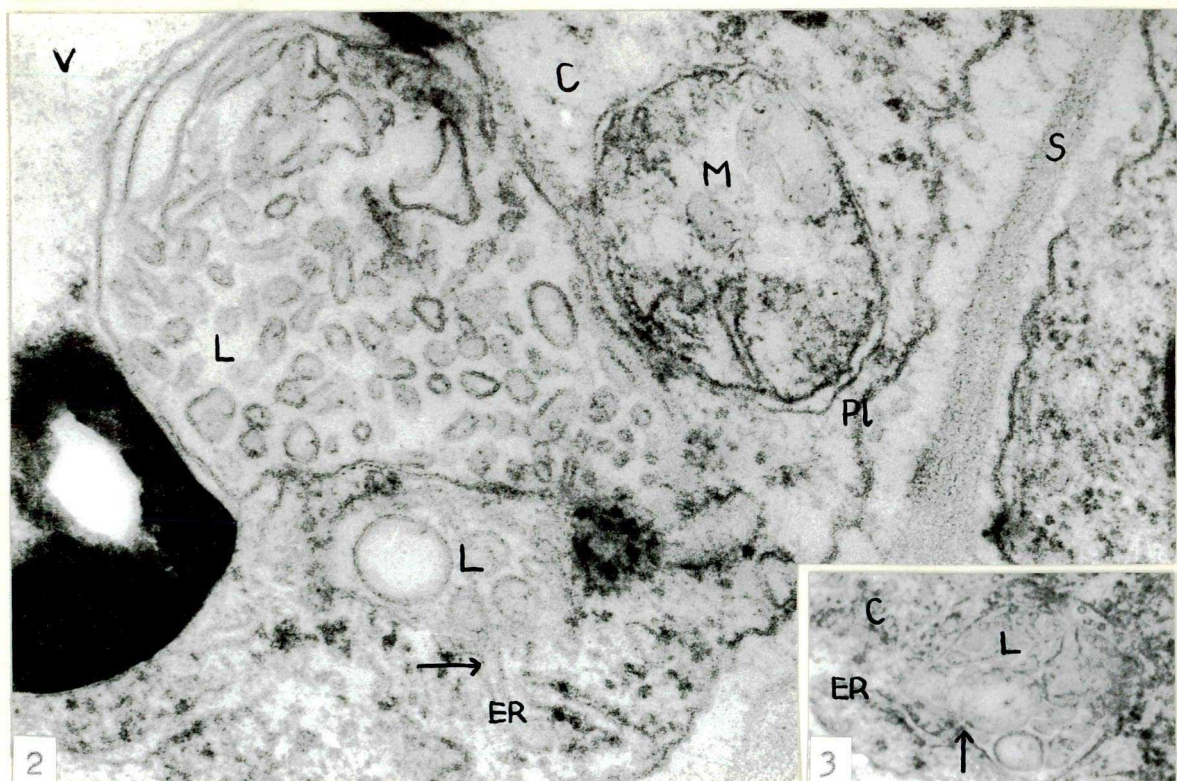
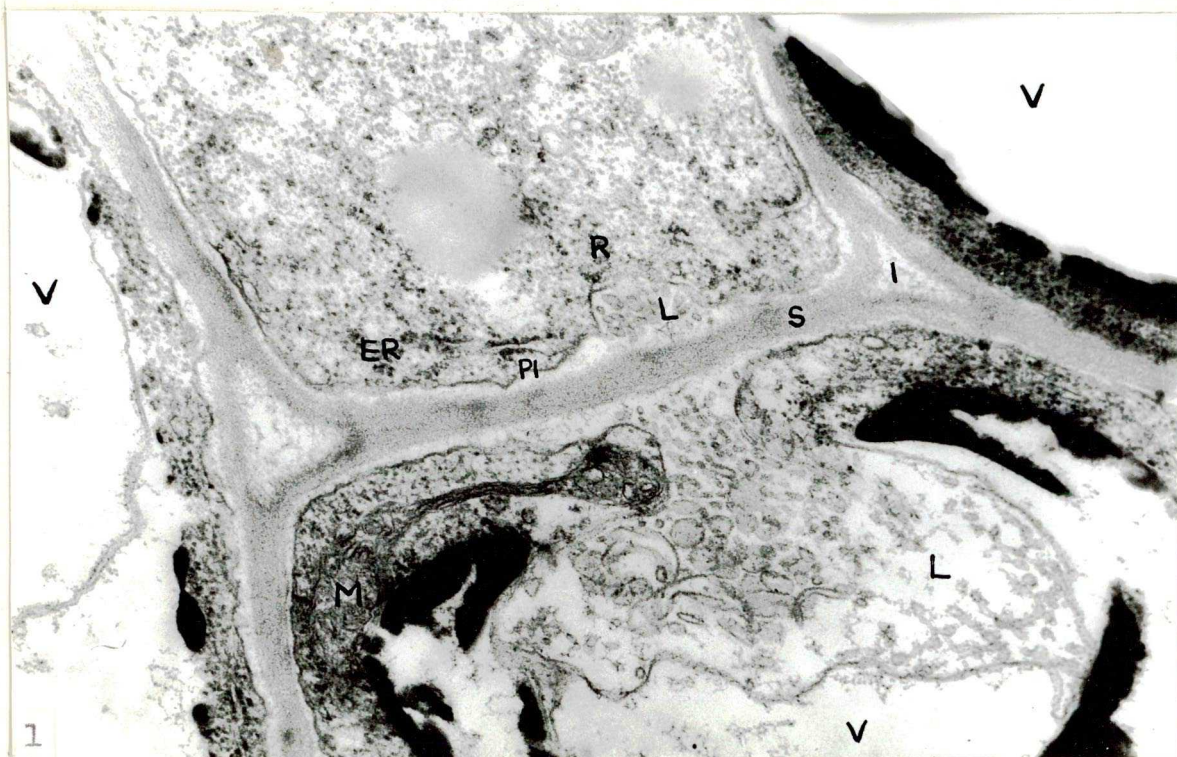
/Glutáraldehid-OsO₄,32.000x /

2.Lomaszóma parenchyma sejtből.Mellette ER-mal/nyíl/ szoros kapcsolatban levő kialakuló lomaszóma látható.

/Glutáraldehid-OsO₄,60.000x /

3.ER és lomaszóma

/Glutáraldehid-OsO₄,20.000x /



XX.Tábla

1.Folyadéktranszport plazmodezmán keresztül.

/Glutáraldehid-OsO₄, 40.000x/

2.Lomaszóma és Golgi apparátus térbeli közelsége.

/Glutáraldehid-OsO₄, 46.500x /

3.Lomaszóma és a mitokondrium reakcióközeliségben vannak.

/Glutáraldehid-OsO₄, 88.000x/

