

A II. Biofizikai Vándorgyűlést 1962. augusztus 21—25-ig Debrecenben tartotta a Társaság, ismét együtt az Eötvös Lóránd Fizikai Társulat vándorgyűlésével.

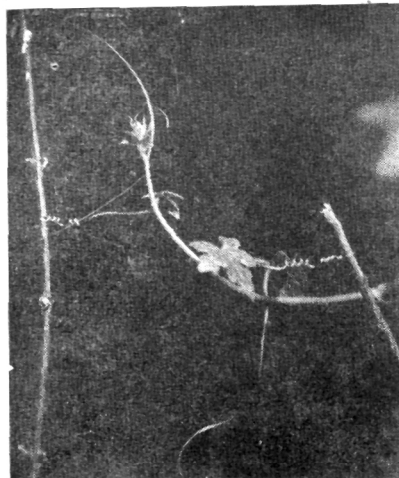
*Tóth Lajos, a vándorgyűlés elnöke bevezető szavai után megkezdődött az ingerület-symposium, amelyen a következő előadások hangzottak el.
(Az előadások teljes szövegét közöljük.)*

AZ INGERÜLET KELETKEZÉSE ÉS VEZETÉSE NÖVÉNYEKBEN

Frenyó Vilmos

A Magyar Biofizikai Társaság Elnökségének tagja
(Eötvös Lóránd Tudomány Egyetem Növényélettani Intézete, Budapest)

Az ingerület a növényvilágban részben hasonló, részben eltérő az állati szervezetekben létrejövő ingerületi jelenségekhez képest. A növénynek nincsen idegrendszere és nincsenek izmai. Ennek ellenére például a kapaszkodó kacsok érzékenyen reagálhatnak, érintkezve a szilárd támasztekkel és jól megmérhető erővel görbülni kezdenek. (1. ábra) Érzékenysé-

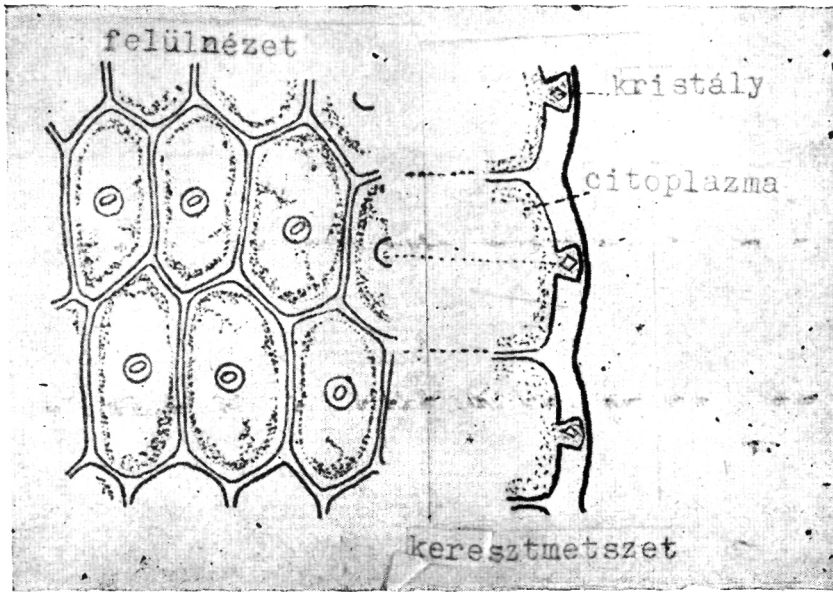


1. ábra. A földi tök (Bryonia alba) kapaszkodása görbülő kacsokkal.

gükre jellemző, hogy 0,1 mg súlyú vattaszál érintése és légáramlattal mozgatása már megindítja a görbülést.

A kacsok érzékenységére vonatkozó vizsgálatok során a múlt században felfedezték az érző gödörkéket, az epidermis sejtek külső falán lévő elvékonyodást. Itt a sejtfal igen kis mechanikai hatásra benyomható. E membrán mögött a sejtfalban 5—10 mikron átmérőjű üreg van, amely úgy képződött, hogy ezen a ponton a sejtfal nem vastagodott. Gyakran Ca-oxalát kristálykát láthatunk a gödörkében. (2. ábra) A gödörkét kívülről lezáró membrán érintésekor a kristály átviszi a nyomást a protoplazmára. Bonyolult reakció-láncolat során az auxin — töltésváltozás következtében

— egyenlőtlenül oszlik meg és a kacs érintett oldalán meglátható, a túloldalon meggyorsítja a növekedést, a kacs tehát begömbösül. Mindez csak akkor következik be, ha szilárd tárgy váltakozva ingerli a különböző ponto-



2. ábra. Érző gödörkék a kapaszkodó kacsok külső sejtfalában

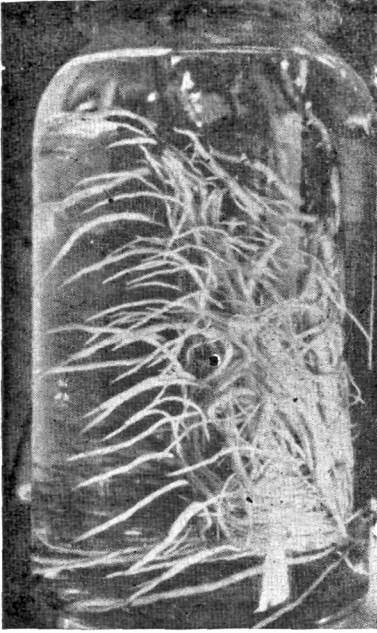
kat. Folyadék csepp, vagy zselatinos üvegpálca hatástalan, sőt hatástalan marad a szilárd test is, ha óvatosan úgy érintjük a kacsához, hogy ne dörzsölje.

Egyenlőtlen auxineloszlással magyarázzák a geotropos és a fototropos jelenségeket is. (3. ábra) Érdekes koncepció a *Holodnij, Went, Dolk és Brauner-féle*, amely geoelektromos effektussal magyarázza a szárak negatív és a gyökerek pozitív geotropos mozgásának megindítását. A vízszintesre helyezett növényrész földfelé néző oldala kismértékben pozitív töltésű lesz a túloldalhoz képest. Az anion jellegű auxin az alsó oldalon halmozódik, intenzívebben növesztve a szárnak ezt az oldalát, ezért a szár felfelé gömbösül. A gyökér szövetei érzékenyebbek lévén, a nagyobb auxinkoncentráció már gátolja az alsó oldal növekedését, a vízszintesre helyezett gyökér lefelé gömbösül.

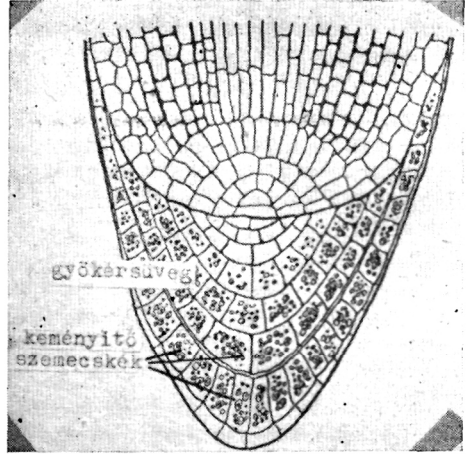
Ez a magyarázat nem elegendő a centrifugálással kapott reakció értelmezéséhez, úgyhogy némelyik szerző ma is figyelembe veszi a *Haberlandt—Német* részéről kialakított régi statolit-keményítő elméletet, illetve annak változatait. (4. ábra)

Az elmondott példákban az ingerület keletkezése, vezetése és maga az effektus merőben más, mint az állati szervezetekben; a mozgást a két oldal egyenlőtlen növekedése okozta.

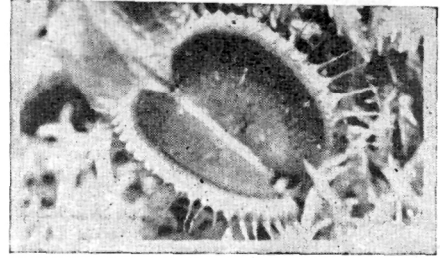
Ismerünk nagyon gyors növényi mozgásokat is; például a *Venus* légy-csapója (*Dionaea muscipula*) olyan gyorsan csapja össze két levélkaréját, hogy csakugyan megfelel nevének. (5. 6. ábra)



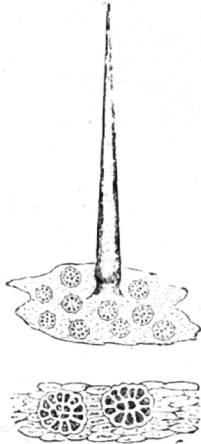
3. ábra. Gyökérgomolyag negatív fototropizmusa. Megvilágított térben a gyökérágak a fényforrással ellenkező irányba nőnek (Szabó Z. felvétele).



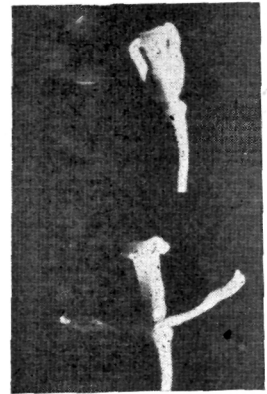
4. ábra. „Statolit” keményítő a gyökérsüvegben. Régi felfogás szerint ezek elmozdulása indítja meg a geotropos mozgást.



5. ábra. Dionaea levélkaréja. A levéllemezen látható az egyik érzőserte



6. ábra. Dionaea érzősertéje és emésztő mirigysejtjei

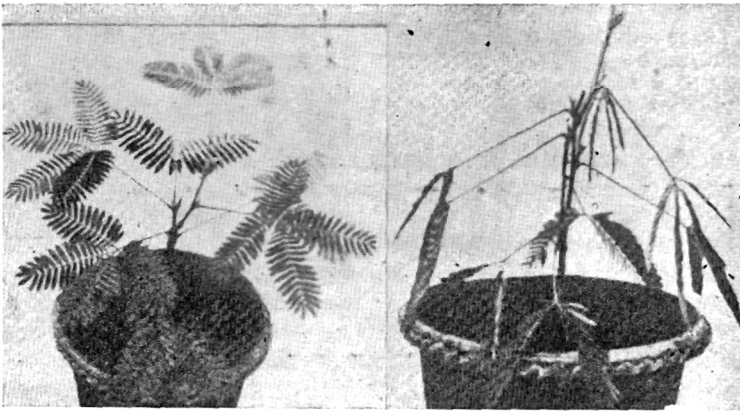


7. ábra. Berberis szét-szedett virága. A porzó kalapácmozgást végezt az érintési inger hatására.

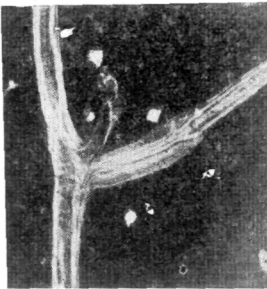
A Berberis porzója is, ha a tövét hajszállal érintjük, 0,04 mp alatt oda üt a bibe felé. (7. ábra)

A Centaurea portokcsöve átlag 8 mp alatt fejezi be mozgását. Ingerlés-kor kontrakciós áram fut végig a porzó-szálakon; azok megrövidülése mozgatja a portokcsövet. Ez a kontrakció azonban nem úgy történik, mint az izomfibrillumoké. A turgeszcens sejtek hirtelen vizet veszítenek, mert a plazmatömlő az ingerlés hatására átteresztőbbé válik. A felesleges víz az intercellulis járatokba vonul és a sejtek térfogata 20—30%-kal megkisebbedik.

Alapjában véve ugyanez a turgoros mechanizmus ismerhető fel a többi gyorsan lefolyó nasztiánál. (A nasztiák, ellentétben a tropizmusokkal, függetlenek az inger irányától; a mozgás pályáját a szerv struktúrája szabja meg.) Ez a helyzet a mimózánál is; a levélcukló alsó oldalán a sejtfezsétség (turgor) az ingerlés hatására megcsökken, 2—3 atm. nyomáskülönbség keletkezik a levélcukló két oldala között, ez okozza a mozgást. (8., 9. ábra) A turgorcsökkenés itt is annak a folyamán, hogy ingerlés hatására a sejtekben megnő a plazmatömlő permeabilitása. Maga az ingerület tehát a plazmalemma szerkezetében az inger hatására létesült elsődleges változás, amely a plazmaszerkezet kismérvű és könnyen helyreálló dezorganizációjával kapcsolatos. A rendszer viszonylagos stabilitását természetesen csak olyan ingerhatás bolygathatja meg, amely az ehhez szükséges küszöbérté-



8. ábra. Mimóza rendes és ingerelt állapotban (szeizmonasztia)



9. ábra. Levélcukló hosszmetsete. A szállítószövet centrális helyzetű. Így nem akadályozza a levélnyel le-hajlását, ha a sejtek turgeszcenciája csökken

ket túllépi. Az inger intenzitása és a mozgási reakció egyébként nem arányos, a viszony nem „sztöchiometrikus”; mihelyt a plazma permeabilitása ugrásszerűen megnő, a turgorcsökkenés mozgást indít meg.

A mozgásreakció a gyors nasztiák esetében sem rokon az állatok mozgásjelenségeivel; még talán a tengeri sünök és a többi Echinodermata ún. ambulakrális lábai mozognak leginkább hasonló elv szerint, a hidrosztatikus nyomás változtatásával, amelyet sajátos vízedényrendszer vezérel. Ez a hasonlóság azonban egészen távoli.

Vajon van-e egyáltalán valami hasonló jellege a növényi ingerületnek az állatéhoz? Talán a gyors nasztiáknál tapasztalt akciósáram fellépése tekinthető ilyen közös jelenségnek. Itt azonban nincsenek idegpályák; pl. a mimóza levélgerincén, levélnyelén és internódiumain kb. 15 mm/mp sebességgel végig futó negatív töltés tulajdonképpen az edénynyalábrendszer mentén terjed, valószínűleg a hánicsban, ahol elsősorban a rosta-csővek protoplazmája lehet a legfőbb közvetítő. Az ingerületvezetés távolsága már függ az inger erősségétől; ha megpörköljük a mimóza valamelyik levélkéjét, az ingerület sokkal távolabb is mozgásreakciót vált ki, mint pusztán érintésre.

Megjegyzendő, hogy olyan növényeken is tapasztalható akciósáram, amelyek nem képesek gyors mozgásra, mert nem alakult ki rajtuk levélcsukló, vagy más olyan berendezés, amely az akciósárammal kapcsolatos turgorváltozást mozgássá alakíthatja. *Gunar, Szinjuhin* (1961) és mások a növények ingerelhetőségének elektrofiziológiai jellegzetességeit vizsgálva megállapítják, hogy az ingerelhetőség teljesen általános, csupán akkor nem észlelhető, ha a sejtek élettevékenysége csekély intenzitású, vagy éppen elhaló félben vannak. *Gorcsakov* vizsgálatai szerint (1961) az impulzusok az edénynyalábrendszer mentén bazipetális és akropetális irányban egyaránt terjedhetnek.

Az akciósáram nyilvánvalóan közös tüneménye a növényi és állati szervezetnek, még ha nem is alakult ki a növényeknél specifikus vezetőpálya. Éppen ezért a növényekben a 10–100 millivolt feszültségű akciósáram aránylag lassan halad (kb. 15 mm/sec.), a refrakter periódus pedig hosszú percekig, sokszor félóráig is eltart.

E. Bübbing (1953, 1959) az ingerelt növényrészekben keletkező akciósáramot a következően származtatja. Nyugalmi állapotban a plazmalemma rendszerint pozitív töltésű a mezoplazmához képest, mert egyes kationok, köztük a hidrogén ionok is, könnyebben kijutnak a felületre, mint az anionok. A fizikai, vagy kémiai ingerek közvetlen hatása a labilis struktúrát megbolygatja. Ezzel csökken a rendszer polarizáltsága és az érintett helyen anionok fokozott kivándorlása is lehetővé válik. Csökkent tehát a pozitív-potenciál, az afficált pont negatív jellegűvé válik. Ily módon különbség létesül az inger által közvetlenül érintett és az érintetlen helyek között, s ez a töltéskülönbség elektromos áramlással egyenlítődik ki.

Az ingerületi folyamat ezek szerint a plazma-felület depolarizálódásával kapcsolatosan eredményez működési áramot, amely nem a mozgás mellékterméke, hiszen mozdulatlan szövetekben is kimutatható, azonkívül az elektromos jelenségek megelőzik a szerv mozgását. Ezek az elektromos jelenségek az ingerkeltéstől az esetleges mozgás megindulásáig tartó latencia időbe esnek.

Bünning és többek által képviselt fizikai teória szerint a helyi működési áram azért terjed tova, mert ingerként hat a szomszédos részekre és ott is ingerületet kelt, melynek kapcsán a plazmafelület depolarizálódik, s a töltésváltozás újabb szerkezetváltozást okoz.

Ezzel a fizikai szemlélettel szemben *Soltys*, *Umrath* (1960) és mások a jelenség kémiai részét hangsúlyozzák. E szerint az ingerületvezetésben specifikus anyag képződése a lényeges, amely a plazmafelületen, de a szálítószövetben is terjed. Ilyen anyag létezését már évtizedekkel ezelőtt kimutatta *Fitting*; más kutatók is észlelték, hogy pl. a mimózában keltett ingerület átvágott részeken átjut, ha vízzel telt üvegcsővel kapcsoljuk össze a növény felső és alsó darabját. A folyadékban olyan anyagot sikerült kimutatni, amely mozgásreakciót váltott ki a mimózán. Ez az anyag más ingerelt növényből is előállítható.

A kémiai elemzések szerint a 300—450 mol. súlyú vegyület redukáló sajátságú oxisav, *Hesse* szerint esetleg endiol, tehát telítetlen alkohol jellegű.

Vitatott kérdés, vajon az ingerületi anyag az ingerléskor keletkezik-e, vagy kötött állapotban jelen van és a plazmaszerkezet változásakor csupán szabaddá válik. Éterrel való gyors elöléskor kevesebb ingerületi anyag keletkezik, mint lassú elöléskor; ebből arra következtetnek, hogy ez az aktív anyag valószínűleg az ingerléskor jön létre prekursorokból.

Az eddigi vizsgálatok alapján még nem tudunk arra válaszolni, hogy a *Hesse* által megtalált fiziológiailag aktív anyag azonosítható-e az állati idegelemekben az ingerületáttevődésben feltételezett valamelyik mediátorral.

A fizikai, valamint a kémiai szemlélet között áll *Umrath* (1959, 1960) figyelemreméltó felfogása. Szerinte a plazmalemmában fellépő elektromos feszültséget részben az a körülmény is létrehozhatja, hogy elektromosan poláros molekulák orientáltan helyezkednek el. Az ingerület folyamán ezek a molekulák, vagy közülük egyesek kémiaailag reagálhatnak, ezáltal a töltés csökkenhet — illetve eltűnhet. A plazmalemma szerkezete és polaritása azokon a helyeken megváltozik, ahol a kémiai reakciók bekövetkeztek s ez a permeabilitást növelheti. Amennyiben az akcióspotenciál keretében az elektromos feszültség csak részben tűnik el, úgy a megmaradó töltést vagy azok az elektromosan poláros molekulák okozzák, amelyek a reakcióban nem vettek részt, vagy olyan membránpotenciál okozza, amely azért áll fenn, mert a permeabilitás növekedése ellenére bizonyos mértékű szelektív kationpermeabilitás megmarad.

Egyébként a növényi ingerjelenségek kutatásában a tudomány még nem jutott olyan messzire, mint az állat- és emberélettan területén. Hazánkban ilyen jellegű önálló rendszeres kutatás egyenlőre nem folyik.

Összefoglalás

Helyhez kötött növény egyes részei a környezet felől jövő ingerekre aktív mozgással reagálhatnak. Izmok és idegek nélkül ez a következő módokon történik: 1. a szerv két oldalának eltérő sebességű növekedésével (tropizmusok és lassú nasztiák); 2. turgorváltozással (gyors nasztiák).