

NÖVÉNYEK ÉS GOMBÁK SZERVEZŐDÉSE

VÁGI PÁL
PREININGER ÉVA
KOVÁCS M GÁBOR
KRISTÓF ZOLTÁN
BÓKA KÁROLY
BÖDDI BÉLA

NÖVÉNYEK ÉS GOMBÁK SZERVEZŐDÉSE

Szerkesztő: Kristóf Zoltán

**Vági Pál
Preininger Éva
Kovács M Gábor
Kristóf Zoltán
Bóka Károly
Böddi Béla**

NÖVÉNYEK ÉS GOMBÁK SZERVEZŐDÉSE: Szerkesztő: Kristóf Zoltán

írta Vági Pál, Preininger Éva, Kovács M Gábor, Kristóf Zoltán, Bóka Károly, és Böddi Béla
Szerzői jog © 2013 Eötvös Loránd Tudományegyetem

E könyv kutatási és oktatási célokra szabadon használható. Bármilyen formában való sokszorosítása a jogtulajdonos írásos engedélyéhez kötött.

Készült a TÁMOP-4.1.2.A/1-11/1-2011-0073 számú, „E-learning természettudományos tartalomfejlesztés az ELTE TTK-n” című projekt keretében. Konzorciumvezető: Eötvös Loránd Tudományegyetem, konzorciumi tagok: ELTE TTK Hallgatói Alapítvány, ITStudy Hungary Számítástechnikai Oktató- és Kutatóközpont Kft.

Nemzeti Fejlesztési Ügynökség
www.ujszechenyiterv.gov.hu
06 40 638 638



A projekt az Európai Unió támogatásával, az Európai Szociális Alap társfinanszírozásával valósul meg.



Tartalom

1. BEVEZETÉS	1
1.1. Testszerveződési szintek	1
1.2. Az autotrófia és a testszerveződés	2
1.3. A víz szerepe	3
1.4. Az anyagszállítás és a szervezeti szintű szabályozás lehetősége	3
1.5. A növényi kiválasztás sajátosságai	3
1.6. A növények morfológiai és anatómiai polaritása	4
1.7. Össejtek és sejtplaszticitás a növényekben	4
1.8. A raktározás szervezettani és élettani jelentősége	5
1.9. A szaporodás alapjelenségei	5
1.10. Kétszakaszos egyedfejlődés a növényvilágban	6
1.11. A kétszakaszos életciklus genetika értelmezése	7
2. MORFOLÓGIA	8
2.1. Mag és csíranövény	8
2.2. Gyökér	9
2.3. Hajtástengely (szár)	12
2.4. Rügy	13
2.5. Levél	14
2.6. Virág, virágzat	17
2.7. Termés	21
3. SEJT TAN	23
3.1. A növényi sejt jellegzetességei	23
3.2. A sejtfal	23
3.3. A vakuoláris rendszer	26
3.4. Plasztiszok	27
3.5. A sejtosztódás	30
3.5.1. Mitózis	30
3.5.2. A meiózis	31
4. NÖVÉNYI SZÖVETEK	33
4.1. Osztódó szövetek vagy merisztémák	33
4.1.1. Eredet szerinti csoportosítás	33
4.1.2. Helyzet szerinti csoportosítás	34
4.1.3. A sejtek osztódási síkja szerinti csoportosítás	34
4.2. Börszövetrendszer	34
4.2.1. Epidermisz	34
4.2.2. Rhizodermisz	36
4.2.3. Másodlagos és harmadlagos bőrszövet	36
4.3. Alapszövetrendszer	37
4.3.1. Parenchima	37
4.3.2. Szilárdító vagy mechanikai alapszövetek	38
4.4. Szállítószövetrendszer	39
4.4.1. Xilem	39
4.4.2. Floem	40
4.4.3. Szállítónyalábok	41
4.4.4. Szövet típusok	42
5. SZERV SZÖVET TAN	44
5.1. Gyökér	44
5.1.1. A gyökér hosszanti zonációja	44
5.1.2. A gyökér elsődleges szöveti szerkezete	44
5.1.3. A gyökér másodlagos vastagodása	46
5.2. A szár	47
5.2.1. A szár elsődleges szöveti szerkezete	47
5.2.2. A szár másodlagos vastagodása	48
5.3. A fatest	50
5.4. A levél	51

5.4.1. A levél kialakulása	51
5.4.2. A levél szöveti szerkezete	52
5.4.3. A levél és a környezet	53
5.4.4. A lombhullás	53
6. A nem zárvatermő szárazföldi növények anatómiája és szaporodása	55
6.1. Mohák	55
6.1.1. Becősmohák (Anthocerotophyta)	55
6.1.2. Májmohák (Hepatophyta)	56
6.1.3. Tőzegmohák	58
6.1.4. Sziklamohák	60
6.1.5. Valódi lombosmohák	61
6.2. Harasztok	62
6.2.1. Korpafüvek	63
6.2.2. Csipkeharasztok	64
6.2.3. Durdafüvek	66
6.2.4. Zsurlók	66
6.2.5. Páfrányok	68
6.3. Nyitvatermők	72
6.3.1. Cikászok	72
6.3.2. Ginkgofélék	74
6.3.3. Fenyőfélék	76
6.3.4. Gnetumfélék	77
7. Zárvatermők szaporodása	80
7.1. A virág	80
7.2. Mikrosporogenezis mikrogametogenezis	81
7.3. Makrosporogenezis, makrogametogenezis	81
7.4. Megporzás	81
7.5. A pollentömlő növekedése	82
7.6. Megtermékenyítés	83
7.7. Embriófejlődés	84
7.8. Endospermium	85
7.9. A mag	86
8. Gombák	87
8.1. Sejtszerveződés általános jellemzői	88
8.1.1. Sejtfal jellemzői	88
8.1.2. Sejtmembrán jellemzői	89
8.1.3. Ostor jellemzői	89
8.1.4. Sejtmag jellemzői	90
8.1.5. Sejtosztódás jellegzetességei	90
8.1.6. Speciális sejtorganellumok és jellemzőik	91
8.2. Gombák szerveződése	92
8.2.1. Tallusz	92
8.2.2. Egysejtű szerveződés	92
8.2.3. Hifális szerveződés	92
8.2.4. Micélium, álszövetek	93
8.3. Hifális növekedés jellemzői	94
8.4. Gombák szaporodása	95
8.4.1. Ivaros szaporodás általános jellemzői	95
8.4.2. Ivaros szaporodás és spóraelalakok	96
8.4.3. Egy komplex életciklus	100
8.4.4. Gombák ivartalan szaporodásának általános jellemzői	100
8.4.5. Ivartalan szaporodás és struktúrái a gombák fő csoportjaiban, spóratípusok	101
8.5. Gomba-növény kölcsönhatások	102
8.5.1. Mikorrhizák	102
8.5.2. Endofiton gombák	104
8.5.3. Növénykórokozó gombák	104
8.6. Zuzmók szerveződése	104
Bibliography	106

1. fejezet - BEVEZETÉS

(Böddi Béla)

A növényi szervezetek általános bemutatásakor a „funkcionális anatómia” elvét érdemes követni. Idejét múlt az a „klasszikus” szemlélet, ami egy szervezet pusztán morfológiai, szövettani vagy sejttani leírását jelentette; fel kell vetnünk azt a kérdést is, hogy egy adott struktúra hogyan működik, kialakulását milyen környezeti tényezők okozhatták, illetve ez a struktúra milyen környezeti viszonyokhoz történő alkalmazkodást tesz lehetővé. Másik lényeges szempont a differenciálódás kérdése, amelynek során az egyszerűtől a bonyolultabb struktúrák kialakulását figyelhetjük meg, de ennek fordítottja is megtörténhet, azaz egy bonyolult szervezet másodlagosan leegyszerűsödhet adott környezeti tényezőhöz történő alkalmazkodás során.

A növények szerveztanát és élettanát is alapvetően befolyásolja a növények, főleg a szárazföldi növények helyhez kötött életmódja, ami azt jelenti, hogy a növénynek olyan struktúrákat kell kialakítania, amelyek lehetővé teszik a helyváltoztató szervezetekhez képest sokkal kevésbé változó környezeti tényezők felhasználását vagy elviselését. Sajnálatos módon, a biológiában kevésbé műveltek a helyváltoztató mozgást kapcsolják össze az élet fogalmával, szélsőséges esetben ezért a növényeket nem is sorolják az élőlény kategóriába.

Ebben a fejezetben bemutatjuk azokat a lényeges növényi sajátosságokat, amelyekre mindig figyelmet kell fordítanunk, sok esetben ugyanis nem alkalmazhatók a főként állati vagy mikrobiális példákon megfogalmazott általános biológiai törvények. Ha felvetjük azt a kérdést, hogy milyen élőlény is egy növény, el kell gondolkoznunk az alábbiakban leírt felvetéseken.

1.1. Testszerveződési szintek

A növényi testszerveződésnek alapvetően három szintjét különböztethetjük meg: az egysejtű, a teleptestes és a hajtásos testszerveződést. Az egysejtűek tanulmányozása egyértelmű, de a két utóbbi szintet nem mindig lehet élesen elkülöníteni. Általános elv szerint e két szint közötti alapvető különbséget a teleptestűekben a szövetszerű szerveződés hiánya, a hajtásos növényekben pedig a valódi szövetrendszerek kialakulása adja. A problémát főleg a háromdimenziós telepekben megfigyelhető, a szövetszerű szerveződés irányában történő differenciálódási lépések jelentik: sejtek vagy sejtcsoportok differenciálódhatnak egyes feladatok ellátására, de mégsem alkotnak jól definiált szöveteket vagy szövetrendszereket.

Az egysejtű növényekben önként adódik az a tény, hogy az adott egyetlen sejt látja el az élőlény összes funkcióját. Ez nem jelenti azonban, hogy egy egysejtűben nem figyelhetünk meg bizonyos differenciálódási jeleket: egyetlen sejt bizonyos részei differenciálódhatnak: például egy *Acetabularia*-ban kialakulhat a sejtnek egy rögzítő, egy nyél és egy kalap része, vagy egy ostoros egysejtűben is két pólust lehet megfigyelni egyetlen sejten belül is.

A fejlődés további szintjét jelenti, amikor változó számú sejtek sejtcsoportokat képeznek mechanikai (sejtfal-nyúlványok kapcsolata) vagy kémiai (közös nyálkaburok) kapcsolatok révén. Anyag- és energiaforgalom szempontjából e sejtek azonban függetlenek egymástól, tehát nincs, vagy csak minimális differenciálódás figyelhető meg ezen sejtcsoportok tagjai között. Az együtt maradó sejtek száma nem lehet viszont tetszőleges, mert főleg a környezet fizikai tényezői erőteljesen befolyásolják. Ilyen lehet a víz mozgása: egy bizonyos méret elérése után a sejtcsoport pusztán mechanikai hatásokra szétesik. Egy következő lépés az együtt maradó sejtek számának rögzülése. Ebben az esetben állandó telep-alakzatok jelennek meg. Habár ebben az esetben is megmarad a sejtek funkcionális önállósága (a telep-alakzat sejtei nem működnek egységes szervezatként), részleges differenciálódás már megjelenhet; ennek köszönhető az állandó alak kialakulása.

A független sejtek érdekes közösségét figyelhetjük meg a *Volvox* gömbjeiben: az ostoros, anyagszere szempontjából független sejtek (számuk akár 50 000 is lehet) egy sejtréteges gömbfelületet képeznek. A gömb üregében extracelluláris glikoprotein van. A sejtek ostormozgatása összehangolt, emiatt a gömb (tehát az egész sejtegyüttes) helyváltoztató mozgásra képes. Az egyes sejtek ostormozgatását a közöttük található összekötő ingerületvezető fonalak hálózata hangolja össze.

A valódi teleptestű szerveződés legegyszerűbb típusát a fonalas telepek adják. Ebben az esetben a telep növekedésének irányát egy vezérsejt határozza meg. Mivel a vezérsejt osztódása csak egyetlen síkban történik, az együtt maradó sejtek fonalakat alkotnak, melyek képezhetnek egyszerű vagy elágazó fonalakat. Gyakran a telepnek

vezérsejttel ellentétes pólusán rögzítő sejt alakul ki, ami képes a fonalas telepet az aljzathoz rögzíteni. A telep anyagcsere és energetikáját elemezve megállapíthatjuk, hogy a fonalas telep sejtjei egyenrangúak, tehát a vezérsejt és a rögzítő sejt kivételével valamennyi sejt azonos értékű. (A fonalas telep egyes sejtjei adott körülmények között viszont ivarsejtképző sejté (gametangiummá) alakulhatnak át.)

A teleptest újabb típusát a lemezes telepek alkotják. Ebben az esetben a telep növekedését biztosító vezérsejt két osztódási síkban képes leánysejteket lefűzni, így a telep szélén folyamatos növekedés történik. A telep alapján rögzítősejtek, a szélén gametangiumok jelennek meg. A telep kétlaki is lehet: például az *Ulva* (tengeri saláta) esetében női és hím telepek jöhetnek létre, amelyek alakjukban teljesen egyformák. Ebben az esetben a telepszerveződés további érdekessége, hogy az ivarsejtek egyesülése után létrejövő diploid zigótából is lemezes telep alakul ki; ez a diploid telep morfológiailag megegyezik a haploid telepekkel. Anatómiai eltérést jelent viszont az, hogy a telep szélén spóráképző sejtek meiotikus osztódással spórákat hoznak létre. Mivel a kétdimenziós telep sejtjei (bármelyik alakról is van szó) a környezetükkel egyformán kapcsolatban vannak, nincs lényeges feladatmegosztás a telep sejtjei között.

A környezettel való kapcsolat tekintetében új jelenség alakul ki a háromdimenziós telepekben. A növekedést irányító vezérsejt ebben az esetben a tér három síkjában fűz le leánysejteket. Ennek következtében meg kell különböztetnünk „külső” és „belső sejteket”. A külső sejtréteg vagy sejtrétegek sejtjei tartalmaznak kloroplasztiszokat, és folytatnak fotoszintézist. Mivel a fotoszintézis a fény elnyelése révén működik, ezek a sejtrétegek egyben optikai szűrőként is működnek. Emiatt a telep belsejében lévő sejtekhez egyáltalán nem jut fény, vagy a bejutó fény intenzitása olyan kicsi, hogy ezekben a sejtekben a fotoszintézis intenzitása elhanyagolható. Az így kialakuló munkamegosztás miatt ki kellett alakulnia anyagszállításra specializálódott sejteknek. A fotoszintetizáló és nem fotoszintetizáló sejtek biokémája eltérő, a fotoszintetizáló sejtek citoplazmájában a kloroplasztiszból exportált szerves vegyületek feldolgozása történik, a belső, térkitöltő (medulla) sejtek viszont az odaszállított szacharóz bontásából származó hexózokat hasznosítják. A háromdimenziós telepek hatalmas méretű algaszervezetek lehetnek, amit a szakirodalomban „kelp”-nek neveznek. A telepen szervekre emlékeztető részletek alakulnak ki, amelyek valódi szervek kezdeményeinek tekinthetők: rögzítő, gyökérszerű struktúra, tengely, levélszerű, ellaposodott lemezek és lebegtető, gázzal teli hólyagok jelennek meg.

A mohák szárazföldi életmódhoz részlegesen alkalmazkodott teleptestű növények, szervezetükben további differenciálódási folyamatok jelentek meg. A növénykéek felületén epidermisz szerű sejtsor alakult ki, amin szellőztető nyílások vannak, alatta fotoszintetizáló sejtek, térkitöltő sejtek, a talaj felőli oldalon rhizoid, kapaszkodósejtek vannak. A szárazföldi életmód miatt azonban egyes mohanövények tengelyében szilárdító sztereid, és vízszállító hidroid sejtek differenciálódtak. Speciális víztartó sejtek jelentek meg a tözegmohákban.

Mindez azt bizonyítja, hogy a háromdimenziós teleptestben fellépő munkamegosztás a szöveti differenciálódás felé mutató fejlődési irányt jelent.

1.2. Az autotrófia és a testszerveződés

Alapvető növényi sajátosság anyagcsere-élettani tulajdonság: a növények fotoautotrófok. Ez azt jelenti, hogy saját szervesanyagaikat szervetlen anyagokból állítják elő fényenergia felhasználásával. Ennek szervezettani következménye az lenne, hogy minden növényi szervezetben (néhány speciális parazita vagy szaprofita faj kivételével) meg kellene találnunk a fotoszintetizáló alapszövetet vagy klorenchimát (amit gyakran nem egészen helyesen „asszimiláló alapszövet”-nek neveznek, ugyanis „asszimiláció” a heterotróf élőlényekben is jelen van: saját anyag előállítását jelenti). A növény tehát úgy „működik”, hogy szervezetének legalább egy részét el tudja érni a fény. A háromdimenziós növényi szervezetekben, főleg a szárazföldi növényekben viszont olyan szervek, szövetek, sejtek is kialakulnak, amelyek külső szövetrétegek vagy a talaj takarásában léteznek és működnek, tehát anyagcsere és energia-ellátás szempontjából rá vannak utalva a fotoszintetizáló szervekre. Ennek következtében tehát a fejlett, differenciálódott növények szervezetében kétféle, más-más elven működő szervet, szövetet és sejtet kell megkülönböztetnünk: a fotoautotróf és a „heterotróf” anyagcserét folytatókat. Nyilvánvaló, hogy a kétféle anyagcserét folytató szövet, szövetrendszer vagy szerv között megfelelő, anyagszállító rendszernek kell kialakulnia. Sajátos növényi stratégia jelenik meg erre a szárazföldi növényekben: a szervesanyagszállítást végző szövet sejtjei citoplazma hidakkal összekapcsolódva összefüggő citoplazmarendszert alakítanak ki a háncrendszerben (floémában), ami pedig (szintén plazmahidakkal), kapcsolatban áll egy „feltöltő” rendszerrel (ami a háncrelemek kísérősejtjeit és az azokat körülvevő fotoszintetizáló parenchimasejteket jelenti), valamint a szállítás „célszervében” egy „leadó” rendszerrel (ami a célszerv gyakran raktározási feladatot ellátó parenchima sejteket jelenti).

1.3. A víz szerepe

A növények életében és szervezetének felépítésében speciális szerepe van a víznek. Az ozmózis törvényei szerint a növényi sejt és a környezete közötti koncentrációkülönbség meghatározza a víz mozgásának irányát. Ha a külső közeg hígabb, a víz a sejtbe áramlik, a vakuólum és a citoplazma vízzel telítődik, térfogata megnő, a sejt megduzzad. A citoplazma nekifeszül a sejtfalnak, ami rugalmassági állandójától függően ellenáll a sejt térfogatnövekedésének. A citoplazma és a sejtfal között nyomás alakul ki, amit turgornomásnak nevezünk. A turgornomás összege szerkezeti szinten hidrosztatikai vázat ad a növény számára. Ha a külső közeg töményebb, mint a sejt, a víz kifelé mozog, a vakuólum és a citoplazma összezsugorodik, plazmolitikus állapot jön létre. Ilyenkor a turgornomás értéke nulla, a növény első lépésben reverzibilis, állandósult vízhiány esetében pedig irreverzibilis hervadás állapotba kerül.

A vízforgalom szempontjából különbséget kell tennünk a vízi és a szárazföldi életmódot folytató szervezetek között. A vízinövényeket körülvevő közeg ozmotikus koncentrációja legtöbbször kisebb, mint a növények citoplasmájáé, a szárazföldi növények esetében viszont az egész vízforgalom különbözik. A föld feletti hajtás számára a víz közvetlen forrása a levegő páratartalma vagy a csapadék és közvetett forrása a gyökérből a hajtásba szállított víz. A gyökér és a talajfelszín alatti hajtásrészek közvetlen vízforrása a talajvíz, amelynek elérhetősége nagymértékben függ a talaj minőségétől. Emiatt a szárazföldi növényekben alapvető jelentősége van a gyökérből a hajtás felé irányuló vízszállításnak, illetve a hajtásban olyan szövetek kialakulásának, amelyek a vízleadást szabályozzák.

A hidrosztatikai váz kialakítás mellett, a víznek alapvető szerepe van a növények ásványi anyagszállításában is. A víz felvételéhez társul ugyanis az ásványi anyagok felvétele és szállítása, azaz a növények ásványos táplálkozása. Az ásványi anyagok döntő hányadát a gyökér veszi fel a szárazföldi növényekben. A gyökér által felvett vizes oldatot el kell juttatnia a növénynek valamennyi élő sejtjébe. Ez a transzport folyamat bizonyos helyzetekben történhet a sejtfalban (apoplasztikus szállítás), de a felvett oldat belép a gyökér parenchima sejtjeibe (szimplasztikus szállítás - ebben a lépésben tudja szabályozni a szervezet az ionösszetételét), onnan pedig a vizes oldat szállítása történik differenciálódott xiláris elemekbe. A gyökérnyomás és/vagy a párologtatás szívóereje valamint egyéb tényezők következtében egy, a szervesanyag szállításával ellentétes irányú, a gyökértől a hajtás irányába történő szállítás valósul meg. Érdekes jelenség az ellenirányú transzport során a nyalábokban egymás mellé rendeződött xilém és floém elemekben uralkodó ozmotikus, vízpotenciál, parciális nyomási viszonyok: a két rendszer tulajdonképpen segíti egymás működését.

1.4. Az anyagszállítás és a szerkezeti szintű szabályozás lehetősége

A növényekben egyirányú vízszállító és szintén egyirányú szervesanyag szállító rendszer van, és nem alakulhat ki az állatokéhoz hasonló „extracelluláris folyadéktér” sem, amely egyben „belső környezet” lenne a szervezet számára. A növényi test szerkezeti szintű szabályozása tehát alapvető elvekben tér el az állatokétól. Nincs lehetőség például szerkezeti szintű homeosztázis-szabályozás kialakítására, ami a növényi hormonális szabályozásnak sajátos elveket ad. Nincs lehetőség szerkezeti szinten egy többé-kevésbé állandó hormon-szintet kialakítani, mert nincs meg a lehetőség szerkezeti szintű visszacsatolós szabályozás szervezettani feltétele. Nincs „központ-célszerv” közötti regulációs kör, emiatt elméletileg a „szabályozás” fogalma sem alkalmazható a növényi hormonális rendszerre. Egyes hormonok esetében meg lehet különböztetni hormontermelő sejteket, de e sejtek hormontermelését nem a hormonszint, hanem sokkal inkább környezeti tényezők befolyásolják. Az auxin esetében például azonosítani lehet a hajtáscsúcsban a hormontermelő sejtek csoportját, de a szállítási irányát, eloszlását speciális szállítófehérjék szabják meg. Ezek egy sajátos hormon-grádiens alakítanak ki a növény hossz tengelye mentén. Ez a hormon-grádiens más hormonokkal kölcsönhatásban alapvető szerepet játszik a szöveti differenciációban és az egyes szervek kialakulásában.

1.5. A növényi kiválasztás sajátosságai

Növényi kiválasztást a fentiekben leírt belső környezet hiánya miatt is másként kell értelmeznünk, mint az állatok esetében. Ez a kiválasztás nem feltétlenül jelenti a káros vagy felesleges anyagok eltávolítását az anyagcseréből, így nem hozható kapcsolatba a szerkezeti szintű homeosztázis szabályozással sem. Sok esetben történik viszont

olyan speciális anyagok termelése, felhalmozása vagy a környezetbe történő kibocsátása, ami közvetve hasznos az adott növényi szervezet számára. Ere példa lehet olyan másodlagos anyagesere termékek előállítása, ami csalogató egy rovar számára, és a megporzást segíti elő, vagy éppen ellenkezőleg, mérgező az állatok számára, és így védelmet ad a növényevők ellen. Ha szervezettanilag vizsgáljuk meg a növényi kiválasztást, szembetűnik, hogy annak többféle formája létezik, mint az állatokban. Két fő kategóriát különböztethetünk meg: a szervezeten kívülre és a szervezeten belülre történő kiválasztást. A szervezeten kívülre történő kiválasztás esetén a hajtás bőrszövetében találhatunk különbözőképpen differenciálódott kiválasztó struktúrákat (például mirigyszőröket, nektáriumokat, ozmofórákat), de előfordulhat, hogy egy egész szerv kiválasztásra (nektártermelésre) módosul, mint a sztaminodiumok esetében egy porzólevél alakul át kiválasztó szervvé. Még a gyökér bőrszövege, a rizodermisz is végezhet szervezeten kívülre történő kiválasztást: kelátképző vegyületeket választ ki a környezetébe, ezzel elősegíti egyes fémionok felvételét. A növények sajátossága a szervezeten belülre történő kiválasztás. Ez történhet sejten belülre vagy sejtközzötti járatokba is. A sejten belüli kiválasztásra jó lehetőséget ad a vakuólum, amelynek tonoplasztján (azaz határolómembránján) keresztül anyagok felhalmozása, akár kristály-képzés is történhet. Így kristálytartó sejtek jönnek létre; ezekben magányos kristályok, kristálytű kötegek vagy buzogány alakú bonyolultabb képződmények keletkezhetnek. Egyes növényekben egész sejtek módosulásával olajtartó vagy nyálkatartó sejtek jöhetnek létre. Más esetben sejt-együttesek vagy sejtvonalak differenciálódnak, így tagolt vagy tagolatlan tejedények alakulnak ki. Nem egy esetben e tejedények, és az általuk történő kiválasztás fontos ipari alapanyagot szolgáltat (például a gyógyszeripar vagy a gumipar számára). A sejten kívülre, de szervezeten belülre történő kiválasztás sejtközzötti járatokban történő anyagfelhalmozódást jelent. Ilyen a parenchimna sejtek egymástól történő elszakadásával, azaz a sejtfalak felhasadásával kialakuló skizogén kiválasztó struktúra, amely például a fenyők balszámját (illóolaj és gyanta keverékét) tartalmazza. A parenchima sejtek enzimatis feloldásával lizigén kiválasztó üregek jönnek létre például a citrusfélék termésfalában. Mint láthatjuk, a növényi kiválasztás sokféle módon valósulhat meg, kutatásának sokféle gyakorlati kapcsolata van.

1.6. A növények morfológiai és anatómiai polaritása

A növények többségénél a morfológiai és/vagy anatómiai polaritás alakul ki. Már a teleptestű növények között is megfigyelhetünk bizonyos fajta polaritást: kialakulhat a növekedés irányát és módját meghatározó vezérsejt a telep csúcsi pólusán és rögzítősejt (sejtcsoport) a telep alapján. A szárazföldi növények esetében a polaritás ennél sokkal összetettebb jelenségekhez kapcsolódik: az egyik pólus a fotoszintetizáló hajtás csúcsán található, amelynek hajtáscsúcsi merisztéma sejtjei a negatív geotropizmus vagy gravitropizmus és a fototropizmus következtében olyan növekedési irányt alakítanak ki, amely a fény elérhetőségét is biztosítja. A növény másik pólusát a gyökércsúcs jelenti, amelynek növekedése a pozitív geotropizmus következtében a növénynek a talajban való rögzítését segíti elő. (Meg kell jegyezni azonban, hogy ezt a növekedési irányt kemotropikus és hidrotropikus ingerek is befolyásolják.) Mindezek a külső hatások a belső genetikai programra ráépülve együttesen hatnak az egész növény alakjára, nagyságára, zonációjára (az egyes szövetrétegek függőleges megoszlására) és szövettanára.

1.7. Őssejtek és sejtplaszticitás a növényekben

A hajtásos növények lényeges sajátossága a hajtáscsúcsban és a gyökércsúcsban is megtalálható promerisztemák jelenléte és működése, amelyek egy része speciális „növényi őssejt”-eknek tekinthetők. Ezek a sejtek az embrióban őssejteké definiálódnak, és a növény egész élete során megtartják őssejt tulajdonságaikat: lassú osztódásaik során bennük a genom szerkezete nem, vagy csak minimálisan változik, a belőlük keletkező leánysejtek differenciálódási irányát a környezetükben található sejtek határozzák meg. Egy efemer (rövid életidejű) vagy egynyári növényben működésük csak egyetlen vegetációs periódusra korlátozódik, de egy több ezer éves mamutfenyő (*Sequoiadendron giganteum*) valamennyi hajtáscsúcsán és gyökércsúcsán is megtalálhatók ezek a sejtek, elvileg korlátlan ideig.

Növényi sajátosság a sejtek nagyfokú plaszticitása is. Ez azt jelenti, hogy egy elköteleződött, és például parenchima sejt differenciálódott sejt visszanyerheti osztódóképességét, és akár egy egész szerv vagy egész növény fejlődhet vagy nevelhető belőle. Ilyen folyamat a hétköznapi életünkben is ismert: például, ha vegetatívan szaporítunk egy növényt, és egy hajtást meggyökereztetünk. A levágott hajtás sejtjei járulékos gyökeret alakítanak ki. Ebben a folyamatban a levágott hajtás elköteleződött sejtjei pluripotenssé válnak és a járulékos gyökér valamennyi sejttypusát létre tudják hozni. Ráadásul az új járulékos gyökér gyökércsúcsi merisztéma (promerisztema) sejtjeit is tartalmazza, amelyek egy része őssejtnak fogható fel. Érdekes végiggondolnunk az oldalgyökök kialakulásakor lejátszódó

differentiálódási folyamatokat is. Az oldalgyökér képződése a fiatal gyökér központi szövethengere külső sejtsorának egyes (általában a xilém sugarak feletti) periciklus sejtjeiből indul el. Fokozatos differentiálódási folyamatok révén a teljes oldalgyökér, annak minden szövet- és sejttípusát is kialakítják; szintén beleértve az oldalgyökér gyökércsúcsi merisztéma (promerisztéma) sejtjét is.

A plaszticitás következtében a növényi szövettenyésztés a modern mezőgazdaság, kertészet alaplómódszerévé válhatott. Hosszadalmas genetikai munkával előállított nemesített növényből szövettenyészetet hoznak létre. Speciális táptalajon differenciálatlan sejtömeg, kallusz alakítható ki. Ezt feldarabolva nagyszámú, genetikailag identikus egyed regenerálható. A növényi plaszticitás kutatása meglepő eredményeket adott: például haploid sejtekből haploid embrió vagy növény hozható létre, vagy a haploid sejtek kromoszóma szerelvényét megduplázva di-haploid, azaz minden tulajdonságára nézve homozigóta növény alakítható ki. A differentiálódási folyamatokat mesterségesen befolyásolni lehet, például oldalgyökerek csúcsmerisztéma sejtjei embrióvá alakíthatók át, vagy embriók, az egyedfejlődés lépéseit kihagyva virágzásra bírhatók.

A növényekben is természetesen működik a sejtek egyirányú elköteleződése. A xilémekben a tracheida sejtek és a trachea csőtagok esetében az élő kambium leánysejtekből történő differentiálódás során a teljes protoplazma elhalását jelenti, gyakorlatilag csak a különbözőképpen megvastagodott sejtfalak maradnak meg. A floémekben viszont csak a sejtmag degradálódik, a sejt elveszíti osztódóképességét, de élő sejtként funkcionál. Vannak csak néhány napig életképes sejtek a növényekben is: a gyökérszörök, a gyökérsüveg sejtjei jó példák erre. Ismeretes a programozott sejthalál jelensége is, amelynek során egyes sejtek elpusztulnak, és a folyamatban a növény számára fontos szabályozóanyagok szabadulnak fel.

1.8. A raktározás szervezettani és élettani jelentősége

A szélsőséges életkörülményektől ideiglenesen függetleníteni tudják magukat egyes növényfajok speciális, módosult szerveikkel. Érdekes példái ennek a raktározó szervvel rendelkező növények. A vegetációs periódusban tápanyagokat halmoznak fel; raktározásra módosult szerveket alakítanak ki így. Ezek a szervek átvészelik a mérsékeltövi téli hideget, ebben a nyugalmi állapotban a földfeletti szervek teljesen lebomlanak. Következő évben tavasszal már nagyon korán tudják az új vegetációs periódust megkezdeni a raktározott anyagok felhasználása révén. Egyes fajoknál egyszerre két hagymagumó raktározó szerv is fejlődik: az egyikből kihajt, és virágzik a növény, a másik, fiatalabb pedig az adott vegetációs periódus raktározó szerve, így évről évre meg tud újulni a raktározó szerv és a növény is.

Nem csak speciális raktározószervek segítik a növények túlélését. A fatörzs, fiatalabb faágak élő parenchimája is raktároz. A téli nyugalmi időszak alatt ezek a parenchima sejtek csak minimális metabolizmust folytatnak, de a következő évi tavasszal a rügyfakadáshoz, és a rügyek fejlődéséhez a raktározott anyagokat kell felhasználni. Csak a raktározott anyagok felhasználásával mehet végbe az ágak sötét-hajtatása, ami egy közismert kertészeti eljárás.

A raktározott tápanyagok felhasználása szükséges a csírázáshoz is. A magok általában különböző talajmélységekben kezdik csírázásukat. A gyököcske és a rügyecske fejlődése a magban raktározott tápanyagok felhasználásával történik: a sziklevelek, az endospermium vagy a perispermium tartalmazhat keményítőt, fehérjéket vagy lipideket. A heterotróf anyagcsere addig folyik, amíg a hajtás eléri a talaj felszínét, kialakul a klorenchima, és elindul a fotoszintézis.

A raktározás különleges formáját figyelték meg néhány sivatagi növényben. A száraz periódus kezdetekor a klorofillok lebomlanak a levelekben, raktározott anyag halmozódik fel az átalakuló kloroplasztiszokban. Végül deszikkoplasztisz keletkezik, amely visszanedvesítés után újrakezdi a klorofill bioszintézist, kloroplasztisz alakul ki, és beindul a fotoszintézis pár óra alatt. Az újraéledés nagy hatékonysága a raktározott anyagok hatékony felhasználásának köszönhető.

1.9. A szaporodás alapjelenségei

A teleptestű vízinövényekben egyértelműen a közeg játszik fontos szerepet az ivarsejtek és a spórák mozgásában, szállításában. Az alsóbb rendű növényeknél azonban még jelentős aktív, helyváltoztató mozgást végeznek az

ivarsejtek, ráadásul a hím és a női ivarsejt is. A fejlődés során a női ivarsejtek elveszítik a mozgáskéességüket, több tápanyagot tartalmaznak, és a női ivarszervekben (archegóniumokban) védetten fejlődnek. A hímivarsejtek a az algáknál, moháknál és harasztoknál is megőrzik az ostoros mozgás képességét, a megtermékenyítéshez azonban valamennyi felsorolt esetben a külső közegből származó vízre van szükség. A nyitvatermő páfrányfenyőnél (*Ginkgo biloba*) érdekes ősi maradvány-bélyeg a hímivarsejtek csillókkal történő aktív mozgása, de ez már nem külső vízben, hanem a növény belső folyékony közegében történik. A többi nyitva- és zárvatermőnél a hímivarsejtek a pollentömlőben szállítódnak motorfehérjék segítségével.

A spórák mint ivartalan szaporítósejtek ostoros mozgást végeznek egyszerű növényfajoknál. Ez a képesség azonban elvész az evolúció során: a zoospórák helyhez kötött spórákká fejlődnek. Vízinövények esetén a víz, szárazföldi növényeknél a levegő vagy állatok szállítják a spórákat. Virágos szárazföldi növényeknél (Nyitvatermők és Zárvatermők) nem a spórák mozognak önmagukban, hanem az egész hím gametofiton (vagyis a pollen szem) szállítódik a női gametifitonhoz (ami a helytűlő megaspórából fejlődik ki, és a sporofiton által védetten helyezkedik el, és más sejtekkel együtt a petesejtet tartalmazza).

A virágport (pollen) szállíthatja a szél; a szélbeporzás pedig adekvát felépítést igényel. A hím virágok virágzatokba rendeződnek, mindegyik virág nagyszámú porzólevelet tartalmazhat, amelyeknek a pollenszála extrém módon megnyúlik. Így a portokjuk kilóg a virágból, a virágtakaró levelek pedig redukáltak. Nagy mennyiségű pollen is termelődik ezekben a virágokban. Ráadásul a pollen szemek önmaguk is tartalmazhatnak repítő készüléket (lásd a két légszákot a fenyő pollenjén). A női virág is megfelelően módosul: Sok virág virágzatokba rendeződik, a bibe felülete megnő (tollas bibe alakul ki a fűfélék virágjaiban) és a bibeszál hossza is megnövekedhet, ami biztosítja egy torzsavirágzat alapján lévő virág embriózsákjának elérhetőségét (például a kukoricánál). A virágtakaró levelek a női virágban is redukáltak.

Ha állatok végzik a megporzást, a virágszerkezet ennek megfelelően módosul, ami figyelem-felkeltést biztosít a virág számára. Optikai tulajdonságok lehetnek fontosak, mint például a virág nagy mérete, a virágtakaró levelek alakja, színe, különleges mintázatok, a felületük finomszerkezete (ami interferenciát vagy polarizációt okoz – a kutikula vagy viasz szerkezete). Emellett kémiai anyagok is növelhetik a virág attraktivitását: nektártermelő nektáriumok vagy illat- (szag-) anyagot termelő ozmofórák fejlődhetnek a virágokban. Ismerünk rovarcsapdákat is egyes virágokban, amelyek a virágban fogva tartják a rovarokat, amíg a megporzást el nem végzik. Más virágokban speciális, tigmonasztikus ingerre mozgó szerkezetek alakultak ki, amelyek a rovarok szőrzetén rögzítik a virágport.

1.10. Kétszakaszos egyedfejlődés a növényvilágban

A növényvilágban általánosan elterjedt törvény a kétszakaszos egyedfejlődés. Ezen azt értjük, hogy a növények életciklusában egy haploid és egy diploid szakaszt különböztetünk meg, ami azonban genetikai értelemben nem nevezhető két „nemzedék”-nek. A növények diploid spóraanyasejtjei meiotikus osztódással spórákat hoznak létre. Ezek a spórák mitotikus osztódással többsejtű, haploid szervezetet hoznak létre. E haploid szervezeten alakulnak ki az ivarszervek, amelyekben mitózissal jönnek létre az ivarsejtek. Mivel ez a szervezet hozza létre az ivarsejteket, gametofitonnak (és a haploid szakaszt gametofiton szakasznak) nevezzük. Az ivarsejtek egyesülésével a diploid zigóta jön létre, ami mitotikus osztódással diploid szervezetet alakít ki. E diploid szervezeten jönnek létre a diploid spóraanyasejtek, amelyek meiotikus osztódással hozzák létre a spórákat. Innen származik e diploid szervezetek neve: sporofitonnak nevezzük. A növényvilágban a gametofiton és a sporofiton aránya változó. Előfordulhat, hogy a gametofiton nagyon egyszerű, csak pár sejtből épül fel, ekkor a sporofiton dominál, de a fordítottja is megfigyelhető, a sporofitont csak a zigóta képviseli, és a növény életciklusában a gametofiton dominál. A köztes állapotot is megfigyelhetjük, ebben az esetben a gametofiton és a sporofiton alakilag teljesen egyforma (izomorf). A gametofiton és a sporofiton szakasz aránya alapján a növények életciklusát haplonta, diplonta vagy átmeneti: haplo-diplonta, diplo-haplonta vagy intermedier típusba szokták sorolni. Annak ellenére, hogy evolúciós trendeket lehet megfigyelni a gametofiton és a sporofiton arányának alakulásában, nem lehet abszolút törvénynek elfogadni azt, hogy a fejletlen növények esetében a gametofiton, a fejlettek esetében pedig a sporofiton dominál, mert sok példát találhatunk arra is, hogy akár egy egysejtű kovamoszat vagy egy hatalmas méretű teleptestű barnamoszat diplonta életciklust folytat.

1.11. A kétszakaszos életciklus genetika értelmezése

Az ivaros szaporodás biztosítja a genetikai variabilitást. Az ivarsejtek az állatokban meiózissal jönnek létre. A meiózis során a homológ kromoszómák összekapcsolódásakor lejátszódó átkereszteződés (crossing over), valamint az apai és anyai eredetű kromoszómák véletlenszerű szétválása és véletlenszerű újrakombinálódása az ivarsejtekben, ezen kívül pedig az ivarsejtek véletlenszerű találkozása a zigóta létrehozásakor hatalmas számú kombinációs lehetőséget ad. A növényeknél a spórák keletkeznek meiózissal, a spórákat viszont hagyományosan „ivartalan szaporítósejt”-nek nevezzük. Ennek következtében a meiózissal kapcsolt genetikai variabilitás a spórákban jelentkezik. Következésképpen a spórából kialakuló gametofiton genetikailag heterogén. Szembeötlő ez a jelenség a heterospórák növényeknél, ahol kétlaki, hím és női előtelep vagy gametofiton növény jön létre (emellett azonban egyéb tulajdonságaikban is eltérhetnek). A gametofiton mitózissal hozza létre az ivarsejteket. Ebből pedig az következik, hogy az egyetlen gametofiton egyed által létrehozott ivarsejtek genomjukat tekintve egyformák. Az ivarsejtek viszont véletlenszerűen találkoznak ebben az esetben is, így a megtermékenyítés során a növényekben is van lehetőség a genetikai változatosság megjelenésére az ivaros szaporodás során. Az állatokkal való összevetés során tehát a fő különbség az, hogy az állatok által létrehozott haploid sejt (ivarsejt) nem osztódik, hanem egyesülve egy másik ivarsejttel, diploid zigótát hoz létre. A növényeknél a meiózissal létrehozott haploid sejt (spóra) osztódhat, ennek során előtelepet, telepet, ivarszervet, ivarsejtet hoz létre; ez utóbbiak egyesülve alakítják ki a zigótát.

A fent leírt specialitások csak kiragadott példák a növényi sajátosságok bemutatásához. Ennél sokkal több növényi sajátosság létezik, de mindezek ellenére a növények alapvető biológiai sajátosságai hasonlóak a többi élőlényéhez.

(A mai rendszertani felfogás szerint növényeknek tekintjük a primer endoszimbiózissal kialakult plasztiszokat tartalmazó élőlényeket, tehát a fotoszintetizáló szárazföldi növényeket (embriofiták), a zöldmoszatokat, a vörösmoszatokat és a Glaukophytákat. A továbbiakban azonban elsősorban a szárazföldi növényeket tárgyaljuk és a növények kifejezés itt rájuk vonatkozik, sőt néhány állati-növényi összevetésben a növények megnevezés kifejezetten a zárvatermőkre utal. – a szerkesztő megjegyzése)

2. fejezet - MORFOLÓGIA

(Bóka Károly)

Hajtásos növények morfológiája: A növényi test felépítésének olyan, szabad szemmel vagy kis nagyítással megfigyelhető bélyegekké való leírása, mely megadása maradéktalanul és félreismerhetetlenül felismerhetővé teszi, azonosítja a növényt. A jegyek korrekt, egyértelmű megfogalmazása leírja, jellemzi az adott növény testfelépítését, külső megjelenését.

A részletek ismertetése előtt érdemes leszögezni, hogy a növényi test jellemzői a morfogenezis folyamatában alakulnak ki, mely szigorú genetikai kontroll alatt áll, de a külső tényezők is szabályozzák a tulajdonságok megjelenését. Ennek megfelelően el kell különíteni a genotípust, mely a genomban adott lehetőségeket jelenti, és a fenotípust, amely a genotípus adott lehetőségei közötti manifestálódása. A genomban kódolt információk adják az elvi megvalósulás útjának utasításait („body plan”), ami környezeti körülmények szerint módosul a megvalósulásakor. A fenotipikus változatosság alapja (még azonos genotípus esetén is) a plaszticitás: a növény fejlődési lehetőségei megszabott határok között változhatnak a külső körülmények függvényében.

A morfológiai jegyek értékelésekor számos szempontot lehet/érdemes figyelembe venni:

A specializálódott szervek jelzik, hogy az adaptáció kapcsán speciális funkció várható a speciális vonásokkal rendelkező szerveknél. Azonos funkciók nem rokon fajok szerveit is hasonlóvá tehetik.

Minél szélsőségesebben specializálódott egy növény, annál jobban eltér kinézete és szerkezete az átlagostól.

Fontos, hogy egy szerv (várhatóan) nem egyféle funkciót lát el, még ha az dominánsnak tűnik is. Ugyanakkor, funkcionális prioritások bőven lehetnek egy szerv specializálódása kapcsán.

Az azonos funkció hasonló körülmények között hasonlóságot kölcsönözhet különböző szervek esetén is, tehát morfológiai hasonlóság lehet köztük.

A környezetünkben megfigyelt morfológiai jellegzetességek nekünk természetesek, másoknak lehet, hogy nem. Az egzotikum fogalma relatív.

A fentiek értelmében a morfológia sokoldalúan felhasználható, de körültekintően kell bánni a belőle illetve segítségével levont következtetésekkel. Tisztában kell lenni a lehetőségekkel és a korlátokkal.

A növényi részek alapvetően két kategóriába sorolhatók:

Vegetatív szervek, melyek elsődleges rendeltetése az önfenntartás valamely funkciójának ellátása.

Reproduktív szervek, melyek a fajfenntartás érdekében, az ivaros szaporodás szolgálatában állnak.

2.1. Mag és csíranövény

A nyitva- és zárvatermőknél (Spermatophyta – Magvas növények) egy, az új egyed túlélését és a faj fennmaradását/elterjedését szolgáló képlet, a mag alakult ki. Lényegét tekintve a mag nem más, mint tápanyagokkal és speciális védelemmel ellátott embrió. Egy új sporofiton, mely rövidebb-hosszabb ideig tartó nyugalmi állapotban vészeli át a kedvezőtlen időszakot, eközben gyakran nagy távolságokba jutva a képződési helyétől.

A mag részeinek kialakulását, részeinek eredetét a növények szaporodásával foglalkozó fejezet tárgyalja részletesen, itt csak a morfológiai vonatkozásokra térünk ki.

A magkezdemény a placentához a köldökszínórral kapcsolódik, s a magkezdemény kalaza részéről ered az összes többi, még a régi sporofitonhoz tartozó rész: integumentum(ok), nucellusz (melyben létrejön a makrospóra, amiből a női gametofiton fejlődik ki). Az integumentumon van a mikropile nyílása. Ezek a $2n$ értékű, sporofita eredetű részek a magkezdemény fejlődésével átalakulnak. Az integumentumból a maghép alakul ki, melynek antiklináris sejtfalai megvastagodottak, gyakran a felületre merőlegesen megnyúlnak. A külső tangenciális sejtfal viszont legtöbbször vékony marad, s a maghép sejteinek száradásakor erősen behorpad. A maghép sejtei sokszor nyúlványos,

szorosan kapcsolódó, függelékekkel rendelkező, jellegzetes mintázatban elhelyezkedő réteget alkotnak, ahol a sejtek alakja eltérő lehet a mag háti vagy köldök környéki területén. A köldökzsinór leválási helye a köldök, s a magkezdemény szerkezetétől függően közelebb vagy távolabb van a pórustól, amely mikropile maradványa az érett magon. A visszafordult, anatrof magkezdeménynél a köldökzsinór egy része hozzánő az integumentumhoz, így egy varrat, a rafe alakul ki. A magban a valamikori nucellusz egy táplálószővetté alakul (perispermium) vagy felhasználódik a fejlődés során. A kettős megtermékenyítés egyik terméke a triploid szekunder endospermium. Ez kialakult, érett magban lehet domináló tápszövet, de el is tűnhet a mag érése során. Utóbbi esetben csak az embrió tartalmaz tápanyagokat, legtöbbször a sziklevelekben.

A maghéjon számos esetben szőrök, nyúlványok alakulnak ki, de lehet a magháj elhúsosodó is. Speciális képletek is kapcsolódnak a maghéjhoz. Ilyen a magpúp (karunkula), amely a magháj módosult részének megvastagodása. Szerepe van a mag elterjesztésében és a vízfelvételben. Hasonló, elterjedést segítő szerepű az olajtest (elaioszóma), amit rovarok fogyasztanak, közben elterjesztik a növényi fajt. A magköpeny (arillusz) szintén az elterjedést segíti azzal, hogy az elhúsosodott funikulusz rész feltűnő színű, édes, madarak és emlősök számára fogyasztható.

Az érett embrió már rendelkezik kialakult szervkezdeményekkel, bár fejlettsége nagyon különböző a különféle családokban. Van, ahol csak egy apró merisztematikusan sejtes csoport jelzi, hol fog kialakulni az embrió, s majdan abból az új sporofiton. Az átlagosan fejlett embrió már rendelkezik a gyökér merisztémális csúcsával, hajtáscúccsal, néhány lomblevél kezdeményével és a szár fejletlen állapotú kezdeményével. Ez utóbbin a hipo-, mezo- és epikotil részek különíthetők el.

Csírázáskor alapvetően két eset lehetséges, ha a csíranövény talajban indul fejlődésnek (ez alól számos kivétel van, pl. epifiták, paraziták). Ha a sziklevel a talajban marad, hipogeikus a csírázás. Ebben az esetben az epikotil erősen fejlett, kiemeli a leveleket a talajból. Ha növény epigeikus csírázású, a hipokotil rész nyúlik meg erőteljesen, s ennek van meghatározó szerepe a levelek talaj szintje fölé juttatásában.

Csírázáskor a gyököcske indul fejlődésnek először, majd a hajtás kezdeménye emelkedik ki a talajból. (Kivétel van bőven, hiszen a fajok egy része nem is a talajban csírázik.) Ezzel megkezdődik az új sporofiton autotróf életmódra történő áttérése. Ennek során a sziklevel szerepe, helyzete, alakja, megzöldülése olyan jellemzőket ad, hogy gyakran (pl. gyomok, fák esetén) külön csíranövény határozókat készítenek. Érthető, hiszen a kis magoncok védelme az erdőszetben, vagy a még éppen csak fejlődésnek induló gyomok ellenei védekezés alapvető fontosságú, jelentős gazdálkodási illetve költség vonatkozása van.

Morfológiai vonatkozásban még egy dolog megemlítendő a magok kapcsán. Gyakori, hogy nem a mag, hanem a termés vagy részekre eső termés magot tartalmazó részletei viselkednek magként, magekvivalens struktúrát alkotva. Ilyenkor a magháj vékonyabb és a terméshal egésze (pl. szemtermés, aszmagtermés) vagy részlete (pl. ikerkaszat, papsajttermés) védi a magot. Az egész képlet pedig magszerűen „viselkedik” a védelem és elterjedés szempontjából.

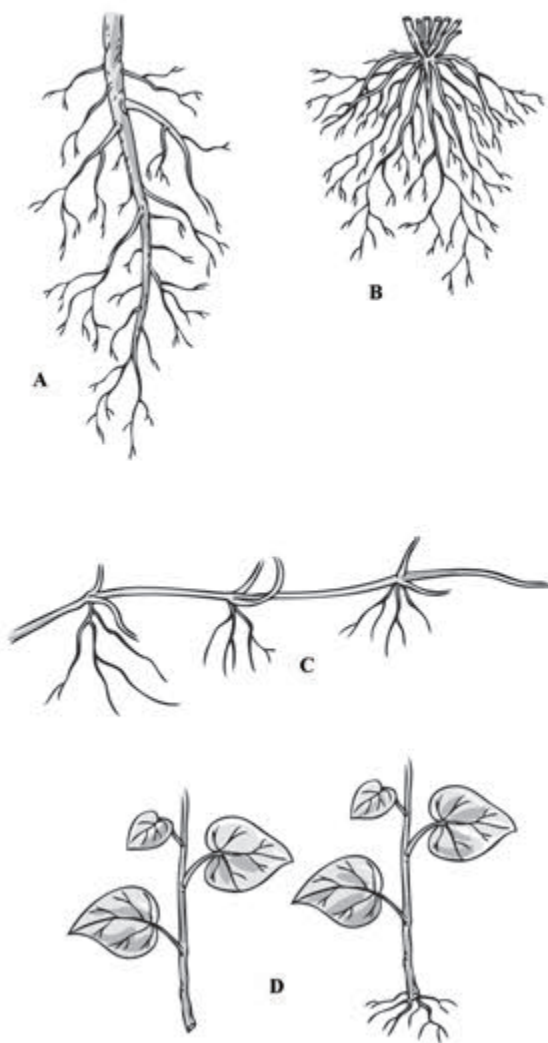
2.2. Gyökér

A növény elsőként kialakuló szerve a gyökér. Nyitvatermők és zárvatermők körében is általános, hogy először a gyököcske jelenik meg csírázáskor, áttöri a maghajat. A kifejlődő gyökér elágazva a gyökérzetet alakítja ki, amelyet a hajtás eredetű, és esetleg járulékos gyökerek egészítenek ki. Az előzőekben említett három gyökér típus eredetében és képződésében eltérő.

A valódi gyökér a radikulából származtatható le, a primer gyökér többszörös elágazódása folytan.

Hajtás eredetű gyökér az életciklusban regulárisan képződik, szár eredetű, endogén gyökér. Iniciációja a keményítő hűvel magasságában történik, majd áttöri az elsőleges kérget. Lényeges szerepe lehet a gyökérzet kiegészítésében (pl. allorhiz gyökérzet). A tápanyag felvételen, támasztáson át a raktározásig sokféle szerepe lehet.

A járulékos (adventív) gyökerek képződése sok szempontból hasonló, de legtöbbször külső körülmények által indukált. Csak bizonyos esetekben (pl. gyökérzet elvesztése) alakul ki. Legtöbbször szár eredetű, de levélen is megjelenhet. Fő funkciója az elvesztett gyökérzet pótlása, új növény indukációjakor a gyökérzet kialakítása (pl. dugványok gyökeresedése).



Gyökerek megjelenése a növényen. A. Főgyökérzet. B. Mellékgyökérzet. C. Hajtás eredetű gyökerek elheverő száron. A gyökerek főként a nóduszoknál erednek. D. Adventív gyökerek indukciója dugványon. A bal oldalon a frissen levágott hajtás, jobb oldalon a meggyökeresedett dugvány.

A gyökér alapvetően a növény rögzítésére (pl. talajban), valamint a víz és vízben oldott tápanyagok felszívására szolgál. Csúcsi részét a gyökérsüveg (kalliptra), ennek hiányában gyökérgyűszű (rhizomitra) fedi. A gyökér legfiatalabb része a gyökércsúcs, ahol az osztódások zöme játszódik le. Az osztódási zóna mögött a megnyúlási zóna, majd a felszívási zóna fejlődik ki. Utóbbi az anyagfelvétel kitüntetett helye. Az elágazási zónában jelennek meg az első rendű oldalgyökerek. A primer gyökér legtöbbször ortotroposan, pozitív geotropizmussal növekszik. Az oldalgyökerek ferdén vagy plagiotroposan, sokszor szinte vízszintesen nőnek. A hajtás eredetű gyökerek geotropizmusa a gyökér későbbi funkciójától is függ.

A gyökér a növény rögzítésén és a tápanyagfelvételen túl számos más funkciót is végezhet. Ha ez szélsőséges, és a szerkezetre is erős hatással van, akkor módosult gyökérről beszélhetünk, hiszen az általános alapfunkciók mellett, dominálónan valami más működés érdekében, a gyökér külső megjelenése és szerkezete jelentősen átalakul. Ilyen például a raktározás. Kisebb-nagyobb mértékben minden gyökér raktároz, de a megvastagodott, gyakran hosszabb ideig működő gyökerek nélkülözhetetlenek sokszor a túlélés szempontjából (pl. gyökérgumó, karógyökér, iker gumó, stb.). A gumók víztartalma adja azt a tartalék vizet, ami száraz időszakok átvészeléséhez nélkülözhetetlen (a kontinentális meleg, száraz nyár; száraz évszak a szubtrópikusokon; felsivatagos területek). Nálunk a tavaszi vegetáció geofitáinak egy része rendelkezik ilyen gyökérmódosulással (pl. salátaboglárka). Ezek a rengeteg raktározott tápanyagot tartalmazó növényi részek az emberiség táplálkozása szempontjából a gabonák és a szár eredetű gumók mellett alapvető fontosságúak.

A kontraktilis gyökerek, melyek jelentékeny megrövidülésre képesek, szabályozzák a növény földalatti részének pozícióját, így optimális helyzetben van az adott évszaknak megfelelően.

A gyökérsarjak olyan, irregulárisan a gyökéren (pl. sebzéskor, a hajtás elvesztésekor) indukálódó merisztematikus sejtcsoportok, melyekből teljes növények regenerációja történhet (pl. akác, meggy).

A gyökér módosult működésének szép példája a szívógyökér. A félparaziták és paraziták ezzel a hausztórium jellegű képlettel veszik fel a gazdanövények anyagait. A félparaziták a gazda faelemeiből vizet és benne oldott szervetlen anyagokat vesznek fel (pl. fehér fagyöngy, sárga fagyöngy). A parazita, fotoszintetikus aktivitásukat részben vagy teljesen elvesztett élősködők a gazda hancsába mélyeszti szívógyökereiket, s onnan szerves anyagokat vesznek fel.

A talajban kialakuló illetve ott működő gyökereken túl sok növény a talaj szintje felett hajtás eredetű gyökereket fejleszt, melyek különféle funkciókra módosulhatnak. Az ilyen léggyökerek szerkezetükben és működésükben is változatosak.

A kapaszkodógyökerek az élettelen vagy élő (pl. fák) aljzathoz rögzülve a növény rögzítését és a fény felé kapaszkodást segítik a támasztékul használt aljzat közvetlen károsítása nélkül (pl. borostyán, trombitavirág).

A növényi test szilárd rögzítését, az oldalirányú erők elleni védelmet adják a támasztógyökerek. Ilyenek pl. a kukorica koronagyökerei, melyek csak a talaj feletti első és második nódusból lépnek ki, szerkezetük eltér a talajban növő gyökerekéétől. A nagyobb, fás test megtartását segítik a trópusi óriásfák palánkgyökerei (p. kapokfa) vagy a támasztógyökerek (csavarpálma).

Gyakori, hogy a gyér növényzettel rendelkező területeken, ahol a növények nagyobb mértékben veszélyeztetve vannak, a fajok egy részénél gyökértövisek védik a hajtást. Ezek az erősen szklerenchimatizálódott képletek a növényevők elleni védekezésben fontosak. Olyan hatékonyak lehetnek, hogy az ember is felhasználja eszközként a gyökértöviseket, vagy élősnövények nevelésével védekezésben hasznosítja a növény egészét.

A megnyúlt, magasra felfutó növényi test további tápanyagellátását biztosítja a táplálékszállító léggyökér (pl. filodendron), mely a magasból a talajba gyökerezve a meglévő gyökérzetét kiegészíti működésében, a víz és tápanyagok felszívásában.

Külön figyelmet érdemel a speciális szerkezetű, átszellőztető funkciójú légzőgyökér, amely a vízzel telített mocsaras talajok oxigénben szegény környezetében alakul ki bizonyos növényfajoknál (Taxodium, mangrove vegetációba tartozó Rhizophora). A könnyű, sok intercellulárist tartalmazó belső szerkezet és a speciális bőrszövet az oxigénhiányos talaj fölé magasodó gyökérben lehetővé teszi a gázcserét és a belső oxigénszállítást más szervek felé.

A valódi léggyökerek a földfeletti vízfelvétel (eső, pára) és, gyökértől szokatlan módon, a fotoszintézis miatt fontosak, miközben rögzítik is a növényt (pl. epifita orchideák). Ez utóbbi funkcióban a kloroplasztiszokban gazdag elsődleges kéreg fotoszintézise és raktározása fontos, míg a vízfelvételben a rhizodermisz helyén, a dermatogénből képződő speciális bőrszövet, a gyökérburok (velamen) kitüntetett szerepű. A velamen speciális vastagodású, elhalt sejtei veszik fel a vizet, amely azután az elsődleges kéregbe szállítódik, onnan pedig a növény többi részébe.

A gyökerek evolúciósan már igen korán kölcsönhatásba kerültek más élőlényekkel, talajban élő mikroorganizmusokkal (gombák, baktériumok) és szimbiotikus kapcsolatok egyik fő helyévé vált. (Megjegyzendő, hogy ilyen szoros kapcsolatok már a szövetes test és a gyökér kialakulása előtt is léteztek: alga-gomba kapcsolatok, moha-gomba mikothallikus kapcsolatok, moha-kékalga kapcsolatok.) A gyökér kapcsán az alábbi fő típusok különíthetők el szerkezeti és szimbiotikus partner alapján:

Mikorrhiza: Gombafonalak és gyökér (főleg gyökérvégek) szoros élettani és szerkezeti egysége, melyet mindkét fél számára hasznosnak tartanak. A növény vizet és ásványi sókat vesz fel hatékonyabban a gomba segítségével (több adat mutat arra, hogy ezeken felül más anyagokat is!), míg a gomba partner szerves anyagokhoz jut a növényből. Több egyéb mikorrhiza típus mellett az ekto- és endomikorrhizákról érdemes szót ejteni. Az ektomikorrhiza esetén a gombafonalak csak a gyökér felületén (köpeny) és az elsődleges kéreg sejtei közötti intercelluláris térben (Hartig háló) találhatók meg. Az endomikorrhiza esetén a hifák az elsődleges kéreg sejteinek falán áthatolva benyomják a gazdasejt plazmamembránját, így a sejten (pontosabban a sejtfalon) belüli struktúrákat

hoznak létre. A gombafonal és a növényi sejt plazmamembránja közötti interface az a határfelület ahol az anyagtranszport megtörténik.

Nitrogénfixálásra specializálódott struktúra a pillangósok gyökérgümöje. Baktériumok (pl. *Rhizobium*) az elsődleges kéreg sejtjeinek osztódását indukálják, és az így létrejövő gyökérgümőben a baktériumok bakteroidokká alakulva a számukra kedvező feltételek között nitrogént fixálnak, ami nitrogén tartalmú szerves vegyületekben kötődik meg. A növényi partner ezeket felveszi és a baktériumok felé cukrokat ad át.

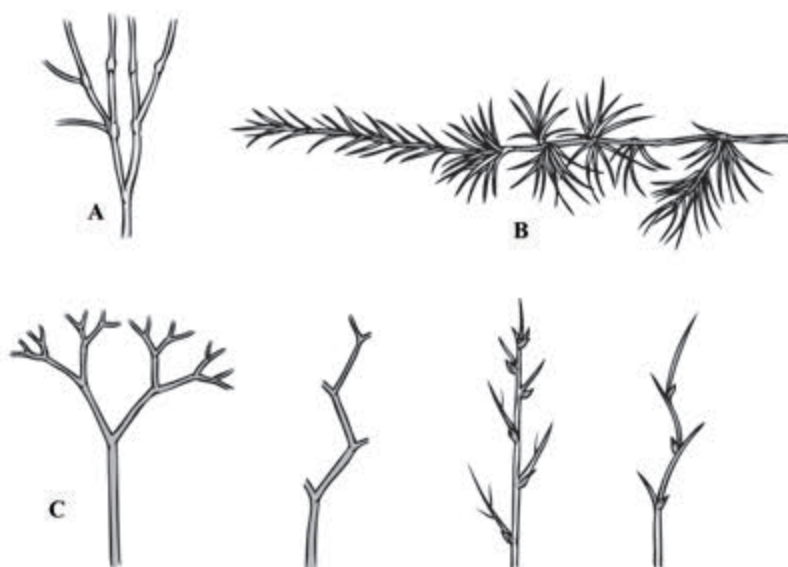
A mikodomácium (aktinorrhiza) a gyökérgümőhöz hasonló funkciójú, de kialakításában a sugárgombák (*Actinobacteria*) vesznek rész (pl. éger gyökerén). A sugárgomba elnevezés félrevezető. Nitrogént fixáló, a prokarióta szervezetek egyik speciális csoportját képző szervezetek a növény szimbióta partnerei ebben az esetben.

Figyelemre méltó együttélés alakult ki nitrogénfixáló kékbaktériumok és cikászok között. A növény gyökereinek egy része negatív geotropizmussal növekszik, eléri a talaj felszínét és onnan kinőve fényt kap. A gyökér kéreg részében élő, fotoszintetizáló kékbaktériumok megkötik a légköri nitrogént. A két partner között itt is intenzív anyagtranszport van.

2.3. Hajtástengely (szár)

A gyökérzet szervesen kapcsolódik (a gyökérnyakon keresztül) a szárhoz, mely a leveleket és a reproduktív szerveket tartja. A szár megjelenését, morfológiáját tekintve változatos, számos alaktani jeggyel bír, melyek leírását, specifikumainak megfogalmazását lehetővé teszik. Szárcsomók (nóduszok) és szártagok (internódiumok) alkotják, amik együtt szerveződési egységet alkotnak. A szár lehet hosszúszártagú, rövid szártagú vagy részein ezek kombinálódnak. A korlátlan növekedésű hajtást a csúcsmerisztéma hosszú ideig gyarapítja, míg a korlátolt növekedésű hajtás növekedése korán leáll. A hosszú- és rövidszártagú hajtás kombinálódhat is, ilyenkor a hosszúhajtáson számos rövidhajtás található (pl. ginkgo, vörösfenyő).

A szár elágazásrendszere alapvetően három típusba sorolható. A villás (dichotomikus) elágazás tipikusan két, egyenlő oldalág kialakulását jelenti időnként. A villás elágazás aletesete a túlnövés, amikor az egyik oldalág dominánssá válik úgy morfológiailag, mint funkcionálisan. Ennek eredménye, hogy az egyik ág erőteljesebb. A közalapos (monopodiális) elágazáskor egy hajtáscsúcs folytonos működése fűzi le az összes többi szárrészt, tehát egy közös „alpból” levezethető minden elágazás. Az áltengelyes (szimpodiális) elágazásrendszerű hajtástengelynél relatív főtenhely-szakaszok sora ad egy domináns hajtásrészt, de ezek a relatív főtenhely részletek mind más-más rügyből/hajtáscsúcsból alakulnak ki, tehát az eredeti hajtásrészlet növekedési gátlása után egy új hajtáscsúcsból fejlődik ki a következő relatív főtenhely szakasz.



Hajtások és elágazási típusok. A. Hosszúhajtás jól elkülöníthető nóduszokkal és internódiumokkal. B. Vörösfenyő rövid és hosszúhajtásokat is tartalmazó részlete. C. Hajtásrendszer elágazódási típusai: villás, túlnövéses villás, monopodiális, szimpodiális (balról jobbra).

Elágazásrendszere mellett meghatározó a szár állaga, szerveződési alaptípusa, anatómiai szerveződése, mérete is. E jegyek összességéből alkottak meg növénycsoportokra jellemző alaptípusokat. 1. Lágyszár: Egyéves vagy évelő növények nem fásodó szára. 2. Fás szár: Kétszikű fás növények és bokrok fásodó, elágazó szára. 3. Tőkocsány: levél nélküli, hosszú szártagú, el nem ágazó lágyszár, mely végén virágzatot hordoz. 4. Pálmatorzs: általában nem elágazó, sudár, speciális vastagodással kialakuló szár, mely fásodó, de laza szerkezetű. Tetején levélkoronát visel. Az egyszikűeken belül a pálmaféléknél jellemző. 5. Szalmaszár: Gyengén fásodó, erőteljes nóduszokkal tagolt, üreges szár. A fűfélékre jellemző. 6. Nádszár: Szalmaszárhoz hasonló, de erősebben fásodó típus. 7. Palkaszár: Alsó része rövid szártagú, utolsó felső internódiuma erősen megnyúlt, belül laza bélszövet tölti ki.

A szár külső megjelenését befolyásolják a felszíni képletek is. A különböző méretű, szerkezetű és alakú szőrök megléte, azok száma illetve más bőrszöveti képletek (pl. emergenciák) egyaránt jellemzik a szárat.

Hasonló jellegzetesség a szár keresztmetszetének alakja. Bizonyos növénycsoportokra jellemző lehet, pl. ajakosok, sásfélék. Elkülönítünk kör, félkör, ovális, háromszögletű, négyszögletű, bordás, szárnyas szárat, mely lehet tömött, laza vagy üreges. A szár hosszmetszetében lehet rekeszes, bélszövettel kitöltött, nóduszoknál diafragmák, stb.

A sokféle „reguláris” hajtástengelyen túl számos módosult szár van. Ezeket önkényesen, de a funkció szempontjából mégis jogosan két fő csoportra osztják: föld feletti és föld alatti hajtások szárai. A föld feletti hajtások fotoszintetizáló szervvé (pl. korlátlan növekedésű kladódium, korlátolt növekedésű fillokládium), kapaszkodó szervvé (ágkacs), védelmi struktúrává (ágtövis), esetleg vegetatív szaporító és elterjesztő funkciójú szárrá (inda) alakulhat. Speciális a víztároló szár is, mely vékonyfalú víztároló alapszövetében rengeteg vizet tud raktározni, így élve túl a száraz periódusokat (kaktuszok, egyes kutyatejfélék). A földalatti módosult szárok főleg raktározó és vegetatív szaporító funkciójúak (rhizóma, tarack, szárgumó, hagyma, hagymagumó). A földalatti módosult szárnál gyakori, hogy pikkelyszerű allevelek vagy módosult levelek vannak rajta, melyek segítik működését.

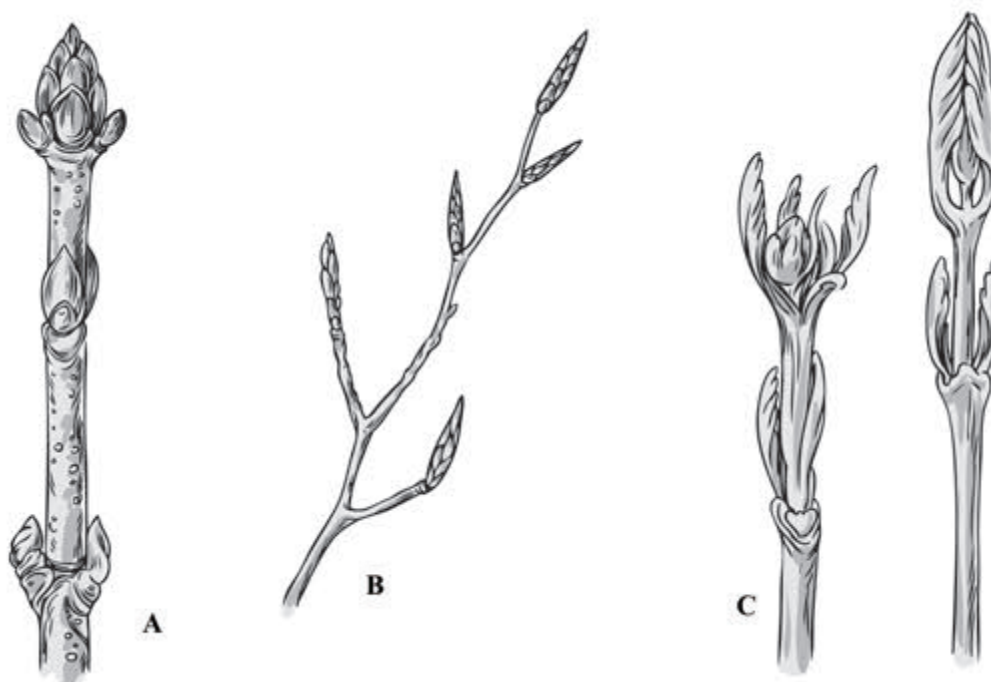
Meg kell jegyezni, hogy speciális, a szimbiózist lehetővé tevő átalakulás a szárok esetén is kialakulhat, elég csak a mirmekoid növényekre gondolni, ahol a szár speciális belső üreghálózata kiváló lakóhelyet biztosít a hangyáknak, melyek cserébe védik a növényt (Myrmecodia, Acacia).

2.4. Rügy

Minden hajtáskezdeményt rügynek nevezünk, de szűkebb értelemben rügyként, a fás szárú növények téli, levéltelen, nyugalmi állapotában egy hajtástengelyt és a rajta már korábban (nyár közepén) fejlődésnek indult, de még kezdetleges fejlettségű levelek együttesét, tehát egy embrionális fejlettségű hajtást értünk. Rügypikkelyekkel védve telet át, s belőle a következő évi hajtásrész fejlődik ki tavasszal. A rügyek és a rügyes ágak jellemzői felhasználhatók határozásra is. Számos szempont alapján csoportosították a rügyeket és az ág több tulajdonsága is jellemző lehet. A rügyek esetén megkülönböztetnek szabad, félig rejtett és rejtett rügyeket attól függően, hogy a rügy mennyire szabadon álló és megfigyelhető. Az allevél értékű rügypikkelyek megléte alapján vannak fedett (zárt), félig fedett (félig zárt) és csupasz rügyek. Utóbbinál nincsenek rügypikkelyek, a fiatalabb levélprimórdiumokat az idősebb levélkezdemények védik. A rügy lehet nyeles vagy ülő. Jellegzetes lehet a rügy alakja (tojásdad, orsó alakú, kúpos, stb.) illetve az ághoz viszonyított pozíciója (elálló, ághoz simuló, görbült, stb.). A rügypikkelyek színe és szőrözöttsége szintén lehet jellemző. Helyzet szerint elkülönítik a csúcs- és oldalrügyeket. Funkció szerinti speciális csoport az alvórügyek kategóriája. Rendes körülmények között ezek nem hajtanak ki, éveken át (de akár a növény egész életében) nyugalmi állapotban vannak. Vészhelyzetben (pl. hajtás elvesztése) aktiválódnak és új hajtás vagy hajtásrész fejlesztésére képesek. A rügyből fejlődő szervek szerint vannak levélrügyek, virágrügyek és vegyesrügyek.

A rügyben foglalt embrionális fejlettségű hajtás számos levélkezdeményt hordoz, melyek kiterült állapotban nem férnének el benne. A levelek egymáshoz képesti elhelyezkedése a borulás, az egyes levelek összehajtogatottsága a türemlés. Ezek adott családra jellemzőek, levélkeresztmetszeten és szétszedett, preparált rügyeken vizsgálhatók.

A rügyek tulajdonságai mellett az ágakon a periderma színe, szőrözöttsége, viaszos borítása és mintázata, a paraszemölcsök alakja, színe, mérete és száma is jellemző lehet, valamint a gallyak elágazódási típusa is segítség határozáskor. A már lehullott levelek után visszamaradt levélripacs alakja és mérete, a benne látható levélnyomnyalábok száma és helyzete is fontos bélyeg.



Fás növények rügyei A. Monopodiális hajtás csúcs és oldalrügyei, melyek fedett, zárt rügyek. B. Szimpodialis hajtás végálló rügyei és oldalrügyei (fedett, zárt rügyek). C. Csupasz rügyek. A bal oldalon a csúcsrügy virágzati rügy, a jobb oldali csúcsrügy hajtásrügy.

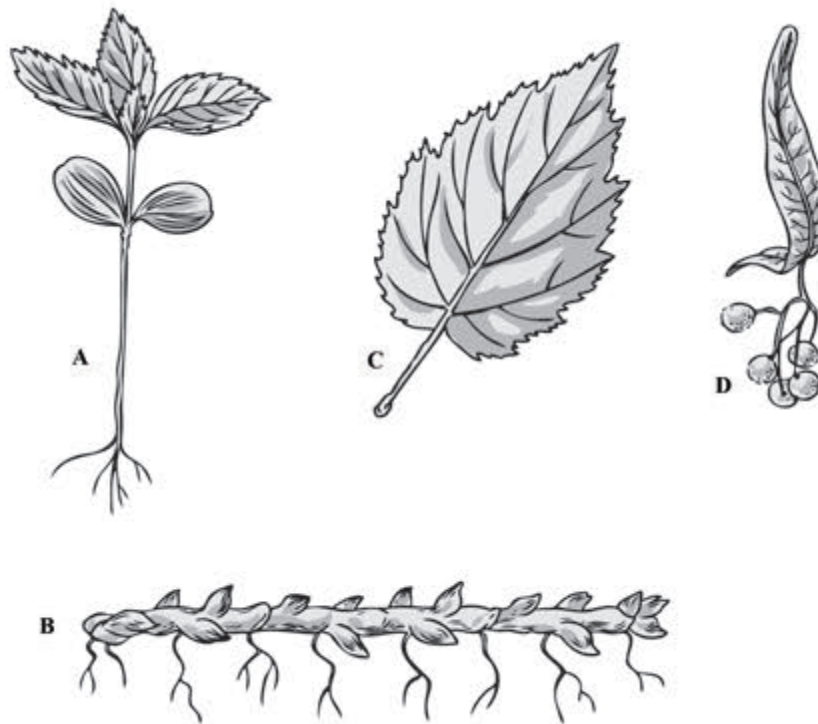
2.5. Levél

A hajtástengelyen lévő vegetatív, általában lapos, zöld, a fotoszintézisre specializálódott szerv a levél. Mindemellett más levelek is vannak: a lomblevél mellett elkülönítik a szikleveleket, és az al- és felleveleket is. A sziklevél raktározó, vagy tápanyag felszívó és továbbító szerepű lehet. Csírázáskor a talaj szintje fölé kerülve megmaradhat raktározó szervnek (pl. bab), mely később elszárad és lehullik. Ha megzöldül, ideiglenesen a fiatal növény első fotoszintetizáló szerveként működhet (pl. bükk). Kivételesen a növény állandó fotoszintetizáló szervévé is alakulhat, pl. egyes *Streptocarpus* fajok esetében nem is alakul ki más lomblevél.

Az allevelek a szár alsó részén, a fiatal hajtáson fejlődnek ki, sokszor pikkelyszerűek, nehezen megfigyelhetők. Földbeli hajtásokon gyakran megmaradók, védelmi szerepűek. Formájuk, számuk lehet jellegzetes. A módosult hajtások egy részénél védelmi és raktározó funkciójuk miatt lényegesek (pl. hagyma pikkelyes allevelei és húsos raktározó levelei).

A fellevelek morfológiája egyszerűbb a lomblevelekénél, méretük kisebb, tagoltságuk egyszerűbb. Gyakran a virágok és virágzatok közelében helyezkednek el, sokszor védve azokat, legalább fiatal állapotukban. Ilyen fellevelek a murvalevelek, előlevelek, buroklevelek, gallér- és gallérka levelek. Ezek alakja, megléte, hiánya jellemző.

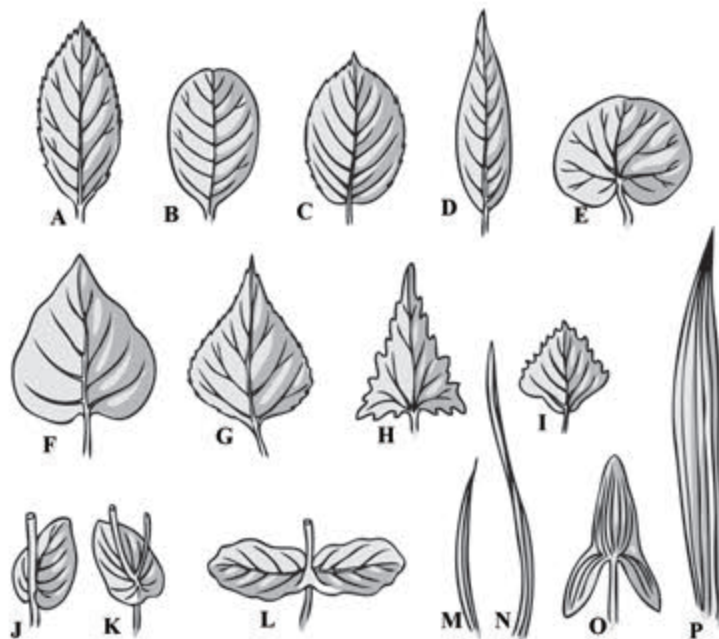
A legszembevetőbb és a morfológiai jellemzéskor leggyakrabban leírt levéltípus a lomblevél. Három fő része van: a levélalap, levélnyel, levéllemez. Redukálódhat bármelyik, így a levél az alaptípustól eltérő is lehet. Erre jó példa a tűlevél, ahol a levéllemez redukált, a másik két fő rész nem különíthető el.



A levél alaptípusai A. sziklelevél (és az első lombslevelek). B. allelevél. C. lomblevél. D. fellelevél (virágzati előlevél).

A levélalap lehet többé-kevésbé fejlett, bizonyos fajoknál (pl. bálványfa) igen erőteljes, megvastagodott. Módosulatai a pálhalevelek. Ezek méretben és élettartamban erősen különbözhetnek az egyes fajoknál. Védelmi célt szolgál a pálhátövis.

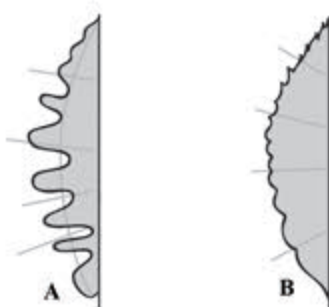
A levélnyél pozícionálja a levéllemez. Jellemző keresztmetszetének alakja (felül gyakran árkolt), a szállítónyalábok helyzete és száma, vagy a levélnyél más tulajdonsága (pl. felfűjt levélnyél, kacsszerűen csavarodó levélnyél, stb.).



A levéllemez alakjának elnevezése a levél több morfológiai jegyéből tevődik össze (forma, levélváll, levélszűcs)

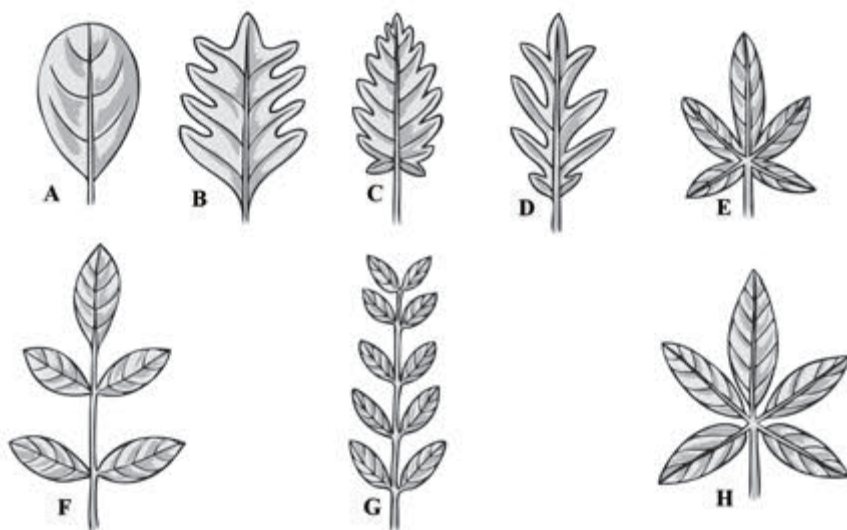
A. elliptikus. B. fordított tojásdad. C. tojásdad. D. lándzsás. E. vese alakú. F. szív alakú. G. deltoid alakú. H. háromszög alakú. I. rombold alakú. J. félig átnőtt. K. átnőtt. L. összenőtt. M. szálas. N. fonál alakú. O. nyíl alakú. P. kard alakú.

A levéllemez bőrszövetének függelékai, azok sűrűsége, típusa, a levél erezete (villás, hálózatos, párhuzamos, íves, anasztomizáló, stb.) szintén jó morfológiai bélyegek. A levéllemez egészének alakja (ovális, lándzsás, szálas, tojásdad, viszástojásdad, elliptikus, háromszögletű, rombold, stb.) meghatározó leírásakor. A levélváll és a levélszűcs formája is fontos. A levélváll alakja és a levélnyélhez viszonyított lefutása a levéllemez alsó részét (szíves, vesés, ékalakú, nyélbefutó, stb.), míg a levélszűcs formája (szálba kihúzott, szőrszerű, lekerekített, csűcsos, kicsípott, stb.) a felső rész szempontjából meghatározó. A levél éle (hullámos, pillás, visszagöngyölt, stb.) és a levél szélének mintázata (ép, fűrészes, fogazott, csipkés, kétszeresen fűrészes, stb.) is fontos ismertető bélyeg. A levéllemez felülete lehet egységes megjelenésű, tagolatlan vagy többé-kevésbé tagolt. A tagoltság típusa (szárnyas vagy tenyeres) és mértéke (karéjos, hasadt, osztott, szeldelt) alapvető a levéllemez formájának leírása szempontjából.



A levéllemez tagoltsága és a levél szélének mintázata A. Levéllemez tagoltság: ép, karéjos, hasadt, osztott, szeldelt (felülről lefelé). B. Levél szélének mintázata: fűrészes, fogas, csipkés, hullámos, ép (felülről lefelé).

A levél lehet egyszerű, ha egy primordiumból kialakulva egy legalább viszonylag egységes levéllemez jön létre. Ha a primordiumon a fejlődés korai stádiumában újabb primordiumok iniciálódnak és ezekből különálló levélkék fejlődnek ki, akkor összetett levélről beszélünk. Az összetettség mértéke egyszeres, kétszeres, sőt akár háromszoros is lehet. A levélkék helyzete alapján a szárnyas és tenyeres (ujjas) összetett levelek különíthetők el. Az előbbinél a levélkék száma alapján párosan és páratlanul szárnyasan összetett leveleket különböztetnek meg.



Egyszerű levél tagoltsága és az összetett levél A. tagolatlan egyszerű levél. B.-D. különböző mértékben, szárnyasan tagolt levelek (balról jobbra: karéjos, hasadt, osztott). E. tenyeresen (ujjasan) osztott egyszerű levél. F. páratlanul,

szárnyasan, egyszeresen összetett levél. G. párosan, szárnyasan, egyszeresen összetett levél. H. tenyeresen (ujjasan), egyszeresen összetett levél.

A levelek a nóduszokon erednek. Számuk azonban eltérő lehet nóduszonként. A levelek elhelyezkedésének mintázatát a hajtástengelyen levélállásnak hívják. A szórt (spirális) levélállásnál nóduszonként egy levél ered. Az egymást követő nóduszokon a levelek helyzete eltérő, de egy spirál mentén rendezett. Ha a lomblevelek a szár alsó, rövidszártagú részén vannak csupán, akkor tölevélrózsa van, melyek a talaj felületén elterülve találhatók, és a hosszúsártagú részen már csak a szórt állású fellevelek vannak (pásztortáska) vagy a tőkocsányon ülő virágzat (százszorszép). Az egymást követő levelek helyzete közti szög a divergenciaszög, melynek értéke lehet jellemző. Ha 180 fok, a levelek két sorban vannak (disztichia), ami speciális spirális rendezettségként fogható fel. A levelek két sorban lehetnek akkor is, ha nóduszonként kettő levél ered és egy síkba rendeződnek (átellenes levélállás). Ha a nóduszonkénti két levél által kijelölt sík merőleges egymásra a két egymást követő nódusznál, akkor keresztben átellenes a levélállás. Örvös a levélállás, ha egy nóduszból három vagy több levél ered. Az álörv kialakulásakor a levél méretű párhalevelek illetve a lokális levéltorlódások miatt örvösnek tűnő, de a valóságban attól eltérő a levelek rendezettsége.

Az egyik legváltozatosabb morfológiájú, a növény adaptációját segítő szerv a levél. A fotoszintetizáló alapfunkció mellett vagy helyett más feladatok ellátására is módosulhat (pl. víz- és tápanyagfelvétel a gyökérszerű levéllel). A védelmi szereptől (levéltövis) a kapaszkodáson át (levélkacs, levélkekacs) a kiegészítő tápanyagok megszerzéséig (rovarfogó növények változatos csapdái) számos módosulás lehet. A vegetatív szaporodáskor a megmaradó merisztemoidok vagy a könnyen indukálható dedifferenciációjú sejtszövetek új növényeket hozhatnak létre (viviparizmus). A szukkulensek vízraktározó és a geofiták tápanyag raktározó (pl. hagymalevél) funkciójú levele mellett sok más feladat ellátására specializálódhat a levél. A fellevelek védő, állatokra akaszzkodva terméseket elterjesztő funkciója mellett akár repítő készülékké is válhatnak.

2.6. Virág, virágzat

A vegetatív hajtás vizet és oldott tápanyagokat felvevő és fotoszintetizáló működésével ellentétben a virág a fajfenntartás, szaporodás szolgálatában áll. Definíciója szerint szaporodásra módosult korlátolt növekedésű hajtás. A korlátolt növekedés arra a terminációs szabályozásra utal, mely megakadályozza, hogy a termőtáj iniciálódása után további primordiumok képződjenek a reproduktív hajtáscsúcson. A virágképzés kapcsán fedezték fel az első növényi homeobox géneket, melyek szigorúan szabályozzák a virágban kifejlődő részek számát, helyét, képződésének sorrendjét és idejét. A virágok szerkezete tehát szigorúan irányított morfogenezis során alakul ki, és hosszú evolúciós folyamat eredményeként vált olyanná, amilyennek ma látjuk az adott növényi fajnál.

A virág részei a virágkocsányon ülő vacok részhez kapcsolódnak. Megkülönböztetjük a virágtakaró leveleket és az ivarleveleket. A virágtakaróban álló részek lehetnek egyformák (homoioklamideus virág) vagy különbözők (heteroklamideus virág). Az első esetben lepel van, mely fiatalon védi az ivarleveleket, majd megszínesedve figyelemfelhívó szerepével segíti a megporzást. A heteroklamideus virágban elkülönült csésze- és szíromlevelek vannak. Általában a csészelevelek védelmi szerepűek, míg a szíromlevelek színesek és feltűnőek. A teljesség kedvéért megjegyzendő, ez a fajta funkció és anatómia az állatok által megporzott virágokra igaz, ahol a méret és szín nagy jelentőséggel bír. A növények tekintélyes része szélbeporzású. Itt a virágok kicsik, a lepel vagy szírom nem feltűnő, sokszor redukált. Ha valamelyik virágész hiányzik, hiányos virágról beszélünk.

A virágtakarón belül vannak az ivarlevelek, a porzók és a termő(k).

A virág részeinek elhelyezkedése a határozatlan számú és szórt (spirális) felől a meghatározott számban, rendszerben (ciklikus) kialakulás felé mutat evolúciós tendenciát. A virágtakaró részei és az ivarlevelek egyaránt szórt helyzetűek az ősbibb csoportokban (spirális virág). Átmenet a virágtakaró részeinek körökbe rendeződése miközben az ivarlevelek szórt állásúak (hemicyklikus virág). A legtöbb zárvatermő virágban minden virágész körökben alakul ki (ciklikus virág). A spirális virág részeinek száma sok, számuk gyakran nem meghatározott. A virágkörökben a virágészek száma általában 3, 4, 5 (trimer, tetramer, pentamer) de lehet ettől eltérő is. A virágkörök száma az egy fajhoz tartozó virágokban szintén meghatározott. Az öt körös (pentacyklikus) virágból némely virágkörök redukációjával kevesebb virágkörből álló (tetracyklikus, triciklikus) virág alakult ki. Egyes családokban valamely virágkör tagjainak sokszorozódásával eltérő számú virágalkotó is lehet.



Keresztesvirágúak virágszerkezete A *Brassicaceae* családban a virág szerkezete jellegzetes. A különféle megközelítések más megjelenését adják ugyanannak a struktúrának: A. virágdiagramm: a virágrészek száma, helyzete, kapcsolata koncentrikus körökön ábrázolt. B. a virág habitusképe: megmutatja a virág természetes megjelenését. C. kipreparált virág képe: a virágrészek virágon belüli helyzetének könnyebb átláthatóságát segíti. D. virágképlet: szimbólumrendszerével röviden leírja a virág szerkezetét.

A csészekörben találhatók a csészelevelek. Általában zöldek, sok tekintetben felépítésük emlékeztet a fellevelekre. Védik a még fejlődő többi virágrészt. Elvirágzás után lehullhatnak, részt vehetnek a termés védelmében vagy az álmérsek kialakításában. A csészelevelek állhatnak szabadon vagy összenőve. A valódi csészekör mellett időnként fellevelekből álló álcsésze is lehet.

A párta (sziromkör) sziromlevelekből áll. Ezek száma, mérete, színezete meghatározó a virág alakjának szempontjából. A sziromlevelek színanyagokat tartalmaznak, a sejtek közötti intercellulárisokban sok levegő lehet, az epidermiszen gyakori a papillák vagy mamillák jelenléte. Ezek az epidermisz síkjából kiemelkedő sejtfal- illetve sejtnyúlványok szórják a beeső fényt, megváltoztatva a sziromlevél optikai tulajdonságait. A sziromlevelek általában rövid életűek, hamar lehullanak elvirágzás után. A sziromlevelek redukciója esetén a színessé váló csészelevelek vagy a megszínesedett porzósálak veszik át csalogató szerepét. Ez a vonás számos növény családban egymástól függetlenül kialakult. A sziromlevelek összenőhetnek, így a virágban pártacsó, párta torok, pártacimpákra tagolt párta karima (pártakerék) figyelhető meg. A redukált virágokban a sziromkör vagy a lepelkör tagjai kicsi méretűek, zöldek, de akár teljesen redukáltak is lehetnek. Szélsőséges esetben csak az ivarlevelek alkotják a virágot.



Virágszerkezeti alaptípusok A virágtakaró milyensége meghatározó a virág megjelenése szempontjából, de egyben fontos információt adhat a megporzás módja, az evolúciós fejlettség vagy rokonsági kapcsolatok szempontjából. A. rovarmegporzású, szabadszirmú, heterochlamideus virág (pl. *Brassicaceae*). B. rovarmegporzású, forrtszirmú, heterochlamideus virág (pl. *Solanaceae*). C. rovarmegporzású, szabadszirmú, homochlamideus virág (pl. *Liliaceae*). D. szélmegporzású, redukált homochlamideus virág (pl. *Poaceae*).

A virágra jellemző részeinek szimmetriája. Ezt a virágon átfektethető, azt tükörszimmetrikus felekre bontó szimmetriatengelyek számával lehet jellemezni. Ha három vagy több ilyen van, a virág sugarasan szimmetrikus. Ha kettő, biszimmetrikus. Ha egy, a virág zigomorf. Ha nincs ilyen tengely, a virág aszimmetrikus. A szimmetriaviszonyokon túl vannak jellegzetes jegyek a nem egyformán fejlett sziromlevelekkel kapcsolatosan is. Az ajakosok, pillangósok stb. virágaiban egyes sziromlevelek alakjának, méretének megváltozásával fajra jellemző virágtakaró táj jön létre. Ilyen nem csupán a heterochlamideus virágokban látható. Az orchideák változatos virága sok hasonló példával szolgál, mivel a lepelkörök tagjai is (leginkább a mézajak) átalakulhatnak a virágtakaró tájban.

A hím ivarlevelek, a porzók a virágtakaró leveleken belül, a hím ivartájon (andröceum) találhatók. Számuk jelentősen különbözhet az egyes növény csoportokban. Ha nem történt megsokszorozódás vagy redukció, akkor egy vagy két

körben (a ősből csoportokban spirálisan) helyezkednek el, körönkénti számuk a virágtakaró-tagok számának megfelelő leggyakrabban. Vannak családok, ahol sok porzó jellemző, míg másutt a porzótájban levő porzók száma akár egyre csökken. Ha az eredetileg körökben elhelyezkedő porzók csoportokat alkotnak, a porzótáj falkás.

A porzó ősből formája számos vonásában megőrizte levélszerű, lapos kinézetét (pl. Nymphaeaceae család), a zárvatermők túlnyomó többségénél azonban leegyszerűsödött szálszerű porzószállra és annak végén elhelyezkedő portokra. A porzószállban centrálisan elhelyezkedő, a portok csatló részéig húzódó szállítónyaláb biztosítja a pollenszemek fejlődéséhez szükséges tápanyagokat. A portok rendszerint két portokfélből áll, de egyes családokban rendszeresen csak egy portokfél alakul ki. A portokfélen belül két pollensákban történik meg az archesporiális szövet kialakulása. Ebből a mikrospóra-anyasejtek, s azokból meiózissal a mikrospórák képződnek. A mikrospórák további osztódásával és a pollenfal kialakításával fejlődik ki az érett, kiszóródásra kész pollen. A pollensák felnyílása lehet hosszanti nyílással, pórussal, de lehet szabálytalan is.

A virág legbelső körének primordiumaiból fejlődnek ki a termőtájat (ginöceum) képző termőlevelek, melyek a zárvatermőknél összenőnek termővé. A termőlevelek általában egy körben állnak, de az ősből családokban még spirális helyzetűek. Egyes családokban egynél több körben is lehetnek. Számuk virágtípusonként egytől igen sokig változó. Megegyezhet a virágtakaró levelek körönkénti számával, de attól gyakran eltérő. Az összenövés vonatkozásában alapvetően két lehetőség van: vagy minden termőlevél külön termőt képez a saját szegélyi részeik összenövésével (apokarp termőtáj), vagy a termőlevelek egymással összenöve együtt alakítanak ki egy termőt (szinkarp termőtáj). Utóbbinál a válaszfalak megléte (cönokarp) vagy teljes, esetleg részleges hiánya (parakarp) további altípusok elkülönítéséhez vezet. A parakarp speciális esete a lizikarp, ahol az együregű termő magház részében a placentáció bazális.

Placentáción a magkezdemények termőlevélén (a magházban) elfoglalt helyét értjük. Marginális, ha a magkezdemények a termőlevél széli részén, parietális, ha annak középső, fali régióján erednek. Tengelyi, axiális (centrális) placentációnál a receptákulum rész magházba oszlopszerűen benyúló részén vannak a magkezdemények. Ettől a bazális annyiban különbözik, hogy a receptákulum benyomulása kicsi, alig kiemelkedő, így a magkezdemények az együregű magház aljának középső, kis dudorán ülnek. A magházban a magkezdemények száma tág határok között változhat rokonsági körönként, egytől akár több tízezerig. A termő alsó, magkezdeményeket tartalmazó magház részén van a bibeszál, amely a bibét hordozza felül. A bibe a pollen befogásában, a felismerési reakcióban és a pollentömlő kialakulásának segítésében játszik szerepet. A bibeszál a fejlődő pollentömlőket vezeti a magházban található magkezdemények felé. A bibe mérete, szerkezete, a bibeszál hossza függ a megporzás módjától és a faj rokonsági körétől is.

A magkezdemény külső burka az integumentum, melynek egy vagy két rétege védi a magkezdemény testét, a nucelluszt. Mivel ezek a szülői sporofiton részei, diploidok. Az integumentumon található mikropile, a kalaza (az integumentum, a nucellusz és a funikulusz kapcsolódási pontja) és a placenta egymáshoz viszonyított pozíciója szerint a magkezdemény lehet egyenes állású (ortotrop), visszafordult (anatrop) vagy meggörbült (kampillotrop). Ennek az érett mag morfológiájában is van szerepe (lásd fenn).

Felső állású a magház, ha a virágtakaró táj eredési szintje fölötti helyzetű. Alsó állású magháznál a virágtakaró levelek szintje alatt helyezkedik el. A középső állású magház a kettő közötti helyzetet jelöli. Az utóbbi két esetben a magház a vacokba besüllyedve szabadon állhat, vagy a hipanthium résszel össze is nőhet, azzal egy anatómiai egységet képezve.

Ha virágok tartalmazzák mindkét ivart, kétivarúak a virágok. Ha csak az egyiket, akkor a virágok egyivarúak. Meddő virágokban csak a virágtakaró levelek alakulnak ki. Megjegyzendő, hogy virágfejlődési vizsgálatokkal kimutatták, az egyivarú és meddő virágok többségénél megindul mindkét ivartáj fejlődése, de hamarosan leállva csak az egyik, meddónél egyik sem fejlődik ki.

Egy növényfajban gyakran egyforma felépítésűek a virágok minden egyeden. Ha azonban a növény egylaki, akkor egy növényen külön hím és női virágok vannak. Kétlakiság esetén a hím és női virágok elkülönült hím és női egyedeken alakulnak ki.

Esetenként variabilitás van az egyes virágrészek méretében, pl. a porzószállak és a bibeszálak hosszában. Heterodisztilia (pl. *Primula*) és heterotrisztília (pl. *Lithrum*) jelenségekkor több vonatkozásban különböznek a virágok, melyek közül az egyik legfeltűnőbb a porzószállak és bibeszálak hosszának korrelációja a különböző virágok esetén. Ez segíti elő az idegen megporzást, ami evolúciósan előnyös a genetikai sokféleség kialakulásában.

Fontos azonban tudni, ez a jelenség csak az egyike, morfológiai jellegű megvalósulása a növényeknél létező számos, az önmegporzást megnehezítő vagy kizáró mechanizmusoknak.

A virágtakaró táj egyes körén belüli összenövészekhez hasonlóan az ivarleveleknél is van példa a virágrészek összenövésére. A porzósál gyakran összenő a pártacsóval, a porzósálak összenőhetnek egymással. A portokok csövet formálva szinandriumná nőnek össze, mely egyes családokra (pl. fészkesek) jellemző. A porzók a termővel összenöve ivaroszlopot képeznek (gimnostemium). Mindezek a változások a (főként idegen) megporzás biztonságának növelését szolgálják.

A megporzást segítik az állatok (rovarok, madarak, emlősök) által megporzott növényekben a nektáriumok. Ezek édes, cukortartalmú szekréta a nektár, melynek fogyasztása közben az állat beporozza a növényt. A nektárium helye szerint megkülönböztetnek intrafloralis, circumfloralis és extranupcialis nektáriumot. A szín és a nektár mellett a pollen is lehet attraktív a megporzó számára. A növény stratégiája ilyenkor az, hogy a pollen elfogyasztásának lehetőségével megteremti a maradék pollen hatékony megporzásra való felhasználásának helyzetét. A megporzást segítik különféle illat- és szaganyagok, amik vonzóvá teszik a virágot. Speciális esetekben ez megegyezik valamely állat feromonjával, így az állat partnerkeresés közben elvégzi a megporzást. A zárvatermők evolúciója eredményeként számos kiváló példa van a koevolúcióra. Szélsőséges esetben a partnerek önállóan képtelenek a fennmaradásra, szaporodásra. Egészen más út a szélporozta növények fejlődése, amikor nagyszámú, kicsi, nem feltűnő, gyakran redukált vagy hiányos virág van.

Az ősök valamikori virágszerkezetére vagy fossziliákból, vagy a rokonságkörbe tartozó, de ősből képviselők virágszerkezetéből, esetleg a levezetett virág valamely megőrződött tulajdonságából lehet következtetni. Jó példa erre a pázsitfűvek zömének redukálódott virága, ahol a lepellettel rendelkező, két porzókörös, három termőlevélből álló termőtájú virág egyszerűsödött le. A valamikori két lepelkőrből három, nem lepellevélszerű rész maradt meg (egy belső toklász és a két lepelserte). A két porzókőrből egy maradt meg (így hat helyett három porzó van) és a három termőlevél helyett csak egy képezi a termőt.

A virágok állhatnak egyesével, de gyakori, hogy virágzatot képeznek. A virágzat kialakulása szintén a vegetatív reprodukció hajtáscsúcsból indul, de itt a csúcsmerisztéma nem terminálódik, hanem újabb merisztémákat képezve újabb virágzati részeket alakít ki. Ha az így létrehozott merisztémák terminálnak, belőlük virágok fejlődnek ki. A virágzat módosult hajtásrendszer, tehát elágazódási módja (legalábbis részben) jellemzi a morfogenetikai folyamatokat. Ez jogosítja fel a botanikusokat arra, hogy a virágzat elágazásrendszerét felhasználják az egyes csoportok jellemzésére, elválasztására. Természetesen nem mint egyetlen és kizárólagos jegyet.

Az egyszerű virágzatok elkülönítésében a főtenyész és a virágkocsányok elágazását, a virágkocsány hosszát, a főtenyész irányultságát és milyenségét vették figyelembe. A virágok támasztóleveleinek (murvalevelek) megléte vagy redukáltsága nem meghatározó. A fentiek alapján két fő csoportot különítenek el: a fűtös és bogas egyszerű virágzatokat. Ezeken belül számos típus van.

Fűtös: 1. Fűt: Tengelye monopodiális, egyenes vagy lelógó. A virágzat csúcsa felé a virágkocsányok fokozatosan rövidülnek. 2. Fűzér: Tengely mereven felálló, a virágok ülők vagy csaknem ülők. 3. Barka: Egyivarú virágokból áll, tengelye puha, lelógó. Egyben lehullik elvirágzás után. 4. Torzsa: Vastagodott, felálló virágzati tengely, melyen ülő virágok vannak. Gyakori, hogy fellelél, buroklevél borítja az egész virágzatot. 5. Sátor: A virágzati tengely internódiumai felfelé rövidülnek, így a virágok egy szintben vannak. 6. Ernyő: A virágzati tengely internódiumai rövidek, így a csaknem azonos hosszú virágkocsányok egy pontból erednek, a virágok egy szintben vannak. 7. Fejecské (gomb): A virágzati tengely kissé megvastagodott, rövid. Az ülő virágok gömböt formáznak. 8. Fészek: A kúposan vagy tányérszerűen kiszélesedett virágkocsányon ülnek a virágok. Az egész virágzatot fiatalon védik a fellevelekből kialakuló fészkepikkelyek, amik lehetnek mirigyesek, szklerenchimatizáltak, szűrőszak. Elvirágzás után a fejlődő terméseket is védik. 9. Toboz: Elfásodó (ritkán elhúsosodó) virágzat, ami a termőpikkelyekből és a murva értékű meddőpikkelyekből alakul ki a nyitvatermőknél. 10. Tobozka: A tobozhoz hasonló, idősen elfásodó női virágzat, amiben a tobozka pikkelyeit az elfásodó murvalevelek adják. Az elfásodás a termések teljes kifejlődésével párhuzamosan történik.

Bogas: 1. Bog: Egyes, kettős stb. bogas virágzatnál a főtenyész virágban zárul, az oldaltengelyen fejlődő virág később nyílik, túlnövi a korábban kifejlődöttet. 2. Kunkor: Egy síkba rendeződött egyes bogas elágazásrendszer, amelyben a viszonylagos tengelyek szöget zárnak be. 3. Forgó: Egyes bogas rendszer, a relatív főtenyesz egyenesen alkotnak, de a virágok a főstől jobbra és balra szögben állnak. 4. Sarló: A rövidülő, egyenes relatív tengelyek szöget zárnak be, az egy irányban rendeződő virágok egy síkban vannak. 5. Legyező: A sarlóhoz hasonló, de az egymást követő relatív főtenyeszek ellentétes irányban erednek. 6. Lepény: Vaskos, kiszélesedett, az áltengelyekből

kialakuló virágzat, ahol a virágok ülők, nyílásrendjük centrifugális. 7. Serleg: Felgömbült szélű lepényvirágzat, ahol a virágok egy csaknem zárt belső üregben vannak.

Az egyszerű virágzatok mellett megkülönböztetünk összetett virágzatokat. A homotaktikus virágzatokban azonos típus kombinálódik, tehát a fő virágzati tengely elágazásrendszere azonos az egyszerű virágzatéval (pl. kétszeres ernyő). A heterotaktikus összetett virágzatnál különböző típusok kombinálódnak (pl. kettősbogas fürt, füzéres fürt).

2.7. Termés

A reproduktív hajtás a fajfenntartást szolgálja a virágos növényeknél. A nyitvatermőknél kialakul már a mag, mely tartalmazza az új sporofiton kezdeményét és a faj szaporító, elterjesztő egységévé vált a spóra helyett. Fontos megjegyezni, hogy a mag evolúciósan jócskán megelőzte a termés kialakulását. Mivel a nyitvatermők termőlevelei szabadon állnak, belőlük valódi termő értékű képlet soha nem alakulhat ki, termésük nem lehet, hiszen a termés definíciója: termőből vagy csak annak magház részéből alakul ki. Az átermések képződése is a termőből indul, de kialakulásában más virágrészek is részt vesznek (pl. vacok, csészelevél). A termő jelentősen átalakul a magok fejlődése és a termés érése során. A termésfal a termő magházának falából osztódásokkal és differenciációs folyamatokkal képződik. Közben a magházban található magkezdemények is jelentős változáson mennek át, magokká fejlődnek. Ezek a termés teljes megérésekor vagy a termésben maradnak, vagy a termésfal felnyílásával kiszóródnak. Ezt segíti a termésfal szerkezete. A perikarpium középső rétege, a mezokarpium mennyiségileg és szerkezetileg is meghatározó, bár más rétegek is alapvető fontosságúvá válhatnak (pl. szklerenchimatizálódo endokarpium a csonthéjasoknál).

A termésfalban található mezokarpium a differenciáció során alapvetően két irányban fejlődhet: 1. Szklerenchimatizálódo, és teljes kialakuláskor száraz, kemény lesz. 2. Elhúsosodik, tehát a vékony falú, parenchimatikus sejtek sok vizet és vízben oldott cukrot halmoznak fel. Mindkét esetben a termés lehet zárt vagy felnyíló. Lényeges még, hogy a klasszikus termés csoportosítás során számos elhanyagolás tette pontatlanná az elkülönítéseket. Az ellentmondásokat úgy oldjuk fel (részben), hogy nem különítjük el az átermések és valódi termések kategóriáját az osztályozáskor, mely során a leírásban szerepel a magház állása, felépítése, termőlevelek száma, a differenciációs folyamatok jellege, az összenövés milyensége és az esetleg kialakuló egyéb részek (pl. repítőkészülék). A termések sokfélesége és a csoportokon belüli variabilitás folytán előfordul, hogy kivételek akadnak, de az alapvető tendenciákat ez nem kérdőjelezi meg. Például a hüvelytermés száraz, felnyíló típus, de van elhúsosodó, nem felnyíló hüvely is a pillangósoknál (japánakác, *Sophora*).

Száraz, felnyíló típus: 1. Tok: Sokmagvú, felső állású magházból fejlődő, több termőlevélből alakul ki. Lehet egy vagy több üregű. Kopácsokkal, fogakkal, lyukakkal nyílhat. A csalmatok fedőszerű teteje egészben, sapkaszerűen esik le. A kopácsok eredete szerint van szeptucidikus, lokulicidikus és szeptifragilis. Léteznek alsóállású (*Amaryllidaceae*), és egymagvú (*Luzula*) toktermések is. 2. Tüsző: Egy termőlevélből, felső állású magházból kialakuló, gyakran apokarp termőtájon fejlődő, általában többmagvú típus. A termőlevél szélénél, egy helyen nyílik. 3. Hüvely: Monokarp monomer eredetű, felsőállású magházból képződő, két kopáccsal nyíló típus. Általában sokmagvú. A felnyílás a termőlevél széle és a főér mentén is történik. Vannak nem felnyíló, részekre eső, de akár elhúsosodó hüvelyek is. A Fabaceae család jellemző termése. 4. Becő: Felső állású, két termőlevélből kialakuló típus, melyben a két üreget az álválaszfal (replum) választja el. Két részre nyílik két kopáccsal, alulról felfelé, a termőlevelek széle mentén. Hosszabb a szélességénél. 5. Becőke: Becőhöz hasonló, de nem annyira megnyúlt, általában szélesebb a hosszánál. Lehet oldal vagy hát-hasi irányban is lapított, tehát a replum lehet keskeny vagy szélesen ovális. A becő és becőke a Brassicaceae család jellemző termése. 6. Tömlő: Szabálytalanul felnyíló, monomer felső állású magházból fejlődő, egymagvú termés.

Száraz, zárt típus: 1. Makk: Egy üregű, egy vagy több termőlevélből kialakuló felső állású magházból fejlődő, egy magot tartalmazó termés. A termésfal fásodó, a maghéj vékony, akár hártyszerű is lehet. Fellevelekből álló kupacs védi fiatalon. 2. Kaszat: Alsó állású, rendszerint két termőlevélből szerveződő magházból alakul ki, egy magot tartalmaz. A termésfal többé-kevésbé fásodó, a maghéj vékony. Bibéből, csészelevelekből, szőrökből fejlődő repítőkészülék lehet rajta. 3. Szemtermés: Felső állású, egy vagy több termőlevélből fejlődő termés, amiben egy mag van, a maghéj összenő a termésfállal. 4. Aszmag: Apokarp termőtáj felső állású és egy termőlevélű termőjéből kialakuló egymagvú termés, amely termésfala kissé fásodó. 5. Lependék: repítőkészülékes makktermés.

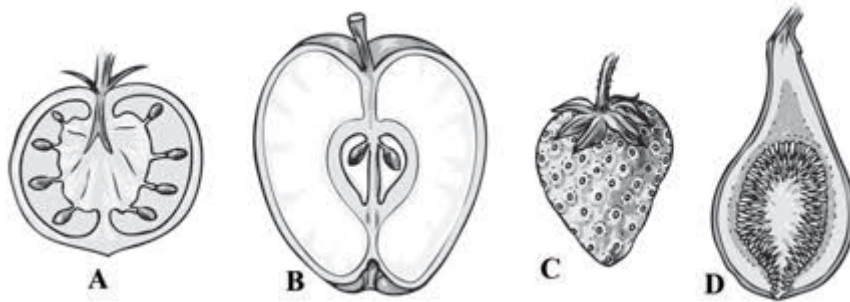
Merikarpiumok, részekre széteső termések: A termés részekre hull, de úgy, hogy a magot a maghéjon kívül még a termésfal is borítja. Ennek ellenére elterjedésben a mának megfelelően viselkedik, magekvivalens képlet. 1.

Ikerkaszat: Alsó állású, két termőlevélből fejlődő magházból, annak hosszanti kettéhasadásával alakul ki. 2. Ikerlependék: Felső állású, két termőlevélből fejlődő képlet, ami két, repítőkészülékes részre esik szét. 3. Papsajttermés: A felső állású, korong alakú, sok (10-30) termőlevélből képződő magház válaszfalak mentén történő feldarabolódásából alakul ki, egy magot tartalmaz. Széle lehet repítőkészülék funkciójú. 4. Makkocska: Felső állású, több termőlevélből fejlődő, kettő-négy üregű magházból fejlődik feldarabolódással.

Húsos típus: 1. Bogyó: Felső állású, legtöbbször egynél több termőlevélből kialakuló, vékony exokarpiumú, vastag húsos mezokarpiumú termés több maggal. Lehet felfűjt, idősen megszáradó is. Az álbogyó hasonló, de alsó állású magházból fejlődik. 2. Kabak: Alsó állású, három termőlevélből kialakuló, sokmagvú típus. Mezokarpiuma húsos, de exokarpiuma idősen szklerenchimatizálódhat. 3. Csonthéjas: Általában egy termőlevélből, felső állású magházból kialakuló termés. Specifikuma a szkleridákból álló, vastag falú, a vékony maghéjú magot borító csontár. A mezokarpiuma lédús. Lehet zárt és felnyíló is. 4. Narancstermés: Felső állású, sok termőlevélből (5-20) kialakuló, sok magot tartalmazó termés, melyben a lédús részt a hártvás endokarpium húsos szőrei adják. A mezokarpiuma lágy, szivacsos.

Egy virágból nem csak egy termés alakulhat ki. Ha egy virág termőtáján több termés van, tehát a valamikori virágkocsányon és vacok részen több termés található, akkor termés csoportról beszélünk. Tipikusan ilyenek az apokarp termőtájú virágokból fejlődő termések.

Ha az egész virágzat egy termés jellegű képletté fejlődik, amiben a valódi termések benne foglaltatnak, terméságazat alakul ki. Például a füge elhúsosodó serleg virágzat, amiben a magszerű részek az aszmagtermések.



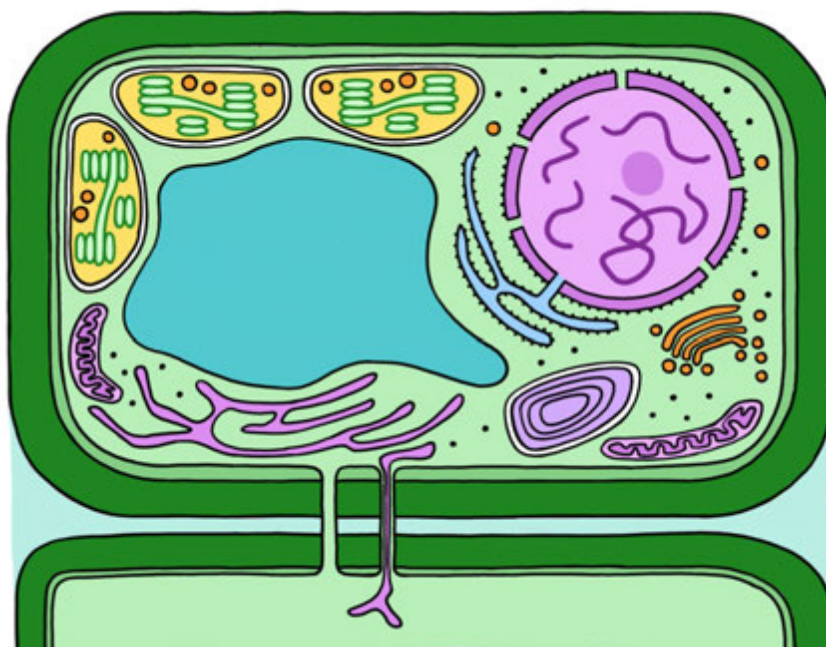
Valódi termés és természerű képletek A. valódi termés: a termő magház részéből alakul ki (bogyó). B. áltermés: a termő és más virágrészekből alakul ki (almatermés). C. termés csoport: a virág apokarp termőtájában több termés alakul ki (aszmagtermések). D. terméságazat: az egész virágzat alakul át természerű képletté (fügetermés: a serleg virágzat belső felszínén ülő virágokból aszmagtermések alakulnak ki).

3. fejezet - SEJTTAN

(Kristóf Zoltán)

3.1. A növényi sejt jellegzetességei

A tipikus növényi sejt sok szempontból hasonlít az állati sejthez, de sok különbség is megfigyelhető közöttük. A növényi sejteket sejtfal határolja, mely korlátozza a sejtek mozgását és növekedését, megszabja a sejtek alakját és speciális alakulása révén részt vesz a sejt differenciálódásában és működésében. A növényi sejtek hatalmas vakuóllummal rendelkezhetnek, ami sokféle feladatot láthat el, és kitöltheti a sejt 90 %-át is. A magasabb rendű növények sejtjeiből (fenyők és zárvatermők) hiányzik a centriólum, így a növényeknek nincsenek mozgó (ostoros, csillós) sejtalakjai. Az állati sejtekkel ellentétben több, határozatlan helyzetű Golgi készülék működik bennük. A növényi sejtek plastiszokat tartalmaznak, és kloroplasztaik révén autotróf fotoszintetizáló életmódot folytatnak. A növényi sejtek kevesebb sejttypussá differenciálódnak, illetve a sejttypusok gyakran kevésbé differenciáltak, plastikusabbak, mint az állati sejtek. A sejtek közötti plazmodezmás kapcsolatok révén a sejtek kevésbé különülnek el, membránjaik, sőt részben a citoplazmájuk is folytonosságot alkot a szomszédos sejtekével.



Növényi sejt

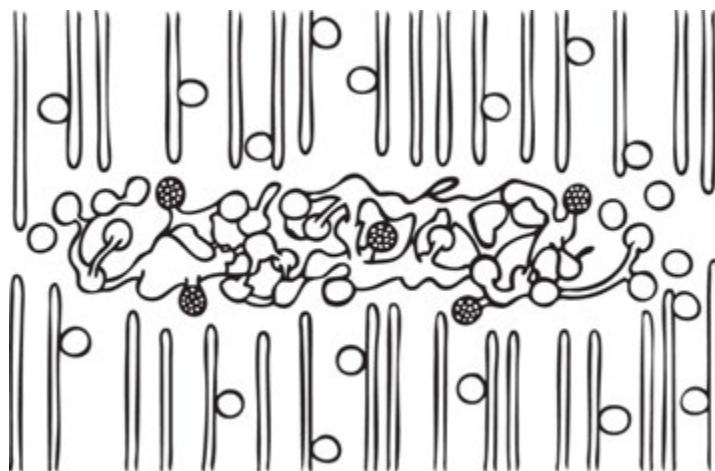
3.2. A sejtfal

A növényi sejteket sejtfal veszi körbe. Ez alól csak a spermasejtek illetve a pollenben levő generatív sejt kivétel. A sejtfal az extracelluláris tér, az apoplast része. A sejtfal sokféle feladatot lát el, melyek közül a legfontosabbak:

- strukturális és mechanikai támasz.
- meghatározza a sejt alakját
- ellenáll a sejt turgornyomásának
- megszabja a sejt növekedését
- szilárdítja a növényt, megszabja a test alakját

- befolyásolja az apoplazmtikus transzportot
- bizonyos sejtfalanyagok tápanyagraktárként működnek
- védi a sejtet a mechanikai és kémiai behatásoktól
- anyagai szignálként szolgálnak a saját maga és a vele kölcsönhatásba kerülő élőlények számára
- a sejtkapcsolatok fontos résztvevője

A sejtfal a sejtosztódás végén, a sejt kettéválása során kezd kialakulni. A magorsó maradványainak segítségével Golgi vezikulák szállítódnak az equatoriális síkba, ahol összeolvadva, egy lapos zsákszerű képletet alakítanak ki. A belsejükben levő pektin összeömlik, kialakítva a **középlemezt**, és két oldalán a vezikulák membránjából az új plazmamembránokat. Az equatoriális síkban kialakuló mikrotubuláris, mikrofilamentáris hálózatot a vezikulákkal együtt fragmoplasztnak nevezzük.



Középlemez kialakulása a fragmoplaszt helyén

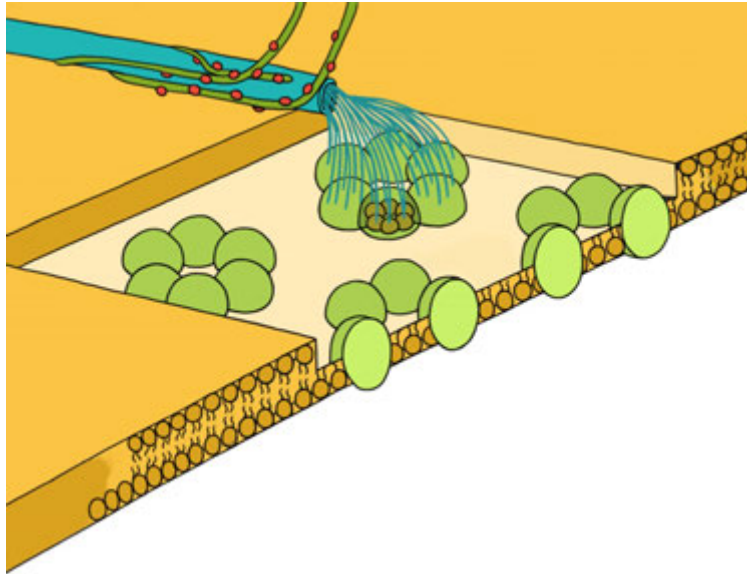
A vezikulák összeolvadásakor maradnak lyukak, melyeken az endoplazmatikus retikulum is átnyúlik egyik utódsejtből a másikba. Az így kialakult képletek a **plazmodezmák**, melyeken az egyik sejt membránja átfordul a másik sejt membránjába, és a két utódsejt között citoplazmás kapcsolat is fennmarad. A plazmodezmákon átnyúló ER cisztterna merev csővé alakul (dezmotubulus) és fehérjékkel kihorgonyozódik a plazmodezma falához. A plazmodezmák csak bizonyos méretű anyagokat engednek át, de a vírusok képesek kihasználni a plazmodezmákat a sejtről sejtre terjedésükhöz. A plazmodezmák már kialakult sejtfalon is létrejöhetnek, és a sejtek el is tudják zárni, illetve beszűkíteni őket kallózt szintetizálva a plazmodezmák nyaki része köré.

A középlemez kialakulásával elválik egymástól a két utódsejt, és megkezdődik az elsődleges sejtfal kialakítása. A pektinből álló középlemezre mindkét oldalról megindul a cellulóz szintézise. Az újabb és újabb sejtfalrétegek a régebbiekre rakódnak rá, így a legújabban szintetizált réteg közvetlenül a membrán alatt található. A sejtfal vastagodása tehát **centripetálisan**, a sejt irányában történik. Az ún. **elsődleges sejtfal** főként cellulózból és pektinből áll, képes a megnyúlásra, a növekvő sejt alakjának követésére. A differenciálódott és így méretét már nem változtató sejtek sejtfala az ún. **másodlagos sejtfal**, melybe más anyagok is berakódhatnak, vastagságuk jelentősen megnőhet, és így már nem képesek a megnyúlásra, alakváltoztatásra. A másodlagos sejtfal több (általában 3) rétegből állhat, melyekben a cellulóz szálak lefutási iránya is más-más. A másodlagos sejtfalba olyan ráakódó (adkrusztáló) és berakódó (inkrusztáló) anyagok épülnek, melyek részt vesznek a differenciálódott sejtek speciális feladatainak ellátásában. Ilyen anyagok a fásodást okozó lignin, a víztaszító para vagy viasz, a kutin a kallóz stb.

A sejtfal anyagait gyakran osztják fel

- vázanyagokra
- mátrixanyagokra valamint
- inkrusztáló és adkrusztáló anyagokra

A **vázanyagok** legfontosabb képviselője a **cellulóz**. A sejtmembránban levő ún. **rozetta enzimek** szintetizálják, méghozzá egyszerre 36 cellulózszálat. Ezek hidrogénhid kötéssel szinte kristályos szerkezetet alkotnak. A 36 szál alkotja a cellulóz **mikrofibrillumot**, kristályos szakaszait pedig micelláknak nevezzük. A cellulóz szál 1-4 kötéssel összekapcsolódó béta D glükóz polimer.



Cellulózsintézist végző rozetta enzim

A másik vázanyag a sokkal ritkább **kallóz**. Ez 1-3 béta D glükóz polimer, mely spirális szerkezetű és két vagy három polimere tekeredik egymásra. Jellemző a pollentömlők falára, a rostalemezre, a mikrspórák első sejtfalára, valamint olyan helyekre, ahol el kell zárni valamilyen sejt falon levő átjárót (lásd pl. plazmodezmák).

A **mátrix anyagok** közé soroljuk a hemicellulózt, a pektint, és a sejt falban előforduló fehérjéket, glikoproteineket.

A **hemicellulózok** a cellulózhoz hasonló szerkezetű molekulák, melyek vagy glükóz 1-4, vagy xilóz 1-4 kötésű gerincből és ahhoz 1-6 kötéssel kapcsolódó egyéb cukor oldalláncokból épülnek fel. Gyakran, mint **kereszt-kötő glikánok** emlegetik őket. A kétszikűekben és az egyszikűekben egy részében a hemicellulóz a xyloglükán, (XyG) vagyis xylóz oldalláncokkal rendelkező glükóz polimer. Az egyszikűek másik része glukuronoarabinoxilánokat (GAX) tartalmaz, melyek xylóz polimerek glükuronsav és arabinóz oldalláncokkal. Mint a kereszt-kötő glikán név is jelzi, ezek a poliszacharidok a cellulóz mikrofibrillumokhoz kapcsolódnak hidrogénhid kötéssel, és közvetlenül, vagy a pektinek segítségével kereszt-kötéseket hoznak létre közöttük.

A **pektinek** szintén poliszacharidok. A pektinek erősen hidratáltak és kalcium ionokkal kötésben, kalcium pektát formájában fordulnak elő a sejt falban. Kalcium kelátorok (pl. EDTA, EGTA, ammónium oxalát) segítségével a sejt falból könnyen kioldhatók. Alapvető építőelemük a galakturonsav, mely vagy homopolimerként alkotja a poliszacharid gerincet, vagy a rhamnóz és galakturonsav hexózok váltakozva építik fel azt. A gerinchez különböző cukrokból álló oldalláncok csatlakoznak, így igen változatos molekulák alakulhatnak ki.

A sejt fal nagy mennyiségben tartalmaz fehérjéket, glikoproteineket és proteoglikánokat is, melyek jelentős részének pontos szerepe még nem ismert. (Az elnevezés a fehérje – szénhidrát arányra utal.) A fehérjék egy része enzim, és a sejt fal megnyúlásakor a kötések bontásáért, átszervezéséért felelős, de struktúrproteinek éppúgy vannak közöttük.

A másodlagos sejt fal inkrusztáló és adkrusztáló anyagai a sejt differenciációjától függően különbözők.

A legnagyobb mennyiségben a **lignin** épül be a másodlagos sejt falba, a sejt fal fásodását okozva. A lignin szintézise a fenilpropanoid úton kialakuló monolignolok (kumaril, koniferil, és szinapil alkoholok) oxidatív polimerizációjával történik. A fásodott sejt falak kemények, erősek, így elsősorban a szilárdító, és szállító szövetek sejtjeire jellemző a lignifikáció.

A **szuberin**, vagy **para** azokba a sejtfalakba épül be, melyek víz-, vagy hőszigetelése a feladat. A szuberin hosszú, 20-30 szénatomszámú zsírsavláncokból és polifenolokból épül fel. A parásodott sejtfalak gyakran erősen kihorgonyozódnak a plazmamembránhoz, így biztosítva, hogy a vízszigetelés teljes legyen, és a víz ne tudjon a membrán és a fal között sem átjutni. Ilyen struktúra figyelhető meg a gyökér endodermiszeiben, ahol a parásodás akadályozza meg a víz mozgását az apoplastban.

A **kutin** és **viasz** a növényi felszíneken fordul elő, és a parához hasonlóan elsősorban a vízszigetelés a feladata. Az epidermiszsejtek felszíni sejtfalára rakódik, mint **kutikula**. A kutikula nem más, mint a kutin mátrixba, illetve annak felületére kiválasztott viasz. Elsősorban a viasz- mely 16-18 szénatomszámú zsírsavakból áll – a felelős a kutikula erősen hidrofób tulajdonságáért. A kutikula kialakulása a szárazföldi élet fontos feltétele, mivel megakadályozza a növényi felszín szabad párolgatását.

A pollenszemek külső exine falának **sporopollenin** anyaga a természet talán legellenállóbb vegyülete. Nem ismert olyan élőlény, vagy enzim, amelyik képes lebontani. Éppen ezért kémiai összetétele sem teljesen ismert, de sok hasonlóságot mutat a para felépítésével.

A sejtfalak vastagodása a plazmamembrán irányában történik (**centripetális sejtfalvastagodás**) a sejtek jelentős részénél, mivel a sejtfal anyagai vagy a plazmamembránban szintetizálódnak (cellulóz, kallóz), vagy a sejtől vakuoláris transzporttal a felszínre szállítódnak és exocitózissal kerülnek a sejtfalba. A cellulóz, hemicellulóz molekulák a Golgi készülékben szintetizálódnak, míg a glikoproteinek és proteoglikánok itt kapják meg szénhidrát részüket. A centripetális vastagodással ellentétben a spórák és pollenszemek részben **centrifugális** vastagodással rendelkeznek, mivel ezeknél a felépítő sporopollenin a környező tapétum sejtek terméke, és kívülről rakódik a falakra.

3.3. A vakuoláris rendszer

A növényi sejtek térfogatának jelentős részét a vakuoláris rendszer teszi ki. Ez állhat csak egyetlen nagy központi vakuólumból, de több kisebb vakuólum is elkülönülhet a sejtben. A fiatal, merisztematikus sejtek csak kis vakuólumokkal rendelkeznek, míg egyes kifejtett, nagyméretű sejtek egyetlen óriási vakuóluma akár a sejt 90%-át is elfoglalja. Ez esetben a citoplazma a fal mellett vékony réteget alkot. A vakuólum általában vizes oldatot tartalmaz és membrán – a tonoplaszt - választja el a citoplazmától. A vakuólum egy igazi multifunkciós kompartmentum, rendkívül sokféle feladatot lát el, növeli a sejt méretét, tápanyagokat, fehérjéket, xenobiotikumokat, színanyagokat, kiválasztott anyagokat raktároz, fontos szerepe van a sejt ionháztartásának fenntartásában, a turgor kialakításában. Itt zajlanak a sejt lítikus folyamatai, és fontos szerepe van a növény védekezésében is.

A **vakuólumok eredete** többféle lehet. Származhatnak a Golgi- készülék vezikulumaiból, vagy a sima felszíni endoplazmatikus retikulum szakaszaiból, szubdoménjeiből. Ezek a SER szakaszok jellegzetes vakuoláris proton ATP-áz (V-type H⁺ ATP-áz) és egyfajta aquaporin (γ-TIP) felhalmozást mutatnak. A SER e szakaszai szeparálódnak majd felfúvódnak. Vakuólum keletkezhet a SER-ből úgy is, hogy annak nyúlványai körbefonnak egy citoplazma darabot, a membránok vakuólummá záródnak, majd a bezárt citoplazma a belső membránnal együtt feloldódik és kialakul az új vakuólum (autofagoszóma).

Amennyiben **több vakuólum** is található egy sejtben, gyakori, hogy két alapvető vakuólum típust különíthetünk el. Az egyik a **fehérjeraktározó**, a másik a **lítikus vakuólum**.

A **raktározó vakuólumok** semlegeshez közeli pH-val rendelkeznek, gyakran fehérjéket raktároznak, míg a **lítikus vakuólumok** savas pH-val jellemezhetők, bennük lebontó folyamatok zajlanak. Gyakori, hogy a sejtben csak egyetlen vakuólum található, és máig sem pontosan ismert módon többféle, így lítikus és fehérjeraktározó funkciót is képes egyszerre ellátni.

A **raktározott fehérjék** elsősorban aminosav készletként fontosak. Gyakoriak a magvakban, az endospermiumban. A fehérjék két úton juthatnak el a raktározó vakuólumokba. Az egyszerűbb felépítésű könnyebben oldható albuminok és globulinok a DER-ből a Golgi készülékbe jutnak, majd a Golgi vezikulákkal a raktározó vakuólumhoz szállítódnak, mellyel a vezikulák fuzionálnak. Az alkoholban oldódó prolaminok, és a diszulfidhidakkal stabilizált gluteinek a DER-ből egyenesen a raktárakba szállítódnak a Golgi készülék kihagyásával. A vezikulákat a raktározó vakuólum a fagocitózishoz hasonló mechanizmussal bekebelezi.

Az **aleuronszemcsék** kisméretű fehérje raktározó vakuólumok. A homogén aleuronszemek csak egyféle fizikai állapotú fehérjét tartalmaznak, míg a **heterogén aleuronszemcsében** oldott és membránnal burkolt, nem oldott fehérje is található. Ez utóbbi a krisztalloid. A ricinus magban található heterogén aleuronszemcsében egy harmadik komponens is megtalálható, ez a globoid. Anyaga fitinsav, vagy másként inozitol hexafoszfát (IP₆).

A **lítikus vakuólum** a növényi sejt lebontó kompartmentuma. A lítikus vezikulák a Golgi készülékből, a transz Golgi hálózat területén válnak le. Emésztő enzimeket tartalmaznak, és a membránjukban levő protonpumpa révén savas közeget alakítanak ki a vezikula belsejében. A lítikus vezikulák más vezikulákkal, vagy nagyobb vakuólumokkal fuzionálnak és így lítikus vakuólumot hoznak létre. A lítikus vakuólumokban történik az autofágiával, vagy endocitózissal bekebelezett sejtalkotók, fehérjék és más anyagok lebontása. A lítikus vezikulák, vagy vakuólumok a fehérjertározó vakuólumokkal is fuzionálhatnak és megindíthatják a raktározott fehérjék lebontását.

A vakuólumban **kristályok** is képződhetnek. Gyakori, hogy specializálódott kristálytartó sejtek ún. **idioblasztok** vakuólumában alakulnak ki a kristályok. A kristályok anyaga legtöbbször kalcium oxalát, de más kristályok is kialakulhatnak. A kristályformák is változatosak, kristályhomok, tűszerű raphidok, buzogány alakú kristályok jöhetnek létre. A kristályképződésnek szerepe van az ionháztartás fenntartásában, de a tű alakú kristályok védenek a rágások ellen is. A kristályok a környezeti tényezők függvénye, a növény viszonylag gyorsan képes a kristályok felépítésére és lebontására.

A növényi sejtekben gyakran találunk **lipidcseppeket**, de nagy mennyiségben, olajos magvakban és termésekben fordulnak elő. A **lipidcseppek nem vakuólumok**, a lipidek nem teljes membránnal burkoltak. A sima felszínű endoplazmatikus retikulum membránjának kettős lipidrétegébe szintetizálódnak bele a zsírsavak, amiktől a membrán felduzzad, és lipidcsepp formájában lefűződik. Így a lipidcseppeknek csak egy fél membrán alkotja a határfelületét.

Alapvető a vakuólum szerepe a **turgor** fenntartásában. A vakuólumban oldott anyagok **ozmótikus** koncentrációja viszonylag magas, ami a víz beáramlását okozza a citoplazmából. A citoplazma az elvesztett vizet a sejt közötti térből pótolja. A vízbeáramlás következtében a vakuólum térfogata növekszik és nekiperseli a citoplazmát a sejt falnak. A sejtnek a sejt falra gyakorolt nyomása a turgor. A víz beáramlása a vakuólumba, ill. a sejtbe addig tart, míg a megnövekedett nyomás a víz beáramlását nem korlátozza. A turgornak igen nagy szerepe van a növényi test szilárdításában. A vízvesztés következtében csökkenő turgor a lágy növényi szövetek összeeséséhez, lankadáshoz vezet.

Amennyiben a növényi sejtek magasabb ozmótikus koncentrációjú közegbe kerülnek, vizet vesztenek, és a vakuólum térfogata csökkenni kezd. Ez a folyamat a **plazmolízis**. A plazmolízis során a plazmamembrán elválik a faltól és a legömbölyödik. Ez a konvex plazmolízis. Amennyiben a plazmamembrán bizonyos területeken időszakosan a sejt falhoz rögzül, úgy a plazmolízis során a membrán beöblösödésekkel alkot. Ez a konkáv plazmolízis. A membrán a sejt falhoz végül már csak vékony szálakkal kapcsolódik ezeket leírjuk után Hecht-féle szálaknak nevezzük. Fontos megemlíteni, hogy ezeknek a szálaknak nincs közük a plazmodezmákhoz, hiszen például az epidermiszsejtekben a felszíni falak irányában is megfigyelhetők, ahol pedig nincsenek plazmodezmák. A plazmolízis egy ideig visszafordítható folyamat, a sejteket ozmótikusan hígabb közegbe helyezve a sejtek újra vizet vesznek fel és kitöltik a sejt fal által körbezárt teret. Ez a folyamat a **deplazmolízis**.

A vakuólumok gyakran **színanyagokat**, elsősorban **antociánokat** tartalmaznak. Ezek a vegyületek pH indikátorként a vakuólum kémhatásának megfelelően változtatják a színüket. Gyakoriak a virágszirmok epidermiszsejtjeiben, levelekben, termésekben. A virágszirmok színváltozása a virág megporzatlan, illetve megporzott állapotáról is tájékoztathatja a beporzó rovarokat.

A **vakuólum kémhatása** gyakran a benne raktározott savaknak megfelelően változik. A **Crassulariaceae** típusú **fotoszintézis** (CAM) során a sejtek a nappal megkötött széndioxidot az éjszaka végbemenő további feldolgozásig a vakuólumban almasav formájában raktározzák.

3.4. Plasztiszok

A növény fotoszintézise a sejtben található kloroplasztiszok révén valósul meg. A plasztiszok, egykori cianobaktériumok melyek endoszimbiózissal kerültek be az eukarióta sejtbe, ahol szemiautonóm organelleként működnek. A mitokondriumokhoz hasonlóan cirkuláris DNS-el, saját bakteriális riboszómákkal rendelkeznek, de génjeik zöme átkerült a sejtmagba, és fehérjéiknek is csak egy részét szintetizálják maguk, a többit a citoplazmában levő riboszómák állítják elő a sejtmagból származó mRNS-ek alapján. A fotoszintézis során a kloroplasztiszok a

víz bontásából származó elektronokat a széndioxid redukálására használják fel. Mindezt a fényenergia segítségével teszik. A növények a fotoszintézis révén oxigént bocsátanak ki, és szénhidrátokat állítanak elő, vagyis fotoautotróf élőlények.

A plastiszok mint ahogy nevük is utal rá, rendkívül változatos formában megjelenő sejtorganellek. Alakjukat képesek megváltoztatni és differenciálódni különböző feladatok (raktározás, színanyag felhalmozás stb.) ellátására. A plastiszok, mint szemiautonóm endoszimbionták, csak osztódással szaporodhatnak, de novo nem keletkezhetnek a sejtben. A plastiszok legkevésbé differenciált formája a **proplastisz**, melyből bármelyik plastisztípus kialakulhat. Jellemzően a merisztematikus sejtekben figyelhetők meg, de a gyökér, vagy az epidermisz sejtjeiben megmaradhatnak ebben az állapotban. Kicsi, általában 1 mikronnál kisebb gömb, vagy lencse alakú organellek melyek tilakoid membránjai igen fejletlenek. A sztróma állományban kicsi keményítőszemek, lipidcseppek, vagy raktározott fehérje tartalmú vezikula fordulhatnak elő.

A **kloroplastiszok** a legfontosabb plastiszok. Ők végzik a fotoszintézist. Fény hatására proplastiszokból közvetlenül kialakulhatnak. A kloroplastisz belsejében fejlett tilakoid membránrendszer alakul ki, melyben a fotoszintézis fényszakaszának pigmentjei, és elektron transzportláncának tagjai helyezkednek el. A zsákszerű tilakoidok emeleteket alkotva egymásra rétegződhetnek, ezeket gránumoknak nevezzük, míg a sztrómában szabadon álló részük a sztrómatilakoid. A tilakoidok által határolt tér a lumen. A kloroplastiszok általában lencse alakúak, 5-8 mikrométer hosszúak és 3-4 mikron vastagok. Legnagyobb számban a levél mezofillumában fordulnak elő, itt számuk meghaladhatja a sejtenként százat is.

Etioplastisz jön létre, ha a kloroplastisz kialakulása fény hiányában gátolt. Ezekben a plastiszokban a tilakoid rendszer nem tud kifejlődni, mert ahhoz a klorofill-protein komplexeknek is ki kell alakulnia. A klorofill bioszintézise azonban tartalmaz egy fényfüggő lépést, így megakad a protoklorofillid szinten. Ennek az lesz a következménye, hogy a tilakoid membránok helyett egy kvázikristályos térbeli csőrendszer alakul ki a membrán komponenseiből. Ez a **prolamelláris test** (PLB) fény hatására gyorsan át tud rendeződni tilakoidokká és az etioplastisz kloroplastisszá alakul.

A **kromoplastiszok** sárga, narancs vagy piros színű plastiszok, attól függően, hogy a színt adó karotinok és xantofilok milyen arányban halmozódnak fel bennük. A termések (paradicsom, paprika) de néha a virágok (körömvirág, bűdöske) vagy gyökerek (sárgarépa, édesburgonya) színét adják. A kromoplastiszok közvetlenül proplastiszokból fejlődhetnek, de kialakulhatnak kloroplastiszokból is. Ilyenkor a zöld termések megsárgulnak, megpirosodnak. Néha a fordított fejlődés is előfordul, például a föld fölé kerülő sárgarépa megzöldülése kromoplastiszból kloroplastisz kialakulására utal. A kromoplastiszok karotinoid szintézise igen jelentős mértékű lehet, sokszor ezek az anyagok kristályos formában halmozódnak a kromoplastiszban.

Az **amiloplastiszok** keményítőt raktározó plastiszok. A sztrómában kialakuló keményítőszemek között csak néhány tilakoid figyelhető meg. A növényekben keményítő csak amiloplastiszokban található, a szabadon a citoplazmában soha. Különösen sok amiloplastisz található a raktározó szervek sejtjeiben, mint például a burgonyagumóban. A gyökér gravitropizmusáért a gyökércsúcs egyes sejtjeiben sztatolithként működő speciális amiloplastiszok a felelősek.

További raktározást végeznek a gyűjtőnéven **leukoplastiszoknak** nevezett szintelen plastiszok. Van, aki az amiloplastiszokat is a leukoplastiszok közé sorolja. A fehérjéket raktározó plastiszok a **proteinoplastiszok**, a lipideket felhalmozók az **elaioplastiszok**.

Az őszi lombszíneződés a kloroplastiszok **gerontoplastiszokká** történő átalakulásának a következménye. Ezek a **szeneszcens kloroplastiszok** megszüntetik fotoszintézisüket, jelentős részben lebomlanak, anyagaik átalakulnak és visszaszívódnak a túlélő növényi részekbe. Mivel az elektrontranszportlánc szétesése és a fény begyűjtése igen reaktív gyökök keletkezését vonná maga után, a klorofill lebomlásával együtt nem indul meg a karotinoid pigmentek lebontása, melyek antioxidánsként védik a plastiszokat.

A plastiszok fotoszintézisének fény szakasza a tilakoid membránokban játszódik le, melynek során a tilakoidok lumenében protonok halmozódnak. A gránumtilakoidok területén található az ún. kettes fotorendszer (PSII) mely a vízbontásból származó elektronokat fény segítségével az elektrontranszportláncba pumpálja. A vízbontásból származó oxigén átdiffundál a plastiszokon és végül a növényből a légkörbe kerül. A keletkező protonok pedig a lumen protonkoncentrációját növelik. Az elektronok továbbhaladnak az egyes fotorendszer (PSI) felé, majd a sztrómába szállítódnak. A protongrádiens kiegyenlítődése a sztróma felé proton ATP-ázokon keresztül, ATP szintézis során valósul meg. A sztrómában a protonok, illetve az elektrontranszportláncon végighaladó elektronok

3.5. A sejtosztódás

Az osztódó növényi sejtek az állati sejtekhez hasonlóan jellegzetes sejtciklussal rendelkeznek. Bár a kétféle élőlény sejtosztódása hasonló, vannak jelentős különbségek is. Ezek részben a növényi sejtfal meglétéből származnak, részben a növényekből hiányzó centriólumok következményei, de vannak ezektől független különbségek is. A sejtosztódás két alapformája a számtartó osztódás vagy mitózis, és a számfelező osztódás a meiózis. A szárazföldi növényekben kizárólag a spórák jönnek létre meiózissal, míg a testi sejtek (sporofiton) osztódása, a (zárvatermőknél igen redukált) gametofiton osztódása, és az ivarsejtek keletkezése mitózissal történik. Az osztódások közötti interfázis G1, S, és G2 fázisra osztható mindkét típusú osztódást megelőzően. Az S, vagy szintézis fázis során történik meg a DNS megkettőződése, így egy diploid sejt esetében négyszeres DNS mennyiség (4C) alakul ki az osztódást megelőzően.

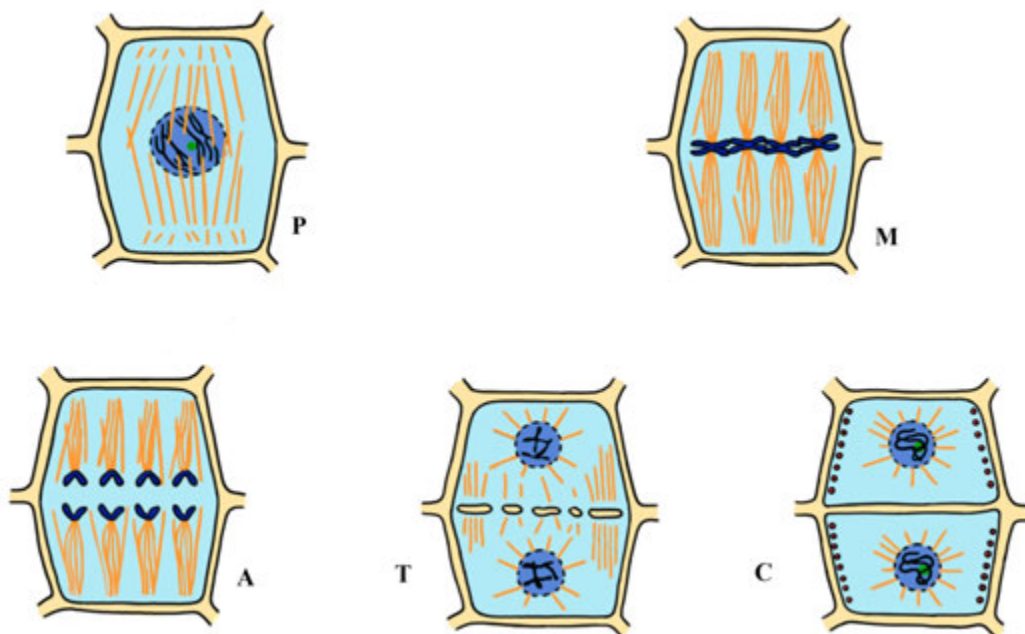
Az osztódás lehet ekvális (egyenlő) vagy inekvális (egyenlőtlen). A kétféle osztódás megkülönböztetése nem a DNS állomány megoszlására utal – az mindig szabályos – hanem a citoplazma alkotóinak a két sejt közötti szétosztására. Az inekvális osztódás általában két eltérő méretű és összetételű sejtet eredményez. Ez az eltérés eltérő differenciálódási utakat is eredményez, szélsőséges esetben az egyik sejt gyorsan degenerálódhat.

Előfordul, hogy az osztódás során csak a sejtmagok osztódnak (kariokinesis), de a sejtek nem válnak ketté (citokinesis). Így dikariotikus sejtek, folyamatos osztódással pedig syntitiumok, sokmagvú sejtek alakulnak ki. Gyakori, hogy az ilyen szabad magosztódási periódus után a syntitium sejtekké darabolódása egyszerre történik meg. Zárvaermőknél az endospermium fejlődésének egyik típusára jellemző ez az osztódási forma.

Az osztódás egy speciális esetének tekinthetjük az endomitózist, amikor a kromoszómák szétválása a sejtmagon belül történik meg, és így pl. haploid sejtekből autodiploid homoizógota sejtek jönnek létre.

3.5.1. Mitózis

A diploid és haploid sejtek esetében egyaránt végbemenő osztódás. A folyamat egyrészt az örökítő anyag, másrészt a sejt citoplazmájának szétosztását és magának a sejtnak a szétválását is eredményezi. A folyamatot szakaszokra osztjuk.



Mitózis Mitózis P= profázis, M= metafázis, A= anafázis, T= telofázis, C= citokinesis

A **profázisban** a megkettőződött DNS szálak kromoszómákká kondenzálódnak. A körülbelül 1-2 méteres DNS szál interfázisban még kevéssé kondenzálódott állapotban található. A működő, átíró DNS-nek ugyanis letekeredett

formában kell lennie ahhoz, hogy az enzimek hozzáférjenek. A kevésbé kondenzált DNS állomány gyengébben festődik, és a sejtmag ún. eukromatikus régióját alkotja. A nem működő, kondenzáltabb állomány festődése is intenzívebb, ez a heterokromatikus régió. A profázis során a DNS-nek kromoszómákká kell feltekerednie, hogy a mitózis során azok szét tudjanak válni, és a sejt pólusaira lehessen szállítani őket. A folyamat fénymikroszkóppal is jól nyomon követhető a DNS festése révén. A szakasz elején még gombolyagként tűnnek fel a vékony kromoszómák, majd rövidülnek és vastagodnak, ahogy a DNS egyre jobban feltekeredik. A profázis során a sejt mikrotubulusai a citoplazmában, a növényekre specifikus módon a leendő equatoriális síkban egy gyűrűt alkotnak, melynek pontos szerepe még nem ismert. Ez az ún. preprofázisos köteg, mely a fázis végére szétesik. Bár a növényeknek nincs centriólumuk, de sejtközpontjuk, citocentrumuk ettől függetlenül is van, mely a sejt pólusain, mint mikrotubulus organizáló centrum működik. A citoplazma organelleim is szétesznek és a leendő két sejtnek megfelelően rendeződnek.

A profázis és metafázis határán, melyet **prometafázisnak** nevezünk, történik meg a maghártya lebomlása, és a mikrotubulusokból álló mitotikus orsó kialakulása a két sejtközpontból. A maghártya apró vezikulákká esik szét, és a citoplazmában szétszóródik. A sejtközpontokból mikrotubulusok nőnek a kromoszómák felé valamint a túloldali citocentrum, és sugarasan a sejthártya irányába is. A mikrotubulusok a kromoszómákat a leendő osztódási síkba rendezik, és a kromoszómák centromér részén kialakuló kinetochorhoz kapcsolódnak.

A **metafázis** során a mikrotubuláris húzófonalak addig rendezgetik a kromoszómákat, míg nem teljesül az a két feltétel, hogy minden kromoszómához mindkét sejtközpontból kapcsolódni húzófonalak, és minden kinetochorhoz csak az egyik oldalról. A kromoszómák szétválása addig nem indul meg, míg ezek a feltételek nem teljesülnek. A kromoszómák ebben a fázisban vizsgálhatók a legjobban. Minden kromoszóma két kromatidából áll, melyek az S fázis során történt megkettőződés eredményeként azonosak, ún. testvérkromatidák.

Az **anafázisban** megindul a kromoszómák szétválása, és a kromatidák a pólusok felé vándorolnak. Ez a húzófonalak révén valósul meg.

A **telofázisban** a pólusokra vándorolt és lassan dekonzenzáló kromatidák körül újra kialakul a maghártya, részben a maghártyából származó vezikulákból, részben a durvafelszíni endoplazmatikus retikulumból. A mitotikus orsó szétesik, de a középsíkban bizonyos mértékben megmarad. Ennek a mikrotubulusokból és aktin szálakból álló kötegnek a feladata ugyanis a Golgi készülékből származó pektintartalmú vezikulák szállítása az equatoriális síkba. Ezt a citoskeletáris és vezikuláris komplexet phragmoplastnak nevezzük.

A **citokinézis** során a vezikulák összeolvadnak, és a bennük levő pektinanyagból kialakul a középlemez, a vezikulák membránjából pedig a két sejt membránja. Bizonyos területeken az összeolvadás nem teljes, itt alakulnak ki a sejteket összekapcsoló plazmodezmák.

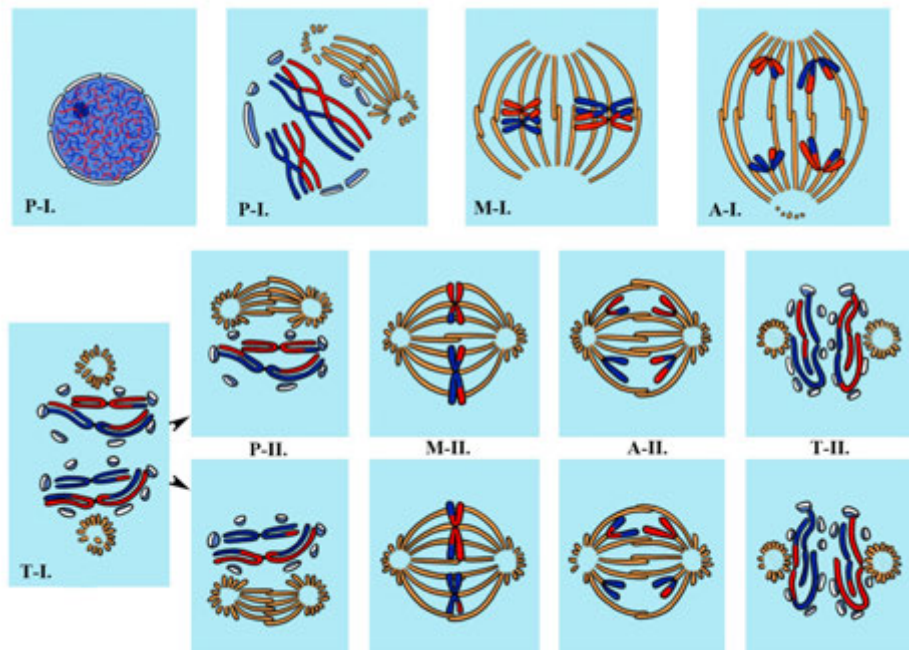
3.5.2. A meiózis

A meiózis vagy számfelező osztódás eredményeként a diploid sejtől négy darab haploid sejt keletkezik. A folyamat két egymást gyorsan követő osztódásból áll, melyben a második osztódás egy mitózisnak felel meg. A lényeges folyamatok az első osztódási szakaszban zajlanak le. A mitózissal összevetve lényeges különbség, hogy a meiózis első fázisában az apai és anyai kromoszómák párba állnak és az osztódás során nem a kromoszómák kromatidái, hanem a párosodott kromoszómák válnak szét, tehát az egyik utódsejtbe egy adott kromoszómából vagy az apai vagy az anyai kerül. A párosodott kromoszómák között a szétválást megelőzően DNS átkeresztezések (crossing over) és ez által allélcicserélődések mennek végbe, ami rekombinációt, az anyai és apai tulajdonságok bizonyos mértékű összekeverését eredményez. A folyamat ettől eltekintve a mitózis fázisaihoz hasonló lépésekben történik, de a profázis, ahol a kromoszómák párosodása is végbemegy jóval hosszabb és bonyolultabb, emiatt további fázisokra osztjuk.

Meiózis I

A **profázis I** első szakasza a **leptotén**, melyben vékony, kétkromatidás fonalakként láthatók a még csak részben kondenzálódott kromoszómák. Az apai és anyai eredetű kromoszómák párosodása a **zygotén** szakaszban történik. Kialakulnak a négy kromatidás kromoszómák, a bivalensek, és köztük speciális fehérjékből, enzimekből álló kapcsolat alakul ki. Ez a **szinaptonémás komplex**. A kromoszómák további rövidülése és vastagodása figyelhető meg a **pachytén** szakaszban. A szinaptonémás komplexben ún. rekombinációs nodulusok figyelhetők meg, melyek valószínűleg a rekombinációt végző enzimkomplexek. A **diplotén** szakaszban a kromoszómák közötti szoros

kapcsolat fellazul, de több helyen még kapcsolatban maradnak. Ezek a pontok a **kiazmák** melyek a **crossing over**, az átkereszteződés megjelenési formái. Ezek a kiazmák a **diakinézis** szakaszban a kromoszómák végei felé csúsznak.



Meiózis. P =profázis, M=metafázis, A= anafázis, T=telofázis, I.=meiózis I. II.=meiózisII.

A profázis I vége felé felbomlik a maghártya, ami megfelel a **prometafázisnak**. A **metafázis I**-ben a bivalensek a középsíkba rendeződnek, de a húzófonalak az apai, vagy anyai kromoszómákhoz kapcsolódnak, mivel e kromoszómák csak egy kinetochor régióval rendelkeznek, és nem kromatidanként eggyel. Az **anafázis I**-ben tehát a szülői, kétkromatidás kromoszómák vándorolnak a pólusok felé. A **telofázisban** kialakuló sejtmagokban tehát csak fele annyi kromoszóma van, mint az anyasejtben volt. A két sejt nem mindig válik ketté, lehetséges, hogy citokinézis nélkül folytatódik a magok további osztódása, és a sejtek csak a legvégén alakulnak ki, vagy mint a tetraspórák embriózsák fejlődési típusnál nem is történik meg a sejtesedés, hanem csak még további mitotikus osztódásokat követően.

Meiózis II

A meiózis második főszakasza során a már haploid utódsejtek mitotikusan osztódnak, vagyis kromatidáik fognak szétválni. Így alakul ki a négy haploid sejt, melyek közül kettő-kettő egyforma.

4. fejezet - NÖVÉNYI SZÖVETEK

(Preininger Éva)

Növényi szöveteknek a klasszikus megfogalmazás szerint az azonos alakú eredetű, felépítésű és működésű sejtek összességét nevezzük. Ma azonban tágabb értelemben a közös eredetű, de eltérő morfológiájú és funkciójú sejtek is beleférnek a szövet definíciójába, ez korábban a szövetrendszer meghatározása volt. A szövetek többféle szempont szerint osztályozhatók, leggyakrabban fejlődési állapot szerint kategorizáljuk osztódó és állandósult szövetekre valamint működés szerint különböztetjük meg, pl osztódó, raktározó, szállító, kiválasztó stb szövetek. Felépítés szerint lehetnek egyszerűek és összetettek, ez utóbbiak típusai: bőr-, alap- és szállítószövet-rendszer. Az állandósult szövetek merisztémákból alakulnak ki differenciálódás eredményeként.

4.1. Osztódó szövetek vagy merisztémák

A növényekben az osztódó, differenciálatlan sejteket nevezzük merisztéma sejteknek, melyek általában kisebb-nagyobb csoportokban fordulnak elő, ezek a merisztémák. A merisztematikus sejtek legfontosabb jellemzője az osztódás. Az osztódóképességüket a növény egész élete során megtartó sejtek az ősméristémák, ezek már az embrióban kialakulnak, és a növény hajtás- és gyökércsúcsában osztódnak folyamatosan. A merisztéma sejtekből osztódással képződött leánysejtek differenciálódnak. Általában denz citoplazmájú, kevés és kis vakuóllummal rendelkező sejtek. Plasztiszuk propalsztisz, sejtfaluk elsődleges.

A merisztémákat többféle szempont szerint csoportosítják, pl 1) eredet, 2) helyzet, 3) sejtek osztódási síkja stb. A területi korlátok miatt főleg az eredet szerinti csoportosításra térünk ki, a többit csak érintőlegesen említjük.

4.1.1. Eredet szerinti csoportosítás

Eredet szerint beszélhetünk ő-, elsődleges- és másodlagos merisztémákról. Az ősméristémák a hajtás- és gyökércsúcsban lévő, folyamatosan osztódó sejtek. Feladatuk az elsődleges merisztémák létrehozása. Az ősméristéma iniciálisokból és néma centrumból áll. A folyamatos osztódás valójában az iniciálisokra jellemző, így a növény valamennyi sejtje gyakorlatilag az iniciálisokra vezethető vissza. Az iniciálisok száma 1-20 között mozog, a magasabbrendű növényekre a biztonságosabb magasabb sejtszám jellemző. Ezek a sejtek embrió eredetűek, már a gömbstádiumú embrióban jelen vannak, kifejezett a szívstádiumban válnak. A kifejlett embrióban a gyökércsúcsban (plumula) és rügyecsúcsban (radicula), majd az ebből fejlődő növény hajtás- és gyökércsúcsában valamint oldalhajtásainak és oldalgyökereinek csúcsában működnek tovább az iniciálisok illetve az egész ősméristéma. Az iniciálisokon belül helyezkedik el a néma centrum vagy centrális anyasejtek zónája. Ezek a sejtek csak nagyon ritkán osztódnak, 200-400 óránként. Szerepük a genetikai állomány megővése az ősméristéma régióban. Az ősméristéma sejtekre jellemző a totipotencia, és ezeket a sejteket a növények őssejtjeinek is nevezhetjük (van, aki csak a néma centrum sejtjeit tekinti őssejteknek).

Az ősméristémák (iniciálisok) osztódásával, azok utódsejtjeiként jönnek létre az elsődleges merisztémák vagy hisztogének, melyek az elsődleges szövetrendszereket hozzák létre. Az elsődleges merisztéma sejtek már determináltak, azaz nem képes egyik elsődleges merisztéma sejt átalakulni egy másik típusú. Differenciáltabbak az ősméristéma sejteknél, minden szempontból heterogének, alakjuk is, osztódási síkjuk is különböző, aszerint, hogy milyen szöveteket hoznak létre. A hajtáscsúcsban három elsődleges merisztémát különböztetünk el: a bőrszövetrendszert létrehozó dermatogént vagy protodermát, az alapszövetrendszert kialakító alapmerisztémát és a szállítószövetrendszert létrehozó prokambiumot, a gyökércsúcsban négyet: a bőrszövetrendszer kialakításáért felelős dermatogént, az elsődleges kérget kialakító periblémát, a központi hengert létrehozó plerómát és a gyökérsüveget kialakító kaliptrogént.

A másodlagos merisztémák állandósult sejtek dedifferenciálódásával jönnek létre. Ilyen a másodlagos vastagodásért felelős kambium és a másodlagos bőrszövetet létrehozó parakambium (fellogén). Ez a megfogalmazás általános jellegű, és nem egészen pontos, mert a kambium valójában egy vegyes eredetű merisztéma, a hajtásban és gyökérben is vannak elsődleges és másodlagos eredetű régiói, de ettől függetlenül mégis a másodlagos merisztémák közé soroljuk. A kambium kialakulásáról a gyökér és a szár másodlagos vastagodásánál, a parakambiumról a másodlagos bőrszövetrendszerénél olvashatunk.

4.1.2. Helyzet szerinti csoportosítás

Helyzet szerint megkülönböztetünk 1) csúcsi, 2) laterális és 3) interkaláris merisztémákat.

- Csúcsi vagy apikális merisztémák a hajtás- illetve gyökércsúcsban találhatók.
- A laterális merisztémák a szállítónyílábok vastagításáért felelős merisztémák a hajtásban és a gyökérben.
- Az interkaláris merisztéma állandósult szövetek közé ékelődve helyezkedik el. Az adott szervek megnyúlásáért felelős, azok alapi részén található. Jellemző feladata például a levélnyel vagy a száракban az internódiumok megnyújtása.

4.1.3. A sejtek osztódási síkja szerinti csoportosítás

Az előzőktől teljesen eltérő szempont szerint, a sejtek osztódási síkja szerint is csoportosíthatók a merisztémák. Ez a felosztás csak a hajtáscsúcsra vonatkozik, a gyökércsúcsra nem. A csúcsi régió tunikára és korpuszra választható szét, amit az ősméristémák és az elsődleges merisztémasejtek egy része alkot. A külső sejtsorok alkotják a tunikát, amelyben a sejtek antiklinális, azaz a felszínre merőleges síkkal osztódnak. Így a sejtek közötti válaszfalak az adott szerv felszínére merőlegesek. A tunika leggyakrabban 1 sejtrétegű, de előfordulhat több, akár 8 sejtsor vastagságú is. Az átlagos tunika 1-3 sejtsornyi. A tunika alatti régió a korpusz. Sejtjei antiklinális és periklinális osztódásúak egyaránt, így jól elkülöníthető a tunikától.

4.2. Börszövetrendszer

A növények felszínét a bőrszövetrendszer borítja. Védi, és egyúttal kapcsolatot is tart a külvilággal. Már a gömb stádiumú embriónál kialakul a későbbi bőrszövetnek megfelelő külső sejtréteg.

4.2.1. Epidermisz

Az epidermisz dermatogénből vagy protodermából kialakuló védőszövet a fiatal hajtásokon és a reproduktív szerveken. Az epidermiszt eltérő differenciáltságú és funkciójú sejtek alkotják.

Epidermisz sejtek

Az epidermisz sejtek a bőrszövet legkevésbé differenciált sejtjei. Alakjuk attól függ, milyen növény melyik szervét borítják, így lehetnek pl. hosszúkásak (egyszikűek levelei) vagy hullámos falúak (kétszikűek levelének fonáki sejtjei). Kloroplasztiszt általában nem, leginkább leukoplasztiszt tartalmaznak. Nagy központi vakuóllummal rendelkeznek. Az epidermiszt kívülről kutikula borítja. Anyagát, a kutint maguk az epidermisz sejtek választják ki a külső és a radiális falakba. Szerepe a növény vízháztartásában van, ami miatt vastagsága is változó, nagy mértékben függ az élőhely vízellátottságától. Vastag kutikula a szárazságtűrő növényekre jellemző. A kutint 14-18 szénatomszámú hidroxil zsírsavak származékainak poliészterei alkotják. A kutikula többrétegű. Az alsó rétegben keverednek az epidermisz sejtek sejtfa anyagai a kutikulával, e fölött található a valódi kutikula. A kutikulát gyakran még hidrofób epikutikuláris viaszréteg is fedi.

Sztóma vagy gázcserenyílás

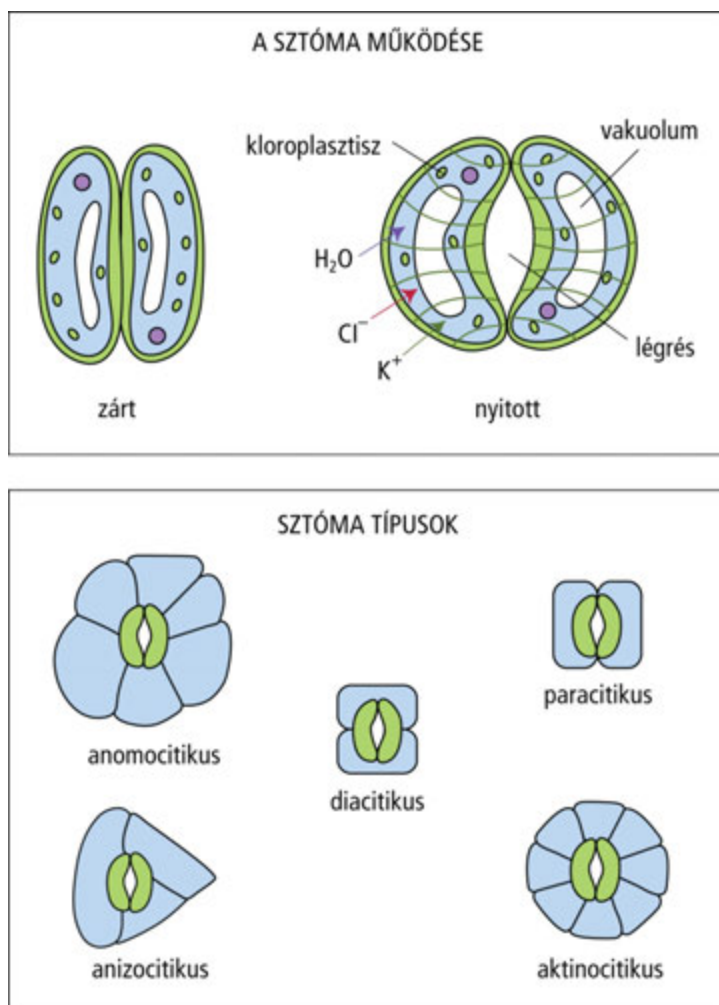
A sztómák az epidermisz legdifferenciáltabb sejtjei. A párologtatásért és a fotoszintézis valamint a légzés gázcseréjéért felelősek. A sztómakomplex zárósejtekből és melléksejtekből álló egység. Kialakulásuk 3 főle úton történhet. A perigén sztóma esetében nem ugyanabból a sejtől jönnek létre a záró- és a melléksejtek, mert a zárósejtek ekvális osztódással keletkeznek a fiatal epidermisz sejtől. Mezogén sztóma úgy jön létre, hogy a dermatogén sejt inekválisan osztódik, és a denz citoplazmájú sejtől keletkeznek ekvális osztódással a zárósejtek, a nagyobbik, vakuolizáltabb sejtől a melléksejt. Mezoperigén sztóma estén a két típus keveredik.

A zárósejtek alakja kétféle lehet. Leggyakrabban bab vagy vese alakúak, de pl. a pázsifűfélénél (Poaceae) súlyzó alakúak. Kloroplasztiszt tartalmaznak. Faluk egyenlőtlenül vastagodott. Belső, légrés felőli oldaluk vastagabb, erősen kutinizált. A légrés alatt gyakran légudvar alakul ki az alapszövetben. A sztóma zárósejtek a környező sejtek

segítségével képesek a nyitás-zárás folyamatára, ami a sejtek turgorállapot változásával függ össze. Nyitáskor kálium- és cukortartalom növekedés figyelhető meg a zárósejtekben, ami ozmózissal történő vízfelvételt, és ennek hatására a sejtek megduzzadását eredményezi. Az egyenetlen sejtalfalvastagodás eredménye, hogy a duzzadás hatására kinyílik a sztóma. A folyamathoz a radiális lefutású cellulóz mikrofibrillumok jelenléte is szükséges. Bezáráskor ellentétes folyamat játszódik le. Mindkét irányú sztómamozgás működtetésében a melléksejtek játszanak fontos szerepet.

A sztóma komplexek típusai

A sztóma komplexben lévő melléksejtek száma és elhelyezkedése szerint többféle típust különítünk el. Ha a zárósejtek körül lévő sejtek nem különülnek el a többi epidermisz sejtől, anomocitikus sztómáról beszélünk. Ha két melléksejt határolja a zárósejteket, megkülönböztetjük a paracitikus (a melléksejtek hossz tengelye párhuzamos a zárósejtekével) és a diacitikus (a melléksejtek hossz tengelye és a közös faluk merőleges a zárósejtekére) sztómát. Ezeken kívül még beszélünk tetracitikus (négy melléksejt, két poláris és két laterális), anizocitikus (három melléksejt, egy kisebb vagy nagyobb a másik kettőnél) és még egyéb típusokról is.



A sztóma működése és típusai

Növényi szőrök vagy trichomák

A szőrök protoderma eredetű képletek, lehetnek egy- vagy többsejtűek. Ez utóbbiak inekvális osztódással, a kisebb méretű trichoblastból fejlődnek. Funkciójukat tekintve lehetnek fedőszőrök és mirigyszőrök.

A **papillát** a szőrök közé sorolják, bár nem önálló képlet, csak az epidermiszsejt felületnagyobbító kitérője. Papillák okozzák pl. a szirmok bársonyos tapintását. A valódi fedőszőrök védő képletek a párologtatás, UV sugárzás,

állatok legelése stb ellen. Alakjuk, méretük igen változatos. A serteszőrök merev képletek, állatok ellen nyújtanak védelmet. A szárazságtűrésben szerepet játszanak például a pikkelyszőrök (ezüstfa), melyek a felülettel párhuzamosan helyezkednek el, egymással összekapaszzkodva valamint a nemezes borítást adó hosszú, emeletes fedőszőrök (ökörfarkkóró) is. Kapaszzkodásra horgas végű szörképletek alkalmasak (komló).

A **mirigyszőrök** epidermális kiválasztó képletek. A kiválasztott anyag gyakran a sejttal és a kutikula között halmozódik fel, és a kutikula felrepedésével kerül a szabadba. A mirigyszőrök nyaki és feji részről állnak, mindkettő lehet egy- vagy többsejtű. A mirigyszőr sejtei között fejlett plazmodezma kapcsolat van. Intenzív kiválasztás idején a sejtek sok diktioszómát, ER-ot tartalmaznak. A kiválasztott anyag sokféle lehet (pl illóolajok, flavonoidok stb). Különlegesen a rovarfogó növények mirigyszőrei, ezek a rovar csalogatását és emésztését egyaránt végzik, proteolitikus enzimeket is termelve.

A **hidatódák** vízcseppeket választanak ki, ez a jelenség a guttáció. A levelek szélén, a szállítónyalábok végénél alakulnak ki. Tulajdonképpen sztomákból alakulnak ki, amelyeknél a zárósejtek mindig nyitva vannak. Főleg szervesen sokat tartalmaz a guttációs víz.

A **só- és mészmirigyek** a sótűrő növényekre jellemző, a hidatódákhoz hasonló felépítésű képletek. A felesleges só és mészkiválasztását szolgálják.

A **nektáriumok** általában a rovarmegporzású növényeknél a rovarok csalogatására választanak ki cukortartalmú oldatot. Főként a virágokra jellemzőek (florális nektáriumok), de előfordulhatnak virágon kívül is (extrafloralis nektáriumok), pl. hajtáson, levélen. A nektárium által kiválasztott nektár magas koncentrációban különböző cukrokat valamint aminosavakat tartalmaz.

Egyéb sejtek az epidermiszben

Az eddig felsoroltakon kívül az epidermiszben egyes esetekben előfordulhatnak más funkciójú sejtek is. Ilyenek például a pázsítfüfélék levelének édességét okozó kovasejtek, kristálytartó idioblasztok (*Ficus* levél) vagy a szárazságtűrő növények levelének bepöndörödését előidéző bulliform sejtek.

4.2.2. Rhizodermisz

A rhizodermisz az epidermiszszel ellentétben nem tartalmaz sztomákat és nem borítja kutikula. Jellemző képletei a gyökérszőrök. A gyökérszőr egyetlen rhizodermisz sejt nyúlványa. A gyökér felszívási zónájában fordul elő nagy számban. Trichoblast-ból alakul ki, inekvális osztódással. Nagyméretű vakuóllummal rendelkezik, citoplazmája, sejtmagja a nyúlvány csúcsi részén található meg. Nem osztódik, de DNS replikáció folyik benne, így poliploiddá válik a sejtmag. A gyökérszőrök csak pár napig élnek, a mechanikai sérülések miatt 1-2 nap után elpusztulnak.

4.2.3. Másodlagos és harmadlagos bőrszövet

A szár másodlagos vastagodásának következménye, hogy az epidermisz nem képes követni a kerület növekedését, és felrepedezik. Nem maradhatnak védőszövet nélkül a belső szövetek, ezért létrejön a másodlagos bőrszövet. Az epidermisz alatti kéreg parenchima külső sejsora újra osztódóképessé válik. Ez a másodlagos merisztéma a fellogén vagy parakambium. A fellogén sejtek periklinális osztódással kifelé a parát vagy fellom-ot, befelé a para alapszövetet vagy felloderma-t hozzák létre. Ha mindkét irányba fűz le sejteket, bipleurikus, ha csak kifelé, monopleurikus működésű fellogénról beszélünk. A három réteg együttesen, azaz kívülről befelé haladva a fellom, fellogén és felloderma együttesen alkotják a peridermát, a másodlagos bőrszövetet. A fellom falába szuberin rakódik be, így ezek a sejtek egy idő után elhalnak, egyfajta szigetelő réteget alkotva. Gyakran több sejtsor vastagságúak. A felloderma élő parenchimatikus sejtekből áll.

A szár folyamatos, több évig tartó vastagodásával együttjár, hogy a kialakult periderma is felszakadozik, és alatta újabb kéreg parenchima sejtekből jön létre parakambium, és hoz létre újabb peridermát. Az egyre mélyebb és mélyebb rétegekből kialakuló fellogén egészen addig hoz létre másodlagos bőrszövetet, amíg el nem fogy az elsődleges kéreg. Ezután már csak a hánccs élő elemeiből, a hánccs parenchima sejtekből jöhet létre. Ettől kezdve hánccs elemek is belekeverednek a kialakuló új bőrszövetbe, innentől nevezzük harmadlagos bőrszövetnek, azaz ritidómának. A ritidóma a több évig élő fás növények jellegzetes bőrszöve, a fák kérge. Külső rétegei folyamatosan leválnak.

A szuberinizált falú, átjárhatatlan szigetelőréteget képző fellomban kialakulnak olyan élő szigetek, amelyek biztosítják a gázcserét és a párologtatást a peridermában. Ezek a kiemelkedő képletek a lenticellák vagy paraszemölcsök, amelyek lazán kapcsolódó, élő parenchimasejtekből állnak. Általában sztómák alatt alakulnak ki. A lenticellák alakja, mérete, sűrűsége fajra jellemző bélyeg. Két fő típusa van, a bodza típus, amelyet homogénen töltöttek ki a parenchima sejtek (töltősejtek) és a *Gleditsia* típus, amelyben váltakozó rétegeket alkotnak a parenchimatikus töltősejtek és vastagodott falú sejtekből álló rétegek, amelyek időnként felszakadnak, ahogy a parakambium folyamatos működése következtében az újonnan keletkező töltősejtek feszítik.

A gyökereknél kialakuló másodlagos bőrszövet kialakulása a Gyökér fejezetben kerül bemutatásra.

4.3. Alapszövetrendszer

Az alapszövetek alapmerisztémákból differenciálódnak. Ez a szövet alkotja a növényi test legnagyobb részét. Funkció szerint háromféle sejttípus tartozik ide, a parenchima, a kolleenchima és a szklerenchima.

4.3.1. Parenchima

A parenchima kis mértékben differenciálódott sejttípus, osztódóképességét nem veszíti el, bizonyos körülmények között képes dedifferenciálódni, azaz újra osztódó merisztémává válni (így alakul ki a másodlagos merisztéma). Ezekből a sejtekből akár egy teljes növény is regenerálható, ez a redifferenciáció. A parenchimasejtre tehát teljes mértékben jellemző a plaszticitás. Nagyméretű, általában izodiametrikus sejtek. Ettől eltérően léteznek karos, nyúlványos alakú változataik is. A parenchima sejtekre jellemző a nagy központi vakuólum is, ennek következtében a citoplazma vékony rétegben szorul a sejtfálhoz. Sejtfa cellulóz, kevés kivételtől eltekintve berakódások nélkül. Jellemző falvastagodási típusa gödörkés, ami a szomszédos sejtek közötti plazmodezmás kapcsolatra utal.

A parenchima sejtek típusai, feladatuk szerint:

Asszimiláló parenchima vagy klorenchima: fotoszintézisre specializálódott, kloroplasztiszokat tartalmazó parenchima. Legjellemzőbben a levél mezofillum rétegét alkotják, de minden zöld növényi részben megtalálhatók (pl szár, éretlen termés stb).

Raktározó parenchima: a raktározó szervekre jellemző szövettípus, így leggyakrabban gyökerekben, rhizómában, hagymában, gumóban, magvakban, sziklevelekben fordul elő. A raktározott anyag többnyire a keményítő. Cukrok még szacharóz formájában is raktározódhatnak, pl a cukorrépa répetestében, ez vakuólumban halmozódik fel.

Fehérje raktározás proteinvakuólumokban történik, ezek a magvakban előforduló aleuronszemcsék. A lipidek raktározása elaioplasztiszokban vagy lipidcseppek formájában a citoplazmában történhet.

Átszellőztető parenchima vagy aerenchima Vízi- vagy vizes élőhelyen élő növények jellemző parenchima típusa. Előfordulhat gyökérben, szárban, levélben egyaránt. Jellemző rá az intercelluláris tér megnövekedett aránya, ami gyakran a sejtek jellegzetes, nyúlványos alakjától jön létre. Fontos szerepet tölt be ezen növények oxigénellátásában, gázcseréjében.

Vízraktározó parenchima Száraz élőhelyen élő szukkulens növényekre jellemző alapszövet. A száraz környezethez alkalmazkodás e stratégiája azon alapul, hogy a növények a ritkán előforduló, de esetenként nagyobb mennyiségű csapadékot elraktározzák akár a szárukban, akár a levelükben. A vizet nyálka formájában kötik meg.

Kiválasztó parenchima: A kiválasztás a növényekben történhet külső, epidermális struktúrákban (pl mirigyszőrők) és belső szövetekben is. A belső kiválasztásban speciális parenchimasejtek vesznek részt, esetenként egyetlen sejt, de akár sejtcsoportok is. A kiválasztott anyag belső üregben, járatban gyűlik össze. A belső üreg kialakulhat lizigén módon, ami egyes sejtek lizisének következménye (citrusfélék termésfalában illóolaj kiválasztás) vagy skizogén módon, a sejtek közötti középlemezek eltávolodásával. Ilyenkor az üreget kiválasztó funkciójú epithél sejtek bélelik (fenyők gyantajáratjai). Vannak egyedi sejtek is, amelyek kiválasztó funkcióval rendelkeznek, ezek gyakran tárolják is a kiválasztott anyagokat (tannin sejtek). Jellegzetesek még a tejnedvet (latex) kiválasztó tejcsövek vagy laticiferek, ezek lehetnek tagoltak és tagolatlanok.

4.3.2. Szilárdító vagy mechanikai alapszövetek

Kollenchima

A kollenchima a szklerenchimával együtt a szilárdító vagy támasztó szövetek közé tartozik. Leggyakrabban levelekben és szárukban fordul elő. A levelekben kötegekben csoportosul, általában a főér alatt és felett valamint a levélnyélben. Szárukban henger alakú az epidermisz alatt vagy a külső parenchimarétegek alatt. Gyökerekben csak ritkán fordul elő. A kétszikű növényekre jellemző szilárdító sejttípus.

Alapmerisztémából származik, általában parenchima sejtből differenciálódik. Megnyúlt alakú, élő citoplazmát tartalmazó sejt. A hosszúkas kollenchima sejtek az adott szerv hossz tengelyével párhuzamosan helyezkednek el. Sejtfaik cellulózból, hemicellulózból és pektinből áll. Sajátságuk, hogy nagy mennyiségben tartalmaznak pektint, melynek aránya elérheti a 40%-ot. Nagy szakítószilárdságú, rugalmas szilárdítást biztosító szövetféleség.

A kollenchima sejtek fala erőteljesen, de nem egyenletesen vastagodott. A vastagodás mintázata alapján 4 fő típusa van, ezekből az első két típus a gyakoribb:

- sarkos: a sejtfa vastagodás a sarkokban intenzív
- lemezes: a sejteknek a tangenciális fala vastagodott erőteljesen, a radiális falak kevésbé (mikroszkópban nézve így a vastagodott falak lemezes rétegeket mutatnak)
- hézagos: a sejteknek az intercelluláris tereket határoló falai vastagodnak meg
- gyűrűs: gyűrű alakú a vastagodás keresztmetszetben nézve a sejteket

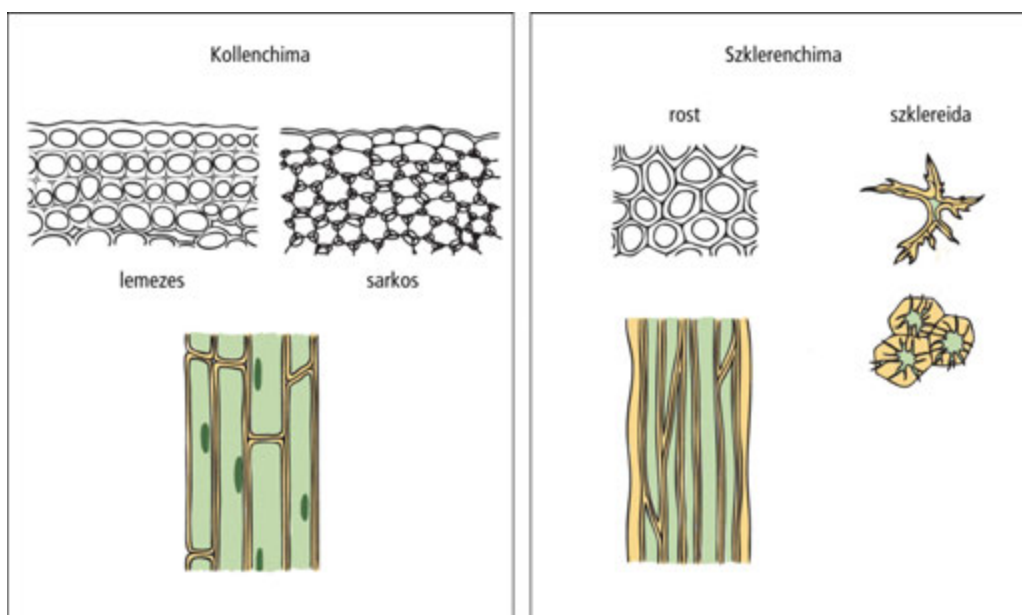
Szklerenchima

A szklerenchima szintén mechanikai alapszövet, a növény minden részében előfordul. Hosszú, megnyúlt sejt, fala erőteljesen, egyenletesen vastagodott. Sejtfaiba lignin rakódik be, ezáltal élettelené válik. Sejtfaának anyaga és szerkezete miatt a szklerenchima rugalmatlan szilárdítást biztosít. Előfordulhat egyesével, elszórtan, de jellemzőbb, hogy kötegekben. Általában parenchimából differenciálódik. Az, hogy milyen merisztéma hozza létre, attól függ, hol helyezkedik el. Két fő típusa van, a szklerenchima rost és a szklereida.

A **szklereida** nem megnyúlt, inkább izodiametrikus sejt. Egyesével vagy csoportosan található, leginkább alapszövetbe ágyazva. Parenchimából kialakuló, rendkívül vastag falú sejttípus. A szklereidák alakjukról kapták nevüket, így például a brachioszklereidák, a kősejtek, gömbölydedek, gyakran gyümölcshúsban találhatók. Az aszterszklereidák csillag alakúak, levélben fordulnak elő.

A **szklerenchima rostok** hosszú, megnyúlt, gyakran kihegyezett végű sejtek. Szűk lumenűek, vastag falúak. Elhelyezkedésük alapján xiláris (xilém belüli) és extraxiláris (xilém kívüli) rostokról beszélhetünk. A xiláris rostok vagy farostok a xilém elemek között alakulnak ki, prokambiumból vagy kambiumból származnak. Extraxiláris rostoknak nevezünk minden más elhelyezkedésű szklerenchimarostot, így a hancsban előforduló hancsrostot, ami szintén prokambiumból vagy kambiumból származik, de ide soroljuk a hipodermálisan elhelyezkedő szklerenchima réteget valamint a nyalábok körüli szklerenchima gyűrűt is vagy a floém fölött kialakuló szklerenchima sapkát. A szállítószöveteken kívüli szklerenchima rostok alapmerisztémából származnak.

A rostonövényekben előforduló rostok igen hosszúak, akár több cm hosszúságúak is lehetnek, ilyen pl a len vagy a kender.



Szilárdító alapszövetek főbb típusai kereszt- és hosszmetsetben

4.4. Szállítószövetrendszer

A növényekben a hosszútávú szállítást a talajból felszívott anyagokat szállító xilém és az alapvetően a szerves tápanyagokat szállító floém végzi.

Az elsődleges szállítóelemeket a prokambium, a másodlagos szállítóelemeket a másodlagos vastagodás során a kambium hozza létre. A prokambiumból elsőként differenciálódott sejtek a protoxilém és a protofloém elemek, a később kialakuló a metaxilém és a metafloém elemek. A vastagodott szervekben a kambium kizárólag metaelemeket fűz le. A protoelemek még az adott szerv megnyúlásos növekedési időszakában képződnek, így maguk is egy ideig megnyúlásra képesek. Ezért a protofloém sejtekre vékony cellulózfal, a protoxilém sejtekre pedig a megnyúlást még biztosító gyűrűs és spirális sejtfalvastagodás jellemző.

4.4.1. Xilem

A xilém magába foglalja a szállító elemeket, a hozzájuk kapcsolódó parenchima sejteket és rostokat egyaránt.

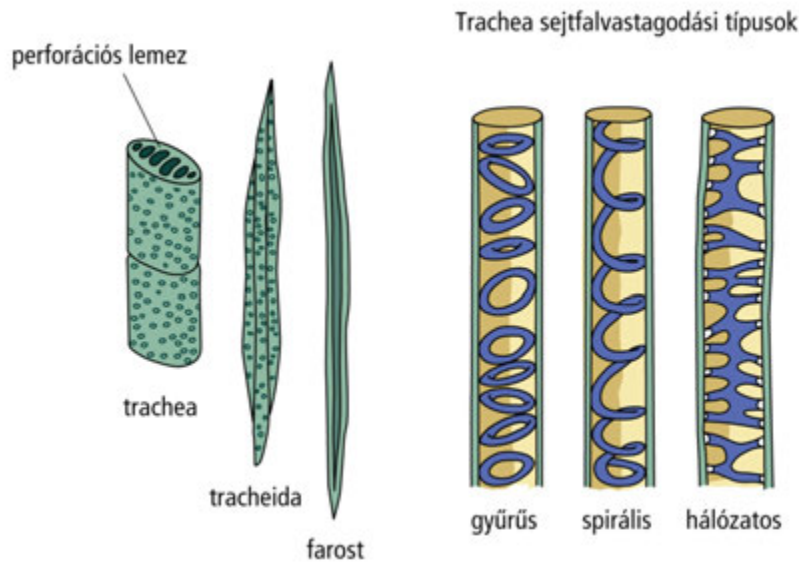
Tracheidák A tracheidák ősi típusú szállítóelemek, a harasztok és nyitvatermők fő vízszállító elemei, de a zárvatermőknél is előfordulnak. Megnyúlt, kihegyezett végű sejtek. Jellemző sajtfalvastagodásuk spirális (harasztok), gödörkés, vermes gödörkés (nyitvatermők). A víz az oldalfalon keresztül szállítódik sejtről sejtre.

Tracheák A tracheák fejlett vízszállító elemek, alapvetően a zárvatermőkre jellemzőek, azok fő vízszállító elemei, de megjelennek már a nyitvatermők fejlett csoportjainál (Gnetum félék), sőt egyes harasztoknál is (*Selaginella*, páfrányok). Trachea tagokból programozott sejthalállal kialakuló, hosszú, élettelen csövek. Az egyes trachea tagok között részlegesen vagy teljesen felszívódik a válaszfal, ez a perforációs lemez. Ha részleges a felszívódás, különféle mintázatok alakulhatnak ki (pl. hálózatos vagy lyukacsos). A trachea fala erőteljesen megvastagodott, lignifikált. A metaelemek sejtfalvastagodása hálózatos mintázatú. Ez a mintázat és a vastag, lignifikált fal biztosítja a cső szilárdságát, hogy a levelek párologtatása következtében kialakuló szívóerő ne roppantsa össze.

Faparenchima A faparenchima sejtek a xilém egyetlen élő elemei. Feladata a raktározás (pl. keményítő, kristályok) és a kiválasztás (pl. gyanta). A másodlagos xilémekben radiális elhelyezkedésű parenchima sejtek is vannak, ezek alkotják a bélsugarakat.

Farost A farostok hosszú, megnyúlt sejtek vastag, lignifikált fallal, általános tulajdonságaikban megegyeznek a szklerenchima sejtekkel. Sejtfalukon gödörkék találhatók.

Rosttracheida A rosttracheidák átmeneti elemek a tracheida és a farost között. A nyitvatermőkben az őszi pásztában keletkező szűk lumenű, erősen vastagodott falú tracheidák rosttracheidáknak tekinthetők. Feladatuk a szilárdítás.



A xilém elemei

4.4.2. Floem

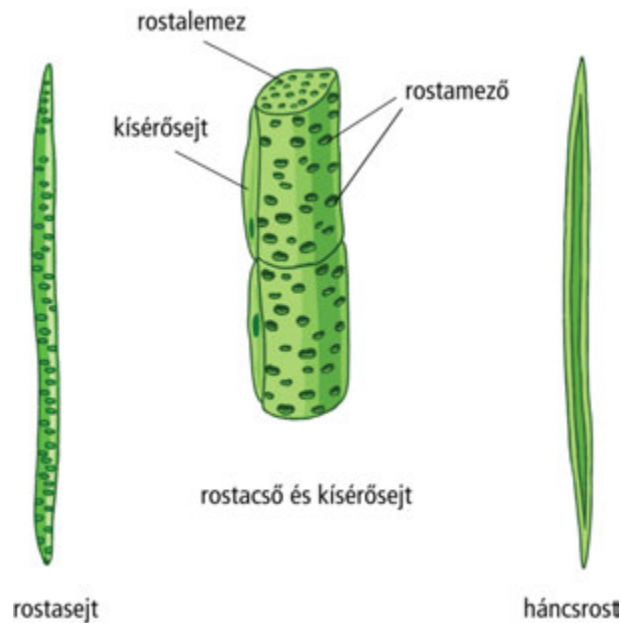
A floém főleg cukrokat szállít, de kisebb mennyiségben hormonokat és aminosavakat is, sőt, a növényi vírusok is a floemben mozognak.

Rostasejt A rostasejt a tracheidákhoz hasonlóan a harasztoknál és a nyitvatermőknél előforduló kizárólagos szállítóelemek, a zárvatermőknél is megtalálhatóak. Élő, megnyúlt sejtek. Citoplazmaszálakkal kapcsolódnak össze az oldalfal gödörkéin keresztül. A gödörkék rostamezőket alkotnak a rostasejtek oldalfalán.

Rostacső A rostacső a xilém tracheájával összevethető szállítóelem, a zárvatermőknél fordul csak elő. Rostacsőtagokból álló cső. Az egyes csőtagok közötti harántfal a rostalemez. A rostalemezen pórusok keletkeznek, melyeken keresztül plazmodezmák kötik össze a szomszédos csőtagokat. A pórusok úgy alakulnak ki, hogy a differenciáció kezdetén a plazmodezmák köré kallóz rakódik le, párokban, mindkét oldalon, egymással szemben. Később a sejtfa felszívódik, és kallózzal bélelt pórusok maradnak. A pórusokon P-protein nyúlik át, ami el is tudja tömíteni a pórusokat. A nem működő rostacsővekben kallóz tömi el a pórusokat. A rostacső plazmája jellegzetes. A tonoplaszt idővel degradálódik, így a vakuolum tartalma keveredik a citoplazmával, ezt mixoplazmának nevezzük. A sejtmag is degradálódik.

Háncsparenchima A háncsparenchima a faparenchimához hasonló elhelyezkedésű és funkciójú sejtípus. Ezen felül a harmadlagos bőrszövet, a ritidóma kialakításában vesz részt.

Háncsrost A farosthoz hasonló, lignifikált falú, hosszú sejtek. Az ipari rostok (len, kender) háncsrostok.



A floém elemei

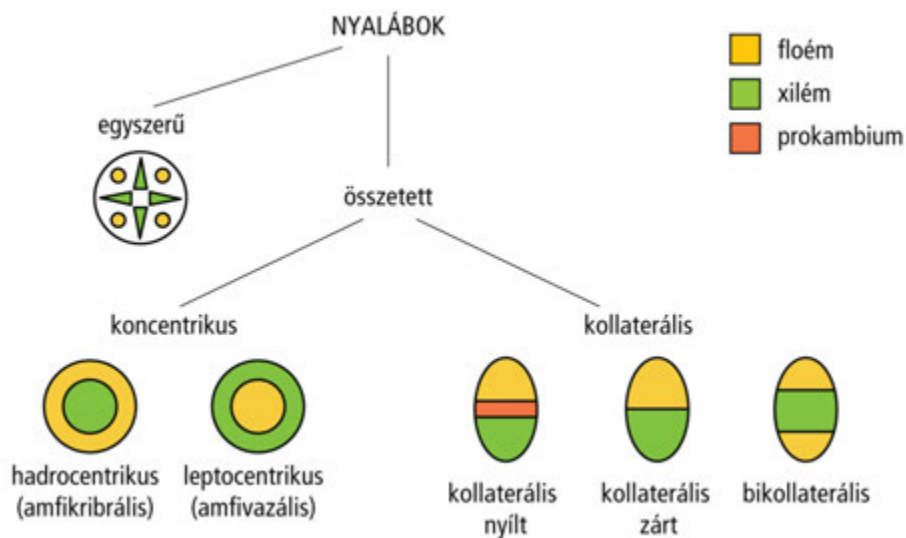
4.4.3. Szállítónyalábok

A szállítóelemek a növények nagy részében nyalábokba csoportosulva fordulnak elő. Kivételt képeznek a fák, ahol a xilém és a floém is gyűrűkben helyezkedik el, belső gyűrűként a xilém, külső gyűrűként a floém. Ez annak a következménye, hogy itt a prokambium is gyűrű alakú.

Egyszerű nyalábok: a xilém és floém elemek külön-külön nyalábokban találhatók. A fiatal gyökerek jellemző nyalábtípusa.

Összetett nyalábok: xilém és floém elemek közösen alkotják a nyalábot.

- **Koncentrikus:** a xilém és floém elemek koncentrikus gyűrűkben helyezkednek el. A hadrocentrikus vagy amfikribális nyalábban belül található a xilém, kívül a floém (páfrányok). A leptocentrikus vagy amfivazális nyalábokban fordítva (*Convallaria majalis*).
- **Kollaterális:** olyan nyaláb, melyekben egymás mellett található a xilém és a floém, az adott szerv középpontja felé a xilém, kifelé a floém. A kollaterális zárt nyalábban a prokambium teljes mértékben differenciálódott xilém vagy floém elemmé, nem maradt osztódó sejt a nyalábban. Az ilyen nyaláb másodlagos vastagodásra képtelen (egyszikűek). A kollaterális nyílt nyalábban nem teljes a differenciáció, a xilém és a floém között megmaradt egy réteg osztódó prokambium. Ezek a nyalábok vastagodásra képesek (kétszikűek). Bikollaterális nyalábnál két réteg xilém között középen floém található (*Cucurbitaceae*).

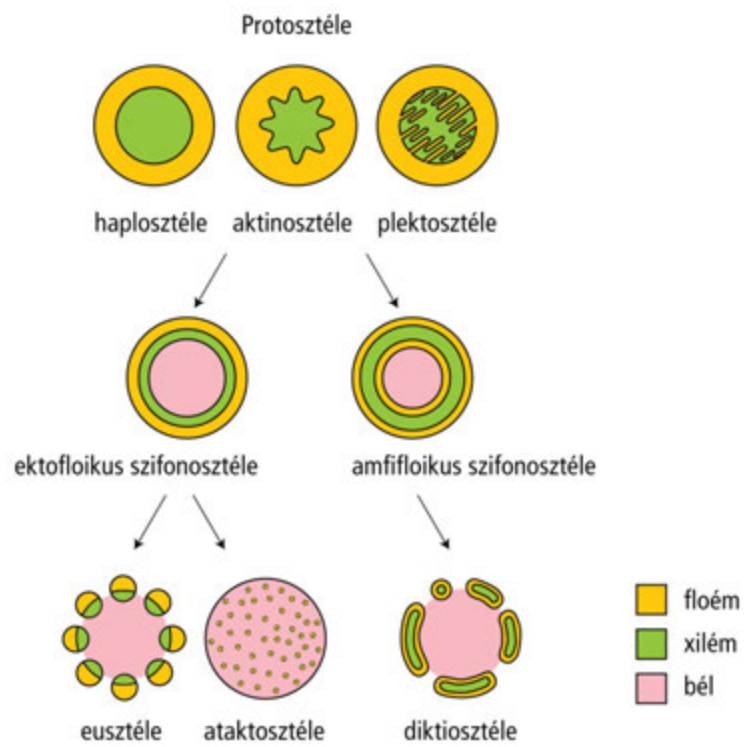


A szállítónyalábok típusai

4.4.4. Sztéletípusok

A központi hengerben a szállítószövetek és a parenchima elrendeződése többféle lehet, az egyes sztéletípusok evolúciós fejlődési sort mutatnak. A legősibb sztélé típus a protosztéle. A szállítószövetrendszer a szár közepén összefüggő, tömör hengerként jelenik meg, belül a xilém, azt veszi körül gyűrű alakban a floém. A xilém keresztmetszeti alakja szerint három altípusa van: haplosztéle (kör alakú), aktinosztéle (csillag alakú) és plektosztéle (lemezes xilém).

A központi bél megjelenésével alakult ki a **szifonosztéle**, aminek következtében a xilém is gyűrű alakúvá vált. Ektofloikus a szifonosztéle, ha a háncs csak kívülről határolja a xilémet, amfifloikus, ha mindkét oldalról. A szifonosztéle feldarabolódása, és ezáltal a szállítószövetek nyalábokra való szétesése a makrofillumok megjelenésének következménye. Az **amfifloikus szifonosztéle** feldarabolódásával jött létre a **diktiosztéle**, míg az **ektofloikus szifonosztéle** feldarabolódásával az **eusztéle** és az **ataktosztéle**.



Sztéletípusok

5. fejezet - SZERVSZÖVETTAN

(Preininger Éva)

5.1. Gyökér

A gyökér a növények talajhoz való rögzítését valamint a víz és a benne oldott tápanyagok felszívását végző szerv.

5.1.1. A gyökér hosszanti zonációja

A gyökeret hosszmetszetben nézve, jól elkülöníthető régiókra oszthatjuk.

Gyökérsüveg (calyptra) Elsődleges feladata az érzékeny, osztódó csúcsi rész védelme. Segíti ezen kívül a gyökér előrehaladását is a talajban azáltal, hogy a külső sejtrétege elnyálkásodik, leszakadozik. A leszakadozott sejtrétegek folyamatosan pótlódnak. A nyálka diktioszómákban termelődik. A süveg harmadik fontos feladata, hogy biztosítja a gyökér pozitív geotrópos növekedését. Legfiatalabb része a belső tengelye, az ún. columella. Sejtjeiben speciális amiloplasztiszok, a sztatolitok találhatók, mindig a sejt alján. Ezek szenzorként működnek.

Osztódási zóna A süveggel védett gyökércsúcsban található a gyökér ősméristéma régiója. Ahogy ez már a merisztémákról szóló fejezetben szerepel, a zóna középső részében helyezkedik el a ritkán osztódó sejtekből álló néma centrum, ezt veszik körbe az iniciálisok, melyek osztódásukkal hozzák létre az elsődleges merisztémákat, a hisztogéneket. Az elsődleges merisztémák determinált helyzetűek, azaz helyüket meghatározza, hogy milyen szövettáj differenciálódik utódsejtjeikből. Négy elsődleges merisztéma van a gyökérben. A calyptrogén hozza létre a gyökérsüveget, a dermatogén a bőrszövetet (kétszikű növények esetében dermocalyptrogénről beszélünk), a peripléma az elsődleges kérget, míg a pleróma a gyökér központi hengerét.

Megnyúlási zóna A gyökerekben az osztódási zóna fölött elkülöníthető egy szakasz, amelyben a sejtek jellemzően már nem osztódnak, hanem a differenciáció első lépéseként jelentősen megnyúlnak az erőteljes vakuolizáció következtében.

Differenciós zóna A megnyúlási zóna fölött az elsődleges merisztémák utódsejtjeinél folytatódik a differenciáció folyamata, és kialakulnak az egyes szövettájak, szövetrendszerek. Ez a zóna a fiatal gyökerek elsődleges szöveti zónája. Mivel itt történik az intenzív vízfelvétel, ebben a régióban fejlődnek a gyökérszőrök is (felszívási zónának is nevezik). A gyökérszőrök kialakulása és pusztulása folyamatos, a csúcshoz közel alakulnak ki a fiatal epidermisz sejtekből, és a zóna felső részében pusztulnak el egy-két nap után.

Szállítási vagy elágazási zóna A gyökérszőrök elpusztulása után, a differenciációs zóna felett már nincs vízfelszívás, a gyökér fő feladata a szállítás és a raktározás. Itt alakulnak ki az oldalgyökerek is.

Másodlagos vastagodási zóna A másodlagosan vastagodó növényeknél a szállítási zóna felett már a kambium által létrehozott másodlagos szöveteket találjuk.

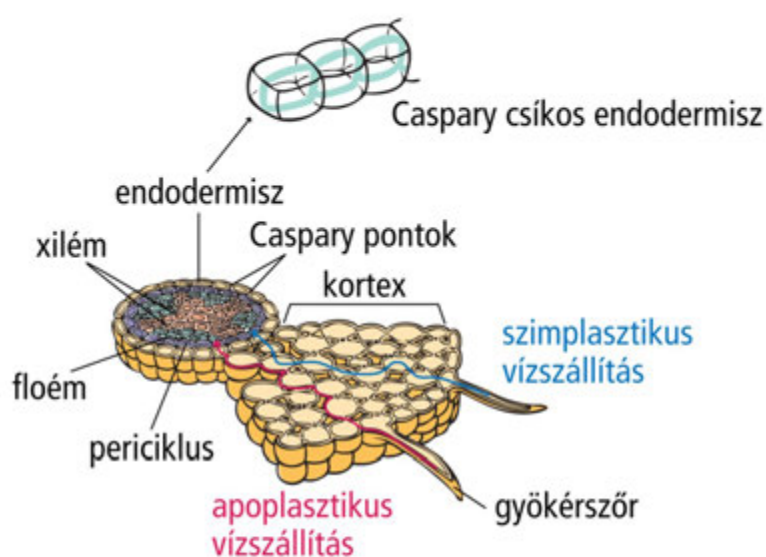
5.1.2. A gyökér elsődleges szöveti szerkezete

A differenciós zónában tanulmányozható jól keresztmetszetben a gyökér elsődleges szöveti szerkezete. Kívül a **rhizodermisz** borítja, erről a Növényi szövetek fejezetben olvashatunk bővebben. Speciális rhizodermisz-értékű képlet az ugyancsak dermatogén eredetű, többrétegű velamen, ami az epifiton orchideák légygyökérének jellegzetes bőrszövege. Elhalt, parás falú sejtek alkotják, a levegőből szivacszerűen képesek felszívni a lecsapódott páratartalmat.

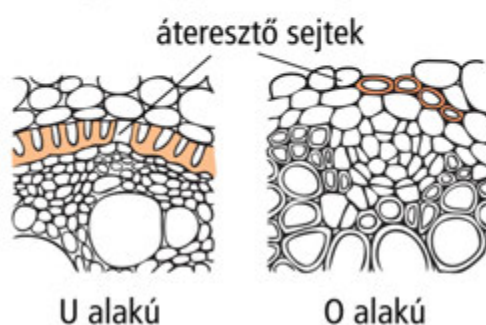
A rhizodermisz alatt (a gyökér felszívási zóna feletti szakaszán) a kortex legkülső rétege az **exodermisz**. Egy- vagy több sejtréteg vastagságú lehet. Elhalt, parásodott falú sejtek alkotják. Méretükben, falvastagságukban és alakjukban egyaránt eltérnek az alattuk lévő parenchimatikus sejtektől. Ahogy a gyökérszőrök a súrlódás következtében lekopnak, ezáltal a rhizodermisz sejtek folyamatosan pusztulnak, a külső védőréteg szerepét veszi át az exodermisz. A kortex belső rétegei általában raktározó funkciójú parenchima sejtekből állnak. A vizinövényeknél aerenchimatikus alapszövet alkotja az elsődleges kérget.

A cortex legbelső rétege a speciális működésű **endodermisz**, ami körbeveszi a központi hengert, és a gyökérszőrök által felvett víz szállítószövetbe történő továbbításában játszik szerepet. A gyökérszörös zónában az ún. elsődleges vagy Caspary-csíkos (Caspary-pontos) endodermisz található. Egy sejtréteg vastagságú. A sejtek radiális falába a középső harmadban szalagszerűen para rakódik be. Ebben a sávban a sejtmembrán, a plazmalemma, szorosan rátapad a sejtfalra. A víz, ami a gyökérszőröktől az endodermiszig apoplasztikusan, azaz a sejtek közötti térben és a sejtfalban szállítódik, ennek következtében az endodermisz sejtrétegen csak a sejtmembránon keresztül tud átmenni. Mivel átlépi a membránt, és belép a sejtbe, a vízszállítás szimplasztikussá és kontrollálhatóvá válik. A differenciációs zóna felett az endodermisz sejtek tangenciális falába is folytatódik a szuberin berakódás, és a sejtek U vagy O alakú megvastagodást mutatnak, ami megakadályozza a sejteken keresztül történő anyagáramlást. Az endodermisz teljesen elszigeteli egymástól az elsődleges kérget és a központi hengert, ami a sztele pusztulását jelentené. A két gyökértáj között az anyagtranszportot az O és U alakban vastagodott sejtek közötti elsődleges endodermisz állapotban maradt, ún. áteresztősejtek biztosítják. A másodlagosan nem vastagodó növényeknél (egyszikűek) az U vagy O alakú endodermisz sejtek falába a parán kívül még lignin is berakódik.

Elsődleges vagy Caspary csíkos endodermisz



Másodlagos vagy harmadlagos endodermisz



Az endodermisz típusai

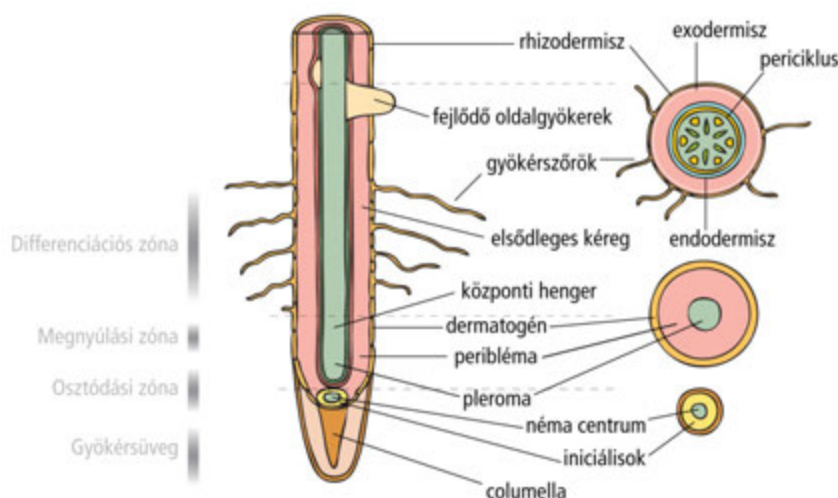
A központi henger külső sejtjei a **periciklus**. Elsődleges merisztéma eredetű szövet, a pleromából származik, megőrizte osztódóképességét. Három fontos feladata van. 1: a gyökér vastagodásakor a hullámos kambium képzése, 2: vastagodáskor a másodlagos bőrszövetet kialakító fellogén vagy parakambium létrehozása és 3: oldalgyökér képzés.

A gyökér **szállítószövetrendszere** egyszerű nyálábokra tagolódik, azaz külön-külön nyálábokba csoportosulnak a xilém és a floém elemek. Azonos számú fa- és hancsnyáláb alakul ki, ezek váltakozva helyezkednek el, parenchima

sejtek választják el egymástól. A xilém nyalábok száma alapján beszélünk diarch, triarch, tetrarch, polyarch stb. gyökérről. A kétszikű növényekre az oligarch (2-8), az egyszikűekre a polyarch (sok nyaláb) gyökér jellemző. A xilém nyalábok benyúlnak a gyökér közepéig, gyakran össze is érnek. A polyarch gyökerekre jellemző inkább a bélszövet jelenléte. A szállítóelemek differenciációja a plerómából mind a xilém, mind a floém esetében centripetális irányú, azaz a xilém is és a floém is exarch. Az először keletkező protoelemek a nyalábok periciklus felőli oldalán, a később differenciálódó metaelemek a sztéle középpontja felől találhatók.

Oldalgyökér képződés. Az oldalgyökerek a periciklus osztódásával jönnek létre, ezért endogén keletkezésűek. A periciklus sejtek kezdetben periklinális, majd később periklinális és antiklinális osztódással egy gyökércsúcsot hoznak létre, amely teljes mértékben hasonlít a főgyökér csúcsmerisztéma régiójára. A gyökérprimordium növekedését egy ideig még követi az endodermisz is, később azonban felszakad, és az oldalgyökér kezdemény tovább növekedve áttöri a kortextet, majd felszakítja az epidermiszt és a felszínre tör.

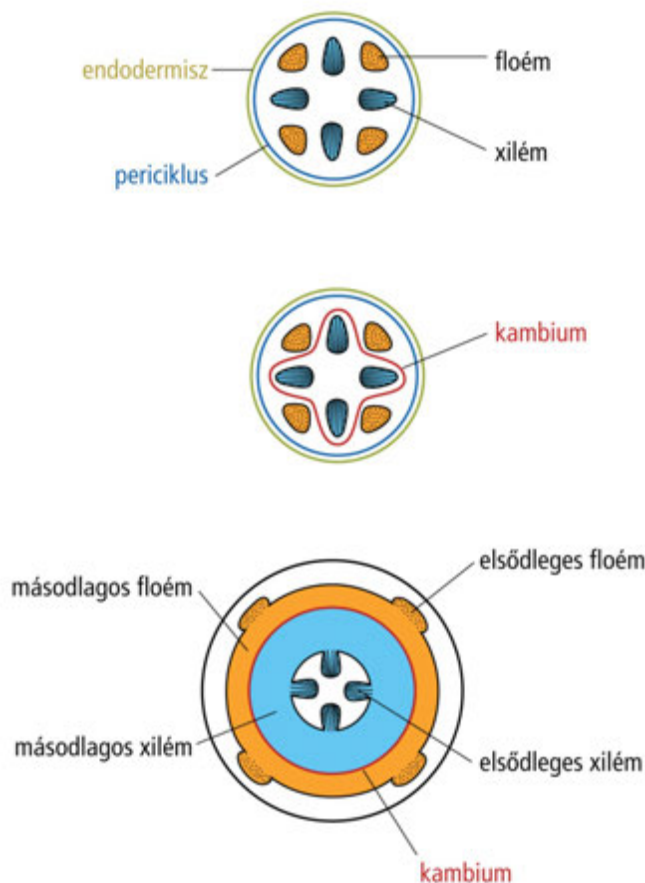
(A módosult gyökerekkel a Morfológia fejezetben foglalkozunk részletesebben.)



A gyökér hosszanti zonációja és legfőbb zónáinak keresztmetszeti képe

5.1.3. A gyökér másodlagos vastagodása

A nyitvatermőkre és a kétszikű növényekre jellemző a szár és a gyökér másodlagos vastagodása. Másodlagos merisztéma, a kambium fűzi le a másodlagos xilém és floém elemeket. A kambium egy heterogén eredetű merisztéma. A xilém nyalábokon kívüli része az osztódását a differenciációs zónában is megtartó periciklusból származtatható, így ezeken a részeken elsődleges eredetűnek tekinthetjük. A xilém és floém nyalábok közötti régiók parenchima sejtekből jönnek létre dedifferenciációval, eleget téve a másodlagos merisztéma kritériumának. Kezdetben tehát hullámos lefutású, ezért hullámos kambiumnak is nevezik. Kialakulása után periklinálisan osztódik, befelé másodlagos fa-, kifelé másodlagos hancs elemeket termel. Eleinte a hancs nyalábokat megkerülő részek osztódnak intenzívebben, ennek következtében kikerekedik egy idő után a kambium, és keresztmetszeti képen egy körgyűrű formájában egyenletesen osztódik tovább. Befelé létrehozza az összefüggő másodlagos fatestet, kifelé a gyűrű alakú másodlagos hancstestet. Az elsődleges nyalábok egy ideig még látszódnak, a xilém nyalábok a gyökér közepén, a floém nyalábok a másodlagos floém kivül. A gyökér vastagodása következtében nem csak a rhizodermisz, hanem az egész kortex, az endodermisz is, felreped és leszakadozik. Létrejön egy új védőszövet, a másodlagos, majd harmadlagos bőrszövet. A másodlagos bőrszövet, a periderma, a felszínre kerülő merisztematikus aktivitású periciklusból jön létre, kifelé létrehozza a paraszövetet (fellom), befelé a para alapszövetet (fellooderma). A harmadlagos bőrszövet kialakulásáról a Növényi szövetek fejezetben olvashatunk bővebben.



A gyökér másodlagos vastagodása

5.2. A szár

A szár a hajtás tengelye. Növekedését a hajtáscsúcs osztódó szövetei biztosítják. A hajtáscsúcs szerkezetéről és működéséről a Növényi szövetek fejezetben olvashatunk bővebben. A merisztéma régió alatt a hajtásnál is megtalálható egy megnyúlási zóna, ahol a sejtek nyúlásos növekedésen mennek keresztül. A megnyúlási zóna alatt az elsődleges merisztémák utódsejtjeiből differenciálódnak az egyes szövetrendszerek. A hajtástengely elágazástípusaival, föld feletti és föld alatti módosulásaival valamint a rüggyel, ami a hajtás fiatalkori alakja, a Morfológia fejezetben foglalkozunk részletesebben. A levélprimórdiumok és a rügyek a hajtáscsúcson nóduszokon fejlődnek, kezdetben nagyon hasonlítanak egymásra. Idővel a levelek ellaposodnak, és befejezik apikális növekedésüket (determinált oldalszerv), míg a rügyek, amelyekből az oldalhajtások fejlődnek, sugaras szimmetriájúak maradnak, és csúcsmerisztémájuk folyamatos aktivitású marad (indeterminált oldalszerv). Minden levél hónaljában kialakul egy rügy. Természetesen nem mindegyik rügyből fejlődik oldalhajtás. Az internódiumok nyúlásos növekedését interkaláris merisztéma biztosítja.

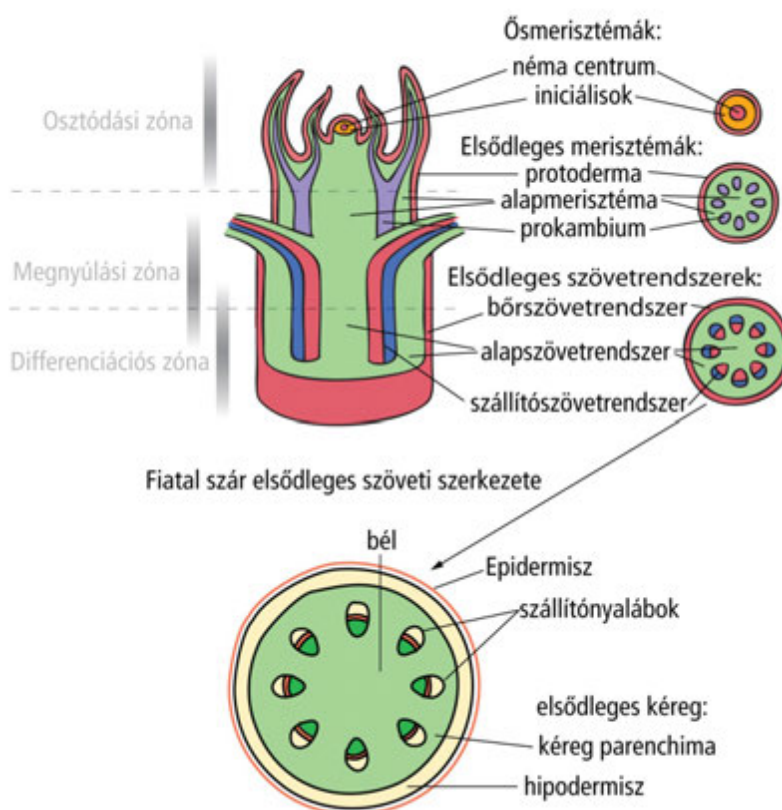
5.2.1. A szár elsődleges szöveti szerkezete

A szárat kívülről az **epidermisz** határolja. Jellemzőes sejtjei a sztóma és a fedő- és mirigyszőrök (Növényi szövetek fejezet). Egy átlagos szárra jellemző, hogy a gyökérrel ellentétben az elsődleges kéreg aránya kisebb a központi hengerénél. A két régió nem mindig különíthető el élesen egymástól, mert határoló réteg ritkán alakul ki. Az **elsődleges kéreg** alapszövet alkotja. Leggyakrabban parenchima, a fiatal, zöld szárrban ez klorenchima. Előfordulhat még raktározó és kiválasztó parenchima is (pl. tejcsövek). A raktározó parenchima főként a föld alatti szárakra jellemző (hagyma, rhizóma, gumó, stb). A szár szilárdítását mechanikai alapszövet biztosítja. Amennyiben ez az epidermisz alatt, gyűrűszerűen fordul elő, **hipodermiszről** beszélünk. A kétszikűeknél ez általában kollenchima, az egyszikűeknél szklerenchima. A bordás szárakban a bordákban kollenchima vagy szklerenchima kötegek találhatók.

A kéreg belső sejtora csak ritkán endodermisz, ez csak a földbeni szárazban és a vizinövények szárában fordul elő. Egyes növényeknél keményítőt raktározó parenchima sejtekből álló, ún. **keményítő hüvely** zárja le az elsődleges kérget.

A **központi hengert** csak ritkán választja el egy elhatároló zóna a kéregtől. A gyökérhez hasonló osztódó periciklus soha nem fordul elő a szárban. Ha van határa a szélének, az a szélén kialakuló több sejtsor vastagságú szklerenchima gyűrűnek köszönhető. A szállítónyalábok a szárban mindig összetettek. A zárvatermő növényeknél ezek kollaterális nyalábok, a kétszikűeknél nyíltak, az egyszikűeknél zártak. A fás szárú növények többségében nem nyalábokban csoportosulnak a szállítóelemek, hanem összefüggő xilém- és floém gyűrűt alkotnak. A kétszikűekre az eusztéle, az egyszikűekre az ataktosztéle jellemző. Az eusztélében a nyalábok jellemzően egy körben, ritkábban két körben, az ataktosztélében szórtan helyezkednek el. A xilém elemek differenciációja a szárban centrifugális irányú, azaz a prokambiumból elsőként differenciálódó protoxilém elemek a hajtás középpontja felé néznek, ezáltal a xilém endarch. A háncelemek centripetális irányban differenciálódnak, kívülről befelé, így a protofloém elemek a külső oldalon találhatók (exarch floém). A később kialakuló metaxilém és metafloém elemek a nyaláb közepén helyezkednek el. Nyílt nyalábok esetén a két rész között még megmarad az osztódó prokambium, zárt nyaláboknál teljes a differenciáció.

A központi henger belső alapszöveti régiója a parenchima sejtekből álló bélszövet. Üreges szárú növényeknél a bélszövet helyén később bélüreg jön létre.



A hajtás hosszmetsete és legfőbb zónáinak keresztmetseti képe

5.2.2. A szár másodlagos vastagodása

A több évig élő növényeknél a fejlődés, növekedés nem áll le az elsődleges szöveti szerkezet kialakulásával, hanem tovább folytatódik. Ez a másodlagos vastagodás folyamata, melyet egy másodlagos merisztéma, a kambium kialakulása és működése biztosít. A nyílt kollaterális nyalábokkal rendelkező kétszikű növények képesek a vastagodásra, amelyeknél megmarad a prokambium a nyalábokban, működése nem áll le, folyamatosan osztódik tovább. A kambium egy vegyes eredetű merisztéma. A nyalábokon belüli része, a faszikuláris kambium,

prokambium eredetű. A faszikuláris sávokat a nyalábok közötti parenchima sejtekből dedifferenciációval létrejövő interfaszikuláris kambium köti össze, ami körgyűrűvé zárja a kambiumot. Eredetét tekintve a faszikuláris kambium tehát elsődleges, az interfaszikuláris kambium másodlagos merisztéma, mégis az egész kambiumot összességében másodlagos merisztémának tekintjük.

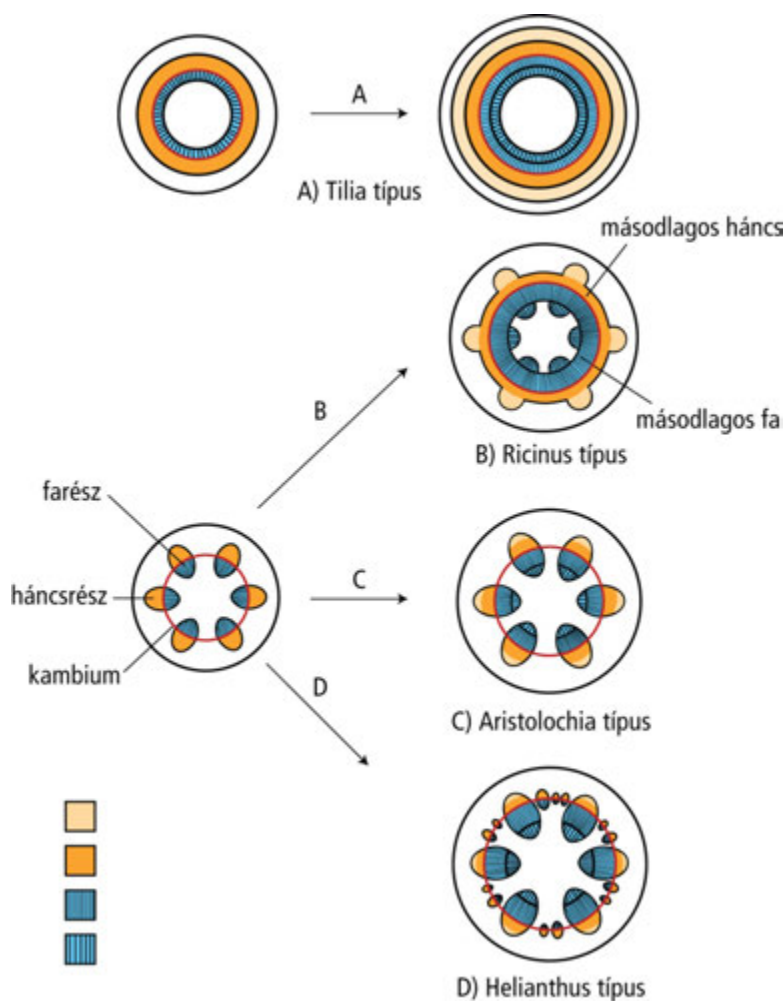
A kambium sejtek a prokambiumhoz hasonlóan hosszúkas alakúak, de a merisztéma sejtektől eltérően erősen vakuolizáltak. Kétféle merisztéma sejt alkotja a kambiumot: a fuziform iniciálisok és a bélsugár iniciálisok. A fuziform iniciálisok periklinális osztódással kifelé hánccsöveket, befelé fűsöveket termelnek. Nem azonos ütemű a két irányú osztódás, mindig több xilém elem keletkezik, mint floém. A bélsugár iniciálisok termelik a bélsugarakat alkotó parenchima sejteket. A bélsugarakkal részletesebben a Fatest fejezetben foglalkozunk.

A másodlagos vastagodás a nyalábos szerveződésű növényeknél három alaptípusba sorolható. Az első lépés, az összefüggő kambium kialakulása mindhárom esetben azonos.

- A ***Ricinus* típusnál** mind a faszikuláris, mind az interfaszikuláris kambium másodlagos szállítóelemeket termel. Ennek következtében a vastagodott szárban összefüggő másodlagos xilém- és floém gyűrű jön létre. Az eredeti nyalábok szétválnak, az elsődleges xilém és floém eltávolodik egymástól, belül a xilém bélkoronát, kívül a floém hánccsövegét alkot.
- Az ***Aristolochia* (farkasalma) típusnál** a faszikuláris kambium másodlagos szállítóelemeket, az interfaszikuláris kambium parenchima sejteket fűz le. Így megmarad a nyalábos szerkezet, az eredeti nyalábszám is, csak a nyalábok vastagodnak folyamatosan. Az interfaszikuláris kambium által létrehozott parenchima sejtek bélsugarakat alkotnak a nyalábok között. Ezt a típust lián típusnak is nevezik, a kúszó, csavarodó szárú lián növények szárára jellemző.
- A ***Helianthus* (napraforgó) típusnál** a faszikuláris kambium másodlagos szállítóelemeket, az interfaszikuláris kambium pedig vegyesen szállítóelemeket és parenchima sejteket termel. Egyre újabb és újabb nyalábok keletkeznek az eredeti nyalábok között. Ennek következtében különböző méretű nyalábok láthatók egy vastagodott napraforgó szárban. Legnagyobbak az eredeti nyalábok, amelyekben még ott vannak az elsődleges fa- és hánccsövek a nyalábok szélein, középen pedig a kambium által lefűzött másodlagos elemek. A legfiatalabbak a legkisebb nyalábok, azok már csak másodlagos xilémből és floémból állnak.

Összességében tehát elmondható, hogy a három típus az interfaszikuláris kambium működésében tér el egymástól, abban, hogy szállítóelemet, parenchimát vagy mindkettőt termel.

- Negyedik altípus a ***Tilia* (hárs) típusú** vastagodás, a fásszárú növények jellemző vastagodási módja. Ennél a típusnál a prokambium gyűrű alakú marad, így már az elsődleges xilém és floém is eleve gyűrű alakban keletkezik a prokambium két oldalán. A kambium tehát teljes mértékben a prokambiumból származik, ugyanúgy folytatva annak működését, tehát befelé gyűrű alakban egyenletesen másodlagos xilémet, kifelé másodlagos floémet termel.



A szár másodlagos vastagodási típusai

A szár másodlagos vastagodása folyamán az elsődleges bőrszövet, az epidermisz felszakad, helyette másodlagos bőrszövet, a periderma keletkezik (erről a Növényi szövetek fejezetben olvashatunk bővebben).

5.3. A fatest

A hosszú ideig élő fásszárú, fatestű növények másodlagos vastagodása, ahogy ezt a korábbi fejezetben olvashattuk, a kambium folyamatos működésének következménye. A fák *Tilia* vagy *Ricinus* típusú vastagodással gyarapodnak. Egy idő után nem különböztethető meg a kettő. A fatest gyakorlatilag a fa egész élete során, a kambium által létrehozott másodlagos xilém elemek összessége, melyek a fa életében végig megmaradnak. Nem így a hánccstest, amit a kambiumgyűrű által kifelé lefűzött másodlagos hánccselemek alkotnak. Az nem tartalmazza a fa életében létrejött összes hánccselemet, mert az erős kerületi tágulás miatt a külső, idősebb részek folyamatosan szétszakadoznak, ritidomává alakulnak, és lekopnak. Így a hánccstest csak egy keskeny sáv a fa külső részén, és csak a legfiatalabb évgűrűket tartalmazza.

A kambium a mérsékelt égövben szezonális működésű. A vegetációs időszakban, azaz tavasztól nyárig működik, termel hánccs- és faelemeket, ősszel és télen nem osztódik. Ennek eredménye az évgűrűs szerkezet. A tavasszal lefűzött elemek adják a korai pásztát, erre rakódnak rá nyáron a kései pászta elemei. Ősz végén leáll a kambium, nem gyarapítja tovább az azévi évgűrűt. Egy év alatt tehát a korai és kései pászta elemeivel vastagodik a fa. Következő tavasszal újra osztódni kezd a kambium, és az előző évi kései pásztára rakódik rá a következő tavaszi vagy korai pászta. A kettő határán éles vonal látható, ez az évgűrűhatár. Ezért látszik szabad szemmel is jól az évgűrűs szerkezet. Az évgűrűk szélessége változó, az időjárástól függ. Szélsőséges időjárási viszonyok mellett álévgűrű is keletkezhet. A legidősebb évgűrűk a fatest közepén, a legfiatalabbak kívül, a kambium mellett találhatók. Évgűrűk természetesen a hánccstestben is kialakulnak, de ott kevésbé láthatók.

A fatest elemeinek mikroszkópos vizsgálatára háromféle metszési sík alkalmas. A keresztmetszeten jól láthatók az évgyűrűk, a szállítóelemek keresztmetszetben látszanak. A radiális hosszmetset a fatest középpontján halad képzeletben keresztül. A szállítóelemek hosszmetsetben látszanak, a bélgarak pedig merőleges sávokban. A tangenciális hosszmetset a radiálisra merőleges, érintő irányú sík. A szállítóelemek itt is hosszában futnak, de a bélsugarak keresztmetszetben látszanak, jellegzetes alakú bélsugár orsóként.

A fatest a zárvatermő növényeknél a xilém minden elemét tartalmazza (trachea, tracheida, farost, faparenchia), ez a heteroxil fatest. A nyitvatermő fák **homoxil fatesttel** rendelkeznek, hiányzik a trachea és a farost.

A **heteroxil fák** egy részénél a korai és kései pásztában keletkező tracheák átmérője nagyjából azonos, így nincs látványos különbség a két pászta között, ezek a **szórt likacsú fák** (pl *Tilia*). A gyűrűs likacsú fák esetében (pl *Fraxinus*) a tavasszal keletkező tracheák az intenzív vízfelvétel miatt tág üregűek és vékony falúak. Nyáron csökken a vízfelvétel intenzitása, akkor szűkebb lumenű, vastagabb falú tracheák jönnek létre. Ennek következtében az évek során a korai pásztákban képződő nagy üregű tracheák (likacsok) koncentrikus körökben látszanak, innen ered a **gyűrűs likacsú** elnevezés.

A vízszállítás nem marad meg valamennyi évgyűrűben, csak a legkülső, legfiatalabb évgyűrűk működnek. Ez általában 2-5 évgyűrűt jelent mindössze, a gyűrűslikacsú fákra jellemző a kevesebb működő évgyűrű. A többiben ugyanis előbb-utóbb megszakad a vízszlop folytonossága, ami feltétele a vízszállításnak. A tracheákba hólyagszerűen benő az őket körülvevő parenchimasejtek citoplazmája a sejtfal gödörkéin keresztül. Ezek a tömösejtek vagy tilliszek, a folyamat a tillózis. A kezdetben még élő benőtt parenchima sejtek eltömik a tracheákat, megakadályozva ezzel a további vízszállítást. A tömösejtek idővel elhalnak. A belső, nem működő évgyűrűkben speciális anyagcseretermékek halmozódnak fel, amelyeket a parenchima sejtek választanak ki, raktározhatnak és szállítanak a belső évgyűrűkbe. Ezek az anyagok átítatják, impregnálják a sejtfalakat (pl cserzőanyagok, gyanta, festékanyagok), el is színezik a belső évgyűrűket, ami szabad szemmel is látható. Ezt a belső, sötétebb, színeesebb részt nevezzük gesztnek, a külső, világosabb gyűrűt szíjácsnak. Nem minden fában alakul ki geszt. A gesztesebb fák nem odvasodnak, mivel az impregnáló hatás miatt ellenállóbbak a lebontó mikroorganizmusok ellen. Értékesebbek is ezek a fák.

A fatestben a parenchima sejtek leginkább a bélsugarakat alkotják. Szerepük elsősorban a radiális irányú szállítás, az évgyűrűk közötti összeköttetés biztosítása. Vannak elsődleges bélsugarak, amelyek keresztülhúzódnak a teljes fatesten és hancstesten. Ezek már az elsődleges szöveti szerkezetű szárban is jelen vannak a nyalábok között, tehát elsődleges merisztéma eredetűek. A meglévő parenchimatikus sávokat a kambium bélsugár iniciálisai folytatólagosan növelik tovább. A másodlagos bélsugarakat a kambium hozza létre, és sokkal rövidebbek, csak néhány évgyűrűn húzódnak keresztül. A homogén bélsugár csak bélsugár sejtekből áll, a heterogén bélsugárban más sejtek is megtalálhatók, így pl haránt gyantajáratok.

Ipari szempontból a fák lehetnek keményfák és puhafák. A fa keménységét a sejtfalakba rakódott lignintartalom határozza meg. A keményfák nagy mennyiségben tartalmaznak magas lignintartalmú farostot (pl tölgy). Az egyértelmű, hogy puhafák a homoxil fatesű nyitvatermők, de a heteroxil fák között is vannak puhafák (pl nyár).

5.4. A levél

5.4.1. A levél kialakulása

A levelek primordiumok formájában alakulnak ki a hajtáscsúcson a prokambium magasságában. A levél exogén keletkezésű szerv, a tunika és a korpusz külső sejteiből alakul ki. Kezdetben periklinális osztódással, csúcsi növekedéssel alakul ki egy kis dudor, ami kezdetben hengeres jellegű. Az apikális osztódás azonban hamarosan leáll, ezért nevezzük a levelet korlátolt vagy determinált növekedésű szervnek. A primordium ellaposodik, és különböző, csak a levélben megjelenő és működő merisztémák vesznek részt a további kialakításában. A marginális merisztéma hozza létre az adaxiális és abaxiális epidermiszt, a szubmarginális merisztéma a levél alapszövetét, a mezofillumot. A szállítószövetrendszert a prokambium alakítja ki. Kezdetben a főér jön létre, majd idővel, a levél növekedésével a kétszikűeknél kialakulnak az oldalerek, az egyszikűeknél pedig a többi párhuzamos ér. Interkaláris merisztéma hozza létre a kétszikűek levélnyelét, de pl a fűfélék levélalapjánál is interkaláris merisztéma működik.

A zsurlókra, páfrányokra, nyitvatermőkre és zárvatermőkre jellemző makrofillum abban különbözik az alacsonyabbrendű csoportoknál előforduló mikrofillumtól, hogy az előbbieknél a szár szállítószöve ágazik ki a

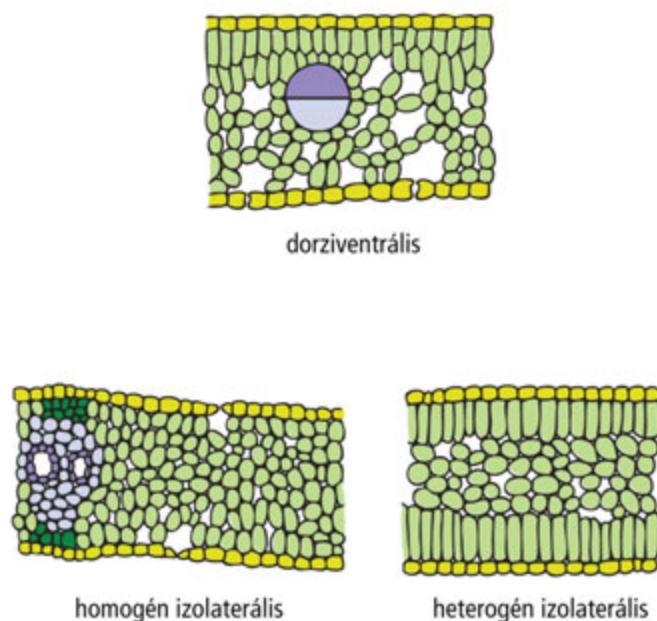
levelekbe, nem csupán a két szerv szállítószövetének összekapcsolódásáról van szó. Ennek következtében a szárban az összefüggő sztéle feldarabolódik nyalábokra, azok futnak ki a levelekbe. Másrészt a kifutó levélnyom nyalábok felett megszakad a szállítószövet, és egy rés, az ún. levélrés alakul ki. Ezt parenchima sejtek töltik ki. A levelekbe kifutó nyalábokban az eredetileg belső helyzetű xilém adaxiális, a külső pozíciójú floém abaxiális helyzetű lesz.

5.4.2. A levél szöveti szerkezete

A levelet kívülről az epidermisz borítja. Ezen belül helyezkedik el a mezofillum, ami a levél alapszövege, belül pedig a szállítónyalábok, az érhalózat. Az epidermisz általában egyrétegű, de ritkábban több sejtsor (2-6) vastagságú is lehet. Ilyenkor már a protoderma is többretegű. A sztómák kialakulhatnak mindkét oldali epidermiszen (amfisztomatikus) vagy csak az egyik oldalon (episztomatikus vagy hiposztomatikus).

A leveleket több szempont alapján is csoportosíthatjuk. Egyik ilyen csoportosítási szempont a mezofillum szimmetriája. A kétszikűek zömére jellemző dorziventrális levélben kétféle parenchima található. Az adaxiális oldalon hosszúkás, oszlopszerű, kloroplasztisban gazdag sejtekből álló paliszád vagy oszlopos parenchima, míg az abaxiális oldalon szivacsos parenchima található. Az izoleterális levél szimmetrikus. Egyik esetben egyféle sejt tölti ki, egy szivacsos parenchimához hasonló sejtípus, ez a homogén izolaterális levél, ami az egyszikűeknél általános. A heterogén izolaterális levél mindkét oldalán az epidermisz alatt oszlopos, középen szivacsos parenchima található.

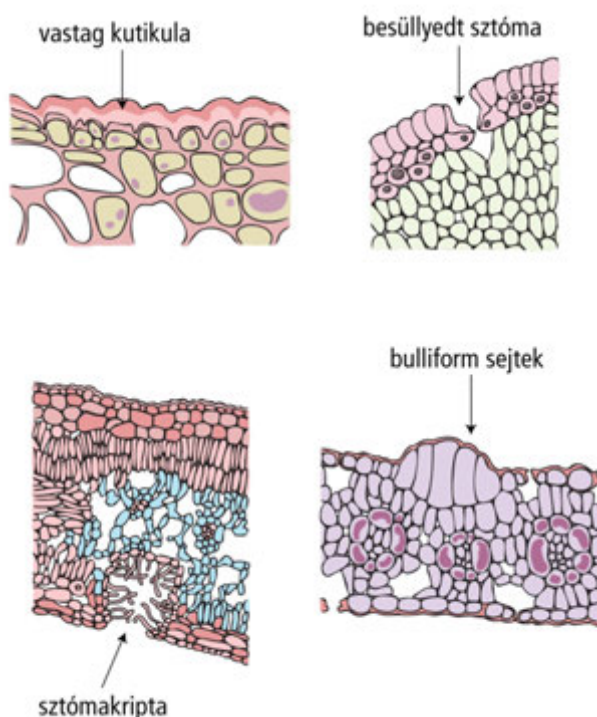
A másik csoportosítás az alapján történik, hány féle epidermisz borítja a levél felszínét. A levelek ebben a csoportosításban egymásból levezethetők. Legősibb típus a kétszikűekre jellemző bifaciális levél, amelyet az oszlopos parenchima felőli oldalon színi, a szivacsos parenchimán kívül fonáki epidermisz fed. Ebből alakult ki a ritka inverz bifaciális levél, melyben megfordult a paliszád és a szivacsos parenchima helyzete. Az inverz bifaciális levélből vezethető le az unifaciális levél, amelyet kívülről csak egyféle, a fonáki epidermisz borít. Ez az inverz bifaciális levél széleinek a fonáki oldal felől történő összehajlásával magyarázható, így eltűnik a színi epidermisz. Egyik változata a hengeres unifaciális levél (pl hagyma), a másik az ebből ellaposodással levezethető lapított, a valódi unifaciális levél (*Iris*). A hengeres levélben kívül, az epidermisz alatt paliszád, belül szivacsos parenchima található, a szállítónyalábok pedig a szárhoz hasonlóan körben, a xilémmel befelé helyezkednek el. A valódi unifaciális levél fő jellegzetessége, hogy a nyalábok nem egy irányba néznek. Előfordulhatnak két sorban, szembe nézve egymással vagy egy sorban, váltakozó irányban a xilém és floém résszel. Az ekvifaciális levél a bifaciálisból vezethető le, a fenyők tűlevele ilyen. Inkább szárra emlékeztet, a mezofillum és az epidermisz is hasonló mindkét oldalán. A levél középső, nyalábokat tartalmazó régióját endodermisz választja el a parenchimatikus külső résztől.



A levelek csoportosítása a mezofillumuk szimmetriája alapján

5.4.3. A levél és a környezet

A levél morfológiáját és belső szöveti szerkezetét nagy mértékben befolyásolják a külső környezeti tényezők, ezek közül leginkább a fény (árnyék- és fénylevelek) és a vízellátottság mértéke. Részletesebben az eltérő vízellátottság hatásaival foglalkozunk. Kiegyenlített vízellátottság mellett mezomorf levelek fejlődnek. A vizes, mocsaras területen élő higromorf növények levelei vékonyabbak, lazábban álló mezofillum sejtekkel. Általában árnyéktűrő növények. A vízben élő növények hidromorfok. A víz felszínén úszó natans levelek vastagok, szivacsos parenchimájuk aerenchimatikus. Gyakran szklereidák szilárdítják. Sztómák az adaxiális oldalon találhatók, kiemelkednek a levél síkjából. Az alámerülten élő, szubmerz levelek ezzel ellentétben nagyon vékonyak. Sztómáik nincsenek, epidermiszsejtjeik gyakran tartalmaznak kloroplasztiszokat. Szállítószövetek és szilárdítószövetük gyengén fejlett. A szárazságtűrő növényeket xerofitáknak hívjuk. Az ilyen növények fő stratégiája a párologtatás csökkentése. Leveleik gyakran kis méretűek. Sztómáik besüllyedtek, egyes esetekben mélyebb, barlangszerű üregekbe, sztómakriptákba tömörülnek. A leveleket vastag kutikula, esetenként viasz is borítja, gyakran szörképletek fedik, be is pöndörödhetnek a bulliform sejtek segítségével. Szilárdítószövetük fejlett. A szukkulens vagy pozsgás növények más stratégiával viselik el a száraz időszakokat, szövetekben elraktározzák a vizet. Egyes növények ezt a leveleikben (pl kövirózsa, varjúháj), mások a szárukban (kaktuszok) teszik. A vizet nyálkához kötötten raktározzák.



Szárazságtűrő növények leveleire jellemző bélyegek

5.4.4. A lombhullás

Az évelő, lombhullató növények minden évben a vegetációs időszak végén, ősszel lehullatják leveleiket. Az örökzöldek is váltják leveleiket, de azok folyamatosan egész évben, soha nem egyszerre. Lehullás előtt a levelek egy öregedési folyamaton mennek keresztül (szeneszcencia). A fotoszintézis csökkenésével más metabolikus folyamatok is együtt járnak, így a fehérje- az RNS- és a szénhidrát szint jelentős csökkenése a lebontó folyamatok következtében. Végül a klorofill lebomlása és a jelenlévő karotinoidok következtében a levelek sárgulása lesz látható. A bomlástermékek gyorsan elszállítódnak a levélből. Az öregedés hormonális szabályozású folyamat. Az abszcizinsav és főleg az etilén siettetik, a gibberellin, citokinin, de elsősorban az auxin késleltetik.

A levélnyel alapi részénél képződik egy többretegű abszcissziós zóna. A zóna szárhoz közeli (proximális) sejtrétegeiben sejtméret növekedés indul be, ami nyomást gyakorol a külső sejtsorokra. A távolabbi, disztális régióban sejtfalbontó enzimek szintetizálódnak, és itt kialakul egy szeparációs zóna. Végül a két rész elszakad

egymástól a szeparációs zóna mentén, és a levél lehullik. Az alsóbb rétegek sejtfalába para rakódik be, ez egy védőréteget képez.

6. fejezet - A nem zárvatermő szárazföldi növények anatómiája és szaporodása

(Vági Pál)

6.1. Mohák

A mohák nem monofiletikus csoport, de vannak jellegzetes közös vonásaik:

-A gametofiton életszakaszuk dominál, és ez általában magán hordozza az embrióból fejlődő sporofitont.

-Valódi szövetek általában nincsenek, de a lombosmohák különböző feladatokra jól differenciált sejtcsoportokat fejlesztenek.

-Vízháztartásuk szabályozása nagyon gyenge, erősen függenek környezetük vízviszonyaitól, ivaros folyamataik csak vizes környezetben mennek végbe.

Három fő csoportjuk:

6.1.1 Becősmohák (Anthocerotophyta)

Többsejtrétegű, homogén szerkezetű, salátaszerű gametofitonjuk van, melyben nitrogénfixáló kéalgák élhetnek. A gametofitont rizoidok rögzítik a talajhoz. Ivartalan szaporodásuk telepdarabok leválásával, sarjgumók és sarjrügyek (gemma) képzésével történhet.

Az ivarszervek a gametofiton belsejében helyezkednek el, a telepfelszín megnyílásával jutnak ki a kétostoros hímivar-sejtek. A többségük gametofitonja egylaki.

A sporofiton kezdetben a női ivarszervben fejlődik, majd ennek süvegszerű tetejét áttöri és hengeres, hosszú, több sejt sor vastagságú fallal rendelkezik, ami fotoszintézisre képes. A hengeres tok felszínén sztómák vannak, belsejében kolumella húzódik, körülötte fejlődnek a spórák és a pszeudoelaterák. A pszeudoelaterák haploidok, higroszkópos mozgásukkal segítik a spóraszórást. A hengeres tok a csúcsi részén hosszában felhasad, alapi részén egy merisztémának köszönhetően folyamatosan növekszik. Alapi része kiszélesedik (talp) és a gametofitonba ágyazódik. Megfelelő környezeti viszonyok között a talp felett egy interkaláris merisztéma folyamatos működéssel pótolja a tok felső, hosszában felnyíló elhaló részét.

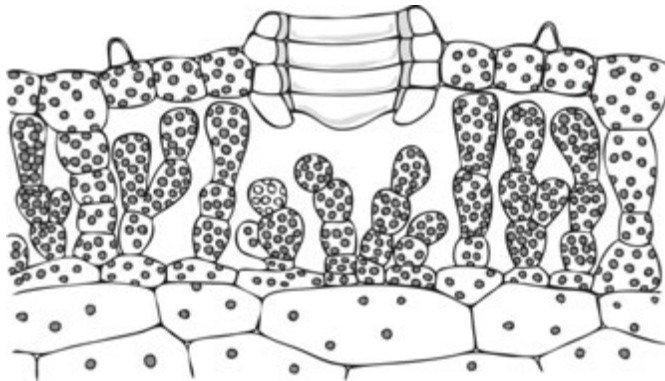


Becősmoha lemezes gametofitonja a rajta fejlődő hengeres sporofitonokkal

6.1.2. Májmohák (Hepatophyta)

Telepes májmohák

A telepes májmohák morfológiáját a *Marchantia* nemzetségen mutatjuk be. A gametofiton egy szalagszerű, villás elágazású, többé-kevésbé differenciált teleptest. A növény felső felszíne sokszögletű légkamrákra oszlik, ezek mindegyikén egy-egy pórus nyílik. A felszínt kutikula borítja, ez megakadályozza a víz felszín felőli növénybe jutását. A légkamrák boltozatosak és a boltív magassága összefügg a kamrát alkotó sejtek víztartalmával. Amikor a kamra boltozata vízvesztés következtében beesik, a kamra tetején lévő kereszt alakú kutikula-pórus bezáródik. Amikor a kamra kidomborodik, akkor a kutikulán lévő rés kitágul. A légkamrákat oldalt és alul asszimiláló sejtek alkotják, ez alatt kevés plasztiszt tartalmazó parenchimatikus raktározó sejtek alkotnak réteget.



Telepes májmoha gametofitonjának felszínhez közeli metszete légkamrával

A telep hasi felszínén rizoidok (egysejtű gyökérszörszerű képletek) erednek, ezek között találunk sima falúakat és csapos sejtfalvastagodásúakat is. A sima falú rizoidok a talajba hatolnak és rögzítik a telepet, a csapos rizoidok a telep hasi oldalán azzal párhuzamosan futva egy filcszerű bevonatot alkotnak. Ezeket a párhuzamos rizoidokat hasi pikkelyek tartják helyben. A telep hasi oldalán futó rizoidok és a hasi pikkelyek a kapillaritás alapján vezetik végig a vizet a telep alján. A májmohák gametofitonja vegetatívan is képes szaporodni. Erre a célra sarjrügyecskék (gemma) jönnek létre a telep felszínén. A gemmák lencse alakúak, rövid nyéllel csatlakoznak a telephez, rügykosárákban jönnek létre. Esős időben a rügykosárák megtelnek vízzel és a gemmák vagy kimosódnak belőlük, vagy egy esőcsepp fröcsköli szét őket akár 1 méter távolságra is. Mindegyik gemmán két tenyészőcsúcs van, ezért bipoláris növekedésűek. A *Marchantia* mohák kétlakiak, külön növényen alakulnak ki a hím és női ivarszervek. Az ivarszervek ivarszervtartón jönnek létre, ezek a gametofiton oszlopszerű kiemelkedései és a telep alsó oldaláról nőnek ki majd annak felszíne fölé emelkednek. A hím ivarszerveket tartó antheridiofőr kifordított esernyő alakú, a női gametofiton ivarszervtartója pedig pálmafához hasonlít. Az antheridiumok a hím ivarszervtartó felszínén kamrákba vannak süllyesztve, belül a legidősebb, a széleken a legfiatalabb himivarszerveket találjuk. A spermiumok kiürülése a kamrák pórusán át történik akkor, amikor az antheridiofőr felszínén vízcsepp gyűlik össze. Az archegóniumok a női ivarszervtartó lebenyeinek tövében az alsó oldalon találhatóak és steril sejtfonalakból álló szőrcsomó veszi körül őket. A palack alakú archegóniumok nyakát hat sor sejt alkotja, az ivarszervek pórusa a talaj felé nyílik. Az ivarszervek egymástól való viszonylag nagy távolsága azt feltételezi, hogy a spermiumok hosszú életűek. A női ivarszervekhez vagy a telepeket borító folyadékfilmben úszva, vagy az esőcseppek fröccsenései által juthatnak el.



Marchantia májmoha gametofitonja női ivarszervtartókkal, fejlődő és már felnyílt kapszulájú sporofitonnal, spórákkal és elaterával

Leveles májmohák

Gametofitonjuk dorziventrális, üvegszerű tengelyből, rajta két sor egysejtsoros vastagságú levélkével. Gyakran találunk rajtuk még egy sor hasi levélkét (amphigastria). Ezek a hasi levélkék eltérő méretűek és alakúak, mint a két sor felső levélke. A tengely hasi oldalán rizoidok lehetnek, ezek fala sima. Ritkán felálló fajok is vannak köztük, ezek radiális szimmetriát mutathatnak és izofillumosak lehetnek. A levélkékből nincs levélér és szilárdítószövet. A leveles májmoháknak nincs kutikulája, ezért a vízfelvétel a növény teljes felszínén végbemegy. A talajhoz lapított test és a levélkék átfedése miatt a vizet a kapillaritás is jól vezeti és megtartja a növény hosszában. A gametofiton vegetatívan szaporodhat lehulló levélkével és gemmákkal.



Leveles májmoha ventrális nézete hasi levélkéikkel

A leveles májmohák kétlakiak és a két ivar között gyakran morfológiai különbség is megfigyelhető. Az antheridiumok általában rügy- vagy tobozyszerű, kompakt oldalágakon jelennek meg, egy-egy levélke tövében egyenként. Az antheridiumnak vékony nyele van. Benne sok kétstoros spermium alakul ki. Megfelelő körülmények között az érett hímivarszerv burkoló sejtjei a csúcsnál elválnak egymástól és visszagömbülnek a nyél felé, így szabadulnak ki a spermiumok. A spermiumok a növényeket beborító vízfilmben aktívan jutnak el a női ivarszervekhez.

Az archegóniumok is oldalágakon jönnek létre az adott oldalág csúcsi sejtjéből, ezért a női ivarszerveket hordozó oldalág korlátolt növekedésű. Az archegónium palack alakú, kiszélesedő hasi része felett öt sor sejt alkotja a nyaki csatornát. Egy ilyen oldalágan 8-10 archegónium alakul ki, megtermékenyítés után megvastagodnak körülöttük a levélkék, kialakul egy perianthium. Habár több archegónium is megtermékenyülhet oldaláganként, általában egy perianthiumban csak egy sporofiton fejlődik ki.

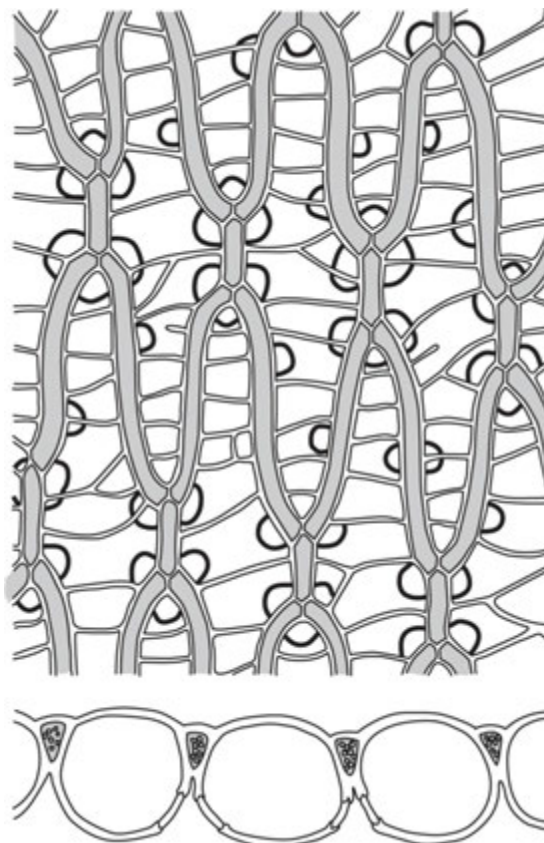
A sporofiton a fejlődése során fotoszintetizál, részben autotróf. A sporofiton talpa beágyazódik az archegóniumból, annak növekedésével kialakuló kalyptrába, és az egészet körbeveszi a perianthium. A sporofiton nyele (seta) kezdetben rövid és vastag, a kapszula fala 2-4 sejt sor vastagságú. A tokban kialakulnak a spórák és az elaterák, ezután a seta 40-50 szeresére megnyúlik és kitolja a tokot a perianthiumból. A kapszula falában van négy hosszanti sor vékonyabb falú sejt, ezek mentén hasad négyfelé a tok fala. A spóratömeg fellazítását a higroszkópos mozgású elaterák segítik elő. A spórák gyakran kiszóródás előtt osztódnak a falukon belül. A talajon általában gömbszerű előtelep fejlődik belőlük, ebből differenciálódik a tetraéder alakú vezérsejt és indul növekedésnek a tengely. Az előtelep morfológiája változatos a leveles májmoháknál.

Lombosmohák

6.1.3. Tőzegmohák

Gametofitonjuk jellegzetes, viszonylag bonyolult elágazásrendszerű. A főtenyely korlátlan növekedésű és felálló, háromszögletű vezérsejttel rendelkezik, csúcsán a szorosan álló, rövid oldalágak egy fejecskét (capitulum) alkotnak. A főtenyely oldalán kétféle oldalág ered. Az egyik típus lecsüng és a tengelyhez tapad, a másik típus oldalra mered és a többi mohanövényhez tapad. Így a növények egy összefüggő, szőnyegszerű réteget alkotnak, aminek rendkívüli

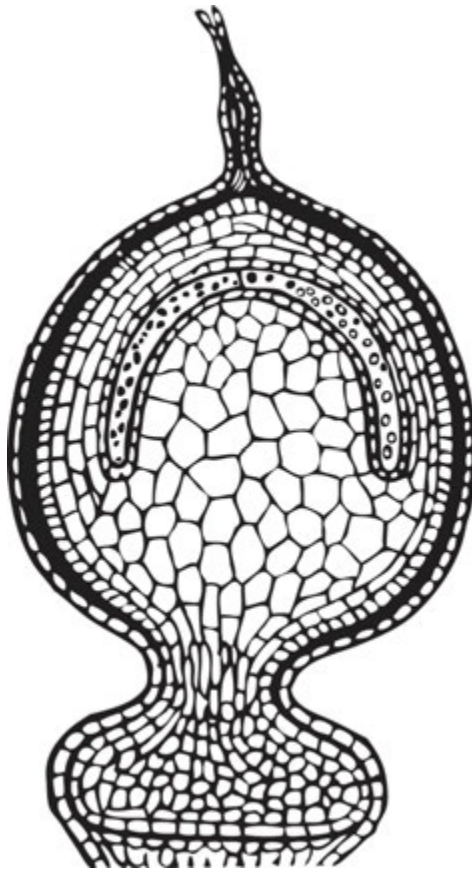
a vízmegtartó képessége. A tőzegmoháknak nincsenek rizoidjaik, a főtenyely alja folyamatosan elhal. A vízfelvétel a növény teljes felületén zajlik. A tenyelyben elkülönül egy vastagodott falú sejtekből álló „központi henger”, ezt hialinsejtekből álló 4-5 sejtsor vastagságú kortex borítja. Ezek a kortikális sejtek elsősorban vízraktározásra valók. A tőzegmohák központi hengere nem szállít vizet, sokkal valószínűbb, hogy a növények felszínén és közöttük kialakuló kapillárisrendszerben passzívan mozog a víz minden irányban. A levélkék fejlődésük kezdetén egyforma sejtekből állnak. A kifejlett levélkében később kétféle sejt figyelhető meg. Az egyik hordószerű, éretten elhalt, üres hialinsejt, a másik keskeny, zöld színű, fotoszintetizáló sejt. A víztartó sejtek falán vastagodott szélű pórusok vannak, és bennük gyűrűs sejtfalvastagodás növeli a belső felületet. Ezek a sejtek nagy mennyiségű vizet képesek magukban tárolni. Az arányaiban kevés asszimiláló sejt miatt van a tőzegmoháknak jellegzetesen halványzöld színe.



Tőzegmoha levélkéjének asszimiláló- és hialinsejtjei

Vannak egy- és kétlaki tőzegmohák. Az antheridiumok rövid oldalágakon alakulnak ki a fejecske közelében, levélkék hónaljában. Színük vöröses, vagy lilás. Az antheridiumokat hordozó oldalág levélkéi egymással átfedve beborítják a hímivarszerveket, hasonlóan a leveles májmohákhoz. A spermiumok kétstorosak. Az archegóniumok a fejecske közepén, rövid oldalágakon alakulnak ki, ezt is befedi a körülöttük lévő levélkék. Az archegóniumos oldalágak növekedése lezárul az ivarszervek kialakulásával. A női ivarszerv nyéllel rendelkezik, palack alakú. A nyakát 5-6 sor nyaki sejt alkotja. Az archegónium érése során a 8-9 darab nyaki csatornasejt degenerálódik.

A sporofiton egészen a spórák megéréséig, mint süveget magán viseli az archegóniumot. A sporofiton egy hausztoriális talppal kapcsolódik a gametofitonhoz. A sporofiton nyele, a seta nagyon rövid, a tok kezdetben két szöveti rétegre különül, az endotéciumra és az amfitéciumra. Az endotécium boltívszerűen feldobborodik, ez alkotja a kolumellát. Az amfitécium 4-5 belső rétege adja a sporogén szövetet, külső steril sejtei egy epidermisszel együtt alkotják a kapszula falát. A spórák között nem jönnek létre steril sejtek és elaterák. A spórák megérésekor a sporofitont kiemeli egy gametofitikus eredetű nyél, a pszeudopódium. A spórák fala és a kapszula az érés során pigmentálódik, a tok fala dehidratálódik. A felnyílás a belső nyomás megnövekedésének következménye, robbanásszerű folyamat. A tok falának csúcsi részén egy vékonyfalú sejtekből álló gyűrű alakú vonal az annulus. Ennek mentén lökődik le a kapszula csúcsa, az operkulum. A tok felnyílása hallható is, és a spórákat akár 15-20 cm-re is kilökheti. A spórák vagy fonalas előtelepet, vagy lapos, egy sejtsoros lemezt fejlesztenek. Mindegyik előtelepen egyetlen gametofiton fejlődik ki.

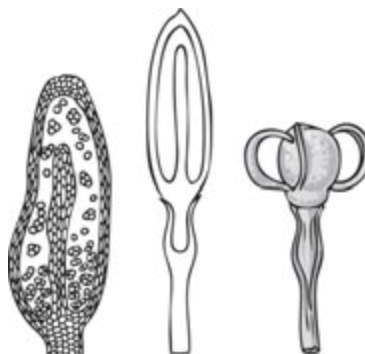


Tőzegmoha fejlődő sporofitonja rövid setával, kolumellával és sporogén szövevel a süvegen belül

6.1.4. Sziklamohák

A sziklamohák sötétzöld, villásan elágazó, rizoidokkal rögzülő mohák. Három sor főér nélküli, egymással átfedő levélkékük van. A levélkék sejtei olajat raktároznak. A szárukban nincs elkülönült központi henger, a szárát vatagodott falú sejtek alkotják. Eglyakiak vagy kétlakiak, de a kétféle ivarszerv az eglyakiakban is mindig külön csúcson alakul ki. Az antheridiumok ujszerűen megnyúltak és nyelesek, az archegoniumok palack alakúak.

A sporofiton egy felszívást végző, gametofitonba hatoló talpat fejleszt. A tokban a sporogén szövet az endotécium külső rétegéből alakul ki, az endotécium többi része alkotja a kolumellát. A tokban nem alakul ki rés a kolumella és a tok külső fala között. A tok fala 4-5 sejtrétegű és a sporofiton fejlődése során fotoszintetizál. A spórák megérésekor a tok fala megvastagodik, négy hosszanti sávot kivéve. Ezek mentén hasad fel a kapszula négy karéjra, amik a csúcsukon nem válnak el egymástól. Ilyen módon nincs operkulum és perisztómium. A sporofitonnak nagyon rövid nyele van, ezért a kapszulát a gametofiton eredetű pseudopodium emeli magasba. A spórák gyakran a kiszóródásuk előtt csírázni kezdenek, az aljzatra hullva szalagszerű vagy lapos előtelepet fejlesztenek, ezeken több rügyből több gametofiton fejlődik ki.



Sziklamoha sporofitonjának hosszmetszeti rajza és a felnyílt sporofiton képe

6.1.5. Valódi lombosmohák

A legtöbb lombosmoha protonémája elágazó, fonalas struktúra. A protonéma csúcsi növekedésű, és egyetlen spórából fejlődő előtelep akár 30 cm átmérőjű felületet fedhet le. A lombosmohák előtelepe részben a talajfelszín alatt növekszik, a földalatti részei általában be barnulnak, a felszíni részei zöldek. Plasztiszai jellegzetesen lencse alakúak. Ez az előtelep általában sok, levélkés rügyet, és azokból leveles gametofitonokat fejleszt. A protonéma gyakran hosszú életű és fotoszintetizál, meglepte alatt sok mohanövény fejlődhet ki rajta. A fejlődő gametofitonok eleinte a protonéma fonalait használják, mint rögzítő és felszívó struktúrát, később a tengelyük alsó részén szintelen vagy barnás rizoidokat fejlesztenek. A legtöbb valódi lombosmoha szárában három réteg különíthető el. Kívül egy bőrszöveteszerű réteg, alatta egy vastag kéregszerű, középen egy vékony központi henger van. A *Polytrichum* és rokon nemzetségekben a központi hengerben üres, halott hidroid sejtek és hánccselemekhez hasonló leptoid sejtek figyelhetők meg. A leptoid sejtek harántfalain plazmodezmák húzódnak keresztül, és a sejtmag végül eltűnik ezekből a sejtekből. Kimutatták, hogy bizonyos mohákban a központi hengernek van vízszállító szerepe, de ezt minden esetben kiegészíti vagy túlszárnyalja a mohanövény felszínén történő folyadékmozgás. A központi henger összeköttetésben áll a levélkék főerével, de nem mutattak ki anyagszállítást a levélke és a központi henger között. A mohák fő vízforrása az eső, és ezt teljes testfelületükön veszik fel. A *Polytrichum* fajok levélkéje bonyolult felépítésű struktúra. A levélkék gerince szilárdító sejtekből áll. Színi oldalán hosszanti párhuzamos lemezeket alkotnak a fotoszintetizáló sejtek. A lemezek között árkok húzódnak, ezek a kapillaritás miatt felszívják és tárolják az esővizet. Száraz időben a levélke hátrítás szélei ráhajolnak a fotoszintetizáló lemezekre, így védve azokat a kiszáradástól. A gametofiton alsó részéből eredő rizoidokból másodlagos protonémák nőhetnek ki, és azokon újabb növények fejlődhetnek. A gametofiton levélke- és szárdarabokkal, a protonéma feldarabolódásával is szaporodhat vegetatíván. Egyes lombosmohák sarjrügyeket (gemma) is létrehozhatnak. A lombosmohák egy része a nem elágazó gametofiton csúcsán hozza létre az ivarszerveket. Ezek a csúcsotermő (acrocarp) mohák. Másik részük a szár oldalágainak csúcsán fejleszti az ivarszerveket, ezek az oldaltermő (pleurocarp) mohák. Vannak egylaki és kétlaki lombosmohák, és az egylakiak esetében az ivarszervek egymáshoz viszonyított helyzete, és az ivarszervek egymáshoz viszonyított kifejlődési ideje is változatos. Az acrocarp mohák csúcsi része gyakran kiszélesedik és sűrűn álló, néha színes és feltűnő levélkék alkotnak egy tányérszerű perianthiumot, ezt szokás „mohavirágnak” is nevezni. A perianthiumban az ivarszervek között steril sejtfonalak, parafizisek is növekednek. Az ivarszerveket tartó kiszélesedő csúcsi rész vízceppet tud magán tartani, és az ebbe a vízceppbe kiúszó spermiumokat az eső elég messzire tudja kifröcskölni. A spermiumok kiürülését a perianthium vízzel való megtelése indukálja, ami egy erősebb harmat következménye is lehet. Egyes moháknál a növényt borító vízfilmbe úszva is elérhetik a spermiumok az archegoniumot, azokban a fajokban, ahol a kétféle ivarszerv jelentős távolságra van egymástól, az esőcseppek fröccsenése terjeszti a spermiumokat. Mindkét ivarszerv nyeles. Az archegoniumok nagyméretűek, gyakran szabad szemmel is láthatóak. A nyak nagyon hosszú, néha csavarodott, hat sor sejt alkotja és a nyaki csatornában sok sejt zárja el a petesejtet a külvilágtól. Az antheridium zöld plasztiszai az érés során kromoplasztisszá alakulhatnak, ekkor az érett hímivarszervek feltűnő narancsvörös színűek lesznek. Az antheridium a belső folyadéknyomás megnövekedése következtében nyílik fel a csúcsi részén, és a spermiumokat egy oszlopszerű tömegként pumpálja a külvilágba. A spermiumok kezdetben egyenként egy átlátszó membránburokban vannak és az ostorok mozgása következtében szabadulnak ki. A lombosmohák spermiumai csavart alakúak, kétostorosak.



>Valódi lombosmoha A lombosmoha gametofitonját és a rajta fejlődő sporofitont bemutató ábra és perianthium részletesebb rajza

A sporofiton fejlődése korai szakaszában orsó alakú és az archegóniumon belül helyezkedik el. Az alapi része belső az archegónium nyelvébe majd a gametofiton szárába is, és hausztóriumként funkcionál. Ez a talp. Az ivarszerv burka osztódásokkal követi a fejlődő sporofiton méretnövekedését, ez a süveg (calyptra). Egy idő után a fejlődő sporofiton kinövi az archegóniumot, és a süveg az alapjánál felreped, a csúcsi része továbbra is befedi a sporofiton felső részét. A seta interkaláris merisztémával növekedik hosszirányban. A Polytrichum fajokban a süveg felső része szőrökre hasadozik. A süveg a kapszula megérésekor esik le a sporofitonról. A tok szövete először endotéciumra és amfitéciumra különül. A csúcsi rész boltozatos része alakítja ki az operkulumot, perisztómiumot és annuluszt. Az endotécium alakítja ki a kolumellát, ezt veszi körül a szintén endotécium eredetű sporogén szövet. A sporogén szövet körül differenciálódik a tapétum. A kolumella és a tapétum között üreg alakul ki, ebben trabeculák tartják a távolságot. A tok alapi része megnagyobbodik, ezt a steril szövetcsomót apofízisnek nevezzük. Az apofízis területén az epidermiszben sztomákat találunk, ezek nyitását-zárását csak a víztartalom változásai szabályozzák, a fényintenzitás és széndioxid szint nincs rájuk hatással. Annak ellenére, hogy a sporofiton fotoszintetizál, tápanyagainak jelentős része mégis a talpon keresztül a gametofitonból szállítódik ide. A tok csúcán a felszín alatti 4-6. sejtréteg falai jellegzetesen megvastagodnak és kialakul a fogszerű lebenyekre hasadó perisztómium. A tok falát a perisztómium körül vékonyabb falú, könnyen elszakadó sejtek alkotják. Ez a gyűrű az annulusz, az operkulum leválási helye. A perisztómium fogai higroszkópos mozgásúak, vízvesztés következtében kihajlanak és lelökik az operkulumot a tok csúcáról. Nedves időben visszahajlanak eredeti helyzetükbe és befedik a tok nyílását. A perisztómium működése a páratartalom változásával összefüggésben napszakos ciklust követ, ezért a spórák kiürülése fokozatos, hosszan tartó folyamat.

6.2. Harasztok

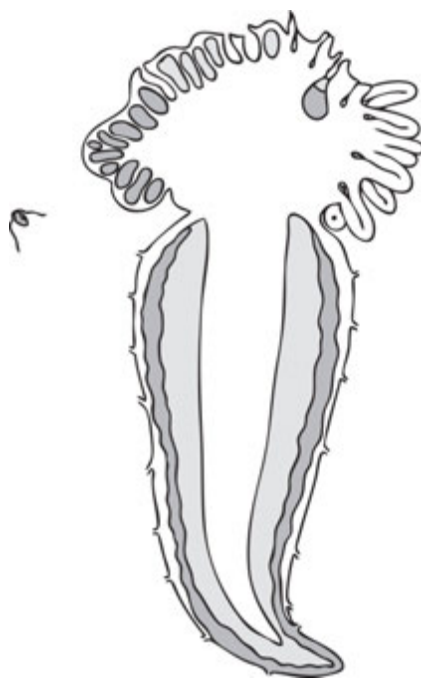
Az edényes növények minden csoportjában a sporofiton nemzedék a fejlettebb. Esetükben a növény morfológiája alatt elsősorban a sporofiton morfológiáját értjük.

6.2.1. Korpafüvek

A legtöbb korpafű évelő, talajlakó növény, de akadnak köztük trópusi epifitonok is. Lágyszárúak, hajtásuk villásan vagy pszeudomonopodiálisan ágazik el. Utóbbi esetben a főtengey kisebb oldalhajtásokat visel. Az ilyen elágazás is dichotomikus, csak az egyik oldalág fejletlen marad a másikhoz viszonyítva. A mikrofillumok spirálisan, vagy sorokba rendezve erednek a hajtáson. A mikrofillumok fejlődése során kialakul bennük egy prokambium-köteg, ebből pedig tracheidákból, kevés háncselemből és parenchimából álló levélér differenciálódik. A levél mezofilluma teljesen egyforma asszimiláló sejtekből áll, közöttük kisméretű intercelluláris terek alakulnak ki. A levél szállítónyalábja egy levélnyomnyalábon át van kapcsolatban a központi henger szállítószövetével. A mikrofillumokba kifutó levélnyomnyaláb felett a sztlében nincs levélrés, többek között ebben különbözik a mikrofillum a valódi levéltől, vagy makrofillumtól. A mikrofillumok fajtól függően lehetnek hipo-, epi-, vagy amfisztomatikusak is. Minden korpafűfajnak elágazó, vízszintes rizómája van, erről erdenek a felálló oldalhajtások. A szár alján vékony, dichotomikusan elágazó gyökerek vannak, ezek a gyökerek a hajtásos növények többségével ellentétben a szár belsejéből erednek, és nem felszínközeli származásúak. Keresztüljönnek a kortexen és lefelé erszekedve érik el a talajt. A hajtás- és gyökércsúcsban egy differenciálatlan promeriszteuma működik, mögötte alakul ki a prokambium, ebből fejlődik az exarch protostelet. A szárban általában lemezes sztlét (plectostele) találunk, körülötte néhány sejtsor vastagságú periciklussal és jól fejlett endodermisszel. A központi henger vízszállító elemei kizárólag tracheidák. A háncsban orsó alakú rostasejteket találunk. A rostasejtek között plazmodezmák és pórusok is megfigyelhető a sejtek minden oldalán. A gyökerek sztléje mind méretét, mind szerkezetét illetően vátozatos még fajon belül is. A gyökér plektosztéléje gyakran nem lemezes, hanem egy sugarasan tagolt háncsrészbe ágyazódnak a kerek faelemkötegek. A gyökerek csúcsán gyökérsüveg található. A gyökérszőrök érdekes módon kettesével fejlődnek egy rizodermisz sejtéből.

A vegetatív szaporodás sarjrügyekkel történhet. A sarjrügyek rövid oldalhajtások kiszélesedő alappal, ezen néhány pár levél ered. Ezek az oldalhajtások egyben esnek le, és új sporofiton fejlődik belőlük. A korpafüvek sporofillumai vagy szétszórva, vagy kompakt csoportokban helyezkedhetnek el. A sporangiumok vese alakúak, vagy a sporofillumon rövid nyélen erednek, vagy a levél és szár szegletében alakulnak ki. A sporangiumot hordozó mikrofillumok gyakran ugyanolyan morfológiájúak, mint a steril levelek. Ha a sporofillumok a hajtások végén tobozszerűen tömörülnek, akkor strobilusról vagy sporofillumfüzerről beszélünk. A strobilust alkotó mikrofillumok gyakran pikkelyekké redukálódnak és néha nem is fotoszintetizálnak. A strobilus területén az internodiumok is rövidebbek. A sporangiumok protodermális sejtekből alakulnak ki az embrionális mikrofillum alapja közelében. A fejlődés során bizonyos fajokban a sporangium áttolódhat a szárra is. A sporangiumon belül kialakul egy néhány sejtsor vastagságú sporangiumfal, ezen belül a tapétum, és legbelül a sporogén szövet. A tapétum teljesen körülveszi a sporogén szövet sejtjeit, és később degenerálódik és tápanyagokkal látja el a fejlődő spórákat. A sporogén sejtek elkülönülnek egymástól, mindegyikük kialakít egy spóratetrádot. A tetrádok is szétesnek, és a spóráknak kialakul a teljes sejtfala, ami két rétegből, intinéből és exinéből áll. A spórák éretten feltűnő sárga színűek. Az érett sporangium fala egy a sporofillum hossztengeleyére merőleges hasítékkal nyílik fel. A sporangiumok felnyílását általában megelőzi a kompakt strobilus internódiumainak megnyúlása és a sporofillumok összezsugorodása is.

A spórák a megfelelő helyen elég gyorsan csíráznak és egy zöld színű, répaszerű, lebenyes tetejű előtelep jön létre belőlük. Eddig nagyon kevés faj gametofitonját találták meg a természetben. A gametofiton talajfelszín feletti része korongszerűen kiszélesedik, az alsó répaszerű részét rizoidok borítják. Sok korpafűfaj gametofitonja mikorrhizaképző gombákkal él együtt, és vannak teljesen mikoheterotróf gametofitonok is. A gametofitonok egylakiak, mindkét ivarszerv kialakul rajtuk. Az antheridiumok besüllyedtek, nagyok, sok spermium keletkezik bennük. A spermiumok kiürülése az ivarszerv felszíni sejtjeinek szétszakadásával indul meg. Az archegoniumok is besüllyedtek, palack alakúak, a nyak 4-5 sor sejtéből áll. A gametofitonokon gyakran több különböző fejlettségű sporofiton is erdehet, ebből következően a gametofiton nagyon hosszú életű, és hosszú ideig táplálja a fejlődő sporofitonokat, és az ivarszervek is hosszú ideig funkcionálnak, vagy folyamatosan keletkeznek. A zigóta transzverzális osztódásával létrejön egy külső szuszpenzor sejt, a belső sejt pedig az embriót hozza létre. A korpafüvek embriójának nincs gyököcskéje, az első gyökér járulékosan jön létre az első levélke alapjánál. Amikor a sporofitonok már nagyméretűek és önellátók, a gametofiton elszorvad.



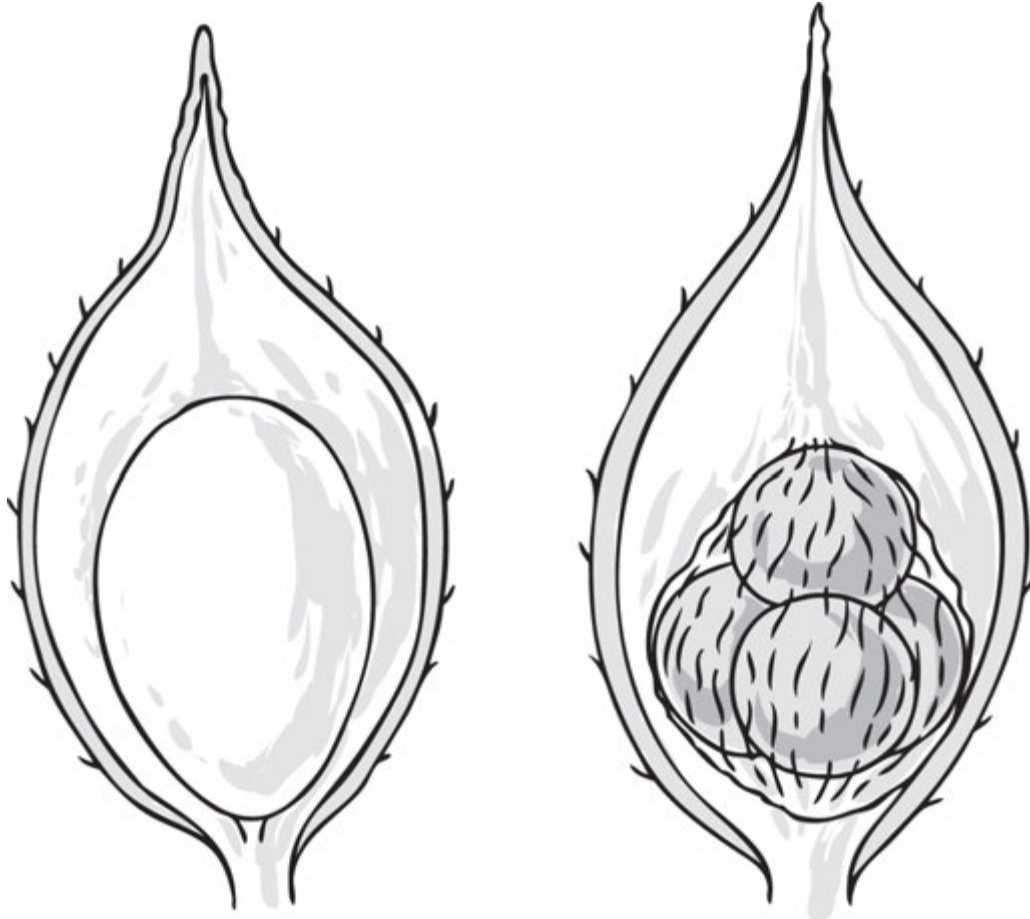
A korpafűvek gametofitonjának hosszmetsete és a kétstoros spermium. A kiszélesedő felső részen besüllyedve látjuk az ivarszerveket.

6.2.2. Csipkeharasztok

A csipkeharasztok többsége sűrűn elágazó hajtásokkal rendelkezik. Az elágazások gyakran egy síkban vannak, legyezőszerű külsőt kölcsönözve az ilyen fajoknak. Az elágazások villásak, pszeudodichotomikusak vagy szimpodiálisak. Egyes csipkeharasztok egyetlen vezérsejttel növekednek, de vannak olyanok, amelyekben jól elkülönült merisztémák szerveződnek. Az idősebb hajtásszakaszokban gyakori egy hengeres üreg megjelenése. Ez az üreg a központi hengert és a kortextet választja el egymástól. A kortextet és sztélét megnyúlt endodermiszsejtek kötik össze egymással, ezeket a gerendaszerű sejtoszlopokat trabeculának nevezzük. A sztéle fajtól függően lehet hengeres vagy szalagszerű, és gyakran lehet megfigyelni egyszerre két sztélét, mert a központi henger elágazása megelőzi a szár igazi kettéválását, így hosszabb rövidebb szakaszokon két sztéle húzódik egy hajtásban. Az igazán sűrűn elágazó csipkeharasztokban egyszerre kettőnél több sztéle is lehet egy szakaszban, ekkor beszélünk polisztéléről. Mindegyik sztéle körül periciklus van. A hancsban a rostasejtek teljes felületén előfordulhatnak pórusok. A farész nagyon egyszerű, tagolatlan, hengeres struktúra. A farészben bizonyos fajokban nem csak tracheidák, hanem hosszú, több sejtből összenyílt edények is részt vesznek a vízszállításban. A kortex vékony falú, fotoszintetizáló parenchima sejtekből áll. A hajtást sztómák nélküli epidermisz borítja. A csipkeharasztok az elágazásaik közelében, általában a hajtás ventrális oldalán járulékos gyökereket növesztenek a talaj felé. Ezek a gyökerek exogén eredetűek, villás elágazásúak és csupaszok, nincs gyökérsüvegük. Azonban amikor elérik a talajfelszínt, kialakul rajtuk a gyökérsüveg és megjelennek a gyökérszőrök is. A gyökerekben periciklussal körülvett protosztéle van. A dorziventrális csipkeharasztok hajtásán két sor kisméretű dorzális levelet és két sor nagyobb méretű oldalsó vagy ventrális levelet találunk. Ezek az anizofillumos csipkeharasztok. Léteznek radiális levélállású fajok is, ezek levelei egyformák, tehát izofillumosak. A levelek ülők, bennük elágazás nélküli levélér húzódik, ami levélrés nélküli levélnyomnyalábbal kapcsolódik a közonti henger szállítószövetéhez, tehát ezek is mikrofillumok. A leveleken vagy a fonákon, vagy mindkét felszínen vannak sztómák.

A csipkeharasztok eusporangiumos növények. A sporofillumok alig különböznek a vegetatív levelektől, és sok fajban annyira lazán rendeződnek sorba, hogy a strobilusok szinte láthatatlanok. A sporofillumok egy-egy nyeles sporangiumot hordoznak a színi oldalon a levél alapi részén. A sporangiumok fala kétrétegű, belül sporogén szövet, a kettő között pedig tapétum differenciálódik. A csipkeharasztokban kétféle sporangium alakul ki. Egyesekben a legtöbb sporocita megmarad és meiozissal spóratetrádokat hoz létre. A spórák a fejlődésük során sokáig maradnak tetrádokban. Ezek a mikrosporangiumok. A másik típusú sporangiumokban csak egyetlen sporocita marad meg, ez meiozissal hozza létre az egyetlen spóratetrádot, aminek a tagjai rendkívüli mértékben megnagyobbodnak, miközben felhalmozzák magukban a többi degenerálódott sporocita anyagait. Ezek a nagyméretű spórák a

makrospórák. A makrospórák a tápanyagot lipid és fehérjegranulumok formájában raktározzák. A négy darab makrospóra kidimborítja a sporangium falát, így a makrosporangiumok a formájukból adódóan könnyen felismerhetők. Azok a levelek, melyek a mikrospórákat tartalmazó mikrosporangiumot hordozzák, a mikrosporofillumok. És amelyek a négy makrospórát tartalmazó makrosporangiumot hordozzák, a makrosporofillumok. A méret és funkció szerint különböző spórák meglétét heterospóriának nevezzük. A mikrosporangiumok a strobiluszon belül inkább a csúcs közelében, míg a makrosporangiumok inkább a strobilus alapja felé helyezkednek el.



A csipkeharaszt makro- és mikrosporofillumai ill. a rajtuk lévő sporangiumok

A mikrospórák hím gametofitonná fejlődnek, a makrospórák pedig a női gametofitont hozzák létre. A gametofitonok gyakran még a spórák kiszóródása előtt, a sporangiumokban indulnak fejlődésnek. Előfordul az is, hogy a gametofiton még a sporangiumon belül eléri a teljes fejlettségét és érett ivarszervek jönnek létre rajta. A mikrospóra kezdetben egymagvú, és a spórafalon belüli sejtmegosztódással indul fejlődésnek. Egyik utódsejt a protallialis sejt, a másik nagyobb méretű pedig az antheridiális sejt. A protallialis sejt nem osztódik tovább. Az antheridiális sejt antiklinális osztódásokkal létrehoz egy egy sejtsor vastagságú burkot, ezen belül pedig további osztódásokkal 128 vagy 256 spermatogén sejtet. Mindegyik spermatogén sejt kétstoros spermiummá alakul. A spermiumok általában a mikrospóra kihullása után alakulnak ki kedvező körülmények között. A spermiumok a mikrospóra falának felrepedése után, az antheridium falának elhalását követően szabadulnak ki. A női gametofiton szintén a sporangiumban kezdi meg a fejlődését. A makrospóra szabad magosztódással sokmagvúvá válik, eközben mérete is megnő. A makrospóra a falán belül fokozatosan sejtesedik, és végül a spórafal egy háromágú hasítékkal felnyílik. Ezen a hasítékon emelkedik ki a női gametofiton csúcsi része, amin a női ivarszervek alakulnak ki. A spórafal hasítékain keresztül rizoidok is megjelenhetnek, de a női gametofiton kizárólag a nagymennyiségű raktározott tápanyagból tartja fenn magát. Az archegoniumok besüllyedtek, csak a nyakuk emelkedik ki. Megtermékenyítés hiányában a női gametofiton elég hosszú életű lehet, és sorban fejleszti az archegoniumokat. A megtermékenyítés megtörténhet a sporangiumból való kiszóródás után is, de néhány fajnál az is előfordulhat, hogy a női gametofiton ivarszervei a makrosporangiumon belül termékenyülnek meg. Ebben az esetben a mikrospórának a makrosporangium közelébe kell kerülnie, ez pedig bizonyos értelemben a megporzáshoz hasonló folyamat.

A zigóta az első osztódásával létrehoz egy szuszpenzort és egy proembriót. A szuszpenzor a továbbiakban hosszirányban növekedve beletolja a fejlődő embriót a női gametofiton tápanyagdús szövetébe. Az embrió kialakul a gyököcske, az embrionális hajtáson pedig két levélkezdemény jelenik meg. Az embrió végül kinövi a női ivarszervet és kiemelkedik a gametofitonból és önálló életet kezd.

6.2.3. Durdafüvek

A durdafüvek vízben vagy vízparton élő, felületesen szemlélve fűcsomóhoz hasonlító növények. A talajfelszín alatti széles, csészeszerű hajtáson spirálisan erednek a hosszúkás levelek. A levelek alapjai átfednek egymással, és hosszuk elérheti a 60 cm-t is. Nagy méretük ellenére ezek a levelek is mikrofillumok, mert elégázás nélküli levélérük van, levélnyomnyalábjuk levélrés nélkül lép ki a sztéleiből. A levelek keresztmetszetében négy levegőjárat figyelhető meg. A levélér a járatok közötti tömör szövetben húzódik. A járatokat asszimiláló alapszövet veszi körül, a levél epidermiszén sztómák vannak. A hajtás morfológiája nehezen értelmezhető. A csúcsi része kiszélesedő, húsos, a hajtáscsúcs besüllyedt. A noduszok olyan közel vannak egymáshoz, hogy gyakorlatilag nincsenek internodiumok. A csúcsi rész hosszanti növekedése rendkívül lassú, mert a csúcsmerisztéma termékei mind az új leveleket alkotják. A szállítószövet egy központi protosztélébe szerveződik. A farész elsősorban parenchimatikus sejtekből áll, kevés tracheidával kiegészítve. A farész körül találjuk a háncsrészt, a háncsrész körül pedig egy merisztematikus szövethengert, aminek vitás a szerepe. Nagyjából úgy működik, mint egy kambium, mert befelé a szállítószöveteket gyarapítja. Kifelé viszont a kortex tömegét növeli, mert a minden évben leváló levelek alapi részével együtt a kortex külső része is leválik. Ebben a szárban nincs endodermisz, a felszínét az előző évi levelek maradványai burkolják, és epidermisz helyett parásodott falú sejtek borítják. A szár alsó része két- vagy háromkaréjú, a karéjok néha rizómaszerűen megnyúltak. Ezek a karéjok a szár oldalágaiként értelmezhetők, funkciójuk a járulékos gyökerek fejlesztése, ezért rizophoroknak nevezzük őket. A durdafüvek gyökerei endogén eredetűek és szorosan kapcsolódnak a központi henger szállítószövetével. A vékony, villásan elágazó gyökereken gyökérsüveg van. A gyökér központi hengere egy excentrikusan elhelyezkedő protosztéle. Mivel a gyökér kortexe degenerálódik, a stéle mellett egy hosszanti üreg húzódik.

A durdafüvek mindegyik levele képes sporangiumot létrehozni. A szezon elején létrejött legkülső levelek gyakran sterilek maradnak, ezeken belül makrosporofillumok fejlődnek. Legbelül, vagyis legkésőbb jönnek létre a mikrosporofillumok. A szezon végén kialakuló levelek általában meddő sporangiumokat viselnek. A makro- és mikrosporofillumok nem különböznek egymástól morfológiailag. A sporangiumok a kanálszerűen kiszélesedő leválap színi oldalán jönnek létre. A faluk több sejt sor vastagságú, belül sporogén szövet alakul ki. Fejlődését tekintve ez is eusporangium. A sporangiumok mérete a 7 mm-t is elérheti. A sporangiumok csúcsánál a levélben egy ligula ered, ami alatt egy lefelé hajló burok (velum) alakul ki, ez részben beborítja a sporangiumot. A sporangium ürege részlegesen osztott, steril sejtekből álló trabeculák tagolják. A sporangium üregében kétrétegű tapétum differenciálódik. A mikrosporangiumban akár 1 millió spóra is keletkezhet. A makrosporangiumban az anyasejtek többsége degenerálódik, de így is több száz makrosporocita hoz létre spóratetrádokat. A sporangiumok fala szabálytalanul nyílik fel, néha a levelek leválása után. A tüskés felszínű mikropórák gyakran kapcsolódnak a makropórák felszínére.

A durdafüvek spórái kizárólag a sporangiumon kívül csíráznak. A hím gametofiton teljesen a mikropórába zárva alakul ki. Az antheridium fala egyrétegű, ezen belül minden spermatogén sejtől egy-egy sokstoros spermium alakul ki. A női gametofiton fejlődése itt is a spóra szabad magosztódásával kezdődik, és csak a megfelelő sejtszám elérése után sejtesedik a gametofiton. A makropóra fala ezután felreped, a gametofiton csúcsi része rizoidokat fejleszt, ezek között alakulnak ki a besüllyedt archegoniumok.

Általában minden női gametofitonban csak egy zigóta indul fejlődésnek. A zigóta először egy gömbölyű sejtörmeggé osztódik, ebből differenciálódnak az új sporofiton embrionális részei. Kialakul a nagyméretű talp, a gyököcske, és egy darab embrionális levél. A szár másodlagosan alakul ki a gyököcske és a levél között. Az új sporofiton függetlenedése után is hosszú ideig kapcsolódik a női gametofitonhoz.

6.2.4. Zsurlók

A zsurlók sporofitonja igen nagyméretű lehet, egy trópusi faj az 5 m magasságot is elérheti. A hajtás két részből áll, a talajfelszín alatt vízszintesen kúszó rizómából és függőleges, felszín feletti fotoszintetizáló szárakból. A felszín feletti hajtáson apró levelek fejlődnek, ezek kezdetben fotoszintetizálhatnak, de nagyon rövid időn belül kiszáradnak és kis pikkelyek lesznek belőlük. Egyes fajaik raktározó gumókat képeznek a rizómájukon. A függőleges

hajtás gazdagon elágazó lehet, de előfordulnak elágazás nélküli zsurlók is. A felszín feletti szárazon és a rizómán is nagyon kifejezetten különülnek a noduszok és internodiumok. A hajtás felszíne bordázott, a bordák az egymást követő szártagokon alternálva futnak. A levelek alapjai egy magas gallérrá nőttek össze. Mindegyik levélben egy elágazás nélküli levélér fut. A zsurlók oldalhajtásai különös módon nem a levelek hónaljában, hanem a levelekkel alternálva erednek, és a levelek alkotta gallért növekedésük közben kiszúrák. A hajtás egy piramis alakú vezérsejttel növekedik. A hajtás fejlődése során a noduszok bizonyos sejtei megőrzik osztódóképességüket, és a későbbiekben interkaláris merisztémaként növelik az internodiumok hosszát. Az epidermisz sejteniek falába jelentős mennyiségű kova rakódhat. A kova a bőrszövet sejteinek belső falában alkot rozettákat. A sztómák a szár bordáinak oldalán helyezkednek el, és élőhelytől függően besüllyedhetnek az epidermisz szintjéhez képest. A központi henger belsejében egy ún. centrális csatorna húzódik, ezt a bélparenchima maradványai veszik körül. E körül, még a központi hengerben a szár bordáinak megfelelő helyzetben találjuk a carinalis csatornákat. A carinalis csatornák a szállítónyalábok belső oldalán helyezkednek el, és egyértelműen részt vesznek a vízszállításban. A központi hengert egyrétegű periciklus határolja, körülötte egybefüggő endodermisz van. A kortex belső része parenchimatikus sejtekből áll, és a bordák közti árkokkal megegyező helyzetben vallearis csatornák húzódnak benne. Közvetlenül a bordák élei alatt a kortex sejtei szklerenhimatizálódtak, ennek köszönhető a zsurlók szárának nagymértékű szilárdsága. Habár a zsurlók szállítónyalábjai az internodiumban külön haladnak, a noduszokban egyesülnek egymással és szifonosztélét alkotnak. A noduszban a centrális csatorna folytonosságát egy hártya szakítja meg. Az egymást követő internodiumok szállítónyalábjai alternálnak egymással. A noduszon a levelek között erednek az oldalágak. A szártagok stéléje a nyalábok közötti parenchimás rések miatt eusztéle. A zsurlók gyökerei a noduszokon erednek endogén módon. A gyökök protosztélések, a felszínükön gyökérszőrök fejlődnek.

A zsurlók a rizómák vagy föld feletti száraz darabolódása által képesek vegetatív szaporodásra. A zsurlók homospórásak. Minden zsurlónak strobilusza csoportosuló sporofillumai vannak. Bizonyos fajokban külön, nem fotoszintetizáló, fertilis hajtás viseli a strobilust, ezek a barna fertilis hajtások kora tavasszal, a vegetatív hajtások megjelenése előtt nőnek ki (*Equisetum arvense*). Más fajokban a strobilus a vegetatív hajtás csúcsán jelenik meg (*E. hyemale*). A harmadik csoportban a növények hajtása először klorofilmentes és strobilust visel a csúcsán, majd a spórák kiszóródása után a hajtás bezöldül és elágazóvá lesz (*E. sylvaticum*). A zsurlók strobilusza egy tengelyből és az azon fejlődő sporangiofórokból áll. Bizonyos zsurlófajok strobilusza átmenetet képez a levelekhez hasonló sporofillumok és a sporangiofórok között, ezért valószínű, hogy a sporangiofór sporofillum eredetű struktúra. A kifejlett sporangiofórok általában hatszögletűek a körülöttük fejlődő többi sporangiofór nyomásának hatására. A sporangiofórok adaxiális oldalán sporangiumok fejlődnek, sporangiofórónként 8-10 darab. A sporangiumok fala fejlődésük kezdetén többretegű, később a belső rétegek degenerálódása miatt egyrétegűvé válik. A zsurlók sporangiumai egy-egy sejtől fejlődnek, ellentétben az eddig tárgyalt csoportokkal. Mindegyik sporangiumot külön szállítónyaláb látja el. A sporogén szövetet és a fejlődő spórát egy pazmodiális tapétum veszi körül. A tapétum alakítja ki a spórafal külső rétegét is. Amikor a spórák érettek, a sporangiofórok nyele megnyúlik és felefelé görbül, a hatszögletű pajzsok eltávolodnak egymástól és a sporangium fala hosszában felhasad. A spórák fala bonyolult felépítésű, négy spirális sávban vastagodik meg. Ezek a sávok a spórák kiszóródásakor elválnak egymástól és a spórafal belső rétegétől is, csak egy közös ponton maradnak a spórafalhoz rögzítve. Az így keletkező nyúlványok végei kanálszerűek. Ezeket a nyúlványokat elateráknak nevezzük. Az elaterák higroszkópos mozgásúak, érzékenyen és gyorsan reagálnak a páratartalom változásaira.

Mezei zsurló vegetatív és fertilis hajtása

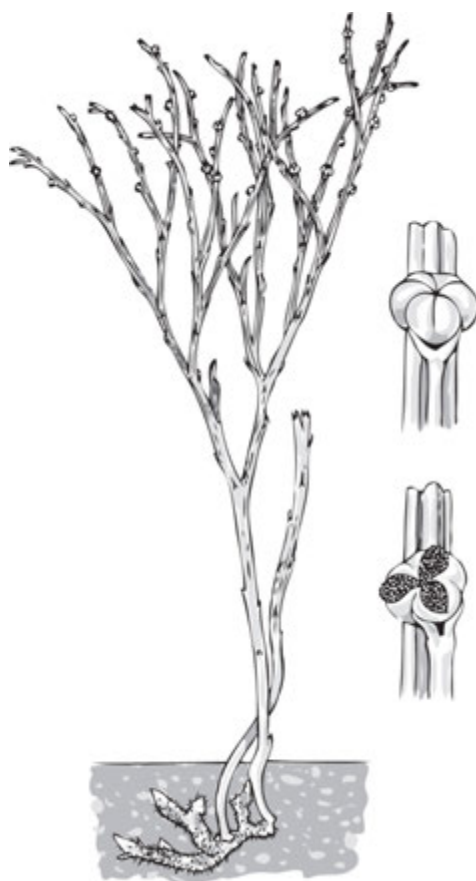
A zsurlók zöld spórái nagyon gyorsan, kb. másfél nap alatt kicsíráznak. A gametofitonok alakja erősen függ attól, hogy milyenek a körülmények, mennyire zsúfoltan helyezkednek el. A jól szeparált előtelepek korong vagy párna alakúak és néhány mm átmérőjűek lehetnek. A talajhoz egysejtű rizoidok rögzítik őket. Az előtelep felszínén fotoszintetizáló lebenyek fejlődnek. A zsurlók gametofitonjai lehetnek egylakiak, kétlakiak és az is előfordul, hogy egy előtelepen időben elkülönülve jönnek létre a különböző iverszervek. Az antheridiumok felszíni lebenyeken jönnek létre, az archegoniumok az előtelepbe beágyazva jelennek meg. A női ivarszervek nyaka a fotoszintetizáló lebenyek tövében nyílik a felszínre. A hímivarszervek akár egy évig folyamatosan is keletkezhetnek egyetlen előtelepen, de a női ivarszervek jellemzően a 30. és 80. nap között. Egyes megfigyelések szerint az előtelepek egy része tisztán hímivarú, a többi kétivarú, de a női ivarszervek időben előbb keletkeznek rajtuk (protogynia). Az antheridiumok egyetlen sejtéből fejlődnek, ennek két utódsejtje közül a külső a hímivarszerv burkát, a belső sejt pedig a spermatogén szövetet hozza létre. Az ivarszervben nagyszámú, sokstoros spermium jön létre, a spermiumok robbanásszerűen szabadulnak ki, amikor az antheridiumot víz éri. Az archegoniumok szintén egy-egy sejtéből fejlődnek, besüllyedt palack alakúak, nyakuk négy sor sejtéből áll. Egy előtelepen több petesejt is megtermékenyülhet, és több embrió indulhat fejlődésnek. A zigóta négy egyforma sejtre osztódik, a két külső sejt általában kisebb méretű és belőlük fejlődik az első levélkezdemény és az embrionális szár. A két belső, nagyobb sejt hozza létre a talpat és a gyököcskét. A zsurlók embriójának nincs szuszpenzora. Az embrionális gyökér keresztül az előtelepen és eléri a talajt, ezzel függetlenedik az új sporofiton.

6.2.5. Páfrányok

Psilotumfélék

A vesszőpáfrányok kb. 30 cm magas, villásan elágazó, felálló és vízszintesen kúszó talajfelszín alatti rizómákat fejlesztenek. A hajtás egy darab, tetraéder alakú vezérsejttel növekszik. A vezérsejt mögött kisméretű csúcsmerisztéma van, aminek jól elkülönülő három rétege van. A legkülső réteg a protoderma. A legbelső sejtcsoport a prokambium. A kettő között az alapmerisztéma van. A Psilotumoknak nincs gyökerük, helyette az epidermiszsejtek viselnek rizoidokat. A felálló hajtások három- vagy ötszögletűek. A felszínükön kis lebenyek, profillumok figyelhetők meg. A profillumokban nincs levélér és szállítószövet, de a központi hengerből kis levélnyomnyaláb ér a profillum alapjához. A központi henger általában pentarch, de a hajtások csúcsai felé haladva tri- és diarch is lehet. A Psilotumok sztéléje protosztéle, és azon belül csillag alakja miatt aktinosztéle típusú. A hancselemek éretten elvesztik sejtmagjukat, harántfalaikon nagyméretű rostamezők alakulnak ki. A sztéle körül jól fejlett endodermisz van. A kortex feltűnően vastag a sztéléhez viszonyítva. Az endodermisszel határosan raktározó alapszövet alkotja, ezt szklerenchima veszi körül, és legkívül néhány sejtsor asszimiláló alapszövet található. Mivel a profillumok felülete jelentéktelen, a fotoszintézis fő színtere a sokszögletű szár kortexe. A bőrszövetet vastag kutikula fedi, a kortex árkaiban sztómákat, és a gázcsere nyílások alatt légkamrákat találunk. A talajfelszín alatti hajtások kortexe gyakran tartalmaz mikorrhizaképző gombákat.

A spórák háromlebenyű szinangiumokban keletkeznek. A sporangiumok a rövid oldalhajtások megvastagodott végén alakulnak ki. Emiatt a szinangiumok rövid nyélen ülnek. A háromlebenyű szinangium három egyforma sporangium összenövésével keletkezett. A sporangiumok fala néhány sejtsor vastagságú, a belső sejtek alkotják a sporogén szövetet és az azt körülvevő tapétumot. A sporogenezis során a tapétum sejtjei lebontják a sejtfalukat és egymással összeolvadva palzmodiális típusú tapétumot alakítanak ki. A sporociták meiózissal spóratetrádokat hoznak létre. A tetrádok sejtjei különválnak, az érett spórák színtelenek, vese alakúak. A sporangium sejtjeinek fala a spórák érésével párhuzamosan megvastagodik, kivéve három sávot, ahol a sejtek vékonyfalúak maradnak. Az érett sporangium e három vékonyfalú sáv mentén nyílik fel vízvesztés következtében. A psilotumok sporangiuma fejlődési típusát tekintve eusporangium. Ez azt jelenti, hogy a sporangium felszíni sejtek periklinális osztódásával kezd kialakulni. További osztódások során létrejön egy néhány sejtsor vastagságú, steril sejtekből álló sporangiumfal, ezen belül kialakul a sporogén szövet. A sporogén szövet külső rétege aztán bizonyos esetekben kialakíthatja a tapétumot.



Psilotumok sporofitonja és szinangiuma

A Psilotumok spórái rendkívül lassan csíráznak. A gametofitonok ritkán nagyobbak 2-3 mm-nél, villás elágazásúak, rengeteg rizoid borítja a felszínüket. Klorofillmentesek és szaprotrófok, endofiton gombákkal alakítanak ki asszociációt. Erősen redukált szteléjük van, kevés tracheidával, némi floémmel, és gyengén fejlett endodermisszel. A Psilotumok általában tetraploidok, így gametofitonjaik diploidok. Az ivarszervek az egylaki gametofitonok felszíni sejtjeiből fejlődnek. Az antheridiumok félgömb alakúak, kidomborodnak a felszínből. A faluk egyetlen sejtsor vastagságú és bennük viszonylag kis számú, sokostoros spermium található. Az archegoniumok besüllyedtek, kisméretűek, rövid nyakkal. A nyakat négy sor sejt alkotja.

A megtermékenyítést követően a zigóta transzverzálisan osztódik. Alapi sejtje hozza létre a talpat, a külső sejtől származik az embrionális hajtás. A fiatal hajtás elágazó rizómává fejlődik és amikor kiemelkedik a gametofitonból, azonnal inokulálódik a szimbionta gombákkal. A rizóma egyes ágai negatív geotropizmusuk folytán a felszínre nőnek, és a növény leválik a gametofitonról.

Kígyónyelvfélék

A sporofitonnak rövid, függőleges, földalatti szára van, ezen húsos járulékos gyökerek erednek. Az Ophioglossum nemzetség fajainak gyökerein járulékos rügyek alakulhatnak ki, amikből új növények regenerálódhatnak. Ilyen módon kiterjedt kolóniák jöhetnek létre egyetlen növényből. Ezeknek a páfrányoknak egyetlen levele van, ez a levél évente elhal. Habár a száron a levélkezdemények spirálisan helyezkednek el, egyszerre csak egy levél fejlődik ki. A Holdruták levele szeldelt, a Kígyónyelv páfrány levéllemeze tagolatlan. Ez az ép levél valószínűleg redukció eredménye, tehát modernebb, mint a tagolt levelek. A Holdruták levelében villásan elágazó levélerezet figyelhető meg. A Kígyónyelv levélerezete hálózatos, és az erek a levéllemez szélén egybeolvadnak. A levelek fejlődése rendkívül lassú, évekbe telik, mire egy levélkezdemény a talajfelszín fölé kerül. A levéllemez mindkét oldalán sztómás epidermisz van, a mezofillum homogén, levegőjáratokkal tagolt parenchima. A fiatal növények szárában protosztéle van, ebből a fejlődés során ektofloikus szifonosztéle szerveződik. Ez a szifonosztéle a levélkezdemények nyalábjai miatt feldarabolódik, így a nyalábok között parenchimás hézagok vannak. Ez a szállítószövet-szerkezet, vagyis az eusztéle az összes makrofillumos növényt jellemzi. A központi henger szállítószöveget kambium egészíti

ki másodlagos elemekkel. A szár kortexe keményítőraktározó parenchimából áll. Az idősebb szárrészeket periderma borítja. A gyökerek endogén eredetűek. A gyökér sztléje diarch vagy tetrarch, egyszerű nyalábok alternálnak benne. A kortextet jól fejlett endodermisz határolja. A kéreg raktározó alapszövetből áll. A gyökér bőrszövetén nincsenek gyökérszőrök. Gyakori a mikorrhizaképző gombákkal való szimbiózis.

A sporangiumok elágazó vagy egyenes tengelyen vannak. Ez a fertilis tengely a levélnyel és levéllemez csatlakozásánál ered. Egyértelmű, hogy ez a fertilis tengely egy pár levélkéből alakul ki. A Kígyónyelvnel két hosszanti sor nagyméretű sporangiumot találunk. A sporangiumok fala néhány sejtsor vastagságú, és mindegyik sporangiumnak saját szállítónyalábja van. A sporangiumfal és a sporogén szövet között kétrétegű tapetum van, ennek sejtjei a fejlődés során plazmódiummá olvadnak össze. A megmaradó sporociták spóratetrádokat hoznak létre. A sporangium egy a sporofillum hossz tengelyére merőleges hasítékkal nyílik fel, és sporangiumonként akár 15000 spóra is keletkezhet.



Kígyónyelv páfrány

A spórából kihajtó gametofiton húsos, klorofillmentes, rizómaszerű földalatti struktúra, ami minden esetben mikorrhizás. Ez a hengeres gametofiton ritkán hosszabb 5 cm-nél, és nem vastagabb 0,6 mm-nél. A gametofiton hosszú életű, idősebb korában tracheidák differenciálódnak benne. A kígyónyelvfélék gametofitonja egylaki. A különböző ivarszervek az előtelep felszínén együtt is előfordulhatnak. Az antheridiumok nagyméretűek, sokostoros spermiumok keletkeznek bennük. Az archegoniumoknak csak a nyaka emelkedik ki a gametofiton felszínéből.

A megtermékenyítés nyáron történik. A zigóta először egy gömbölyű sejtsoporttá osztódik a női ivarszerv hasi részében. Később kialakul rajta a talp, a gyököcske és a levélkezdemény. A hajtáscsúcs csak később alakul ki. A fiatal sporofitonok hosszú ideig kapcsolódnak a gametofitonhoz. Évek telnek el az első kifejlett, fertilis levél megjelenéséig.

Valódi páfrányok

A páfrányok morfológiáját a Polypodiaceae családon általában, és egy heterospóras vízipáfrány (*Salvinia natans*) fajon mutatjuk be.

Polypodiaceae

A leptosporangiumos páfrányok között találunk izospóras és homospóras csoportokat egyaránt. Ezekben a páfrányokban a hajtás növekedése egyetlen vezérsejtnek köszönhető. A központi henger szállítószövetének szerveződése alapján találunk protosztélés, szifonosztélés, szolenosztélés és diktiosztélés fajokat is. A központi hengert bizonyos fajokban jól differenciált endodermisz veszi körül, de előfordul, hogy a központi henger egyáltalán nem különíthető el a kortextől. A diktiosztélés fajokban minden nyaláb körül külön endodermisz szerveződik. A farész tracheidái nagy átmérőjűek, az is előfordul, hogy a csatlakozó falaikon pórusok alakulnak ki, így a tracheidák folytonosak lehetnek egymással. A hancsot egyszerű, kísérősejt nélküli rostasejtek alkotják. A páfrányok gyökerei az embrionális gyökeret kivéve járulékosak és a levélalapok között képződnek. A gyökerek protosztélések, bizonyos csoportokban diarch sztéle is megfigyelhető. A sztéle körül vékony periciklus és fejlett endodermisz van. A kortex belső része gyakran szklerenchimatizálódik. A gyökér bórszövetén gyökérszörök fejlődnek. Az oldalgyökerek fejlődése a protoxilém elemekkel szemközti endodermisz sejtekből indul. A páfrányok szárában és gyökerében nem történik másodlagos vastagodás. A levelek a páfránysporofiton legfeltűnőbb szervei. Az ősbibb típusokon erősen tagolt összetett levelek figyelhetők meg. Az egyszerű levelek redukció eredményei. A levelek nyele egy vagy több nyalábbal kapcsolódik a sztélehez. A levélerezet lehet egyszerű villás vagy hálózatos is. A levéllemező mezofilluma viszonylag differenciálatlan, sztómákat általában a fonáki epidermiszen találunk. Sok páfrány levelének epidermiszsejtjei kloroplasztiszokat tartalmaznak, fotoszintetizálnak. A levelek a hajtás csúcsa közelében erednek, és minden szezonban új levélgarnitúra jön létre.

A leveleken a sporangiumok csoportokba tömörülnek, ezek a szóruszok. A szóruszok általában a levél fonákán, esetleg szélén jelennek meg. A leveleken belül és a levelek között is megjelenhet szegregáció a vegetatív és reprodukív szerep szempontjából. Előfordul, hogy a levél teljes felülete létrehoz sporangiumokat, néha csak a levél disztális levélkéin jelennek meg, és vannak fajok, melyekben külön, erre specializálódott, extrém esetben klorofillmentes levélen alakulnak ki a sporangiumok. A sporangiumok a receptákulum egy-egy felszíni sejtéből fejlődnek. Ezek sejtek úgy osztódnak, hogy a felső sejt kiemelkedik a receptákulum síkjából, az alul maradt sejt általában nem osztódik tovább és nem vesz részt a sporangium kialakításában. A felső sejt tovább osztódik, és kialakul egy jellegzetes sporangium, aminek van egy nyele és egy megnagyobbodott disztális része. A megnagyobbodott részben kialakul egy archesporiális sejt, ennek osztódásaival jön létre a sporangiumfal belső rétege, azon belül a tapétum, és legfelül a sporociták. Ez utóbbiak száma általában 12 és 16 között változik. Mindegyikük meiózisa négy darab spórát eredményez, ezek egy darabig tetradokat alkotnak. A spórák fejlődése során a tapétum sejtjei radiális irányban megnyúlnak, majd degenerálódnak és a spórák táplálására használódnak fel. Eközben a sporangium nyele megnyúlik, falának sejtjei egy gyűrűszerű sorban megnagyobbodnak, kialakul az annulusz. Az annulusz sejtjeinek radiális és belső tangenciális fala jelentősen megvastagodik. A annulusz utolsó sejtje és a nyél között van egy vékony falú sejtekből álló sáv, ez a sztómium. A spórák fala általában kétrétegű, intine és exine alkotja. Az exine gyakran ornamentált. A sporangiumok megérésekor a szóruszt borító indúzium vízvesztés következtében összezsugorodik, szabaddá válnak a sporangiumok. Az annulusz sejtjeinek vízvesztése következtében lecsökken e sejtek külső kerülete, az így keletkező feszítőerő feltépi a sporangiumot a sztómium mentén, az annulusz kiegyenesedik és kihullhatnak a spórák. Amikor az annulusz teljesen hátrafeszül és a sporangium a legnagyobb nyílással rendelkezik, a bennük lévő víz elszakad a sejtfalettől és az annulusz visszacsapódik eredeti helyzetébe. Közben hajtógép-szerűen kidobja a spórák egy részét. Miután az annulusz sejtjei újra megtelnek vízzel és ismét elkezdnek kiszáradni, a folyamat – a hajtó mozgás – még számos alkalommal megismétlődik. A leptosporangiumos páfrányok sporangiumában általában 48-56 db spóra fejlődik.

Az egy növényre vonatkoztatott hatalmas spóraszám ellenére csak kevés érett gametofiton alakul ki a természetben. A legtöbb páfrány spórájának csírázásához fényre van szükség. A spórák csírázása először egy protonémaszerű sejtláncot eredményez rajta néhány rizoiddal. Megfelelő körülmények között a fonálszerű előtelep csúcsi sejtje oldalirányban is kettéosztódik és egy kétlebenyes, lapos, szív alakú, egy sejt sor vastagságú gametofiton fejlődik belőle. A gametofitonok általában egylakiak, és rajtuk a hím ivarszervek érnek először. Ez a jelenség a protandria. Az antheridiumok és archegoniumok is egyetlen iniciálisból szerveződnek, a hím ivarszervek a telep szélei felé, a női ivarszervek a telep középső, párnaszerűen megvastagodott részén. Az antheridiumok kiemelkednek a felszínből, az archegoniumok besüllyedtek, csak a nyakuk emelkedik a felszín fölé. Az antheridium burka három sejtéből áll, a két alsó sejt gyűrű alakú, a felső pedig fedő sejt. Ahhoz, hogy a hím ivarszerv felnyíljon, vízre van szükség. Vízfelvétel következtében megduzzadnak a buroksejtek és felreped a fedő sejt. A kiszabaduló sokstoros spermiumokról azonnal leválik a citoplazmájuk és mozgásképesek lesznek. Az archegonium nyaka négy sor sejtéből áll, a nyaki csatornasejtek néha nem válnak el egymástól osztódásuk után. A központi sejt osztódásával jön létre a hasi csatornasejt és a petesejt. Ha víz éri az archegoniumot, a megduzzadó nyaki- és hasi csatornasejtek szétfeszítik

nyakat, és kialakul egy a petesejthez vezető csatorna. A spermiumok kemotaxis útján vezetődnek az érett archegoniumokhoz, és a kemotaxist almasavval is ki lehet váltani.

Habár előtelepenként több petesejt is megtermékenyülhet, egy gametofitonon mégis mindig egy zigóta indul fejlődésnek. A zigóta létrehoz egy sejtkvadránst, amiben egyes megfigyelések szerint már determinált az egyes sejtek további sorsa, vagyis nagyon korán meghatározódik, hogy melyik sejt milyen szerv kialakításában játszik szerepet. Az embriónak kialakul az archegonium nyaka felé eső gyököcskéje, az előtelep belseje felé eső talpa, és oldalirányban a levélkezdemény és hajtáscsúcs. A gametofiton általában az új sporofiton első leveleinek megjelenéséig kitart, aztán megbarnul és elpusztul. A sporofiton első levelei lényegesen egyszerűbb felépítésűek, mint a fajra jellemző kifejllett levelek. Az embrió eredetű gyökér mindig kiegészül járulékos gyökerekkel, és végül a fő gyökértömeget hajtás eredetű gyökerek adják.

Salvinia natans

A Rucaöröm egy vízen úszó, gyökértelen páfrány. A levelei hármassával alkotnak örvöket, ezekből kettő a vízfelszínen lebeg, egy pedig alámerül. Az alámerülő levél szeldelt, sallangos, felületes szemlélés alapján akár gyökérnek is tűnhet. A lebegő levelek felszínét viaszos papillákkal borított szőrök fedik. A vékony szárbán szifonosztéle van. A Rucaöröm jól szaporodik vegetatívan, a hajtáscsúcs korlátlan növekedésű, a hajtás elágazó, és a leváló oldalágak gyors terjedést tesznek lehetővé.

A Rucaöröm heterospórák, sporangiumai sporokarpiumba tömörülnek. A sporokarpium nem más, mint egy szórusz, amit erősen módosult induzium zár magába. A sporokarpiumok a gyökérszerű levelek tövében jönnek létre. A növények egylakiak, de egy sporokarpium gyakran vagy csak mikro-, vagy csak makrosporangiumokat tartalmaz. Ezek a sporangiumok is egyetlen sejtből szerveződnek, először a makrosporangiumok jönnek létre, ezek receptakulán oldalirányban szerveződnek a mikrosporangiumok. Ha a sporokarpiumban kifejlődnek a makrosporangiumok, akkor a mikrosporangiumok nem érnek be, ha a makrosporangium nem fejlődik ki, akkor viszont a mikrosporangiumok alakítanak ki egy mikrosporokarpiumot. Egy makrosporangiumban 8 makrosporocita osztódik, így 32 makrospóra képződik. Ezekből viszont csak egy ér meg, ez erősen megnagyobbodik, és egymaga kitölti a makrosporangiumot. Mindkét típusú sporangiumban plazmódialis tapétum fejlődik. Ez a tapétum megszilárdul és egy lebenyes testet (massula) formál a spóra felett. A massula részben befedi a makrospóra csúcsi részét, ez a perispóra. Összel a sporokarpium a vízfénkre süllyed, a sporokarpium és sporangiumok fala lebomlik, és kiszabadulnak a spórák. A makrospórák egyben maradnak a massulával, míg a mikrospórákat egy kupacban tartja a massula. A Salvinia spórák kizárólag a sporangiumból való kiszabadulásuk után csíráznak, a gametofitonok endospórák. A mikrospórákból kialakuló hím gametofitonban két csoport antheridium alakul ki. A Rucaöröm makrospórája vízfelszínre emelkedve csírázik, a női gametofiton fotoszintetizál, és több archegonium fejlődik benne. Ezekben fejlődnek ki a zigótákból az embriók.

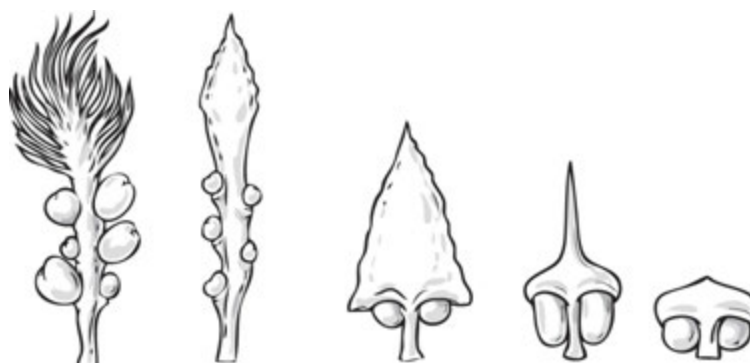
6.3. Nyitvatermők

6.3.1. Cikászok

A cikászok vagy szágópálmák sporofitonjának egy rövidebb vagy hosszabb, függőleges, a csúcán kúp alakú szára van. A szár alapján húsos gyökerek erednek. A viszonylag nagyméretű összetett levelek alapjai a levél lehullása után a száron maradnak, a szár csúcán a levelek egy sűrű spirálban állva levélkoronát alkotnak. A levelek nagyméretűek, összetettek, bőrneműek, és a pálmák vagy páfrányok leveleire emlékeztetnek. A levelek évente cserélődnek, de az egy évnél idősebb levelek nem feltétlenül hullanak le az újak megjelenésekor, először lecsüngenek, majd kiszáradás után pár év múlva hullanak le. A levelek epidermiszsejtjeinek külső fala erősen megvastagodott, besüllyedt sztomákat a fonákon találunk. A színi epidermisz alatt vastagodott falú sejtekből álló hipodermisz van, a mezofillum oszlopos és szivacsos rétegre különül. A hajtáscsúcsban boltívszerű merisztéma van. Ez a merisztéma a strobilus létrejöttékor teljes mértékben differenciálódik, ezért a hajtás további növekedése érdekében új csúcsmerisztéma keletkezik kissé oldalsó helyzetben. A szár központi hengere viszonylag vékony, a szár fő tömegét a raktározó kortex adja, ennek sejtjei mindig keményítővel teltek. A szár felszínén vízhatlan periderma van. Nyálkatartó csatornákat a kortexben, a központi hengerben és a levéllevelekben is találunk. A farész és hancsrész között van kambium, de ennek aktivitása minimális, ezért a növény élete során a szállítószövetek mennyisége nem növekedik jelentősen, és évgűrök sem alakulnak ki. A húsos gyökerek egy része felnőtt a talajfelszínre vagy a fölé és részt vesz a gázcserében. Ezek a felszíni gyökerek gyökérgümöket fejlesztenek, amikben Anabaena vagy Nostoc

szimbionták élnek. Ezek a cianobaktériumok az intercelluláris terekben élnek a bőrszövetben és a hosszan hátranyúló gyökérsüveg fedi be őket.

A cikászok heterospórák. Ráadásul különálló és eltérő morfológiájú sporangiumokban jönnek létre az eltérő ivarú spórák. A különböző sporangiumok külön növényen vannak, tehát a cikászok kétlakiak. A mikrosporofillumokból álló strobilus a hím növények csúcsi levelei között jön létre. Az ezt alkotó levelek általában barnásak, húsosak, fonákukon 25-50 mikrosporangium van. Mindegyik mikrosporangiumnak rövid vastag nyele és több sejtsor vastagságú fala van. Mikrosporangiumonként sok spóra jön létre. A tapétum plazmodiális típusú, a spórák táplálása és a mikropórák külső falának kialakítása a feladata. A makrosporofillumokból álló makrostrobilus szintén barna, a levelei nagyméretűek, és fajtól függően 2 vagy több ovális makrosporangiumot, vagyis magkezdeményt hoz létre. Ezek a makrosporangiumok a levél szélén vagy fonákán erednek nagyon rövid nyéllel. A *Zamia* fajok sporofillumai egy külön nyélen, tobozban csoportosulnak. A *Cycas* fajokban nincs külön toboz, náluk a csúcson egymástól függetlenül erednek a megfelelő sporofillumok.



Cikászfélék makrosporofillumainak fejlődési sora ill. a magkezdemények számának csökkenése Balról jobbra: *Cycas*, *Cycas media*, *Dioon*, *Macrozamia*, *Zamia*

A makrosporangiumot vagy magkezdeményt több sejtsor vastagságú burok, az integumentum borítja. Az integumentum a magkezdemény csúcsán nem teljesen zárt, kis nyílását mikropyle-nek nevezzük. Az integumentumban 6-9 szállítónyaláb húzódik, ez arra utal, hogy a magkezdemény több régi struktúra összeolvadásának eredménye. A magkezdemény diploid sejtömege a nucellusz, ennek egyik mélyen lévő sejtje a makrosporocita, ami meiózissal hozza létre a négy, egy vonalba rendezett makrospórát. A négy makrospórából a három mikropyle felé eső degenerálódik, a megmaradó makrospóra erősen megnagyobbodik. A magkezdeménynek a mikropyletől legtávolabb eső részét, ahol a magkezdemény nyele – a funikulusz csatlakozik, chalazának nevezzük. Tehát a chalazához legközelebb eső makrospóra marad meg.

A mikropórák kezdetben egymagvasak, majd létrejön egy protallialis és egy nagyobb méretű sejt. A nagyobb méretű sejt ismét osztódik, létrejön belőle a generatív sejt és a tömlősejt. A cikászok pollenje ebben a háromsejtes állapotban szóródik ki a mikrosporangiumból. Ezzel párhuzamosan a magkezdemények csúcsán az integumentum sejtjei degenerálódnak és egy kolloidális csepp, az ún. pollinációs csepp választják ki. A sejtek szétesése miatt a csepp alatt az integumentumban kialakul egy kis üreg, a pollenkamra. A pollinációs cseppbe bekerülő pollenszemek a csepp beszáradásával kerülnek be a pollenkamrába. A *Zamia* fajok egyértelműen rovarmegporzásúak, együttműködésben élnek olyan ormányosbogár-fajokkal, amelyek szaporodási ciklusa szorosan összefügg a növény megporzásával. A pollenszemek kicsíráznak egy exine nélküli póruson keresztül, és egy hengeres hausztóriumot hoznak létre. Ez a pollentömlő. A pollentömlő átmenetileg magát a magkezdemény diploid szövetén és közben tápanyagokat vesz fel belőle. A pollentömlők végül a magkezdeményben fejlődő női gametofiton csúcsához érnek. A cikászok pollentömlői 3-4 mm hosszúságot érnek el. A generatív sejt ekkor kettéosztódik és létrehozza a nyélsejtet és testi sejtet. Ezalatt a megnagyobbodott funkcionális makrospóra körül kialakul egy tapétumszerű réteg, ennek a női gametofiton táplálásában van szerepe. A makrospóra szabad magosztódásba kezd és egy sokmagvú folyékony citoplazma alakul ki benne. Lassan az egész női gametofiton sejtesedik. A kialakult női gametofiton csúcsán általában négy, de néha kevesebb sejt archegoniumokat alakít ki. Az archegoniumok négy nyaki- és egy központi sejtet tartalmaznak. A központi sejt kettéosztódik és létrehozza a hasi csatornasejtet és a petesejtet. A cikászok petesejtje rendkívül nagy, 3 mm nagyságú is lehet és szabad szemmel is könnyen megfigyelhető. Amikor az archegoniumok megérnek, a női gametofiton csúcsi sejtjei összezsugorodnak és a gametofiton csúcsa elhúzódik a nucellusztól, létrejön az archegoniális- vagy fertilizációs kamra. Ekkorra osztódik ketté a pollentömlőben a testi sejt, és hoz létre két spirálisan sokstoros, kúp alakú spermiumot. A spermiumok bekerülnek a fertilizációs kamrába,

átúsznak az archegoniumok csúcsaihoz, amiben addigra degenerálódnak a nyaki- és hasi csatornasejtek. Az archegonium nyakán keresztül ekkorra kitüremkedik a petesejt, így könnyen elérhetik a spermiumok.

A zigóta először szabad magosztódásba kezd. Az így létrejött sokmagvú embrió sejtesedni kezd, chalazális részén létrejön a proembrió, ami merisztémaként folyamatosan nyomódik bele a női gametofitonba. Egy magkezdeményben több archegoniumban is beindul az embriófejlődés, de végül magkezdeményenként csak egy fiatal sporofiton fejlődik ki. Az embriónak kialakulnak a sziklevei, közöttük a hajtáscsúccsal. A sziklevek alatti tengelyrész a hipokotil, ennek alapján találjuk gyököcskét. Az embrionális gyökér csúcsát az ún. coleorhiza borítja. Az embrió fejlődésével párhuzamosan a magkezdemény megnagyobbodik, a legkülső rétege meghúsosodik és narancsszínű lesz, a középső réteg csonthéjjá alakul, a belül pedig lágy marad. A folyamat végére kialakul az érett mag, benne a fiatal sporofitonnal, ami beágyazódik a női gametofiton szövetébe. Ezt veszik körül a magkezdemény előbb említett rétegei, amik az integumentumból származnak. A magok éretten lehullanak vagy elszállítódnak és megfelelő körülmények között kicsíráznak.

6.3.2. Ginkgofélék

A páfrányfenyők nagyméretű lombhullató fák. A 30 m magasságot is elérhetik. A téli időszakban a preformált hajtások módosult levelekkel, rügypikkelyekkel vannak beborítva. Ez egy fontos karaktere az élő fás növényeknek. A hajtásrendszer kétféle hajtásból áll. A főtengelek az ún. hosszúhajtások, ezeken egymástól távoli noduszokon spirálisan erednek a levelek. A hosszúhajtások idősebb részein ún. rövidhajtások erednek. Ezek a hosszúhajtáson a második évben megjelenő rügyekből fejlődnek, és évekig igen lassan nőnek. A rövidhajtások a hosszúhajtás csúcsának sérülése esetén átalakulhatnak hosszú szártagúvá. A hajtásban eusztéle van, ez összefügg a makrofillumok jelenlétével. A hajtásban megjelenik a vaszkuláris kambium, ami a fás szárú évelők egy másik fontos ismérve. A kambium a másodlagos szállítóelemek létrehozása által folyamatosan vastagítja a szárat, így jönnek létre a fatermű növények. A kortex felszínén idősebb korában kialakul a fellogén vagy parakambium, ez peridermát hoz létre. A periderma vízhatlan és légzáró réteg, ezért a működő kortex légzését paraszemölcsökön, lenticellákon keresztül biztosítja a növény. A gyökerek csúcsán gyökérsüveget találunk, a gyökérben diarch sztéle van, ami az időseítés során szintén másodlagosan vastagodik. A Ginkgo levele talán a növény legjellegzetesebb része. A levélnyélben két szállítónyaláb fut, ezek a kétkaréjú levéllemezekben folyamatosan villásan ágazódnak el. A levél jellegzetesen legyező alakú. A mezofillum oszlopos és szivacsos rétegre osztható. Sztómák elsősorban a fonáki oldalon fordulnak elő. A Ginkgonak minden részében nyálkacsatornák húzódnak.

A Ginkgok a cikászokhoz hasonlóan kétlakiak. A mikrosporangiumok barkákban fejlődnek, a makrosporangiumok nyélen ülnek kettesével. Mindkét sporangium rövidhajtások végén jelenik meg. A barkák a virágzásukat megelőző ősszel már elérik a méretük javát, és a mikrosporangiumokban ekkor mikrosporocitákat találunk. A meiózis és mikrosporogenezis csak tavasszal következik be. A barka tengelyén spirálisan erednek a mikrosporo-fillumok, ezek mindegyikén két hosszúkás mikrosporangium van. A mikrosporangium fala 5 vagy 6 rétegű, belül egy tapétum réteggel. A magkezdemények egy levélnyélszerű kocsány (pedunculus) csúcsán ülnek kettesével. A kocsány két nyalábjára a magkezdemények alapjánál elvégeződik, a kocsány itt gallérszerűen kiszélesedik. A magkezdeménynek vastag integumentuma van, a csúcsán kis nyílás marad, ez a mikropyle. A magkezdeményben egy darab makrosporocita meiozissal hozza létre a lineáris makrospóra-tetrádot. A négy spóra közül csak a mikropylétől legtávolabbi marad meg, a többi degenerálódik. A funkcionális makrospóra körül a nucelluszból kialakul egy tapétumszerű réteg, ami később felszívódik. A magkezdemény csúcsi részének sejtjei itt is degenerálódnak és kialakul a pollinációs csepp és alatta a pollenkamra.



***Ginkgo* rövidhajtásai és a rajtuk megjelenő mikrosporofillum füzérek ill. a női egyedeken párosan kialakuló magkezdemények**

A mikrosporák magja kettéosztódva létrehozza a kisméretű protallialis sejtet és egy nagyobb sejtet. Az első protallialis sejt röviddel ezután degenerálódik. A nagyobb sejt ismét osztódik és létrejön egy második protallialis sejt és egy antheridiális iniciális sejt. Az antheridiális sejt osztódik és létrehoz egy kisebb generatív sejtet és egy tömlősejtet. Ebben az állapotában szóródik ki a mikrosporangiumból a pollen. A pollent a szél szállítja a magkezdeményekhez, ott beleragadnak a pollinációs cseppbe és annak beszáradásával bekerülnek a pollenkamrába. A megporzásra március-áprilisban kerül sor. A pollen kicsírázik, a pollentömlő belenő a magkezdemény szöveteibe. A női gametofiton augusztusra fejlődik ki. Először 2 hónapon át szabad magosztódás zajlik a makrospóraban, kb. 8000 sejt létrejötte után kezdődik a sejtesedés. A női gametofiton mikropylaris pólusán legtöbbször két archegonium fejlődik, felettük kialakul az archegoniális kamra. Megtermékenyítés előtt szétesnek a nyaki- és a hasi csatornasejtek. Mire a pollentömlő az archegoniális kamrához ér, a generatív sejt kettéosztódik egy nyélsejtre (steril sejt) és egy testi sejtire (spermatogén sejt). A testi sejt csak közvetlenül a megtermékenyítés előtt osztódik két spermiumra. A spermiumok aktívan mozognak az archegoniális kamra folyadékában. Az érett petesejtek kitéremkednek az archegonium nyakán keresztül, és a spermiumokkal való egyesülés után visszahúzódnak eredeti helyzetükbe. A megtermékenyítésre augusztus és október táján kerül sor, gyakran azután, hogy a magkezdemények már lehullottak a fáról.

A zigóta szabad magosztódással kb. 256 sejtes proembrióhoz létre. Az embrió sejtesedik, apikális része átnő az archegonium alapján, és elkezd felemészteni a női gametofiton steril szövetét. Magkezdeményenként két embrió is fejlődésnek indulhat, de magonként végül csak egy fejlődik ki. Az embrióon megjelenik a gyököcske, kialakul a hipokotil és a két sziklelevél, a hajtáscsúcson pedig öt lomblevelkezdemény formálódik. Az embriófejlődéssel párhuzamosan az integumentum három jól elkülönülő rétegre differenciálódik. A legkülső húsos réteg zöldes-lilás színű lesz, a középső réteg csonthéjjá alakul, a legbelső pedig papírszerű lesz. A húsos rétegnek jellegzetes, kellemetlen szaga lesz. A *Ginkgo* magja hipogeikus csírázása, ez azt jelenti, hogy a sziklevelek a maghéjon belül a talajban maradnak.

6.3.3. Fenyőfélék

Morfológiájukat a *Pinus* nemzetségen mutatjuk be. A fenyőfélék fatermetű növények, általában örökzöldek. Növekedésük periodikus, télen rügypikkelyek borítják a hajtáscsúcsok levélkezdeményeit. Kétféle hajtásuk és kétféle levelük van. A hosszúhajtásokon és a tűleveleket hordozó törpehajtások alapján pikkelyleveleket, a törpehajtások csúcsán tűleveleket találunk. Fotoszintézisre csak a tűlevelek képesek. A tűlevelek fajtól függően egytől nyolcig terjedő számban vannak jelen egy törpehajtáson. A törpehajtások korlátozott növekedésűek. A tűlevelek 2-14 évig maradhatnak a növényen és a törpehajtással egyben hullanak le. Mivel a levelek nem egyszerre hullanak, a fa mindig lombos marad. Habár a tűlevelek makrofillumok, általában egy elágazás nélküli levélerük van. A tűlevelek feltűnő szárazságtűrésre utaló morfológiával rendelkeznek. Kutikulájuk vastag, az epidermisz alatt 1-2 sejtsornyi vastagodott falú hipodermisz van. A sztómák a bőrszövet szintje alá süllyednek. A mezofillum tömör, nagyon kevés légtérrel. A mezofillum sejtjei jellegzetes karéjos sejtek, a karéjok felszíne közelében nagy számú kloroplasztiszt tartalmaznak. A levélben gyantajáratok húzódnak. A levéleret egy jól fejlett endodermisz határolja, benne általában két kollaterális nyílt szállítónyaláb van. A nyalábokat az ún. transzfúziós szövet határolja. Ebben a szövetben transzfer sejteket, raktározó sejteket és csersavtartó sejteket találunk. A levél középső részén húzódó endodermisszel határolt egységet egy másodlagosan redukált központi hengernek fogjuk fel.

A hajtás csúcsmerisztémája tavasszal és nyáron aktív. A prokambium különálló nyalábokat hoz létre, vagyis eusztéle alakul ki. A nyalábok parenchimás bélszövetet vesznek körül, a központi henger szélén periciklus van. A fiatal hajtások kortexe zöld és asszimilál, a szárat kezdetben epidermisz borítja. A vaszkuláris kambium hamar kialakul, és a másodlagos vastagodás következtében egy egyszerű felépítésű, homogén szerkezetű fatest alakul ki. A fatestet a fenyőkben szinte kizárólag tracheidák alkotják, rajtuk a radiális falakon egy sorban vermes gödörkék vannak. A bélsugarak nagyon egyszerűek, általában egy sejt sor vastagságúak. A kambium periodikus működése miatt a fatestben évyűrűk alakulnak ki. A hánccselemek folyamatosan nyomódnak össze a felszín felé tolódva, csak a kambium közvetlen közelében lévő rétegei működnek. A kortex külső részén fellogén vagy parakambium alakul ki, ez másodlagos bőrszövetet, peridermát hoz létre. Az idősebb szárok peridermája sávokban belemélyed a kifelé tolódó másodlagos hánccba, így a fa kérge, vagyis a harmadlagos bőrszövet (rhitidoma) másodlagos hánccs és periderma rétegek váltakozásával alakul ki. Gyantajáratok a szár kortexében és a gyökerekben is előfordulnak. A fenyők gyökere lehet diarch, triarch vagy tetrarch. A központi hengert vékony periciklus és fejlett endodermisz veszi körül. A kortexe vastag, epidermiszén gyökérszőrök alakulnak ki. A fenyők gyökérszőrös zónája rendkívül rövid, és a gyökérzet fiatal zónája gyakran mikorrhizált. A gyökerek másodlagos vastagodása erőteljes fásodással jár míg végül az idősebb ágakéhoz hasonló struktúra alakul ki bennük.

A fenyők mikro- és makrosporangiumai külön strobilusban csoportosulnak, de egy egyeden jelennek meg, tehát a fenyők egylakiak. A mikrostrombiluszok a csúcsrügök alapja körül körben alakulnak ki, és már télen láthatóvá válnak, de tavaszig rügypikkelyek borítják. A mikrostrombilusz egyszerű felépítésű, egyetlen tengelyből és a rajta spirálisan eredő mikrosporofillumokból/porzólevelekből áll. A porzólevelek fonákán két hosszúkás mikrosporangium van. A mikrosporangiumfal négy rétegű, ezen belül jól fejlett tapétumot találunk. Az érett mikrosporangium egy hosszanti, vékony falú sejtekből álló sáv mentén hasad fel. A mikrosporociták a hím virágok színesedése és megnyúlása után, március-áprilisban hozzák létre meiózissal a mikrospórát. A mikrospórák fejlődésük során kétrétegű sejtfalat növesztenek. A két sejtfalréteg a spóra két részén elválik egymástól és két légszak alakul ki. A makrostrombiluszok vagy tobozok a fiatal hajtások csúcsán, rövid oldalágakon jönnek létre. Kezdetben nagyon lágyak és feltűnő liláspiros színűek, csak a megporzást követően kezdenek fásodni. A toboz a mikrostrombilusznál bonyolultabb felépítésű. Itt ugyanis murvalevelek hordozzák a sporofillumokat, vagyis makrosporofillum nem közvetlenül a strobilus tengelyén, hanem támasztólevél tövében ered. A tobozpikkely ezek szerint nem csupán egy sporofillum, hanem egy nőivarú virág, tehát a fenyők toboza egy fürtös virágzat, míg a porzóleveles strobilus csupán egy darab virág. Egy tobozpikkelyen két darab makrosporangium azaz magkezdemény van. A magkezdemény alapjánál ered az integumentum, ami a magkezdemény csúcsán túlnöve mikropiláris csatornát alkot. A nucelluszban egy darab makrosporocita differenciálódik, ami megnagyobbodik és meiózissal egy lineáris tetrádot hoz létre. A négy utódsejtből csak a kalazális oldali marad meg, ez felszívja a többi maradványait. Eközben a mikrospóra is fejlődik és kiszóródás előtt kialakul benne a két protallialis sejt, a generatív sejt és a tömlősejt. A két protallialis sejt viszonylag korán degenerálódik, de a fenyőpollen ilyen négymagvas állapotban szóródik ki. A fenyőpollen a légszakoknak köszönhetően nagy távolságokra juthat el a szél segítségével. A megporzás idejére a tobozpikkelyek eltávolodnak egymástól és a pollenszemek behullanak közéjük. A mikropiláris csatorna sejtjei és az integumentum csúcsának külső része ragacsos, ezért a pollenszemek megtapadnak rajta. A integumentum egy pollinációs cseppet választ ki a mikropiláris csatorna száján keresztül és azok a pollenszemek, amik érintkeznek ezzel a cseppel, behúzódnak a pollenkamrába a csepp beszáradásával. Amint a pollenszemek érintkeznek a nucellusz csúcsi

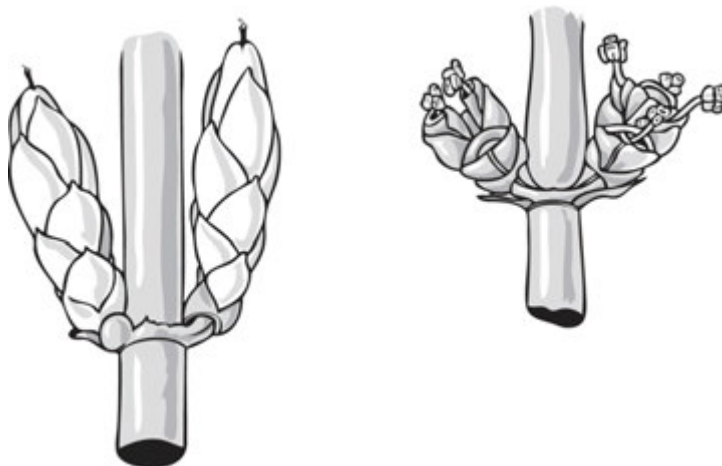
sejtjeivel, a mikropiláris csatorna megduzzad és bezáródik. A pollenszemek kicsíráznak és egy hausztorialis pollentömlőt hajtanak. Ekkorra a tobozpikkelyek is magvastagítják a csúcsi részeit, így a pikkelyek is összezáródnak és így is maradnak a magok megéréséig. A makrospóra körül kialakul egy tapétumszerű, szivacsos szövet, a makrospóra pedig szabad magosztódásba kezd, ami kb. 6 hónapig tart. A következő év májusában, vagyis 13 hónappal a megporzás után a női gametofiton megsejtesedik, és a mikropiláris részén néhány sejt archegoniális iniciális lesz. Belőlük alakulnak ki az archegoniumok. Mindegyik iniciális kettéosztódik, létrejön belőlük egy nyaki iniciális és egy központi sejt. Az előbbiből lesz az archegonium rövid nyaka, a központi sejt júniusban kettéosztódik és létrehozza a hasi csatornasejtet és a petesejtet. A hasi csatornasejt általában azonnal degenerálódik és a petesejt ezzel kész a megtermékenyítésre. A hím gametofitonban a generatív sejt még áprilisban kettéosztódott és létrehozta a nyélsejtet és testi sejtet. Egy évvel a megporzás után az elágazó pollentömlő eléri a fejlődő női gametofiton csúcsát. Ekkor a testi sejt két spermasejtre osztódik, és a pollentömlő nyélsejtjének citoplazmája a benne lévő két spermasejttel együtt beleürül a petesejtbe. Az egyik spermasejt magja egyesül a petesejt magjával, a másik sejtmagja szétesik a petesejt citoplazmájában. Mindegyik archegoniumban megindulhat az embriófejlődés, de magkezdeményenként általában csak egy marad meg. A zigóta első szabad magosztódásaiban négy sejtmag jön létre. Ezek a zigóta kalazális oldalára vándorolnak és négy sejtszloppá osztódnak, ezek mindegyike egy-egy proembrióként működhet tovább. Az archegoniumonként több embrió fejlődését poliembriónának nevezzük. *In vitro* körülmények között mind a négy proembrió képes kifejlődni, de a természetben egy magkezdeményben a sok proembrióból végül csak egy szokott csíranövényre fejlődni. A szuszpenzorok által a kalaza felé nyomódó embriók körül a női gametofiton elfolyósodik és anyagai a fejlődő embriókba kerülnek át. A négy embrió közül a leggyorsabb fejlődésű a másik három degenerálódó embrió anyagain is felveszi. Az embriónak kialakul a mikropyle felé eső gyököcskéje. Az embrionális hajtástengely közepén általában 8 túszerű sziklelevél alakul ki. Az embrió nyugalmi állapotba kerül, és ekkorra az integumentumból kialakulnak a maghéj rétegei. Ha megérték a magok, az eddigre megfásodott toboz pikkelyei kiszáradás vagy pl. tűz hatására visszagömbülve eltávolodnak egymástól, és a sok fenyőfajban szárnyas magok kiszóródnak. A magok epigeikus csírázásúak, a sziklevelek hosszú ideig fotoszintetizálnak.

6.3.4. Gnetumfélék

Ephedra

Az Csikófark nemzetség kb. 40 fajt számlál. Mindegyikük rendkívül száraz élőhelyen előforduló alacsony cserje vagy kuszónövény. Egy fajuk 3 m magas bokrosan elágazó fa is lehet. A fiatal növények felületes szemlélés alapján zsurlókra emlékeztetnek. Leveleik rendkívül kicsik, pikkelyszerűek és nincs hosszútávú szerepük a fotoszintézisben. A levelek nóduszonként hármásával alkotnak örvöt. A levelekben 2-3 párhuzamos, elágazás nélküli levélér fut. Az oldalágak általában örvökben erednek. A zöld hajtások egy része a szárazabb időszakokban lehullik a növényről. A fiatal ágak zöldek és fotoszintetizálnak, az idősebb részek fásodnak és nagyon lassan vastagodnak másodlagosan. A kuszó fajok indáinak nóduszain hajtáseredetű gyökerek fejlődnek. A hajtás belsejében viszonylag nagy átmérőjű parenchimas belsejében van, ezt veszik körül a szállítónyalábok. A kortextben körben asszimiláló alapszövetből és szklerenchimából álló kötegek váltogatják egymást, a szár ennek megfelelően bordázott. A bordák oldalain találjuk a sztómákat. Az elsődleges faelemek klasszikus tracheidák. A másodlagos vastagodás során létrejött fatestben a tracheidák végfalain pórusok vannak, így hosszan összefüggő edények alakulnak ki. A Csikófark tracheidáin minden oldalon előfordulnak a vermes gödörkék. A gyökerekben diarch sztélé van.

A nemzetségen belül vannak egylaki és kétlaki fajok is, de egy strobilus feltétlenül egyivarú. A mikrosporofillumokból álló strobilus rövid, gömbölyded, míg a termős strobilus hosszúkas és hegyes csúcsú. A porzós strobilus összetett, van egy tengelye amin hét pár keresztben átellenes murvalevél ered. A murvalevelek tövén steril nyélen ülő mikrosporangiumok vannak. A Csikófarkfélék mikrosporangiumai többesével összeszőnődnek, és közösen alakítják ki a steril nyelet és az 5 db. kétkamrás mikrosporangiumot. Pollenszóráskor a nyél megnyúlik és kitolja a mikrosporangiumokat a murvalevek közül. A mikrosporangiumfal kétrétegű, az üreget fejlett tapétum béleli, ezen belül találjuk a sporogén szövetet. A sporogenezis ideje alatt a tapétum sejtjei binukleátusak. Az érett mikrosporangium falát már csak egy bőrszövet alkotja, mert a belső rétegek ekkorra degenerálódnak. A mikrosporangogenezis hosszan elhúzódó folyamat és egy strobiluszon belül nem egyszerre megy végbe a mikrosporangiumokban. A nőivarú strobilus 4-7 pár keresztben átellenes murvalevből áll. A murvalevélpárok közül csak a legfelső pár tövében alakul ki rövid nyélen ülő magkezdemény. Néha kettő, néha csak egy magkezdemény marad meg egy strobiluszonban. A magkezdeményt kettős burok veszi körül, ebből a belső réteg a valódi integumentum, aminek a csúcsi része csőszzerű nyúlványt alkot. A belső integumentum zöld színű és fotoszintetizál.



***Ephedra* női- és hím strobilusai**

A női gametofiton szabad magosztódással fejlődik és benne 500-1000 sejtmag képződik. A mikropiláris oldalon két vagy három archegonium szerveződik. Ezek nyaka kb. 40 sejtől álló rendkívül masszív képződmény. A hasi csatornasejt és a petesejt nem válik el citokinézissel. A gametofiton kalazális oldala denz plazmájú és keményítőt halmoz fel, a mikropiláris pólus erősen vakuolizált. A magkezdemény érése során egy mély pollenkamra alakul ki, ami egyedülálló módon eléri az archegoniumokat is. A mikropiláris cső pollinációs cseppet választ ki. A mikrospóra első osztódásával létrejön egy protallialis sejt és egy nagyobb sejt. A nagyobb sejt létrehoz egy második protallialis sejtet és egy másikat, ami generatív és tömlősejtre osztódik. Úgy tűnik, fajtól függ, hogy a generatív sejt ezután létrehoz-e nyélsejtet és testi sejtet, vagy pedig direkt módon osztódik két spermasejtre. A megporzás szél segítségével történik, a pollenszemek a pollinációs cseppel húzódnak be a pollenkamrába. A pollenkamrán belül a pollenszem protoplazmája kikerül a pollenszem falából és azonnal létrejön benne a két spermasejt. A Csikófarkfélék megporzása és megtermékenyítése között rendkívül rövid idő, kb. 10 óra telik el. A pollentömlő végig az archegonium nyakán belül és belenő a petesejt csúcsi részébe. A petesejtbe bekerülnek a pollentömlő sejtmagjai, ezek közül az egyik spermasejt magja egyesül a petesejtével, a többi hím gametofitikus sejtmag a hasi csatornasejt közelében, az archegonium csúcsa közelébe marad. A másik spermasejt magja egyesülhet a hasi csatornasejtével. A folyamat így erősen emlékeztet a kettős megtermékenyítésre, de valójában nem sok köze van ahhoz.

A zigóta fejlődése szabad magosztódással kezdődik, a sejtmagok közül a kalazális póluson lévők proembriókat alakítanak ki. A proembriók mindegyike kialakíthat embriót, de ezek fejlődése nem azonos sebességű. A fejlődő embriók a szuszpenzor segítségével nyomódnak bele a női gametofiton szövetébe. Az embriók közül végül az az egy marad meg, amelyik legmélyebbre nyomódik a kalaza felé, így az érett mag csak egy kifejlett embriót tartalmaz. Az érett embrió nyugalmi állapotba kerül, a magnak eddigre kemény belső maghéja és ezen kívül feltűnő színű, húsos burka lesz. A mag epigeikus csírázása, és két fotoszintetizáló sziklevele van.

Gnetum

A Gnetum nemzetség kb. 30 fajt számlál, elterjedési területükön gyakran haszonnövények. A Gnetum gnemon egy kb. 10 m magasságot elérő fa. A fiatal leveles hajtásait fogyasztják, kérge rostalapanyag. A farész szállítóelemei igen fejlettek, a vízszállító elemek végfalain nagy perforáció van, így hosszú edények alakulnak ki. A levelek hálózatos erezetűek, de ez a hálózat villás elágazásokból alakul ki. A Gnetumok kétlakiak. A mikrosporofillumok hosszú tengelyen, murvalevelek hónaljában örvösen erednek, több szintben. Egy örvben 25-30 sporofillum van, mikrosporofillumonként 2-4 mikrosporangium alakul ki. A mikropórából kialakuló gametofiton, azaz pollenszem egy protallialis sejtől, generatív sejtől és tömlősejtől áll. A makrosporangiumnak három burka van, a legbelső az integumentum. Az integumentum csúcsa itt is mikropiláris csövet alkot. A külső és középső burok vastag, epidermiszn sztomák vannak. Egy magkezdeményben 8-10 makrosporocita differenciálódik, de leggyakrabban csak egy női gametofiton alakul ki. A makrosporocita négy utódsejtje nem válik el egymástól és mind a négy megmarad, vagyis a női gametofiton négy makrospóra közös terméke. A megporzás akkor történik, amikor a női gametofiton még csak a kalazális felén sejtesedik. A női gametofiton csúcsi része először 8-sejtes csoportokban sejtesedik, ezek a csoportok funkcionálnak differenciálatlan archegoniumokként, és a csoportok egy-két sejtje pedig a petesejt. Miközben a pollentömlő a női gametofiton csúcsa felé növekszik a nucelluszban, a generatív sejt

két spermasejtté osztódik, és mindegyik archegoniális sejtcsoport mindegyik petesejtje megtermékenyülhet. A Gnetumok embriogenezeise nagyon változatos, de közös bennük a poliembrionia jelensége és a szuszpenzor megléte is. Az érett magok minden esetben egyetlen kifejlett embriót tartalmaznak, és a magok gyakran az embriófejlődés lezárta előtt lehullanak. A magok nagyméretűek, húsosak és pirosak.



Gnetum porzós strobilusza, a női strobilusza ill. a benne örvöket alkotó magkezdemények

Welwitschia

A Welwitschia egy rendkívüli felépítésű növény. Megvastagodott, húsos, enyhén fásodó, fordított kúp alakú szára van, ami akár 1,5 m átmérőjű is lehet és mélyen lenyúlik a talajba mint egy főgyökér. A kifejlett növényeknek két széles, szalagszerű, az alapjukon működő merisztémák miatt a növény egész élete során folyamatosan növekedő, a végein folyamatosan elhaló levelük van. A fertilis hajtások a levelek hónaljában fejlődnek. A Welwitschia kétlaki és összetett strobiluszaik vannak. Az érett női gametofitonok bizonyos szerzők szerint csak egy makrospórából fejlődnek, itt is szabad sejtmagvúak, és nem szerveződnek bennük archegoniumok. Más szerzők szerint a gametofiton a négy makrospóra közösen hozza létre. A gametofiton a megtermékenyítéskor már celluláris. A petesejtek csőszerű nyúlványt növesztenek a mikropile felé, ezek a nyúlványok egyesülnek a beérkező pollentömlővel. A megtermékenyítés is ezekben az egyesült tömlőkben történik.

7. fejezet - Zárvatermők szaporodása

(Kristóf Zoltán, Vági Pál)

7.1. A virág

A zárvatermők mind virágos növények. Habár látszólag végtelen számú különböző virágstruktúra fordul elő a körükben, valójában minden virág szerkezete ugyanazon a nagyon alapvető elven épül fel. A virág egy korlátolt növekedésű reproductív hajtás, aminek van egy tengelye, és ezen a tengelyen négyféle függelék eredhet. Mivel a virágok a tengelyükön mindenképpen tartalmaznak legalább egyféle sporofillumot, ezért a virág a zárvatermők strobiluszaként fogható fel. A virágok lehetnek csoportokban vagy magányosan. A csoportban álló virágok virágzatot (inflorescentia) alkotnak. Egy különálló virág „nyelét” kocsánynak (pedunculus) nevezzük. A virág tengelyének csúcsi része a vacok (torus vagy receptaculum). A virág közepén találjuk a zárvatermők makrosporofillumait (carpellum) vagy az azokból pl. összenövésével kialakult termőt (pistillum). Mivel a makrosporofillumok vagy termőlevelek a fejlődésük során bezáródnak, ezt a növénycsoportot zárvatermőknek hívjuk. A termőtáj körül találjuk a mikrosporofillumokból kialakuló porzókat (stamen). A porzók általában hosszú tengellyel (filamentum), porzószállal rendelkeznek, ennek csúcsán találjuk a 4 db. mikrosporangium összenövéséből származó portokot (anthera). A portok két egymással nagyjából szimmetrikus portokfélből (theca) áll, ezeket egy szállítónyalábot tartalmazó steril szövetből álló zóna, a connectivum köti össze. Mindegyik portokfélben két db. pollenzsák (loculamentum) van. A portok fala egy epidermiszből, egy endotéciumból, néhány parenchimatikus köztes rétegből és tapétumból áll. A pollenzsák üregében a sporogén szövetet találjuk. Sok zárvatermő virágában találunk steril leveleket is, ezek a virágtakaró levelek. Ha kétféle virágtakaró levél van (heterochlamideus), akkor szirom (petallum) és csészelevelekről (sepallum) beszélünk, ha a virágtakarólevelek egyformák, vagyis a virágtakaró egynemű (homochlamideus), akkor lepellevéllel (tepallum) van dolgunk. A sziromlevelek összessége a sziromtáj (corolla), a csészelevelek alkotják a csészét (kalyx), a lepellevéllel alkotják a lepelkört (perigonium). Sok virágban nincsenek jelen a virágtakaró levelek, és az is előfordul, hogy bár megvannak, redukáltak, nem látványosak vagy teljesen levélszerűek, zöldek. Teljes virágról akkor beszélünk, ha a fenti struktúrák mind megvannak benne. A csészelevelek a legkevésbé módosult virágalkotók, alapvető szerkezetüket és ereztüket tekintve gyakran ugyanolyanok, mint az adott növény lomblevelei. A virágalkotók egymáshoz képest a vacok különböző szintjein eredhetnek. Ha a virágtakaró levelek a termőlevelek szintje alatt erednek, akkor a magház felsőállású (hypogyn virág). Ha a vacok csészeszerűen kiszélesedik és felhajlik, és ezért a virágtakaró levelek a magházzal egy szintben erednek, akkor a magház középpallású (perigyn virág). Ha a virágtakarólevelek alapja és a magház fala összenő, vagyis a magház a takarólevelek eredési szintje alatt van, akkor a magház alsóállású (epigyn virág). A termőlevelek alkotta termő megnagyobbodott, gyakran üreges alapi része a magház (ovarium). A termő csúcsán, a bibeszálon (stylus) találjuk a pollenszemek fogadására alkalmas receptív felszínt, a bibét (stigma). A bibe lehet egyszerű vagy elágazó, lebenyes. A termőt alkothatja egyetlen termőlevél, ekkor a termőtáj monocarp. A termőtáj állhat több (polycarp), egymással nem összenövő termőlevélből, ekkor beszélünk apocarp termőtájról. Ha a termőt több termőlevél összenöve alkotja, és a termő annyi üregű ahány termőlevél összenövéséből jött létre, akkor syncarp. Ha az összenőtt termőlevelek üregei valamiért egybenyílnak, vagy ki sem alakulnak a válaszfalak, vagy csak részlegesek, akkor a termő paracarp. A termőlevelek makrosporangiumokat hordozó felülete a magléc vagy placenta. Ha a magház falán erednek a magkezdemények (ovulum), akkor parietális placentációról beszélünk. Ha a syncarp termő központi tengelyén erednek a magkezdemények, akkor a placentáció axiális. Ha a magházban nincsenek válaszfalak és központi tengely, és a magkezdemények a magház középső alsó részén erednek, akkor a placentáció centrális. A zárvatermők makrosporangiuma a magkezdemény. A placentához a köldökszínóron (funiculus) keresztül kapcsolódik. A magkezdemények alaktól függően többfélék lehetnek. Ha a magkezdemény mikropilége és a funiculus egy tengelybe esik, azaz a magkezdemény egyenes, akkor orthotrop magkezdeményről beszélünk. Ha a funiculus egyik oldala a fejlődés közben jelentősen gyorsabban növekedik és emiatt a megkezdemény csúcsát visszafordítja a placenta felé, azaz ha a mikropile a placenta felé néz, akkor a magkezdemény anatrof. Ha a magkezdemény teste jelentősen meggyöngyösödik, és a mikropile emiatt kerül a placenta közelébe, akkor a magkezdemény amphitrop. Ha a funiculus a magkezdemény oldalánál kapcsolódik, és az ovulum hossztengelye nagyjából párhuzamos a placentáéval, akkor a magkezdemény campylotrop. A zárvatermők magkezdeményeit általában kétrétegű, ritkábban egyrétegű integumentum borítja.

7.2. Mikrosporogenezis mikrogametogenezis

A portok sporogén sejtjei a meiózist megelőzően kallóz sejtfallal veszik körül magukat. A meiózis termékei általában klasszikus, tetraéder alakú mikrospóratetrádok. A mikrospórák egy darabig a közös kallózburokban maradnak ilyen tetrád formában. Vannak fajok, ahol a mikrospórák véglegesen megmaradnak ebben a tetrád formában. A mikrospórák külső falának (exine) kialakulása még a tetrádon belül megindul. Az exine anyaga sporopollenin, ami nem a mikrospórák, hanem az őket körülvevő tapetum sejtjeinek terméke. Az exine kialakulásával párhuzamosan a mikrospórák kikerülnek a közös kallózburokból. A mikrospórák az exinén belül kialakítják az intine rétegeit. Az intine kizárólag a mikrospóra saját terméke, anyagát tekintve pektocellulóz sejtfa. Az exinének változatos, fajra jellemző struktúrája van. Ez a külső mintázat a mikrospórára kívülről rakódik rá, a sejtfallvastagodás centripetális. A mikrospórák kezdetben egymagvasak, citoplazmájuk homogén, kis vakuolumokkal. Az egymagvas mikrospórák vakuolizálódnak, a citoplazma aszimmetrikussá válik, és emiatt az első pollenmitózis egy inekvális sejtosztódás lesz. Ennek eredményeként jön létre a kisebb méretű, gyakran orsó alakú generatív sejt, és a nagyobb méretű vakuolumos vegetatív- vagy tömlősejt. A vegetatív sejtbe endocitózissal kerül be a generatív sejt, és ettől kezdve annak citoplazmájában, a spórafaltól függetlenül figyelhető meg. A generatív sejtnek valószínűleg van egy vékony, saját sejtfa is. A mikrospóra első osztódásától kezdve beszélünk pollenszemről. A zárvertermők egy részében a pollenszem ilyen kétmagvas (binukleátus) állapotában szóródik ki a portokból. A többi zárvertermőnél még a portokban bekövetkezik a második pollenmitózis. Ekkor a generatív sejt két spermasejtre osztódik, amelyek a generatív sejthez hasonlóan a vegetatív sejt citoplazmájában foglalnak helyet. A két spermasejt nem függetlenedik sem egymástól, sem a vegetatív sejt magjától, hárman együtt alkotják az ún. male germ unit-ot. Ebben a hármas egységben a sejtmagok sorrendje meghatározott, és ennek a sorrendnek fontos jelentősége van a kettős megtermékenyítés szabályozásában. Azokban a fajokban, ahol a pollenszem binukleátus állapotban szóródik ki, a generatív sejt a bibeszálon belül növekedő pollentömlőben osztódik ketté, de végeredményben mindenképpen két spermasejtet tartalmazó pollentömlők érik el a női gametofiton petekészülékét. Ahol a pollenszem háromsejtes állapotban szóródik ki, ott trinukleátus pollenről beszélünk.

7.3. Makrosporogenezis, makrogametogenezis

A magkezdeményekben egy sejt a nucelluszon belül makrosporocitává differenciálódik, és lineáris makrospóratetrádot hoz létre. Ezek a makrospórák nem feltétlenül válnak el egymástól citokinézissel, és nem is feltétlenül marad meg mind a négy spóra. Attól függően, hogy végül egy, kettő vagy négy makrospóra közösen alakít ki egy női gametofitont, beszélhetünk monospóras, bispóras vagy tetraspóras embriózsákfejlődésről. A zárvertermők kifejllett női gametofitonja általában 7 sejtből áll. A monospóras fejlődési út esetén a megmaradó kalazális makrospóra magja három mitózissal 8 egyforma sejtmagot hoz létre. Ezek a sejtmagok a makrospóra falán belül a megfelelő helyre vándorolnak és a női gametofiton cellularizálódik. A mikropiláris póluson alakul ki a petekészülék, ami a petesejtből és a két szinergidából áll. A kalazális póluson három antipodális sejt formálódik, ezeknek később a fejlődő embriózsák és a fejlődő embrió táplálásában lesz szerepük. A makrospóra közepe táján két sejtmag részlegesen egyesül. Az így kapott nagyméretű, két haploid maggal rendelkező sejt a központi sejt, ennek megtermékenyítésével indul majd fejlődésnek a szekunder endospermium. Az előbb vázolt embriózsákfejlődési úton jön létre az ún. Polygonum típusú embriózsák.

7.4. Megporzás

A portokban kifejlődött pollenszemeknek el kell jutni a megfelelő bibére. A megporzás történhet széllel, állatok – főként rovarok – segítségével, és vízzel. A megporzás során biztosítani kell, hogy a pollen nagy valószínűséggel egy ugyanazon faj másik egyedének bibéjére jusson. Ezért az alacsony fajdiverzitású ökoszisztémákban a nem specifikus – széllel, vagy vízzel történő – szállítás eredményes lehet, de azon fajok esetében, melyek kis egyedszámban találhatók egy területen, az állatok által végzett beporzás hatékonyabb módszer. Különösen a trópusokon gyakori, hogy a beporzó és a növény között a hosszas koevolúció eredményeként, egy olyan szoros kölcsönhatás alakult ki, melyben mindkét faj léte a másiktól függ. A fajfüggő beporzók specializációja biztosítja, hogy az egyik virágról, egy fajtárs virághoz szállítsák a virágport. Különösen az orchideák között találunk ilyen, egymásrautaltságon alapuló beporzási módokat. A mi égövünk alatt mind a szél, mind a rovarmegporzás megtalálható, és bár a virágok egy része alkalmazkodott egy-egy rovarfaj által végzett beporzáshoz a specializáció nem olyan mértékű, mint például a trópusi esőerdőkben. A rovarmegporzás főszereplői, a méhek, bár többféle virágot is látogatnak, egy területen, egy adott időben preferálnak egy-egy növényfajt. Ez a viselkedés biztosítja,

hogy a méhek egy virágról a virágport egy másik ugyanolyan virágra szállítsák. Ebben a virágok is aktívan részt vesznek, hiszen nyílásuk, nektártermelésük nem folyamatos, így irányítva a megporzó rovarokat. Természetesen nálunk is vannak olyan növények melyek a speciális megporzás stratégiáját választották. Ilyen például a poszméh bangó, mely nőtény poszméhet utánzó virága a szex ígéretével biztosítja a hím poszméhek látogatását, vagy a kapotnyak, amely csigáknak kínálja fel virágait. A virágok szerkezete, a csalogatóanyagok milyensége határozza meg a beporzót. A virágok igyekeznek úgy elhelyezni a porzót és a bibét, hogy a beporzás minél biztonságosabb legyen. A felajánlott ellenszolgáltatás legtöbbször maga a pollen, és/vagy nektár, de vannak virágok melyek védelmet, melegedőhelyet kínálnak vagy megpróbálják csalással rávenni a megporzót a virág meglátogatására. Természetesen a rovarok között is vannak olyanok, melyek a megporzás elvégzése nélkül akarnak nektárhoz jutni. A poszméhek például sokszor kirágyják a szűk, tölcseres, más beporzókra szakosodott virágok (pl. nadálytő) pártacsövénél, hogy nektárhoz jussanak. A virágok színe, formája, szerkezete a megporzáshoz történt alkalmazkodás eredménye.

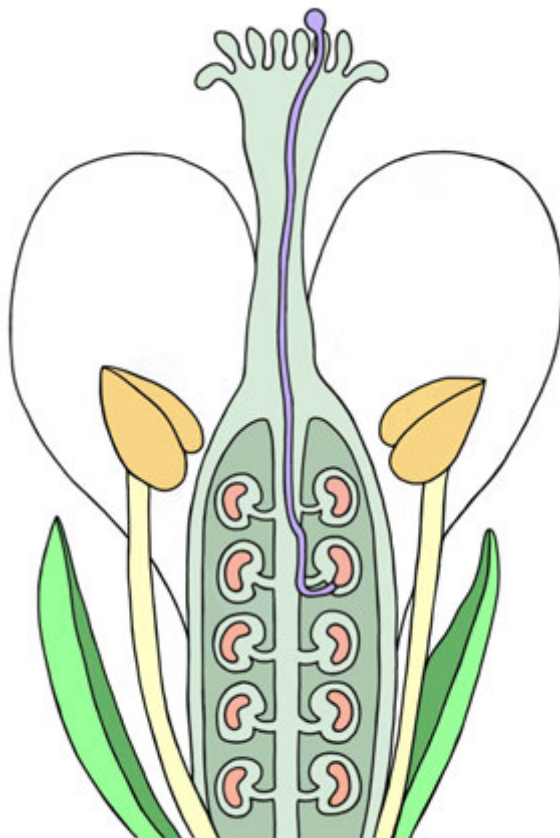
Megporzáskor a cél csak ritka esetben ugyanazon virág, vagy ugyanazon növény másik virágának bibéje. Az önbeporzás genetikailag nem előnyös, ezért a legtöbb növény különféle módokon védekezik ellene. Ilyen a pollen kiszóródás és a bibe fogadóképességének időbeni eltérése. A zárvertermő növényeknél a **proterandria** a gyakoribb, vagyis amikor a pollen korábban szóródik ki, mint a bibék beérnének. Ellentéte a **proterogynia**. Egy másik gyakori megoldás a **pollen inkompatibilitás**. Ekkor a saját pollen hiába kerül a bibére, ki sem csírázik, vagy pedig a pollentömlő korán elpusztul, így nem történik megtermékenyítés. Az előbbi két esetben a bibe ellenőrzi a pollen genetikai állományát a pollenfalra került tapétumpól származó fehérjék, vagy a pollentömlő fehérjéi alapján. Az ellenőrzésre szolgáló fehérjék egy *s* inkompatibilitási gén termékei. Ebből sokféle allél lehet egy fajon belül, de egyedenként általában csak egy anyai és egy apai eredetű. Mivel a pollenfalba a sporofitonhoz tartozó tapétum juttat fehérjéket, a bibén történő ellenőrzést **sporofitikus inkompatibilitásnak** nevezzük. Amennyiben az ellenőrzés a csírázó pollentömlőt érinti, **gametofitikus inkompatibilitásról** beszélünk. Mindkettőre igaz, hogy azonos *s* géntermékek esetén a megporzás eredménytelenül végződik. Előfordul, hogy a pollen és a bibefelszín többféle változatban fordul elő, és csak a megfelelők között jöhet létre kompatibilis megporzás. Ez a jelenség általában együtt jár a különböző hosszúságú porzósálak és bibeszál kialakulásával is. A rövid bibeszálú bibék csak a rövid porzósálú portokokból származó pollennel kompatibilisek, és fordítva. Ha a virágban kétféle portok-bibe szint található **distíliáról** beszélünk (pl. primulák), míg, ha három, akkor **tristíliáról** (Lythrum).

A bibe felszíne alapján megkülönböztetünk **nedves és száraz bibéket**. A nedves bibék felszínére a bibe ragacsos, cukortartalmú folyadékot választ ki, mely általában a kutikula felrepedése után árasztja el a bibe felszínét. A bibék alakja, a receptív felszín mérete, a bibepapillák hossza mind a megporzáshoz való alkalmazkodás eredménye. A szélporozta növények gyakran nagy felszínű ún. tollas bibékkel biztosítják, hogy a levegőben szálló pollenszemek minél nagyobb eséllyel tapadhassanak meg rajtuk. A megporzás eredményességéhez nem elegendő egyetlen pollenszem még azon fajok esetében sem, ahol a termőben csak egyetlen magkezdemény fejlődik. A bibefelszínnek biztosítania kell a magkezdemények számánál jóval több pollenszem megtapadását. A pollenszemek, illetve a növekedő pollentömlők között bizonyos mértékű vetélkedés zajlik a megtermékenyítésért, ami a szelekció egyik forrása.

7.5. A pollentömlő növekedése

Az eredményes megporzás során a pollenszem és a bibefelszín között szoros kapcsolat jön létre, a pollenszem vizet és más anyagokat vesz fel a bibepapillától. A duzzadás következtében az eddig esetleg zárt pórus, vagy hasíték - ami a pollentömlő kilépési helye – szabaddá válik, és megindulhat a tömlőképzés. A pórus, vagy hasíték helyén az exine folyamatossága megszakad, és a vegetatív sejt növekedésével az intine kitüremkedik. Megindul a pollen csírázása, a pollentömlő növekedése. A vegetatív sejt a növekvő pollentömlőbe vándorol, elől a vegetatív sejt magja, mögötte a generatív sejt, vagy tricellulátus pollen esetén a két spermasejt halad. A pollentömlő behatol a bibébe, annak ún. **transzmissziós szövetébe**. A pollentömlő növekedése során a sejtközzötti térben, vagy a laza állagú sejtfalakban nő a magkezdemény irányába, de a sejtekbe sohasem hatol be. A pollentömlő a csúcsi részén növekszik, ahol intenzív vezikulaáramlás figyelhető meg a felszín irányába. A pollentömlő falának anyaga jelentős mértékben kallóz, ami egy 1-3 kötésű glükóz polimer. A növekedés anyag és energiaellátását a csírázás utáni szakaszban a bibeszál szövetei biztosítják. Amennyiben a **bibeszál csatornás típusú**, a pollentömlő a bibecsatornát bélelő epitél sejtek felszínén növekedve, az ottani kiválasztott anyagból táplálkozik. A **nem csatornás bibékben** a bibeszál középső részét alkotó transzmissziós szövet laza sejtfalaiban, vagy ha van, sejtközzötti terében halad előre, és a környező sejtek táplálják. A pollentömlő növekedésével nem tart lépést a vegetatív sejt növekedése, hanem az a csúcs irányába halad előre, és üres pollentömlőt hagy maga mögött. Ezt a kiüresedett pollentömlő

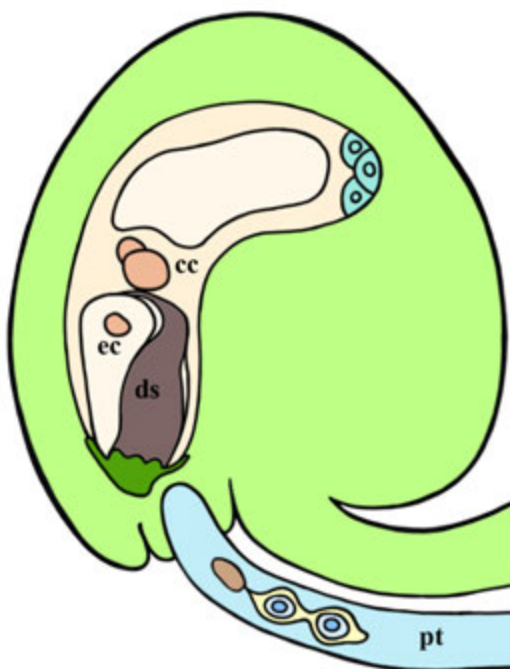
szakaszt a citoplazma időnként **kallóz harántfalakkal** lezárja. A pollentömlőnek néha igen nagy utat kell megtennie a bibeszálban (pl. kukorica esetén 20-30 cm-t). A bibeszál tövéhez az ún. bibeponthoz jutva belép a magházba, és a magház belső felszínén, vagy ha van, a központi tengelyen növekszik a magkezdemény felé. Míg a bibeszálban a pollentömlő irányítása elsősorban a megnyúlt sejtek sejtfalai által mechanikusan történik, a magkezdemények közelében kémiai szignálok veszik át az irányítást.



Pollentömlő növekedése

7.6. Megtermékenyítés

A megporzás hatására az embriózsákban jellegzetes átalakulások történnek. A központi sejt összekapcsolódott magjai a petesejt irányába vándorolnak, és a növények többségénél a két szinergida egyike degenerálódik. Ez a **degenerálódó szinergida** lesz az, amelyikbe a pollentömlő belenő. A szinergidából attraktáns anyagok szabadulnak ki, melyek a pollentömlőt irányítják. Ez a degenerálódó szinergida egy nyúlványt hoz létre, mely a petesejt kalazális vége, és a központi sejt közé ékelődik. A pollentömlő a szignálok hatására a **mikropilén** keresztül bejut a magkezdeménybe, majd a **filiform apparátuson** keresztül behatol a degenerálódott szinergidába. Itt a pollentömlő fala felnyílik, és tartalma a vegetatív maggal, és a két spermasejttel a szinergida citoplazmájába ömlik. A két spermasejt a szinergida által kialakított nyúlványon keresztül a petesejt és a központi sejt közötti területre vándorol, majd az egyik a petesejttel, a másik a központi sejttel olvad össze. Az összeolvadás során a spermasejt citoplazmája nem minden esetben kerül be teljes mértékben a petesejtbe. Ez az egyik forrása a citoplazmás gének anyai öröklődésének is.



Megtermékenyítés ec= petesejt, cc=központi sejt, ds=degenerálódó szinergida, pt= pollentömlő

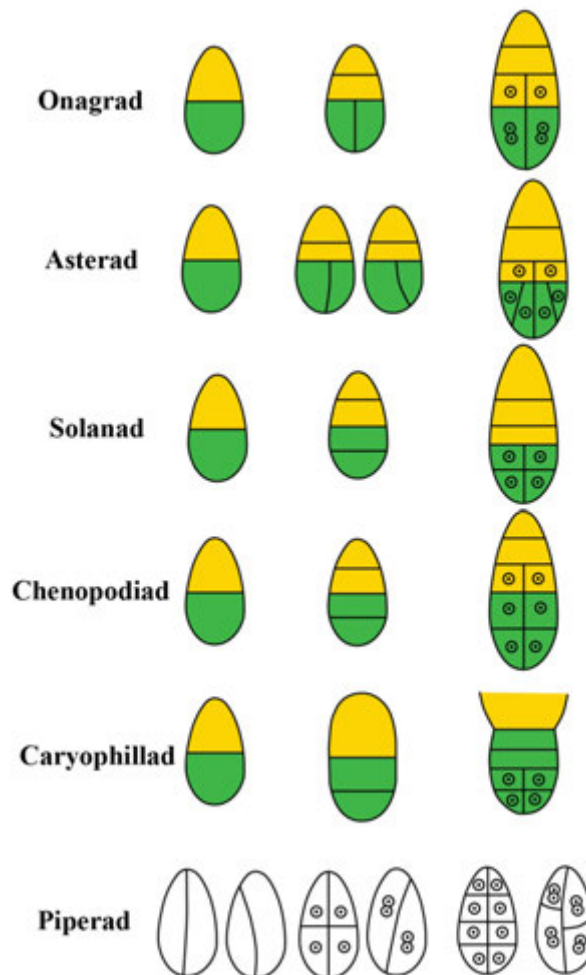
7.7. Embriófejlődés

A zigóta első osztódásakor a spermasejt és a petesejt kromoszómái összekeverednek, és közös magorsóval osztódva kialakul az új sporofiton nemzedék első két sejtje. Ez az osztódás a fajok döntő többségénél transzverzális fallal történik, vagyis egy mikropiláris és egy kalazális irányú sejt jön létre. Ezzel a lépéssel megkezdődik az embriogenezis, illetve annak korai szakasza a **proembrió** kialakulása. A zárvatermő növények embriófejlődése endoszkópos, a fejlődő embrió a magkezdemény belseje felé növekszik, vagyis a kalazális irányú sejtéből alakul ki a tényleges embrió. Ezt a sejtet **apikális sejtnek**, míg a másikat **bazális sejtnek** nevezzük. A két sejt további osztódásai, illetve a tényleges embrió kialakításában való részvétel szerint sokféle fejlődési típus különböztethető meg. A fejlődő proembrió a zárvatermőknél általában **tényleges embrióra** (embryo proper) és **szuszpenzorra** különül. Az egyik legismertebb embriófejlődési típusnál, mely a klasszikus példának számító pásztortáska, vagy a lúdfű (*Arabidopsis*) esetében játszódik le, az apikális sejt alakítja ki a tényleges embrió legnagyobb részét, míg a bazális sejt transzverzális osztódások révén egy sejtsort hoz létre, az ún. szuszpenzort. A szuszpenzor embrióhoz csatlakozó egy-két sejtje azonban az apikális sejtéből származó sejtekkel közösen részt vesz a gyökérpólus kialakításában. Ez a rész az ún. **hipofízis**. Az apikális sejt longitudinális és transzverzális falakkal történő osztódásokkal 2, 4, majd 8 sejt állapotba kerül. Ezek után periklinális fallal történő osztódás következik, így a proembrió 2 sejtrétegre különül (16 sejt). A külső sejtréteg, mint protoderma a bőrszövetet alakítja ki, a belső sejtréteg pedig további osztódásokkal a későbbi embrió testét. A bazális sejtéből kialakuló szuszpenzor a környező sejtekből tápanyagokat vesz fel, és ezt továbbítja a fejlődő proembriónak. Ebben a gömb stádiumú proembrióban még morfológiailag nem különíthetők el a későbbi szerveknek megfelelő sejtszövetek. További osztódásokkal a proembrió a kétszikűek esetében szív alakot vesz fel, mivel kezd kialakulni a két sziklevel kezdeménye. A sziklevelek között kialakul a hajtáscsúcs, majd a szuszpenzor sejtjeinek degenerálódásával, a hipofízis területén a gyökércsúcs. A további fejlődés legszembevetőbb jegye a sziklevelek megnyúlása (torpedó stádium), majd azok meggörbülése. A sejtszám további növekedésével kialakul az embrió, és az osztódások leállnak.



Pásztortáska embriófejlődése

Ez a sejtosztódási mintázat (Onagrad vagy Crucifer típus) csak egyike a növényi proembrió kialakulási típusainak. Az egyes típusok nem köthetők rendszertani csoportokhoz, a pásztortáska egy csoportba került a liliomokkal, szittyókkal, míg az asterad típusban fészkeseket, pázsitfűféléket is találhatunk. Nincs tehát egyszikű és kétszikű embriófejlődés.



Proembrió fejlődési típusok

7.8. Endospermium

A zárva-termő növények **kettős megtermékenyítése** során a központi sejt is megtermékenyül, így a különböző embriózsákfejlődési típusoknak megfelelően különböző ploidiaszintű sejt jön létre. A megtermékenyített központi

sejtből fejlődik ki a mag táplálószőve az **endospermium**. Az osztódások során a **nukleáris típus** esetén nem történik citokinézis, ezért egy sok magvú szincitium alakul ki, és a sejtesedés csak később következik be. A **celluláris típus** szabályos osztódásokkal jellemezhető. Az ún. **helobiális típus** esetén az első mitózis inekvális, és a kisebbik sejt nem osztódik tovább. A nagyobb sejt nukleáris típus szerint, kezdetben csak magosztódásokon megy keresztül.

Az endospermiumban tápanyagok halmozódnak fel a csírázáshoz. Ezek egy része energiaraktár (szénhidrátok, lipidek) más része a felépítéshez szükséges építőköveket szolgáltatja (fehérjék). Az endospermium nem minden növény esetében marad meg a mag kifejtett állapotáig, van ahol a **raktározó szövet** feladatát a **sziklevel** (bab, borsó) vagy a nucelluszából kifejlődő **perispermium** veszi át (bors, gránátalma, cukorrépa).

7.9. A mag

A mag az embrió kifejlődése, és a tartalék tápanyagok felhalmozását követően egy **kiszáradási folyamaton** megy keresztül és felkészül a **nyugalmi állapotra**. A kiszáradás okozta veszélyek csökkentésére számos fehérjét szintetizál, mint például hősokk fehérjéket, melyek a többi fehérje stabilizálását végzik, megakadályozva a kiszáradás okozta konformáció változást. A magok nyugalmi állapotba kerülnek, anyagcseréjük a minimumra csökken, és várják a kedvező körülményeket a csírázáshoz. A nyugalmi állapot fenntartása, illetve megszakadása külső (fény, hőmérséklet) és belső (hormonszint, oxigénkoncentráció) függvénye. A nyugalmi periódus után általában gyors hidratációval indul meg a magok felkészülése a csírázásra. Vannak olyan magvak is, melyek kiszáradás és nyugalmi szakasz nélkül azonnal csírázásra képesek. Ezek a nem kiszáradó (**rekalcitráns**) magok általában rövid életűek, szemben a kiszáradó (**orthodox**) magokkal.

A magvak csírázása jelentős fehérjeszintézissel, és tartalék tápanyaglebontással jár együtt. Az anyagcsere átállása illetve felépülése után megindul a magban levő embrió növekedése, a gyökér- és hajtáscsúcs merisztémáinak aktiválódása.

A mag tehát a magkezdeményből alakul ki, és kifejlődve nyugalmi állapotba kerül. Kívülről az integumentumokból alakult maghéj burkolja, lehet nucelluszából alakult raktározószőve (perispermium) vagy a megtermékenyített központi sejtől kialakuló endospermiuma. Magában hordozza az embriót, amely a nyugalmi periódust követően csírázásnak indul.

A mag, illetve magok a termésben alakulnak ki, mely a termőből, elsősorban annak magház részéből alakul. A termésfal három rétege a magház falának rétegeiből alakul. Az álmérsek képzésében a virág, vagy virágzat egyéb részei is részt vesznek (lásd morfológiai részt).

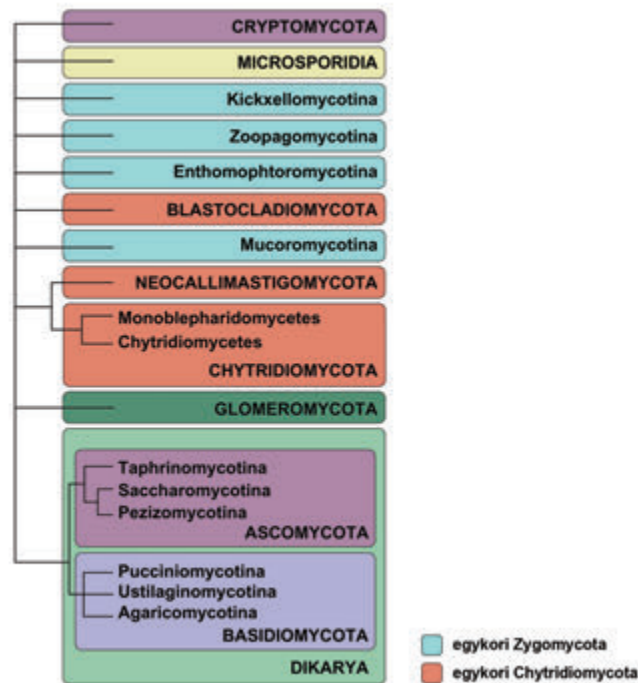
8. fejezet - Gombák

(Kovács M Gábor)

Az általánosan gombáknak nevezett élőlények nem képviselnek filogenetikai értelemben egységes csoportot, vagyis több elkülönülő eukarióta leszármazási vonalban is előfordulnak gombáknak nevezett élőlények. Ezek közül a legfontosabb csoport az Opisthokonta törzscsoportba tartozó valódi gombák országa (Regnum Fungi). Az unikonta csoportban található az Amoebozoa csoport, ahol az Eumycetozoa leszármazási ágba tartoznak az úgynevezett nyálkagombák. A Rhizaria csoport Plasmodiophoromycota törzsébe tartozó egysejtű eukariótákat régebben ugyancsak gombáknak tekintették. A petespórás gombák (Oomycota) pedig a Chromalveolata leszármazási vonal Stramenopila csoportjába tartoznak.

A gomba kifejezés tehát valójában gyűjtőfogalom, nem egy monofiletikus csoportot jelöl. A fentebb említett fő csoportok olyan mértékben eltérnek egymástól, hogy együttes jellemzésük indokolatlannak tűnhet; egyedüli közös jellemzőjük, hogy nincsenek plasztiszai, nem producens szervezetek, hanem heterotróf élőlények. Ez a jegyzet rész a valódi gombák és a petespórás gombák jellemzőit tárgyalja, nem foglalkozik a nyálkagombákkal és a plazmodiofórákkal. A fejezet alapvetően a valódi gombákra fókuszál, minden olyan esetben ahol egy adott jellemző, tulajdonság nem a valódi gombákra vonatkozik, ott az külön kiemelésre kerül. Amennyiben nem említjük, hogy az adott jellemző milyen csoportra vonatkozik, úgy gombák alatt a valódi gombákat értjük. A valódi gombák fő csoportjai kijelölésében didaktikai okokból csupán hét csoportot különítünk el, annak ellenére, hogy két törzset ezek közül már további törzsekre osztottak. Ezen hét csoport: a Microsporidia csoport, a nemrég leírt bazális helyzetű Cryptomycota, a Chytridiomycota – a rajzospórás gombák, a Zygomycota – a járomspórás gombák, a Glomeromycota – arbuszkuláris mikorrhizaképző gombák, Basidiomycota – bazídiumos és Ascomycota – tömlősgombák. Az utóbbi két törzs egy kládot alkot, melyet a fonalas (hifális) szerveződésük egy közös jellemzője alapján (magpáros állapot) Dikarya csoportnak nevezünk. Szerveződésük, jellemzőik annyira eltérhetnek, hogy a tömlősgombák három altörzsét (Saccharomycotina, Taphrinomycotina és Pezizomycotina) és a bazídiumos gombák három altörzsét (Pucciniomycotina, Ustilaginomycotina, Agaricomycotina) érdemes ezen jegyzetrész szintjén is elkülöníteni.

Ennek a jegyzetrésznek a fő célja, hogy teljesség igénye nélkül röviden bevezessen, áttekintsen és példákkal illusztráljon a gombák és a gomba-növény kölcsönhatások szerveződésével kapcsolatos néhány jellemzőt és fogalmat. Sokféle mikológiai kurzus létezik az egyetemen, melyek segíthetnek abban, hogy az érdeklődő hallgatók a gombák izgalmas világának egyes aspektusában jobban elmélyedjenek.

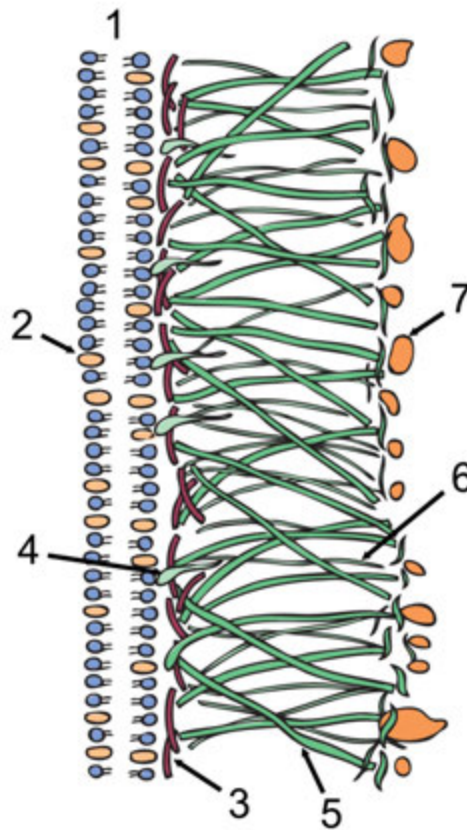


A valódi gombák főbb csoportjai. A jelen jegyzetben is követett egykori Chytridiomycota és Zygomycota csoportokat azonos szín jelöli.

8.1. Sejtszerveződés általános jellemzői

8.1.1. Sejtfa jellemzői

A gombák sejtfa számos szempontból egyedi felépítésű/összetételű. A legismertebb alkotója a kitin ($\beta(1,4)$ N-acetil-glükózamin poliszacharid), ami a valódi gombák jellegzetes sejtfaalkotója. Egyes csoportokra (pl. Zygomycota egyes csoportjai) jellemző lehet, hogy a kitin részlegesen deacetilálódik (ezt a folyamatot egy kitin deacetiláz enzim végzi), és így a sejtfaiban kitozán jön létre. A kitint a kitin szintáz enzimek hozzák létre, melyek éretlen formában a kitoszómának nevezett sejtorganelumban szállítódnak a gomba sejtmembránjához, majd azzal összeolvadva aktiválódnak és végzik a kitinszintézist. A gombák sejtfaának fontos és tömegében is jelentős komponensei a $\beta(1,3)$ és $\beta(1,6)$ glükánok. Szintézisüket a transzmembrán glükán szintázok végzik. A sejtfa felépítésében részt vevő fehérjék gyakran glikozilált formában vannak jelen (a fehérjék tömegének akár 90%-át is kitehetik ilyen cukor-kapcsolt proteinek), leggyakrabban mannóz kapcsolódik hozzájuk (manno-proteinek, mannánok). A proteinek egy részét horgonyegység rögzíti a sejtmembránhoz.



A valódi gombák sejtmembránjának és sejtfalának vázlatos szerkezete. 1: sejtmembrán; 2: ergoszterol; 3: kitin; 4: horgonyfehérjék; 5: $\beta(1,3)$ glükánok; 6: $\beta(1,6)$ glükánok; 7: mannoproteinek.

A nem valódi gombák közül a petespórás gombáknak is van sejtfa, ennek felépítésében (egy-két példától eltekintve) kitin nem vesz részt, találunk azonban cellulózt, ami viszont nem fordul elő valódi gombák sejtfalában.

8.1.2. Sejtmembrán jellemzői

A gombák sejtmembránjának általános felépítése megegyezik az általános eukarióta sejtmembrán szerkezetével. Fontos különbség azonban, hogy a membrán felépítésében speciális szterolok is részt vesznek és befolyásolják annak fluiditását. Ezek közül legismertebb az ergoszterolok csoportja. Egyes fajoknál/csoportokban metilén és etilén koleszterolok, brassicaszterolok és a jól ismert koleszterolok is előfordulnak. A speciális membránösszetevőknek nagy jelentősége van az antifungális szerek fejlesztésében. Az azol típusú szerek például az ergoszterolnál támadják és roncsolják a membránt, míg a polién típusú szerek az ergoszterol szintézisét gátolják.

8.1.3. Ostor jellemzői

A valódi gombák csoportjában kizárólag az rajzospórás gombáknál (az egykori Chytridiomycota) találunk ostort. Rajzospóráik (zoospóráik) egy darab hátsó (opisthokont) helyzetű sima (whiplash) ostorral rendelkeznek, melynek felépítése nem különbözik az általános eukarióta ostorok szerkezetétől. Az ostor alapi részénél viszont jellegzetes a sejt szerveződés, ezen rész finomszerkezete jellemző lehet a különböző rajzospórás csoportokra.

A nem valódi gombák közé tartozó petespórás gombák életciklusában is találhatunk ostorral rendelkező formát. Ezek a sejtek egy vagy két ostorral rendelkeznek, ezek lehetnek első (akrokont) vagy oldalsó (pleurokont) állásúak és legalább az egyik ostor pillás (tinsel). Ez az úgynevezett „stramenopil” ostor az egész Stramenopila kládra jellemző. Az ostorok pillássága jellegzetes, a pillák az ostoron két, meghatározott mikrotubulus-párnál végighúzódnak.

sávban rendeződnek. Az ostorok vége elvékonyodik, mert a két középső mikrotubulus túlnyúlik a kilenc mikrotubulus-páron. Maguk a pillák jellegzetesen két egyenlőtlen hosszúságú villában végződnek.

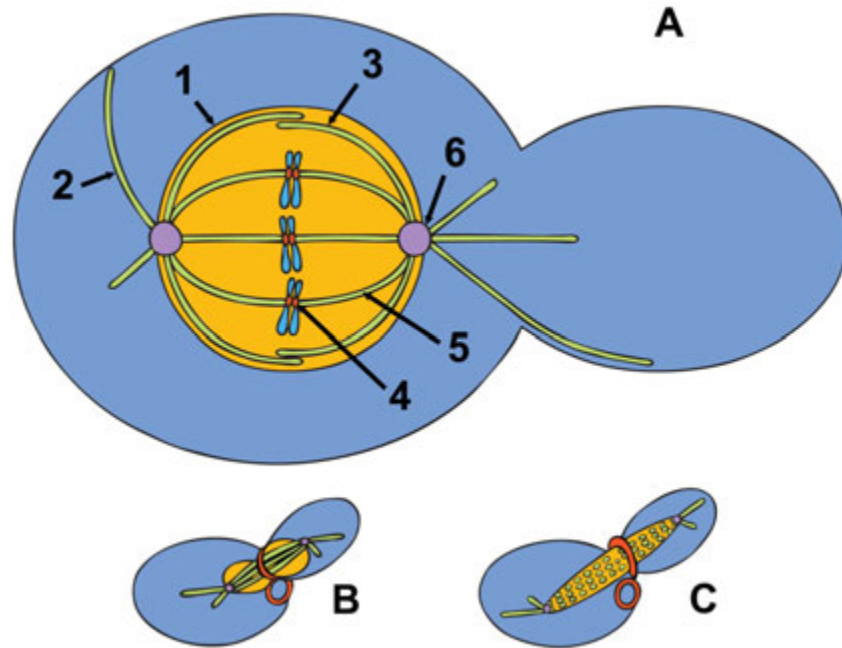
8.1.4. Sejtmag jellemzői

A gombák genomja – bár változatos méretű – viszonylag kisméretűnek tekinthető, igaz vannak extrém nagy, vagy éppen kicsi genomok. A nem valódi gombák csoportjában belül is jelentős különbségek lehetnek (pl. Oomycota fajok: *Albugo laibachii* 37 Mb, *Phytophthora infestans* 240 Mb). A valódi gombák sejtmagjairól és kromoszómáiról is általánosan elmondható, hogy viszonylag kisméretűek, és leggyakrabban a kromoszómaszám is alacsony (4-8), de ez alól is vannak kivételek (pl. 21 a kukorica üszög betegségét okozó *Ustilago maydis* esetén).

A sejtenkénti/hifatagonkénti sejtmagok száma változatos és jellemző tulajdonság az egyes csoportoknál. Vannak cönocitikus szerveződésű gombák, ezeknél sok sejtmag található egy sejtben/hifatagban. A Glomeromycota csoportban például egyetlen ivartalan klamidospórában akár több ezer sejtmag is lehet. De a meghatározott sejtenkénti magszámmal bíró csoportoknál is előfordulhatnak speciális helyzetek, például a tömlősgombáknál (Ascomycota), a csészegombák rendjébe (Pezizales) tartozó papsapbagombák családjában (Morchellaceae) egy-egy aszkospórában mindig több (akár > 8) sejtmag található. Speciális szerveződési forma, amikor egy hifatagban/sejtben két sejtmag található (dikarionos állapot). Ez kizárólag a tömlős- és bazídiumos gombáknál fordul elő, ezért is nevezik ezt a két csoportot együtt Dikaryának. Abban azonban jelentős különbség van a két csoport között, hogy az életciklusukban mekkora részt képvisel a dikarionos állapot. A tömlősgombáknál ez rövid, az ivaros szaporodás szakaszára korlátozódik, míg a bazídiumos gombák életciklusánál dominál a dikarionos állapot.

8.1.5. Sejtosztódás jellegzetességei

Elmondható, hogy az eukarióta sejtciklusnak, a mitózisnak és a meiózisonak is a legelső és legfontosabb modellorganizmusa egy gomba, mégpedig a sörélesztő (*Saccharomyces cerevisiae*). Ennek megfelelően – habár a szabályozás mechanizmusai szintjén számos tisztázatlan kérdés van, különösen a meiózis esetében – relatíve sok minden ismert a gombák jellegzetes sejtosztódásáról. Mind a mitózisnál, mind a meiózisnál fontos, hogy gyakran „zárt osztódás”, endonukleáris osztódás történik, tehát a sejtmagmembrán nem bomlik le, hanem az egész osztódás során megmarad és azon belül válik szét a kromoszóma-állomány. Az osztódásban kitüntetett jelentőségű a poláris orsótest („spindle pole body”, SPB), ami mint mikrotubulus szervező egység, a centroszómmákkal analóg képlet. Az adott fázisokban innen indulnak a sejtmagon belül a kromoszómákhoz futó kinetokór mikrotubulusok, a poláris mikrotubulusok és ide kapcsolódnak a citoplazma irányából az asztrális mikrotubulusok. Az SPB-k alakja, szerveződése különböző és egyes csoportokra jellemző lehet.



Egy sarjadzó élesztő mitózisának vázlatos alakulása. Az osztódó sejt **A**: a sejtciklus G2-M fázisában **B**: anafázis **C**: korai telofázis állapotban. 1: magmembrán; 2: asztrális mikrotubulus (MT); 3: interpoláris MT; 4: kinetokór; 5: kinetokór MT; 6: poláris orsótest (SPB).

A zárt, endonukleáris mitózis nagy jelentőségű, hiszen a hifális szerveződésnél valójában nem történik sejtosztódás, a hifák növekednek, és ezzel a növekedéssel párhuzamosan történik a sejtmagok osztódása. Egysejtű szerveződésű gombáknál speciális, egyedi osztódási módokkal találkozhatunk. A sarjadzó élesztők (*Saccharomyces* fajok) jellegzetes osztódásakor a mitózis során nem egyenrangú utódsejtekre válik szét a sejt, hanem abból a sarjadzásnak nevezett folyamat során a sejt egy jól meghatározott részén egyfajta bimbózás/sarjadzás történik, az utódsejt innen „dudorodik” ki, növekszik, majd válik le, miközben az endonukleáris mitózis úgy zajlik, hogy a végül kettéváló sejtmag az utódsejtbe és az eredeti sejtbe kerül. Ezzel szemben a hasadó élesztőkre (*Schizosaccharomyces* fajokra) a nevükre utaló hasadás jellemző, itt mitózis során két egyenrangú utódsejt „hasad” szét. Mindkét élesztőcsoportban a sejtciklus tanulmányozása mellett egyes növekedési, szerveződési jellemzők vizsgálatának is fontos modellorganizmusait találjuk. A sarjadzó élesztőknél például a pontosan kijelölt helyen történő bimbózás során végül is egy poláris növekedés zajlik, hasonlóan a hifák poláris növekedéséhez.

8.1.6. Speciális sejtorganellek és jellemzőik

Már az előzőekben említésre kerültek olyan sejtorganellek, melyekkel csak a valódi gombáknál találkozhatunk, más eukarióta élőlényekben nem fordulnak elő. Elegendő a sejtfalat alkotó kitin és a kitin szintáz enzimek szállításában, membránba épülésében szerepet játszó kitoszómákra vagy az endonukleáris sejtosztódásoknál kulcsszerepet játszó poláris orsótestre gondolni (SPB). Számos olyan további sejtorganellet is ismerünk, melyek csak a valódi gombák egyes csoportjaiban fordulnak elő.

Ilyen például a fonalas tömlősgombák hifaiban leggyakrabban a szeptumpórusok környékén megfigyelhető, peroxiszómmakkal rokon úgynevezett Woronin-test (Woronin-body, WB). Ezek egyrétegű membránnal körülhatárolt organellek, melyeket nagyrészt fehérjék alkotnak, azonban összetételük nem pontosan ismert. Alakjuk (például gömbölyded, szögletes, hosszúság), méretük, számuk változatos és jellemző lehet, az adott csoportra. Például a csészegombák rendjén belül egyes családokat különíthetünk el ezen tulajdonságok alapján. A Woronin-testek fő funkciója, hogy a szomszédos hifatagok sérülésekor a szeptum-pórus elzárását segítsék, de például rizs járványos barnulását okozó *Magnaporthe grisea* esetében igazolták, hogy a gomba védekezésében és a rossz tápanyagellátottságú szövetekben való túlélésben is szerepet játszanak.

8.2. Gombák szerveződése

8.2.1. Tallusz

Külön szerveződési típusnak tekinthetjük a rajzospórás gombák cönocitikus szerveződésű talluszait (teleptestjeit). Ezen gombák életciklusában a tallusz képi a sporangiumot, melyben rajzospórák (zoospórák) jönnek létre. Vannak olyan biotróf taxonok, melyeknél az egész tallusz a gazda egy sejtjében található, nem különül vegetatív és reprodukív részekre, és a teljes tallusz (a sejtfa kivételével) reprodukív képletekké (zoospóra, ivarsejt vagy kitartó spóra) alakul. Ilyenkor beszélünk holokarpikus talluszról. Ha a tallusz reprodukív részén kívül egy rögzítésben, tápanyagfelvételben is szerepet játszó rhizoid rész is kialakul, akkor beszélünk eukarpikus talluszról. Ha talluszonként egy sporangium jön létre, akkor monocentrikus, ha több, akkor policentrikus talluszról beszélünk. Ugyanaz a faj képezhet mind mono-, mind policentrikus talluszt. Endobiotikusnak nevezzük a monocentrikus talluszt, ha az teljes egészében a gazda sejtjébe süllyed, míg epibiotikusnak, ha csak a rhizoidok kolonizálják a gazdasejtet.

8.2.2. Egysejtű szerveződés

Egysejtű szerveződéssel találkozhatunk a valódi gombák számos csoportjában, ezek közül legismertebbek az élesztők, amely gyűjtőfogalomként a sarjadzással osztódó – ami ebben az esetben a vegetatív szaporodásnak tekinthető – egysejtű gombákat jelöli. Általában az élesztőket, mint egysejtű szerveződésű formákat a hifális szerveződés előtt szokás tárgyalni – ahogy mi is tesszük – azonban fontos tudni, hogy a hifális szerveződést tekintjük ősibbnek, az élesztő formák ebből származtak, alakultak ki. Legismertebbek a *Saccharomycotina* csoportba tartozó élesztők, olyan fajokkal, mint a sörélesztő (*Saccharomyces cerevisiae*) vagy a humán patogén *Candida albicans*. Élesztőket találunk a bazídiumos gombák között is, ilyen például a jelentős humán kórokozó *Cryptococcus neoformans*. Ez a faj a rezgőgombák családjába tartozik, ahova számos makroszkópikus termőtestet képző gomba, ami szintén mutatja, hogy az élesztő szerveződés a törzsfajlás során több leszármazási vonalon is kialakult a hifális formákból. Vannak olyan gombák is, melyek az életciklusuk egyes szakaszaiban élesztőként szerveződnek, szaporodnak. Például az üszőgombák meiózissal létrejövő bazidiospórái szaprotrófként élnek és sarjadzással szaporodnak. Amikor azonban két megfelelő párosodási típusú sejt plazmogamiájával létrejön a dikarionos hifa állapot, az már patogénként fertőzi a gazdanövényt. Megkülönböztetjük az úgynevezett hasadó élesztőket is, melyek szintén egysejtű szerveződésűek, de nem bimbózással, hanem hasadással osztódnak. Mindkét egysejtű szerveződésre jellemző azonban, hogy a sejtfallal rendelkező sejtek nem képesek mozogni, kokkoidális szerveződésűek. Ez jelentősen befolyásolja tápanyag-kihasználási lehetőségeiket, szilárd felületeken – esetleges biofilm-képzésben való részvétel mellett – baktérium-telepekhez hasonló telepeket hoznak létre, hiszen a közeg kihasználása egyben korlátozni fogja az osztódással gyarapodó telep méretét.

Egysejtű szerveződésűek még az egyes gombák életciklusában megjelenő ostoros rajzók is. A valódi gombák körében kizárólag a rajzospórás gombáknál találkozhatunk egy opisthokont whiplash ostort viselő zoospórákkal, melyek kialakulhatnak mitózissal és meiózissal is. Mivel a rajzospórások között haplonta és haplodiaplonta életciklusú fajok egyaránt előfordulnak, a haploid rajzóknak mind ivaros, mind az ivartalan szaporodásban szerepük lehet. A nem valódi gombák közé tartozó petespórás gombák rajzói egy vagy két első (akrokont) vagy oldalsó (pleurokont) ostorral rendelkeznek, és legalább az egyik pillás (tinsel) ostor.

Egyelőre egysejtű formában sikerült detektálni/láthatóvá tenni a nemrégiben leírt, a valódi gombák egyik legkorábban leágazó csoportja, a *Cryptomycota* törzsnek a tagjait is.

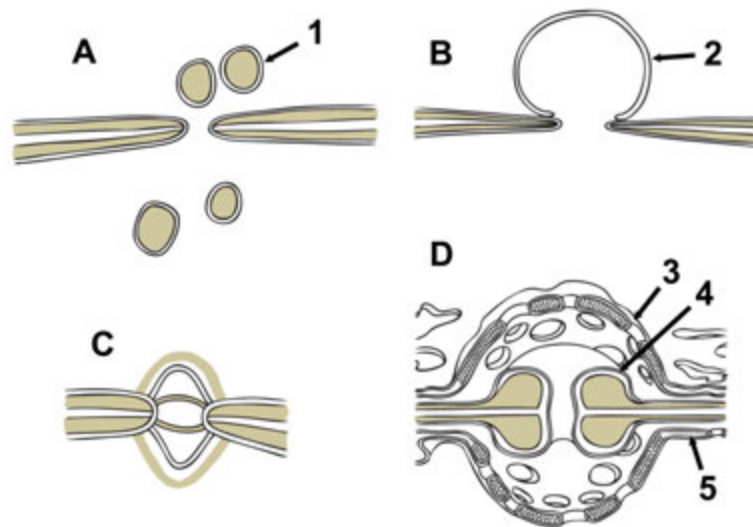
Szintén egysejtűnek tekinthetjük a *Microsporidia* csoport spóráinak szerveződését – nem spóráként nehéz azonban bármiféle szerveződéssel jellemezni őket, hiszen obligát intracelluláris parazitákként a gazdasejtben élve még sejtfallal sem rendelkeznek.

8.2.3. Hifális szerveződés

A gombákra jellemző hifális szerveződés egyedinek tekinthető az élővilágban, hasonló növekedési, szerveződési formát egyes baktériumoknál, a növények pollentömlőjénél és egyes neuron-nyúlványoknál figyelhetünk meg. A hifa leginkább egy csőhöz hasonlítható. A hifák lehetnek rendszeresen kialakuló harántfalakkal, úgynevezett szeptumokkal tagoltak, ilyen hifák jellemzik a fonalas szerveződésű tömlős- és bazídiumos gombákat, de ritkán előfordulnak szeptált hifák egyes ősi csoportokban is. Vannak harántfalakkal nem tagolt hifák is, ilyen jellemzi a

legtöbb járomspórás gombát és a Glomeromycota törzs tagjait is, természetesen sérülésekkor, előregedéskor vagy például kitartó és szaporítóképletek kialakításánál az ilyen hifákon is képződnek lezáró, határoló falak. A szeptátlan hifájú gombák cönocitikusak, a hifában sok sejtmag található egy térben. A szeptált hifáknál jellemző, hogy egy hifatagban hány sejtmag van, lehetnek monokarionos és dikarionos hifák, ez utóbbi jellemzően csak a tömlős- és a bazídiumos gombáknál alakul ki.

Jellemző az is, hogy milyen szerkezetű a hifa harántfala, a szeptum. Lehet teljesen összefüggő, olyan, melyen semmiféle nyílás nem található. Általában azonban valamilyen pórus található a szeptumokon, az is előfordul, hogy több pórus is van egy harántfalon. A szeptum-pórusok szerkezete, szerveződése jellemző lehet egyes csoportokra. A leggyakrabban szeptátlan hifákkal rendelkező járomspórás gombák között is előfordul olyan csoport, ahol jellegzetes, dugókkal eltömített pórusok vannak a szeptumokon. A tömlősgombák szeptumai általában egyszerű pórusokkal rendelkeznek, de körülöttük, és magukban a pórusokban is speciális képletek figyelhetők meg, melyek jellemzők lehetnek egyes csoportokra, taxonokra.



Néhány szeptumpórus típus vázlatos képe. **A:** Vegetatív hifa egyszerű pórusa Woronin-testekkel; **B:** Generatív hifa egyszerű pórusával és pórus-sapkával. A-B: Ascomycota. **C:** Egyszerű pórus, pórus záró sávokkal. **D:** Parentoszómás dolipórus. C-D: Basidiomycota. 1: Woronin-test; 2: pórus sapka; 3: parentoszóma; 4: dolipórus; 5: fali endoplazmatikus retikulum.

Membrán-szerű képletek, sávok, vagy pórussapka rendeződhet a pórusokra, pórusokba. Jellemzően a pórusokhoz közel helyezkednek el a korábban tárgyalt, tömlősgombákra jellemző Woronin-testek is. Jelentős különbség van azonban ugyanazon faj vegetatív és aszkogén (generatív) hifájának szeptum-pórusai között. A bazídiumos gombáknál számos pórusszerkezet előfordulhat, vannak olyan üszöggombák, ahol nincs pórus a szeptumon, és vannak olyan bazídiumos csoportok, ahol a tömlősgombákéhoz hasonló egyszerű pórusok figyelhetők meg. Kizárólag a bazídiumos gombáknál találkozhatunk az úgynevezett dolipórusal, amikor a pórus körül egy fánk-szerű megvastagodás alakul ki. Az ilyen dolipórust boríthatja az endoplazmatikus retikulummal összefüggésben álló úgynevezett parentoszóma, mely lehet zsákos, összefüggő, vagy éppen pórusokkal rendelkező.

Fontos hangsúlyozni, hogy a szeptumok pórusai kapcsolatot jelentenek a szomszédos hifatagok között, azok egymástól nem elszigeteltek. Előfordulhat, hogy a pórusokon sejtoranellumok jutnak át, szélsőséges esetben még sejtmagok is átjuthatnak a nyílásokon keresztül a szomszédos hifatagokba. Többek között a pórusokon való összekapcsoltság miatt sem lehet önálló sejteknek tekinteni a szeptált hifák hifatagjait.

8.2.4. Micélium, álszövetek

A gombák szerveződésének fontos formája a micélium, amely hifák tömörödéséből, összerendeződéséből micélium alakul ki. Ezt álszövetes szerveződésnek tekintjük. Ennek nagyon sok fajtája, szintje, formája lehetséges, a létrehozott képletek összetettségétől, a hifák rendeződésétől függően. Habár a gomba hifái is láthatók lehetnek szabad szemmel, valójában leggyakrabban a micélium alkotta képletek a szembetűnő, detektálható gombastruktúrák.

Egy jellegzetes ilyen képlet az úgynevezett rhizomorfa, mely esetében a hifák kötélszerűen összerendeződnek. A rhizomorfák segítik a rendelkezésre álló tápanyagok kihasználását, a közeg behálózását, de kitartó képletekként is funkcionálhatnak. Sokszor egészen robusztus kötegek alakulnak ki, jelentős fizikális stabilitást is adva a gombának, ezek sokszor több méter távolságra is elérhetnek, de vannak extrém példák is, mint a rhizomorfaival akár több tíz méterre is „eljutó” könnyező házigomba (*Serpula lacrimans*) vagy éppen egy a legnagyobb élőlények közé sorolt, sok négyzetkilométeres összefüggő micéliumhálózattal rendelkező *Armillaria*. A rhizomorfák lehetnek differenciált felépítésűek, kompakt, sűrűn rendeződött kéregrésszel, és vékonyabb falú, tágabb lumenű belső állománnyal. Egyes ektomikorrhiza-képző gombáknál a rhizomorfák belsejében nagy átmérőjű hifák futnak, melyekben a szeptumok részben vagy teljesen felszívódnak, így biztosítva a gyorsabb és hatékonyabb anyagszállítást. Egyes értelmezések szerint hifakötegekről beszélünk akkor, amikor nincs differenciáció és rhizomorfákról abban az esetben, ha a képlet differenciált szerveződésű.

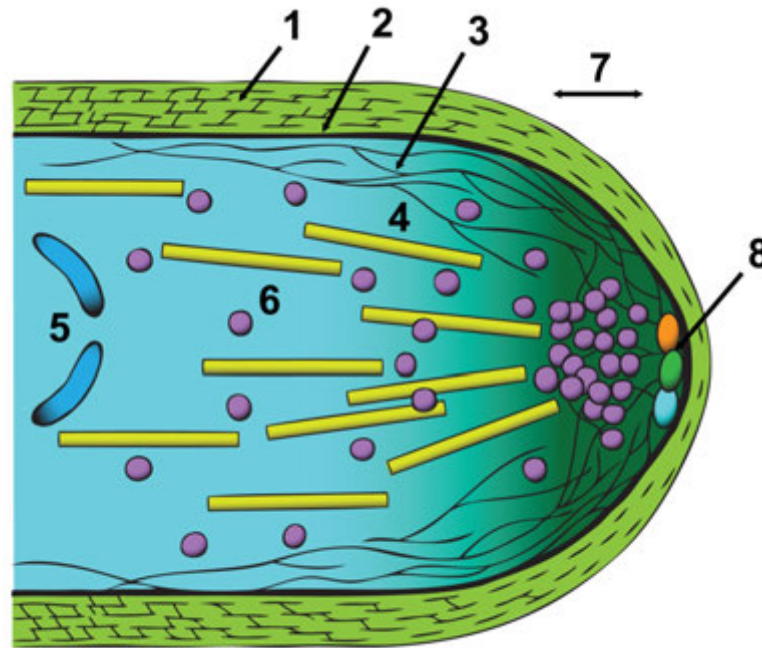
Hasonlóan jellegzetes lehet az ektomikorrhizák (ECM) köpenyének szerveződése, melynek két fő típusát az különíti el, hogy felismerhető-e a hifális szerveződés (plektenchimatikus) vagy sejtes szerveződésűnek látszik a gomba által képzett köpeny (pseudoparenchimatikus). Ez a megkülönböztetés nem csupán az ECM köpenyekre lehet jellemző, hanem például a termőtesteket borító peridium (excipulum) szerkezetére is. Természetesen számos típus lehet mindkét alapesetben (például a szögletes sejtfallefutású anguláris vagy a hullámos lefutású epidermoid pszeduoparenchimatikus típus).

Egy gombák formálta fontos képlet a szklerócium. Hasonlóan a rhizomorfákhoz, a szklerócium esetében is számos értelmezés létezik és több típust is elkülönítenek. A szklerócium egy kitartóképlet, melynek álszővetes hifatömörödését gyakran egy extracelluláris glükán mátrix is összetartja. A differenciált szkleróciumokat egy melanizált kéreg boríthatja, a belsejüket vékonyabb falú, nem melanizált hifák alkotják. Ismert és jelentős szkleróciumot képző gomba a szürkerothadás kórokozója (*Botrytis cinerea*), melynek szkleróciumai telelnek át és, egyebek mellett, ezekből indul újra a következő vegetációs periódusban a gomba életciklusa. Egy másik ismert gomba az anyarozs kórokozója, a *Claviceps purpurea*, melynek a gabonafélék kalászaiban létrejövő jellegzetes szkleróciumait nevezik varjúkörömnek. Ez a képlet telel át és tavasszal ebből hajt ki egy nyeles termőtest-párna (sztróma) melyben számos aszkóma (peritécium) alakul ki, benne aszkuszokkal, aszkospórákkal. Ez a szklerócium tartalmazza nagy mennyiségben az anyarozsra jellemző, gyógyszeripari jelentőségű alkaloidokat.

A micélium képezte álszővetek alkotják a termőtesteket, vagy más néven sporokarpiumokat, ez utóbbi kifejezés a pontosabb. A spórák a sporokarpiumokban, vagy azok felszínén jönnek létre. A sporokarpiumok fő funkciója a spóráképzés biztosítása, védelme és a spórák terjedésének elősegítése. Elkülöníthetünk ivaros és ivartalan sporokarpiumokat, attól függően, hogy abban ivaros, vagy ivartalan spórák jönnek-e létre. Ivaros sporokarpium a tömlős- (aszkokarpium, aszkóma) és bazídiumos (bazidiokarpium) gombákra jellemző és néhány járomspórás gombánál is találkozhatunk ilyen képletekkel. A sporokarpiumok főbb jellemzői a szaporodást bemutató részben kerülnek bemutatásra.

8.3. Hifális növekedés jellemzői

A hifák növekedése speciális módon történik, a gombákon kívül elvétve találkozunk az élővilágban hasonló jellegű csúcsi növekedéssel. A csúcsi (apikális) növekedés a membrán és a sejtfal folyamatos gyarapodásával jár és a csúcsi irányba mutató több „hajtóerő” (turgornyomás, iongrádiensek, sejtvázhoz kötött mozgások irányultsága) is segíti. Gyakran trofikus a növekedés, tehát a táplálkozás, a tápközeg kihasználása a fő hajtóereje. A növekedés poláros és irányult, de csupán néhány példánál ismerjük azokat a pontos mechanizmusokat, melyek meghatározzák a hifák növekedésének irányát.



A növekedő hifacsúcs vázlatos felépítése, szerveződése. 1: sejtfal; 2: sejtmembrán; 3: aktin; 4: mikrotubulusok; 5: Golgi, 6: vezikulumok; 7: Spitzenkörper; 8: polariszóma; A színgádiens a Ca^{2+} koncentrációgrádiens jelzi.

Irányult, poláris növekedés figyelhető meg egy új hifa „indulásakor”, például spórák csírázásakor, vagy egy új elágazó hifa kiindulásakor. Egyes – elsősorban fejlettebb – gombacsoportok hifáinak növekedésekor megjelenhet egy speciális képlet, melyet Spitzenkörpernek nevezünk. Erre a részre, szerveződésre jellemző a sejtfalanyagokat, prekursorokat, a sejtfalat építő proenzimeket szállító vezikulumok feldúsulása. Ilyen speciális képlet például a kitoszóma, mely a kitin szintáz proenzimet szállítja. A növekvő hifa csúcsi részén erőteljes exocitózis zajlik, míg a csúcstól kissé távolabbi zónában az endocitózis a jelentős. A növekedés irányában, a csúcsban, a membránhoz közel egy proteinkomplex, a polariszóma található, ami többek között a mikrofilamentumok „szervezőjeként” játszik kulcsszerepet a polarizált növekedésben. A polarizált növekedés nem csupán a hifacsúcsokban fordul elő, ugyanilyen mechanizmus irányítja a sarjadzóélesztőknél az új sejt bimbózását, kinövését az eredeti sejtből.

8.4. Gombák szaporodása

A valódi gombák életciklusában általában elkülöníthető egy ivartalan és egy ivaros szaporodási szakasz. Előfordulnak olyan gombák, ahol csak az egyiket ismerjük, és gyakori az a példa is, hogy az ivartalan (anamorf) alak más elnevezést kapott, mint az ivaros (teleomorf) alak. Egy gomba teljes ivaros és ivartalan formáját együttesen holomorf alaknak nevezzük. Azokat a gombákat melyeknek csak az anamorf alakját ismerjük, régebben a Deuteromycota (Fungi Imperfecti) mesterséges csoportba sorolták. A molekuláris azonosítási módszerek azonban lehetővé teszik, hogy egy gombáról az ivaros alak ismerete nélkül is eldöntsük a rendszertani hovatartozását, így a korábban kialakított mesterséges csoportok egyre kevésbé használatosak.

8.4.1. Ivaros szaporodás általános jellemzői

Egy általános ivaros ciklus lényege a haploid állapotú sejtmagok összeolvadása és a létrejövő diploid állapotú zigóta. Amennyiben ez a mag/sejt mitózissal osztódik tovább, akkor beszélünk az adott életciklus diplonta szakaszáról. Ebből a diploid állapotból egy meiotikus osztódáson keresztül jut vissza a haploid magállapotba a gomba, és amennyiben ebben az állapotban osztódik mitózissal, az az adott életciklus haplonta szakasza. Haplodiplonta egy életciklus, ha abban mind a haplonta, mind a diplonta szakasz is megvan. Elmondható – és ez nem csupán a gombákra jellemző – hogy az adott magállapotban bekövetkező mitózisok alapján beszélünk az adott életszakasz meglétéről. Amennyiben a zigóta meiózissal osztódva azonnal visszatér a haploid magállapotba,

úgy haplonta életciklusról beszélünk. Amennyiben csupán az összeolvadó sejtmagok képviselik a haploid állapotot, azok a meiózissal történő kialakulás után létrehozzák a zigótát, úgy diplonta életciklusról beszélünk. A tömlős- és bazídiumos gombáknál egy speciális állapotú szakasz is megjelenik az életciklusban, mégpedig a magpáros (dikarionos) állapot. A monokarionos hifák/sejtek szomatogámiájával, plazmogámiájával alakul ki egy olyan hifa, ahol egy hifatagban két különböző eredetű haploid sejtmag található.

Amennyiben elkülönülő, önálló haploid sejtek olvadnak össze úgy ivarsejtekről, gamétákról beszélünk, és az összeolvadást gametogámiának nevezzük. Az ivarsejtek létrejöhetnek speciális képletekben, ezeket ivarszerveknek, gametangiumoknak nevezzük.

A gombák esetében pontosabb párosodási típusokról („mating types”) beszélni az ivaros folyamatoknál, amikor azt vizsgáljuk, hogy pontosan milyen különbözőségeknek kell meglenni ahhoz, hogy az ivaros szaporodás végbemehessen. Homotallikus esetben ugyanazon meispórából származtatható sejtek/hifák is képesek ivaros szaporodásra, míg heterotallikus esetben két különböző meispórából kiinduló sejt/hifa szükséges ehhez. A párosodási típusokat úgynevezett „mating” lokuszok (MAT lokuszok) határozzák meg a genomban. A homotallianak számos fajtája lehetséges, a legegyszerűbb az, amikor a MAT lokusznak csak egy változata fordul elő a genomban, és az ilyenekkel rendelkező sejtek ivaros szaporodásra képesek. A heterotallikus gombák esetében a változatok attól függenek, hogy hány lokusz határozza meg a párosodási típust. A legegyszerűbb esetben egy MAT lokusz, és ennek két típusa (allélja) fordul elő, és csak a különböző típusokkal rendelkező sejtek képesek ivaros szaporodásra. Ez az esetet nevezzük bipoláris heterotallizmusnak. Tetrapoláris esetben két lokusz határozza meg a párosodási típust, és sokszor mindkét lokuszon több mint két allél fordulhat elő. Ilyen esetekben kizárólag akkor képesek ivaros szaporodásra a gombák, ha mindkét MAT lokuszon különböző allélokat hordoznak.

Számos gén funkcionálhat MAT lokuszként, sokszor ezek feromon jellegű anyagokat és ezek receptorait kódoló, vagy éppen ezek termelését szabályozó gének.

8.4.2. Ivaros szaporodás és spóraalakok

Az elkülönítve tárgyalt fő gombacsoportok neveiket leggyakrabban az ivaros szaporodásuk során megjelenő képletekről kapták. Az ivaros szaporodás részleteiben alapvető különbségek mutatkoznak az egyes csoportok között, de még a csoportokon belül is jelentős eltérések lehetnek.

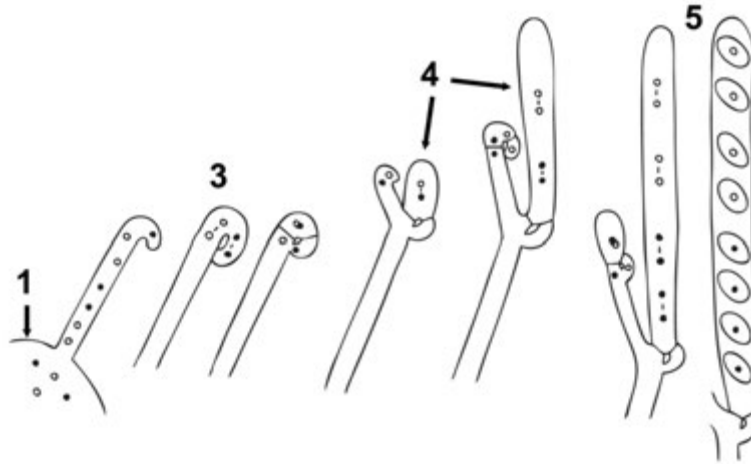
A petespórás gombák (Oomycota) diploid micéliumában kialakulnak az oogóniumok, melyben meiózissal létrejönnek a petesejtek. Az oogóniumok mellett létrejönnek az anterídiumok, melyben meiózissal kialakulnak azok a haploid magok, melyek a fertilizációs csatornán keresztül az oogóniumba vándorolnak, és ott egy-egy petesejtet megtermékenyítenek. Ezen sejtek összeolvadásával diploid oospórák alakulnak ki, melyek kicsírázva, diploid magok sokaságát tartalmazó cönocitikus hifákat fejlesztenek. Ez diplonta életciklus. Egyes petespórás gombák különbözhetnek abban, hogy hány petesejt jön létre az oogóniumban, és abban is, hogy a kihajtó oospóra hifát, vagy egy zoospórát létrehozó spóratartókat képez. Sokszor az oogóniumban a petesejtek fejlődése, érése és az anterídium kialakulása és fejlődése kölcsönös hormonális szabályozás alatt áll, egymás fejlődését kölcsönösen stimulálják.

A rajzospórás gombák ivaros szaporodása nagyon változatos. Életciklusuk leggyakrabban haplonta. Az ivaros szaporodásuk történhet ivarsejtek egyesülésével (gametogámia), ezek azonos méretűek (izogámia), de különbözőek is lehetnek (anizogámia), sőt arra is van példa, hogy nagyméretű, nyugvó sejtet (petesejtet) termékenyít meg mozgó gaméta (oogámia). Ivarszervek összeolvadása is előfordul (gametangiógámia), és olyan kombináció is, amikor ivarsejt termékenyíti meg az ivarszervet. Szomatogámia is előfordul egyes rajzospórás gombák talluszai között.

A járomspórás gombák ivaros szaporodására a gametangiumképzés jellemző. A kompatibilis, ellentétes párosodási típusú, haploid magállapotú cönocitikus hifákon egymással szemben sokmagvú gametangiumok keletkeznek, majd ezek egymással fuzionálnak (gametangiógámia). Ezután megtörténik a kariogámia és egy vastag fallal rendelkező, úgynevezett járomspóra (zigospóra) jön létre. Vannak olyan homotallikus járomspórás gombák, ahol nem alakul ki két gametangium, ilyen gombák esetében azigospóráról beszélünk. A zigospórát két oldalról az eredeti hifakinövésekből létrejövő, úgynevezett szuszpenzorok tartják. A kompatibilis hifákból egymás felé nővő szakaszok, majd a kialakuló zigospórát tartó szuszpenzorok járomszerű megjelenéséről kapta a csoport a nevét (a görög zigosz szó is jármot jelent). A kariogámiát követően lezajlik a meiózis: egyes fajoknál még a zigospóra kialakulásakor, más fajoknál csak a zigospóra csírázásakor. A zigospórát valójában nem spórának, hanem sokmagvú, kitaró

zigótának tekinthetjük. A kitartó zigospóra csírázása után a hifán közvetlenül sporangium fejlődik, melyben egymagvú haploid spórák jönnek létre. Ez egy haplonta életciklus.

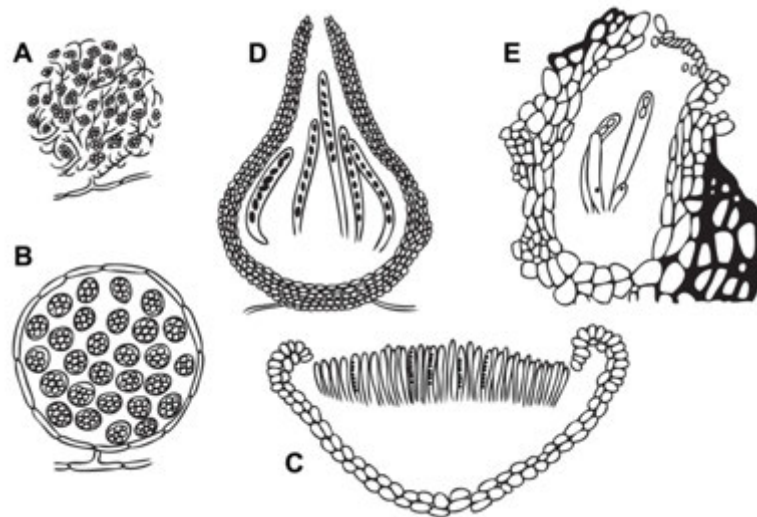
A tömlősgombák ivaros szaporodás során jellegzetes spóratartó képlet, az askusz (tömlő) alakul ki, amelyben kariogámiát követően redukciós osztódással askospórák keletkeznek. A megtermékenyítés során a haploid hifákon fejlődő női ivarszerv (askogónium) egy párzófonalat (trichogint) növeszt a hímivarszerv (anterídium) felé, és ezen keresztül az anterídium sejtmagjai átjutnak az askogóniumba.



Az askuszképződés vázlatos folyamata. 1: askogónium, 2: askogén hifa; 3: horogképződés; 4: kialakuló askusz; 5: askusz askospórákkal.

A különböző ivarjellegű sejtmagok páronként rendeződnek és az askogóniumon kifejlődnek a dikariotikus hifák. Részben ezek a dikarionos hifák képezik a tömlősgombák askokarpiumát, melyben az askuszok fejlődnek. Az askuszképzés során a hifa csúcsi, askogén sejtjébe kerülő sejtmagpár összeolvad (kariogámia). Ezt meiózis követi, majd a keletkezett haploid sejtmagok mitotikus osztódásával alakulhat ki a tömlősgombáknál gyakori nyolc endogén askospóra. Az életmenet egészében a monokarionos haploid állapot dominál, a dikarionos szakasz viszonylag rövid, az ivaros folyamatok szakaszára korlátozódik, míg a diploid állapot csak az askogén sejtben jelenik meg. A tömlősgombák jellemzésében az askusz tulajdonságainak (askusz alakja; spórák száma, rendezettsége; askuszfal színreakciói, rétegei) nagy jelentősége van. A tömlősgombák askospórái változatosak, méretük néhány mikrométerestől párszáz mikrométeresig változhat, lehetnek egysejtűek, de néhány sejtés askospórák (pl. *Lewia*) vagy akár nagyon sok tagra osztott askospórák is előfordulnak (pl. *Cordyceps*). Jellemző a sejtmagok askospóránkénti száma is. A kucsmagombák családjában például soksejtmagvúak az askospórák. Az askospórák falának mintázata (ornamentációja) is fontos jellemző, egyes csoportokban nagy szerepe van a fajok azonosításában.

A hifás szerveződésű tömlősgombáknál általában az askuszok termőtestekben (askokarpium, askóma) jönnek létre. Az askokarpiumok több típusát különböztethetjük meg.

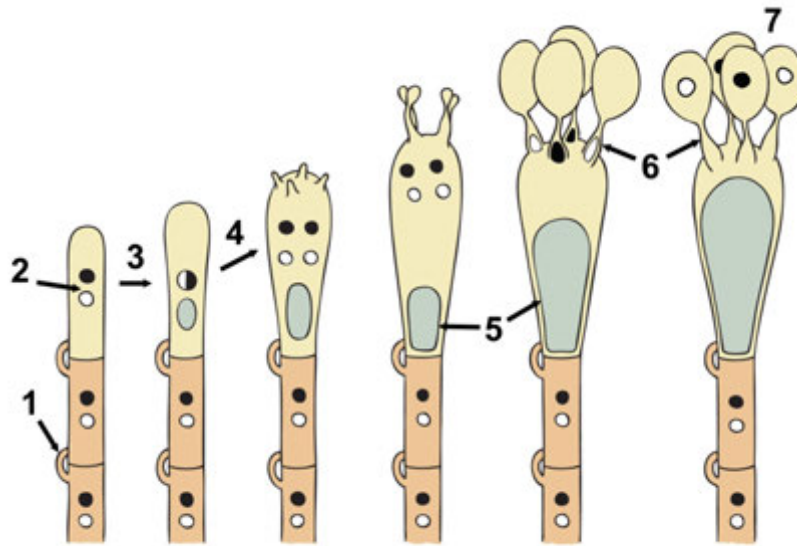


Tömlősgombák különböző termőtesttípusai. A: gimnotécium; B: kleisztotécium; C: apotécium; D: peritécium; E: pszeudotécium.

A gimnotécium esetében a hifák laza, elágazó szövédéke veszi körbe az aszkuszkokat.

Kleisztotécium típusú a termőtest, ha az aszkuszkok gömbölyded, zárt aszkokarpiumban vannak, melynek nincs jellegzetes felnyílási módja. Ennek egy altípusa a kazmotécium, ahol a aszkuszkok a termőtest alján csokorszerűen helyezkednek el, ez a típus jellemző a lisztharmatgombákra (*Erysiphales*). A peritécium palack alakú, belsejében az aszkuszkok termőréteget (himénium) alkotnak. A spórák a peritécium nyílásán (ostiolumon) jutnak ki. A peritéciumok gyakran egyenként jönnek létre (pl. *Sordaria*), máskor egy kompakt hifatömeg által képzett struktúrába (ún. peritéciális sztrómába) ágyazódva számos peritécium alakul ki (pl. *Claviceps*). Pszeudotécium esetében az aszkuszkok egy kompakt micéliumképlet (ún. aszkosztróma) üregeiben jönnek létre. Az apotécium egyik oldalról teljesen nyitott, csésze alakú aszkokarpium, melynek nyitott felületén helyezkedik el a termőréteg aszkuszkokkal, köztük előfordulhatnak steril hifák (parafizisek). Az apotéciumok speciális esete, amikor a termőtest tönkre és kalapszerű részre különül, ahol a himénium a termőtest kalapszerű részének felszínét borítja (pl. papsapkagombák, kucsmagombák), vagy amikor az apotécium zárt és föld alatt jön létre (szarvasgombák).

A bazídiumos gombák általános életciklusa során az ivaros úton keletkezett spóráikból (bazidiospórákból) kihajtó monokarionos hifák hamar összeolvadnak (szomatogámia) és létrejön a magpáros hifa. Általában a bazídiumos gombák életciklusuk nagy részében dikariotikus állapotban vannak. A magpáros hifák végén lévő sejtek bazídiumot hoznak létre, melyben végbemegy a kariogámia, majd ezt követően meiózissal kialakul négy haploid utódmag, melyek a sterigmán keresztül a kifejlődő, általában négy bazidiospórába vándorolnak, melyek exogén módon válnak le a bazídiumról.



Bazidiospórák és holobazídium kialakulása. 1: csat; 2: sejtmagok; 3 kariogámia; 4: meiózis; 5: vakuólum; 6: sterigma; 7: bazidiospóra.

Ha a meiózis második osztódása párhuzamos a bazídium tengelyével úgy chiaszobazídiumról, ha merőleges, úgy stichobazídiumról beszélünk. Probazídium az a hely ahol a kariogámia történik, metabazídium pedig a meiózis helye. Vannak olyan fajok, ahol posztmeiotikus mitózis is történik, jellemző az egyes fajokra, hogy négy bazidiospóra esetén mi történik a másik négy utód maggal.

A bazídiumokat különböző szempontok szerint csoportosíthatjuk. Holobazídiumról akkor beszélünk, ha egy bazídium nem tagolt, míg fragmobazídiumról akkor, amikor az több részre tagolódik. A fejlődésmenethez és nem szerkezethez kötődnek a hetero- és homobazídium fogalmak: az előbbi esetében a bazidiospórák másodlagos spóráképzésre képesek, míg az utóbbi esetben a spórák hifával csíráznak.

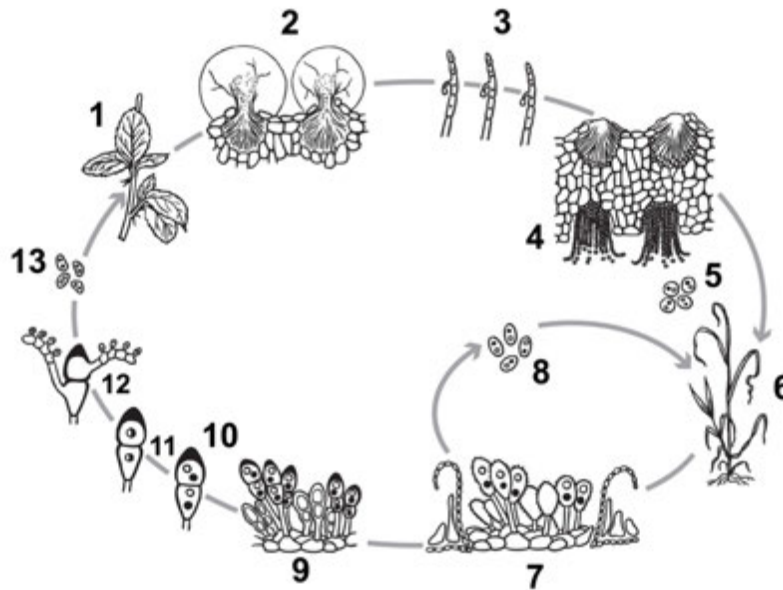
A bazídiumokon általában négy spóra jön létre, de előfordul kevesebb (pl. kettő: *Agaricus bisporus*) vagy több (akár kilenc: *Phallus*). A bazidiospóra sejtmagszáma, szerkezete, díszítettsége szintén fontos jellemző, hasonlóan ahhoz, hogy aktívan vagy passzívan válik-e le a spóra a sterigmáról.

Az Agaricomycotina csoportban a magpáros hifák termőtesteket (bazidiokarp) hozhatnak létre, melyen/melyben a bazídiumok kialakulnak. A bazídiumok képezhetnek termőréteget (himénium), a csoport a régi elnevezését (Hymenomycetes) is erről kapta. A termőréteg trámának nevezett hifaszerveződés felületén alakul ki, mely sokféle szerkezettel (csöves, csapos, lemezes stb.) növelheti a felületet a himénium számára.

A bazídiumos termőtesttípusokat a spóráképzés szerveződése szerint két fő csoportba sorolhatjuk. A himeniális típusnál a bazídiumok felszíni termőrétegekben keletkeznek. Ezen belül leggyakoribb a kalapra (pileus) és tönkre (stipes) különülő termőtest. A termőréteg fejlődhet szabadon (gimnokarp termőtest, pl. tinórugombák) amikor a himénium fejlődése során nem egy zárt képletben alakul ki, vagy burokban, mikor a termőréteg csak később válik szabaddá (hemiangiokarp termőtest, pl. galócák). A fiatal hemiangiokarp termőtest kezdetben gömbszerű, melyet egy zárt burok (velum universale) borít. Növekedéskor a burok szétszakad, de maradványai gyakran megtalálhatók a kalap felületén letörölhető pettyek formájában, illetve a tönk alján mint bocskor (volva). A kalap kiterülésekor ugyancsak szétszakad a kalap szélét a tönkkel összekötő másik hártya, a részleges burok (velum parziale; nem mindig alakul ki) is. Ennek maradványait találjuk a kalap szélén mint fátyolt (pl. pókhálósgombák) és a tönkön mint gallért (annulusz) (pl. csiperkék). A gaszterális típusnál a bazídiumok és rajtuk a spórák a zárt termőtest belsejében keletkeznek, spóraszövedéket, ún. glebát alkotnak (pl. pófetezgombák). A termőtestet borító perídium felnyílhat nyílással (angiokarp termőtest) vagy szétszakadással (kleisztokarp termőtest).

8.4.3. Egy komplex életciklus

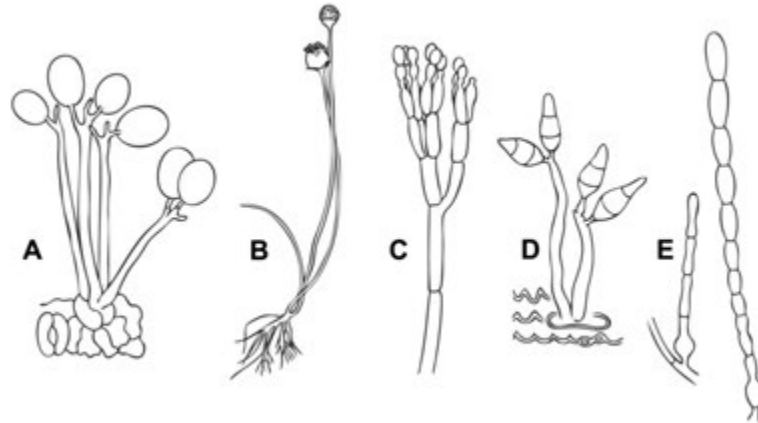
A bazídiumos gombák Pucciniomycotina altörzsébe tartoznak a rozsdagombák, melyek között számos nagyon jelentős mezőgazdasági kórokozó található, mint például a búzát is fertőző *Puccinia graminis*, amely az ún. szározsdabetegség kórokozója, a zabot fertőző koronarozsdagomba (*Puccinia coronata*) vagy éppen a kávé rozsdabetegségét okozó *Hemileia vastatrix*. A rozsdagombák a gazdanövények sejtjeiben hausztóriumot képző obligát biotróf paraziták. Különböző bonyolultságú életciklussal rendelkeznek, a szározsdabetegség kórokozói ezek közül a legösszetettebb típusba tartozik, hiszen köztesgazdája is van (*Berberis*) és a rozsdagombák életciklusában lehetséges összes spóraelőző (összesen öt) kialakul az életciklusban. További érdekessége az életciklusnak, hogy mind a monokarionos hifa, mind a dikarionos hifa képez hausztóriumot (M- illetve D-hausztórium).



A szározsdabetegség (*Puccinia graminis*) életciklusa. 1: *Berberis*; 2: spermatogonium (piknium) netárcseppel, benne fogóhifák és spermáciumok (pikniospórák); 3: plazmogámia, spermácium összeolvadása a fogóhifákkal; 4: aeciotelep a levél fonákján; 5: aeciospórák; 6: búza; 7: uredotelep; 8: uredospórák; 9: teleutotelep; 10: teleutospóra; 11: kariogámia; 12: meiózis és bazídium- és bazidiospóra-képzés; 13: bazidiospórák.

8.4.4. Gombák ivartalan szaporodásának általános jellemzői

A gombák ivartalan szaporodása számos képlettel és módon történhet. A legfontosabbnak mégis a mitózissal létrejövő ivartalan mitospórák tekinthetők, melyek kialakulhatnak sporangiumokban vagy hifák közbülső vagy terminális szakaszainak leválasztásával és kitartóképletté alakulásával (klamidospórák). Fontos ivartalan szaporítóképletek a konídiumok. Ezek exogén úton kialakuló, nem mozgó, ivartalan szaporító képletek. Számos gomba széleskörű és hatékony terjesztésében a konídiumoknak nagy, csak anamorfa formával rendelkező gombáknál pedig kizárólagos szerepe van.



Ivartalan szaporítóképletek. A: *Plasmopara* sporangiumtartói zoosporangiumokkal (Oomycota). B: *Rhizopus* ivartalan sporangium tartója, kinyílt és még zárt sporangiumokkal (Zygomycota). C: *Penicillium* konidiofór és konídiumok (Ascomycota). D: *Magnaporthe* konídiumtartója a több sejtes konídiumokkal (Ascomycota). E: *Blumeria* fiatal és kifejezett konídiumtartói (Ascomycota).

A konídiumképzés két fő típusát az alapján különítjük el, hogy a kialakuló konídium a hifa csúcsából nyúlik, fejlődik ki, majd fűződik le (blasztikus konidiogenezis) vagy a meglévő hifa vége fűződik, válik le (tallikus konidiogenezis). Mind a blasztikus, mind a tallikus konidiogenezisnek számos további típusát különítjük el a leválás módjától határoló falak kialakulásának mikéntjétől függően.

8.4.5. Ivartalan szaporodás és struktúrái a gombák fő csoportjaiban, spóratípusok

A petespórás gombák ivartalan szaporodása az ivartalan módon kialakuló ostoros zoosporáikkal vagy az ivartalan spórákat endogén módon létrehozó zoosporangiumokkal történik. Abban azonban különbségek lehetnek, hogy miként alakul a zoosporangiumok további sorsa. Ezekből megfelelő felületre érkeve kiszabadulhatnak a zoosporák, más esetben a sporangium maga csírázik ki és képez a csoportra jellemző cönocitikus hifákat.

A rajzospórás gombáknál sporangiumokban mitózissal létrejövő ostoros zoosporákkal történik az ivartalan szaporodás. Az arbuszkuláris mikorrhiza képző Glomeromycota törzs ivaros szaporodása nem ismert. A csoport fajtái klamidospórákat képeznek, melyek leggyakrabban a talajban jönnek létre, de vannak fajok melyek a spóráikat a kolonizált gyökéren belül képzik. Az arbuszkuláris mikorrhizaképző gombáknál a spórán kívül hifadarabok és kolonizált gyökérdarabok is szolgálhatnak propagulumként.

A járomspórás gombák sporangiumokat képezhetnek, melyben endogén úton jönnek létre az ivartalan mitospórák. Ezen gombák között egy érdekes tendencia figyelhető meg, a sporangiumokban egyre kevesebb spóra fejlődik és a sporangiofórokon több spóratartó is kialakul, melyek maguk is leválhatnak, így olyan képletek jönnek létre melyek sok szempontból már a konídiumtartókra hasonlítanak.

A tömlősgombák között nagyon változatos formái, módjai vannak az ivartalan szaporodásnak, melyben elsősorban az ivartalan spórák a fontosak. Ezek közül leggyakoribb a konídiumképzés, de sok fajnál előfordul például klamidospóra-képzés is. Nagyon sokféle konídiumot és konídiumtartót találunk a csoportban. A konídiumtartók ivartalan termőtestekbe rendeződhetnek, melyeknek különböző típusait különíthetjük el (pl. acervulus, piknídium, sporodochium).

A bazídiumos gombák körében sokkal ritkább és általában kisebb jelentőségű az ivartalan szaporodás, különösen az ivartan spóráképzés. Az üszög és rozsdagombáknál azonban a bazidiospórák kivételével a spóraalakok ivartalan spóráknak tekinthetők, ezeknek pedig óriási jelentőségük van az adott növénypatogén gombák terjedésében.

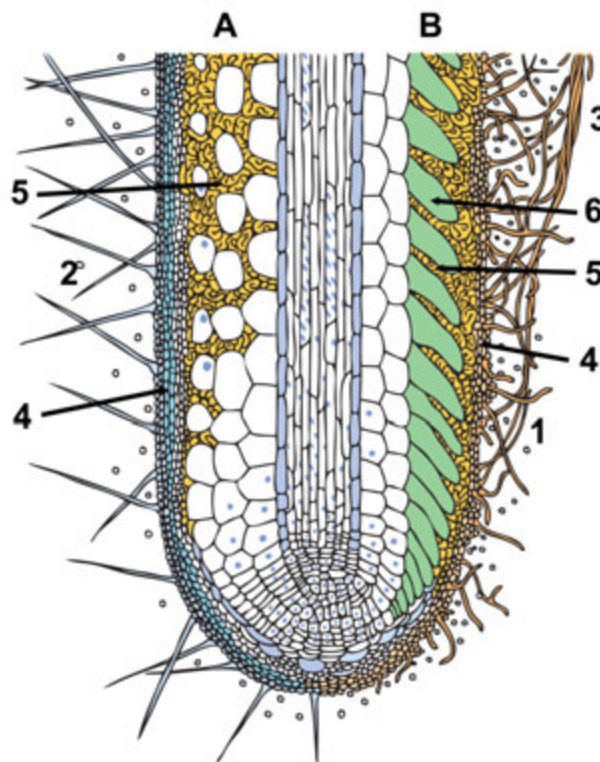
8.5. Gomba-növény kölcsönhatások

8.5.1. Mikorrhizák

A szárazföldi növények többsége gyökerén keresztül valamilyen gombával él mutualista szimbiózisban; ezt a strukturális, funkcionális egységet mikorrhizának nevezzük. A mikorrhizák: „az abszorpció kettős szervei, melyek akkor jönnek létre, mikor szimbiotikus gombák kolonizálják a legtöbb szárazföldi és számos vízi, valamint epifiton növény egészséges felszívó szerveit (gyökerek, rizómák, talluszok)” (James M. Trappe). A mikorrhizáknak a gomba- és növénypartner, valamint a jellemző struktúrák alapján több típusát különíthetjük el. Az egyik fontos kérdés, hogy a gomba kolonizálja-e a növényi sejteket, belenő-e azok belsejébe. Amennyiben igen, úgy endomikorrhizákról, amennyiben a gyökérben kizárólag az intercelluláris terekben találhatók hifák, úgy ektomikorrhizákról beszélünk.

A két legfontosabb típus az arbuszkuláris mikorrhiza (AM) és az ektomikorrhiza (ECM)

ECM leginkább a tömlős- és a bazídiumos gombák (sok közöttük a makroszkopikus termőtestet képző faj) és fás szárú növények esetében alakul ki. Az ECM három fő funkcionális-anatómiai részre osztható: (i) a gyökéren belül, a kéregsejtek közötti intercelluláris terekben létrejövő, speciális szerkezetű Hartig-hálóra (ii) a kolonizált gyökérrel általában borító gombaköpenyre és (iii) a köpenyből kiágazó, ahhoz kapcsolódó elemekre (pl. hifák, rhizomorfák).



Az ektomikorrhizák fő anatómiai jellemzői. **A:** Kortikális és **B:** epidermális szerveződésű Hartig-háló. 1: gyökéren kívüli hifák; 2: cisztida; 3: rhizomorfa; 4: gomba-köpeny; 5: Hartig-háló; 6: gyökér rizodermisz sejtek; 7: kéregsejtek.

A Hartig-háló két fő típusát különböztetjük meg. A kortikális Hartig-háló a kéregsejteket is közreveszi, ilyet találunk általában nyitvatermőknél és néhány zárvatermőnél. Az epidermális Hartig-háló csak a radiális irányba megnyúló rhizodermisz sejtjei körül jön létre, ilyet találunk a zárvatermők döntő többségénél. A köpeny szerkezete is változatos lehet, alapvetően két fő szerveződési típust különböztünk el: (i) a plektenchimatikus köpenyben megfigyelhető a hifális szerveződés, míg a (ii) pseudoparenchimatikus köpenyben nem, itt sejt szerkezetű.

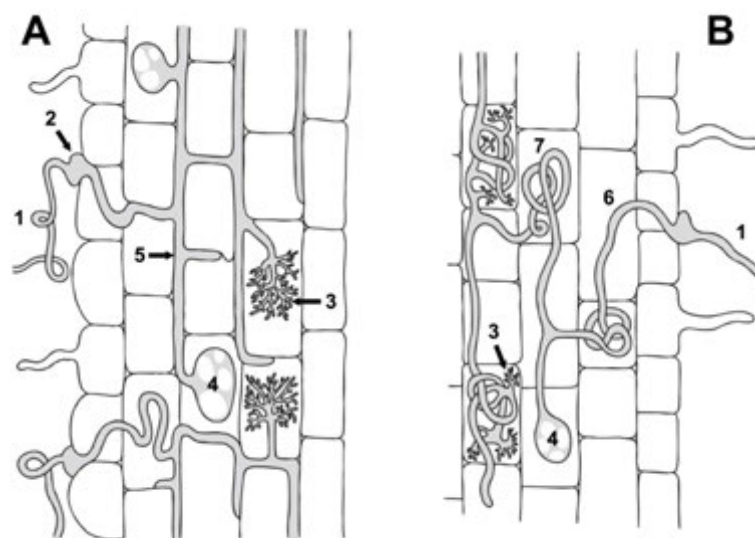
látszik a köpeny. A kiágazó hifák elsősorban a tápanyag felvételét és szállítását segíthetik, összerendeződhetnek, rhizomorfákat alakítva ki. Ezek jelentősen differenciáltak is lehetnek széles, tág lumenű, nem szeptált központi hifákkal, melyek nagy hatékonyságú transzportot tesznek lehetővé.

A legelterjedtebb mikorrhiza-típus az úgynevezett arbuszkuláris mikorrhiza (AM). Az összes szárazföldi növénycsoportban találunk AM-képző növényeket, a gombák közül azonban kizárólag a Glomeromycota törzsbe tartozó obligát biotróf gombák képeznek ilyen mikorrhizát. A típus a nevét a gyökér kéregsejtekben intracellulárisan létrejövő, többszörösen elágazó, fácskára emlékeztető képletekről, az arbuszkulumokról kapta. Az arbuszkulum egy speciális képlet, az elágazódások miatt jelentős felületű, kölcsönhatási felület a partnerek közötti anyagátadásban. A gomba a sejtbe hatoláskor nem töri át a növényi sejtmembránt, viszont annak szerkezete az arbuszkulum körül speciális szerveződésű (PAM: periarbuszkuláris membrán). Egy arbuszkulum kialakulásával egy sejt membránfelülete sokszorosára növekszik. Az arbuszkulumok pár napig funkcionálnak, majd összeesnek, felszívódnak, helyüket újak vehetik át.

A gyökerek kolonizációját megelőzik a kölcsönös felismerési folyamatok, melyek alapvető fontosságúak a sikeres kölcsönhatás létrejöttében. A gyökerek strigolaktontokat szabadítanak fel, melyek stimulálják az AM-gomba klamidospórák csírázását és serkentik a hifák elágazását. A gombák eközben „myc-faktorokat” választanak ki, melyek a növényben indukálnak a kolonizációhoz elengedhetetlen folyamatokat. A hifák a gyökerek felszínén haladva a behatolás helyén kiszélesedő, jellegzetes képleteket hifopódiumokat, más néven appresszoriumokat hoznak létre. Ezekből indulnak ki azok a hifák, melyek behatolnak a gyökérbe. Az AM-gombahifák növényi sejtekbe való behatolását, majd ezen sejtekben való haladását a növényi sejtek speciális átrendeződése előzi meg, illetve követi. Az így kialakuló szerkezetet pre-penetrációs apparátusnak (PPA) nevezzük. Ennek során az endoplazmatikus retikulum egyfajta hengerpalástot hoz létre, mely mintegy kijelöli a hifa haladását a sejtben. Emellett a növényi sejt mag megközelíti a hifa sejtbe történő betörésének helyét, és a hifa előtt halad, ahogyan az a sejtben előre jut. Ezeknek megfelelően alakul a citoskeleton rendeződése is. Az áthaladás, behatolás növényi membrán-dinamikájához elengedhetetlen az intenzív vezikulum képződés, membránba olvadás, mely az exocitózis regulációja szerint zajlik.

Az arbuszkulumok sok hasonlóságot mutatnak a biotróf intracelluláris parazitákra jellemző hausztóriumokkal, funkcionális szempontból azonos képleteknek tekinthetők. Az arbuszkulumok mellett fontos gyökéren belüli struktúrák az intercelluláris terekben létrejövő vezikulumok, melyek nagy mennyiségben tartalmazhatnak raktározott tápanyagokat. Ennek a képletnek a megjelenése azonban nem csupán szezonális, de különböző Glomeromycota csoportok abban is eltérést mutatnak, hogy ez a képlet egyáltalán megjelenik-e. Vannak olyan AM-gombák, melyek gyökéren belül képezik klamidospóráikat – ezek ilyenkor könnyen összetéveszthetők a vezikulumokkal.

Az AM-struktúrák gyökereken belüli rendeződése alapján két fő típust különíthetünk el.



A gyökér kolonizációjának két fő típusa arbuszkuláris mikorrhizák esetében. A: Arum-típusú **B:** Paris-típusú kolonizáció. 1: gyökéren kívüli hifák; 2: appresszorium/hifopódium; 3: arbuszkulum; 4: vezikulum; 5: hifa az intercelluláris terekben; 6: intracelluláris hifa; 7: hifahurok.

Az Arum-típusnál a hifák az intercelluláris terekben futnak, az ezekről leágazó hifák képeznek arbuszkulumot a növényi sejtekben, míg a Paris-típus esetében a hifák a gyökerekben intracellulárisan haladnak, egyes kéregsejtekben hurkokat képeznek, és ezeken a hurkokon jöhetnek létre a kisebb arbuszkulumok. Mind a növény, mind a gomba befolyásolja, hogy melyik típus alakul ki.

8.5.2. Endofiton gombák

Azokat a gombákat nevezzük endofitonoknak, melyek életük legalább egy szakaszában növényekben élnek látható kóros tünetek előidézése nélkül, intra- vagy intercellulárisan kolonizálva azok szöveteit. Ez a definíció nagyon tág, és egyértelmű, hogy nem filogenetikai fogalom, számos olyan csoport van, ahol találunk ilyen endofiton gombákat. Jól ismertek például a Clavicipitaceae családba (anyarozsfélék) tartozó endofitonok, melyek fűfélék föld feletti szerveit kolonizálják (ún. C-endofitonok). Ezen gombák esetében igazolták például azt, hogy a hifák képesek interkaláris növekedésre is. Az endofiton gombákat számos szempontból csoportosíthatjuk, de elmondható, hogy mind anatómiai, mind funkcionális szempontból kevésbé jellemzett az endofiton gomba-növény kölcsönhatás, ami alól talán csak az előbb említett C-endofitonok kivételek. A gyökereket kolonizáló endofiton gombák gyakori formacsoportja a melanizált szeptált hifájú sötét szeptált endofitonok (dark septate endophytes, DSE). A tömlősgombák néhány rendjébe tartozó DSE gombákra jellemző még egy mikroszkleróciumnak nevezett intracelluláris, sűrűn szeptált hifa-struktúra is.

8.5.3. Növénykórokozó gombák

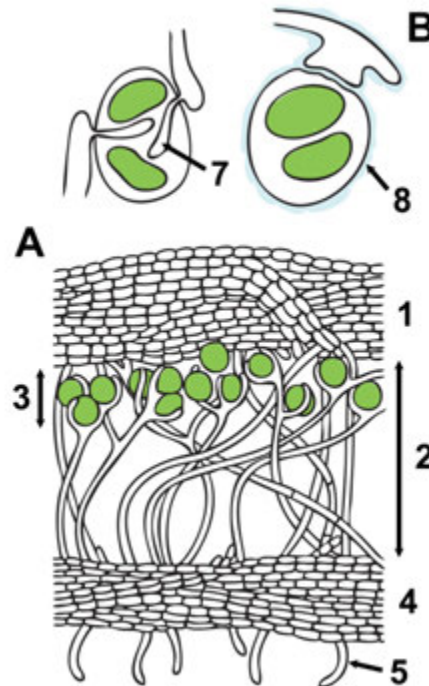
Szerveződés szempontjából kevés általános jellemzőt lehet a növénypatogén gombák és gazdanövényeik kölcsönhatásáról elmondani. Biotrófnak nevezzük azokat a növényparazita gombákat, amelyek kizárólag élő növényi sejtekből, szövetekből képesek felvenni a számukra szükséges anyagokat. Ezzel szemben a nekrotrof növénykórokozó gombák előbb elpusztítják a növényi sejteket, szöveteket, majd felélik ezek tartalmának egy részét. Alapvető különbségek vannak a két kölcsönhatás molekuláris mechanizmusában, és a lehetséges növényi védekezésekben is. A megtámadott sejtek programozott sejthalála (PCD) egy hyperszenzitív reakció, amely a szöveti részekben olyan elhalásokhoz vezethet, ami például megakadályozza a patogén terjedését.

A fertőzés egyik alapvető kérdése a kórokozó bejutása a gazdaszervezetbe. Fontos lépés a kórokozó szaporítóképletének megtapadása, majd csírázása a gazda felületén. Ebben nagy szerepe lehet a növényi felszín sajátosságainak, például hidrofób felületnek, mint a növényi kutikula, indukálhatják a csírázást. Hasonlóan az AMF gombák gyökerekbe jutásához, számos kórokozó gomba fejleszt a növény felszínén egy speciális képletet, appresszóriumot, ahonnan a behatolás indul. Különbségek lehetnek abban, hogy milyen módon jut be egy gomba a gazdába. Olykor elsősorban a fizikális hatások segítik a gomba behatolását, mint például a *Magnaporthe grisea* esetében, ahol az appresszóriumban lejátszódó folyamatok során olyan magas nyomás alakul ki, amely mintegy áttolja a növényi sejtfalat. Más esetekben a kórokozók enzimeket, vagy enzimeket és a nyomást együttesen alkalmazva jutnak be a növénybe. Vannak olyan fajok is, mint például a szárrozsda kórokozója, ahol az uredospórából kihajtó hifa a növény felszínén növekszik, addig, amíg el nem ér egy sztómaéhoz, ahol is a zárósejtre való feljutás hatására lefelé fordul a növekedés iránya (stigmatotropizmus) és a gázcsere nyíláson keresztül kolonizálja a növényt. Fontos képlet az intracelluláris biotrof parazitáknál a hausztórium (szívóhifa), ami az élő növényi sejtekben kialakul, és amin keresztül a gomba el- és felveszi a számára fontos tápanyagokat.

8.6. Zuzmók szerveződése

A zuzmó egy mikobionta (gomba) és egy fotobionta (zöldalga vagy cianobaktérium) speciális szerkezetű stabil talluszt eredményező önfenn tartó együttélése. Hangsúlyozni kell, hogy a legritkább esetben fordul az elő, hogy ténylegesen csak egy-egy gomba illetve fotobionta található meg egy zuzmóban. A zuzmókat a gomba alapján határozzuk meg és nevezzük el. A fotobionta mintegy „rabszolgája” a mikobiontának, szaporodásra nem képes, a gomba még a sejtciklusát is szabályozza. A fotobionta általában nevelhető önállóan is. A körülbelül 100 ismert faj adja a fotobionta partnereket, melyek leggyakrabban zöldalgák (~85%), ritkábban cianobaktériumok (10%), vagy mindkét csoport képviselői. A mikobionták általában tiszta tenyészetben nem tarthatók fent, 14000-15000

fajuk 98-99%-a tömlősgomba, bazídiumos zuzmóképző körülbelül 20 faj ismert. A gombák képesek a fentebb megismert ivartalan és ivaros módon szaporodni, de ilyenkor csupán a mikobionta terjed, szaporodik.



A zuzmók szerveződésének vázlatos áttekintése. **A:** Egy zuzmó-telep keresztmetszetének vázlatos képe. **B:** Gomba-növény interakció anatómiájának fő típusai. 1: felső kéreg; 2: medulla; 3: algaréteg; 4: alsó kéreg; 5: rögzítőhifa (rhizina); 6: algasejt; 7: hausztórium; 8: hidrofób burok.

A zuzmótelepek (talluszok) megjelenése alapján három fő típust különíthetünk el, ezek általános formáját nevük is jól jellemzi: kéregzuzmó, leveles zuzmó és szakállzuzmó. A zuzmótelep felépítése akár több rétegű is lehet. Az alsó és felső tömött kéreg (kortex) a mikobionta képzi, a középső rétegben (medullaris réteg) egyrészt egy lazább hifaszövedék és egy a fotobiontákat is rejtő gonídiális réteg található. A mikobionta-fotobionta közti tápanyagátadás helye lehet a gomba által az algasejtben képzett hausztórium, vagy az az apoplasztikus felület, ahol a gombahifa odasimul az alga sejtfelületére (ezt nevezik „intraparietális hausztóriumnak”), ez utóbbi esetben a gomba által termelt hidrofób anyagokból létrejövő burok szigeteli a kapcsolatot.

A zuzmótelep jellemzően extrém lassú növekedésű. Mivel a fotobionta és a mikobionta együtt terjedése szükséges a zuzmó szaporodásához, ezért maga a zuzmó kizárólag ivartalan úton terjed, szaporodik. Ilyen a mikobiontát és fotobiontát is tartalmazó szaporító képlet az izídium (kéreg kitüremkedés) és a szorédium (nem kérges, dara-szerű csomócska).

Bibliography

- Steven E Ruzin: *Plant Microtechnique and Microscopy* 1999 Oxford University Press
- R. Moore, W.D. Clark, D.S. Vodopich: *Botany* 1998 McGraw Hill
- M. Cresti, S. Blackmore, J.L. van Went: *Atlas of Sexual Reproduction in Flowering Plants* 1992 Springer Verlag
- V. Raghavan: *Molecular Embryology of Flowering Plants* 1997 Cambridge University Press
- C.B. Beck: *An Introduction to Plant Structure and Development* 2005 Cambridge University Press
- W.C. Dickison: *Integrative Plant Anatomy* 2000 Harcourt Academic Press
- Jennings, D.H., Lysek, G.: *Fungal biology understanding the fungal lifestyle* 1996 BIOS Scientific Publishers
- Smith, S.E., Read, D.J.: *Mycorrhizal Symbiosis*. 3rd ed 2008 Academic Press
- Webster, J., Weber, R.: *Introduction to Fungi* 3rd ed 2007 Cambridge University Press
- C. Biswas, B.M. Johri: *The Gymnosperms* 1997 Springer-Verlag
- R.F. Evert: *Esau's Plant Anatomy* 2006 Wiley
- J.L. Hall, C. Hawes: *Electron Microscopy of Plant Cells* 1991 Academic Press
- B. Capon: *Plant Survival* 1994 Timber Press
- A.D. Bell: *Plant Form* 1991 Oxford University Press