

OTKA nyilvántartási szám: T 47243

Témavezető: Keresztes Áron

Kis-dózisú stresszorok stimuláló hatásának jelátviteli és hormonális háttere növényi sejtekben

Bevezetés

Egy korábbi OTKA pályázatunkban (T 30850) alapos vizsgálat tárgyává tettük a kis-koncentrációjú kémiai stresszorok jótékony (szintetikus folyamatokat serkentő) hatását növényekben. Kiválasztottuk az objektumokat, ágenseket, a kezelések paramétereit, és a serkentés legjobb markereit.

Erre a munkára alapozva jelen pályázatunkban azt a célt tűztük magunk elé, hogy felderítsük a folyamat mechanizmusát. Evégből négyféle kísérleti rendszert definiáltunk:

1. levágott, nem gyökeresedő levél
2. levágott, gyökeresedő levél
3. csíranövény gyökéren át kezelve
4. csíranövény levélen át kezelve.

A serkentést (stimulációt) mindegyik rendszerben a levél-szeneszencia gátlásaként, ill. visszafordításaként (rejuvenáció) észleltük. A mechanizmust illetően többféle hipotézist állítottunk fel:

- a. fokozott ionfelvétel a tápközegből
- b. citokininek hatása
- c. bizonyos szignáltranszdukciós utak aktiválódása
- d. esetlegesen fellépő oxidatív stressz hatása

Ezeket a lehetőségeket célzott kísérletekkel egyenként vizsgálat tárgyává tettük.

A vizsgálatok során transzmissziós elektronmikroszkópiát, spektrofotometriát (klorofill meghatározás, MDA mérés), szcintillációs aktivitás mérést ($^{14}\text{CO}_2$ beépülés), citokinin (CK) aktivitás és mennyiség meghatározást (biteszt és HPLC), enzimaktivitás (SOD) mérését (SDS-PAGE, aktivitásfestés), farmakológiai módszereket (specifikus szignálút-gátlók), és kémiai analízist (ICP-MS) alkalmaztunk.

Eredmények

Levágott, nem gyökeresedő levél

Ilyen kísérleti rendszerrel korábban nem dolgoztunk (csak gyökeresedő levéllel, ill. csíranövénnyel), ezért először is azt kellett eldöntenünk, hogy egyáltalán megtörténik-e a stimuláció gyökerek hiányában.

Ehhez a tervben szereplő kukorica levél nem felelt meg, mert levágás után tápközegben csak néhány napig maradt életben. Kiválónak bizonyult viszont az árpa levél, ami hasonló körülmények között két hétnél tovább is túlélt.

Az alkalmazott stresszorok (ágensek): 10^{-6} M TiCl_3 , 10^{-7} M $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$ és 10^{-7} M DCMU, $\frac{1}{4}$ erősségű Hoagland oldatban, amibe a levágott leveleket részlegesen bemerítettük. (A koncentrációkat dózis-hatás vizsgálatokkal választottuk ki).

Mint a stimuláció legjobb markerét, legelőbb is a klorofill (Chl) tartalmat mértük meg (1. ábra). Ebből kiderült, hogy az ágensek erőteljesen stimulálták a levelet, kb. 150 %-ra növelve a Chl tartalmat a 2. hét végére, a folyamatos csökkenést mutató kontrollhoz képest. Hasonló tendenciát láttunk a $^{14}\text{CO}_2$ beépítés változásában is.

Transzmissziós elektronmikroszkópos vizsgálataink szerint (2. ábra) a kontroll levelek kloroplasztiszaiban számos elektronenzim plasztoglobulus halmozódott fel az 1. hét végére, a

szenescencia jeleként. Ezt a folyamatot az ágensek meggátolták. A 2. hét végére a kontrollban keményítőszemek jelentek meg, ez arra utalhat, hogy a sejt egésze a továbbhaladó szenescencia következtében nem tudta hasznosítani a fotoszintézis produktumát. A kezelt levelek plasztisztaiban viszont alig találtunk keményítőt, ami a sejt funkcióképesebb (fiatalabb) állapotát mutathatja.

A mechanizmusra vonatkozó hipotézisek közül először a fokozott ionfelvételt ellenőriztük, Hoagland oldat helyett CaSO_4 minimál tápoldat alkalmazásával (3. ábra). A Chl tartalom ez esetben is megközelítően úgy nőtt a kezelés hatására, mint Hoagland oldaton; ez a táplálkozásélettani magyarázat tehát elvethető.

Bár a levágott levéltől nem várható citokinin (CK) szintézis, elvileg nem zárható ki a meglévő inaktív CK formák aktívvá alakulása. Ennek eldöntésére megvizsgáltuk, hogy növekszik-e az aktív CK mennyiség a kezelés hatására. Ez nem a minden formát egybemérő analitikai módszerekkel, hanem az *Amaranthus betacianin* szintézisére alapuló bioteszttel (Biddington és Thomas 1973) volt kivitelezhető. Az egyértelműen negatív eredmény azt mutatta, hogy az ágensek CK-szerű (fiatalító) hatása itt nem CK-eken keresztül valósul meg.

Következett a szignáltranszdukciós utak vizsgálata. Itt azokat az útvonalakat teszteltük, melyek a növényekben a leginkább aktívnak bizonyultak. Így esett a választásunk először is a PIP_2 - IP_3 /DAG (foszfoinozítid) útra. Ennek specifikus gátlója, a Li ion, ami az IMP-ase enzim szintjén hat (Gillaspy et al. 1995) és teljesen eliminálta az ágensek serkentő hatását (4. ábra). Ugyanígy hatott a sztearoilkarnitinklorid (SCC) is, ami a proteinkináz C (PKC) DAG általi aktiválódását gátolja (Nekadate és Blumberg 1987). Ebből adódik, hogy a kis-koncentrációjú stresszorok keltette szignál sejten belüli közvetítésében a foszfoinozítid út DAG- ága játszik szerepet.

Ezek az eredmények folyóiratcikk formájában is megjelentek (Nyitrai, Mayer, Óvári, Keresztes 2007).

Levágott, gyökeresedő levél

Ebben a kísérleti rendszerben babnövény levágott 1. levele volt az objektum, aminek levélnyele (tápoldatban tartva) a vágási felszín közelében a 6.-7. napon gyökereket kezdett fejleszteni.

Serkentő ágensként 5×10^{-8} M $\text{Cd}(\text{NO}_3)_2$ -ot, 10^{-7} M $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$ -ot és 10^{-7} M DCMU-t alkalmaztunk a tápoldathoz adva.

A kezelt levelek Chl tartalma és $^{14}\text{CO}_2$ -beépítése a gyökeresedést követően, tehát a levágás utáni 2. héten kezdett a kontrollhoz képest növekedni, és mért maximumát a kísérlet végére (21. nap) érte el. Tekintettel a gyökéreképződésre, itt különösen fontos volt a CK tartalom meghatározása, ami azzal az eredménnyel járt, hogy a CK szint hamarabb és erőteljesebben emelkedett, mint a Chl tartalom. HPLC-val megállapítottuk, hogy főként izopentenil-adenin, és kisebb mértékben transz-zeatin jelent meg a levélben. Ezek forrásaként kézenfekvő volt a képződő gyökerekre gondolni, és valóban az ágensek jelentősen (négyeszeresére) emelték a gyökerekben az aktív CK szintet. Ez a növekmény Li ionnal visszafogható volt (5. ábra), ami itt is a PIP_2 - IP_3 /DAG útvonal jeltovábbító szerepére utal. Felmerült a kérdés, hogy transzportálódott-e a levelekbe ágens is a CK mellett, hogy aztán ott direkt módon hozzájáruljon a serkentéshez. ICP-MS méréseink szerint (legalábbis a fémionokat illetően) a levélbe irányuló transzport minimális mértékű (1. táblázat).

A serkentés módját a gyökeresedő és nem gyökeresedő levélben a 6. ábrán hasonlítjuk össze. Ezek az eredmények folyóiratcikk formájában megjelenés alatt állnak (Nyitrai, Kovács, Király, Óvári, Keresztes – Plant Biology).

Csíránövény, gyökéren át kezelve

Ebben a modellben árpa csíránövények 1. levelét használtuk, az ágensek 5×10^{-8} M Cd és 10^{-7} M DCMU voltak.

A transzmissziós elektronmikroszkópos vizsgálatok kevesebb és kisebb plaztoglobulust mutattak a kezelt növények kloroplasztisztaiban, mint a kontrollban, ami az ágensek szeneszcencia-gátló hatását jelzi. Kukorica csíranövényben korábban ilyen különbséget nem találtunk, bár a kloroplasztiszok stimulációja fiziológiai értelemben ott is kimutatható volt (Nyitrai et al. 2003).

A kezelt levelek Chl tartalma lassabban nőtt, mint a levágott árpalevélben, de a 2. hétre szignifikánssá vált. Mind a levélben, mind a gyökérben nőtt az aktív CK tartalom az ágensek hatására (7. a,b ábra), ami egyaránt visszafogható volt Li ionnal, SCC-vel, és PD-vel (ami a MEK1/MEK2 nevű MAP-kináz kinázok gátlója – Alessi et al. 1995). Ez azt mutatja, hogy a foszfoinozitid út DAG-ágáról a jel az egyik MAPK útvonalon át továbbítódik a sejtmagba.

Mivel a gyökér jelentős mennyiségű fémiont (Cd) halmozott fel az oldatból, míg a levélbe ebből alig transzportálódott (8. ábra), alapvetően itt is a feljutó CK-ek okozzák a szeneszcencia-gátlást. Másrészt a gyökér nagy fémion tartalma célszerűvé tette itt a 4. hipotézisünk (1. Bevezetés) tesztelését, ami az esetlegesen fellépő oxidatív stresszre vonatkozott. Evégből gélelektroforézissel és aktivitásfestéssel meghatároztuk a szuperoxid-diszmutáz (SOD, EC 1.15.1.1.) aktivitást. Ez a gyökérben DCMU esetében mutatott egy enyhe átmeneti emelkedést a kontrollhoz képest, Cd esetében viszont nem. A malondialdehid (MDA) mennyisége (ami a membrán-károsodás egyik jelzője) egyik ágens hatására sem nőtt a kontrollhoz képest (9. a,b ábra).

A hidroponikusan kezelt csíranövényben végbemenő folyamatokat a 10. ábrán foglaljuk össze. Ezek az eredmények folyóiratcikk formájában online olvashatók (Kovács, Nyitrai, Czövek, Óvári, Keresztes – JPP, doi : 10. 1016/j.plph.2008.02.007).

Csíranövény, levélen át kezelve

Ebben a modellben tápközegen nőtt bab csíranövények 1. levelét használtuk, az ágensek 5×10^{-7} M Cd, 10^{-6} M Pb, és 10^{-6} M DCMU voltak, permet formájában. A kezelés (és tápoldatcsere) 2 naponta történt.

A kezelt levelekben gyorsan, már az 1. héten nőtt a Chl tartalom, ami gátlókkal (Li, PD) visszafogható volt (11. ábra). Hogy ez nem csupán lokális, direkt hatás, azt az mutatja, hogy a 2. héten a CK tartalom is megnőtt a levélben, valamint a gyökérben is (12. a,b ábra). Ennek oka az lehet, hogy a Cd és Pb számottevő és növekvő mértékben jutott le a levélből a gyökérbe (13. a,b ábra). A SOD aktivitás itt sem mutatott egyértelmű összefüggést a serkentéssel. A stimuláció direkt és indirekt összetevőit a 14. ábra mutatja.

Ezekből az eredményekből írt cikkünk (Nyitrai, Czövek, Óvári, Keresztes – JPP) bírálata megtörtént, a revízió folyamatban van.

Az eredmények gyakorlati hasznosíthatósága

Tekintettel arra, hogy a használt ágensek többé-kevésbé mérgezőek és környezetkárosítók, alkalmazásuk a növénytermesztésben nem jöhet szóba.

Ezért olyan ágens is kipróbáltunk, ami hatásos, de mentes ezektől a hátrányoktól. Ilyen szernek találtuk az etanolamint (EA), aminek stressztűrést fokozó hatására van is irodalmi adat (Mascher et al. 2005), jóllehet a hatásmechanizmus ismeretlen. Eddigi kísérleteink szerint ez nem tér el az egyéb ágensek hatásmódjától.

Ebből a munkából egy folyóiratcikk előkészületben van.

Következtetések

A kis-koncentrációjú kémiai stresszorok serkentő hatása nem-specifikus (vagyis független az ágens kémiai természetétől, pl. fémion vagy herbicid), és a hatásban nem játszik szerepet oxidatív stressz. E két

ismérv megkülönbözteti a stimulációt a sejt kultúrákon alkalmazott (és ugyancsak metabolikus serkentést okozó) elicitálástól.

A stimuláció egyaránt kiváltható intakt növényen és izolált levélen. Az ágens hatása a vizsgált kísérleti rendszerekben a PIP₂-IP₃/DAG jelpálya DAG-ágán, majd a PKC-től a MAPK útvonalon jut el a sejtmembrántól a génekig. A válasz viszont specifikus arra a sejt típusra, amely kontaktusba került az ágenssel; gyökér esetében a CK szintéziséért felelős gének, levél esetében a klorofill-szintézisért és a fotoszintézis fokozódásáért felelős gének aktiválódnak.

A stimuláció megegyezhet a stressz-szindróma korai, ellenállási fázisában már régen leírt, de mechanizmusát illetően alig ismert edződéssel (hardening, eustressz). A folyamatot azzal a stratégiával tettük vizsgálhatóvá, hogy a kis koncentrációval beindítottuk a szignalizációt, de nem tettük lehetővé az ennek pozitív hatásait elfedő károsodást.

Munkaterven kívüli eredmények

A levágott, gyökeresedő bablevél kapcsán figyeltünk fel az uborkalevél sajátos viselkedésére. Az egyik vizsgált fajta levágott levele erőteljes gyökeresedés után kezelés nélkül produkálja azokat a tüneteket, amiket bablevélben serkentő ágensekkel értünk el. Sőt ezen túl még látványos mértékben meg is nő, beleértve a kloroplasztiszok növekedését is.

Levélszöveteket hormonoldatokon úszatva, bizonyos változásokat az említettek közül benziladeninnel, másokat indolecetsavval tudtunk előidézni (Kovács, Sárvári, Nyitrai, Darók, Cseh, Láng és Keresztes, 2007).

Elektronmikroszkópos vizsgálatokat végeztünk továbbá károsító nehézfém-stressznek, ill. fény- és szárazság-stressznek kitett mintákon (német, ill. bolgár kooperációban), ezekből egy folyóiratcikket beküldtünk, két másik előkészületben van.

A pályázat impaktja az egyetemi képzésben

A leírt munkatervi kísérletek egy része megjelent két szakdolgozatban, egy újabbnak a munkálatai folyamatban vannak, bemutatásra került tudományos diákköri konferencián és egy sikeres felvételi előadás formájában a Münchener Egyetem Doktori Iskolájában.

Emellett a témavezető két szemináriumot tartott a pályázat témájából a Jénai Friedrich Schiller Egyetemen.

Irodalom

Alessi DR, Cuenda A, Cohen P, Dudley DT, Saltiel AR (1995): PD 098059 is a specific inhibitor of the activation of mitogen-activated protein kinase *in vitro* and *in vivo*. *Journal of Biological Chemistry* 46, 27489-27494.

Biddington NL, Thomas TH (1973): A modified *Amaranthus* betacyanin bioassay for the rapid determination of cytokinins in plant extracts. *Planta* 111, 183-186.

Gillaspy GE, Keddie JS, Oda K, Gruissem W (1995): Plant inositol monophosphatase is a lithium-sensitive enzyme encoded by a multigene family. *The Plant Cell* 7, 2175-2185.

Kovács E, Nyitrai P, Czövek P, Óvári M, Keresztes Á: Investigation into the mechanism of stimulation by low-concentration stressors in barley seedlings. *Journal of Plant Physiology* (doi:10.1016/j.jplph.2008.02.2007.) IF=2.239

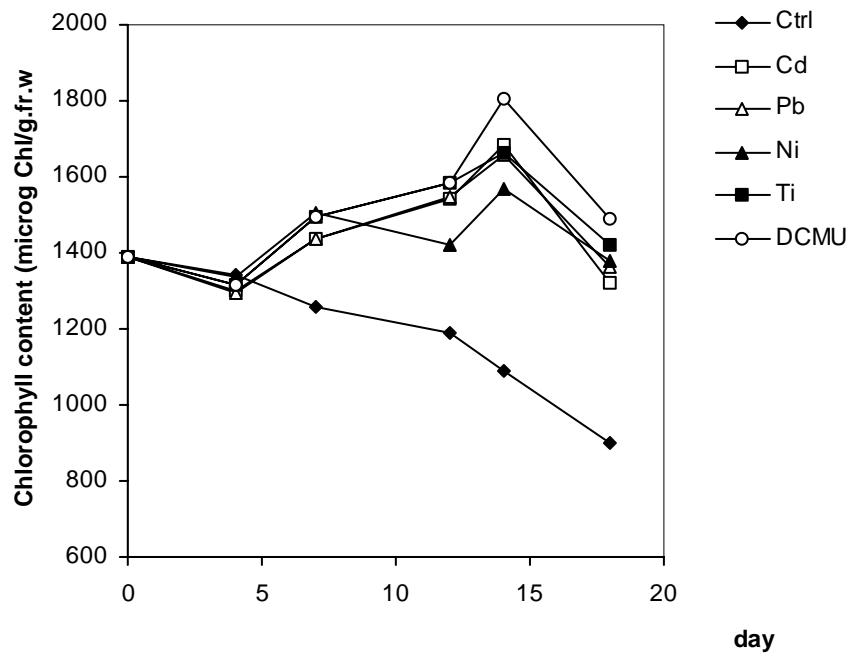
Kovács E, Sárvári É, Nyitrai P, Darók J, Cseh E, Láng F, Keresztes Á (2007): Structural-functional changes in detached cucumber leaves, and modelling these by hormone-treated leaf discs. *Plant Biology* 9, 85-92. IF=2.012

Mascher R, Nagy E, Lippmann B, Hörnlein S, Fischer S, Scheidig W, Neagoe A, Bergmann H (2005): Improvement of tolerance to paraquat and drought in barley (*Hordeum*

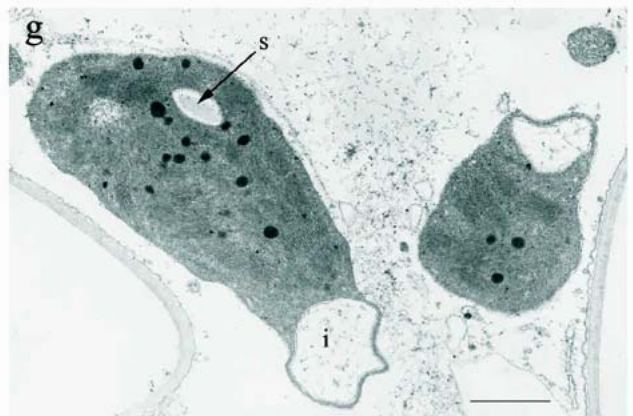
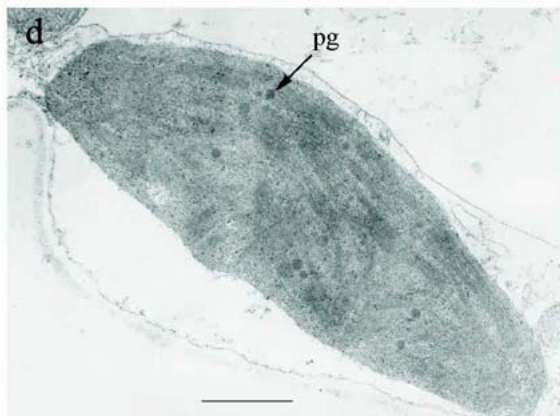
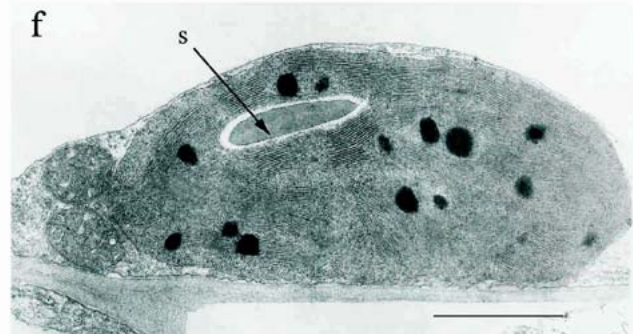
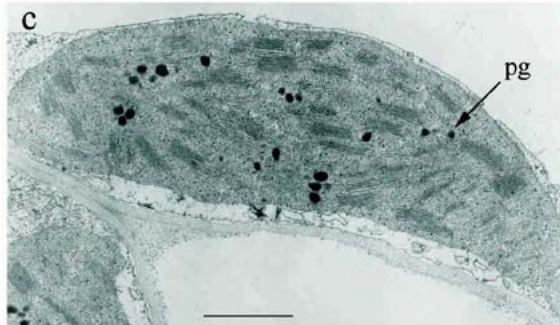
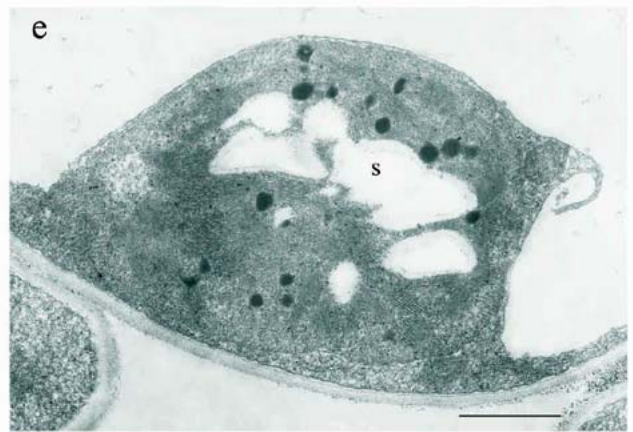
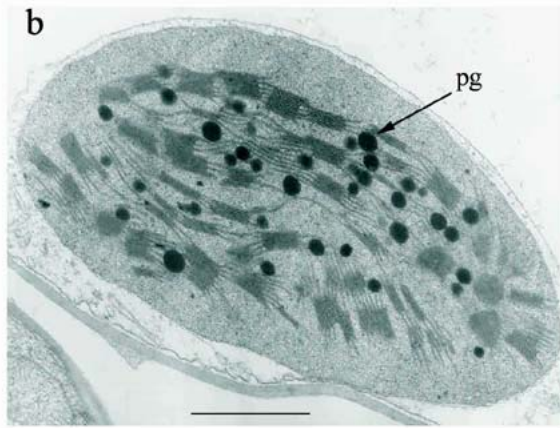
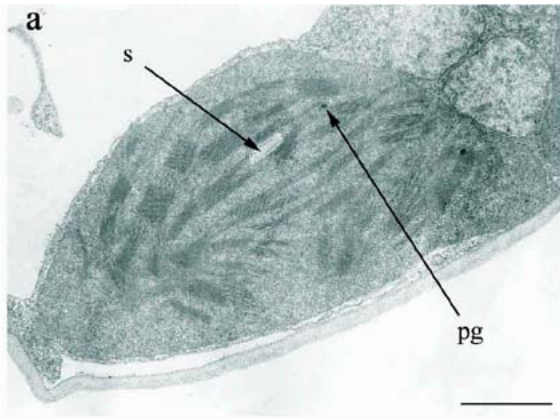
- vulgare* L.) by exogenous 2-aminoethanol: effects on superoxide dismutase activity and chloroplast ultrastructure. *Plant Science* 168, 691-698.
- Nekadate T, Blumber PM (1987): Modulation by palmitoylcarnitine of protein kinase C activation. *Cancer Research* 47, 6537-6542.
- Nyitrai P, Bóka K, Gáspár L, Sárvári É, Lenti K, Keresztes Á (2003): Characterization of the stimulating effect of low-dose stressors in maize and bean seedlings. *Journal of Plant Physiology* 160, 1175-1183.
- Nyitrai P, Mayer M, Óvári M, Keresztes Á (2007): Involvement of the phosphoinositide signaling pathway in the anti-senescence effect of low-concentration stressors on detached barley leaves. *Plant Biology* 9, 420-426. IF=2.012
- Nyitrai P, Czövek P, Óvári M, Keresztes Á: Signaling mechanism mediating the anti-senescence effect of low-concentration chemical stressors sprayed onto bean seedlings. *Journal of Plant Physiology* (beküldve). IF=2.239
- Nyitrai P, Kovács E, Király I, Óvári M, Keresztes Á: On the mechanism of rejuvenation of ageing detached bean leaves by low-concentration stressors. *Plant Biology* (elfogadva). IF=2.012

Konferencia kiadványok

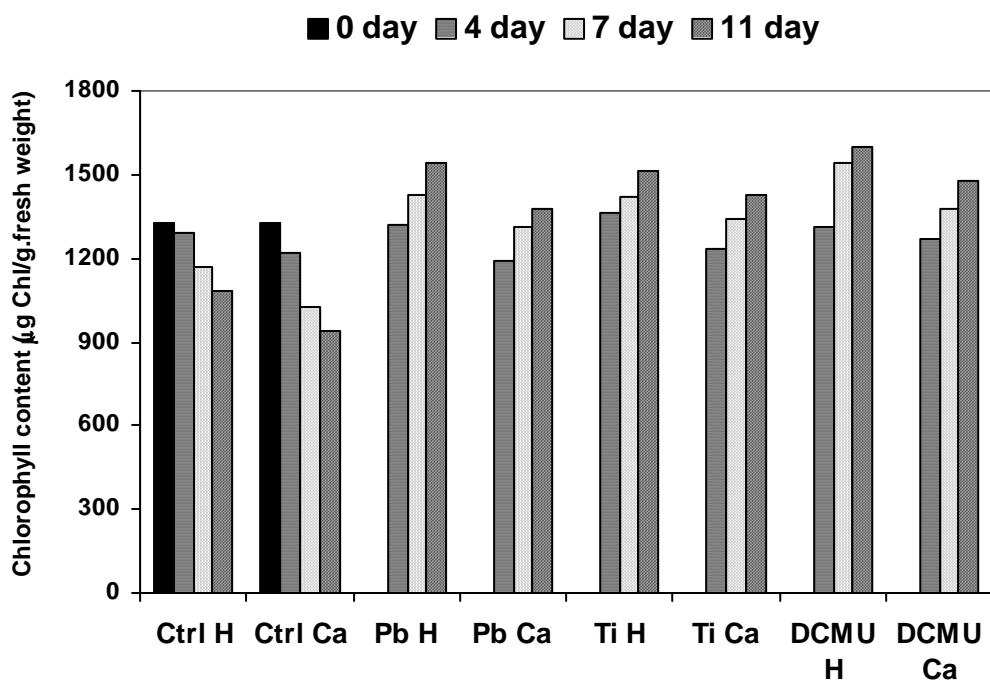
- Nyitrai P, Gáspár L, Bóka K, Mayer M, Keresztes Á (2004): Low-dose stressors-induced rejuvenation in detached bean leaves. The 14th FESPB Congress. *Acta Physiologiae Plantarum* Vol. 26(3). pp. 219-220. Cracow, Poland
- Nyitrai P, Bóka K, Sárvári É, Keresztes Á (2004) Reverting senescence by low-dose stressors in bean leaves. Proc. 13th European Microscopy Congress, Vol.3. pp. 469-470, Antwerp, Belgium.
- Mayer M, Nyitrai P, Keresztes Á (2005) Effect of low-concentration stressors on the senescence of detached barley leaves. Proc. of 8th Hungarian Congress on Plant Physiology and 6th Hungarian Conference on Photosynthesis, *Acta Biologica Szegediensis* 49(1-2):105-106, Szeged, Hungary.
- Kovács E, Sárvári É, Nyitrai P, Cseh E, Darók J, Keresztes Á (2006): Levélszerkezet hormon-indukált transzformációja: kísérletek uborka levéllel. XII. Magyar Növényanatómiai Szimpózium. Sárkány Sándor Emlékülése, pp. 54-57, Jate Press, Szeged.
- Nyitrai P, Mayer M, Óvári M, Keresztes Á (2006): The rejuvenating effect of low-concentration stressors on detached barley leaves and the mechanism of action. XV. FESPB Congress, RAS-02-167, Lyon, France.
- Kovács E, Sárvári É, Nyitrai P, Cseh E, Keresztes Á (2007): Histological and ultrastructural changes in detached cucumber leaves during root development. Proc. of 8th Multinational Congress on Microscopy, pp. 471-472, Prague, Czech Republic.
- Kovács E, Nyitrai P, Czövek P, Óvári M, Keresztes Á (2007): Effect of low-concentration stressors in barley seedlings. 2nd World Conference of Stress, 4C-02. pp. 205-206, Budapest, Hungary.
- Kovács E, Nyitrai P, Czövek P, Óvári M, Keresztes Á (2007) Effect of low-concentration stressors in barley seedlings. Conference of Cell Stress and Chaperones. 12(2), pp. 208-209. Budapest, Hungary.
- Kovács E, Nyitrai P, Keresztes Á (2008): On the mechanism of stimulation by low-concentration stressors in barley seedlings. Proc. of the 9th Hungarian Congress on Plant Physiology, *Acta Biologica Szegediensis*. 52(1), pp.179-180, Szeged.



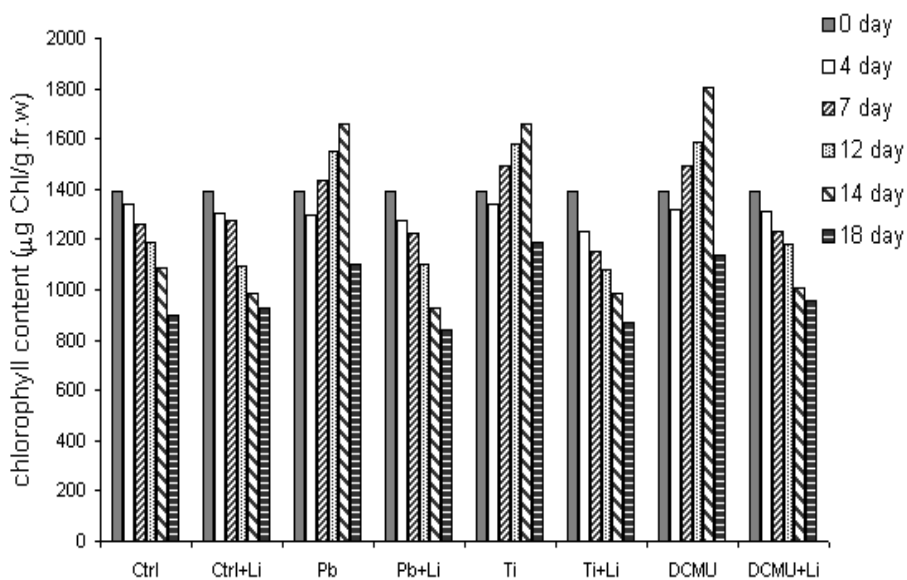
1. ábra Kontroll és ágens-kezelt levágott árpa levelek klorofill tartalma (μg klorofill/g friss tömeg).



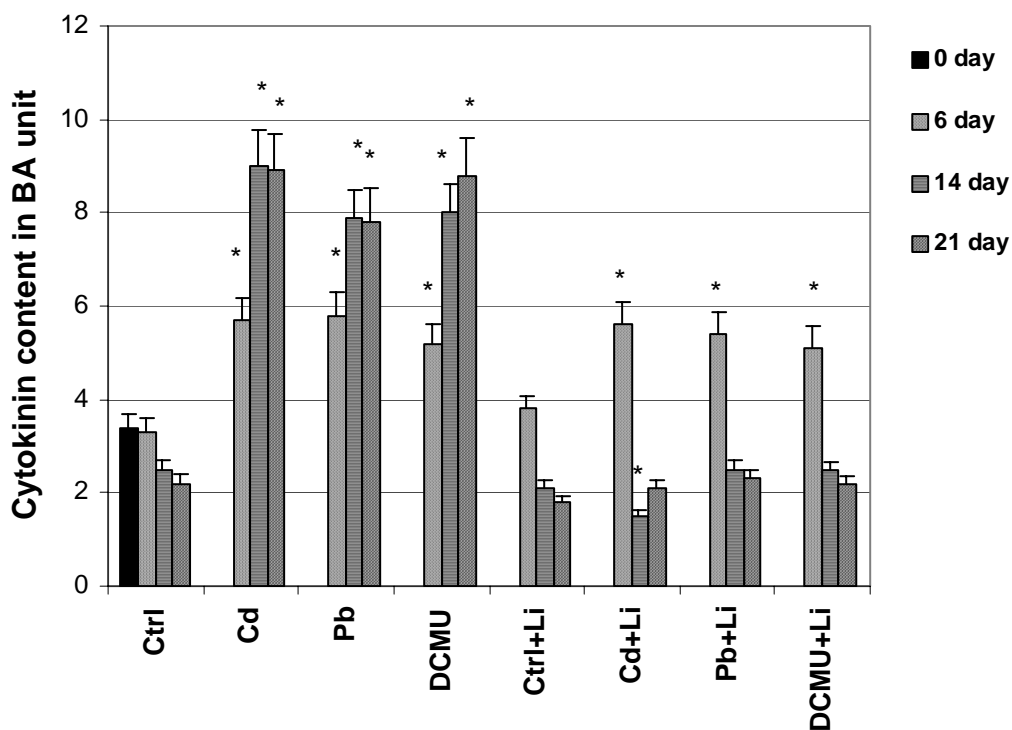
2. **ábra** 0 napos kontroll (A), 7 napos kontroll (B), 7 napos Pb-kezelt (C), 7 napos DCMU-kezelt (D), 14 napos kontroll (E), 14 napos Pb-kezelt (F), 14 napos DCMU-kezelt (G) levágott árpalevelek kloroplasztiszainak elektronmikroszkópos képei. Pg = plasztoglobulus, s = keményítő szemcse, i = invagináció. Méretvonal = 1 μm .



3. **ábra** Hoagland tápoldaton (H) és CaSO_4 oldaton (Ca) nevelt kontroll és ágens-kezelt levágott árpa levelek klorofill tartalma (μg klorofill/g friss tömeg).



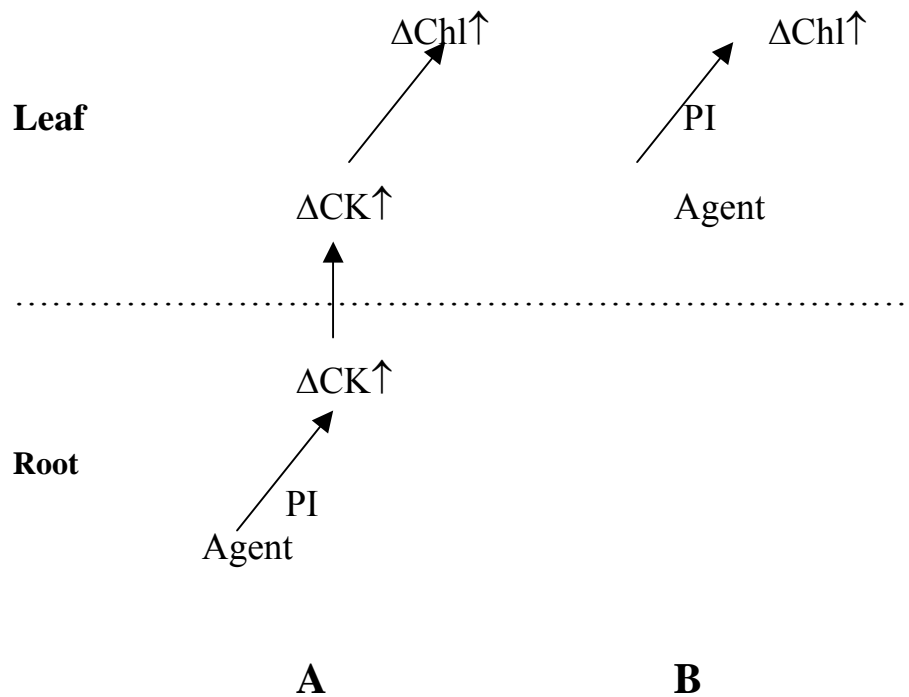
4. **ábra** Kontroll (Ctrl) és ágens-kezelt, valamint ágens+Li-kezelt levágott árpa levelek klorofill tartalma (μg klorofill/g friss tömeg)



5. **ábra** Kontroll (Ctrl), ágens-kezelt és ágens+Li kezelt levágott bab levelek citokinin tartalma benziladenin (BA) egységben (10^{-9} M BA/g friss tömeg) kifejezve.

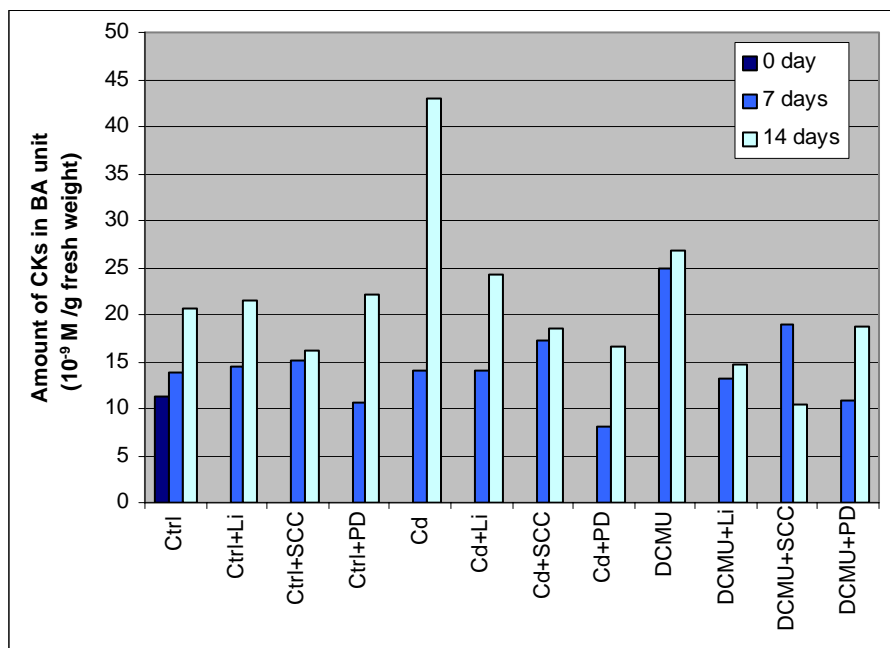
1. **táblázat** 21 napos kontroll (Ctrl) és ágens-kezelt levágott bab levél gyökereinek és leveleinek ion tartalma (Cd és Pb) ICP-MS méréssel (μg ion/g száraz tömeg).

| | Root | | | Leaf | | |
|-------------------|------|------------|------------|------|------------|------------|
| | Ctrl | Cd treated | Pb treated | Ctrl | Cd treated | Pb treated |
| Cd content | 0.19 | 2.94 | 0.10 | 0.09 | 0.35 | 0.03 |
| Pb content | 0.37 | 0.63 | 14.88 | 0.24 | 0.25 | 0.51 |

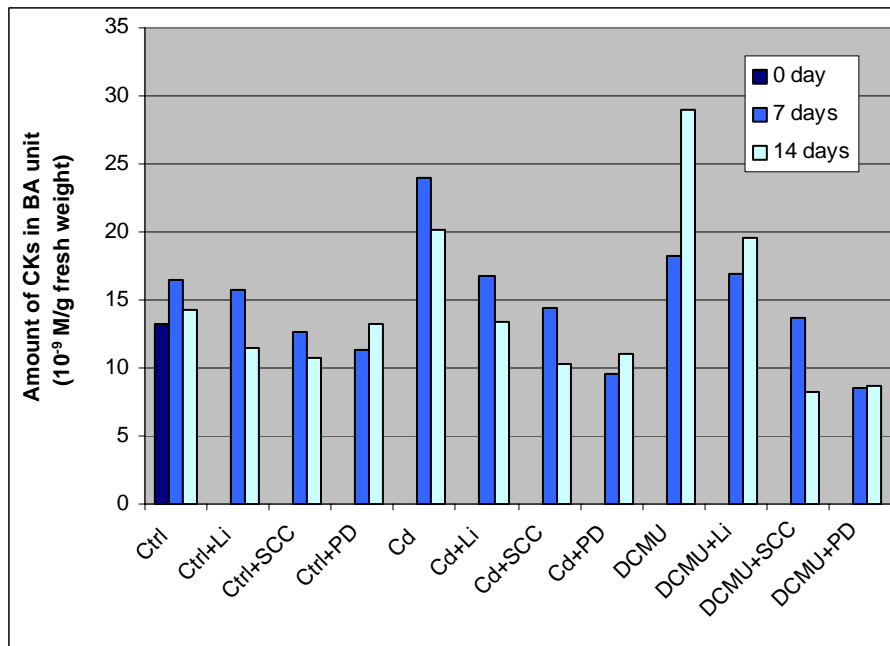


6. ábra Kis-koncentrációjú stresszorok (ágens) hatásmechanizmusának sémája különböző levél modellekben. A = meggyökerező levágott bab levél, B = nem-gyökerező levágott árpa levél. PI = foszfoinozítid szignál transzdukciós út.

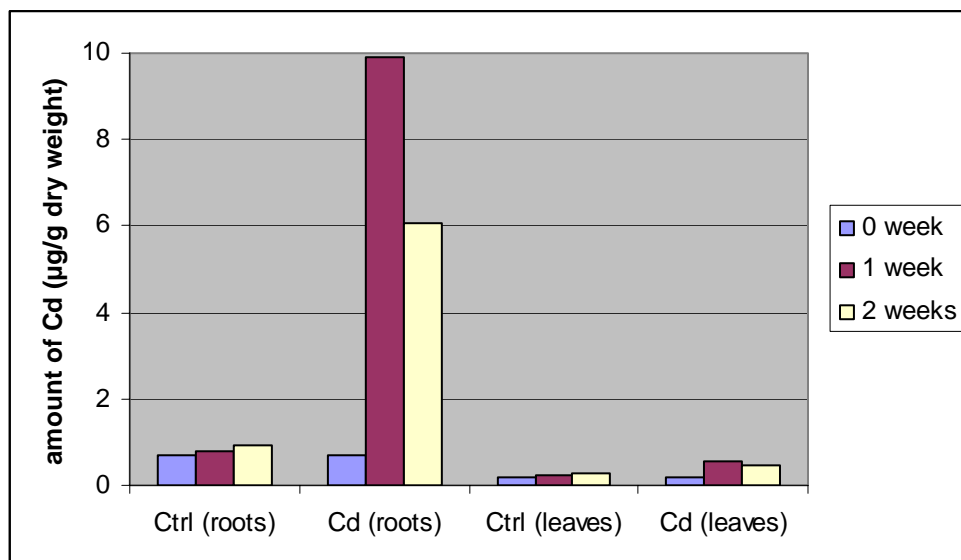
A



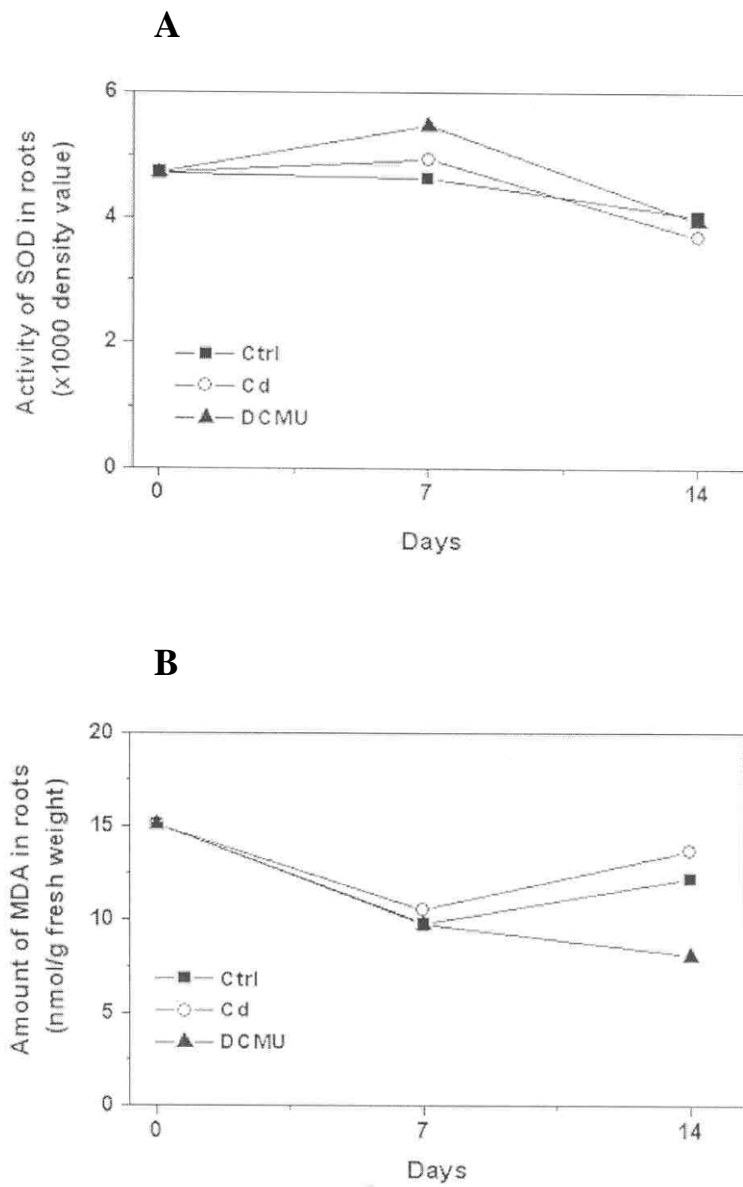
B



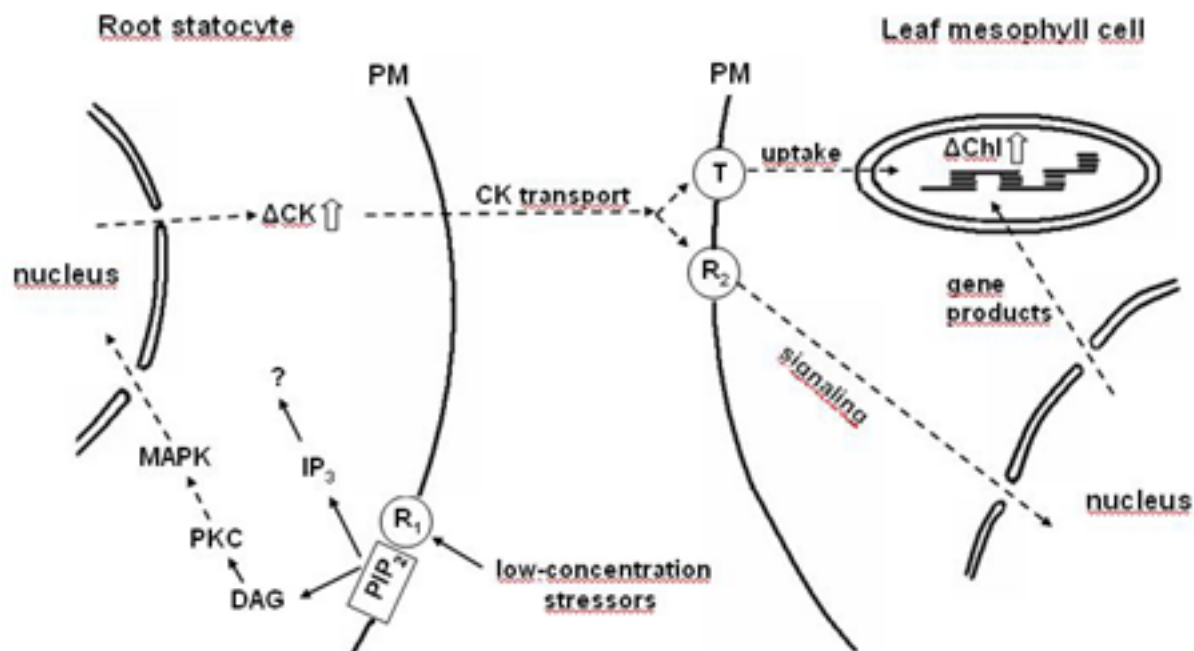
7. ábra Kontroll (Ctrl), ágens-kezelt és ágens+gátló-kezelt árpa csíranövények leveleinek (A) és gyökereinek (B) aktív citokinin tartalma BA egységben (10⁻⁹ M BA/g friss tömeg) kifejezve.



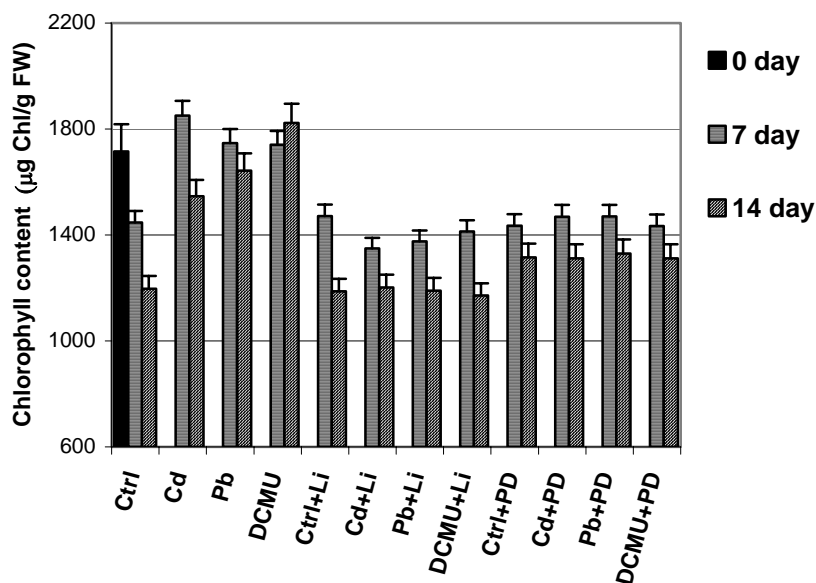
8. ábra Kontroll (Ctrl) és Cd-kezelt árpa csíranövények gyökereinek és leveleinek Cd tartalma (µg Cd/g száraz tömeg) ICP-MS méréssel meghatározva.



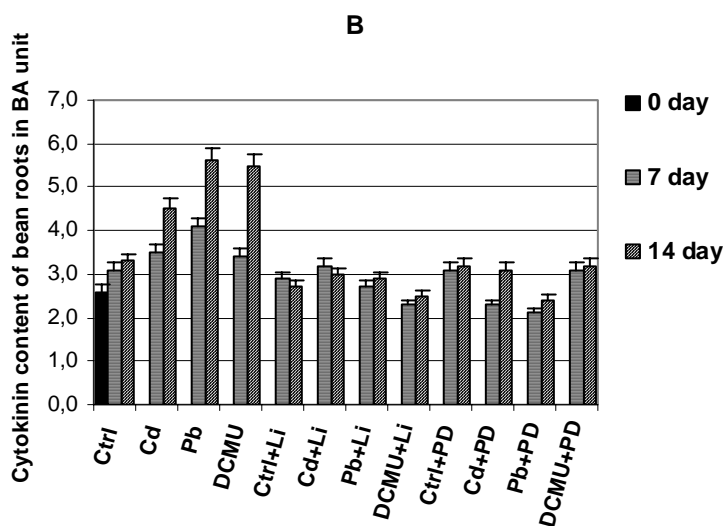
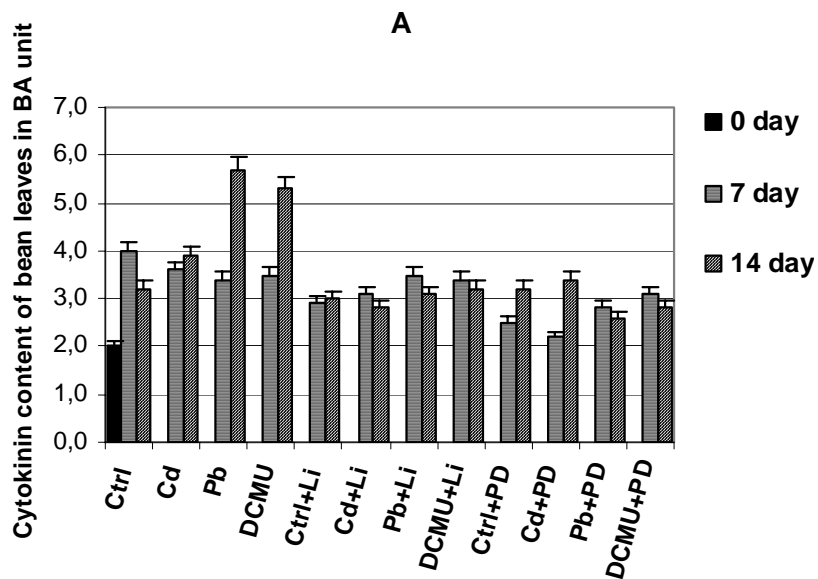
9. ábra Kontroll (Ctrl) és ágens-kezelt (Cd és DCMU) árpa gyökerek SOD aktivitása (A), és malondialdehid (MDA) tartalma (nmol MDA/g friss tömeg) (B).



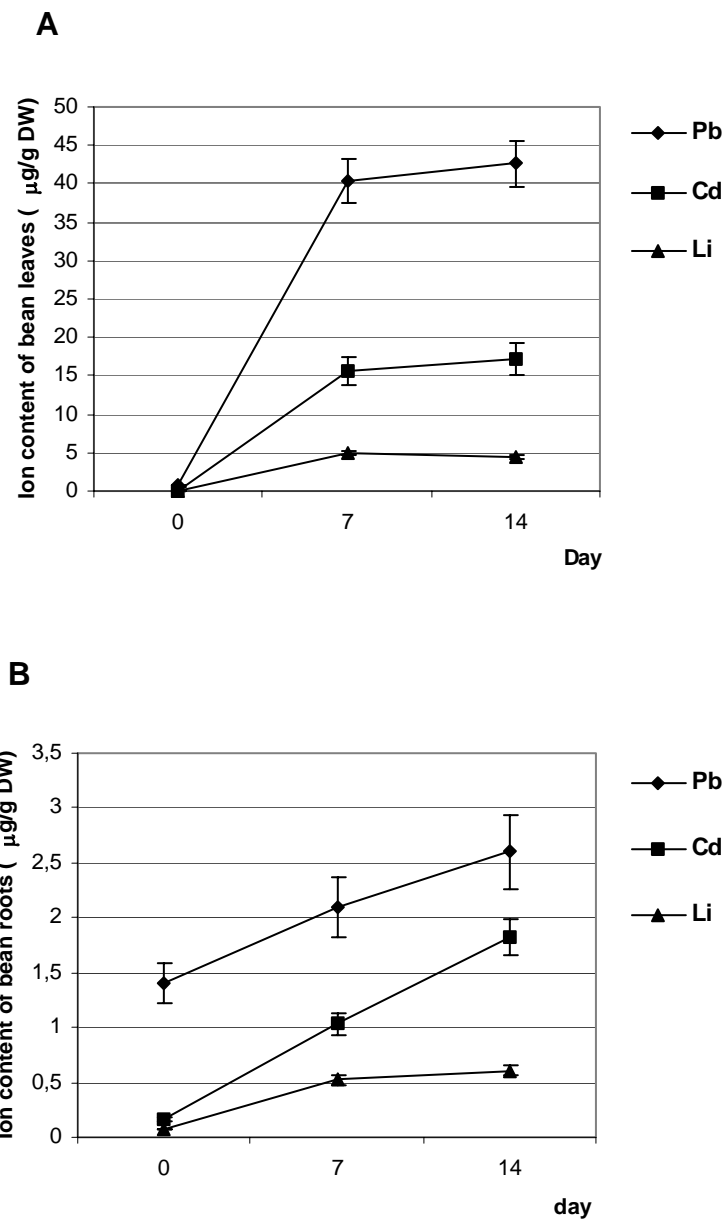
10. ábra Az árpa csíranövény gyökerében és levelében bekövetkező változások modellje kis-koncentrációjú stresszorzal, gyökéren keresztül kezelt árpa csíranövényben. PIP₂ = foszfatidilinozitol-4,5-biszfoszfát, IP₃ = inozitol-1,4,5-trifoszfát, R₁: G-protein-kapcsolt receptor, DAG = diacilglicerid, PKC = protein kináz C, MAPK = mitogén-aktivált foszfokinázok, R₂ = citokinin-receptor, T = citokinin-transzferáz, PM = plazma membrán.



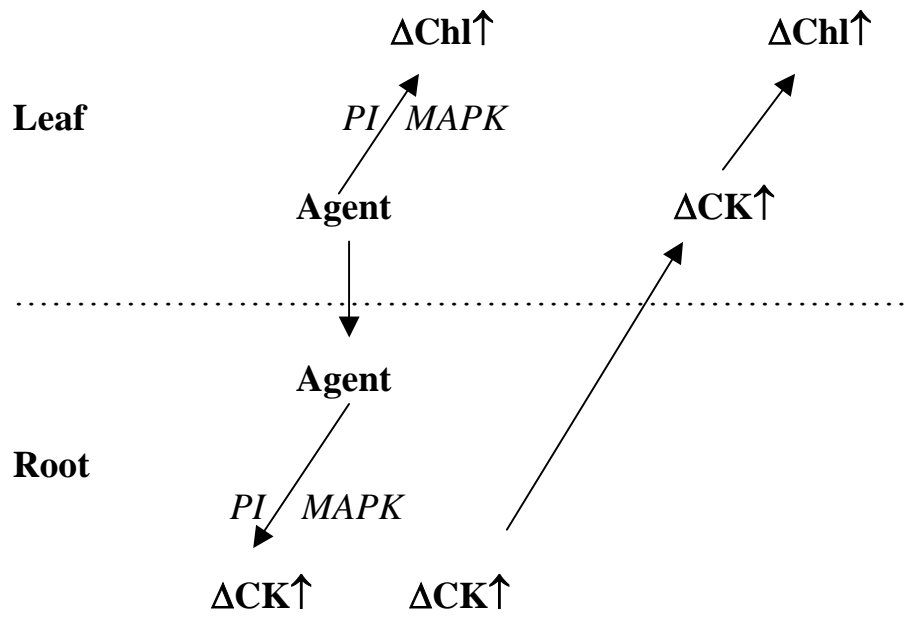
11. ábra Kontroll (Ctrl), ágens-kezelt és ágens+gátló-kezelt bab csíranövények első leveleinek klorofill tartalma (µg klorofill/g friss tömeg).



12. ábra Kontroll (Ctrl) , ágens-kezelt és ágens+gátló-kezelt bab csíranövények gyökereinek (A) és első leveleinek (B) aktív citokinin tartalma BA egységben kifejezve (10^{-8} M BA/g friss tömeg).



13. ábra Ágens-kezelt bab csíranövények első leveleinek (A) és gyökereinek (B) ion tartalma ($\mu\text{g ion/g}$ száraz tömeg).



14. ábra Permetezéssel ágens-kezelt bab csíranövényekben lejátszódó szignalizációs utak és direkt és indirekt hatásai modellje gyökérben és levélben. PI = foszfatidilinozitol szignál transzdukciós út, MAPK = mitogén-aktivált foszfokinázok.