

ANDRZEJ TRETYN, JAN KOPCEWICZ

## ROLA WAPNIA W MECHANIZMIE DZIAŁANIA FITOCHROMU

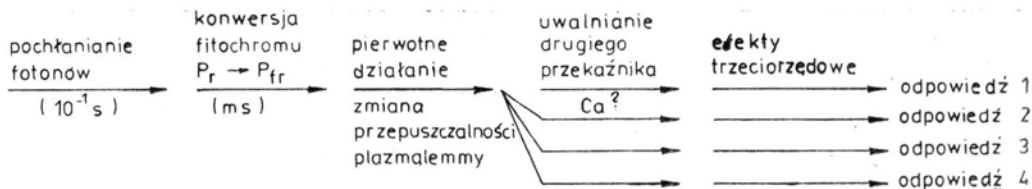
## THE ROLE OF CALCIUM IN MECHANISM OF ACTION OF PHYTOCHROME

## Wstęp

Fitochrom, obok chlorofilu, jest najlepiej poznanym barwnikiem roślinnym. Jego obecność stwierdzono, poza grzybami, u wszystkich dotąd przebadanych roślin niższych i wyższych [7]. Fitochrom zbudowany jest z części białkowej [105] oraz tetrapirołowego łańcucha chromoforowego [87]. Ciężar tej chromoproteiny, w zależności od gatunku rośliny, waha się w granicach od 120 do 127 kilodaltonów [106]. Fitochrom występuje w dwu formach molekularnych Pr i Pfr. Obie te formy posiadają właściwość wzajemnej fotokonwersji: Pr pod wpływem światła czerwonego przekształca się w formę Pfr fitochromu, która z kolei absorbując światło dalekiej czerwieni przekształca się w formę Pr.

Fitochrom powstał prawdopodobnie z fikobilin — fotosyntetyzujących barwników sinic i krasnorostów [9]. Ze względu na posiadane właściwości fizykochemiczne barwnik ten może uczestniczyć zarówno w detekcji światła przez roślinę jak i określaniu jego natężenia i składu spektralnego [93]. Dzięki właściwościom fitochromu rośliny stosunkowo szybko przystosowują się do podlegającego ciąglem zmianom środowiska zewnętrznego poprzez wybór odpowiedniej strategii rozwojowej. Adekwatna do danej sytuacji odpowiedź wzrostowa rośliny zakodowana jest w jej materiale genetycznym. Aby odpowiedź tę wyzwolić, musi nastąpić uruchomienie łańcucha przemian metabolicznych, rozpoczynających się absorpcją światła przez cząsteczki fitochromu, a kończącą się powstaniem odpowiedniej odpowiedzi morfogenetycznej [63, 76] będącej wynikiem aktywacji określonego odcinka genomu rośliny [92, 99]. Większość elementów wspomnianego łańcucha zdarzeń nie została dotąd zidentyfikowana. Ze względu na fakt, że fitochrom uczestniczy w kontroli wielu zależnych od światła procesów wzrostu i rozwoju roślin, wydaje się zrozumiałe, iż istnieje szereg mechanizmów transdukcji odbieranej informacji. Aby wyjaśnić możliwość kontroli tak wielu różnorodnych procesów morfogenezy, przyjęto, że fotokonwersji formy nieaktywnej (Pr) w aktywną (Pfr) towarzyszy uwalnianie szeregu drugich przekaźników — second messengers — (ryc. 1) [55, 85].

Ostatnio coraz więcej danych eksperymentalnych wskazuje, że funkcję drugiego przekaźnika w regulowanych przez fitochrom procesach fotomorfogenezy roślin spełniają jony wapnia.



Ryc. 1. Schemat ilustrujący mechanizm działania fitochromu. W nawiasach podano czas trwania poszczególnych etapów łańcucha zdarzeń. Pochłonięcie światła czerwonego ( $10^{-1}$ s) powoduje konwersję Pr w, Pfr (ms). Pfr wpływając na przepuszczalność membran stymuluje uwolnienie drugich przekaźników (s). Każdy z przekaźników (np.  $Ca^{2+}$ ) inicjuje odmienną reakcję fizjologiczną. Na podstawie [55].

## 1. Fitochrom a przepuszczalność membran

Czasokres od pochłonięcia światła przez cząsteczki fitochromu do powstania odpowiedzi morfogenetycznej wynosi od kilku sekund do wielu tygodni [55]. Do najszybciej przebiegających procesów zależnych od fitochromu zaliczyć można zmiany potencjałów powierzchniowych i błonowych [55, 75, 85]. Światło czerwone stymuluje, w zależności od gatunku rośliny i typu komórki, depolaryzację bądź hiperpolaryzację błon komórkowych [75, 85]. Oba te procesy są wynikiem zróżnicowanego transportu jonów poprzez plazmalemę. Wykazano, że fitochrom reguluje m. in. transport  $H^+$  [52, 71, 113],  $K^+$  [10],  $Ca^{2+}$  [32] oraz jonów nieorganicznego fosforu [11]. Regulowany przez fitochrom stopień depolaryzacji błon komórek *Nitella* zależy głównie od obecności w środowisku jonów wapnia [112]. Wraz ze wzrostem stężenia  $Ca^{2+}$  w pożywce wzrasta również stopień depolaryzacji błon komórkowych tego glonu. Inne jony np.  $Na^+$ ,  $Mg^{2+}$ ,  $La^{3+}$  nie mogą zastąpić  $Ca^{2+}$  w tym procesie [112]. Podobny wpływ światła czerwonego i  $Ca^{2+}$  na regulację potencjałów membranowych obserwowano w komórkach koleoptyli owsa [69]. Dane uzyskane z doświadczeń prowadzonych na *Nitella* i koleoptylach owsa wskazują, że fotokonwersji Pr i Pfr towarzyszy pobieranie  $Ca^{2+}$  do wnętrza komórek powodując depolaryzację ich membran.

## 2. Wpływ światła na pobieranie $Ca^{2+}$ przez komórki roślinne

Poza *Nitella* fitochrom reguluje pobieranie  $Ca^{2+}$  przez komórki innego glonu — *Mougeotia* [32]. Przy użyciu autoradiografii wykazano, że światło czerwone stymuluje pobieranie i akumulację  $^{45}Ca^{2+}$  wewnątrz komórek *Mougeotia*. Światło dalekiej czerwieni znosi działanie czerwieni powodując wypływ  $^{45}Ca^{2+}$  z komórek tego glonu [32]. Przeciwnie wyniki uzyskano w badaniach prowadzonych na wycinkach i protoplastach koleoptyli owsa [44]. W tym wypadku czerwień podwyższała wypływ, a daleka czerwień pobieranie  $Ca^{2+}$  z badanych komórek. W dalszych doświadczeniach prowadzonych na innych roślinach uzyskano jednakże jednoznaczne wyniki. Stosując różnorodne metody pomiaru wykazano, że światło czerwone podwyższa tempo pobierania i akumulację  $Ca^{2+}$  w komórkach zarodników *Onoclea sensibilis* [111], w protoplastach etiolowanych liści kukurydzy [21] i pszenicy [8] oraz wycinkach etiolowanych koleoptyli owsa [100]. Zastosowana po czerwieni daleka czerwień stymuluje wypływ  $Ca^{2+}$  ze wspomnianych komórek [8, 21, 100, 111]. Kontrolowanemu przez fitochrom pobieraniu  $Ca^{2+}$  do wnętrza komórek roślinnych towarzyszy uruchamianie różnorodnych procesów fizjologicznych. Światło czerwone w obecności  $Ca^{2+}$  stymuluje kiełkowanie zarodników *Onoclea* [110], ruchy chloroplastów

*Mougeotia* [46, 47, 48] oraz pęcznienie protoplastów liści pszenicy [8]. Podobny efekt fizjologiczny można uzyskać podając w ciemności jonofor  $\text{Ca}^{2+}$  — A 23187 [8, 90, 110].

Znaczny postęp w badaniu mechanizmów pobierania  $\text{Ca}^{2+}$  przez komórki roślinne uzyskano po zastosowaniu substancji farmakologicznie czynnych blokujących transport przez zwierzęce kanały wapniowe [36, 103]. Najczęściej w tym celu używano jonów lantanowych i verapamilu. Obecność  $\text{La}^{3+}$  w środowisku inkubacyjnym hamuje zależne od fitochromu kiełkowanie zarodników *Onoclea* [110] oraz pęcznienie protoplastów etiolowanych liści pszenicy [8]. Hamowanie kiełkowania wspomnianych zarodników obserwuje się jedynie w przypadku podania  $\text{La}^{3+}$  przed lub w trakcie ich naświetlania światłem czerwonym [110]. Wpływ  $\text{La}^{3+}$  na zarodniki *Onoclea* ograniczał się prawdopodobnie do zewnętrznej strony ich błony komórkowej. Większe od wapnia jony lantanowe mogły wnikać w światło kanałów wapniowych powodując utratę ich drożności.

Bardziej specyficzne, w stosunku do  $\text{La}^{3+}$ , działanie na plazmalemmowe kanały wapniowe wykazuje verapamil [36]. Substancja ta, w znacznie niższym stopniu niż  $\text{La}^{3+}$ , obniża tempo pobierania  $^{45}\text{Ca}^{2+}$  przez wycinki koleoptyli owsa [100]. Związek ten hamuje również kontrolowany przez fitochrom potencjał zeta komórek glonu *Mesotaenium* [96]. Wyniki badań przeprowadzonych z użyciem  $\text{La}^{3+}$  i verapamilu wskazują, że fotokonwersji Pr w Pfr towarzyszy aktywacja kanałów wapniowych [8, 96, 100, 110]. W chwili obecnej trudno jeszcze ocenić, czy roślinne kanały wapniowe funkcjonują w podobny sposób jak u zwierząt [103]. Na możliwość tę wskazują wyniki wstępnych badań prowadzonych nad metabolizmem fosfoinozytolu w komórkach roślinnych. Przypuszcza się, że aktywność roślinnych kanałów wapniowych, podobnie jak to ma miejsce u zwierząt, regulowana jest na drodze rozkładu fosfolipidów wchodzących w skład plazmalemy [21]. Stwierdzono, że światło może stymulować rozpad difosforofosfatydyloinozytolu [66] i powstawanie diacyloglicerolu i trifosfoinozytolu [74]. Diacyloglicerol oraz trifosfoinozytol pełnią w komórkach zwierzęcych funkcję drugich przekaźników [4]. Trifosfoinozytol uwalnia  $\text{Ca}^{2+}$  z wewnątrzkomórkowych, pozamitochondrialnych magazynów, natomiast diacyloglicerol jest aktywatorem kinazy białkowej C [4]. Związki te mogą odgrywać podobną funkcję w komórkach roślinnych [74].

### 3. Udział $\text{Ca}^{2+}$ i kalmoduliny w procesach zależnych od fitochromu

W komórkach wielu gatunków roślin wykryto białko wiążące jony wapnia [2, 3, 5, 82]. Okazało się, że białkiem tym jest kalmodulina, której obecność stwierdzono wcześniej u zwierząt [15, 53]. Kalmodulina jest filogenetycznie konserwatywnym, termostabilnym, kwaśnym białkiem o ciężarze cząsteczkowym 17 kilodaltonów [16, 56]. Stanowi ona od 0.1% do 0.6% rozpuszczalnych białek roślinnych [19]. Najwyższy poziom kalmoduliny rejestruje się w młodych, rosnących częściach rośliny [1, 68]. Przy użyciu metod radioimmunochemicznych [5, 67] i immunochemicznych [24, 58] oznaczano ilościowo i zlokalizowano kalmodulinę w komórkach wielu roślin. Okazało się, że około 90% tego białka występuje w cytoplazmie, 5—9% kalmoduliny związanej jest mitochondriami, 1—2% z chloroplastami oraz poniżej 1% z frakcją mikrosomalną [67]. Aktywność kalmodulinopodobną stwierdzono również w chromatynie jądrowej [62].

Izolowana z komórek roślinnych kalmodulina, podobnie jak zwierzęca, posiada 4 miejsca wiążące  $\text{Ca}^{2+}$  [25, 27, 82]. Wiązaniu kolejnych jonów (od 1 do 4) wapnia

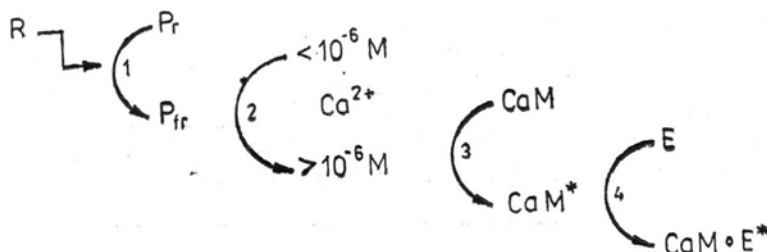
towarzyszy wzrost hydrofobowości tego białka [25]. W tej formie ( $\text{Ca} \cdot \text{CaM}$ ) kalmodulina nabywa aktywność białka modulującego, które wiąże się ze strukturalnymi i enzymatycznymi białkami receptorowymi powodując zmianę ich aktywności [82].

Do chwili obecnej poznano kilka enzymów roślinnych, których aktywność regulowana jest przez  $\text{Ca}^{2+}$  i kalmodulinę. Do najlepiej poznanych zaliczyć można NAD kinazę (E. C. 2. 7. 1. 23), dehydrogenazę chinianową (E. C. 1. 1. 1. 24) oraz różnego typu ATP-azy. NAD kinaza jest jedynym enzymem roślinnym katalizującym fosforylację NAD [27]. Obecność tego enzymu stwierdzono w cytoplazmie i chloroplastach [94] oraz mitochondriach [31, 89] komórek roślinnych. Poza  $\text{Ca}^{2+}$  i kalmoduliną aktywność tego enzymu może być kontrolowana przez system fitochromowy [20, 98]. Światło może również wpływać na aktywność zależnej od  $\text{Ca}^{2+}$  i kalmoduliny dehydrogenazy chinianowej [41, 79] — enzymu katalizującego utlenianie chinianu do dehydrochinianu. W błonie komórkowej [29], endoplazmatycznym retikulum [12] oraz tonoplście [37] komórek roślinnych zlokalizowano aktywność Ca-ATPazy. Występująca w plazmalemmie komórek koleoptyli owsa Ca-ATPaza kontrolowana jest przez system fitochromowy [44]. Enzym ten może spełniać funkcję pompy wapniowej utrzymującej niski poziom cytoplazmatycznego  $\text{Ca}^{2+}$ . Regulowaną przez fitochrom i  $\text{Ca}^{2+}$  ATPazę wykryto również we frakcji mikrosomalnej etiolowanych koleoptyli kukurydzy [30]. Wykazano ponadto, że właściwości biochemiczne enzymu izolowanego z tkanek roślinnych zbliżone są do zwierzęcej Ca-ATPazy. Podobnie jak i ona, Ca-ATPaza izolowana z roślin hamowana jest przez inhibitory kalmoduliny [29, 30].

Jednym z lepiej poznanych zjawisk regulowanych przez wewnątrzkomórkowe stężenie  $\text{Ca}^{2+}$  są ruchy chloroplastów. W komórkach glonu *Mougeotia* rotacje tych organelli, zapewniające maksymalną absorpcję światła, regulowane są przez układ fitochromowy i prawdopodobnie flawiny pochłaniające światło niebieskie [38]. W mechanizmie ruchów chloroplastów *Mougeotia* uczestniczy kalmodulina i mikrofilamenty aktyno-miozynowe [109]. W komórkach omawianego glonu wykryto obecność kalmoduliny [108] jak również stwierdzono, że rotacje chloroplastów w regulacji których pośredniczy fitochrom hamowane są przez inhibitory kalmoduliny [90, 108] i aktyny [48, 109]. W komórkach *Mougeotia* wykryto obecność tzw. wakuol taninowych. Wewnątrz wspomnianych wakuol stwierdzono obecność  $\text{Ca}^{2+}$  [42, 82, 83, 107]. Wykazano ponadto, że naświetlaniu *Mougeotia* światłem czerwonym towarzyszy uwalnianie  $\text{Ca}^{2+}$  z wnętrza wspomnianych wakuol. Stwierdzono również, że jony wapnia poprzez wpływ na układ aktyno-miozynowy inicjują rotacje chloroplastów [47]. Badania nad ruchami chloroplastów *Mougeotia* dostarczyły wielu nowych danych, dotyczących mechanizmu działania fitochromu. Spośród wielu hipotez tłumaczących mechanizm ruchu chloroplastów, w regulacji którego pośredniczy fitochrom, najbardziej atrakcyjna wydaje się „hipoteza wapniowa” [48], którą można przedstawić w następujący sposób. Ukierunkowane światło czerwone powoduje powstanie gradientu obu form fitochromu, co pociąga za sobą lokalne zmiany przepuszczalności membran dla  $\text{Ca}^{2+}$ . Po redystrybucji  $\text{Ca}^{2+}$  i jego uwolnieniu z wewnątrzkomórkowych magazynów — głównie wakuol taninowych — lokalnemu wzrostowi cytoplazmatycznego poziomu  $\text{Ca}^{2+}$  może towarzyszyć aktywacja kalmoduliny. Kalmodulina natomiast działając na układ aktyno-miozynowy inicjuje rotacje chloroplastów [46, 47, 108].

Dalsze dowody wskazujące na udział  $\text{Ca}^{2+}$  i kalmoduliny w mechanizmie działania fitochromu pochodzą z doświadczeń prowadzonych na zarodnikach *Onoclea*. Jak wspomniano powyżej, do inicjacji kiełkowania zarodników, który to proces jest kontrolowany przez fitochrom, niezbędne są jony wapnia [110], jednakże nawet w obecności jonów tego pierwiastka trifluoroperazyna i chlorpromazyna — inhibitory kalmoduliny [110] — hamują ten proces. Można zatem przypuszczać, że

podobnie jak w przypadku rotacji chloroplastów *Mougeotia* tak i w procesie kiełkowania *Onoclea* zaangażowany jest poza fitochromem, układ  $\text{Ca}^{2+}$  — kalmodulina [84, 85, 110], co ilustruje poniższa rycina:



Ryc. 2. Aktywacja enzymów przez fitochrom. W wyniku fotokonwersji Pr w Pfr następuje wzrost cytoplazmatycznego poziomu  $\text{Ca}^{2+}$ . Wzrost stężenia  $\text{Ca}^{2+}$  powyżej  $10^{-6} \text{ M}$  powoduje łączenie się jonów wapnia z kalmoduliną. Aktywowana kalmodulina łącząc się z receptorowymi białkami enzymatycznymi powoduje aktywację enzymu. X oznacza stan aktywności. Na podstawie [84].

Porównując dwa wyżej omówione procesy fizjologiczne kontrolowane przez fitochrom tj. rotacje chloroplastów *Mougeotia* i kiełkowanie *Onoclea* stwierdzić można, iż istnieje między nimi zasadnicza różnica w długości czasu od odebrania bodźca świetlnego do ujawnienia się odpowiedzi. U *Mougeotia* okres latencji wynosi kilka, względnie kilkanaście minut [46] natomiast u *Onoclea* około 24 godzin [110]. Poza tym, w przeciwieństwie do rotacji chloroplastów u *Mougeotia*, w inicjacji kiełkowania zarodników *Onoclea* wydają się być zaangażowane procesy prowadzące do aktywacji pewnych genów. Mechanizm tego procesu nie został dotąd poznany, jednakże wyniki badań ostatnich kilku lat zdają się wskazywać, że odbywać się ona może na drodze aktywacji odpowiednich kinaz białkowych.

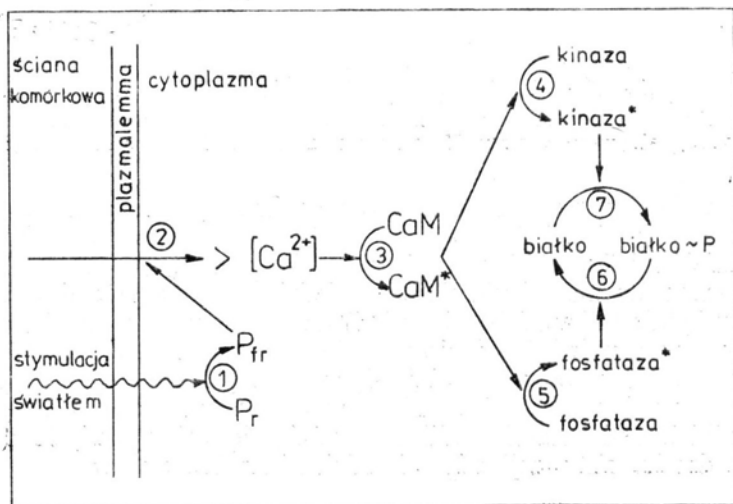
#### 4. Kontrola fosforylacji białek przez fitochrom

Regulacja aktywności wielu enzymów zwierzęcych odbywa się poprzez ich fosforylację i defosforylację [57]. W procesie fosforylacji zwierzęcych białek enzymatycznych i strukturalnych uczestniczą zależne od  $\text{Ca}^{2+}$  i kalmoduliny kinazy białkowe [17, 18]. Ostatnio wykazano, że podobnie jak w komórkach zwierzęcych również u roślin istnieje szereg kinaz białkowych zależnych od  $\text{Ca}^{2+}$  i kalmoduliny [78, 80]. Enzymy te mogą uczestniczyć w fosforylacji licznych białek błonowych [50, 88, 104] oraz jądrowych białek histonowych [2]. Poza  $\text{Ca}^{2+}$  i kalmoduliną aktywność roślinnych kinaz białkowych może być regulowana przez fosfolipidy, poliaminy, oraz światło [23, 73, 74]. W doświadczeniach przeprowadzonych na izolowanych jądrach grochu wykazano, że zarówno  $\text{Ca}^{2+}$  jak i światło czerwone stymulują fosforylację kilku białek jądrowych [23]. Ponadto stwierdzono, że daleka czerwień znosi stymulujący wpływ światła czerwonego hamując fosforylację wspomnianych białek. Podobnie hamujący wpływ na ten proces wywierały również inhibitory kalmoduliny [23]. Jednym z białek jądrowych podlegających fosforylacji w izolowanych jądrach grochu może być związana z chromatyną trifosfataza nukleozydowa (NTPaza) [14]. Aktywność tego enzymu wzrasta około 50% po naświetleniu izolowanych jąder światłem czerwonym. Natomiast światło dalekiej czerwieni, EGTA oraz inhibitory kalmoduliny hamują aktywność NTPazy [14]. Jądrowe NTPazy mogą odgrywać kluczową rolę w regulacji procesu transkrypcji poprzez kontrolę puli prekursorów syntezy RNA zależnej od DNA [43]. W chwili obecnej



brak dowodów wskazujących na podobny typ kontroli aktywności NTPazy izolowanej z jąder komórek roślinnych.

Z wyników doświadczeń przeprowadzonych na izolowanych jądrach grochu można wnioskować, że fitochrom reguluje ekspresję niektórych genów na drodze fosforylacji białek jądrowych. Wpływ światła na ekspresję genów kodujących cząsteczki fitochromu [77, 99] i innych białek roślinnych został stosunkowo dobrze poznany. Być może regulacja wspomnianych genów, podobnie jak to ma miejsce u zwierząt [57], odbywa się poprzez zależną od fitochromu kontrolę fosforylacji i defosforylacji białek jądrowych [22]. W świetle tych informacji przedstawioną powyżej rycinę (ryc. 2) można rozszerzyć w następujący sposób:



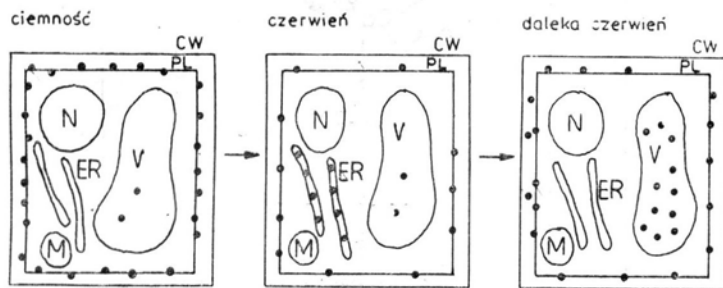
Ryc. 3. Wpływ światła na aktywność genów. Bodec świetlny powoduje fotokonwersję Pr w Pfr (1). Pfr zwiększa przepuszczalność plazmalemmy dla  $Ca^{2+}$  i podwyższa cytoplazmatyczny poziom  $Ca^{2+}$  (2). Jony wapnia łącząc się z kalmoduliną wpływają na wzrost jej aktywności (3). Aktywna kalmodulina działając na kinazy białkowe (5) stymuluje fosforylację białek jądrowych (7) lub aktywując fosfatazy (4) wpływa na defosforylację wspomnianych białek (6). X oznacza stan aktywności. Ma podstawie [84].

## 5. Wpływ światła czerwonego i dalekiej czerwieni na poziom i wewnątrzkomórkową lokalizację $Ca^{2+}$

$Ca^{2+}$  może funkcjonować jako drugi przekaznik w wyniku utrzymywania niskiego cytoplazmatycznego stężenia tego pierwiastka ( $ICa^{2+}I_{cyt}$ ). Krótkotrwały wzrost  $ICa^{2+}I_{cyt}$  obserwuje się po pobudzeniu komórki określonym bodźcem. Wewnątrzkomórkowe stężenie  $Ca^{2+}$  w komórkach roślinnych — podobnie jak u zwierząt — wynosi poniżej  $10^{-6}$  [40, 45, 111]. Krótki impuls światła czerwonego powoduje znaczny wzrost  $ICa^{2+}I_{cyt}$  natomiast dalekiej czerwieni jego spadek [111]. Niski cytoplazmatyczny poziom  $Ca^{2+}$  utrzymywany jest w wyniku jego akumulacji wewnątrz mitochondriów i endoplazmatycznego retikulum [61] jak również aktywnego transportu poza protoplast [44, 45, 64]. W błonach mitochondriów [91], endoplazmatycznego retikulum [12] oraz plazmalemmie [27, 61, 81] stwierdzono aktywność Ca-ATPazy. Aktywność tego enzymu może być kontrolowana przez układ fitochromowy [28, 44, 30]. Enzym ten uczestnicząc w gromadzeniu  $Ca^{2+}$  wewnątrz mitochondriów, endoplazmatycznego retikulum i w wakuolach oraz sek-

recji  $\text{Ca}^{2+}$  poza protoplast może spełniać funkcję pompy wapniowej. Jej zadaniem byłoby utrzymywanie niskiego  $\text{ICa}^{2+}\text{I}_{\text{cyt}}$  przed i natychmiast po pobudzeniu komórki światłem czerwonym.

Stosunkowo mało znany jest wpływ światła czerwonego i dalekiej czerwieni na wewnątrzkomórkową lokalizację  $\text{Ca}^{2+}$ . Z badań przeprowadzonych w naszym laboratorium wynika, że obie długości światła w istotny sposób wpływają na rozmieszczenie  $\text{Ca}^{2+}$  w komórkach koleoptyli owsa [102].

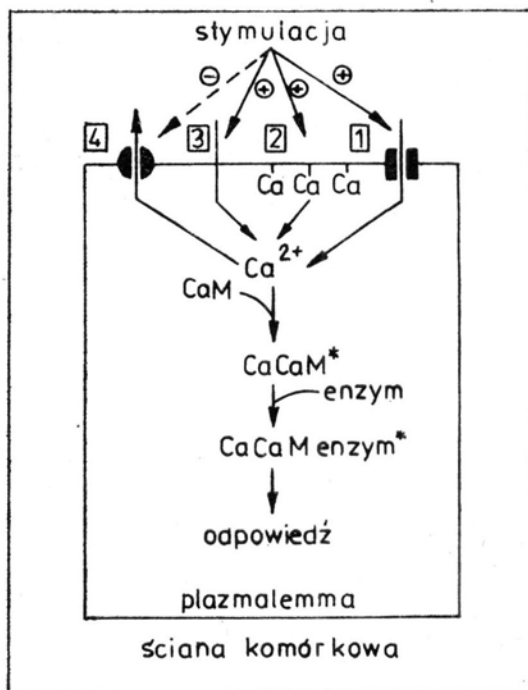


Ryc. 4. Wpływ światła czerwonego i dalekiej czerwieni na lokalizację  $\text{Ca}^{2+}$  w komórkach koleoptyli owsa. Opis w tekście. PL — plazmalemma, CW — ściana komórkowa, M — mitochondrium, N — jądro, ER — endoplazmatyczne retikulum, W — wakuola. Na podstawie [102].

Przy użyciu metody piroantymonianowej stwierdzono, że w komórkach etiolo- wanych koleoptyli owsa jony wapnia gromadzą się głównie w strefie plazmalemy (ryc. 4). 15 minutowy impuls światła czerwonego powoduje przemieszczenie  $\text{Ca}^{2+}$  ze strefy plazmalemy do wnętrza cystern endoplazmatycznego retikulum, natomiast stosowana po czerwieni daleka czerwień wpływa na gromadzenie  $\text{Ca}^{2+}$  na terenie ścian komórkowych i wakuol [102]. Wyniki badań cytochemicznych, przeprowadzonych na komórkach koleoptyli owsa jak i wielu badań biochemicznych przedstawionych powyżej wskazują, że fitochrom może kontrolować  $\text{ICa}^{2+}\text{I}_{\text{cyt}}$  jak i wewnątrzkomórkowe rozmieszczenie jonów tego pierwiastka.

### Podsumowanie

Fitochrom reguluje wiele różnorodnych procesów wzrostu i rozwoju roślin. Niektóre z nich jak np. ruchy chloroplastów *Mougeotia* [46, 47, 48], kiełkowanie zarodników *Onoclea* [110, 111], pęcznienie protoplastów liści pszenicy [8], przyleganie wierzchołków korzeni fasoli do ujemnie naładowanych powierzchni szklanych [97, 113], składanie listków *Mimosa* [13] i *Samanea* [39], inhibicja mitochondrialnej ATP-azy [44, 91] czy też aktywacja NAD kinazy [2, 20] zachodzą jedynie w obecności jonów wapnia.  $\text{Ca}^{2+}$  odgrywa również istotną rolę w mechanizmie działania hormonów roślinnych [26, 34, 35, 49, 51, 70], syntezie kalozy [54, 101], reakcjach geotropicznych [35, 65, 95] oraz wielu innych procesach związanych z metabolizmem oraz wzrostem i rozwojem roślin [49, 59, 60, 84, 85]. Udział  $\text{Ca}^{2+}$  w regulacji tak różnorodnych procesów świadczy, że jony wapnia mogą pełnić w komórkach roślinnych funkcję uniwersalnego przekaźnika uczestniczącego w przetwarzaniu bodźców zewnątrz- i wewnątrzkomórkowych na wewnątrzkomórkową odpowiedź (ryc. 5).



Ryc. 5. Mechanizm działania  $\text{Ca}^{2+}$  jako drugiego przekąźnika. Opis w tekście. Na podstawie [27].

Różnorodne bodźce pochodzące ze środowiska wewnątrz- i zewnątrzkomórkowego rośliny, w zależności od stanu jej kompetencji, poprzez podwyższenie  $\text{ICa}^{2+}\text{I}_{\text{cyt}}$  mogą inicjować odpowiednią dla każdego bodźca odpowiedź morfogenetyczną. Wzrost  $\text{ICa}^{2+}\text{I}_{\text{cyt}}$  może być wynikiem aktywacji kanałów wapniowych (ryc. 5 [1]), uwalniania  $\text{Ca}^{2+}$  z wewnątrzkomórkowych magazynów [2], może następować w wyniku uszkodzenia plazmalemy [3] i przenikania  $\text{Ca}^{2+}$  ze środowiska zewnątrzkomórkowego bądź na drodze zahamowania aktywności Ca-ATPazy [4] pompującej jony wapnia z cytoplazmy na zewnątrz protoplastu. Podwyższeniu stężenia  $\text{Ca}^{2+}$  z  $<10^{-6}$  do  $>10^{-6}$  towarzyszy wzrost powinowactwa kalmoduliny do jonów tego pierwiastka [49] i powstawanie aktywnego kompleksu Ca·CaM, który łącząc się z białkami receptorowymi może powodować ich aktywację. Przedstawiony powyżej schemat (ryc. 5) ilustruje łańcuch zdarzeń dowolnego procesu przebiegającego z udziałem  $\text{Ca}^{2+}$ . Jony wapnia w przemianach tych mogą pełnić funkcję uniwersalnego drugiego przekąźnika [27, 49, 59, 60, 84, 85, 86].

Niniejsza praca powstała w trakcie badań prowadzonych w ramach problemu CPBP 05.02.4.07.

#### LITERATURA

- [1] Allan, E., Trawavas, A. 1985. Quantitative changes in calmodulin and NAD kinase during early cell development in the root apex of *Pisum sativum* L. *Planta* 165: 493—501.
- [2] Anderson, J. M. Cormier, M. J. 1978. Calcium-dependent regulation of NAD kinase. *Biochem. Biophys. Res. Commun.*, 84; 595—602.
- [3] Anderson, M. J., Charbonneau, H., James, H. P., McCann, R. O., Cormier, M. J. 1980.



- Characterization of the plant NAD kinase activator protein and its identification as calmodulin. *Biochemistry* 19: 3113—3120.
- [4] Berridge, M. J. 1987. Inositol triphosphate and diacylglycerol: two interacting second messengers. *Ann. Rev. Biochem.*, 56: 159—193.
- [5] Biro, R. L., Daye, S., Serlin, B. S., Terry, M. E., Datta, N., Sopory, S. K., Roux, S. J. 1984. Characterization of oat calmodulin and radioimmunoassay of its subcellular distribution. *Plant Physiol.* 75: 383—386.
- [6] Blumwald, E., Poole, R. J. 1986. Kinetics of  $\text{Ca}^{2+}/\text{H}^{+}$  antiport in isolated tonoplast vesicles from storage tissue of *Beta vulgaris* L. *Plant Physiol.* 80: 727—731.
- [7] Borthwick, H. 1972. The biological significance of phytochrome. (w) *Phytochrome*, red. Mitrakos, K., Shropshire, W. Jr., Academic Press, London-New York, str. 27—44.
- [8] Bossen, M. E., Dassen, H. H. A., Kendrick, R. E., Vredenburg, J. W. 1988. The role of  $\text{Ca}^{2+}$  in phytochrome-controlled swelling of etiolated wheat protoplast. *Planta*, w druku.
- [9] Brown, S. B., Halroyd, A., Vernon, D. J. 1984. Biosynthesis of phycobiliproteins. Incorporation of biliverdin into phycocyanin of red alga *Cyanidium caldarium*. *Biochem. J.* 219: 905—909.
- [10] Brownlee, C., Kendrick, R. E. 1979 a. Ion fluxes and phytochrome in mung bean hypocotyl segments. I. Fluxes of potassium. *Plant Physiol.* 64: 206—210.
- [11] Brownlee, C., Kendrick, R. E. 1979b. Ion fluxes and phytochrome in mung bean hypocotyl segments. II. Fluxes of  $\text{Cl}^{-}$ ,  $\text{H}^{+}$  and in  $\text{P}_i$  apical and sub-apical segments. *Plant Physiol.* 64: 211—213.
- [12] Bush, R., Sze, H. 1986. Calcium transport in tonoplast and endoplasmic reticulum vesicles isolated from cultured carrot cells. *Plant Physiol.* 80: 549—555.
- [13] Campbell, N. A., Stika, K. M., Morrison, G. H. 1979. Calcium and potassium in the motor organ of the sensitive plant: Localization by ion microscopy. *Science* 204: 185—187.
- [14] Chen, Y.-R., Roux, S. J. 1986. Characterization of nucleoside triphosphatase activity in isolated pea nuclei and its photoreversible regulation by light. *Plant Physiol.* 81: 609—613.
- [15] Cheung, W. Y. 1970. Cyclic  $3'$ ,  $5'$ -nucleotide phosphodiesterase. Evidence for and preparation of a protein activator. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 38: 533—538.
- [16] Cheung, W. Y. 1980. Calmodulin plays a pivotal role in cellular regulation. *Science* 207: 19—27.
- [17] Cohen, P. 1982. The role of protein phosphorylation in neural and hormonal control of cellular activity. *Nature* 296: 613—620.
- [18] Cohen, P. 1985. The role of protein phosphorylation in the hormonal control of enzyme activity. *Eur. J. Biochem.* 151: 429—448.
- [19] Cormier, M. J., Jarrett, H. W., Charbonneau, H. 1982. Role of  $\text{Ca}^{2+}$ -calmodulin in metabolic regulation in plants. (w) *Calmodulin and intracellular  $\text{Ca}^{2+}$  receptors*, red. Kakiuchi, S., Hidakar H., Means, A. R., Plenum Press, New York, str. 125—139.
- [20] Cormier, M. J., Harman, A., Putnam-Evans, C. 1985.  $\text{Ca}^{2+}$ -dependent regulation of NAD kinase and protein phosphorylation in plants. (w) *Calmodulin antagonists and cellular physiology*. Academic Press, Inc. New York, str. 445—456.
- [21] Das, R., Sopory, S. K. 1985. Evidence of regulation of calcium uptake by phytochrome in maize protoplasts. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 128: 1455—1460.
- [22] Datta, N., Roux, S. J. 1987. Regulation of enzymes in isolated plant nuclei, *Bio Essays* 5: 1120—123.
- [23] Datta, N., Chen, Y.-R., Roux, S. J. 1985. Phytochrome and calcium stimulation of protein phosphorylation in isolated pea nuclei. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 128: 1403—1408.
- [24] Dauwalder, M., Roux, S. J., Hardison, L. 1986. Distribution of calmodulin in pea seedlings: Immunocytochemical localization in plumules and root apices. *Planta* 168: 461—470.
- [25] Dedman, J. R. 1984. The role of calmodulin in the mediation of intracellular calcium. (w) *Mechanisms of intestinal electrolyte transport and regulation by calcium*, red. A. R. Liss, Inc. New York, str. 135—146.
- [26] De Silva, D. L. R., Cox, R. C., Hetherington, A. M., Mansfield, T. A. 1986. Suggested involvement of calcium and calmodulin in the responses of stomata to abscisic acid. *New Phytol.* 101: 555—563.
- [27] Dieter, P., 1984. Calmodulin and calmodulin-mediated processes in plants. *Pl. Cell Environ.* 7: 371—380.

- [28] Dieter, P., Marmé, D. 1980. Calmodulin activation of plant microsomal  $\text{Ca}^{2+}$  uptake. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 77: 7311—7314.
- [29] Dieter, P., Marmé, D. 1981a. A calmodulin-dependent, microsomal ATP-ase from corn (*Zea mays* L.) *FEBS Lett.* 125: 245—248.
- [30] Dieter, P., Marmé, D. 1981b. Far-red irradiation of intact corn seedlings affects mitochondrial and calmodulin-dependent microsomal  $\text{Ca}^{2+}$  transport. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 101: 749—755.
- [31] Dieter, P., Marmé, D. 1984. A  $\text{Ca}^{2+}$  calmodulin-dependent NAD kinase from corn is located in the outer mitochondrial membrane. *J. Biol. Chem.* 259: 184—189.
- [32] Dreyer, E. M., Weisenseel, M. H. 1979. Phytochrome-mediated uptake of calcium in *Mougeotia* cells. *Planta* 146: 31—39.
- [33] Elich, T. D., Lagarias, J. C. 1987. Phytochrome chromophore biosynthesis. Both 5-aminolevulinic acid and biliverdin overcome inhibition by gabaculine in etiolated *Avena sativa* L. seedlings. *Plant Physiol.* 84: 304—310.
- [34] Evans, M. L. 1985. The action of auxin on plant cell elongation. *CRC Crit. Rev. Plant Sci.* 2: 317—365.
- [35] Evans, M. L., Hasenstein, K. -H., Steinemetz, Ch. L., McFadden, J. J. 1987. Calcium as a second messenger in the response of roots to auxin and gravity. (w) *Molecular biology of plant growth control*. A. R. Liss, Inc., str. 361—370.
- [36] Fleckenstein, A. 1985. Calcium antagonists and calcium agonists: Fundamental criteria and classification. Bayer-Symposium IX. Cardiovascular effects of dihydropyridine-type calcium antagonists and agonists. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg, str. 3—31.
- [37] Fukumoto, M., Venis, M. A. 1986. ATP-dependent calcium transport in tonoplast vesicles from apple. *Pl. Cell Physiol.* 27: 491—497.
- [38] Gabryś, H. 1986. Dwa układy fotoreceptorowe sterujące ruchem chloroplastów w glonie *Mougeotia*. *Post. Biol. Kom.* 13: 35—50.
- [39] Gaspar, A. W. 1983. Leaflet movements in *Samanea*. *Symp. Soc. Exp. Biol.* 36. 541—559.
- [40] Gilroy, S., Hughens, W. A., Trawavas, A. J. 1987. Calmodulin antagonists increase free cytoplasmic calcium levels in plant protoplasts in vivo. *FEBS Lett.* 212: 133—137.
- [41] Graziana, A., Ranjeva, R., Salimath, B. P., Boudet, A. M. 1983. The reversible association of quinate: NAD<sup>+</sup> oxidoreductase from carrot cells with a putative regulatory subunit depends on light conditions. *FEBS Lett.* 158: 306—310.
- [42] Grolig, F., Wagner, G. 1987. Vital staining permits isolation of calcium vesicles from the green alga *Mougeotia*. *Planta* 171: 433—437.
- [43] Grossmann, K., Haschke, H. P., Seitz, H. V. 1981. Regulation of RNA synthesis in higher plant cells by the action of a nucleoside triphosphatase. *Planta* 152: 457—460.
- [44] Hale, C. C. II., Roux, S. J. 1980. Photoreversible calcium fluxes induced by phytochrome in oat coleoptile cells. *Plant Physiol.* 65: 658—662.
- [45] Hanson, J. B. 1984. The functions of calcium in plant nutrition. (w) *Advances in plant nutrition*, red. Tinker, P. B., Läuchli, A., Praeger Publishers, New York, str. 149—208.
- [46] Haupt, W. 1986. Photomovement, (w) *Photomorphogenesis in plants*, red. Kendrick, R. E., Kronenberg, G. H. M., Martinus Nijhoff, Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, str. 415—441.
- [47] Haupt, W. 1987. Phytochrome control of intracellular movement. (w) *Phytochrome and photoregulation in plants*, Academic Press, Inc., New York, str. 225—237.
- [48] Haupt, W., Wagner, G., Ch1984. Chloroplast movement. (w) *Membranes and sensory transduction*, red. Colombetti, G., Lená, F., Plenum Press, New York-London, str. 331—375.
- [49] Hepler, P. K., Wayne, R. O. 1985. Calcium and plant development. *Ann. Rev. Plant. Physiol.* 36: 397—439.
- [50] Hetherington, A., Trawavas, A. 1982. Calcium-dependent protein kinase in pea shoot membranes. *FEBS Lett.* 145: 61—71.
- [51] Huddart, H., Smith, R. J., Langton, P. D., Hetherington, A. M., Mansfield, T. A. 1986. Is abscisic acid a universally active calcium agonists? *New Phytol.* 104: 161—173.

- [52] Jaffe, M. J. 1970. Evidence for the regulation of phytochrome-mediated processes in bean roots by the neurohumor, acetylcholine. *Plant Physiol.* 46: 768—777.
- [53] Kakiuchi, S., Yamazaki, R. 1970. Calcium-dependent phosphodiesterase activity and its activating factor (PAF) from brain. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 41: 1104—1110.
- [54] Kauss, H., 1987. Some aspects of calcium-dependent regulation in plant metabolism. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 38: 47—72.
- [55] Kendrick, R. E. 1983. The physiology of phytochrome action. *Symp. Soc. Exp. Biol.* 36: 275—303.
- [56] Klee, C. B., Newton, D. L. 1985. Calmodulin: an overview (w) Control and manipulation of calcium movement, red. Parratt, J. R., Raven Press, New York, str. 131—146.
- [57] Krebs, E., Beavo, J. A. 1979. Phosphorylation-dephosphorylation of enzymes. *Ann. Rev. Biochem.* 48: 923—959.
- [58] Lin, C. T., Sun, D., Song, G. X., Wu, J. Y. 1986. Calmodulin: Localization in plant tissues. *J. Histochem. Cytochem.* 34: 561—567.
- [59] Marmé, D. 1982. The role of  $\text{Ca}^{2+}$  and calmodulin in plants. *What's New in Plant Physiol.* 13: 37—40.
- [60] Marmé, D. 1985. The role of calcium in the cellular regulation of plant metabolism. *Physiol. Vég.* 23: 945—953.
- [61] Marmé, D., Dieter, P. 1983. The role of  $\text{Ca}^{2+}$  and calmodulin in plants. (w) Calcium and cell function, red. Cheung, W. Y., Academic Press, New York-London, str. 263—311.
- [62] Matsumoto, H., Tanigawa, M., Yamaya, T. 1983. Calmodulin-like activity associated with chromatin from pea buds. *Pl. Cell Physiol.* 24: 593—602.
- [63] Mohr, H. 1983. Pattern specification and realization in photomorphogenesis. (w) Encyclopedia of plant physiology, New series, Vol. 16, Photomorphogenesis, red. Shropshire, W. Jr., Mohr, H., Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New York, str. 336—357.
- [64] Moore, A., Akerman, K. E. O. 1984. Calcium and plant organelles. *Pl. Cell Environ.* 7: 423—429.
- [65] Moore, R., Evans, M. L. 1986. How roots perceive and respond to gravity. *Amer. J. Bot.* 73: 574—587.
- [66] Morse, M. L., Crain, R. C., Satter, R. L. 1987. Light-stimulated inositolphospholipid turnover in *Samanea saman* leaf pulvini. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 84: 7075—7078.
- [67] Muto, S. 1982. Distribution of calmodulin within wheat leaf cells. *FEBS Lett.* 147: 161—164.
- [68] Muto, S., Miyachi, S. 1984. Purification of antibody against spinach calmodulin and its application to radioimmunoassay for plant calmodulin. *Z. Pflanzenphysiol.* 114: 421—431.
- [69] Newman J. A. 1981. Rapid electric changes in oats, phytochrome and membranes. *Plant Physiol. Suppl.* 67: 730.
- [70] Parish, R. W., Felle, H., Brummer, B. 1986. Evidence for a mechanism by which auxins and fusicoccin may induce elongation growth. (w) Molecular and cellular aspects of calcium in plant development, red. Trawavas, A. J., Plenum Press Publ., str. 301—308.
- [71] Piwowarczyk, W. 1988. The effect of red and far-red light on proton secretion from mesophyll-cell protoplasts of *Vicia faba* L. *Planta* 173: 42—45.
- [72] Polya, G. M., Davies, J. R., 1982. Resolution of  $\text{Ca}^{2+}$ -calmodulin-activated protein kinase from wheat germ. *FEBS Lett.* 150: 167—171.
- [73] Polya, G. M., Micucci, V., 1985. Interaction of wheat germ  $\text{Ca}^{2+}$ -dependent protein kinases with calmodulin antagonists and polyamines. *Plant Physiol.* 79: 968—972.
- [74] Poovaiah, B. W., Reddy, A. S. N., McFadden, J. J. 1987. Calcium messenger system: Role of phosphorylation and inositol bisphospholipids. *Physiol. Plant.* 69: 569—573.
- [75] Quail, P. H. 1980. Phytochrome the first five minutes from Pfr formation. (w) Photoreceptors and plant development, red. De Greef, J., Antwerpen Univ. Press, Antwerpen, str. 449—466.
- [76] Quail, P. H. 1983. Rapid action of phytochrome in photomorphogenesis. (w) Encyclopedia of plant physiology, New series, Vol. 16, Photomorphogenesis, red. Shropshire, W. Jr., Mohr, H., Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New York, str. 178—211.
- [77] Quail, P. H., Christensen, A. H., Jones, A. M., Lissemore, J. L., Parks, B.-M., Sharrock, R. A. 1987. The phytochrome molecule and the regulation of its genes. (w) Integration and control of metabolic processes pure and applied aspects, red. Kon, O. L. i wsp., The ICSU Press, Cambridge, str. 41—54.

- [78] Ranjeva, R., Boudet, A. M. 1987. Phosphorylation of proteins in plants: Regulatory effects and potential involvement is stimulus/response coupling. *Ann. Rev. Plant. Physiol.* 38: 73—93.
- [79] Ranjeva, R., Refeno, G., Boudet, A. M., Marmé, D. 1983. Activation of plant quinate: NAD<sup>+</sup> 3-oxidoreductase by Ca<sup>2+</sup> and calmodulin. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 80: 5222—5224.
- [80] Ranjeva, R., Graziana, A., Rauty, B., Cavalie, G., Boudet, A. M. 1984. Phosphorylation of proteins in plants: A step in the integradion of extra and intracellular stimuli? *Physiol. Vég.* 26: 365—376.
- [81] Rasi-Caldogo, F., Pugliarello, M. C., De Michelis, M. J. 1987. The Ca<sup>2+</sup> — transport ATPase of plant plasma membrane catalizes a nH<sup>+</sup>/Ca<sup>2+</sup> exchange. *Plant Physiol.* 83: 994—1000.
- [82] Roberts, D. M., Thomas, J. L., Lukas, T. J., Watterson, D. M. 1986. Structure, function, and mechanism of action of calmodulin. *CRC Critical Rev. Plant Sci.* 4: 311-339.
- [83] Rossbacher, R., Wagner, G., Pallaghy, Ch. K. 1984. X-ray microanalysis of calcium in fixed and in shock-frozen hydratated green algal cells: *Mougeotia*, *Spirogyra* and *Zygnema*. *Nucl. Inst. Math. Physics Res.* 231: 664—666.
- [84] Roux, S. J. 1983. A possible role for Ca<sup>2+</sup> in mediating phytochrome responses. *Symp. Soc. Exp. Biol.* 36: 561—580.
- [85] Roux, D. J. 1984. Ca<sup>2+</sup> and phytochrome action in plants. *BioScience* 34: 25—29.
- [86] Roux, S. J., Wayne, R. O., Datta, N. 1986. Role of calcium ions in phytochrome responses: An update. *Physiol. Plant.* 66: 344—348.
- [87] Rüdiger, W., 1987. Phytochrome: the chromophore and photoconversion, *Photobiochem, Photobiophysm Suppl.* 217—227.
- [88] Salimath, B. P., Marmé, D. 1983. Protein phosphorylation and its regulation by calcium and calmodulin in membrane fraction from zucchini hypocotyls. *Planta* 158: 650—568.
- [89] Sauer, A., Robinson, D. G. 1985. Calmodulin dependent NAD-kinase is associated with both the outer and inner mitochondrial membranes in maize roots. *Planta* 166: 227—233.
- [90] Serlin, B.S., Roux, S. J. 1984. Modulation of chloroplast movement in the green alga *Mougeotia* by the Ca<sup>2+</sup> ionophore A 23187 and by calmodulin antagonists. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 81: 6368—6372.
- [91] Serlin, B. S., Sopory, S. K., Roux, S. J., 1984. Modulation of oat mitochondrial ATP-ase activity by Ca<sup>2+</sup> and phytochrome. *Plant Physiol.* 74: 827—833.
- [92] Sharma, R. 1985. Phytochrome regulation of enzyme activity in higher plants. *Photochem. Photobiol.* 41: 747—755.
- [93] Shropshire, W. Jr. 1972. Action spectroscopy. (w) Phytochrome, red. Mitrakos, K., Shropshire, W. Jr., Academic Press, London-New York, str. 161—181.
- [94] Simon, P., Dieter, P., Bonzon, M., Greppin, H., Marmé, D. 1982. Calmodulin-dependent and independent NAD kinase activities from cytoplasmic and chloroplastic fractions of spinach (*Spinacia oleracea*) L.). *Plant Cell Rep.* 1: 119—122.
- [95] Sloucum, R. D., Roux, S. J. 1983. Cellular and subcellular localization of calcium in gravistimulated oat coleoptiles and its possible significance in the establishment of tropic curvature. *Planta* 157: 481—492.
- [96] Stenz, H.-G. Weisenseel, M. H. 1986. Phytochrome-mediates a reduction of the surface charge of *Mesotaenium cells*. *J. Plant Physiol.* 122: 159—168.
- [97] Tanada, T. 1968. Substances essential for a red, far-red light reversible attachment of mung bean root tips to glass. *Plant Physiol.* 43: 2070—2071.
- [98] Tezuk, T., Yamamoto, Y. 1972. Photoregulation of nicotinamide adenine dinucleotide kinase activity in cell-free extracts. *Plant Physiol.* 50: 458—462.
- [99] Toblin, E. M., Silverthorne, J. 1985. Light regulation of gene expression in higher plants. *Ann Rev. Plant Physiol.* 36: 569—594.
- [100] Tretyn, A. 1987. Influence of red light and acetylcholine on <sup>45</sup>Ca<sup>2+</sup> uptake by oat coleoptile cells. *Cell Biol. Int. Rep.* 11: 887—896.
- [101] Tretyn, A., Bednarska, E., Górska-Brylass, A. 1987. Localization of Ca<sup>2+</sup> ions and peroxidase activity in the zone of callose wall synthesis in dyads and tetrads of *Larix decidua* Mill. *Cell Biol. Int. Rep.* 11: 157—164.

- [102] Tretyn, A., Kopcewicz, J., Jaffe, M. J. Cytochemical studies on phytochrome-mediated change of  $\text{Ca}^{2+}$  localization in oat coleoptile cells., wysłane do druku.
- [103] T sien, R. W., Hess, P., McCleskey, E. W., Rosenberg, R. L. 1987. Calcium channels: Mechanisms of selectivity, permeation, and block. *Ann. Rev. Chem.* 16: 265—290.
- [104] Veluthambi, K., Poovaiah, B. W., 1984. calcium and calmodulin-regulated phosphorylation of soluble and membrane proteins from corn coleoptiles. *Plant Physiol.* 76: 359—365.
- [105] Vierstra, R. D., Quail, P. H. 1986. The protein. (w) Photomorphogenesis in plants, red. Kendrick, R. E., Kronenberg, G. H. M., Martinus Nijhoff, Dr. W. Junk Publ. Dordrecht, str. 35—60.
- [106] Vierstra, R. D., Cordonnier, M. -M., Pratt, L. H., Quail, P. H. 1984. Native phytochrome: immunoblot analysis of relative molecular mass and proteolytic degradation for several plant species. *Planta* 160: 521—528.
- [107] Wagner, G., Rossbacher, R. 1980. X-ray microanalysis and chlorotetracycline staining of calcium vesicles in the green alga *Mougeotia*. *Planta* 149: 298—305.
- [108] Wagner, G., Valentin, P., Dieter, P., Marmé, D. 1984. Identification of calmodulin in the green alga *Mougeotia* and its possible function in chloroplast reorientation movement. *Planta* 162: 62—67.
- [109] Wagner, G., Groling, F., Altmüller, D. 1987. Transduction chain of low irradiance response of chloroplast reorientation in *Mougeotia* in blue and red light. *Photobiochem. Photobiophys. Suppl.* 183—189.
- [110] Wayne, R., Hepler, P. K. 1984. The role of calcium ions in phytochrome-mediated germination of spores of *Onoclea sensibilis*, L. *Planta* 160: 12—20.
- [111] Wayne, R., Hepler, P. K. 1985. Red light stimulates an increase in intracellular calcium in the spores of *Onoclea sensibilis*. *Plant Physiol.* 77: 8—11.
- [112] Weisenseel, M. H., Ruppert, H. K. 1977. Phytochrome and calcium ions are involved in light-induced depolarization in *Nitella*. *Planta* 137: 225—229.
- [113] Yunghans, H., Jaffe, M. J. 1970. Phytochrome controlled adhesion of mung bean root tips to glass: A detailed characterization of the phenomenon. *Physiol. Plant.* 23: 1004—1016.

DR ANDRZEJ TRETYN

PROF. DR HAB. JAN KOPCEWICZ

Uniwersytet M. Kopernika, Instytut Biologii, Zakład Botaniki  
 Ogólnej, ul. Gagarina 9, 87-100 Toruń