

SZEMLECIKK

A KÉN SZEREPE A NÖVÉNYI BETEGSÉG REZISZTENCIÁBAN

Künstler András, Gullner Gábor, Schwarczinger Ildikó, Kolozsváriné Nagy Judit, Ádám Attila és Király Lóránt

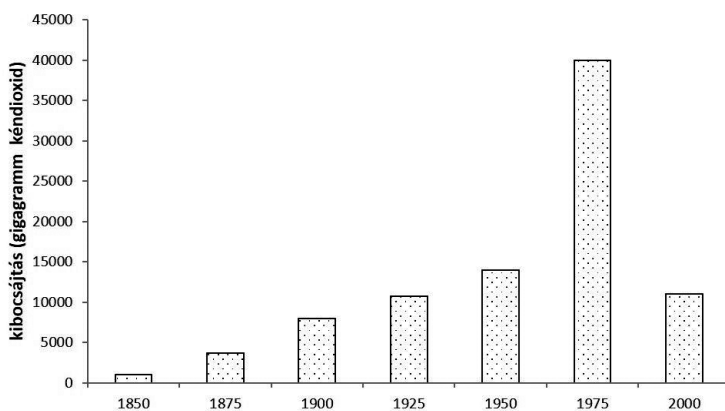
Agrártudományi Kutatóközpont, Növényvédelmi Intézet 1525 Budapest, Pf. 102.
E-mail: kiraly.lorant@atk.hu

A kén (S) egy létfontosságú makroelem a növények számára és számtalan szerepe ismert a növények életfolyamataiban. A kén élettani tulajdonságai közül köztudott, hogy fokozza a növények hozamát és védi a növényeket az úgynevezett abiotikus stresszekkel szemben, mint például a szárazság, sóstressz vagy a nehézfém szennyezések. Mindezek mellett a kénnek van egy kevésbé ismert, de nem kevésbé fontos funkciója is, mégpedig az, hogy a megfelelő kénellátottságnak komoly szerepe van a növény különböző kórokozókkal szembeni ellenálló-képességében, azaz a biotikus stressz-rezisztenciában. Az alábbi összefoglaló közleményben saját adatokat is felhasználva ismertetjük a kén szerepét a növényi betegség rezisztenciában vírusos, bakteriális és gombás fertőzések során.

Kulcsszavak: kén, növényi betegség rezisztencia, növényvédő szer, glutation

A kén szerepének jelentősége a növényi védekezési folyamatokban az 1980-as évek elején vált nyilvánvalóvá. Erre az időszakra tehető azon jelentős környezetvédelmi szabályozások bevezetése, melyeknek hatására a fosszilis tüzelőanyagokból képződő kéndioxid (SO_2), mint szennyező anyag jelenléte a levegőben jelentősen csökkent (1. ábra). A levegőben található SO_2 elsősorban a vízzel reagál és kénessavat valamint kénsavat képez (Singh és Agrawal 2008). Az így keletkezett folyadék savas esőként le hull a földre. A savas eső kémhatása extrém esetben elérheti a 2 és 3 közötti pH

értéket, ami a növényzet súlyos perzseléséhez, végső estben teljes pusztulásához vezethet. A környezetvédelmi szabályozások bevezetésével csökkent a levegő kéntartalma és ezzel



1. ábra. Az ipari tevékenység következtében a légkörbe jutó kéndioxid (SO_2) mennyiségének változásai Európában 1850 és 2000 között [Smith és mtsai (2011) adatai alapján]

Figure 1. Changes in quantities of sulfur dioxide (SO_2) emitted into the atmosphere due to industrial processes in Europe between 1850 and 2000 [based on data of Smith and coworkers (2011)]

együtt a savas esők kialakulása is, azonban ez együtt járt a talajok kéntartalmának csökkenésével is. Ezzel egy időben azt vették észre, hogy különböző növénykórokozó gombák jelentős járványokat okoztak, mint például a repce levélfoltosságát okozó *Pyrenopeziza brassicae* gombakórokozó olajrepcén. Később kiderült, hogy a járványok hátterében a repce növények kén hiánya állt (Bloem és mtsai 2004), a kénnek jelentős részét ugyanis addig a növény a kénnel szennyezett levegőből és a talajra hulló savas esőkből származó szulfátból (SO_4^{2-}) tudta felvenni. Már 1994-ben bevezették a kén indukálta rezisztencia (*sulfur-induced resistance* – SIR) majd később a kén általi fokozott védekezés (*sulfur-enhanced defence*–SED) fogalmát (Schnug és mtsai 1995, Kruse és mtsai 2007) és azóta is intenzív kutatások folynak annak tisztázására, hogy miként vesz részt a kén a növényi védekezési folyamatokban.

A kén, mint növényvédő szer

A kén valószínűleg a legrégebb időktől használt fungicid. A görögök már időszámításunk előtt 1000-ben ismerték mikrobaölő hatását (Tweedy 1981), de az első fennmaradt tudományos írásos emlék William Forsyth-tól, a brit királyi udvar kertészétől származik, aki dohány, kénpor és oltatlan mész keverékének vizes oldatát javasolta beteg növények kezelésére (Forsyth 1802). A 20. század elejéig az elemi kén volt a legfontosabb gombaölő szer, különösen a gyümölcsbetegségek esetében, mindaddig, míg a szerves kén tartalmú fungicideket mint például a manebet vagy a kaptánt az 1950-es években ki nem fejlesztették (Tweedy 1981). Ennek ellenére az 1970-es évek elején az elemi kén növényvédelmi célú használata az USA-ban 2,5-szeresen haladta meg a többi gombaölő szer használatát (Hassall 1990). Mind a mai napig az elemi kén a legnagyobb mennyiségben használt növényvédő szer a világon (Griffith és mtsai 2015). A ként különböző formulációkban használjuk a növényvédelemben. Hatásmechanizmusa még nem teljesen feltárt, egyes adatok szerint a gombák sejtfala különösen jól átereszti a ként valószínűleg ergosterol tartalmuknak

köszönhetően, lehetővé téve a kén bejutását a kórokozó citoplazmájába, ahol befolyásolja a citokróm b és citokróm c működését valamint a mitokondriális elektron transzport lánc szulfhidril csoportjait, ezzel gátolva a sejtlegzést (Griffith és mtsai 2015). Egyik előnye hogy ökológiai gazdálkodásban is alkalmazható. Hátránya viszont, hogy könnyen lemosódik a levél felületéről és emiatt elveszti hatását. Nagy mennyiségben alkalmazva megváltoztathatja a talaj pH-ját és magas hőmérsékleten perzselést okozhat a növényen. Érdekes jelenséget állapítottak meg bizonyos növényfajoknál (kakaó, paradicsom, dohány stb.), melyek képesek az elemi kén előállítására különböző növénykórokozó baktériumok és gombák fertőzése során. Nagymértékű kénfelhalmozódást a rezisztens növényeken figyeltek meg (Cooper és Williams 2004). Az elemi kén előállításával a növény tulajdonképpen „bepermetezi magát”. A jelenség élettani hátterének feltárása ezért gyakorlati szempontból is fontos lehet. Egy újabb, még csak kezdeti stádiumban létező lehetőség a kén felhasználására a nanorészecskék előállítására és kijuttatására a kezelendő növényekre. A nanorészecskék jellemzően 100 nm-nél kisebb méretűek. Felhasználásuk számtalan előnnyel jár. A kéntartalmú nanorészecskék polimerekkel történő bevonásának hatására csökkennek a növényeken kialakuló perzseléses tünetek. Mivel az ilyen nanorészecskéknek nagyobb a felületi aktivitása, ezért jobban ellenállnak a levelekről történő lemosódásnak. Ezen felül az elemi kén így könnyebben bejuthat a növényt támadó baktériumokba és gombákba, ezért a hatékony permetezéshez nem kell nagy mennyiséget kijuttatni (Choudhury és Goswami 2013, Rao és Paria 2013). A kéntartalmú szerek nemcsak a termesztett növények permetezésére, hanem a betakarított termés tárolási betegségeinek megakadályozására is előszeretettel használják. Kimutatták, hogy kéndioxid (SO_2) betakarítás utáni alkalmazása csemegezőlő fajtákon késleltette a szürkepenés (*Botrytis cinerea*) okozta bogyórothadást. A kítináz és 1,3-glükánáz enzimeket kódoló gének fokozott kifejeződését figyeltek meg a 2 °C-on tárolt, SO_2 -vel kezelt bogyókban

(Duarte-Sierra és mtsai 2016). A kitinázok és glükánázok antimikrobiális hatású vegyületek, amelyek elsősorban rezisztens növény-kórokozó kapcsolatban keletkeznek, és az úgynevezett patogenezishez kapcsolt fehérjék csoportjába soroljuk őket. Szerepük a baktériumok és gombák sejtfalának bontása, és ezáltal a fertőzés csökkentése. Az ilyen típusú enzimeket kódoló gének kifejeződésének emelkedése része annak a növényi védekezési mechanizmusnak, amely a patogén baktériumok és gombák által okozott szöveti bomlást gátolja (Kumar és mtsai 2018, Boccardo és mtsai 2019).

A kén, mint növényi tápanyag: felvétele a talajból, hiánytünetek és a kéntrágyázás jelentősége

A kén szerepének megértéséhez ismernünk kell, hogy a növény hogyan képes felvenni a ként a talajból, illetve a levegőből, és a felvett kén milyen formában hasznosul a növényekben. A legfontosabb kénforrás a növények számára a talajban található szervesetlen sókból származó szulfát anion (SO_4^{2-}), de emellett a növények képesek a kén felvételére a levegőből is, SO_2 és kén-hidrogén (H_2S) formájában (Kopriva és Koprivova 2005, Dahl és mtsai 2008). A kén esetében a termesztett növények tápanyagellátására alapvetően háromféle műtrágyát szoktak alkalmazni: szulfát tartalmú műtrágyákat, szulfát és elemi kéntartalmú műtrágyákat és folyékony kéntartalmú műtrágyákat (tioszulfát vegyületek). A megfelelő tápanyag szint megállapításához talaj- és növény-mintavételt kell alkalmazni (Scherer 2010, Etienne és mtsai 2018;). A kén hiánya késlelteti a növények növekedését, a fiatal leveleken klorotikus tünetek láthatók (2. ábra) valamint csökken a hajtás/gyökér aránya is (Long és mtsai 2015). A növekedési és fejlődési folyamatok mel-

lett a kénhiány számos anyagcsere folyamatot is károsan befolyásol, beleértve a fotoszintézist is. A kénhiánynak a fejlődési és anyagcsere-folyamatokra gyakorolt hatása csökkentheti a terméshozamot és károsan befolyásolhatja a termés minőségét is. Ez a jelenség feltehetően azzal is összefügg, hogy kén hiányában a nitrogén felvétele sem lesz megfelelő gabonafélékben, mert a nitrogén felvételéhez a talajból néhány ként tartalmazó enzimre van szükség (Salvagiotti és mtsai 2009). A termés minőségét érintő kénhiány okozta károk közül az egyik legismertebb példa a búzaszem gluténtartalmának csökkenése. A glutén a búzaszemben levő fehérjék kb. 80%-át teszi ki és rendkívül nagy a kéntartalma. A gabonák megfelelő kéntartalma ezért elengedhetetlen a megfelelő minőségű liszthez. A lisztfeldolgozási tulajdonságok, mint például a tészta nyújthatósága, alapvetően a gluténtartalomtól – közvetve a búzaszem kéntartalmától is – függenek és nagyon fontosak a kenyér-, tészta- vagy keksziparban (Zhao és mtsai 1999, Rychlik 2008). Mindezen okok miatt a megfelelő kénellátottság biztosítása a növények számára a gazdálkodó fontos feladata. A kéntrágyázás jelentőségét tükrözik a következő adatok: a növények kéntrágyázásához évente kb. 15 millió tonna ként használnak



2. ábra. A nem megfelelő kénellátottság hatására jelentkező klorotikus tünetek búza fiatal levelein [Zhao és mtsai (2001) nyomán].

+S = megfelelő kénellátottságú növények, -S = kénhiányos növények
Figure 2. Chlorotic symptoms on young wheat leaves in response to a suboptimal sulfur supply [based on Zhao and coworkers (2001)].

+S = plants with normal levels of sulfur, -S = sulfur deficient plants

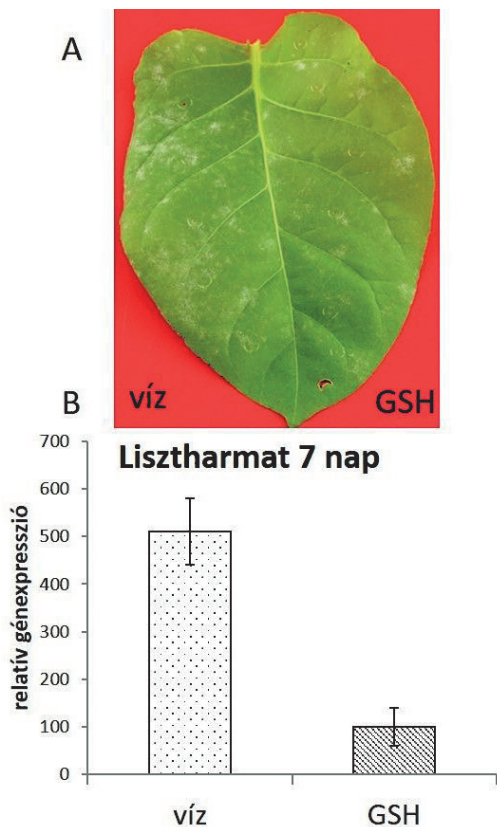
fel, melynek költsége 25 milliárd USD évente (Messick és mtsai 2005). Gyakorlati szempontból fontos irányelv, hogy az alkalmazott kén műtrágya mennyisége a nitrogén műtrágya mennyiségének 10–15%-a kell, hogy legyen.

A kénből képződő fontosabb vegyületek a növényben és szerepük a biotikus stressz-rezisztenciában

A növény által felvett szerves kénvegyületek a növény anyagcseréje során ciszteinné alakulnak, ami a kénanyagcsere központi vegyülete (Jez 2019). A cisztein egy létfontosságú vegyület a növényi védekezésben. Amellett, hogy egy nagyon fontos kéntartalmú aminosav, belőle olyan fontos vegyületek, képződnek, mint pl. a glutation, fitoalexinek, defenzinek és glükozinolátok, amelyeknek kulcsszerepe van a kén indukálta betegség rezisztenciában (Falk és mtsai 2007, Gotor és mtsai 2015, Gullner és mtsai 2017). Cikkünk további részében részletesen áttekintjük a kén szerepét különböző növény – kórokozó kapcsolatokban.

A növények betegség ellenállósága és kénellátottsága közötti összefüggést először különböző gombafertőzött növényeken mutatták ki. Az egyik ilyen fontos növény, amelyen kénhiány esetén fokozott gombafertőzést tapasztaltak, a kénellátottságra igényes repce (*Brassica napus*) volt. Skóciában és Németországban végzett szabadföldi kísérleteket során azt tapasztalták, hogy kénhiányos talajokon jelentősen súlyosbodtak a repcén a *Pyrenopeziza brassicae* gombakórokozó által okozott tünetek (Schnug 1997, Haneklaus és mtsai 2006). Egy másik kutatás szerint a kén pozitív hatása burgonyánál (*Solanum tuberosum*) is érvényesült gombás (*Rhizoctonia solani*) és baktériumos (*Streptomyces scabies*) fertőzés során. Elemi kénnel (S) vagy kálium-szulfáttal (K_2SO_4) végeztek tápanyag-utánpótlást szabadföldi kísérletekben. Az eredmények szerint a szulfát kezelés hatására nőtt a burgonya gumóhozama, az elemi kén és a K_2SO_4 pedig szignifikánsan csökkentette a *Rhizoctonia solani* által okozott tüneteket. Ezzel szemben az elemi kén alkalmazása a bakteriális fertőzést erősítette, felte-

hetően azért, mert csökkentette a talaj pH-ját, ami kedvezett a baktérium szaporodásának (Haneklaus és mtsai 2006). A glutation – mint a növényekben az egyik legnagyobb mennyiségben előforduló kéntartalmú tiolvegyület – rezisztenciában betöltött szerepére sok példa ismert. Lisztharmattal fertőzött zab (*Avena sativa*) növényeken megfigyelték, hogy a rezisztens vonalakban a fertőzés első 24 órájában megnövekedett a glutation tartalom, ezzel szemben a fogékony vonalban nem történt emelkedés a glutation szintben, tehát a glutation mennyisége jól korrelált a lisztharmat-rezisztenciával (Vanacker és mtsai 1998). Kimutatták továbbá, hogy glutation-túltermelő transzgenikus dohányban fokozódott a rezisztencia a *Pseudomonas syringae* pv. *tabaci* baktérium fertőzésével szemben (Ghanta és mtsai 2011). Ezzel szemben glutationt alultermelő mutáns lúdfű (*Arabidopsis thaliana*) növényeken a glutation által vezérelt rezisztencia csökkent (Han és mtsai 2013). Az élő növényi sejtekből táplálkozó, ún. biotróf kórokozókkal szembeni rezisztencia egyik kulcsfontosságú szereplője egy növényi hormon, a szalicilsav. Eredményeink szerint egy lisztharmat kórokozóval (*Euoidium longipes*) szemben csökken rezisztencia szalicilsav felhalmozásra képtelen dohány növényekben. Glutationnal kezeltük a sérült rezisztenciájú, szalicilsav felhalmozásra képtelen növények leveleit oly módon, hogy a levelek egyik felét vízzel, a másik felét redukált glutationnal (GSH) injektáltuk. A glutation kezelés után megfertőztük a növényt lisztharmattal és egy hét múlva értékeltük a tüneteket valamint a gomba szaporodását valós idejű qPCR módszerrel (3. ábra). A GSH kezelés mind a tüneteket, mind a lisztharmat mennyiségét szignifikánsan csökkentette, ezzel helyreállítva a szalicilsav felhalmozásra képtelen növény sérült védekezési rendszerét (Künstler és mtsai 2020). Érdekes jelenségről számoltak be a banánt fertőző *Fusarium oxysporum* f. sp. *cubense* gombakórokozóval kapcsolatban. Megfigyelték, hogy a kórokozó a fertőzés során gátolja a banánban található kén anyagcserében részt vevő fontos gének kifejeződését. Ennek hatására sérült a kénanyagcsere és a fertőzött



3. ábra. *Euoidium longipes* lisztharmat fertőzés tünetei 7 nappal az inokuláció után, fogékony dohánynövény levelén (A). A bal oldali levélfél vízzel, a jobb oldali glutationnal (GSH) lett infiltrálva. A gomba mennyisége a vízzel és GSH-val kezelt levélfélben (B)

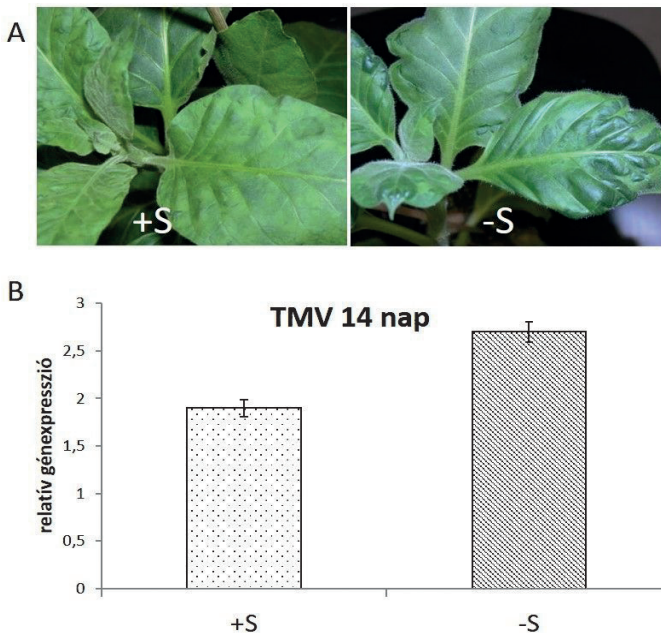
Figure 3. Symptoms of powdery mildew infection caused by *Euoidium longipes* in leaves of susceptible tobacco 7 days after inoculation (A). Left and right leaf halves were infiltrated with water and glutathione (GSH), respectively. Fungal accumulation in leaf halves treated with water and GSH (B)

növény fogékonyabbá vált a fertőzéssel szemben (Cheng és mtsai 2019). A kén túladagolásának azonban sajnos lehetnek kedvezőtlen hatásai is a rezisztenciára. Brazil kutatók fejes káposztán (*Brassica oleracea* var. *capitata*) vizsgálták a kénáplálás hatását káposztamoly (*Plutella xylostella*) kártételére. Normál kénellátottságú növényeket hasonlítottak össze kénrel túltáplált növényekkel. A magasabb kén szint hatására nőtt a levelekben a nitrogéntartalom és a kén tartalmú glükozinolátok meny-

nyisége is, amely a nem specializált rovarokra toxikus hatású. Ennek ellenére a káposztamoly nagyobb károkat okozott a kénrel kezelt növények levelein, feltehetően azért, mert hozzá szokott a toxikus glükozinolátokhoz (Santos és mtsai 2017).

A kén szerepe a növények vírusokkal szembeni védekezésében kevésbé feltárt terület. Az első adat, amely a glutationnak, mint kén tartalmú vegyületnek a vírusrezisztenciában játszott szerepére mutatott rá, magyar kutatók munkája volt. Eredményeik szerint glutation adagolása dohány növényeken csökkentette a vírusfertőzés okozta tüneteket, a vírus mennyiségében azonban nem kaptak különbséget a glutationnal nem kezelt kontrollhoz képest (Farkas és mtsai 1960). Később Fodor és munkatársai (1997) kimutatták, hogy a dohány mozaik vírussal (*Tobacco mosaic virus*, TMV) szemben rezisztens, fertőzött dohánynövényekben a fertőzés hatására nő a glutation mennyisége. Mások azt is igazolták, hogy hibiszkuszban egy fertőző vírus (hibiszkusz klorotikus gyűrűsfoltosság vírus, *Hibiscus chlorotic ringspot virus*, HCRSV) köpenyfehérjéjének hatására a glutation termelődéséért felelős gének aktiválódnak a növényben, ezzel beindítva a növény védekezési rendszerét a vírussal szemben (Gao és mtsai 2012). Tisztázták azt is, hogy a glutation szint mesterséges megemelése dohány és olajtök növényekben sikeresen csökkenti a vírusok okozta tüneteket és a vírus szintet a kezelt növényekben (Gullner és mtsai 1999, Zechmann és mtsai 2007). Ezzel szemben a glutation szint mesterséges növelése őszibarack növényekben csak a szilva himlő vírus (*Plum pox virus*, PPV) okozta tüneteket csökkentette számottevően, a vírus szintre nem volt jelentős hatással (Clemente-Moreno és mtsai 2013). Csoportunk volt az első, amely rámutatott arra, hogy a talajból felvett kénnek is jelentős szerepe van a növények vírusokkal szembeni rezisztenciájában: TMV-re fogékony dohánynövények (*Nicotiana tabacum* cv. Samsun nn) talaját kezeltük optimális mennyiségű kén tartalmú tápoldattal valamint olyan tápoldattal, amely egyáltalán nem tartalmazott kén. Az ilyen módon kezelt növényeket megfertőztük TMV-vel és vizsgált-

tuk a TMV által okozott tüneteket és a vírus felhalmozódását a megfelelő kénellátottságú, ill. kénhiányos növényeken. Eredményeink szerint a kénhiányos növényeken (-S) erősebb tünetek és magasabb vírusszint volt kimutatható a megfelelő kénellátottságú növényekhez (+S) képest (4. ábra) (Höller és mtsai 2010). Hasonló eredményeket kaptunk TMV-vel szemben rezisztens dohányokon (*N. tabacum* cv. Xanthi NN) is, ahol a megfelelő kénellátottság a rezisztens növényeken részlegesen visszaszorította a vírus hatására a növényen kialakuló hiperszenzitiv reakciót (lokális nekrotikus léziókat) és a vírus mennyiségét (Király és mtsai 2012). Igazoltuk továbbá, hogy egy sérült rezisztenciájú növényben (amely nem képes egy fontos növényi hormon, a szalicilsav felhalmozására) a glutation szint növelése helyreállítja a növény TMV-vel szembeni ellenálló-képességét (Künstler és mtsai 2019).



4. ábra. Dohány mozaik vírus (TMV) fertőzés szisztemikus tünetei (A) megfelelő kénellátottságú (+S) és kénhiányos (-S) fogékony dohány növényeken, 14 nappal a TMV fertőzés után. A TMV mennyisége (B) ugyanezen növényekben

Figure 4. Systemic symptoms of *Tobacco mosaic virus* (TMV) infection in susceptible tobacco plants (A) with normal levels of sulfur (+S) and sulfur deficiency (-S) 14 days after inoculation. TMV levels in the same plants (B)

A fentebb ismertetett eredményekből látható hogy a kénnek milyen fontos szerepe van a növények kórokozókval szembeni ellenálló-képességében. Fontos megérteni, hogy a megfelelő tápanyag-utánpótlással nem csak a növény tápanyag-szükségletét elégítjük ki, hanem egyúttal a növény védekezési rendszerét is támogatjuk. A növényvédelmi gyakorlat szempontjából ez különösen fontos lehet pl. a *Verticillium* gombafajok által okozott hervadásos betegségek elleni védekezésnél, ahol jelenleg nem áll rendelkezésre megfelelő hatékonyságú fungicid (Bloem és mtsai 2015). Hangsúlyozandó azonban, hogy jelenleg még nagyon sok mindent nem tudunk a növények megfelelő kénellátottsága és a betegség rezisztencia közötti kapcsolat biokémiai, élettani, genetikai háttéréről. Tisztázandó többek között a növényi kénellátottság fokozásának megfelelő időzítése, valamint a kórokozó életforma (biotróf, nekrotróf, hemibiotróf) és

az időjárás, ill. klíma szerepe a kén által indukált növényi védekezési folyamatokban – ehhez a közeljövőben további, molekuláris vizsgálatokkal kiegészített szabadföldi kísérletek lesznek szükségesek.

Köszönetnyilvánítás

A szerzők munkáját a következő pályázatok támogatták: NKFIH FK 131401, NKFIH K 128868, NKFIH K 124131.

IRODALOM

- Bloem, E., Haneklaus, S. and Schnug, E. (2015): Milestones in plant sulfur research on sulfur-induced-resistance (SIR) in Europe. *Frontiers in Plant Science*, 5: 779.
- Bloem, E., Riemenschneider, A., Volker, J., Papenbrock, J., Schmidt, A., Salac, I., Haneklaus, S. and Schnug, E. (2004): Sulphur supply and infection with *Pyrenopeziza*

- brassicae* influence L-cysteine desulphydrase activity in *Brassica napus* L. Journal of Experimental Botany, 55: 2305–2312.
- Boccardo, N.A., Segretin, M.E., Hernandez, I. Mirkin, F.G., Chacón, O., Lopez, Y., Borrás-Hidalgo, O. and Bravo-Almonacid, F.F.** (2019): Expression of pathogenesis-related proteins in transplastomic tobacco plants confers resistance to filamentous pathogens under field trials. Scientific Reports, 9: 2791.
- Cheng, C., Liu, F., Sun, X., Tian, N., Mensah, R.A., Li, D. and Lai, Z.** (2019): Identification of *Fusarium oxysporum* f. sp. *cubense* tropical race 4 (*Foc* TR4) responsive miRNAs in banana root. Scientific Reports, 9: 13682.
- Choudhury, S.R. and Goswami, A.** (2013): Supramolecular reactive sulphur nanoparticles: a novel and efficient antimicrobial agent. Journal of Applied Microbiology, 114: 1–10.
- Clemente-Moreno, M.J., Díaz-Vivancos, P., Rubio, M., Fernández-García, N. and Hernández, J.A.** (2013): Chloroplast protection in plum pox virus-infected peach plants by L-2-oxo-4-thiazolidine-carboxylic acid treatments: effect in the proteome. Plant, Cell & Environment, 36: 640–654.
- Cooper, R.M. and Williams, J.S.** (2004): Elemental sulphur as an induced antifungal substance in plant defence. Journal of Experimental Botany, 55: 1947–1953.
- Dahl, C., Hell, R., Leustek, T. and Knaff, D.** (2008): Introduction to sulfur metabolism in phototrophic organisms. in: Advances in photosynthesis and respiration (Govindjee, series szerk.), Sulfur metabolism in phototrophic organisms. Vol. 27. R. Hell, C. Dahl, D. Knaff, and T. Leustek, szerk. Springer, Dordrecht, The Netherlands. pp. 1–14.
- Duarte-Sierra, A., Aispuro-Hernández, E., Vargas-Arispuro, I., Islas-Osuna, M.A., González-Aguilar, G.A. and Martínez-Téllez, M.Á.** (2016): Quality and PR gene expression of table grapes treated with ozone and sulfur dioxide to control fungal decay. Journal of the Science of Food and Agriculture, 96: 2018–2024.
- Etienne, P., Sorin, E., Maillard, A., Gallardo, K., Arkoun, M., Guerrand, J., Cruz, F., Yvin, J.-C. and Ourry, A.** (2018): Assessment of sulfur deficiency under field conditions by single measurements of sulfur, chloride and phosphorus in mature leaves. Plants, 7: 37.
- Falk, K.L., Tokuhisa, J.G. and Gershenzon, J.** (2007): The effect of sulfur nutrition on plant glucosinolate content: physiology and molecular mechanisms. Plant Biology, 9: 573–581.
- Farkas, G.L., Király, Z. and Solymosy, F.** (1960): Role of oxidative metabolism in the localization of plant viruses. Virology, 12: 408–421.
- Fodor, J., Gullner, G., Ádám, A.L., Barna, B., Kőmives, T. and Király, Z.** (1997): Local and systemic responses of antioxidants to tobacco mosaic virus infection and to salicylic acid in tobacco. Role in systemic acquired resistance. Plant Physiology, 114: 1443–1451.
- Forsyth, W.** (1802): A treatise on the culture and management of fruit trees. London: Nichols and Son. 523 p.
- Gao, R., Ng, F.K.L., Liu, P. and Wong, S-K.** (2012): *Hibiscus chlorotic ringspot virus* coat protein upregulates sulfur metabolism genes for enhanced pathogen defense. Molecular Plant-Microbe Interactions, 25: 1574–1583.
- Ghanta, S., Bhattacharyya, D., Sinha, R., Banerjee, A. and Chattopadhyay, S.** (2011): *Nicotiana tabacum* overexpressing γ -ECS exhibits biotic stress tolerance likely through NPR1-dependent salicylic acid-mediated pathway. Planta, 233: 895–910.
- Gotor, C., Laureano-Marin, A.M., Moreno, I., Aroca, Á., García, I. and Romero, L.C.** (2015): Signaling in the plant cytosol: cysteine or sulfide? Amino Acids, 47: 2155–2164.
- Griffith, C.M., Woodrow, J.E. and Seiber, J.N.** (2015): Environmental behavior and analysis of agricultural sulfur. Pest Management Science, 71: 1486–1496.
- Gullner, G., Tőbiás, I., Fodor, J. and Kőmives, T.** (1999): Elevation of glutathione level and activation of glutathione-related enzymes affect virus infection in tobacco. Free Radical Research, 31: (Supplement), 155–161.
- Gullner, G., Zechmann, B., Künstler, A. and Király, L.** (2017): The signaling roles of glutathione in plant disease resistance. In: Hossain Mohammad Anwar, Mohammad Golam Mostofa, Pedro Diaz Vivancos, David J Burritt, Masayuki Fujita, Lam-Son Phan Tran (szerk.) Glutathione in Plant Growth, Development, and Stress Tolerance. Cham (Svájc): Springer International Publishing, pp. 331–357.
- Han, Y.I., Chaouch, S., Mhamdi, A., Queval, G., Zechmann, B. and Noctor, G.** (2013): Functional analysis of Arabidopsis mutants points to novel roles for glutathione in coupling H_2O_2 to activation of salicylic acid accumulation and signalling. Antioxidants & Redox Signaling, 18: 2106–2121.
- Haneke, S., Bloem, E. and Schnug, E.** (2006): Disease control by sulphur induced resistance. Aspects of Applied Biology, 79: 2006.
- Hassall, K.A.** (1990): The Biochemistry and Uses of Pesticides. Weinheim: Cambridge, UK, 536 p.
- Höller, K., Király, L., Künstler, A., Müller, M., Gullner, G., Fattinger, M. and Zechmann, B.** (2010): Enhanced glutathione metabolism is correlated with sulfur induced resistance in Tobacco mosaic virus-infected genetically susceptible *Nicotiana tabacum* plants. Molecular plant-microbe interactions, 23: 1448–1459.
- Jez, J.M.** (2019): Structural biology of plant sulfur metabolism: from sulfate to glutathione. Journal of Experimental Botany, 70: 4089–4103.
- Király, L., Künstler, A., Höller, K., Fattinger, M., Juhász, C., Müller, M., Gullner, G. and Zechmann, B.** (2012): Sulfate supply influences compartment specific glutathione metabolism and confers enhanced resistance to Tobacco mosaic virus during a hypersensitive response. Plant physiology and biochemistry, 59: 44–54.
- Kopriva, S. and Koprivova, A.** (2005): Sulfate assimilation and glutathione synthesis in C4 plants. Photosynthesis Research, 86: 363–373.
- Kruse, C., Jost, R., Lipschis, M., Kopp, B., Hartmann, M. and Hell, R.** (2007): Sulfur-enhanced defence:

- effects of sulfur metabolism, nitrogen supply, and pathogen lifestyle. *Plant Biology*, 9: 608–619.
- Kumar, M., Brar, A., Yadav, M., Chawade, A., Vivekanand, V. and Parek, N.** (2018): Chitinases—Potential candidates for enhanced plant resistance towards fungal pathogens. *Agriculture*, 8: 88.
- Künstler, A., Kátay, G., Gullner, G. and Király, L.** (2020): Artificial elevation of glutathione contents in salicylic acid-deficient tobacco (*Nicotiana tabacum* cv. Xanthi *NahG*) reduces susceptibility to the powdery mildew pathogen *Euoidium longipes*. *Plant Biology*, 22: 70–80.
- Künstler, A., Király, L., Kátay, G., Enyedi, A.J. and Gullner, G.** (2019): Glutathione can compensate for salicylic acid deficiency in tobacco to maintain resistance to *Tobacco mosaic virus*. *Frontiers in Plant Science*, 10: 1115.
- Long, S.R., Kahn, M., Seefeldt, L., Tsay, Y.F. and Kopriva, S.** (2015): Chapter 16: Nitrogen and sulfur. In: Buchana, B.B., Gruissem, W., Jones, R.L. (szerk) *Biochemistry and molecular biology of plants*. Wiley Blackwell, Oxford, 746–768.
- Messick, D., Fan, M. and De Brey, C.** (2005): Global sulfur requirement and sulfur fertilizers. *FAL—Agricultural Research*, 283: 97–104.
- Rao, K.J. and Paria, S.** (2013): Use of sulfur nanoparticles as a green pesticide on *Fusarium solani* and *Venturia inaequalis* phytopathogens. *RSC Advances*, 3: 10471.
- Rychlik, M.** (2008): Concentrations of total glutathione and cysteine in wheat flour as affected by sulfur deficiency and correlation to quality parameters. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 56: 6844–6850.
- Salvagiotti, F., Castellarin, J.M., Miralles, D.J. and Pedrol, H.M.** (2009): Sulfur fertilization improves nitrogen use efficiency in wheat by increasing nitrogen uptake. *Field Crops Research*, 113: 170–177.
- Santos, N.A., Teixeira, N.C., Valim, J.O.S., Almeida, E.F.A., Oliveira, M.G.A. and Campos, W.G.** (2017): Sulfur fertilization increases defense metabolites and nitrogen but decreases plant resistance against a host-specific insect. *Bulletin of Entomological Research*, 108: 1–8.
- Scherer, H.W.** (2010): Sulfur in soils. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 172: 326–335.
- Schnug, E.** (1997): Significance of sulphur for the nutritional and technological quality of domesticated plants. In: W. J. Cram, L. J. DE Kok, I. Stulen, C. Brunold and H. Rennenberg (szerk.) *Sulfur metabolism in higher plants: molecular, ecophysiological and nutritional aspects* (Hollandia): Backhuys Publishers pp. 109–130.
- Schnug, E., Haneklaus, S., Borchers, A., and Polle, A.** (1995): Relations between sulphur supply and glutathione, ascorbate and glucosinolate concentrations in *Brassica napus* varieties. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 158: 67–70.
- Singh, A. and Agrawal, M.** (2008): Acid rain and its ecological consequences. *Journal of Environmental Biology*, 29: 15–24.
- Smith, S.J., van Aarddenne, J., Klimont, Z., Andres, R.J., Volke, A. and Delgado Arias, S.** (2011): Anthropogenic sulfur dioxide emissions: 1850–2005. *Atmospheric Chemistry and Physics*, 11: 1101–1116.
- Tweedy B.G.** (1981): Inorganic sulfur as a fungicide. In: Gunther F.A., Gunther J.D. (szerk.) *Residue Reviews*. Springer, New York, NY. *Residue Reviews*, 78: 43–68.
- Vanacker, H., Foyer, C.H. and Carver, T.L.W.** (1998): Changes in apoplastic antioxidants induced by powdery mildew attack in oat genotypes with race non-specific resistance. *Planta*, 208: 444–452.
- Zechmann, B., Zellnig, G., Krajnc, A.U. and Müller, M.** (2007): Artificial elevation of glutathione affects symptom development in ZYMV-infected *Cucurbita pepo* L. plants. *Archives of Virology*, 152: 747–762.
- Zhao, F. J., Hawkesford, M. J. and McGrath, S. P.** (1999): Sulphur assimilation and its effects on yield and quality of wheat. *Journal of Cereal Science*, 30: 1–17.
- Zhao, F. J., McGrath, S. P. and Hawkesford, M. J.** (2001): Sulphur nutrition and the sulphur cycle. Institute of Arable Crops, Research Report 2000-2001. www.fao.org/fileadmin/templates/soilbiodiversity/Downloadable_files/7-Sulphur.pdf

ROLES OF SULFUR IN PLANT DISEASE RESISTANCE

A. Künstler, G. Gullner, I. Schwarzwinger, J. N. Kolozsváriné, A. Ádám and L. Király

Plant Protection Institute, Centre for Agricultural Research, H-1525 Budapest, P.O. Box 102

E-mail: kiraly.lorant@agrar.mta.hu

Sulfur (S) is an essential plant macronutrient having diverse roles during different physiological processes. It is well established that sulfur may enhance crop yields and confers protection of plants against abiotic stresses like drought, salt stress and heavy metal accumulation. On the other hand, sulfur has a less known but equally important function as well, since an optimal, sufficient sulfur supply plays a pivotal role in the resistance of plants to diverse pathogenic agents, i.e. in biotic stress resistance. In this review we discuss the main roles of sulfur in conferring plant resistance to viral, bacterial and fungal diseases by also including data from our own research.

Keywords: sulfur, plant disease resistance, pesticides, glutathione

Érkezett: 2020. augusztus 28.