

A talaj redukciós folyamatainak szerepe a rizsnövény járulékos gyökérképződésében

VAMOS REZSÓ

József A. Tudományegyetem Növényélettani Intézete, Szeged

A rizs az egyedüli termesztett növényünk, amely életének nagy részét vízzel borított talajban éli le. Annak ellenére, hogy bár nem vízinövény, csupán anyagcserefolyamataihoz igényli a sok vizet, képes az elárasztott talajokban képződő toxikus hatású anyagok hatástalanítására. Termesztésével számos fiziológiai probléma kapcsolatos. Miután hazánk a rizstermesztés északi határán fekszik, szélsőségesen változó éghajlati adottságaink mellett ezek a problémák nálunk jobban megfigyelhetők, mint a tőlünk délre fekvő meleg, napfényes időjárású rizstermesztő országokban.

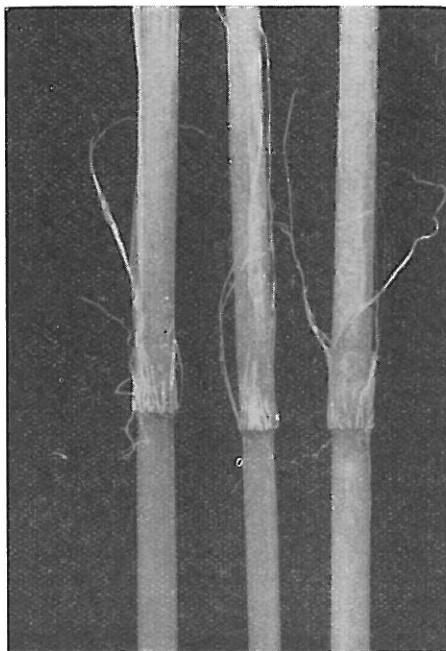
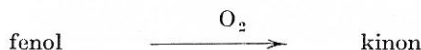
A rizs élettanának kutatása nemcsak megfelelő agrotechnika kidolgozásához nyújtott segítséget, hanem megvilágosított olyan jelenségek is, amelyeket eddig is tudomásul vettünk ugyan, sőt bizonyos összefüggést láttunk a jelenség és az adott körülmények között, de a mélyebb tudományos magyarázat mindaddig késett.

Egy ilyen jelenség a rizsnövény esetében a nóduszokon a járulékos gyökerek megjelenése, amelyek gyakran negatív geotroposak (1. ábra). A járulékos gyökérképződés a rizsnövény talajgyökérpusztulásának kísérő jelensége, amely ott lép fel, ahol az iszapban erőteljes redukzív folyamatok mennek végbe és rendszerint akkor, amikor tartós felmelegedés után gyors lehűlés következik, amely a H_2S -t az ártalmatlan vasszulfidból felszabadítja [7, 8].

A szövetbarnulás és az indolecetsavképződés

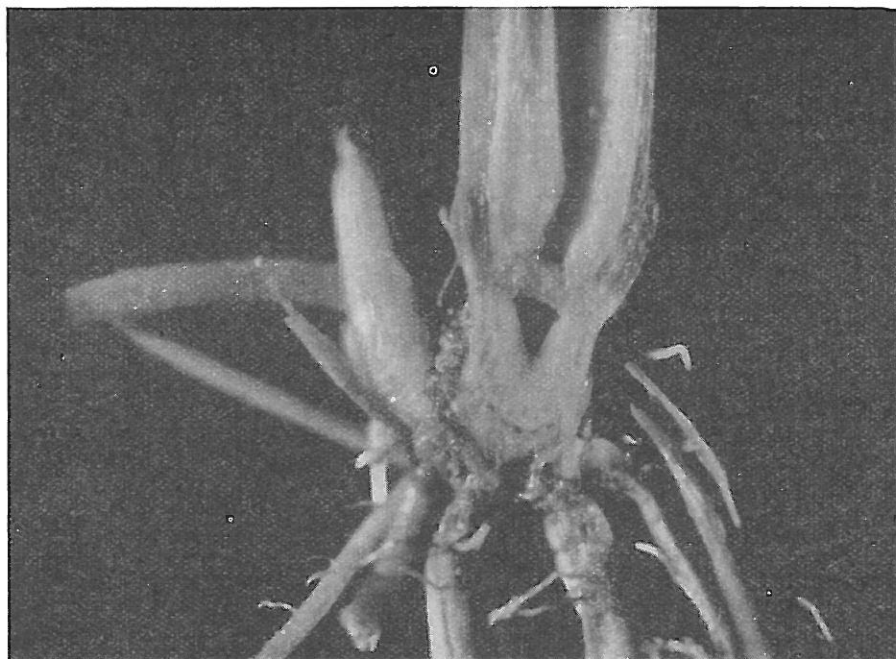
Ismeretes, hogy a gyökerek és a járulékos gyökerek fejlődését szabályozó anyag, a β indolecetsav (IES) felszaporodása fokozza a gyökérképződést. GORDON és PALEG [1] kimutatták, hogy ez a vegyület triptofánból enzim nélkül is képződhet, ha a növényi szövetekben kinonok vannak jelen. A barna színű kinonok képződése a gyö-

kerekben, a szár bazális részén (2. ábra) és a nóduszokban (3. ábra), azonkívül a levéllemez és hüvely határán (4. ábra) minden alkalommal bekövetkezik, ha a talajban képződő kénhidrogén vagy más enzimméreg a nehézfém tartalmú enzimeket (citokromok, citokrom-oxidáz, kataláz, peroxidáz, polifenol-oxidáz) inaktíválja [2, 4, 7]. Innen eredhet a „barnulásos betegség” elnevezése.

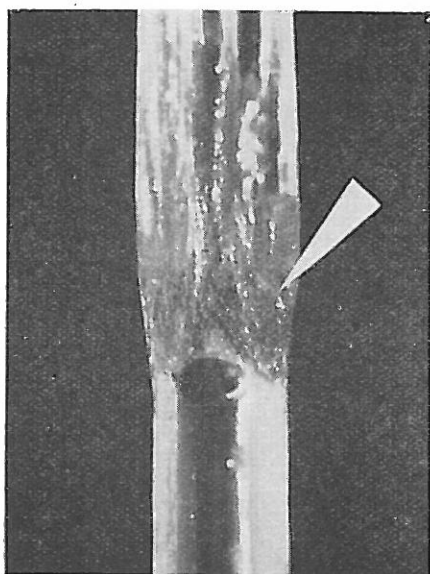


1. ábra

Negatív geotropos járulékos gyökerek



2. ábra
Gyökérgusztulásos rizsnövény szárának bazális része



3. ábra
A H_2S hatására bekövetkezett nódusz
barnulás

A polifenol-oxidáz és a többi légzésenzim kikapcsolása következtében ugyanis elmarad a fémek vegyértékváltozásán alapuló oxido-redukciós folyamat, amely a kinonokat szintelen polifenolokká alakítaná vissza. A kinonok tartósan megmaradnak s a megbarnult szövetekben a triptofán IES-vá alakulhat:

$$\text{kinon} + \text{triptofán} \rightarrow \text{indolpirovszőlősav} \rightarrow \text{IES}$$

A kénhidrogénhatás és a szövetbarnulás összefüggését az 5. kép mutatja. A jellegzetes szövetbarnulás ott következett be, ahol reagensek alkalmazása H_2S -t mutatott.

Az IES-szintet a növényben egy másik enzim, az indolecetsav-oxidáz szabályozza. VARGA és KOLTAI [5] szerint az IES-oxidáz lényegében peroxidáznak tekinthető, amelyről ismeretes, hogy réztartalmú fehérje. Ebből következően a növénybe jutó H_2S ezt az enzimet is épp úgy blokkolja, mint a szintén réztartalmú polifenol-oxidázt, amelynek kikapcsolása szövetbarnuláshoz vezetett. A H_2S tehát egyrészt elősegíti az IES képződését, másrészt gátolja annak lebomlását, tehát két oldalról is fokozza az IES-szint emelkedését a növényben. Az IES-tartalom felszaporodása járulékos gyökérféjlődést indíthat meg

a nemcsak a vízben levő, hanem a felső nóduszokban is. A H_2S -hatás, a szövetbarnulás, az IES-képződés és negatív geotropos járulékos gyökérfejlődés összefüggését az alábbi kísérletekkel igazoltuk.

Anyag és módszer

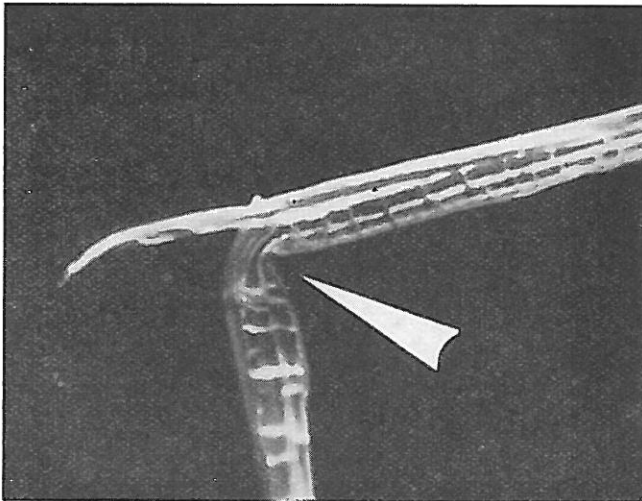
A kísérletet a napfényigényes indica-japonica típusú Dunghan Shali rizsfajtával végeztük. A H_2S okozta szövetbarnulás kimutatásához 1%-os p-aminodimethyl-anilin 5%-os sósavas oldatát és 1%-os vasklorid-oldatot használtunk [4]. Az IES-tartalom meghatározásához 20 g friss levélzúzalék etanolos kivonatát használtuk, amelyet Schleicher-Schüll 2034 b papíron izopropanol, ammónia, víz (10:1:1) oldatban futtattunk.

Kísérleti rész

A kedvező körülmények között élő, ép gyökéretű növényekből a fenti módszerrel IES-t kimutatni nem sikerült. A H_2S okozta károsodás, a szövetbarnulás és a növény IES-tartalma közti összefüggést az alábbi vizsgálatokkal igazoltuk. 8 hetes rizspalánták egy-egy vizsgálatához szükséges mennyiségét három napon keresztül 1-2-4-5 és 10 ppm koncentrációjú H_2S -t tartalmazó csapvízbe helyeztük, amelynek pH-értékét 7-re állítottuk. Ennél az értéknél ugyanis a szulfid 63,6%-a

H_2S , 36,3%-a pedig $-HS$ formában van jelen [8]. Az oldatot naponta kétszer frissel cseréltük. A növényeket a negyedik napon feldolgoztuk, és a 4 és 5 ppm koncentrációjú kezelés esetében a növények leveleiben 5 μg IES-t állapítottunk meg. Az 1, 2 és a 10 ppm koncentráció alkalmazásánál ennél jóval kevesebb, a kontroll növényekben pedig IES-tartalom ezzel a módszerrel egyáltalán nem mutatkozott (6. ábra A). A kísérletet megisméltük úgy, hogy nyolc óránként alkalmaztunk friss, 1, 2, 3, 4, 5 és 10 ppm H_2S oldatot. A negyedik napon történt feldolgozásnál ennél a kezelésnél a 3 ppm koncentráció mellett kaptuk a fentebbi eredményt, vagyis 5 μg IES-tartalmat 20 g friss anyag extraktumából (6. ábra B). E kísérletekből, amelyeket közel azonos eredménnyel ötször megisméltünk, azt a következtetést vonhattuk le, hogy a H_2S -nek valóban szerepe van az IES-szint növekedésében.

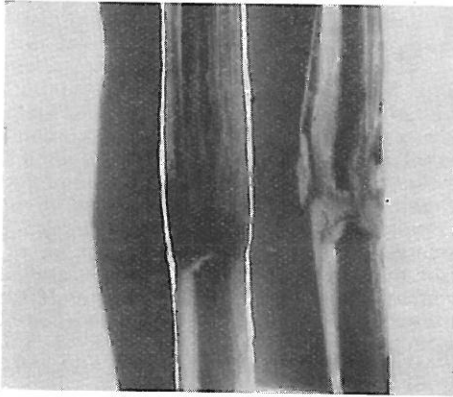
A fenti vizsgálatokat szabadföldi növényekkel is elvégeztük, de e növények nóduszából és leveleiből csak a gyökérpusztulás idején járt sikerrel az IES kimutatása. A kísérlet sikere érdekében a gyökérpusztulást mesterségesen elősegítettük és ebből a célból a betegségre hajlamosnak ismert talajt 0,4, 0,6 és 1,0 t/ha kénsavas ammóniával kezeltük, ledöngöltük és felületi vetést alkalmaztunk. Az időjárás alakulása a kritikus időben elősegítette a kísérlet sikerét és a várt gyökérpusztulás fel is lépett. Az ekkor gyűjtött minták



4. ábra

A levéllemez és a levélhüvely találkozásának szövetelhalása

20–20 g-nyi friss levélananyagából 6,7–10,7 μg IES-t mutattunk ki, míg a kontroll növényekből nem. Ugyanebben az időben a kezelt növényeknél erőteljes járulékos gyökérfejlődés indult, és pedig nemcsak a vízben levő, hanem a vízfelület feletti



5. ábra

A H_2S kimutatása a nóduszokban. Balról természetes szövetbarnulás, jobbról a H_2S színreakciója

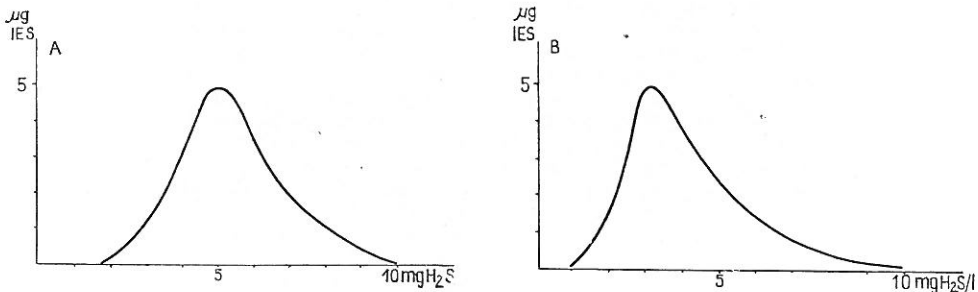
nóduszokból is. A járulékos gyökerek negatív geotroposak voltak, s a levelek szórványosan *Piricularia oryzae* Cav. fertőzöttséget is mutattak. A buja növesztésű növények közül azok, amelyek 1,0 t/ha kezelésben részesültek eldőlték, míg a kontroll és a 0,4 tonnával kezelt nem. Azok a növények, amelyek eldőlték, járulékos gyökereikkel ismét érintkezésbe kerültek a talajjal, ahonnan a szükséges tápelemeket, és pedig az enzimaktivitást biztosító nehézfémeket, Fe, Cu, Zn, Mn-t

ismét felvehették. A víz ugyanis mindezeket az elemeket ebben az időben nem tartalmazza [6]. Miután a növények anyagcseréje a fémek felvételével feltehetően rendbejött, az IES kimutatása a dőlt növények esetében sem volt eredményes. Az ezután fejlődött levelek gombafertőzést sem mutattak és termést hoztak, szemben azokkal az egyenesen álló beteg növényekkel, amelyek továbbra is a barnulásos betegség tüneteit, a nagyfokú lilás-vörös színű levélszáradást és nódusz-barnulást mutatták. Az elhalt szöveteknél, mert itt másodlagosan baktériumos és gombás lebomlás lép fel, a levélhüvely könnyen eltörik (7. ábra).

Ugyancsak IES jelenlétét és fokozott járulékos gyökérfejlődést állapítottunk meg a fehér vászonsátorral árnyalt növények esetében, a szármegnyúlás után. Az árnyalás megszüntetése után bőséges napfényben fejlődött levelek már IES-tartalmat nem mutattak.

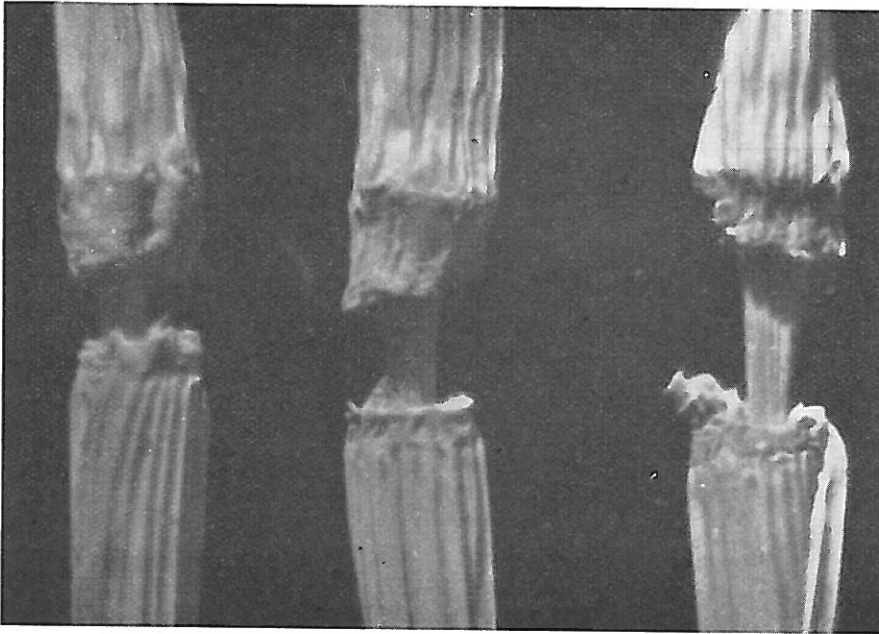
A negatív geotroposság és a kénhidrogénhatás összefüggésének igazolására szintén laboratóriumi kísérletet végeztünk. Ebből a célból a szár bazális része alatt levágott gyökérű rizsnövényeket 8 ppm koncentrációjú H_2S -es csapvízbe, egyliteres mérőhengerbe helyeztük úgy, hogy a második nóduszig ért a vízborítás. A megbarnult nóduszokból fejlődött gyökerek negatív geotroposságot mutattak. Tehát a negatív geotroposság oka egy olyan kemotropizmus, amelynek oka szintén a vízből távozó H_2S -hatással függ össze.

A járulékos gyökerek a növény életében akkor jutnak főszerephez, amikor az iszaptól felszabaduló H_2S minden talajgyökeret elpusztít. Ez akkor következik be, amikor tartós felmelegedés után hirtelen hidegfront következik. Ugyanis a lehült vízréteg oxigéntartalma megnövekszik, a



6. ábra

Az IES-tartalom alakulása a rizsnövényekben A napi kétszeri és B/ napi háromszori oldat cserével



7. ábra

Az elhalt szövetek mentén a levélhüvely könnyen eltörik

redox-szint süllyed. Az iszapréteg felszine oxidálódik és a vasszulfid kénsavvá alakul, amely H_2S -t szabadít fel. A nascens H_2S redukálja a kénsavat és így SO_2 is képződik. Miután főképpen N-bőségben a rizs gyökérzetét a felszíni rétegben terjeszti, ahol a fenti folyamat végbe megy, érthető, hogy a mérgező lánca teljes gyökérpusztulást okozhat [8].

A gyökérpusztulással csökken a vízfelvétel, aminek következtében az alsó levelek teljesen, a felső levelek csúcsa, esetleg harmada elszárad. A vízellátottság csökkenése a virágzás idején meddőséget okoz, míg a megtermékenyítés utáni stádiumban megáll a magképződés. A növény a járulékos gyökerek segítségével tehát átvészeli azt az időt, amíg ismét friss talajgyökerekkel rendelkezik. Ezeknek segítségével az oldalhajtások esetleg még termést hozhatnak. A bazális részből esetleg friss, ún. árva hajtások képződhetnek, de ezek a mi körülményeink között beérni sohasem képesek.

Összefoglalás

Az elárasztott talajokban képződő H_2S a rizsnövény gyökereiben, a szár bazális részében, a nóduszokban és a levéllemez

és a levélhüvely érintkezésénél jellemző szövetbarnulást okozhat. Ez akkor következhet be, amikor hosszasan borult az időjárás és ezzel a növény oxidálóképessége lecsökken, valamint amikor a hidegfront hatására a H_2S felszabadulása gyorsan lezajlik. A kénhidrogén a polifenol-oxidáz és a többi nehézfém tartalmú lézészenzim inaktiválásával színes kinonokat hoz létre, amelyek jelenlétében a triptofán \rightarrow IES-átalakulása enzim nélkül is végbe megy [1]. A H_2S az IES-oxidázt, — ami lényegében peroxidáz — inaktiválja, ezen a módon is elősegíti az IES felszaporodását [5]. Az IES felszaporodása következtében a nóduszokból, gyakran még a buga alatti nóduszokból is járulékos gyökerek képződnek. A H_2S -hatás és az IES-képződés összefüggését laboratóriumi kísérletekkel is igazoltuk. Ugyancsak kísérlettel igazoltuk a H_2S negatív geotropizmus kiváltó hatását.

Szabadföldi kísérleteinkben a nitrogénbőségben buja fejlődésű, gyökérpusztulásos rizsnövény leveleiből IES-t tudunk kimutatni. A növények megdőlése után, amikor a járulékos gyökerek érintkezésbe jutottak a talajjal, ahonnan a szükséges elemeket, közöttük a rezet, cinket és mangánt felvehették, az IES további kimutatása nem járt eredménnyel.

Irodalom

- [1] GORDON, S. A. & PALEG, L. G.: Formation of auxin from tryptophan through action of polyphenols. *Plant Physiol.* **36**. 838—845. 1961.
- [2] MORI, T.: Studies on ecological characters of rice root. I. Effect of hydrogen sulphide on root growth of rice plant. *Sci. Rep. Inst. Tohoku Univ.* **D-6** 121—143. 1955.
- [3] RUBENTSCHIK, L.: Sulfatreducirujusnije bakterii. Izdat. Akad. Nauk. Moskva—Leningrad 1947.
- [4] TAKAGI, S. & OKAJIMA, H.: Detection of sulphide in the rice plant. *Sci. Rep. Inst. Tohoku Univ.* **D-7** 17—26. 1956.
- [5] VARGA, M. & KOLTAI, E.: Rizscsíránövények fenoltartalmának, polifenoláz és peroxidáz aktivitásának vizsgálata, különös tekintettel az ársztásos viszonyokra. Kézirat. 1966.
- [6] VÁMOS, R.: Chemical examination of the water of flooded rice fields. *Nature.* **180**. 1487. 1957.
- [7] VÁMOS, R.: „Brusone” disease of rice in Hungary. *Plant and Soil.* **11**. 65—77. 1959.
- [8] VÁMOS, R.: The release of hydrogen sulphide from mud. *J. Soil Sci.* **1**. 103—109. 1964.

Érkezett: 1966. augusztus 10.

The Role Played by the Reduction Processes of the Soil in the Adventitious Root Formation of Rice Plants

R. VÁMOS

Institute for Plant Physiology of the University, Szeged (Hungary)

Summary

H₂S forming in water-logged soils may cause a characteristic tissue-browning in the roots of rice plants, in the lower part of the stem, in the nodes and at the contiguity of leaf-sheath and leaf-follicle. This phenomenon may occur when the weather is gloomy for a long time and subsequently the oxidizing power of the plant decreases or when due to the effect of sudden cooling, the release of H₂S takes place very quickly. By inactivating polyphenol oxidase and other enzymes containing heavy metals, H₂S produces coloured quinones, in the presence of which the tryptophane → IAA transformation takes place without enzymes. (1). H₂S also inactivates IAA oxidase — which is essentially a peroxidase — this way promoting the accumulation of IAA [5]. As a result of the accumulation of IAA, adventitious roots form from the nodes, often from the nodes under the panicle. The relation between the effect of H₂S and IAA formation has been proved by laboratory experiments. The effect of H₂S eliciting negative geotropism has also been experimentally proved.

In field experiments, IAA could be detected in the leaves of rice plants having

damaged roots, which developed luxuriantly when the N supply was abundant. After the plants became lodged — when the adventitious roots got into touch with the soil from which they could absorb the necessary elements, copper, zinc and manganese among others — IAA could not be detected any more.

Figure 1. Negative geotropic adventitious roots.

Figure 2. The lower part of a rice plant's stem having damaged roots.

Figure 3. Nodus browning due to the effect of H₂S.

Figure 4. Tissue withering at the contiguity of leaf-sheath and leaf-follicle.

Figure 5. The detection of H₂S in the nodes. On the left: natural tissue browning; on the right: the colour reaction of H₂S.

Figure 6. The change in the IAA content of rice plants: *A*) The solution was changed twice a day. *B*) The solution was changed three times a day.

Figure 7. Along the dead tissues, the leaf-sheath breaks easily.

Über die Rolle der Reduktionsvorgänge im Boden bei der Adventivwurzelbildung der Reispflanze

R. VÁMOS

Institut für Pflanzenphysiologie, A. József Universität, Szeged (Ungarn)

Zusammenfassung

Das H_2S , das sich in den überfluteten Böden bildet, verursacht eine Bräunung des Gewebes in den Wurzeln, im basalen Teil des Halmes (Stieles), in den Halmknoten und im angrenzenden Teil der Blattspreite und der Blattscheide der Reispflanzen.

Diese Erscheinung tritt dann auf, wenn das Wetter lange Zeit hindurch trüb ist und wenn sich dadurch die Oxidationsfähigkeit der Pflanze verringert, oder wenn die Ausscheidung des H_2S infolge einer kalten Wetterfront schnell vor sich geht. Das H_2S bildet durch die Inaktivierung der Polyphenoloxidase und anderer Atmungsenzyme, welche Schwermetallione enthalten, farbige Chinonverbindungen, in deren Gegenwart die Verwandlung des Triptophans in IES auch in Abwesenheit des Enzyms vor sich geht. [1]. Das H_2S inaktiviert auch die IES-Oxidase — die im wesentlichen eine Peroxidase ist — und dadurch häuft sich das IES an [5]. Der Anhäufung des IES zufolge bilden sich aus den Halmknoten, oft auch aus den Halmknoten welche unterhalb der Rispe liegen, Adventivwurzeln. Der Zusammenhang der H_2S -Wirkung und der IES-Bildung wurde durch Versuche im Laboratorium bestätigt. Es wurde auch die Wirkung des H_2S , die einen negativen Geotropismus verursacht, in Versuchen nachgewiesen.

In Feldversuchen gelang es, aus den Blättern von Reispflanzen, die sich wegen Stickstoff-Überfluss üppig entwickelt hatten, jedoch an Wurzelschwund litten, die Gegenwart von IES zu beweisen. Als die Adventivwurzeln nach dem Lagern der Pflanzen mit dem Boden in Berührung kamen, aus dem sie die nötigen Spurenelemente unter anderem Cu, Zn und Mn aufnehmen konnten, war kein IES-Gehalt mehr nachweisbar.

ABB 1. Adventivwurzeln mit negativem Geotropismus

ABB 2. Der basale Teil des Halmes einer an Wurzelschwund leidenden Reis-pflanze.

Abb. 3. Die Bräunung der Halmknoten, die infolge der Einwirkung des H_2S auftrat.

Abb. 4. Gewebnekrose, die an der Angrenzung der Blattspreite und der Blattscheide auftrat.

Abb. 5. Nachweis des H_2S in den Halmknoten. Links natürliche Gewe-bräunung, rechts die Farbreaktion des H_2S .

Abb. 6. Gestaltung des IES-Gehaltes in Reispflanzen *A*) bei täglich zweimaligem Austausch der Lösung *B*) bei täglich dreimaligem Austausch der Lösung

Abb. 7. Die Blattscheide bricht leicht längs den abgestorbenen Gewebeteilen ab.

Роль восстановительных почвенных процессов в образовании дополнительных корней у риса

P. ВАМОШ

Институт физиологии растений Университета им. А. Йозеф г. Сегед (Венгрия)

Резюме

Образующийся в затопленных почвах сероводород может быть причиной характерного побурения тканей в корнях риса, базальной части стебля, в узлах и местах соприкосновения листовых пластин и листовых влагалищ. Это происходит тогда, когда погода стоит пасмурная долгое время и в результате этого снижается окислительная способность растений и когда под

влиянием холодного фронта быстро происходит освобождение сероводорода. Сероводород путем инактивации дыхательных ферментов полифенолоксидазы и других ферментов, содержащих тяжелые металлы, образует цветные хиноны, в присутствии которых происходит переобразование триптофан — индолуксусная кислота без участия энзимов [1]. Сероводород инактиви-

рует индол-уксусную кислоту — оксидазу, которая по существу является пероксидазой и таким образом способствует накоплению индол-уксусной кислоты [5]. В результате накопления индол-уксусной кислоты происходит образование дополнительных корней из узлов, часто из узлов, находящихся под метёлкой. Зависимость между влиянием сероводорода и образованием индол-уксусной кислоты подтвердили также и лабораторными опытами. Экспериментально доказали влияние сероводорода на образование отрицательного геотропизма.

В наших полевых опытах мы смогли выделить индолюксусную кислоту из листьев растений риса, буйно развивающихся в избытке азота, у которых наблюдалось отмирание корней. После полегания растений, когда дополнительные корни соприкасались с почвой, откуда они могли усваивать необходимые питательные вещества в том числе медь, цинк и марганец, дальней-

шие попытки выделить индолюксусную кислоту были безрезультатными.

Рис. 1. Дополнительные корни с отрицательным геотропизмом.

Рис. 2. Базальная часть стебля растения риса с отмиранием корней.

Рис. 3. Побурение узлов под влиянием сероводорода.

Рис. 4. Отмирание тканей в месте соединения листовой пластинки и листового влагалища.

Рис. 5. Доказательство выделения сероводорода в узлах. Слева: естественное побурение тканей, справа: цветная реакция с сероводородом.

Рис. 6. Динамика содержания индолюксусной кислоты в растениях риса. А. При двухкратной смене раствора. В. При трехкратной смене раствора.

Рис. 7. По местам расположения отмерших тканей листовое влагалище легко разламывается.