

# GYÖKÉR IONTRANSPORT VÁLTOZÁSOK KÖRNYEZETI STRESSZHATÁSOKRA\*

ZSOLDOS FERENC

József Attila Tudományegyetem Növényélettani Tanszéke, Szeged

A környezeti tényezők, mint pl. a hőmérséklet, a pH-viszonyok, extrém tápanyag-, víz- és  $O_2$ -ellátottság, jelentős mértékben hatnak a növények ionfelvételére és ezen keresztül az ásványi táplálkozásra.

A növények ionfelvételét az utóbbi néhány évtizedben különösen behatóan vizsgálták, és kétségtelen, hogy ma már sok, a gyakorlat számára is érdekes adat áll rendelkezésre (1, 2). Sajnos ennek ellenére sem mondható el, hogy a tápanyagfelvétel mechanizmusát részleteiben is sikerült tisztázni. Nehezíti a kutatómunkát, illetőleg az általános törvényszerűségek levonását — egyebek mellett — az is, hogy a már említett külső tényezők hatására az egyes tápelemek felvételében mutatkozó különbségek még növényfajok szerint is jelentősen változhatnak (10).

A növények ionfelvételét — fenomenológiailag — a  $Q_{10}$  érték alapján két fő folyamatra lehet szétválasztani: az egyik esetben a  $Q_{10}$  érték általában 1,0—1,2 körüli, míg a másik esetben 2—3 vagy ennél magasabb is lehet (1, 2). Az előbbinél a felvételt főleg fizikai törvényszerűségek, így pl. diffúzió, anyagáramlás, kicserélődés és ezekhez kapcsolt passzív folyamatok szabályozzák. Ezzel szemben az utóbbi esetben a felvétel elsősorban a metabolizmushoz kapcsolatosan történik, és ezért aktív mechanizmusról beszélünk.

A környezeti tényezők hatása az említett két mechanizmusra nagyon is eltérő, és függ a szóban forgó elem karakterétől. Általában a hőmérséklet-, a pH-, a fény-, továbbá az oxigénviszonyok is a metabolikus úton szabályozott transzport folyamatok közvetítésével jutnak érvényre.

Az előadás (áttekintés) két különösen fontos kultúrnövény, a rizs és a búza tápanyagfelvételét befolyásoló egyes környezeti tényezők, de elsősorban az alacsony hőmérséklet (hidegstressz) és a pH-viszonyok ( $H^+$ -stressz) hatásával foglalkozik.

A hőmérséklet jelentősége régóta ismeretes, ennek ellenére — különösen termofil növényekkel kapcsolatban — pl. a hidegstressz hatással összefüggő elméleti és gyakorlati szempontból egyaránt fontos kérdések megnyugtatóan

\* X. Membrán Transzport Konferencián 1980. május 13—16. között Sümegen elhangzott előadás.

még ma sem tisztáztak. A pH-val kapcsolatos táplálkozásélettani problémák, a hőmérséklet hatással összehasonlítva, látszólag kevésbé látványosak; azonban éppen a kemizálással (vegyszeres gyomirtással) összefüggésben, többnyire közvetett úton, ugyanacsak okozhatnak nem várt kedvezőtlen hatást.

### Anyag és módszer

Tápanyag-(ion)felvételi kísérleteinket vízkultúrában, kontrollált körülmények között (CONVIRON klímakamrában) nevelt fiatal (6–8 napos) rizs és búza növényekkel végeztük (12). A rövid időtartamú ionfelvételi vizsgálatok során részben sugárzó, részben stabil izotópokat alkalmaztunk. Az  $^{15}\text{N}$  stabil izotópok mérése tömegspektrométerrel a Nemzetközi Atomenergia Ügynökség, illetőleg az Osztrák Reaktorcentrum Mezőgazdasági Intézetében (Seibersdorf) történt. A laboratóriumi vizsgálatokat — esetenként — kiegészítettük szabadföldi kísérletek és megfigyelések (Öntözési Kutató Intézet, Szarvas, Gabona-termesztési Kutató Intézet, Szeged) eredményeivel.

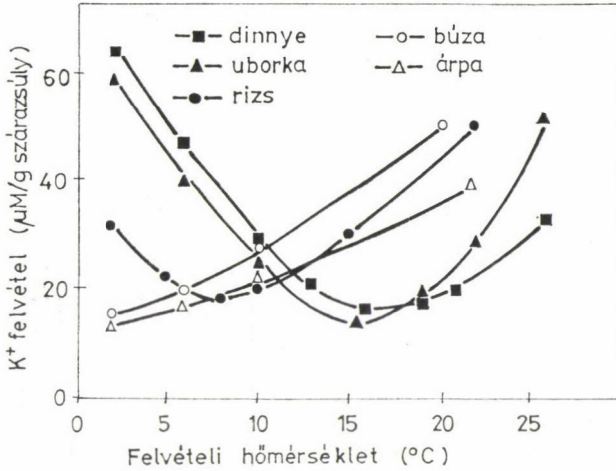
### Kísérleti eredmények és megbeszélés

*1. Hőmérséklet hatása az ionfelvételre.* Mivel az alacsony hőmérséklet okozta károsodás jelentős limitáló faktor a mezőgazdasági termelésben, így nem meglepő, hogy ez a kérdés mind jobban az érdeklődés középpontjába kerül. A mérsékelt égövben, az ún. termofil növényeknél, már fagypont felett is, amennyiben a hőmérséklet 10–12 °C alá süllyed, jelentősebb hidegkárosodással lehet számolni (4, 6).

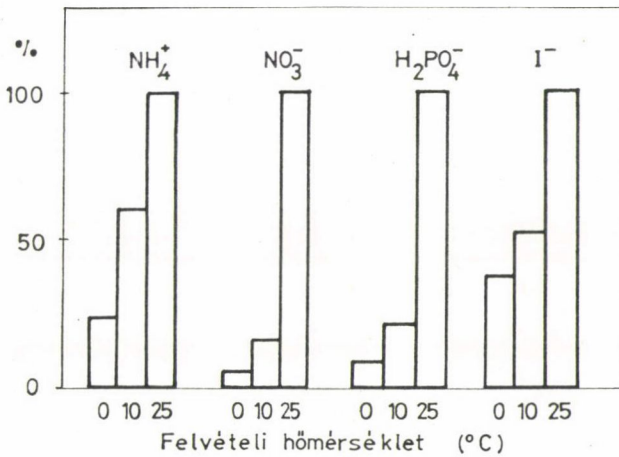
A gyökér környezetében a növekedés ideje alatt a hőmérséklet általában alacsonyabb, mint a levegőé, ugyanakkor a gyökérszóna kevésbé van kitéve olyan hirtelen változásoknak, mint a föld feletti szervek. Ennek eredménye lehet az, hogy a gyökér hőmérsékleti optimuma valamivel mindig alacsonyabb, mint pl. a hajtásé.

A gyökér, mivel kevésbé adaptálódott a szélsőségesebb hőmérsékletekhez, sokkal érzékenyebb a hirtelen változásokra, mint a föld feletti szervek. Ebből következik, hogy a legtöbb növény elpusztulna, ha olyan (főleg hirtelen változó) hőmérsékleti hatásoknak tennénk ki, mint amilyeneket a hajtás nagyobb károsodás nélkül elvisel.

Az elmondottakból következik, hogy a gyökér (környezetének) hőmérséklete döntő fontosságú a növény „túlélése” szempontjából is. Jóllehet, a hidegkárosodás tünetei az egyedfejlődés során az egyes fajok szerint is változhatnak, mindazonáltal az alapul szolgáló fizikai-kémiai és biokémiai mechanizmusok folyamatai a legtöbb hidegérzékeny (termofil) növénynél közel azonosak (7).



1. ábra. A hőmérséklet hatása excizált gyökerek  $K^+$ -felvételére termofil és nem termofil növényeknél. Felvételi oldat:  $0,5 \text{ mM } K/^{86}Rb/Cl$ . Felvételi idő: 50 perc



2. ábra. A hőmérséklet hatása rizsgyökerek ionfelvételére. Az izotóppal jelölt felvételi oldat:  $0,5 \text{ mM } ^{15}NH_4Cl$ ,  $Na^{15}NO_3$ , ill.  $0,1 \text{ mM } KH_2^{32}PO_4$ . Felvételi idő: 60 perc

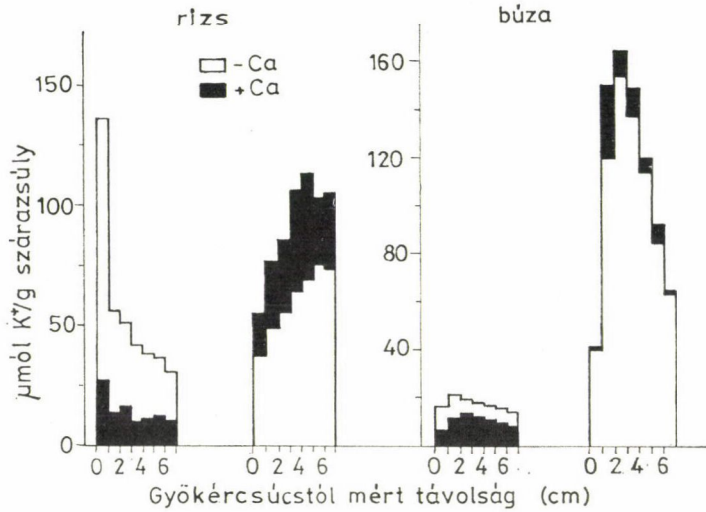
Az újabb kutatások szerint a hideghatásra elsődlegesen tapasztalható fizikai reagálás: a sejtmembránok jól megfigyelhető „fázis-változása”, amely természetesen nagymértékben befolyásolja a membránokhoz kapcsolódó valamennyi fiziológiai funkciót, köztük a transzport folyamatokat is.

*1.1. Hidegstressz hatása és utóhatása eltérő hőmérsékletigényű növények iontranszportjára.* Termofil növények gyökerei hirtelen hőmérsékletcsökkenést követően  $K^+$ -felvételi anomáliát mutatnak. Ennek eredményeképpen  $0^\circ C$  hőmérsékleten vagy annak közelében a várhatónál jelentősen magasabb a  $K^+$ -influx (1. ábra).

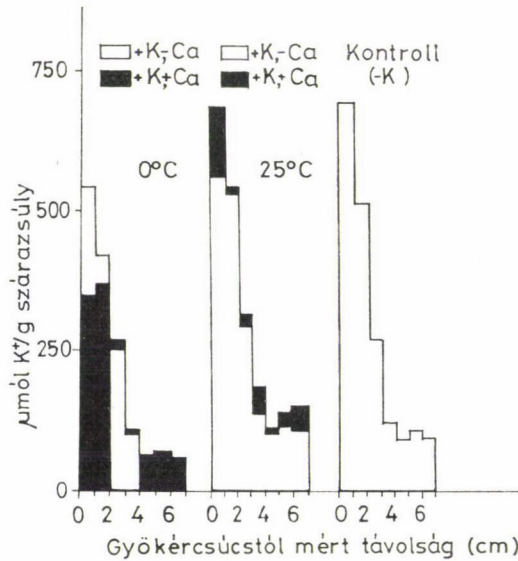


Fontos megjegyezni, hogy az anomália az esszenciális elemek közül csupán a K esetében figyelhető meg és kizárólag termofil növényekre jellemző (2. ábra).

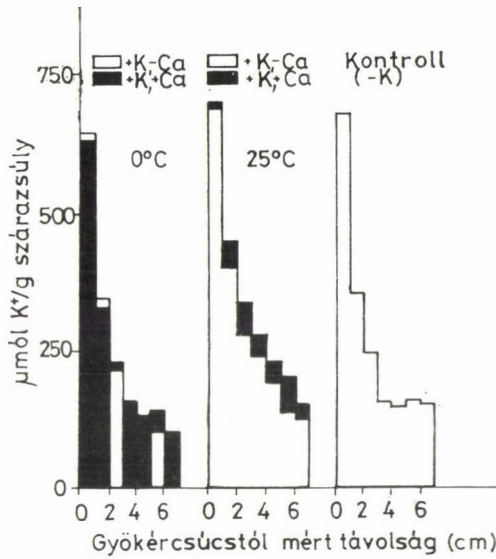
A  $K^+$ -influx anomália mértéke és a gyökér hossza, pontosabban életkora között szoros kapcsolat mutatható ki: minél rövidebb (fiatalabb) a gyökér,



3. ábra. A  $\text{Ca}^{2+}$  és a hőmérséklet hatása rizs (bal oldalt) és búza (jobb oldalt) gyökérszegmentek  $\text{K}^+$ -felvételére. Felvételi oldat: 1 mM  $\text{K}^{86}\text{RbCl}$ , 1 mM  $\text{CaCl}_2$  (ahol jelölve van). Felvételi idő: 60 perc



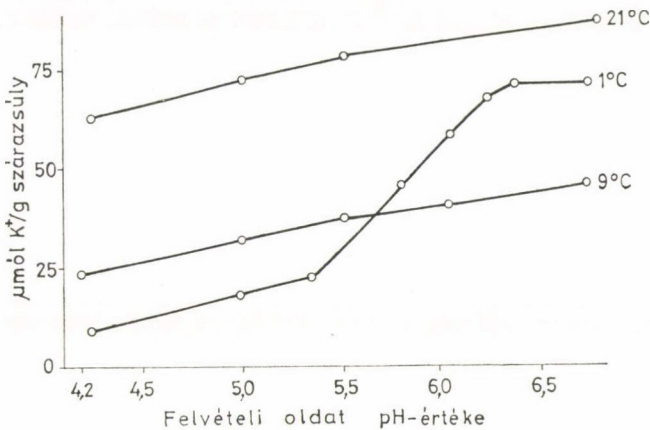
4. ábra. A  $\text{Ca}^{2+}$  és a hőmérséklet hatása rizs gyökérszegmentek K-tartalmára. Felvételi oldat: 1 mM KCl, 1 mM  $\text{CaCl}_2$  (ahol jelölve van). Felvételi idő: 60 perc



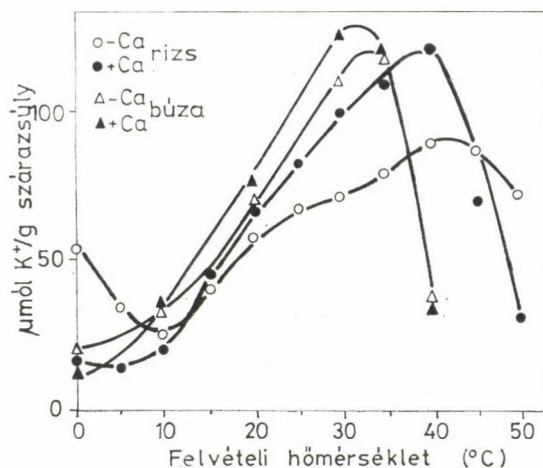
5. ábra. A  $\text{Ca}^{2+}$  és a hőmérséklet hatása búza gyökérszegmentek K-tartalmára. Felvételi oldat és idő azonos a 4. ábránál közöltekkel

annál kifejezettebb a  $\text{K}^+$ -felvételi anomália. Az is megállapítást nyert, hogy az anomáliás  $\text{K}^+$ -felvétel meghatározott gyökérszegmenzhez kötött. Rizs esetében pl. elsősorban a csúcsi 1 cm-es szegmenzben mutatható ki (3. ábra).

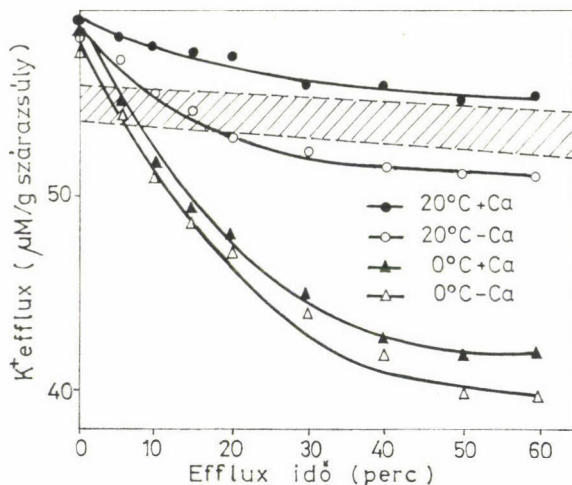
A  $\text{K}^+$ -felvételi anomália jobb megértéséhez nagyban hozzájárultak azok a vizsgálatok, amelyek az egyes gyökérszegmentek K-tartalmával foglalkoznak. Megállapítást nyert, hogy alacsony hőmérsékleten a gyökérszegmentek K-tartalma, főleg a csúcsi zónában, a sejtmembrán megnövekedett permeabilitása következtében jelentősen csökken (4. ábra).



6. ábra. A hőmérséklet és a pH hatása rizsgyökerek  $\text{K}^+$ -felvételére. Felvételi oldat: 0,5 mM  $\text{K}^{86}\text{RbCl}$ . Felvételi idő: 60 perc



7. ábra. A  $\text{Ca}^{2+}$  és a hőmérséklet hatása rizs- és búzagyökerek  $\text{K}^+$ -felvételére. Felvételi oldat: 1 mM  $\text{K}^{(86}\text{Rb})\text{Cl}$ , 1 mM  $\text{CaCl}_2$  (ahol jelölve van). Felvételi idő: 60 perc



8. ábra. A hőmérséklet és  $\text{Ca}^{2+}$  hatása rizs- és búzagyökerek  $\text{K}^+$ -effluxára. Előinkubálási idő: 50 perc 1 mM  $\text{K}^{(86}\text{Rb})\text{Cl}$  oldatban; efflux-oldat: desztillált víz, ill. 1 mM  $\text{CaCl}_2$ . (A búza adatai a vonalkázott tartományba estek, ezért külön nem jelöltük az efflux görbéket)

Tekintettel a  $\text{K}^+$  fontos anyagsere-életteni szerepére, várható volt, hogy ilyen körülmények között (azaz a hidegkezelést követő jelentős K-csökkenés miatt) a hidegkárosodás más tünetei is (pl. növekedészavar) fellépnek (12).

Fontos megjegyezni, hogy teljesen azonos kísérleti körülmények között a nem termofil búzánál, sem ionfelvételi anomália, sem K-veszteség a gyökércsúcsban nem következik be, s ennek megfelelően növekedészavar sem tapasztalható.

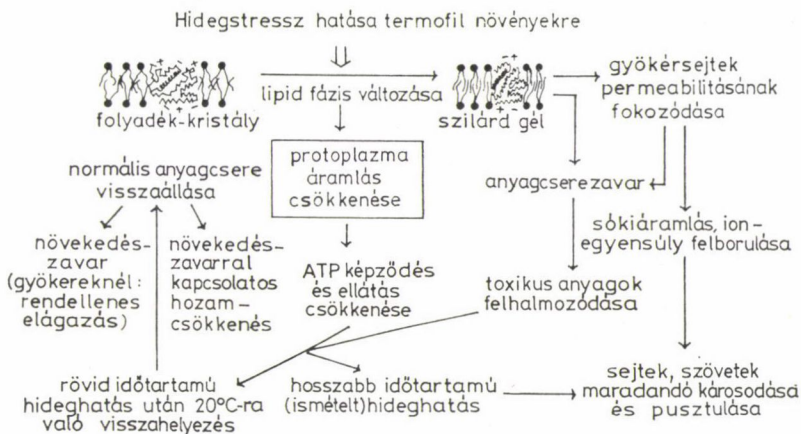
talható (3. és 5. ábra). Fentiekből arra következtetünk, hogy a termofil és nem termofil növények sejtfala, de még inkább a membrán szerkezete (összetétele) között jelentős lehet az eltérés.

Az alacsony hőmérsékletű  $K^+$ -influx anomália és az egyes termofil fajok (fajták) eltérő hidegérzékenysége között korreláció mutatkozik: minél hidegérzékenyebb a faj (fajta), annál intenzívebb az azonos időtartamra vonatkoztatott anomáliás  $K^+$ -influx. Ezért a  $K^+$ -influx anomália gyors és egyszerű kvantitatív eljárás kidolgozását tette lehetővé a hidegtűrő képesség minősítésére és objektív összehasonlítására (11).

1.2. Az anomáliás  $K^+$ -transzport és jellegzetességei. Az anomáliás  $K^+$ -influx egy jelentősen megnövekedett, negatív hőmérsékleti koefficiensű abszorpciós folyamatban nyilvánul meg, melynek fellépése kritikusan függ a lehűtés sebességétől. Fokozatos, lassú hűtés esetén az anomáliás  $K^+$ -influx lényegesen mérséklődik (15).

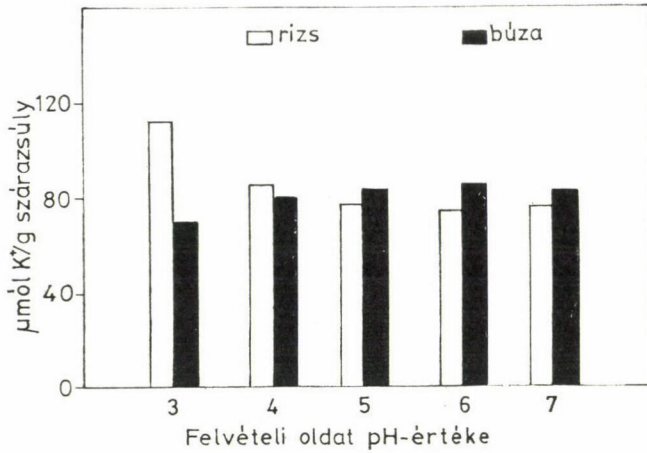
Az anomáliás  $K^+$ -influxot sem „uncouplerek” (pl. 2,4-DNP), sem légzés-gátlók (pl. KCN) alapvetően nem befolyásolják (10). Ezzel szemben a felvételi oldat pH-ja, továbbá  $Ca^{2+}$  tartalma igen érzékenyen hat a folyamatra: 5,5 pH alatt vagy meghatározott mennyiségű  $Ca^{2+}$  jelenlétében az anomália gyakorlatilag megszűnik (6. és 7. ábrák).

Az influx anomáliához hasonlóan efflux anomália is kimutatható: termofil növények gyökerei alacsony hőmérsékleten jelentős mennyiségű  $K^+$ -ot bocsátanak a külső (vizes) közegbe (8. ábra).  $Ca^{2+}$  jelenléte, amint ezt a 4. ábra adatai is jól szemléltetik, a  $K^+$ -effluxot nem befolyásolja, sőt ilyen körülmények között a  $K^+$ -veszteség mértéke még fokozottabb, nyilván az influx gátlása miatt. Búzánál hasonló kísérleti körülmények között ez a hatás nem mutatható ki (8. ábra).

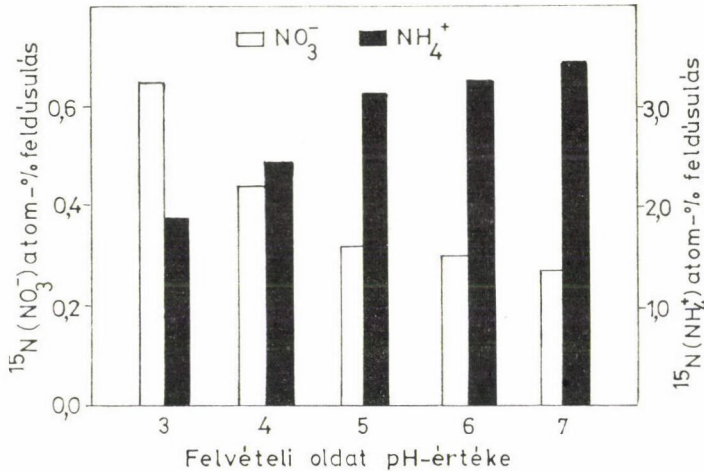


9. ábra. Termofil növények (gyökerek) hidegstressz hatására végbemenő (membrán) károsodásának lehetséges főbb útjai





10. ábra. A pH hatása rizs- és búzagyökerek K<sup>+</sup>-felvételére. Felvételi oldat: 1 mM K(<sup>86</sup>Rb)Cl + 0,5 mM CaCl<sub>2</sub>. Felvételi idő: 60 perc



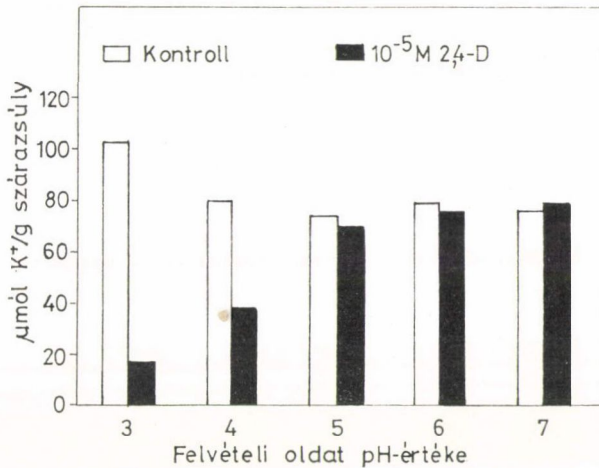
11. ábra. A pH hatása rizsgyökerek NO<sub>3</sub><sup>-</sup> és NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-felvételére. Felvételi oldat: 1 mM Na<sup>15</sup>NO<sub>3</sub> + 0,5 mM CaCl<sub>2</sub>, ill. 1 mM <sup>15</sup>NH<sub>4</sub>Cl. Felvételi idő: 60 perc

1.3. Termofil növények hidegkárosodásának lehetséges mechanizmusa. Stresszhatások általában közvetlen vagy közvetett módon a szövetek és sejtek sérülését idézik elő, amely a metabolikus folyamatok és a sejtstruktúrák (membránstruktúrák) károsodásához vezetnek (5, 6). A plazmamembrán struktúrájában és funkciójában alacsony hőmérsékleten bekövetkező változás nyilvánvalóan kérdéses, mivel ezen keresztül történik az egyes ionok felvételének szabályozása, továbbá a különböző elektrolitok (vagy egyéb anyagok, így pl. szabad aminosavak) membránkárosodáskor többnyire bekövetkező kiszivárgása (leakage).

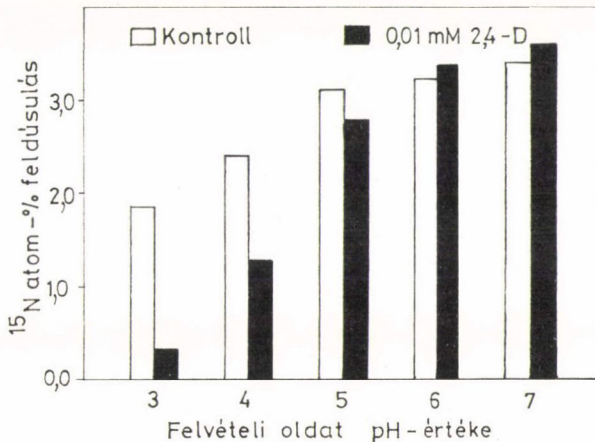


A membránlipidek fázisállapotát jórészt a lipidek zsírsavláncainak telítettségi foka és a poláris csoportok minősége határozza meg, azonban a környezeti (stressz) tényezők közvetlen hatása ugyancsak jól ismert (7). Adott lipidösszetétel mellett alacsonyabb hőmérséklet hatására az eredetileg folyadék-kristályos membránszerkezet szilárd (gél) struktúrát vesz fel (9. ábra). A továbbiakban nem foglalkozunk a sémán bemutatott egyes részletfolyamatokkal, annál is inkább, mivel a termofil növények hidegkárosodásának lehetséges mechanizmusát számosan leírták (6, 7, 15).

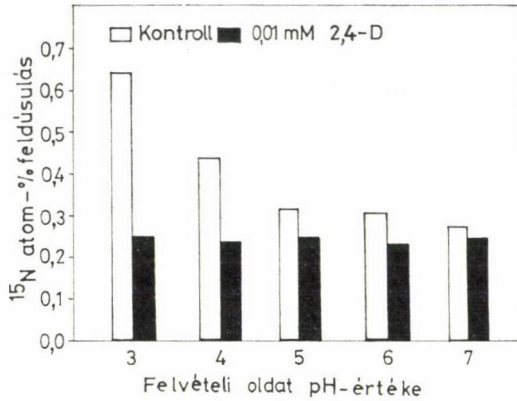
2. A pH hatása az ionfelvételle. A külső közeg (talaj, tápoldat) pH-ja, főleg extrém körülmények között, jelentősen befolyásolja a gyökér ionfelvé-



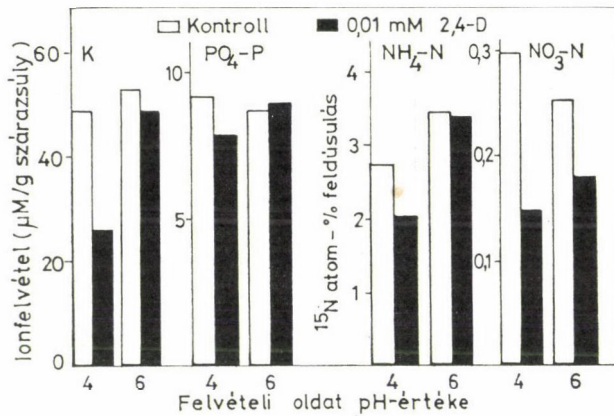
12. ábra. A pH és 2,4-D együttes hatása rizsgyökerek K<sup>+</sup>-felvételére. Felvételi oldat: 1 mM K(<sup>86</sup>Rb)Cl, 0,01 mM 2,4-D (ahol jelölve van); felvételi idő: 60 perc



13. ábra. A pH és 2,4-D együttes hatása rizsgyökerek NH<sub>4</sub><sup>+</sup> felvételére. Felvételi oldat: 1 mM <sup>15</sup>NH<sub>4</sub>Cl, 0,01 mM 2,4-D (ahol jelölve van). Felvételi idő: 60 perc



14. ábra. A pH és 2,4-D együttes hatása rizsgyökerek  $\text{NO}_3^-$  felvételére. Felvételi oldat: 1 mM  $\text{Na}^{15}\text{NO}_3$ , 0,01 mM 2,4-D (ahol jelölve van). Felvételi idő: 60 perc



15. ábra. A pH és 2,4-D együttes hatása búzagyökerek ionfelvételére. Felvételi oldat: 1 mM  $\text{K}^{86}\text{RbCl}$ , 0,1 mM  $\text{KH}_2^{32}\text{PO}_4$ , 1 mM  $^{15}\text{NH}_4$ , 1 mM  $\text{Na}^{15}\text{NO}_3$  és 0,01 mM 2,4-D (ahol jelölve van). Felvételi idő: 60 perc

telét. Néhány régebbi munka nem tulajdonított a pH-viszonyoknak különösebb jelentőséget (9), de újabb adatok azt bizonyítják, hogy a pH csökkenése, pl. vegyszeres gyomirtásnál, nagyon is kedvezőtlenül hat az ionfelvételre és más élettani folyamatokra is (12, 13). Általános szabály, hogy az alacsony (savas) pH az anionok, míg a magasabb (lúgos) a kationok felvétele számára kedvezőbb. Ezzel kapcsolatban bizonyos kompetitív gátló hatás is megmutatkozik.

2.1. A pH ( $\text{H}^+$ -stressz) hatása az ionfelvételre. A fiziológiai pH-tartomány általában 4–8 pH értékek között található. Azonban az optimumot illetően az egyes növényfajok között meglehetősen nagy eltérés mutatkozik (8).

A pH legszembetűnőbb hatását úgy az ionfelvételben, mint a sejtmembrán (plazmalemma) permeabilitás változásában erősen savanyú környezetben

lehet megfigyelni (10. és 11. ábrák). A  $H^+$  ion koncentráció emelkedése (pH csökkenés) következtében nyilvánvalóan nagymértékben (károsan) fokozódik a plazmalemma permeabilitása és ezzel együtt egyes anyagok (ionok, szabad-aminosavak stb.) kiszivárgása a sejtekből (6, 15).

A 11. ábra adatai egyébként jól mutatják a két N-vegyület pH-tól függő és nagyon eltérő transzport tulajdonságait is. Adataink, ha közvetve is, amellett szólnak, hogy az  $NH_4^+$  membrántranszportjában az  $NH_3$  játszhat elsődleges szerepet. E megállapítás az  $NH_4$ -N gyakorlatból is jól ismert gyorsabb felvételével (hasznosulásával) ugyancsak összhangban van és jól magyarázza a két N-vegyület között alacsonyabb hőmérsékleten is tapasztalható különbséget (2. ábra).

A  $H^+$  ionok káros hatását a külső környezetben levő  $Ca^{2+}$  ionok, amelyek a plazmalemma stabilitásának fenntartásában igen fontos szerepet játszanak, jelentős mértékben csökkentik (9, 13). Magas pH-nál, ahol elsősorban az  $OH^-$  ionok hatásával kell számolni, lényegesen kisebb mértékűek a sejtmembránok permeabilitásában, illetőleg az iontranszportban megfigyelhető változások (9).

*2.2. A pH és a hormonbázisú herbicidek együttes hatása az ionfelvételre.*  
A gyakorlatban még napjainkban is széles körben alkalmaznak vegyszeres gyomirtóként ún. hormonbázisú (2,4-D és MCPA) herbicideket. Mivel jól ismert, hogy a növényi hormonok (auxinok) felvételét és ezen keresztül növekedésélettani hatását a  $H^+$  ion koncentráció jelentős mértékben befolyásolja (3), ezért fontosnak tartottuk az ilyen hatóanyag tartalmú vegyszeres gyomirtószerek ionfelvételre gyakorolt hatásának tanulmányozását eltérő pH-viszonyok mellett. A kapott vizsgálati adatokat a 12., 13., 14. és 15. ábrák mutatják be.

Az ábrák jól szemléltetik, hogy 2,4-D jelenlétében a pH csökkenésével az igen alacsony herbicid koncentráció esetében is szembetűnő a gátló hatás. A kapott eredmények végül is nem meglepők, ha arra gondolunk, hogy erősen savanyú környezetben olyan mértékben fokozódik a gyökér 2,4-D felvétele, amely már viszonylag rövid idő alatt toxikus koncentrációt ér el (14).

Fentiekből nyilvánvaló, hogy az auxin-herbicidek fiziológiailag sokkal toxikusabbak savanyú közegben, mint pl. a semleges körüli pH értékeknél. Az auxin típusú vegyületek meglehetősen lipofilek, gyenge savak (pk: 4,7). Ezzel magyarázható, hogy savanyú közegben a sejtek a nem disszociált auxin molekulákat gyorsabban felveszik, mint magasabb pH-nál az auxin anionokat (3).

### Összefoglalás

Külső (stressz) tényezők hatása az ionfelvételre növényfajok szerint eltérő, és jelentős mértékben függ a szóban forgó elem karakterétől. A hirtelen hőmérséklet-csökkenés (hidegstressz), valamint az alacsony pH ( $H^+$ -stressz) hatására történő  $K^+$ -felvétel alapján a növényeket két nagyobb csoportra



lehet felosztani. Az egyik (termofil) csoport  $0^{\circ}\text{C}$ -on, vagy alacsony pH-nál anomáliás  $\text{K}^{+}$ -felvételt mutat, míg a másokra ez nem jellemző. A herbicidek ionfelvétellel gyakorolt hatását, hatóanyagtól függően, a mindenkori pH-viszonyok jelentősen befolyásolják. Az auxin-bázisú gyomirtószeresek fitotoxicitása savanyú környezetben fokozottabb.

## IRODALOM

1. BOWLING, D., J. F.: Uptake of Ions by Plant Roots. Chapman and Hall, Wiley and Sons. New York (1976).
2. EPSTEIN, E.: Mineral Nutrition of Plants: Principles and Perspectives. Wiley and Sons, Inc. New York (1972).
3. GOLDSMITH, M. H. M.: Ann. Rev. Plant Physiol. **28**, 439–478 (1977).
4. LANGRIDGE, J., McWILLIAM, J. R.: in Thermobiology, pp. 231–292 (Ed. A. H. Rose), Academic Press, London, New York (1967).
5. LEVITT, J.: Responses of Plants to Environmental Stresses. Academic Press, New York (1972).
6. LYONS, J. M.: Ann. Rev. Plant Physiol. **24**, 445–466 (1973).
7. LYONS, J. M., RAISON, J. K., STEPONKUS, P. L.: The Plant Membrane in Response to low Temperature: An Overview. in: Low Temperature Stress in Crop Plants. The Role of the Membrane pp. 1–24 (Eds. J. M. Lyons, D. Graham, J. K. Raison). Academic Press, New York–London (1979).
8. MENGEL, K., KIRKBY, E. A.: Principles of Plant Nutrition. (Eds. Int. Potash Inst. Worblaufen–Bern). Der Bund AG. Bern, Switzerland (1978).
9. MOORE, D. P.: in: The Plant Root and Its Environment. pp. 135–151 (Ed. E. W. Carson) Univ. Press Virginia (1974).
10. ZSOLDOS, F.: Z. Pflanzenernähr. Bodenkd. **119**, 169–173 (1968).
11. ZSOLDOS, F.: Newsletter on the Application of Nuclear Methods in Biology and Agriculture **5**, 18–19 (1975).
12. ZSOLDOS, F., KARVALY, B.: Physiol. Plant. **43**, 331–336 (1978).
13. ZSOLDOS, F., KARVALY, B., TÓTH, I., ERDEI, L.: Physiol. Plant. **44**, 395–399 (1978).
14. ZSOLDOS, F., HAUNOLD, E.: Physiol. Plant. **47**, 77–80 (1979).
15. ZSOLDOS, F., KARVALY, B.: in: Low Temperature Stress in Crop Plants. The Role of the Membrane, pp. 123–139 (Eds. J. M. Lyons, D. Graham, J. K. Raison) Academic Press, New York–London (1979).