

SZENZITIVITÁS ÉS REZISZTENCIA: IONTRANSPORT ÉS ATPáz AKTIVITÁS SÓTŰRŐ NÖVÉNYEKBEN*

ERDEI LÁSZLÓ

MTA Szegedi Biológiai Központ, Biofizikai Intézet

1. Stressz, sérülés, rezisztencia és adaptáció

A növények adaptálódnak a környezeti feltételekhez, azaz fokozatosan olyan irányban változnak meg, hogy az illető faj populációjának fennmaradását meghatározó vagy limitáló környezeti faktor hatása, a *deformáció*, minél kisebb legyen. Az adaptáció mind a makroszkópikus, populációs, mind pedig a szerv, sejt és szubcelluláris, így membrán szinten is megnyilvánul. Ha az élő szervezet számára kedvezőtlen környezeti faktor gyorsan és szélsőséges formában hat, úgy adaptálódásra már kevés az esély. Az ilyen stresszhatások közvetlen vagy közvetett módon *sérüléshez*, a metabolikus folyamatok és sejtstruktúrák károsodásához vezetnek.

A növények környezeti hatásokra adott válaszreakcióit, az adaptációs mechanizmusokat már régóta és kiterjedten tanulmányozzák. A kutatás során összegyűlt hatalmas anyagot LEVITT építette egyetlen logikai rendszerré (16). A LEVITT által használt nomenklatura és felosztás szerint bemutatjuk a magas sókoncentráció által okozott különböző típusú sérüléseket (1. ábra). Elsődleges stresszhatáskor közvetlen vagy közvetett módon a magas sókoncentráció okozza a sérülést, míg másodlagos stressz esetén a károsító faktor nem maga a só, hanem az extrém koncentráció következtében fellépő egyéb, pl. ozmotikus hatás vagy a tápanyagfelvételben mutatkozó zavar. A sérülésekhez hasonlóan a rezisztencia típusai és megkülönböztethetők a stressz elsődleges vagy másodlagos természete szerint (2. és 3. ábra). A rezisztenciamechanizmus elvileg kétféle lehet: *a)* A stressz *megelőzése*; a növény elkerüli, hogy a stressz-szel termodinamikai egyensúlyba jusson. Ez vagy fizikai értelemben vett elszigeteléssel, vagy pedig egy steady-state kémiai (metabolikus) folyamattal érhető el. A sóstressz esetében például a növény alacsony intracelluláris sókoncentrációt tart fenn, amelyet az illető ionra való alacsony membránpermeabilitással, vagy pedig egy kifelé irányuló aktív pumpával is megvalósíthat.

b) A stressz *tolerancia*; a növény termodinamikai egyensúlyba kerül a stressz-szel anélkül, hogy sérülés következne be.

Evolúciós szempontból az első mechanizmus a fejlettebb, a második az ősbibb. Ennek megfelelően az előző a magasabb rendű növényekre, az utóbbi a

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



1. ábra. A sóstressz által előidézett sérülések típusai



2. ábra. Az elsődlegesen ható stressz elleni rezisztencia mechanizmusai



3. ábra. A másodlagosan ható stressz elleni rezisztencia mechanizmusai

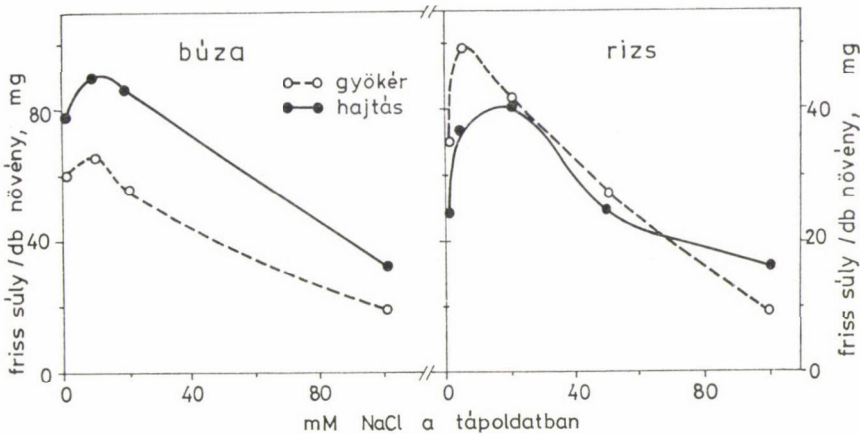
primitívebb csoportokra jellemző. Érdekes még azt is megemlíteni, hogy a fejlődéstörténet során kezdettől fellépő környezeti tényezővel (pl. alacsony hőmérséklet) szembeni rezisztencia mechanizmusa tolerancia, míg a később érvényesülő faktorról (pl. a szárazföldi magasabb rendű növények szárazságtűrése) szemben a megelőzés mechanizmusa fejlődött ki (a példa esetében a turgor fenntartása).

2. Sóstressz és membránfunkció

A magas sókoncentrációk növekedésre és a metabolizmusra való hatását igen széles körűen vizsgálták (6). E vizsgálatok tükrében úgy tűnik, hogy a sótűrőképeség vonatkozásában a sótűrő (halofiton) és sóérzékeny (glükofiton) növények között inkább kvantitatív, mint kvalitatív természetű különbség van. Így például mind a sótűrő, mind a sóérzékeny fajok citoplazmikus eredetű enzimjeit hasonló mértékben gátolja az *in vitro* adott NaCl (5, 8, 9).

A sóhatás a természetben leginkább NaCl, Na₂CO₃-hatás. Ebben az esetben mint a sóhatás (szalinitás) egyik esete, szodicitásról és nátrofil, illetve nátrofob növényekről beszélünk. A legtöbb növényfaj számára a szalinitás növekedésgátló faktor. A sótűrők azonban nemcsak tolerálják a magasabb sókoncentrációkat, hanem esetenként a NaCl még fokozza is növekedésüket (5, 6, 19). Míg a sóra érzékeny növények már néhányszor 10 mM NaCl jelenlétében károsodnak, a sótűrő fajok néhányszor 100 mM koncentrációt is elviselnek. Kisebb különbségek a lényegében szenzitív fajok között is észlelhetők. Gabonafélék közül pl. a rizs a búzához viszonyítva magasabb NaCl koncentrációk mellett is jól növekszik (4. ábra).

Vizsgáljuk meg a szalinitás közvetlenül a membránra, elsősorban a membrán lipidösszetételére való hatását. A membrán felépítése és a struktúra fenn-



4. ábra. Búza és rizs növények növekedése különböző sókoncentrációjú tápoldatokban

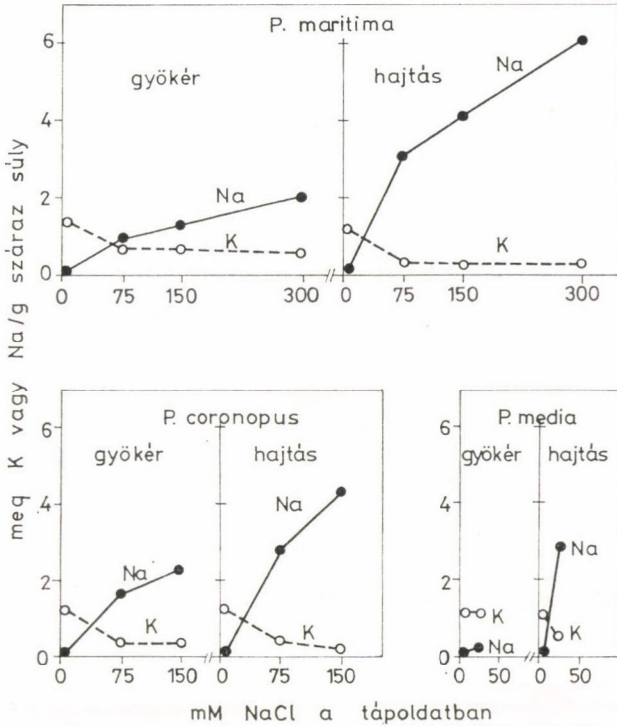
tartása szempontjából fontos esszenciális makrotápelemek közül a P, Ca, Mg és a K a legfontosabbak. A P a foszfolipidek alkotórésze, hiánya foszfolipid deficienciához, a membrán permeabilitásának abnormális megnövekedéséhez vezet. A kétértékű kationok a membránstruktúra, a K^+ a membránpotenciál fenntartásában játszanak szerepet. Különleges esetekben ezek az ionok is megjelenhetnek a környezetben stresszhatást előidéző nagyobb koncentrációban.

Sóérzékeny növényeknél NaCl hatására a membránalkotó foszfo- és galaktolipidek mennyisége csökken, sótűrőknél ezzel szemben közepes (mintegy 100 mM) koncentráció mellett adaptív módon átmenetileg növekedhet, de magas Na koncentrációk hatására itt is a membrán károsodása figyelhető meg.

A lipidek a stresszfeltételek alatti transzportban általános membránfelépítő szerepük mellett speciális feladatot is elláthatnak. A sótűrő növények membránjaiban például viszonylag nagy mennyiségű szulfolipid mutatható ki, amely valószínűleg az ATPáz komplex komponense. Így a membrán szelektív permeabilitása a transzport-ATPáz működésén keresztül is lipid-függő lehet (13, 15). A membrán valamely ionra való szelektív permeabilitása azonban közvetlenül is összefügghet valamely lipidkomponens viszonylagos mennyiségével. Szőlőfajták klorid-érzékenysége a galaktolipidek mennyiségével állítható korrelációba: a több galaktolipidet tartalmazó fajták a klorid ionokat jobban akkumulálták, ami károsodáshoz vezetett (12). Gabonaféléknél és más esetekben is sikerült kapcsolatot találni a lipidösszetétel és a sótűrés között (3, 4, 17, 18).

Az iontranszport mechanizmusok jelentősen hozzájárulhatnak a különböző sótűrőképességű növények közötti kvantitatív különbségekhez, tekintve, hogy a só (ionok) megfelelő kompartmentizációja a sótűrés talán legfontosabb előfeltétele. A sótűrő növényeknek, hogy a sejt turgor állapotát a magas környezeti sókoncentráció mellett is fenn tudják tartani, hatékony ozmoregulációs mechanizmussal kell rendelkezniük. Ezt a feladatot az esetek többségében a vakuumba irányuló iontranszport mechanizmus látja el.

A kompartmentizáció nemcsak intracellulárisan, hanem a növény makroszkópikus részei között is megnyilvánul. Ebben az esetben a hosszú távú transzlokációs mechanizmus szelektivitása és kapacitása lehet a sebességlimitáló tényező. Példaként bemutatjuk három, különböző sótűrő képességű *Plantago* faj (a sótűrő *P. maritima*, a közepesen sótűrő *P. coronopus* és a sóérzékeny *P. media*) gyökerében és hajtásában a Na és K tartalom változását a tápoldat NaCl koncentrációjának emelkedésével (5. ábra). Látható, hogy a Na a hajtásban (levélben) akkumulálódik, és a gyökérben a sótűrő képességtől függetlenül körülbelül azonos, alacsonyabb szinten marad. Úgy tűnik, hogy a gyökér az érzékenyebb szerv; további kísérletek azt igazolták, hogy a három növényfaj közötti különbség a gyökérből a hajtásba irányuló transzlokációs rendszer kapacitásában van. Na-ozmotikus stressz esetén a *P. maritima* azonnal megkezdte a Na hajtásba való szállítását, míg a másik két faj ezt csak késéssel



5. ábra. A Na- és K-tartalom változása a tápoldat NaCl koncentrációjának emelkedésével különböző sótűrőképességű *Plantago* fajok hajtásában és gyökerében

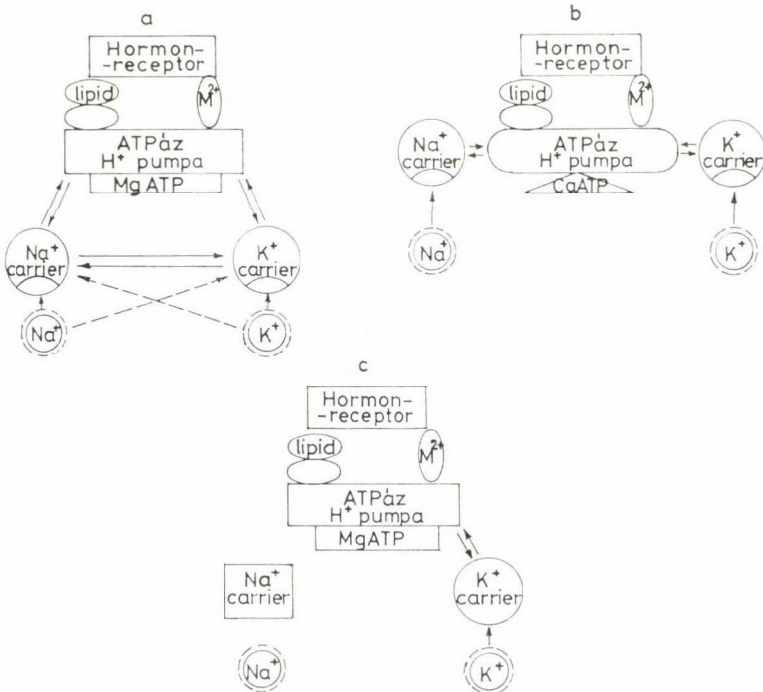
tette, aminek következtében a gyökér Na-tartalma abnormálisan megemelkedett (1).

Ismeretes, hogy a növényi alkáli kationtranszport egy hányada metabolikus energiától függ, és valószínűleg H^+ -pumpa ATPáz működéséhez kapcsolódik. E transzportmechanizmus effektivitásától függ az ionok szelektív, megfelelő mértékű akkumulációja vagy kipumpálása. A plazmalemmához kapcsolódó ATPáz alkáli kationok jelenlétére adott válaszreakciója különbözik a sóérzékeny és sótűrő fajoknál. Korábbi és saját vizsgálataink szerint is a sótűrő növények gyökeréből preparált membránfrakció ATPáz aktivitása magas sókoncentráció (NaCl) hatására gátlódik, míg a sóérzékeny növényeké K-mal és Na-mal aktiválható (2, 11).

Az első esetben a növény a plazmamembrán ionpermeabilitását csökkentve nehezíti meg a Na belépését, a bekerülő ionokat pedig a hajtásba szállítja, ahol a vakuolumban akkumulálja. Ezzel egyidőben a növekedés révén a só hígulása is bekövetkezik. Az ilyen típusú sótűrő növény tehát mind megelőzéssel (alacsony membrán permeabilitás, hígítás, esetleg sómirigyben keresztüli kiválasztás), mind pedig toleranciával (akkumuláció a vakuolumban) válik sórezisztenssé.

A sóérzékeny növények ATPáz mechanizmusa valószínűleg kifelé irányuló ionpumpaként szolgál. Ismeretes, hogy pl. bab estében a levélen keresztül bejuttatott jelzett Na hamarosan a gyökéren keresztül kipumpálódik a környezetbe, a gyökéren keresztül felvett Na pedig nem transzlokálódik a gyökérszárnyaknál feljebb. Itt is megelőzéssel igyekeznek a növény kivédeni a sóhatást, de a transzportmechanizmus kis kapacitása miatt ez csak korlátozott mértékben, kis ionkoncentrációk mellett lehetséges.

Ismeretes, hogy az ATPáz enzim monovalens kationokkal csak bizonyos kétértékű kationok jelenlétében stimulálható: az aktiváláshoz rendszerint Mg^{2+} szükséges, amelyet azonban Mn^{2+} helyettesíthet. A Ca^{2+} rendszerint szétkapcsolja a hatást (2, 10, 14). Így tehát a sótűrés kialakításában szerepet játszó mechanizmus bonyolult regulációs rendszerben működik, beleértve a hormonális reguláció lehetőségét is. Az ATPáz komplex katalitikus (ATP-bontó) egysége, valamint az ion karrier proteinek egy lehetséges regulatív jellegű kölcsönhatását mutatja be a 6. a és b ábra. A 6. c ábra azt a szabályozási lehetőséget jelzi, amikor a nagy külső ionkoncentráció következtében az illető ion (pl. Na^+) szállítója alloszterikusan gátlódik (7), míg a másik, pl. K^+ ion transzportja zavartalan marad. Ez történt a már említett *Plantago maritima* esetében is: a 300 mM NaCl jelenlétében nőtt növények ATPáza Na^+ -mal nem, de K^+ -mal sti-



6. ábra. A növényi transzport-ATPáz működési sémája. A nyilak a funkcionális egységek közötti kölcsönhatás lehetőségét jelzik. Magyarázat a szövegben

mulálható maradt (Mg^{2+} jelenlétében), ugyanakkor a Na^+ influx is legátlődött a lényegében változatlan K^+ influx mellett (2).

Összefoglalóképpen azt állapíthatjuk meg, hogy a növények sótűrése az evolúció során kifejlődött, genetikailag determinált, de nagyrészt adaptív jellegű képesség. Obligát sótűró magasabb rendű szárazföldi növényfaj alig van (talán a tengerparti *Salicornia* sp.). A rezisztencia mindenképpen egy megfelelő ozmoregulációs mechanizmust tételez fel; ennek részei egyrészt a megfelelő transzportrendszerek megléte, másrészt az ozmotikus és magas sókoncentráció által okozott stressz-szel szembeni tolerancia képessége. A sóérzékeny növények kismértékben, a sótűrók fokozottan tesznek eleget e követelményeknek.

IRODALOM

1. ERDEI, L., KUIPER, P. J. C.: *Physiol. Plant.* **47**, 95–99 (1979).
2. ERDEI, L., KUIPER, P. J. C.: *Physiol. Plant.* **49**, 71–77 (1980).
3. ERDEI, L., STUIVER, B. C. E. E., KUIPER, P. J. C.: *Physiol. Plant.* **49**, 315–319 (1980).
4. FERGUSON, W. S.: *Can. J. Plant Sci.* **46**, 639–646 (1966).
5. FLOWERS, T. J.: *J. Exp. Bot.* **23**, 310–321 (1972).
6. FLOWERS, T. J., TROKE, P. F. and YEO, A. R.: *Annu. Rev. Plant Physiol.* **28**, 89–121 (1977).
7. GLASS, A. D. M.: *Plant Physiol.* **58**, 33–37 (1976).
8. GREENWAY, H. and OSMOND, C. B.: *Plant Physiol.* **49**, 256–259 (1972).
9. HALL, J. L. and FLOWERS, T. J.: *Planta* **110**, 361–368 (1973).
10. HANSSON, G. and KYLIN, A.: *Z. Pflanzenphysiol.* **60**, 270–275 (1969).
11. HOROWITS, C. T. and WASEL, Y.: *Experientia* **26**, 941–942 (1970).
12. KUIPER, P. J. C.: *Plant Physiol.* **43**, 1367–1371 (1968).
13. KUIPER, P. J. C.: *In Recent Advances in the Chemistry and Biochemistry of Plant Lipids* (T. Gaillard and E. Mercer, eds.) pp. 359–386, Academic Press, New York. (1975).
14. KYLIN, A. and GEE, R.: *Plant Physiol.* **45**, 169–172 (1970).
15. KYLIN, A., KUIPER, P. J. C. and HANSSON, G.: *Physiol. Plant.* **26**, 271–278 (1972).
16. LEVITT, J.: *Responses of Plants to Environmental Stresses*. Academic Press, New York (1972).
17. MOLLER, M. and SANTARIUS, K.: *Plant Physiol.* **62**, 326–329 (1978).
18. STUIVER, C. E. E., KUIPER, P. J. C. and MARSCHNER, H.: *Physiol. Plant.* **42**, 124–128 (1978).
19. WEBB, K. L.: *Plant and Soil* **24**, 261–268 (1966).