

POÓR PÉTER, TARI IRMA:

Az etilén kutatásának története a Szegedi Tudományegyetem Növénybiológiai Tanszékén

Összefoglalás

A növények életét számos hormon irányítja, melyek közül az etilén az egyik gáz halmazállapotú hormon, mely részt vesz a csírázás, termésérés, öregedés és a növényi védekezési válaszok szabályozásában is. Ezeket a folyamatokat más hormonokkal és jelátviteli folyamatokkal együtt végzi, melyek számos külső tényezőtől, mint például a fény jelenlététől vagy hiányától is függhetnek. E jelentős hormon összetett biológiai szerepének mélyebb, molekuláris biológiai, biokémiai és fiziológiai megértése mind a mai napig számtalan kutatót foglalkoztat, noha kutatásának története már több, mint száz évre nyúlik vissza. Az etilénről és szerepéről kialakított mai tudásunkat az Szegedi Tudományegyetem kutatói munkájukkal már több, mint 40 éve gazdagítják. Ebben a fejezetben a Növénybiológiai Tanszéken folyó etilénnel kapcsolatos főbb munkákat rendszerezük és foglaljuk össze időrendi sorrendben. Az eredmények igazolják, hogy az etilén egy kulcsfontosságú, sokrétű szereppel bíró növényi hormon, mellyel kapcsolatban még számos érdekes és izgalmas kérdést lehet a jövőben megválaszolni.

Kulcsszavak: biotikus stressz; etilén; paradicsom; szalicilsav; sóstressz

Bevezetés

A növények mindennapi életét, növekedését és fejlődését különböző hormonok szabályozzák. Az etilén egy olyan hormon ezek közül, mely gáz halmazállapotú, így segítve a minél hatékonyabb kommunikációt a növény egyes részei, szervei és szövetei között. Az etilén a növények csaknem minden életfolyamatát szabályozza a csírázástól kezdve a növekedésen és a termésérésen át, a különböző stresszválaszokig és az öregedésig. Ezeket a folyamatokat azonban nem egyedül, hanem a többi hormonnal kölcsönhatásban, más jelátviteli folyamatokkal együttműködve végzi, mely azonban olyan különböző környezeti tényezőktől is függhet, mint például a fény jelenléte vagy hiánya. Noha az etilén növényekre gyakorolt hatásának felfedezése már több, mint 100 éve történt (Neljubov, 1901.), szerepének mélyebb, molekuláris biológiai, biokémiai és fiziológiai megértése mind a mai napig számtalan kutatót foglalkoztat. Az így nyert kutatási eredmények ugyanis hozzájárulhatnak az agráriumban a haszonnövények terméshozamának fokozásához és védekezési folyamatainak megértéséhez is. Az etilén élettani hatásaival kapcsolatos kutatások a szegedi József Attila Tudományegyetemen a múlt század 70-es éveiben kezdődtek, Dr. Varga Magdolna professzor valamint Sirokmánné Dr. Köves Erzsébet és Dr. Nagy Mária egyetemi docensek vezetésével. Ezekbe kapcsolódott be az 1980-as évek elején a szegedi egyetem akkori Növényélettani Tanszékének oktató-kutatója Dr. Tari Irma is, aki a későbbiekben az etilénnel kapcsolatos munkák irányítója is lett.

Az etilén kutatásának kezdetei a Szegedi Tudományegyetemen

A tanszéki kutatócsoport először az etilén növények növekedésére és fejlődésére gyakorolt hatását tanulmányozta. Az etilén elsődleges hatása az ún. „hármas válasz” a növények egyedfejlődésének kezdetén, etiolált csiranövények-

ben detektálható, mely borsóban csökkent epikotil hosszt, ugyanakkor oldalirányban megnyúló, szélesebb sejteket (laterális expanzió) és az epikotil kampó szokatlan görbülését okozza (1. ábra). A munkacsoport korai munkáiban az etilén szerepét a különböző retardánsokkal (klórkolin-klorid, paklobutrazol) kezelt bab növényekben tanulmányozta. Ennek során vizsgálták kontroll és klórkolin-klorid kezelt növényekben az etilén termelődését valamint az etilénprodukciónak és az endogén indolecetsav akkumulációjának kapcsolatát a hipokotil apikális és bazális régióiban, mely meghatározta a hipokotil sejteinek longitudinális vagy laterális növekedését (Nagy és Tari, 1986). Későbbiekben az auxinok és a gibberellinek szerepét is vizsgálták a folyamatban fényen és sötétben nevelt növényekben, ahol a környezeti feltételek, a fény és a sötétség eltérően befolyásolta a hormonok eloszlását és az általuk kialakított fiziológiai válaszokat (Nagy és Tari, 1987). Az etilén ugyanakkor képes szabályozni bab dugványokban a járulékos gyökerek képződését is a kertészetben gyökereztető hatóanyagként is használt paklobutrazol kezelést követően (Nagy és mtsai. 1991). Ennek elsődleges oka a szár szöveteinek bazális részén az etilénprodukciónak párhuzamosan megnövekedő indolecetsav akkumuláció volt. Ezek a megfigyelések egyúttal arra is utaltak, hogy a növekedési retardánsok, így a klórkolin-klorid és a paklobutrazol más hormonok, többek között az etilén (valamint a gibberellinek és az auxinok) növényi szövetekben történő eloszlásának megváltoztatásával fejtik ki hatásukat a növények növekedésére és fejlődésére. A paklobutrazol a babnövények levelében is fénytől függő etilénfelszabadulást eredményezett (Tari és Nagy, 1994). A fény hatását detektálták az etilén szintézisének és metabolizmusának szöveti változásaira is paklobutrazol kezelést követően bab növények hipokotiljaiban és igazolták az etilén szerepét a laterális expanzióban (Tari és Mihalik, 1998).



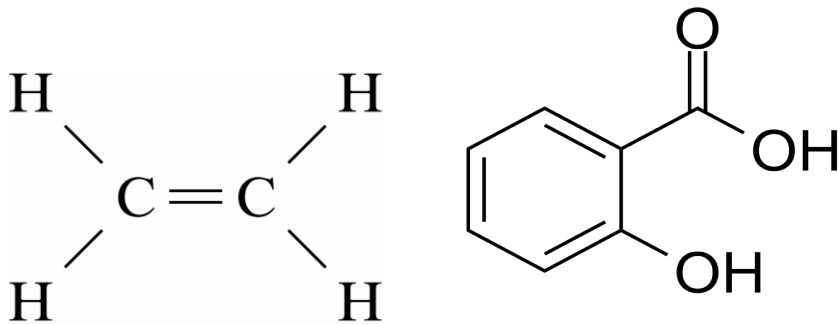
1. ábra: Az etilén prekurzor 1-aminociklopropán-1-karbonsav (ACC) koncentrációfüggő hatása borsó (*Pisum sativum*) csírázására (balról-jobbra: kontroll, 0,1 mM ACC, 1 mM ACC).

Az etilén és a növényi anyagcsere kapcsolatát búza növényekben vizsgálták, ahol tanulmányozták a különböző nitrogénformák, így a nitrit- és nitrát-táplálás etilénprodukcóra gyakorolt hatását savas és semleges pH-jú tápoldatban (Tari és Szén, 1995). Megállapítást nyert, hogy búza gyökerekben erősen savas, 4-es pH-jú közegben N-hiányos növényekben és nitrition jelenlétében jelentősen megnő az etilénprodukción. Ezt követően az etilén bioszintézist gátló vegyületekkel igazolták azt is, hogy ez az etilén befolyásolhatja a növények gyökerének növekedését (Tari és Márton, 1999).

Fordulatok a hormonális interakciók kutatásában: az etilén és a szalicilsav

Az etilénszintekben bekövetkező változások nemcsak a növények növekedését és fejlődését, hanem védekezésüket is meghatározza. Az 1990-es évek végén kezdődtek meg azok a kutatások a Növényélettani Tanszéken, mely egy másik,

a védekezésben szerepet játszó növényi hormon, a szalicilsav szerepét vizsgálják a folyamatban (2. ábra). Janda és mtsai (1999) azt találták ugyanis, hogy a szalicilsavval történő előkezelések az etilénprodukción keresztül fokozták kukorica növények hidegtűrését. A martonvásári munkacsoporttal közösen végzett vizsgálatokban bizonyítást nyert, hogy a hidegstressz megnövelte a növények 1-aminociklopropán-1-karbonsav (ACC) tartalmát, ami az etilén előanyaga, melyet azonban a szalicilsavval történő előkezelés csökkentett, míg a hideg hatására termelődött nagymértékű etilén a szalicilsav hiányában a levelek öregezését okozta (Szalai és mtsai. 2000).



2. ábra: Az etilén és a szalicilsav képlete.

Az etilén azonban sok más rendszerben is fokozza a növények stressztoleranciáját. Sikerült bizonyítani, hogy az etilén, hasonlóan korábbi vizsgálatainkhoz, az auxinokon keresztül képes a méregtelenítésben szerepet játszó glutation-S transzferáz (GST) (Csiszár és mtsai. 2001) és glutation-peroxidáz (GPX) enzimek aktivitását, így a növények sóstressz toleranciáját fokozni néhány szövettényezetekben (Csiszár és mtsai. 2004).

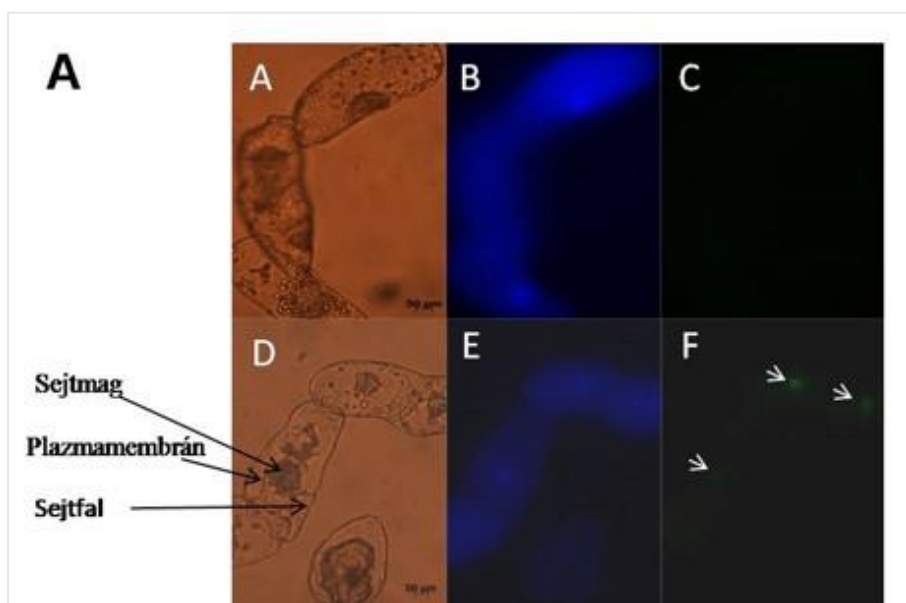
Egy másik, a stresszhatások elleni védekezésben szerepet játszó vegyületcsoport, a poliamonok kutatását szintén a 2000-es évek elején kezdték meg a Tanszéken Tari Irma tanárnő vezetésével (Tari és Csiszár, 2003). A tanszéki

kutatások a továbbiakban a növények stressztűrő képességének fokozására irányultak, ami alacsonyabb koncentrációjú szalicilsavval történő előkezelésekkel, ún. kémiai edzéssel történt. A szalicilsavas edzés ugyanis jótékony hatásúnak bizonyult egy másodlagos stresszorzal, a sóstresszel szembeni tolerancia kialakításában, mely folyamatban az etilén szintén fontos szerepet (Gémes és mtsai. 2011). Az etilén-szalicilsav kapcsolatának felderítésében nagy szerepet játszott az etilén receptor jelátviteli mutáns, *Never ripe (Nr)* paradicsomnövényvel történő vizsgálatok megkezdése (Tari és mtsai. 2011). Ezen vizsgálatok kiterjedtek a szalicilsav stressz akklimatizációt javító és programozott sejthalált, illetve a növények későbbi pusztulását eredményező koncentrációinak összehasonlítására is. Az etilén és szalicilsav hatásainak fényfüggő kapcsolatát a reaktív oxigénformák (ROS) metabolizmusban és a sejthalál indukciójában ezzel a *Nr* mutánssal igazoltuk (Takács és mtsai. 2018), majd a poliaminokkal történő fényfüggő interakciókat is megvizsgáltuk (Takács és mtsai. 2021).

Az etilén szerepének vizsgálata sóstressz alatt

A szalicilsav mellett az etilén sóstressz akklimatizációban illetve a só-indukálta sejthalálban betöltött szerepét is vizsgáltuk (Poór és Tari, 2011). Az etilén koncentráció és idő-függő módon befolyásolhatja a növények sóstresszre adott válaszát. Kimutattuk, hogy az etiléntöbblet az ún. programozott sejthalált indukálja paradicsom sejtszuszpenzióban magas koncentrációjú NaCl kezelést követően (3. ábra). Ebben kulcsszerepet játszik az etilén-indukálta oxidatív stressz, a különböző reaktív oxigénformák (ROS) gyors és tartós felhalmozódása (Poór és mtsai. 2013). Ugyanakkor azt is kimutattuk, hogy ez másként alakulhat gyökér csúcsokban a sejtszuszpenzióban mértékhez képest, mivel ez utóbbiban konstans, mesterséges auxin/citokinin szintek állnak fent, befolyásolva ezzel a növényi sejtek reakcióit (Poór és mtsai. 2014). A különböző kon-

centrációjú NaCl hatását az etilénre és az általa szabályozott ROS metabolizmusra paradicsom növények gyökerében vizsgáltuk tovább (Poór és mtsai. 2015). Később az exogén etiléndonor ACC rövid- és hosszú távú hatását is megvizsgáltuk a paradicsomnövények fotoszintézisére és ROS metabolizmusára (Borbély és mtsai. 2019). Jelentős eredményünk, hogy kimutattuk az etilén időfüggvényében változó és mindezidáig nem vizsgált hatásait az I-es fotokémiai rendszer fotoszintetikus paramétereire (Borbély és mtsai. 2020).



3. ábra: A DNS fragmentálódásának kimutatása TUNEL festéssel 250 mM NaCl kezelést követően paradicsom sejtuszpenzióban (Kontroll (A, B, C); 250 mM NaCl (D, E, F); fénymikroszkópos képek (A, D); Hoechst 33258 festés (B, E); TUNEL-pozitív sejtmagok (C, F)).

A legújabb kutatási irány: az etilén szerepe a biotikus stresszben

A korábban megkezdett vizsgálatok folytatása mellett jelenleg az etilén szerepét a biotikus stresszorokkal szembeni gyors lokális- és szisztémikus védekezési folyamatokban vizsgáljuk. Ezeket a kísérleteket egy gomba elicitor, kitozán (Czékus és mtsai. 2020) és egy baktérium elicitor, flagellin kezeléseket

követően intakt paradicsomnövényekben végezzük (Czékus és mtsai. 2021b). Kimutattuk, hogy az etilén jelentős szerepet játszik az egész növényre kiterjedő, gyors szisztémikus válasz kialakításában a ROS produkció és a gyors sztómazáras indukció révén (4. ábra). Jelenleg az etilén hatását különböző gátlószerek segítségével vizsgáljuk a folyamatban. Emellett az etilén fotoszintézisre gyakorolt hatását is vizsgáljuk különböző gombatoxinokkal történő kezeléseket követően (Iqbal és mtsai. 2020).

Összefoglalás

Kapott eredményeink igazolják, hogy az etilén egy nagyon jelentős, sokrétű szereppel bíró növényi hormon, ami nemcsak a növények növekedését és fejlődését befolyásolja, hanem a különböző stresszekre adott növényi válaszokat is irányítja. Kutatási eredményeink hozzájárulnak az etilén szerepének pontosabb megismeréséhez, a hormonnál kialakult kép további árnyalásához. Az eddigi kutatásaink során született eredmények mindig újabb és újabb kérdéseket vetnek fel, melyek tovább sarkallnak minket az etilén kapcsán végzett kutatásaink folytatásához, melyek remélhetően számos új és izgalmas publikációt szülnek a jövőben.

Köszönetnyilvánítás

A munka az Innovációs és Technológiai Minisztérium ÚNKP-20-5 kódszámú Új Nemzeti Kiválóság Programjának a Nemzeti Kutatási, Fejlesztési és Innovációs Alapból finanszírozott szakmai támogatásával, valamint a NKFIH OTKA FK 124871 és 138867 pályázatok támogatásával készült. Poór Pétert az MTA Bolyai János Ösztöndíja támogatta.

Irodalom

- Borbély, P., Bajkán, S., Poór, P., Tari, I. (2019). Exogenous 1-Aminocyclopropane-1-carboxylic acid controls photosynthetic activity, accumulation of reactive oxygen or nitrogen species and macroelement content in tomato in long-term experiments. *Journal of Plant Growth Regulation*, 38(3), 1110-1126.
- Borbély, P., Poór, P., Tari, I. (2020). Changes in physiological and photosynthetic parameters in tomato of different ethylene status under salt stress: Effects of exogenous 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid treatment and the inhibition of ethylene signalling. *Plant Physiology and Biochemistry*, 156, 345-356.
- Csiszár, J., Szabó, M., Tari, I., Erdei, L. (2001). Control of the glutathione S-transferase and mas1' promoter-driven GUS activity in auxin heterotrophic and autotrophic tobacco calli by exogenous 2, 4-d-induced ethylene. *Physiologia Plantarum*, 113(1), 100-107.
- Csiszár, J., Szabó, M., Erdei, L., Márton, L., Horváth, F., Tari I. (2004). Auxin autotrophic tobacco callus tissues resist oxidative stress: the importance of glutathione S-transferase and glutathione peroxidase activities in auxin heterotrophic and autotrophic calli. *Journal of Plant Physiology*, 161, 691-699.
- Czékus, Z., Poór, P., Tari, I., Ördög, A. (2020). Effects of light and daytime on the regulation of chitosan-induced stomatal responses and defence in tomato plants. *Plants*, 9(1), 59.
- Czékus, Z., Kukri, A., Hamow, K. Á., Szalai, G., Tari, I., Ördög, A., Poór, P. (2021). Activation of Local and Systemic Defence Responses by Flg22 Is Dependent on Daytime and Ethylene in Intact Tomato Plants. *International Journal of Molecular Sciences*, 22(15), 8354.
- Gémes, K., Poór, P., Horváth, E., Kolbert, Z., Szopkó, D., Szepesi, Á., Tari, I. (2011). Cross-talk between salicylic acid and NaCl-generated reactive oxygen species and nitric oxide in tomato during acclimation to high salinity. *Physiologia Plantarum*, 142(2), 179-192.
- Iqbal, N., Czékus, Z., Ördög, A., Poór, P. (2021). Ethylene-dependent effects of fusaric acid on the photosynthetic activity of tomato plants. *PHOTOSYNTHETICA*, 59(2), 337-348.
- Janda, T., Szalai, G., Tari, I., Paldi, E. (1999). Hydroponic treatment with salicylic acid decreases the effects of chilling injury in maize (*Zea mays* L.) plants. *Planta*, 208(2), 175-180.
- Nagy, M., Tari, I. (1986). Ethylene production and IAA distribution in bean hypocotyls treated with CCC. *Biochemie und Physiologie der Pflanzen*, 181(9), 611-614.

- Nagy, M., Tari, I. (1987). Gibberellin and auxin contents and ethylene production in the hypocotyls of green and etiolated bean plants treated with chlorocholine chloride. *Biologia plantarum*, 29(1), 28-33.
- Nagy, M., Tari, I., Bubán, T. (1991) IAA distribution in the hypocotyls and primary leaves of *Phaseolus vulgaris* L. treated with paclobutrazol in relation to their rooting capacity. *Biochemie und Physiologie der Pflanzen*, 187(6), 447-541.
- Poór, P., Tari, I. (2011). Ethylene-regulated reactive oxygen species and nitric oxide under salt stress in tomato cell suspension culture. *Acta Biologica Szegediensis*, 55(1), 143-146.
- Poór, P., Kovács, J., Szopkó, D., Tari, I. (2013). Ethylene signaling in salt stress-and salicylic acid-induced programmed cell death in tomato suspension cells. *Protoplasma*, 250(1), 273-284.
- Poór, P., Borbély, P., Kovács, J., Papp, A., Szepesi, Á., Takács, Z., Tari, I. (2014). Opposite extremes in ethylene/nitric oxide ratio induce cell death in suspension culture and root apices of tomato exposed to salt stress. *Acta Biologica Hungarica*, 65(4), 428-438.
- Poór, P., Kovács, J., Borbély, P., Takács, Z., Szepesi, Á., Tari, I. (2015). Salt stress-induced production of reactive oxygen-and nitrogen species and cell death in the ethylene receptor mutant Never ripe and wild type tomato roots. *Plant Physiology and Biochemistry*, 97, 313-322.
- Szalai, G., Tari, I., Janda, T., Pestenacz, A., Páldi, E. (2000). Effects of cold acclimation and salicylic acid on changes in ACC and MACC contents in maize during chilling. *Biologia Plantarum*, 43(4), 637-640.
- Takács, Z., Poór, P., Borbély, P., Czékus, Z., Szalai, G., Tari, I. (2018). H₂O₂ homeostasis in wild-type and ethylene-insensitive Never ripe tomato in response to salicylic acid treatment in normal photoperiod and in prolonged darkness. *Plant Physiology and Biochemistry*, 126, 74-85.
- Takács, Z., Poór, P., Tari, I. (2021). Interaction between polyamines and ethylene in the response to salicylic acid under normal photoperiod and prolonged darkness. *Plant Physiology and Biochemistry*.
- Tari, I., Nagy, M. (1994). Enhancement of extractable ethylene at light/dark transition in primary leaves of paclobutrazol-treated *Phaseolus vulgaris* seedlings. *Physiologia Plantarum*, 90(2), 353-357.
- Tari, I., Mihalik, E. (1998). Comparison of the effects of white light and the growth retardant paclobutrazol on the ethylene production in bean hypocotyls. *Plant Growth Regulation*, 24(1), 67-72.
- Tari, I., Szén, L. (1995). Effect of nitrite and nitrate nutrition on ethylene production by wheat seedlings. *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica*, 30(1-2), 99-104.
- Tari, I., Márton, Z. (1999). Ethylene production by the roots of wheat seedlings (*Triticum aestivum* L.-cv. GK Öthalom) grown in 1 mM nitrate or in an N-

free nutrient solution: a possible role for ethylene in root elongation. *Növénytermelés*, 48(3), 269-278.

Tari, I., Csiszár, J. (2003). Effects of NO_2^- or NO_3^- supply on polyamine accumulation and ethylene production of wheat roots at acidic and neutral pH: implications for root growth. *Plant Growth Regulation*, 40(2), 121-128.

Tari, I., Poór, P., Gémes, K. (2011). Sublethal concentrations of salicylic acid decrease the formation of reactive oxygen species but maintain an increased nitric oxide production in the root apex of the ethylene-insensitive never ripe tomato mutants. *Plant Signaling Behavior*, 6(9), 1263-1266.

