

**DEBRECENI EGYETEM, AGRÁRTUDOMÁNYI CENTRUM,
MEZŐGAZDASÁGTUDOMÁNYI KAR**

Mezőgazdasági Növényteni és Növényélettani Tanszék

NÖVÉNYTERMESZTÉSI ÉS KERTÉSZETI TUDOMÁNYOK DOKTORI ISKOLA

Doktori Iskola vezetője: Dr. Ruzsányi László

egyetemi tanár

Témavezető: Dr. Pethő Menyhért

egyetemi tanár

Ph.D. Értekezés Tézisek

**A CIKLIKUS HIDROXÁMSAVAK BIOLÓGIAI HATÁSAI, SZEREPÜK A MIKROELEM-
FELVÉTELBN ÉS A MIKROELEM-TOLERÁNCIÁBAN**

Szerző: Makleit Péter

Debrecen, 2002.

1. BEVEZETÉS, CÉLKITÚZÉSEK

A ciklikus hidroxámsavak elsősorban a *Poaceae* család számos, gazdaságilag jelentős faja által termelt és gyökereiken keresztül kiválasztott másodlagos anyagcseretermékek. Felfedezésük óta, sokrétű biológiai szerepeik miatt intenzíven kutatják e vegyületcsoport sajátosságait. NIEMEYER 1988-ban készült áttekintő munkájának megjelenése óta nem publikáltak olyan tudományos dolgozatot, mely e vegyületcsoport jellemzőit összefoglalóan tárgyalná. Magyar nyelven, a ciklikus hidroxámsavak széleskörű biológiai szerepét átfogó munka eddig még nem jelent meg. A jelen munka egyik célkitűzése volt ezért a rendelkezésre álló ismeretanyag összefoglalása. Ehhez közel 60 magyar és idegen nyelvű tudományos folyóirat majd 200 közleményét, valamint tudományos dolgozatokat és könyvrészleteket használtam fel. Áttekintettem a ciklikus hidroxámsavak kémiai jellemzőit, előfordulásukat a növényekben, illetve különböző biológiai szerepüket azok magyarázataival együtt. Biológiai szerepeik között kiemelten foglalkoztam fitosziderofor funkciójukkal. Szintén taglaltam a ciklikus hidroxámsavak izolálási és meghatározási módszereit. A teljesség és összehasonlíthatóság érdekében röviden ismertettem a bizonyítottan fitosziderofor funkciót ellátó mugineinsav típusú vegyületek, valamint a mikrobiális eredetű szideroforok jellemzőit. Az adatgyűjtést és feldolgozást a tézisek és a dolgozat elkészítéséhez 2001. februárban zártam le.

A munka másik célkitűzése a ciklikus hidroxámsavak szerepének megerősítése és tisztázása volt a mikroelem-felvételben. A növények által kiválasztott hidroxámsavak a talajoldatban a vassal komplexet képeznek, elősegítve ezzel a vas felvételét. A ciklikus hidroxámsavakat nem termelő növények esetében is kimutatták a hozzáadott hidroxámsavak vassal alkotott komplexeinek felvételét. A ciklikus hidroxámsavak szerepét a vass felvételben az a tény is alátámasztja, hogy a mikroorganizmusok és gombák által termelt, vasmegkötésben és felvételben szerepet játszó vegyületek egy része hidroxamát típusú, melyek között a hidroxamát csoportot, a növények által termelt ciklikus hidroxámsavakhoz hasonlóan, ciklusos kötésben tartalmazó vegyületek is vannak. A mikrobiális eredetű hidroxámsavakhoz hasonló funkcióval rendelkeznek a szintén a *Poaceae* család fajai által termelt és gyökereiken keresztül kiválasztott, komplexképző sajátosságú mugineinsav típusú vegyületek. E vegyületcsoportról bebizonyosodott, hogy nem csak a vas-, hanem a réz-, cink- és mangánfelvételben is szerepet játszanak. Az előzőekből következik, hogy a *Poaceae* család növényei különböző, komplexképző sajátosságú vegyülettípust termelhetnek. Előzetes vizsgálatok arra engedtek következtetni, hogy a fajok mugineinsav-, valamint ciklikus hidroxámsav-kiválasztásának mennyisége eltérő. FeCl_3 adagolás mellett a magas mugineinsav-kiválasztású fajok nem, vagy csak kis mennyiségű ciklikus hidroxámsavat termelnek, míg a kis mennyiségű mugineinsav-termelésű fajok általában magas ciklikus hidroxámsav-kiválasztással rendelkeznek. Korábban bizonyították, hogy a két vegyületcsoport kiválasztásának napi ritmusa is eltér.

A ciklikus hidroxámsavak a vas mellett más fémionokkal is komplexeket képeznek, ezért feltételeztem, hogy azok felvételét is elősegítik. Ilyen előzmények után vizsgáltam a ciklikus hidroxámsavak vas-, mangán-, réz-, cink- és nikkelfelvételben betöltött szerepét. E mellett vizsgáltam a ciklikus hidroxámsavak szerepét a mikroelem-toleranciában, valamint összehasonlítottam a különböző fajok ciklikus hidroxámsav-kiválasztását Fe(III) -EDTA adagolás mellett.

A ciklikus hidroxámsavak mikroelem-felvételben betöltött szerepének tisztázása, mely a szóban forgó vegyületek egy újabb biológiai szerepét testesíti meg, nem csak elméleti, de gyakorlati szempontból is jelentős, és további kérdések felvetését és magyarázatát teszi lehetővé. Az e vegyületeket termelő növényfajok között olyan kultúrnövények vannak, mint a *Triticum aestivum*, *Secale cereale* és *Zea mays*, valamint olyan gyakori és veszélyes gyomnövények, mint az *Agropyron repens*, vagy az *Echinochloa crus-galli*. A termesztett fajok, mint emberi táplálék, élelmiszeripari nyersanyag, vagy takarmány kerülnek felhasználásra. A termesztett fajok mikroelem-felvétele meghatározza mikroelem-tartalmukat, így közvetve minőségüket, értéküket. Mind a csökkent, mind a megemelt mikroelem-tartalom káros lehet, hiszen még a nélkülözhetetlen tápelemek is potenciálisan toxikusak lehetnek, amennyiben az optimálisnál nagyobb mennyiségben kerülnek

felvételle. A mikroelemek hiánya, vagy többlete a tápláléklánc alapját képező növények esetében végül is a végső fogyasztó, az ember szintjén jelentkezik. A nagyobb ciklikus hidroxámsav-kiválasztással rendelkező fajták mikroelem-feltáró képessége nagyobb, melynek különösen azért van jelentősége, mert a nagy termésekkel jelentős mennyiségű mikroelemet vonunk ki, visszapótlásuk pedig nem megoldott. A ciklikus hidroxámsavakat termelő gyomfajok is konkurensei a kultúrnövényeknek. E versengés részleteinek megértéséhez, a gyomfaj versenyképességének magyarázatához hozzá tartozik a hatékonyabb mikroelem-felvétel ismerete. Természetesen a szóban forgó gyomfajok versenyképességét a ciklikus hidroxámsavak allelopátiás hatása is növeli.

Rövidítések:

GDIMBOA = DIMBOA-glükozid: 2- β -D-glükopiranoziloxi-4-hidroxi-7-metoxi-1,4-benzoxazin-3-on

GDIBOA = DIBOA-glükozid: 2- β -D-glükopiranoziloxi-4-hidroxi-1,4-benzoxazin-3-on

cHx = ciklikus hidroxámsav

A ciklikus hidroxámsavak és glükozidjaik szerkezete:



R= H: DIBOA

R= OMe: DIMBOA

A ciklikus hidroxámsavak a differenciálódott növényi szövetekben glükozidos formában vannak jelen. Szöveti sérüléskor specifikus glükozidázok bontják azokat, felszabadítva az aglükonokat.

2. VIZSGÁLATI MÓDSZEREK, ANYAGOK

A ciklikus hidroxámsavak mikroelem-felvételben betöltött szerepét tápoldatos körülmények között vizsgáltam. Kísérleti növényként ciklikus hidroxámsavakat nem termelő növényeket: uborkát (*Cucumis sativus* cv. Joker F1; cv. Budai Korai) és bxbx kukoricamutánt (*Zea mays* cv. bxbx), valamint ciklikus hidroxámsavakat termelő kukoricafajtát (*Zea mays* cv. Norma SC) használtam fel. A ciklikus hidroxámsav-kiválasztás vizsgálatokor kísérleti növényként termesztett búzát (*Triticum aestivum* cv. Mv16) és rozsot (*Secale cereale* cv. Kisvárdai) is felhasználtam. A növényeket klímakamrában, tápoldaton neveltem. A megvilágítás időtartama 16 óra, intenzitása 240 W/m^2 , a termoperiódus $25/22 \text{ C}^0$, a páratartalom 65-70%. Az uborkanövények tápoldatát CSEH *et al.* (1982) szerint, a kukoricánövények tápoldatát TREEBY *et al.* (1989) szerint állítottam össze. A mikroelem-toleranciát vizsgáló kísérletekben a mikroelem(ek) mennyiségét a fent említett, kidolgozott tápoldatok receptjeihez képest megnöveltem. 3 liter tápoldatra mindkét növényfajból 20 db került, de kukoricát neveltem 1 liter ürtartalmú edényekben is, és ekkor 10 növény került 1 liter tápoldatra. A hidroxámsav-kiválasztás összehasonlításakor kukoricából 15, búzából és rozsából 25-25 növény került az 1 liter ürtartalmú edényekre. A tápoldatot 3 naponta cseréltem és folyamatosan levegőztettem. A vasadagolás mértéke és formája az egyes kísérletekben más-más volt.

A vizsgálatokhoz szükséges ciklikus hidroxámsavakat jól oldódó, glükozidos formában alkalmaztam, mivel e formában fitotoxikus hatásuk csak nagyobb koncentrációnál jelentkezik, valamint kevésbé bomlékonyak, komplexképző sajátosságaik azonban igen hasonlóak az aglükonokéhoz. Mivel kereskedelmi forgalomban nem kaphatóak, azokat Tanszékünkön izoláltam fiatal, etiolált rozs- és kukoricahajtásokból. A kukoricával végzett kísérletekben főként a GDIMBOA-t használtam, mivel e növényben ez a domináns hidroxámsav.

A hidroxámsav-glükozidok alkalmazása kétféleképpen történt: egyik esetben a vizsgálandó elem(ek)re hiányos tápoldaton nevelt növényeket 1-6 órán át az elem(ek) és a glükozidok komplexének oldatán inkubáltam, majd visszakerültek a hiányos tápoldatra (határozott idejű

kezelés). Más esetekben a glükozidokat a tápoldathoz adtam a mintavétel előtti harmadik, vagy harmadik és hatodik napon. Így a komplex 3-6 napig érintkezett a növények gyökereivel (folyamatos kezelés). Kontrollként a ciklikus hidroxámsav, vagy a mikroelem(ek) adagolásának hiánya szerepelt. A ciklikus hidroxámsav adagolását követő 1-3 nap múlva a kísérleti növények hajtásait megszárítottam és a mikroelem tartalmat ICP technikával, vagy atomabszorpciós spektrométerrel mértük. A kezelések hatására létrejött különbségek az esetek többségében P=1%-os szinten szignifikánsak, a kisebb arányban előforduló P=5%-os szintet *-al, a nem szignifikáns különbségeket n.s. jelöléssel illetttem a táblázatokban a számok mellett, vagy a grafikonokon az oszlopok felett.

A mintákba a kukorica koleoptil nódusz feletti hajtásrésze, az uborka sziklevelek feletti hajtásrésze került. A táblázatokban és az ábrákon e hajtásrészek adatai szerepelnek.

A különböző fajok ciklikus hidroxámsav-kiválasztását, összhangban a kiválasztásának napi menetével, a reggeli órákban mértem. A kiválasztott hidroxámsavak mennyiségét, valamint a növényi minták ciklikus hidroxámsav-tartalmát többlepcsős tisztítási eljárás után HPLC technikával, standardgörbék segítségével határoztuk meg. A mugineinsav típusú fitosziderofor kiválasztást ZHANG *et al.* (1989) eljárásával mértem.

3. EREDMÉNYEK

E helyen a Tézisek korlátozott terjedelmére tekintettel néhány reprezentatív kísérletsorozat eredményeit szerepeltetem.

3.1. Mikroelem-felvétel

3.1.1. Határozott idejű ciklikus hidroxámsav-glükozid kezelés hatása az uborka mikroelem-felvételére különböző pH-n:

15 napig mikroelemektől mentes közegen előnevelt uborkanövényeket 2 órára az alapoldatnak (CSEH *et al.* 1982) megfelelő koncentrációjú mikroelemoldatra helyeztem át, melyet 5×10^{-5} mol/L mennyiségben FeCl_3 -al, illetve 10^{-7} mol/L mennyiségben NiSO_4 -al egészítettem ki, majd visszakerültek a mikroelemektől mentes tápoldatra. A mikroelemoldat pH-ját 4,0, 5,5 és 7,0 értékekre állítottam be. A különböző pH-n a növények egyik csoportja 10^{-4} mol/L mennyiségben GDIBOA-t kapott. A hajtások mikroelem-tartalma és száraz tömege a 3 nap után vett mintákban került meghatározásra (1. táblázat; 1-2. ábrák).



1. táblázat

A GDIBOA és a közeg pH-jának hatása a 19 napos uborkahajtások elemtartalmára (mg/kg száraz tömeg) és száraz tömegére (mg/db)

Kezelések						
Elem	4,0	4,0 GD	5,5	5,5 GD	7,0	7,0 GD
Fe	90,0	65,0	101,0	81,0	74,0	111,0
Mn	124,0	131,0*	113,0	123,0*	126,0	122,0 n.s.
Zn	185,0	233,0	177,0	184,0 n.s.	232,0	228,0 n.s.
Ni	17,3	13,4	16,2	15,0	16,0	13,8

Cu	16,5	15,6	13,4	14,5	14,9	15,8
Tömeg	21,6	21,6	20,4	19,7	20,2	18,3

Megjegyzés: A számok a különböző pH-t, a GD a GDIBOA adagolását jelöli.

A GDIBOA-adagolás a Cu-tartalmat pH=5,5 és 7,0 értékeknél, a Fe-tartalmat pH=7,0 értéknél, a Mn-tartalmat pH=4,0 és 5,5 értékeknél, a Zn-tartalmat pedig pH=4,0 értéknél növelte. A hidroxamát-adagolás hatására csökkent a Cu-tartalom pH=4,0 és a Fe-tartalom pH=4,0 és 5,5 értékeknél. A hidroxamát-adagolás mindegyik pH-n csökkentette a Ni-tartalmat.

A pH=4,0 értéknél a hajtás száraz tömege hidroxámsav-adagolás mellett nem változott, 5,5 és 7,0 értékeknél viszont 3,9, illetve 9,4%-al csökkent. A pH növekedésével a gátló hatás erősödött.

Más esetekben GDIBOA helyett GDIMBOA-t alkalmaztam mikroelemektől mentesen előnevelt uborkanövények kezelésére. A kezelés 4 óra időtartamú, a hidroxamát koncentrációja 3×10^{-5} mol/L, a FeCl_3 koncentrációja 5×10^{-5} mol/L, a NiSO_4 koncentráció 10^{-6} mol/L volt. Az oldatok pH-ját 4,0 és 6,0 értékekre állítottam be. A 21 napos uborkahajtások elemtartalmát a 3. és 4. ábrák, az elemtartalmat és száraz tömeget a 2. táblázat szemlélteti.



2. táblázat

A GDIMBOA hatása a 21 napos uborkahajtások elemtartalmára (mg/kg száraz tömeg) és száraz tömegére (mg/db)

Kezelés				
Elem	4,0	4,0 GDM	6,0	6,0 GDM
Fe	71,5	81,0*	79,5	64,5
Mn	215,0	248,0	221,0	256,0
Zn	74,1	58,6	53,4	61,4
Ni	24,7	19,4	25,9	25,7 n.s.
Cu	14,8	18,0	16,5	15,3
Tömeg	24,6	22,1	22,7	20,0

Megjegyzés: A számok a különböző pH-t, a GDM a GDIMBOA adagolást jelöli.

A GDIMBOA pH=4,0 értéknél növelte a Fe-, Cu- és Mn-tartalmat, pH=6,0 értéknél a Mn-, és Zn-tartalmat. A hidroxamát-adagolás pH=4,0 értéknél csökkentette a Ni-, és Zn-tartalmat, pH=6,0 értéknél a Fe-tartalmat.

A hidroxámsav-adagolás pH=4,0 értéknél 10,2%-al, pH=6,0 értéknél 11,9%-al csökkentette a hajtás száraz tömeget. A magasabb pH-n a gátló hatás a GDIMBOA-adagolás mellett is nagyobb mértékű volt.

3.1.2. Tartósan hidroxámsav-tartalmú oldaton nevelt kukoricanövények mikroelem-felvétele

Tíz napos kukoricanövények tápoldatához 1, 3, illetve 9×10^{-6} mol/L GDIMBOA-t adagoltam, amit a 14. napon végrehajtott tápoldatsere esetén megismételtem. A vasadagolás 10^{-6} mol/L FeCl_3 volt. A 16 napos növények mikroelem-tartalmát az 5. és 6. ábrák, a mikroelem-tartalmat és a száraz tömeget a 3. táblázat szemlélteti.



3. táblázat

Különböző koncentrációjú GDIMBOA hatása a 16 napos kukoricahajtások elemtartalmára (mg/kg száraz tömeg) és száraz tömegére (mg/db)

Elem	Kontroll	1×10^{-6} mol/liter GDIMBOA	3×10^{-6} mol/liter GDIMBOA	9×10^{-6} mol/liter GDIMBOA
Fe	61,5	75,4	96,0	106,0*
Mn	191,0	208,0	196,0	165,0
Zn	172,0	179,0 n.s.	152,0	180,0 n.s.
Cu	21,8	21,2*	18,2	28,2
Tömeg	58,8	60,2	56,8	57,4

Hidroxamát-adagolás hatására a vastartalom emelkedett. A réztartalom növekedése a 9×10^{-6} mol/L kezelésnél jelentkezik.

Az 1×10^{-6} mol/L hidroxámsav-adagolás 2,4%-al növelte, a 3×10^{-6} mol/L hidroxámsav-adagolás 3,4%-al, a 9×10^{-6} mol/L hidroxámsav-adagolás pedig 2,4%-al csökkentette a hajtások száraz tömegét a kontrollkezeléshez képest.

Más esetekben kukoricanövényeket neveltem vasmentes tápoldaton 8 napos korukig. A 8. és a 11. napon a következő kezelést alkalmaztam: vasmentes kontroll, 5×10^{-6} mol/L FeCl_3 , valamint 5×10^{-6} mol/L $\text{FeCl}_3 + 5 \times 10^{-6}$ mol/L GDIMBOA. A 14 napos növények hajtásainak vastartalmát a 7. ábra, vastartalmát és száraz tömegét a 4. táblázat szemlélteti.

4. táblázat

A GDIMBOA-adagolás hatása a 14 napos kukoricahajtások vastartalmára (mg/kg száraz tömeg) és száraz tömegére (mg/db)

	Kontroll	FeCl_3	$\text{FeCl}_3 + \text{GDIMBOA}$
Fe-tartalom	26,2	51,0	91,0
Tömeg	48,0	51,6	47,5

A GDIMBOA-adagolás hatására a hajtások vastartalma emelkedett, a hajtások száraz tömege 7,9%-al csökkent.



3.1.3. A bxbx kukoricamutáns vasfelvétele

A bxbx kukoricamutáns nem termel hidroxámsavakat, ezért alkalmas kísérleti növény a ciklikus hidroxámsavak szerepének tisztázására a mikroelem-felvétel és tolerancia kérdéseiben.



Miután Zhang *et al.* (1989) eljárásával kimutattam, hogy a hidroxámsav-termelés hiányát nem kompenzálja magasabb mugineinsav-típusú fitosziderofor kiválasztással, vizsgáltam a GDIMBOA-adagolás hatását a mutáns hajtásainak vastartalmára. 11 napos korukig vasmentes tápoldaton előnevelt növényeket két csoportra osztottam. Az egyik csoport növényeit 6 óra időtartamra 5×10^{-5} mol/L koncentrációjú FeCl_3 -oldatra helyeztem, a másik csoport növényeit 6 h időtartamra olyan oldatra, amelyben GDIMBOA-Fe(III) 5×10^{-5} mol/L koncentrációjú komplexe volt. A kezelés után a növények gyökereit desztillált vízben egy órát áztattam, majd többször alaposan öblítettem. Ez után visszakerültek vasmentes tápoldatra. Egy és négy nap múlva a hajtásokat izoláltam, tömegállandóságig szárítottam, majd a vastartalmat meghatároztuk. Az eredményeket az 5. táblázat és a 8. ábra tartalmazza.

5. táblázat

6 órás GDIMBOA-kezelés hatása a kukoricahajtások vastartalmára (mg/kg száraz tömeg) és száraz tömegére (mg/db)

A mintavétel időpontja	Fe-tartalom		Hajtás tömeg	
	-GD	+GD	-GD	+GD
1 nappal a kezelés után (12 napos)	101,5	156,0	19,9	21,3
4 nappal a kezelés után (15 napos)	144,0	165,0	25,4	27,9

Megjegyzés: $\pm$ GD a GDIMBOA-adagolást, vagy annak hiányát jelöli.

A bxbx mutánsban a vastartalom határozott idejű (6 h) GDIMBOA-kezelés hatására mindkét időpontban mérve emelkedett, tehát a GDIMBOA-adagolás elősegítette a vas felvételét. A különbségek szembetűnőbbek négy nappal a kezelés után, ami azt mutatja, hogy a vasnak hajtásba történő transzlokálódásához időre van szükség.

A kezelés után egy nappal a hajtásokban és a gyökerekben meghatároztuk a ciklikus hidroxámsav-glükozidok mennyiségét. A GDIMBOA-val kezelt bxbx mutáns kukoricánövények gyökerében kis mennyiségben GDIMBOA-t mutattunk ki, ami azt mutatja, hogy a növény felveszi a GDIMBOA-t, így megvan a lehetősége annak, hogy a vasfelvétel, legalábbis részben GDIMBOA-Fe(III) komplex formájában történjen.

5×10^{-5} mol/L GDIMBOA-adagolás hatására mindkét időpontban mérve növekedett a bxbx mutáns hajtásainak száraz tömege: 1 nappal a kezelés után 7,0%-al, 4 nappal a kezelés után 9,8%-al.

3.2. Mikroelem-tolerancia

3.2.1. A DIBOA-glükozid szerepe az uborka nikkeltoleranciájában nagy nikkeldagok mellett

A nikkelt antropogén eredetű talajszennyeződésként kerülhet nagyobb mennyiségben felvételre. Potenciálisan toxikus elemnek tekintjük. Mivel a ciklikus hidroxámsavak nikkellel is komplexeket

képeznek, célszerűnek láttam megvizsgálni, hogyan befolyásolja a GDIBOA az uborka nikkelfelvételét.

Uborkanövényeket neveltem 10 napos korig nikkelfeltelen tápoldaton. Ez után a növényeket 3 csoportra osztottam. Az egyik csoport továbbra sem kapott nikkelt, a másik két csoport NiSO_4 formájában nikkelt kapott. Ez utóbbi két növénycsoportból az egyik csoport növényei a nikkellel azonos mennyiségben. A kísérletek egy részében a növények folyamatosan a kezelési oldaton voltak, más kísérletekben a kezelés határozott időtartamú volt (2 és 4 óra), mely után három nappal vettem meg a mintákat (6. táblázat; 9-10-11 ábrák).

A GDIBOA-adagolás mindegyik kezelési típus esetében csökkentette a hajtások nikkeltartalmát (Lásd még 1. és 2. táblázatok is).

A kizárólagos nikkeldagoláshoz képest a hidroxámsav és nikkellel együttes adagolása folyamatos kezelésben 23,5%-al, határozott idejű 2 órás kezelésben 1,1%-al, 4 órás kezelésben 11,9%-al csökkentette a hajtás száraz tömeget.



6. táblázat

A GDIBOA hatása az uborkanövények nikkeltartalmára (mg/kg száraz tömeg) és száraz tömegére (mg/db)

Kezelés	Kontroll	$0,3 \times 10^{-6} \text{ mol/L NiSO}_4$	$0,3 \times 10^{-6} \text{ mol/L NiSO}_4 + 0,3 \times 10^{-6} \text{ mol/L GDIBOA}$
Ni (14 napos hajtások, folyamatos kezelés)	1,3	27,6	15,4
Hajtás tömeg	19,5	20,0	15,3
Kezelés	Kontroll	$10^{-6} \text{ mol/L NiSO}_4$	$10^{-6} \text{ mol/L NiSO}_4 + 10^{-6} \text{ mol/L GDIBOA}$
Ni (20napos hajtások, 2 órás kezelés)	1,0	8,9	8,2
Hajtás tömeg	23,9	18,9	18,7
Ni (23 napos hajtások, 4 órás kezelés)	1,0	7,6	6,1
Hajtás tömeg	23,9	20,2	17,8

3.2.2. A DIBOA-glükózid szerepe az uborka mikroelem-toleranciájában emelt szintű mikroelem-adagolás mellett

Uborkanövényeket 19 napos korukig réz-, vagy cinkhiányos tápoldaton neveltem, melyet 4×10^{-6}

mol/L Fe(III)-EDTA-val egészítettem ki. Ez után a növények egy-egy csoportját továbbra is réz-, illetve cinkhiányban neveltem (kontroll), a többi növény közül az addig rézhiányos növények rezet, a cinkhiányos növények cinket kaptak szulfát formájában a 19. és 22. napon, valamint ez utóbbi növénycsoportból mind a rézhiányos, mind a cinkhiányos növények egy-egy csoportja az adagolt réz-, illetve cink-szulfáttal azonos mennyiségű GDIBOA-t kapott. Az adagolt réz-, illetve cink mennyisége az eredeti (CSEH *et al.* 1982) ajánláshoz képest 62,5-szeres, illetve 26,3-szeres volt. A 24 napos növények elemtartalmát a 12. és a 13. ábrák, elemtartalmát és hajtásaik száraz tömegét a 7. és 8. táblázatok szemléltetik.



7. táblázat

A GDIBOA hatása a 24 napos, rézhiányosan előnevelt uborkanövények hajtásainak réztartalmára (mg/kg száraz tömeg) és száraz tömegére (mg/db)

Kezelés	Kontroll	5×10^{-6} mol/L CuSO_4	5×10^{-6} mol/L CuSO_4 + 5×10^{-6} mol/L GDIBOA
Réztartalom	4,4	38,5	18,5
Tömeg	31,0	31,9	26,9

8. táblázat

A GDIBOA hatása a 24 napos cinkhiányosan előnevelt uborkanövények hajtásainak cinktartalmára (mg/kg száraz tömeg) és száraz tömegére (mg/db)

Kezelés	Kontroll	5×10^{-6} mol/L ZnSO_4	5×10^{-6} mol/L ZnSO_4 + 5×10^{-6} mol/L GDIBOA
Cinktartalom	24,4	357,2	128,8
Tömeg	34,8	35,2	25,7

A GDIBOA-adagolás jelentős túladagolás esetén erőteljesen csökkentette a hajtások cink-, illetve réztartalmát. A hajtások tömegcsökkenése hidroxámasv-adagolás hatására réztúladagolásban 15,7%, cinktúladagolásban 27,0%.

3.3. Különböző fajok ciklikus hidroxámsav-kiválasztásának összehasonlítása

Kukorica (fajta: Norma SC), termesztett búza (fajta: Mv 16), és rozs (fajta: Kisvárdai) ciklikus hidroxámsav-kiválasztását vizsgáltam. A gyökérexudátumok gyűjtése 12 napos korban, 10^{-5} mol/L Fe(III)-EDTA adagolás mellett történt, mivel az Fe(III)-EDTA-adagolás mértéke, a FeCl_3 -al ellentétben nem befolyásolja a hidroxámát- kiválasztás mértékét. A hidroxámsav-kiválasztást a délelőtti órákban vizsgáltam (8-12 h között = 4 óra inkubációs idő), figyelembe véve a kiválasztás napi menetének alakulását, mely szerint a hidroxámsavak kiválasztása a megvilágítás hatására fokozatosan csökken.

Egy korábbi kísérletben Tanszékünkön meghatározták az általunk jelen kísérletsorozatban vizsgált három faj, illetve fajta mugineinsav típusú fitosziderofor-kiválasztását - vassal megfelelően ellátott

növények esetén - ZHANG *et al.* (1989) eljárásával. E kísérlet adatai PETHŐ (2000) publikációjából, a szerző beleegyezésével állnak rendelkezésre. Az ezen adatokat tartalmazó oszlopot * jelöléssel láttam el. Az adatokat a 9. táblázat és a 14. ábra tartalmazza.



9. táblázat

Különböző fajok mugineinsav- és ciklikus hidroxámsav-kiválasztása (mikromol/g száraz gyökér tömeg/4 óra)

	Anyagkiválasztás			
	MA*	DIMBOA	DIBOA	cHx/ MA
Termesztett búza	0,590	0,020	Nyomokban	0,034
Rozs	1,070	0,050	Nyomokban	0,047
Kukorica	0,125	0,530	0,200	5,840

Megjegyzés: MA=mugineinsav

A búza és a rozs, szemben a kukoricával a DIBOA-glükozidot Fe(III)–EDTA adagolás mellett csak nyomokban választ ki. A kismértékű mugineinsav típusú fitosziderofor-kiválasztású kukorica hidroxámsav-kiválasztása az előző két fajhoz képest növelt mértékű. A cHx/mugineinsav hányados a rozs és a termesztett búza esetében ezért igen alacsony, míg a kukoricánál magas érték. Ez a tény is alátámasztja a hidroxámsavak szerepét a kukorica mikroelem-felvételében. Ezek a megállapítások összhangban vannak PETHŐ (1994; 2000) által korábban publikált eredményekkel.

4. Összefoglalás

1. Tápoldatos körülmények között, a ciklikus hidroxámsavak mikroelem-felvételt elősegítő, vagy gátló hatása a közeg pH-jának, a potenciálisan komplexképzésre hajlamos ionok mennyiségének és arányának valamint az alkalmazott ciklikus hidroxámsav típusának függvénye.
2. Az uborka mikroelem-felvételét határozott idejű hidroxámsav adagolás mellett a két gyakori ciklikus hidroxámsav: a GDIBOA és a GDIMBOA eltérően befolyásolja: a GDIBOA a cinkfelvételt savas, míg a vasfelvételt semleges pH-n segíti elő, a GDIMBOA a cinkfelvételt semlegeshez közeli pH-n, a vasfelvételt savas pH-n fokozza. A rézfelvételt a GDIBOA semlegeshez közeli, a GDIMBOA savas pH-n fokozza. A mangánfelvételt mindkét hidroxamát-glükozid savas és semlegeshez közeli pH-n is növeli.
3. A folyamatos hidroxámsav-adagolás, az előírt mennyiségű és arányú mikroelem-ellátás mellett, fokozza a vas- és rézfelvételt mind uborka, mind ciklikus hidroxámsav-termelő kukoricanövények esetében.
4. Határozott idejű és folyamatos hidroxámsav-adagolás, kizárólagos vasadagolás mellett fokozza a ciklikus hidroxámsavakat termelő és nem termelő kukoricafajták hajtásainak vastartalmát. Megvan a lehetősége, hogy a vas – legalábbis részben – komplex formájában kerüljön felvételre, ugyanis a vas-ciklikus hidroxámsav komplexének adagolása után a ciklikus hidroxámsavat a hidroxámsavakat nem termelő fajta gyökerében ki lehetett mutatni.
5. A ciklikus hidroxámsavak az eddig ismert fitoszideroforok (mugineinsavak) mellett alternatív fitosziderofor funkcióját támasztja alá az eredmény, mely szerint Fe(III)-EDTA adagolás

mellett, az alacsony mugineinsav típusú fitosziderofor-kiválasztású kukorica hidroxámsav-kiválasztása számottevő, a magas mugineinsav típusú fitosziderofor-kiválasztású rozs és búza hidroxámsav-kiválasztása a kukoricához képest alacsony.

6. A mikroelem-felvétellel kapcsolatos kísérletekben folyamatos hidroxámsav-adagolás mellett a hidroxámsavak az uborka- és a ciklikus hidroxámsavakat termelő kukoricánövények növekedését mikromolnyi (10^{-6} mol/L) mennyiségben serkentették. A hidroxámsavakat nem termelő bxbx mutáns növekedését a hidroxamátok 50×10^{-6} mol/L mennyiségben is növelték. Határozott idejű kezeléseken, az említetteknel nagyobb adagban alkalmazva a hidroxamátokat, az uborka növekedését gátolják. A növekedésgátlás mértéke a kezelés időtartamának és a tápoldat pH-jának függvénye. A kezelési idő és a tápoldat pH növekedésével a növekedésgátlás fokozódik.
7. Uborkanövények vas-, mangán-, cink-, réz- és nikkelfelvételét nagy adagú mikroelem-adagolás mellett a ciklikus hidroxámsavak gátolják.
8. Kukoricánövények réz-, cink-, mangán-, és nikkeltartalma csökkent fokozott, hosszabb idejű mikroelem-adagolás mellett ciklikus hidroxámsav-adagolás hatására.
9. Azon elemek felvételét, mint pl. a nikkel, melyek átlagos körülmények között nem fordulnak elő a környezetben, tápelemnek nem tekinthetők és a ciklikus hidroxámsavakkal komplexet képeznek, a ciklikus hidroxámsavak gátolják.
10. A mikroelem-toleranciával kapcsolatos kísérletekben a ciklikus hidroxámsavak az uborka növekedését gátolták. Ez kísérlettől függően az alkalmazott magas hidroxámsav koncentrációknak, az alkalmazás folyamatosságának, vagy a mikroelem-túladagolás és a hidroxámsav-adagolás kombinálódó hatásának tulajdonítható. A kukorica növekedését a hidroxamát-adagolás mikroelem-túladagolás mellett a vasforrás típusától függően befolyásolta. FeCl_3 -adagolás mellett, a mikroelem-túladagolás és a hidroxámsavak mikromolnyi mennyiségű adagolása (5×10^{-6} mol/L) fokozta a hajtások száraz tömegét.
11. A ciklikus hidroxámsavak mikroelem-felvételt gátló hatása elsősorban mikroelem-túladagoláskor jelentkezik. A képződő komplexek gátolják a nagy adagú, gyors felvételt, mellyel megakadályozzák a feleslegben jelen lévő mikroelem(ek) toxikus szinten történő felhalmozódását a növényben. A kiválasztott ciklikus hidroxámsavak tehát elősegítik, hogy a növény tolerálja a magasabb mikroelem-koncentrációt, vagyis védő funkciót látnak el.

Új és újszerű tudományos eredmények

1. Kimutattam, hogy a ciklikus hidroxámsavak mikroelemek felvételét elősegítő hatása az alkalmazott ciklikus hidroxámsav típusától, a potenciálisan komplexet képező fémionok mennyiségétől és arányától, valamint a tápoldat pH-jától függ.
2. Ciklikus hidroxámsavakat nem termelő kukoricamutáns segítségével megerősítettem a ciklikus hidroxámsavak vasszorbálásban betöltött szerepét, valamint azt a feltételezést, hogy a vasszorbálás hidroxámsav-komplex formájában történhet.
3. Megerősítettem, hogy a ciklikus hidroxámsavak mikromolnyi (10^{-6} mol/L) mennyiségben adagolva serkentik mind az egy-, mind a kétszikű növények (kukorica és uborka) növekedését.
4. Megerősítettem, hogy mikromolnyi koncentrációnál nagyságrendileg nagyobb koncentrációban alkalmazva a ciklikus hidroxámsavaknak általában növekedést gátló hatása van. Kimutattam, hogy a növekedést gátló hatás a tápoldat pH-jának növelésével erősödik.
5. Kimutattam, hogy a ciklikus hidroxámsavaknak szerepe van a mikroelem-toleranciában. E szerepük két esetben kerül előtérbe. Amennyiben a potenciálisan komplex képzésére alkalmas mikroelemeket a szakirodalomban megadott értékekhez képest túladagoljuk, vagy amikor a természetes körülmények között elő nem forduló, de a ciklikus hidroxámsavakkal komplexet

képező mikroelemet adagolunk.

6. Fe(III)-EDTA adagolás mellett kimutattam, hogy a kukorica, kismértékű mugineinsav típusú fitosziderofor kiválasztását jelentős ciklikus hidroxámsav kiválasztással kompenzálja. A jelentős mértékű mugineinsav típusú fitosziderofor kiválasztással rendelkező termesztett búza és rozs ciklikus hidroxámsav kiválasztása pedig a kukoricáéhoz képest alacsony.

Irodalmi hivatkozások

- CSEH, E. – BUJTÁS, K. – BUZÁS, I. – SZEKENI, SZ-NÉ – MEISEL, T-NÉ – MÁDY, GY. – LAKATOS, B.: 1982 A vasfelvétel hatékonyságának vizsgálata. Agrokémia és Talajtan. 31. 311-327.
- NIEMEYER, H. M.: 1988 Hydroxamic acids (4-hydroxy-1,4-benzoxazin-3-ones), defence chemicals in the Gramineae. Phytochemistry. 27. 3349-3358.
- PETHŐ, M.: 2000 A ciklikus hidroxámsavak lehetséges szerepe a pázsitfűvek alternatív vasfelvételi mechanizmusában. Növénytermelés. 49. 227-231.
- TREEBY, M. – MARSCHNER, H. – RÖMHELD, V.: 1989 Mobilization of iron and other micronutrient cations from calcareous soil by plant born, microbial, and synthetic metal chelators. Plant and soil. 114. 217-226.
- ZHANG, F. S. – RÖMHELD, V. – MARSCHNER, H.: 1989 Effect of zinc deficiency in wheat on the release of zinc and iron mobilizing root exudates. Soil Science Plant Nutrition. 152. 205-210.

A dolgozattal kapcsolatos publikációk, előadások, poszterek

- MAKLEIT, P.: 1999 A ciklikus hidroxámsav-glükózidok szerepe a tápanyagfelvételben. DATE Tiszántúli Tudományos Napok Közleményei. 191.
- MAKLEIT, P.: 2000 Különböző fajok ciklikus hidroxámsav-kiválasztásának összehasonlítása. VI. Ifjúsági Tudományos Napok Közleményei CD. 2.3.
- MAKLEIT, P. – PETHŐ, M.: 1999 A ciklikus hidroxámsav-glikózidok szerepe a mikroelemek felvételében. DATE Tudományos Közleményei. 34. 33.
- MAKLEIT, P.: 2000 The role of cyclic hydroxamic acids in ion uptake. Plant Physiology and Biochemistry. 38. 154.
- MAKLEIT, P. – PETHŐ, M.- KOVÁCS, B.: 1999-2000 A ciklikus hidroxámsavak szerepe a mikroelem-toleranciában. Botanikai Közlemények. 86-87. 115.
- MAKLEIT, P.: 2002 A ciklikus hidroxámsavak szerepe a mezőgazdasági növények életében. Agrártudományi Közlemények. 2002 (Közlésre elfogadva).

Poszterek, előadások:

V. Ifjúsági Tudományos Fórum, Keszthely. 1999. március (poszter).

Téma: Hidroxámsav-glükózidok alkalmazása tápoldatos kísérletekben.

Tiszántúli Mezőgazdasági Tudományos Napok, Debrecen. 1999. október (poszter).

Téma: Hidroxámsav-glükozidok szerepe a tápanyagfelvételben.

VI. Ifjúsági Tudományos Fórum, Keszthely. 2000. március (előadás).

Téma: Különböző fajok ciklikus hidroxámsav-kiválasztásának összehasonlítása.

Tavaszi szél. Doktoranduszok és Fiatal Kutatók 4. Országos Találkozója, Gödöllő. 2000. április (poszter). Téma: A ciklikus hidroxámsavak szerepe a mikroelemek felvételében.

12. FESPP Kongresszus, Budapest. 2000. augusztus (poszter). Téma: A ciklikus hidroxámsavak szerepe az ionfelvételben, mikroelem-toleranciában.