

---

## SZABADGYÖK-KUTATÁS ÉVTIZEDEI

### A Szegedi Tudományegyetem Növényélettani/Növénybiológiai Tanszékének hatvanöt éve: a növényi hormonoktól a szabad gyökökig

### Sixty five years of the Department of Plant Physiology/Plant Biology, University of Szeged: from plant hormones to free radicals

Tari Irma, PhD, dr. Habil

SZTE Növénybiológiai Tanszék, nyugalmazott egyetemi docens, tanszékvezető

[tari@bio.u-szeged.hu](mailto:tari@bio.u-szeged.hu)

*Initially submitted March 21, 2018; accepted for publication April 18, 2018*

---

#### Abstract

Investigation of morphology, evolution and taxonomy of plants was a leading scientific area at the botanical departments of institutional predecessors of University of Szeged. The Department of Plant Physiology was established in 1952 and the first experiments focused on actions of plant hormones on growth and development of cultivated plants. The free radical research started in the middle of 1990s when Professor László Erdei was appointed as a head of the Department. Since then the investigations focused on the role of reactive oxygen and nitrogen species in the mechanism of plant hormones action and in the acclimation of plants to adverse environmental conditions. This article shows the development of free radical research and the main topics in progress at the Department of Plant Biology, University of Szeged.

**Kulcsszavak:** abiotikus stressz, akklimatizáció; Erdei László professzor; nitro-oxidatív stressz a növényekben; programozott sejthalál a növényekben

**Keywords:** abiotic stress, acclimation, Prof. László Erdei, nitro-oxidative stress in plants, programmed cell death in plants

---

#### A növénybiológiai kutatások rövid története a szegedi felsőoktatásban

A Szegedi Tudományegyetem intézményi gyökereit jelentő, Báthory István erdélyi fejedelem által 1581-ben alapított kolozsvári egyetem Matematikai és Természettudományi Karát 1921-ben ideiglenesen Szegedre költöztették. Az esemény az átmeneti állapotnál jóval nagyobb jelentőségűnek bizonyult, hiszen ekkor indult el Szegeden az első egyetemi tanév a Ferencz József Tudományegyetemen. Az egyetem kezdeti ideiglenes elhelyezése után 1927. és 1930. között nagy egyetemi beruházások kezdődtek a Dóm téren és környékén, ahol az orvosegyetemi és természettudományi intézetek nyertek elhelyezést. Az egyetem neve a XX. században többször változott. A Ferencz József Tudományegyetem Kolozsvárra történő visszaköltöztetése után az egyetem 1940-től jogilag új intézményként, Horthy Miklós Tudományegyetem majd 1945. után Szegedi Tudományegyetem néven szerepelt. Az Orvostudományi Kar önálló egyetemmé alakulását követően a növénybiológiai diszciplínákat is oktató egyetem 1962-től felveszi a József Attila Tudományegyetem nevet. A növényekkel foglalkozó tudományterületeket már a 2. világháború előtt is

olyan kiváló tudósok művelték, mint a mohák rendszertanát kutató Győrffy István professzor vagy a Növénytan Intézet és Fűvészkert élére 1940-ben kinevezett és 1964-ig tanszékvezetőként működő Greguss Pál professzor, aki elsősorban faanatómiai, paleoxylotómiai, rendszertani és növényföldrajzi kutatásai révén ismert.

A Növényélettani Tanszék 1952-ben vált ki az intézetből Szalai István egyetemi docens (1959-től egyetemi tanár) vezetésével. Az ő munkásságához kapcsolódik a növényi hormonkutatások elindítása egyetemünkön. Nagy Mária docenssel együtt a hidegsztratifikációt igénylő magvak nyugalmi állapotának és csírázásának hormonális szabályozásával foglalkozott.

A 1960-70-es évekből Bertényiné Varga Magdolna egyetemi tanár munkássága emelendő ki, aki a növényi növekedési hormonok – főként az auxinok és gibberellinek – hatásmechanizmusát, valamint a növekedésszabályzó anyagok gyakorlati alkalmazását vizsgálta, eredményei komoly nemzetközi elismerésnek örvendtek. Ő volt a növényélettan területén az első női akadémiai doktorok egyike Magyarországon. Az auxinok anyagcseréjével kapcsolatos munkáját később S. Köves Erzsébet és Szabó Margit docens folytatta.

Pálfi Gábor címzetes egyetemi tanár a prolin anyagcserét, Zsoldos Ferenc professzor a növények ásványi táplálkozását, az ionfelvételt és az ásványos elemek hiányában kialakuló növényi válaszreakciókat kutatta ebben az időben (Csákány és mtsai, 2011; Erdei 2014).

## A szabad gyökökkel kapcsolatos kutatások kezdete a Növényélettani Tanszéken

### *A reaktív oxigén- és nitrogénformák keletkezése a növényekben*

A pro- és eukarióta élőlények sejtjeiben a molekuláris oxigén megfelelő feltételek mellett energia vagy elektron akceptorként funkcionál, ami a reaktív oxigén speciestek (ROS) képződéséhez vezet. A szinglet oxigén ( $^1\text{O}_2$ ), a hidroxilgyök ( $\cdot\text{OH}$ ), a szuperoxid gyökion ( $\cdot\text{O}_2^-$ ) és a hidrogén-peroxid ( $\text{H}_2\text{O}_2$ ) erős oxidálószer, amelyek megfelelő koncentrációt elérve a kioltó mechanizmusok elégtelensége következtében oxidatív stresszt okoznak és károsítják a fehérjéket, lipideket, nukleinsavakat. A növényi sejtekben is rendelkezésre állnak nem enzimatis antioxidánsok (karotinoidok, tokoferol, aszkorbinsav, glutation, polifenolok, flavonoidok, antocianinok) és enzimatis antioxidáns rendszerek. Ez utóbbiak közül legfontosabbak a szuperoxid gyököt  $\text{H}_2\text{O}_2$ -dá alakító szuperoxid-dizmutáz (SOD), a  $\text{H}_2\text{O}_2$ -ot inaktíváló kataláz (CAT) és aszkorbát-peroxidáz (APX), a redukált aszkorbinsavat regeneráló monodehidroaszkorbát (MDHAR) és dehidroaszkorbát-reduktáz (DHAR) valamint a redukált glutationt regeneráló glutation-reduktáz (GR), amelyek jellemzőek más eukariótákra is.

A növényi sejtekben a ROS produkció annyiban specifikus, amennyiben a növények specifikus sejtstruktúrákkal rendelkeznek. A ROS elsődleges forrása a megvilágított növényi sejtekben a kloroplastisz, amelyben az aktuális elektrontranszport kapacitáshoz képest abszorbeált többlet fényenergia ROS-t generál a két fotokémiai rendszerhez kapcsolódóan. Az első fotokémiai rendszer környezetében a szuperoxid gyökion, míg a 2-es fotokémiai rendszerben a szinglet oxigén ( $^1\text{O}_2$ ) keletkezik elsődlegesen fénystressz hatására. Ugyancsak jellegzetes növényi kompartmentum a sejtfa, ahol a sejtfaiban található peroxidázok, di- és poliamin-oxidázok mellett a plazmalemmához kötött NADPH-oxidáz is hozzájárul a ROS akkumulációjához. Ennek az úgynevezett apoplastikus oxidatív robbanásnak fontos szerepe van a programozott sejtfa (PCD) indukciójában. A peroxisómában található, ROS-t generáló enzimek egy része is növényi folyamatokhoz, így a fotorespirációhoz kapcsolódik (Kocsy és mtsai, 2013: 78).

A ROS mellett a növények életfolyamataiban fontos szerepe van a reaktív nitrogén formáknak (ROF) is, ami közül a nitrogén-monoxid (NO) és a peroxinitrit (ONOO<sup>-</sup>) a legfontosabb. Bár a növényekben is feltételeznek az állati nitrogén-oxid-szintázokhoz (NOS) hasonló funkciójú enzimeket, ezek a kloroplasztisban és peroxiszómában található fehérjék nem mutatnak aminosav szekvenciahomológiát az állati enzimekkel. Sajátos viszont a citoplazmatikus nitrát redukáz (NR) szerepe a növényi NO szintézisében. Ugyanakkor a sejt falban is lokalizálódik több enzimátikus (pl. poliamin oxidázok, PM-kötött nitrit oxido-reduktáz) és nem enzimátikus folyamat (pl. nitrit savas közegben NO-dá történő konvertálása), ami NO akkumulációt okoz. Az NO magas koncentrációban képes reagálni mind a szuperoxid gyökionnal, mind a H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>-dal, amelynek során peroxinitrit keletkezik. Erőteljes ROF akkumuláció mellett fokozódik a fehérjék specifikus tirozinjainak peroxinitrit által kiváltott nitrációja, illetve a nitrozoglutation (GSNO) által közvetített S-nitroziláció, ami a nitrozatív stressz tünetegyüttese (Groß és mtsai, 2013: 419).

A reaktív oxigén- és nitrogénformák szerepet játszanak a növények egyedfejlődési programjában, így szabályozzák a sejtsztódást, megnyúlást, szöveti differenciációt, a szervek regenerációját, a virágzás indukcióját, a sejtszinten manifesztálódó programozott sejthalált (PCD) illetve a szervek öregedését (Kocsy és mtsai, 2013: 80).

Ugyancsak fontos szerepe van a reaktív oxigén- és nitrogénformáknak a különböző hormonok és stresszfaktorok által indukált jelátviteli folyamatokban, ahol magas hormonkoncentráció vagy erőteljes stresszhatás mellett nem specifikus jelátviteli közvetítőként jelátviteli utakat szabályoznak (Kocsy és mtsai, 2013: 86).

#### *A reaktív oxigén- és nitrogénformákkal kapcsolatos kutatások megindulása az SZTE Növényélettani/Növénybiológiai Tanszékén*

A Növénybiológiai Tanszék a növényi stresszfiziológia területén végez magas színvonalú kutatómunkát, amelynek során munkatársai elsősorban a só-, a szárazságstressz és a nehézfémek hatására történő változásokat vizsgálják molekuláris biológiai, élettani és morfológiai szinten valamint a növényi válaszreakciók holisztikus, funkcionális genomikai megközelítésével.

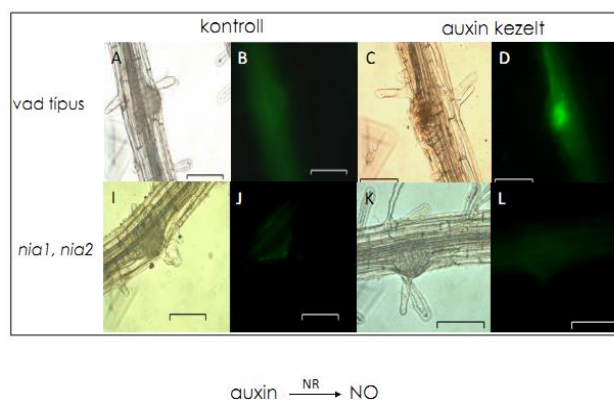


1. ábra: Erdei László professzor, az SZTE Növényélettani Növénybiológiai Tanszékének vezetője 1995-2010. között.

Erdi László egyetemi tanár (1989-től akadémiai doktor, jelenleg professzor emeritus) a növények anyagtranszportjával, a szélsőséges körülmények között bekövetkező molekuláris válaszreakciókkal, a stressz akklimatizáció jelenségének a kutatásával foglalkozott. Ennek kapcsán került érdeklődésének középpontjába az abiotikus stresszhatások (így a szárazság, a sóstressz és a nehézfém stressz) által indukált oxidatív válaszreakciók vizsgálata. 2005-től kezdődően a nehézfémek által indukált nitrogén-monoxid

szerepével foglalkozott, így munkacsoportjában elsősorban a nitrogén-monoxid gyökérmorfológiára gyakorolt hatásait vizsgálják (Kolbert és mtsai, 2008; Lehotai és mtsai, 2012).

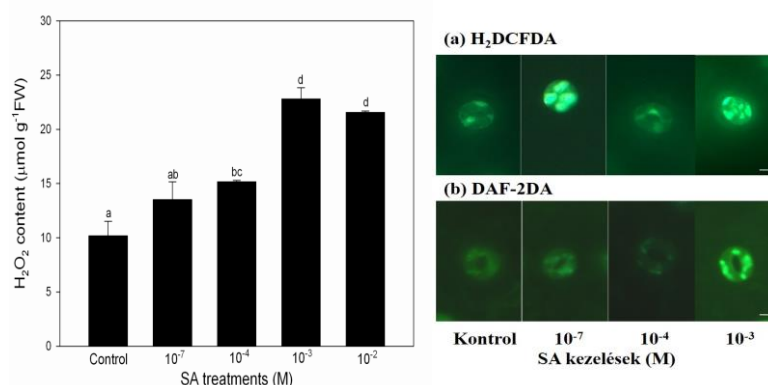
A NR enzim aktivitása szükséges az auxin által indukált NO képzéséhez a gyökérben



2. ábra: Nitrogén monoxid szerepe lúdfü oldalgökér képződésének indukciójában vad típusú (A; B; C; D) és nitrát reduktáz kettős mutáns (*nia1; nia2*) (I; J; K; L) növényekben. A vad típusú növényekben az auxin kezelés hatására oldalgökerek differenciációja kezdődik, amelyet a nitrogén-monoxid akkumulációja közvetít (Fig. 2; D). A nitrát-reduktáz növényekben fontos szerepet játszik az NO szintézisében. A nitrát-reduktáz mindkét izoenzimében mutációt hordozó *nia1; nia2* kettős mutánsokban az auxin NO- és oldalgökér indukáló hatása elmarad. Az NO kimutatása 4-amino-5-methylamino-2',7'-difluorfluoreszcein diacetát (DAF-FM DA) (Sigma-Aldrich, St. Louis, MO) fluoreszcens festék használatával történt (Kolbert és mtsai, 2008).

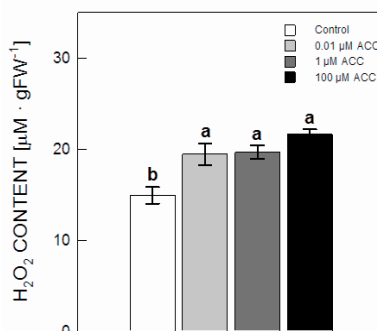
Erdei professzor munkáját Kolbert Zsuzsanna adjunktus és Feigl Gábor tanársegéd folytatja (Kolbert, 2016). Kutatásaik középpontjában a nitrozatív stressz által indukált tirozin-nitráció vizsgálata áll. A nehézfém stressz által kiváltott morfológiai válaszok vizsgálatához Szöllösi Réka adjunktus is kapcsolódott.

A tanszék másik fontos szakterülete, a növényi hormonok és növekedésszabályzó anyagok, így az auxinok, az abszcizinsav, az etilén, a szalicilsav, a poliaminok és az általuk indukált ROS és nitrogén-monoxid stressz akklimatizációban betöltött szerepének vizsgálata, amely témakörrel Tari Irma habilitált egyetemi docens foglalkozott.



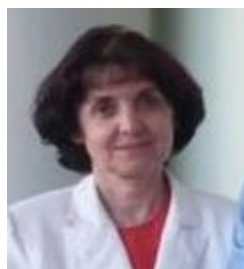
3. ábra: Szalicilsav (SA) koncentrációsorozat (Kontroll, 10<sup>-7</sup>-10<sup>-2</sup> M SA) hatása paradicsom növények levélszövetének hidrogén-peroxid akkumulációjára (bal oldali grafikon) és az ugyanezen növényekből készült alsó epidermisz nyúzatok sztóma zárósejtjeinek ROS (jobb oldali felső ábrarész) és NO produkciójára (alsó ábrarész). A ROS kimutatása 2'-7'-dikloro-dihydrofluoreszcein diacetát (H<sub>2</sub>DC-FDA), az NO kimutatása 4-amino-5-metilamino-2',7'-difluorfluoreszcein diacetát (DAF-FM DA) (Sigma-Aldrich, St. Louis, MO) fluoreszcens festékek használatával történt (Poór és mtsai, 2012).

A növényi hormonok hatásmechanizmusának tanulmányozása az utóbbi időszakban a stresszhatásokra indukálódó programozott sejthalál mechanizmusának, az oxidatív stressznek, a proteolízisnek és a mitokondriális folyamatoknak a vizsgálatával bővült, amely kutatásokban Poór Péter és Szepesi Ágnes adjunktusok valamint Kovács Judit, Borbély Péter és Takács Zoltán doktoranduszok is meghatározó szerepet játszottak (Kovács és mtsai, 2017; Takács és mtsai, 2016.; Takács és mtsai, 2017).



4. ábra: Az etilén prekursor, 1-aminociklopropán-1-karbonsav (ACC) koncentráció sorozat által indukált stressz etilén hatására akkumulálódó H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> paradicsom levelekben (Borbély és mtsai, 2017, közöletlen eredmények, Velikova és mtsai (2000) módszerének felhasználásával).

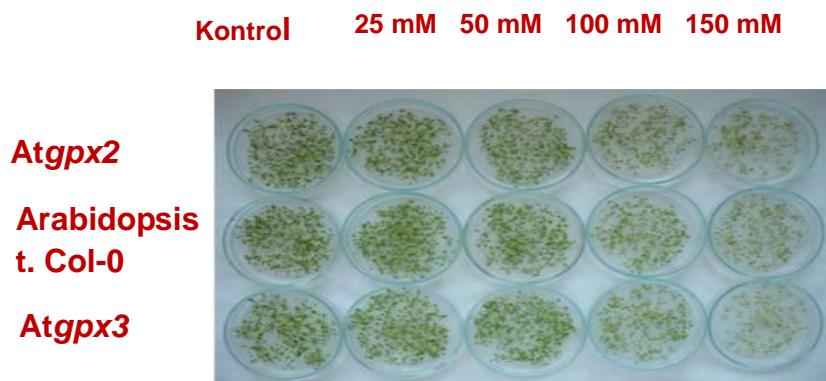
Az abiotikus stresszhez történő akklimatizációt, elsősorban az ozmotikus és szárazságstressz valamint a magas sókoncentrációk által kiváltott sóstressz hatását Csiszár Jolán docens és Gallé Ágnes adjunktus tanulmányozza molekuláris biológiai módszerekkel.



5. ábra: Tari Irma habilitált egyetemi docens (balra) és Csiszár Jolán egyetemi docens (jobbra), a reaktív oxigén- és nitrogénformák kutatásával kapcsolatosan nagyszámú, magas impakt faktorú közleménnyel rendelkeznek az SZTE Növénybiológiai Tanszékén

Munkájuk során elsősorban a glutation-transzferázok (Csiszár és mtsai, 2014; Horváth és mtsai, 2015a and b) és a glutation-peroxidázok (Bela és mtsai, 2015) sóstressz akklimatizációban betöltött szerepének tisztázására és a sejtek redoxállapotának vizsgálatára koncentrálnak lúdfű és paradicsom növényekben.





6. ábra: 25-150 mM NaCl-dal kiváltott sóstressz hatása a glutation-peroxidáz izoenzimekben mutációt hordozó, *Atgpx2* és *Atgpx3* mutáns lúdfű (*Arabidopsis thaliana* Col-0 ökotípus) növények valamint a kontroll növekedésére (Bela és mtsai, közöletlen eredmények).

Az 1996-os év óta Tanszékünkön a szabadgyök-kutatás területén 17 db doktori disszertáció, több, mint 100 BSc és MSc szakdolgozat illetve diplomamunka, tucatnyi OTDK első helyezés, valamint nagyszámú, magas impakt faktorú lapban megjelent cikk és könyvfejezet készült (Csizsár és mtsai, 2017; Poór és mtsai, 2016; Szöllősi, 2014).

2015. júliusában a Növénybiológiai Tanszék vezetését Fehér Attila professzor vette át. Ezzel a tanszéken egy új, molekuláris sejtbioológiai kutatási irány honosodott meg. Laboratóriumában azokat a sejt szintű jelátviteli folyamatokat vizsgálják molekuláris sejtbioológiai valamint biokémiai módszerekkel, amelyek megalapozzák a növények egyedfejlődésének nagyfokú rugalmasságát. Vizsgálják a ROP-GTP-ázokhoz kapcsolt jelátviteli hálózatokat, a sejt polaritás kialakításában szerepet játszó mechanizmusokat, valamint a kromatin-mediált génszabályozás szerepét a növényi sejtek totipotenssé válásában. Ezekben a folyamatokban a reaktív oxigén- és nitrogénformáknak nagy jelentőségük van, így reményeink szerint ez a tudományterület komoly fejlődés előtt áll tanszékünkön.



7. ábra: A Szegedi Tudományegyetem Növénybiológiai Tanszékének munkatársai, 2016 augusztusában.

**BIBLIOGRÁFIA**

- BELA, K. HORVÁTH, E. GALLÉ, Á. SZABADOS, L. TARI, I. CSISZÁR, J.: *Plant Glutathione peroxidases: emerging role of the antioxidant enzymes in plant development and stress responses*. Journal of Plant Physiology, 176 (2015): 192-201. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2014.12.014>
- CSISZÁR, J. HORVÁTH, E. VÁRY, ZS. GALLÉ, Á. BELA, K. BRUNNER, SZ. TARI, I.: *Glutathione transferase supergene family in tomato: salt stress-regulated expression of representative genes from distinct GST classes in plants primed with salicylic acid*. Plant Physiology and Biochemistry 78 (2014): 15-26. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2014.02.010>
- CSISZÁR, J. HORVÁTH, E. BELA, K. GALLÉ, Á.: Glutathione-related enzyme systems: glutathione reductase (GR), glutathione transferases (GSTs) and glutathione peroxidases (GPXs). In Gupta, Dharmendra Kumar, Palma, José M., Corpas, Francisco J. (Eds.) Redox State as a Central Regulator of Plant-Cell Stress Responses 2016, 137-158. Springer International Publishing. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-44081-1\\_7](https://doi.org/10.1007/978-3-319-44081-1_7)
- ERDEI, L.: *Növénytantól a növénybiológiáig: 150 év története*. szerk. Dux László: Szegedi Tudományegyetem Tudástár, Élő természettudományok. Szegedi Egyetemi Kiadó, Generál Nyomda Kft., Szeged, 2014., 9-24. ISBN 978-963-306-349-1
- GROß, F. DURNER, J. GAUPELS, F.: *Nitric oxide, antioxidants and prooxidants in plant defence responses*. Frontiers in Plant Science, 4 (2013): 419. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00419>
- HORVÁTH, E. BRUNNER, S. BELA, K. PAPDI, C. SZABADOS, L. TARI, I. CSISZÁR, J.: *Exogenous salicylic acid-triggered changes in the glutathione transferases and peroxidases are key factors in the successful salt stress acclimation of Arabidopsis thaliana*. Functional Plant Biology, 42 (2015a): 1129-1140. <https://doi.org/10.1071/FP15119>
- HORVÁTH, E. CSISZÁR, J. GALLÉ, Á. - POÓR, P. SZEPESI, Á. TARI, I.: *Hardening with salicylic acid induces concentration-dependent changes in abscisic acid biosynthesis of tomato under salt stress*. Journal of Plant Physiology, 183 (2015): 54-63. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2015.05.010>
- Kilencven éves a szegedi természettudományi képzés*, szerk. CSÁKÁNY Béla, CSENDES Tibor, FARKAS Gyula, GYÉMÁNT Iván, HANNUS István, PÁL-MOLNÁR Elemér, SZABÓ Péter Gábor, TÓTH Imre, Szeged, Gyomai Kner Nyomda Zrt. 2011 (A Kar történetének rövid összefoglalása, Biológia 7-46).
- KOCSY, G. TARI, I. - VANKOVÁ, R. ZECHMANN, B. - GULYÁS, Z. POÓR, P. GALIBA, G.: *Redox control of plant growth and development*. Plant Science, 211 (2013): 77-91. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2013.07.004>
- KOLBERT, Z. BARTHA, B. ERDEI, L.: *Exogenous auxin-induced NO synthesis is nitrate reductase-associated in Arabidopsis thaliana root primordia*. Journal of Plant Physiology, 165 (2008): 967-975. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2007.07.019>
- KOLBERT, Z.: *Implication of nitric oxide (NO) in excess element-induced morphogenic responses of the root system*. Plant Physiology and Biochemistry, 101 (2016): 149-161. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2016.02.003>
- KOVÁCS, J. POÓR, P. KASCHANI, F. CHANDRASEKAR, B. - HONG, T.N. MISAS-VILLAMIL, J.C., - XIN, B.T. - KAISER, M. - OVERKLEEF, H.S. - TARI, I. - VAN DER HOORN, R.A.: *Proteasome activity profiling uncovers alteration of catalytic  $\beta 2$  and  $\beta 5$  subunits of the stress-induced proteasome during salinity stress in tomato roots*. Frontiers in Plant Science 8. (2017) <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00107>
- LEHOTAI, N. KOLBERT, ZS. PETŐ, A. FEIGL, G. ÖRDÖG, A., KUMAR, D. TARI, I. ERDEI, L.: *Selenite-induced hormonal and signalling mechanisms during root growth of Arabidopsis thaliana*. Journal of Experimental Botany 63 (2012): 5677-5687. <https://doi.org/10.1093/jxb/ers222>

POÓR, P. TARI, I.: *Regulation of stomatal movement and photosynthetic activity in guard cells of tomato abaxial epidermal peels by salicylic acid*. Functional Plant Biology 39 (2012): 1028-1032. <https://doi.org/10.1071/FP12187>

POÓR, P. LASKAY, G. TARI, I.: Role of nitric oxide in salt stress-induced programmed cell death and defense mechanisms. In: Khan, M.N., Mobin, M., Mohammad, F., Corpas, F.J. (Eds.) Nitric Oxide Action in Abiotic Stress Responses in Plants. 2015, 193-219. Springer International Publishing. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-17804-2\\_13](https://doi.org/10.1007/978-3-319-17804-2_13)

SZÖLLŐSI, R.: Superoxide dismutase (SOD) and abiotic stress tolerance in plants: An overview. In Parvaiz Ahmad ed. Oxidative Damage to Plants, Academic Press 2014, 89-129. DOI: <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-799963-0.00003-4>

TAKÁCS, Z. POÓR, P. TARI, I.: *Comparison of polyamine metabolism in tomato plants exposed to different concentrations of salicylic acid under light or dark condition*. Plant Physiology and Biochemistry, 108 (2016): 266-278. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2016.07.020>

TAKÁCS, Z. POÓR, P. SZEPESI, Á. TARI, I.: *In vivo inhibition of polyamine oxidase by a spermine analogue, MDL-72527, in tomato exposed to sublethal and lethal salt stress*. Functional Plant Biology, 44 (2017): 480-492. <https://doi.org/10.1071/FP16280>

VELIKOVA, V. YORDANOV, I. EDREVA, A.: *Oxidative stress and some antioxidant systems in acid rain-treated bean plants: protective role of exogenous polyamines*. Plant Science, 151 (2000): 59-66. [https://doi.org/10.1016/S0168-9452\(99\)00197-1](https://doi.org/10.1016/S0168-9452(99)00197-1)