

A növényi stresszel kapcsolatos felfogásunk változásai

SZIGETI Zoltán

ELTE Biológiai Intézet, Növényélettani és Molekuláris Növénybiológiai Tanszék;
1117 Budapest, Pázmány Péter sétány 1/c.; szigzol@gmail.com

Elfogadva: 2018. szeptember 30.

Kulcsszavak: adaptáció, akklimatizáció, elkerülés, növényi stressz, stressz-szindróma, tűrés.

Összefoglalás: E tudományterületi áttekintés célja az, hogy a növényi stressz értelmezésének az elmúlt évtizedekben bekövetkezett változásainak, fejlődésének legfontosabb mozzanatait összefoglalja. Ezt az időszakot is végigkíséri az a kettősség, ami a stressz mivoltának általános értelmezésében régóta fennáll. Selye János és követői a stressz alatt a szervezet állapotának, fiziológiájának a környezet extrém hatótényezőinek, a stresszoroknak a hatására bekövetkező megváltozást értik. A másik értelmezés Jacob Levitt munkásságán alapul, aki a fizikának a szilárd testekre kidolgozott stresszfogalmát az élőlényekre alkalmazva azt vallja, hogy a stressz maga a szervezet számára potenciálisan előnytelen, kedvezőtlen környezeti tényező, míg a szervezet állapota a *strain* fogalmával írható le. A dolgozatban a növényi stresszel kapcsolatos különböző értelmezéseket, véleményeket tárgyalom, és megkísérlem a legfontosabb fogalmaknak – mint adaptáció, akklimatizáció, tolerancia, elkerülés, stressz-szindróma, fenotípusos plaszticitás – lehetséges magyarázatát adni és összefüggéseit megmutatni.

Bevezetés

A növényi stresszről sem lehet szólni az általános stresszelméletet kidolgozó Selye János magyar orvos, kutató nevének és munkásságának említése nélkül. Selye Bécsben született, Komáromban volt iskolás, majd Párizsban és Rómában folytatta tanulmányait, orvosi doktorátusát Prágában szerezte. Hosszú és alapos kutatómunkával Kanadában dolgozta ki elméletét. Felismerte, hogy sejtjeink és szerveink különbözőféle alkalmazkodási reakciói mennyire hasonlóak, tekintet nélkül az „agresszor” sajátságaira. Ez a felismerés vezetett az általános adaptációs szindróma fogalmának kialakításához, mely szerint „az általános alkalmazkodási tünetegyüttes egy fiziológiai mechanizmus, ami a károsodás mint olyan ellen védekezik”. Elméletének alapját 29 évesen a *Nature*-ben alig egy oldalas publikációban közölte (SELYE 1936). Jóllehet megállapításait, következtetéseit elsősorban magasabb rendű állatokra, illetve az emberre vonatkoztatta, később azonban már ő is leírta, hogy nem szabad megfélemleni arról, hogy stresszreakciók alacsonyabb rendű, idegrendszerrel nem rendelkező állatokban is léteznek, sőt növényekben is megfigyelhetők (SELYE 1976). A növényi stressz konkrét tünetei nyilvánvalóan eltérnek az emberitől, még ha a mögöttük lévő biokémiai folyamatok sokban hasonlítanak is.

Ma már nem kérdés, hogy miért kell foglalkozni a növényi stresszel, bár ezt 1995-ben még kellett magyarázni az USA akkori elnökének, amikor szokásos évértékelő beszédében a költségvetésben szereplő, a növényi stressz kutatására fordítandó 1 millió dollárról szólva, azt szükségtelen kiadásnak, kidobott pénznek nevezte. Az USA növényi stressz kutatói rávilágítottak, hogy a növényekre ható extrém körülmények, mint a fagy, a szárazság, a szalinitás, a toxikus nehézfémek stb., melyek elől a növények helyhez kötöttségük révén nem tudnak elmenekülni, stresszállapotot idéznek elő, erősen korlátozzák növekedésüket, szaporodásukat, és csökkentik a termés hozamot. Ezért feltétlenül szükséges a növények ellenálló képességének megismerése és javítása a mezőgazdasági növények termésének fokozása szempontjából is (LICHTENTHALER 1996, SZIGETI 2013a). A növényeket érő hatások lehetnek abiotikusak vagy biotikusak, eredhetnek a természeti környezetből, és lehetnek antropogének is. Jelen tanulmányban ezt csak megemlítem, mivel a témakör részletes kifejtése már tankönyvekben is szerepel (SZIGETI 1999, 2013b).

A környezeti tényezők szélsőségei a kultúrnövényekben is évről évre rendkívül nagy károkat okoznak. Az abiotikus stresszorok – mint pl. az időjárás, a klíma szélsőségei, a talaj tápelem-hiányos mivolta – a maximális termés hozamhoz képest a kukorica esetében több mint 60%-os, búzában több mint 80%-os kiesést is okozhatnak, s más termesztett növények termésveszteségének is elsődleges okozói. De a biotikus stresszorok – mint pl. a kórokozók, rovarok, gyomok – hatása is jelentős, ami egyes esetekben elérheti a 30–40%-ot is (WANG et al. 2003).

A növényi stresszel azonban nemcsak a termesztett növényeket érő hatások miatt kell foglalkozni, hanem a természetes növénytakaró szempontjából is. Ugyanis a növény populációkra ható környezeti tényezők, evolúciós időtávot áttekintve, szelekciós tényezőként hathatnak a természetes társulásokra. Jelentős szerepük van a populációk adott körülményekhez való adaptációjában, genetikai változásokon alapuló alkalmazkodásában.

Ha a természetes növénytakaró élőhelyi körülményeit nézzük, láthatjuk, hogy vannak olyan nagy régiók, mint a száraz területek, a sós talajú élőhelyek, a sarkokhoz közeli hideg vidékek, a magashegységek, ahol a növények számára általában kedvező feltételek csak rövid időn át, vagy egyáltalán nem állnak fenn, és az ott előforduló növényeknek ilyen körülmények közt kell létüket, fajukat fenntartani. Számos olyan növényfaj van, amelyik épp ilyen feltételek között érzi jól magát, mert az evolúció során ehhez alkalmazkodott, és ezt stressz kialakulása nélkül viseli el. Azok a növények viszont, melyek nem tudtak alkalmazkodni, stresszállapotba kerülnek, míg ki nem szelektálódnak az adott területről. A trópusi óceánok hatalmas területei tápanyagban szegények, a mélyebb rétegekben hiányzik, vagy csak alig áll rendelkezésre az autotróf növények számára nélkülözhetetlen fény, mégis van növényi élet ott is, speciálisan alkalmazkodott fajok formájában. A szárazföldi területek egy részét az ember olyan mértékben átalakította,

hogy az ott természetesen előforduló növények nagy része számára kedvezőtlené váltak az életkörülmények, s ez az adott terület fajösszetételét jelentősen megváltoztatta. De ott is, ahol még nem általánosan rosszak a létfeltételek, időlegesen kialakulhatnak olyan helyzetek, amelyek a vegetáció számára optimális feltételektől számottevően eltérnek, és annak súlyos károsodását is kiválthatják. A más-más tájakon, eltérő klimatikus viszonyok között élő növények környezettel szembeni igényei is rendkívül különbözőek lehetnek, éppen azért, mert azokat az evolúció során kialakult adaptációjuk, adaptáltsági szintjük határozza meg. Északi vidékeken pl. a növények fotoszintézisének és légzésének sokkal alacsonyabb a hőmérsékleti optimuma, mint a mérsékelt vagy éppen trópusi zónában élőké. Ezért e területek növényei a hidegebb klímához történt adaptációjuk miatt a magasabb hőmérsékleten lennének stresszállapotban.

A köznyelvben a stresszt legtöbbször humán vonatkozásban a fokozott megterhelésre magára és/vagy az emberben annak következtében fellépő állapotváltozásra használják. A humán stresszel kapcsolatos általános felfogás elsősorban a pszichológiai és emocionális folyamatok zavarait hangsúlyozza, melyek a fizikai közérzetre is kihatnak. Egy ilyen koncepció azonban a növényekre közvetlenül nyilvánvalóan nem alkalmazható, ezért egy növény-specifikus értelmezés szükséges. A növényi stresszről a napjainkban is zajló diskurzus (lásd pl. KRANNER et al. 2010, BLUM 2016, JANSEN és POTTERS 2017) is azt jelzi, hogy máig sincs egy olyan, általánosan elfogadott, egyértelmű stresszértelmezés, ami alkalmazható lenne a stresszorok és a növények közti kapcsolatra. Aki a növényi stressz kutatásával foglalkozik, gyakran szembesül azzal a helyzettel, hogy szinte minden kutatónak saját stresszfelfogása van, ami nem könnyíti az eredmények egyértelmű értékelését.

A következőkben a növényi stresszkutatásban jelenleg zajló vitákat, véleménykülönbségeket kísérel meg áttekinteni és vázolni az egyes nézetek legjellemzőbb vonásait, és támpontot adni a fő fogalmak megértéséhez.

Vélemények a növényi stresszről

Szó szerint véve a stressz különböző nyelveken nyomást, feszültséget, kényszert jelent. A stressz fogalma a kísérleti fizikából ered, amely szerint egy test stressz alatt van, ha egy külső (általában mechanikai) erő hat rá. Mértéke a felületegységre ható erő. A stressz hatására a fizikai objektum hossza, térfogata, alakja megváltozik, azaz a feszültség, túlfeszítettség (*strain*) állapotába kerül.

Mit értünk a biológiában a stressz alatt? A biológiai stressz fogalmának a szakirodalomban két meglehetősen eltérő értelmezése van. Az egyik szerint a stressz a szervezet túlterhelt, túlteröltetett állapota, a szervezet aspecifikus reakciója mindenfajta megterheléssel szemben, míg a szervezet állapotának megváltozását okozó extrém környezeti tényezőket stresszornak, stressztényezőnek nevezi (SELYE 1973).

A másik, ugyancsak széles körben használt értelmezés LEVITT (1980) megállapítására épül, mely szerint a stressz a szervezet számára potenciálisan előnytelen, kedvezőtlen környezeti tényező, míg bármely, a stressz által a szervezetben kiváltott fizikai vagy kémiai változásra, következményre – a fizikával analóg módon – a *strain* kifejezést alkalmazza (LEVITT 1980). A *strain* a stressz következtében kialakuló, annak mértékével arányos változás, ami még nem feltétlenül eredményezi a növekedés vagy a szaporodás szignifikáns csökkenését (LEVITT 1982). Lehet reverzibilis (elasztikus), vagy irreverzibilis (plasztikus), vagy vezethet töréshez. Élő szervezetekben a gyenge stressz hatására bekövetkező elasztikus *strain* egy reverzibilis újraigazítás, ami optimalizálja az anyagcserét a megváltozott körülmények közt. Ha a hatás lényegesen erősebb, akkor elkerülhetetlenül irreverzibilis változás, plasztikus deformáció következik be, ami a legsúlyosabb formájában a sejt és a szervezet pusztulását is okozhatja (LEVITT 1982).

Az, hogy a stressz szót egyes szerzők a ható tényezőre, míg mások a hatás eredményére használják nem kis konfúziót okoz az eredmények értelmezésekor. Az ebből fakadó félreértések csak a stressz és a stresszor megkülönböztetésével és egyértelmű használatával kerülhetők el (SELYE 1973).

Larcher osztrák ökofiziológus egyik régebbi definíciója szerint a stressz a fiziológia változása, amikor a növény nagyon kedvezőtlen körülmények közt van, melyek azonban nem veszélyeztetik az életét, de vészreakciót indítanak be (LARCHER 1980). Későbbi munkáiban stresszként lényegében – a később tárgyalandó – stressz-szindrómát írta le, mely szerint a stressz egy olyan terheléses állapot, amelyben a növényvel szembeni fokozott igénybevétel a funkciók kezdeti destabilizációját követően egy normalizálódáson át az ellenállóság fokozódásához vezet, majd a tűréshatár túllépésekor tartós károsodást vagy akár pusztulást is okoz (LARCHER 1987, 2003). Mindebből egyértelműen kitűnik az, hogy a stressz a növényi szervezetnek a környezeti tényezők hatására bekövetkező állapotváltozása, és itt már a stresszállapotnak az életre veszélyes mivolta is felmerül.

A fizikai stresszfogalomból indul ki az a megfogalmazás, mely szerint stressz minden olyan tényező, ami a növény növekedését és szaporodását a genomban megszabott lehetséges maximális érték alá szorítja (OSMOND et al. 1987). Ebből a definícióból – eltekintve attól, hogy a környezeti tényezőt tekintik stressznek – a genomban meghatározott potenciálhoz viszonyítás a figyelemreméltó vonás, ami azt is jelenti, hogy a növény az optimálistól eltérő feltételek mellett nem képes a genom által biztosított maximális potenciált realizálni, vagyis szuboptimális körülmények közt csak csökkent funkciókra képes. A funkciócsökkenés az optimálistól eltérő feltételek közt kétségtelen, de ez az értelmezés azt jelentené, hogy ilyenkor a növény szinte állandóan stresszhatás alatt áll, és minden normális élet-tani szabályozás stresszválasznak tekintendő (KÖRNER 2012).

LICHTENTHALER (1996, 1998) szerint a stressz a növény állapota külső kényszer hatása alatt (ami lehet bármilyen kedvezőtlen körülmény vagy a növényre ható anyag), míg a *strain* a növény válasza erre a hatásra, egészen addig, amíg károsodás nem következik be. A szerző növények esetében a *strain* szó helyett inkább a stresszválasz kifejezést használja. A növény akár hosszan tartó stresszválasz körülményei közepette is képes növekedni, fejlődni. Azonban, ha a külső hatás olyan erős, amit a növény már nem tud kivédeni, akkor károsodás, sőt pusztulás is bekövetkezik, mint azt már más szerzők is felvetették.

Vezető növény-biokémiai, élettani kézikönyvek, tankönyvek is foglalkoznak a növényi stresszel, és ezekben is találkozunk a fizikai stresszel analóg értelmezéssel (BRAY et al. 2000). Az egyik legismertebb amerikai növényélettan tankönyvben azt olvashatjuk, hogy a stressz a növényre gyakorolt külső, biotikus vagy abiotikus eredetű előnytelen hatás, mint pl. a fertőzés, a hőség, a vízhiány és az anoxia. A stresszt legtöbb esetben a túlélés jellemzőivel, illetve a termés, a gyarapodás (biomassza akkumuláció), vagy a primer asszimilációs folyamatok mérésével jellemzik (TAIZ és ZEIGER 2006, 2010). Újabb kiadású könyvükben e szerzők a stresszt azon környezeti hatásokkal azonosítják, melyek megakadályozzák az ideális növekedési feltételek közti genetikai potenciál, a maximális növekedési és szaporodási potenciál elérését (TAIZ et al. 2015). Itt is szerepel a genetikai potenciál általi meghatározottság, bár elgondolkodtató, hogy miként lehet ideális növekedési feltételekről szólni, ha valami akadályozza a maximális növekedés, szaporodás elérését.

A selyei felfogással rokon az a definíció, mely szerint stressz az az állapot, amikor a növény fokozott igénybevétele, terhelése a funkciókat kezdetben destabilizálja, ami aztán vagy normalizálódik és egy jobb tűrőképességet eredményez, vagy permanens károsodáshoz és pusztuláshoz vezet (GASPAR et al. 2002). Lényegében ez is a stressz-szindróma leírása. Más szerzők is azon a véleményen vannak, hogy az élettani változásokért felelős, az azokat kiváltó környezeti tényezőt külső kényszernek, stresszfaktornak vagy stresszornak tekintik, míg a stresszornak való kitétség fiziológiai eredménye a stresszállapot, vagy röviden csak stressz (LECLERC 2003).

A stresszt a termodinamikai állapotváltozás szempontjából is lehet vizsgálni és jellemezni, s eszerint azon körülményeket értik alatta, amelyek az egyensúly megváltoztatására képesek (STRASSER 1988). A *strain*-t pedig az a stressz által kiváltott fizikai és/vagy kémiai változásokkal azonosítják, melyek kimozdítják a biológiai rendszert termodinamikailag optimális állapotából, azaz a környezetével alkotott teljes harmóniából. Ez a termodinamikai állapotváltozás értelmezés arra koncentrál, hogy a stresszorok hogyan okoznak szuboptimalitást, azaz a fiziológiai állapot és a környezet közti összhang megbomlását, a homeosztázis felborulását. Eszerint a stressz egy ideiglenes, nem optimális állapot, mielőtt a növény eléri az új termodinamikai egyensúlyt, vagy elpusztul (TSIMILLI-MICHAEL et al. 1996). Más

megfogalmazásban, de azonos értelemben, a stressz az egyensúly megváltoztatására irányuló faktorok által kiváltott állapot (NILSEN és ORCUTT 1996).

Úgy vélem, s egyetemi előadásaimban ekképp is hangsúlyozom, hogy a stressz a növény élettani állapotát jellemzi, tehát nem a hatótényező maga. Ez utóbbit a selyei értelmezés szerint stresszor néven nevezem.

A növényi stressz alatt azt értem, hogy *a stressz az a fiziológiai állapot, amelyben a növények növekedése, fejlődése és szaporodása az optimális alkalmazkodás tartományán kívül, a fokozott környezeti terhelés miatt a genomban meghatározott lehetőségek alatt marad.* A meghatározás három elemét kell kiemelnünk. Az egyik, hogy a stressz egy élettani állapot, amelybe a növény a stresszor hatására kerül. A másik, hogy az élettani funkciók a genomban meghatározott lehetséges értékek alatt maradnak. Új vonás a stressz kialakulását kiváltó környezeti tényezőknek az optimális alkalmazkodás tartományán kívüli mértékének említése. Ennek a meghatározásba való beépítése az alábbi megfontolások miatt lényeges.

Az optimális alkalmazkodás határai

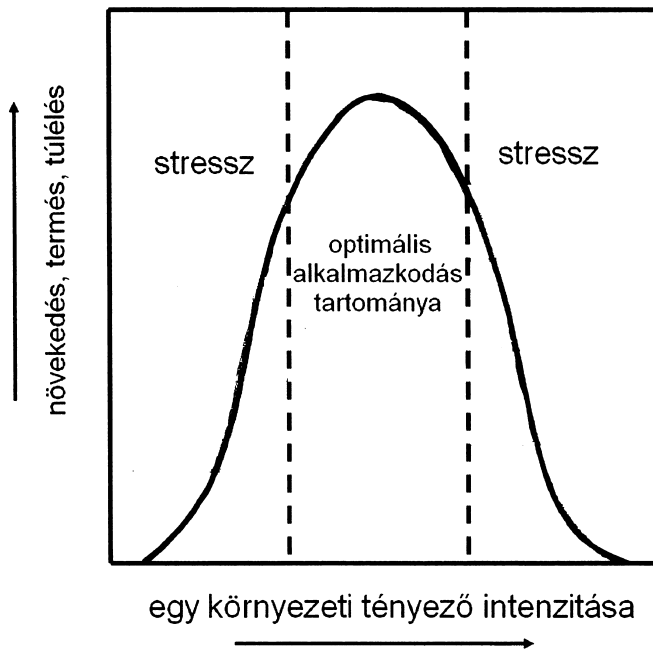
Az a kérdés, hogy a növény számára optimális növekedési feltételeknek a maximális növekedési rátát biztosító tartományán kívül feltétlenül stresszhatás éri-e a növényt vagy sem, a mai napig is élénk vita tárgya. Egyes vélemények szerint, annak ellenére, hogy a növekedéshez, fejlődéshez szükséges optimális feltételek nem adóttak, a növényt mégsem érheti stressz, mert az élettani alkalmazkodás a kevésbé kedvező, változó környezeti feltételek közepette is képes biztosítani a normális funkciókat (KÖRNER 2003, 2012). A növények számára az élettanilag optimális feltételektől való eltérés normális jelenség. A stressz fogalmát ezért célszerű csak az extrém helyzetekre fenntartani, korlátozni. Ez viszont felveti azt a kérdést, hogy milyen tartományon belül tekinthető optimálisnak, és mikor extrémnek egy adott környezeti tényező (1. ábra). A meleg, száraz körülményekhez alkalmazkodott növény számára nem jelent stresszhatást, pl. az erős, tartós szárazság és a nagy meleg sem, bár életfunkciói csökkennek, ami viszont más, az adott környezethez nem alkalmazkodott növényt már stresszorként ér (KÖRNER 2003). Más vélemények szerint viszont az optimális körülményektől eltérő környezeti tényezők stresszorként hatnak. Ha pl. kevés vagy sok a fény, kevés vagy több a víz, vagy amikor ásványi tápelemekből az aktuális adaptáltsági állapothoz, a fiziológiai igényhez képest kevesebb vagy éppen több van, akkor a növény stresszállapotba kerül. Mindez attól függ, hogy mit tekintünk az optimális alkalmazkodás tartományának.

Úgy vélem, hogy az optimális alkalmazkodás tartományának határát ott lehet meghúzni, amelyen belül a ható tényezők a növény élettani, morfológiai alkalmazkodása révén úgy viselhetők el, hogy anyagcseréje nincs kitéve extrém igénybevételnek, hanem kisebb ráfordítással képes azokat kompenzálni. A fény-,

a vízellátottsági vagy hőmérsékleti viszonyok napszakos vagy véletlenszerű, mérsékelt változásai alkalmazkodást igényelnek ugyan, de az ingadozások nem olyan mértékűek, hogy az optimális alkalmazkodás tartományán kívülre esnének. Ha ez nem így lenne, akkor a környezeti faktorok ilyen, mindennapos változásai folyamatos stresszállapotban tartanák a növényeket. Az egyedek életfunkciói flexibilisek és bizonyos korlátok közt rugalmasan és folyamatosan alkalmazkodni képesek a környezeti feltételekhez, bár ebben az alkalmazkodásban és a körülmények változásaiban az időtényező is lényeges.

A fenotípusos plaszticitás

Mi határozza meg, hogy egy növény milyen mértékben képes alkalmazkodni a környezetéhez? Ez a fenotípusos plaszticitás, ami nem más, mint egy genotípusnak az a képessége, hogy a környezet változásaira adott válaszként fenotípusok széles tartományát képes felmutatni (FORDYCE 2006). Ugyanez, kicsit más megfogalmazásban: A fenotípusos plaszticitás az a tulajdonság, amikor egy adott genotípu-



1. ábra. A növény funkcionális paramétereinek változása a környezeti tényezők intenzitásának függvényében.

Fig. 1. Changes of plant functional parameters depending on the environmental factors. (horizontal axis = environmental factor intensity; vertical axis = growth, yield or survival; stressz = stress; optimális alkalmazkodás tartománya = range of optimal adaptation).

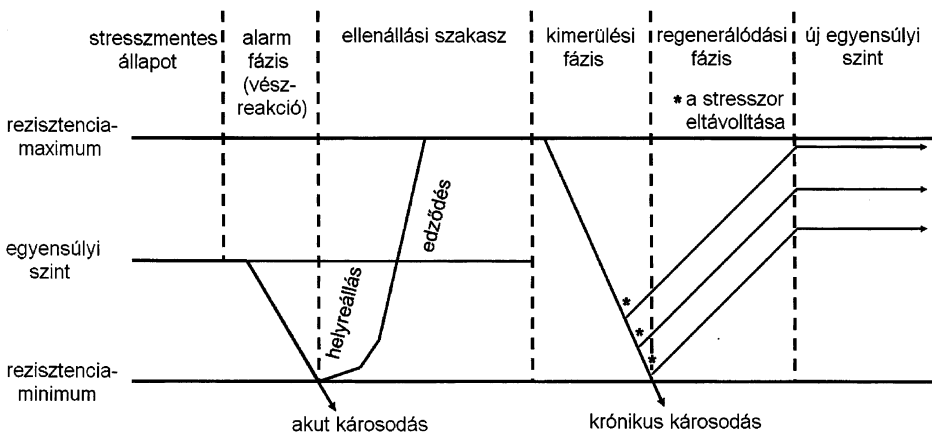
sú egyed különböző biokémiai, fiziológiai vagy morfológiai állapotok egy bizonyos tartományában képes különböző környezeti feltételekre választ adni (WHITMAN és AGRAWAL 2009). A közelmúltban egy alapos összefoglaló cikk jelent meg a jelenleg részletes elemzésével, melyben a szerző összeveti az aktív, illetve passzív plaszticitást, a fejlődési plaszticitást, illetve a fenotípusos flexibilitást is (FORSMAN 2015).

Azok a növények, amelyek a környezeti tényezők, pl. hőmérséklet, tápanyag-ellátottság, vagy éppen a rendelkezésre álló víz mennyiségének változását tág határok közt képesek elviselni, különböző adottságú termőhelyeken is jól megélnék és eredményesen versengenek azokkal a növényfajokkal, amelyek csak szűk intervallumon belül tolerálják ezeket a változásokat. A széles fenotípusos plaszticitással, nagy alkalmazkodóképességgel rendelkező fajok általában eredményesen vetélkednek bármely termőhelyért, ezért általánosan előfordulhatnak bárhol: ezek a generalisták. Azok a fajok pedig, melyek egyedei szűk fenotípusos plaszticitásúak, azaz kis alkalmazkodó képességűek, csak speciális igényeiknek megfelelő élőhelyeken képesek élni – ahol viszont ők a jobb vetélkedők –, a specialisták csoportját alkotják. Az evolúció során a növénypopulációk természeti környezetéhez történő genetikai adaptációja alakította ki földrajzi elterjedésüket is.

A stressz-szindróma

Már a fentiekben többször említettük a stressz-szindróma kifejezést, ami alatt a stresszor hatására a szervezetben lezajló folyamatok sorát magába foglaló tünetcsoportot értjük (2. ábra). Ennek első szakasza a *vészreakció*, ami a stresszor hatására bekövetkező terhelés fokozódásakor a normális működéstől való eltérésben nyilvánul meg, amikor az élettani funkciók, mint például a fotoszintetikus teljesítmény, a metabolit transzport, az ionfelvétel mérséklődik, destabilizálódik, s ezek eredőjeként a vitalitás csökken. Az anyagcsere lebontó jellegű folyamatai kerülnek fölénybe a felépítő jellegűekkel szemben. Mindez az ellenállási képesség túllépése esetén akut károsodáshoz vezet. Ha a stresszor hatása nem olyan erős, hogy pusztulást okozzon, és a növény rezisztencia-potenciálja lehetővé teszi, akkor megindul a helyreállítás, az edződés, megkezdődik a második szakasz, az *ellenállás* stádiuma, amelyben alkalmazkodási, reparációs, reaktiválódási folyamatok eredményeként a növény ismét normális életműködést mutat, ellenálló képessége fokozódik. Ilyen esetben funkciói a korábbi standard szint fölé is kerülhetnek, ami nem kis energiáráfordítást igényel. A harmadik szakasz, a *kimerülés*, az alkalmazkodó képességet meghaladó tartamú és intenzitású igénybevétel esetén következik be, ami fokozatos leromláson át krónikus károsodáshoz, majd pusztuláshoz vezet. Ha a stresszor hatása a kimerülés szakaszában megszűnik, a növény részlegesen vagy akár teljesen regenerálódik, melynek során az adott funkció beáll egy új standard szintre. Ez tekinthető a negyedik, a *regeneráció* fázisának (LICHTENTHALER 1996, 1998).

Meg szokták különböztetni az eustresszt és a distresszt, mint a ható tényező dózisától függő stressztípusokat. Az eustressz egy pozitív, alkalmazkodási válasz, amit a stresszor kis dózisa vált ki (SELYE 1964). Egy stresszor alacsony dózisa adaptív fenotípusos változást okozhat, mely fenotípus számos alkalmazkodás jellegű változást magában foglal (POTTERS et al. 2007). A stressz-szindrómát is eltérően szokták ábrázolni, attól függően, hogy erős vagy gyenge stresszor hat a szervezetre. Egy stresszornak, akár xenobiotikumnak is, alacsony dózisban ellentétes hatása van, mint magas dózisban. Ennek egyik lehetséges példaként szolgál az a megfigyelés, hogy 0,01–0,1 μM koncentrációjú toxikus nehézfémek öregedő bab növényekre erőteljes, kedvező, rejuvenilizáló hatást gyakoroltak, ami a hormonális rendszernek a citokinin-szintézis serkentését is magába foglaló vészreakciójával volt magyarázható (NYITRAI et al. 2004). A közvetlen hatás a kezelt szervtől is függött (KOVÁCS-BOGDÁN et al. 2010). A gyenge stressz tehát aktiválhatja a sejtanycserét, javíthatja a növény fiziológiai aktivitását és még tartósan hatva sem feltétlenül okoz károsodást (LICHTENTHALER 1988). Ez egy reverzibilis stressz, ami az anyagcserét egy új egyensúlyi állapotba hozza a megváltozott környezeti feltételeknek megfelelően. A distressz egy erősebb, negatív válasz, amit a stresszor in-



2. ábra. A stressz-szindróma. A stresszor hatására bekövetkező válaszreakciók egyes szakaszai (LICHTENTHALER 1996 nyomán).

Fig. 2. General concept of the phase sequences and responses induced in plants by stress exposure (the stress syndrome, based on LICHTENTHALER 1996). (stresszmentes állapot = phase without stress; alarm fázis, vészreakció = alarm phase; ellenállási szakasz = stage of resistance; kimerülési fázis = stage of exhaustion; regenerálódási fázis = stage of regeneration; rezisztencia maximum = resistance maximum; egyensúlyi szint = standard level; stresszválasz = stress response; helyreállítás = restitution; edződés = hardening; a stresszor eltávolítása = removal of the stressor; új egyensúlyi szint = new equilibrium; rezisztenciaminimum = resistance minimum; akut károsodás = acute damage; krónikus károsodás = chronic damage).

tenzivebb, tartósabb hatása, nagyobb dózisa okoz, ami védekezéssel (*coping*) vagy alkalmazkodással már nem korrigálható, szubcelluláris károsodással járhat. A stresszor hatásának megszűnte után a funkciók képesek visszaállni a korábbi szintre. Általában, ha publikációinkban a stressz kifejezést használjuk, akkor tulajdonképpen a distresszt értjük alatta, annak külön kihangsúlyozása nélkül. Az eustresszt pedig tekinthetjük egyszerűen egy fiziológiai alkalmazkodási reakciónak.

Tűrőképesség, akklimáció, adaptáció

A környezeti feltételekre adott, alkalmazkodást jelentő növényi válaszok a kiváltó környezeti hatás intenzitásától, tartamától függően is többfélék lehetnek. Órás nagyságrenden belül rövidtávú fiziológiai szabályozás révén fellépő alkalmazkodás megakadályozza, kivédi a normális működési állapottól való jelentős eltérést, ami nem tekinthető feltétlenül stresszválasznak. Ilyen pl. a levélállásnak a fény irányához és intenzitásához történő illeszkedése. Alkalmazkodást jelent az akklimáció is, ami nem más, mint a sejtállapot és a sejtfolyamatok néhány nap alatt bekövetkező reverzibilis beállítódása, melynek során a növényegyed a környezet időszakos változására közvetlenül morfológiai és/vagy fiziológiai választ ad, ami nem genetikai változáson alapul és reverzibilis (TAIZ et al. 2015). Az akklimáció fogalma nem korlátozódik csupán a klimatikus változásokhoz való illeszkedésekre, hanem általában a fenotípus minden reverzibilis hangulódására alkalmazható (KÖRNER 2012). Egy adott genotípus lehetséges akklimációs képességének tartományát a fenotípusos plaszticitás határozza meg (NILSEN és ORCUTT 1996). A modifikáció, módosulás a struktúrák hetek, hónapok alatt bekövetkező, nagyrészt irreverzibilis beállítódása. Ilyennek tartjuk pl. a levelek belső szerkezetének a fényviszonyok hatására történő megváltozását. Egy adott fénykörülmény hatására kialakult levélszerkezet a fényviszonyok későbbi megváltozása során nem változik meg, de az újonnan fejlődő levelek struktúrája már az új helyzethez alkalmazkodott állapotot fogja mutatni. A genetikai adaptáció a genotípus megváltozásával járó szabályozás, ami azokkal a genetikai változásokkal jellemezhető, melyek egy populációban sok generáción át, a folyamatos környezeti nyomás, pl. valamely fontos klímáparaméter tartós megváltozásának hatására, természetes szelekció révén rögzült (TAIZ et al. 2015). Meg kell jegyezni azonban, hogy a válaszlehetőségek mindegyikének – így a genom megváltozásával közvetlenül nem járóknak is – van genetikai háttere, hiszen maga a megfelelő válaszképesség is genetikailag meghatározott (KÖRNER 2012).

A magyar szakirodalomban az adaptáció kifejezés alatt a genetikai változáson alapuló, evolúciós alkalmazkodást értjük. Tekintettel azonban arra, hogy angolul az *adaptation* általában alkalmazkodást jelent, angol szövegben az egyértelműség érdekében az egyedi alkalmazkodástól, az akklimációtól megkülönböztetendő, célszerű a *genetic* (genetikai), vagy *evolutionary* (evolúciós) jelzőt az *adaptation* elé tenni.

Az alkalmazkodási mechanizmusok eredményeként a stresszor hatására adott növényi válasz kétféle lehet.

1. A hatás *eltűrése*, amikor a növény egy viszonylag gyenge stresszor hatása alatt képes a stressz nélküli állapothoz hasonló, magas anyagcsere-aktivitást fenntartani, súlyosabb stressz esetén pedig csökkentett aktivitással működni és biztosítani a túlélést. A tűrés úgy írható le, hogy a növény érzékeli a kedvezőtlen hatást, de anyagcsere-folyamatai révén ellensúlyozza, enyhíti azt, vagy ha a károsodás már bekövetkezett, akkor kijavítja. A toleranciáról a környezeti tényezőknek azon tartományán belül beszélhetünk, amelyen belül az egyedek életképesek maradnak. Növénybiológusok kedvenc objektumánál, az *Arabidopsis*-nál a tűrést gyakran, mint „túlélést” mérik. Ugyanakkor viszont a termesztett növényeknél, pl. a gabonaféléknél a termés hozam vagy a produktivitás változásával jellemzik, mert ezek gazdasági okból fontosabbak, mint a „túlélés” (DOLFERUS 2014). A tűrés az egyedi alkalmazkodóképesség, az akklimáció, akklimatizáció mértékének az eredménye. A növények túlnyomó többsége – helyhez kötöttsége révén – mozgással, elvándorlással nem tud kitérni, mint az állatok, ezért esetükben a tűrés a gyakoribb stresszválasz. Néha megkülönböztetik az egyetlen stresszor hatására kialakuló tűrést, ezt nevezik akklimációnak, míg a több stresszor együttes hatásához történő alkalmazkodást akklimatizáció néven illetik, de ezt a megkülönböztetést nem mindenki alkalmazza. Többnyire csak akklimatizációt említene, annál is inkább, mert a stresszorok a legkritikább esetben hatnak önmagukban. Például a nagy fényintenzitás legtöbbször magas hőmérséklettel, s ezzel együtt szárazsággal is jár. A savas eső – a talajadottságtól függően – alumíniumtoxicitással társulhat. A szalinitás, illetve a fagystressz egyaránt okoz vízhiányt (RHODES és NADOLSKA-ORCZYK 2002), s a növények mindezekhez együtt akklimatizálódnak.

2. *Ellenállásról (rezisztencia)* akkor beszélünk, ha a növény a kedvezőtlen hatást nem érzékeli, elkerüli, vagy képes megelőzni funkciócsökkenés nélkül. A rezisztencia mechanizmusok irreverzibilis, örökletes evolúciós alkalmazkodás, azaz adaptáció során alakulnak ki. Az egyik legjobban ismert a xenobiotikumokkal szemben kialakuló rezisztencia, talán azért, mert pl. a herbicidek alkalmazása belátható időn belül képes olyan genetikai változást okozni, ami az adott szerrel szemben nagymértékű ellenállást biztosít.

Az elkerülés (kikerülés) nem jelent feltétlenül kitérést, valaminek a térbeli kikerülését, hiszen erre legfeljebb egyes vízinövények és algák képesek, azt viszont jelenti, hogy extrém intenzitású vagy tartamú stressz hatás esetén a növény az anyagcsereje lecsökkentése révén, akár teljesen nyugvó állapotba kerülve, izolálja magát a stresszor károsító hatásától. Az elkerülés egyik legismertebb, s egyúttal talán leglátványosabb példája a mérsékelt égövön a lombhullatás, ami az évszakok evolúciós időtávon át tartó periodikus változásának hatására adaptáció révén alakult ki. Lombhullatáskor a fás szárú növények a hidegre legérzékenyebb szerveiket, a leve-

leiket vesztik el. Elkerülésnek számít az időszakosan kiszáradó területeken élő növények gyors fenológiai fejlődése is, amikor a növény egyedfejlődése a kedvező körülmények rövid ideje – szinte néhány hét – alatt lezajlik a csírázástól a maghozásig, majd a körülmények romlásakor, a beálló száraz periódus idején a növény magjai, vagy más szárazságtűrő képletei biztosítják a túlélést. De elkerülési mechanizmusnak tekinthető pl. az áttelelést lehetővé tevő rizómák, gumók képzése, valamint a rozzetták éjszakai összecsukódása is. A fagyűréssel kapcsolatban az oldott anyagok sejtekben történő felhalmozásával elérhető fagyáspontcsökkenést és a kristályosodási góccok képződését megelőző túlhűlés jelenségét lehet további példaként említeni.

A toleranciát és a rezisztenciát – például a gyomirtó szerekkel kapcsolatban – egyesek úgy különböztetik meg, hogy toleráns az a növény, amelyik csak kisebb dózissal szemben ellenálló, míg rezisztens az, amelyik a hatóanyag széles koncentráció tartományában is képes normális anyagcserét folytatni, károsodás nélkül. Úgy vélem, hogy helyesebb e két alkalmazkodási formát a herbicidek esetében is a fentiekben vázoltak szerint, kialakulási mechanizmusuk alapján megkülönböztetni.

Mind a növények élettanát, mind ökológiáját kutatóknak mindenképpen foglalkozni kell a növényi stressz kérdéseivel, mert a stressz nem rendkívüli állapot, hanem az élet természetes velejárója a növények számára is. A stresszt kiváltó stresszor nemcsak egy adott egyed működésének befolyásolásában játszik szerepet, hanem egy adott élőhely viszonyainak kialakításában is fontos faktor, s ezáltal szelekciós tényezőként a tökéletesebb ellenálló képesség és az adaptív evolúció hajtóereje.

Irodalomjegyzék

- BLUM A. 2016: Stress, strain, signaling and adaptation – not just a matter of definition. *Journal of Experimental Botany* 67: 562–565. <https://doi.org/10.1093/jxb/erv497>
- BRAY E. A., BAILEY-SERRES J., WERETILNYK E. 2000: Responses to abiotic stresses. In: BUCHANAN B. B., GRUISSEM W., JONES R. L. (eds) *Biochemistry & Molecular Biology of Plants*, American Society of Plant Physiologists, pp. 1158–1203.
- DOLFERUS R. 2014: To grow or not to grow: A stressful decision for plants. *Plant Science* 229: 247–261. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2014.10.002>
- FORDYCE J. A. 2006: The evolutionary consequences of ecological interactions mediated through phenotypic plasticity. *Journal of Experimental Biology* 209: 2377–2383. <https://doi.org/10.1242/jeb.02271>
- FORSMAN A. 2015: Rethinking phenotypic plasticity and its consequences for individuals, populations and species. *Heredity* 115: 276–284. <https://doi.org/10.1038/hdy.2014.92>
- GASPAR T., FRANCK T., BISBIS B., KEVERS C., JOUVE L., HAUSMAN J. F., DOMMES J. 2002: Concepts in plant stress physiology. Application to plant tissue culture. *Plant Growth Regulation* 37: 263–285. <https://doi.org/10.1023/a:1020835304842>
- JANSEN M. A. K., POTTERS G. 2017: Stress: way of life. In: SHABALA S. (ed.) *Plant stress physiology* 2nd edn, CAB International, Boston, USA, pp. IX–XIV.
- KOVÁCS-BOGDÁN E., NYITRAI P., KERESZTES Á. 2010: How does a little stress stimulate a plant? *Plant Signaling & Behavior* 5: 354–358. <https://doi.org/10.4161/psb.5.4.10870>

- KÖRNER C. 2003: Limitation and stress – always or never? *Journal of Vegetation Science* 14: 141–143. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2003.tb02138.x>
- KÖRNER C. 2012: The stress concept in biology. In: *Plant responses to stress*. Zürich-Basel Plant Sci. Center, pp. 10–23. <https://doi.org/10.3929/ethz-a-009779047>
- KRANNER I., MINIBAYEVA F. V., BECKETT R. P., SEAL C. E. 2010: What is stress? Concepts, definitions and applications in seed science. *New Phytologist* 188: 655–673. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03461.x>
- LARCHER W. 1980: *Physiological plant ecology* 2nd edn, Springer, Berlin, Heidelberg, New York, 303 pp.
- LARCHER W. 1987: Stress bei Pflanzen. *Naturwissenschaften* 74: 158–167. <https://doi.org/10.1007/bf00372919>
- LARCHER W. 2003: Plants under stress. In: LARCHER W. (ed.) *Physiological plant ecology*, 4th edn., Springer, Berlin, Heidelberg, New York, pp. 345–450.
- LECLERC J.-C. 2003: *Plant Ecophysiology*. CRC Press, Boca Raton, Florida, 314 pp.
- LEVITT J. 1980: Responses of plants to environmental stresses. 1. Chilling, freezing and high temperature stresses. Academic Press Inc. New York, 497 pp.
- LEVITT J. 1982: Stress terminology. In: TURNER N. C., KRAMER P. J. (eds) *Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress*. Wiley-Interscience, New York, pp. 437–439.
- LICHTENTHALER H. K. 1988: In vivo chlorophyll fluorescence as a tool for stress detection in plants. In: LICHTENTHALER H. K. (ed.) *Application of chlorophyll fluorescence*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 129–142. https://doi.org/10.1007/978-94-009-2823-7_16
- LICHTENTHALER H. K. 1996: Vegetation stress: an introduction to the stress concept in plants. *Journal of Plant Physiology* 148: 4–14. [https://doi.org/10.1016/s0176-1617\(96\)80287-2](https://doi.org/10.1016/s0176-1617(96)80287-2)
- LICHTENTHALER H. K. 1998: The stress concept in plants. *Annals of New York Academy of Sciences* 851: 187–198. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.1998.tb08993.x>
- NILSEN E., ORCUTT D. M. 1996: *The physiology of plants under stress – Abiotic factors*. John Wiley and Sons Inc., New York, 689 pp.
- NYITRAI P., BÓKA K., GÁSPÁR L., SÁRVÁRI E., KERESZTES Á. 2004: Rejuvenation of ageing bean leaves under the effect of low-dose stressors. *Plant Biology* 6: 708–714. <https://doi.org/10.1055/s-2004-830385>
- OSMOND C. B., AUSTIN M. P., BERRY J. A., BILLINGS W. D., BOYER J. S., DACEY J. W. H., NOBEL P. S., SMITH S. D., WINNER W. E. 1987: Stress physiology and the distribution of plants. *BioScience* 37: 38–48.
- POTTERS G., PASTERNAK T. P., GUISEZ Y., PALME K. J., JANSEN M. A. K. 2007: Stress-induced morphogenic responses: growing out of trouble? *Trends in Plant Science* 12: 98–105. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2007.01.004>
- RHODES D., NADOLSKA-ORCZYK A. 2002: Plant stress physiology. *Encyclopedia of Life Sciences*. John Wiley & Sons Ltd., New Jersey, USA. pp. 1–7.
- SELYE H. 1936: A syndrome produced by diverse nocuous agents. *Nature* 138: 32. <https://doi.org/10.1038/138032a0>
- SELYE H. 1964: *From dream to discovery – on being a scientist*. Mc-Graw-Hill Book Comp., New York, 407 pp.
- SELYE H. 1973: The evolution of the stress concept. *American Scientist* 61: 692–699.
- SELYE H. 1976: Stress without distress. In: SERBAN G. (ed.) *Psychopathology of human adaptation*. Springer Sci. + Business Media, New York, pp. 137–146.
- STRASSER R. J. 1988: A concept for stress and its application in remote sensing. In: LICHTENTHALER H. K. (ed.) *Application of chlorophyll fluorescence*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 333–337. https://doi.org/10.1007/978-94-009-2823-7_41

- SZIGETI Z. 1999: Növények és a stressz. In: Láng F. (szerk.) Növényélettan. Anyagcsere-élettan, Eötvös Kiadó, Budapest, pp. 915–984.
- SZIGETI Z. 2013a: Növények stresszben. *Liget* 2013/10: 73–77.
- SZIGETI Z. 2013b: A növényi stressz alapjelenségei. In: FODOR F. (szerk.) A növényi anyagcsere élettana. Budapest, pp. 295–318.
- TAIZ L., ZEIGER E. 2006: *Plant physiology*. 4th edn., Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts, USA, 764 pp.
- TAIZ L., ZEIGER E. 2010: *Plant physiology*. 5th edn., Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts, USA, 782 pp.
- TAIZ L., ZEIGER E., MÖLLER I. M., MURPHY A. 2015: *Plant physiology and development*. 6th edn., Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts, USA, 761 pp.
- TSMILLI-MICHAEL M., KRUGER G. H. J., STRASSER R. J. 1996: About the perpetual state changes in plants approaching harmony with their environment. *Archives des Sciences* 49: 173–203.
- WANG W., VINOCOUR B., ALTMAN A. 2003: Plant responses to drought, salinity and extreme temperature: towards genetic engineering for stress tolerance. *Planta* 218: 1–14.
<https://doi.org/10.1007/s00425-003-1105-5>
- WHITMAN D. W., AGRAWAL A. A. 2009: What is phenotypic plasticity and why is it important? In: WHITMAN D. W., ANANTHAKRISHNAN T. N. (eds) *Phenotypic plasticity of insects: mechanisms and consequences*. Science Publishers, Enfield, USA, pp. 1–63.

Changes in the explanation of plant stress concept

Z. SZIGETI

Department of Plant Physiology and Molecular Plant Biology, Eötvös Loránd University; H-1117 Budapest, Pázmány Péter stny 1/c, Hungary; szizol@gmail.com

Accepted: 30 September 2018

Key words: adaptation, acclimatisation, plant stress, stress syndrome, tolerance.

The aim of this review to summarize the most important changes in the explanation of the plant stress concept during the past decades. This period is characterized by the long-standing duality in the interpretation of stress. According to Hans Selye and his followers, stress is the physiological state of the organism under influence of extreme environmental factors called stressors. The other explanation is based on Jacob Levitt's activity and the application of the stress concept of the physical sciences, accentuated that stress is any environmental factor potentially unfavourable to a living organism, while the status of the stressed organism is represented by a strain. The different interpretations of plant stress and its most important aspects, as adaptation, acclimation, tolerance, avoidance, stress syndrome, phenotypic plasticity and their connections are discussed in this study.