

METSÄNTUTKIMUSLAITOKSEN
SUONTUTKIMUSOSASTON TIEDONANTOJA

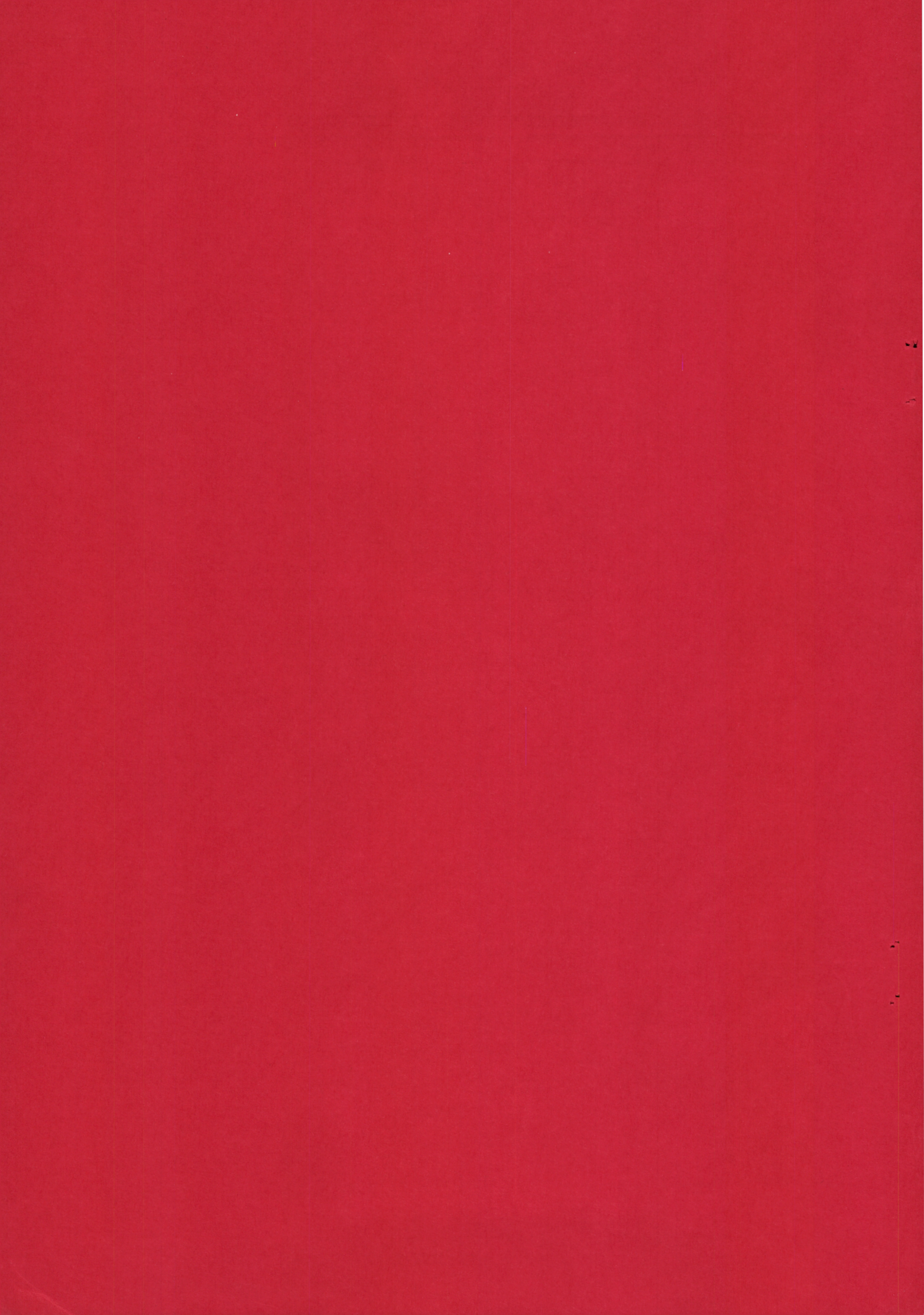
7/1977

NÄKÖKOHTIA MIKKORAVINNEPUUTTEIDEN (B, Zn, Cu ja Mn)
VAIKUTUKSISTA KASVIEN AINEENVAIHDUNNASSA

Kimmo K. Kolari

METSÄNTUTKIMUSLAITOS
Kirjasto

Helsinki 1977



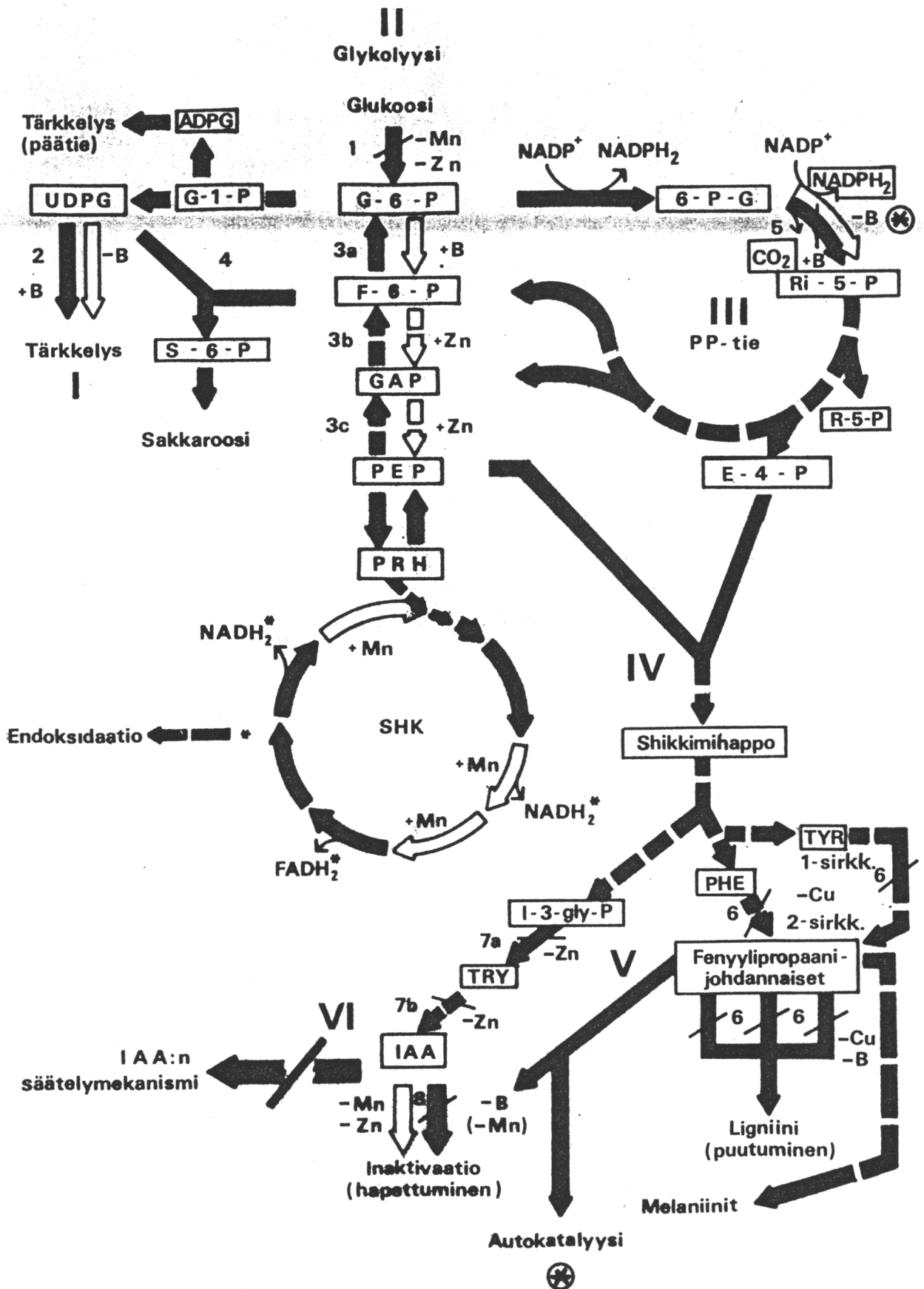
METSÄNTUTKIMUSLAITOKSEN SUONTUTKIMUSOSASTON

TIEDONANTOJA 7/1977

NÄKÖKOHTIA MIKRORAVINNEPUUTTEIDEN (B, Zn, Cu ja Mn)
VAIKUTUKSISTA KASVIEN AINEENVAIHDUNNASSA

Kimmo K. Kolari

YKSINKERTAISTETTU KAAVIO :



Selitykset kaavioon:

- = mikroravinteen puute
- + = mikroravinnetta läsnä

- Ensyymit:
- 1) heksokinaasi
 - 2) tärkkelys-syntaasi
 - 3) glukoosi-fosfaatti-isomeraasi
 - 4) sakkaroosi-fosfaatti-syntaasi
 - 5) fosfoglukonaatti-dehydrogenaasi
 - 6) polyfenoli-oksidaasi
 - 7) tryptofaani-syntaasi
 - 8) IAA -oksidaasi (koostuu us. oksidaasientsyymistä)

Lyhenteet: B:(B(OH)₄): boraatti-ioni/boori

Cu:(Cu⁺): kupari-ioni.

E-4-P: erytroosi-4-fosfaatti

F-6-P: fruktoosi-6-fosfaatti

FADH₂: flaviiniamidi-adeniini-dinukleotidi

GAP: glyseraldehydi-3-fosfaatti

G-6-P: glukoosi-6-fosfaatti ; G-1-P: vrt, edellä

IAA: indoli-3-etikkahappo

I-3-gly-P: indoli-3-glyseriinifosfaatti

Mn: (Mn⁺⁺ ja Mn⁺⁺⁺) mangaani-ioni

NADH₂: nikotiiniamidi-adeniini-dinukleotidi (pelkistynyt)

NADPH₂: -- " -- " -- " -- -fosfaatti ("")

NADP⁺: ----- " ----- (hapettunut)

PEP : fosfoenoli-palorypälehappo

6-P-G: 6-fosfoglukonihappo

PHE: fenylalaniini

PP-tie: pentoosifosfaatti-tie

PRH: palorypälehappo

R-5-P: riboosi-5-fosfaatti

Ri-5-P: ribuloosi-5-fosfaatti

SHK: sitruunahappokierto

S-6-P: sakkaroosi-6-fosfaatti

TRY: tryptofaani

TYR: tyrosiini

UDPG: uridiini-difosfaatti-glukoosi ; ADPG: adeniini --"--

Zn: (Zn⁺) sinkki-ioni

kaikki nuolet: reaktion suunta

 reaktiota estävä vaikutus

 -- " - edistävä - " -

 useita välireaktioita

Mikroravinnepuutteiden (B, Zn, Cu ja Mn) vaikutuskohdista:

Hiilihydraattiaineenvaihdunta

I Tärkkelyssynteesi

Boori

Boori (= boraatti-ioni) säätelee in vitro tärkkelyssynteesiä muodostamalla kompleksin (kompetetiivinen entsyymi-inhibitio) UDPG:n kanssa estäen näin entsyymin (2) toiminnan. Boorin puutteessa reaktio $\text{UDPG} + \text{priimeri}$ (kolme tai neljä glukoosimolekyyliä) $\longrightarrow \text{UDP} + \text{priimeri} + \text{G}$ pääsee toimimaan vapaasti, jolloin entsyymin (2) liiallisen aktiivisuuden seurauksena kasautuu tärkkelystä. F-6-P:n kautta tapahtuva sakkaroosisynteesi taas heikkenee sillä puutteessa F-6-P:n muodostus G-6-P:n kautta heikkenee entsyymin (3^a) aktiivisuuden heiketessä, jolloin myös reaktio $\text{F-6-P} + \text{UDPG} \longrightarrow \text{S-6-P} + \text{UDP}$ entsyymin (4) katalysoimana heikkenee.

Mangaani

Mangaani ja ilmeisesti myös sinkki toimivat entsyymin (1) aktivaattoreina reaktiossa $\text{G} + \text{ATP} \longrightarrow \text{G-6-P} + \text{ADP}$. G-6-P:a taas tarvitaan tärkkelyssynteesissä. Sekä mangaanin että sinkin puutteessa tärkkelyssynteesi on estynyt. Mangaanin puutteessa tämä on ilmennyt tärkkelysjuvästen määrän vähentymisenä viherhiukkasissa ja sinkin puutteessa tärkkelyspitoisuuksien alenemisenä.

Kupari

Kuparin puutteessa on myös havaintoja tärkkelysjuvästen puuttumisesta ja syynä pidetään heikentynyttä fotosynteesiä.

II ja III Glykolyysi ja pentoosifosfaatti -tie (PP -tie)

Boori

Boorin tehtävänä katsotaan olevan säädellä glykolyysin ja PP -tien toimintojen suhdetta. Boori edistää glykolyysissä entsyymin (3) reaktiota $\text{G-6-P} \longrightarrow \text{F-6-P}$ ja säätelee PP -tien toimintaa muodostamalla kompleksin 6-P-G:n kanssa estäen entsyymin (5) toiminnan reaktiossa $\text{6-P-G} + \text{NADP}^+ \longrightarrow \text{Ri-5-P} + \text{CO}_2 + \text{NADPH}_2$.

Boorin puutteessa PP -tien aktiivisuus kasvaa (liikatoiminta) suhteessa glykolyysiin vaikuttaen hiilihydraattiaineenvaihduntatasapainoon, sillä PP -tien merkitys kasveille (etenkin aktiivisen kasvun aikana) on varastohiilihydraattien muuttaminen erilaisiksi hiilirungoiksi, joita tarvitaan eri synteesireaktioissa, kuten nukleinihapposynteesit (R-5-P:n kautta) sekä shikkimihapposynteesissä (E-4-P:n kautta). Lisäksi PP -tien tehtävänä on pelkistyneiden ko-entsyymien (NADPH_2) tuottaminen eri synteesireaktioihin. Täten boorin puutteen seurauksena oleva PP -tien liikatoiminta (ylitehostuneet synteesireaktiot) aiheuttaa sitä seuraavissa aineenvaihduntaketjuissa tasapainohäiriöitä.

Sinkki

Sinkin tiedetään katalysoivan eräitä glykolyysin osareaktioita: fruktoosi-1,6-difosfaatti ---- 2 trioosifosfaattia - toinen GAP - sekä reaktiota GAP ---- difosfoglyseriinihappo (3b ja 3c).

Mangaani

Mangaani toimii sitruunahappokierrossa (SHK) eräiden sen osareaktioita katalysoivien entsyymien aktivaattorina vaikuttaen näin SHK:ta seuraaviin hengitysketjuun ja useisiin biosynteeseihin (mm. proteiinisynteesiin).

Sekundäärinen aineenvaihdunta

IV Aromaattiset aminohapot ja ns. sekundääriset aineet

Glykolyysissä muodostuvan PEP:n ja PP -tiessä muodostuvan E-4-P:n välisessä reaktiossa muodostuu välireaktioiden kautta shikkimihappoa, joka toimii lähtöaineena aromaattisten aminohappojen (tryptofaani, fenylalaniini ja tyrosiini) ja muiden aromaattisten yhdisteiden, kuten eri fenolijohdannaisten, ligniinin, IAA:n ym. synteesissä.

Boori

Boorin puutteessa PP -tien liiallisen toiminnan tuloksena shikkimihapposynteesi (E-4-P:n kautta) voimistuu aiheuttaen tätä seuraavissa synteesissä häiriöitä:

V Fenolijohdannaiset

Fenylalaniinin (kaksisirkkaiset) ja tyrosiinin (yksisirkkaiset) kautta muodostuvat fenyylipropanoidit (p-kumaarihappo, kahvihappo, feruliinihappo ja sinappihappo) ovat ligniinisynteesin tärkeitä väliaineita.

Boori

Boorin puutteessa (kaksisirkkaisilla, vähemmän yksisirkkaisilla) nämä fenyylipropanoidit kasautuvat aiheuttaen kasvusolukoissa vaurioita, kuten ligniinisynteesin estymistä, solukkonekroosia so. kasautuvien fenoliyhisteiden joutuminen solulimaan vakuoleista, niiden hapettumisen tummiksi väriaineiksi - melaniineiksi - näkyen kuolleena tummana solukkona. Lisäksi boorin puutteessa kasutuvat fenolijohdannaiset voivat reagoida jäljellä olevan vapaan boorin kanssa muodostamalla komplekseja - ns. fenyyliboraatteja - voimistaen edelleen boorin puutetta ja sen vaikutuksia PP -tiehen, minkä seurauksena edellen kasautuu fenolijohdannaisia jne., toimien näin autokatalyyttisenä l. ns. positiivisena feed-back systeeminä johtaen voimistuneeseen fenolijohdannaisten kasautumiseen.

Kupari

Ligniinin muodostus voi heikentyä myös kuparin puutteesta, sillä kupari-ioni toimii polyfenolioksidaasien (6) aktivaattorina tai vaikuttaa näiden oksidaasien synteisiin.

VI Kasvihormoonit - IAA

Shikkimihappoa seuraavien välireaktioiden kautta muodostuu I-3-gly-P:sta tryptofaania, joka taas toimii IAA:n prekursorina.

Boori

Boorin puutteessa PP -tien liikatoiminnan kautta IAA:n muodostus voimistuu. Boorin puutteessa havaitun IAA:n kasautumisen pääsyyntä on kuitenkin tiettyjen fenolijohdannaisten (kahvihappo, feruliinihappo, eskuletiini skopoletiini ym.) kasautuminen, sillä em. aineet toimivat IAA-oksidaasin (8) inhibiittoreina estäen IAA:n inaktivoitumisen (hapettumisen) kasvusolukoissa (synteesikohdissa). Seurauksena on IAA:n myrkyvaikutus tappaen kasvusolukoita (kärkikasvupisteitä). Mainittu hormoni-myrkyvaikutus voi vielä voimistua aiemmin mainittujen fenyyliboraattien muodostumisen kautta, sillä näillä aineilla tiedetään olevan myös kasvihormoonien kaltaisia vaikutuksia.

Sinkki

Sinkki toimii tryptofaanisynteessissä entsyymien (7a) aktivaattorina ja ilmeisesti säätelee myös IAA-oksidaasin (peroksidaasin) konsentraatiota. Sinkin puutteessa tryptofaanisynteessin estyessä myös IAA:n muodostus estyy ja lisäksi IAA-oksidaasin konsentraatio kasvaa inaktivoitujen ja muodostunutta IAA:a. On myös esitetty, että sinkin vaikutus IAA:n synteesissä kohdistuisi TRY:sta muodostuvan tryptamiinin kautta tapahtuvaan IAA:n muodostukseen (7b), lopputuloksen sinkin puutteessa ollessa sama kuin reaktiossa 7a.

Mangaani

Mangaanin vaikutuksesta on osin ristiriitaisia tietoja. Mangaanin katsotaan vaikuttavan IAA:n hapettumiseen trivalenttisenä ionina so. mangaani toimisi IAA-oksidaasin aktivaattorina ja/tai säätelevän myös (kuten sinkki) IAA-oksidaasin toimintaa. Täten mangaanin puutteessa IAA:a kasautuisi ja/tai (todennäköisemmin) IAA-oksidaasin pituus kasvaa seurauksena IAA -kato.

Mikroravinteiden puutteessa esiintyvät tasapainohäiriöt IAA:n säätelymekanismeissa - kasautuminen tai synteesin loppuminen ja IAA:n nopeutunut hajoaminen - näkyvät apikaalidominanssin loppumisena tai heikkenemisenä sekä solujen ja solukoiden erilaistumishäiriöinä. Näkyvät oireet ovat osaksi samankaltaisia (johtuen molemmissa tapauksissa IAA:n alaspäin suuntautuneen virtauksen loppumisena), joita mm. ovat versojen nivelvälien lyhentyminen (rosetting), hanka- ja sivusilmujen puhkeaminen. Pääerona verrattaessa oireita, jotka ovat seurausta joko IAA:n kasautumisesta tai IAA:n loppumisesta, on yleensä pidettävä sitä, että boorin puutteessa kasautuvan IAA:n myrkyvaikutuksesta seuraa yleensä pääteverson kärkikasvusolukon tai heti sen alapuolisen solukon kuoleminen kasvukauden aikana, kun taas sinkin ja mangaanin puutteen aiheuttaman IAA-kadon seurauksena pää- ja sivuversojen kasvu kasvukauden aikana heikkenee tai pysähtyy versojen säilyessä hengissä.

Yhteenveto

Edellä esitetyssä on pyritty tuomaan esille mikroravinteiden puutteen ja puutteen tulokinnan kannalta tärkeimpiä aineenvaihdunnassa esiintyviä häiriöitä sekä niistä aiheutuvia seurauksia. Osa kaavion informaatiosta koostuu kuitenkin hypoteeseista (tosin vahvoista) osoittaen näin lisätutkimusten tarpeen etenkin havupuiden kohdalla, sillä näiden osalta histologis-fysiologisia tutkimuksia on tehty hyvin vähän.

Kaaviossa on mikroravinnepuutteiden tulkinnan kannalta havaittavissa kaksi tasoa; karkea ja hieno taso. Karkealla tasolla tarkoitetaan reaktioketjujen väli- tai lopputuotteiden kasautumista tai näiden synteesien estymistä. Tällä tasolla on mahdollista esim. kvantitatiivisin analyysin erottaa toisistaan boorin puute; IAA:n, tärkkelyksen ja eräiden fenolijohdannaisien kasautuminen metalli-ioniryhmän sinkki, kupari, ja mangaani puutteesta; IAA:n, tärkkelyksen (Zn ja Cu) ja fenolijohdannaisien puuttuminen. Hieno taso käsittää aineenvaihdunnan osareaktioiden entsyymiaktiivisuuksien mittaamisen, minkä avulla tietyn mikroravinteiden puute on osoitettavissa metalli-ionien tapauksessa entsyymiaktiivisuuden heikkenemisenä tai loppumisena tai booritapauksessa kompetitiivisen inhibition loppumisena.

HUOM !

Boorin puutteen aiheuttamat vaikutukset fenoli- ja IAA -aineenvaihdunnassa koskevat kaaviossa vain kaksisirkkaisia kasveja, sillä yksisirkkaisten kasvien boorin tarve poikkeaa suuresti kaksisirkkaisista. Yksisirkkaisten boorintarve on kaksisirkkaisia huomattavasti pienempi näkyen mm. eroina ligniinisynteesissä, fenoliaineenvaihdunnassa ja IAA-oksidaasin aktiivisuudessa (suuri aktiivisuus boorin puutteessa).

PÄÄLÄHTEET

AUGSTEN, H. & EICHHORN, M. 1976. Biochemie und Physiologie der Borwirkung bei Pflanzen. Biol. Rdsch. 14: 268-285.

ELTINGE, E.T. 1941. Effect of manganese deficiency upon the histology of Lycopersicum esculentum.

EPSTEIN, E. 1972. Mineral nutrition of plants: principles and perspectives. John Wiley & Sons. 412 s.

GAUCH, H.G. 1972. Inorganic plant nutrition. Dowden, Hutchinson & Ross, Inc. 488 s.

LEWITT, E.J. & SMITH, T.A. 1975. Plant mineral nutrition. Unibooks. 298 s.

KOLARI, K. 1977. Boori kasvien fysiologiassa - kirjallisuuskatsaus. Metsäntutkimuslaitoksen suontutkimusosaston tiedonantoja 1/1977. 86 s.

MENGEL, K. 1972. Ernährung und Stoffwechsel der Pflanze. Gustav Fischer Verlag. 470 s.

REED, H.S. 1946. Effects of zinc deficiency on phosphate metabolism of the tomato plant. Amer. J. Bot. 33: 778-784.

SCHLES, W. 1961. Trace elements in plants. Cambridge. 240 s.

