

OTKA nyilvántartási szám: T 043646

Témavezető: Sárvári Éva

Hazai fafajok fotoszintézisválaszai és fotoprotektív mechanizmusai stressz körülmények közt

1. Bevezetés

A pályázat alapvető célja az volt, hogy a hazai erdők domináns fafajainál a fotoszintetikus apparátus optimálistól eltérő körülmények közti szerveződését és működését szabályozó folyamatokat megismerjük. Továbbá célunk annak feltárása volt, hogy a környezeti tényezők fluktuációja során hogyan változnak a fotoszintetikus apparátussal kapcsolatos védő mechanizmusok és milyen összefüggést mutatnak a stressz minőségével, erősségével valamint hogyan függenek a növény fejlettségi állapotától. A munka során fontos szempont volt a laboratóriumi és szabadföldi körülmények közt tapasztalt változások összevetése is.

A vizsgált objektumok közt laboratóriumi körülmények közt (**nyár, kocsánytalan tölgy**) és szabadföldi kísérleti állomáson (**kocsánytalan tölgy, kocsányos tölgy, bükk**) és termőhelyi feltételek alatt vizsgált fafajok (**kocsánytalan tölgy, csertölgy, bükk**) szerepeltek. A fafajokon kívül egyes hatások vizsgálatához más, könnyebben nevelhető növényi objektumok (bab, uborka, kukorica) felhasználását is szükségesnek tartottuk. A stresszorok közül a nehézfémek, elsősorban a Cd, a magas fényintenzitás és a megemelt UV-B sugárzás hatásait vizsgáltuk.

A vizsgálatok során fiziológiai aktivitásméréseket (IRGA, fluoreszcencia indukció, izotópos CO₂ fixáció), enzimaktivitás meghatározásokat (szuperoxid-dizmutáz, aszkorbát peroxidáz - **APX**, glikolsav oxidáz), biokémiai (izolálási technikák, natív és denaturáló PAGE, pigment és malondialdehid - **MDA** - meghatározás HPLC-vel, illetve fotometriáson) és molekuláris biológiai (qPCR) technikákat, valamint spektroszkópiai (fluoreszcencia spektroszkópia és -leképezés) mikroszkópos módszereket alkalmaztunk. A pályázatban részvevő munkacsoportokban alapvetően rendelkezésre álltak a feltételek, de a projekt-támogatással a feladatoknak megfelelően további fejlesztésekre is szükség volt.

2. Eredmények

A nehézfém (Cd) stressz hatásai

A laboratóriumi körülmények közt tartott (100-150 $\mu\text{einstein m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ fényintenzitás) növényeknél a **gyenge nehézfém stressz** ($5 \cdot 10^{-8}$ M Cd és 10^{-7} M Pb 0,5 μM Cd kezelés bab, kukorica növényeken) a fotoszintetikus aktivitást **stimulálta**, ugyanakkor a PSII mennyiségét csökkentette (Nyitrai és mtsai, 2004). Hosszabb idejű kezelés alatt azonban az NPQ emelkedett annak ellenére, hogy a fotoszintetikus aktivitás nem esett vissza. A kis dózisban alkalmazott stresszorok a hormonháztartást befolyásolva **citokininszint emelkedést** okoztak a levelekben (Nyitrai és mtsai, 2004), ami modellkísérletekben is fotoszintézis stimulációt váltott ki (Kovács és mtsai, 2007).

A **közepesen erős nehézfémstressz kezdeti fázisában** a fotoszintézis **stimulációját** tapasztaltuk nyár növényeknél is (10 μM Cd kezelés nyárfa növényeken, 1. táblázat). **7 napos** kezelés után azonban maximális volt a **gátló hatás**. A kezelés előtt fejlődött, a fotoszintetikus aktivitás szempontjából **kifejlett** (-2, a kezelés szintjétől számozva) **levelekben** elsődlegesen a **CO₂ fixáció gátlódott**, ami a Cd **sztómazáródást** kiváltó hatására vezethető vissza (1. ábra, Szegi és mtsai, 2007b). Az ozmotikus stressz hatásai is kifejezettebbek és irreverzibilisebbek voltak az alsó leveleken. A teljes mértékben a kezelés alatt **fejlődő** (+2) **leveleken** mutatkozó hatások sok tekintetben hasonlítottak a **vas-hiány** (Morales et al. 1998; Belkhodja et al. 1998, Timperio és mtsai 2007) és **Mn-hiány** hatásaihoz, míg a vízforgalmi zavarok nem voltak jelentősek (2. táblázat, Gáspár, PhD dogozat, 2008). A klorofill (**Chl**) **akkumuláció és szerveződés** (gátlás mértéke: **PSI>LHCII>PSII**, emelkedett az LHCII és LHCI antennát is tartalmazó PSI aránya a csak LHCI-t tartalmazóhoz képest, Sárvári, 2005) volt a leginkább stresszérzékeny (2. ábra, Solti és mtsai, 2007, 2008b). Az *Lhca1-4* gének transzkripciója hasonlóan változott, mint a PSI akkumuláció, ami transzkripciós szintű szabályozásra enged következtetni (3. táblázat, Basa és mtsai, 2007). A tilakoidszerveződés gátlásának következménye volt a funkcionális zavarok kialakulása, amit az is bizonyít, hogy a struktúra helyreállásakor (Fe táplálás növelésével) megszűntek a zavarok (2. ábra, Solti és mtsai, 2008b). Ez **összhangban** van a fejlődő kukorica csíranövények lincomycin (**LM**) kezelésével kapott eredményekkel, amelyek a fotoszintetikus aktivitás stresszindukált csökkenése miatti relatíve magas fényintenzitás (fényfelesleg) hatásait **modellezik** (Gáspár és mtsai, 2006). A Chl *a/b*

arány csökkenése, amit a reakció centrumok szintézisgátlása miatt fellépő antenna/reakció centrum arány növekedése okozott (funkcionálisan hasonló hatású, mint a stresszindukált aktivitáscsökkenés), az antennák jelentős reorganizációjával (LHCI-LHCII kapcsolódás, LHCII monomerizáció) járt együtt, és jelentős PSII aktivitáscsökkenést és nem-fotokémiai kioltás (**NPQ**) növekedést eredményezett. A Cd stressz MDA felhalmozódással járó **oxidatív stresszt** is okozott (1. 3. ábra, *Szegi és mtsai, 2007*). **A szimptómák erősebbek voltak magasabb fényintenzitáson és a fejlődő levelekben.** Minden mért fluoreszcencia indukciós paraméter (az NPQ is) jelentősen csökkent, ami feltehetően a fotoszintetikus apparátus oxidatív károsodását tükrözi. Hasonló feltételek között kezelt uborka növényeken a tilakoidstruktúra **EM**-os vizsgálata uborkában a membrántartalom, különösen a **sztrómalamellák csökkenését** mutatta.

A kezelés előrehaladtával a Cd hatásai némileg csökkentek mind a kifejlett, mind a fejlődő levelekben (1. 2. ábra, *Solti és mtsai, 2008a*), valószínűleg a beinduló **akklimatizációs folyamatok miatt**, amit a protektív mechanizmusok erősödése is elősegített (1.5. ábra). Erre utal az, hogy a fényvédelemben szerepet játszó *Lhca5* és *ELIP (Lil)* gének transzkriptumainak (relatív) mennyisége emelkedett (3. táblázat, *Basa és mtsai, 2007*). Gyanítjuk, hogy ez a Felfvételi rendszer változásaival is kapcsolatos, de ennek bizonyítása további vizsgálatokat igényel.

Mérsékelt Cd stressz hatására különböző **védőmechanizmusok** indukálódtak. A **kifejlett levelekben** a CO₂ fixáció sztómakonduktancia csökkenés következtében fellépő gátlása mellett, ami átmeneti MDA növekedéssel járt, a **fotorespiráció** (glikolsav oxidáz aktivitás) intenzitásának növekedése (és kismértékű NPQ növekedés) volt megfigyelhető (1. ábra, *Szegi és mtsai, 2007*). Emiatt a PSII aktuális hatékonysága nem változott.

A Cd stressz alatt **fejlődő levelek** sok tekintetben a **fénystressz** jeleit mutatták. Az NPQ kezdetben a kontrollénál alacsonyabb volt (2. ábra), a pigmentek gerjesztett állapotának kioltása más mechanizmusokkal (fluoreszcencia vagy fotokémiai kioltás) történhetett. Érdekes módon azonban az **SV₀** paraméter, ami az antenna kioltás mértéke, **emelkedett** ebben a periódusban. A **későbbiekben** az **NPQ növekedése** együtt járt a karotinoid/Chl arány, elsősorban a (violaxantin:**V**, anteraxantin:**A**, zeaxantin:**Z**) **mennyiségének növekedésével**, valamint a xantofill ciklus pigmentek de-epoxidált állapotának (**DEEP**) jelentős **emelkedésével sötétben is** (6. ábra, *Solti és mtsai 2007, 2008b*). Kimutatható volt a fényvédelemben szerepet játszó *Lhca5* és egy *ELIP (Lil)* gén (Klimmek és mtsai, 2006) **transzkriptumainak** mennyiségében

bekövetkező (relatív) **emelkedés** is (3. táblázat, *Basa és mtsai, 2007*). A kismértékű helyreállítás szakaszában a MDA koncentrációjának csökkenésével párhuzamosan **APX aktivitásemelkedés** volt megfigyelhető, ami az Ashada féle víz-víz ciklus erősödésére utal (5. ábra, *Szegi és mtsai, 2007a*). A különböző kioltó mechanizmusokon kívül egy, a **zöld tartományban fluoreszkáló anyag** is felhalmozódott a Cd kezelt levelekben, amit a kék-zöld fluoreszcencia növekedése (520nm-es>440 nm-es) és az F440/F520 arány csökkenése mutatott (7. ábra, *Solti és mtsai, 2007, 2008b*). Hasonló anyag volt kimutatható a magas fényintenzitáson tartott nyár leveleiben is. Tehát az anyag **fotoprotektív szerepet** tölthet be, azonosítása azonban még nem történt meg.

A fejlődő levelekben a Cd Fe- (és Mn-) hiányt okozott (*Fodor és mtsai, 2005*), és a hatások szoros összefüggést mutattak a Cd indukált Fe- (és némileg a Mn) -hiánnyal (3. ábra, *Gáspár, PhD dogozat, 2008*). A Cd kezelés a vasszabályozási rendszer vashiányhoz hasonló indukcióját okozta és a Mn-tartalom is nőtt (4. ábra, *Solti és mtsai, 2007, 2008b*). A **megemelt vastáplálás** nemcsak a Cd hatás kialakulását gátolta meg a Cd felvétel csökkentésével (Siedlecka és mtsai, 1996), hanem a vasellátás (Fe/Cd arány) növelésével a **Cd stressz már teljesen kialakult szimptomái** is szinte teljes mértékben **helyreállíthatók voltak** (2. ábra) a Cd tápoldatbeli, illetve levélbeli koncentrációjának csökkenése nélkül (*Solti és mtsai, 2007, 2008b*). A magasabb Fe/Cd arány növelte a regeneráció sebességét. A **leggyorsabban reagáló** paraméter a Chl *a/b* arány, azaz a **tilakoid szerveződés** regenerálódása volt szoros összefüggésben az elektron transzport aktivitást tükröző $\Delta F/F_m'$ paraméter helyreállításával (2. ábra). A fotoszintézis reaktivációja következtében a protektív mechanizmusok/anyagok (NPQ, DEEPS, kék-zöld fluoreszcencia) intenzitása/mennyisége jelentősen csökkent.

A Cd stressz fotoszintézisre gyakorolt hatását nemcsak a megemelt vasellátás, hanem a tápoldatban adott glicin-betain szintézis-intermedier származék, a foszfonometil-szarkozin is jelentősen csökkentette (*Kovács és mtsai, 2005*). A foszfonometil-szarkozin a protektív hatást valószínűleg a nehézfémek komplexálása révén fejt ki, de a glicin-betainéhoz hasonló makromolekula-/membránvédő hatása sem zárható ki.

Az emelt szintű UV-B sugárzás hatásai

Az UV-B expozíció ($150 \mu\text{W cm}^{-2}$, 6 hét) kontrollált feltételek között, **növénynevelő kamrában** (PFD: $250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 14/10 órás fény/sötét fotoperiódus, 20/18 °C) a *Quercus petraea* makkról nevelt fiatal növényein 20%-kal **csökkentette** a PSII potenciális fotokémiai

hatékonyságát (**Fv/Fm**) és 40%-kal az aktuális fotokémiai hatékonyságát (**$\Delta F/Fm'$**). A levelek Chl tartalma az UV-B kezelés alatt csökkent, a Chl-ra vonatkoztatott karotinoid tartalma pedig növekedett. Az UV-B kezelés alatt **növekedett a VAZ és a β -karotin** koncentrációja. Az UV-B kezelt növényeknél az Fv/Fm kisebb mértékben csökkent a vízhiány kifejlődése alatt, mint a kontroll növények esetében. UV-B kezelés és vízhiánystressz alatt **emelkedett az NPQ** és a DEEP értéke (*Kanalas és mtsai 2008*).

Szabadföldi feltételek között az UV-B expozíció (14 hét, 10-16 h között, $+80 \mu W cm^{-2}$ - a nyári átlagos UV-B sugárzás maximum 40 %-a) a *Quercus petraea* és a *Quercus robur* esetében a kora reggeli órákban az Fv/Fm értékeiben kis mértékű növekedést figyeltünk meg. Az Fv/Fm déli csökkenése azonban az UV-B kezelt növények esetében nagyobb mértékű volt, mint a kontroll növényeknél, ami azt jelzi, hogy az UV-B sugárzás emelkedésével mindkét fajnál **növekszik a fotoinhibíciós érzékenység** (*Láposi és Mészáros 2005*). Az eredmények azt mutatják, hogy az UV-B kezelés a kocsánytalan tölgy fotoinhibíciós érzékenységét nagyobb mértékben emeli, mint a kocsányos tölgyét (*Mészáros és mtsai 2005, 2006, 2007a*). Az UV-B sugárzás emelt szintje nem befolyásolta szignifikánsan a $\Delta F/Fm'$ -t egyik tölgyfaj esetében sem. UV-B kezelés alatt **csökkent** a levelek szárazanyagra vonatkoztatott **Chl tartalma**, az összkarotinoid tartalom azonban a kontroll növényekéhez hasonló értékeken maradt, de a **VAZ** mennyiségében **növekedést** tapasztaltunk. A VAZ készlet és a violaxantin ciklus déli **DEEP** aktivitása **nagyobb volt a kocsánytalan tölgy** leveleiben, mint a kocsányos tölgy esetében. A violaxantin cikluson kívül a két fajnál **kimutattuk egy másik fényvédő xantofill ciklus működését, amely a lutein-5,6 epoxid –lutein fény hatására bekövetkező reverzibilis átalakulást** foglalja magában. A teljes lutein-tartalom 10%-a e folyamat során képződik a nap során, és hozzájárul a fotoszintetikus apparátus fotoinhibíció alatti védelméhez. Mindkét tölgyfaj levelei magas koncentrációban tartalmaztak az **UV-B sugárzást abszorbeáló flavonoidokat**. Emelt szintű UV-B sugárzás hatására a flavonoid tartalom emelkedése volt kimutatható *Quercus robur* csemeték leveleiben, a *Quercus petraea*-nál azonban ezt a hatást nem figyeltük meg (*Mészáros és mtsai 2005*).

Az UV-B expozíció szabadföldi körülmények között a **bükk** (*Fagus sylvatica*)-nél az Fv/Fm a déli időszakban nagyobb mértékű csökkenést okozott, mint a kontroll növények esetében. Elsősorban az Fm csökkent, és nem az Fo emelkedett, ami jelentős fotoinhibíciót jelez. Az UV-B kezelt növények fény-aklimált leveleinek klorofill fluoreszcencia paraméterei közül a

relatív fluoreszcencia csökkenés (vitalitás index RFD) értéke szignifikánsan alacsonyabb volt, mint a kontroll növényeké, ami a **CO₂ asszimiláció csökkenésére** utalt (Láposi és mtsai 2005, Láposi 2006). Az UV-B kezelés alatt a bükk leveleiben csökkent a szárazanyagra vonatkoztatott Chl tartalom, **növekedett** az össz-karotinoid tartalom (**VAZ pigment pool** is) és a Chl *a/b* arány. A **flavonoid** tartalom az UV-B kezelés alatt **növekedett**, és a vizsgálati napokon a reggeli órákhoz képest a **déli időszakra** magasabb értékeket ért el. Az eddigi eredmények alapján elvégzett diszkriminancia analízisek azt mutatják, hogy az UV-B-expozíció alatt és a természetes fényfeltételek mellett nőtt bükk csemeték jelentős mértékben eltérnek a fotoszintetikus pigmentek, az UV-B szűrő flavonoidok és a fényakklimált levelek klorofill fluoreszcencia paraméterei alapján, míg a sötétadaptált levelek Chl fluoreszcencia paraméterei esetében nem különböztek jelentősen a kezelt és kontroll növények (Láposi és mtsai 2007).

A termőhelyi fényklíma hatásai fajok fotoszintetikus apparátusára

A DE rejteki bükkös kutatási területén eltérő **termőhelyi** fényklíma (erdőállomány, erdőszegély irtott terület) alatt felújuló **bükk** (*Fagus sylvatica*) csemeték esetében kimutattuk, hogy a levelekben a legmagasabb szárazanyagra vonatkoztatott Chl tartalom az erdőállományban, a legmagasabb karotinoid tartalom pedig az irtott területen jellemző. A fényintenzitás növekedésével a **Chl *a/b* és a β -karotin/neoxantin arány emelkedése** mutatható ki (Mészáros és mtsai 2008)**MÖK, COST ea.** A magas fényintenzitású termőhelyeken **PSI/PSII** (3.5→2.5) és az **LHCII/PSII** arány (5→3) **csökkent**, amit a PSII mennyiségének a növekedése és az LHCII csökkenése eredményezett, míg a PSI mennyisége közel azonos volt a három termőhelyen. Az eltérő fényklíma alatti tilakoid összetétel változásokat az izolált kloroplasztiszok 77K fluoreszcencia-spektumai is egyértelműen megerősítik. **Hasonló tendenciájú változásokat** mutattunk ki **laboratóriumi körülmények közt** (250 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) nevelt nyárnál.

A DE síkfőkúti cseres-tölgyes kutatási területén két tölgyfaj (*Quercus petraea*, *Quercus cerris*) fáinak lombkoronájában, a déli órákban mért Fv/Fm és Fm/Fo értéke növekedő tendenciát mutatott a vegetációs periódus során. A levélfejlődés kezdeti időszakában (május közepéig) (Koncz és mtsai 2005) mindkét paraméter értéke alacsony volt, de 24 órás sötétakklimációt követően jelentős mértékben emelkedett, ami azt jelzi, hogy a **levélnövekedés kezdeti időszakában** a fotoszintetikus apparátus a déli időszakban **fotoinhibícióra nagyon**

érzékeny. A fotoinhibíciós érzékenységgel jellemezhető tavaszi időszak a fénylevelek esetében hosszabb volt, mint az árnyéklevelek esetében (Mészáros és mtsai 2007a, 2007b). A levelek szárazanyagára vonatkoztatott Chl tartalma, kora tavasszal a lombkorona fény- és árnyékszintjében hasonlóan alacsony volt. A kocsánytalan tölgy esetében május elejétől, a csertölgynél június elejétől a fénylevelekben jóval alacsonyabb volt a klorofill koncentráció, mint az árnyék levelekben. A két fajnál a levélfejlődés során mindkét lombkoronaszintben a **karotinoidok szintézise megelőzte a Chl-ok felhalmozódását** (Szöllősi és mtsai 2008).

Tavasszal a VAZ részaránya nagyobb volt. Nyár elejéig mindkét lombkoronaszintben a karotinoidok koncentrációjának nagymértékű csökkenését, majd később ismét kisebb-nagyobb növekedését tapasztaltuk. A fénylevelekben azonban magasabb volt az össz-karotinod-tartalom és a fényvédő VAZ pigmentek koncentrációja, mint az árnyékszintben. A csertölgy VAZ pigmentkészlete nagyobb. A nyári időszakban, a levelek fény-aklimált állapotában a **VAZ pigment-készlet nagysága és a nem-fotokémiai fluoreszcencia kioltás között összefüggés** mutatható ki. A két fajnál a VAZ pool növekedésével növekszik az NPQ értéke (Mészáros és mtsai 2007a, 2007b).

Az eredmények összefoglalása

A kis dózisu nehézfémszorongás a citokinin szint növelésével stimulálta a fotoszintézist. A közepes nehézfémszorongás (Cd) dózis hatásait kiváltó legfontosabb tényezők a Fe hiány (a tünetek a vastáplálás emelésével megszüntethetők) és a fotoszintézisgátlás okozta relatív fényfelesleg. A fényfelesleg miatt megjelenő oxidatív szorongás a kezelés folyamán mérséklődött. A kifejlett levelekben a CO₂-megkötés sztómazáródás miatti gátlását elsősorban a fotorespiráció erősödése védte ki, míg a fejlődő levelekben fotokémiai (víz-víz ciklus) és nem-fotokémiai kioltó folyamatok, amihez a violaxantin ciklus aktivitás és az antenna (Lhc) összetétel transzkripciós szinten szabályozott változásai is hozzájárulhattak, egyaránt szerepet játszottak. Termőhelyi/szabadföldi körülmények közt a tölgy és bükk a levélnövekedés kezdeti időszakában volt a legérzékenyebb a fotoinhibícióra. A megemelt UV-B sugárzás fokozta a fotoinhibíciós érzékenységet. A védelemben a nem-fotokémiai disszipáló mechanizmusok voltak a legfontosabbak, szoros összefüggésben a xantofill-, illetve a tölgyfajoknál újonnan kimutatott lutein-epoxid ciklus működésével. Emellett, a Cd szorongást is beleértve, fontos szerepe volt a

különleges fényvédő vegyületek (flavonoidok és még nem azonosított vegyületek) felhalmozódásának.

A tudományos eredményekből 17 cikk (10 megjelent, 4 elfogadott, 3 benyújtott, 16A, 1M), 4 (1A, 3M) könyvfejezet, 3 (3A) konferencia cikk és 23 (4 folyóiratban, 12A, 11M) összefoglaló készült.

Egyéb eredmények

Az OTKA támogatás a növényélettani/ököfiziológia területén a tudományos utánpótlás kineveléséhez is jelentős segítséget nyújtott. A pályázati kutatásokban szakdolgozatos egyetemi hallgatók, illetve doktoranduszok is részt vettek. Az eredményekből **8 szakdolgozat** (+3 idén beadandó), **6 OTDK dolgozat** (közülük: Kovács Sándor, 2005, II. helyezés; Koncz Péter, 2005, II. helyezés; Solti Ádám, 2007, I. helyezés; Szöllősi Erzsébet, 2007, II. helyezés) és **2 doktori értekezés** (Láposi Réka, Gáspár László) készült.

Hivatkozások

- Basa B, Gárdonyi M, Sárvári É, Tamás L (2007) Cd-induced changes in the expression of chlorophyll-protein-complexes in *Populus glauca*. Abstracts of 2nd World Conference of Stress, *Cell Stress Chaperones online* 12, 4G-03-P.
- Belkhodja R, Morales F, Quílez R, López-Millán AF, Abadía A, Abadía J (1998) Iron deficiency causes changes in chlorophyll fluorescence due to the reduction in the dark of the photosystem II acceptor side. *Photosynthesis Research* 56, 265–276.
- Gáspár L (2008) A Cd-stressz, a vashiány és a vízháztartási zavarok összefüggéseinek vizsgálata. Protektív mechanizmusok. *PhD értekezés, ELTE, Budapest*.
- Gáspár L, Sárvári É, Morales F, Szigeti Z (2006): Presence of ‘PSI free’ LHCI and monomeric LHCII and subsequent effects on fluorescence characteristics in lincomycin treated maize. *Planta*, 223: 1047-1057.
- Kanalas P, Veres Sz, Lévai L, Sárvári É, Mészáros I (2008) Interactive effects of UV-B radiation and water stress on leaf water relations and photosynthesis of sessile oak (*Quercus petraea* L.). *Cer. Res. Commun.* 36, (accepted).
- Klimmek F, Sjödin A, Noutsos C, Leister D, Jansson S (2006) Abundantly and rarely expressed *Lhc* protein genes exhibit distinct regulation patterns in plants. *Plant Physiology* 140, 793-804.
- Koncz P, Gáspár A, Oláh V, Elek L, Lakatos G, Mészáros I (2005) Variability of leaf growth characteristics in the canopy of sessile oak and Austrian oak. *Acta Biol. Szeged.* 49, 149-150.
- Kovács E, Sárvári É, Nyitrai P, Darók J, Cseh E, Láng F, Keresztes Á (2007) Structural-functional changes in detached cucumber leaves and modelling these by hormone-treated leaf discs. *Plant Biol.* 9, 85-92.
- Kovács S, Gáspár L, Cseh E, Kröpl K, Sárvári É (2005) Protective effects of phosphonomethyl-sarcosine against the copper and cadmium induced inhibition of leaf development in poplar. *Acta Biol. Szeged.* 49, 61-63.
- Láposi R (2006) Az UV-B sugárzás hatása a *Fagus sylvatica* L. és a *Fraxinus excelsior* L. pigmentösszetételére és fotoszintézis-aktivitására. *PhD értekezés, Debreceni Egyetem, Debrecen*.
- Láposi R, Mészáros I (2005) Az UV-B sugárzás potenciális hatásai a növényekre és jelentősége a növénytermesztésben. *Növénytermelés* 54, 355-374.
- Láposi R, Veres Sz, Mészáros I (2007) A bükk (*Fagus sylvatica* L.) UV-B sugárzás érzékenységének ökofiziológiai vizsgálata. Mátyás Cs, Víg P (eds), *Erdő és Klíma V. pp.199-212*.
- Láposi R, Veres Sz, Mile O, Mészáros I (2005) Effects of supplemental UV-B radiation on the photosynthesis – physiological properties and flavonoid content of beech seedlings (*Fagus sylvatica* L.). *Acta Biol. Szeged.* 49, 151-154.
- Mészáros I, Koncz P, Veres Sz, Oláh V, Kanalas P, Szöllősi E (2007a) A kocsánytalan tölgy és a csertölgy ökofiziológiai sajátosságai kontrasztos időjárású években. Mátyás Cs, Víg P. (eds), *Erdő és Klíma V. pp.183-198*.
- Mészáros I, Láposi R, Veres Sz, Sárvári É, Gáspár A, Bai E, Oláh V, Lakatos G (2005) Effects of supplemental UV-B Radiation on photosynthesis performance and UV-B absorbing compounds in leaves of two oak species. *Acta Biol. Szeged.* 49, 165-166.

- Mészáros I, Láposi R, Veres Sz, Sárvári É, Oláh V, Lakatos G. (2006) Physiological responses of sessile oak and pedunculate oak to supplemental UV-B radiation. *3rd EPSO Conference: Plant Dynamics: from molecules to ecosystems. 28 May – 1 June 2006, Visegrád, Hungary. p. 116.*
- Mészáros I, Veres Sz, Kanalas P, Oláh V, Szöllősi E, Sárvári É, Lévai É, Lakatos G (2007b) Leaf growth and photosynthetic performance of two co-existing oak species in contrasting growing seasons. *Acta Silv. Lign.* 3, 7-20.
- Mészáros I, Veres Sz, Szöllősi E, Kanalas P, Sárvári É (2008) Ecophysiological traits of beech regenerating in contrasting environmental conditions. *Cer. Res. Commun.* 36, (accepted).
- Morales F, Abadía A, Abadía J (1998) Photosynthesis, quenching of chlorophyll fluorescence and thermal energy dissipation in iron-deficient sugar beet leaves. *Australian Journal of Plant Physiology* 25, 403–412.
- Nyitrai P, Bóka K, Gáspár L, Sárvári É, Keresztes Á (2004) Rejuvenation of ageing bean leaves under the effect of low-dose stressors. *Plant Biol.* 6, 708-714.
- Sárvári É (2005): Effects of heavy metals on chlorophyll-protein complexes in higher plants: Causes and consequences. In: *Handbook of Photosynthesis (Pessarakli M, ed.) CRC Press, Boca Raton, USA, pp. 865-888.*
- Siedlecka A, Krupa Z (1996) Interaction between cadmium and iron. Accumulation and distribution of metals and changes in growth parameters of *Phaseolus vulgaris L.* seedlings. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 65, 277-282.
- Solti Á, Gáspár L, Mészáros I, Szigeti Z, Lévai L, Sárvári É (2008b) Cd-induced inhibition of photosynthesis can be recovered by elevated Fe supply in poplar (*Populus glauca* Haines 1906 var. *Kopeczkii*). *Plant Cell and Environment (közlésre benyújtva)*.
- Solti Á, Szegi P, Basa B, Mészáros I, Sárvári É (2008) Alleviation of Cd induced inhibition of photosynthesis under long-term Cd treatment in poplar. *Cereal Res. Commun.* (accepted).
- Solti Á, Szegi P, Gáspár L, Lévai L, Szigeti Z, Sárvári É (2007) Cd-induced inhibition of photosynthesis can be recovered by elevated Fe supply. Abstracts of 2nd World Conference of Stress, *Cell Stress Chaperones online* 12, 4G-07-P.
- Szegi P, Basa B, Solti Á, Gáspár L, Lévai L, Láng F, Tamás L, Mészáros I, Sárvári É (2007b) Time course of the appearance of Cd effects on photosynthetically competent poplar leaves. In: *Proceedings of 14th International Congress on Photosynthesis, Glasgow 22-27 July 2007 (in press)*.
- Szegi P, Solti Á, Gáspár L, Mészáros I, Sárvári É (2007a) Kinetics of photosynthetic responses and development of protective mechanisms during Cd stress in poplar. Abstracts of 2nd World Conference of Stress, *Cell Stress Chaperones online* 12, 4G-06-P.
- Szöllősi E, Koncz P, Kanalas P, Veres Sz, Mészáros I (2008) Effects of drought on some ecophysiological traits of sessile oak (*Quercus petraea L.*). *Cer. Res. Commun.* 36, (accepted).
- Timperio AM, D'Amici GM, Barta C, Loreto F, Zolla L (2007) Proteomics, pigment composition, and organization of thylakoid membranes in iron-deficient spinach leaves. *Journal of Experimental Botany* 58, 3695-3710.

1. táblázat. Az alkalmazott kezelések. A növényeket 4 leveles állapotukban 10 µM Cd(NO₃)₂-os tápoldatban kezeltük egy hétig, majd különböző körülmények közt regeneráltattuk. Ctrl – 10 µM Fe-citrát, Cd – 10 µM Cd+10 µM Fe-citrát, Ctrl-50 – 50 µM Fe-citrát, Cd-50 – 10 µM Cd,+50 µM Fe-citrát. A kezelések elnevezése – 1. héten kapott kezelés/2-3. héten kapott kezelés.

Name	Treatment					
	1 st week			2 nd and 3 rd week		
	10 µM Fe	50 µM Fe	10 µM Cd	10 µM Fe	50 µM Fe	10 µM Cd
Ctrl/Ctrl	+			+		
Ctrl/Ctrl-50	+				+	
Cd/Cd	+		+	+		+
Cd/Ctrl	+		+	+		
Cd/Ctrl-50	+		+		+	
Cd/Cd-50	+		+		+	+
Cd-50/Cd-50		+	+		+	+

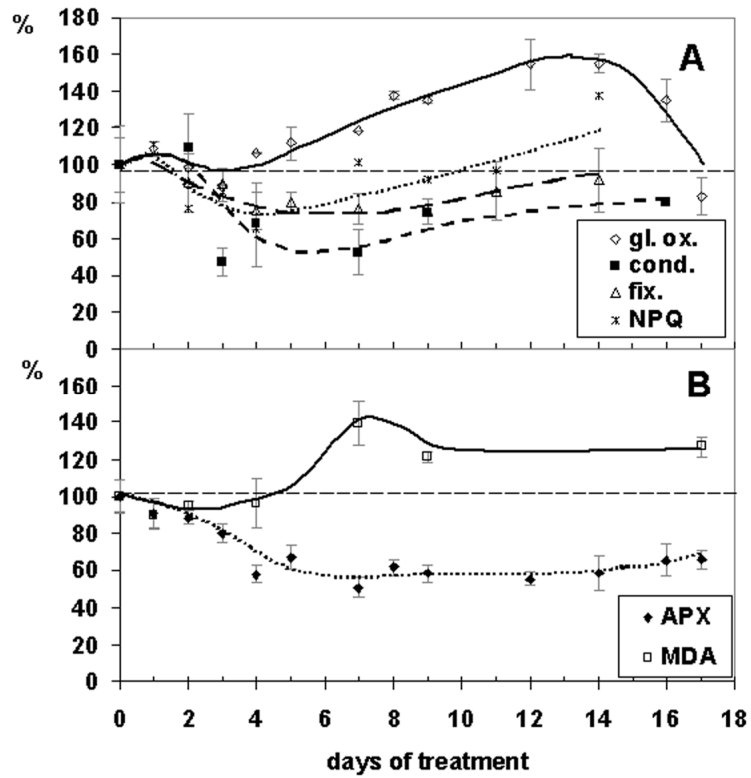
3. táblázat. A Cd-stressz hatására az egyes célgének transzkripciójában bekövetkező változás mértéke a kontroll százalékában, az *ubiquitin* belső standard mellett (qPCR). Zárójelben a kismértékű expresszió miatt bizonytalan érték.

Gének	Alsó levelek		Felső levelek		
	7 napos	11 napos	2 napos	7 napos	9 napos
Levél kora	7 napos	11 napos	2 napos	7 napos	9 napos
Mintavétel a kezelés kezdetétől	2. nap	7. nap	5. nap	9. nap	11. nap
<i>Lhca1</i>	77,99	8,74	44,70	25,81	5,90
<i>Lhca2/3</i>	32,02	17,07	35,49	25,07	16,24
<i>Lhca4</i>	49,63	20,91	37,07	23,70	13,68
<i>Lhca5</i>	148,73	17,20	34,86	34,78	(37,12)
<i>Lil</i>	172,93	87,18	34,65	40,97	39,07

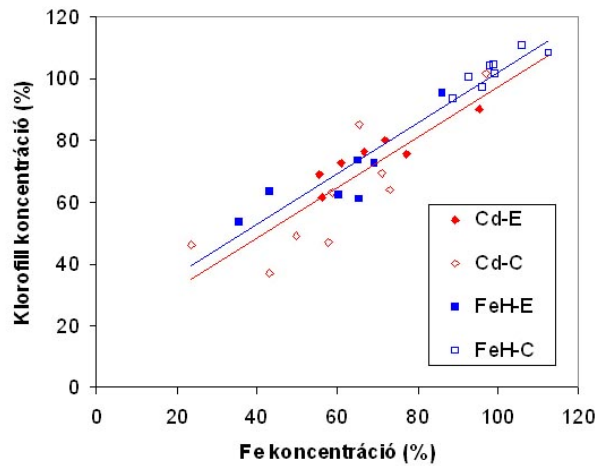
2. táblázat. A Cd kezelés, a vashiány, a mangánhiány (14 napos kezelés) és a PEG-kezelés által kiváltott ozmotikus stressz (7 napos kezelés) hatása a növények kezelés alatt nőtt (+1 – +4) leveleinek növekedési és fotoszintetikus paramétereire, valamint a levelek elemkoncentrációjára. A kontroll adatokat abszolút értékben (mértékegység), a kezelések eredményeit a könnyebb összehasonlíthatóság kedvéért a kontroll %-ában adjuk meg (az RWD és száraztömeg % kivételével).

	<i>Kontroll</i>	<i>10⁻⁵ M Cd</i>	<i>Vashiány</i>	<i>Mangánhiány</i>	<i>10% PEG</i>
Levélfelület (cm ²)	113 ± 23	56,8 ± 9,4	74,2 ± 10,1	73,7 ± 7,6	47,0 ± 7,8
RWD (%)	3,30 ± 0,88	4,59 ± 1,81			10,67 ± 1,39
Száraztömeg (%)	13,7 ± 0,5	14,6 ± 0,9	13,5 ± 0,7	13,9 ± 0,9	21,4 ± 6,1
Chl (µg cm ⁻²)	20,10 ± 1,40	54,1 ± 8,6	63,0 ± 7,2	94,8 ± 12,7	147,5 ± 12,1
Chl <i>a/b</i> levél	3,43 ± 0,06	88,9 ± 3,7	89,4 ± 5,1	86,3 ± 9,7	99,0 ± 2,2
PSI (µg cm ⁻²)	7,22 ± 0,52	47,0 ± 24,6	54,3 ± 18,6	79,7 ± 32,4	152,5 ± 30,8
PSIICC (µg cm ⁻²)	2,00 ± 0,41	52,1 ± 7,6	62,8 ± 12,4	75,3 ± 1,9	151,0 ± 37,5
LHCII + CA (µg cm ⁻²)	10,20 ± 0,30	55,5 ± 10,7	60,7 ± 11,1	94,8 ± 13,9	161,2 ± 14,7
E (mmol H ₂ O m ⁻² s ⁻¹)	497,2 ± 83,1	75,7 ± 9,7	100,3 ± 8,3		54,1 ± 13,4
CO ₂ -fix. (cpm/cm ²)	83281 ± 30850	52,2 ± 11,8	58,6 ± 15,7	92,4 ± 21,1	107,1 ± 11,0
F _v /F _m	0,796 ± 0,013	84,7 ± 7,5	96,3 ± 6,4	83,7 ± 16,9	99,1 ± 1,6
ΔF/F _m '	0,617 ± 0,023	90,9 ± 16,0	93,9 ± 14,2	64,0 ± 41,8	98,8 ± 1,5
F _v '/F _m '	0,741 ± 0,005	88,9 ± 10,8	92,0 ± 6,7	65,2 ± 38,8	98,5 ± 2,0
qP	0,833 ± 0,025	102,5 ± 3,6	103,2 ± 2,4	96,0 ± 7,1	100,3 ± 2,3
NPQ	0,266 ± 0,004	183,2 ± 82,5	174,8 ± 89,5	426,5 ± 231,9	135,1 ± 49,7
Fe (nmol/cm ²)	1,85 ± 0,16	18,7 ± 10,1	24,9 ± 8,9	150,1 ± 21,5	
Mn (nmol/cm ²)	1,69 ± 0,10	46,4 ± 12,5	142,0 ± 21,5	26,6 ± 4,6	
Ca (nmol/cm ²)	226 ± 66	116,0 ± 24,0	112,9 ± 11,9	130,6 ± 51,9	
K (nmol/cm ²)	1032 ± 19	81,5 ± 9,8	94,4 ± 26,7	125,1 ± 15,5	
Zn (nmol/cm ²)	0,47 ± 0,05	511,4 ± 108,9	225,0 ± 96,8	158,3 ± 23,1	

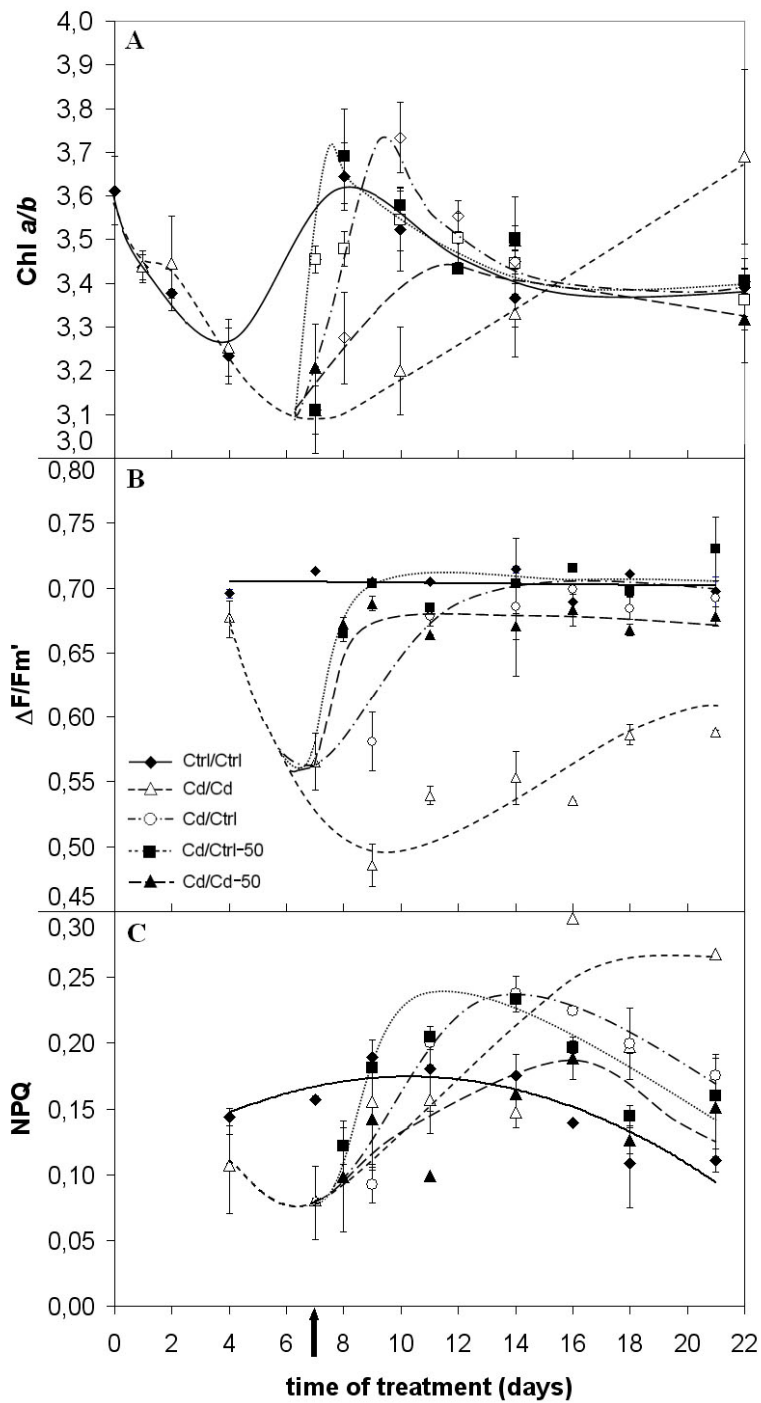
3. táblázat. ld. az előző oldalon



1. **ábra.** Cd-indukált változások a fotoszintetikus kompetens levelek fotoszintetikus aktivitásában, MDA tartalmában és a vizsgált enzimektívításokban. A – sztómakonduktancia (cond.), CO₂-fixáció (fix.), NPQ, glikolsav oxidáz (gl. ox.); B –APX, MDA. Az értékeket (\pm SD) a kontroll %-ában fejeztük ki.

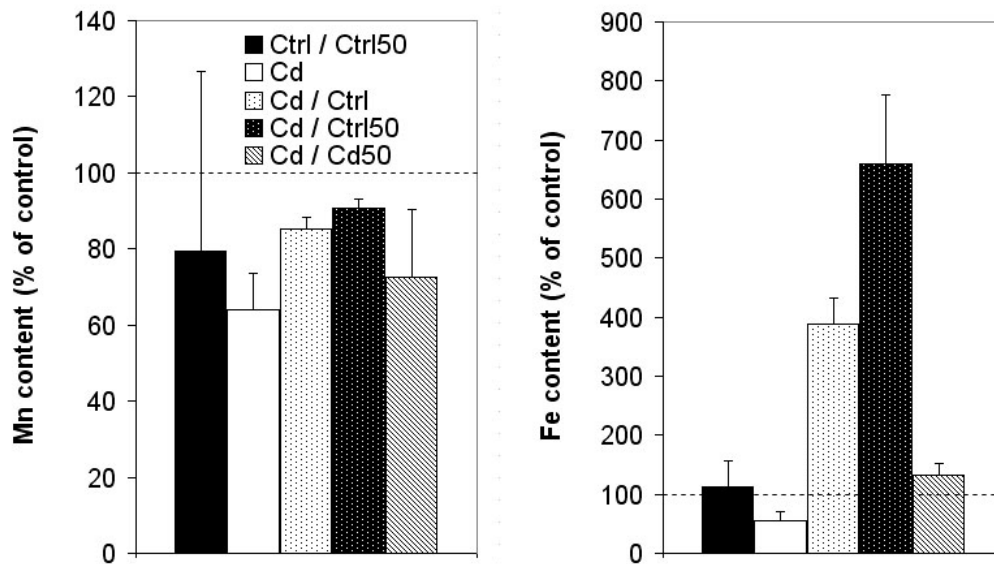


3. **ábra.** A levélbeli Fe- és klorofill koncentráció összefüggése Cd kezelt és a vashiányos növényeknél. A Fe- és a klorofill koncentráció a megfelelő kontroll értékek %-ában kifejezve.

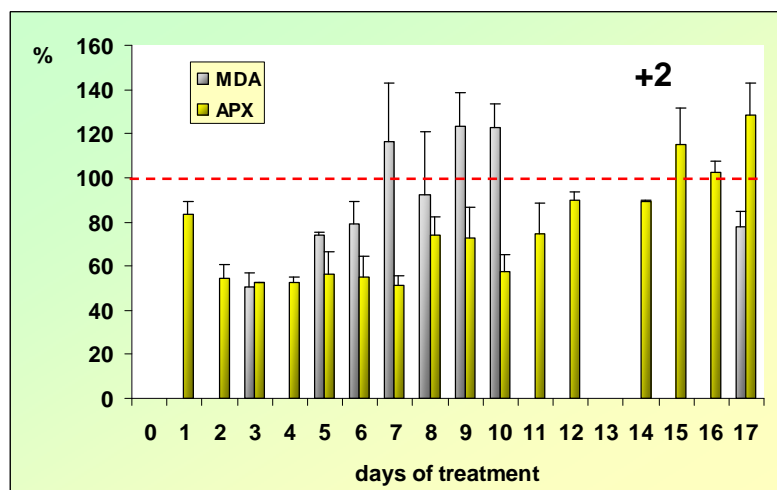


2. ábra. A Chl *a/b* arány (A), a $\Delta F/Fm'$ (B) és az NPQ (C) változásai a különböző kezelési körülmények közt (ld. 1. táblázat) a kezelés alatt fejlődő levelekben. A nyíl a regenerációs periódus kezdetét jelzi.

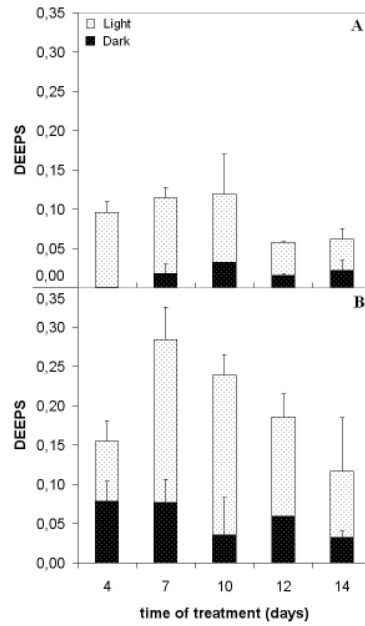
3. ábra. ld. az előző oldalon



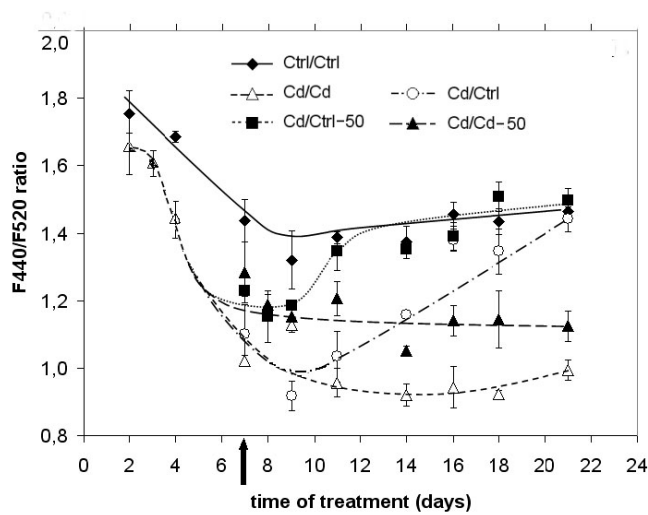
4. ábra. A különbözőképpen kezelt (ld. 1. táblázat) nyár növények levélbeli iontartalmai. (A) a (+2)-es levelek Mn és (B) Fe tartalma 14 napos kezelés után. A kontroll értékek ($\mu\text{g M g}^{-1}$ DW) Mn: 63.03 ± 9.53 , Fe: 105.07 ± 18.01 .



5. ábra. A MDA tartalom és az APX aktivitás változása nyár növények (+2)-es leveleiben $10 \mu\text{M}$ Cd kezelés hatására



6. ábra. A DEEP index (DEEPS) változásai a Ctrl/Ctrl (A) és Cd/Ctrl-50 (B) kezelt (+2)-es levelekben a kezelés során. A sötét- (fekete) és fényadaptált (fehér) mintapárokat ugyanazon level egymás melletti részeiből vettük majd sötétben/100 $\mu\text{E cm}^{-2} \text{s}^{-1}$ fényen adaptáltuk 30 percig.



7. ábra. A F440/F520 arány változásai (+2)-es levelekben különböző körülmények (ld. 1. táblázat) közt. A nyíl a regenerációs periódus kezdetét jelzi.